

**ФИТОГОРМОНЫ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ: БИОЛОГИЧЕСКАЯ
РОЛЬ И УЧАСТИЕ В РЕГУЛЯЦИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ
ПРОЦЕССОВ. Ч. I. АУКСИНЫ, АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА, ЭТИЛЕН**

Проанализированы и обобщены литературные данные об особенностях биосинтеза, химической структуры, взаимодействия и влияния на рост и развитие микроводорослей различных классов фитогормонов. Представлены сведения об отделах и видах микроводорослей, у которых идентифицированы ауксины, абсцизовая кислота (АБК) и этилен. Рассмотрены особенности регуляции экзогенными ауксинами, АБК и этиленом продуцирования биомассы микроводорослей, процессов деления клеток, устойчивости к воздействию абиотических стрессоров. Обсуждаются основные направления и задачи дальнейших исследований фитогормонов микроводорослей, перспективы использования их при разработке биотехнологических подходов в аграрной промышленности, в медицинских и фармакологических исследованиях.

Ключевые слова: микроводоросли, ауксины, абсцизовая кислота, этилен, рост, устойчивость, стресс.

Введение

Микроводоросли представляют филогенетически гетерогенную группу преимущественно фотоавтотрофных одно- и многоклеточных организмов, насчитывающую от 200 до 800 тыс. видов, из которых описано около 50 тыс. видов (<http://www.flanderstoday.eu/current-affairs/place-sun>). Многие из них относятся к наиболее перспективным и затребованным биотехнологическим объектам. Их клетки богаты витаминами, протеинами, углеводами, жирными кислотами, ферментами, пигментами, макро- и микроэлементами, биологически активными соединениями с ценными медицинскими свойствами (Cardozo et al., 2007).

Процессы роста и развития водорослей, как и высших растений, контролируются гормональной системой. Фитогормонам принадлежит ключевая роль в регуляции процессов роста, развития и устойчивости растений. Характер действия фитогормонов определяется соотношением между отдельными группами гормонов, их концентрацией и локализацией в органах и тканях растений (Davies, 2004; Блум и др., 2012). В наше

время выделяют восемь групп фитогормонов: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен, жасмоновая кислота, салициловая кислота и брассиностероиды. У различных филогенетических групп водорослей обнаружены все известные фитогормоны. Наиболее детально исследована фитогормональная система у морских водорослей-макрофитов (Tarakhovskaya et al., 2007). Фитогормоны микроскопических водорослей остаются малоизученными, что можно объяснить разнообразием и многочисленностью этой группы фотоавтотрофов, а также методическими трудностями, возникающими при работе с микроскопическими объектами. Фитогормоны микроводорослей рассматриваются в качестве экзогенных регуляторов роста культурных растений, влияющих на урожайность и устойчивость к абиотическим и биотическим стрессорам, а также как эндогенные компоненты микроводорослей, воздействующие, в частности, на процессы биосинтеза пигментов и липидов (Priyadarshani, Rath, 2012).

Цель данной статьи состоит в обобщении и анализе литературных данных о фитогормонах микроводорослей: особенностях биосинтеза, качественного и количественного разнообразия, участия в регуляции физиолого-биохимических процессов, перспективах использования в биотехнологических разработках.

Ауксины, абсцизовая кислота и этилен

Ауксины (вещества индольной природы) стали известны несколько ранее других регуляторов роста растений. В 80-х гг. XIX ст. Чарльз Дарвин высказал предположение о наличии химических соединений, влияющих на направление роста у злаков (Darwin, Darwin, 1881). Позднее убедительные доказательства существования таких веществ были представлены в исследованиях акад. Н.Г. Холодного (Холодный, 1928) и немецкого ученого Ф. Вента (Went, Thimann, 1937; Went, 1957). В 1937 г. была выявлена индолил-3-уксусная кислота (ИУК), названная ауксином (Went, Thimann, 1937). Одной из основных функций ИУК является регуляция ростовых процессов. Ауксины непосредственно влияют на митотический цикл, переход клеток из состояния покоя к активной пролиферации, активизируют дыхание, положительно влияют на биосинтетические процессы (Del Pozo et al., 2005). ИУК (рис. 1) синтезируется в хлоропластах, способна образовывать конъюгаты с глюкозой, аспарагиновой кислотой, олигосахаридами, белками и нуклеиновыми кислотами (Davies, 2004).

Первые сведения об ауксинах бурых, красных и зеленых водорослей-макрофитов относятся к 60-м гг. XX ст. (Schiewer, 1967a, b; Schiewer et al., 1967; Buggeln, Craigie, 1971). В 70-х гг. XX ст. появились работы по идентификации ИУК и ее производных в природных популяциях и аксеничных культурах отдельных представителей синезеленых (Арендарчук, 1978) и зеленых микроводорослей (Таутс, Семененко, 1971; Grotbeck, Vance, 1972). Присутствие в клетках, экстрактах и супернатантах культур различных микроводорослей веществ ауксиновой природы подтверждено рядом исследований (Misra, Kausik, 1989; Mazur et al., 2001; Stirk et al., 2002; Shanab et al., 2003; Varalakshmi, Malliga, 2012).

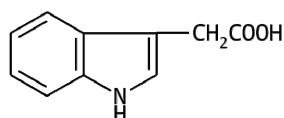


Рис. 1. Структурная формула индолил-3-уксусной кислоты

ИУК, индолил-3-масляная (ИМК) и индолил-3-пропионовая кислоты (ИПК), индолил-3-ацетамид (ИАМ) выявлены у 46 видов *Cyanophyta* и *Chlorophyta* (табл. 1). Виды *Wollea vaginicola*¹ и *Nostoc calcicola* являются наиболее активными продуцентами ауксинов, синтезируют ИМК в количестве 140,10–2146,96 нг/г сырой биