

ФІТОГОРМОНАЛЬНА СИСТЕМА ТА СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ПАПОРОТЕПОДІБНИХ (*POLYPODIORHYTA*)

Головний редактор
доктор біологічних наук, професор
І. В. Косаківська



Київ 2019

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного

**Фітогормональна система та
структурно-функціональні
особливості папоротеподібних
(*Polypodiophyta*)**

Головний редактор
доктор біологічних наук, професор
І.В. Косаківська

Київ 2019

**NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF
UKRAINE
M.G. Kholodny Institute of Botany**

**Phytohormonal system and
structural-functional features of
pteridophytes (*Polypodiophyta*)**

**Editor in Chief
Doctor of Biological Sciences, Professor
I.V. Kosakivska**

Kyiv 2019

УДК 577.175.1: 582.37/39

Фітогормональна система та структурно-функціональні особливості папоротеподібних (*Polypodiophyta*). Київ: Наш формат, 2019. 250 с.

У монографії узагальнено результати багаторічних досліджень авторів та літературні дані щодо ролі фітогормональної системи в регуляції росту й розвитку вищих судинних спорових рослин. Представлено сучасний погляд на біосинтез, метаболізм, транспорт цитокінінів, ауксинів, гіберелінів та абсцизової кислоти, трансдукцію фітогормональних сигналів. Наведені результати авторських досліджень про склад, розподіл, співвідношення форм, локалізацію та динаміку фітогормонів в органах вищих судинних спорових рослин, обговорені ефекти екзогенних фітогормонів на проростання спор та морфогенез гаметофітів в культурі *in vitro*. Окрема увага зосереджена на структурно-функціональних особливостях папоротеподібних, таких як ультраструктурна будова фотосинтетичних органел, фотосинтетична та ліпоксигеназна активність, мікроструктура поверхні органів папоротеподібних.

Phytohormonal system and structural-functional features of pteridophytes (*Polypodiophyta*). Kyiv: Nash format, 2019. 250 p.

The monograph summarizes the results of authors' many years of research and literature data on the role of the phytohormonal system in the regulation of growth and development of higher vascular spore plants. A modern view of biosynthesis, metabolism, transport of cytokinins, auxins, gibberellins and abscisic acid, transduction of phytohormonal signals is presented. The author's findings concerning composition, distribution, correlation of forms, localization and dynamics of phytohormones in organs of higher vascular spore plants are given, the effects of exogenous phytohormones on spore germination and morphogenesis of gametophytes in culture *in vitro* are discussed. Particular attention is focused on the pteridophyte structural and functional features, such as the ultrastructure of photosynthetic organelles, photosynthetic and lipoxygenase activity, microstructure of the pteridophyte organs surface.

*Затверджено до друку вченою радою Інституту ботаніки
ім. М.Г. Холодного НАН України*

Головний редактор
І.В. КОСАКІВСЬКА, д-р біол. наук, професор

Рецензенти:
В.І. МЕЛЬНИК, д-р біол. наук, професор
О.М. НЕДУХА, д-р біол. наук

ISBN 978-966-02-8864-5

© Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 2019,
І.В. Косаківська, Н.П. Веденичова, О.В. Вашека, Л.В. Войтенко,
В.А. Васюк, К.О. Романенко Л.М., Бабенко, О.В. Поліщук, М.М. Щербатюк

ЗМІСТ

Вступ (Косаківська І.В., Веденичова Н.П.)	7
Розділ 1. Загальна характеристика судинних спорових рослин (птеридофітів) (Вашека О.В.)	
Погляди на походження та еволюцію птеридофітів	11
Історичний екскурс у систематику групи	15
Морфологічні особливості папоротей	22
Розділ 2. Онтогенез та морфологічна характеристика представників відділу <i>Polypodiophyta</i>	
Особливості онтогенезу <i>Salvinia natans</i> , <i>Polystichum aculeatum</i> і <i>Dryopteris filix-mas</i> (Войтенко Л.В., Васюк В.А.)	46
Морфофізіологічні особливості <i>Salvinia natans</i> , <i>Polystichum aculeatum</i> і <i>Dryopteris filix-mas</i> (Васюк В.А., Войтенко Л.В.)	59
Розділ 3. Фітогормональна система в регуляції росту й розвитку рослин відділу <i>Polypodiophyta</i>	
Індоліл-3-оцтова кислота (Войтенко Л.В.)	71
Гібереліноподібні речовини та гіберелова кислота (Васюк В.А.)	94
Цитокініни (Веденичова Н.П.)	116
Абсцизова кислота (Войтенко Л.В.)	148
Вплив фітогормонів на проростання спор і морфогенез гаметофіту в культурі <i>in vitro</i> (Романенко К.О., Бабенко Л.М.)	166
Розділ 4. Структурно-функціональні особливості рослин відділу <i>Polypodiophyta</i>	
Ліпоксигеназна активність (Бабенко Л.М.)	191
Фотосинтетичні пігменти, фотосинтетична активність та ультраструктурна будова клітин (Бабенко Л.М., Щербатюк М.М. Поліщук О.В.,)	204
Особливості мікроструктури поверхні органів (Щербатюк М.М., Бабенко Л.М.)	234
Висновки	244
Заключення (Косаківська І.В., Веденичова Н.П.)	246

CONTENT

Introduction (<i>Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P.</i>)	7
Section 1. General characteristics of the vascular spore plants (pteridophytes) (<i>Vasheka. O.V.</i>)	
Views on the origin and evolution of pteridophytes	11
Historical excursus of the group taxonomy	15
Morphological features of ferns	22
Section 2. Ontogeny and morphological characteristics of the <i>Polypodiophyta</i> representatives	
Ontogeny features of <i>Salvinia natans</i> , <i>Polystichum aculeatum</i> and <i>Dryopteris ontogenyfilix-mas</i> (<i>Voytenko L.V., Vasyuk V.A.</i>)	46
Morphophysiological features of <i>Salvinia natans</i> , <i>Polystichum aculeatum</i> and <i>Dryopteris filix-mas</i> (<i>Vasyuk V.A., Voitenko L.V.</i>)	59
Section 3. Phytohormonal system in the regulation of plant growth and development of <i>Polypodiophyta</i>	
Indolyl-3-acetic acid (<i>Voytenko L.V.</i>)	71
Gibberellin-like substances and gibberellic acid (<i>Vasyuk V.A.</i>)	94
Cytokinins (<i>Vedenicheva N.P.</i>)	116
Abscisic acid (<i>Voytenko L.V.</i>)	148
Influence of phytohormones on spore germination and gametophyte morphogenesis in culture <i>in vitro</i> (<i>Romanenko K.O., Babenko L.M.</i>)	166
Section 4. Structural and functional features of <i>Polypodiophyta</i> plants	
Lipoxygenase activity (<i>Babenko L.M.</i>)	191
Photosynthetic pigments, photosynthetic activity and cell ultra-structure (<i>Babenko L.M., Shcherbatyuk M.M., Polishchuk O.V.</i>)	204
Microstructure features of the organs surface (<i>Shcherbatyuk M.M., Babenko L.M.</i>)	234
Conclusion (<i>Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P.</i>)	248

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

АБК – абсцизова кислота

ВЕРХ – вискоєфективна рідинна хроматографія

ГБ – гібереліни

ГК₃ – гіберелова кислота

ГЛК – гідропероксид лінолевої кислоти

ГПР – гібереліноподібні речовини

ЖК – жасмонова кислота

ЮК – індоліл-3-оцтова кислота

ЛОГ – ліпоксигеназа

МС – мас-спектрометрія

м.с.р. – маса сирої речовини

ПНЖК – поліненасичені жирні кислоти

СЕМ – скануюча електронна мікроскопія

ТШХ – тонкошарова хроматографія

ЦК – цитокініни

«Незрівнянно ширші можливості керування еволюцією тваринних і рослинних форм відкриються перед людиною, коли вона проникне у прихований, внутрішній механізм еволюційних змін живої речовини.»

М.Г. Холодний

Вступ

Папоротеподібні – одні з найстародавніших рослин на Земній кулі, які виникли понад 300 млн років тому. В історичному ракурсі їхнє біорізноманіття й кількісне розповсюдження мали нерівномірний характер розвитку. Перший спалах росту чисельності видів відбувся в палеозої та спричинив появи значної кількості кам'яновугільних форм. Другий мав місце в пізній пермі та на початку мезозойської ери, він дав початок багатьом сучасним родинам папоротей. Третій відбувся в пізньокрейдово-палеогеновий період, коли з'явилися найбільш прогресивні родини та більшість сучасних родів. Останній, четвертий, спалах росту 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, біологічного різноманіття та підвищення адаптивного рівня багатьох таксонів. Широке розселення папоротей у порівнянні із квітковими рослинами було лімітоване наявністю незалежної фази гаметофіту, необхідністю води для здійснення статевого процесу, відсутністю контролю розмноження, обмеженим і повільним ростом спорофіту, неможливістю існування в широкому діапазоні умов, слабким контролем за транспірацією. До переваг, які дозволяють вигравати конкурентну боротьбу за певні типи місцезростань, належать здатність до фотосинтезу за низької інтенсивності освітлення, висока стійкість до

зволоження, толерантність по відношенню до субстрату, бідного на мінеральні речовини, стійкість спор до пошкоджень у повітряному середовищі, пойкилогідричність гаметофітів деяких видів, потенційна довговічність спорофітів, мікотрофія, поліплоїдія (Page, 2002).

Разом із іншими судинними рослинами папороті розділяють тип життєвого циклу, що передбачає чергування двох поколінь: диплоїдного – спорофіту та невеликого, вільноживучого гаплоїдного – гаметофіту, із домінуючою диплоїдною фазою (Sheffield, 2008; Naufler et al., 2016). Спорофіт папоротей переважно є багаторічною трав'яною рослиною, тіло якої складається зі стебла (кореневища), від якого відходять додаткові корені та листки – ваї. Залежно від розмірів кореневища та характеру прикріплення до нього листків можливе формування різноманітних життєвих форм. Більшість папоротеподібних помірних широт є кореневищними багаторічниками.

Судинні спорові рослини відділу папоротеподібних привертають особливу увагу при вивченні механізмів регуляції процесів росту й розвитку. Це одні з найстародавніших вищих рослин, що відіграють суттєву роль у формуванні рослинного покриву Землі. Пристосування папоротей до будь-яких умов існування від пустель до боліт і солончаків зумовило виникнення широкого різноманіття їхніх життєвих форм, що відрізняються за морфологічними та фізіологічними ознаками. Унікальність цієї групи організмів полягає в тому, що вони фактично є живими представниками флори, яка сформувалася в прадавні часи й збереглася до наших днів, успадкувавши й зберігши закономірності свого розвитку від пращурів. Папоротеподібні є надзвичайно цікавим об'єктом для дослідження рослинних біологів не лише в зв'язку із вивченням пристосувальних механізмів до мінливих умов оточуючого середовища, але й в еволюційному аспекті, оскільки дозволяють порівняти особливості їхньої регуляторики з такими у квіткових рослин і виявити риси подібності та відмінності, які саме і складають суть еволюції. На необхідності подібного роду досліджень

понад 70 років тому наголошував всесвітньо відомий вчений-фізіолог рослин академік М.Г. Холодний: «Відносно велика швидкість еволюційних процесів у живій речовині, яка знаходить свій вираз у швидкій зміні різних органічних форм, що послідовно заселяли Землю упродовж геологічних періодів її історії, наявність помітних слідів цієї еволюції <.....> дають нам можливість не тільки уявити собі процес розвитку життя на Землі з достатньою повнотою і якістю, а й розкрити основні закономірності цього процесу, а також з'ясувати найголовніші причини, що зумовлюють заміну одних форм іншими, краще пристосованими до нових умов існування»*.

На думку М.Г. Холодного, регуляторна система рослин виникла в процесі природного відбору на основі продуктів вторинного метаболізму, які за певних умов перетворилися на біологічно активні речовини, еволюційні зміни в метаболізмі яких могли стати важливою передумовою утворення різноманіття існуючого рослинного світу. За сучасними уявленнями, формування й розвиток морфологічних структур і фізіологічних функцій в їхніх взаємозв'язках і взаємозалежностях на рівні цілих організмів, органів, тканин, клітин та їхніх складових визначають, координують та регулюють фітогормони.

Різноманіття форм і структури рослинних організмів свідчать про те, що гормональна регуляція, яка лежить в основі їхнього розвитку, має бути достатньо варіабельною навіть усередині однієї групи дуже близьких за походженням та систематичним положенням рослин. Проте більшість досліджень, пов'язаних з вивченням функціонування фітогормонів, їхнього біосинтезу, метаболізму, транспорту, сигналіngu тощо, зосереджена на представниках квіткових, переважно культурних рослин. Вивчення функціонування гормональної системи в спорових рослин розпочалося ще в 1980–1990 рр. минулого сторіччя. Перші роботи з цього питання здебільшого мали біохімічний характер дослідження й були спрямовані на виявлення та

* Думки натураліста про природу та людину. В кн.: М.Г. Холодний. Вибрані праці. Київ: Наукова думка, 1970. 450 с.

ідентифікацію речовин гормональної природи цих рослин. Наявність фітогормонів було встановлено у водоростей, мохів, хвощів, папоротей, лишайників. Отримані результати демонструють суттєві відмінності між функціонуванням ендогенних регуляторів росту в рослин різної таксономічної належності (Ситник та ін., 2003). Проте роботи подібного роду на сьогодні залишаються поодинокими.

Розвиваючи ідеї та передбачення академіка М.Г. Холодного, співробітники відділу фітогормонології Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України в представлений роботі виклали результати п'ятирічного комплексного дослідження, спрямованого на вивчення кількісного розподілу та балансу фітогормонів, динаміки вмісту фотосинтетичних пігментів і активності ліпоксигеназ, особливостей ультраструктури клітин та мікроструктури поверхні органів папоротей упродовж росту й розвитку спорофітів, а також вивчення впливу екзогенних фітогормонів на проростання спор і розвиток гаметофітів при вирощуванні в культурі *in vitro*.

Розділ 1. Загальна характеристика судинних спорових рослин (птеридофітів)

Вашека О.В.

Погляди на походження та еволюцію птеридофітів

Сучасні судинні спорові рослини (птеридофіти) представлені майже 12 тисячами видів (PPG I) і посідають друге місце після покритонасінних за видовою різноманітністю серед судинних рослин (Smith, 1972). Птеридофіти поширені практично в усіх регіонах земної кулі й мешкають у найрізноманітніших умовах: від пустель до боліт, озер і солоних водойм та є одними з головних компонентів рослинного покриву суходолу (Ross, 1996). Однак найбільше різноманіття («hot spot») цих рослин притаманне середньовисоким гірським масивам у тропічній зоні (Kessler, 2010), де вони зростають як у наземних, так і в епіфітних екотопах (на скелях, у кронах дерев тощо). Видове різноманіття птеридофлори України є відносно бідним і налічує 68 видів папоротей (Вашека, Безсмертна, 2012), 11 видів хвощів і 12 видів плаунів (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Судинні спорові, безумовно, були одними з найперших рослин суходолу, а перехід від водного способу існування до наземно-повітряного відбувся, ймовірно, в ордовику або ранньому силурі (Bateman et al., 1998). Зміни екологічних факторів, що супроводжували процес виходу на сушу, зумовили виникнення таких пристосувань, як розвиток покривних тканин, коренів і провідної системи, які могли забезпечити надходження та утримання необхідної кількості води для нормального функціонування рослинного організму. Фосилії з викопних шарів пізнього силуру – раннього девону свідчать про іррадіацію наземних рослин та їхні унікальні адаптації, що уможливили просування вглиб суходолу (Bateman et al., 1998).

Згідно до сучасних філогенетичних уявлень, судинні спорові рослини представлені двома кладами – плаунами (*Lycophytes*)

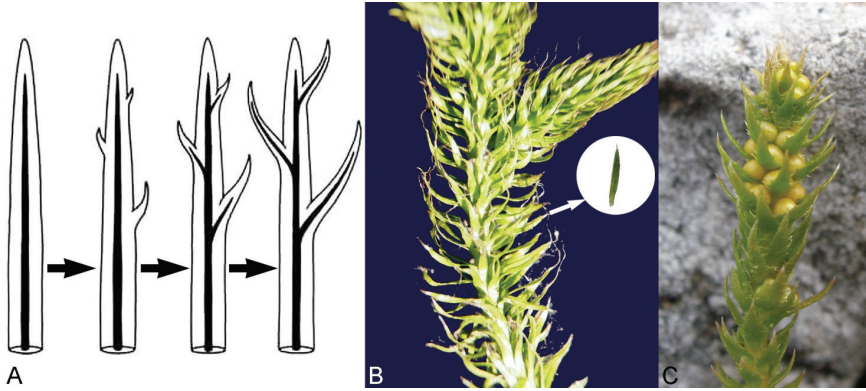


Рис. 1. Виникнення мікрофілу та мікрофіли сучасних плаунів: А – гіпотетичні стадії еволюції мікрофілу (за Taylor, Taylor, 1993); В – стебло *Lycopodium clavatum* L., вкрите листками-мікрофілами (у вставці зображено окремий листок); С – спороносний пагін *Selaginella selaginoides* (L.) Beauv. ex Mart. & Schrank, вкритий мікрофілами (в апікальній частині видно кулясті спорангії)

та папоротями (**Ferns**), біфуркація яких відбулася в ранньому – середньому девоні (близько 400 млн років тому). Причому, папороті разом із усіма іншими судинними рослинами (голонасінними та покритонасінними) утворюють єдину кладу еуфілофітів (euphyllophytes) (Pryer et al., 2001, 2004a, b). Такий підхід зокрема базується на твердженні, що виникнення листків відбулося, як мінімум двічі в ході еволюції рослин. Так, синапоморфою плаунів є листки-мікрофіли (рис. 1). Їхнє утворення не пов'язане з розвитком та архітектурою стели, як це відбувається в еуфілофітів (Gola et al., 2007), а походження мікрофілів пов'язують із появою енацій – епідермальних вип'ячувань на безлистих осях первинних наземних рослин (*Sawdonia* Hueber, *Asteroxylon* Kidston & Lang), які поступово набули васкуляризації (*Leclercqia* Banks, Bonamo & Grierson) (Taylor, Taylor, 1993). Мікрофіли в сучасних представників плаунів, як правило, маленькі, мають єдиний провідний пучок та листовий слід, що не залишає прориву, відділяючись від стели (рис. 1).

Виникнення мегафілів (листіків папоротей та всіх інших судинних рослин), згідно з прийнятою гіпотезою (Taylor, Taylor,

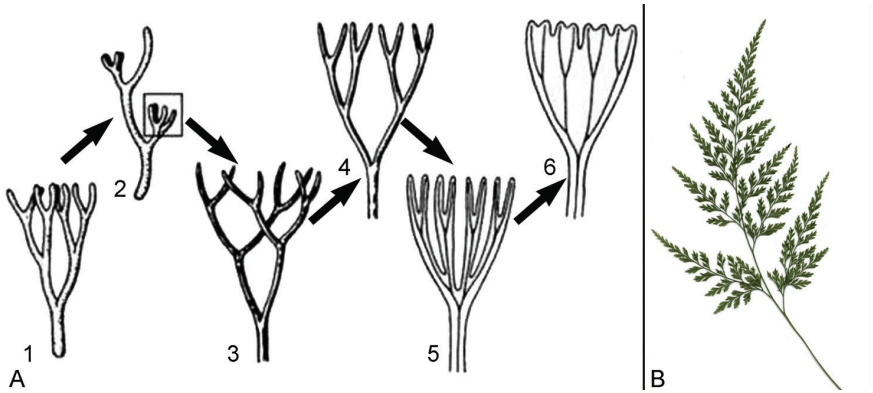


Рис. 2. Виникнення мегафілу та листок папороті (мегафіл): А – гіпотетичні стадії походження мегафілу (за Дайнеко, 2016); В – листок *Onychium japonicum* (Thunb.) Kunze (мегафіл).

1 – Переवेशнювання теломів; 2 – галуження теломів у різних площинах; 3 – розміщення теломів в одній площині; 4 – сплюснення теломів; 5 – їхнє зростання; 6 – мегафіл

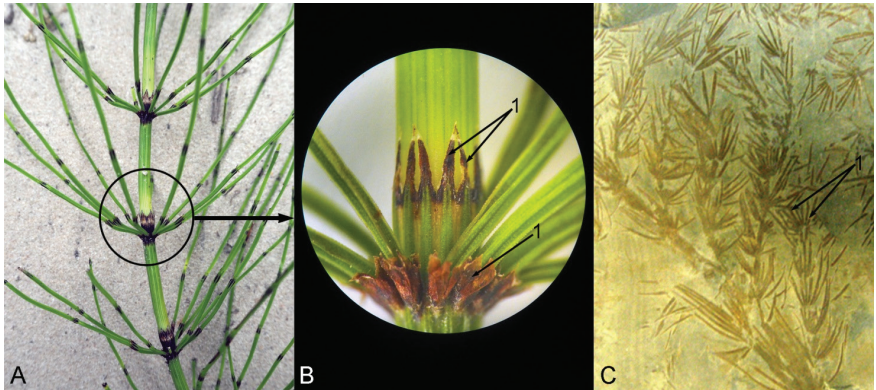


Рис. 3. Листки хвощів (мегафіли): А – загальний вигляд пагону *Equisetum arvense* L.; В – збільшене зображення вузла; С – відбиток викопного *Asterophyllites equisetiformis* (Schloth.) Brongn. Lindley and Hutton (верхній карбон) з експозиції Національного науково-природничого музею НАН України.

1 – Листки, зрослі у піхви

1993), відбулося шляхом сплюснення та зростання системи розгалужених осей (рис. 2). Тобто тяжі провідної системи (жилки) листків є похідними від розгалужених осей (стебел) предкових

форм. Цей процес відбувався протягом пізнього девону – раннього карбону та, ймовірно, був викликаний через зниження концентрації CO_2 в атмосфері та падіння глобальної температури (Beerling et al., 2001), а отже потребував збільшення поверхні пластинки листка, здатної до поглинання CO_2 . Загалом, сучасні погляди на походження та еволюцію листка в еуфілофітів (Beerling, Fleming, 2007) узгоджуються із теломною теорією Ціммермана, запропонованою в першій половині ХХ сторіччя (Zimmermann, 1938). Мегафіли не завжди мають великі розміри, однак, їм притаманні складна васкуляризація, наявність маргінальної чи апікальної меристеми, а також утворення проривів у стелі при відходженні листових слідів.

Листки сучасних хвощів, не зважаючи на дрібні розміри, являють собою сильно редуковані мегафіли, що добре узгоджується із результатами палеоботанічних досліджень (Rutishauser, 1999) (рис. 3).

Згідно до філогенетичних уявлень (Pryer et al., 2004), сучасні папороті, які разом із насінневими рослинами формують монофілетичну кладу, розподіляються на п'ять еволюційних ліній: вужачкові (*Ophioglossales*), псилотові (*Psilotales*), маратієві (*Marattiidae*), хвощі (*Equisetidae*) та лептоспорангіальні папороті (*Polypodiidae*). Останні є найбільшою групою, що охоплює близько 80% сучасних представників птеридофітів (Pryer et al., 2004a, b). Відповідно до палеоботанічних даних і результатів аналізу за методом молекулярного годинника, всі вказані еволюційні лінії існували вже в пізньому карбоні (~299 Ma), а становлення багатьох груп лептоспорангіальних папоротей відбулося у пермському (299–251 Ma) та тріасовому періодах (251–200 Ma). Проте, незважаючи на давнє походження, найбільшої іррадіації сучасні представники птеридофлори зазнали в крейдяному періоді (146–66 Ma) та протягом кайнозойської ери (66–0), по-суті, «в тіні покритонасінних рослин» (Schneider et al., 2004). І саме завдяки цій іррадіації, що відбулась 100 млн років тому, з'явилася переважна більшість сучасного різноманіття птеридофлори.

Історичний екскурс у систематику групи

Упродовж довгого періоду часу папороті та плауни вважалися містичними рослинами, оскільки був незрозумілим спосіб їхнього розмноження за відсутності квіток (Moran, 2004). Тим не менше, наукова класифікація птеридофітів має понад 250-річну історію. Одним із перших цю групу, взявши за основу форму та розміщення сорусів, включив до своєї системи К. Лінней (Linnaeus 1753, 1754). Він описав 11 родів та близько 175 видів папоротей, віднісши їх до класу «Таємношлюбні» (*Z – Cryptogamae*). Така система була суто штучною, хоча й враховувала важливу ознаку репродуктивних органів (Tryon, 1952).

Мабуть, першою детальною класифікацією папоротей стала система, розроблена Дж.Е. Смітом (James Edward Smith), англійським ботаніком, засновником Лондонського Ліннеївського товариства (Hawgood, 2009). У роботі «*Tentamen Botanicum de Filicum Generibus Dorsiferarum*» (1793) він описав 20 родів, уперше ефективно використавши ознаки форми сорусів, їхнє розміщення на листках, форму індузію та способи його розкривання (Smith, 1793). Це була перша спроба створення природної системи папоротей, хоча вона і базувалась виключно на ознаках репродуктивних органів.

Автором першого конспекту папоротей став шведський ботанік У. Сварц (Olof Swartz). Його робота «*Synopsis Filicum*» (1806) містила інформацію про 33 роди та майже 700 видів папоротей, що по суті, було обробкою та розширенням системи Дж. Е. Сміта (Smith, 1793).

У подальших роботах систематиків того часу кількість видів продовжувала зростати. Наприклад, Н.О. Дево (Nicais Augustin Desvaux) в «*Prodrome de la famille des fougères*» (Desvaux, 1827) визнав вже 66 родів *Filicales*. Збільшення їхньої кількості пов'язане з більш детальним дослідженням індузію та вивченням будови спорангію.

Велика ревізія всього наявного на той час матеріалу була проведена професором університету Праги К. Преслем (Karel

Presl). Він уперше почав використовувати з метою систематики, поряд із репродуктивними, ознаки вегетативних органів, а саме: габітус рослин, характер розміщення листків, кількість провідних пучків у черешках (Presl, 1848) і зосередився на використанні ознак жилкування. В роботі «Tentamen Pteridographiae» (Presl, 1836) ним було описано 117 родів і ще 59 – у пізніших публікаціях (Presl, 1841, 1845, 1847).

Сучасником К. Пресля був ще один видатний птеридолог, куратор колекції живих рослин в Королівських Ботанічних садах Кью Д. Сміт (John Smith), який добре розумів особливості папоротей і в десятки разів збільшив колекцію цих рослин у Кью. Робота Д. Сміта «An arrangement and definition of the genera of ferns» вийшла друком у 1841–1843 роках (Smith, 1841–1843), майже одночасно з роботами К. Пресля. В ній Д. Сміт застосовував майже ті самі ознаки, що й К. Пресль, приділяючи особливу увагу жилкуванню та вегетативним органам. Загалом у роботі «An arrangement and definition of the genera of ferns» він визнав 138 родів. Найзначущою для птеридології є публікація «Historia Filicum» (Smith, 1875), в якій відображені пізні підходи автора, а також ураховані чисельні нові роди, що були описані К. Преслем та А. Фі. В роботі «Historia Filicum» Д. Сміт визнавав 212 родів у *Filicales*, що втричі більше, ніж у публікації «Genere filicum» (Hooker, Bauer, 1842).

На думку американського птеридолога Р.М. Трайона (Rolla Milton Tryon), засновниками сучасної птеридології можна вважати Д. Сміта разом із К. Преслем, які працювали незалежно один від одного, проте відстоювали однаковий підхід, що полягав у одночасному використанні вегетативних і репродуктивних ознак, яким вчені надавали однакового значення. Одночасна публікація двох незалежних дуже подібних робіт визначила необхідність нових підходів у систематиці птеридофітів (Tryon, 1952).

Новий підхід був запропонований директором Королівських Ботанічних садів Кью В.Д. Хукером (William Jackson Hooker). У своїй першій фундаментальній роботі «Genere filicum» (Hooker,

Bauer, 1842) він визнав більшість родів, запропонованих його попередниками К. Преслем і Д. Смітом. Однак потім, розпочавши роботу над «Species Filicum» (Hooker, 1844–1864), В.Д. Хукер визнав лише 63 роди, звівши більшість з них у ранг підродів чи секцій. Визначальними для роду він вважав ознаки репродуктивних органів, у той час як ознаки вегетативних органів використовував для встановлення внутрішньородових таксонів (підродів та секцій). Головна відміна у підході до використання ознак між В.Д. Хукером та його попередниками була в тому, що він виділяв первинні ознаки – будова сорусів та індузіїв, які визнавались більш важливими, в той час як К. Пресл і Д. Сміт надавали всім ознакам рівнозначності. В будь-якому випадку, система В.Д. Хукера домінувала в науці майже до початку ХХ сторіччя. Закінчивши публікацію «Species Filicum» у 1864 р., В.Д. Хукер розпочав роботу над конспектом папоротей «Synopsis filicum», що був завершений вже після його смерті Д.Г. Бейкером (Hooker, Baker, 1865). Значення цієї роботи, яка була перевидана практично без змін (Hooker, Baker, 1874), полягає в тому, що це був перший конспект з часів У. Сварца (Swartz, 1806), який набув значної популярності серед флористів, а отже сприяв розповсюдженню та сприйняттю системи В.Д. Хукера (Tryon, 1952).

Приблизно в той самий час була опублікована найбільш детальна робота французького ботаніка А. Фі (Antoine Laurent Arrolinaire Fée) (Fee, 1844–1873) «Genera Filicum», присвячена папоротям. Вона супроводжувалась прекрасними літографіями цих рослин, на яких представлені деталі жилкування, сорусів, індузіїв та спорангіїв. Автор визнавав 181 рід, а ще 7 родам надавав сумнівний статус. Саме А. Фі приділяв велике значення будові спорангіїв і ввів додатковий систематичний критерій – кількість клітин кільця, який порівнював із кількістю зубців перистома в мохів. У подальшому, до робіт Е.Б. Коупленда, цей критерій не використовувався.

Перше відхилення від домінуючої на той час системи В.Д. Хукера було зроблене в роботі швейцарського ботаніка

К.Г. Кріста (Konrad Herman Christ) «Die Farnkrauter der Erbe» (Christ, 1897) і потім розвинуто Людвігом Дільсом (Ludwig Diels) в його обробці для «Naturlichen Pflanzenfamilien» (Diels, 1900). К.Г. Кріст визнав лише 92 роди, акцентуючи увагу на вегетативних органах папоротей, а Л. Дільс, продовжуючи попередню лінію, розширив кількість родів до 130. Він надав новий стимул систематиці птеридофітів, а саме спрямував її від природної в бік філогенетичної. Л. Дільс зробив акцент на філогенетичному представленні родів, що базувалося на особливостях будови сорусів та індузіїв, та відійшов від надання великого значення ознакам вегетативної сфери. Заслугою автора є й те, що він започаткував, по-суті, сучасне використання формального поняття родини, оскільки його попередники часто не надавали важливого значення родинам, об'єднуючи роди в порядки чи надпорядки (Tryon, 1952).

Початок ХХ сторіччя охарактеризувався значним поживленням робіт в галузі біології рослин. Це, зокрема, дослідження з анатомії та морфології рослин К. Гебеля (Karl Ritter von Goebel) (Goebel, 1898–1901, 1928), роботи Ф.О. Боуера (Frederick Oopen Bower) (Bower, 1889, 1900), присвячені морфології, анатомії, росту та розвитку саме папоротей, а також палеоботанічні дослідження А. Севарда (Albert Charles Seward) (Seward, 1898–1917) і Г. Скота (Dukinfield Henry Scott) (Scott, 1900). Саме вони заклали основи розвитку філогенетичної класифікації цієї групи рослин.

Перша спроба повної філогенетичної класифікації папоротей була викладена в 3-томній роботі англійського ботаніка Ф.О. Бауера «The ferns (Filicales) treated comparatively with a view to their natural classification» (Bower, 1923–1928), який застосував низку анатомічних, морфологічних та онтогенетичних ознак. Він визнав 12 родин *Filicales* та 6 еволюційних ліній в *Polypodiaceae*, які ґрунтувалися на відмінах між маргінальними та поверхневими сорусами, хоча і не надав цим лініям формального статусу.

Першим систематиком, який визнав поліфілетичне походження *Polypodiaceae*, був американський ботанік, агроном і міколог

Е.Б. Коупленд (Edwin Bingham Copeland). У своїй роботі «The Oriental Genera of Polypodiaceae» (Copeland, 1929) він вирішив не надавати кожній із ліній Polypodiaceae окремого систематичного статусу, а навпаки, об'єднав їх разом так, щоб утворилась монофілетична група. Таким чином, його Polypodiaceae включала 5 окремих родин з класифікації Ф.О. Бауера (Bower, 1923–1928). Цікаво, що Е.Б. Коупленд нумерував роди в такий спосіб, щоб можна було відобразити їхнє положення на філогенетичному дереві. У 1947 році вийшла друком робота Е.Б. Коупленда «Genera Filicum» (Copeland, 1947), в якій автор визнавав три порядки (*Ophioglossales*, *Marattiales*, *Filicales*), 21 родину та 308 родів, надавши описи кожній із таксономічних категорій. Однак найперша таксономічна робота, що містила діагнози всіх таксономічних категорій папоротей, належить данському ботаніку К. Крістенсену (Carl Christensen). У роботі «Filicinae» (Christensen, 1938) він визнав 12 родин та 230 родів на основі найрізноманітніших ознак. Цій публікації передувала інша важлива робота автора «Index Filicum» (Christensen, 1906), в якій він визнавав 146 родів, а в останньому, випущеному ним додатку, їхня кількість зросла до 213 (Christensen, 1934).

У середині ХХ сторіччя птеридологічні знання були значно розширені за рахунок дослідження флор азіатських тропіків, проведених зокрема «батьком китайської птеридології» Цінь Женьчаном (Ren-Chang Ching) (Ching, 1940; Hu, Ching, 1930–1958) та англійським ботаніком, директором Ботанічного саду Сингапуру Р.Е. Холтумом (Richard Eric Holttum) (Holttum, 1947), які внесли значні зміни у класифікацію папоротей. Зокрема, Цінь (Ching, 1940) розділив Polypodiaceae на 32 родини, об'єднавши їх у сім еволюційних ліній, яким Коупленд пізніше надав ранг родин (Copeland, 1947).

Загалом, зміни відображали тенденції систематики, тобто перехід від штучних систем до природних і від природних до філогенетичних, а самі систематичні підходи детально обговорювалися в публікаціях «The phylogeny and classification

of the ferns» (Jermy et al., 1973) та «Evolution of systematic characters in the ferns» (Taylor, Mickel, 1974).

Системи птеридофітів у другій половині ХХ сторіччя відзначалися нестабільністю й віддзеркалювали погляди їхніх авторів на важливість відомих ознак. В цей період відбувся перехід від концепції великих родин, що була поширена наприкінці ХІХ – на початку ХХ сторіччя (Hooker, 1844–1864; Hooker, Baker, 1865; Christ, 1897; Diels, 1900; Christensen, 1906) до систем із вузьким розумінням родин. Прикладом останньої може бути система італійського птеридолога Р. Пікі-Сермолі (Rodolfo Pichi-Sermolli) (Pichi-Sermolli, 1977), яка включала 443 роди, об'єднані в 64 родини.

Щодо таксонів вищого рангу, то Р. Пікі-Сермолі (Pichi-Sermolli, 1958) виділив чотири підходи для встановлення таксономічного рангу основних філогенетичних груп – псилотових, плаунів, хвощів і папоротей. Перший із підходів полягав у визнанні всіх названих груп у ранзі класів (*Psilopsida*, *Lycopsida*, *Sphenopsida* та *Pteropsida*), причому остання група охоплювала також всі насінні рослини (Jeffrey, 1903; Arnold, 1948). Другий підхід передбачав об'єднання всіх птеридофітів у єдину групу, за виключенням *Psilopsida*, які вважалися спорідненими з *Bryophyta* (Lam, 1948), або незалежною лінією разом із *Psilophytopsida* (Rothmaler, 1951). Третій – це підхід, в якому систематика *Pteridophyta* розглядалася в класичному сенсі, тобто як один відділ, що включає всі судинні спорові рослини (Campbell, 1940; Reimers, 1954). Останній, четвертий, підхід, що був довгий час прийнятий у вітчизняній ботаніці (Жизнь растений, 1978), визначав усі групи в якості незалежних відділів: *Psilophyta* (*Psilotophyta*), *Lycophyta* (*Lycopodiophyta*), *Sphenophyta* (*Equisetophyta*), *Pteridophyta* (*Polypodiophyta*) та *Spermatophyta* (Benson, 1957).

Беручи до уваги як сучасні, так і викопні птеридофіти, Р. Пікі-Сермолі розділив *Pteridophyta* на шість класів: *Lycopsida*, *Sphenopsida*, *Noeggerathiopsida* (тільки викопні таксони),

Psilotopsida, *Psilophytopsida* (тільки викопні таксони) та *Filicopsida* (Pichi-Sermolli, 1958).

Однак найбільш впливовими наприкінці ХХ сторіччя можна вважати системи, викладені в «Ferns and allied plants with special reference to tropical America» (Tryon, Tryon, 1982) і «The families and genera of vascular plants: Pteridophytes and gymnosperms» (Kramer, Green, 1990). Перша система розглядає «ferns and fern allies» у ранзі відділу *Pteridophyta*, що включає 240 родів та 29 родин. Відділ розділений на три класи: *Filicopsida* (24 родини), *Equisetopsida* (1 родина) та *Lycopodiopsida* (3 родини). У другій системі відділ *Pteridophyta* розділений на чотири класи: *Psilotae* (1 родина), *Lycopodiatae* (3 родини), *Equisetae* (1 родина) та *Filicatae* (33 родини).

З початком молекулярної ери в систематиці було відкрито нові взаємозв'язки між основними групами папоротей за допомогою використання філогенетичного аналізу даних секвенування ДНК (Pryer et al., 2001, 2004a, b; Schneider et al., 2004; Schuettpelz et al., 2006; Schuettpelz, Pryer, 2007), тільки морфологічних даних (Schneider, 1996; Stevenson, Loconte, 1996; Schneider et al., 2009) або із використанням як морфологічних, так і молекулярних даних (Pryer et al., 1995, 2001; Schneider, 2007; Lehtonen et al., 2010). Результати цих досліджень були узагальнені в класифікації, розробленій А. Смітом (Alan R. Smith) і К. Прайер (Kathleen M. Pryer) зі співавторами (Smith et al., 2006, 2008). Ця система хоча і не надає птеридофітам формального рангу, однак розділяє дану групу рослин на чотири класи (*Psilotopsida*, *Equisetopsida*, *Marattiopsida*, *Polypodiopsida*), 11 порядків і 37 родин.

Лінійна класифікація папоротей була запропонована нещодавно М. Крістенхузом (Maarten J. M. Christenhusz) зі співавторами (Christenhusz et al., 2011). Згідно до неї, п'ять із шести клад класу *Equisetopsida* (embryophytes), запропонованого для системи всіх наземних рослин (Chase, Reveal, 2009), визнаються в ранзі підкласів (*Lycopodiidae*, *Equisetidae*, *Ophioglossidae*, *Marattiidae*, *Polypodiidae*). Плауни в ній розділені на три родини та п'ять родів, а папороті разом із хвощами на 45 родин і 280 родів. Ця система, хоча і була

розроблена для широкого використання для гербаріїв, колекцій, флор, однак, не набула значного впровадження.

У 2016 році була опублікована перша сучасна консенсусна класифікація вищих спорових рослин, що, за аналогією із системою квіткових, отримала назву PPG I (PPG I, 2016). Відносно таксономічних одиниць найвищого рангу вона цілком співвідносна із запропонованою нещодавно системою всіх форм життя (Ruggiero et al., 2015), яка розглядає плауни та папороті як окремі підвідділи (*Lycopodiophytina* and *Polypodiophytina*), кожний з єдиним класом (*Lycopodiopsida* та *Polypodiopsida*). PPG I формально визнає 337 родів птеридофітів, що на 50% більше, ніж в останній немалекулярній системі (Kramer, Green, 1990). Клас *Lycopodiopsida* включає три порядки, три родини, 18 родів та 1338 видів. Клас *Polypodiopsida* (з чотирма підкласами) налічує 11 порядків, 48 родин, 319 родів, 10 578 видів.

Морфологічні особливості папоротей

Коли мова йде про папороті, найчастіше спадає на думку саме спорофіт. Разом із іншими судинними рослинами папороті розділяють тип життєвого циклу із домінуючою диплоїдною фазою, що передбачає чергування двох поколінь: диплоїдного – спорофіту та невеликого, вільноживучого гаплоїдного – гаметофіту (Sheffield, 2008; Nauffer et al., 2016).

Спорофіт папоротей є переважно багаторічною трав'яною рослиною, тіло якої складається із стебла (кореневища), від якого відходять додаткові корені та листки (рис. 4). Залежно від розмірів кореневища та характеру прикріплення до нього листків можливе формування різноманітних життєвих форм. Більшість папоротеподібних помірних широт є кореневищними багаторічниками. Якщо листки та корені розміщуються рівномірно з усіх боків кореневища, його називають радіальним. У випадку дорсивентрального кореневища листки розміщуються з дорзального боку кореневища, а корені – з вентрального (рис. 4).

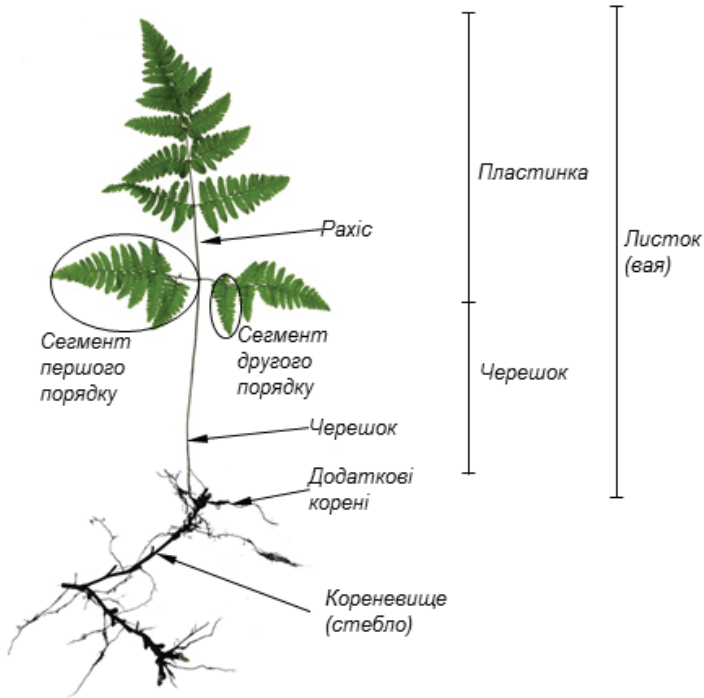


Рис. 4. Схема будови спорофіту папороті на прикладі *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newman

Стебло в папоротей може мати різний ступінь розвитку. Як правило, воно плагіотропне або анізотропне, несе додаткові корені, тобто представлено кореневищем. Його галузження може бути акрогенним, коли бічні відгалуження формуються на осі кореневища біля апексу (Troll, 1937), та філогенним (Goebel, 1928), коли бічні бруньки закладаються на основах листків (філоподіях). Папороті, що галузяться акрогенно, не утворюють розеток (листки розміщуються по одному), а залежно від товщини та довжини кореневища виділяють наступні життєві форми: тонкокореневищні (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman, *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt, *Thelypteris palustris* Schott) і товстокореневищні (*Polypodium vulgare* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), короткокореневищні (*Cornopteris crenulatoserrulata* (Makino) Nakai, *Onoclea sensibilis* L.) і довгокореневищні

(*G. dryopteris*, *Ph. connectilis*, *P. aquilinum*) (рис. 5) (Храпко, 2010). Відповідно папороті з філогенним галуженням формують кілька біоморф (Шорина, 1994). Вертикальнорозеткові папороті утворюють термінальні розетки на коротких вертикальних кореневищах (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée, *Polystichum aculeatum* (L.) Roth ex Mert.). Біоморфа з висхідними розетками формується, коли листки розміщуються на коротких горизонтальних кореневищах (*Osmundastrum cinnamomeum* (L.) C.Presl), косорозеткові форми властиві для видів із анізотропними кореневищами (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs). Повзучерозеткові форми притаманні видам із довгими горизонтальними кореневищами або столонами (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.).

Папороті із прямим ортотропним стеблом трапляються рідко (рис. 6). Невеликі стовбури утворюють, наприклад, види роду *Osmunda* L., *Cibotium* Kaulf. (Olsen, 2007). Однак справжні деревоподібні папороті (представники родин *Dicksoniaceae*, *Metaxuaceae*, *Cibotiaceae* з порядку *Syatheaales*) можуть утворювати стовбури до 15 м заввишки та крону 2–6 м у діаметрі. В деяких тропічних регіонах деревоподібні папороті здатні формувати щільний покрив, так звані «папоротеві ліси» (Large, Braggins, 2004).

Досить незвичною життєвою формою є ліаноподібні папороті як, наприклад, представники роду *Lygodium* Sw., що включає близько 40 видів (PPG I). Ці рослини мають тонке стебло (кореневище) та довгі листки із витким рахісом, здатним чіплятися за опори. Довжина окремих листків може перевищувати 30 м, наприклад у *Lygodium japonicum* (Thunb.) Sw. (Munger, 2005).

Вільно плаваючі гідрофіти, як види родів *Salvinia* Seg. та *Azolla* Lam., представляють ще одну нетипову життєву форму, що може бути взагалі позбавлена коренів (*Salvinia*) (рис. 6).

Листки у папоротей є мегафілами, їх в науковій літературі називають ваями (fronds). Їхня особливість полягає в здатності наростати верхівкою та утворювати на початку відростання



Рис. 5. Кореневища папоротей: А – *Thelypteris palustris* Schott (тонкокореневищний вид з акрогенним галузненням); В – *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott (верхівка кореневища косорозеткового виду з філогенним галузненням); С – *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newman (довгокореневищний вид з акрогенним галузненням).

1 – Зачаток листка (равлик); 2 – кореневище; 3 – додаткові корені; 4 – верхівка кореневища



Рис. 6. Життєві форми папоротей: А – *Dicksonia antarctica* Labill. у Ботанічному саду університету Відня (Австрія) (деревоподібна життєва форма); В – епіфіт *Polypodium vulgare* L. (товстокореневищна життєва форма); С – *Salvinia natans* (L.) All. (вільно плаваючий гідрофіт); D – розеткові епіфіти *Asplenium ruta-muraria* L. та *Asplenium trichomanes* L.; Е – *Dryopteris crassirhizoma* Nakai (вертикально розеткова життєва форма); F – *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray (косорозеткова життєва форма); G – *Thelypteris palustris* Schott (тонкокореневищна життєва форма); H – *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (каудексна життєва форма)

равлик (fiddlehead, crozier) через швидкий ріст нижньої поверхні листка на ранніх етапах розвитку (рис. 7). Серед інших рослин «равлик» характерний також для саговників і деяких квіткових (*Drosera* L.). У той же час у певних папоротей, наприклад у *Ophioglossum* L., *Salvinia*, при відростанні листків равлик не утворюється.

Листки папоротей надзвичайно різноманітні за розмірами та формою. Зазвичай листок складається із черешка та пластинки (рис. 4). Черешок може бути як вираженим, так і фактично відсутнім, а також мати зчленування (види роду *Woodsia* R. Br.). Біологічне значення зчленування полягає у покращенні можливості листків змінювати свою орієнтацію відносно напрямку сонячних променів (Жизнь растений, 1978). Цю ознаку використовують з метою систематики.

Васкуляризація черешка та форма його поперечного перерізу є ще одною важливою систематичною ознакою. Вона була вперше використана К. Преслем (Presl, 1848) та не втрачає своєї актуальності донині (Lommasson, Young, 1971; Hernández-Hernández et al., 2012). Деякі приклади розміщення провідних пучків показано на рис. 8. Так, для видів роду *Asplenium* L. притаманна Х-подібна конфігурація повідної системи в черешках, а для видів роду *Dryopteris* Adans. – окремі провідні пучки, розміщені по колу.

Пластинка листка у папоротей варіює від простої (шилоподібної, лінійної, ланцетної) до багаторазово розсіченої. Деякі приклади простої пластинки показані на рис. 10.

У розсіченій пластинці долі кріпляться до рахісу, який є продовженням черешка та може нести відгалуження або сегменти (рис. 4, 10). Сегменти першого порядку (пера) можуть бути сидячими, або мати черешочки, та, в свою чергу, поділяться на сегменти другого порядку (пір'їнки). Останні часом бувають розсічені на сегменти третього та вище порядків і таким чином формують складно розсічену пластинку.

Жилкування папоротей – ще один об'єкт дослідження як в галузі систематики, так і фізіології (Lommasson, Young, 1971).



Рис. 7. Листки папоротей у період початку вегетації: А – *Lunathyrium pycnosorum* Koidz. (зачаток листка, вкритий лусками та трихомами); В – *Adiantum pedatum* L. (зачаток листка, вкритий поодинокими трихомами); С – *Osmunda regalis* L. (зачаток листка, вкритий повстистими трихомами)

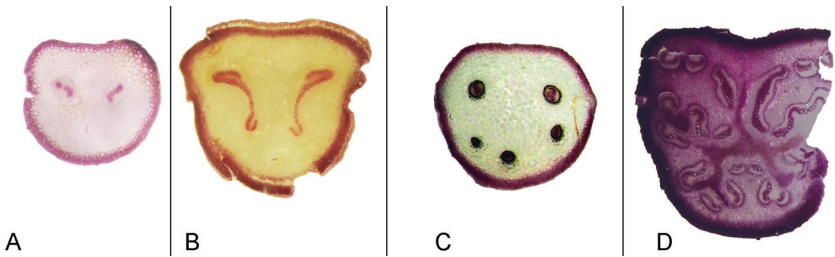


Рис. 8. Васкуляризація черешків (забарвлено реактивом Вейснера): А – *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh.; В – *Athyrium filix-femina* (L.) Roth; С – *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott; D – *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.

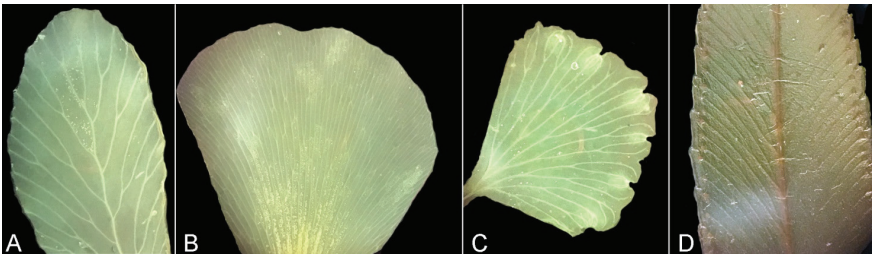


Рис. 9. Типи жилкування листків папоротей: А – *Osmunda regalis* L. (дихотомічне); В – *Marsilea quadrifolia* L. (паралельне з анастомозами); С – *Adiantum hispidulum* Sw. (дихотомічне); D – *Nephrolepis exaltata* (L.) Schott (дихотомічне)

Найпримітивнішим типом жилкування вважають дихотомічне, при якому окремі жилки не утворюють мережі, тому таке жилкування ще називають відкритим. Його можна спостерігати, наприклад, у представників родини *Hymenophyllaceae*, у видів роду *Adiantum* L. тощо. Відкрите жилкування поступається більш досконалому з точки зору ефективності водопостачання листка – сітчастому жилкуванню, що передбачає наявність анастомозів (перетинок) між жилками (Roth-Nebelsick et al., 2001). При сітчастому жилкуванні жилки утворюють окремі осередки (ареоли), що мають у різних таксонів різну форму, розмір і розташування. Деякі приклади жилкування наведені на рис. 9.

Одними зі специфічних утворень вегетативних органів папоротеподібних є луски, які розміщуються як на верхівках кореневищ, так і на черешках, рахісах, іноді на пластинках вай. Вони є одношаровими склеренхіматизованими утвореннями епідерми (енаціями) (Эсау, 1969).

Оскільки деталі будови лусок мають систематичне значення, їхньому мікроскопічному аналізу приділяється значна увага в дослідженнях, присвячених систематиці папоротей (Matos et al., 2009; Gabancho, Prada, 2011; Lin et al., 2011; Вашека, Кліщ, 2013), проте ці ознаки рідко використовуються для таксонів вищого рангу. Луски різняться за формою, кольором та розмірами (рис. 11). Наприклад, для представників родини *Aspleniaceae* притаманні клатратні (сітчасті) луски, що мають потовщені клітинні стінки, які надають лусці вигляд сіточки (рис. 11). Інший цікавий тип лусок – пельтатні (щитоподібні), які прикріплюються не базально, а за допомогою ніжки в центральній частині. Пельтатні луски часто трапляються у папоротей-ксерофітів, оскільки вони здатні відбивати надмірну сонячну радіацію, а також слугують для поглинання вологи, що особливо важливо для стійких до висушування (desiccation tolerant) видів (John, Hasenstein, 2017). Окрім лусок, для папоротей характерні також інші типи покривів – одно- чи багатоклітинні трихоми, що частіше покривають пластинки листків, та залозисті волоски.

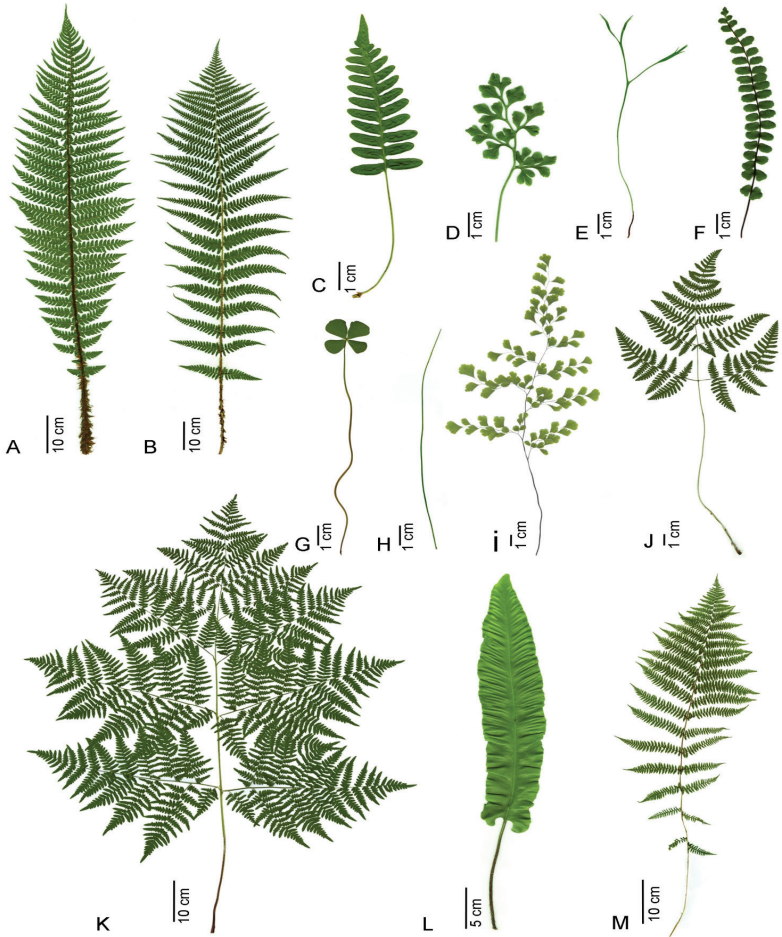


Рис. 10. Морфологічні типи пластинок листків папоротей: А – *Polystichum aculeatum* (L.) Roth ex Mert. (ланцетна, двоперисторозсічена); В – *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott (видовженоеліптична, до основи трохи звужена, двоперисторозсічена); С – *Polypodium vulgare* L. (видовженотрикутна, перисторозсічена); D – *Asplenium ruta-muraria* L. (трикутнояцеподібна, триперисторозсічена); Е – *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. (вильчисто розділена на 2–5 лінійноланцетних часток); F – *Asplenium trichomanes* L. (лінійноланцетна, перисторозсічена); G – *Marsilea quadrifolia* L. (чотирирозсічена); H – *Pilularia globulifera* L. (шилоподібна); I – *Adiantum capillus-veneris* L. (видовженояцеподібна, двоперисторозсічена); J – *Gymnocarpium robertianum* (L.) Newman (широкотрикутна, триперисторозсічена); K – *Pteridium pinetorum* C.N.Page & R.R.Mill (яцеподібнотрикутна, чотириперисторозсічена); L – *Asplenium scolopendrium* L. (суцільна, довгаста); M – *Athyrium filix-femina* (L.) Roth (широколанцетна, двоперисторозсічена)

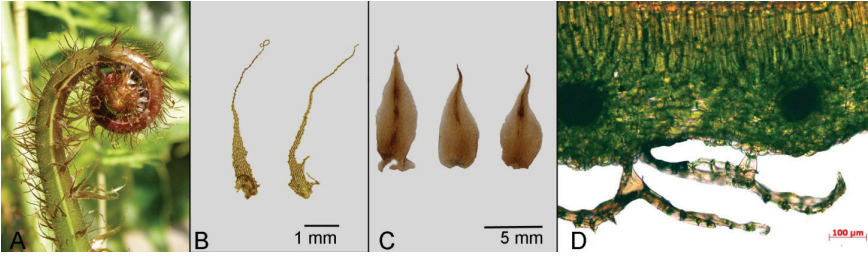


Рис. 11. Луски на листках папоротей: А – *Macrothelypteris* sp. (в період відростання листка); В – *Asplenium ruta-muraria* L. (клатратні луски); С – *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray (двоколірні луски); D – *Asplenium ceterach* L. (поперечний переріз листка, з нижнього боку якого прикріплені пельтанні луски)



Рис. 12. Види з диморфними листками: А – *Osmunda claytoniana* L. (фертильні сегменти розміщені в середній частині листків); В – *Osmundastrum cinnamomeum* (L.) C.Presl (повністю фертильні листки розміщені всередині розетки із стерильних листків); С – *Osmunda regalis* L. (фертильні сегменти розміщені в апікальній частині листків); D – *Pentarrhizidium orientale* (Hook.) Nayata (повністю фертильні листки розміщені всередині розетки із стерильних листків)

Останні, наприклад, спостерігаються в ксерофітних видів роду *Cheilanthes* Sw. (Knobloch et al., 1975), а в представників родів *Osmunda* та *Blechnum* L. верхівкова клітина виділяє слиз, що захищає молоді листки в процесі відростання (Gardiner, Ito, 1987).

Листки папоротей виконують не лише функцію асиміляції, вони також несуть органи нестатевого розмноження – спорангії. Найчастіше обидві функції локалізовані в межах одного листка, що називається трофоспорофіл. Серед папоротеподібних є види, в яких функції асиміляції та спороношення розділені. Так, у представників родини *Onocleaceae* (*Matteuccia* Tod., *Onoclea* L.) є чітка диференціація на асимілюючі (трофофіли) та спороносні (спорофіли) листки. Іноді не вся пластинка листка, а лише деякі сегменти (*Osmunda claytoniana* L.), або апікальна частина (*O. regalis*, *Polystichum acrostichoides* (Michx.) Schott), спеціалізуються на виконанні функції спороношення (рис. 12).

Спороношення – процес нестатевого розмноження папоротей, який передбачає утворення спор, які формуються в спеціалізованих органах – спорангіях. Відомо два основних шляхи утворення спорангіїв, відповідно до яких папороті розподіляють на дві групи – лептоспорангіатні (*Leptosporangiateae* – «тонко спорангієві») та еуспорангіатні (*Eusporangiateae* – «справжньо спорангієві»). Вперше ця особливість розвитку була використана наприкінці XIX сторіччя К.Г. Крістом (Christ, 1897), який застосував ознаку утворення спорангіїв як основну при розподілі папоротей на групи. Сучасними філогенетичними дослідженнями доведено, що лептоспорангіатні папоротні є природною монофілетичною групою, що об'єднує більшість сучасних представників, в той час як еуспорангіатні – складаються з кількох незалежних клад (Smith et al., 2006).

В еуспорангіатних папоротей спорангії відносно великі, а їхня стінка утворюється шляхом периклінальних поділів групи поверхневих клітин (ініціалей), тоді як спорогенна тканина (клітини, які дають початок спорам шляхом мейозу) розвивається з клітин, що залягають під ініціалами стінки спорангію (рис.

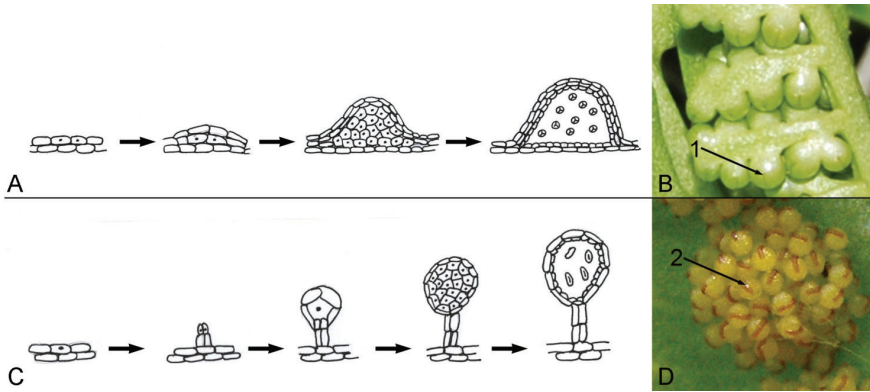


Рис. 13. Типи спорангіїв у папоротей: А – схема утворення спорангію в еуспорангіатних папоротей; В – еуспорангії *Botrychium lunaria* (L.) Sw.; С – схема утворення спорангію у лептоспорангіатних папоротей; D – сорус *Polypodium vulgare* L.

1 – Щілина, якою відкривається еуспорангій; 2 – кільце, що сприяє розкриванню лептоспорангію

13). Такі спорангії сидячі (позбавлені ніжок, або заглиблені в тканину листка), їхні стінки складаються з кількох шарів клітин, а кількість спор, утворених у кожному спорангії, велика – 1000–7000 (Smith et al., 2006). Представники порядків Ophioglossales і Marattiales – єдині сучасні папороті, що утворюють спорангії цього типу. Розкриваються такі спорангії простою щілиною.

На відміну від еуспорангіїв, лептоспорангії менші за розмірами і є похідними однієї поверхневої ініціальної клітини (рис. 13). Подальші поділи призводять до утворення ніжки спорангію та його стінки, яка звичайно є одноклітинною. Такі спорангії розкриваються поперечно або поздовжньо, а кількість спор в одному спорангії є меншою – 1–800 (Smith et al., 2006) у порівнянні із примітивними групами папоротей. Спорангії лептоспорангіатних папоротей мають більш-менш розвинене кільце – спеціалізовану структуру, що сприяє розкриванню спорангію. Кільце являє собою ряд клітин із нерівномірно потовщеними стіками. По мірі випаровування води тонкі тангентальні стінки вгинаються всередину, стягуючи між собою кінці потовщених радіальних стінок, що призводить до

створення тиску понад 300 атмосфер (Жизнь растений, 1978). За дії тиску стінка спорангію розривається в районі стоми (потоншеної ділянки), а саме кільце відгинається назовні. В результаті подальшого випаровування вологи кільце різко повертається в попереднє положення, катапультуючи при цьому спори. Тому розсіювання спор відбувається зазвичай в суху теплу погоду.

Положення кільця та його будова – важлива систематична ознака, яку почав використовувати ще Ф.О. Бауер (Bower, 1923–1928). Як вважається, предковою формою був видовжений спорангій, що розкривався поздовжньо і не має кільця (Bierhorst, 1971). Ймовірно, що найпримітивнішим типом кільця можна вважати верхівкове (горизонтальне) кільце (*Schizaeaceae*, *Lygodiaceae*), яке в процесі еволюції набувало косоного (*Matoniaceae*, *Thyrsopteridaceae*, *Cyatheaceae*, *Dicksoniaceae*), а потім вертикального положення (*Davalliaceae*, *Dryopteridaceae*, *Polypodiaceae*). До систематичних ознак також відносять кількість клітин кільця та їхній колір, що, наприклад, важливо при ідентифікації видів роду *Polypodium*.

Щодо положення спорангіїв, то тут найпримітивнішими вважають термінальні спорангії, які були притаманні найдавнішим із відомих судинних рослин (*Cooksonia*, *Aglaophyton*) (Taylor, Taylor, 1993). Термінальні спорангії розміщуються на верхівках осей і закінчують (термінують) вісь та притаманні лише деяким сучасним *Ophioglossaceae*.

Частіше трапляються маргінальні спорангії, що розміщуються по краях пластинки листка, на кінцях жилок. Вони, як вважають, утворилися в процесі еволюції мегафілу, тобто шляхом сплюснення й зростання окремих осей. Маргінальні спорангії є спільною ознакою родин *Hymenophyllaceae*, *Gleicheniaceae*, *Loxomataceae* та ін. Наступним кроком еволюції став перехід від маргінальних спорангіїв до поверхневих (ламінальних), тобто розміщених на абаксіальній поверхні пластинки листка. В сучасних папоротей можна спостерігати всі стадії переходу від

маргінального до ламінального розміщення, причому останнє трапляється значно частіше (Жизнь растений, 1978).

Ще один процес, що супроводжував еволюцію папоротей, це зближення спорангіїв, зменшення їхніх розмірів та утворення сорусів, тобто груп спорангіїв, що часто мають спільну рецептакулу (плаценту). Поодинокі спорангії в сучасних представників трапляються рідко, зокрема у видів з родин *Schizaeaceae* та *Lygodiaceae*. Наступним кроком до утворення сорусів є зближення спорангіїв, що розміщуються поряд, але не мають загальної рецептакули (плаценти). Так утворюються синангії, тобто ряди зближених спорангіїв, як, наприклад, у *Marattiaceae*. Подальшим кроком стало утворення справжніх сорусів (рис. 14), характерних для більшості лептоспорангіатних папоротей. Перевага сорусів у порівнянні з окремими спорангіями полягає в покращенні постачання поживних речовин, збільшенні поверхні їхнього утворення (за рахунок вип'ячування плаценти) та в створенні механізму неодночасного розкривання спорангіїв, що подовжує в часі процес спороношення.

Захист спорангіїв у папоротей можливий у різний спосіб. Один з них – загинання краю пластинки листка, що створює своєрідний навіс над спорангіями (*Schizaeaceae*), або утворення специфічної кишеньки із епідермальних тканин, що охоплює кожен спорангій (*Lygodium*). Однак найчастіше захист спорангіїв забезпечується наявністю індузію (покривальця), який утворюється як виріст епідерми. Форма сорусів, наявність покривальця (індузія) і характер його прикріплення є важливими систематичними ознаками. Наприклад, рослини роду *Dryopteris* мають округло-ниркоподібні соруси з індузіями, що прикріплюються радіальною борозенкою. Для *Polystichum* Roth типовими є округлі соруси із щитоподібними індузіями (рис. 14), для роду *Athyrium* Roth – видовжені, чи гачкоподібно зігнуті із латеральним індузієм тощо. Інколи (види роду *Woodsia*) індузій може бути розсічений на волосоподібні частки. Функцією індузію є захист спорангіїв у процесі розвитку та дозрівання. Тому, у фазі розсіювання спор індузії часто зморщуються або взагалі опадають (рис. 14).

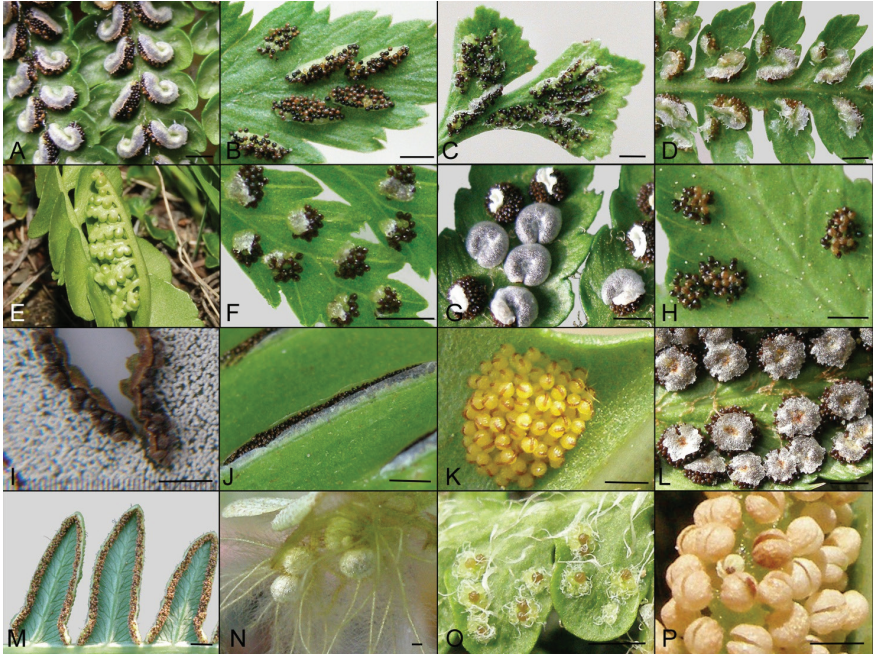


Рис. 14. Типи спороносних структур у папоротей: А – *Lunathyrium pterorachis* (Christ) Sa. Kurata in Nameg. (гачкоподібні соруси вкриті індузіями); В – *Asplenium adiantum-nigrum* L. (соруси прями, вкриті латеральними індузіями); С – *Asplenium ruta-muraria* L. (соруси прями, вкриті латеральними війчастими індузіями); D – *Athyrium filix-femina* (L.) Roth (гачкоподібні соруси, вкриті індузіями); E – *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (спorangії поодинокі, великі); F – *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. (соруси із ковпачкоподібними індузіями); G – *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott (соруси вкриті округло-ниркоподібними індузіями, що прикріплюються поздовжньою борозенкою); H – *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newman (соруси округлі, без індузіїв); I – *Cheilanthes argentea* (Gmel.) Kunze (ценосоруси вкриті краєм листової пластинки); J – *Asplenium scolopendrium* L. (соруси розміщені попарно вздовж жилки листка та вкриті пливчастим індузієм); K – *Polypodium vulgare* L. (сорус голий, без індузію); L – *Polystichum lonchitis* (L.) Roth (соруси округлі, вкриті шкірястим індузієм, що кріпиться в центрі); M – *Pteridium pinetorum* C.N.Page & R.R.Mill (ценосоруси вкриті краєм листової пластинки); N – *Salvinia natans* (L.) All. (соруси підводні, кулясті, вкриті подвійним індузієм); O – *Woodsia ilvensis* (L.) R.Br. (соруси округлі, з індузіями, розсіченими на волосоподібні частки); P – *Osmunda regalis* L. (спorangії поодинокі, розміщені на осі спорофілу)

Функція захисту сорусів може забезпечуватись поєднанням загнutoї пластинки листка та індузіїв (*Adiantum*, *Pteridium* Gled. ex Scop.) або наявністю парафіз – ниткоподібних структур, що розміщуються між спорангіями (*Cibotiaceae*, *Cyatheaceae*, *Dicksoniaceae*). Для певних родів притаманні соруси, які не мають індузіїв, наприклад *Gymnocarpium* Newman, *Polypodium* L. тощо (рис. 14).

У середині спорангіїв утворюються спори. Спора – це одноклітинна структура, орган нестатевого розмноження папоротей. Утворенню спор передує мейоз, що відбувається в спорогенній тканині спорангіїв. Кількість спор, утворених в одному спорангії, значно варіює від однієї (у різноспорових представників) до кількох тисяч (у *Ophioglossaceae*). Для більшості лептоспорангіатних папоротей характерна невелика кількість спор на один спорангій (32, 64 шт.) (Smith et al., 2006).

Утворившись шляхом редуційного поділу, спора є першою стадією гаметофіту в життєвому циклі птеридофітів. Незважаючи на простоту будови, спорам притаманні певні характерні особливості, які застосовуються з метою систематики та філогенії (рис. 15). Фундаментальною відмінністю між групами птеридофітів є рівно- та різноспоровість. Рівноспорові папороті утворюють лише один тип спор, у той час як різноспорові птеридофіти формують два типи спор, які розвиваються відповідно в мега- й мікроспорангіях, а отже їхні гаметофіти є одностатевими. Більшість папоротей є рівноспоровими рослинами і лише представники порядків *Isoëtales* Prantl, *Selaginellales* Prantl, *Salviniales* Link мають диференціацію на мега- та мікроспори (це тема детально обговорюється нижче).

Спори птеридофітів поділяють на два види залежно від типу пори (щілини), яка утворюється на рубці між сусідніми спорами в тетраді та через яку відбувається проростання. Трилетні (трищілинні) спори формуються симультантно, тобто одночасним поділом материнської клітини спори, в результаті чого утворюються чотири тетраедричні спори. Кожна з них контактує із трьома сусідніми, що сприяє формуванню щілини у вигляді трьохпроменевого шва із вершиною в місці поєднання.

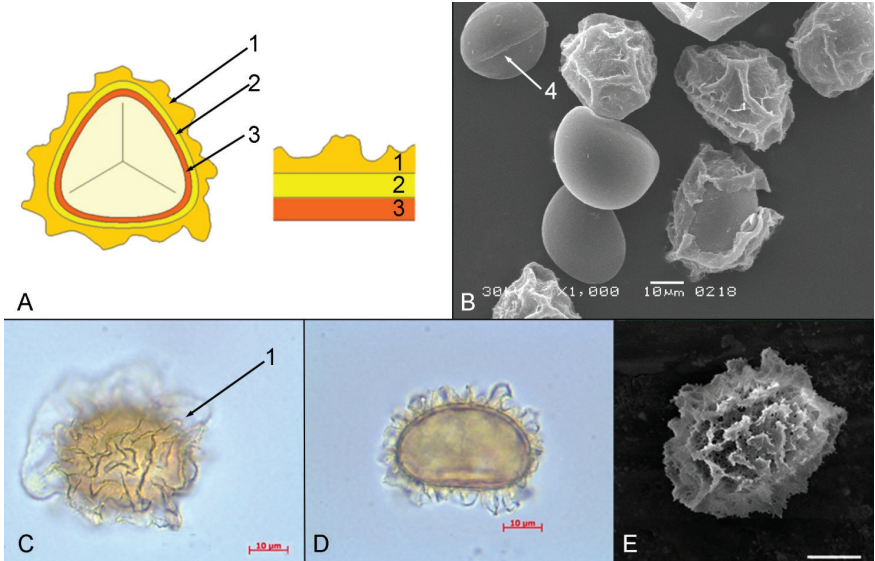


Рис. 15. Типи спор у папоротей: А – схема будови спори; В – спори *Athyrium filix-femina* (L.) Roth (видно однощільні спори з периспориєм та без нього); С, D – спори *Polystichum acrostichoides* (Michx.) Schott (світлова мікроскопія, видно периспориї); Е – спори *P. acrostichoides* (скануюча електронна мікроскопія).

1 – Периспориї; 2 – екзоспориї; 3 – ендоспориї; 4 – щілина

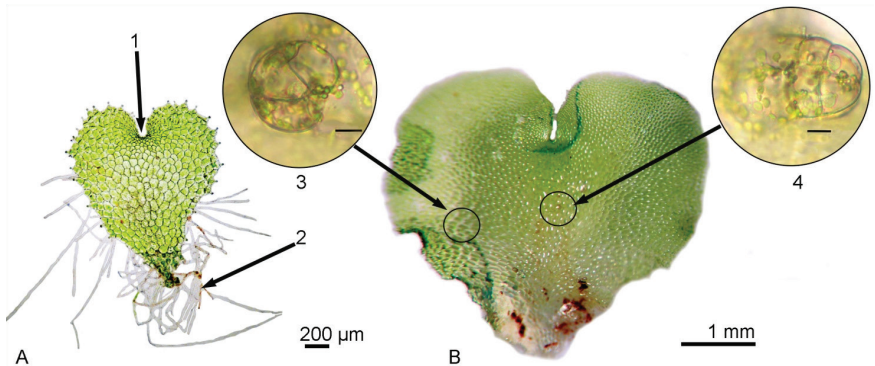


Рис. 16. Гаметофіт *Polystichum aculeatum* (L.) Roth ex Mert.: А – рання фаза формування серцеподібного талому (50–60 днів); В – зрілий талом (100 днів).

1 – Меристемагична зона (виїмка); 2 – ризоїди; 3 – антеридій; 4 – архегоній

Монолетні (однощільніні) спори мають щілину у вигляді прямої лінії, яка вказує на вертикальну вісь, по якій відбувся поділ материнської клітини спори.

Трилетні спори, як правило, мають округло-тетраедричну форму та притаманні представникам порядків *Ophioglossales*, *Osmundales*, *Hymenophyllales*, *Cyatheales*, *Salviniales* тощо. Монолетні спори типово овальні або бобоподібні (увігнуті проксимально та випуклі дистально). Види з таким типом спор домінують за кількістю у флорі України, це представники родин *Aspleniaceae*, *Thelypteridaceae*, *Woodsiaceae*, *Blechnaceae*, *Dryopteridaceae* тощо.

Спори папоротей мають три оболонки (Гричук, Моносзон, 1971) (рис. 15). Дві з них утворюються протопластом безпосередньо клітини спори. Це внутрішня целюозна оболонка – ендосорій (інтина) та зовнішня – екзоспорій (екзина). На відміну від більшості квіткових, екзоспорій папоротей гладенький та безструктурний, лише в деяких представників має виражену скульптуру. Наприклад, екзоспорій у роду *Polypodium* крупнобугристий, а у *Athyrium* – ямчастий. Значно різноманітнішою є структура периспорія (перини), який утворюється із плазмодію (клітин тапетуму, що руйнуються). Периспорій має чіткі морфологічні характеристики, може щільно прилягати до спори або зовсім відділятися від неї, що дозволяє використовувати ці ознаки з метою систематики та філогенії (рис. 15).

Спори папоротей є відносно стійкими до дії умов зовнішнього середовища, що дозволяє говорити про утворення в ґрунті банків спор (Dyer, Lindsay, 1992). Тривалість їхнього зберігання пов'язана також із наявністю хлорофілу. В більшості папоротей клітина спор містить лише пропластиди й тому вони мають жовте, коричневе або майже чорне забарвлення. Однак спори деяких видів (*Osmundaceae*, *Hymenophyllaceae*, *Grammitis*) містять розвинені хлоропласти зеленого забарвлення. Такі спори не мають періоду спокою та проростають одразу.

Процес проростання спор і формування гаметофітів, вплив на нього біо- та абіотичних факторів – ще один об'єкт біологічних

досліджень (Suo et al., 2015). Як за своїм зовнішнім виглядом, так і за характером розвитку гаметофіти папоротей відрізняються значною різноманітністю. Так, різноспорові птеридофіти мають вкрай редуковані гаметофіти, розвиток яких практично обмежений стінками спори. У більшості інших представників гаметофіти вільноживучі й поділяються на дві основні групи – наземні, зелені (фотосинтезуючі) та підземні, позбавлені хлорофілу (мікоризні). Найважливішими морфологічними ознаками гаметофітів вважають: тип проростання (три типи полярного проростання – *Anemia*-, *Osmunda*- та *Vittaria*-тип; та шість типів екваторіального проростання – *Cyathea*-, *Christiopteris*-, *Gleichenia*-, *Hymenophyllum*-, *Mecodium*- і *Trichomanes*-тип), шлях утворення гаметофіту (*Osmunda*-, *Marattia*-, *Adiantum*-, *Drynaria*-, *Ceratopteris*-, *Kaulinia*-, *Aspidium*-тип); морфологія зрілого гаметофіту; походження проталіальних трихом і морфологія статевих органів (антеридіїв та архегоніїв) (Nayar, Kaur, 1971). Для багатьох лептоспорангіатних папоротей притаманний серцеподібний гаметофіт, на нижній поверхні якого формуються ризоїди, антеридії й архегонії (рис. 16). Процес розвитку та онтогенезу гаметофітів летроспорангіатних папоротей розглянуто нижче.

Процес запліднення супроводжується утворенням першої клітини нестатевого диплоїдного покоління (спорофіту). Спорофіт деякий час пов'язаний із гаметофітом, який поступово втрачає зелений колір і відмирає, а спорофіт продовжує свій розвиток, досягаючи за певний проміжок часу фази спороношення.

Більшість представників групи є багаторічниками, хоча деякі види мають дуже короткий онтогенез, який може тривати кілька місяців (*Salvinia natans*, *Anogramma leptophylla* (L.) Link) або всього 30 днів, як, наприклад, у *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn., що робить цю рослину зручним модельним об'єктом (c-fern).

Надзвичайна різноманітність біоморф, екологічних груп, адаптаційних пристосувань, наявність унікального життєвого циклу, безумовно, давнє походження – все це робить сучасні птеридофіти цікавим об'єктом для подальших наукових досліджень.

Література

- Вашека О.В., Безсмертна О.О. *Атлас папоротей флори України*. Київ: Паливода, 2012. 160 с.
- Вашека О., Кліщ Ю. Діагностичне значення будови лусок папоротей роду *Asplenium* L. Флори України. *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біологічна*. 2013. 61. Р. 51–57.
- Гричук В.П., Монозон М.Х. *Определитель однолучевых спор папоротников*. М.: Наука, 1971. 126 с.
- Дайнеко Н.М., Жадько С.В. *Ботаника: Анатомія і морфологія рослин*. Чернігов: Десна Поліграф, 2016. 36 с.
- Жизнь растений. Том 4. Мхи. Планктоны. Хвоици. Папоротники. Голосеменные растения*. Под ред. И.В. Грушвицкого, С.Г. Жилина. М.: Просвещение, 1978. 447 с.
- Храпко О.В. Структурные особенности папоротников. *Бюлл. БСИ ДВО РАН. Владивосток*. 2010. 5. С. 160–166.
- Шорина Н.И. *Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae*: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаника». Москва, 1994. 34 с.
- Эсау К. *Анатомия растений*. М.: Мир, 1969. 565 с.
- Arnold C.A. Classification of gymnosperms from the viewpoint of paleobotany. *Botanical Gazette*. 1948. 110. P. 2–12.
- Bateman R.M., Crane P.R., DiMichele W.A., Kenrick P.R., Rowe N.P., Speck T., Stein W.E. Early evolution of land plants: Phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1998. 29. P. 263–292.
- Beerling D.J., Fleming A.J. Zimmermann's telome theory of megaphyll leaf evolution: a molecular and cellular critique. *Current Opinion in Plant Biology*. 2007. 10. P. 1–9.
- Beerling D.J., Osborne C.P., Chaloner W.G. Evolution of leaf-form in land plants linked to atmospheric CO₂ decline in the Late Palaeozoic era. *Nature*. 2001. 410. P. 352–354.
- Benson L. *Plant Classification*. Boston: D.C. Heath and Company, 1957. 688 p.
- Bierhorst D.W. *Morphology of Vascular Plants*. New York: Macmillan, Inc., 1971. 560 p.
- Bower F.O. The comparative examination of the meristems of ferns, as a phylogenetic study. *Annals of Botany*. 1889. 3. P. 305–392.
- Bower F.O. Studies in the morphology of spore-producing members. IV. The leptosporangiate ferns. *Proceedings of the Royal Society*. 1900. 65. P. 96–99.
- Bower F.O. *The ferns (Filicales) treated comparatively with a view to their natural classification*. Cambridge: Cambridge University Press, 1923–1928. Vols 1–3.

- Campbell D.H. *The evolution of the land plants*. London: Stanford University Press, 1940. 731 p.
- Chase M.W., Reveal J.L. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2009. 161. P. 122–127.
- Ching R.-C. On natural classification of the family “Polypodiaceae”. *Sunyatsenia*. 1940. 5. P. 201–268.
- Christ K.H.H. *Die Farnkräuter der Erde, Beschreibende Darstellung der Geschlechter und wichtigeren Arten der Farnpflanzen mit besonderer Berücksichtigung der exotischen*. Jena: Gustav Fischer, 1897. 388 p.
- Christenhusz M.J.M., Zhang X.-C., Schneider H. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa*. 2011. 19. P. 7–54.
- Christensen C.F. *Index filicum, sive, Enumeratio omnium generum specierumque filicum et Hydropteridum ab anno 1753 ad finem anni 1905 descriptorium: adjectis synonymis principalibus, area geographica, etc.* Hafniae: apud H. Hagerup, 1906. 744 p.
- Christensen C.F. *Supplement III: Index Filicum, Supplementum Tertium, pro Annis 1917–1933*. Hafniae: apud H. Hagerup, 1934. 220 p.
- Christensen C. Filicinae. In: *Manual of Pteridology*. Eds Fr. Verdoorn, A.H.G. Alston, I. Andersson-Kottö. Dordrecht: Springer, 1938. P. 522–550.
- Copeland E.B. The oriental genera of Polypodiaceae. *University of California publications in botany*. 1929. 16. P. 45–128.
- Copeland E.B. *Genera Filicum the Genera of Ferns. Annales Cryptogamici et phytopathologici (incorporating Annales Bryologici)*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica Co., 1947. 247 p.
- Desvaux N.A. *Prodrome de la famille des fougères*. 1827. 180 p.
- Diels L. Pteridophyta. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 1. Teil, Abteilung 4. Eds A. Engler, K. Prantl. Leipzig: Engelmann, 1900. 368 p.
- Dyer A.F., Lindsay S. Soil spore banks of temperate ferns. *American Fern Journal*. 1992. 82(3). P. 89–123.
- Fee A.L.A. *Genera Filicum* (Mémoires sur la famille des fougères, olvols 1–13). Strasbourg: Berger-Levrault, 1844–1873.
- Gabancho L.R., Prada C. The genus *Hymenasplenium* (*Aspleniaceae*) in Cuba, including new combinations for the Neotropical species. *American Fern Journal*. 2011. 101(4). P. 265–281.
- Gardiner W.M.A., Ito T.F.L.S. On the structure of the mucilage-secreting cells of *Blechnum occidentale* L., and *Osmunda regalis* L. *Annals of Botany*. 1887. 1(1). P. 27–54.
- Goebel K. *Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen*. Jena: G. Fischer, 1898–1901. 838 S.

- Goebel K. *Organographie der Pflanzen*. Bd 1. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1928. 642 S.
- Gola E.M., Jernstedt J.A., Lagórska-Marek B. Vascular architecture in shoots of early divergent vascular plants, *Lycopodium clavatum* and *Lycopodium annotinum*. *New Phytologist*. 2007. 174. P. 774–786.
- Haufler C.H., Pryer K.M., Schuettpeiz E., Sessa E.B., Farrar D.R., Moran R., Schneller J.J., Watkins Jr. J.E., Windham M.D. Sex and the single gametophyte: Revising the homosporous vascular plant life cycle in light of contemporary research. *BioScience*. 2016. <http://doi.org/10.1093/biosci/biw108>
- Hawgood B.J. Sir James Edward Smith (1759-1828) MD FRS, botanist, co-founder of the Linnean Society of London. *Journal of Medical Biography*. 2009. 17(2). P. 116–119.
- Hernández-Hernández V., Terrazas T., Mehltreter K., Angeles G. Studies of petiolar anatomy in ferns: structural diversity and systematic significance of the circumendodermal band. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2012. 169. P. 596–610.
- Holtum R.E. A revised classification of leptosporangiate ferns. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1947. 53. P. 123–158.
- Hooker W.J. *Species Filicum*. 5 vols. London: Pamplin, 1844–1864.
- Hooker W.J., Bauer F. *Genera filicum, or illustrations of the ferns, and other allied genera*. London: Bohn, 1842. 120 p.
- Hooker W.J., Baker J.G. *Synopsis Filicum*. London: R. Hardwicke, 1865. 455 p.
- Hooker W.J., Baker J.G. *Synopsis Filicum*. Ed. 2. London: R. Hardwicke, 1874. 559 p.
- Hu H.H., Ching R.C. *Icones filicum sinicarum*. 1930–1958.
- Jeffrey E.C. The structure and development of the stem in the pteridophyta and gymnosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1903. 195. P. 119–146.
- Jermy A.C., Crabbe J.A., Thomas B.A. The phylogeny and classification of the ferns. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1973. 67. Suppl. 1. 284 p.
- John S.P., Hasenstein K.H. The role of peltate scales in desiccation tolerance of *Pleopeltis polypodioides*. *Planta*. 2017. 245. P. 207–220.
- Kessler M. Biogeography of ferns. In: *Fern ecology*. Eds K. Mehltreter, L.R. Walker, J.M. Sharpe. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. P. 22–60.
- Knobloch I.W., Rasmussen H.P., Johnson V.S. Scanning electron microscopy of trichomes of *Cheilanthes (Sinopteridaceae)*. *Brittonia*. 1975. 27. P. 245–250.
- Kramer K.U., Green P.S. Pteridophytes and gymnosperms. In: *The families and genera of vascular plants*. Ed. K. Kubitzki. Berlin: Springer-Verlag, 1990. Vol. 1. P. 1–404.

- Lam H.J. Classification and the new morphology. *Acta Biotheoretica*. 1948. 8. P. 107–154.
- Large M.F., Braggins J.E. *Tree Ferns*. Portland, OR: Timber Press, Inc., 2004. 359 p.
- Lehtonen S., Tuomisto H., Rouhan G., Christenhusz M.J.M. Phylogenetics and classification of the pantropical fern family Lindsaeaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2010. 163. P. 305–359.
- 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*. *American Fern Journal*. 2011. 101(4). P. 295–306.
- Linnaeus C. *Species plantarum*. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753. 560 p.
- Linnaeus C. *Genera plantarum*. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1754. 500 p.
- Lommasson R.C., Young C.H., Jr. Vascularization of Fern Leaves. *American Fern Journal*. 1971. 61(2). P. 87–93.
- Moran R.C. *A Natural History of Ferns*. Portland, OR: Timber Press, 2004. 302 p.
- Matos F.B., Labiak P.H., Sylvestre L.S. A new Brazilian species of the genus *Asplenium* L. (*Aspleniaceae*). *American Fern Journal*. 2009. 99(2). P. 101–105.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, 1999. 345 p.
- Munger G.T. *Lygodium* spp. In: *Fire Effects Information System* [Online]. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences, 2005.
- Nayar B.K., Kaur S. Gametophytes of homosporous ferns. *The Botanical Review*. 1971. 37. P. 295–396.
- Olsen S. *Encyclopedia of garden ferns*. Portland, Oregon: Timber Press, 2007. 444 p.
- Pichi-Sermolli R.E.G. The higher taxa of the *Pteridophyta* and their classification. In: *Systematics of today*. Ed. O. Hedberg. Uppsala: Lundequist, 1958. P. 70–90.
- Pichi Sermolli R.E.G. Tentamen pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia*. 1977. 31. P. 313–512.
- Presl C. *Tentamen Pteridographiae*. Prague: Theophilus Haase, 1836. 290 p.
- Presl C. *Catalogue of Ferns: After the Arrangement of C. Sprengel*. Whittaker and Company, 1841. 29 p.
- Presl C. *Supplementum tentaminis Pteridographiae*. *Abhandlungen der Bohmischen Gesellschaft der Wissenschaften*. 1845. 4. P. 261–380.
- Presl C. *Supplementum Tentaminis Pteridographiae*. 1847. 264 p.
- Presl C. *Die Gefässbündel im Stipes der Farrn*. 1848. 356 p.
- Pryer K.M., Smith A.R., Skog J.E. Phylogenetic relationships of extant pteridophytes based on evidence from morphology and rbcL sequences. *American Fern Journal*. 1995. 85. P. 205–282.

- Pryer K.M., Schneider H., Smith A.R., Cranfill R., Wolf P.G., Hunt J.S., Sipes S.D. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature*. 2001. 409. P. 618–622.
- Pryer K.M., Schneider H., Magallo S.N. The radiation of vascular plants. In: *Assembling the tree of life*. Eds J. Cracraft, M.J. Donoghue. Oxford: Oxford University Press, 2004a. P. 138–153.
- Pryer K.M., Schuettpelz E., Wolf P.G., Schneider H., Smith A.R., Cranfill R. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany*. 2004b. 91. P. 1582–1598.
- Pteridophyte Phylogeny Group (PPG I). A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution*. 2016. 54. P. 563–603.
- Reimers H. Abteilung: *Pteridophyta*. Farnpflanzen. In: *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*. Eds H. Melchior, E. Werdermann. Berlin-Nikolassee: Borntraeger, 1954. P. 269–311.
- Ross M. Mapping the world's pteridophyte diversity – systematics and floras. In: *Pteridology in Perspective*. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996. P. 29–42.
- Rothmaler W. Die Abteilungen und Klassen der Pflanzen. *Feddes Repertorium*. 1951. 54. P. 256–266.
- Roth-Nebelsick A., Uhl D., Mosbrugger V., Kerp H. Evolution and Function of Leaf Venation Architecture: A Review. *Annals of Botany*. 2001. 87. P. 553–566.
- Ruggiero M.A., Gordon D.P., Orrell T.M., Bailly N., Bourgoin T., Brusca R.C., Cavalier-Smith T., Guiry M.D., Kirk P.M. A higher level classification of all living organisms. *PLoS ONE*. 2015. <http://doi.org/10: e0119248>
- Rutishauser R. Polymerous leaf whorls in vascular plants: Developmental morphology and fuzziness of organ identities. *International Journal of Plant Sciences*. 1999. 160. P. 81–103.
- Schneider H. *Vergleichende Wurzelanatomie der Farne*. Aachen: Shaker-Verlag, 1996. 240 S.
- Schneider H., Schuettpelz E., Pryer K.M., Cranfill R., Magallon S., Lupia R. Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature*. 2004. 428. P. 553–557.
- Schneider H. Plant morphology as the cornerstone to the integration of fossils and extant taxa in phylogenetic systematics. *Species, Phylogeny and Evolution*. 2007. 1. P. 65–74.
- Schneider H., Smith A.R., Pryer K.M. Is morphology really at odds with molecules in estimating fern phylogeny? *Systematic Botany*. 2009. 34. P. 455–475.
- Schuettpelz E., Korall P., Pryer K.M. Plastid atpA data provide improved support for deep relationships among ferns. *Taxon*. 2006. 55. P. 987–906.
- Schuettpelz E., Pryer K.M. Fern phylogeny inferred from 400 leptosporangiate species and three plastid genes. *Taxon*. 2007. 56. P. 1037–1050.
- Scott D.H. *Studies in Fossil Botany*. London: A. & C. Black, 1900. 553 p.

- Seward A.C. *Fossil plants; a text-book for students of botany and geology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1898–1917.
- Sheffield E. Alternation of generations. In: *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Eds T.A. Ranker, C.H. Haufler. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. P. 49–74.
- Smith J.E. Tentamen Botanicum de Filicum Generibus Dorsiferarum. *Mém. Acad. Roy. Sci. Turin*. 1793. 5. P. 401–422.
- Smith J. An arrangement and definition of the genera of ferns. *Journal of Botany, British and Foreign*. 1841. 4. P. 147–198.
- Smith J. An arrangement and definition of the genera of ferns. *London Journal of Botany*. 1843. 1. P. 419–438, 659–668; 2. P. 378–394.
- Smith J. *Historia filicum*. London: MacMillan, 1875. 429 p.
- Smith A.R. Comparison of fern and flowering plant distributions with some evolutionary interpretations for ferns. *Biotropica*. 1972. 4. P. 4–9.
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G. A classification for extant ferns. *Taxon*. 2006. 55. P. 705–731.
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G. Fern classification. In: *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Eds T.A. Ranker, C.H. Haufler. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. P. 417–467.
- Stevenson D.W., Loconte H. Ordinal and familial relationships of pteridophyte genera. In: *Pteridology in perspective*. Eds J.M. Camus, R.J. Johns, M. Gibby. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996. P. 435–467.
- Suo J., Chen S., Zhao Q., Shi L. Fern spore germination in response to environmental factors. *Frontiers in Biology*. 2015. 10(4). P. 358–376.
- Swartz O. *Synopsis Filicum*. Kiliae, 1806. 445 p.
- Taylor T.N., Mickel J.N. Evolution of systematic characters in the ferns. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1974. 61. P. 307–309.
- Taylor T.N., Taylor E.L. *The Biology and Evolution of Fossil Plant*. Pearson College Div, 1993. 982 p.
- Troll W. *Vergleichende Morphologie der Höheren Pflanzen*. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1937. 288 S.
- Tryon R.M. A sketch of the history of fern classification. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1952. 39. P. 255–262.
- Tryon R.M., Tryon A.F. *Ferns and allied plants with special reference to tropical America*. New York: Springer, 1982. 857 p.
- Zimmermann W. Die Telomtheorie. *Biologe: Monatsschrift zur Wahrung der Belange der Deutschen Biologen*. 1938. 7. P. 385–391.

Розділ 2. Онтогенез та морфологічна характеристика представників відділу *Polypodiophyta*

Особливості онтогенезу *Salvinia natans*, *Polystichum aculeatum* і *Dryopteris filix-mas*

Войтенко Л.В., Васюк В.А.

Salvinia natans (L.) All. (сальвінія плаваюча) належить до класу *Polypodiopsida* Cronquist, Takht. & W.Zimm, підкласу *Polypodiidae* Cronquist, Takht. & W.Zimm, порядку *Salviniales* Link, родини *Salviniaceae* Martinov (2/21).

У монотипній родині *Salviniaceae* є лише один рід *Salvinia*, який об'єднує 12 видів (Smith et al., 2006). Це невеликі рослини, поширені здебільшого в тропічних і субтропічних широтах, рідше в помірному поясі. В Україні є лише один дикорослий реліктовий вид *Salvinia natans*, включений у Червону книгу (рис. 1).



Рис. 1. Загальний вигляд папороті *Salvinia natans*

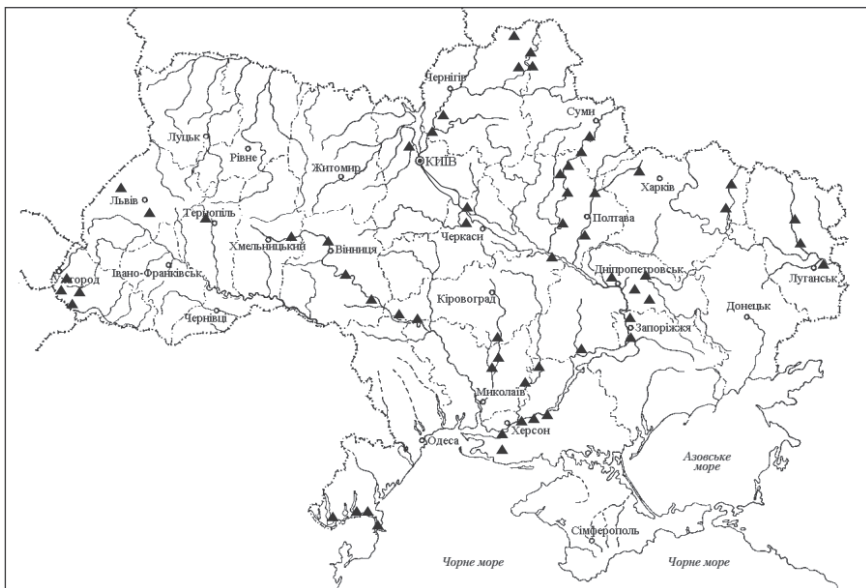


Рис. 2. Картохема поширення *Salvinia natans* в Україні (за: Зелена книга України, 2009)

Однорічний гідрофіт папороть *S. natans* із літньо-зеленим феноритмотипом зростає на межі повітряного й водного середовищ (Дубина на ін., 2003). У межах температурно-меридіонального ареалу вид трапляється спорадично (Meusel et al., 1965). Розповсюджений у мезоевтрофних та евтрофних прісноводних замкнутих або слабкопроточних водоймах із мулистопісчаним дном та в іригаційних каналах. У межах України (рис. 2) трапляється у водоймах долин Дніпра, Десни, Сіверського Дінця, Південного Бугу, Дністра, Дунаю, Ужа, Латориці, Боржави, а також у ставках Лісостепу та Степу (Зелена книга..., 2009).

Життєвий цикл розвитку сальвінії представлений двома незалежними поколіннями: безстатевим – спорофіт і статевим – гаметофіт. Дорослий спорофіт сальвінії характеризується клональною будовою, утворюється під час формування нових модулів, які розвиваються навколо центральної (найстарішої) частини рослини радіально (рис. 3).

Складність структури клону визначається його віком. Чим старіший клон, тим складніше його структура (рис. 4). Розростання модулів клону протікає подібно до росту бічних гілок у судинних рослин (Galka, Szmeja, 2013).

Пристосування до водного способу життя забезпечується завдяки особливостям протостели (провідна система) стебла і вай папороті, яка містить багато повітряних камер і майже не має механічних елементів. Папороть *S. natans* складається з тонкого, розгалуженого, горизонтального стебла, на якому ваї розташовані кільцями в шість і більше рядів. Кожне кільце сформоване з двох плаваючих (надводних) і однієї зануреної (підводної) вай. Плаваючі ваї овально-довгасті або еліптичні, цілокраї, товстуваті, гігоморфні з короткими черешками. Підводні – багатократно розсічені на 8–12 ниткоподібних сегментів, які густо вкриті багатоклітинними волосками темно-бурого, іноді коричневого кольору, зовні схожі на корені (рис. 5).

На адаксіальній поверхні плаваючих вай містяться сосочки з трихомами, на абаксіальній – зіркоподібні волоски. Плаваючі та занурені ваї відрізняються за мікроструктурою поверхні й фізіологічними функціями. У плаваючих ваях активно відбувається фотосинтез, тоді як занурені – забезпечують мінеральне живлення, газообмін і утримують рослини на поверхні водойми (Холодний, 1924; Щербатюк та ін., 2015).

Розмножується *S. natans* вегетативно або спорами. Розвиток спорофіту папороті триває близько 60 днів, як у надземних папоротей (Sawamura et al., 2009). Рослини гетероспорові. Мікрота мегаспори утворюються всередині мікро- і мегаспорангіїв, які містяться, відповідно, в кулеподібних спорокарпях, зібраних у групи по 3–8 штук біля основи занурених вай.

Кожний мегаспорангій продукує 32 спори, із яких життєздатність зберігає лише одна (70–75 мкм у діаметрі), а мікроспорангії містять 64 мікроспори (20 мкм у діаметрі). З макроспори розвивається жіночий гаметофіт, з мікроспори – чоловічий (Galka, Szmeja, 2013).

Рис. 3. Спорофіт *Salvinia natans* на ранній стадії розвитку

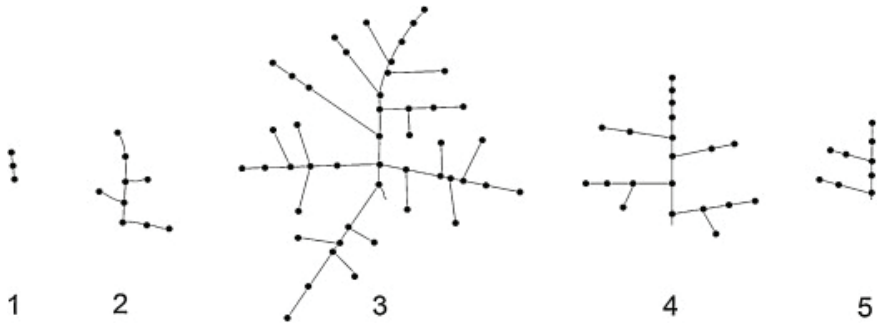
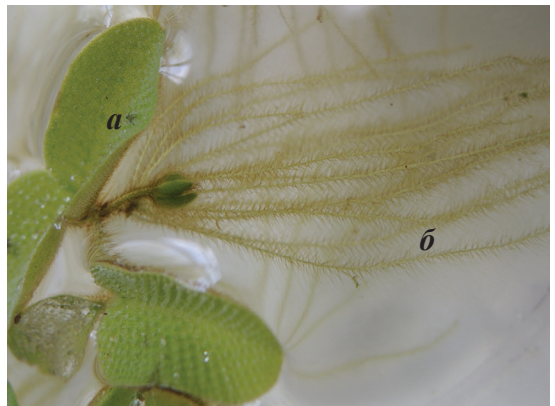


Рис. 4. Клональна архітектура розвитку (1–3) і дезінтеграція (4, 5).

Стадії розвитку: 1 – рання, 2 – субоптимальна, 3 – оптимальна; 4 – субтермінальна, 5 – термінальна стадія дезінтеграції (за: Galka, Szmecja, 2013)

Рис. 5. Плаваючі (а) та занурені (б) ваї *Salvinia natans*



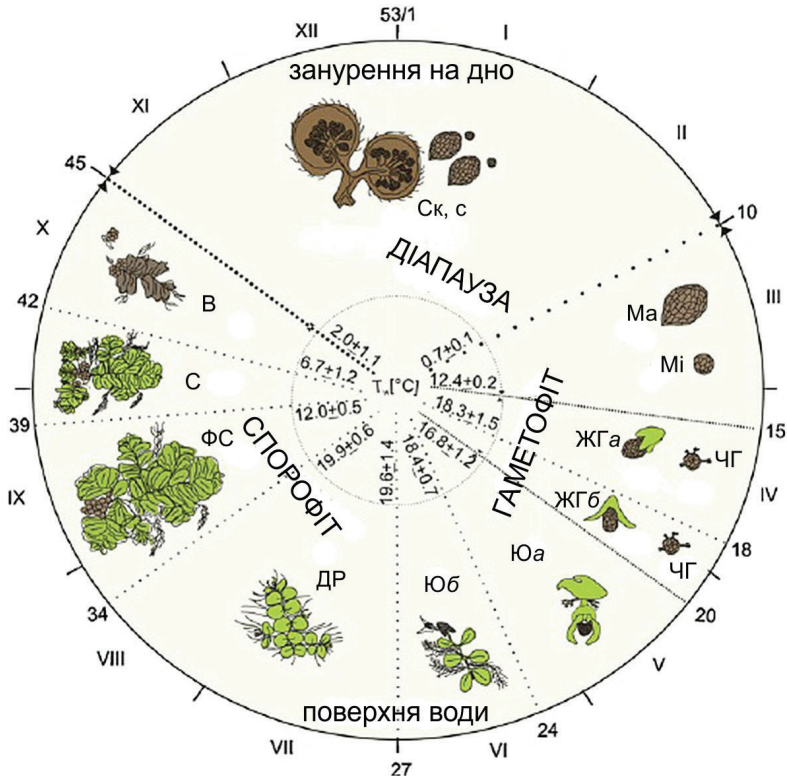


Рис. 6. Діаграма річного циклу розвитку *Salvinia natans*

Скорочення: Ск – спорокарпій; С – спори; Ма – макроспора; Мі – мікроспора; ЧГ – чоловічий гаметофіт. Стадії розвитку жіночого гаметофіту: ЖГа – рання; ЖГб – пізня. Стадії розвитку спорофіту: Ю – ювенільна стадія, Юа – рання, Юб – пізня; ДР – доросла рослина; ФС – формування спор; С – старіння; В – відмирання; Тв [°C] – температура води. Римськими цифрами позначено місяці, арабськими – тижні року (адаптовано за: Gałka, Szmeja, 2013)

Спорокарпії формуються наприкінці літа (серпень–вересень). Восени спорофіт відмирає, спорокарпії опадають на дно. Навесні оболонка спорокарпію розривається і спорангії піднімаються на поверхню водойми, де й відбувається утворення та подальший розвиток гаметофіту. Після запліднення яйцеклітини сперматозоїдами розвивається спорофіт. Завдяки швидкому вегетативному розмноженню рослини сальвінії утворюють густі

зарості (Дідух та ін., 2000). Життєвий річний цикл розвитку *S. natans* займає близько 130 днів – з середини травня й до кінця вересня (Gałka, Szmeja, 2013) і складається з чергування фаз гаметофіта (включно з діапаузою) та спорофіту (рис. 6).

Глобальне потепління сприяє розвитку *S. natans*. Рання весна (квітень–травень) є критичним періодом, коли утворюються популяції молодого гаметофіта (квітень) і молодого спорофіта (травень), оскільки вони чутливі до низьких температур. Сучасні кліматичні умови призвели до подовження періоду росту спорофіта, в результаті чого збільшилася кількість поколінь від п'яти і більше, замість двох чи трьох, що сприяє поширенню цього виду папороті та зайняття ним нових територій (Seastedt, 2009).

З вай сальвінії виділяють глікозиди, вуглеводи, білки, дубильні речовини, терпеноїди, флавоноїди, фосфоліпіди, жирні кислоти. Папороть має достатньо виражені антиоксидантні властивості. У традиційній китайській медицині вона застосовується як жарознижувальний, протиотруйний, анальгетичний засіб, сприяє збільшенню інтенсивності кровообігу. Використовується в декоративному садівництві та як біоаккумулятор забруднення водою (Мінарченко та ін., 2018).

Родина *Dryopteridaceae* (щитникові) є однією з найчисельніших серед вищих спорових рослин України. Вона представлена родами *Dryopteris* Adans. (щитник) та *Polystichum* Roth (багаторядник). У світовій флорі ця родина об'єднує 26 родів та понад 2 тис. видів. Види родини *Dryopteridaceae* – здебільшого великі наземні рослини, поширені по всій Земній кулі.

Значна кількість таксонів трапляється в Східній та Південно-Східній Азії й Північній Америці (Дідух та ін., 2000; Вашека, Безсмертна, 2012). У життєвому циклі багаторічний спорофіт порівняно з гаметофітом займає пануюче положення (рис. 7).

В онтогенезі спорофітів великокореневищних папоротей виділяють три періоди та сім вікових станів: препродуктивний період з віковими станами проростка юного та молодого спорофітів; репродуктивний період з віковими станами молодого,

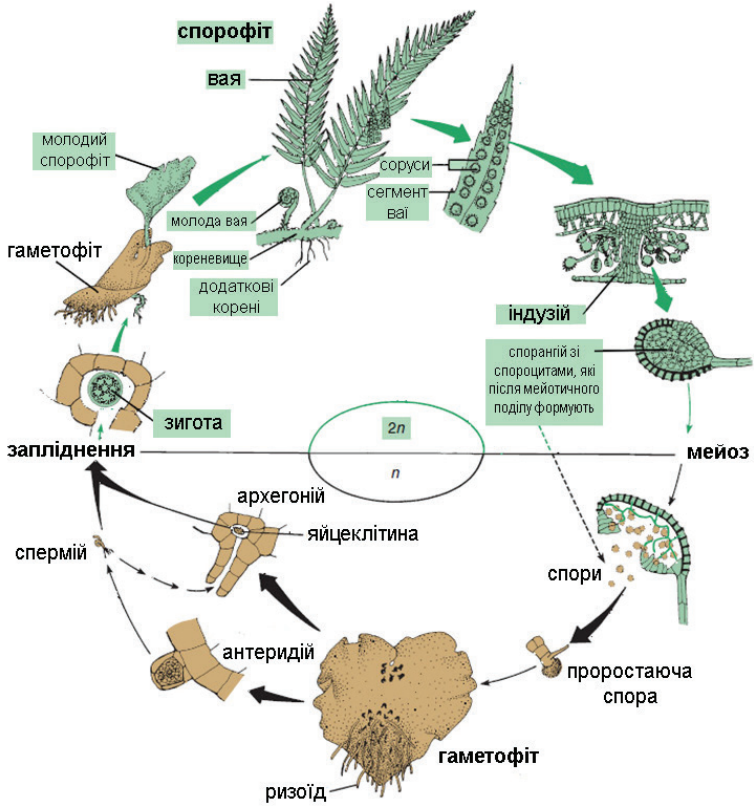


Рис. 7. Життєвий цикл папоротей відділу *Polypodiophyta* (адаптовано за: Stern et al., 2003)

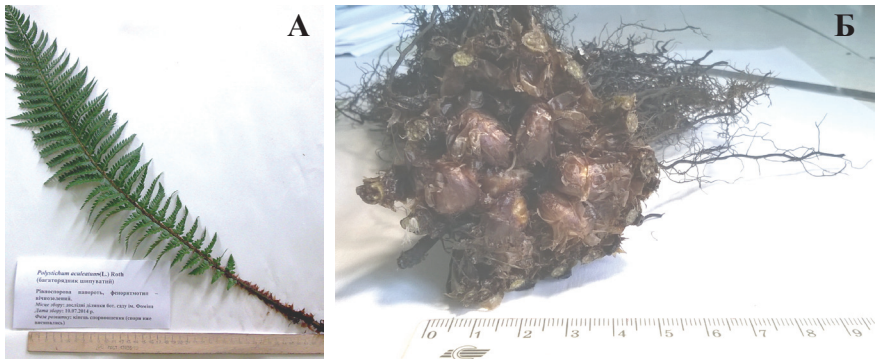


Рис. 8. Загальний вигляд асимілюючої ваї (А) та основа кореневища (Б) *Polystichum aculeatum*

середнього й старіючого спорофітів; пострепродуктивний період з віковим станом старого спорофіта (Гуреева, 2001). Морфологічною ознакою видів родини *Dryopteridaceae* є розміщення сорусів на кінцевих частках сегментів вай між серединною жилкою та краєм. Індузії (покривці сорусів) у видів роду *Dryopteris* мають округло-ниркоподібну форму та прикріплюються до сегментів вай бічним краєм, тоді як у видів роду *Polystichum* – щитоподібну форму і прикріплюються до сегментів вай серединою. У видів роду *Polystichum* ваї жорсткі, шкірясті, найчастіше темно-зеленого забарвлення (навіть у зимовий період), тоді як у видів роду *Dryopteris* ваї помітно тонші, трав'яні, світло- чи яскраво-зелені, зазвичай на зиму відмирають, лише інколи в деяких видів лишаються зеленими в період спокою (Жизнь растений, 1984; Гуреева, 2001).

Polystichum aculeatum (L.) Roth (багаторядник шипуватий) належить до класу *Polypodiopsida* Cronquist, Takht. & W.Zimm, порядку *Polypodiales* Link, підпорядку *Polypodiineae* Dumort, родини *Dryopteridaceae* Herter, підродини *Dryopteridoideae* Link (6/1128), роду *Polystichum* – багаторядник. Трав'яний полікарпик, гемікриптофіт з вічнозеленим феноритмотипом, має коротке розеткове стебло. Ваї розміщені лійкоподібною розеткою, номорфні, вічнозелені. Короткий черешок ваї разом із рахісом вкритий чисельними яйцеподібно-ланцетними бурими лусками, які зменшуються в акропетальному напрямку. Пластинка (вая) ланцетна, шкіряста та блискуча, двічі перисторозсічена, вісь в апікальній частині крилата. Сегменти першого порядку на черешочках, ланцетні або видовжено ланцетні, поступово відтягнуті й загострені. Сегменти другого порядку сидячі (лише базальні можуть мати невеликі черешочки), майже всі з базальним вушком, еліптичні, по краю пилчасті, із зубцями, що закінчуються остючком, з абаксіального боку вкриті вузькими лусками (рис. 8, А). Кореневище придаткове та мичкувате, косе, товсте, коротке, на верхівці щільно вкрите яйцеподібними або широко-яйцеподібними з відтягнутою верхівкою та нерівномірно зубчастими краями, темно-бурими лусками (рис. 8, Б).

На абаксіальній поверхні ваї на середині або кінці жилок формуються спорангії з ніжками, зібрані в округлі соруси. Соруси досить великі, прозорі, іноді зливаються між собою (рис. 9, А). Зовні соруси вкриті округло-щитоподібними, білими, з майже рівними краями індузіями, які прикріплені ближче до середини (рис. 9, Б).

Дозріваючи, індузії змінюють забарвлення на буре й починають лійкоподібно згортатися. Зрілі спорангії розриваються, з них висипаються білатеральні овальні з анастомозуючими гребінцями спори. Лише невелика частина спор, потрапляючи на зволене середовище, проростає і дає початок статевому поколінню – гаметофіта або заростка.

Навесні поряд з ваями старої формації починають розвиватись ваї нової формації. Їхній розвиток починається з розходження верхівок вай, інтенсивного забарвлення черешка в зелений колір та розходження плівок, після чого зачатки вай починають розгортатися (розкручуватись). Це фаза початку інтенсивного росту вай, яка характеризується швидким розгортанням пластинок. Закінчення росту вай відзначається випрямленням верхівок, після чого вони набувають типовий вид і форму. Повністю розгорнена перша пара вай містить соруси, сформовані ще в зачаткових ваях. У фазу спороношення спорангії буріють, їхні оболонки лопаються й починають масово висипатися спори. Наприкінці літа в період літньої вегетації випадання спор завершується, спорангії висихають і відмирають. У фазі осінньої та зимової вегетації сформовані ваї зберігають життєдіяльність, навіть за пониження температури навколишнього середовища. У *P. aculeatum* відбувається повне руйнування вай старої генерації після закінчення росту нової, при цьому тривалість життя однієї генерації вай становить близько 15 місяців (430–460 днів), тобто більше року (Вашека, Брайон, 2000).

Dryopteris filix-mas (L.) Schott (щитник чоловічий) належить до класу *Polypodiopsida* Cronquist, Takht. & W.Zimm, порядку *Polypodiales* Link, підпорядку *Polypodiineae* Dumort, родини *Dryopteridaceae* Herter. підродини *Dryopteridoideae* Link (6/1128),



Рис. 9. Молоді (А) та зрілі (Б) спорангії, згруповані в соруси (сор.), вкриті індузіями (ІНД.), розташовані на абаксіальній поверхні ваї *Polystichum aculeatum*

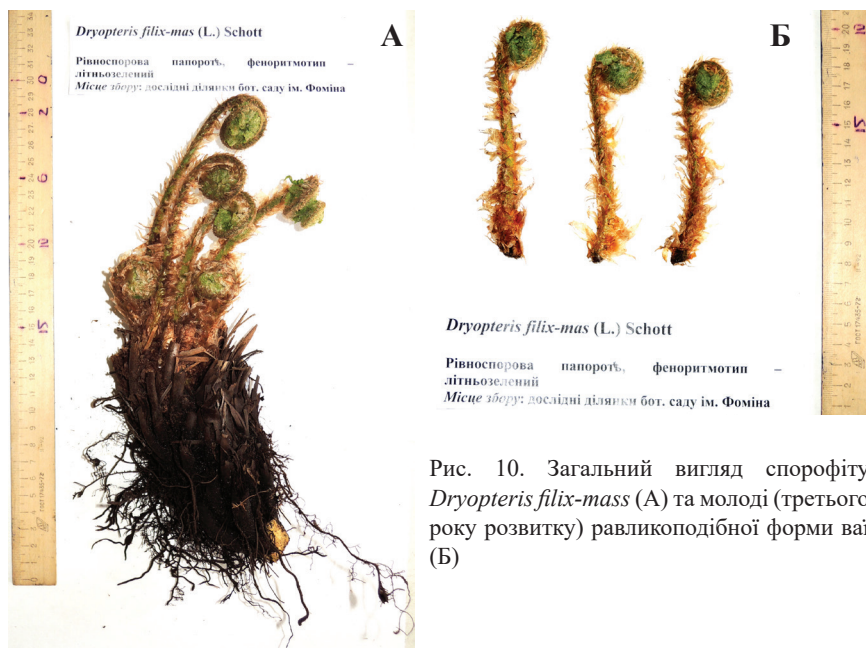


Рис. 10. Загальний вигляд спорофіту *Dryopteris filix-mas* (А) та молоді (третього року розвитку) равликоподібної форми ваї (Б)

и др., 1990; Мінарченко та ін., 2018). Папороті *D. filix-mas* та *P. aculeatum* широко застосовуються в декоративному садівництві.

роду *Dryopteris* – щитник. Трав'яний полікарпік, гемікриптофіт з літньозеленим феноритмотипом. Ваї у щитника чоловічого розвиваються повільно, довго не грубіють і тому можуть легко пошкоджуватись. Вони з'являються у вигляді листкових зачатків у формі вузького кільця навколо точки росту на верхівці кореневища і в такому вигляді перезимовують. На друге літо ваї набувають характерну равликоподібну форму, розміщені у вигляді невеликих спіралей у внутрішній частині листкового пучка, густо вкриті м'якими світло-коричневими лусочками. Така структура молодих ваї сприяє захисту меристематичної тканини від механічних пошкоджень та висихання. У равликоподібному вигляді ваї перебувають ще один рік. Лише навесні третього року молоді ваї швидко розкручуються в густу розетку, досягаючи повного розвитку (рис. 10).

У період вегетації на кожній рослині одночасно знаходяться всі три форми ваї 3-річного циклу: однорічні зачатки, дворічні равлики й повністю розвинені прямостоячі ваї. Сформовані ваї вегетують один сезон, виконуючи вегетативну й репродуктивну функції, після чого восени відмирають (Жизнь растений, 1984).

Багаторічне кореневище спорофіту щитника чоловічого мичкувате, коротке, товсте, чорно-бурого кольору, розміщено косо догори, на верхівці густо вкрите видовжено-еліптичними з відтягнутими верхівками, світло-бронзовими з темнішою основою м'якими лусками та залишками листкових черешків (рис. 11, Б). У молодих рослин кореневище розташоване вертикально, у старих – горизонтально (Воронин и др., 2015). З нижнього боку кореневища відходять придаткові корені довжиною 20–80 см. На верхівці кореневища розташована розетка великих прямостоячих ваї з двічі перистою пластинкою, котрі зібрані у воронкоподібний пучок (рис. 11, А).

Вая щитника чоловічого складається з короткого черешка, вкритого бурими лусками й волосками, та довгої пластинки (рис. 12).

Пластинка ваї видовженоеліптична, до основи дещо звужена, дво-перисторозсічена, м'яка. Її адаксіальна поверхня світло-



Рис. 11. Загальний вигляд рослин *Dryopteris filix-mas* (А) та кореневища (Б)



Рис. 12. Загальний вигляд ваї *Dryopteris filix-mas*

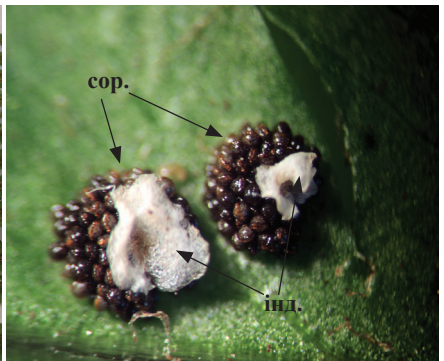
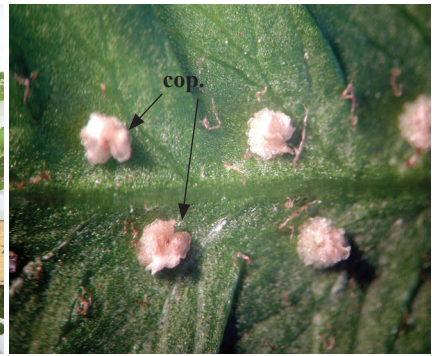


Рис. 13. Молоді (А) та зрілі (Б) спорангії, згруповані у соруси (сор.), вкриті індузіями (інд.), розташовані на абаксильній поверхні ваї *Dryopteris filix-mas*

зелена, абаксіальна – зелена. Рахіс зеленувато-коричневий, разом із серединними жилками вкритий бронзово-коричневими видовженими лусками. Сегменти першого порядку (пера) на вкорочених черешках лінійноланцетні, на верхівці загострені, розташовані почергово. Сегменти другого порядку (пір'їнки) видовжені, сидячі, з зубчастонадрізнаними краями, на верхівці заокруглені, у базальній частині звужені. Вая живе 220–225 днів (Вашека, Безсмертна, 2012).

На абаксіальній поверхні сегментів другого порядку верхньої частини ваї формуються та розвиваються округлі соруси, розташовані двома рядами по 4–6 пар по краю від середньої жилки пір'їнок, котрі займають 2/3 частини ваї. Багаточисельні спорангії вкриті округло-ниркоподібними, пливчастими, цілокраїми покривальцями (індузіями), прикріпленими радіальною борозенкою, котрі при досяганні й висипанні спор лічкоподібно згортаються (рис. 13).

Спори (видимі лише під потужним мікроскопом) мають ниркоподібну форму з гребінчиками й усіченими бородавочками по всій поверхні. Спора, потрапляючи на зволене середовище, проростає й дає початок статевому поколінню – гаметофіту або заростку. Спороношення щитника чоловічого відбувається з середини і до кінця літа, а середній вік спороносних осіб становить понад 30 років (Маевский, 2006). Починаючи з жовтня надземні частини папороті поступово відмирають, набуваючи бурого забарвлення.

Встановлено, що серед 68 видів і гібридних форм папоротеподібних флори України 39 містять біологічно активні речовини, які мають лікувальні властивості та використовуються чи можуть бути використані як джерело лікарської рослинної сировини. В них виявлені флавоноїди, тритерпеноїди, стероїди, фенолкарбонові кислоти, вітаміни та інші вторинні метаболіти. В традиційній та народній медицині використовують осінні кореневища *D. filix-mas* та *P. aculeatum* у вигляді настоянок, порошоків, відварів як антигельмінтний, в'яжучий, тонізуючий, ранозаживляючий засіб, при безплідді та ревматизмі (Блинова

**Морфологічні особливості *Salvinia natans*,
Polystichum aculeatum і *Dryopteris flix-mas***

Васюк В.А., Войтенко Л.В.

***Salvinia natans* (L.) All.** Рослини папороті збирали влітку в штучних водоймах Деснянського р-ну м. Києва. Середньомісячна температура повітря в період відбору зразків становила в червні 21 °С, липні 25 °С, серпні 26 °С, вересні 16 °С. Середньомісячна температура води в червні була 19 °С, липні 20 °С, серпні 20 °С, вересні 11 °С. Освітленість на поверхні водойми в полудень становила 200–250 мкМ/м² · с¹. Показники хімічного складу води в досліджуваній водоймі були такими: кислотність 0.88 мг-екв/л, лужність 7.55 мг-екв/л, загальна твердість 2.78 мг-екв/л, розчинений кисень 5.15 мг-екв/л, НСО₃ – 3.01 мг-екв/дм³, Сl – 0.79 мг-екв/дм³, SO₄²⁻ – 1.03 мг-екв/дм³, Mg²⁺ – 1.20 мг-екв/дм³, Na⁺ та К⁺ – 1.11 мг-екв/дм³. Хімічний склад води протягом дослідного періоду істотно не змінювався.

Досліджували плаваючі та занурені ваї спорофіта основного пагона дорослої рослини у фазах інтенсивного росту (червень), стаціонарного росту (липень), формування спорокарпіїв та дозрівання спор (серпень), а також зрілі спорокарпії в період відмирання вегетативних органів на етапі пізнього спорогенезу. Розростання клону ми спостерігали в червні–серпні. Розпад клону на окремі модулі збігався з появою й розвитком спорокарпіїв (третья декада серпня – початок вересня) та зниженням температури води (рис. 14).

Встановлено, що за масою й довжиною окрема занурена вая значно перевищувала плаваючу. Плаваючі ваї загалом відзначалися незначним збільшенням біометричних показників. Разом із тим, маса й довжина плаваючої частини спорофіту зросли від 22 до 40 мг та від 45 до 62 мм відповідно, що відбулося завдяки новоутвореним ваям і видовженню стебла (рис. 15).

У фазі стаціонарного росту внаслідок інтенсивного формування багато-клітинних ниткоподібних волосків маса окремої зануреної ваї зростала вдвічі, тоді як довжина майже

Рис. 14. Феноспектр річного циклу *Salvinia natans*

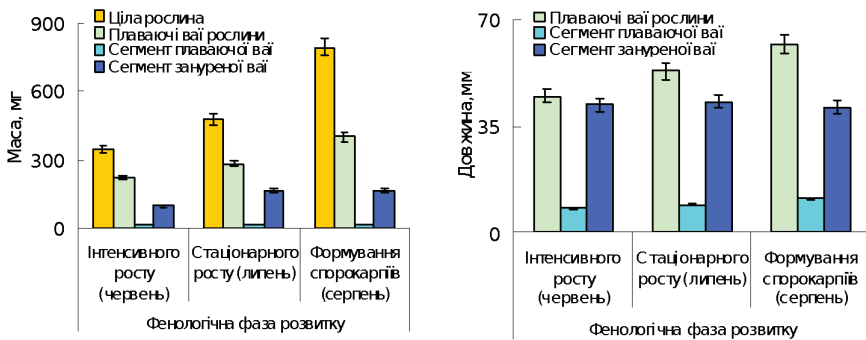
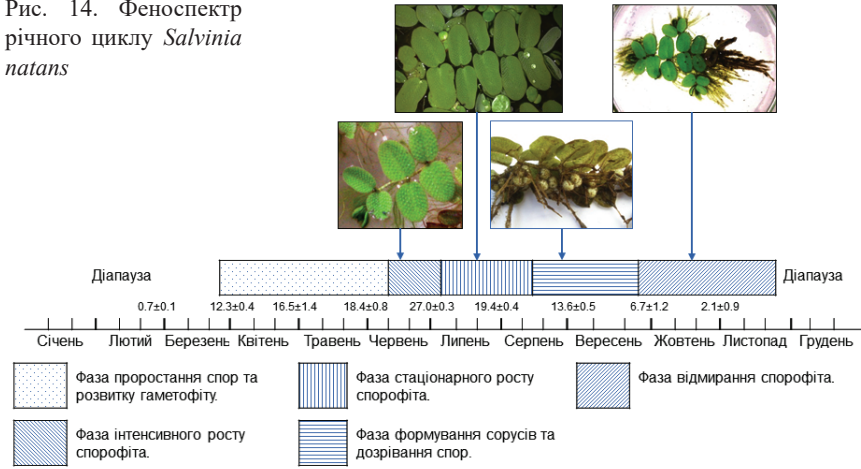


Рис. 15. Біометричні показники *Salvinia natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта



Рис. 16. Загальний вигляд угруповань спорокарпіїв (зимуючі утворення) *Salvinia natans*

не змінювалась. У фазі репродуктивного розвитку зростання маси спорофіта відбувалося внаслідок утворення спорокарпіїв (рис. 15). Спорокарпії діаметром $0,4 \pm 0,002$ см, розростаються, групуються в скупчення діаметром близько 6 см, які утримуються на поверхні водойми завдяки наявності гігроскопічної оболонки та залишків повітря в середині (рис. 16).

Таким чином, за біометричними дослідженнями цілої рослини (клону) та окремих сегментів плаваючих і занурених вай встановлено, що зміни маси й довжини спорофіту на різних фенологічних фазах розвитку відбувалися переважно за рахунок новоутворених органів (модулів), тоді як лінійні розміри окремих сформованих вай залишалися практично незмінними.

Папороті *Polystichum aculeatum* і *Dryopteris filix-mas* зростали на експо-зиційній ділянці вищих спорових рослин Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка в 2015 р. Згідно до Гідрометеорологічної інформації Центральної геофізичної обсерваторії ім. Бориса Срезневського середня температура впродовж літа становила $+21,6$ °C, що на $2,9$ °C вище за кліматичну норму. Протягом літа випало 68 мм опадів, що склало 30% річної норми. Найсухішим місяцем був серпень з кількістю опадів 1,5 мм. Температура повітря у вересні була на градус вище за норму, тоді як жовтень видався холодним з температурою повітря на $1,7$ °C нижче за норму. Натомість листопад став найтеплішим за всю історію метеоспостережень. Температура місяця становила $+8,0$ °C, що на $6,1$ °C вище за норму. Впродовж вегетації на дослідних ділянках ботанічного саду відбувався штучний полив папоротей. Для виявлення характерних сезонних особливостей розвитку рослин репродуктивного періоду досліджувалося 5-6 особин. Для оцінки життєвості папоротей визначали розміри й масу вай та кореневища, а також його діаметр, характер спороношення, наявність ознак пригнічення (Воронин и др., 2015). Для морфологічних досліджень папоротей відбирали равликподібні та повністю розвинені прямостоячі ваї.

Polystichum aculeatum. Для визначення фенологічних фаз розвитку папороті використовували методичні рекомендації (Котухов, 1974; Вашека, 2004). Перша фаза інтенсивного росту (квітень) починалася з розходження верхівок вай, черешок набував зеленого забарвлення, відбувалося роз'єднання лусок із подальшим розгортанням вай. Друга фаза формування сорусів (травень) характеризувалася закінченням росту вай, випрямленням верхівок та набуттям ваями типового вигляду. Повністю розгорнуті перші ваї містили соруси, що були сформовані ще в зачаткових ваях. У третій фазі спороношення (червень) спорангії набували бурого забарвлення, їхні оболонки розривалися й спори починали масово висипатися. У четвертій фазі літньої вегетації (липень) випадання спор завершувалося, а спорангії висихали й відмиralи. В п'ятій фазі осінньої вегетації (жовтень) та шостій зимової вегетації (лютий) сформовані ваї зберігали життєдіяльність. Повне руйнування вай старої генерації відбувалося після закінчення росту нової (рис. 17).

Встановлено, що маса вай та їхня довжина зростали до фази літньої вегетації. Після висипання спор і припинення росту, їхня маса поступово зменшувалась, тоді як довжина після розгортання залишалася без змін. Збільшення маси кореневища папороті спостерігали в період формування та дозрівання сорусів, після чого вона була в межах 190–193 г до фази зимової вегетації. Довжина кореневища (максимальна 31,2 см, зафіксована у фазі літньої вегетації) змінювалася менш інтенсивно на відміну від довжини вай. З уповільненням росту та переходом до осінньо-зимової вегетації довжина кореневища дещо зменшувалася, що, можливо, пов'язано із відмиранням верхівок бічних додаткових коренів під час зниження температури повітря (табл. 1).

Отже, біометричний аналіз показав, що зміни маси й довжини вай та кореневища спорофіта *P. aculeatum* відбувалися відповідно зі зміною фізіологічного стану рослин та формуванням, розвитком і дозріванням репродуктивних органів та спор. Максимальні значення маси та довжини вай і кореневища припадали на фазу літньої вегетації.

Таблиця 1. Морфометричні показники органів *Polystichum aculeatum* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта. $\bar{X} \pm SD$, n = 6

Фенологічна фаза розвитку	Ваї		Кореневище	
	маса, г	довжина, см	маса, г	довжина, см
Інтенсивний ріст	1,9±0,1	13,2±0,7	164,5±2,3	25,8±1,1
Формування сорусів	4,6±0,3	47,6±2,4	190,2±9,5	29,5±1,5
Спороношення	7,8±0,4	50,4±2,5	191,0±9,6	29,1±1,3
Літня вегетація	10,6±0,3	63,1±4,2	193,4±8,7	31,2±2,1
Осіньна вегетація	9,3±0,1	61,9±3,1	190,1±8,5	29,8±2,4
Зимова вегетація	6,3±0,3	61,7±3,9	174,1±9,1	29,7±1,4

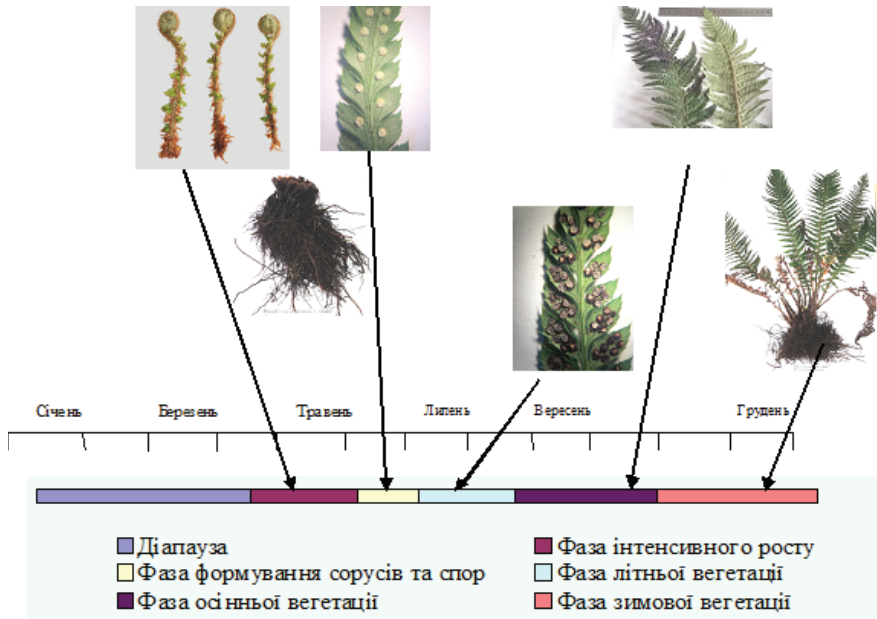


Рис. 17. Феноспектр річного циклу *Polystichum aculeatum*

Проте інтенсивність цих змін у надземних і підземних органах була різною. Так, довжина вай змінювалась від 13,2 до 63,1 см, тоді як довжина кореневища – від 25,8 до 31,2 см. Виразна зміна маси досліджуваних органів спостерігалася під час переходу рослин до репродуктивного розвитку, що співпадало з дозріванням спор у сорусах на абаксіальній поверхні вай та з продовженням росту верхівкових сегментів, а також зміною конституції кореневища. У фази осінньої та зимової вегетацій

з уповільненням розвитку папороті спостерігалось зменшення маси вай та кореневища.

Вая молодого покоління складається з черешка, котрий коротший від пластинки в 5–10 разів. Сформована вая представлена сегментами першого та другого порядків. У фазі формування сорусів пластинка ваї складалася з 38 пар сегментів першого порядку, довжина яких збільшувалася від 2,4 до 5,8 см (15 пара), а потім зменшувалася від 5,3 до 0,1 см (38 пара). Ваї у фазі спороношення містили до 46 пар сегментів першого порядку, були розташовані на черешочках, мали видовженоланцетну форму, що поступово витягується й загострюється на верхівці. Їхня довжина збільшувалася від 3,0 до 8,4 см (18 пара сегментів), а починаючи з 19 пари сегментів зменшувалася від 8,0 до 0,2 см (46 пара), таким чином утворюючи ланцетну форму пластинки (рис. 18).

Рослини у фазі літньої вегетації мали по 23 ваї, з яких 11 – зелені ваї молодій генерації та 12 – бурі сухі старої генерації. Ваї нової генерації несли спорангії, утворювані у верхній частині пластинки, починаючи з 12–14 сегменту (рис. 19).

У фазі осінньої вегетації (жовтень) кількість вай дорівнювала 17, з яких 8 були зеленими молодими, 9 бурими сухими старої генерації. На абаксіальній поверхні вай були сухі розкриті спорангії без спор. Після завершення репродуктивного періоду розвитку *P. aculeatum* (дозрівання та висипання спор) при переході до осінньо-зимової вегетації розпочинається процес старіння вай нової генерації, що морфологічно проявлялося у зміні довжини листочків першого порядку пластинки та частковому їхньому відмиранні.

Dryopteris filix-mas. У період інтенсивного росту папороті ваї мали равликоподібну форму. Набуття ваями типового вигляду спостерігалось у фазі дозрівання сорусів та спор після їхнього розкручування та випрямлення верхівок. Розгорнені перші ваї містили незрілі молоді соруси білого кольору, сформовані в зачаткових ваях. У фазі дозрівання спор на абаксіальній поверхні вай спостерігалось скупчення зрілих закритих

Морфофізіологічні особливості представників відділу *Polypodiophyta*

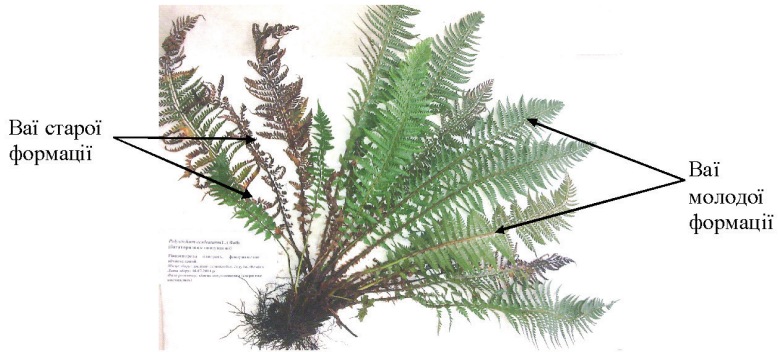
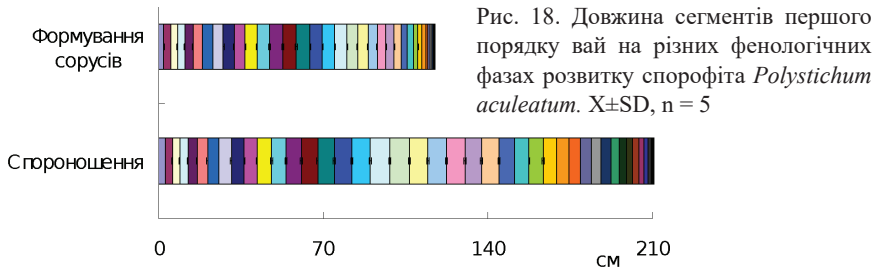


Рис. 19. Загальний вигляд папороті *Polystichum aculeatum* у фазі літньої вегетації

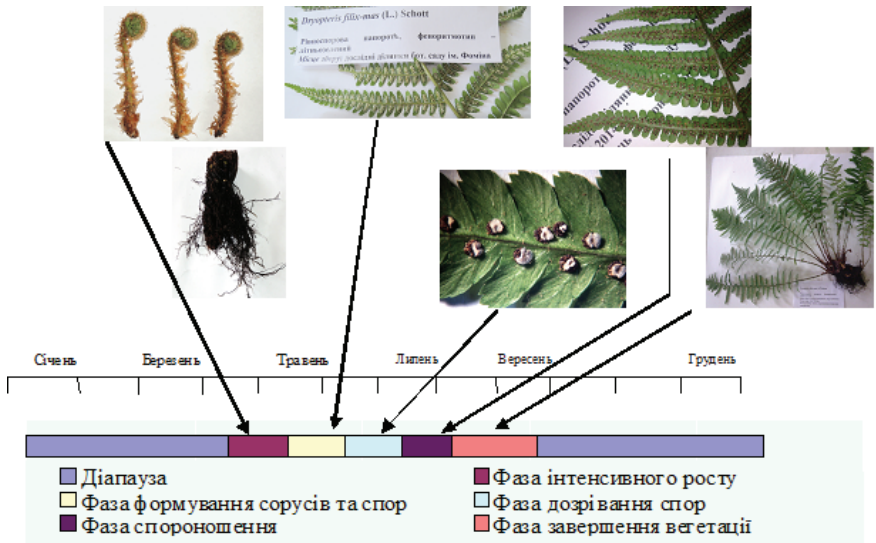


Рис. 20. Феноспектр річного циклу *Dryopteris filix-mas*

Таблиця 2. Морфометричні показники вай *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта. $X \pm SD$, $n = 6$

Фенологічна фаза розвитку спорофіта	Ваї	
	маса, г	довжина, см
Інтенсивний ріст	2,6±0,1	11,4±0,6
Формування сорусів та спор	14,1±0,7	64,4±3,2
Дозрівання спор	19,3±1,0	84,1±4,2
Спороношення	10,4±0,5	83,8 ±4,1
Завершення вегетації	9,4±0,5	82,9±4,2

спорангіїв чорно-бурого кольору, вкритих індузіями. У період спороношення спорангії набували бурого забарвлення, їхні оболонки розривалися, індузії згорталися, і спори починали масово висипатися. По завершенні вегетації спостерігалось зав'ядання вай, що містили висухлі спорангії (рис. 20).

Маса однієї рослини впродовж розвитку спорофіту становила 130–150 г, довжина вай 11–85 см, діаметр надземної частини кореневища 9–10 см. Ваї не містили зовнішніх пошкоджень. Інтенсивність появи вай була нерівномірною. На початку вегетації (стадія равлика) їхня кількість у папороті дорівнювала 7, тоді як восени, у фазі завершення вегетації – 18. Найбільша маса вай була на момент спороношення папороті. Після висипання спор розвиток вай припинявся, починалися процеси старіння та відмирання, що призвело до зменшення маси вай.

У період завершення вегетації (жовтень) кількість вай однієї особини дорівнювала 18, з яких 2/3 залишалися зеленими, решта була сухими й бурими. Довжина 16 пар нижніх сегментів першого порядку максимальна в період розвитку сорусів та спор і в подальшому лишалася незмінною (табл. 2). На наступних фазах розвитку папороті спостерігали збільшення розмірів верхівкових сегментів вай до 0,3–0,1 см.

Пластинка ваї містила 46 пар сегментів першого порядку, довжина яких збільшувалася від 4,5 до 10,5 см (11 пара), а потім зменшувалася від 9,5 до 0,05 см (46 пара). На абаксильній поверхні вай знаходилися сухі розкриті спорангії без спор. По мірі розкручування та росту ваї кількість сегментів першого порядку збільшувалася від 39 до 47 пар. Їхня довжина (від

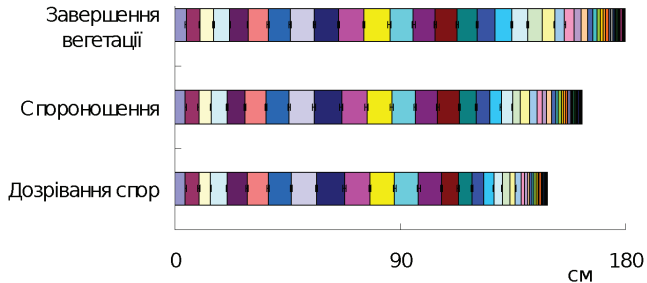


Рис. 21. Довжина сегментів першого порядку на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта *Driopteris filix-mas*. $X \pm SD$, $n = 5$

кореневища) влітку поступово зростала від 4,3 до 11,2 см (9 пара сегментів), а потім зменшувалася від 10,2 до 0,1 см (39 пара), таким чином утворюючи ланцетну форму пластинки. На абаксiальній поверхні вай знаходилися розкриті бурі спорангії, з яких висипалися спори (рис. 21).

Відомо, що в судинних рослин кожен листок проходить певний цикл розвитку: спочатку росте й досягає максимального розміру, потім починаються процеси старіння і, нарешті, відмирання. У період фізіологічної молодості листка зростає кількість речовин, що містять елементи мінерального живлення, оскільки швидкість притоку речовин помітно перевищує швидкість відтоку. Потім на короткий період ці два процеси (приплив і відтік) урівноважуються. І нарешті, зі старінням листа починає переважати відтік. Під час цвітіння й листопаду спостерігається інтенсивний відтік поживних речовин з усіх листків. Старіння рослин відбувається на молекулярному, клітинному, органічному й організменному рівнях і регулюється зовнішніми чинниками, ендогенними факторами та є генетично детермінованим. Найважливішими показниками старіння є зниження обводнення тканин, вмісту протеїнів, РНК, калію, магнію, інтенсивності фотосинтезу й дихання, зміна спрямованості біохімічних процесів у бік гідролізу, посилення лігніфікації та суберинізації клітинних стінок, зниження зольності сухої речовини, підвищення проникності клітинних мембран для відтоку поживних речовин у молоді зростаючі органи, уповільнення й припинення росту,

Таблиця 3. Морфометричні показники кореневища на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта *Dryopteris filix-mas*. $X \pm SD$, $n = 6$

Фаза розвитку спорофіта	Вага, г	Довжина, см
Інтенсивний ріст	115,1±5,8	24,6±1,23
Формування спор	114,7±5,8	23,5±1,2
Дозрівання спор	115,4±5,7	23,6±1,4
Спороношення	110,2±5,5	22,4±1,1
Завершення вегетації	95,5±4,8	23,1±1,2

порушення співвідношення між стимуляторами та інгібіторами росту. У жовтіючому листку фотосинтез не забезпечує сталості сухої маси (Альошин, Пономарьов, 1979).

Маса багаторічних кореневищ *D. filix-mas* на всіх фенологічних фазах розвитку спорофіту становила 110,2–115,7 г. Незначне зменшення маси кореневища у період завершення вегетації відбулося через припинення росту та зав'ядання розташованих на верхівці кореневища вай й відмирання бічних корінців. Маса кореневища впродовж онтогенезу спорофіта залишалася практично незмінною (табл. 3).

Отже, збільшення розмірів і маси рослин відбувалося за рахунок росту вай у довжину та накопичення ними біомаси. Після висипання спор із сорусів активність фізіологічних процесів у ваях знижувалась, що призводило до зменшення їхньої маси. Розміри та маса кореневищ практично не змінювалися на всіх досліджуваних фенологічних фазах розвитку спорофіту *D. filix-mas*.

Морфометричний аналіз двох видів папоротей зимозеленої *P. aculeatum* та літньозеленої *D. filix-mas* виявив, що рослини успішно проходили всі фази розвитку, досягали нормального розміру, відбувалося їхнє масове спороношення, зовнішні ознаки пригнічення та пошкоджень були відсутні, що загалом відповідало найвищому рівню оцінки життєвого стану рослин.

Література

- Алешин Е.П., Пономарев А.А. *Физиология растений*. М.: Колос, 1979. 264 с.
- Блинова К.Ф. Борисова Н.А., Гортинский Г.Б., Яковлев Г.П. *Ботанико-фармакогно-стический словарь: Справ. Пособие*. Под ред. К.Ф. Блиновой, Г.П. Яковлева. М: Высш. шк., 1990. 272 с.
- Вашека О.В. Деякі біологічні особливості інтродукованих у відкритий ґрунт Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна папоротей роду *Dryopteris* Adans. *Бюл. держ. Нікіт. бот. саду*. 2004. 89(1). С. 12–15.
- Вашека О.В., Безсмертна О.О. *Атлас папоротей флори України*. Київ: Паливода А.В., 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.
- Воронин А.А., Серикова В.И., Кузнецов Б.И. Эколого-биологические особенности папоротниковидных региональной флоры при интродукции в ботаническом саду им. проф. Б.М. Козо-Полянского Воронежского гос. ун-та. *Самарский науч. вестник*. 2015. 1(10). С. 51–55.
- Гуреева И.И. *Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология*. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2001. 158 с.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г., Протопопова В.В., Єрмоленко В.М., Коротченко І.А., Карку-цієв Г.М., Бурда Р.І. *Екофлора України*. Київ: Фітосоціоцентр, 2000. Т. 1. 284 с.
- Дубина Д.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Жмуд О.І., Жмуд М.Є., Дворецький Т.В., Дзюба Т.П., Тимошенко П.А. *Дунайський біосферний заповідник. Рослинний світ*. Київ: Фітосоціоцентр, 2003. 448 с.
- Жизнь растений*: В 6-ти томах. Под ред. А.А. Федорова. М.: Просвещение, 1984. Т. 4. С. 227–230.
- Зелена книга України: Рідкісні і такі, що перебувають під загрозою зникнення, та типові природні рослинні угруповання, які підлягають охороні*. За ред. Я.П. Дідуха. Київ: Альтерпрес, 2009. 448 с.
- Котухов Ю.А. Методика фенонаблюдений за папоротниками семейства *Polypodiaceae*. *Бюл. Гл. бот. сада*. 1974. 94. С. 10–18.
- Маевский П.Ф. *Флора средней полосы европейской части России*. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2006. 600 с.
- Мінарченко В.М., Тимченко І.А., Двірна Т.С., Махиня Л.М. Ковальська Н.П. *Лікарські папоротеподібні, плауноподібні та хвоцеподібні України*. Київ: Паливода А.В., 2018. 184 с.
- Холодный Н.Г. О метаморфозе пластид в волосках подводных листьев у *Salvinia natans*. *Журн. рус. бот. об-ва*, 1924. 7. С. 153–160.

- Щербатюк М.М., Бабенко Л.М., Шейко О.А., Косаківська І.В. Мікроструктура поверхні органів водної папороті *Salvinia natans* (L.) All. *Modern Phytomorphology*. 2015. 7. С. 129–133.
- Galka A., Szmeja J. Phenology of the aquatic fern *Salvinia natans* (L.) All. in the Vistula Delta in the context of climate warming. *Limnologica*. 2013. 43. P. 100–105.
- Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende *Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1965. 456 p.
- Sawamura M., Kawakita A., Kato M. Fern spore-feeder interaction in temperate forests in Japan: sporing, phenology and spore-feeding insect community. *Amer. J. Bot.* 2009. 96. P. 594–604.
- Seastedt T. Traits of plant invaders. *Nature*. 2009. 459. P. 783–784.
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G. A classification for extant ferns. *Taxon*. 2006. 55. P. 705–731.
- Stern K.R., Jansky S., Bidlack J.E. *Introductory plant biology*. New York: McGraw-Hill, 2003. 624 p.

Розділ 3. Фітогормональна система в регуляції росту й розвитку рослин відділу *Polypodiophyta*

Одна з найбільш ефективних систем міжклітинної регуляції у рослин – гормональна. Фітогормони задіяні в управлінні фізіологічними та метаболічними процесами, спрямованість дії яких визначається кількісним вмістом, локалізацією в органах і тканинах та характером міжгормональної взаємодії. Підтримка гормонального гомеостазу й стабільність регуляторики забезпечуються системою координації й перехрещування гормональних сигнальних і метаболічних шляхів. Присутність фітогормонів у представників різних таксонів, уніфікованість їхніх основних структурних елементів вказують на те, що ці сполуки виникли на самих ранніх етапах еволюції, проте поява окремих класів фітогормонів не була одночасною.

Секвенування геномів представників різних класів рослин дало можливість прослідкувати походження та розвиток системи сигналіngu окремих класів фітогормонів. Проте існуючої інформації замало для того, щоб зробити висновки стосовно еволюції фітогормонів. Не вистачає даних щодо вичення гормональної системи у рослин різного систематичного положення, дослідження її зміни протягом життєвого циклу, локалізації у вегетативних і генеративних органах, співставлення таких даних зі швидкістю й напрямом ростових процесів. Найменш дослідженою групою рослин у цьому відношенні є судинні спорові рослини.

Індоліл-3-оцтова кислота

Войтенко Л.В.

Ауксини разом із гіберелінами, цитокінінами, абсцизовою кислотою та етиленом належать до класичних фітогормонів (Kende, Zeevaart, 1997; Peleg, Blumwald, 2011). Вони контролюють ембріо-, органо- та морфогенез, апікальне домінування, судинну диференціацію, полярність органів, розвиток кореневої

системи, насіння й плодів, формування та розвиток квіткових жіночих структур і бруньок (Davies, 2010; Olatunji et al., 2017; Yamaguchi et al., 2017; Frick, Strader, 2018). Ауксини задіяні в регуляції процесів поділу, розтягування та диференціації клітин (Perrot-Rechenmann, 2010; Takatsuka, Umeda, 2014). Зміни їхнього вмісту критично важливі для функціональної активності органів рослин (Enders, Strader, 2015). Найбільш поширеним серед ауксинів є індоліл-3-оцтова кислота (ІОК), виявлена у бактерій, грибів, спорових і насінневих рослин, комах і людей (Ross, Reid, 2013). У клітинах ІОК знаходиться у вільній (активній) і кон'югованій (неактивній) формі. Її вміст у тканинах становить 25% загальної кількості всіх ауксинів (Simon, Petrášek, 2011). ІОК утворює кон'югати з цукрами, пептидами й амінокислотами (Korasick et al., 2013; Ljung, 2013). Після кон'югації гормон втрачає активність (Ludwig-Muller, 2000). Кон'югація з аспартатом (Asp), цистеїном (Cys), гістидином (His), ізoleyцином (IL), лізином (Lys), проліном (Pro), триптофаном (Trp) і валіном (Val) призводить до інактивації та подальшої деградації ІОК (O'Donnell et al., 2003; Liu et al., 2016). Тоді як кон'югація з аланіном (Ala), лейцином (Leu), фенілаланіном (Phe), аспарагіном (Asp), глутаміном (Gln), глутаміновою кислотою (Glu), гліцином (Gly), метіоніном (Met), серином (Ser), треоніном (Thr), тирозином (Tyr), міо-інозитолом призводить до утворення форм тимчасового зберігання, які можуть генеруватись у вільну форму з водних розчинів шляхом гідролізу (Riov, Bangerth, 1992; Östin et al., 1998; LeClere et al., 2002). Кон'юганти ІОК з глюкозою, аспарагіновою кислотою, олігосахаридами, протеїнами та нуклеїновими кислотами належать до транспортних форм гормона. Процес зв'язування ІОК має зворотний характер, що дозволяє гормону швидко реагувати на зміни навколишнього середовища та регулювати ріст і розвиток рослин (LeClere et al., 2002; Bajguz, Piotrowska, 2009; Normanly, 2010). Гомеостаз ІОК у клітинах регулюється балансом між біосинтезом гормона та його метаболізмом, включаючи транспорт, перетворення, кон'югацію, декон'югацію

та катаболізм (Ludwig-Muller, 2000; Renton et al., 2012; Rosquete et al., 2012; Korasick et al., 2013; Ljung, 2013; Rozov et al., 2013; Mellor et al., 2016). Задіяні в біосинтезі гормону ензими, рецептори та білки-транспортери локалізуються в хлоропластах, цитоплазмі, мембранах ендоплазматичного ретикулуму й мітохондріях, тоді як власне ІОК та її метаболіти транспортуються і зберігаються в апопласті й вакуолях (Calderon Villalobos et al., 2012; Ljung, 2013; Gao et al., 2015; Simon et al., 2016; Strader, Zhao, 2016). До активних ауксинів також належать 4-хлоріндол-3-оцтова (4-Cl-ІОК) та фенілоцтова кислота (Slovin et al., 1999; Tivendale et al., 2012; Korasick et al., 2013), однак фізіологічні функції цих сполук остаточно не з'ясовані (Strader, Nemhauser, 2013). Повідомлялося, що активність 4-Cl-ІОК у 100 разів вища, ніж у ІОК (Simon, Petrášek, 2011; Sauer et al., 2013).

Відомості про ауксини рослин різного систематичного положення обмежені й суперечливі. Найменш дослідженими є судинні спорові рослини. Повідомлялося, що кон'югати ІОК знайдені у мохів (*Funaria*, *Polytrichum*, *Sphagnum*), мохоподібних (*Phaeoceros*) й печіночників (*Marchantia*, *Pallavicinia*, *Sphaerocarpus*). Так, кон'югати ІОК з амінокислотами в значній кількості виявлені у *Phaeoceros* (Sztein et al., 2000), тоді як у печіночників вміст кон'югатів був низьким, а синтез гормона протікав повільно (Sztein et al., 1999, 2000). Повідомлялося про високий вміст ІОК, кон'югованої з амінокислотами, у плауна *Selaginella kraussiana* та папороті *Ceratopteris richardii*. Зокрема, в папороті активно накопичувалися ІОК-Asp та ІОК-Gln кон'югати (Sztein et al., 1999). Вважається, що вперше кон'югація ауксину була задіяна в гомеостазі гормона в мохів (Sztein et al., 1995). Відомо, що в харофітів і кріофітів (принаймні у зародковій формі) фізіологічні механізми регуляції рівня ІОК та багатьох ІОК-залежних реакцій подібні до таких у насінневих рослин (Cooke et al., 2002). Встановлено, що в апікальних ділянках талому харофітів та печіночників синтез ІОК відбувається за триптофан-незалежним шляхом, а вміст ІОК регулюється балансом між біосинтезом та деградацією

гормону. Синтез ІОК в апікальних ділянках наземних рослин відбувається також за триптофан-незалежним шляхом, проте регулюється кон'югацією та гідролізом кон'югатів. Верхівки талому харофітів насичені транспортерами ІОК, нечутливими до інгібіторів полярного транспорту гормона. На відміну від цього, у гаметофітах бріофітів та спорофітах моху ідентифіковано полярний транспорт ІОК (Atzorn et al., 1989). Встановлено, що у харофітів та бріофітів ІОК задіяна в регуляції тропізмів, апікальному домінуванні та ініціює розвиток ризоїдів (Atzorn et al., 1989; Cooke et al., 2002). Проаналізована участь ІОК у регуляції ембріогенезу папороті *Marsilea vestita* та формуванні осьових органів у мохоподібних *Pellia epiphylla* й *Polytrichum ohioense* (Poli, 2005).

Відомо, що в мохоподібних ауксини причетні до регуляції процесу диференціації каулонемі та коренів (Johri, 2008). Обговорюється роль ауксинів у формуванні будови рослинного організму, утворенні судинної системи та ембріональному розвитку у різних таксонів (Ludwig-Müller, 2011; Simon, Petrášek, 2011). Представлені в сучасній науковій літературі результати досліджень ауксинів у *Polypodiophyta* спрямовані переважно на вивчення впливу екзогенних фітогормонів на їхній ріст і розвиток (Kosakivska et al., 2016). Ендогенна ІОК ідентифікована у вегетуючих ваях, однак не знайдена в апексах наземної папороті *Davallia trichomanoides* (Croxdale, 1976). ІОК разом із ЦК та гіберелінами виявлена в кореневищі та пагонах папоротеподібної рослини *Psilotum nudum*. Показано, що під час і після спороношення вміст гормона був однаково високим у підземних і наземних органах спорофіта (Abul et al., 2010). В органах вегетуючого спорофіту й апоспорового гаметофіту папороті *Asplenium nidus* у культурі *in vitro* відмічено високий рівень ендогенних фітогормонів, серед яких ІОК, вміст якої сягав 250–300 пмоль/г сухої речовини (Menéndez et al., 2011). Показано, що кількість ендогенної ІОК в органах спорофіту водної папороті *Salvinia molesta* дорівнювала 393 пмоль/г сухої речовини, водночас у

середовищі її культивування вміст екзогенної ІОК становив 30,8 пмоль/г сухої речовини (Arthur et al., 2007). Наявні на сьогодні відомості про фізіологічні функції ауксинів у папоротеподібних нечисленні, подекуди суперечливі й базуються переважно на результатах, отриманих після екзогенної обробки гаметофіта. Зокрема, встановлено, що форма апекса протонеми *Dryopteris varia* залежала від вмісту ІОК у середовищі її культивування. За низьких концентрацій формувалася апікальний сосочок, за високих – ризоїдальний (Nakazawa, 1959). Встановлено, що в *Platycerium coronarium* екзогенна обробка гаметофіта низькими концентраціями ауксинів і ЦК (Kwa et al., 1995, 1997), а в *Dryopteris affinis* – ауксинів, ЦК і гіберелінів індукували апогамне формування спорофіта (Menéndez et al., 2006). Крім того, виявлено зв'язок між дією екзогенних гормонів і зміною ендогенного вмісту ІОК та гіберелінів (ГК₁, ГК₃, ГК₄, ГК₇ та ГК₉) на ранніх стадіях розвитку апогамного ембріонального покоління в папороті *D. affinis*, що свідчить про безпосередню участь досліджуваних фітогормонів у розвитку жіночої стерильності гаметофітів даного виду (Menéndez et al., 2006). Додавання низьких концентрацій ауксина в середовище культивування спор багаторічної наземної папороті *Onoclea sensibilis* за наявності етилену прискорювало видовження філаментів і ризоїдів протонеми, тоді як субоптимальні концентрації, навпаки, інгібували ці процеси (Miller et al., 1970).

У папоротей, адаптованих до існування у водному середовищі, ауксин задіяний в активації розвитку бічних меристем гаметофіта. Так, у *Ceratopteris richardii* екзогенні α -нафтилоцтова і 2,4,5-трихлорфеноксіоцтова кислоти ауксинового ряду індукували розвиток бічних меристем гаметофіта та ініціювали формування рослин чоловічої статі. Антагоніст ауксину р-хлорфеноксізомаляна кислота пригнічувала розвиток бічних і апікальних меристем і генерувала появу кулеподібного гаметофіта. 2,3,5-трийодбензойна та п-1-нафтилфталамова кислоти викликали зміни у транспортуванні ауксина, що призводило до тимчасової затримки росту бічних меристем

та утворення різних за формою гаметофітів із вторинних меристем. Ауксини також контролювали утворення ризоїдів на гаметофіті й впливали на прояв тотипотентності клітин і розвиток вай (Hill, 2001; Gregoric, Fisher, 2006). В окремих дослідженнях проаналізовано вплив екзогенних ауксинів на розвиток спорофіта. Так, екзогенні ІОК та індоліл-3-масляна кислота гальмували ріст основного кореня, проте не впливали на формування додаткових бічних коренів у *Ceratopteris richardii*. Подібну дію чинив інгібітор полярного транспорту ауксину N-(1-нафтил)-фталамова кислота (Hou et al., 2004). Регенерацію спорофіта *Asplenium nidus* викликали введені у середовище культивування папороті ІОК, БАП та ГК, тоді як регенерація гаметофіта відбувалася за відсутності фітогормонів (Menéndez et al., 2011). Виявилось, що задіяні в регуляції апікального домінування у вищих судинних рослин ІОК та ЦК (Dup et al., 2006) не впливали на ріст і диференціацію бічних бруньок у папороті *Davallia trichomanoides* (Croxdale, 1976). Водночас у водної папороті *Marsilea drummondii* саме ІОК і ЦК були задіяні в апікальному домінуванні, індукували ріст бічних бруньок із субапікальної, середньої та базальної частин стебла декапітованих рослин (Pilate et al., 1989). Екзогенна ІОК уповільнювала процес старіння листків у водяних покритонасінних *Jussiaea repens* і *Eichhornia crassipes*, а також вай у папороті-гідрофіту *Salvinia molesta* (Pati, Bhattacharjee, 2013). Присутність ауксинів у рослинах різних таксонів, серед яких папоротеподібні, є опосередкованим свідченням давнього походження гормону (Cooke et al., 2003).

Аналіз розподілу вільної та кон'югованої форм ІОК в органах папоротей та динаміки вмісту гормону в процесі росту й розвитку проводили у відділі фітогормонології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (Войтенко та ін., 2016, 2018; Войтенко, Косаківська, 2017).

Ендогенна ІОК була ідентифікована в органах спорофіта *Salvinia natans* із застосуванням методу ВЕРХ-МС (рис. 1, 2).

У фазі інтенсивного росту папороті, під час збільшення біомаси й утворення молодих бічних пагонів, які в подальшому

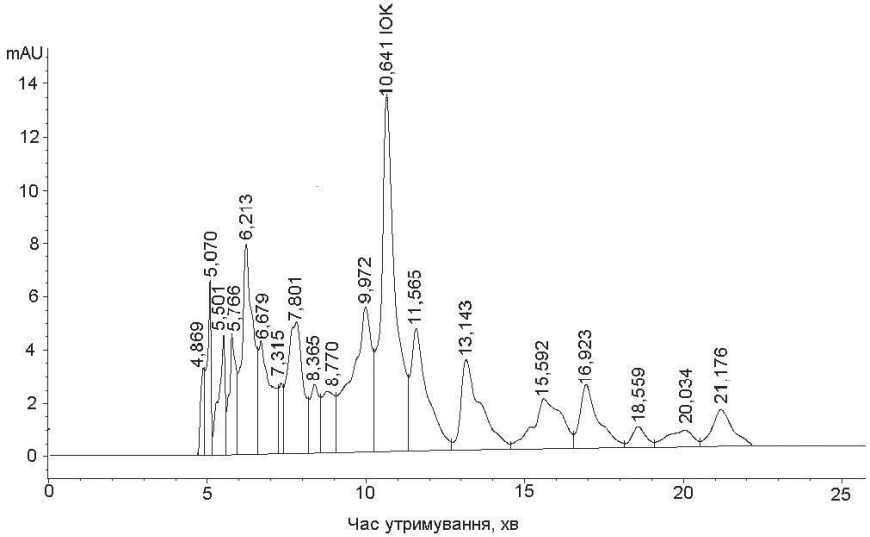


Рис. 1. Хромотограма розділення складної суміші з вмістом ендогенної індоліл-3-оцтової кислоти з плаваючих вай *Salvinia natans*

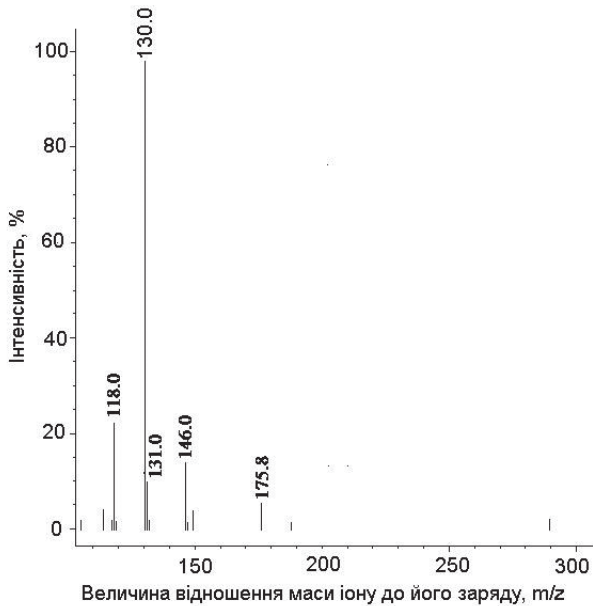


Рис. 2. Мас-спектр ІОК, що містить кластер молекулярного іону ($m/z = 130$) та фрагментарні іони ($m/z = 118, 131, 146$ та 176), одержаний під час хромотографічного розділення та ідентифікації складної суміші

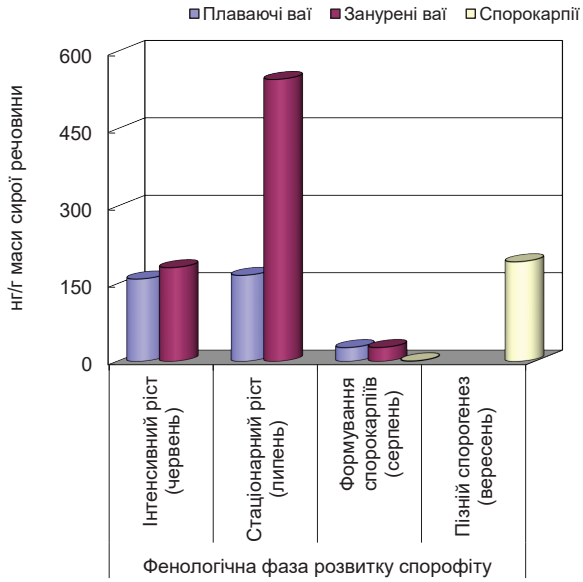


Рис. 3. Вміст ендогенної ІОК в органах *Salvinia natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта. $X \pm SD$, $n = 6$

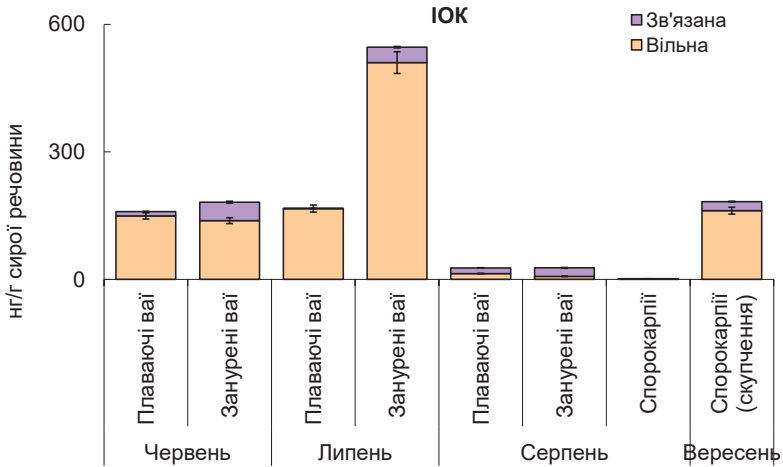


Рис. 4. Розподіл вільної та кон'югованої форм ІОК в органах *Salvinia natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта. $X \pm SD$, $n = 6$

відокремлювались і формували нові рослини, вміст ендогенної ІОК у плаваючих і занурених ваях був однаково високим. У фазі стаціонарного росту, коли видовження плаваючих і занурених вай дорослих рослин припинилося, вміст ІОК у занурених ваях збільшився втричі, тоді як у плаваючих ваях він залишався на рівні попередньої фази (рис. 3).

Суттєве зменшення рівня ІОК виявлено в плаваючих і занурених ваях у фазі формування спорокарпіїв та дозрівання спор. У спорокарпіїх ІОК була наявна у слідових кількостях. У фазі відмирання вегетативних органів на етапі пізнього спорогенезу в спорокарпіїх, які містили зрілі спори, загальний вміст ІОК підвищувався й становив 193 нг/г сирової речовини (рис. 3).

Отже, впродовж перших двох фенологічних фаз розвитку спорофіту центром локалізації ендогенної ІОК були занурені ваї. В подальшому у фазі формування спорокарпіїв та дозрівання спор спостерігалось зменшення вмісту гормону у ваях, а на початку фази відмирання вегетативних органів відбулося збільшення рівня ІОК у спорокарпіїх. Акумуляована в спорокарпіїх наприкінці спорогенезу ІОК може бути задіяна у формуванні мікро- й мегаспорангіїв, а в подальшому – в регуляції процесів проростання спор і формування гаметофіта. Підставою для такого припущення є результати досліджень покритонасінних рослин. Відомо, що акумуляована в насінні та плодах ІОК задіяна в регуляції процесів дозрівання та проростання (Finkelstein, 2004; Miransari, Smith, 2014; Shin et al., 2015).

У фазах активного та стаціонарного росту в плаваючих і занурених ваях домінувала вільна форма гормону. Кон'юговага ІОК була локалізована переважно в занурених ваях у кількостях, які значно перевищували вміст такої у плаваючих (рис. 4). Збільшена кількість вільної ІОК у ваях у фазі активного росту відповідала фізіологічній функції гормону як регулятора органо- та морфогенезу (Davies, 2010; Enders, Strader, 2015). «Ауксиновий сплеск» вільної форми ІОК, який спостерігався в занурених ваях у фазі стаціонарного росту, може бути

обумовлений переміщенням гормону з плаваючих вай та включенням його в регуляцію ростових процесів у занурених ваях.

Повідомлялося, що ІОК, задіяна в регуляції росту бічних коренів і розгалуженні пагонів, надходить у тканини в результаті «віддаленого транспорту» з місця синтезу в хлоропластах, тоді як підтримка ауксинового гомеостазу забезпечується шляхом «ближнього транспорту» гормону (Zařimalová et al., 2010; Lavy, Estelle, 2016). Локальні ауксинові максимуми відіграють вирішальну роль при формуванні органів та будови рослин у цілому (Benková et al., 2003; Friml et al., 2003; Esmon et al., 2006). Ауксини, задіяні в регуляції морфогенезу, впливають на архітектуру коренів у вищих судинних рослин (Benkova, Hejatko, 2009; Overvoorde et al., 2010; Jones, Ljung, 2012; Olatunji et al., 2017). У відповідь на екологічні стреси адаптація росту кореня відбувається на тлі змін рівня ендогенного ауксина (Lee, Cho, 2013; Kramer, Ackelsberg, 2015).

Встановлено, що асиметрична акумуляція ауксинів у клітинах і органах виникає завдяки спрямованому транспорту, біосинтезу, деградації та кон'югації вільної ІОК як основної форми гормону (Woodward, Bartel, 2005; Paciorek, Friml, 2006). Видозмінені занурені ваї сальвінії здатні поглинати мінеральні речовини з води (Холодный, 1924). Поява ауксинових градієнтів у коренях рослин обумовлена взаємодією процесів біосинтезу (Stepanova et al., 2008; Yamada et al., 2009; Zhao, 2014), транспорту (Band et al., 2014; Simon et al., 2016) та сигналіngu (Bargmann, Estelle, 2014; Farcot et al., 2015; Strader, Zhao, 2016). Виявлене в наших дослідженнях накопичення ІОК у занурених ваях відповідало періоду зростання їхньої опушеності, що дозволяє зробити припущення про подібність фізіологічної функції ІОК у занурених ваях *S. natans* до такої у коренях вищих судинних рослин.

Отже, у фазі стаціонарного росту спорофіта занурені ваї, виконуючи всисну функцію, стають місцем локалізації ІОК, яка контролює поділ клітин, диференціацію, відносно подовження

верхівки, ініціацію розвитку волосків та інтенсивне опушення подібно до коренів вищих рослин (Ikeda et al., 2009; Jones, Ljung, 2012; Olatunji et al., 2017; Schoenaers et al., 2018). Вірогідно, джерелом поповнення активної ІОК у занурених ваях на стадії стаціонарного росту може також виступати кон'югована форма гормону (Ludwig-Müller, 2011). З уповільненням росту спорофіту й старінням вай рівень ІОК значно зменшувався. У плаваючих ваях вміст обох форм гормону був однаковим, тоді як у занурених переважала кон'югована форма ІОК, що співпадає з динамікою акумуляції ауксинів у вищих судинних рослин на відповідних фазах розвитку (Ljung, 2013). Незначні кількості ІОК на початку формування спорокарпіїв опосередковано вказують на залучення інших фітогормонів (гіберелінів і ЦК, як у харових водоростей) для утворення репродуктивних структур (Kaźmierczak, Stepiński, 2005; Войтенко, Мусатенко, 2009). У скупченнях зрілих спорокарпіїв під час відмирання вегетативних органів і дозрівання спор зафіксований високий вміст вільної форми ІОК, що дозволяє припустити участь гормону в регуляції процесу дозрівання спор. Підтвердженням цього припущення є нещодавно отримані результати на рослинах *Arabidopsis*, які свідчать про залучення ауксина з материнських покривних тканин у регуляції ембріогенезу (Robert et al., 2018).

Характер накопичення та особливості локалізації ендогенної ІОК в органах наземних багаторічних папоротей *Polystichum aculeatum* і *Dryopteris filix-mas* були досліджені із застосуванням методу ВЕРХ-МС.

Упродовж росту й розвитку спорофіта *P. aculeatum* були виявлені два максимуми в акумуляції ендогенної ІОК. Перший припадав на фазу інтенсивного росту. Під час фази формування сорусів вміст ІОК у ваях зменшився вчетверо, тоді як у кореневищі кількість гормону залишалася в межах рівня попередньої фази. Істотне зменшення (вчетверо) кількості ІОК у кореневищі спостерігалось у фазі спороношення. Вміст ендогенної ІОК у ваях досяг другого максимуму під час осінньої вегетації. У кореневищах вміст ендогенної ІОК після незначного

підвищення у фазі літньої вегетації почав зменшуватися й в період осінньої та зимової вегетації був мінімальним. Вміст ендогенної ІОК у ваях у фазі зимової вегетації був також мінімумальним (рис. 5).

Вільна форма ІОК домінувала в органах спорофіта у фазі інтенсивного росту (рис. 6). Під час формування та дозрівання спорангіїв (із сорусами) та спор, після висипання спор і в період переходу до осінньо-зимової вегетації переважала кон'югована форма гормону. У ваях вміст зв'язаної ІОК був максимальним у фазі осінньої вегетації. У кореневищі найбільший вміст кон'югованої форми ІОК зафіксовано в період формування сорусів. Після висипання спор кількість гормону в кореневищі зменшилася в 4,3 рази й досягла мінімуму в період зимової вегетації. У зимуючих ваях на противагу кореневищу відбувалося певне накопичення кон'югованої форми гормону. Вміст обох форм ІОК у ваях був вищим, ніж у кореневищі (рис. 6).

Максимальний рівень ендогенної ІОК із домінуванням вільної форми зафіксовано у ваях та кореневищі у фазі інтенсивного росту. Під час осінньої та зимової вегетації вміст ІОК у кореневищі зменшувався. Отриманні результати свідчать про ймовірну участь ІОК у регуляції процесів органо- та морфогенезу спорофіта *P. aculeatum*. Характер накопичення кон'югованої форми ІОК під час переходу від інтенсивного росту вай до формування та дозрівання сорусів, спор і до осінньо-зимової вегетації дає підставу припустити, що в підтримці ауксинового гомеостазу в органах спорофіта задіяні реакції кон'югації.

У фазі інтенсивного росту вміст ендогенної ІОК у кореневищі *Dryopteris filix-mas* сягав $134,5 \pm 6,7$ нг/г сир. р., що вдвічі перевищувало кількість його у ваях. Під час дозрівання сорусів і формування спор відбулося незначне зменшення вмісту гормону у ваях, однак у фазі дозрівання спор кількість ендогенної ІОК зросла вдвічі і становила $123,0 \pm 6,2$ нг/г сир. р. Водночас вміст ендогенної ІОК у кореневищі суттєво зменшився і зберігався на низькому рівні впродовж спороношення. На завершальній фазі розвитку спорофіта у ваях та кореневищі

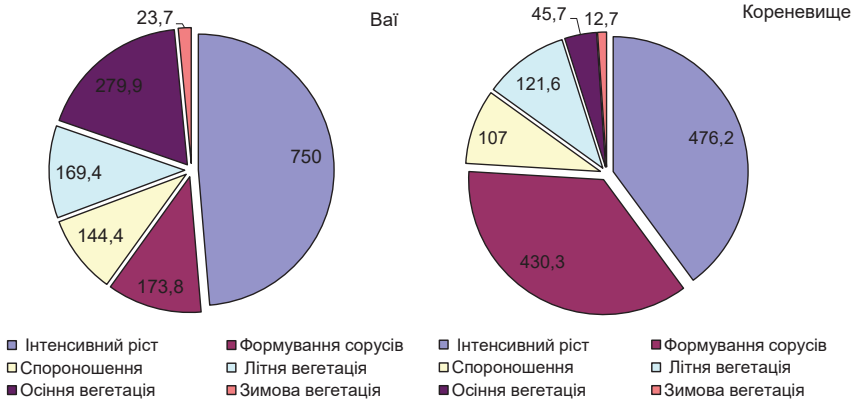


Рис. 5. Вміст ендогенної ІОК в органах *Polystichum aculeatum* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта (нг/г сирої речовини). $X \pm SD$, $n = 6$

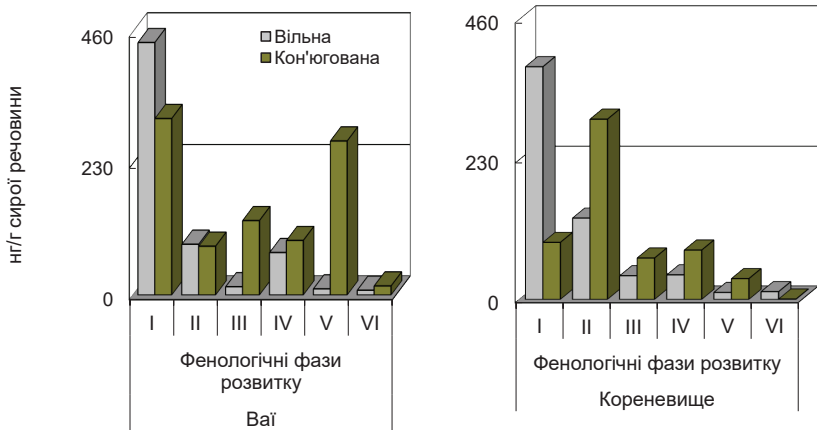


Рис. 6. Розподіл вільної та кон'югованої форм ІОК в органах *Polystichum aculeatum* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта (I – інтенсивний ріст, II – формування сорусів, III – спороношення, IV – літня, V – осіння та VI – зимова вегетації). $X \pm SD$, $n = 6$

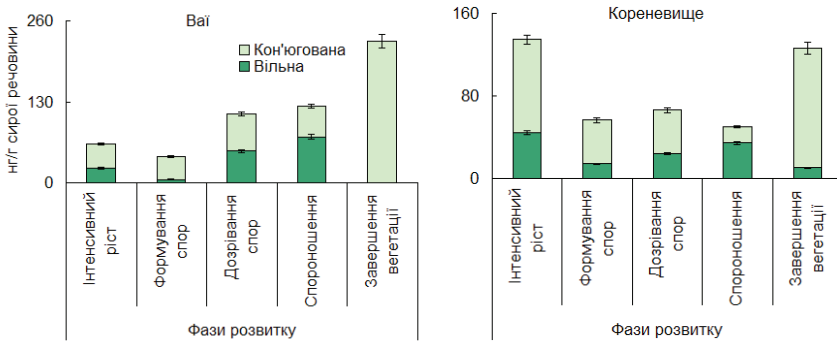


Рис. 7. Акумуляція та розподіл ендогенної ІОК в органах *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта. $X \pm SD$, $n = 6$

зафіксовані максимальні кількості ІОК: $226,6 \pm 11,3$ та $126,6 \pm 6,3$ нг/г сир. р. відповідно. Зв'язана форма ІОК домінувала у ваях на всіх фенологічних фазах розвитку за виключенням фази спороношення. Максимальне накопичення гормону зафіксовано під час завершення вегетації. Вміст вільної ІОК у ваях збільшувався на початку дозрівання спор і був максимальним ($73,5 \pm 3,7$ нг/г сир. р.) у період масового висипання спор (рис. 7).

Максимальні показники накопичення кон'югованої ІОК були зафіксовані в кореневищі у фазі інтенсивного росту ($90,1 \pm 4,5$ нг/г сир. р.) та по завершенню вегетації ($116,4 \pm 5,8$ нг/г сир. р.). На початку висипання спор на етапі їхнього дозрівання кількість зв'язаної форми гормону зменшилася вдвічі й була мінімальною. Характер акумуляції вільної ІОК у кореневищах відповідав фізіологічному стану органа. Так, у фазі інтенсивного росту зафіксовано максимальні, тоді як на заключній фазі вегетації спорофіта – мінімальні значення вільної форми гормону (рис. 7).

Відомо, що ріст і розвиток регулюються шляхом змін у вмісті та локалізації фітогормонів в органах рослини й визначаються співвідношенням метаболічних стратегій – біосинтез/катаболізм та кон'югація/гідроліз (Spiess et al., 2014). Ауксини, синтезовані в апікальній меристемі стебла й молодих листках, за допомогою активного та пасивного транспорту базипетальним шляхом транспортуються до клітин кореня за участі білків-

транспортерів AUX1 та PIN1, PIN2/AGR/EIR1 (Simm et al., 2016). У регуляцію ауксинового гомеостазу залучені також інгібітори транспорту гормону, які зв'язують протеїни, що взаємодіють з експортером ауксину (Muday et al., 2001; Enders, Strader, 2015; Jason et al., 2015). Транспорт ауксину є важливою ланкою у формуванні ауксинового градієнта (Benkova et al., 2003).

Акумуляована в кореневищі *D. filix-mas* зв'язана форма ІОК після вивільнення може бути задіяна в процесах органо- та морфогенезу вай подібно до того, як це відбувається у вищих рослин (Scarpella et al., 2011). Натомість у вічнозеленої папороті *P. aculeatum* у весняний період у фазі інтенсивного росту в кореневищах домінуючою була вільна ІОК.

«Ауксиновий сплеск» в акумуляції вільної форми ІОК, який спостерігався у ваях *D. filix-mas* наприкінці дозрівання спор і був максимальним під час спороношення, а у *P. aculeatum* у фазі осінньої вегетації опосередковано засвідчує залучення гормону до регуляції ростових процесів, на активний перебіг яких вказують результати морфометричних досліджень. Зафіксоване нами накопичення активної форми ІОК у зрілих спорах обох папоротей було подібне явищу нагромадження гормону в насінні вищих рослин *Glycine max*, *Sechium edule*, *Zea mays*, *Helianthus annuus*, *Acer saccharum* (Ситник та ін., 2003). Ймовірно, ІОК кореневищних папортей залучена у процеси дозрівання спор, подібно до того, як це відбувається під час раннього розвитку зародка насіння квіткових рослин (Robert et al., 2018).

Зафіксоване в наших дослідженнях зростання вмісту кон'югованої форми ІОК в органах літньо-зеленої папороті *D. filix-mas* після завершення вегетації може бути обумовлено зміною співвідношення процесів синтезу й кон'югації гормону. Повідомлялося, що ІОК належить ключова роль під час старіння рослин (Ellis et al., 2005). У регуляції морфогенезу задіяні градієнти концентрацій гормону (Spiess et al., 2014), його міжклітинний (Petrásek, Friml, 2009) та внутрішньоклітинний розподіл (Mravec et al., 2009). Ураховуючи, що кон'югати ауксину задіяні у регуляції розвитку вищих рослин (Sztein et al., 2000;

Сooke et al., 2002), можна припустити, що іммобільна ІОК вай транспортується до кореневища, де запасається і в подальшому після вивільнення (гідролізації) навесні бере участь у процесах росту та розвитку зачаткових вай, формуванні бічних коренів на кореневищі та їхньому розростанні. На відміну від *D. filix-mas*, у зимозеленої папороті *P. aculeatum* високий вміст кон'югованої форми ІОК виявлено у ваях в осінній період розвитку спорофіта, тоді як у кореневищі кількість гормона була значно нижчою. При переході до вимушеного зимового спокою вміст обох форм ауксина в досліджуваних органах папороті суттєво зменшувався. Виявлені нами зміни в динаміці та акумуляції ІОК у наземних папоротей з різними феноритмотипами відповідають життєвим стратегіям цих видів.

Отримані нами результати свідчать, про те що у підтримці ауксинового гомеостаза у ваях упродовж росту й розвитку спорофіта *D. filix-mas* задіяна кон'югована форма гормона. Інтенсивне накопичення вільної ІОК у ваях під час масового висипання спор й в кореневищі при формуванні зачатків вай співпадало з активацією фізіологічних процесів у відповідних органах папороті. Зважаючи на виявлені особливості в характері накопичення кон'югованої форми ІОК під час переходу від інтенсивного росту до формування та дозрівання сорусів, спор і до осінньо-зимової вегетації, можна припустити, що підтримка ауксинового гомеостаза в органах спорофіта *P. aculeatum* забезпечується завдяки реакціям кон'югації та активному транспорту ІОК.

Таким чином, нами були визначені характер акумуляції та особливості розподілу ІОК в органах спорофітів водної та наземних папоротей на різних фенологічних фазах розвитку. Розподіл ІОК в органах водної папороті *S. natans* засвідчив, що місцем локалізації ІОК у фазі стаціонарного росту є занурені ваї, а у фазі відмирання вегетативних органів – спорокарпії. Максимальне накопичення ІОК у наземних папоротей відповідало періоду інтенсивного росту, що свідчило про участь ауксина в регуляції процесів органо- та морфогенезу спорофітів

P. aculeatum і *D. filix-mas*. Специфічні зміни в накопиченні та локалізації ендогенної ІОК виявили зв'язок між ростовими процесами й розподілом і вмістом вільної та кон'югованої форм фітогормона в органах спорофіта водної та наземних папоротей упродовж розвитку. Показано, що інтенсивність акумуляції ІОК у папоротей з різних місць зростань носить специфічний характер і залежить як від умов зростання (водне чи наземне середовище), так і від фізіологічного стану рослин. Загалом, отримані результати засвідчили, що в підтримці ауксинового гомеостаза у папоротей при переході від інтенсивного росту до формування та дозрівання сорусів і у фазі завершення вегетації задіяні механізми кон'югації, а в період масового висипання зрілих спор – метаболічні стратегії біосинтезу/катаболізму.

Література

- Войтенко Л.В., Васюк В.А., Косаківська І.В. Фітогормони в органах спорофіту *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. в онтогенезі. *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту*. Сер. Біологія. 2018. 3(45). С. 101–109.
- Войтенко Л.В., Косаківська І.В. Особливості акумуляції та розподілу індоліл-3-оцтової та абсцизової кислот в органах спорофіту папороті флори України *Polystichum aculeatum* L. на різних фенологічних фазах розвитку. *Доп. НАН України*. 2017. 12. С. 112–118.
- Войтенко Л.В., Ліхнівський Р.В., Косаківська І.В. Особливості акумуляції й локалізації індоліл-3-оцтової кислоти в органах спорофіту *Salvinia natans* (L.) All. на різних фенологічних фазах розвитку. *Біологічні Студії / Studia Biologica*. 2016. 10(3–4). С. 91–106.
- Войтенко Л.В., Мусатенко Л.І. Фітогормони як регулятори росту талому прісноводних харофітів на різних етапах їх онтогенезу. В кн.: *Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку*. Київ: Логос, 2009. Т. 2. С. 423–437.
- Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Васюк В.А., Веденічева Н.П., Генералова В.М., Мартин Г.Г., Нестерова А.Н. *Гормональний комплекс рослин і грибів*. Київ, 2003. 186 с.
- Холодний Н.Г. О метаморфозе пластид в волосках подводных листьев у *Salvinia natans*. *Журн. рус. бот. об-ва*. 1924. 7. С. 153–160.
- Abul Y., Menéndez V., Gómez-Campo C., Revilla M.A., Lafont F., Fernández H. Occurrence of plant growth regulators in *Psilotum nudum*. *J. Plant Physiology*. 2010. 167. P. 1211–1213.

- Arthur G.D., Stirk W.A., Novak O., Hekera P., van Staden J. Occurrence of nutrients and plant hormones (cytokinins and IAA) in the water fern *Salvinia molesta* during growth and composting. *Environ. Exp. Botany*. 2007. 61(2). P. 134–144.
- 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. 135. P. 526–530.
- Bajguz A., Piotrowska A. Conjugates of auxin and cytokinin. *Phytochemistry*. 2009. 70. P. 957–969.
- Band L.R., Wells D.M., Fozard J.A., Ghetiu T., French A.P., Pound M.P., Wilson M.H., Yu L., Li W.D., Hijazi, H.I., Oh J., Pearce S.P., Perez-Amador M.A., Yun J., Kramer E., Alonso J.M., Godin C., Vernoux T., Hodgman T.C., Pridmore T.P., Swarup R., King J.R., Bennett M.J. Systems analysis of auxin transport in the *Arabidopsis* root apex. *Plant Cell*. 2014. 26. P. 862–875.
- Bargmann B.O., Estelle M. Auxin perception: In the IAA of the beholder. *Physiol. Plant*. 2014. 151. P. 52–61.
- Benkova E., Hejatko J. Hormone interactions at the root apical meristem. *Plant Mol. Biol.* 2009. 69. P. 383–396.
- Benková E., Michniewicz M., Sauer M., Teichmann T, Seifertová D, Jürgens G, Friml J. Local, efflux-dependent auxin gradients as a common module for plant organ formation. *Cell*. 2003. 115. P. 591–602.
- Calderon Villalobos L.I.A., Lee S., De Oliveira C., Ivetac A., Brandt W., Armitage L., Sheard L.B., Tan X., Parry G., Mao H., Zheng N., Napier R., Kepinski S., Estelle M. A combinatorial TIR1/AFB-Aux/IAA co-receptor system for differential sensing of auxin. *Nat. Chem. Biol.* 2012. 8. P. 477–485.
- Cooke T.J., Poli D.B, Szein A.E., Cohen J.D. Evolutionary patterns in auxin action. *Plant Mol. Biol.* 2002. 49. P. 319–338.
- Cooke T.J., Poli D., Cohen J.D. Did auxin play a crucial role in the evolution of novel body plans during the Late Silurian–Early Devonian radiation of land plants? *The Evolution of Plant Physiology*. 2003. 5(21). P. 85–116.
- Croxdale J.G. Hormones and Apical Dominance in the Fern *Davallia*. *J. Exp. Bot.* 1976. 27. P. 801–815.
- Davies P.J. *Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action*. Revised 3rd ed. Dordrecht: Springer, 2010. 816 p.
- Dun E.A., Ferguson B.J., Beveridge C.A. Apical dominance and shoot branching. Divergent opinions or divergent mechanisms? *Plant Physiology*. 2006. 142. P. 812–819.
- Ellis C.M., Nagpal P., Young J.C., Hagen G., Guilfoyle T.J., Reed J.W. Auxin Response Factor1 and Auxin Response Factor2 regulate senescence and floral organ abscission in *Arabidopsis thaliana*. *Development*. 2005. 132. P. 4563–4574.

- Enders T.A., Strader L.C. Auxin activity: past, present, and future. *Amer. J. Botany*. 2015. 102(2). P. 180–196.
- Esmon C.A., Tinsley A.G., Ljung K., Sandberg G., Hearne L.B., Liscum E. A gradient of auxin and auxin-dependent transcription precedes tropic growth responses. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2006. 103. P. 236–241.
- Farcot E., Lavedrine C., Vernoux T. A modular analysis of the auxin signalling network. *PLoS ONE*. 2015. 10. P. 1–7.
- Finkelstein R.R. The role of hormones during seed development and germination. In: *Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction*. Ed. P.J. Davies. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2004. P. 513–537.
- Frick E.M., Strader L.S. Roles for IBA-derived auxin in plant development. *J. Exp. Bot.* 2018. 69(2–4). P. 169–177.
- Friml J., Vieten A., Sauer M., Weijers D., Schwarz H., Hamann T., Offringa R., Jürgens G. Efflux-dependent auxin gradients establish the apical basal axis of *Arabidopsis*. *Nature*. 2003. 426. P. 147–153.
- Gao Y., Zhang Y., Zhang D., Dai X., Estelle M., Zhao Y. Auxin binding protein 1 (ABP1) is not required for either auxin signaling or *Arabidopsis* development. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2015. 112. P. 2275–2280.
- Gregoric M., Fisher R. Auxin regulates lateral meristem activation in developing gametophytes of *Ceratopteris richardii*. *Can. J. Bot.* 2006. 84(10). P. 1520–1530.
- Hill J.P. Meristem development at the sporophyll pinna apex in *Ceratopteris richardii*. *Int. J. Plant Sci.* 2001. 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. 55(397). P. 685–693.
- Ikeda Y., Men S., Fischer U., Stepanova A.N., Alonso J.M., Ljung K., Grebe M. Local auxin biosynthesis modulates gradient-directed planar polarity in *Arabidopsis*. *Nat. Cell Biol.* 2009. 11. P. 731–738.
- Jason Liang Pin Ng, Hassan S., Truong T.T., Hocart C.H., Laffont C., Frugier F., Mathesius U. Flavonoids and Auxin Transport Inhibitors Rescue Symbiotic Nodulation in the *Medicago truncatula* Cytokinin Perception Mutant cre1. *The Plant Cell*. 2015. 27. P. 2210–2226.
- Johri M.M. Hormonal regulation in green plant lineage families. *Physiol. Mol. Biol. Plants*. 2008. 14(1–2). P. 23–38.
- Jones B., Ljung K. Subterranean space exploration: the development of root system architecture. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2012. 15. P. 97–102.
- Kaźmierczak A., Stepiński D. GA₃ content in young and mature antheridia of *Chara tomentosa* estimated by capillary electrophoresis, *Folia Histochemica and Cytobiologica*. 2005. 43(1). P. 65–67.
- Kende H., Zeevaart J.A.D. The five “classical” plant hormones. *The Plant Cell*. 1997. 9. P. 1197–1210.
- Korasick D.A., Enders T.A., Strader L.C. Auxin biosynthesis and storage forms. *J. Exp. Bot.* 2013. 64. P. 2541–2555.

- Kosakivska I.V., Babenko L.M., Shcherbatiuk M.M., Vedenicheva N.P., Voytenko L.V., Vasyuk V.A. Phytohormones during growth and development of Polypodiophyta. *Advances in Biology & Earth Sciences*. 2016. 1(1). P. 26–44.
- Kramer E.M., Ackelsberg E.M. Auxin metabolism rates and implications for plant development. *Front. Plant Sci.* 2015. 6. P. 150–158.
- Kwa S.H., Wee Y.C., Lim T.M., Kumar P.P. IAA-induced apogamy in *Platycterium coronarium* (Koenig) Desv. Gametophytes cultured *in vitro*. *Plant Cell Rep.* 1995. 14. P. 598–602.
- Kwa S.H., Wee Y.C., Lim T.M., Kumar P.P. Morphogenetic plasticity of callus reinitiated from cell suspension cultures of the fern *Platycterium coronarium*. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 1997. 48. P. 37–44.
- Lavy M., Estelle M. Mechanisms of auxin signaling. *Development*. 2016. 143. P. 3226–3229.
- LeClere S., Tellez R., Rampey R.A., Matsuda S.P., Bartel B. Characterization of a family of IAA-amino acid conjugate hydrolases from *Arabidopsis*. *J. Biol. Chem.* 2002. 277. P. 20446–20452.
- Lee R.D.W., Cho H.T. Auxin, the organizer of the hormonal/environmental signals for root hair growth. *Front. Plant Sci.* 2013. 4. P. 448–455.
- Liu Y., Chen L., Zhang N., Li Z., Zhang G., Xu Y., Shen Q., Zhang R. Plant-microbe communication enhances auxin biosynthesis by a root-associated bacterium, *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 2016. 29. P. 324–330.
- Ljung K. Auxin metabolism and homeostasis during plant development. *Development*. 2013. 140. P. 943–950.
- Ludwig-Muller J. Auxin conjugates: their role for plant development and in the evolution of land plants. *J. Exp. Bot.* 2011. 62(6). P. 1757–1773.
- Ludwig-Muller J. Indole-3-butyric acid in plant growth and development. *Plant Growth Regul.* 2000. 32. P. 219–230.
- Mellor N., Band L.R., Pencik A., Novak O., Rashed A., Holman T., Wilson M.H., Voss U., Bishopp A., King J.R., Ljung K., Bennett M.J., Owen M.R. Dynamic regulation of auxin oxidase and conjugating enzymes AtDAO1 and GH3 modulates auxin homeostasis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2016. 113(39). P. 11022–11027.
- Menéndez V., Abul Y., Bohanec B., Lafont F., Fernández H. The effect of exogenous and endogenous phytohormones on the *in vitro* development of gametophyte and sporophyte in *Asplenium nidus* (L.). *Acta Physiol. Plant.* 2011. 33. P. 2493–2500.
- Menéndez V., Villacorta N.F., Revilla M.A., Gotor V., Bernard P., Fernández H. Exogenous and endogenous growth regulators on apogamy in *Dryopteris affinis* (Lowe) Frasser-Jenkins. *Plant Cell Rep.* 2006. 25(2). 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. *Amer. J. Bot.* 1970. 57(2). P. 212–217.

- Miransari M., Smith D.L. Plant hormones and seed germination. *Environ. Experim. Bot.* 2014. 99. P. 110–121.
- Mravec J., Skupa P., Bailly A., Hoyerová K., Krččš P., Bielach A., Petrášek J., Zhang J., Gaykova V., Stierhof Y.D., Dobrev P.I., Schwarzerová K., Rolčík J., Seifertová D., Luschnig C., Benková E., Zazimalová E., Geisler M., Friml J. ER-localized PIN5 auxin transporter mediates subcellular homeostasis of phytohormone auxin. *Nature*. 2009. 439. P. 1136–1140.
- Muday G.K., DeLong A. Polar auxin transport: controlling where and how much. *Trends Plant Sci.* 2001. 6. P. 535–542.
- Nakazawa S. Morphogenesis of the fern protonema. II. Modification of the apical differentiation in *Dryopteris* affected by IAA. *Protoplasma*. 1959. 52(1). P. 1–4.
- Normanly J. Approaching cellular and molecular resolution of auxin biosynthesis and metabolism. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2010. 2. P. 1–14.
- O'Donnell P.J., Schmelz E.A., Moussatche P., Lund S.T., Jones J.B., Klee H.J. Susceptible to intolerance – a range of hormonal actions in a susceptible *Arabidopsis* pathogen response. *Plant J.* 2003. 33. P. 245–257.
- Olatunji D., Geelen D., Verstraeten I. Control of Endogenous Auxin Levels in Plant Root Development. *Int. J. Mol. Sci.* 2017. 18. P. 2587–2616.
- Östin A., Kowalycz M., Bhalerao R.P., Sandberg G. Metabolism of indole-3-acetic acid in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 1998. 118. P. 285–296.
- Overvoorde P., Fukaki H., Beeckman T. Auxin control of root development. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2010. 2. P. 1–17.
- Paciorek T., Friml J. Auxin signaling. *J. Cell Sci.* 2006. 119. P. 1199–1202.
- Pati C.K., Bhattacharjee A. Influence of IAA on the retention of detached leaf senescence of three aquatic plant species. *Int. J. Science and Knowledge*. 2013. 2(1). P. 42–46.
- Peleg Z., Blumwald E. Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. *Cur. Opinion Plant Biol.* 2011. 14. P. 290–295.
- Perrot-Rechenmann C. Cellular responses to auxin: division versus expansion. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2010. 2. P. 1–15.
- Petrášek J., Friml J. Auxin transport routes in plant development. *Development*. 2009. 136. P. 2675–2688.
- Pilate G., Sossountzov L., Miginiac E. Hormone Levels and Apical Dominance in the Aquatic Fern *Marsilea drummondii* A. Br. *Plant Physiol.* 1989. 90. P. 907–912.
- 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.
- Prigge M.J., Lavy M., Ashton N.W., Estelle M. *Physcomitrella patens* auxin-resistant mutants affect conserved elements of an auxin-signaling pathway. *Curr. Biol.* 2010. 20. P. 1907–1912.

- Renton M., Hanan J., Ferguson B.J., Beveridge C.A. Models of long-distance transport: How is carrier-dependent auxin transport regulated in the stem? *New Phytol.* 2012. 194. P. 704–715.
- Riov J., Bangerth F. Metabolism of auxin in tomato fruit tissue: Formation of high molecular weight conjugates of oxindole-3-acetic acid via the oxidation of indole-3-acetylaspatic acid. *Plant Physiol.* 1992. 100. P. 1396–1402.
- Robert H.S., Park C., Gutiérrez C.L., Wójcikowska B., Pěňčík A., Novák O., Chen J., Grunewald W., Dresselhaus T., Friml J., Laux T. Maternal auxin supply contributes to early embryo patterning in *Arabidopsis*. *Nature Plants.* 2018. 4. P. 548–553.
- Rosquete M.R., Barbez E., Kleine-Vehn J. Cellular auxin homeostasis: Gate keeping is housekeeping. *Mol. Plant.* 2012. 5. P. 772–786.
- Ross J.J., Reid J.B. Evolution of growth-promoting plant hormones. *Funct Plant Biol.* 2010. 37. P. 795–805.
- Rozov S., Zagorskaya A., Deineko E., Shumny V. Auxins: Biosynthesis, metabolism, and transport. *Biol. Bull. Rev.* 2013. 3. P. 286–295.
- Sauer M., Robert S., Kleine-Vehn J. Auxin: simply complicated. *J. Experim. Bot.* 2013. 64(9). P. 2565–2577.
- Scarpella E., Barkoulas M., Tsiantis M. Control of Leaf and Vein Development by Auxin. *Cold Spring Harb Perspect Biol.* 2011. 2. P. 1–17.
- Schoenaers S., Balcerowicz D., Breen G., Hill K., Zdanio M., Mouille G., Holman T.J., Oh J., Wilson M.H., Nikonorova N., Lam Dai Vu, De Smet I., Swarup R., De Vos W.H., Pintelon I., Adriaensen D., Grierson C., Bennett Malcolm J., Vissenberg K. The auxin-regulated CrRLK1L kinase ERULUS controls cell wall composition during root hair tip growth. *Cur. Biology.* 2018. 28(5). P. 722–732.
- Shin S., Lee J., Rudell D., Evans K., Zhu Y. Transcript profiles of auxin efflux carrier and IAA-amido synthetase genes suggest the role of auxin on apple (*Malus × domestica*) fruit maturation patterns. *Amer. J. Plant Sci.* 2015. 6. P. 620–632.
- Simm S., Scharf K.-D., Jegadeesan S., Chiusano M.L., Firon N., Schleiff E. Survey of genes involved in biosynthesis, transport, and signaling of phytohormones with focus on *Solanum lycopersicum*. *Bioinform. Biol. Insights.* 2016. 10. P. 185–207.
- Simon S., Petrášek J. Why plants need more than one type of auxin. *Plant Sci.* 2011. 180. P. 454–460.
- Simon S., Skupa P., Viaene T., Zwiewka M., Tejos R., Klima P., Carna M., Rolčík J., De Rycke R., Moreno I., Dobrev P.I., Orellana A., Zažímalová E., Friml J. PIN6 auxin transporter at endoplasmic reticulum and plasma membrane mediates auxin homeostasis and organogenesis in *Arabidopsis*. *New Phytol.* 2016. 211(1). P. 65–74.

- Slovin J.P., Bandurski R.S., Cohen J.D. Auxin. In: *Biochemistry and molecular biology of plant hormones*. Eds P.J.J. Hooykaas, M.A. Hall, K.R. Libbenga. Amsterdam: Elsevier, 1999. P. 115–140.
- Spiess G.M., Hausman A., Yu P., Cohen J.D., Rampey R.A., Zolman B.K. Auxin input pathway disruptions are mitigated by changes in auxin biosynthetic gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2014. 165. P. 1092–1104.
- Stepanova A.N., Robertson-Hoyt J., Yun J., Benavente L.M., Xie D.Y., Dolezal K., Schlereth A., Jurgens G., Alonso J.M. TAA1-mediated auxin biosynthesis is essential for hormone crosstalk and plant development. *Cell.* 2008. 133. P. 177–191.
- Strader L.C., Nemhauser J.L. Auxin 2012: A rich mea ho’oulu. *Development.* 2013. 140. P. 1153–1157.
- Strader L.C., Zhao Y.D. Auxin perception and downstream events. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2016. 33. P. 8–14.
- Sztein A.E., Cohen J.D., Cooke, T.J. Evolutionary patterns in the auxin metabolism of green plants. *Int. J. Plant Sci.* 2000. 161. P. 849–859.
- Sztein A.E., Cohen J.D., Garcia de la Fuente I., Cooke, T.J. Auxin metabolism in mosses and liverworts. *Amer. J. Bot.* 1999. 86. P. 1544–1555.
- Sztein A.E., Cohen J.D., Slovin J.P., Cooke T.J. Auxin metabolism in representative land plants. *Amer. J. Bot.* 1995. 82. P. 1514–1521.
- Takatsuka H., Umeda M. Hormonal control of cell division and elongation along differentiation trajectories in roots. *J. Experim. Bot.* 2014. 65. P. 2633–2643.
- Tivendale N.D., Davidson S.E., Davies N.W., Smith J.A., Dalmais M., Bendahmane A.I., Quittenden L.J., Sutton L., Bala R.K., Signor C.Le., Thompson R., Horne J., Reid J.B., Ross J.J. Biosynthesis of the halogenated auxin, 4-chloroindole-3-acetic acid. *Plant Physiol.* 2012. 159. P. 1055–1063.
- Woodward A.W., Bartel B. Auxin regulation, action, and interaction. *Annals of Bot.* 2005. 95. P. 707–735.
- Yamada M., Greenham K., Prigge M.J., Jensen P.J., Estelle M. The TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE2 gene is required for auxin synthesis and diverse aspects of plant development. *Plant Physiol.* 2009. 151. P. 168–179.
- Yamaguchi N., Huang J., Xu Y., Tanoi K., Ito T. Fine-tuning of auxin homeostasis governs the transition from floral stem cell maintenance to gynoecium’s formation. *Nature Communication.* 2017. 8. P. 1125–1147.
- Zažímalová E., Murphy A. S., Yang H., Hoyerova K. Hosek P. Auxin transporters – why so many? *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2010. 2. P. 1–15.
- Zhao Y. Auxin biosynthesis. *The Arabidopsis Book.* 2014. 12. P. 1–14.

Гібереліноподібні речовини та гіберелова кислота

Васюк В.А.

Гібереліни – клас фітогормонів, що об'єднує понад 130 форм із широким спектром реакцій-відповідей, задіяних у життєвому циклі рослин різних систематичних груп. Головними біологічними функціями гіберелінів вважаються участь у регуляції процесів проростання насіння, координація поділу клітин та їхнього розтягу, детермінування статі, індукція цвітіння квіткових рослин (Gupta, Chakrabarty, 2013; Gantait et al., 2015). Вивчення гіберелінів здійснюється за наступними напрямками: біосинтез та різноманіття гіберелінів; біологічні функції й вплив на фізіологічні процеси; пошук нових форм гіберелінів (Васюк, Косаківська, 2015). Найбільш детально проаналізовано вплив гіберелінів на процеси росту насінневих рослин, вивчалися гібереліни грибів та бактерій (Ситник та ін., 2003; Mac Millan, 2001), водоростей (Tarakovskaya et al., 2007; Romanenko et al., 2016), мохів, лишайників (Sabovljevic et al., 2014) та папоротей (Kosakivska et al., 2016).

У грибів, бактерій та рослин синтез гіберелінів починається від дитерпен-гаранілгеранілдифосфату (ГГДП) з ізопреноїдного попередника – ізопентенілпірофосфату, який утворюється в пластидах MEP-шляхом та цитозольним MVA-шляхом (Helliwell, 2001; Kasahara et al., 2002). Виявлено, що ці шляхи представлені у мохів, однодольних і дводольних рослин, проте MVA-шлях відсутній у зеленої водорості *Chlamydomonas reinhardtii* (Lohr et al., 2012; Vranova et al., 2013). Водночас у представників різних таксонів знайдені відмінності серед окремих ензимів, які відповідають за каталітичні перетворення та біосинтетичні маршрути синтезу гіберелінів (Salazar-Cerezo et al., 2018). Існуючі моделі сприйняття та сигналіngu гіберелінів включають три основні компоненти: локалізований у ядрі рецептор GID1 (Vranova et al., 2013); репресивні DELLA GAI, RGA і RGL1 білки (Tyler et al., 2004) та SLR1 – специфічні регулятори транскрипції GRAS (Ueguchi-Tanaka et al., 2008); F-box SLY1 та

SLY2 (Ariizum et al., Steber, 2011) та GID2 протеїни (Gomi et al., 2004).

Для різних видів рослин притаманний специфічний якісний і кількісний склад гіберелінів, який змінюється на певних стадіях розвитку. У кожного виду існують домінуючі (активні або «робочі») гібереліни, задіяні у фізіологічних процесах, і гібереліни, які є проміжними ланками синтезу цих фітогормонів (Davière, Achard, 2013). У молодих ваях спорофіту деревовидних папоротей *Cibotium glaucum* і *Dicksonia antarctica* були знайдені GA₁, 3-*eni*- GA₁, GA₄, GA₉, 11 α -гідроксі- GA₁₂, 12 α -гідроксі- GA₁₂, GA₁₅, GA₁₇, GA₁₉, GA₂₀, GA₂₅, GA₃₇, GA₄₀, GA₅₈, GA₇₀ і GA₇₁ (Yamane et al., 1988a). У чоловічих та жіночих гаметофітах папороті *Blechnum spicant* були виявлені GA₁, GA₃, GA₄, GA₇, GA₉, GA₂₀, причому за вмістом переважали GA₄, GA₇ і GA₂₀ (Menendez et al., 2006a). У гаметофіті *Dryopteris affinis* на різних стадіях формування апогамного зародку були знайдені GA₁, GA₃, GA₄, GA₇ та GA₉ (Menendez et al., 2006b). В антеридіях *Anemia phyllitidis* була виявлена GA₃ (Kaźmierczak, 2003a), у ризоїдах *Psilotum nudum* – GA₄, GA₉ і GA₂₀ (Abul et al., 2010). Досліджені гібереліни спорофітів і гаметофітів папоротей *Cibotium*, *Blechnum*, *Discontia*, *Driopteris*, *Lygodium*, *Anemia*, *Ceratopteris*, *Psilolotum*, серед яких є деревні види, ліани, гемікриптофіти й епіфіти (табл. 1). Особлива увага була зосереджена на вивченні гаметофіта, формуванні статевих органів, утворенні зиготи й зародку спорофіта (Tanurdzic, Banks, 2004). Перше повідомлення про ростові гормони в гаметофітах папороті *Cyathea spinulosa* з'явилося у 1938 році (Albaum, 1938). У подальших дослідженнях судинних рослин було встановлено, що регуляція статевої детермінації відбувається за участі гіберелінів, які прискорюють розвиток чоловічої квітки в однодольних і активують формування жіночої квітки в дводольних видів (Dellaporta, Calderon-Urrea, 1994). У харових водоростей й папоротей гібереліни сприяють формуванню антеридіїв (Kwiatkowska et al., 1998; Kaźmierczak, 2003a; Menendez et al., 2006a, b). Встановлено, що ріст гаметофіта

Таблиця 1. Узагальнені відомості про локалізацію гіберелінів в органах папоротей

Вид папороті	Гібереліни	Об'єкт дослідження	Джерело
<i>Cibotium glaucum</i> (Sm.) Hook. & Arn. <i>Dicksonia antarctica</i> James Dickson	GA ₁ , GA ₄ , GA ₉ , 3- <i>eni</i> - GA ₁ 11α-гідрокси GA ₁₂ , 12α-гідрокси GA ₁₂ , GA ₁₅ , GA ₁₇ , GA ₁₉ , GA ₂₀ , GA ₂₅ , GA ₃₇ , GA ₄₀ , GA ₅₈ , GA ₇₀ , GA ₇₁	молоді ваї	Yamane et al., 1988a
<i>Blechnum spicant</i> (L.) Roth	GA1, GA3, GA4, GA7, GA9, GA20 GA4, GA7, GA20	чоловічий жіночий гаметофіт	Menendez et al., 2006a
<i>Dryopteris affinis</i> (Lowe) Frasser-Jenkins	GA1, GA3, GA4, GA7, GA9	гаметофіт	Menendez et al., 2006b
<i>Lygodium circinnatum</i> (Burm.) Sw.	антеридіоген-В,	гаметофіт	Furber et al., 1995
<i>Lygodium japonicum</i> (Thunb.) Sw.	метилові ефіри GA9, GA20, GA70, GA73, GA88, GA96, 3-епі- GA88, ізомери моногідрокси- GA73	гаметофіт	Yamane et al., 1988b
<i>Lygodium circinnatum</i> (Burm.) Sw. <i>Lygodium flexuosum</i> (L.) Sw.	GA73, метилові ефіри GA 9, GA 20, GA70, GA73, GA 88, і 3-епі-GA88, GA 96, моногідрокси- GA73	гаметофіт	Yamauchi et al., 1996
<i>Lygodium micro-phyllum</i> (Cav.) R. Br. <i>Lygodium reticulatum</i> Schkuhr, Farnkr.	метилові ефіри GA9, GA73, моногідрокси- GA73	гаметофіт	Kurumatani et al., 2001
<i>Anemia phyllitidis</i> (L.) Sw.	GA7, GA73, 3-епі-GA63	гаметофіт	Furber et al., 1990; Yamauchi et al., 1995
<i>Anemia phyllitidis</i> (L.) Sw.	GA3	антеридії	Kaźmierczak, 2003b
<i>Anemia phyllitidis</i> (L.) Sw.	GA107, 3α-гідрокси-9,15-цикло10- GA9, 3-епі- GA63	гаметофіт	Yamauchi et al., 1995
<i>Anemia mexicana</i> Klotzsch	GA104, 1β-гідрокси-9,15-цикло- GA9	гаметофіт	Furber et al., 1995
<i>Anemia phyllitidis</i> (L.) Sw., <i>A. hirsuta</i> (L.) Sw., <i>A. flexuosa</i> (Sav.), <i>A. rotundifolia</i> Schrad.	антеридієва кислота	гаметофіт	Yamane et al., 1987
<i>Ceratopteris richardii</i> Brongn	антеридіоген	гаметофіт	Banks, 1993
<i>Psilotum nudum</i> (L.) P. Beauv	GA4, GA9, GA20	ризоїд	Abul et al., 2010

відбувається за рахунок верхівкової меристеми, в якій знайдено специфічний гормон антеридіоген – регулятор процесу формування антеридіїв на заростках папоротей.

Ця речовина ідентифікована в 50 видів папоротей з 6 родин (*Pteridium*, *Pteris*, *Anemia*, *Onoclea*, *Lygodium* та *Ceratopteris*) (Chiou, Farrar, 1997; Васюк, Косаківська, 2015). На сьогодні функції антеридіогену вивчені недостатньо. Показано, що антеридіоген *Lepisorus thunbergianus*, *Phymatosorus scolopendria*, *Polypodium pellucidum*, *Campyloneurum angustifolium*, *Campyloneurum phyllitidis*, *Microgramma heterophylla* і *Anemia phyllitidis* діє на спори власного виду, при цьому антеридіоген *Pteridium aquilinum* не має видової специфічності (Chiou, Farrar, 1997).

Антеридіоген має у своїй структурі гібереліновий скелет і проявляє гібереліноподібні властивості. Проте кожному виду папоротей притаманна специфічна хімічна структура антеридіогену. Так, антеридієва кислота є головним антеридіогеном у видів папороті *Anemia phyllitidis*, *A. hirsute*, *A. rotundifolia* і *A. flexuosa* (Yamane et al., 1987). Водночас у *A. phyllitidis* головними антеридіогенами виявилися GA_{107} (3 α -гідроксі-9), 15-цикло- GA_9 й 3-*eni*- GA_{63} (Yamauchi et al., 1995), тоді як у *A. mexicana* такими були GA_{104} (1 β -гідроксі-9) і 15-цикло- GA_9 (Furber et al., 1990). Головними антеридіогенами у папороті *Lygodium japonicum* виявилися метилові ефіри GA_9 й GA_{73} , водночас у *L. circinnatum* і *L. flexuosum* антеридіогенами були GA_{73} , метилові ефіри GA_{73} , GA_9 , GA_{20} , GA_{70} , GA_{88} і 3-*eni*- GA_{88} (Yamauchi et al., 1996). У папоротей *L. microphyllum* і *L. reticulatum* у якості антеридіогенів були визначені метилові ефіри GA_{73} і GA_9 та похідні моногідрокси- GA_{73} , які вважаються попередниками антеридіогену (Kurumatani et al., 2001).

Показано, що за умови високої концентрації антеридіогену у верхівковій меристемі гаметофіта папоротей родів *Lygodium* і *Anemia* формується одностатевий чоловічий гаметофіт, а в разі його відсутності – жіночий. Низький вміст антеридіогену супроводжується появою двостатевого заростку, який містить

антеридії та архегонії (Furber et al., 1990, 1995). Морфологічні дослідження апікальної меристеми гаметофітів *Osmundastrum cinnatomeum*, вирощених на поживному середовищі з додаванням GA_3 , який вважається аналогом антеридіогену, показали, що гормон затримував темпи розвитку гаметофіту і подовжував тривалість його асексуального й чоловічого статусу (Hollingsworth et al., 2012). У папоротей родів *Anemia* синтез GA_7 та GA_{73} призводив до утворення антеридіогену. Такий був знайдений у папоротей, які синтезують GA_7 (Voeller, 1964). У папороті *Lygodium japonicum* основним антеридіогеном виявився метиловий ефір GK_{73} ($GK_{73}-Me$). У *L. circinnatum* і *L. flexuosum* вміст $GK_{73}-Me$ істотно відрізнявся і був значно вищим, ніж у *L. japonicum*. Реакція гаметофітів *L. circinnatum* і *L. flexuosum* на екзогенний антеридіоген ($GK_{73}-Me$) була в 100 разів нижчою, ніж у *L. japonicum* (Yamauchi et al., 1996).

Гіберелінам належить ключова роль у формуванні статевого поліморфізму папоротеподібних. Показано, що стать папороті *Ceratopteris richardii* визначається за участі антеридіогену, виділеного зі спор видів роду *Ceratopteris* (Banks, 1993). Антеридіоген ініціював розвиток чоловічого гаметофіту в папороті *Bechnum spicant* (Valledor et al., 2014). При вивченні реакції-відповіді гаметофіта папороті *Anemia phyllitidis* на вплив GA_1 , GA_3 , GA_{4-5} , GA_{7-8} та GA_9 було встановлено, що GA_7 у концентрації $5 \cdot 10^{-10}$ г/мл посилювала процес формування антеридіїв (Kazmierczak, 2003b). Екзогенна GA_3 стимулювала розвиток гаметофітів папоротей *A. phyllitidis* та *A. mexicana* (Nakanbisi et al., 1971), проте при використанні екзогенної GA_7 формування антеридіїв у *A. phyllitidis* не спостерігалось (Voeller, 1964). У папороті *C. richardii*, навпаки, екзогенна GA_7 стимулювала розвиток антеридіїв (Banks, 1993). Обробка екзогенною GA_3 у концентрації 2,8 мкМ призводила до формування апогамного спорофіта папороті *Dryopteris affinis* (Menendez et al., 2006b).

Відомо, що взаємодія між фітогормонами й іншими метаболітами може підсилювати або пригнічувати їхні ефекти.

Так, на прикладі гаметофіта папороті *Anemia phyllitidis* було встановлено, що в регуляції процесів розвитку антеридіїв разом із гіберелінами задіяний етилен, котрий прискорював реорганізацію ядерного хроматину та індукував синтез ДНК у ядрі в антеридіальній частині клітин чоловічого гаметофіта (Kazmierczak, 2003b). У гаметофітах папороті *Azolla pinnata* під впливом гіберелінів збільшувалася активність нітрогеназ (вірогідно, таке зростання відбувалося за рахунок нітрогенази ціанобактерії *Anabaena azollae*, що міститься у листових порожнинах папороті як симбіонт), яка пригнічувалася АБК (El-Desouky et al., 1987). Під час проростання рису спостерігалася синергічна взаємодія між 4-ethoxy-1-(p-toluol)-s-triazine-2,6-(1H,3H)-dione (триазиндіон – гербіцид, який пригнічує темпи росту й розвитку рослин шляхом гальмування поділу клітин) і гіберелової кислоти, тоді як у папороті *Anemia phyllitidis* при формуванні антеридіїв та проростанні спор такої взаємодії не виявлено, а навпаки, тріазінон пригнічував поділ клітин у спорах, а обробка гіберелінами не знімала інгібуючого ефекту (Schraudolf, 1984).

Гібереліни контролюють процеси проростання спор (Anterola et al., 2009; Zhang, Dai, 2010). Проростання спор *Lygodium japonicum* індукувалося екзогенними GA_3 в концентрації $4 \cdot 10^{-7} M$ й низькими концентраціями GA_9 (Kagawa, Sugai, 1991). Показано, що гібереліни ініціювали проростання спор *Pteridium aquilinum* (Zhang, Niu, 1999), *Athyrium multidentatum* (Guo et al., 2007), *Nephrolepis auriculata* (Li et al., 1995). Встановлена участь гіберелінів у регуляції процесів формування й дозрівання спор *Sphaeropteris hainanensis* (Jiang et al., 2002). Для проростання спор важливе значення має тривалість екзогенної обробки: після 12 і 24 годин експозиції швидкість проростання спор *Anemia phyllitidis* склала 30 і 70% відповідно (Rachvan, 1977). Схожість спор *Schizaea pusilla* зростала при використанні 0,1 мМ GA_3 , але залишалася незмінною при застосуванні 0,1 мМ GA_{4+7} (Guiragossian, Koning, 1986). Екзогенна обробка гіберелінами та бензиламінопурином також прискорювала

процес проростання спор папороті *Pteris inermis* (Tanco et al., 2009). Світло й екзогенні гібереліни GA₄ та GA₇ стимулювали проростання спор папоротей родини *Anemia* (Nester, Coolbaugh, 1986). Екзогенні метилові ефіри GA₄ та GA₂₀ стимулювали проростання спор папороті *Lygodium japonicum* у темряві (Hara et al., 1988). Подібні результати отримані при використанні гіберелінів GA₃ та GA₇ для індукції проростання спор папороті *Ceratopteris richardii* (Banks, 1993). Обробка GA₃ не впливала на проростання спор *Pteridium aquilinum* (Zhai et al., 2007) та *Sphenomeris chinensis* (Ren et al., 2008). У проведених нами дослідженнях гібереліноподібні речовини були ідентифіковані в спорах папороті *Matteucia struthiopteris*. При порівнянні гіберелінів зі спор рослин *in situ* з тими, які впродовж року зберігалися в лабораторії при температурі +18–20 °С, було виявлено, що після зберігання кількість гібереліноподібних речовини у спорах знизилася майже вдвічі, що, вірогідно, обумовлено зменшенням вологості при зберіганні спор та інактивацією гіберелінів (Васюк та ін., 2011).

Присутність фітогормонів у представників різних таксонів, уніфікованість їхніх основних структурних елементів свідчать про те, що продукування цих сполук розпочалось на ранніх етапах еволюції. Розшифровка гіберелінового сигналу у вищих рослин спонукала дослідників здійснити порівняння шляхів формування такого сигналу в рослин різного систематичного положення. На модельних об'єктах арабідопсису й рису були визначені ключові компоненти сигнального шляху гіберелінів, який функціонує при проростанні насіння та розтягуванні клітин. Встановлено, що трансдукція гіберелінового сигналу відбувається шляхом взаємодії гіберелінових рецепторів (GID1) з F-box-білками (Ueguchi-Tanaka et al., 2005; Nakajima et al., 2006). Гіберелінові рецептори належать до великої родини гормончутливих ліпаз із 3D-структурою. Гомологи GID1 зв'язані з карбоксил естеразами і розповсюджені в усьому рослинному світі (Marshall et al., 2003). Наявність окремих відмінностей між складовими гіберелінового сигнального шляху дозволяє відслідковувати систематичні

зв'язки між представниками різних таксонів (Friedman, 2004). Так, зокрема, після визначення шляхів синтезу гіберелінів у плауна *Selaginella moellendorffii* виявлена його подібність до такого у квіткових рослин, а також встановлена гомологія для шляхів у лишайників і мохів (Hirano et al., 2007). Порівняння компонентів гіберелінового сигнального шляху різних видів рослин свідчить на користь тісного еволюційного зв'язку між голонасінними, однодольними й дводольними рослинами, натомість у несудинних рослин головних ознак класичного шляху не виявлено (Vandenbussche et al., 2007). Враховуючи особливості формування гіберелінового сигнального шляху, сформульовано дві гіпотези еволюції рослинного світу. Перша базується на припущенні, відповідно до якого сигнальний шлях розвивався від мохів, тоді як друга – розглядає можливість формування сигнального шляху від одноклітинних водоростей (Vandenbussche et al., 2007).

Отже, найбільш вивченою є участь гіберелінів у регуляції формування й розвитку гаметофіта, тоді як дослідження гормонів у спорофітів мають фрагментарний характер.

Детальні дослідження розподілу гіберелінів в органах папоротей та їхню динаміку росту й розвитку проводили за методикою (Васюк та ін., 2016; Васюк, Косаковская, 2017).

У результаті проведеного нами визначення гібереліноподібних речовин (ГПР) було показано, що вільна форма гормона домінувала в органах *Salvinia natans* на всіх досліджуваних фенологічних фазах розвитку, а саме: інтенсивного росту (червень), стаціонарного росту (липень), формування спорокарпіїв та дозрівання спор (серпень), відмирання вегетативних органів і пізнього спорогенезу (вересень). Занурені ваї відзначались більш високим рівнем вільних форм ГПР. Це дозволяє припустити, що саме занурені ваї активно продукують гібереліни та виступають донором фітогормона для плаваючих вай. Виявлене збільшення вмісту ГПР відповідало динаміці ростових процесів. Максимальне накопичення ГПР було зафіксовано в скупченнях спорокарпіїв у вересні (табл. 2).

Таблиця 2. Вміст гібереліноподібних речовин в органах *Salvinia natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта (мкг/г сирової речовини в еквіваленті до ГК₃). $X \pm SD$, $n = 9$

Фенологічна фаза розвитку спорофіта	Орган	Фракції ГПР	
		етилацетатна (вільна)	бутанольна (кон'югована)
Інтенсивний ріст	плаваючі ваї	1,24±0,06	0,71±0,04
	занурені ваї	1,41±0,07	0,52±0,03
Стаціонарний ріст	плаваючі ваї	1,23±0,06	0,32±0,02
	занурені ваї	2,33±0,12	0,73±0,04
Формування спорокарпіїв	плаваючі ваї	1,54±0,08	0,81±0,04
	занурені ваї	5,71±0,29	0,24±0,01
	спорокарпії	1,32±0,07	0,72±0,04
Відмирання вегетативних органів	скупчення спорокарпіїв	7,72±0,39	3,39±0,12

Динаміка акумуляції та розподіл ГК₃ були визначені нами з використанням методу ВЕРХ-МС (рис. 1, 2). Упродовж всієї вегетації спорофіту спостерігалось активне накопичення вільної форми ГК₃ у плаваючих ваях. Для занурених вай зареєстровано переважання кон'югованих форм гормону. У серпні зафіксовано максимальний вміст кон'югованої ГК₃ у спорокарпях (рис. 3), функціональна активність якої, вірогідно, подібна до гіберелінів у насінні квіткових рослин, де вони беруть активну участь у процесах проростання. Їхня дія проявляється двома шляхами: по-перше, через збільшення потенціалу росту зародка і, по-друге, шляхом індукування гідролітичних ферментів (Kusera et al., 2005).

Динаміка накопичення та локалізація ГК₃ у папороті дають підстави віднести її до групи робочих гіберелінів. Визначити локалізацію домінуючих робочих гіберелінів, задіяних у регуляції фізіологічних процесів рослин, доволі складно (Davière, Achard, 2013; Gupta, Chakrabarty, 2013). Існує певний набір гіберелінів, притаманний рослинам різних класів. Однак фізіологічна дія гормону залежить від багатьох факторів, серед яких: кількість самого фітогормону та його співвідношення з іншими класами активних сполук; фаза розвитку; вид рослини;

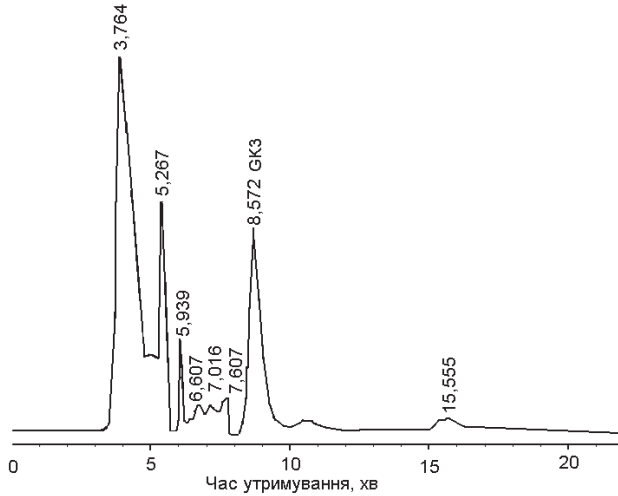


Рис. 1. Хроматограма розділення складної суміші із вмістом ГК₃, одержаної з плаваючих вай папороті *Salvinia natans* на стадії інтенсивного росту

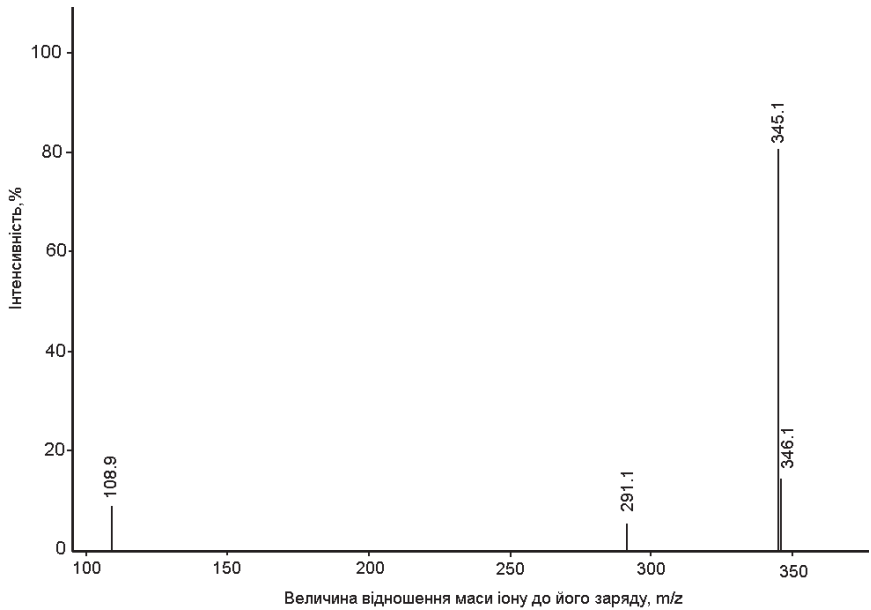


Рис. 2. Мас-спектр ГК₃, що містить кластер молекулярного іону ($m/z = 345$) та фрагментарні іони ($m/z = 291$ і 109), одержаний під час хроматографічного розділення та ідентифікації складної суміші із вмістом ГК₃

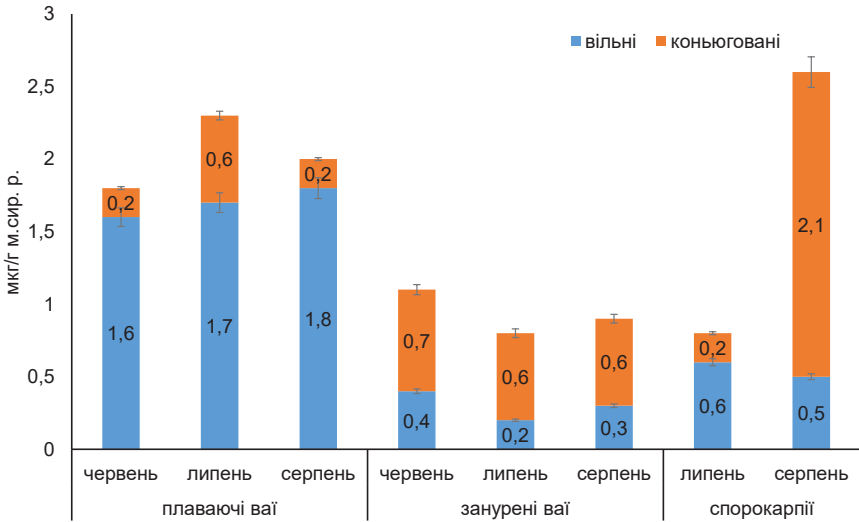


Рис. 3. Вміст ГК₃ в органах *Salvinia natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта

абіотичні та біотичні впливи тощо (Ситник та ін., 2003). Біологічно найактивнішими гіберелінами вважають ГК₁, ГК₃ та ГК₄ (Yamaguchi, 2008), але спектр гіберелінів, фізіологічна дія яких вивчається, весь час розширюється, що, певно, пов'язано зі ступенем досконалості методів і метою дослідників. Зокрема, в листках пшениці ідентифіковані у зв'язаному стані ГК₁, ГК₃ і ГК₄₊₇, тоді як у прапорцевому листку виявлена вільна форма ГК₉, від активності якої залежить розмір стебла (Карначук и др., 2003). У листках томату ідентифіковані ГК₁, ГК₃, ГК₄ і встановлено їхній вплив на ростові процеси (Grünzweig et al., 1997). У таких вищих рослин, як кукурудза, горох, пшениця та рис, ріст стебла регулюється ГК₁, однак відомо, що ГК₃ також активно стимулює ріст стебла (Phinney, Spray, 1982; Ross et al., 1989; Gaskin et al., 2001).

У нашому дослідженні встановлена схожість між якісним складом ГПР у плаваючих і занурених ваях папороті, де активність проявляли гібереліни з Rf 0,2; 0,5; 0,7 та 0,9. Високий

вміст фітогормонів упродовж онтогенезу опосередковано вказує на участь гіберелінів у рості й розвитку папороті. В роботах інших авторів, присвячених дослідженню фітогормонів спорових рослин, відмічено, що екстракти бурих *Sargassum wightii* та зелених *Ulva lactuca* водоростей містили високі концентрації гіберелінів (Sivasangari et al., 2010). Підтверджено участь цих гормонів у регуляції ростових процесів в окремих видів бурих і червоних водоростей-макрофітів (Tarakhovskaia et al., 2007). У наших дослідженнях був встановлений значний рівень ГПР (до 5,0 мкг/г сир. р.) у спорофіті *Equisetum arvense* (Васюк та ін., 2015). Плаваючі ваї порівняно із зануреними містять більше вільної ГК₃, кількість зв'язаної форми зростає майже вчетверо в скупченнях спорокарпіїв, що відповідає стадії переходу спор до стану спокою і подальшому проростанню та розвитку гаметофіта. Відомо, що в спорових рослин гібереліни контролюють процеси проростання спор (Anterola et al., 2009; Zhang, Dai, 2010). Тому вбачається перспективним використання екзогенних гіберелінів для оптимізації проростання спор і формування гаметофіта папоротей у культурі *in vitro*.

Методом вискоелективної рідинної хроматографії-мас-спектрометрії (ВЕРХ-МС) в органах *S. natans* нами було ідентифіковано гіберелін ГК₃, динаміка вмісту та локалізація якого дають змогу віднести гормон до групи «робочих» гіберелінів. Виявлено, що у спорофіті концентрація кон'югованих форм ГК₃ і гібереліноподібних речовин переважала над вмістом кон'югованих. У процесі формування та дозрівання спор вміст ГПР і кон'югованої ГК₃ у спорокарпіїх зростає. Характер розподілу ГПР в органах папороті поки унеможливило остаточне визначення основного місця синтезу гіберелінів, проте зрозуміло, що воно відмінне від такого у вищих рослин, в яких донором гіберелінів вважається наземна частина.

На всіх фенологічних фазах розвитку спорофіта нами був встановлений значний вміст ГПР в органах *Polystichum aculeatum*. Найбільшу кількість вільних форм ГПР зареєстровано у ваях під час формування сорусів та спороношення, тоді як

Таблиця 3. Вміст гібереліноподібних речовин в органах *Polystichum aculeatum* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта (мкг/г сирої речовини в еквіваленті до ГК₃). $X \pm SD$, n = 9

Фенологічна фаза розвитку	Орган	Фракції ГПР	
		етилацетатна (вільні)	бутанольна (кон'юговані)
Інтенсивний ріст	ваї	1,45±0,07	2,39±0,012
	кореневища	0,48±0,02	2,08±0,10
Формування сорусів	ваї	2,25±0,11	0,64±0,03
	кореневища	0,620±0,03	1,52±0,08
Спороношення	ваї	2,11±0,11	1,44±0,07
	кореневища	0,61±14	2,630±0,13
Літня вегетація	ваї	1,70±0,09	2,320±0,12
	кореневища	0,55±0,03	2,99±0,15
Осіння вегетація	ваї	0,65±0,03	0,67±0,03
	кореневища	0,60±0,03	1,94±0,10
Зимова вегетація	ваї	0,45±0,03	0,80±0,04
	кореневища	2,09±0,10	2,44±0,12

у фазі інтенсивного росту домінували кон'юговані форми гормона. В період осінньої та зимової вегетацій у ваях спостерігалось суттєве зниження вмісту ГПР. У всіх досліджених фазах розвитку в кореневищі переважали кон'юговані форми гормона, максимум яких припав на фазу літньої вегетації (табл. 3). Виявлене в наших дослідженнях домінування кон'югової форми ГПР у кореневищі спорофіта *P. aculeatum* вказує на накопичувальну функцію гормона. Зафіксоване збільшення кількості кон'югової та вільної форм ГПР у зимовий період вегетації (табл. 3) опосередковано вказує на причетність гормона до регуляції процесів закладки в кореневищі нових весняних вай. Зміни в співвідношенні вільних і кон'югованих форм дозволяють припустити, що вміст активних форм ГПР зростає не лише за рахунок синтезу *de novo*, а й шляхом вивільнення зв'язаних форм.

Методом ВЕРХ-МС було виявлено домінування вільної форми ГК₃ у ваях папороті *P. aculeatum* упродовж першої та третьої фенологічних фаз розвитку спорофіта. В період літньої вегетації відбулося різке зростання вмісту кон'югової форми гормона. У фазах формування сорусів та осінньої вегетації

Таблиця 4. Вміст ГК₃ в органах органів *Polystichum aculeatum* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта (мкг/г сирої речовини). $\bar{X} \pm SD$, n = 9

Фенологічна фаза розвитку	Орган	Фракції ГК ₃	
		стилацетатна (вільна)	бутанольна (кон'югована)
Інтенсивний ріст	ваї	1,90±0,10	1,33±0,07
	кореневища	0,69±0,03	2,95±0,14
Формування сорусів	ваї	0,97±0,05	1,14±0,06
	кореневища	1,10±0,06	1,99±0,10
Спороношення	ваї	2,09±0,10	1,80±0,09
	кореневища	0,65±0,03	2,01±0,10
Літня вегетація	ваї	1,01±0,05	4,53±0,23
	кореневища	0,84±0,04	3,55±0,18
Осіньна вегетація	ваї	0,81±0,04	0,80±0,04
	кореневища	0,65±0,03	3,25±0,16
Зимова вегетація	ваї	0,86±0,04	1,13±0,07
	кореневища	1,32±0,07	2,06±0,10

вміст вільної та кон'югованої форм ГК₃ знаходився у близьких межах, тоді як під час зимової вегетації кількість кон'югованої ГК₃ знову зросла (табл. 4).

У кореневищах на всіх фенологічних фазах переважала кон'югована форма ГК₃, проте під час формування сорусів та зимової вегетації зафіксовано різке зростання вмісту вільної ГК₃ (табл. 4).

Отже, максимальний вміст вільних форм ГПР у ваях зафіксований у фазі активних метаболічних процесів (первинний ріст, утворення спор). Різке зростання вмісту ГПР і ГК₃ у кореневищах відбувалося в період зимової вегетації, що відповідало закладанню нових весняних вай. Виявлені онтогенетичні коливання рівня фітогормонів дозволяють стверджувати, що функціональна активність гіберелінів *P. aculeatum* така сама, як і в рослин інших систематичних груп.

На всіх досліджених фазах розвитку в органах спорофіта *Driopteris filix-mas* виявлено високий вміст ГПР. Найбільшу кількість вільної форми зареєстровано у ваях під час інтенсивного росту. Високий вміст активної форми ГПР був також при дозріванні сорусів та висівання спор (табл. 5).

Домінування зв'язаної форми ГПР спостерігалось у ваях на трьох останніх фазах розвитку, тоді як вільні активні форми гормону переважали впродовж перших двох. Найвищий сумарний вміст ГПР зафіксовано при висіванні спор. У фазі завершення вегетації й відмирання надземної частини спорофіту вміст ГПР у ваях суттєво зменшився (табл. 5). На всіх досліджених етапах розвитку, особливо під час інтенсивного росту та висипання спор, у кореневищі переважали зв'язані ГПР, що опосередковано засвідчує акумулюючу функцію цих форм гормону. На етапі завершення вегетації й відмирання надземної частини у кореневищі зафіксовані максимальні значення вмісту зв'язаних та вільних форм ГПР (табл. 5), що вказує на можливу участь гіберелінів у регуляції процесу закладки на кореневищі нових весняних вай. Домінування вільних форм ГК₃ у ваях спостерігалось при інтенсивному рості та формуванні спор, тоді як під час спороношення та завершення вегетації домінуючою була кон'югована форма гормону, а вміст вільної ГК₃ був мінімальним. На всіх фазах, окрім другої, у кореневищі переважала кон'югована форма гормону, піки якої зафіксовані на початку та наприкінці розвитку спорофіту (табл. 6).

Раніше (Vinenbaum et al., 2018) наголошувалося, що ріст, розвиток та адаптація рослин залежать від дії гормонів, серед яких гібереліни, та інших сигнальних молекул. Локалізація й транспортування ГК₉, ГК₁₂ та ГК₂₀ досліджені в незначній кількості видів рослин. Кон'югати ГК також розглядаються як додатковий фактор, який впливає на локалізацію та транспорт гіберелінів (Piotrowska, Wajguz, 2011). Отже, на початку й наприкінці вегетації ендогенні гібереліни домінували в кореневищі спорофіта, тоді як репродуктивний період відзначався переважанням гормону у ваях папороті. Зміни співвідношення вільної та кон'югованої форм гормону під час розвитку спорофіта дозволяють припустити, що зростання вмісту активних форм ГК₃ відбувалося як за рахунок синтезу *de novo*, так і шляхом трансформації кон'югованих форм.

Таблиця 5. Вміст гібереліноподібних речовин в органах *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта (мкг/г сирої речовини еквівалентно до ГК₃). $X \pm SD$, n = 9

Фенологічна фаза розвитку спорофіту	Орган	Фракції ГПП	
		етилацетатна (вільна)	бутанольна (зв'язана)
Інтенсивний ріст	ваї	2,74±0,13	0,66±0,03
	кореневища	1,11±0,06	2,29±0,11
Формування сорусів та спор	ваї	1,93±0,10	0,64±0,03
	кореневища	1,51±0,08	1,64±0,09
Дозрівання спор	ваї	1,99±0,01	2,24±0,11
	кореневища	1,27±0,06	2,32±0,11
Спороношення	ваї	0,75±0,04	2,64±0,12
	кореневища	0,47±0,02	1,21 ±0,07
Завершення вегетації	Ваї	0,06±0,01	0,63±0,02
	кореневища	0,47±0,02	2,79±0,13

Таблиця 6. Вміст ендогенної ГК₃ в органах спорофіта *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку (мкг / г сир. р.). $X \pm SD$, n = 9

Фаза розвитку спорофіту	Вая		Кореневище	
	вільна	кон'югована	вільна	кон'югована
Інтенсивний ріст	0,90±0,05	0,40±0,02	0,66±0,03	0,80±0,04
Формування спор	0,73±0,04	0,51±0,03	0,59±0,03	0,51±0,03
Дозрівання спор	0,63±0,03	0,69±0,04	0,58±0,03	0,650±0,03
Спороношення	0,50±0,03	0,71±0,04	0,52±0,03	0,58±0,03
Завершення вегетації	0,32±0,02	0,53±0,03	0,51±0,03	0,75±0,04

Таким чином, проведені нами дослідження з вивчення особливостей акумуляції та локалізації гіберелінів в органах папоротей *Salvinia natans*, *Polystichum aculeatum* і *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку спорофітів показали, що органи папоротей (ваї, плаваючі ваї та кореневища) не відрізнялися за якісним складом гіберелінів. Динаміка накопичення й локалізація ГК₃ дозволяють віднести гормон до групи «робочих» гіберелінів, яка задіяна в регуляції фізіологічних процесів.

Література

- Васюк В.А., Косаківська І.В. Гібереліни папоротей: участь у регуляції фізіологічних процесів. *Укр. бот. журн.* 2015. 72(1). С. 65–72.
- Васюк В.А., Веденичова Н.П., Мусатенко Л.І. *Matteucia struthiopteris* (L.) Tod. endogenous phytohormones. В кн.: *Ботаніка та мікологія: проблеми і перспективи на 2011-2020 роки: мат-ли Всеукр. наук. конф. (Київ, 6–8 квітня 2011 р.)*. Київ, 2011. С. 257–258.
- Васюк В.А., Веденичова Н.П., Косаківська І.В. Цитокініни та гібереліноподібні речовини в онтогенезі *Equisetum arvense*. *Укр. бот. журн.* 2015. 72(2). С. 164–171.
- Карначук Р.А., Вайшла О.Б., Дорофеев В.Ю., Ушакова С.А., Тихомиров А.А., Лассер Х., Гро Дж. Влияние условий выращивания на гормональный статус и урожайность высокорослой и карликовой линии пшеницы. *Физиол. растений.* 2003. 50(2). С. 265–270.
- Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Васюк В.А., Веденичова Н.П., Генералова В.М., Мартин Г.І., Нестерова А.Н. *Гормональний комплекс рослин і грибів*. Київ, 2003. 186 с.
- Abul Y., Menéndez V., Gómez-Campo C., Revilla M.A., Lafont F., Fernández H. Occurrence of plant growth regulators in *Psilotum nudum*. *J. Plant Physiol.* 2010. 167(14). P. 1211–1213.
- Albaum H.G. Inhibitions due to growth hormones in fern prothallium. *Amer. J. Bot.* 1938. 25. P. 124–133.
- Anterola A., Shanle E., Mansouri K., Shuette S., Renzaglia K. Gibberellin precursor is involved in spore germination in the moss *Physcomitrella patens*. *Planta*, 2009. 229(4). P. 1003–1007.
- Ariizumi T. Lawrence P.K., Steber C.M. The role of two f-box proteins, SLEEPY1 and SNEEZY in *Arabidopsis* gibberellin signaling. *Plant Physiol.* 2011. 155(2). P. 765–775.
- Banks J.A. Mutations affecting the sexual phenotype of the *Ceratopteris richardii* gametophyte. *J. Cell Biochem.* 1993. 17B. P. 13–26.
- Binenbaum J., Weinstain R., Shani E. Gibberellin localization and transport in plants. *Trends in Plant Science.* 2018. 23(5). P. 410–421.
- Chiou W.L., Farrar D.R. Antheridiogen production and response in Polypodiaceae species. *Amer. J. Bot.* 1997. 84(5). P. 633–640.
- Davière J.M., Achard P. Gibberellin signaling in plants. *Development.* 2013. 140. P. 1147–1151.
- Dellaporta S.L., Calderon-Urrea A. The sex determination process in maize. *Science.* 1994. 266(5190). P. 1501–1505.

- El-Desouky S.A., Hradilik J., Fiserova H. Nitrogenase activity in *Azolla pinnata* as affected by different growth regulators. *Acta Univ. Agr.* 1987. 35(3-4). P. 17-21.
- Friedman W.E., Moore R.C., Purugganan M.D. The evolution of plant development. *Amer. J. Bot.* 2004. 91. P. 1726-1741.
- Furber M., Lewis N., Graham L.P. New synthesis pathways from gibberellins to antheridiogenes isolated from tree fern genus *Anemia*. *J. Organic Chem.* 1990. 55(16). P. 4860-4870.
- Furber M., Kraft-Klaunzer P., Mander L.N., Pour M., Yamane H., Yamauchi T., Murofushi N. Synthesis and structure determination of gibberellin derived antheridiogenes from fern gametophytes of the *Lygodium* genus. *Austral. J. Chem.* 1995. 48. P. 427-444.
- Gantait S., Sinniah U.R., Ali M.N., Sahu N.C. Gibberellins – a multifaceted hormone in plant growth regulatory network. *Curr. Protein Pept. Sci.* 2015. 16(5). P. 406-412.
- Gaskin P., Kobayashi M., Spray C.R., Phinney B.O., MacMillan J. Gibberellin metabolism in maize: The stepwise conversion of gibberellin A₁₂-aldehyde to gibberellin A₂₀. *Plant Physiol. Rockville.* 2001. 115. P. 413-418.
- Gomi K., Sasaki A., Itoh H., Ueguchi-Tanaka M., Ashikari M., Kitano H. GID2, an F-box subunit of the SCF E3 complex, specifically interacts with phosphorylated SLR1 protein and regulates the gibberellin-dependent degradation of SLR1 in rice. *Plant J.* 2004. 37(4). P. 626-634.
- Grünzweig J.M., Katan J., Wodner M., Ben-Tal Y. Endogenous gibberellins in tomato foliage (*Lycopersicon esculentum*). *Phytochemistry.* 1997. 46(5). P. 811-815.
- Guiragossian H.A., Koning R.E. Induction of spore germination in *Schizaea pusilla* (*Schizaeaceae*). *Amer. J. Bot.* 1986. 73(11). P. 1588-1594.
- Guo Q.X., Shen Y.X., Song X.H., Zhao H.T. The effects of spores germination and planting rate of *Athyrium multidentatum*. *Chin. Agricult. Sci. Bull.* 2007. 23. P. 343-345.
- Gupta R., Chakrabarty S. Gibberellic acid in plant. *Plant Signal Behav.* 2013. 8(9): e25504. Published online 2013 June 28. <https://doi.org/10.4161/psb.25504> PMID: PMC4002599
- Hara T., Nagatani A., Yamaguchi I., Murofushi N., Takahashi N., Furuya M. Uptake of gibberellin methyl esters by sSpores and induction of Dark Germination in *Lygodium japonicum*. *Plant Cell Physiol.* 1988. 29(6). P. 913-918.
- Helliwell C.A., Sullivan J.A., Mould R.M., Gray J.C., Peacock W.J., Dennis E.S. A plastid envelope location of *Arabidopsis* ent-kaurene oxidase links the plastid and endoplasmic reticulum steps of the gibberellin biosynthesis pathway. *Plant J.* 2001. 28(2). P. 201-208.

- Hirano K., Nakajima M., Assano K., Matsuoka M. The GID1-mediated gibberellin perception mechanism is conserved in the Lycophyte *Silaginella moellendorffii* but not in the bryophyte *Physcomitrella patens*. *The Plant Cell*. 2007. 19. P. 3058–3079.
- Hollingsworth N.S., Andres E.A., Greer G.K. Pheromonal interactions among gametophytes of *Osmundastrum cinnamomeum* L. and the origins of antheridiogen systems in leptosporangiate ferns. *Int. J. Plant Sci.* 2012. 173(4). P. 382–390.
- Kagawa T., Sugai M. Involvement of gibberellic acid in phytochrome – mediated spore germination of the fern *Lygodium japonicum*. *J. Plant Physiol.* 1991. 138(3). P. 299–303.
- Kasahara H., Hanada A., Kuzuyama T., Takagi M., Kamiya Y., Yamaguchi S. Contribution of the mevalonate and methylerythritol phosphate pathways to the biosynthesis of gibberellins in *Arabidopsis*. *J. Biol. Chem.* 2002. 277(47). P. 45188–45194.
- Kazmierczak A. Ethylene is a positive regulation for GA₃-induced male sex in *Anemia phyllitidis* gametophytes. *Plant Cell Rep.* 2003a. 22(5). P. 295–302.
- Kazmierczak A.I. Induction of cell division and cell expansion at the beginning of gibberellin A₃-induced precocious antheridia formation in *Anemia phyllitidis* gametophytes. *Plant Science*. 2003b. 165. P. 933–939.
- Kosakivska I.V., Babenko L.M., Shcherbatiuk M.M., Vedenicheva N.P., Voytenko L.V., Vasyuk V.A. Phytohormones during growth and development of *Polypodiophyta*. *Advances in Biology & Earth Sciences*. 2016. 1(1). P. 26–44.
- Kucera B., Cohn M.A., Leubner-Metzger G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Sci. Res.* 2005. 15. P. 281–307.
- Kurumatani M., Yagi K., Murata T., Tezuka M., Mander L.N., Nishiyama M., Yama H. Isolation and identification of antheridiogens in the ferns *Lygodium microphyllum* and *Lygodium reticulatum*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 2001. 65(10). P. 2311–2314.
- Kwiatkowska M., Wojtczak A., Poptoriska K. Effect of GA₃ treatment on the number of spermatozoids and endopolyploidy levels of non-generative cells in Antheridia of *Chara vulgaris* L. *Plant and Cell Physiol.* 1998. 39(12). P. 1388–1390.
- Li J.L., Yuan Y.B., Cao Z.X. View of the cytology and biochemistry of sexual reproduction of algae and pteridophyta. *Chin. Bull. Bot.* 1995. 12(2). P. 1–8.
- Lohr M., Schwender J., Polle J.E.W. Isoprenoid biosynthesis in eukaryotic phototrophs: a spotlight on algae. *Plant Sci.* 2012. 185. P. 9–22.
- MacMillan J. Occurrence of gibberellins in vascular plants, fungi, and bacteria. *J. Plant Growth Regul.* 2001. 20(4). P. 387–442.
- Marshall S.D., Putterill J.J., Plummer K.M., Newcomb R.D. The carboxylesterase gene family from *Arabidopsis thaliana*. *J. Mol. Evol.* 2003. 57(5). P. 487–500.

- Menendez V., Revilla M.A., Bernard P., Gotor V., Fernandez H. Gibberellins and antheridiogen on sex in *Blechnum spicant* L. *Plant Cell Rep.* 2006a. 25(10). P. 1104–1110.
- Menendez V., Villacorta N.F., Revilla M.A., Gotor V., Bernard P. Exogenous and endogenous growth regulators on apogamy in *Dryopteris affinis* (Lowe) Frasser-Jenkins. *Plant Cell Rep.* 2006b. 25(2). P. 85–91.
- Nakanbisi K.M., Enpo U.N., Jonson L.I. Structure of the antheridium-inducing factor of the fern *Anemia phyllitidis*. *J. Amer. Chem. Soc.* 1971. 93. P. 5579–5581.
- Nakajima M., Shimada A., Takashi Y., Kim Y.C., Park S.H., Ueguchi-Tanaka M., Suzuki H., Katoh E., Iuchi S., Kobayashi M., Maeda T. Identification and characterization of Arabidopsis gibberellin receptors. *Plant J.* 2006. 46(5). P. 880–889.
- Nester J.E., Coolbaugh R.C. Factors influencing spore germination and early gametophyte development in *Anemia mexicana* and *Anemia phyllitidis*. *Plant Physiol.* 1986. 82(1). P. 230–235.
- Phinney B.O., Spray C. Chemical genetics and gibberellin pathway in *Zea mays* L. In: *Plant growth substances*. Ed. P.F. Wareing. London: Acad. Press, 1982. P. 101–110.
- Piotrowska A., Bajguz A. Conjugates of abscisic acid, brassinosteroids, ethylene, gibberellins, and jasmonates. *Phytochemistry*. 2011. 72. P. 2097–2112.
- Rachvan V. Gibberellin acid-induced germination of spores of *Anemia phyllitidis*: autoradiographic study of the timing and regulation of nucleic acid and protein synthesis in relation to cell morphogenesis. *J. Cell Sci.* 1977. 23. P. 85–100.
- Romanenko K.O., Kosakovskaya I.V., Romanenko P.O. Phytohormones of microalgae: Biological role and involvement in the regulation of physiological processes. *Int. J. Algae*. 2016. 18(2). P. 179–201.
- Ross S.D., Pharis R.P. Binder W.D. Growth regulators and conifers: their physiology and potential uses in forestry. In: *Plant growth regulating chemicals*. Ed. L.G. Nickell. Boca Raton: CRC Press, 1989. Vol. II. P. 35–78.
- Sabovljevic M., Vujcic M., Sabovljevic A. Plant growth regulation in bryophytes. *Botanica Serbica*. 2014. 38(1). P. 99–107.
- Salazar-Cerezo S., Martínez-Montiel N., García-Sánchez J., Pérez-y-Terrón P., Martínez-Contreras R.D. Gibberellin biosynthesis and metabolism: A convergent route for plants, fungi and bacteria. *Microbiol. Res.* 2018. 208. P. 85–98.
- Schraudolf H. Effects of TA [4-ethoxy-1-(p-toluol)-s-triazine-2,6-(1H,3H)-dione] on growth, antheridium differentiation and gibberellin uptake of gametophytes of *Anemia phyllitidis* L. Sw. *Cell and Moll. Life Sci.* 1984. 40(11). P. 1258–1259.
- Sivasangari Ramya S., Nagaraj S., Vijayanand N. Biofertilizing efficiency of brown and green algae on growth, biochemical and yield parameters of *Cyamopsis*

- tetragonolaba* (L.) Taub. *Recent Research in Sci. and Technology*. 2010. 2(1). P. 45–52.
- Tanco M.E., Martínez O.G., Bonomo M.C. Germinación y morfogénesis de prótalos de *Pteris inermis* Link. (*Pteridaceae*, *Pteridophyta*). *Gayana Botánica*. 2009. 66. P. 10–17.
- Tanurdzic M., Banks J.A. Sex-determining mechanisms in land plants. *Plant Cell*. 2004. 16. P. 61–71.
- Tarakovskaya E.R., Maslov M.A., Taylor R., Kaufman P.B. Phytohormones in algae. *Russ. J. Plant Physiol.* 2007. 54(2). P. 163–170.
- Tyler L., Thomas S.G., Hu J., Dill A., Alonso J.M., Ecker J.R., Sun T.P. DELLA proteins and gibberellin-regulated seed germination and floral development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2004. 135(2). P. 1008–1019.
- Ueguchi-Tanaka M., Ashikari M., Nakajima M., Itoh H., Katoh E., Kobayashi M., Chow T.Y., Hsing Y.I., Kitano H., Yamaguchi I., Matsuoka M. Gibberellin insensitive DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellin. *Nature*. 2005. 437(7059). P. 693–698.
- Ueguchi-Tanaka M., Hirano K., Hasegawa Y., Kitano H., Matsuoka M. Release of the repressive activity of rice DELLA protein SLR1 by gibberellin does not require SLR1 degradation in the *gid2* mutant. *Plant Cell*. 2008. 20(9). P. 2437–2446.
- 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. 14(17–18). P. 2061–2071.
- Vandenbussche E., Fierro A.S., Wiedemann G., Reski R., Van Der Straeten D. Evolutionary conservation of plant gibberellin signalling pathway components. *BMC Plant Biology*, 2007, 7. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-7-65>
- Voeller B.R. Gibberellins: their effect on antheridium formation in fern gametophytes. *Science*. 1964. 143(3604). P. 373–375.
- Vranova E., Coman D., Grussem W. Network analysis of the MVA and MEP pathways for isoprenoid synthesis. *Ann. Rev. Plant Biol.* 2013. 64. P. 665–700.
- Yamane H., Nohara K., Takahashi N., Schraudolf N. Identification of antheridic acid as an antheridiogen in *Anemia rotundifolia* and *Anemia flexuosa*. *Plant Cell Physiol.* 1987. 28. P. 1203–1207.
- Yamane H., Fujoka S., Sray C.R., Phynney B.O., MacMillan J., Gaskin P. Endogenous gibberellins from sporophytes of two tree ferns *Cibotium glaucum* and *Dicksonia antarctica*. *Plant Physiol.* 1988a. 86. P. 857–862.
- Yamane H., Satoh Y., Nohara K., Nakayama M., Murofushi N., Takahashi N., Takeno K., Furuya M., Furber M., Mander L.N. The methyl ester of a new gibberellin, GA₇₃ the principal antheridiogen in *Lygodium japonicum*. *Tetrahedron Lett.* 1988b. 29. P. 3959–3962.

- Yamaguchi S. Gibberellin metabolism and its regulation. *Ann. Rev. Plant Biol.* 2008. 59. P. 225–251.
- Yamauchi T., Oyama N., Yamane H., Murofush , Takahashi N., Schraudolf H., Owen D., Mander L.N. 3-epi-GA₆₃: antheridiogen in *Anemia phyllitidis*. *Phytochemistry*. 1995. 38. P. 1845–1348.
- Yamauchi T., Oyama N., Yamane H., Murofushi N., Schraudolf H., Pour M., Furber M., Mander L.M. Identification of antheridiogens in *Lygodium circinnatum* and *Lygodium flexuosum*. *Plant Physiol.* 1996. 11(1). P. 741–745.
- Zhai G.Y., Bian K., Jia K.G., Zhu L.X. Effect of GA₃ and MS medium ratio treatments on spore germination of wild Brake. *China Veget.* 2007. 8. P. 21–23.
- Zhang J W, Niu J Y. The effects of culture ground substances, GA₃ and B, on spores germination and planting rate of *Pteridium aquilinum*. *Acta Pratac. Sin.* 1999. 8(1). 62–68.
- Zhang Z., Dai S. Effect of environmental factors on fern spore germination. *Acta Ecologica Sinica*. 2010. 30(7). P. 1882–1893.

Цитокініни

Н.П. Веденичова

Загальна характеристика цитокінінів

Природні цитокініни є похідними аденіну з ізопреноїдним або циклічним бічним ланцюгом, причому перший тип переважає в рослинному царстві. Вирізняють 4 основних типи ізопреноїдних цитокінінів: ізопентеніладенін (немодифікований бічний ланцюг), дигідрозеатин (насичений подвійний зв'язок у бічному ланцюгу), *цис*- і *транс*-зеатин (стереоізомери з гідроксильованим бічним ланцюгом). При зв'язуванні бічного ізопентенільного ланцюгу з глюкозним залишком утворюються *O*-глюкозиди. До цитокінінів з ароматичним бічним ланцюгом відносять бензиладенін, кінетин і тополін. Приєднання до пуринового кільця аденіна залишку рибози призводить до утворення рибозидів, а форфорилювання останніх – до виникнення рибонуклеотидів, приєднання глюкозного залишку – до біосинтезу *N*-глюкозидів (Osugi, Sakakibara, 2015).

Ізопреноїдні цитокініни у рослин синтезуються приєднанням до аденінової молекули, що утворюється при розпаді аденозин-5-фосфатів (АТФ, АДФ й АМФ) і тРНК, ізопреноїдного залишку, донором якого може бути або діметілалілдіфосфат, або гідроксиметілбутенілдіфосфат. У вищих рослин головним первинним продуктом біосинтезу є неактивний нуклеотид ізопентеніладеніну, утворення якого з АМФ і ДМАФФ каталізує фермент ізопентенілтрансфераза (ІРТ) (Kakimoto, 2001; Sakakibara et al., 2005). У геномі арабідопсису ідентифіковано 8 генів, що кодують ІРТ. Експресія генів *IPT1*, *IPT5* і *IPT8* відбувається у пластидах, всіх інших – у цитоплазмі (Miyawaki et al., 2004). Просторова локалізація генної експресії також специфічна: *IPT1* знайдено в корнях у клітинах-попередниках флоєми, листових пазухах, сім'ябруньках, незрілому насінні, *IPT3* – у тканинах флоєми, *IPT4* – в ендоспермі незрілого насіння, *IPT5* – у латеральних кореневих примордіях, корневих волосках, зонах опадання листків, *IPT6* – у насінневих капсулах, *IPT7* – у

флоемі, ендодермі зон видовження кореня, трахомах молодих листків, пилкових трубках, *IPT8* – у незрілому насінні (Murai, 2014). Подібний розподіл генів, що кодують ключовий фермент синтезу цитокінінів, свідчить про можливість біосинтезу цих гормонів у різних частинах рослинного організму.

Концентрація цитокінінів у клітинах і тканинах залежить від швидкості їхнього біосинтезу, метаболізму, інактивації та деградації, на співвідношення яких впливають внутрішні та зовнішні фактори. Вільні форми цитокінінів є найбільш активними у фізіологічному сенсі гормонами, вони мають найвищу спорідненість до рецепторів цитокінінів. У зв'язаних форм, особливо глюкозидів, константа такої спорідненості надзвичайно низька (Романов, 2009).

За функціональним значенням похідні цитокінінів можна розділити на групи: активні (вільні) форми, які здатні зв'язуватися з рецептором і спричиняти фізіологічну відповідь; транспортні форми, у вигляді яких цитокініни переміщуються по рослині (рибозиди); запасні форми, які легко перетворюються на вільні активні в разі потреби (*O*-глюкозиди); продукти деактивації, які утворюються для зниження рівня ендогенних цитокінінів (*N*-глюкозиди); кон'югати, утворення яких пов'язано з дією цитокінінів (гормон-рецепторний комплекс) (Мок, Мок, 2001).

Окрім ферментів, що каталізують утворення згаданих метаболітів, суттєвий вплив на регуляцію належного рівня вільних цитокінінів справляє активність цитокініноксидази (СКХ), фермента, який незворотно розщеплює бічний ланцюг ізопреноїдних цитокінінів. Активність СКХ була зафіксована у великій кількості видів вищих рослин, а також у нижчих організмів (мохів, грибів) (Frébert, 2011). Ізоформи СКХ відрізняються за внутрішньоклітинною і тканинною локалізацією. Оверекспресія СКХ призводить до утворення цитокінін-дефіцитних рослин з незвичайним фенотипом, зміни якого підтверджують провідну роль цитокінінів у формуванні та

функціонуванні меристем кореня й пагона, а також у створенні локальних атрагуючих центрів (Werner et al., 2003).

Цитокініни в рослинному організмі діють як сигнальні молекули, що передають інформацію стосовно різноманітних чинників оточуючого середовища на геном клітини, запускаючи відповідну реакцію у вигляді білкового синтезу. Ключовим моментом в цьому процесі є взаємодія гормону зі специфічними рецепторами, яка призводить до перетворення сигналу у відповідь. Майже 90% рецепторів асоційовані з мембранами ендоплазматичного ретикулуму (Romanov et al., 2018). Це не виключає наявності рецепторів на поверхні клітини, проте рецепція цитокінінового сигналу, очевидно, відбувається переважно в середині клітини.

У рослин функціонує двокомпонентна система передачі цитокінінових сигналів, яка складається із сенсорної гістидинкінази (рецептор) і регулятора відповіді (транскрипційний фактор). Вона діє за тими ж принципами, що й в інших організмів (бактерій, тварин): гормон зв'язується з рецептором, розташованим на мембранах, в результаті чого утворюється сигнал у вигляді активованого фосфата, який за допомогою транспортних білків переноситься на первинну клітинну мішень (гени відповіді) (Kieber, Schaller, 2014; Zürcher, Müller, 2016).

Цитокініни беруть участь у формуванні та функціонуванні як вегетативних, так і генеративних органів рослин на всіх стадіях онтогенезу. Вони регулюють поділ клітин, контролюючи всі стадії клітинного циклу, та їхню подальшу диференціацію (Shaller et al., 2014). Формотворча функція цитокінінів має тканинспецифічний характер: у тканинах верхівкової меристеми пагону вони виступають у ролі позитивного регулятора росту, а у корневих меристемах – негативного (Kuzozuka, 2007). Припускають, що така неоднозначна дія одного гормону може залежати від концентрації, яка, в свою чергу, визначається активністю різних білкових транскрипційних факторів (Dello Ioio et al., 2012; Scofield et al., 2013; Takahashi et al., 2013).

У коренях цитокініни виконують не тільки функції ростового регулятора, але й контролюють здатність поглинати поживні речовини з навколишнього середовища (Argueso et al., 2009). Вони є найважливішими регуляторами азотного метаболізму в рослин (Kiba et al., 2011), відіграють ключову роль в органогенезі азотфіксуючих кореневих бульбочок у бобових рослин (Suzaki et al., 2013), покращують ефективність азотфіксації, підвищуючи активність нітратредуктази та нітрогенази (Frugier et al., 2008).

Цитокініни є необхідним регулятором первинних процесів утворення листової пластинки з латеральних ділянок апікальної меристеми пагона (Shany et al., 2010). Дослідження мутантів арабідопсису продемонстрували залежність форми листків та мозаїчність їхніх клітин від рівня ендогенних цитокінінів (Li et al., 2013). Процес старіння та пожовтіння листків пов'язаний як із рівнем ендогенних цитокінінів (Zwack, Rashotte, 2013), так і зі здатністю цих гормонів впливати на переміщення асимілятів, накопичення фотосинтезуючих пігментів та біогенез хлоропластів (Kulaeva et al., 2002). Цитокініни впливають на транспірацію, стимулюючи відкривання продихів (Acharya, Assmann, 2009).

Інформаційне сполучення між надземною й підземною частинами рослини відбувається за участі цитокінінів, при цьому молекули з варіаціями структури бічного ланцюга молекули гормона, вірогідно, медіують різні біологічні сигнали (Романов, 2009).

Цитокініни беруть участь у регуляції різних аспектів репродуктивного розвитку рослин від ініціації цвітіння (Bernier, 2013), формування квіток і запилення (Han et al., 2014) до закладання насінневих зачатків (Cheng et al., 2013), дозрівання насіння й формування плодів (Jameson, Song, 2016).

Реакція рослин на вплив різноманітних несприятливих чинників зовнішнього середовища пов'язана з дією цитокінінів, при цьому вміст гормонів підтримується в тканинах таким чином, щоб регулювати оптимальний баланс між негативним ефектом гормона на стійкість і позитивним ефектом на ріст

і розвиток (Веселов и др., 2017). Маніпулювання рівнями цитокінінів та цитокініновими сигналами є інструментом для управління стрес-толерантністю, а отже й продуктивністю рослин за стресових умов (Ha et al., 2012).

Сигнальні шляхи цитокінінів тісно перетинаються й утворюють єдину інтегративну систему з іншими фітогормонами, в якій вони здійснюють управління як програмами внутрішнього розвитку, так і регулюють відповіді на зовнішні впливи комплексно, шляхом синергічної або антагоністичної дії (El-Showk et al., 2013; Yang et al., 2014). Взаємозв'язки між цитокінінами й ауксинами, гіберелінами, АБК, етиленом, жасмоновою кислотою, стріголактонами носять здебільшого антагоністичний характер. Зміни, які відбуваються у метаболізмі одного гормону, у досить швидкий термін відбиваються на експресії генів біосинтезу та сигналіngu всіх інших і, як наслідок, відбувається перетворення практично всього балансу гормонів. Регулюючи біосинтез і сигналіng, гормони утворюють складний гомеостатичний механізм, що дуже тонко збалансовує їхні співвідношення і визначає архітектоніку цілісної рослини (Liu, 2017).

Еволюція цитокінінів

Молекули цитокінінів в еволюційному відношенні є дуже консервативними, вони присутні як у вільній формі, так і в складі тРНК у найрізноманітніших організмів: бактерій, нижчих і вищих рослин, у грибах, нематодах, комах, людини. Хоча за рахунок розкладання тРНК може утворюватися лише незначна кількість вільних цитокінінів (головним чином *цис*-зеатин), вважають, що на початку еволюції саме тРНК була джерелом цих молекул, а першим кроком на шляху до використання їх як сигнальних молекул були мутації. Останні призвели до збільшення числа генів, що кодують тРНК-ізопентенілтрансферазу (Frébert, 2011). Шляхи біосинтезу й метаболізму цитокінінів у нижчих організмів і в покритонасінних суттєво розрізняються, що дає можливість прослідкувати їхню еволюцію.

Порівняння геномів різних рослин показало, що в механізмах передачі цитокінінових сигналів задіяні гени, ідентичні генам бактерій. Гени *IPT* були ідентифіковані у *Pseudomonas savastanoi*, *Rhodococcus fascians*, *Erwinia herbicola* (Taylor et al., 2003). Це спостереження дозволило припустити, що окремі складові системи біосинтезу й метаболізму цитокінінів були набуті ранніми еукаріотами через горизонтальний перенос генів від стародавніх ціанобактерій в ході ендосимбіозу, який призвів до утворення хлоропластів і виникнення Рубиско (Schmülling et al., 2003; Anantharaman et al., 2007). Цитокініни визначені в багатьох ціанобактерій, таких як *Synechocystis*, *Chroococcidiopsis*, *Anabaena*, *Phormidium*, *Oscillatoria* (Hussain et al., 2010), а родини гомологічних *IPT*-генів присутні в еукаріотів (Maruyama et al., 2009). У ціанобактерії *Synechocystis* було виділено цитокінін-зв'язуючий білок з високою спорідненістю до *транс*-зеатину, що здатний активувати транскрипцію білка в хлоропластах ячменю (Куприянова и др., 2014). Таким чином, ймовірність вищезгаданого переносу генів з подальшим утриманням їх в ядерному геномі досить велика.

Існує припущення, що сигнальну роль фітогормони почали виконувати лише у водоростей, тоді як у менш еволюційно розвинутих організмів вони є тільки продуктами метаболізму (Kernick, Crane, 1997). Експериментальних даних для підтвердження такої можливості поки що замало. Хоча цитокініни й присутні в різних видів водоростей, проте гени, відповідальні за їхній метаболізм і рецепцію, не вдалося ідентифікувати (Pils, Neyl, 2009; Gu et al., 2010). Перехід від водного існування до наземного був ключовим в еволюції рослин. Розмежування між зеленими водоростями й наземними рослинами, яке відбулося 750 млн років тому (Zimmer et al., 2007), спричинило необхідність пристосування до нових умов життя, появи морфологічних змін і нових програм розвитку, виконання яких вимагало наявності сигнальних систем. Все це знайшло відображення на фізіологічному й молекулярному рівнях. Існує думка, що саме потреба більшої

кількості цитокінінів, ніж звільнювалося при розкладанні тРНК, призвела до дивергенції шляхів біосинтезу цитокінінів у ході еволюційного розвитку й закріплення синтезу *de novo* в квіткових рослин на генетичному рівні. Саме ця подія стала найважливішим кроком у формуванні системи гормональної регуляції в сучасному вигляді (Spíchal, 2012).

Після секвенування геномів багатьох рослин різного систематичного положення від одноклітинних водоростей, мохів, плаунів до вищих квіткових було здійснено філогенетичний аналіз, який надав можливість прослідкувати походження й еволюцію сигнальної системи цитокінінів (Pils, Heyl, 2009; Frébort, 2011). Очевидно, що її окремі компоненти були набуті рослинами поступово. Так, білки-фосфотрансміттери присутні у бактерій і ранніх еукаріотів, регулятори відповіді типу В з'явилися в зелених водоростей, тоді як гістидинкінази з CHASE-доменом (рецептори) і регулятори відповіді типу А виникли пізніше в наземних рослин у відповідь на нові умови існування. Це показано у первинних наземних організмів – мохів *Physcomitrella patens* і *Selaginella moellendorfi* (Pils, Heyl, 2009; Gu et al., 2010). Кількість рецепторів залишалася однаковою починаючи від мохів до квіткових рослин, тоді як кількість білків інших родин, задіяних у передачі сигналів, поступово збільшувалася (Heyl et al., 2012; Spíchal, 2012). Це продемонстровано на прикладі генів цитокініноксидази, число яких у процесі еволюції збільшувалося з відповідним зростанням функцій, характеру експресії та субклітинної локалізації, типових для вищих рослин (Gu et al., 2010). Кількість генів, що кодують тРНК-ІРТ, навпаки, зменшилася від шести у нижчих мохів до двох у вищих рослин, а гени *IPT* з'явилися лише у насінневих рослин (Frébort, 2011). Всі наведені вище дані філогенетичного аналізу геномів різних рослин є початком дослідження шляхів еволюційного розвитку сигнальної системи цитокінінів. Враховуючи те, що лише в арабідопсису компоненти цієї системи вивчено детально, а в інших рослин фрагментарно, порівняльний аналіз експресії окремих генів

і функцій відповідних білків неможливо здійснити в повному обсязі. Крім того, вочевидь бракує даних стосовно еволюційно нижчих і стародавніх організмів, зокрема, представників відділу папоротеподібних.

Цитокініни папоротеподібних

Найчисельнішою і найпоширенішою групою серед судинних спорових рослин є папоротеподібні. Хоча папороті складають найближчу сестринську групу для насінневих рослин (Pruyer et al., 2001) і порівняння цих двох груп може надати важливу інформацію про шляхи утворення й подальшу еволюцію гормональної системи, відомостей про механізми функціонування фітогормонів у папоротей недостатньо, хоча вони, безперечно, заслуговують на увагу, оскільки дозволили виживати цим рослинам упродовж 300 мільйонів років.

Дослідження участі цитокінінів у розвитку папоротеподібних зосереджені головним чином на з'ясуванні впливу екзогенних гормонів на ріст у культурі. Було встановлено, що кінетин не впливав на ріст протонеми папороті *Mohria caffrorum* Sw., проте значно нівелював інгібіторний вплив на нього АБК (Chia, Raghavan, 1982). Цитокініни були необхідним компонентом культурального середовища при мікроклональному розмноженні декоративної папороті *Rumohra adiantiformis*, вони необхідні для розвитку нової ризомної маси (Chen, Read, 1983). Бензиладенін, який подовжував життя багатьох зрізаних рослин, скорочував його у папороті *Lycopodium cernuum* (Paull, Chantrachit, 2001). Роль цитокінінів у регуляції фотоморфогенеза вивчали під час росту *Ceratopteris richardii* (Spiro et al., 2004). Навіть дуже низькі субнанолярні концентрації БАП, кінетина та ізопентеніладеніна сприяли зміненню швидкості росту, поділу, розтягуванню та диференціації клітин. Більш високі концентрації індукували формування ризоїдальних зачатків нижче апікальної меристеми. У рослин, що росли в темряві, вони також індукували події, опосередковані червоним і синім світлом, що свідчить про стимуляцію фітохромних

і криптохромних сигналів. Проте обробка цитокінінами не заміняла дію світла повністю, принаймні не індукувала гермафродитного розвитку або проростання спор у темряві. Крім того, цитокініни не стимулювали синтезу хлорофіла в ростучого в темряві гаметофіта, який на відміну від квіткових рослин здатний утворювати зрілі хлоропласти без світла. Ці дані показали еволюційний консерватизм квіткових рослин й папоротеподібних щодо ролі цитокінінів у регуляції фотоморфогенезу (Spiro et al., 2004). Внесення цитокініну разом з іншими фітогормонами в культуральне середовище сприяло регенерації спорофіта *Asplenium nidus* L., тоді як гаметофіт розвивався без додавання регуляторів росту (Menéndez et al., 2011). При культивуванні папороті *Osmunda regalis* L. морфологія та сексуальний розвиток гаметофітів залежав від концентрації кінетину (Greer et al., 2012). Цитокініни разом з ауксинами та гіберелінами прискорювали апогамію в регенованих гаметофітів папороті *Dryopteris affinis* spp. *affinis* (Rivera et al., 2018). Зеатинрибозид, ізопентеніладенін і БАП не впливали на утворення нових вузлів і ріст стебла водної папороті *Marsilea quadrifolia* L., тоді як на розвиток кореневища ці цитокініни справляли інгібуючий ефект пропорційно до концентрації й тривалості обробки (Rolli et al., 2015). Додавання БАП у культуральне середовище не впливало на проростання спор деревовидної папороті *Alsophila odonelliana* (Alston) Lehnert, проте значно посилювало проліферацію клітин і призводило до утворення розгалужених філаментів (Bonomo et al., 2013).

Отже, цитокініни, безумовно, виконують функції регуляторів росту й розвитку в папоротей. Проте, відомо, що фітогормони при екзогенному застосуванні набагато швидше метаболізуються, ніж ендогенні, а надлишок гормону порушує гормональний баланс і сприймається рослинами як стрес (Vedenicheva, Kosakivska, 2017). Тому вивчення якісного складу та кількісного вмісту ендогенних цитокінінів в органах рослин на різних стадіях росту та розвитку, порівняння цих показників зі швидкістю й спрямованістю ростових процесів

та морфологічними показниками є необхідним етапом для з'ясування специфічної ролі цих гормонів у певної групи рослин. Ендогенні цитокініни, зокрема ізопентеніладенозин, було вперше виявлено в листках *Dryopteris crassirhizoma* Nakai (Yamane et al., 1983). За допомогою біотесту у водних папоротей *Azolla filiculoides* Lam. визначено активність, яка відповідала зеатину, зеатинрибозиду, дигідрозеатину, ізопентеніладеніну та ізопентеніладенозину, а у *Salvinia molesta* D.S. Mitch. – лише першим трьом цитокінінам (Stirk, Van Staden, 2003). У *Marsilea drummondii* A.Br. встановлено вміст зеатину, зеатинрибозиду й ізопентеніладеніну (Pilate et al., 1989). Слід відзначити, що папороті, як зелені водорості та мохи, містять лише декілька зв'язаних форм цитокінінів – ізопентеніладеніна й зеатина, тоді як вищі рослини містять більш складний їхній набір, зокрема кон'югат дигідрозеатина. Висловлювалася думка, що спосіб кон'югації ускладнювався паралельно з розвитком вищих рослин (Auer, 1997).

Увагу дослідників привертала водна папороть *Salvinia molesta*, інвазивний вид, широко поширений у водоймах південної Африки, що відрізняється дуже швидким ростом, засмічує водойми з повільним рухом води, та є фактично бур'яном. У цих рослин було виділено та ідентифіковано 16 ізопреноїдних цитокінінів у високій концентрації. Становила інтерес можливість використання цієї рослини як джерела цитокінінів. Було встановлено, що при культивуванні її в середовище переходить лише 4 цитокініна в незначній кількості. Після закладання папороті на компост за 14 днів вміст цитокінінів зменшився на 17% (Arthur et al., 2007).

У водної папороті *M. drummondii* ендогенні фітогормони досліджували в зв'язку із вивченням явища апікального домінування. У верхівкових бруньках вміст зеатина та зеатинрибозиди був значно вищим, ніж у молодших заінгібованих бруньок. У той же час, у субапікальній бруньці було знайдено аномально високий вміст ізопентеніладеніна. Саме ця брунька розпочинала швидко розвиватися після декапітації,

тому автори розглядають ізепентеніладенін як резервну форму для гормонів зеатинового ряду (Pilate et al., 1989). У період спорогенезу папоротеподібної рослини *Psilotum nudum* (L.) Beauvois серед інших цитокінінів у кореневищах та пагонах превалювали рибозиди зеатина та дигідрозеатина (Abul et al., 2010).

Детальні дослідження розподілу цитокінінів у різних органах папоротей та їхньої динаміки росту й розвитку проводили у відділі фітогормонології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (Веденичова, Косаківська, 2016; Vedenicheva, Kosakivska, 2018).

У вегетативних і генеративних органах різноспорової однорічної водної папороті сальвінії плаваючої (*Salvinia natans* (L.) All.) на різних стадіях розвитку знайдено основні цитокініни, наявність яких характерна для більшості рослин: зеатин (*транс-* і *цис-*форма), зеатинрибозид, зеатин-*O*-глюкозид, ізопентеніладенозин та ізопентеніладенін (рис. 1). Найширший спектр і найвищий рівень ендогенних цитокінінів було виявлено в плаваючих ваях на початковій стадії розвитку папороті (у червні), коли відбувається інтенсивний ріст і на спорофіті присутні у великій кількості молоді бічні пагони, які в подальшому можуть відокремлюватися й формувати нові рослини (рис. 1, А). У занурених ваях було виявлено лише *транс-* і *цис-*зеатин, причому рівень першого був удвічі меншим порівняно з надводними ваями, тоді як вміст другого превалював (рис. 1 Б). Присутність у надводних ваях ізопентенільних форм цитокінінів, які є первинними продуктами біосинтезу цих гормонів (Kamada-Nobusada, Sakakibara, 2009), свідчить про те, що саме в цих органах на даному етапі розвитку папороті відбувається інтенсивний синтез цитокінінів, необхідних для регуляції активних ростових процесів. Окрім цього, в червні у плаваючих ваях, які характеризувалися значною швидкістю росту, виявлено найвищий сумарний вміст цитокінінів. Це цілком узгоджується з відомостями про значні рівні цитокінінів у швидкоростучих тканинах з високим мітотичним індексом

(Schaller et al., 2014). Наявність у занурених ваях великої кількості малоактивного *цис*-зеатина, який, імовірно, є продуктом деактивації *транс*-зеатина (Murai, 2014), указує на те, що ці органи, скоріше за все, є акцептором цитокінінів, синтезованих у надводних ваях.

Отже, розподіл цитокінінів між плаваючими й зануреними ваями свідчить про функціональну нерівнозначність останніх. Можна припустити, що надводні ваї виконують першочергову роль у продукуванні цитокінінів і забезпеченні ростових процесів. Разом із відомостями про особливості анатомічної будови (Щербатюк та ін., 2015) отримані нами результати є опосередкованим доказом того, що занурені ваї не є коренями, оскільки саме корені більшості видів рослин є основним сайтом синтезу цитокінінів і донором цих гормонів для всієї рослини (Kieber, Schaller, 2014).

Наступна друга стадія розвитку папороті *S. natans* характеризувалася зменшенням інтенсивності ростових процесів. При цьому в надводних і підводних ваях виявлено вміст лише *транс*- і *цис*-зеатина, який був відповідно у 1,5 і 2 рази вищим за попередню стадію. Зникнення інших форм цитокінінів і зростання рівня *цис*-зеатина свідчать про зміни в метаболізмі цих гормонів, що спрямовані на спад їхнього біосинтезу та посилення деактивації.

Перехід до третьої стадії репродуктивного розвитку папороті супроводжується зниженням вмісту *цис*-зеатина в надводних і підводних ваях і появою в них зеатин-*O*-глюкозида у високій концентрації (рис. 1). Останній вважається запасною формою цитокінінів, оскільки не сприймається рецепторами цитокінінів і в разі необхідності легко розщеплюється β -глюкозидазою до активних форм (Spíchal et al., 2004).

Така перебудова у цитокініновому статусі може бути пов'язана з формуванням спорокарпіїв зі спорангіями та спорами. Як відомо з досліджень, проведених на вищих рослинах, утворення репродуктивних органів супроводжується значним підвищенням вмісту цитокінінів (Bartrina et al., 2011). Не виключено, що в

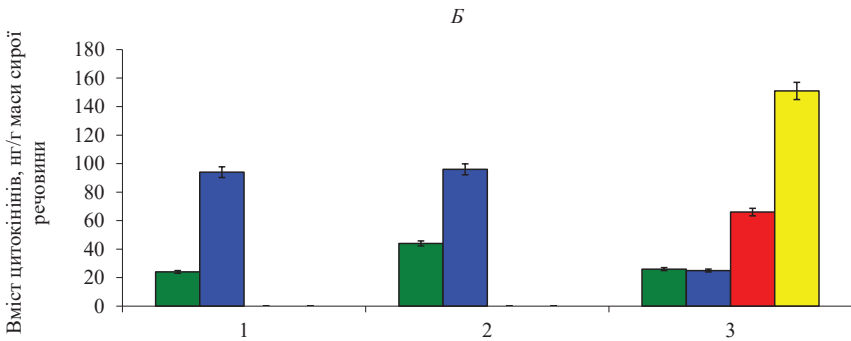
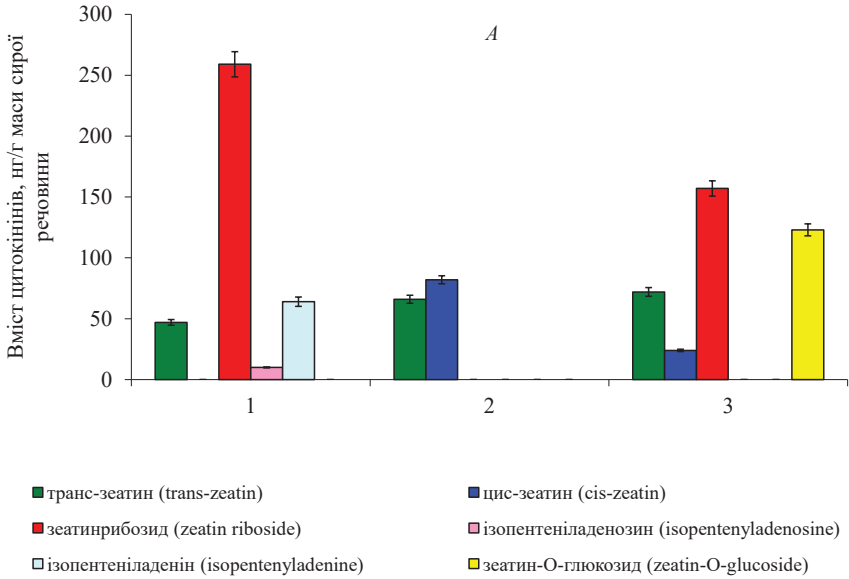


Рис. 1. Вміст цитокінінів у плаваючих (А) і занурених (Б) ваях *Salvinia natans* на різних стадіях розвитку спорофіта: 1 – інтенсивного росту, 2 – стаціонарного росту, 3 – формування спорокарпіїв

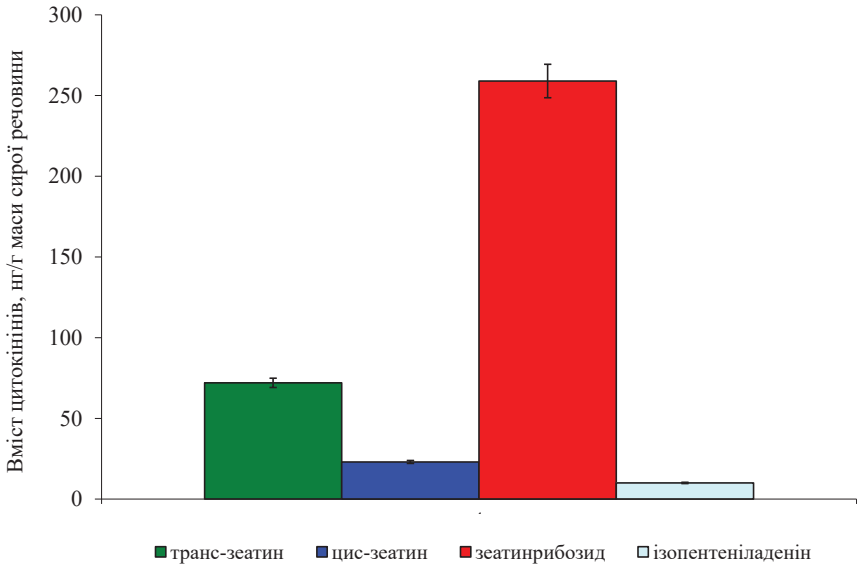


Рис. 2. Вміст цитокінінів у спорокарпях папороті *Salvinia natans*

папороті *S. natans* потреба великої кількості цитокінінів для утворення спорангіїв задовольняється за рахунок вивільнення їх із резервних глюкозидних форм. Крім того, на цьому етапі знов з'являється зеатинрибозид, концентрація якого у надводних ваях удвічі вища, ніж у підводних (рис. 1). Превалювання рибозидів зеатина й дигідрозеатина серед інших цитокінінів у кореневищах та пагонах папороті в період спорогенезу *Psilotum nudum* (L.) Beauvois відмічалось раніше (Abul et al., 2010). У вищих рослин, найвірогідніше, початкові стадії закладання й розвитку насіння контролюються цитокінінами, значна кількість яких надходить від материнської рослини у вигляді транспортної форми цитокінінів – зеатинрибозиду (Vedenicheva, Musatenko, 2008). Можливо, подібний механізм застосовується й у *S. natans*, про що свідчить високий рівень зеатинрибозиду в надводних ваях, на яких формуються спорокарпії.

Значний вміст зеатинрибозида (на порядок вищий за інші форми цитокінінів) був притаманний і самим спорокарпіям (рис. 2). На репродуктивній стадії розвитку рослини вегетативна маса спорофіта починала відмирати. Отже, малоімовірно, що вона могла слугувати джерелом фітогормонів для репродуктивних органів. Враховуючи досить високий сумарний вміст цитокінінів і наявність ізопентеніладеніну в спорокарпіях (рис. 2), можна припустити, що тканини цих органів і, можливо, спори здатні самостійно продукувати необхідні для регуляції їхнього розвитку цитокініни, як це відбувається в насінні вищих рослин (Rijavec, Dermastia, 2010; Matsuo et al., 2012).

Таким чином, динаміка спектра й вмісту цитокінінів в органах папороті-гідрофіта *S. natans* на ключових стадіях розвитку спорофіта свідчить про вірогідну участь активних форм гормонів (*транс*-зеатину і зеатинрибозиду) у регуляції вегетативного росту й репродуктивних процесів рослини, а неактивних (*цис*-зеатина й зеатин-*O*-глюкозиду) – у підтриманні певного гомеостазу та необхідного «робочого» рівня цитокінінів. Розподіл цитокінінів між плаваючими й зануреними ваями показав функціональну нерівнозначність цих органів і першочергову роль плаваючих вай у продукуванні фітогормона.

Для кращого розуміння функціонування гормонів у даного виду і папоротей взагалі було проведено екзогенну обробку спорофітів фітогормонами, співвідношення яких є ключовим для розвитку рослин (АБК та цитокініни). Рослини збирали (початок червня) на стадіях інтенсивного та стаціонарного росту в штучних водоймах Деснянського р-ну м. Києва. Потім їх переносили в ємності з 250 мл профільтрованої води з водойми, додавали розчини АБК або кінетина в концентрації 10^{-6} М і витримували впродовж 7 діб за умов, максимально наближених до природних (температура $+23$ °С й природне сонячне освітлення з відповідним фотоперіодом). Спорофіти зважували на початку експерименту та через 7 днів зростання, попередньо видаливши воду за допомогою фільтрувального паперу.

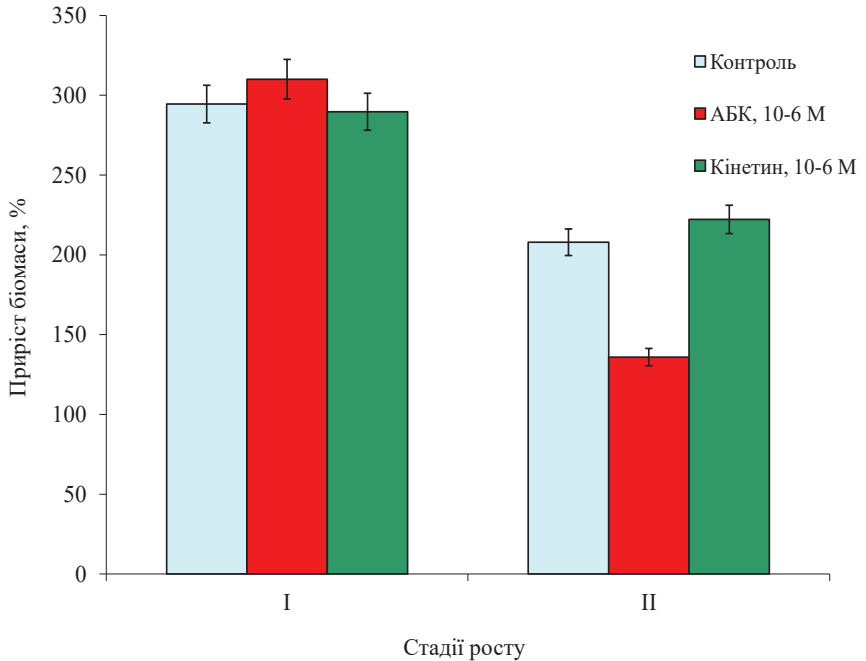


Рис. 3. Приріст біомаси водної папороті *Salvinia natans* упродовж 7 діб за умов екзогенної обробки фітогормонами. I – стадія інтенсивного росту спорофіта, II – стадія стаціонарного росту спорофіта

На стадії інтенсивного росту в контрольних умовах (без додавання фітогормонів) біомаса рослин *S. natans* за 7 діб збільшувалася майже втричі (на 294%). Додавання АБК до розчину культивування стимулювало ріст рослин на 15,6%, а кінетину – незначно його інгібувало (на 4,8%) (рис. 3).

На стадії стаціонарного росту темпи зростання спорофіту *S. natans* дещо знижувалися. У контролі біомаса за 7 діб зростала вдвічі. За дії 10⁻⁶ М АБК приріст біомаси знижувався на 72%. Кінетин у концентрації 10⁻⁶ М викликав збільшення приросту біомаси на 14,3% (рис. 3).

Отже, гормони антагоністичної дії АБК і цитокінін спричинювали супротивний ефект на ріст папороті *S. natans*, причому напрямок дії залежав від стадії розвитку спорофіта.

Якщо на стадії інтенсивного росту АБК стимулювала ріст, а цитокінін його пригнічував, то на стадії стаціонарного росту вплив гормонів діаметрально змінювався.

Як відомо, однією з характерних рис функціонування фітогормональної системи є протилежна дія цитокінінів й АБК на різні фізіологічні процеси, такі як продихові рухи, стан спокою бруньок і насіння, старіння листків, реакція на стреси тощо (Peleg, Blumwald, 2011). Взаємодія цитокінінів й АБК відбувається на рівні метаболізму й сигналіngu обох гормонів (El-Showk et al., 2013). Вважають, що вирішальну роль в регуляції нормальних фізіологічних процесів і при стресах відіграє співвідношення АБК/цитокініни в певних органах (Веденичова, Косаківська, 2017). При адаптації рослин до зовнішніх чинників це співвідношення змінюється (Ha et al., 2012). Отримані в наших дослідах результати стосовно протилежної дії цитокініну й АБК на ріст *S. natans* цілком узгоджуються з даними літератури. Той факт, що на різних стадіях розвитку спорофіту *S. natans* вплив фітогормонів мав різний характер можна пояснити, виходячи з гіпотези щодо чутливості рослинних тканин до гормонів, яка визначається наявністю та активністю відповідних рецепторів (Trewavas, 1982).

Не виключено, що компетентність клітин папороті з віком змінюється, як і здатність до біосинтезу гормонів, що впливає на їхній ендогенний вміст (Веденичова, Косаківська, 2016). У молодих активно ростучих рослин, які синтезують гормони-стимулятори у великій кількості, надлишок цитокінінів, що виникає при екзогенній обробці, сприймається негативно, оскільки порушує внутрішній гормональний баланс, спрямований на підтримку інтенсивного росту. В подальшому, коли синтез цих речовин зменшується, їхнє надходження зовні дещо компенсує внутрішній дефіцит і сприяє підсиленню росту. Ефект обробки АБК як антагоніста цитокінінів був протилежний. Це припущення підтримується думкою Дж. Берньє щодо оптимальних діючих концентрацій гормонів (Bernier, 2013).

Отже, з високим ступенем вірогідності можна стверджувати, що механізм функціонування гормональної системи в папороті *S. natans* подібний до такого, який встановлено для вищих квіткових рослин.

Було проведено дослідження динаміки вмісту ендогенних цитокінінів під час розвитку спорофітів багаторічних папоротей багаторядник шипуватий *Polystichum aculeatum* (L.) Roth. та щитник чоловічий *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. (Vedenicheva, Kosakivska, 2018).

Листки *D. filix-mas* з'являються у вигляді листових зачатків у формі вузького кільця на верхівці кореневища і в такому вигляді перезимовують вперше. На друге літо вони приймають характерну для всіх папоротей равликopodobну форму, в якій проводять ще один сезон. Тільки на третій рік молоді листки швидко розгортаються, сягаючи свого повного розміру. Саме на початку розгортання листків, коли вони ще не втратили равликopodobної форми, розпочинали дослідження. В цей період як у ваях, так і в кореневищах було виявлено *транс*-зеатин (рис. 4, а, б). Його вміст був приблизно однаковим у надземній і підземній частинах рослини. У кореневищах був присутній також зеатин-*O*-глюкозид у дуже незначній кількості. Після розгортання листків, коли вони набувають остаточних розмірів, вегетативний ріст значно уповільнюється або зовсім припиняється. При цьому на зворотному боці кожного листка чітко видно два ряди з 5–8 сорусів, розташованих по боках середньої жилки, в яких формуються спори (друга стадія дослідження). На цій стадії росту вміст *транс*-зеатина у ваях зростав майже вдвічі порівняно з попереднім етапом аналізу. Було виявлено значні кількості зеатинрибозида й зеатин-*O*-глюкозида, відсутніх раніше (рис. 4, а). У кореневищах *транс*-зеатина не було знайдено, як і у ваях, були присутні високі рівні зеатинрибозида, підвищувалася концентрація зеатин-*O*-глюкозида.

Наприкінці літа в спорангіях дозрівають мікроскопічні спори (третья стадія дослідження), які надалі розсіюються й

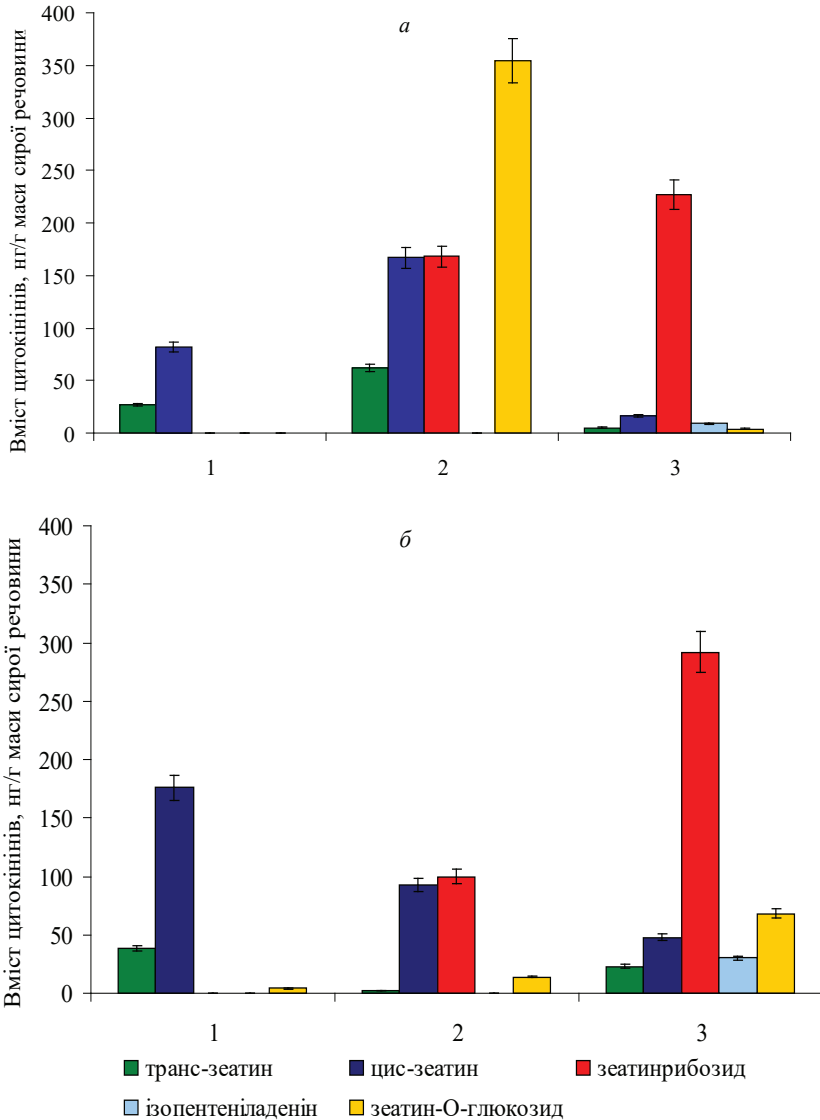


Рис. 4. Вміст цитокінінів у ваях (а) і кореневищах (б) папороті *Dryopteris filix-mas* на різних стадіях розвитку спорофіта: 1 – інтенсивного росту, 2 – формування спор, 3 – дозрівання спор

проростають у гаметофіт серцевидної форми, що перезимовує. Процес дозрівання спор супроводжувався змінами рівня *транс*-зеатину у ваях і кореневищах у протилежних напрямках: у ваях він зменшувався у понад 10 разів, а в кореневищах – збільшувався майже в 20 разів. Концентрація зеатинрибозиду в надземній і підземній частинах рослини помітно зростала, досягаючи високих значень. На цій стадії розвитку *D. filix-mas* було виявлено ізопентеніладенін, відсутній раніше. В кореневищах його вміст утрічі перевищував такий у ваях. Співвідношення рівня зеатин-*O*-глюкозида і *транс*-зеатина у ваях і кореневищі було однаковим. Це дозволяє припустити, що метаболізм цитокінінів у тканинах рослини спрямований на запасання надлишку гормонів у вигляді кон'югату.

Протікання перших трьох фенологічних стадій розвитку спорофіта *P. aculeatum* у морфологічному відношенні було подібним до *D. filix-mas*. У ваях папороті на стадії інтенсивного вегетативного росту було виявлено значно ширший спектр цитокінінів, ніж у *D. filix-mas*. Вміст активних вільних форм цитокінінів у цей період був максимальним (рис. 5). У кореневищі високим був рівень лише зеатина (рис. 6).

При переході до репродуктивного розвитку *P. aculeatum* концентрація *транс*-зеатина і зеатинрибозиду у ваях залишалася значною, а в кореневищах вона дещо знижувалася. В надземній і підземній частинах спорофіта накопичувалася кон'югована форма зеатина. Крім того в кореневищі було виявлено значні концентрації ізопентенільних форм цитокінінів (рис. 6).

Під час дозрівання спор, коли ріст папороті припинявся, вміст активних цитокінінів значно знижувався, натомість зростав рівень зеатин-*O*-глюкозида (рис. 5, 6). У період зимової вегетації у ваях зберігалася достатньо висока концентрація *транс*-зеатина, а в кореневищах – *транс*-зеатина і зеатинрибозиду (рис. 5, 6).

Аналіз цитокінінів в органах *D. filix-mas* і *P. aculeatum* упродовж вегетації показав, що перехід до різних функціональних станів спорофіта характеризується суттєвими змінами якісного

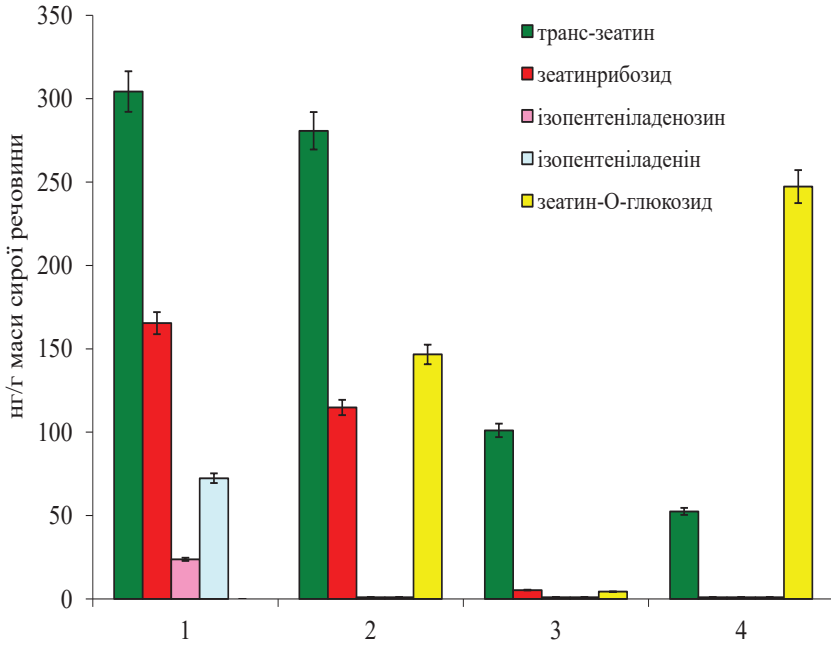


Рис. 5. Вміст цитокінінів у ваях папороті *Polystichum aculeatum* на різних стадіях розвитку спорофіта: 1 – інтенсивного росту, 2 – формування сорусів, 3 – спороношення, 4 – стадія зимової вегетації

складу й кількісного вмісту цих гормонів, що засвідчує їхню регуляторну роль у процесах росту й розвитку папоротей. Як видно з отриманих результатів, динаміка окремих компонентів цитокінінового пулу впродовж розвитку спорофітів мала суто видоспецифічний характер. Так, у *D. filix-mas* вегетативний ріст вай відбувається на фоні відносно низького вмісту цитокінінів, що не типово для вищих рослин, тоді як репродуктивний розвиток, вочевидь, потребує значної кількості гормонів, особливо зеатинрибозида. Першорядна роль зеатинрибозида в репродуктивних процесах була визначена раніше як у квіткових (Веденичова, Мусатенко, 2008), так і в судинних спорових рослин (Abul et al., 2010; Веденичова, Косаківська, 2016). У *P. aculeatum* спостерігався високий вміст активних форм цитокінінів під час вегетативного росту з тенденцією до зниження.

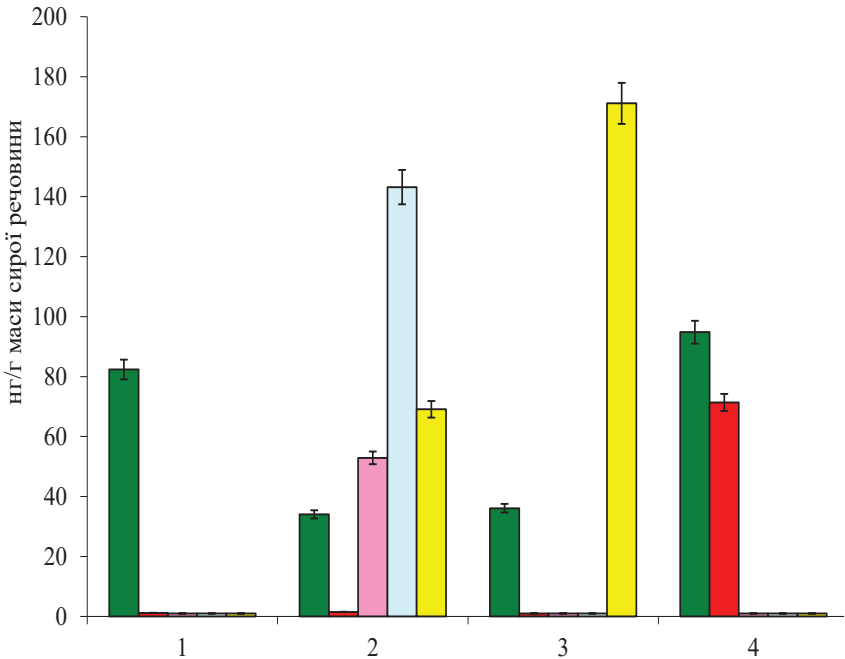


Рис. 6. Вміст цитокінінів у кореневищах папороті *Polystichum aculeatum* на різних стадіях розвитку спорофіта: 1 – інтенсивного росту, 2 – формування сорусів, 3 – спороншення, 4 – стадія зимової вегетації

Подібна закономірність характерна для більшості квіткових рослин, у яких значні рівні цитокінінів виявляються у швидкорослих тканинах з високим мітотичним індексом (Schaller et al., 2014). Необхідно зауважити, що дослідження впливу екзогенних цитокінінів на ростові процеси різних видів папоротей також дало суперечливі результати. Так, обробка різними формами цитокінінів не впливала на ріст стебла *M. quadrifolia* (Rolli et al., 2015), тоді як у *Ceratopteris richardii* Brongn. та *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. вона призводила до формування калусної тканини замість нових вай і до підтримання калусу в недиференційованому стані (Plackett et al., 2014). Аналогічно в *M. quadrifolia* цитокініни інгібували розвиток кореневища (Rolli et al., 2015), а в *Azolla filiculoides* Lam., навпаки, стимулювали його (De Vries et al., 2016). Не

виключено, що такі розбіжності даних пов'язані з неоднаковим метаболізмом цитокінінів у різних видів папоротей.

У досліджених нами папоротей на певних стадіях розвитку спорофіта було знайдено ізопентенільні форми цитокінінів. У *D. filix-mas* невисокий рівень ізопентеніладеніна виявлено в період спороношення, а в *P. aculeatum* значні кількості ізопентеніладенозина й ізопентеніладеніна були присутні у ваях на стадії інтенсивного росту і в кореневищах під час формування спорангіїв. Відомо, що найпоширеним і домінантним цитокініном у квіткових рослин є зеатин, тоді як концентрація ізопентенільних форм у тканинах значно менша, в багатьох випадках вони визначалися як мінорний компонент цитокінінового пулу (Osugi, Sakakibara, 2015). У нижчих рослин, особливо в мікроорганізмів, їхня кількість була досить високою, тому висловлювалися припущення, що саме ізопентенільні форми є активними діючими формами цитокінінів у еволюційно менш розвинутих організмів (Letham, 1994). Зростання концентрації ізопентенільних форм у *D. filix-mas* і *P. aculeatum* свідчить про важливість цих форм гормона для регуляції певних моментів ростових і репродуктивних процесів, а також відображає особливості метаболізму цитокінінів у папоротей, які займають проміжну позицію в еволюційному розвитку між нижчими споровими і насінневими рослинами.

Слід відмітити, що для двох видів досліджених нами папоротей характерним є більш низький вміст цитокінінів у кореневищах у порівнянні з ваями, тоді як у квіткових рослин корені містять зазвичай більше цитокінінів, ніж надземна частина (Aloni et al., 2006). Відмінності розподілу цитокінінів у меристемах пагонів і коренів папороті *A. filiculoides* було становлено раніше, при цьому спосіб транспорту цитокінінів у цієї рослини суттєво відрізнявся від такого у насінневих рослин (Chiappetta, Innocenti, 2006). Як відомо, папороті на відміну від квіткових рослин не формують ні біполярного зародка, ні постійного зародкового первинного кореня, а утворюють адвентивну кореневу систему. Припускають, що коренева система папоротей

еволюціонувала від меристем пагона (Schneider, 2013). Це підтверджується відомостями про стимулюючу дію цитокінінів на розвиток кореневої меристеми в папороті *A. filiculoides* (De Vries et al., 2016), тоді як в насінневих рослин цитокініни є інгібіторами росту коренів (Ivanov, Filin, 2017) і позитивними регуляторами розвитку апікальних меристем пагонів (Kyozuka, 2007). Отримані нами дані щодо розподілу цитокінінів у надземній і підземній частинах спорофітів *D. filix-mas* і *P. aculeatum* свідчать на користь ідеї про еволюційне походження кореневища папоротей від тканин пагону.

Спільною рисою *D. filix-mas* і *P. aculeatum* було накопичення зеатин-*O*-глюкозида після закінчення росту, що характерно для більшості видів вищих рослин (Jameson, Song, 2016). *O*-глюкозиди цитокінінів зазвичай розглядають як запасні неактивні, але мобільні форми, які легко гідролізуються β -глюкозидазою до активних вільних молекул гормону. Такий шлях кон'югації цитокінінів спрямований на захист бічного N^6 -ланцюгу (N^6 -side chain) від розщеплення цитокініноксидазою (Mok, Mok, 2001) і слугує для інактивації надлишку гормонів. У стародавніх в еволюційному відношенні організмів (водорості, мохи, гриби) у метаболізмі цитокінінів відсутнє або дуже рідкісне утворення глюкозидів, а підтримання гомеостазу цитокінінів відбувається шляхом синтезу неактивних *цис*-форм (Záveská Drábková et al., 2015). Отже, наявність *O*-глюкозида та зростання його концентрації в тканинах з низькою інтенсивністю росту свідчить про подібність перетворень цитокінінів у папоротей і квіткових рослин, а також про дивергенцію метаболічних шляхів цих гормонів у папоротей і нижчих за еволюційним розвитком організмів.

Головна біологічна відмінність досліджених видів папоротей полягає в тому, що в *P. aculeatum* надземна частина рослини не відмирає, а залишається зеленою взимку. Як показали наші дослідження, при цьому в тканинах зберігається достатньо високий рівень активних форм цитокінінів, хоча ростові процеси не відбуваються, а загальний метаболізм за низьких

температур значно уповільнюється. В цієї папороті в період зимової вегетації у ваях і кореневищі було знайдено високі рівні ендогенної абсцизової кислоти (Войтенко, Косаківська, 2017), які, вірогідно, компенсують присутність цитокинінів, стримуючи їхню ріст-стимулюючу дію. Слід відзначити, що саме в період зимової вегетації у ваях *P. aculeatum* зафіксовано максимальний вміст фотосинтетичних пігментів (хлорофілів *a* та *b* і каротиноїдів) (Shcherbatiuk et al., 2017). Раніше здатність цитокинінів контролювати накопичення хлорофілу і регулювати активність генів, відповідальних за стабільність співвідношення хлорофілів *a/b*, була показана в проростків рису (Talla et al., 2016). Позитивний вплив цитокинінів на утримання хлорофілу і, як наслідок, на термін зеленіння рослин і затримку старіння виявлено й в спорових, зокрема в моху *Bryum argenteum* Hedw. (Sabovljevic et al., 2010). Відомо, що цитокиніни стимулюють процес фотосинтезу на різних стадіях клітинної організації (регуляція біогенезу хлоропластів, стимуляція синтезу хлорофіла й каротиноїдів, активація фотосинтезу тощо) (Cortleven, Schmölling, 2015). Можна припустити, що функція цитокинінів у ваях *P. aculeatum* у зимовий період полягає в підтримці певного рівня фотосинтетичних пігментів і фотосинтетичної активності за несприятливих умов. Отже, цитокиніни в папоротей, очевидно, контролюють не тільки ростові та репродуктивні процеси, але й беруть участь у регуляції пігментного складу й фотосинтезу, Тобто поліфункціональність, притаманна гормонам квіткових рослин, проявляється також і в судинних спорових.

У цілому, незважаючи на відносно незначну кількість досліджень цитокинінів хвощеподібних та папоротеподібних, аналіз отриманих на сьогодні результатів дозволяє зробити висновок, що ці фітогормони відіграють регуляторну роль у процесах генеративного й вегетативного розвитку судинних спорових рослин. Певні функціональні риси цитокинінів, які простежуються в насінневих, спостерігаються також і в судинних спорових, а саме: видоспецифічність якісного складу й окремих ізоформ гормона впродовж розвитку, поліфункціональність, тип

кон'югації. Цілком очевидно, що особливості розвитку рослин, які за своїм еволюційним розвитком займають проміжне положення між нижчими споровими та вищими насінневими, знаходяться під контролем специфічної регуляторної системи. Неоднорідність отриманих результатів щодо динаміки накопичення окремих форм цитокінінів на різних стадіях розвитку судинних спорових рослин може бути відображенням того, що навіть у межах одного таксону рослини знаходяться на різних шаблях еволюційного розвитку. Формування більш точних уявлень про функціонування цитокінінів у згаданих рослин потребує подальших досліджень.

Література

- Веденичова Н.П., Мусатенко Л.І. Участь цитокінінів у формуванні репродуктивних органів рослин з різним типом росту. *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія*. 2008. 3(15). С. 15–23.
- Веденичова Н.П., Косаківська І.В. Ендогенні цитокініни водної папороті *Salvinia natans* (Salviniaceae). *Укр. бот. журн.* 2016. 72(3). С. 277–282.
- Веденичова Н.П., Косаківська І.В. *Цитокініни як регулятори онтогенезу рослин за різних умов зростання*. Київ: Наш формат, 2017. 200 с.
- Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Кудрякова Н.В., Кузнецов В.В. Роль цитокининів в стресс-устойчивости растений. *Физиология растений*. 2017. 64(1). С. 19–32.
- Войтенко Л.В., Косаківська І.В. Особливості акумуляції та розподілу індоліл-3-оцтової та абсцизової кислот в органах спорофіта дикорослої папороті *Polystichum aculeatum* (L.) Roth на різних фенологічних фазах розвитку. *Доп. НАН України*. 2017. 12. С. 112–118.
- Куприянова Е.В., Лось Д.А., Кузнецов В.В., Кулаева О.Н. Возможное участие цианобактерий в формировании гормональной системы растений. *Физиология растений*. 2014. 61(2). С. 170–176.
- Романов Г.А. Как цитокинины действуют на клетку. *Физиология растений*. 2009. 56 (2). С. 295–319.
- Щербатюк М.М., Бабенко Л.М., Шейко О.А., Косаківська І.В. Мікроструктура поверхні органів водної папороті *Salvinia natans* (L.) All. *Modern Phytomorphology*. 2015. 7. Р. 129–133.
- Щербатюк М.М., Бабенко Л.М., Вашека О.В., Косаківська І.В. Пігменти й ультраструктурні особливості клітинних органел папороті *Polystichum aculeatum* (L.) Roth. у різні фази розвитку. *Biol. Stud.* 2017. 11(2). Р. 91–102.

- Abul Y., Menéndez V., Gómez-Campo C., Revilla M.A., Lafont F. Occurrence of plant growth regulators in *Psilotum nudum*. *J. Plant Physiol.* 2010. 167. P. 1211–1213.
- Acharya B.R., Assman S.M. Hormone interactions in stomatal function. *Plant Mol. Biol.* 2009. 69. P. 451–562.
- Aloni R., Aloni E., Langhans M., Ullrich C.I. Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture: Regulating vascular differentiation, lateral root initiation, root apical dominance and root gravitropism. *Ann. Bot.* 2006. 97. P. 883–893.
- Anantharaman V., Iyer L.M., Aravind L. Comparative genomics of protists: new insights into the evolution of eukaryotic signal transduction and gene regulation. *Ann. Rev. Microbiol.* 2007. 61. P. 453–475.
- Argueso C.T., Ferreira F.J., Kieber J.J. Environmental perception avenues: the interaction of cytokinin and environmental response pathways. *Plant, Cell, Environ.* 2009. 32(9). P. 1147–1160.
- 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. 61(2). P. 137–144.
- Auer C.A. Cytokinin conjugation: recent advances and patterns in plant evolution. *Plant Growth Regul.* 1997. 23(1–2). P. 17–32.
- Bartrina I., Otto E., Strnad M., Werner T., Schmölling T. Cytokinin regulates the activity of reproductive meristems, flower organ size, ovule formation, and thus seed yield in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell.* 2011. 23. P. 69–80.
- Bernier G. My favourite flowering image: the role of cytokinin as a flowering signal. *J. Exp. Bot.* 2013. 64(18). P. 5795–5799.
- Bonomo M.C., Martinez O.G., Tanco M.E., Cardozo R., Aviles Z. Spores germination and gametophytes of *Alsophila odonelliana* (Cyatheaceae) in different sterile media. *Phyton* (B. Aires). 2013. 83(1). P. 119–126.
- Chen S.Y., Read P.E. Micropropagation of leatherleaf fern (*Rumohra adiantiformis*) Read. *Proc. Fla. State Hort.* 1983. 96. P. 266–269.
- Cheng C.-Y., Mathews D.E., Eric Schaller G., Kieber J.J. Cytokinin-dependent specification of the functional megaspore in the *Arabidopsis* female gametophyte. *Plant J.* 2013. 73. P. 929–940.
- Chia S.-G.E., Raghavan V. Abscisic acid effect on spore germination and protonemal growth in the fern, *Mohria caffrorum*. *New Phytol.* 1982. 92. P. 31–37.
- Chiappetta A., Innocenti A.M. Immunocytochemical localization of cytokinin in *Azolla filiculoides*. *Plant Biosystems.* 2006. 3. P. 229–233.
- Cortleven A., Schmölling T. Regulation of chloroplast development and function by cytokinin. *J. Exp. Bot.* 2015. 66(16). P. 4999–5013.

- De Vries J., Fisher A.M., Roettger M., Rommel S., Schluepmann H., Brautigam A., Carlsb Becker A., Gould S.B. Cytokinin-induced promotion of root meristem size in the fern *Azolla* supports a shoot-like origin of euphyllophyte roots. *New Phytologist*. 2016. 209. P. 705–720.
- Dello Ioio R., Galinha C., Fletcher A.G., Grigg S.P., Willemsen V., Scheres B., Sabatini S., Baulcombe D., Maini P.K., Tsian M. A PHABULOSA/cytokinin feedback loop controls root growth in *Arabidopsis*. *Curr. Biol*. 2012. 22. P. 1699–1704.
- El-Showk S., Raili Ruonala R., Helariutta Y. Crossing paths: cytokinin signalling and crosstalk. *Development*. 2013. 140. P. 1373–1383.
- Frébort I., Kowalska M., Hluska T., Frébortová J., Galuszka P. Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation. *J. Exp. Bot.*, 2011, 62 (8): 2431–2452.
- Frugier F., Kosuta S., Murray J.D., Crespi M., Szczyglowski K. Cytokinin: secret agent of symbiosis. *Trends Plant Sci*. 2008. 13(3). P. 115–120.
- Greer G.K., Dietrich V.F., De Vol J.A., Rebert A. The effects of exogenous cytokinin on the morphology and gender expression of *Osmunda regalis* gametophytes. *Amer. Fern J*. 2012. 102. P. 32–46.
- Gu R., Fu J., Guo S., Duan F., Wang Z., Mi G., Yuan L. Comparative expression and phylogenetic analysis of maize cytokinin dehydrogenase/oxidase (CKX) gene family. *J. Plant Growth Regul*. 2010. 29. P. 428–440.
- Ha S., Vankova R., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki H., Tran L.S. Cytokinins: metabolism and function in plant adaptation to environmental stresses. *Trends Plant Sci*. 2012. 17(3). P. 172–179.
- Han Y., Zhang C., Yang H., Jiao Y. Cytokinin pathway mediates *APETALA1* function in the establishment of determinate floral meristems in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2014. 111(18). P. 6840–6845.
- Heyl A., Riefler M., Romanov G.A., Schmülling T. Properties, functions and evolution of cytokinin receptors. *Eur. J. Cell Biol*. 2012. 91. P. 246–256.
- Hussain A., Krischke M., Roitsch T., Hasnain S. Rapid determination of cytokinins and auxin in cyanobacteria. *Curr. Microbiol*. 2010. 61. P. 361–369.
- Hwang I., Sheen J., Müller B. Cytokinin signaling networks. *Ann. Rev. Plant Biol*. 2012. 63. P. 353–380.
- Ivanov V.B., Filin A.N. Cytokinins regulate root growth through its action on meristematic cell proliferation but not on the transition to differentiation. *Funct. Plant Biol*. 2017. 45(2). P. 215–221.
- Jameson P.E., Song J. Cytokinin: a key driver of seed yield. *J. Exp. Bot*. 2016. 67(3). P. 593–606.
- Kakimoto T. Identification of plant cytokinin biosynthetic enzymes as dimethylallyl diphosphate:ATP/ADP isopentenyltransferases. *Plant Cell Physiol*. 2001. 42. P. 677–685.

- Kamada-Nobusada T., Sakakibara H. Molecular basis for cytokinin biosynthesis. *Phytochemistry*. 2009. 70(4). P. 444–449.
- Kenrick P., Crane P.R. The origin and early evolution of plants on land. *Nature*. 1997. 389. P. 33–39.
- Kiba T., Kudo T., Kojima M., Sakakibara H. Hormonal control of nitrogen acquisition: roles of auxin, abscisic acid, and cytokinin. *J. Exp. Bot.* 2011. 62. P. 1399–1409.
- Kieber J.J., Schaller G.E. Cytokinins. *The Arabidopsis Book*. 2014. 11. e0168.
- Kulaeva O.N., Burkhanova E.A., Karavaiko N.N., Selivankina S.Yu., Porfirova S.A., Maslova G.G., Zemlyachenko Y.V., Börner T. Chloroplasts affect the leaf response to cytokinin. *J. Plant Physiol.* 2002. 159(12). P. 1309–1316.
- Kushwah S., Jones A. M., Laxmi A. Cytokinin interplay with ethylene, auxin, and glucose signaling controls *Arabidopsis* seedling root directional growth. *Plant Physiol.* 2011. 156. P. 1851–1866.
- Kyozuka J. Control of shoot and root meristem function by cytokinin. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2007. 10. P. 442–446.
- Letham D.S. Cytokinins as phytohormones-sites of biosynthesis, translocation and function of translocated cytokinin. In: *Cytokinins: chemistry, activity and function*. Boca Raton. Florida: CRC Press, 1994. P. 57–80.
- Li H., Xu T., Lin D., Wen M., Xie M., Duclercq J., Bielach A., Kim J., Reddy G.V., Zuo J., Benková E., Frim I.J., Guo H., Yang Z. Cytokinin signaling regulates pavement cell morphogenesis in *Arabidopsis*. *Cell Res.* 2013. 23. P. 290–299.
- Liu J. Crosstalk complexities between auxin, cytokinin and ethylene in *Arabidopsis* root development: from experiments to systems modeling and back again. *Mol. Plant.* 2017. 10(12). P. 1480–1496.
- Maruyama S., Matsuzaki M., Misawa K., Nozaki H. Cyanobacterial contribution to the genomes of the plastid-lacking protists. *BMC Evolutionary Biology*. 2009. 9. P. 197–220.
- Matsuo S., Kikuchi K., Fukuda M., Honda I., Imanishi S. Roles and regulation of cytokinins in tomato fruit development. *J. Exp. Bot.* 2012. 63. P. 5569–5579.
- Menéndez V., Abul Y., Bohanec B., Lafont F., Fernández H. The effect of exogenous and endogenous phytohormones on the in vitro development of gametophyte and sporophyte in *Asplenium nidus* L. *Acta Physiol. Plant.* 2011. 33. P. 2493–2500.
- Miyawaki K., Matsumoto-Kitano M., Kakimoto T. Expression of cytokinin biosynthetic isopentenyltransferase genes in *Arabidopsis*: Tissue specificity and regulation by auxin, cytokinin, and nitrate. *Plant J.* 2004. 37. P. 128–138.
- Mok D.W.S., Mok M.C. Cytokinin metabolism and action. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 2001. 52. P. 89–118.
- Murai N. Review: Plant growth hormone cytokinins control the crop seed yield. *Amer. J. Plant Sci.* 2014. 5. P. 2178–2187.

- Osugi A., Sakakibara H. Q&A: How do plants respond to cytokinins and what is their importance? *BMC Biology*. 2015. 13. P. 102.
- Paull R.E., Chantrachit T. Benzyladenine and the vase life of tropical ornamentals. *Postharvest Biology and Technology*. 2001. 21(3). P. 303–310.
- Peleg Z., Blumwald E. Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2011. 14. P. 290–295.
- Pilate G., Sossountzov L., Miginiac E. Hormone levels and apical dominance in the aquatic fern *Marsilea drummondii* A.Br. *Plant Physiol.* 1989. 90. P. 907–912.
- Pils B., Heyl A. Unraveling the evolution of cytokinin signalling. *Plant Physiol.* 2009. 151. P. 782–791.
- Plackett A.R.G., Huang L., Sanders H.L., Langdale J.A. High-efficiency stable transformation of the model fern species *Ceratopteris richardii* via microparticle bombardment. *Plant Physiol.* 2014. 165(1). P. 3–14.
- Pryer K.M., Schneider H., Smith A.R., Cranfill R., Wolf P.G., Hunt J.S., Sipes S.D. Horstails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature*. 2001. 409(6820). P. 618–622.
- Rijavec T., Dermastia M. Cytokinins and their function in developing seeds. *Acta Chimica Slovenica*. 2010. 57(3). P. 617–629.
- Rivera A., Conde P., Cañal M.J., Fernández H. Biotechnology and apogamy in dryopteris affinis spp. affinis: The influence of tissue homogenization, auxins, cytokinins, gibberellic acid, and polyamines. In: *Current Advances in Fern Research*. Cham: Springer, 2018. P. 139–152.
- Rolli E., Brunoni F., Marieschi M., Torelli A., Ricci A. *In vitro* micropropagation of the aquatic fern *Marsilea quadrifolia* L. and genetic stability assessment by RAPD markers. *Plant Biosystems*. 2015. 149(1). P. 7–14.
- Romanov G.A., Lomin S.N., Schmülling T. Cytokinin signaling: from the ER or from the PM? That is the question! *New Phytologist*. 2018. 218(1). P. 41–53.
- Sabovljević A., Soković M., Glamočlija J., Ćirić A., Vujičić M., Pejin B., Sabovljević M. Comparison of extract bio-activities of in situ and in vitro growth selected bryophyte species. *Afr. J. Microbiol. Res.* 2010. 4(9). P. 808–812.
- Sakakibara H., Kasahara H., Ueda N., Kojima M., Takei K., Hishiryama S., Asami T., Okada K., Kamiya Y., Yamaya T., Yamaguchi S. Agrobacterium tumefaciens increases cytokinin production in plastids by modifying the biosynthetic pathway in the host plant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2005. 102. P. 9972–9977.
- Schmülling T., Werner T., Riefler M., Krupková E., Bartrina I. Structure and function of cytokinin oxidase/dehydrogenase genes of maize, rice, *Arabidopsis* and other species. *J. Plant Research*. 2003. 116. P. 241–252.

- Scofield S., Dewitte W., Nieuwland J., Murray J.A.H. The Arabidopsis homeobox gene SHOOT MERISTEMLESS has cellular and meristem-organisational roles with differential requirements for cytokinin and CYCD3 activity. *Plant J.* 2013. 75. P. 53–66.
- Schaller G.E., Street I.H., Kieber J.J. Cytokinin and the cell cycle. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2014. 21. P. 7–15.
- Shani E., Ben-Gera H., Shleizer-Burko Sh. et al. Cytokinin regulates compound leaf development in tomato. *Plant Cell.* 2010. 22(10). P. 3206–3217.
- Schneider H. Evolutionary morphology of ferns (monilophytes). *Ann. Plant Rev.* 2013. 45. P. 115–140.
- Spíchal L. Cytokinins – recent news and views of evolutionally old molecules. *Funct. Plant Biol.* 2012. 39(4). P. 267–284.
- Spíchal L., Rakova N.Y., Riefler M., Mizuno T., Romanov G.A., Strnad M., Schmülling T. Two cytokinin receptors of *Arabidopsis thaliana*, CRE1/AHK4 and AHK3, differ in their ligand specificity in a bacterial assay. *Plant Cell Physiol.* 2004. 45. P. 1299–1305.
- Spiro M.D., Torabi B., Cornell C.N. Cytokinins induce photomorphogenic development in dark-grown gametophytes of *Ceratopteris richardii*. *Plant Cell Physiol.* 2004. 45. P. 1252–1260.
- Stirk W.A., Novák O., Hradecká V., Pencik A., Rolcik J., Strnad M., Van Staden J. Endogenous cytokinins, auxins and abscisic acid in *Ulva fasciata* (Chlorophyta) and *Dictyota humifusa* (Phaeophyta): towards understanding their biosynthesis and homeostasis. *Eur. J. Phycol.* 2009. 44(2). P. 231–240.
- Suzaki T., Ito M., Kawaguchi M. Genetic basis of cytokinin and auxin functions during root nodule development. *Front Plant Sci.* 2013. 4. P. 1–6.
- Takahashi N., Kajihara T., Okamura C., Kim Y., Katagiri Y., Okushima Y., Matsumaga S., Hwang I., Umeda M. Cytokinins control endocycle onset by promoting the expression of an APC/C activator in *Arabidopsis* roots. *Curr. Biol.* 2013. 23. P. 1812–1817.
- Talla S.K., Panigrahy M., Kappara S., Nirosha P., Neelamraju S., Ramanan R. Cytokinin delays dark-induced senescence in rice by maintaining the chlorophyll cycle and photosynthetic complexes. *J. Exp. Bot.* 2016. 67. P. 1839–1851.
- Taylor N.J., Stirk W.A., Van Staden J. The elusive cytokinin biosynthetic pathway. *South African J. Bot.* 2003. 69. P. 269–281.
- Trewavas A.J. Growth substances sensitivity: the limiting factor in plant development. *Physiol. Plant.* 1982. 55. P. 60–72.
- Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. Endogenous cytokinins dynamics during development of sporophytes of perennial ferns *Dryopteris filix-mas* and *Polystichum aculeatum* (Dryopteridaceae). *Ukr. Bot. J.* 2018. 75(4). P. 384–391.

- Werner T., Motyka V., Laucou V., Smets R., Van Onckelen H., Schmölling T. Cytokinin-deficient transgenic *Arabidopsis* plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristems activity. *Plant Cell*. 2003. 15. P. 2532–2550.
- Yamane H., Watanabe M., Satoh Y., Takahashi N., Iwatsuki K. Identification of cytokinins in two species of *Pteridophyte* sporophytes. *Plant Cell Physiol*. 1983. 24(6). P. 1027–1031.
- Yang C., Liu J., Dong X., Xinran D., Zhenying C., Weidong T., Xuelu W. Short-term and continuing stresses differentially interplay with multiple hormones to regulate plant survival and growth. *Mol. Plant*. 2014. 7(5). P. 841–855.
- Záveská Drábková L., Dobrev PI, Motyka V. Phytohormone profiling across the Bryophytes. *PLoS ONE*. 2015. 10(5). e0125411.
- Zimmer A., Lang D., Richardt S., Frank W., Reski R., Rensing S.A. Dating the early evolution of plants: detection and molecular clock analyses of orthologs. *Mol. Genet. Genomics*. 2007. 278. P. 393–402.
- Zürcher E., Müller B. Cytokinin synthesis, signaling and function – advances and new insights. *Int. Rev. Cell Mol. Biol*. 2016. 324. P. 1–38.
- Zwack P.J., Rashotte A.M. Cytokinin inhibition of leaf senescence. *Plant Signal Behav*. 2013. 8. e24737.

Абсцизова кислота

Войтенко Л.В.

Поліфункціональний фітогормон абсцизова кислота (АБК), присутній в усіх органах рослин, взаємодіє з іншими гормонами і задіяний у регуляції широкого спектру фізіологічних процесів (Войтенко, Косаківська, 2016). У рослинних тканинах АБК перебуває у вільному і кон'югованому станах. Домінуючим є активний *цис*-ізомер АБК, тоді як *транс*-ізомер АБК являє собою неактивну форму гормону (Piotrowska, Bajguz, 2011). Інтенсивність процесів синтезу, локалізація, транспортування, кон'югація та деградація фітогормона визначають вміст і співвідношення його форм (Crozier et al., 2000; Ross et al., 2004). Основний кон'югат АБК – глюкозний ефір АБК – малоактивна сполука, яка акумулюється у вакуолях і вважається транспортною формою гормону (Hartung et al., 2002; Vilaró et al., 2006). Встановлено, що в період старіння рослин глюкозний ефір АБК накопичується в клітинній стінці та вакуолях (Harris, Dugger, 1986; Xiong, Zhu, 2003; Verslues, Zhu, 2005). АБК синтезується в різних органах, зокрема в листках, корені, стеблі, плодах. Однак головним сайтом утворення гормону вважаються хлоропласти, проте накопичується АБК здебільшого у вакуолях (Xiong, Zhu, 2003; Sakata et al., 2014).

АБК є визнаним гормоном стресу, а стрес-індукована акумуляція АБК розглядається як складова захисного механізму, спрямованого на сповільнення метаболізму й адаптацію до впливу абіотичних і біотичних стресових чинників (Wilkinson, Davies, 2002; Косаківська, 2003; Vishwakarma et al., 2017). У вегетуючих тканинах судинних рослин накопичення АБК спостерігається за умов водного стресу чи посухи, при цьому гормон контролює закриття продихів та експресує гени, що відповідають за стійкість до зневоднення (Finkelstein et al., 2002; Christmann et al., 2007; Rock et al., 2010). АБК задіяна в регуляції транспорту води з розчиненими в ній мінеральними речовинами, координує процеси росту коренів та пагонів (Hose

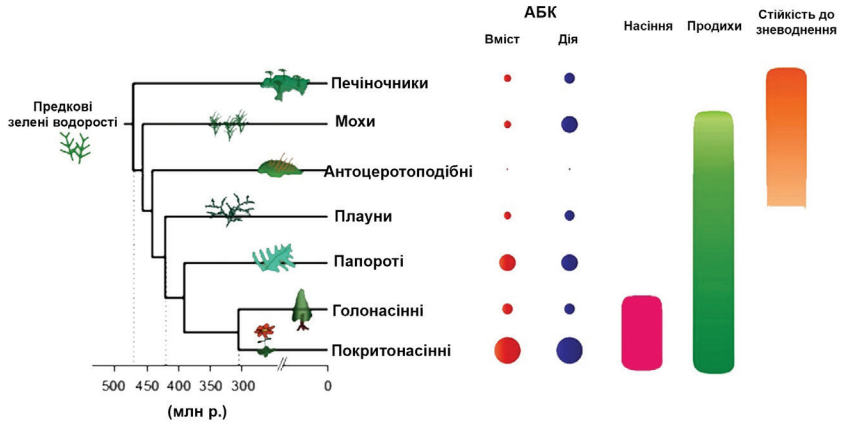


Рис. 1. АБК і розвиток наземних рослин. Блакитним кольором позначена подібність дії АБК; червоним – ендогенний вміст АБК (характеризується розміром кулі), циліндрами – роль АБК у регуляції процесів проростання насіння, закритті продихів і стійкості до зневоднення (насиченість кольору відповідає ефективності дії АБК) (адаптована за Sakata et al., 2014)

et al., 2000; Parent et al., 2009), дозрівання та проростання насіння (Finkelstein, Rock, 2002; Chandrasekaran, Liu, 2014). Під час інтенсивного поділу клітин і диференціації тканин, формування зародка й ендосперму зафіксовано низький вміст АБК, тоді як після припинення поділу клітин і під час акумуляції запасних речовин вміст гормону в насінні зростає (Taiz, Zeiger, 2002). АБК експресує синтез стресових LEA протеїнів пізнього ембріогенезу, які акумулюються під час висихання насіння та у вегетативних тканинах за умов посухи й зневоднення (Hasegawa et al., 2000; Bray, 2002; Finkelstein et al., 2002). Гормон АБК стимулює процеси старіння й опадання листя (Samet, Sinclair, 1980; Wang et al., 2012), пригнічує індукований ГК синтез α -амілази (Hoecker et al., 1995; Gomez-Cadenas et al., 2001), регулює ріст і розвиток бічних коренів (De Smet et al., 2006; Иванов, Ахиярова, 2014) та формування суцвіть (Milborrow, 1974).

Вивчення фізіологічних функцій АБК у наземних рослин виявило давнє (від одноклітинних організмів) походження фітогормону, пов'язане з формуванням реакцій-відповідей на

дефіцит води (Takezawa et al., 2011). На кладограмі (рис. 1) показані еволюційні взаємовідносини окремих груп наземних рослин, у яких функції АБК сконцентровані на продиховій й судинній системах, а також на насінні. До еволюційно законсервованих функцій АБК належать участь гормону у формуванні стійкості до зневоднення та дії низької температури; регуляція рухів продихів і сигналінг із залученням цитозольного кальцію і кальцій-зв'язуючих протеїнів (Sakata et al., 2014).

Попри досягнення у вивченні біосинтезу АБК, визначення окремих генів та ензимів, задіяних у прямому й непрямому шляхах утворення гормону в покритонасінних рослин (Schwartz et al., 2003), дослідження біосинтезу АБК у спорових рослин є недостатніми, а отримані результати досить суперечливі. Так, у геномах ціанобактерії *Synechocystis* та червоної одноклітинної водорості *Cyanidioschyzon merolae* не знайдено генів АБК1, які в *Arabidopsis thaliana* експресують утворення зеаксантинепоксидази, задіяної на початкових етапах каротиноїдного шляху біосинтезу АБК. Водночас ці гени виявлені в одноклітинній зеленої водорості *Chlamydomonas reinhardtii*, моху *Physcomitrella patens* і плауна *Selaginella moellendorffii* (Yoshida, 2005; Takezawa et al., 2011). У геномі моху *Physcomitrella patens* також знайдені гени, відповідальні за каротиноїдний шлях біосинтезу АБК, окрім гена АБК2, який, імовірно, у покритонасінних з'явився пізніше як компонент альтернативного ензиматичного шляху конвертації ксантоксина в АБК-альдегід (Sakata et al., 2014).

АБК папоротей малодосліджена. Відомості про вивчення цього гормону в спорофітах і гаметофітах окремих деревоподібних, епіфітних і водних папоротей наведені в таблиці.

Вперше в папоротеподібних АБК ідентифікували в спорах і протонемі *Anemia phyllitidis* (Cheng, Schraudolf, 1974). Пізніше гормон знайшли в спорах *Lygodium japonicum* (Yamane et al., 1980). У спорофітних молодих ваях деревоподібних папоротей *Cibotium glaucum* і *Dicksonia antarctica* виявлені АБК, її метаболіти фазеєва й дигідрофазеєва кислоти та їхні кон'югати

Таблиця. Узагальнені відомості про локалізацію абсцизової кислоти в органах папоротей

Вид папороті	Місце локалізації	Література
<i>Anemia phyllitidis</i> L. Sw.	спори та протонема	Cheng, Schraudolf, 1974
<i>Lygodium japonicum</i> (Thunb.) Sw.	спори	Yamane et al., 1980
<i>Mohria caffrorum</i> L. Desv.	спори та протонема	Chia, Raghavan, 1982
<i>Cibotium glaucum</i> (Sm.) Hook. & Arn, <i>Dicksonia antarctica</i> James Dickson	молоді ваї	Yamane et al., 1988
<i>Marsilea drummondii</i> A. Br.	верхівкові та бічні (субапикальні, середні та базальні) бруньки	Pilate, Sossountzov, Miginiac, 1989
<i>Marsilea quadrifolia</i> L.	апекс стебла	Lin et al., 2005
<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.	спори, сегменти пірчастих вай; черешки	Ситник та ін., 2003
<i>Pteridium esculentum</i> (G.Forst.) Cockay-ne, <i>Dicksonia antarctica</i> James Dickson	ваї	McAdam, Brodribb, 2012.

(Yamane et al., 1988). Разом із ІОК і ЦК АБК була знайдена у верхівкових і бічних бруньках водної папороті *Marsilea drummondii*. Оскільки вміст фітогормона в усіх досліджуваних органах виявився ідентичним, автори дійшли висновку, що АБК не бере участі в регуляції процесу апікального домінування цієї папороті, а ріст бічних бруньок, імовірно, регулюється іншими гормонами (Pilate et al., 1989). У *Marsilea quadrifolia* був визначений вміст вільної та кон'югованої форм АБК і фазевої й дигідрофазевої кислот (Lin et al., 2005). За водного стресу у ваях *Pteridium esculentum* і *Dicksonia antarctica* рівень АБК зростав (McAdam, Brodribb, 2012).

Відомості про участь АБК у регуляції морфо-фізіологічних процесів у папоротей поодинокі та різноманітні. Переважна більшість досліджень зосереджена на вивченні впливу екзогенних гормонів на ріст і розвиток папоротей. Зокрема, встановлено, що екзогенна АБК не впливала на індуковане червоним і білим світлом проростання спор *Anemia phyllitidis* і *Matteuccia struthiopteris* (Jarvis, Wilkins, 1973; Cheng, Schraudolf,

1974). Проте АБК уповільнювала ріст гаметофіту *Lygodium japonicum* на червоному та синьому світлі, спричинюючи появу низькорослих форм (Swami, Raghavan, 1980). Екзогенна АБК за низьких концентрацій не впливала на поділ протопластів, отриманих зі спор *Mohria caffrorum*, однак високі концентрації гормону інгібували подальший ріст протонеми. При цьому екзогенні гібереліни знімали ефект пригнічення АБК, що, найвірогідніше, відбувалося шляхом стимуляції росту, а не конкурентної взаємодії. Водночас, окремо введені ауксин і кінетин не стимулювали росту протонеми, але під час взаємодії з АБК ефект пригнічення певною мірою нівелювався (Chia, Raghavan, 1982). Показано також, що за низьких концентрацій АБК стимулювала розвиток ризоїдів у гаметофіта *Ceratopteris richardii* (Hickok, 1983). З'ясовано, що екзогенна АБК пригнічувала антеридіоген-індуковане формування та розвиток чоловічого гаметофіта в *C. richardii* (Hickok, 1983; Warne, Hickok, 1991).

АБК здатна індукувати зміну («перемикання») розвитку з водного на наземний у широкого діапазону рослин – від печіночників до покритонасінних (Anderson, 1978; Hellwege et al., 1992). Гетерофільні «перемикання» спостерігали у водної папороті *Marsilea quadrifolia* за умов розвитку на синьому світлі (Liu, 1984; Lin, Yang, 1999; Hsu et al., 2001; Lin et al., 2005). За допомогою екзогенних синтетичних ізомерів АБК продемонстровано здатність гормону індукувати перемикання процесів розвитку водної папороті *Marsilea quadrifolia*. Гормон провокував утворення типових ознак повітряного фенотипу: черешки та корені видовжувалися, міжвузля вкорочувались, у нових листках збільшувалася площа поверхні, за морфологічними ознаками вони уподібнювалися листкам конюшини (рис. 2).

Після початкового стимулювання росту листків і коренів АБК спричинювала старіння, призупиняла розвиток і стимулювала перехід до репродуктивної фази, пожовтіння тканин, зменшення кількості вузлів і формування спорокарпії (Lin et al., 2005).

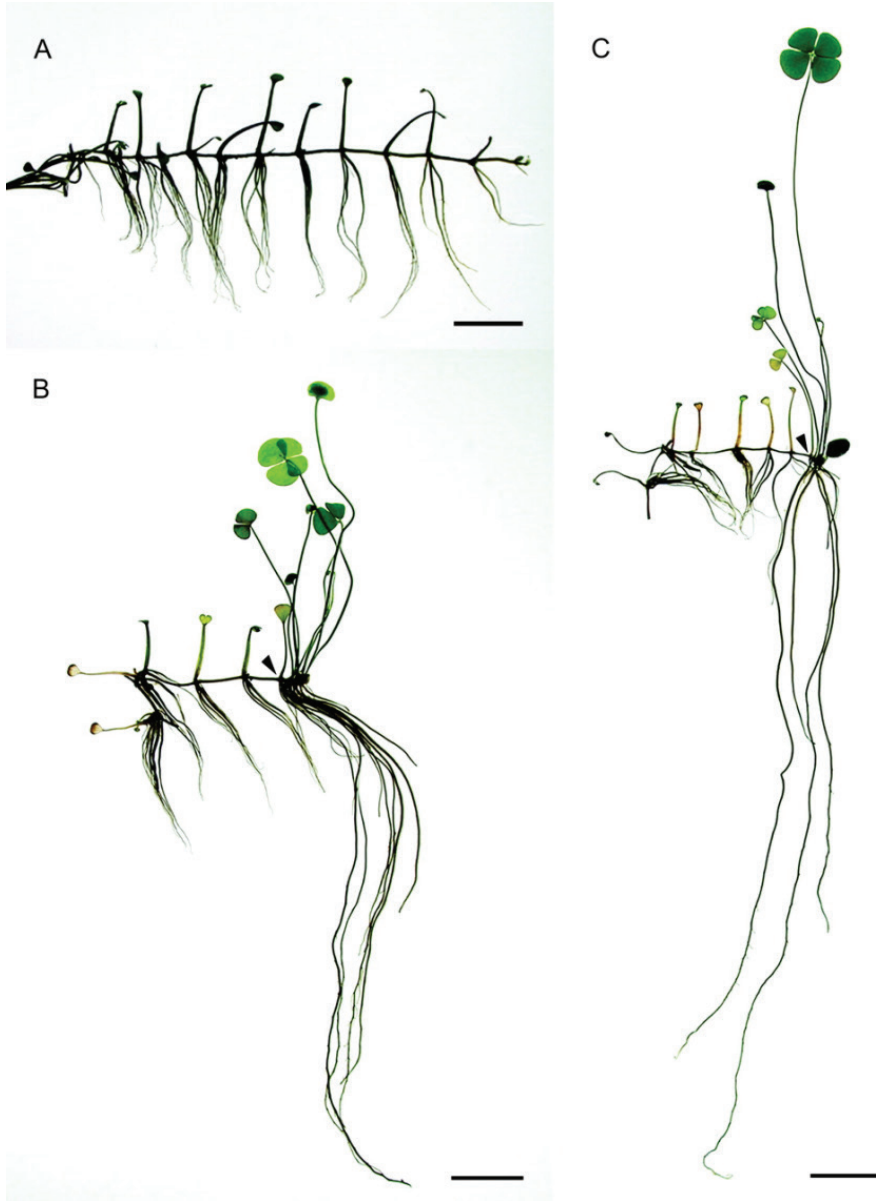


Рис. 2. Вплив АБК на розвиток *Marsilea quadrifolia*: А – необроблена рослина; В – рослина, оброблена S-(+)-АБК-ізомером концентрацією 1 мкМ; С – рослина, оброблена R-(-)-АБК-ізомером концентрацією 1 мкМ (за Lin et al., 2005)

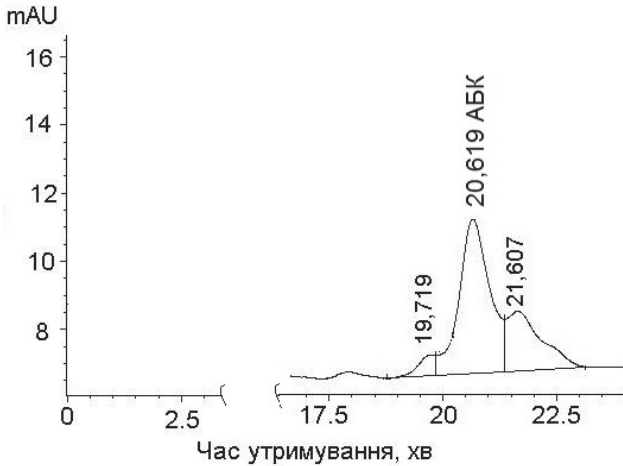


Рис. 3. Хроматограма розділення складної суміші з вмістом ендогенної абсцизової кислоти з плаваючих вай *Salvinia natans*

Екзогенна АБК сприяла виживанню вай *Polypodium virginianum* за умов зневоднення, провокуючи синтез *de novo* специфічних протеїнів (Reynolds, Bewley, 1993).

АБК-сигналінг є результатом тривалої еволюції, що підтверджує ідентифікація АБК-попередників у одноклітинних еукаріотів (Hauser et al., 2011). Еволюційні перетворення й адаптаційні зміни зрештою призводять до зайняття нових екологічних ніш і розвитку специфічних сигнальних механізмів, у котрих задіяний поліфункціональний фітогормон АБК.

Дослідження вільної та кон'югованої форм АБК в органах папоротей, динаміки вмісту гормона в процесі розвитку проводилися у відділі фітогормонології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (Войтенко, Косаківська, 2016; Kosakivska et al., 2016; Войтенко, Косаковская, 2017а, б, в; Васюк та ін., 2017; Войтенко та ін., 2017, 2018).

Характер накопичення та особливості локалізації ендогенної АБК в органах спорофітів папороті гідрофіту *Salvinia natans* і наземних багаторічних папоротей *Polystichum aculeatum* та

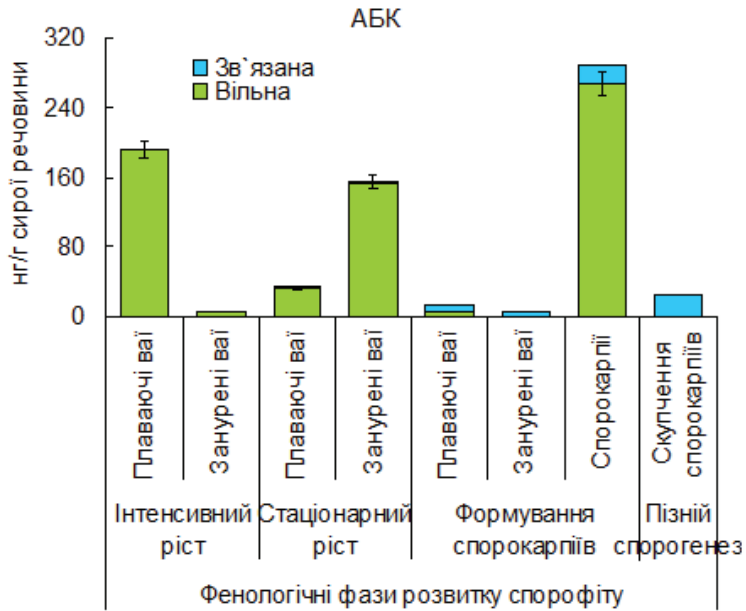


Рис. 4. Вміст ендогенної АБК в органах *Salvinia natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта. $X \pm SD$, $n = 6$

Dryopteris filix-mas був досліджений із застосуванням методу ВЕРХ-МС (рис. 3).

Переважає вільна форма АБК над кон'югованою спостерігали в усіх органах *Salvinia natans* на всіх фазах дослідження, за винятком фази формування спорокарпіїв (рис. 4). При їхньому формуванні виявлено незначне зростання вмісту кон'югованої форми гормону в плаваючих і занурених ваях, тоді як на початкових фазах розвитку вай він був на рівні слідових значень. У фазі активного росту спорофіта вільна АБК була зосереджена у плаваючих ваях (191,0 нг/г сир. р.), тоді як у фазі стаціонарного росту – в занурених (154,4 нг/г сир. р.). Оскільки синтез АБК відбувається в хлоропластах (Xiong, Zhu, 2003; Nambara, Marion-Poll, 2005; Sakata et al., 2014), можна припустити, що акумульована в плаваючих фотосинтезуючих ваях у фазі інтенсивного росту АБК у подальшому транспортується до

занурених видозмінених вай, які виконують переважно всисну функцію.

Найбільшу кількість вільної АБК (266,0 нг/г сир. р.) спостерігали в сформованих зрілих спорокарпях. Порівнюючи отримані дані із відомостями про зростання вмісту ендогенної АБК у насінні в період акумуляції поживних речовин після припинення поділу клітин (Taiz, Zeiger, 2002), можна припустити, що в регуляції процесу дозрівання спор папороті активно задіяна вільна АБК. У скупченнях спорокарпіїв, сформованих після відмирання вегетативних органів, АБК містилася у кон'югованому стані (23,5 нг/г сир. р.).

Отже, фаза інтенсивного росту спорофіта *Salvinia natans* характеризувалася високим вмістом вільної форми АБК у плаваючих і занурених ваях. Під час росту спорофіта й формування спорокарпіїв поступово зменшувався рівень гормона із перевагою вільної форми над кон'юговою. Формування й дозрівання спор проходило при максимальному вмісті вільної АБК.

Під час інтенсивного росту та формування сорусів пул ендогенної АБК у ваях зимозеленої папороті *Polystichum aculeatum* був однаково високим. Дозрівання та повне висипання спор відбувалося при поступовому зменшенні вмісту АБК, тоді як у фазі осінньої вегетації зафіксовано максимальний вміст гормона. У зимуючих ваях кількість ендогенної АБК зменшилася вдвічі. На початку інтенсивного росту вміст ендогенної АБК у кореневищі спорофіта знаходився на межі чутливості методу, в подальшому були виявлені максимальні показники вмісту АБК, які припадали на фазу формування сорусів та зимову вегетацію. З переходом до літньо-осінньої вегетації вміст ендогенної АБК у кореневищі істотно зменшився (рис. 5). У роботах інших дослідників повідомлялося про причетність АБК до експресії генів, задіяних у формуванні стійкості рослин до низької температури (Gusta et al., 2005). Таким чином, можна припустити, що виявлене зростання вмісту ендогенної АБК у зимуючому кореневищі та осінніх ваях свідчить про залучення

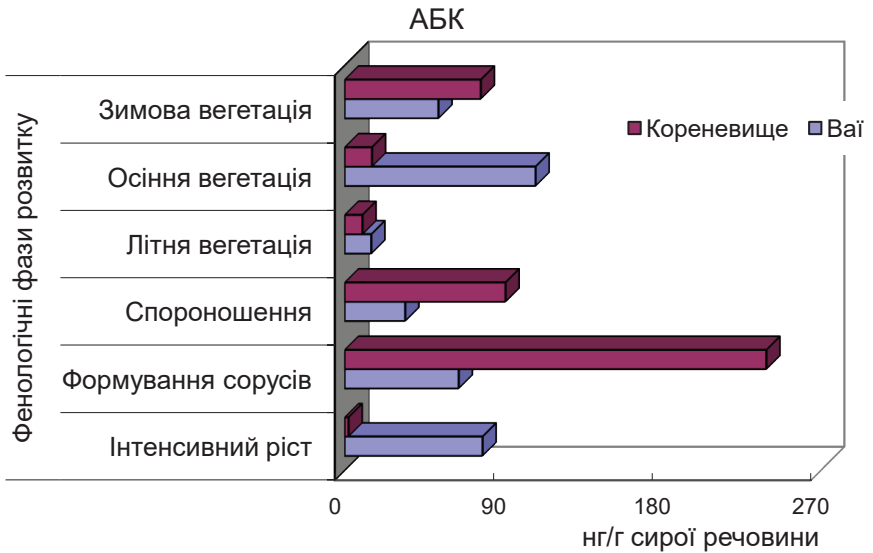


Рис. 5. Вміст ендогенної АБК в органах *Polystichum aculeatum* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта. $X \pm SD$, $n = 9$

фітогормона до формування захисних реакцій на вплив низької температури. Зафіксована нами в кореневищі максимальна акумуляція ендогенної АБК у фазі формування сорусів відповідає інгібуючій дії фітогормона на розвиток сплячих бруньок. Значне зростання вмісту АБК у період галуження бічних додаткових корінців засвідчує участь гормону в ініціації процесу коренеутворення.

У ваях *P. aculeatum* на всіх фазах розвитку спорофіта, окрім фаз формування сорусів та літньої вегетації, домінувала кон'югована форма АБК (рис. 6). Найвищий її вміст зафіксовано під час осінньої вегетації. Максимальний рівень вільної АБК припадав на фазу формування сорусів. У кореневищі також переважала кон'югована форма гормону, максимальний вміст якої зафіксований у фазах формування сорусів і зимової вегетації. В роботах інших дослідників відзначалося, що в період старіння рослин кон'югати АБК накопичуються в клітинній стінці та вакуолях (Verslues, Zhu, 2005).

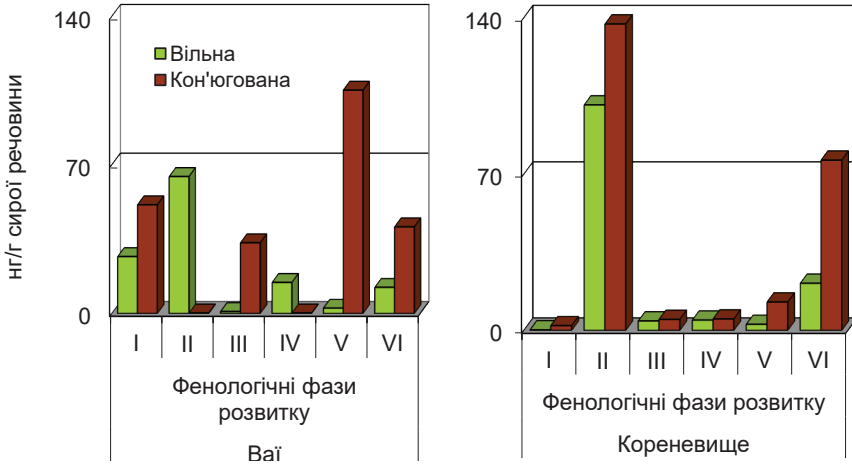


Рис. 6. Розподіл вільної та кон'югованої форм АБК в органах *Polystichum aculeatum* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта. I – інтенсивний ріст, II – формування сорусів, III – спороношення, IV – літня, V – осіння, VI – зимова вегетації. $X \pm SD$, $n = 9$

Із цитозолу клітин кореня кон'югати АБК переміщуються до паренхімних клітин ксилеми й вивільняються в її судини за допомогою АБК-транспортерів (López-Carbonell et al., 2009; Kretschmar et al., 2011; Boursiac et al., 2012). Завдяки гідрофільним властивостям кон'югат АБК рухається акропетально ксилемою стебла. В апопласті листка він розщеплюється з утворенням вільних форм, які транспортуються до мезофіла (Sauter et al., 2001, 2002; Osakabe et al., 2014). На нашу думку, акумульовані в осінню й зимову фази розвитку кон'юговані форми АБК утворюють депо для вільних форм гормону у ваях, які надалі залучатимуться до формування захисних механізмів.

Таким чином, в органах спорофіта *P. aculeatum* у фазі формування сорусів накопичувалася АБК, активна форма якої домінувала у ваях. У фазі осінньої та зимової вегетації у кореневищі зростала кількість кон'югованої АБК. Збільшення у ваях вмісту АБК до максимальних значень після перших осінніх приморозків, а також у зимуючому кореневищі свідчить про залучення фітогормона до активації захисних процесів.

Упродовж фаз інтенсивного росту й спороношення пул ендогенної АБК у ваях *Dryopteris filix-mas* сягав $31,2 \pm 1,6$ й

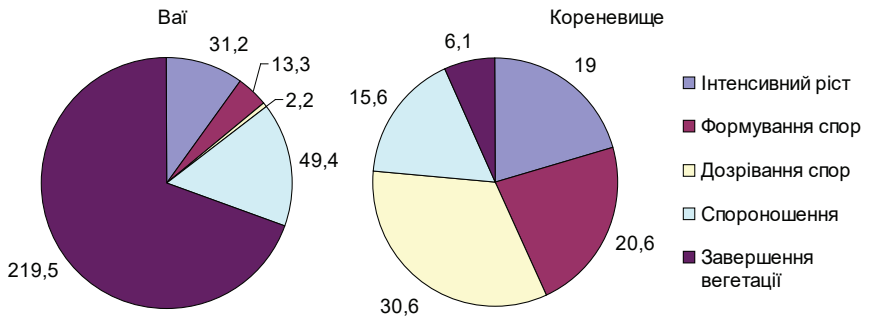


Рис. 7. Акумуляція та розподіл ендогенної АБК в органах *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта (нг/г сир. р.). $X \pm SD$, $n = 9$

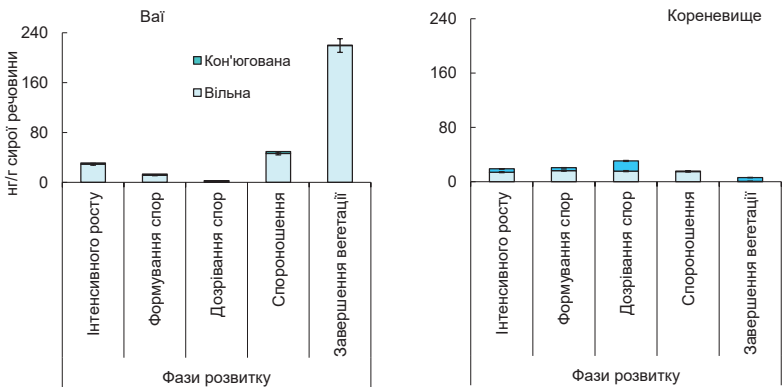


Рис. 8. Розподіл вільної та кон'югованої форм АБК в органах *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта. $X \pm SD$, $n = 9$

49,4±2,8 нг/г сир. р. Натомість при формуванні спор кількість гормону зменшилася втричі. Вміст АБК досягав мінімального значення 2,2 ± 0,1 нг/г сир. р. у фазі дозрівання спор, максимального – 219,5 ± 11,0 у фазі завершення вегетації (рис. 7).

Під час перших двох фенологічних фаз розвитку пул ендогенної АБК у кореневищі становив 20 нг/г сир. р. (рис. 7). Максимальне накопичення гормону (30,6 ± 1,5 нг/г сир. р.) спостерігалось в період дозрівання спор, коли на поверхні сорусів відбулося лійкоподібне згортання індузій. При спороношенні й особливо у фазі завершення вегетації вміст АБК у кореневищі зменшився вдвічі й втричі відповідно.

Вільна форма АБК була домінуючою у ваях на всіх фенологічних фазах розвитку спорофіта (рис. 8).

Максимальний вміст АБК зафіксовано під час завершення вегетації при уповільненні росту надземних органів і зменшенні маси й довжин вай. У фазі дозрівання спор на початку їхнього висівання кількість вільної АБК була мінімальною, у фазі спороношення вона збільшилася в 20 разів. У ваях на всіх фазах розвитку спорофіта зафіксовані низькі й слідові кількості кон'югованої форми АБК. Вільна форма АБК домінувала також у кореневищах на всіх фазах за винятком останньої, коли переважаючою виявилася кон'югована форма гормону. Вміст вільної формивпродовжпершихчотирьохфазрозвиткуспорофіту залишався незмінним. Мінімальний рівень кон'югованої форми АБК виявлено у кореневищі у фазі спороношення, максимальний – при завершенні вегетації. Максимальна акумуляція ендогенної АБК, зафіксована у кореневищі у фазі дозрівання спор, супроводжувалася приростом маси та збільшенням довжини коренів. Це опосередковано засвідчило причетність гормону до регуляції росту кореневої системи. Отримані результати дозволяють припустити, що накопичення вільної форми АБК у ваях *D. filix-mas* під час завершення вегетації пов'язане з регуляцією гормоном процесу старіння. Підставою для такого припущення є дослідження інших авторів, які повідомляли про стимулювання АБК процесів старіння (Wang et al., 2012). Водночас ми припускаємо, що акумульована в кореневищі кон'югована форма гормону утворює депо для синтезу активної форми АБК.

Отже, активна форма АБК домінувала у ваях на всіх фенологічних фазах розвитку *D. filix-mas*. Максимальний вміст вільної форми гормону у ваях після перших приморозків є підставою припустити участь АБК у формуванні захисних адаптаційних процесів за дії низької температури. Домінування кон'югованої форми гормону в кореневищі спорофіта при завершенні вегетації розглядається як спосіб депонування АБК.

Таким чином, отримані нами результати показали, що інтенсивність акумуляції АБК у папоротей з різних місцезростань має специфічний характер і залежить як від умов зростання (водне чи наземне середовище), так і фізіологічного стану рослин. У порівнянні з наземними папоротями водна відрізнялася значно вищим вмістом ендогенної АБК, що, вірогідно, обумовлено існуванням її на межі повітряного й водного середовищ. Виявлені закономірності кількісних і якісних змін АБК в цілому відповідали перебігу ростових, формотворчих та адаптаційних процесів у папоротей та виявили подібність у функціях фітогормона папоротей та вищих квіткових рослин.

Література

- Васюк В.А., Войтенко Л.В., Косаківська І.В. Фітогормони у регуляції вегетативної та репродуктивної фаз розвитку спорофітів вищих судинних спорових рослин. *Вісник Харків. нац. аграр. ун-ту*. Сер. Біологія. 2017. 1(40). С. 88–99.
- Войтенко Л.В., Косаківська І.В. Поліфункціональний фітогормон абсцизова кислота. *Вісник Харків. нац. аграр. ун-ту*. Сер. біологія. 2016. 1(37). С. 27–41.
- Войтенко Л.В., Косаківська І.В. Особливості акумуляції та розподілу індоліл-3-оцтової та абсцизової кислот в органах спорофіту папороті флори України *Polystichum aculeatum* L. на різних фенологічних фазах розвитку. *Доп. НАН України*. 2017а. 12. С. 112–118.
- Войтенко Л.В., Косаковская И.В. Абсцизовая кислота в органах спорофитов высших сосудистых споровых растений. *Advances in Biology & Earth Sciences*. 2017б. 2(3). С. 271–283.
- Войтенко Л.В., Косаківська І.В. Індоліл-3-оцтова та абсцизова кислоти в онтогенезі *Polystichum aculeatum* (L.) Roth. В кн.: *Матеріали XIV з'їзду Українського ботанічного товариства* (Київ, 25–26 квітня 2017 р.). Київ, 2017в. С. 148.
- Войтенко Л.В., Васюк В.А., Косаківська І.В. Фітогормони в органах спорофіту *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. в онтогенезі. *Вісник Харків. нац. аграр. ун-ту*. Сер. біологія. 2018. 3(45). С. 101–109.
- Иванов И.И., Ахиярова Г.Р. Участие ИУК и АБК в гормональной регуляции ветвления корней растений пшеницы с разделенной корневой системой. *Изв. Уфим. науч. центра РАН*. 2014. 1. С. 27–33.

- Косаківська І.В. *Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів*. Київ: Сталь, 2003. 191 с.
- Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Васюк В.А., Веденічева Н.П., Генералова В.М., Мартин Г.Г., Нестерова А.Н. *Гормональний комплекс рослин і грибів*. Київ, 2003. 186 с.
- Anderson L.W.J. Abscisic acid induces formation of floating leaves in the heterophyllous aquatic angiosperm *Potamogeton nodosus*. *Science*. 1978. 201. P. 1135–1138.
- Boursiac Y., Leran S., Corratgé-Faillie C., Gojon A., Krouk G., Lacombe B. ABA transport and transporters. *Trends Plant Sci*. 2012. 20. P. 1–9.
- Bray E.A. Abscisic acid regulation of gene expression during water-deficit stress in the era of the *Arabidopsis* genome. *Plant Cell Environ*. 2002. 25. P. 153–161.
- Chandrasekaran U., Liu A. Endogenous abscisic acid signaling towards storage reserve filling in developing seed tissues of castor bean (*Ricinus communis* L.). *Plant Growth Regul*. 2014. 72. P. 203–207.
- Cheng C.Y., Schraudolph H. Nachweis von abscisinsäure in sporen und jungen Prothallien von *Anemia phyllitidis* L. Sw. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*. 1974. 71. P. 366–369.
- Chia S.G.E., Raghavan V. Abscisic acid effects on spore germination and protonemal growth in the fern *Mohria caffrorum*. *New Phytol*. 1982. 92. P. 31–37.
- Christmann A., Weiler E.W., Steudle E., Grill E. A hydraulic signal in root-to-shoot signaling of water shortage. *Plant J*. 2007. 52. P. 167–174.
- Crozier A., Kamiya Y., Bishop G., Yokota T. Biosynthesis of hormones and elicitor molecules. *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. Eds. B. Buchanan, W. Gruissem, R. Jones. *Amer. Soc. Plant Physiol. Rockville. USA*. 2000. P. 850–929.
- De Smet I., Zhang H., Inze D., Beeckman T.A. Novel role for abscisic acid emerges from underground. *Trends Plant Sci*. 2006. 11. P. 434–439.
- Finkelstein R.R., Gampala S.S., Rock C.D. Abscisic acid signaling in seeds and seedlings. *Plant Cell*. 2002. 14. P. 15–45.
- Finkelstein R.R., Gibson S.I. ABA and sugar interactions regulating development. Cross-talk or voices in a crowd? *Curr. Opin. Plant Biol*. 2002. 5. P. 26–32.
- Gomez-Cadenas A., Zentella R., Walker-Simmons M.K., Hot N.D. Gibberellin/abscisic acid antagonism in barley aleurone cells: Site of action of the protein kinase PKABA1 in relation to gibberellin signaling molecules. *Plant Cell*. 2001. 13. P. 667–679.
- Gusta L., Trischuk R., Weiser C.J. Plant cold acclimation: the role of abscisic acid. *J. Plant Growth Regul*. 2005. 24. P. 308–318.
- Harris M.J., Dugger W.M. The occurrence of abscisic acid and abscisyl-b-D-glucopyranoside in developing and mature citrus fruit as determined by enzyme immunoassay. *Plant Physiol*. 1986. 82. P. 339–345.

- Hartung W., Sauter A., Hose E. Abscisic acid in the xylem: Where does it come from, where does it go to? *J. Exp. Bot.* 2002. 53. P. 27–32.
- Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.K., Bohnert H.J. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant. Mol. Plant Physiol.* 2000. 51. P. 463–499.
- Hauser F., Waadt R., Schroeder J.I. Evolution of abscisic acid synthesis and signaling mechanisms. *Curr. Biol.* 2011. 21. P. 346–355.
- Hellwege E.M., Volk O.H., Hartung W. A physiological role of abscisic acid in the liverwort *Riccia fluitans* L. *J. Plant Physiol.* 1992. 140. P. 553–556.
- Hickok L.G. Abscisic acid blocks antheridiogen-induced antheridium formation in gametophytes of the fern *Ceratopteris*. *Can. J. Bot.* 1983. 61. P. 888–892.
- Hoecker U., Vasil I.K., McCarty D.R. Integrated control of seed maturation and germination programs by activator and repressor functions of Viviparous-1 of maize. *Genes Dev.* 1995. 9. P. 2459–2469.
- Hose E., Steudle E., Hartung W. Abscisic acid and hydraulic conductivity of maize roots: a study using cell- and root-pressure probes. *Planta.* 2000. 211. P. 874–882.
- Hsu T.C., Liu H.C., Wang J.S., Chen R.W., Wang Y.C., Lin B.L. Early genes responsive to abscisic acid during heterophyllous induction in *Marsilea quadrifolia*. *Plant Mol. Biol.* 2001. 47. P. 703–715.
- Itai C., Ben-zioni A. Regulation of plant response to high temperature. In: *Mechanisms of Regulation of Plant Growth*. Eds R.L. Bielecki, A.R. Ferguson, M.M. Cresswell. Wellington: The Royal Society of New Zealand, 1974, pp. 477–482.
- Jarvis S.J., Wilkins M.B. Photoresponses of *Matteuccia struthiopteris* (L.) Torado. I. Germination. *J. Exp. Bot.* 1973. 24. P. 1149–1157.
- Kang J., Hwang J.-U., Lee M., Kim Y.-Y., Assmann S.M., Martinoia E., Lee Y. PDR-type ABC transporter mediates cellular uptake of the phytohormone abscisic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2010. 107. P. 2355–2360.
- Kosakivska I.V., Babenko L.M., Shcherbatiuk M.M., Vedenicheva N.P., Voytenko L.V., Vasyuk V.A. Phytohormones during growth and development of *Polypodiophyta*. *Advances in Biology & Earth Sciences.* 2016. 1(1). P. 26–44.
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Likhnyovskiy R.V., Ustinova A.Y. Effect of temperature on accumulation of abscisic acid and indole-3-acetic acid in *Triticum aestivum* L. seedlings. *Genetics and Plant Physiology.* 2014. 4(3–4). P. 201–208.
- Kretschmar T., Burla B., Lee Y., Martinoia E., Réka N. Functions of ABA transporters in plants. *Essays Biochem.* 2011. 50. P. 145–160.
- Lin B.-L., Wang H.-J., Wang J.-S., Zaharia I., Abrams S.R. Abscisic acid regulation of heterophylly in *Marsilea quadrifolia* L.: effects of R(-) and S(+) isomers. *J. Exp. Botany.* 2005. 56. P. 2935–2948.

- Lin B.-L., Yang W.J. Blue light and abscisic acid independently induce heterophyllous switch in *Marsilea quadrifolia*. *Plant Physiol.* 1999. 119. P. 429–434.
- Liu B.L.L. Abscisic acid induces land form characteristics in *Marsilea quadrifolia* L. *Amer. J. Bot.* 1984. 71. P. 638–644.
- López-Carbonell M., Gabasa M., Jáuregui O. Enhanced determination of abscisic acid (ABA) and abscisic acid glucose ester (ABA–GE) in *Cistus albidus* plants by liquid chromatography–mass spectrometry in tandem mode. *Plant Physiol. Biochem.* 2009. 47. P. 256–261.
- McAdam S.A.M., Brodribb T.J. Fern and lycophyte guard cells do not respond to endogenous abscisic acid. *Plant Cell.* 2012. 24. P. 1510–1521.
- Milborrow B.V. The chemistry and physiology of abscisic acid. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1974. 25. P. 259–307.
- Nambara E., Marion-Poll A. Abscisic Acid Biosynthesis and Catabolism. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2005. 56. P. 165–185.
- Osakabe Y., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Tran L.S. ABA control of plant macroelement membrane transport systems in response to water deficit and high salinity. *New Phytol.* 2014. 202. P. 35–49.
- Parent B., Hachez C., Redondo E., Simonneau T., Chaumont F., Tardieu F. Drought and abscisic acid effects on aquaporin content translate into changes in hydraulic conductivity and leaf growth rate: a trans-scale approach. *Plant Physiol.* 2009. 149. P. 2000–2012.
- Pilate G., Sossountzov L., Miginiac E. Hormone levels and apical dominance in the aquatic fern *Marsilea drummondii* A.Br. *Plant Physiol.* 1989. 90. P. 907–912.
- Piotrowska A., Bajguz A. Conjugates of abscisic acid, brassinosteroids, ethylene, gibberellins and jasmonates. *Phytochem.* 2011. 72. P. 2097–2112.
- Reynolds T.L., Bewley J.D. Characterization of protein synthetic changes in a desiccationtolerant fern *Polypodium virginianum*. Comparison of the effects of drying, dehydration and abscisic acid. *J. Exp. Bot.* 1993. 44. P. 921–928.
- Rock C.D., Sakata Y., Quatrano R.S. Stress signaling: the role of abscisic acid (ABA). In: *Abiotic Stress Adaptation in Plants*. Eds A. Pareek, S.A. Sopory, H.J. Bohner. Dordrecht: Springer, 2010. P. 33–73.
- Ross A.R.S., Ambrose S.J., Cutler A.J., Kermod A.R., Nelson K., Zhou R., Abrams S.R. Determination of endogenous and supplied deuterated abscisic acid in plant tissues by high-performance liquid chromatography-electrospray ionization tandem mass spectrometry with multiple reaction monitoring. *Anal. Biochem.* 2004. 329. P. 324–333.
- Sakata Y., Komatsu K., Takezawa D. ABA as a universal plant hormone. *Progress in Botany*. Eds U. Lüttge, W. Beyschlag, J. Cushman. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2014. P. 57–96.
- Samet J.S., Sinclair T.R. Leaf Senescence and abscisic acid in leaves of field-grown soybean. *Plant Physiol.* 1980. 66. P. 1164–1168.

- Sauter A., Davies W.J., Hartung W. The long-distance abscisic acid signal in the droughted plant: the fate of the hormone on its way from root to shoot. *J. Exp. Bot.* 2001. 52. P. 1991–1997.
- Sauter A., Dietz K.J., Hartung W. A possible stress physiological role of abscisic acid conjugates in root-to-shoot signaling. *Plant Cell Environ.* 2002. 25. P. 223–228.
- Schwartz S.H., Qin X., Zeevaart J.A.D. Elucidation of the indirect pathway of abscisic acid biosynthesis by mutants, genes, and enzymes. *Plant Physiol.* 2003. 131. P. 1591–1601.
- Swami P., Raghavan V. Control of morphogenesis in the gametophyte of a fern by light and growth hormones. *Can. J. Bot.* 1980. 80. P. 1461–1473.
- Taiz L., Zeiger E. *Abscisic acid: A seed maturation and antistress signal. Plant physiology.* 3rd ed. Eds L. Taiz, E. Zeiger. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc., 2002. P. 539–558.
- Takezawa D., Komatsu K., Sakata Y. ABA in bryophytes: how a universal growth regulator in life became a plant hormone? *J. Plant Res.* 2011. 124. P. 437–453.
- Verslues P.E., Zhu J.-K. Before and beyond ABA: upstream sensing and internal signals that determine ABA accumulation and response under abiotic stress. *Biochem. Soc. Trans.* 2005. 33. P. 375–379.
- Vilaró F., Canela-Xandri A., Canela R. Quantification of abscisic acid in grapevine leaf (*Vitis vinifera*) by isotope-dilution liquid chromatography-mass spectrometry. *Anal. Biol. Chem.* 2006. 386. P. 306–312.
- Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., Yadav G., Singh J., Mishra R., Kumar V., Verma R., Upadhyay R.G., Pandey M., Sharma S. Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. *Frontiers in plant science.* 2017. 8. P. 161–173.
- Wang Y., Li B., Du M., Eneji A.E., Wang B., Duan L., Li Z., Tian X. Mechanism of phytohormone involvement in feedback regulation of cotton leaf senescence induced by potassium deficiency. *J. Exp. Bot.* 2012. 16. P. 5887–5901.
- Warne T.R., Hickok L.G. Control of sexual development in gametophytes of *Ceratopteris richardii* antheridiogen and abscisic acid. *Bot. Gaz.* 1991. 152. P. 148–153.
- Wilkinson S., Davies W.J. ABA-Based chemical signalling: the Co-ordination of responses to stress in plants. *Plant Cell Environ.* 2002. 25(1). P. 195–210.
- Xiong L., Zhu J.-K. Regulation of abscisic acid biosynthesis. *Plant Physiol.* 2003. 133. P. 29–36.
- 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. 44. P. 1697–1699.
- Yamane H., Fujioka S., Spray C.R., Phinney B.O., MacMillan J., Gaskin P., Takahashi N. Endogenous gibberellins from sporophytes of two tree ferns, *Cibotium glaucum* and *Dicksonia antarctica*. *Plant Physiol.* 1988. 86. P. 857–862.
- Yoshida K. Evolutionary process of stress response systems controlled by abscisic acid in photosynthetic organisms. *The Pharma. Soc. Jpn.* 2005. 125. P. 927–936.

Вплив фітогормонів на проростання спор і морфогенез гаметофіта в культурі *in vitro*

Романенко К.О., Бабенко Л.М.

Характерною ознакою папоротей є чергування поколінь, яке забезпечує незалежний розвиток нестатевого спорофіта й статевого гаметофіта. Зрілі гаметофіти папоротей є багатоклітинними автотрофами дуже дрібного розміру (1–2 мм). Їх легко культивувати до стану повної зрілості в чашці Петрі, спостерігати за розвитком, маніпулювати, не завдаючи руйнації (Raghavan 1989; Menéndez et al., 2011). Лабораторні дослідження дозволяють виявити вплив екологічних факторів на проростання спор, проаналізувати ріст і морфогенез талом гаметофіта, диференціацію статевих клітин, формування архегоніїв й антеридіїв, утворення спорофітної зиготи та зародка (Banks, 1999). Процеси росту й розвитку гаметофіта та спорофіта в папоротей, як і в представників інших таксонів контролюються багатокомпонентною гормональною системою (Kosakivska et al., 2016).

Спори папоротей можуть перебувати в стані вимушеного спокою від декількох тижнів до десятків років, зберігаючи при цьому схожість. Відомо, що на проростання спор папоротей впливають освітлення, температура, елементи живлення, гравітація тощо (Raghavan 1989; Edwards, Roux, 1998; Du et al., 2009; Wu et al., 2010; Juárez-Orozco et al., 2013; Suo et al., 2015). Показано також, що екзогенні фітогормони гібереліни, антеридіоген, етилен, брасиностероїди, жасмонова та абсцизова кислоти здатні регулювати процес проростання спор папоротей (Edwards, 1977; Chia, Raghavan, 1982; Camloh et al., 1996; Suo et al., 2015; Gómez-Garay et al., 2018). Обробка гібереловою кислотою (ГК₃) з наступним внесенням гормона в поживне середовище позитивно впливала на проростання спор *Athyrium multidentatum* (Guo et al., 2007) та *Pteridium aquilinum* (Zhang, Niu, 1999). Водночас обробка ГК₃ не впливала на швидкість проростання спор *Pteridium aquilinum* (Zhai et al., 2007) та

Sphenomeris chinensis (Ren et al., 2008). ГК₃ сприяла проростанню в темряві спор *Pteridium aquilinum*, *Polystichum munitum* і *Polypodium feei* (Weinberg, Voeller, 1969). Гібереліни ГК₃, ГК₄, ГК₇ та ГК₁₃ індукували проростання спор *Anemia mexicana* та *A. phyllitidis* без освітлення, причому *A. phyllitidis* була більш чутливою, ніж *A. mexicana*. Найбільший ефект мала обробка ГК₄ та ГК₇ (Nester, Coolbaugh, 1986). Встановлено вплив ГК₃, ГК₄ та ГК₉ на проростання у темряві спор *Lygodium japonicum* (Sugai et al., 1987). Гібереліни не індукували проростання спор *Schizaea pusilla* у темряві, однак стимулювали його при опроміненні червоним світлом, причому ГК₃ виявилася більш ефективною, ніж ГК₄₊₇ (Guiragossian, Koning, 1986). Подібні результати отримані з *L. japonicum*, проростання спор якого стимулювала ГК₃ за умов опромінення червоним світлом (Kagawa, Sugai, 1991).

Антеридіоген (або гермінін за Voeller, 1971) – це специфічний гібереліноподібний гормон папоротеподібних, що регулює процес формування антеридіїв на поверхні гаметофіта (Atallah, Banks, 2015). Встановлено, що антеридіоген містить у своїй структурі гібереліновий скелет (Furber et al., 1989). Для кожного виду папоротей характерна специфічна хімічна структура антеридіогена (Васюк, Косаківська, 2015). Чоловічий гаметофіт формується за умов високого вмісту антеридіогену, а в разі його відсутності утворюється жіночий. Низька концентрація антеридіогена зумовлює розвиток двостатевого заростка, який містить антеридії й архегонії (Kosakivska et al., 2016). Виявлено, що антеридіоген регулює проростання спор папоротей в темряві (Chiou, Farrar, 1997). Він синтезується і виділяється в ґрунт зрілим гаметофітом. Установлено, що цей гібереліноподібний гормон може проникати в ґрунт на глибину до 1 см, а в окремих випадках до 15 см (Schneller, 1988). В ґрунті антеридіоген активує проростання спор папоротей, а в подальшому, сприяє утворенню антеридіїв на поверхні гаметофітів (Chiou, Farrar, 1997).

Сім видів папоротей (*Campyloneurum angustifolium*, *C. phyllitidis*, *Lepisorus thunbergianus*, *Microgramma heterophylla*, *Phlebodium aureum*, *Phymatosorus scolopendria* та *Polypodium pellucidum*) були досліджені щодо впливу власного антеридіогена (АГ) і антеридіогена *Pteridium aquilinum* (АГ_{pt}) на проростання спор та утворення антеридіїв. Авторами було встановлено, що спори всіх видів, крім *Ph. aureum*, проростали під впливом власного антеридіогена та формували антеридії в умовах темряви. АГ_{pt} позитивно впливав на проростання спор і розвиток чоловічих статевих органів усіх досліджених видів. При цьому спори *Ph. aureum* не реагували на власний АГ. Водночас АГ *Ph. aureum* стимулював проростання спор *Onoclea sensibilis* у темряві (Chiou, Farrar, 1997). Антеридіоген виконує важливу роль у видоутворенні й еволюції папоротей, оскільки сприяє перехресному міжгаметофітному заплідненню й формуванню генетичної гетерозиготності (Chiou, Farrar, 1997).

Дослідження впливу абсцизової кислоти (АБК) виявили, що навіть високі концентрації гормона не впливали на процес проростання спор папоротей *Mohria caffrorum* та *Matteuccia struthiopteris* (Jarvis, Wklkins, 1973; Chia, Raghavan, 1982), що пояснюється відсутністю ефекта АБК на синтез нуклеїнових кислот, необхідних для ініціації клітинного поділу (Raghavan, 1989). Жасмонова кислота (ЖК) також не впливала на проростання спор *Platyserium bifurcatum*, хоча активувала ранній розвиток і ріст ризоїдів (Camloh et al., 1996). Подібні ефекти впливу ЖК і АБК спостерігалися неодноразово під час проростання насіння вищих рослин (Sembdner, Parthier, 1993).

Етилен (C₂H₄) – газоподібний фітогормон, задіяний в регуляції багатьох процесів: від росту й розвитку до старіння рослин (Pierik et al., 2006). Етилен синтезується при проростанні насіння, проте його роль в регулюванні процесу залишається дискусійною (Matilla, 2000). Відомі види, для проростання насіння яких необхідна присутність етилена, й види, для котрих вплив гормона є негативним (Corbineau et al., 2014). Показано, що етилен пригнічував проростання спор *Onoclea sensibilis*, при

цьому 100%-й негативний вплив зафіксований при вирощуванні в темряві та 50%-й – за умов освітлення (Edwards, Miller, 1972; Fisher, Miller, 1975). Негативний ефект етилена за умов темряви частково пом'якшувався завдяки освітленню та обробці спор CO_2 (Edwards, 1977). Обробка спор етиленпродуцентом (2-хлоретилфосфорною кислотою) прискорювала схожість свіжозібраних та недозрілих спор *Ceratopteris richardii*, однак пригнічувала проростання зрілих спор і тих, що довго зберігалися (Warne, Nickok, 1987).

Брасиностероїди (БС) – група фітогормонів стероїдної природи, які регулюють процеси росту рослин, зокрема стимулюють поділ клітин та їхнє подовження, беруть участь у формуванні стійкості рослин за умов стресу (Ross, Reid, 2010). БС впливають на проростання насіння, його дозрівання, ризогенез, старіння (Steber, McCourt, 2001). Виявлено, що БС гальмують надмірне утворення АБК й етилена та водночас можуть чинити інгібуючий вплив у разі, якщо якийсь фактор спричинює аномальний ріст рослини (Vardhini, Rao, 1997). Виявлено позитивний вплив БС на проростання спор *Polystichum lonchitis*, тоді як у *Pteridium aquilinum* ефект був негативним, а в *Pteris vittata* – нейтральним, що, на думку авторів, пов'язано з чутливістю папоротей до власного АГ (Gómez-Garay et al., 2018). Встановлено, що спори *Pteridium aquilinum* і *P. vittata* досить чутливі до дії АГ (Gómez-Garay et al., 2018). Нещодавні дослідження показали, що екзогенні БС пригнічують біосинтез ендогенних БС та експресують гени, відповідальні за синтез ГК_3 -оксидази, яка каталізує реакції інактивації гіберелінів (Tong et al., 2014).

Екзогенні фітогормони впливають також на морфогенез, розвиток та статевий поліморфізм гаметофітів. Зокрема, високі концентрації ГК_3 пригнічували ріст проталія *Lygodium japonicum*, тоді як низькі не впливали на його розвиток (Takeno, Furuya, 1977), або сприяли розтягуванню клітин (Swami, Raghavan, 1980). В апікальній та антеридіальній зонах проталія *Anemia phyllitidis* ГК_3 індукувала поділ та збільшення

розмірів клітин (Kaźmierczak, 2003). ЖК кислота стимулювала перехід гаметофітів *Platyserium bifurcalum* від нитчастої до лопаткоподібної форми, сприяла збільшенню кількості ризоїдів, активувала поділ клітин (Camloh, Ravnkar, Zel, 1996). ЖК стимулювала розвиток спорофітів на поверхні талома *Anemia tomentosa*, тоді як екзогенна індолілоцтова кислота (ІОК) не впливала на розвиток гаметофіта (Castilho et al., 2018). Показано, що синтетичні ауксини подовжували клітини та індукували розвиток нитчастого талома гаметофітів (Miller, 1968; Swami, Raghavan, 1980), а в комбінації з АБК такий вплив нівелювався, що призводило до розвитку пластинчастого талома (Swami, Raghavan, 1980).

Ключову роль у формуванні статевого поліморфізму папоротей відіграють гібереліни та АГ (Atallah, Banks, 2015). Екзогенна обробка гіберелінами в більшості випадків активувала утворення антеридіїв та сповільнювала розвиток архегоніїв (Takeno, Furuya, 1977; Kaźmierczak, 2003; Menéndez et al., 2006; Hollingsworth et al., 2012; Atallah, Banks, 2015). Екзогенні ауксини в культурі *in vitro* індукували апогамний розвиток спорофітів із стерильних (безстатевих) гаметофітів (Kwa, 1995).

Впливу цитокінінів (ЦК) на морфогенез спорофітів папоротей присвячена значна кількість досліджень (Beck, Caronetti, 1983; Hicks, Aderkas, 1986; Higuchi, Amaki, 1989; Amaki, Higuchi, 1991; Fernández et al., 1996, 1997). ЦК пригнічували розвиток гаметофітів, зменшували розміри, або спричиняли чисельні розростання й деформації серцеподібного талома, впливали на утворення статевих клітин (Menéndez et al., 2009; Greer et al., 2012; Vonomo et al., 2013). Встановлено, що ЦК індукували морфогенез у вирощених без освітлення гаметофітів, впливали на швидкість росту, поділ, розтягування та диференціацію їхніх клітин (Spiro et al., 2004). Проте роль ЦК в регуляції морфогенезу та реалізації статевого диморфізму гаметофітів у культурі *in vitro*, а також оптимізації процесу проростання спор папоротеподібних залишається малодослідженою. Вивчення впливу цитокінінів та гіберелінів на характер проростання спор, морфологію й особливості розвитку гаметофітів *Polystichum*

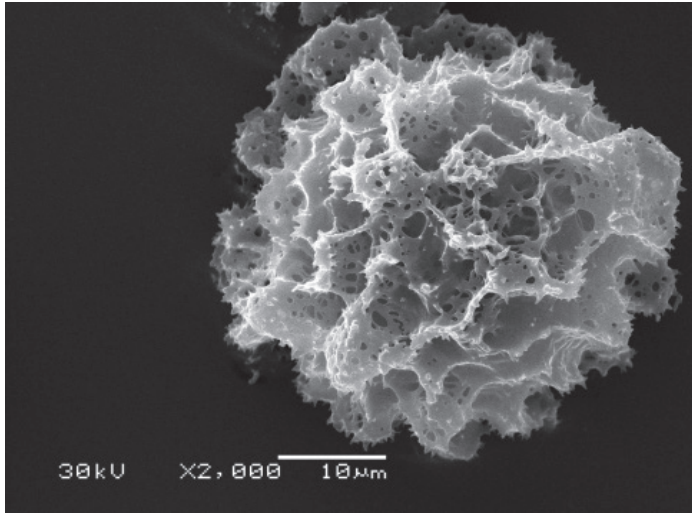


Рис. 1. Загальний вигляд спори *Polystichum aculeatum*. Сканувальний електронний мікроскоп JEOL JSM-6060 LA (Японія)

aculeatum і *Dryopteris filix-mas* в культурі *in vitro* проводилося у відділі фітогормонології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (Бабенко та ін., 2017; Babenko et al., 2017; Романенко та ін., 2018).

Спори *Polystichum aculeatum* мають світло-жовтий колір, бобовидні, з добре вираженим периспорієм. Периспорій ареолатний: звивисто-складчастий з конічними здутими виростами чи мішечками, загостреними або заокругленими на верхівці. Поверхня складок периспорію ямчасто-горбиста, перфорована, рідше бородавчата (рис. 1). Екваторіальний діаметр спор разом із периспорієм становив $46,9 \pm 0,9$ мкм, довжина по полярній осі $33,1 \pm 0,4$ мкм. З урахуванням морфологічних особливостей й характеру периспорія спори даного виду віднесено до чарунково-складчастого типу (Гричук, Моносзон, 1971).

Проростання спор *P. aculeatum* в культурі *in vitro* розпочиналося на 9–11 добу з моменту посіву, а повне проростання життєздатних спор завершувалося на 15-й день. Вплив екзогенних фітогормонів (ГК₃ та БАП) на проростання спор фіксували саме до того часу.

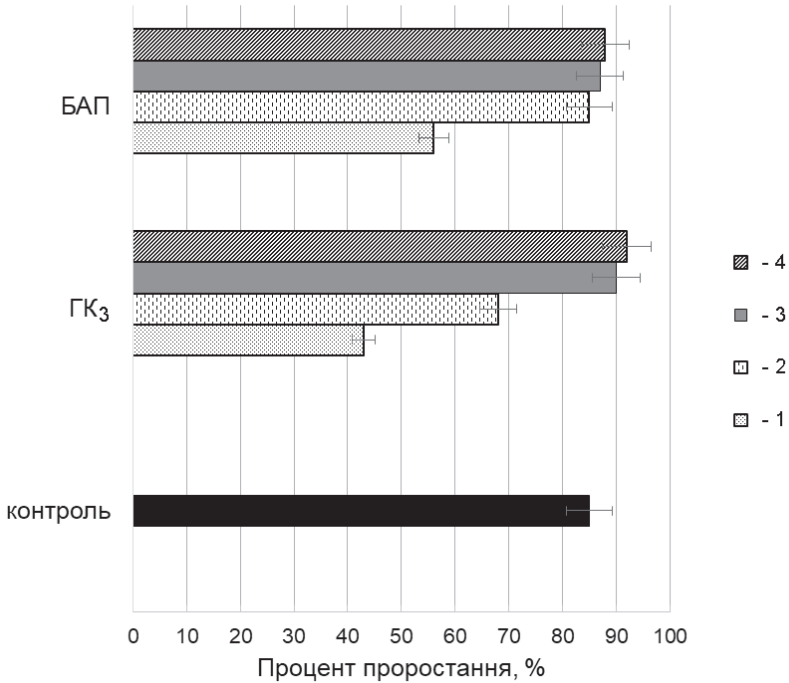


Рис. 2. Вплив екзогенних ГК₃ та БАП на проростання спор *Polystichum aculeatum* (концентрація гормонів: 1 – 10^{-5} М, 2 – 10^{-6} М, 3 – 10^{-7} М, 4 – 10^{-8} М)

Нами було встановлено, що ГК₃ в концентраціях 10^{-5} М та 10^{-6} М суттєво гальмувала проростання спор. Чим більша була концентрація гормона, тим виразнішим був його інгібуючий ефект. ГК₃ у концентраціях 10^{-7} М та 10^{-8} М виявляла незначний позитивний вплив (рис. 2).

Концентрація БАП 10^{-5} М сповільнювала проростання спор майже вдвічі. У дослідах, коли концентрації БАП дорівнювали 10^{-6} М, 10^{-7} М та 10^{-8} М, проростання спор відбувалося з незначною затримкою (рис. 2). Дані про вплив фітогормонів цитокінінової природи на проростання спор папоротей отримані нами вперше.

У результаті проведених досліджень нами були ідентифіковані морфологічні зміни в розвитку гаметофітів *P. aculeatum* у культурі *in vitro*, які виникли за дії різних концентрацій ГК₃ та

БАП. Встановлено, що екзогенний БАП в усіх досліджуваних концентраціях блокував процес формування нормальної протонеми. Розвиток протонеми залежав від концентрацій БАП у живильному середовищі. За контрольних умов ріст протонеми до 20-ї доби відбувався лише за рахунок поділу апікальної клітини, що характерно для *Vittaria*-типу (Nayar, Kaur, 1971). На 30-у добу культивування в присутності БАП у концентрації 10^{-5} М популяція на 90% складалась із протонем, сформованих з 5–6 клітин з невеликими бічними розгалуженнями. Причиною такого явища стала поява кількох ініціальних клітин, які після поділу утворювали нові клітини, що надавали протонемі розгалужений вигляд (рис. 3, б). Із зменшенням концентрації БАП (10^{-6} М) протонеми набували різноманітні форми: вони ставали ще більш розгалуженими або розширеними біля основи з опуклими ініціальними клітинами (рис. 3, в). При концентраціях БАП 10^{-7} М та 10^{-8} М ми спостерігали розростання проталія деформованої форми з нерівним краєм, часто сильно розгалуженим (рис. 3, г, д, е). Після 20-ї доби від моменту проростання спор під дією БАП відбувалося гальмування росту гаметофітів. Ми спостерігали повну затримку розвитку протонеми при концентрації БАП 10^{-5} М. При концентраціях БАП 10^{-6} М, 10^{-7} М, 10^{-8} М продовжувалось незначне «хаотичне» розростання проталіїв протягом 1,5 місяця від проростання спор; після цього морфологічні зміни в розвитку гаметофіта не були зафіксовані. Водночас, у контрольних умовах на 20-ту добу від проростання зразки мали вигляд добре розвиненого лопаткоподібного проталія, на якому починали формуватися зачатки крил та виїмка (рис. 3, а).

Екзогенна ГК₃ не впливала на формування протонеми, а модифікувала більш пізні стадії розвитку гаметофіта. Тому вплив різних концентрацій ГК₃ оцінювали на стадії формування серцеподібного талома (60 днів) (рис. 4, а), оскільки саме тоді були зафіксовані помітні морфологічні зміни в розвитку гаметофіта *P. aculeatum*. Так, при концентрації ГК₃ 10^{-5} М

таломи набували видовженої форми з нерівним краєм, виїмка була відсутня, крила талом не формувались (рис. 4, б).

У зразках із концентрацією ГК₃ 10⁻⁶ М серцеподібна форма талом також не була знайдена. Таломи переважно були витягнутими, розширеними з верхнього краю, в окремих з них утворювалася неглибока виїмка (рис. 4, в, г). У досліді з концентрацією ГК₃ 10⁻⁷ М присутність виїмки на верхівці талому вже була постійною, в окремих зразках були сформовані несиметричні крила (рис. 4, д, е). При концентрації ГК₃ 10⁻⁸ М гаметофіти зовні були подібні до контрольних, проте переважно мали несиметричні крила часто з нерівним «рваним» краєм (рис. 4, ж, з, і); іноді виїмка була деформованою (рис. 4, к). Формування статевих структур на гаметофіті за дії ГК₃ не спостерігалось.

Отже, проведені нами дослідження, а також аналіз літературних джерел дозволяють стверджувати, що високі концентрації фітогормонів з групи гіберелінів і цитокінінів інгібують розвиток або сповільнюють ріст, зменшують розмір та значно деформують серцеподібний талом гаметофітів папоротей. Зменшення концентрації гормонів сприяє подальшому розвитку гаметофітів, проте у випадку з ГК₃ спостерігається деформація серцеподібного талом, а у випадку з БАП виникає незначне «хаотичне» розростання проталія за рахунок блокування розвитку протонеми на стадії лопаткоподібного проталія.

Спори *Dryopteris filix-mas* білатеральні, однопроменеві, ниркоподібної форми, в екваторіальній площині плоско-опуклі або опукло-вигнуті. Периспорій зморшкуватий, хвилясто-складчастий, з бородавчастим виростами та поодинокими гребнями. Довжина спори разом з периспорієм в бічному положенні $49,5 \pm 0,9$ мкм, ширина $37,1 \pm 0,6$ мкм (рис. 5). З урахуванням морфологічних ознак периспорія, спори даного виду віднесено до бородавчато-складчастого типу (Гричук, Моносзон, 1971).

Нами було встановлено, що екзогенні ЦК кінетин, зеатин, БАП та N⁶-2-ізопентеніладенін (іП) в концентрації 10⁻⁵ М суттєво

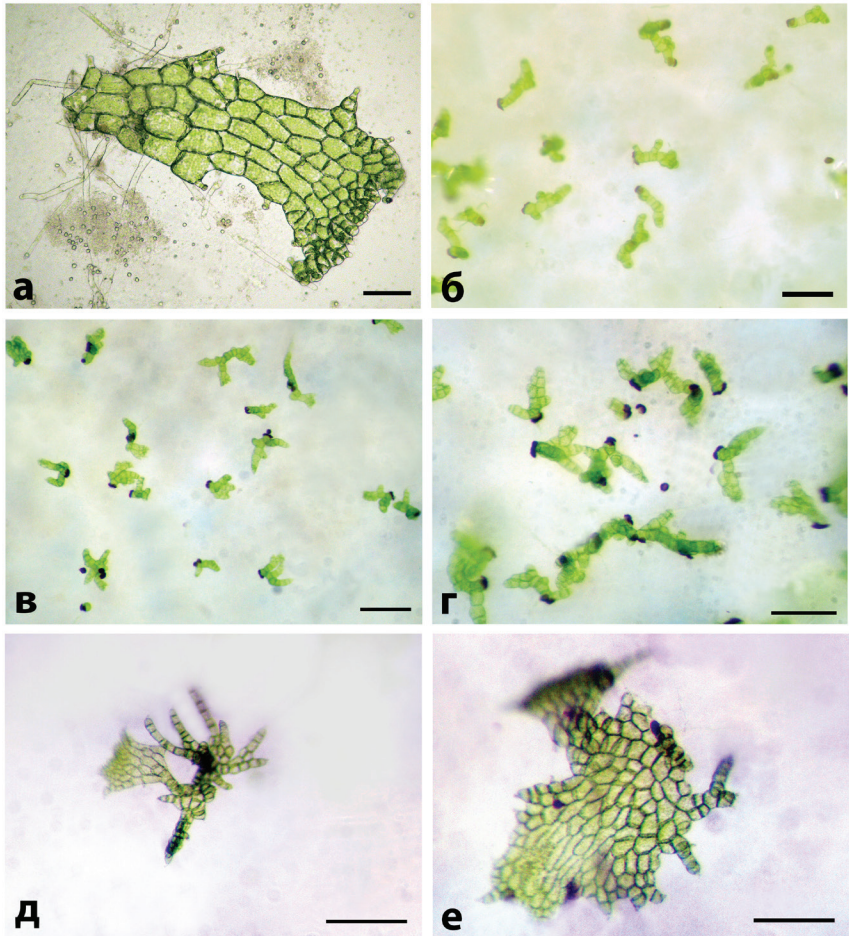


Рис. 3. Морфологія проталіїв *Polystichum aculeatum* за дії БАП різної концентрації: а – контроль; б – 10^{-5} М; в – 10^{-6} М; г – 10^{-7} М; д, е – 10^{-8} М. Масштаб: а – 100 мкм, б–е – 1 мм

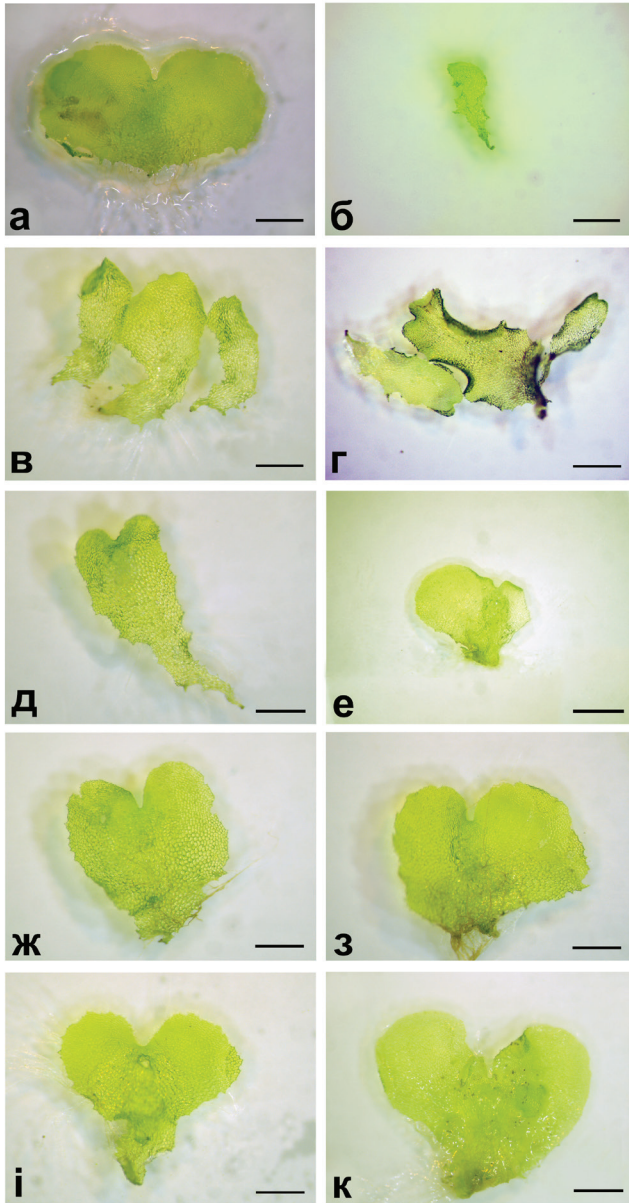


Рис. 4. Морфологія талому *Polystichum aculeatum* за дії GK_3 різної концентрації: а – контроль; б – $10^{-5} M$; в, г – $10^{-6} M$; д, е – $10^{-7} M$; ж-к – $10^{-8} M$. Масштаб: 1 мм

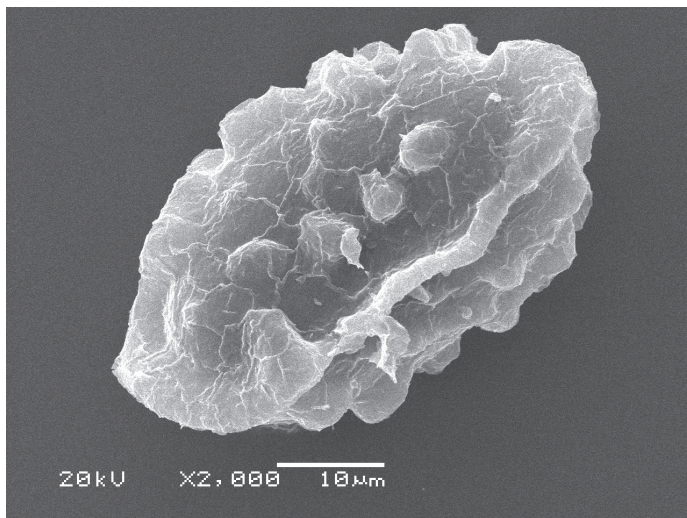


Рис. 5. Загальний вигляд спори *Dryopteris filix-mas*. Сканувальний електронний мікроскоп JEOL JSM-6060 LA (Японія)

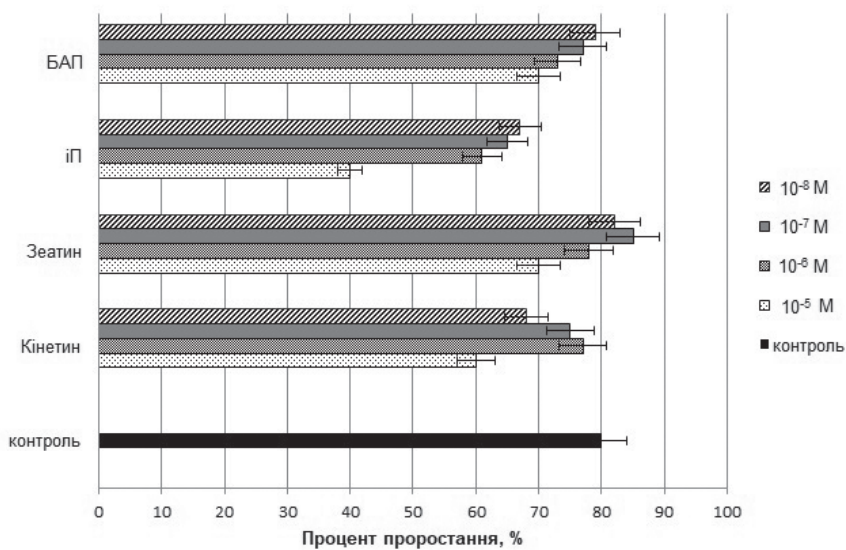


Рис. 6. Вплив екзогенних цитокінінів на проростання спор *Dryopteris filix-mas*

гальмували проростання спор (рис. 6). Найбільшим інгібітором виявився іП, гальмівний вплив якого прямо пропорційно залежав від концентрації. Кінетин також гальмував проростання спор, причому як найбільша (10^{-5} М), так і найменша (10^{-8} М) його концентрації проявляли максимальну інгібуючу дію, тоді як проміжні концентрації (10^{-6} М та 10^{-7} М) виявилися менш агресивними. БАП у концентрації 10^{-8} М суттєво не впливав на проростання спор, тоді як при збільшенні концентрації гормону проростання гальмувалось. Зеатин у низьких концентраціях позитивно впливав на проростання спор, найбільш ефективною виявилася концентрація 10^{-7} М (рис. 6).

Нами були досліджені морфологічні зміни гаметофітів *D. filix-mas* у контролі та за дії екзогенних ЦК. На стадії лопаткоподібного проталія контрольні зразки формували асиметричний проталій (рис. 7, а). Кількість клітин талому складала 20–45, ризоїдів – від одного до чотирьох, частіше двох. Розвиток проталія відбувався за *Aspidium*-типом, характерним для папоротей з родини *Dryopteridaceae* (Nayar, Kaur, 1971).

Екзогенні іП, БАП та зеатин в концентрації 10^{-5} М блокували формування нормальної протонеми (рис. 7, б, в, г). Найбільш виражений вплив мав іП: протонеми склалися з 3–12 клітин, переважно з бічним галушенням від першої проталіальної клітини, ризоїди не розвивались, були наявні лише їхні зачатки на 2–3 проталіальних клітинах (рис. 7, б). Під впливом БАП і зеатину протонеми набували ниткоподібної форми, склалися з 10–25 клітин. Протонеми лопаткоподібної форми з бічними відгалуженнями спостерігалися зрідка. В значній кількості формувалися невеликі ризоїди (рис. 7, в, г). Кінетин активував розвиток ризоїдів і зменшував кількість клітин в проталії, через що «лопатка» виглядала більш компактною (рис. 7, д). Екзогенний зеатин в концентрації 10^{-6} М сприяв значному розростанню проталія в ширину (рис. 7, е), тоді як БАП, кінетин та іП, у такій само концентрації суттєво не впливали на морфогенез гаметофіта (рис. 7, ж, з, і). Під впливом усіх екзогенних ЦК відбувався активний розвиток ризоїдів, які

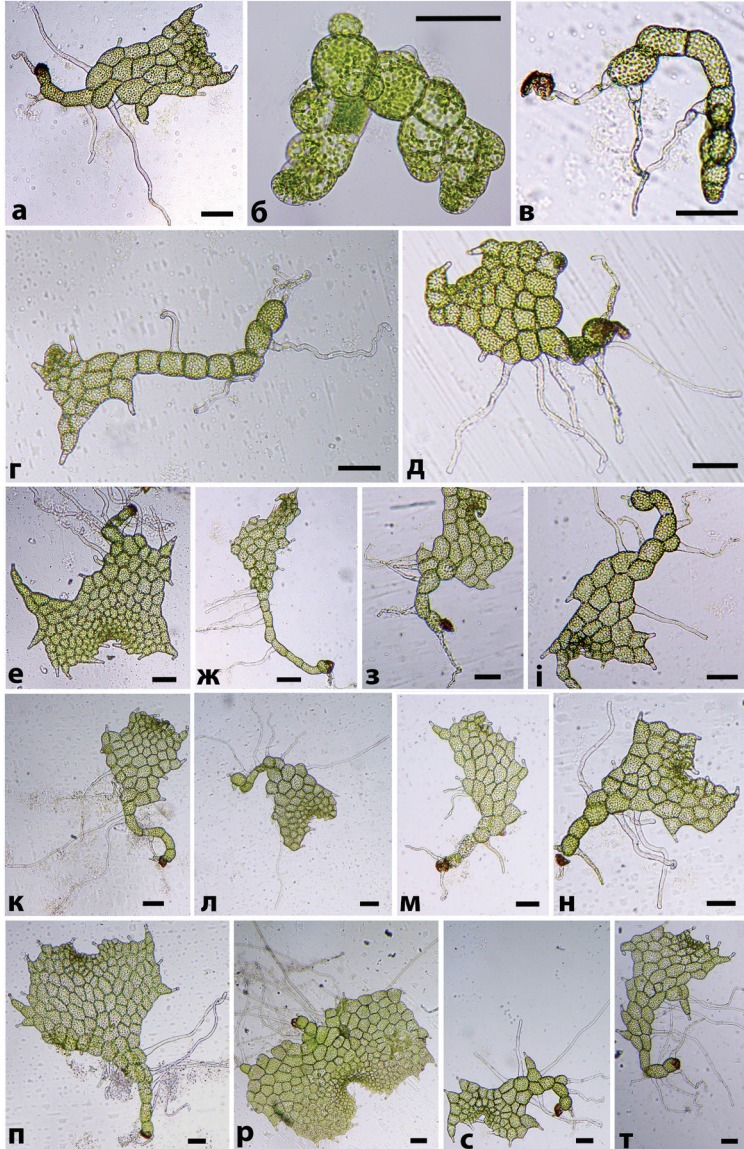


Рис. 7. Морфологія лопаткоподібного проталія *Dryopteris filix-mas* за дії ЦК різної концентрації: а – контроль; б – іП (10^{-5} М); в – БАП (10^{-5} М); г – зеатин (10^{-5} М); д – кінетин (10^{-5} М); е – зеатин (10^{-6} М); ж – БАП (10^{-6} М); з – кінетин (10^{-6} М); і – іП (10^{-6} М); к – зеатин (10^{-7} М); л – кінетин (10^{-7} М); м – іП (10^{-7} М); н – БАП (10^{-7} М); п – іП (10^{-8} М); р – зеатин (10^{-8} М); с – кінетин (10^{-8} М); т – БАП (10^{-8} М). Масштаб: 100 мкм

були коротші за контрольні, але переважали за кількістю (рис. 7, е–і). Екзогенні зеатин та кінетин в концентрації 10^{-7} М на відміну від іП та БАП прискорювали розростання «лопатки» проталія за рахунок активації ініціальної клітини (рис. 7, к, л), яка знаходиться в центральній частині верхівки проталія. Такі гаметофіти були сформовані з більшості клітин. Зеатин, кінетин та БАП у концентрації 10^{-7} М стимулювали розвиток і ріст ризоїдів (рис. 7, к, л, н), однак іП у цій концентрації активував їхній розвиток, проте затримував ріст (рис. 7, м). Всі екзогенні ЦК у концентрації 10^{-8} М активували ділення ініціальної клітини на верхівці лопаткоподібного проталія, за рахунок чого переважна більшість проталіїв була сформована з більшості клітин (рис. 7, п–т). За дії іП в концентрації 10^{-8} М відбувалося формування серцеподібного талому й утворення виїмки (рис. 7, п), водночас нерідко спостерігали деформацію проталіальної «лопатки». Зеатин у найменшій концентрації виявляв сильну стимулюючу дію, яка проявилася в розростанні проталіальної пластинки серцеподібної форми, утворенні виїмки та початку формування двомірної меристеми (рис. 7, р). Всі ЦК у концентрації 10^{-8} М активували ріст і розвиток ризоїдів, найефективнішими виявилися БАП та зеатин.

На стадії серцеподібного талому контрольні зразки мали форму серцеподібної пластинки із симетричними крилами (рис. 8, а). Зазвичай гаметофіти *D. filix-mas* двостатеві: на їхньому таломі розвиваються антеридії та архегонії (Tryon, Bernard, 1991). У контролі архегоніальна подушка добре сформована, на ній починали розвиватися перші архегонії. Поодинокі антеридії розташовані по краю талому. Екзогенний іП у концентрації 10^{-5} М блокував розвиток нормальної проталіальної пластинки. Спостерігалось сильне розгалуження талому. Воно відбулося завдяки стимуляції гормоном множинного апікального домінування з утворенням багатьох ініціальних клітин, після поділу яких утворювалися множинні бічні проліферації, що формували галузисту протонему (рис. 8, б). Зеатин у концентрації 10^{-5} М сприяв розростанню проталіальної пластинки, через що

серцеподібний талом був сильно деформованим (рис. 8, в). При цьому відбувалось формування виїмки і багатоклітинної меристеми, проте розвиток архегоніальної подушки пригнічувався. Екзогенні кінетин та БАП у концентрації 10^{-5} М також спричиняли деформацію серцеподібного талома: проталіальні пластинки набували лопаткоподібної форми із ледь помітною виїмкою або зі значними боковими розростаннями (рис. 8, г, д). Статеві структури (архегонії та антеридії) за дії усіх досліджених ЦК у концентрації 10^{-5} М не формувалися. В гаметофітів усіх варіантів за винятком досліду з іП були розвинуті ризоїди. У зразках із концентрацією іП 10^{-6} М серцеподібна форма талому відсутня, гаметофіти, як правило, сильно витягнуті, лопатко- або стрічкоподібної форми з багаточисельними бічними розростаннями (рис. 8, е). За дії 10^{-6} М зеатину, кінетину та БАП гаметофіти були подібні до контролю (рис. 8, а, ж-і). Переважала серцеподібна форма талома. Під впливом 10^{-6} М зеатину та кінетину спостерігалися також поодинокі деформовані гаметофіти з бічними відгалуженнями (рис. 8, ж, з), а за дії БАП – витягнуті лопатко- чи стрічкоподібні з бічними розростаннями (рис. 8, і). Під впливом 10^{-6} М БАП та іП було відмічено формування поодиноких антеридіїв. Кінетин у концентрації 10^{-6} М не сприяв формуванню чоловічих і жіночих статевих структур на поверхні талома, тоді як зеатин тієї самої концентрації стимулював утворення поодиноких архегоніїв виключно в сформованих серцеподібних таломах.

У досліді з екзогенним 10^{-7} М іП серцеподібна форма талома гаметофітів не утворювалась, переважали сильно витягнуті лопаткоподібні таломи часто розширені на верхівці; зустрічалися таломи деформованої форми з нитковидними розгалуженими відростками (рис. 8, к). У досліді з 10^{-7} М зеатином спостерігали серцеподібну форму талома із сильним розростанням в основі (рис. 8, л). При концентрації 10^{-7} М кінетину та БАП серцеподібна форма талома була подібна до контролю (рис. 8, а), але часто з рваним краєм (рис. 8, м, н), однак нерідко в обох дослідях зустрічалися й витягнуті лопаткоподібні таломи.

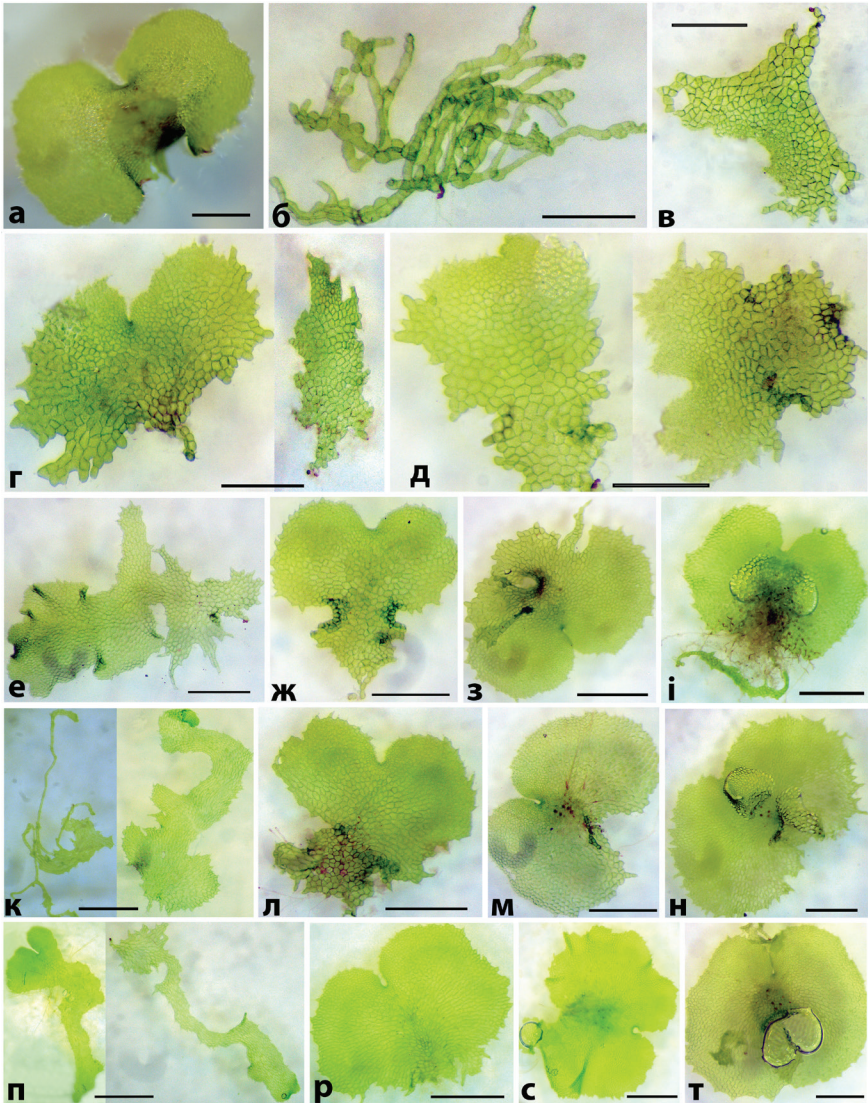


Рис. 8. Морфологія серцеподібного талому *Dryopteris filix-mas* за дії ЦК різної концентрації: а – контроль; б – іП (10^{-5} М); в – зеатин (10^{-5} М); г – БАП (10^{-5} М); д – кінетин (10^{-5} М); е – іП (10^{-6} М); ж – зеатин (10^{-6} М); з – кінетин (10^{-6} М); і – БАП (10^{-6} М); к – іП (10^{-7} М); л – зеатин (10^{-7} М); м – кінетин (10^{-7} М); н – БАП (10^{-7} М); п – іП (10^{-8} М); р – зеатин (10^{-8} М); с – кінетин (10^{-8} М); т – БАП (10^{-8} М). Масштаб: 100 мм

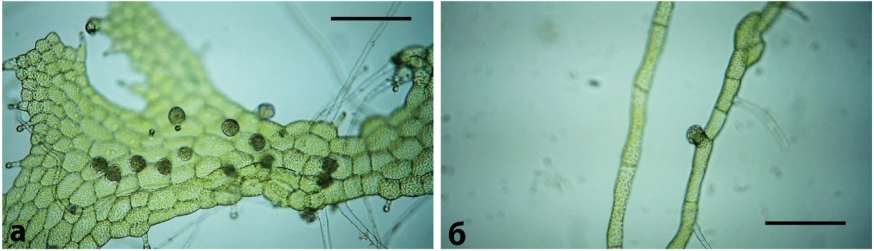


Рис. 9. Розвиток антеридіїв за дії ізопентеніладеніну в концентрації 10^{-7} М на поверхні стрічкоподібного талома *Dryopteris filix-mas* (а) та нитковидних відростках (б). Масштаб: 200 мкм

У дослідях з 10^{-7} М іП активний розвиток антеридіїв відбувався як на поверхні стрічкоподібного талома (рис. 9, а), так і на бічних нитковидних відростках (рис. 9, б). Розвиток архегоніїв не ідентифікований. На видовжених таломах гаметофітів у дослідях з 10^{-7} М БАП виявлені поодинокі антеридії, тоді як на серце- й лопаткоподібних таломах архегонії не були знайдені. На таломах гаметофітів при дії 10^{-7} М зеатину та кінетину були виявлені в незначній кількості жіночі й чоловічі гаметангії.

За дії 10^{-8} М іП розвивалися таломи сильно видовженої лопатко- або серцеподібної форми (рис. 8, п). Гаметофіти з видовженою серцеподібною формою талома мали добре розвинену виїмку та архегоніальну подушку, на якій розвивалися архегонії, тоді як на видовженій частині талома, ближче до основи активно, формувалися антеридії. Гаметофіти під дією 10^{-8} М зеатину, кінетину та БАП були подібні до контролю, поодинокі спостерігалися серцеподібні таломи з нерівним краєм (рис. 8, р, с, т). Активний розвиток архегоніїв й повільний антеридіїв відмічений у дослідях з використанням зеатина та кінетина (10^{-8} М), тоді як БАП у найменшій концентрації сприяв активному утворенню виключно антеридіїв.

На стадії розвитку спорофітів на 120-у добу з моменту висіву спор відмічено розвиток перших спорофітів на поверхні серцеподібних таломів у контролі. Встановлено, що найвищі концентрації (10^{-5} М та 10^{-6} М) усіх використаних у досліді ЦК пригнічували утворення спорофітів, що відбувалося через

затримку формування нормального талома, інгібування розвитку статевих структур, а також гальмування росту сформованих спорофітів. Зі зменшенням концентрації усіх за виключенням іП досліджених ЦК (10^{-7} М) формувалися поодинокі спорофіти. Порівняно з контролем усі спорофіти були невеликі за розміром, спостерігалася затримка їхнього росту й розвитку. Лише у досліді з зеатином спорофіти за розвитком не відрізнялись від контролю, та навіть переважали за кількістю.

Наші дослідження показали, що високі концентрації ЦК інгібують проростання спор та розвиток гаметофітів *D. filix-mas*, сприяють формуванню таломів деформованої форми, пригнічують формування статевих структур і спорофіта. Водночас низькі концентрації ЦК переважно прискорюють розвиток гаметофітів, що проявляється в ранньому формуванні серцеподібного талома, але залежно від ізоформи гормону по-різному впливають на характер деформації та статеву диференціацію. Встановлено, що екзогенні ЦК активують розвиток і ріст ризоїдів, причому ступінь стимулювання збільшується залежно від концентрації гормонів у живильному середовищі. ЦК у цілому пригнічують ріст і розвиток спорофітів, вірогідно, за рахунок зменшення кількості утворених двостатевих гаметофітів.

Таким чином проведене дослідження дозволило проаналізувати вплив екзогенних фітогормонів цитокінінової та гіберелінової природи на характер проростання спор, морфологію та особливості розвитку гаметофітів *P. aculeatum* і *D. filix-mas* у культурі *in vitro*. Вперше показано, що екзогенна ГК₃ у концентраціях 10^{-5} М та 10^{-6} М і БАП у концентрації 10^{-5} М суттєво гальмували проростання спор *P. aculeatum*, тоді як ГК₃ у концентраціях 10^{-7} М та 10^{-8} М проявляла незначний рістстимулюючий ефект, а БАП у концентраціях 10^{-6} М, 10^{-7} М, 10^{-8} М не впливав на проростання. Екзогенний БАП сповільнював розвиток гаметофіта *P. aculeatum* на стадії протонеми за рахунок зняття апікального домінування. Ступінь такого впливу залежав від концентрації

гормона в живильному середовищі. Під впливом екзогенної ГК₃ відбувалось формування аномальних таломів гаметофіта *P. aculeatum*, причому морфологічні аномалії талома й ступінь його недорозвиненості були прямо пропорційні концентрації фітогормона.

Вперше показано, що високі (10^{-5} М, 10^{-6} М,) і низькі (10^{-7} М, 10^{-8} М) концентрації кінетину, БАП та іП гальмують проростання спор *D. filix-mas*, найбільшим інгібітором виявився іП. Зеатин у концентраціях 10^{-7} М та 10^{-8} М позитивно впливав на проростання спор. За дії високих концентрацій ЦК сповільнювався розвиток протонеми, утворювалися серцеподібні таломи деформованої форми, повністю пригнічувався розвиток статевих структур і спорофіта. Низькі концентрації цитокінінів сприяли зростанню числа клітин проталія *D. filix-mas*, залежно від ізоформи гормона по-різному впливали на деформації серцеподібного талома та статеву диференціацію. Встановлено, що екзогенні ЦК активують розвиток і ріст ризоїдів, причому ступінь стимулювання збільшується залежно від концентрації гормонів у живильному середовищі. Виявлено, що ЦК в цілому пригнічують ріст і розвиток спорофітів *D. filix-mas*, що обумовлено зменшенням кількості утворюваних двостатевих гаметофітів. Серед використаних ЦК екзогенний іП у всіх концентраціях найінтенсивніше впливав на морфогенез гаметофіта на всіх стадіях розвитку: у найвищій концентрації блокував розвиток протонеми, у найнижчій – розвиток серцеподібного талома. Зеатин у найменших концентраціях стимулював розвиток гаметофітів, мінімізував появу деформацій талома, активував ріст і розвиток багаточисельних ризоїдів, прискорював появу статевих структур і перших спорофітів *D. filix-mas*.

Література

- Бабенко Л.М., Романенко К.О., Щербатюк М.М., Вашека О.В., Романенко П.О., Негрецький В.А., Косаківська І.В. Морфогенез гаметафіта дикорослої папороті *Polystichum aculeatum* (L.) Roth. флори України в культурі *in vitro*. *Допов. Нац. Акад. Наук України*. 2017. 10. Р. 101–107.
- Васюк В.А., Косаківська І.В. Гібереліни папоротей: участь у регуляції фізіологічних процесів. *Укр. ботан. журн.* 2015. 72(1). Р. 65–72.
- Гричук В.П., Монозон М.Х. *Определитель однолучевых спор папоротников из семейства Polypodiaceae R. Br., произрастающих на территории СССР*. Новосибирск: Наука, 1971. 125 с.
- Романенко К.О., Бабенко Л.М., Вашека О.В., Романенко П.О., Косаківська І.В. Фітогормональна регуляція розвитку гаметофіта *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott в культурі *in vitro*. *Допов. Нац. Акад. Наук України*. 2018. 11. Р. 96–105.
- Amaki W., Higuchi H. A possible propagation system of *Nephrolepis*, *Asplenium*, *Pteris*, *Adiantum* and *Rumora* through tissue culture. *Acta Hort.* 1991. 300. Р. 237–243.
- Atallah N.M., Banks J.A. Reproduction and the pheromonal regulation of sex type in fern gametophytes. *Front. Plant Sci.* 2015. 6. Р. 100–107.
- Babenko L.M., Romanenko K.O., Shcherbatiuk M.M., Vasheka O.V., Romanenko P.O., Negretsky V.A., Kosakivska I.V. Effects of exogenous phytohormones on spore germination and morphogenesis of *Polystichum aculeatum* (L.) Roth gametophyte *in vitro* culture. *Cytol. Genet.* 2018. 52(2). Р. 117–126.
- Banks J.A. Gametophyte development in ferns. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1999. 50. Р. 163–186.
- Beck M.J., Caponetti J.D. The effects of kinetin and naphthaleneacetic acid on *in vitro* shoot multiplication and rooting in the fishtail fern. *Amer. J. Bot.* 1983. 70. Р. 1–7.
- Bonomo M.C., Martínez O.G., Tanco M.E., Cardozo R., Avilés Z. Spores germination and gametophytes of *Alsophila odonelliana* (Cyatheaceae) in different sterile media. *Phyton (Buenos Aires)*, 2013. 82. Р. 119–126.
- Camloh M., Ravnikar M., Zel J. Jasmonic acid promotes division of fern protoplasts, elongation of rhizoids and early development of gametophytes. *Physiol. Plant.* 1996. 97. Р. 659–664.
- Castilho C.V.V., Neto J.F.F., Leitão S.G., Barreto S.C.P., Silva N.C.B. *Anemia tomentosa* var. *anthriscifolia* *in vitro* culture: sporophyte development and volatile compound profile of an aromatic fern. *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2018. 133(3). Р. 311–323.

- Chia S.-G.E., Raghavan V. Abscisic acid effects on spore germination and protonemal growth in the fern *Mohria caffrorum*. *New Phytol.* 1982. 92. P. 31–37.
- Chiou W.L., Farrar D.R. Antheridiogen production and response in Polypodiaceae species. *Amer. J. Bot.* 1997. 84(5). P. 633–640.
- Corbineau F., Xia Q., Bailly C., El-Maarouf-Bouteau H. Ethylene a key factor in the regulation of seed dormancy. *Front. Plant Sci.* 2014. 5(539). P. 1–14.
- Du H., Li Y., Li D., Dai S., Jiang C., Shi L. Effects of light, temperature and pH on spore germination and early gametophytic development of *Alsophila metteniana*. *Biodiv. Sci.* 2009. 17. P. 182–187.
- Edwards M.E. Carbon dioxide and ethylene control of spore germination in *Onoclea sensibilis* L. *Plant Physiol.* 1977. 59. P. 756–758.
- Edwards M.E., Miller J.H. Growth regulation by ethylene in fern gametophytes. III. Inhibition of spore germination. *Am. J. Bot.* 1972. 59. P. 458–465.
- Edwards E.S., Roux S.J. Influence of gravity and light on the developmental polarity of *Ceratopteris richardii* fern spores. *Planta.* 1998. 205. P. 553–560.
- Fernández H., Bertrand A.M., Sánchez-Tamés R., Micropropagation and phase change in *Blechnum spicant* and *Pteris ensiformis*. *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 1996. 44. P. 261–265.
- Fernández H., Bertrand A., Sánchez-Tamés R., Plantlet regeneration in *Asplenium nidus* L. and *Pteris ensiformis* L. by homogenization of BA treated rhizomes. *Sci. Hortic.* 1997. 68. P. 243–247.
- Fisher R.W., Miller J.H. Growth regulation by ethylene in fern gametophytes. IV. Involvement of photosynthesis in overcoming ethylene inhibition of spore germination. *Am. J. Bot.* 1975. 62. P. 1104–1111.
- Furber M., Mander L.N., Nester J.E., Takahashi N., Yamane H., Structure of an antheridiogen from the fern *Anemia Mexicana*. *Phytochemistry.* 1989. 28. P. 63–66.
- Greer G.K., Dietrich M.A., DeVol J.A., Rebert A. The effects of exogenous cytokinin on the morphology and gender expression of *Osmunda regalis* gametophytes. *Amer. Fern J.*, 2012, 102: 32–46.
- Gómez-Garay A., Galán J.M.G., Cabezuelo A., Pintos B., Prada C., Martín L. Ecological significance of brassinosteroids in three temperate ferns. In: *Current Advances in Fern Research*. Eds H. Fernández. Springer, 2018, pp. 453–466.
- Guiragossian H.A., Koning R.E. Induction of spore germination in *Schizaea pusilla* (Schizaeaceae). *Am. J. Bot.*, 1986, 73(11): 1588–1594.
- Guo Q.X., Shen Y.X., Song X.H., Zhao H.T. The effects of spores germination and planting rate of *Athyrium multidentatum*. *Chin. Agric. Sci. Bull.*, 2007, 23: 343–345.
- Hicks G., Aderkas P.V. A tissue culture of the Ostrich fern *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro. *Plant Cell Tiss. Organ Cult.*, 1986, 5: 199–204.

- Higuchi H., Amaki W. Effects of 6-benzylaminopurine on the organogenesis of *Asplenium nidus* L. through *in vitro* propagation. *Sci. Hortic.* 1989. 37. P. 351–359.
- Hollingsworth S., Andres E., Greery G., Pheromonal interactions among gametophytes of *Osmundastrum cinnamomeum* and the origins of antheridiogen systems in leptosporangiate ferns. *Int. J. Plant Sci.* 2012. 173. P. 382–390.
- Jarvis S.J., Wklkins M.B. Photoresponses of *Matteuccia struihiopteris* (L.) Todaro. I. Germination. *J. Exper. Bot.* 1973. 24. P. 1149–1157.
- Juárez-Orozco S., Orozco-Segovia A., Mendoza-Ruiz A., Pérez-García B. Spore germination of eight homosporous ferns in a temperature gradient. *Soth Afr. J. Bot.* 2013. 87. P. 112–117.
- Kagawa T., Sugai M. Involvement of gibberellic acid in phytochrome-mediated spore germination of the fern *Lygodium japonicum*. *J. Plant Physiol.* 1991. 138(3). P. 299–303.
- Kaźmierczak A. Induction of cell division and cell expansion at the beginning of gibberellin A₃-induced precocious antheridia formation in *Anemia phyllitidis* gametophytes. *Plant Sci.* 2003. 165. P. 933–939.
- Kosakivska I.V., Babenko L.M., Shcherbatiuk M.M., Vedenicheva N.P., Voytenko L.V., Vasyuk V.A. Phytohormones during growth and development of Polypodiophyta. *ABES.* 2016. 1. P. 26–44.
- Kwa S.H., Wee Y.C., Lim T.M., Kumar P.P. IAA-induced apogamy in *Platycerium coronarium* (Koenig) Desv. gametophytes cultured *in vitro*. *Plant Cell Rep.* 1995. 14. P. 598–602.
- Matilla A. Ethylene in seed formation and germination. *Seed Sci. Res.* 2000., 10(2). P. 111–126.
- Menéndez V., Revilla M.A., Bernard P., Gotor V., Fernández H., Gibberellins and antheridiogen on sex in *Blechnum spicant* L. *Plant Cell Rep.* 2006. 25. P. 1104–1110.
- Menéndez V., Revilla M.A., Fal M.A., Fernández H. The effect of cytokinins on growth and sexual organ development in the gametophyte of *Blechnum spicant* L. *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2009. 96. P. 245–250.
- Menéndez V., Arbesú R., Somer M., Revilla A., Fernández H. From spore to sporophyte: how to proceed *in vitro*. In: *Working with Ferns: Issues and Applications*. Eds H. Fernández, A. Kumar, A. Revilla. New York, Dordrecht, Heidelberg, London: Springer, 2011, pp. 97–110.
- Miller J.H. Fern gametophytes as experimental material. *Bot. Rev.* 1968. 34. P. 361–440.
- Nayar B.K., Kaur S. Gametophytes of homosporous ferns. *Bot. Rev.* 1971. 37. P. 295–396.

- Nester J.E., Coolbaugh R.C. Factors Influencing Spore Germination and Early Gametophyte Development in *Anemia mexicana* and *Anemia phyllitidis*. *Plant Physiol.* 1986. 82 (1). P. 230–235.
- Pierik R., Tholen D., Poorter H., Visser E., Voeseek L. The Janus face of ethylene: growth inhibition and stimulation. *Trends Plant Sci.*, 2006, 11(4): 178–182.
- Raghavan V. *Developmental Biology of Fern Gametophytes*. Cambridge University Press, 1989, 361 p.
- Ren B.R., Xia B., Li W.L., Wu J.L., Zhao Y.Y. Investigation on spore germination of *Sphenomeris chinensis* (*Lindsaeaceae*). *Acta Bot. Yunnanica*. 2008. 30(6). P. 713–717.
- Ross J.J., Reid J.B. Evolution of growth-promoting plant hormones. *Funct. Plant Biol.* 2010. 37. P. 795–805.
- Schneller J.J. Spore bank, dark germination and gender determination in *Athyrium* and *Dryopteris*: results and implications for population biology of Pteridophyta. *Bot. Helv.* 1988. 98. P. 77–86.
- Sembdner G., Parthier B. The biochemistry and the physiological and molecular actions of jasmonates. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1993. 44. P. 569–589.
- Spiro M.D., Torabi B., Cornell C.N. Cytokinins induce photomorphogenic development in dark-grown gametophytes of *Ceratopteris richardii*. *Plant Cell Physiol.* 2004. 45. P. 1252–1260.
- Steber C.M., McCourt P. A Role for brassinosteroids in germination in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2001. 125. P. 763–769.
- Sugai M., Nakamura K., Yamane H., Sato Y., Takahashi N. Effects of gibberellins and their methyl esters on dark germination and antheridium formation in *Lygodium japonicum* and *Anemia phyllitidis*. *Plant Cell Physiol.* 1987. 28(1). P.199–202.
- Suo J., Chen S., Zhao Q., Shi L., Dai S. Fern spore germination in response to environmental factors. *Front. Biol.* 2015. 10. P. 358–376.
- Swami P., Raghavan V. Control of morphogenesis in the gametophyte of a fern by light and growth hormones. *Can. J. Bot.* 1980. 58. P. 1464–1473.
- Takeno K., Furuya M. Inhibitory effect of gibberellins on archegonial differentiation in *Lygodium japonicum*. *Physiol. Plant.* 1977. 39. P. 135–138.
- Tong H., Xiao Y., Liu D., Gao S., Liu L., Yin Y., Jin Y., Qian Q., Chu C. Brassinosteroid regulates cell elongation by modulating gibberellin metabolism in rice. *Plant Cell.* 2014. 26. P. 4376–4393.
- Tryon A.F., Bernard L. *Dryopteridaceae* Herter. In: *Spores of the Pteridophyta*. New York: Springer, 1991. P. 416–501.
- Vardhini B.V., Rao S.S.R. Effect of brassinosteroids on growth, metabolite content and yield of *Arachis hypogaea*. *Phytochemistry.* 1997. 48. P. 927–930.

- Voeller B. Developmental physiology of fern gametophytes: relevance for biology. *Bioscience*. 1971. 21. P. 267–270.
- Warne T.R., Hickok L.G. 2-Chloroethyl phosphoric acid promotes germination of immature spores of *Ceratopteris richardii* Brongn. *Plant Physiol*. 1987. 83(4). P. 723–725.
- Weinberg E.S., Voeller B.R. External factors inducing germination of fern spores. *Amer. Fern J.* 1969. 59(4). P. 153–167.
- Wu H., Liu X.-Q., Ji H., Chen L.-Q. Effects of light, macronutrients, and sucrose on germination and development of the endangered fern *Adiantum reniforme* var. *sinense* (Adiantaceae). *Sci. Hortic.*, 2010, 125: 417–421.
- Zhai G.Y., Bian K., Jia K.G., Zhu L.X. Effect of GA₃ and MS medium ratio treatments on spore germination of wild Brake. *China Veget.*, 2007, 8: 21–23.
- Zhang J.W., Niu J.Y. The effects of culture ground substances, GA₃ and B, on spores germination and planting rate of *Pteridium aquilinum*. *Acta Pratac. Sin.*, 1999, 8(1): 62–68.

4. Структурно-функціональні особливості рослин відділу *Polypodiophyta*

4.1. Ліпоксигеназна активність

Бабенко Л.М.

Для безперервного моніторингу зовнішніх умов і забезпечення адекватної регуляції адаптивних процесів рослини використовують складну багатокомпонентну сигнально-регуляторну мережу, важливим компонентом якої є ліпоксигеназна сигнальна система. Молекули ліпоксигенази (ЛОГ) – лінолеат: кисень оксидоредуктаза, КФ 1.13.11.12, ЛОГ – містять негемове залізо (Ivanov et al., 2010; Borrego, Kolomiets, 2016; Babenko et al., 2017a) і каталізують стереоспецифічне пероксидування поліненасичених жирних кислот (ПНЖК), що містять одну 1Z,-4Z-пентадієнову ланку (Joo, Oh, 2012). Утворення гідропероксидів *транс*- і *цис*-кон'югованих дієнів є ключовою реакцією у ліпоксигеназному каскаді, що започатковує сім ензимних гілок, кінцевими продуктами яких є біологічно активні метаболіти – оксиліпини (Feussner, Waster, 2002; Gao et al., 2008; Savchenko et al., 2014). Рослинні ЛОГ класифікують, враховуючи специфічність окиснення лінолевої (18:2) та α -ліноленової (18:3) кислот. Молекулярна маса ЛОГ вищих рослин становить 94–100 кДа (Brash, 1999). Ці сполуки залучені в регуляцію процесів росту, розвитку та формування відповідних реакцій на сигнали зовнішнього середовища, забезпечуючи певний зв'язок між царствами живих організмів (Christensen, Kolomiets, 2011; Borrego, Kolomiets, 2012, 2016; Бабенко та ін., 2014; Babenko et al., 2014, 2017a; Savchenko et al., 2014; Wasternack, Song, 2016). Пошук специфічних ДНК-последовностей у базах даних GenBank, Refseq, Uniprot, Ensembl дозволив встановити присутність ЛОГ у ціано- та протеобактерій, найпростіших одноклітинних червоних і зелених морських водоростях, амебах,

грибах, мохах, покритонасінних рослинах і тваринах (Ivanov et al., 2010; Babenko et al., 2017a). Однак у цих базах відсутні дані по вищих спорових судинних рослинах, зокрема папоротях. Оскільки папороті містять C_{20} - та C_{18} -ПНЖК (Розенцвент и др., 2011), логічно припустити в них наявність ліпоксигенази. Однак відомості про функціонування ЛОГ та продуктів їхніх метаболічних шляхів у представників *Polypodiophyta* обмежені (Boland et al., 1995; Imbiscuso et al., 2009; Radhika et al., 2012). Головною фізіологічною функцією ліпоксигеназ є їхня участь у синтезі сигнальних сполук, процесах пероксидного окиснення ліпідів і мобілізації ліпідних резервів під час росту й розвитку, а ензими та продукти ліпоксигеназної сигнальної системи відіграють значну роль в адаптації рослин до дії абіотичних та біотичних стресорів. Ми досліджували характер локалізації й динаміку активності ліпоксигенази в органах папоротей, що існують за різних умов навколишнього середовища та мають різні феноритмотипи. Вивчали, зокрема, суходольні, літньозелені рівноспорові папороті *Dryopteris filix-mas* і *Polystichum aculeatum* та однорічну різноспорову водну *Salvinia natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта.

Виділення та ідентифікацію ЛОГ проводили за описаним методом (Gibian, Vandenberg, 1987; Babenko et al., 2017b; Babenko et al., 2018).

В органах різноспорової однорічної папороті-гідрофіта *S. natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіту були ідентифіковані 13-ЛОГ і 9-ЛОГ-активності (рис. 1). Встановлено, що в плаваючих ваях 13-ЛОГ ($pH_{opt.}$ 8.0) міститься на всіх фазах розвитку, тоді як у занурених вона ідентифікована на перших двох фазах, а 9-ЛОГ ($pH_{opt.}$ 5.5) – на третій фенологічній фазі розвитку спорофіта (рис. 2). Характер локалізації і зміни активності ізоформ ЛОГ у папороті відповідали фізіологічним функціям плаваючих і занурених вай. У плаваючих ваях у фазі інтенсивного росту спорофіта активність 13-ЛОГ складала 2,63 мкмоль ГЛК/хв \times мкг білка (тут і надалі ГЛК – гідропероксид лінолевої кислоти). У фазі стаціонарного росту її активність

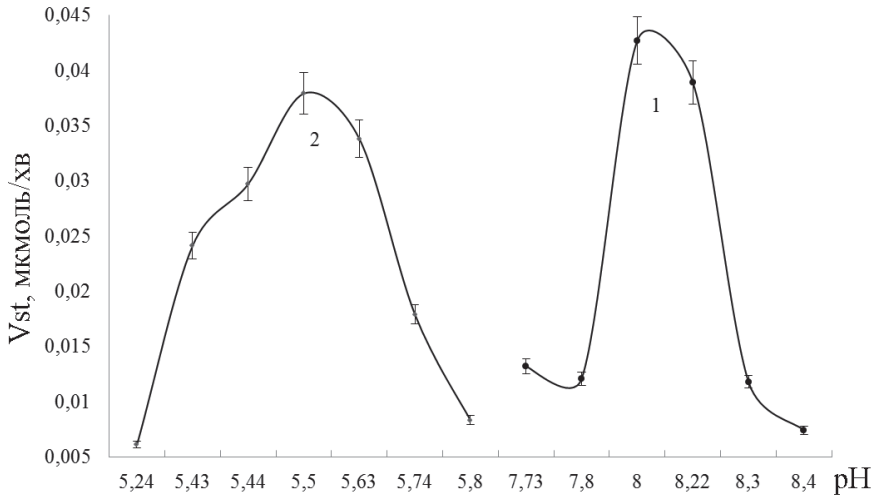


Рис. 1. Залежність стаціонарної швидкості реакції (V_{st}) окиснення лінолевої кислоти від рН інкубаційного середовища у плаваючих ваях (1) та занурених ваях і спорокарпіїв (2) папороті *Salvinia natans*

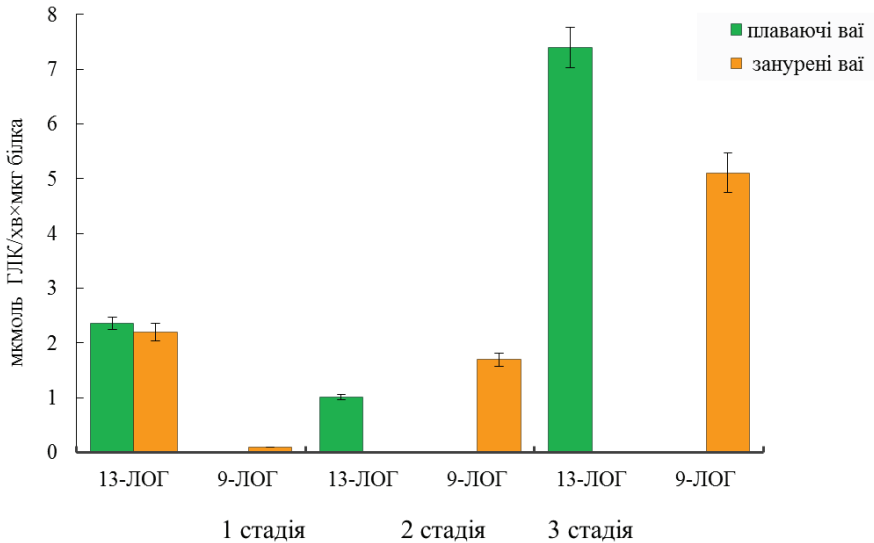


Рис. 2. Ліпоксигеназна активність в органах *Salvinia natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта (мкмоль ГЛК/хв × мг білка): 1 – інтенсивного росту; 2 – стаціонарного росту; 3 – формування спорокарпіїв

поступово знижувалась, після чого знову зростала, сягаючи максимуму у фазі формування спорокарпіїв (рис. 2), що співпадало у часі зі змінами ультраструктури клітин, зокрема руйнуванням тилакоїдних мембран і формуванням значної кількості пластоглобул у стромі хлоропластів (Kosakivska et al., 2018).

У занурених ваях 13-ЛОГ-активність була ідентифікована лише у фазі інтенсивного росту спорофіта, 9-ЛОГ-активність – у занурених ваях і спорокарпіїх. У фазі стаціонарного росту 9-ЛОГ-активність сягала 1,32 мкмоль ГЛК/хв × мкг білка, тоді як у фазі формування спорокарпіїв був зафіксований пік її активності – 4.26 мкмоль ГЛК /хв × мкг білка (рис. 2).

Виявлені особливості в розподілі ЛОГ-активності в органах *S. natans* дають підставу вважати ензим одним із ендегенних факторів, який забезпечує успішність існування папороті на межі повітряного й водного середовищ.

У ваях суходольної рівноспорової зимозеленої папороті *Polystichum aculeatum* була ідентифікована 13-ЛОГ-активність з $pH_{\text{опт.}} 7.74$, у кореневищі – 9-ЛОГ-активність з $pH_{\text{опт.}} 7.54$ (рис. 3) (Babenko 2017b).

Виявлено, що впродовж весняної вегетації 13-ЛОГ-активність у ваях зростала, сягаючи максимального значення у фазі спороношення, що, на нашу думку, обумовлено активними метаболічними процесами періоду дозрівання спор.

Після фази спороношення активність 13-ЛОГ зменшувалась майже вдвічі та мінімальних значень досягала у фазі зимової вегетації (рис. 4). Максимальна 9-ЛОГ-активність у кореневищі зафіксована у фазі зимової вегетації, мінімальна – у фазі спороношення. Впродовж літньої вегетації до початку осені активність 9-ЛОГ майже не змінювалась (рис. 4), що, вірогідно, пов'язано з переміщенням центру метаболічної активності з кореневища до надземної частини папороті.

У ваях *Dryopteris filix-mas* була ідентифікована 13-ЛОГ-активність з $pH_{\text{опт.}} 7.2$, у кореневищі – 9-ЛОГ активність з $pH_{\text{опт.}} 6.5$ (рис. 5). З проведеного аналізу виявлено, що впродовж

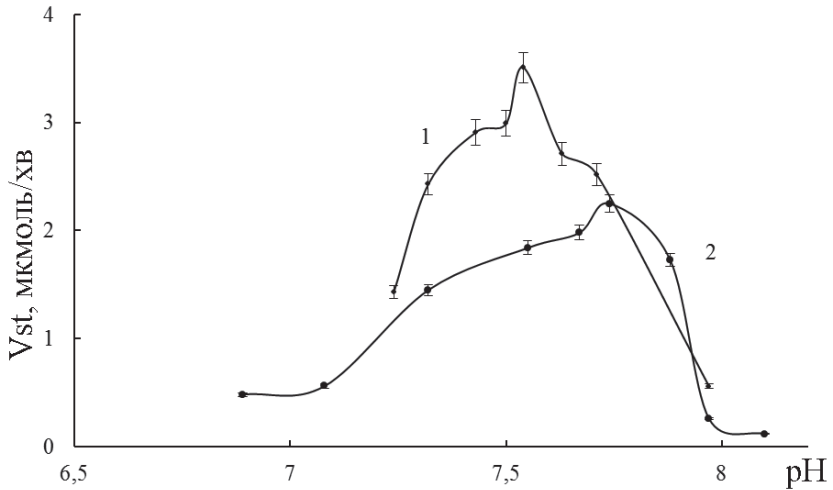


Рис. 3. Залежність стаціонарної швидкості реакції (V_{st}) окиснення лінолевої кислоти від рН інкубаційного середовища в кореневищі (1) і ваях (2) *Polystichum aculeatum*

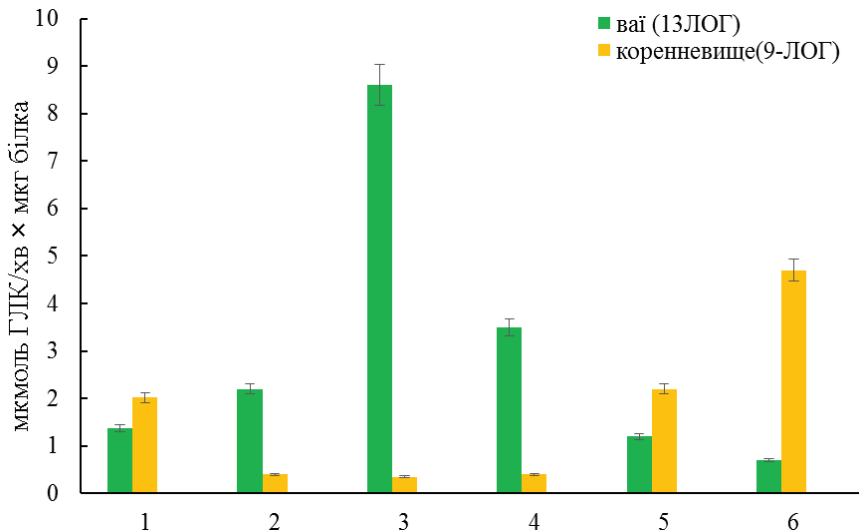


Рис. 4. Ліпоксигеназна активність в органах *Polystichum aculeatum* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта: 1 – інтенсивного росту; 2 – формування сорусів; 3 – спороношення; 4 – літньої вегетації; 5 – осінньої; 6 – зимової

перших трьох фенологічних фаз розвитку спорофіту активність ЛОГ у ваях зростала, сягаючи максимальних показників у фазі дозрівання спор, що, на нашу думку, обумовлено активними метаболічними процесами (рис. 6) (Babenko et al., 2018). Відомо, що оксиліпини – метаболіти аленоксидсинтазної гілки ЛОГ-шляху, зокрема жасмонова кислота (ЖК) та її метиловий ефір, у квіткових рослин прискорюють процес досягання плодів (Babenko et al., 2015; Wasternack, Song, 2016; Babenko et al., 2017a).

У фазі спороношення активність 13-ЛОГ у ваях зменшувалась удвічі та мінімальною була у фазі завершення вегетації й відмирання надземної частини. Динаміка ЛОГ-активності у ваях *D. filix-mas* відповідала перебігу ростових процесів. Отримані результати щодо змін активності ЛОГ у надземній частині *D. filix-mas* залежно від фази розвитку спорофіта та зовнішніх умов узгоджуються з відомостями інших авторів про зв'язок ЛОГ із фотосинтетичним процесом. Відомо, що ліпоксигенази захищають фотосинтетичний апарат за стресових впливів, беручи участь у нефотохімічному гасінні флюоресценції хлорофілу шляхом окислення ксантофілів у віалаксантиновому циклі (Chedea, Jisaka, 2013), а також активуючи октадеканоїдні захисні сигнальні шляхи (Schaller, 2001). Водночас, ліпоксигенази здатні окиснювати ліпіди тилакоїдних мембран, сприяючи деградації каротиноїдів і хлорофілів і негативно впливаючи на ефективність фотохімічного використання енергії (Radhika et al., 2012).

Незважаючи на те, що біологічна роль ЛОГ нижчих рослин поки що нез'ясована, наявність ЛОГ в їхній ДНК-послідовності дозволяє припустити, що родина цих ензимів могла виникнути з появою атмосферного кисню на Землі. Припускають, що ЛОГ уперше з'явилася в ціанобактерій (Andreou, 2010). У нижчих організмах ЛОГ трапляються у вигляді гібридних ензимів, в яких ліпоксигеназний домен може буди асоційований з іншим каталітичним доменом, зокрема пероксидазним. Біологічна роль гібридних ензимів до кінця не вивчена, однак показано, що вони

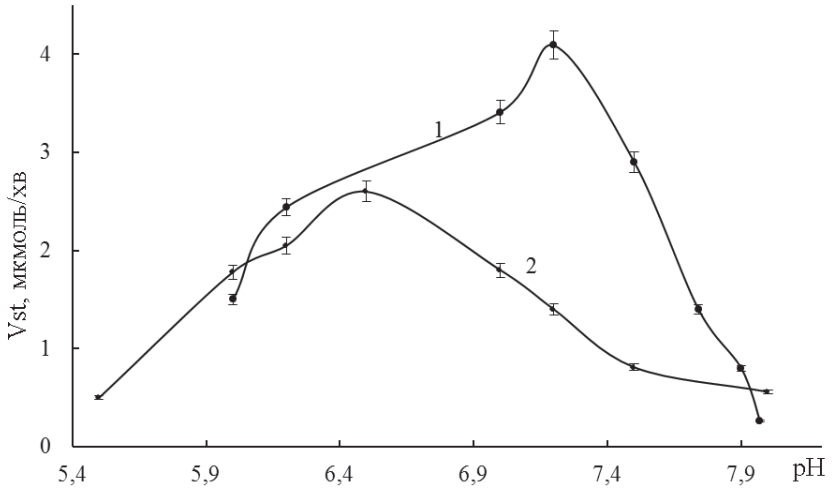


Рис. 5. Залежність стаціонарної швидкості реакції (V_{st}) окиснення лінолевої кислоти від рН інкубаційного середовища у ваях (1) і кореневищі (2) *Dryopteris filix-mas*

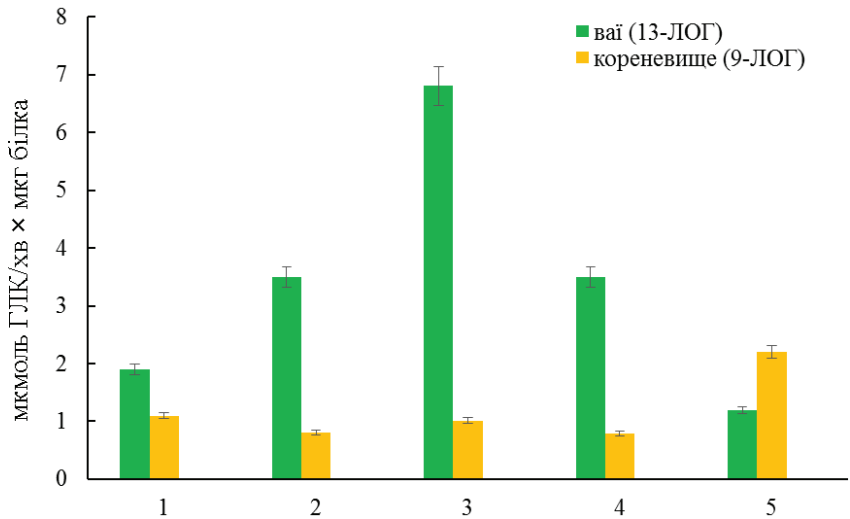


Рис. 6. Ліпоксигеназна активність в органах *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта: 1 – інтенсивного росту; 2 – формування спор; 3 – дозрівання спор; 4 – спороношення; 5 – завершення вегетації

беруть участь у біосинтезі сигнальних молекул ліпідної природи (Koljak, 1997). У водоростей та мохів містяться значні кількості C_{20} -ПНЖК (арахідонова і ейкозапентаєнова), що характерні для тварин, та C_{18} -ПНЖК (α -ліноленова і ліноленова), які є типовими субстратами ліпоксигеназ у квіткових рослин (Ponce de León et al., 2015). У *Physcomitrella patens* ідентифіковані ЛОГ з $pH_{\text{опт.}}$ 7,0 та 5,0, що утворювали з арахідонової та ейкозатетраєнової кислот (12S)-гідропероксид, а з α -ліноленової – (13S)-гідропероксид. Отримані результати засвідчили можливість окислення за допомогою ЛОГ і перетворення в біологічно активні оксиліпіни C_{20} - та C_{18} -ПНЖК мохів (Anterola, 2009). За рахунок наявності C_{20} -ПНЖК спектр оксиліпінів у мохів був значно більший порівняно з квітковими рослинами. Однак один з найактивніших оксиліпінів квіткових ЛОГ – жасмонова кислота (ЖК) у мохів не синтезується (Ponce de León et al., 2015).

Мохи займають проміжне положення між зеленими водоростями й квітковими рослинами, що дозволяє дослідити еволюцію оксиліпінового метаболізму. У *Equisetum arvense* була ідентифікована 13-ЛОГ-активність ($pH_{\text{опт.}}$ 7.2) у стробілі, міжвузлях та листках генеративних пагонів і 9-ЛОГ ($pH_{\text{опт.}}$ 4.2) – у кореневищі та стробілах. У вегетативних пагонах, навпаки, 13-ЛОГ-активність виявлена виключно в пагонах, а 9-ЛОГ-активність – лише в кореневищі (Бабенко та ін., 2014, 2015). У птеридофітів досліджено переважно 13-ЛОГ-метаболіти C_{18} -ПНЖК – леткі органічні сполуки (ЛОС) (Imbiscuso et al., 2009; Radhika et al., 2012). Емісія ЛОС належить до непрямих механізмів захисту рослин від паразитів (Arimura et al., 2005; Dicke, Baldwin, 2010). Спектр синтезованих ЛОС залежить від стресору й виду рослини. Терпеноїди, які синтезуються у відповідь на патогенне ураження, належать до найбільш поширеного класу ЛОС (Halitschke et al., 2008). Вони являють собою суміш моно-, сескви- та гомотерпенів, які синтезуються з ізопентеніл- або диметилдифосфату через шляхи мевалонатний (МЕВ), локалізований у цитозолі, або метилерітріоловий (МЕТ), локалізований у пластидах (Arimura et al., 2005). У *Pteris*

vittata у відповідь на ураження *Spodoptera littoralis* активувався синтез H_2O_2 та відбувалася емісія летких терпеноїдів подібно до багатьох квіткових рослин (Imbiscuso et al., 2009). Ураження вай папороті *Pteridium aquilinum* шкідниками *Spodoptera littoralis* і *Strongylogaster multifasciata*, а також механічне ушкодження викликали незначну емісію суміші ЛОС, яка містила переважно терпеноїди (Radhika et al., 2012). Викид подібних речовин можна стимулювати екзогенною обробкою ЖК, яка індукує синтез атрактантів у квіткових рослин. Екзогенна обробка вай ЖК призводить до інтенсивної емісії суміші ЛОС. Подібно до цього, обробка попередниками ЖК – 12-оксо-фітодієновою кислотою та α -ліноленою також спричинює емісію ЛОС, проте з нижчою інтенсивністю. Виділення терпеноїдів при обробці ЖК можуть блокуватися фосфідоміцином і мевіноліном, які є інгібіторами МЕВ- і МЕТ-шляхів у покритонасінних. Отже, подібно до вищих рослин, терпеноїдні ЛОС утворюються в папороті за ЖК-чутливим шляхом (Chehab et al., 2012). Однак дуже низькі кількості терпеноїдів, які утворюються після ушкодження папоротей трав'янідами або в результаті механічних пошкоджень, різко контрастують з тим, що має місце серед вищих рослин. Припускають, що шкідники не викликають утворення достатніх рівнів ЖК, необхідних для активації МЕВ- і МЕТ-шляхів і подальшого виділення ЛОС у папороті. Це опосередковано вказує на відсутність у них досконалого механізму непрямого захисту (Radhika et al., 2012). Встановлено, що при екзогенній ЖК-обробці листків *Ginkgo biloba*, рослини, яка вважається нащадком насінних папоротей, виділяється значна кількість ЛОС (Van Den Boom et al., 2004). Проте механічні ушкодження супроводжувалися незначною емісією ЛОС у рослин *G. biloba*, як у папороті *Pteridium aquilinum* (Van Den Boom et al., 2004; Radhika et al., 2012). Ймовірно, папоротеподібні не потребують додаткового захисту за участі ЛОС. У ваях папоротей містяться високотоксичні сполуки – інданони, ціаногенні глікозиди та дубильні речовини, що, вірогідно, є достатньою умовою для попередження механічного ушкодження комахами та тваринами.

Отже, в результаті проведеного дослідження вперше ідентифіковано й проаналізовано характер змін 13-ЛОГ- та 9-ЛОГ-активності в органах однорічної папороті-гідрофіта *Salvinia natans*, багаторічної суходольної зимозеленої папороті *Polystichum aculeatum* і багаторічної суходольної літньозеленої папороті *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта. У *S. natans* 13-ЛОГ-активність була визначена в плаваючих ваях на всіх фенологічних фазах розвитку, тоді як у занурених – лише у фазі інтенсивного росту. Після редукації фотосинтетичної функції занурених вай, у них була присутня лише 9-ЛОГ-активність, котра суттєво зростала у фазі формування спорокарпіїв при переході від вегетативного до репродуктивного розвитку. У суходольних папоротей *P. aculeatum* і *D. filix-mas* 13-ЛОГ-активність була локалізована у ваях, тоді як 9-ЛОГ – у кореневищах.

Подібний розподіл ізоформ ЛОГ є типовим для квіткових рослин. У ваях обох видів наземних папоротей 13-ЛОГ-активність зростала з фази інтенсивного росту, сягаючи максимуму у фазі спороношення, що відповідало активним метаболічним процесам періоду дозрівання спор. У зимозеленої папороті *P. aculeatum* максимум 9-ЛОГ-активності припадав на фазу зимової вегетації, в той час як у літньозеленої папороті *D. filix-mas* максимум 9-ЛОГ-активності зафіксований у фазі завершення вегетації восени, що в обох випадках було обумовлено переміщенням центру метаболічної активності з надземної частини до кореневища папороті. Виявлені особливості в локалізації й динаміці каталітичної активності ізоформ ЛОГ в органах *S. natans*, *P. aculeatum* та *D. filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіту опосередковано вказують на сигнальну функцію ензиму й дають підстави вважати ліпоксигеназу одним із ендогенних регуляторних факторів, задіяних у вегетативних та репродуктивних процесах за різних умов існування.

Література

- Бабенко Л.М., Войтенко Л.В., Скатерна Т.Д., Мусатенко Л.І. Ліпоксигеназна активність в онтогенезі *Equisetum arvense* L. *Физиол. раст. генет.* 2014. 46(1). С. 37–44.
- Бабенко Л.М., Щербатюк М.М., Косаківська І.В. Активність ліпоксигенази і ультраструктурна будова кореневища спороносного і вегетативного пагонів *Equisetum arvense* L. *Біологічні студії / Studia Biologica.* 2015. 9(1). С. 153–162.
- Розенцвет О.А., Богданова Е.С., Мурзаева С.В. Состав липидов и жирных кислот в листьях папоротника *Metteuccia sthruthiopppteris*, формирующихся под влиянием кадмия. *Труды Карельск. НЦ РАН.* 2011. 3. С. 97–104.
- Andreou A., Gobel C., Hamberg M., Feussner I. A bisallylic mini-lipoxygenase from cyanobacterium *Cyanothece* sp. that has an iron as cofactor. *J. Biol. Chem.* 2010. 285. P. 14178–14186.
- Anterola A., Göbel C., Hornung E., Sellhorn G., Feussner I., Grimes H. Physcomitrella patens has lipoxygenases for both eicosanoid and octadecanoid pathways. *Phytochemistry.* 2009. 70(1). P. 40–52.
- Arimura G., Kost C., Boland W. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochim. Biophys. Acta.* 2005. 1734. P. 91–111.
- Babenko L.M., Kosakivska I.V., Akimov Yu.A., Klymchuk D.O., Skaternya T.D. Effect of temperature stresses on pigment content, lipoxygenase activity and cell ultrastructure of winter wheat seedlings. *Genet. Plant Physiol.* 2014. 4 (1–2). P. 117–125.
- Babenko L.M., Kosakivska I.V., Voytenko L.V. Peculiarities of growth and lipoxygenase activity of wild fern *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. *Ukr. J. Ecol.* 2018. 8(1). P. 158–164.
- Babenko L.M., Kosakivska I.V., Skaterna T.D. Jasmonic acid: a role in the regulation of biotechnology and biochemical processes in plants. *Biotechnologia acta.* 2015. 8(2). P. 36–51.
- Babenko L.M., Shcherbatiuk M.M., Skaterna T.D, Kosakivska I.V. Lipoxygenases and their metabolites in formation of plant stress tolerance. *Ukr. Biochem. J.* 2017a. 89(1). P. 5–21.
- Babenko L.M., Skaterna T.D, Kosakivska I.V. Lipoxygenase activity in ontogenesis of ferns *Salvinia natans* and *Polystichum aculeatum*. *Ukr. Biochem. J.* 2017b. 89(4). P. 6–12.
- Boland W., Hopke J., Donath J., Nuske J., Bublitz F. Jasmonic acid and coronatine induce odor production in plants. *Angew. Chem. Intl. Ed. Engl.* 1995. 34. P. 1600–1602.
- Borrego E.J., Kolomiets M.V. Lipid-mediated signalling between fungi and plants. In: *Biocommunication of Fungi.* New York: Springer, 2012. P. 249–260.
- Borrego E.J., Kolomiets M.V. Synthesis and functions of jasmonates in maize. *Plants.* 2016. 5(4). P. 41–69.

- Brash A.R. Lipoxygenases: Occurrence, functions, catalysis, and acquisition of substrat. *J. Biol. Chem.* 1999. 274(34). P. 23679–23682.
- Chedea V., Jisaka M. Lipoxygenase and carotenoids: a cooxidation story. *African J. Biotechnology*. 2013. 12(20). P. 2786–2791.
- Chehab E.W., Kaspi R., Savchenko T., Rowe H., Negre-Zakharov F., Kliebenstein D., Dehesh K. Distinct roles of jasmonates and aldehydes in plant defense responses. *PLoS One*. 2010. 34. P. 1904–1915.
- Christensen S.A., Kolomiets M.V. The lipid language of plant-fungal interactions. *Fungal Genet. Biol.* 2011. 48. P. 4–14.
- Dicke M., Baldwin I.T. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the ‘cry for help’. *Trends Plant Sci.* 2010. 15. P. 167–175.
- Feussner I., Wasternack C. The lipoxygenase pathway. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2002. 53. P. 275–297.
- Gao X.Q., Stumpe M., Feussner I., Kolomiets M. A novel plastidial lipoxygenase of maize (*Zea mays*) ZmLOX6 encodes for a fatty acid hydroperoxide lyase and is uniquely regulated by phytohormones and pathogen infection. *Planta*. 2008. 227. P. 491–503.
- Gibson M.J., Vandenberg P. Product yield in oxygenation of linoleate by soybean lipoxygenase: The value of the molar extinction coefficient in the spectrophotometric assay. *Anal. Biochem.* 1987. 163(2). P. 343–349.
- Halitschke R., Stenberg J.A., Kessler D., Kessler A., Baldwin I.T. Shared signals – ‘alarm calls’ from plants increase appearance to herbivores and their enemies in nature. *Ecol. Lett.* 2008. 11. P. 24–3.
- Imbiscuso G., Trotta A., Maffei M., Bossi S. Herbivory induces a ROS burst and the release of volatile organic compounds in the fern *Pteris vittata* L. *J. Plant Interac.* 2009. 4. P. 15–22.
- Ivanov I., Heydeck D., Hofheinz K., Roffeis J., O’Donnell V.B., Kuhn H., Walther M. Molecular enzymology of lipoxygenase. *Arch. Biochem. Biophys.* 2010. 503. P. 161–174.
- Joo Y.-C., Oh D.-K. Lipoxygenases: Potential starting biocatalysts for the synthesis of signaling compounds. *Biotechnol. Advances*. 2012. 30. P. 1524–1532.
- Koljak R., Boutaud O., Shieh B.H., Samel N., Brash A.R. Identification of a naturally occurring peroxidase-lipoxygenase fusion protein. *Science*. 1997. 277. P. 1994–1996.
- Kosakivska I.V., Shcherbatiuk M.M., Babenko L.M., Polishchuk O.V. Characteristics of photosynthetic apparatus of aquatic fern *Salvinia natans* floating and submerged fronds. *Adv. Biol. Earth Sciences*. 2018. 3(1). P. 13–26.
- Ponce de León I., Hamberg M., Castresana C. Oxylipins in moss development and defense. *Front Plant Sci.* 2015. 6. P. 483–484.
- Radhika V., Kost C., Bonaventure G., David A. Volatile emission in bracken fern is induced by jasmonates but not by *Spodoptera littoralis* or *Strongylogaster multifasciata* herbivore. *Plant Physiol.* 2012. 1(151). P. 1130–1138.

- Savchenko T.V., Zastrijnaja O.M., Klimov V.V. Oxylipins and plant abiotic stress resistance. *Biochemistry (Moscow)*. 2014. 79(4). P. 458–475.
- Schaller F. Enzymes of the biosynthesis of octadecanoid-derived signaling molecules. *J. Exp. Bot.* 2001. 52. P. 11–23.
- Van Den Boom C., Van Beek T.A., Posthumus M.A., De Groot A., Dicke M. Qualitative and quantitative variation among volatile profiles induced by *Tetranychus urticae* feeding on plants from various families. *J. Chem. Ecol.* 2004. 30. P. 69–89.
- Wasternack C., Song S. Jasmonates: biosynthesis, metabolism, and signaling by proteins activating and repressing transcription. *J. Exp. Bot.* 2016. 10. P. 3–19.

Фотосинтетичні пігменти, фотосинтетична активність та ультраструктурна будова клітин

Бабенко Л.М., Щербатюк М.М., Поліщук О.В.

Особливості морфологічної будови листків і характер фізіологічних процесів належать до факторів, що забезпечують успішну адаптацію рослин до умов освітлення. У свою чергу, інтенсивність освітлення для рослин різних ярусів може різнитися до 50 разів (Valladares, 2003; Anten, 2005). Рослини, які еволюційно пристосовані до високої чи низької освітленості, відрізняються за площею і товщиною листків, кількістю хлоропластів у клітинах паренхіми, вмістом і співвідношенням фотосинтетичних пігментів (Lichtenthaler et al., 2007). Конкурентна боротьба папоротей і квіткових рослин за ресурси є еволюційним фактором, що призвів до диверсифікації екологічних ніш, вузької спеціалізації видів, зростання біологічного різноманіття й підвищення адаптивної спроможності багатьох їхніх таксонів (Page, 2002). Нові життєві стратегії сприяли поширенню цих рослин у більш посушливих екосистемах і навіть утворенню групи папоротей-ксерофітів (Hietz, 2010). Незважаючи на низку ендегенних обмежуючих чинників, зокрема значно нижчу, ніж у покритонасінних, субстратну специфічність D-риублозо-1,5-бісфорткарбоксілази-оксигенази до розчиненого вуглекислого газу (карбонат-іонів) (Gago et al., 2013), папороті достатньо розповсюджені й характеризуються великою різноманітністю форм, успішно конкуруючи з іншими рослинами. Більш широке розповсюдження папоротеподібних лімітується лише відсутністю повітряно-крапельної води в дуже посушливих екосистемах (Evert et al., 2013). Серед головних переваг, які дозволили папоротям завойовувати нові місця зростання, виділяють їхню здатність до фотосинтезу за умов низької інтенсивності освітлення (Page, 2002). Деякі види папоротей мають перевагу в рослинних угрупованнях за біомасою та видовим складом (Marbach, Kainz, 2010).

Успішність адаптації до умов навколишнього середовища значною мірою залежить від оптимального функціонування асиміляційного апарату, показниками стану якого є вміст і співвідношення фотосинтетичних пігментів. Проведений нами біохімічний аналіз плаваючих і занурених вай папороті-гідрофіту *S. natans* виявив присутність хлорофілів *a* та *b* і каротиноїдів на всіх фенологічних фазах розвитку спорофіта. Вміст фотосинтетичних пігментів у тканинах вай визначали, використовуючи спектрофотометричний метод (Wellburn, 1994).

Встановлено, що вміст фотосинтетичних пігментів у плаваючих ваях удвічі, а на окремих етапах утричі перевищував такий у занурених (рис. 1 А, Б). Відношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b*, як і сума хлорофілів, були достовірно меншими у занурених ваях, ніж у плаваючих (табл. 1). Плаваючі ваї активно фотосинтезують упродовж усього періоду вегетації, мають яскраве зелене забарвлення, обумовлене високим вмістом хлорофілу *a*. У двох перших досліджуваних фенологічних фазах розвитку занурені ваї мали світло-буро-зелене забарвлення, що свідчить про низький вмістові хлорофілу й відносно високу кількість каротиноїдів (рис. 1 Б).

Під час формування спорокарпіїв у плаваючих ваях кількість хлорофілу й каротиноїдів зростала, у занурених – зменшувалась (рис. 1 А, Б). У занурених ваях у фазі стаціонарного росту вміст фотосинтетичних пігментів зростав. Характерно, що порівняно з листовими пластинками наземних квіткових рослин (Кочубей і др., 2014; Vabenko et al., 2014) плаваючі та занурені ваї сальвінії плаваючої містять значно менше хлорофілів *a* та *b*. Невелика кількість фотосинтетичних пігментів зафіксована для багатьох рослин-гідрофітів і вважається адаптаційним пристосуванням, яке протидіє руйнації клітин через фотоокислення (Недуха, 2011).

Для ультраструктурного дослідження ділянки тканин розміром 3 × 1 мм із середньої частини пластинки між краєм і центральною жилкою плаваючих вай, й відрізки довжиною 5 мм розсічених сегментів-доль видозмінених занурених вай

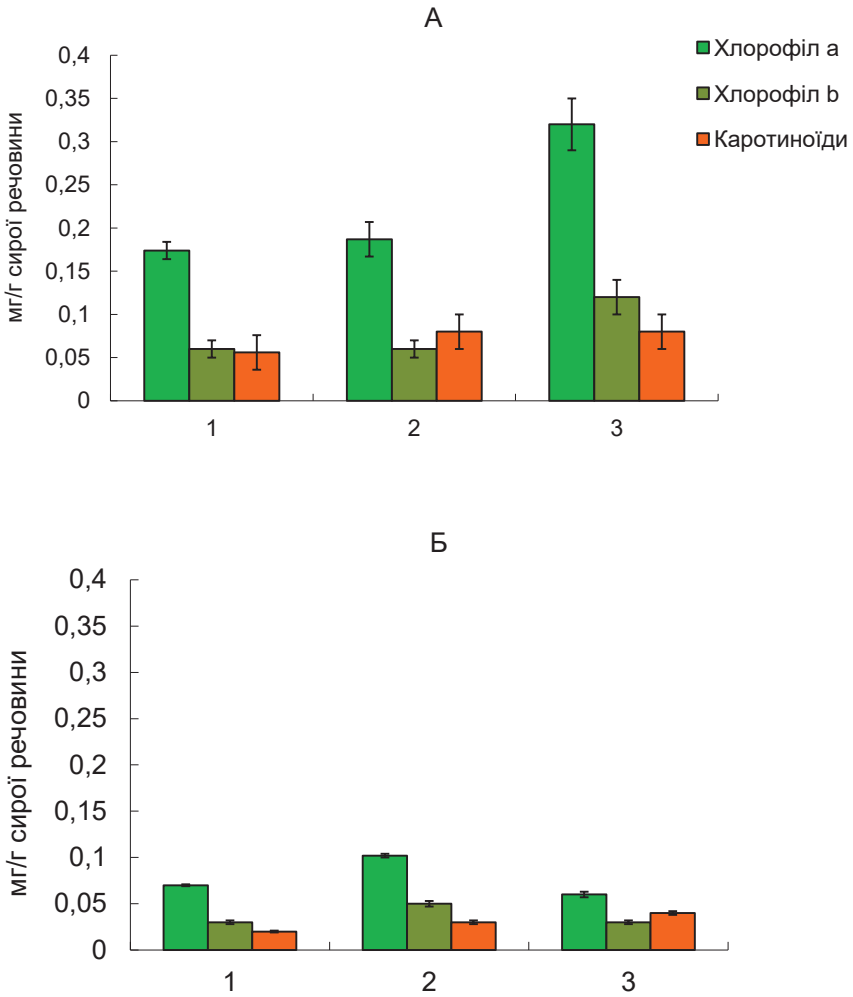


Рис. 1. Вміст фотосинтетичних пігментів у плаваючих (А) і занурених у воду (Б) ваях *Salvinia natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта: 1 – інтенсивного росту, 2 – стаціонарного росту, 3 – формування спорокарпіїв

Таблиця 1. Співвідношення фотосинтетичних пігментів у ваях *Salvinia natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта

Орган	$a+b^*$	a/b	$a+b/\text{каротиноїди}$
Фаза інтенсивного росту спорофіта			
плаваючі ваї	0,23	2,9	4,18
занурені ваї	0,10	2,3	5,0
Фаза стаціонарного росту спорофіта			
плаваючі ваї	0,25	3,1	3,09
занурені ваї	0,15	2,04	5,0
Фаза формування спорокарпіїв			
плаваючі ваї	0,43	2,6	5,4
занурені ваї	0,09	2,0	2,25

* Тут і в табл. 3, 6 позначено сумарний вміст хлорофілів, мг/г сирової речовини.

у *S. natans* та ділянки тканин розміром 3×1 мм вирізали з середньої частини сегментів вай другого порядку між краєм і центральною жилкою в *P. Aculeatum* і *D. filix-mas*, фіксували й подальші процедури проводили за відомим методом (Щербатюк та ін., 2015).

В ультраструктурній будові хлоропластів мезофілу плаваючих та занурених вай нами були виявлені чіткі відмінності. У фазі інтенсивного росту спорофіту хлоропласти клітин мезофілу плаваючих вай мали добре розвинену систему мембран тилакоїдів, які формують численні грани. Форма хлоропластів була еліпсоподібною, видовженою, грани рівномірно розподілялися у стромі, тилакоїди гран у клітинах мезофілу добре розвинені та щільно прилягають один до одного, їхні межі достатньо чіткі та електронно-щільні (рис. 2 А). У стромі хлоропластів плаваючих вай відмічено значну кількість видовжених крохмальних зерен довжиною понад $0,5 \mu\text{m}$ і незначну осмієфільних структур – пластоглобул. Хлоропласти клітин паренхіми занурених вай мали майже удвічі менший розмір (рис. 2 Б). Порівняно з хлоропластами плаваючих вай мембрани тилакоїдів занурених вай відзначались дещо вищою електронною щільністю й нечіткими межами. Зрідка відмічено формування невеликих крохмальних зерен та окремих пластоглобул. Фотосинтетичні органели плаваючих і занурених

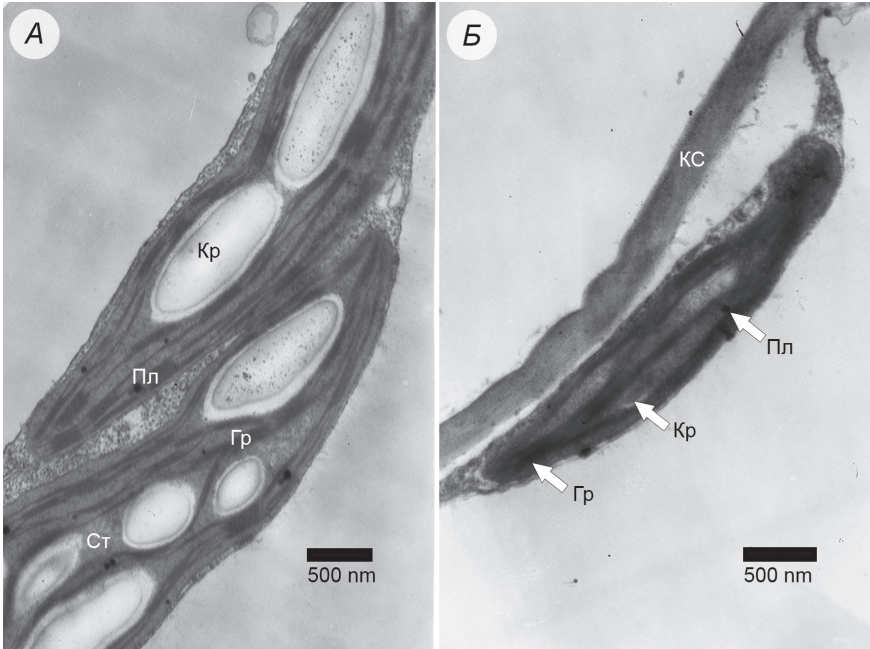


Рис. 2. Хлоропласти клітин паренхіми плаваючої (А) та зануреної у воду вай (Б) *Salvinia natans* у фазі інтенсивного росту спорофіта. Трансмісійний електронний мікроскоп, $\times 15000$. Умовні скорочення: Гр – грана, Кр – крохмаль, КС – клітинна стінка, Пл – пластоглобула, Ст – строма

вай відрізнялися за площею гран та кількістю тилакоїдів у грані. Для хлоропластів занурених вай встановлено меншу кількість крохмальних зерен у стромі та меншу площу їхнього перерізу (табл. 2).

Вірогідно, що виявлені нами відмінності в будові хлоропластів занурених вай обумовлюються постійним затіненням, спричиненим плаваючими ваями. Подібні відомості отримані для підводних листків інших видів водних рослин (Nielsen, 1993; Nedukha, 2013). Однак на відміну від наземних видів рослин, котрі вегетують в умовах затінення, мембранна система хлоропластів занурених вай *S. natans* відзначається значно меншою площею. Отримані результати опосередковано вказують на те, що основним продуцентом асимілятів є хлоропласти клітин плаваючих вай, тоді як фотосинтетичні

Таблиця 2. Ультраструктурні показники хлоропластів клітин мезофілу плаваючих і занурених вай *Salvinia natans* у фазі інтенсивного росту спорофіта

Показник	Ваї	
	плаваючі	занурені у воду
Середня довжина хлоропластів (довга вісь), μm	6,59 \pm 0,27	3,06 \pm 0,33
Середня ширина хлоропластів (коротка вісь), μm	1,41 \pm 0,14	0,92 \pm 0,16
Площа перерізу одного хлоропласта, μm^2	5,56 \pm 0,51	2,16 \pm 0,28
Середня кількість гран на переріз одного хлоропласта	24,50 \pm 1,17	18.83 \pm 1,78
Середня кількість тилакоїдів у грані	6,54 \pm 1,52	4,3 \pm 1,04
Середня площа однієї грані, μm^2	0,038 \pm 0,011	0,026 \pm 0,009
Середня кількість крохмальних зерен на перерізі одного хлоропласта	4,11 \pm 0,48	0,81 \pm 0,48
Площа крохмальних зерен у стромі хлоропласту, μm^2	1,63 \pm 0,23	0,14 \pm 0,10

органели занурених у воду вай, вірогідно, виконують допоміжну функцію, забезпечуючи незначну частку продуктів первинного синтезу – цукрів у вегетуючої в повітряно-водних умовах папороті *S. natans*.

У клітинах паренхіми обох типів вай на стадії формування спорокарпіїв відмічено деструктивні зміни в будові хлоропластів. Зокрема, зафіксовано руйнацію мембран гранальних тилакоїдів та деформацію ламел строми (рис. 3 А, 4 А). У стромі хлоропластів майже не було крохмальних зерен. Крім того, відбувалося набухання зовнішньої мембрани хлоропластів, спостерігалися зміни електронної щільності строми. Характерною особливістю хлоропластів *S. natans* у цей період є наявність великої кількості пластоглобул у стромі, які розташовуються рядами (рис. 3 А), часто в периферійній частині хлоропластів плаваючих вай, зберігаючи контакт з ламелами строми.

Поява великої кількості пластоглобул свідчить про високий рівень окислювальних процесів у клітинах та стресовий стан, викликаний дією світла надмірної інтенсивності або високої температури (Austin 2006; Bréhélin et al., 2007). В одношаровій ліпідній оболонці пластоглобул присутні ліпідні компоненти тилакоїдних мембран, тоді як у їхньому ядрі знайдені структурні протеїни та ензими. Із пластоглобулами асоціюється ряд

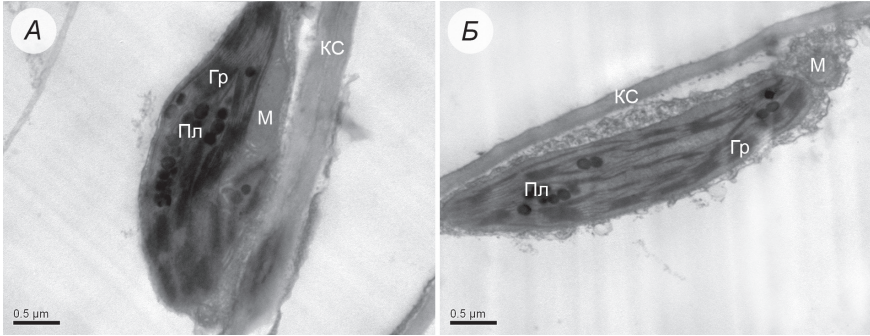


Рис. 3. Хлоропласт із частково зруйнованою мембранною системою (А) та хлоропласт з інтактними мембранами (Б) у клітинах паренхіми плаваючої ваї *Salvinia natans* у фазі формування спорокарпіїв, $\times 15000$. Умовні скорочення: Гр – грана, КС – клітинна стінка, М – мітохондрія, Пл – пластоглобула

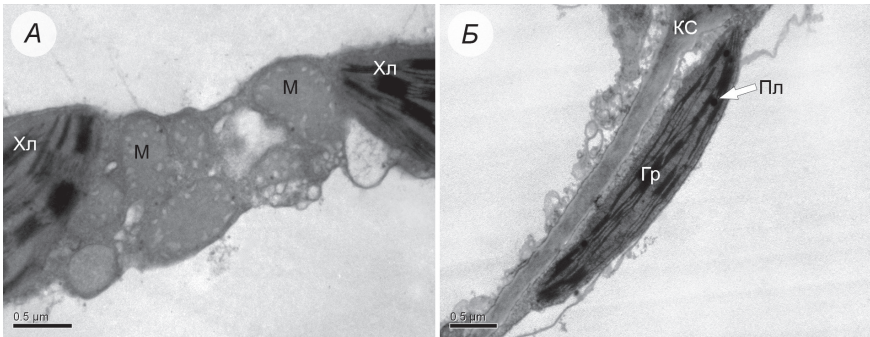


Рис. 4. Хлоропласти із частково зруйнованою мембранною системою та мітохондрії (А) і хлоропласт з інтактними мембранами (Б) у клітинах паренхіми зануреної ваї *Salvinia natans* у фазі формування спорокарпіїв, $\times 15000$. Умовні скорочення: Хл – хлоропласт, Гр – грана, КС – клітинна стінка, М – мітохондрія, Пл – пластоглобула

жиророзчинних речовин (Spicher, Kessler, 2015). Утворення значної кількості пластоглобул на завершальній фенологічній фазі розвитку спорофіта *S. natans* співпадає з реутилізацією хлоропластів при старінні папороті. Отже, у цей період можна констатувати практично повне перетворення частини популяції хлоропластів на структури, які за будовою нагадують хромопласти, що частково або повністю втратили здатність до фотосинтезу. Водночас у клітинах паренхіми плаваючих і занурених ваї зафіксовано наявність (до 40% переглянутих)

цілком інтактних хлоропластів (рис. 3 Б, 4 Б). Це вказує на протікання фотосинтетичного процесу на завершальних стадіях вегетації рослини, що важливо для дозрівання спорокарпіїв зі спорами. У клітинах занурених вай *S. natans* хлоропласти часто контактують з 2-3 і більше мітохондріями округлої або овальної форми з добре розвиненою системою крист (рис. 4 А). В окремих випадках ми спостерігали шість контактуючих з хлоропластом мітохондрій.

Проведені дослідження виявили чіткі відмінності в ультраструктурній будові хлоропластів вай двох типів у *S. natans*. Зокрема, у хлоропластах плаваючих вай наявна велика кількість гран, що складаються з 4–7 тилакоїдів, а крохмальні зерна формуються із значними розмірами. Ультраструктура фотосинтезуючих органел занурених вай частково подібна до такої у підводних листків інших видів водних рослин і, очевидно, зумовлена розширенням світлозбиральних комплексів за рахунок хлорофілу *b* і каротиноїдів, проте звичайно не набуває значних структурних адаптаційних пристосувань до умов постійного затінення. Іншою особливістю структури хлоропластів занурених вай є мала кількість крохмалю, а саме зменшення кількості хлоропластів із крохмалем майже на порядок. У фазі формування спорокарпіїв з початком відмирання вегетативних органів мембранна система хлоропластів у клітинах вай руйнується, в їхній стромі з'являється велика кількість пластоглобул. При цьому значна частина популяції хлоропластів зберігає цілком інтактну структуру, забезпечуючи успішне дозрівання генеративних органів рослини.

Функціональний стан хлорофілу визначали на флуориметрі, реєструючи масив даних у режимі реального часу на комп'ютері, обладнаному аналого-цифровим перетворювачем зі спеціалізованою програмою. З отриманих показників розраховували максимальний (F_v/F_{max}) та ефективний (ФPSII) квантові виходи, фотохімічне (qP) і нефотохімічне гасіння (NPQ) за формулами (Maxwell, Johnson, 2000; Корнеєв, 2002; Brestic, Zivcak, 2013).

Дослідження ефективності використання енергії світла виявило відмінності у функціонуванні фотосинтетичного апа-

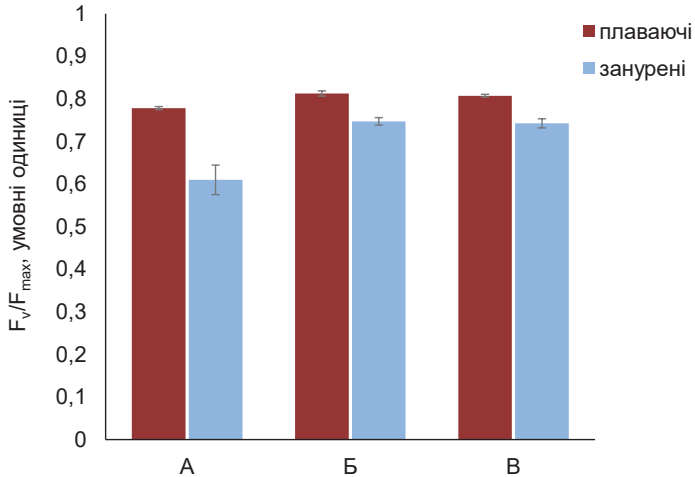


Рис. 5. Максимальний потенційний квантовий вихід фотохімічних реакцій ФСII в органах *Salvinia natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта: А – інтенсивного росту, Б – стаціонарного росту, В – формування спорокарпіїв

рату як на рівні органів папороті *S. natans*, так і в залежності від фази розвитку спорофіта. Відомо, що максимальний потенційний квантовий вихід фотохімічних реакцій ФСII (F_v/F_{max}) характеризує ступінь її неушкодженості. Зміни в активності ФСII виникають під час фотоінгібування, обумовленого неадаптованістю фотосинтетичного апарату (ФСА) до дії світла певної інтенсивності, а також через патогенне ураження, посуху тощо (Корнеев, 2002; Brestic, Zivcak, 2013). Максимальний можливий рівень квантового виходу (0,823) характеризує оптимальний стан ФСА, а значення нижче 0,5 – глибоке пошкодження (Johnson et al., 1993; Rohacek et al., 2008). Нами встановлено, що у фазі інтенсивного росту спорофіта цей показник у занурених ваях складав 0,610, у плаваючих 0,778, що свідчить про незавершеність формування ФСА (рис. 5). У фазі стаціонарного росту спорофіта й формування спорокарпіїв показник потенційного квантового виходу становив 0,810 у плаваючих і 0,745 у занурених ваях.

Показники ефективного квантового виходу ФСII (Φ_{PSII}) та фотохімічного гасіння (qP) за різної інтенсивності освітлення

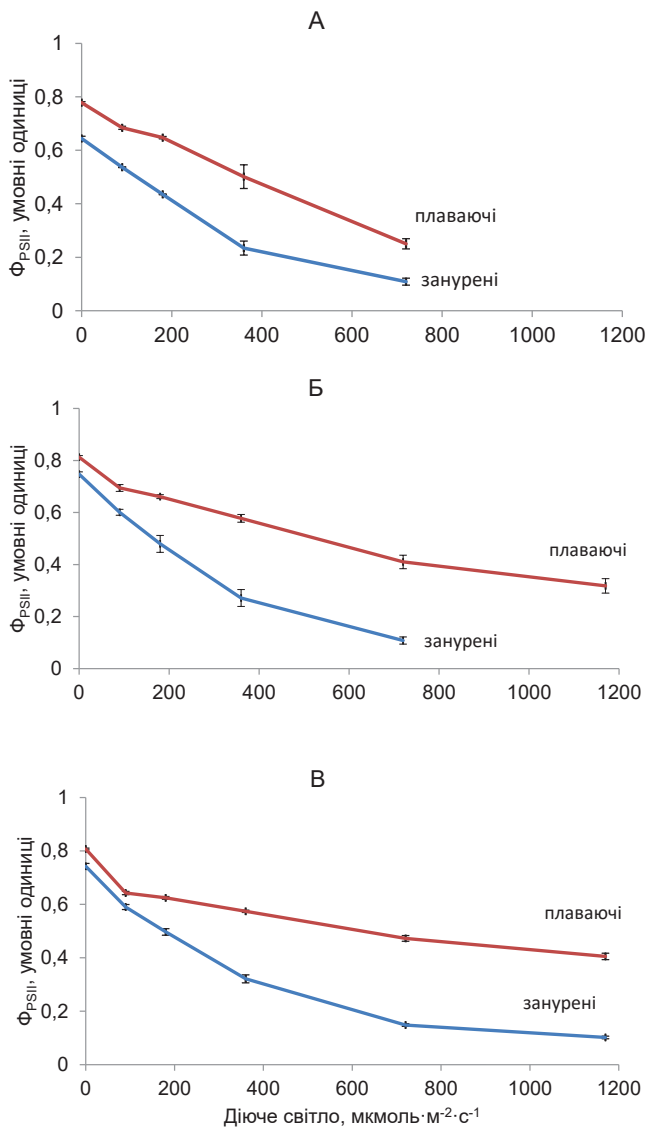


Рис. 6. Залежність ефективного квантового виходу (Φ_{PSII}) від інтенсивності діючого світла у плаваючих і занурених ваях *Salvinia natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта: А – інтенсивного росту, Б – стаціонарного росту, В – формування споркарпіїв

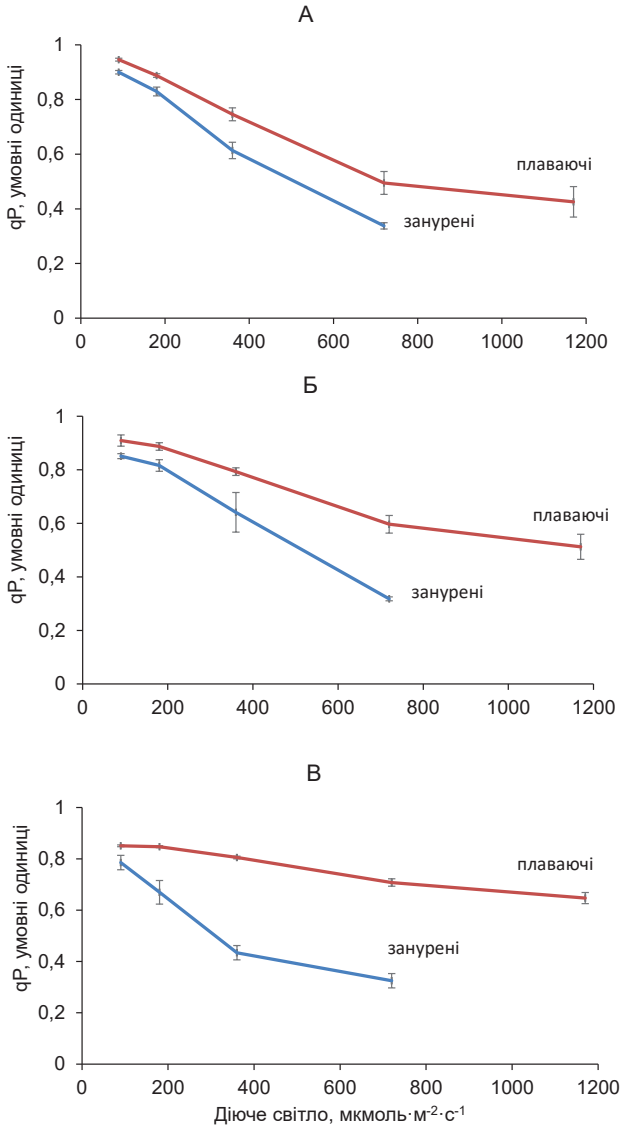


Рис. 7. Залежність фотохімічного гасіння (qP) від інтенсивності діючого світла у плаваючих і занурених ваях *Salvinia natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта: А – інтенсивного росту, Б – стаціонарного росту, В – формування спорокарпіїв

були вищими у плаваючих ваях на всіх досліджених фенологічних фазах розвитку спорофіта (рис. 6, 7). Слід зазначити, що плаваючі ваї навіть за умов максимальної інтенсивності світла $1170 \mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ мали високі показники Φ_{PSII} і qP , які дорівнювали 0,45 та 0,65 відповідно.

Причиною цього є значна адаптаційна спроможність плаваючих вай, котрі у природних умовах нерідко зазнають дії світла, інтенсивність якого перевищує наведений показник. У занурених ваях показники Φ_{PSII} і qP за дії світла інтенсивністю понад $200 \mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ були значно нижчими (рис. 6, 7). Отримані результати свідчать про зменшення частки енергії світла, яка використовується для фотохімічних реакцій, а також сповільнення електронного транспорту. Ми встановили, що в плаваючих ваях показники Φ_{PSII} та qP зростали у фазах росту спорофіту й формування спорокарпіїв, що свідчить про більш ефективне протікання реакцій темної фази фотосинтезу, передусім про зростання активності ключового ферменту циклу Кальвіна–Рубіско. Для занурених вай показники ефективного квантового виходу та фотохімічного гасіння фотосинтезу були стабільно низькими на всіх досліджених фенологічних фазах. Фотоінгібування пов'язують з низьким вмістом Рубіско в стромі хлоропластів (Genty et al., 1998; Demming-Adams, 2006). Саме це обумовлює фізіологічний ліміт активності темнових фотосинтетичних реакцій, виявлений нами в хлоропластах занурених вай.

Відмінність між ваями була більш виразною для величини Φ_{PSII} , ніж qP . Відомо, що величина qP відображає пропускну здатність фотосинтетичного електрон-транспортного ланцюга і не залежить від нефотохімічних процесів гасіння енергії, у т.ч. пошкодження фотосистем, тоді як величина Φ_{PSII} обернено залежить від цих процесів (Maxwell, Johnson, 2000; Корнеєв, 2002). Отже, можна припустити, що основною причиною виявленої нами відмінності у значенні Φ_{PSII} між плаваючими та зануреними ваями є різні рівні нефотохімічного гасіння енергії,

яке складається з регульованого гасіння в антені (активна складова) та фотопошкодження ФСII (пасивна складова).

Величина нефотохімічного гасіння NPQ відображає збільшення рівня дисипації енергії поглинутого світла у вигляді теплового випромінення. Даний механізм забезпечує захист реакційних центрів за умов, коли інтенсивність світла перевищує оптимальну (Maxwell, Johnson, 2000). Показник NPQ зафіксовано нами у межах 0,9–2,4 (рис. 8), що свідчить про надійну роботу механізму дисипації надлишкової енергії.

У *S. natans* значення величин NPQ плавно підвищувалось зі збільшенням інтенсивності світла й було максимальним при $1170 \mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Ці показники NPQ для занурених вай були значно вищими на фенологічних фазах Б і В (рис. 8), ніж у плаваючих вай у ті самі фази, що свідчить про низьку ефективність фотосинтезу та високий рівень захисних механізмів.

Отже, в результаті досліджень виявлено, що плаваючі вай характеризуються ефективною роботою фотосинтетичного електрон-транспортного ланцюга, що сприяє адаптації до умов інтенсивного освітлення. Низька ефективність фотосинтезу в занурених ваях за умови максимального освітлення, вірогідно, обумовлена надлишковою кількістю світлозбиральних комплексів, що необхідно для оптимального використання світла впродовж доби або ж для затінення інших занурених фотосинтезуючих організмів, які є конкурентами за ресурси (Melis, 2009).

За біохімічним аналізом виявлено присутність хлорофілів *a* та *b* й каротиноїдів у ваях *P. aculeatum* на всіх фенологічних фазах розвитку спорофіту. Вміст фотосинтетичних пігментів у ваях зростав при проходженні спорофітом фенологічних фаз розвитку та характеризувався наявністю двох піків – літнього й зимового, що припадали на фази спороношення й зимової вегетації (рис. 9).

Фаза спороношення припадала на період завершення формування листового покриву крон дерев верхнього ярусу, що призводило до зменшення інтенсивності освітлення папоротей.

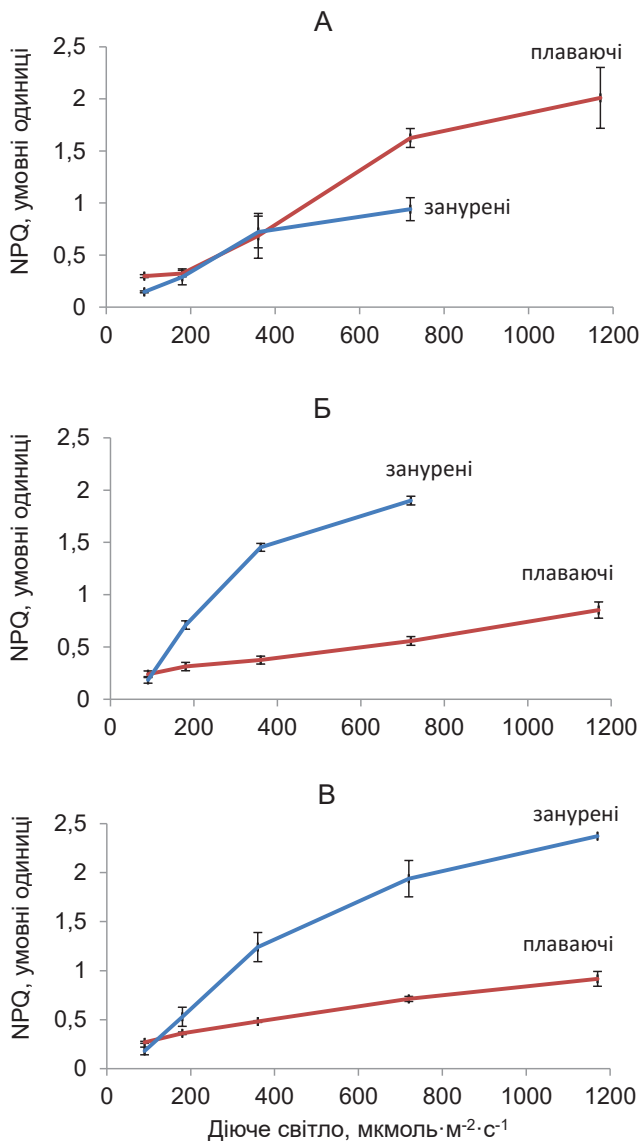


Рис. 8. Залежність ефективного нефотохімічного гасіння (NPQ) від інтенсивності діючого світла у плаваючих та занурених ваях *Salvinia natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта: А – інтенсивного росту, Б – стаціонарного росту, В – формування спорокарпіїв

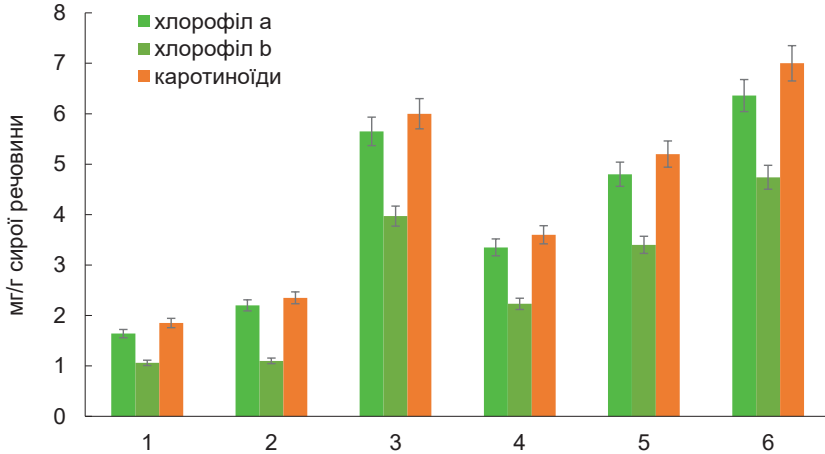


Рис. 9. Вміст фотосинтетичних пігментів у ваях *Polystichum aculeatum* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта: 1 – інтенсивного росту, 2 – формування сорусів, 3 – спороношення, 4 – літньої вегетації, 5 – осінньої, 6 – зимової

Сума хлорофілів *a* та *b* при цьому зростала вчетверо порівняно із фазою інтенсивного росту (табл. 3), коли інтенсивність освітлення була значно вищою. Відомо, що зростання сумарного вмісту хлорофілів *a* та *b* при зниженні інтенсивності освітлення розглядається як адаптивна реакція, результатом якої є поліпшення світлозбиральних властивостей фотосинтетичного апарату (Bailey et al., 2004).

Специфічною ознакою вай *P. aculeatum* виявився відносно високий вміст каротиноїдів (рис. 9). У фазі спороношення спостерігалось значне збільшення вмісту каротиноїдів, котрі, за низької інсоляції виконують світлозбиральну функцію (Johnson et al., 2000). Це, в свою чергу, є додатковим адаптивним фактором для успішного існування папоротей в умовах підліску.

Високий вміст каротиноїдів, відзначений взимку, коли зростає інсоляція рослин нижнього ярусу через відсутність листяного покриву у верхніх ярусах, пов'язаний, на нашу думку, із фотопротекторною функцією цих пігментів. Так, у роботах інших дослідників встановлено, що при надмірній інсоляції каротиноїди захищають фотосинтетичний апарат

Таблиця 3. Співвідношення фотосинтетичних пігментів у ваях *Polystichum aculeatum* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта

Фенологічна фаза розвитку	$a+b$	a/b	$a+b$ /каротиноїди
Інтенсивний ріст	2.7	1.5	1.5
Формування сорусів	3.3	2.0	1.4
Спороношення	9.6	1.4	1.6
Літня вегетація	5.6	1.5	1.6
Осіння вегетація	8.2	1.4	1.6
Зимова вегетація	11.1	1.3	1.5

від фотоінгібування (Navaux et al., 2000; Bailey et al., 2004). Стійкість фотосинтетичного апарату рослин формується за рахунок зміни концентрації і перерозподілу зелених і жовтих пігментів у світлозбиральному комплексі. Важливу роль у цьому відіграють каротиноїди, які задіяні в гасінні триплетного стану хлорофіла, забираючи від нього енергію, і запобігають утворенню синглетного кисню (Vuchov, 2004).

Відомо, що у квіткових рослин за низької інтенсивності світла відбувається зменшення співвідношення хлорофіл a/b , що свідчить про більш високий відносний вміст пігмент-зв'язуючих протеїнів світлозбирального комплексу фотосистеми II (Leong, Anderson, 1984). Співвідношення хлорофілів a/b у ваях *P. aculeatum* для всіх досліджених фенологічних фаз було низьким і не перевищувало 2 (табл. 3). У порівнянні з квітковими рослинами нижнього ярусу (Athanasίου et al., 2010) загальний вміст пігментів у ваях *P. aculeatum* був дещо нижчим. Показано, що вміст фотосинтетичних пігментів залежить не лише від інтенсивності та спектрального складу світла (Lichtenthaler et al., 2007; Torchiу et al., 2005), а й від фізіологічного стану рослинної клітини, і постійно контролюється сигналами, що надходять від атрагуючих центрів рослини (Сиваш та ін., 2001)

Ультраструктурні дослідження виявили, що замикаючі клітини продохів *P. aculeatum* мають незначний об'єм цитоплазми з великими хлоропластами, строма кожного з яких щільно заповнена кількома крохмальними зернами (рис. 10), що характерно для багатьох видів рослин (Evert, 2007).

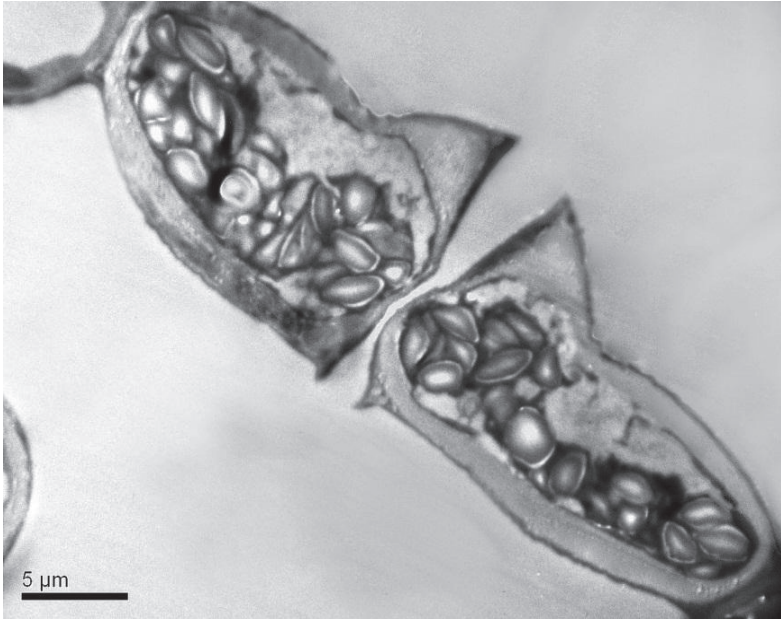


Рис. 10. Переріз замикаючих клітини продихів на абаксіальній стороні ваї *Polystichum aculeatum*

Для ваї папоротей, в т. ч. *P. aculeatum*, та плаунів характерна наявність хлоропластів у клітинах верхньої та нижньої епідерми. Голо- та покритонасінні рослини, за виключенням кількох видів, містять хлоропласти лише у замикаючих клітинах продихів. Водночас, види папоротей, що ростуть на добре освітлених ділянках, серед яких верховий епіфіт *Elaphoglossum lingua* та високогірний вид *Notholaena affinis*, не містять хлоропластів у епідермальних клітинах (Vasco et al., 2013).

Мезофіл сегментів другого порядку ваї *P. aculeatum* – нещільний, відносно однорідний. Немає чіткого розділення на палисадну та губчасту паренхіму. Проте, навіть у ваях, які закінчили свій ріст, клітини мезофілу значно варіюють за розміром (рис. 11 А, Б). Товщина клітинних стінок також коливається у широких межах (табл. 4).

Клітинні стінки паренхімних клітин *P. aculeatum* товщі, ніж в інших видів папоротей (Nishida et al., 2015). Відомо, що у

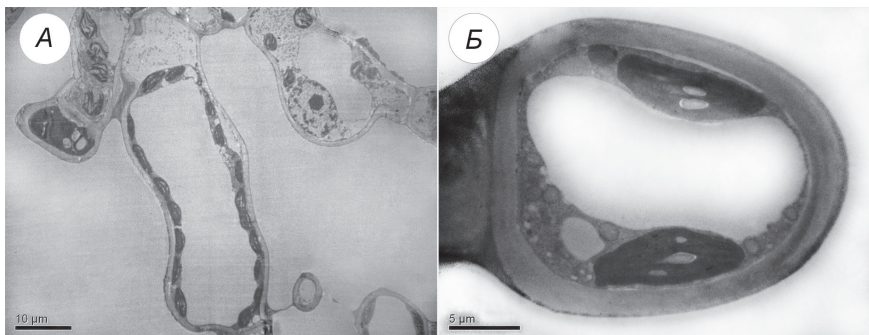


Рис. 11. Фрагмент мезофілу сегментів другого порядку вай (А) й переріз окремої клітини (Б) *Polystichum aculeatum* у фазі інтенсивного росту спорофіта

Таблиця 4. Морфометричні та ультраструктурні характеристики вай *Polystichum aculeatum* у фазі інтенсивного росту

Показник	Величина
Товщина пластинки ваї, μm	$234,45 \pm 9,36$
Внутрішній повітряний простір, %	$27,46 \pm 8,12$
Середня площа перерізу клітини мезофілу, μm^2	$279,84 \pm 26,86$
Кількість хлоропластів на перерізі клітини	$6,86 \pm 0,48$
Товщина стінки клітин мезофілу, μm	$0,73 \pm 0,23$

фотосинтезуючих органах рослин, особливо папоротей, дифузія газів крізь клітинні стінки відбувається повільно. У свою чергу, внутрішній повітряний простір займає понад 25% об'єму ваї *P. aculeatum* (табл. 4), що, є показником ефективного газообміну і, відповідно, проходження фотосинтетичних процесів (Nishida et al., 2015).

У фазі інтенсивного росту й формування сорусів у клітинах мезофілу вай були виявлені дві ультраструктурні видозміни (типи) хлоропластів. Перший тип – хлоропласти округлої форми з відносно електронно-нещільною строюю та гранами, сформованими малою кількістю тилакоїдів (рис. 12 А, Б), має багато спільних рис із хлоропластами вегетативних пагонів *Equisetum arvense* (Сытник и др., 2013). Другий тип формують хлоропласти видовжені, лінзовидної форми з електронно-щільною строюю і гранами, які щільно наповнюють їхній

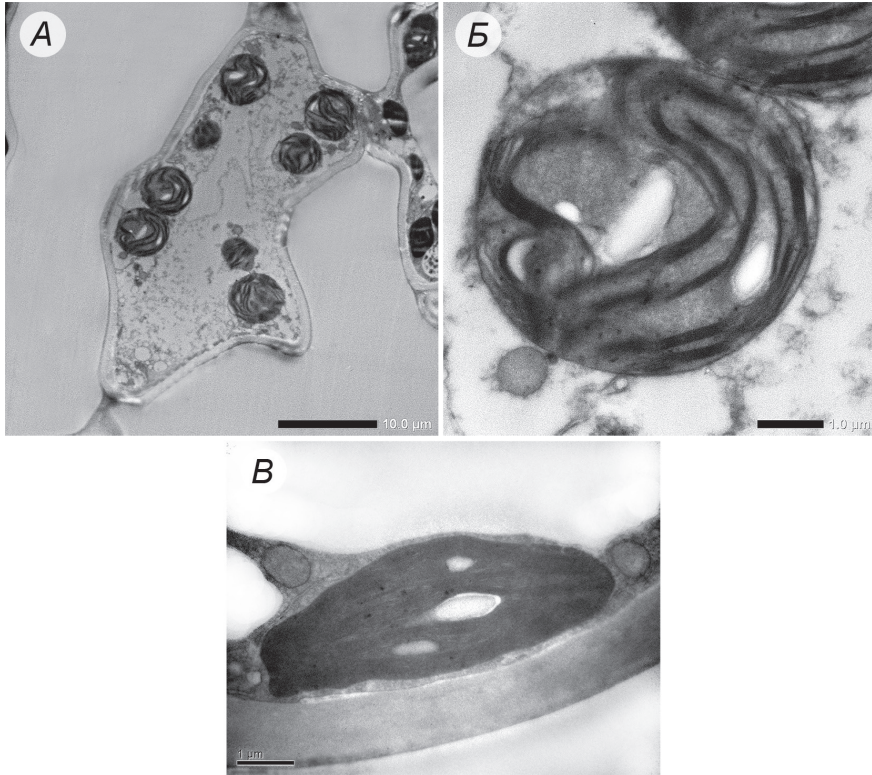


Рис. 12. Клітина мезофілу вай *Polystichum aculeatum* з хлоропластами округлої форми (А), окремий хлоропласт (Б), хлоропласт лінзовидної форми із щільними гранами й крохмальними зернами у фазі формування сорусів (В). Масштаб: 10 мкм (А), 1 мкм (Б, В)

об'єм (рис. 12 В). Такі хлоропласти за ультраструктурою більш схожі на фотосинтетичні органели покритонасінних рослин (Evert, 2007; Кочубей и др., 2014). Диференціація хлоропластів за ультраструктурою не пов'язана з певними анатомічними ділянками пластинки вай. У межах одного ультратонкого зрізу траплялись клітини з хлоропластами обох типів. Однак у межах перерізу однієї клітини, як правило, можна було виявити хлоропласти однакової форми й подібної структури.

Хлоропласти в клітинах мезофілу вай відрізнялись за співвідношенням довжина/ширина (товщина) і площею

Таблиця 5. Ультраструктурні характеристики хлоропластів клітин мезофілу вай *Polystichum aculeatum* у фазі формування сорусів

Показник	Хлоропласти	
	округлі	лінзовидні
Середня ширина хлоропласта (довга вісь), μm	5,12 \pm 0,10	5,87 \pm 0,14
Середня товщина хлоропласта (коротка вісь), μm	4,17 \pm 0,22	2,22 \pm 0,15
Співвідношення довжина хлоропласта до його ширини	1,23	2,64
Площа перерізу хлоропласта, μm^2	18,31 \pm 1,16	9,87 \pm 0,20
Середня кількість гран на переріз одного хлоропласта	15,09 \pm 0,16	15,18 \pm 0,11
Середня кількість тилакоїдів у грані	9,45 \pm 0,18	14,45 \pm 0,19
Середня кількість крохмальних зерен на перерізі одного хлоропласта	1,27 \pm 0,27	3,18 \pm 0,50
Площа крохмальних зерен у стромі хлоропласта, μm^2	0,93 \pm 0,41	2,17 \pm 0,43

крохмальних зерен, яка була більшою у лінзовидних хлоропластів, що опосередковано може свідчити про вищу продуктивність (табл. 5).

Мітохондрії клітин паренхіми вай *P. aculeatum* у період закінчення фази інтенсивного росту та на початку фази формування сорусів мали ортодоксальну ультраструктуру. Середній діаметр перерізу мітохондрій складав 1,84 μm . Зовнішня мембрана була контрастною, електронно-щільною. Мембрани крист характеризувалися нижчою електронною щільністю. Матрикс органел однорідний, незернистий.

Нами встановлено, що кореневище *P. aculeatum* сформоване переважно провідною тканиною та паренхімою. Зовнішні шари кореневища містять значну кількість механічної тканини. Покривна тканина, крім захисного шару кутикули, формує на поверхні шар лусок і відмерлих волокон. Відомо, що паренхіма кореневища папоротей виконує запасну функцію (Roux, Van Wuyk, 2000). У клітинах паренхіми кореневища ми виявили значну кількість амілопластів (рис. 13 А, Б), наповнених крохмальними зернами. Вони не мали розвиненої внутрішньої мембранної системи і були подібні до запасуючих органел клітин паренхіми кореневища *E. arvense*. (Бабенко та ін., 2015). Значна кількість крохмальних гранул містилася в кореневищах у весняний та осінній періоди.

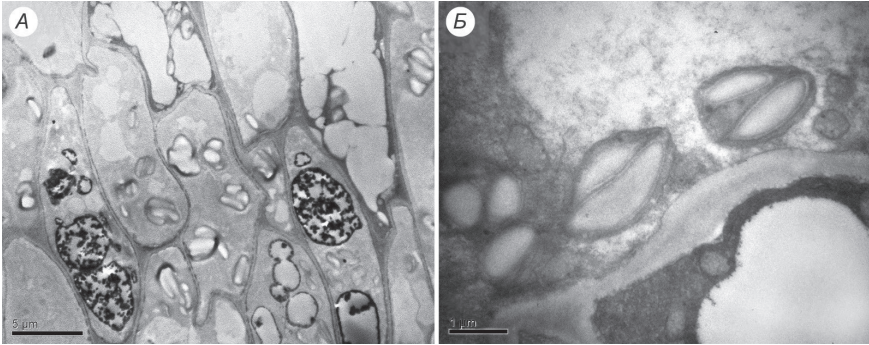


Рис. 13. Клітини запасуючої паренхіми кореневища *Polystichum aculeatum* у фазі формування сорусів (А); фрагмент клітини основної тканини (паренхіми) кореневища з амілопластами, заповненими крохмальними зернами (Б). Масштаб: 5 мкм (А), 1 мкм (Б)

У зразках вай, відібраних у фазі осінньої вегетації, в клітинах мезофілу спостерігалось значне руйнування і набухання ламел строми хлоропластів (рис. 14 А), часткова деструкція мембран тилакоїдів, що формують гранальні комплекси, і значне зменшення кількості запасного крохмалю (рис. 14 А, Б). Водночас мембрани тилакоїдів сусідніх гран у межах однієї органели часто залишалися інтактними. Ймовірно, такі деструктивні процеси відбувалися через зниження температури середовища.

Ще однією зміною, пов'язаною зі зниженням температури на тлі значної денної сонячної активності, була поява у стромі хлоропластів численних великих пластоглобул (рис. 14 В, Г). Вони найчастіше з'являлись у центральній частині хлоропластів, зберігаючи контакт з ламелами строми. Відомо, що поява великої кількості пластоглобул свідчить про високий рівень окислювальних процесів у клітинах, іноді про стресовий стан, зокрема внаслідок дії світла надмірної інтенсивності або високої чи низької температури (Austin et al., 2006; Bréhélin et al., 2007). Утворення значної кількості пластоглобул упродовж осінньої вегетації може бути пов'язане зі старінням вай *P. aculeatum*.

У фазі осінньої вегетації хлоропласти на зрізах мали переважно линзовидну форму. Водночас ми спостерігали значне

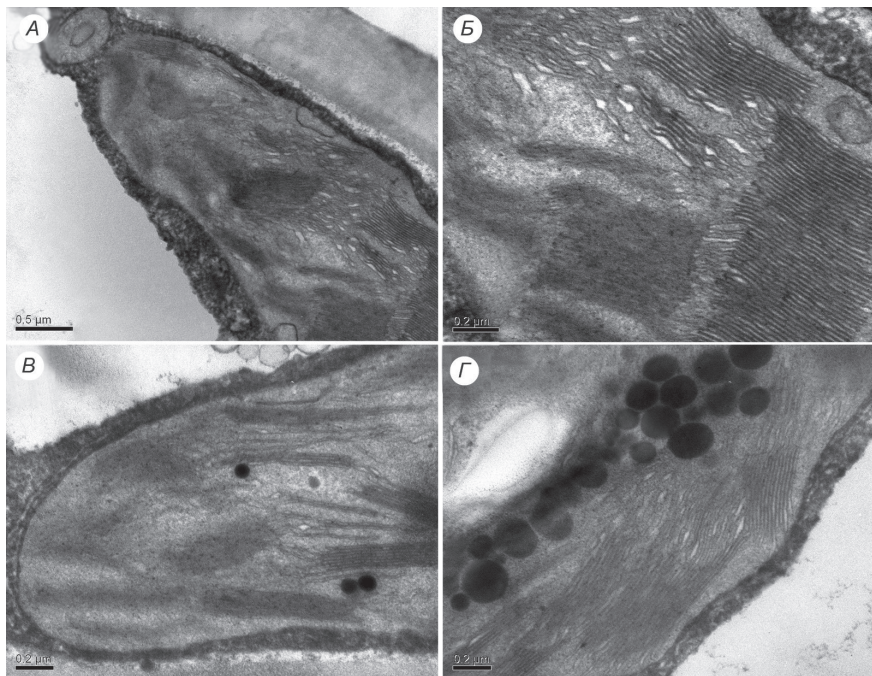


Рис. 14. Фрагменти (А, Б) хлоропластів у клітинах мезофілу вай *Polystichum aculeatum* у фазі осінньої вегетації з частково зруйнованими тилакоїдами та деформованими ламелами строми, пластоглобули в строми хлоропластів (В, Г). Масштаб: 0,5 мкм (А), 0,2 мкм (Б, В, Г)

втягування частини хлоропластів з помітним руйнуванням мембран тилакоїдів гран. Зафіксовано також появу хлоропластів з неконтрастними мембранами та електронно-щільною стромою. В таких органелах іноді фіксували наявність крохмальних зерен.

На відміну від фази формування сорусів, коли клітинні органи розташовувалися в безпосередній близькості до плазмалем. Під час осінньої вегетації для клітин паренхіми сегментів вай *P. aculeatum* було характерним скупчення мітохондрій та інших органел ближче до центру клітин, іноді навколо ядра. При цьому значних змін в ультраструктурній будові мітохондрій у фазі осінньої вегетації виявлено не було.

Отже, у фотосинтетичних органелах клітин мезофілу вай вічнозеленої папороті *P. aculeatum* восени відбувалися

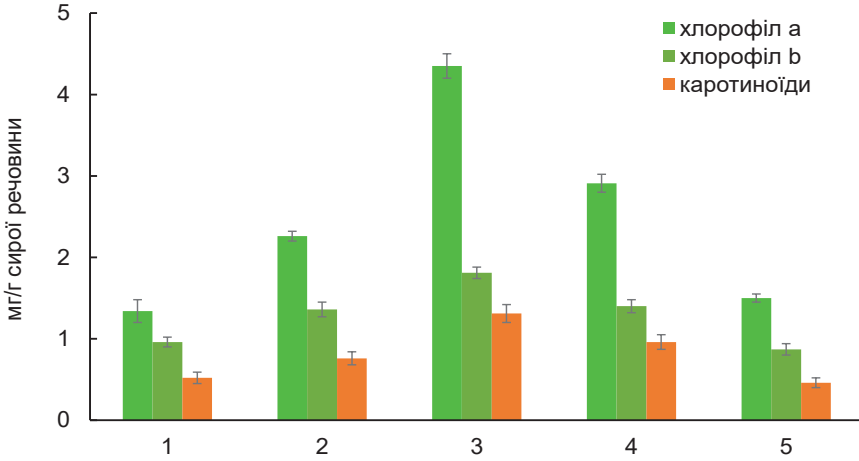


Рис. 15. Вміст фотосинтетичних пігментів у ваях *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта: 1 – інтенсивного росту, 2 – формування сорусів та спор, 3 – дозрівання спор, 4 – спороношення, 5 – завершення вегетації

деструктивні перетворення внаслідок дії низьких температур і різних умов освітлення. Подібні зміни в інших вічнозелених рослин призводять до зниження ефективності фотосинтетичних процесів (Öquist, Huner, 2003). Незважаючи на високий вміст фотосинтетичних пігментів і, відповідно, збереження темно-зеленого забарвлення вай протягом осені та зими, значні перебудови ультраструктури хлоропластів в осінній період вегетації *P. aculeatum* також свідчать про структурні обмеження фотосинтетичного процесу.

Dryopteris filix-mas належить до сциофітів і росте переважно в затінку, створеному рослинами верхнього ярусу. Водночас окремі представники цього виду, що ростуть біля підніжжя гір і в розломах скель, здані витримувати значну сонячну інсоляцію. На всіх фенологічних фазах розвитку спорофіту *D. filix-mas* у ваях були виявлені хлорофіли *a* та *b* і каротиноїди. Вміст фотосинтетичних пігментів зростав упродовж перших трьох досліджуваних фаз (рис. 15). У червні, на самому початку фази висівання спор, що співпадала з активним ростом крон дерев

Таблиця 6. Співвідношення фотосинтетичних пігментів у ваях *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіта

Фенологічна фаза	$a+b$	a/b	$a+b/\text{кар.}$
Інтенсивного росту	2,30	1,28	4,42
Формування сорусів та спор	3,62	1,66	4,76
Дозрівання спор	6,16	2,40	4,70
Спороношення вегетації	4,31	2,08	4,48
Завершення вегетації	2,37	1,72	5,15

верхнього ярусу, суттєво зменшувалась інтенсивність освітлення папороті. Сума хлорофілів a та b при цьому зростала майже втричі порівняно із фазою інтенсивного росту (табл. 6), коли рівень освітлення вай папороті був значно вищим. Зростання сумарного вмісту хлорофілів a та b при зниженні інтенсивності освітлення розглядається як адаптивна реакція, результатом якої є збільшення світлозбиральних пігмент-білкових комплексів фотосинтетичного апарату (Bailey et al., 2004).

У фазах дозрівання спор і спороношення зростав вміст каротиноїдів (рис. 15), які за умов низької інсоляції виконують світлозбиральну функцію (Johnson et al., 2000). Інформативним показником стану фотосинтетичного апарату за несприятливих умов і під час старіння є співвідношення суми хлорофілів $a+b$ /каротиноїди (Киризий и др., 2014). Чим вищий цей показник, тим більше ушкоджень, обумовлених процесами старіння або ж дією стресорів. Величина такого співвідношення у фазі завершення вегетації була значно більшою, ніж на початкових фазах розвитку (табл. 6). Як відомо, вміст хлорофілів і співвідношення фотосинтетичних пігментів визначаються факторами навколишнього середовища й періодами розвитку рослин. Здатність рослин за будь-яких змін погодних умов протягом вегетаційного періоду ефективно використовувати світлову енергію сонця свідчить про високий адаптаційний потенціал, що прослідковується в динаміці зміни вмісту зелених пігментів у *D. filix-mas*. Співвідношення між хлорофілами було максимальним у фазі дозрівання спор і знижувалось по завершенню вегетації (табл. 6).

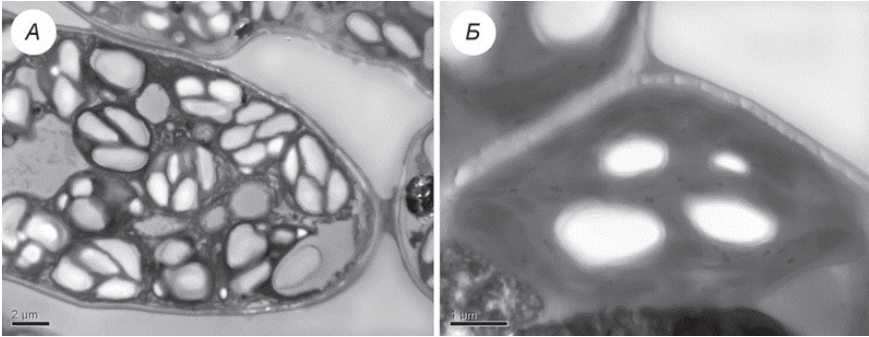


Рис. 16. Клітина мезофілу вай *Dryopteris filix-mas* з хлоропластами (А) і окремий хлоропласт, що містить великі крохмальні зерна (Б), на початку фази формування сорусів і спор. Масштаб: 2 мкм (А), 1 мкм (Б)

Dryopteris filix-mas зростає за умов досить низької інтенсивності освітлення і має специфічну структурно-функціональну організацію фотосинтетичного апарату. У фазі формування сорусів та спор фотосинтезуюча паренхіма папороті мала досить чітко розділення на палісадну й губчасту тканину, що засвідчує пристосування папороті до освітлених і затінених ділянок.

Клітини мезофілу вай на завершальній фазі інтенсивного росту та на початковій фазі формування сорусів і спор характеризувалися низкою особливостей. У клітинах паренхіми вай хлоропласти мали видовжену лінзовидну форму і розташовувалися біля плазмалеми. Фотосинтезуючі органили майже повністю заповнені мембранними компонентами з досить щільною упаковкою (рис. 16 А, Б). Строма відрізняється високою щільністю й відносно невеликим об'ємом. Хлоропласти містять великі крохмальні зерна і лише зрідка пластоглобули. За ультраструктурою популяція фотосинтетичних органел *D. filix-mas* має ряд характерних ознак, подібних до хлоропластів покритонасінних рослин (Кочубей и др., 2014). Це різко контрастує з *P. aculeatum*, у клітинах паренхіми якого містяться лінзовидні хлоропласти з електронно-щільною стромою і розвиненими гранальними комплексами, утвореними великою кількістю тилакоїдів, а також присутні округлі хлоропласти,

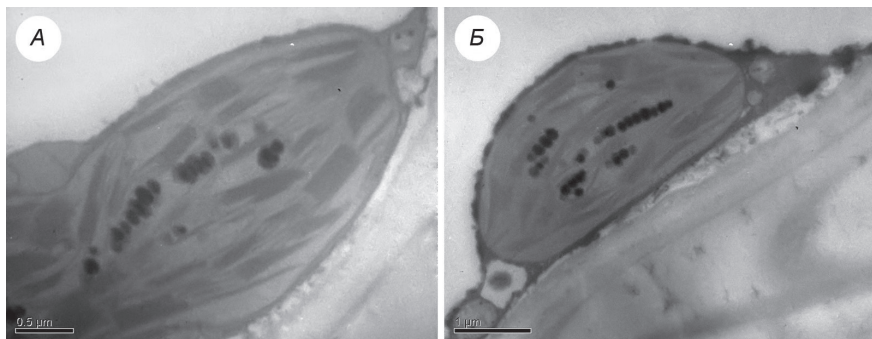


Рис. 17. Хлоропласти (А, Б) у клітинах мезофілу вай *Dryopteris filix-mas* у фазі завершення вегетації з частково деформованими ламелами строми та численними пластоглобулами. Масштаб: 0,5 мкм (А), 1 мкм (Б)

котрі за ультраструктурою більше нагадують фотосинтетичні органели хвоща польового (Щербатюк та ін., 2017).

З настанням осінніх похолодань у фазі завершення вегетації в клітинах вай відбуваються природні фізіологічні й структурні зміни, зумовлені поступовим відмиранням надземної частини. У цей період для паренхіми сегментів вай *D. filix-mas* характерне скупчення мітохондрій та інших органел ближче до центру клітин. Також змінюється форма хлоропластів, вони часто мають вирости. Зафіксована часткова деформація ламел строми. Кількість крохмальних зерен у пластидах значно зменшується, в більшості фотосинтетичних органел вони зникають зовсім (рис. 17 А, Б). При цьому органели, як правило, зберігають чітко виражену двомембранну оболонку. В цей період, частка строми в загальному об'ємі хлоропласта помітно збільшується.

Ще однією зміною, зафіксованою у фазі завершення вегетації й пов'язаною зі зниженням температури та значною денною сонячною активністю (значний рівень інсоляції), є поява у стромі хлоропластів пластоглобул (рис. 17 А, Б). Вони з'являються в центральній частині хлоропластів, зберігаючи контакт з ламелами строми і формуючи лінійні кластери. Утворення значної кількості пластоглобул упродовж осінньої вегетації спорофіту *D. filix-mas* може бути пов'язане зі старінням вай і, що дуже вірогідно для літньо-зеленого

виду, з реутилізацією частини компонентів фотосинтетичних органел після завершення формування спорангіїв зі спорами. Відповідно, відбувається перерозподіл реутилізованих речовин до кореневища для успішної перезимівлі.

Проведені нами ультраструктурні дослідження клітин вай *D. filix-mas* опосередковано довели, що зі зниженням температури внаслідок ферментативного гідролізу зникають крохмальні зерна й, відповідно, відбувається вивільнення низькомолекулярних вуглеводів. Цукри, в свою чергу, здатні гальмувати фотосинтетичний процес без суттєвої реутилізації пігментів, зокрема у вищих рослин (Сиваш та ін., 2001). Водночас відомо, що у фазі завершення вегетації восени може зменшуватись оводненість тканин. Це також впливає на вміст пігментів на одиницю ваги сирої речовини.

Таким чином, за проведеними дослідженнями нами виявлено, що максимальний вміст фотосинтетичних пігментів у ваях *D. filix-mas* припадає на фазу дозрівання спор при переході від вегетативного до репродуктивного періодів розвитку і співпадає зі значним затіненням папороті кронами рослин верхнього ярусу. Чітка диференціація паренхіми вай *D. filix-mas* на палісадну й губчасту паренхіму опосередковано засвідчує пристосованість папороті до росту як за умов затінення, так і достатньо інтенсивного освітлення. На будову хлоропластів мезофілу вай *D. filix-mas* суттєво впливають сезонні зміни. Часткова деформація ламел строми хлоропластів вказує на структурні обмеження при фотосинтетичному процесі в осінній період вегетації. Деструктивні зміни в хлоропластах збігалися в часі з природним процесом відмирання надземної частини папороті.

Література

- Бабенко Л.М., Щербатюк М.М., Косаківська І.В. Активність ліпоксигенази і ультраструктурна будова кореневища спороносного і вегетативного пагонів *Equisetum arvense* L. *Stud. Biol.* 2015. 9(1). С. 153–162.
- Киризий Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. *Фотосинтез. Ассимиляция CO₂ и механизмы ее регуляции.* Киев: Логос, 2014. Т. 2. 478 с.
- Кочубей С.М., Бондаренко О.Ю., Шевченко В.В. *Фотосинтез. Структурная организация и функциональные особенности световой фазы фотосинтеза.* Киев: Логос, 2014. Т. 1. 384 с.
- Корнеев Д.Ю. *Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла.* Киев: Альтерпрес, 2002. 188 с.
- Недуга О.М. *Гетерофілія у рослин.* Київ: Альтерпрес, 2011. 192 с.
- Щербатюк М.М., Бриков В.О., Мартин Г.Г. *Підготовка зразків рослинних тканин для електронної мікроскопії (теоретичні та практичні аспекти).* Київ: Талком, 2015. 62 с.
- Щербатюк М.М., Бабенко Л.М., Вашека О.В., Косаківська І.В. Пігменти й ультраструктурні особливості клітинних органел папороті *P. aculeatum* (L.) Roth. у різні фази розвитку. *Stud. Biol.* 2017. 11(2). С. 91–102.
- Сытников Д.М., Бабенко Л.М., Щербатюк Н.Н. Фотосинтетические пигменты и онтогенез *Equisetum arvense* L. *Вісник Одеськ. нац. ун-ту. Сер. Біологія.* 2013. 18(2). С. 50–60.
- Сиваш О.О., Михайленко Н.Ф., Золотарева О.К. Цукри як ключова ланка в регуляції метаболізму фотосинтезуючих клітин. *Укр. бот. журн.* 2001. 58(1). С. 121–127.
- Anten N.P.R. Optimal photosynthetic characteristics of individual plants in vegetation stands and implications for species coexistence. *Annals of Botany.* 2005. 95(3). P. 495–506.
- Athanasίου K., Dyson B.C., Webster R.E, Johnson G.N. Dynamic acclimation of photosynthesis increases plant fitness in changing environments. *Plant Physiol.* 2010. 152(1). P. 366–373.
- Austin J.R., Frost E., Vidi P-A., Kessler F., Staehelin L.A. Plastoglobules are lipoprotein subcompartments of the chloroplast that are permanently coupled to thylakoid membranes and contain biosynthetic enzymes. *Plant Cell.* 2006. 18. P. 1693–1703.
- Babenko L.M., Kosakivska I.V., Akimov Yu.M., Klymchuk D.O., Skaternaya T.D. Effect of temperature stresses on pigment content, lipoxygenase activity and cell ultrastructure of winter wheat seedlings. *Genetics and Plant Physiol.* 2014. 4(1-2). P. 117–125.
- Bailey S., Horton P., Walters R.G. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the relationship between photosynthetic function and chloroplast composition. *Planta.* 2004. 218(5). P. 793–802.

- Bréhélin C., Kessler F., Van Wijk K.J. Plastoglobules: versatile lipoprotein particles in plastids. *Trends Plant Sci.* 2007. 12. P. 260–266.
- Brestic M., Zivcak M. *PSII fluorescence techniques for measurement of drought and high temperature stress signal in crop plants: protocols and applications.* In: *Molecular Stress Physiology of Plants.* Eds G.R. Rout, A.B. Das. Dordrecht: Springer, 2013. P. 87–131.
- Buchov N.G. Dynamic light regulation of photosynthesis. *Rus. J. of Plant Physiol.* 2004. 51(6). P. 742–753.
- Demming-Adams B. Characteristics and species-dependent employment of flexible versus sustained thermal dissipation and photoinhibition. In: *Photoprotection, photoinhibition, gene regulation, and environment.* Eds B. Demmig-Adams, W.W. Adams III, A.K. Matoo. Dordrecht: Springer, 2006. P. 39–48.
- Evert R.F. *Esau's plant anatomy.* Third ed. Hoboken, New Jersey: Wiley Interscience, 2007. 607 p.
- Evert R.F., Eichhorn S.E., Raven P.H. *Raven Biology of Plants.* New York: W.H. Freeman and Co. Publ., 2013. 880 p.
- Gago J., Coopman R.E., Cabrera H.M., Hermida C., Molins A., Conesa M.À., Galmés J., Ribas-Carbó M., Flexas J. Photosynthesis limitations in three fern species. *Physiol. Plantarum.* 2013. 149(4). P. 599–611.
- Genty B., Briantais J.M., Baker N.R., The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta.* 1989. 990. P. 87–92.
- Havaux M., Bonfils J.-P., Lütz C., Niyogi, K.K. Photodamage of the photosynthetic apparatus and its dependence on the leaf developmental stage in the NPQ1 *Arabidopsis* mutant deficient in the xanthophyll cycle enzyme violaxanthin deepoxidase. *Plant Physiol.* 2000. 124. P. 273–284.
- Hietz P. Fern adaptations to xeric environments. In: *Fern Ecology.* Eds. K. Mehlreter, L.R. Walker, J.M. Sharpe. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2010. P. 140–176
- Johnson G.N., Rumsey F.J., Headley A.D., Sheffield E. Adaptation to extreme low light in the fern *Trichomanes speciosum.* *New Phytologist.* 2000. 148(3). P. 423–431.
- Johnson G.N., Young A.J., Scholes J.D., Horton P. The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Plant Cell and Environ.* 1993. 16. P. 673–679.
- Leong T.Y., Anderson J.M. Adaptation of the thylakoid membranes of pea chloroplast to light intensities. I. Study on the distribution of chlorophyll-protein complexes. *Photosynth. Res.* 1984. 5(2). P. 105–115.
- Lichtenthaler H.K., Ab A., Marek M.V., Kalina J., Urban O. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiol. Biochem.* 2007. 45. P. 577–588.

- Marbach B., Kainz C. *Farne, Moose und Flechten*. München: BLV Buchverlag GmbH & Co KG, 2010. 96 p.
- Maxwell K., Johnson G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J. Exp. Bot.* 2000. 345(51). P. 659–668.
- Melis A. Solar energy conversion efficiencies in photosynthesis: minimizing the chlorophyll antennae to maximize efficiency. *Plant Sci.* 2009. 177. P. 272–280.
- Nedukha O.M. Anatomical, ultrastructural and biochemical signs of *Trapa natans* leaves adaptation to submergence in natural water habits. In: *Plant Functions under Environmental Stress*. Eds M.C. Grzesiak, A. Rzepka, T. Hura, S. Grzesiak. Kraków: The F. Gorski Institute of Plant Physiology Polish Acad. Sci., 2013. P. 123–135.
- Nielsen S.L. A comparison of aerial and submerged photosynthesis in some Danish amphibious plants. *Aquat. Bot.* 1993. 45. P. 27–40.
- Nishida K., Kodama N., Yonemura S., Hanba Y.T. Rapid response of leaf photosynthesis in two fern species *Pteridium aquilinum* and *Thelypteris dentata* to changes in CO₂ measured by tunable diode laser absorption spectroscopy. *J. Plant Res.* 2015. 128. P. 777–789.
- Öquist G., Huner N.P.A. Photosynthesis of overwintering evergreen plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2003. 54. P. 329–355.
- Page C. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Rev. of Palaeobot. and Palynol.* 2002. 119. P. 1–33.
- Rohacek K., Soukupova J., Bartak M. Chlorophyll fluorescence: a wonderful tool to study plant physiology and plant stress. In: *Plant cell compartments – selected topics*. Ed. B. Schoefs. Kerala: Trivandrum, 2008. P. 41–104.
- Roux J.P., Van Wyk A.E. Morphology and anatomy of the rhizome and frond in the African species of *Polystichum* (*Pteropsida: Dryopteridaceae*). *Bothalia*. 2000. 30(1). P. 57–68.
- Spicher L., Kessler F. Unexpected roles of plastoglobules (plastid lipid droplets) in vitamin K1 and E metabolism. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2015. 25. P. 123–129.
- Topchiy N.M., Sytnik S.K., Syvash O.O., Zolotareva O.K. The effect of additional red irradiation on the photosynthetic apparatus of *Pisum sativum*. *Photosynthetica*. 2005. 43(3). P. 451–456.
- Valladares F. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. In: *Progress in Botany*. Berlin; Heidelberg: Springer, 2003. P. 439–471.
- Vasco A., Moran R.C., Ambrose B.A. The evolution, morphology, and development of fern leaves. *Front. Plant Sci.* 2013. 4. P 1–16.
- Wellburn A. The spectral determination of chlorophyll *a* and chlorophyll *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant Physiol.* 1994. 144(3). P. 307–313.

Особливості мікроструктури поверхні органів

Щербатюк М.М., Бабенко Л.М.

Результатом адаптації до умов існування стала поява різних життєвих форм папоротей, які різняться за будовою й фізіологічними особливостями. Успішний ріст та розвиток папоротей-гідрофітів на межі водного й повітряного середовищ (Щербатюк та ін., 2015а) та конкурентна боротьба наземних папоротей з покритонасінними суходольними рослинами серед інших ендегенних чинників визначається особливостями будови поверхні вегетативних і репродуктивних органів. Дослідження мікроструктури вай та репродуктивних органів *Salvinia natans*, *Polystichum aculeatum* і *Dryopters filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку спорофітів проводили за допомогою сканувального електронного мікроскопу. Матеріал для вивчення готували за відомим методом (Щербатюк та ін., 2015б).

Адаксіальна поверхня плаваючих вай різноспорової папороті-гідрофіта з літньо-зеленим феноритмотипом *S. natans* вкрита продихами аномоцитного типу, тобто клітини навколо замикаючих клітин практично не відрізняються від інших клітин епідерми. Продихи розташовані нижче рівня клітин епідерми (рис. 1). Середня щільність продихів на 1 мм² площі поверхні досягає 142,17±23,21 шт. Замикаючі клітини занурені в шар епідермальних клітин і видно лише їхні краї. Клітинна стінка замикаючих клітин продихів, на відміну від продихового апарату квіткових рослин, практично не має на своїй поверхні розвиненого кутикулярного шару. Середній діаметр продихової щілини 8,1 μm. Клітини поверхневої епідерми стільниковидні, вкриті значним шаром воску, містять почленовані ряди багатоклітинних трихом галузистого типу (рис. 2). Відомо, що трихоми адаксіальної поверхні плаваючих вай видів роду *Salvinia*, крім апексу, є гідрофобними структурами й відіграють значну роль у збереженні повітряного шару для газообміну в

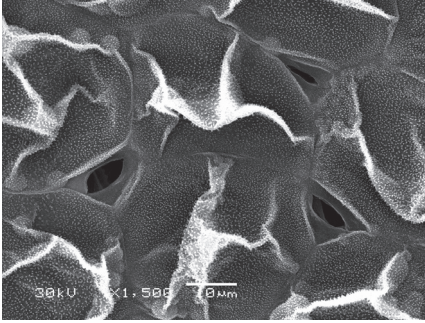


Рис. 1. Продири в епідермі адаксіального боку плаваючої ваї *Salvinia natans*

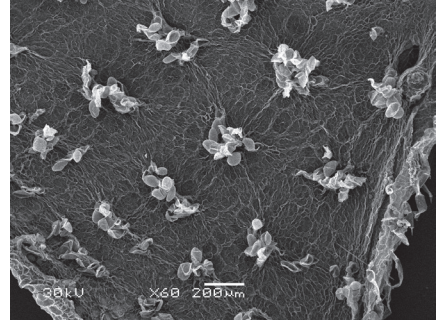


Рис. 2. Адаксіальна поверхня плаваючої ваї *Salvinia natans*

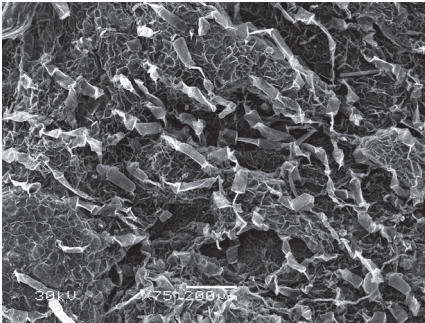


Рис. 3. Абаксіальна поверхня плаваючої ваї *Salvinia natans* з численними трихомами

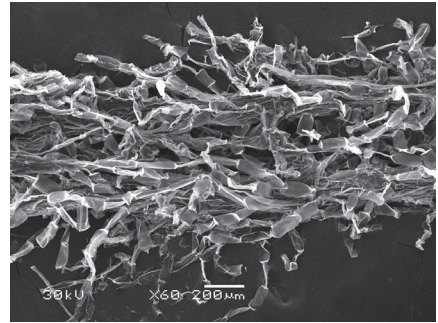


Рис. 4. Занурена валя *Salvinia natans*

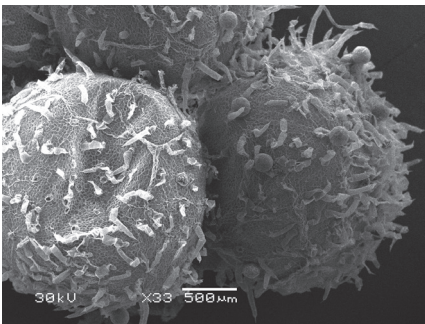


Рис. 5. Загальний вигляд спорокарпіїв (сорусів) *Salvinia natans*

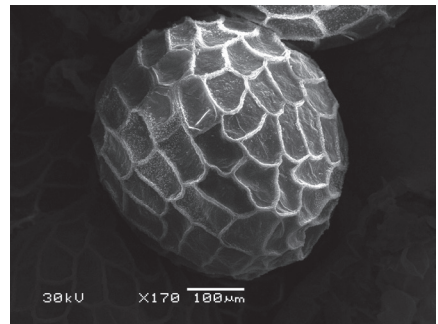


Рис. 6. Мегаспорангій *Salvinia natans*

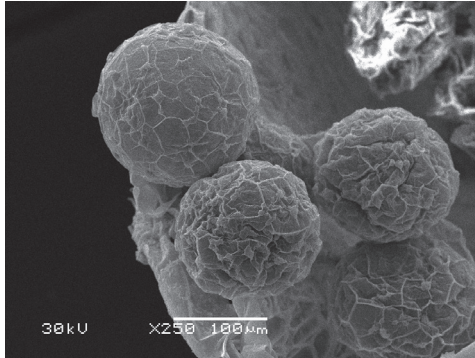


Рис. 7. Мікроспорангії *Salvinia natans*

разі випадкового затоплення чи занурення цих рослин (Barthlott et al., 2009, 2010). Вони можуть забезпечувати утримання шару повітря в разі затоплення досить тривалий період. Так, для *S. molesta* встановлено здатність утримувати шар повітря під водою понад два тижні (Barthlott et al., 2010).

Епідерма абаксіальної поверхні вай значно густіше вкрита гідрофільними ворсинками (трихомами), ніж адаксіальної. На нижньому боці вай повністю відсутні продихи й практично не розвинена кутикула. Завдяки ворсинкам площа контакту абаксіальної поверхні з водою значно зростає, що збільшує площу поверхні рослини й стабілізує флотацію (рис. 3). Епідерма занурених вай сформована із клітин з тонкими стінками без відкладень, що забезпечує виконання ними поглинальної функції. Підводні ваї галузисті, завдяки чому суттєво зростає площа контакту з водою (рис. 4). Кутикула на їхній поверхні відсутня зовсім. Крім того, у ваях відсутні продихи, що загалом характерно для підводних листків квіткових рослин із чітко вираженою гетерофілією (Клименко, 2012).

У *Salvinia natans* спори утворюються в спорангіях, що знаходяться всередині специфічних кулеподібних сорусів, які називаються спорокарпіями (Чорна, 2001; Вашека, Безсмертна, 2012). Спорокарпії знаходяться біля основи підводних вай та занурені у воду. Завдяки гігроскопічним властивостям оболонки спорокарпії восени опадають і зимують на дні водойми.

У *S. natans* діаметр окремих сорусів (спорокарпіїв) складає 2,5–3,0 мм. Мікросоруси, що містять мікроспорангії, зазвичай сидячі, тоді як овальні мегасоруси розташовуються на ніжках і містять мегаспорангії. Поверхня сорусів також вкрита ворсинками-трихомами (рис. 5). У мегасорусі розвивається до 25 мегаспорангіїв, у кожному з яких формується одна мегаспора. Вона вкрита пінистою масою (периплазмодієм), що відіграє роль плавального пристосування для мегаспори та жіночого гаметофіту, який розвивається навесні (Вашека, Безсмертна, 2012). Діаметр мегаспорангія (рис. 6) може досягати 500 μm , тоді як середній діаметр мікроспорангія становить 181 μm . Поверхня мегаспорангіїв сітчастопочленована, у мікроспорангіїв – слабо-борозенчаста (рис. 7).

Отже, мікроструктура адаксіальної та абаксіальної поверхонь плаваючих вай водної папороті *S. natans* адаптована для існування цього виду на межі повітряного й водного середовищ. Головною ознакою адаксіальної поверхні вай є добре розвинена кутикула, розташування продихів нижче основної поверхні та ряди гідрофобних трихом. Абаксіальна поверхня плаваючих і мікроструктура занурених вай відзначаються тонкими клітинними стінками епідерми й ниткоподібними виростами (трихомами з гідрофільними властивостями), що забезпечує ефективне мінеральне живлення та газообмін. Будова занурених вай, клітини епідерми яких мають тонкі клітинні стінки без кутикули, сприяє поглинанню світла в товщі води за умов затінення, спричиненого плаваючими ваями. Мікроструктура спорокарпіїв забезпечує успішне проходження річного літньо-зеленого феноритму, оскільки, саме завдяки властивостям оболонки спорокарпіїв, відбувається занурення їх на дно водойми восени. Проте після руйнування оболонок упродовж зими макро- і мікроспорангії вивільняються та весною піднімаються на поверхню. Проростання спор та утворення чоловічого й жіночого гаметофітів відбуваються всередині спорангіїв.

Адаксіальна поверхня вай зимозеленої багаторічної папороті *Polystichum aculeatum* вкрита товстим шаром кутикули, який утворює густу рівномірну сітку дрібних складок (рис. 8 А).

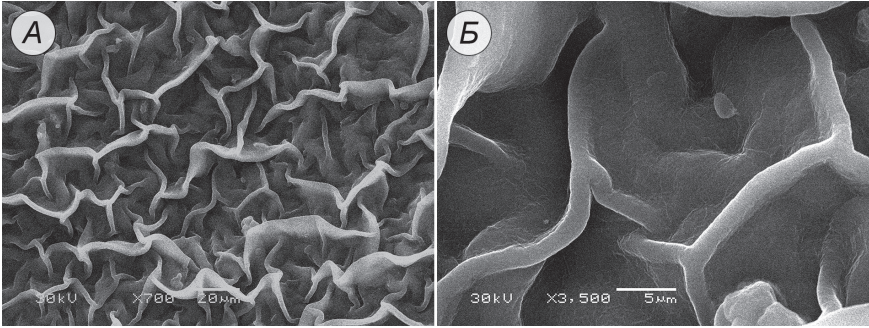


Рис. 8. Фрагменти адаксіальної поверхні сегменту ваї *Polystichum aculeatum* (за малого А, та великого Б збільшення)

Сама поверхня воскового шару кутикули однорідна й гладка (рис. 8 Б).

Абаксіальна поверхня ваї *P. aculeatum* має більші клітини епідерми порівняно з адаксіальною. Вони вкриті значним шаром воску, котрий формує розгалужену сітку нерівних складок (рис. 9 А). Висота складок і структура сітки неоднорідні, що разом з наявністю лусок зумовлює шорсткість нижньої сторони ваї цього виду. Продихи розташовані вище рівня епідерми (рис. 9 Б), їхня середня щільність сягає $187,2 \pm 10,49$ шт. на 1 мм^2 . Замикаючі клітини занурені в шар кутикули. Довжина продихових щілин 8–9 $\mu\text{м}$.

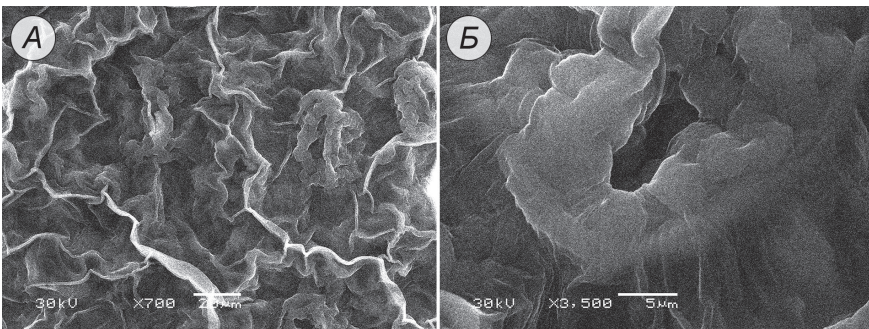


Рис. 9. Фрагменти абаксіальної поверхні сегменту ваї *Polystichum aculeatum* (А) та окрема продихова щілина (Б)

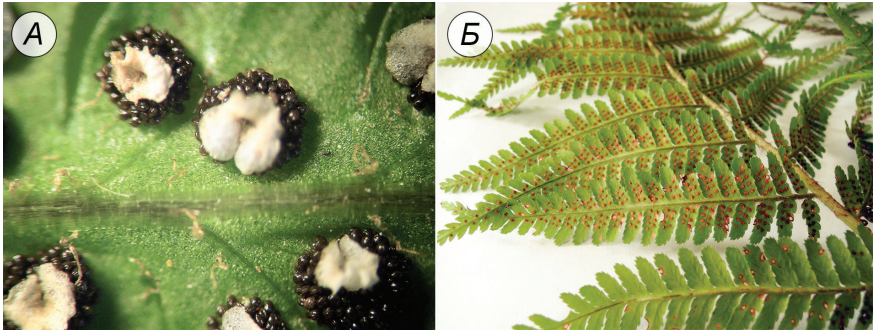


Рис. 10. Округлі соруси *Dryopteris filix-mas* з обох боків від серединної жилки сегментів другого порядку в середині червня (А). Соруси з досяглими спорами в другій половині вересня (Б)

Щільність продихів у папоротей варіює в широких межах, звичайно 40–300 шт. на 1 мм^2 . Відомо, що на щільність продихів на одиницю площі листової поверхні навіть у рослин одного виду дуже впливають зовнішні умови – вологість повітря та інтенсивність локального освітлення (Лотова, 2001; Gago et al., 2013; Vasco et al., 2013).

Кутикула на поверхні епідерми складається з кутикулярної мембрани, що сформована поліестерними полімерами з гідрофобними властивостями, зокрема кутином, і просякнута кутикулярними восками (Kolattukudy, 1996). Така структура забезпечує захист від висихання, стійкість вай до атмосферної вологи, формує бар'єр для патогенних організмів (Vasco et al., 2013). Разом із наявністю в тканинах вай низки отруйних для тварин алкалоїдів потужна кутикула *P. aculeatum* відіграє певну роль у захисті рослини від фітофагів. Такі властивості кутикули надають ваям можливість зберігати воду шляхом утворення внутрішніх газообмінних поверхонь, захищають їх водонепроникною мембраною та, відповідно, регулюють швидкість транспорту води та обміну вуглекислого газу.

Отже, мікроструктура адаксіальної й абаксіальної поверхонь вай вічнозеленої папороті *P. aculeatum* адаптована для функціонування асимілюючих органів рослини впродовж тривалого часу, як за умов теплого сезону, так і досить суворої

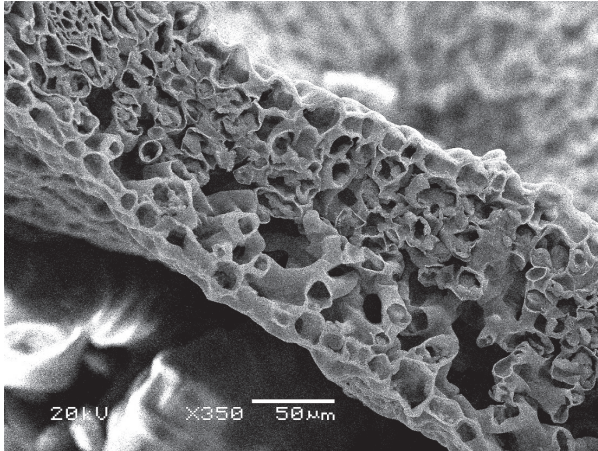


Рис. 11. Фрагмент поперечного зрізу сегментів другого порядку ваї *Dryopteris filix-mas*

зими, оскільки в середньому тривалість життя вай *P. aculeatum* складає до шести місяців (Вашека, Безсмертна, 2012). Головними ознаками адаксіальної поверхні вай є добре розвинена кутикула з гладкою поверхнею й відсутність продихів, які розташовуються вище рівня епідермальних клітин на абаксіальній поверхні. У свою чергу, шар кутикулярних восків абаксіальної поверхні вай не такий щільний, як на адаксіальній, що, разом із наявністю лусок зумовлює шорсткість нижньої сторони вай.

На абаксіальній поверхні вай *Dryopteris filix-mas* у червні–липні формуються округлі соруси, вкриті тонким білуватим покривальцем – індузієм (рис. 10 А). Соруси розміщені з обох боків від серединної жилки сегментів другого порядку, індузії округлониркоподібні, пливчасті, цілокраї, прикріплені радіальною борозенкою, при досяганні спор лійкоподібно згортаються. На початку осені, у вересні, соруси *D. filix-mas* буріють, спори досягають (рис. 10 Б) та висипаються. У *D. filix-mas* кореневище, черешки та особливо молоді рослини отруйні. Основними діючими отруйними речовинами є бутанофторгліциди. Вони містяться в залозистих волосинах вай (Roth et al., 2012). Наявність токсичних алкалоїдів і бутанофторгліцидів у тканинах (Roth et al., 2012), а також

будова кутикули вай *D. filix-mas* відіграють певну роль у захисті від поїдання папороті комахами й хребетними трав'яїдними тваринами.

Товщина сегментів другого порядку зрілих вай *D. filix-mas* становить 110–150 μm . На відміну від вай *P. aculeatum*, фотосинтезуюча паренхіма *D. filix-mas* розділена на палісадну й губчасту тканину. На мікрофотографіях поперечних зрізів сегментів вай, зроблених у сканувальному електронному мікроскопі, між клітинами паренхіми добре видно повітряні порожнини значного об'єму (рис. 11).

Адаксіальна поверхня вай *D. filix-mas* вкрита товстим кутикулярним шаром, який утворює рівномірну сітку дрібних складок (рис. 12 А). Продихи тут відсутні. Поверхня воскового шару кутикули однорідна й гладка (рис. 12 Б).

Клітини епідерми абаксіальної поверхні вай *D. filix-mas* більші ніж адаксіальної, вкриті щільним шаром воску, котрий також формує розгалужену сітку складок (рис. 13 А). Висота складок і структура сітки досить однорідні. Замикаючі клітини продихів розташовані практично врівень з поверхнею кутикули (рис. 13 Б). Середня щільність продихів сягає $130,93 \pm 8,84$ шт. на 1 мм^2 . Замикаючі клітини занурені у шар кутикули. Довжина щілин продихів 10 μm .

Таким чином, чітка диференціація паренхіми вай *D. filix-mas* на палісадну й губчасту тканини сприяє пристосуванню до життя як на затінених, так і добре освітлених ділянках. Шар кутикули на верхній та нижній епідермі вай виконує бар'єрну функцію, забезпечуючи обмежене випаровування вологи, й слугує пасивним захистом від патогенів і фітофагів. Оскільки папороть *D. filix-mas* є літньозеленим видом, шар кутикули на поверхні епідермальних клітин вай не такий потужний, як у *P. aculeatum*. Характерна дрібноскладчата мікроструктура адаксіальної поверхні *D. filix-mas* зумовлена щільною кутикулою з гладкою поверхнею. Продихи на адаксіальній поверхні відсутні. Кутикула абаксіальної поверхні вай також досить гладка, однак формує ширші складки. Продихові щілини розташовуються практично

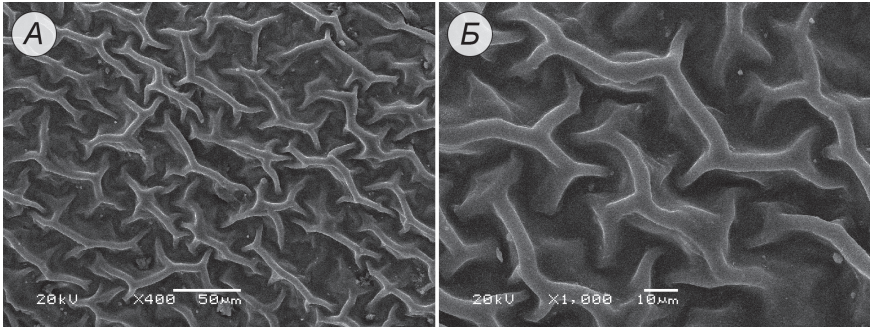


Рис. 12. Фрагменти (А, Б) поверхні адаксіальної поверхні сегменту другого порядку ваї *Dryopteris filix-mas*

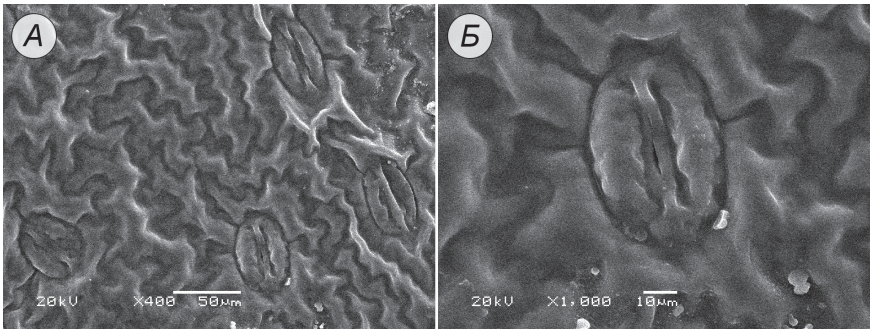


Рис. 13. Фрагменти абаксіальної поверхні сегменту ваї *Dryopteris filix-mas* (А) і окрема продихова щілина (Б)

врівень з поверхнею кутикулярного шару нижньої сторони ваї *D. filix-mas*, забезпечуючи регульовану транспірацію та газообмін рослини.

Література

- Вашека О.В., Безсмертна О.О. *Атлас папоротей флори України*. Київ: Вид-во Паливода А.В., 2012. 160 с.
- Клименко О.М. *Структурно функціональні аспекти гетерофілії Niphar lutea (L.) Smith.*: автореф. дис. канд. біол. наук: спец. 03.00.11 «Клітинна біологія». Київ, 2014. 19 с.
- Лотова Л.И. *Морфология и анатомия высших растений*. М.: Едиториал УРСС, 2001. 528 с.
- Чорна Г.А. *Рослини наших водойм (атлас-довідник)*. Київ: Фітосоціоцентр, 2001. 134 с.

- Щербатюк М.М., Бабенко Л.М., Шейко О.А., Косаківська І.В. Мікроструктура поверхні органів водної папороті *S. natans* (L.) All. *Modern Phytomorphology*. 2015а. 7. С. 129–133.
- Щербатюк М.М., Бриков В.О., Мартин Г.Г. *Підготовка зразків рослинних тканин для електронної мікроскопії (теоретичні та практичні аспекти)*. Київ: Талком, 2015б. 62 с.
- Barthlott W., Wiersch S., Čolić Z., Koch K. Classification of trichome types within species of the water fern *Salvinia*, and ontogeny of the egg-beater trichomes. *Botany*. 2009. 87. P. 830–836.
- Barthlott W., Schimmel T., Wiersch S., Koch K., Brede M., Barczewski M., Walheim S., Weis A., Kaltenmaier A., Leder A., Holger F. The *Salvinia* paradox: superhydrophobic surfaces with hydrophilic pins for air retention under water. *Adv. Mater.* 2010. 22. P. 2325–2328.
- Gago J., Coopman R.E., Cabrera H.M., Hermida C., Molins A., Conesa M.À., Galmés J., Ribas-Carbó M., Flexas J. Photosynthesis limitations in three fern species. *Physiologia Plantarum*. 2013. 149(4). P. 599–611.
- Kolattukudy P.E. Biosynthetic pathways of cutin and waxes, and their sensitivity to environmental stresses. In: *Plant Cuticles*. Ed. G. Kerstiens. Oxford: BIOS Scientific publishers Ltd., 1996. P. 83–108.
- Roth L., Daunderer M., Kornmann K. *Giftpflanzen – Pflanzengifte: Vorkommen, Wirkung, Therapie – allergische und phototoxische Reaktionen*. Hamburg: Nikol-Verlag, 2012. 528 p.
- Vasco A., Moran R.C., Ambrose B.A. The evolution, morphology, and development of fern leaves. *Front. Plant Sci.* 2013. 4. P. 1–16.

ВИСНОВКИ

1. Визначені склад, розподіл, співвідношення форм, локалізація та динаміка фітогормонів чотирьох класів в органах вищих судинних спорових рослин *Salvinia natans*, *Polystichum aculeatum* та *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку спорофітів. Встановлено, що контроль росту й розвитку здійснюється за участі ЦК, ІОК, гіберелінів та АБК. Виявлені функціональні риси, серед яких видоспецифічність якісного складу й динаміки розподілу впродовж розвитку спорофітів; поліфункціональність; кон'югація; характер міжгормональної взаємодії свідчать про еволюційну спорідненість між вищими судинними споровими і насінневими рослинами. Це дозволяє характеризувати папоротеподібні як найближчу до квіткових рослин сестринську групу.

2. Місцем локалізації ІОК під час росту спорофіту були занурені ваї різноспорової однорічної папороті-гідрофіту *S. natans*, тоді як у фазу відмирання вегетативних органів – спорокарпії. Максимальні показники накопичення ІОК у наземних рівноспорових багаторічних папоротей *P. aculeatum* і *D. filix-mas* відповідали періоду інтенсивного росту спорофітів. Акумуляція та локалізація ІОК та ЦК в органах спорофіта зимозеленої папороті *P. aculeatum* у фазах осінньої та зимової вегетації мали протилежний характер.

3. Характер накопичення та розподілу ГПР в органах *S. natans* дозволяє припустити, що саме занурені ваї активно продукують гібереліни й виступають донором фітогормона для плаваючих вай. Гормон ГК₃ віднесено до групи „робочих” гіберелінів. Максимальний вміст ГПР у ваях *P. aculeatum* та *D. filix-mas* зафіксований у фазі активних метаболічних процесів, тоді як у кореневищах – у фазі зимової вегетації.

4. Локалізація ЦК в органах спорофітів *P. aculeatum* та *D. filix-mas* підтверджує припущення про походження їхньої кореневої системи від меристем пагонів, що принципово відрізняє папороті

від насінневих рослин. Динаміка й розподіл ЦК між плаваючими й зануреними ваями *S. natans* виявили провідну роль плаваючих вай у продукуванні ЦК. Високий вміст *транс*-зеатина та фотосинтетичних пігментів у ваях спорофіта *P. aculeatum* у фазі зимової вегетації засвідчили захисну та стабілізаційну функції ЦК. Зміни у вмісті ЦК вказують на участь *транс*- і *цис*-зеатина в регуляції вегетативного росту літньозеленої папороті *D. filix-mas*, а зеатинрибозид – в регуляції репродуктивного розвитку

5. У порівнянні з наземними водна папороть *S. natans* відрізнялась значно вищим вмістом ендогенної АБК. Виявлені закономірності кількісних і якісних змін АБК загалом відповідали перебігу ростових, формотворчих та адаптаційних процесів у папоротей та виявляли подібність у функціях фітогормону папоротей та вищих квіткових рослин.

6. Визначено оптимальні концентрації екзогенних гіберелінів та ЦК для стимуляції процесу проростання спор і проаналізовано вплив фітогормонів на характер розвитку гаметофітів *P. aculeatum* і *D. filix-mas* у культурі *in vitro*.

7. В органах спорофітів досліджених видів папоротей ідентифіковані ліпоксигенази 13-ЛОГ та 9-ЛОГ, характер локалізації та динаміка каталітичної активності яких свідчать про залучення ензиму до регуляції ліпідного метаболізму.

8. До ознак, що забезпечують продукування асимілятів плаваючими ваями папороті-гідрофіта *S. natans*, віднесені ультраструктурна будова хлоропластів мезофілу, високий вміст фотосинтетичних пігментів, адаптованість до інтенсивного освітлення на поверхні води.

9. Адаксіальна поверхня вай наземних папоротей *P. aculeatum* і *D. filix-mas* має добре розвинену кутикулу із гладкою поверхнею. Продихи розташовуються вище рівня епідермальних клітин на абаксіальній поверхні вай, забезпечуючи транспірацію й газообмін.

ЗАКЛЮЧЕННЯ

Косаківська І.В., Веденичова Н.П.

Рослини, які складають відділ папоротеподібних, відрізняються широким спектром морфологічних форм і значним пристосувальним потенціалом до найрізноманітніших умов існування, що зумовило їхню розповсюдженість майже в усіх кліматичних зонах і біотопах. Адаптивні видозміни до мінливих умов зростання, що інколи носили характер катаклізмів, закріплювалися в ході природного відбору і дозволили цим організмам виживати впродовж мільйонів років. У результаті сформувалася достатньо неоднорідна в морфологічному й екологічному аспекті група рослин, яких поєднують особливості анатомії, життєвого циклу і способу розмноження.

Для розуміння механізмів росту й розвитку папоротей ключовим моментом є вивчення системи гормональної регуляції. Дослідження впливу екзогенних фітогормонів показало важливість цих речовин для нормального формування гаметофітів та спорофітів у культурі. Комплексний аналіз ендогенного гормонального балансу в окремих видів папоротей виявив подібність якісного складу його компонентів до такого, що встановлений у квіткових рослин. Визначення динаміки фітогормонів під час вегетативного росту й генеративного розвитку засвідчило схожість функцій певних форм фітогормонів у регуляції цих процесів у папоротеподібних і насінневих. Це стосується, в першу чергу, контролювання інтенсивності росту та формування репродуктивних органів і спор. Як і в квіткових рослин, у папоротей визначальним моментом у регуляції процесів розвитку було співвідношення як гормонів різних класів, так і окремих форм одного гормону, зокрема вільних і кон'югованих. Також спостерігалася видо- та тканиноспецифічність спектру та рівнів ендогенних гормонів. Крім того, фітогормони, вочевидь, відіграють значну роль у формуванні пристосувальних механізмів до певних

умов існування папоротей. Про це свідчать концентраційна гормональна нерівнозначність підводних і надводних вай папороті *Salvinia natans*, яка існує на межі двох середовищ – водного й повітряного, а також специфічний гормональний баланс вічнозеленої папороті *Polystichum aculeatum* узимку на тлі значного рівня фотосинтетичних пігментів.

Поряд із фітогормонами у папоротей, очевидно, функціонують й інші регуляторні фактори, зокрема ліпоксигенази, задіяні у вегетативних, репродуктивних та адаптивних процесах.

Подібність закономірностей перетворень компонентів гормонального комплексу на різних стадіях розвитку та за різних умов існування у насінневих рослин і папоротей дозволяє припустити, що фітогормони набули своїх основних функцій вже в судинних спорових рослинах. Це дає підстави розглядати папороті як найближчу еволюційну ланку до квіткових рослин. Подальший еволюційний розвиток, що призвів до виникнення квіткових рослин, очевидно, незначно стосувався гормональної системи, ключові складові якої у папоротеподобних досягли необхідного розвитку для контролю за базовими ростовими й адаптивними процесами. Для повнішого уявлення про вдосконалення регуляторних механізмів у судинних рослин необхідні подальші філогенетичні, молекулярно-біологічні та біохімічні комплексні дослідження представників різних таксонів.

CONCLUSION

(*Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P.*)

Plants that make up the pteridophyte group have a wide spectrum of morphological forms and significant adaptive potential to the most diverse conditions of existence, which predetermined their spreading in almost all climatic zones and biotopes. Adaptive changes to the varying conditions of growth, which sometimes had the character of cataclysms, were fixed during the natural selection and allowed these organisms to survive for millions of years. As a result, there was formed a plant group that is quite heterogeneous morphologically and ecologically and that includes plants, which are combined by the features of anatomy, life cycle and reproduction.

The key point to understand the mechanisms of fern growth and development is the study of the system of hormonal regulation. The study of the influence of exogenous phytohormones has shown the importance of these substances for the normal formation of gametophytes and sporophytes in culture. The complex analysis of endogenous hormonal balance in certain types of ferns revealed a similarity of qualitative composition of its components to that established in flowering plants. The determination of the dynamics of phytohormones during vegetative growth and generative development has shown the similarity of the functions of certain phytohormone forms in the regulation of these processes in pteridophytes and seed plants. This primarily concerns the control of growth intensity and the formation of reproductive organs and spores. In ferns like in flowering plants, the determining factor in the regulation of development was the ratio of both hormones of different classes, and individual forms of a single hormone, in particular, free and conjugated. Species and tissue specificity of the spectrum and levels of endogenous hormones have also been observed. In addition, phytohormones appear to play a significant role in the formation of adaptive mechanisms to certain conditions of the fern existence. This is indicated by the concentration hormonal

imbalance in submerged and above-water fronds of *Salvinia natans*, which grows on the border of two media – water and air, as well as the specific hormonal balance of fronds in the wintergreen fern *Polystichum aculeatum* against the background of a significant level of photosynthetic pigments in the winter.

Along with phytohormones in ferns, other regulatory factors, in particular, lipoxygenases are involved in vegetative, reproductive and adaptive processes. The regularities similarity in transformations of the hormonal complex components at different stages of development and under different conditions of growing in seed plants and ferns suggests that phytohormones have acquired their basic functions already in vascular spore plants. This gives grounds to consider ferns as the closest evolutionary link to flowering plants. The further evolutionary development that led to the emergence of flowering plants was apparently related to the hormonal system, the key components of which in pteridophytes have reached the necessary level of development to control basic growth and adaptive processes. A more complete understanding of the regulatory mechanisms improvement in vascular plants requires a further integrated research on the representatives of different taxa of phylogenetic, molecular biological and biochemical character.

Наукове видання
НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М.Г. ХОЛОДНОГО

**Фітогормональна система та структурно-
функціональні особливості папоротеподібних
(*Polypodiophyta*)**

**Головний редактор
доктор біологічних наук, професор
І.В. Косаківська**

(українською мовою)

Редактор *О.В. Пилипенко*

Комп'ютерна верстка *Д.С. Решетников*

Підп. до друку 02.07.2019. Формат 60×84/16.

Ум. друк. арк – 14,90. Обл. вид. арк – 12,50. Наклад 100 прим.

Друкарня ТОВ «Про формат» м. Київ, вул. Кирилівська, 86.



Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України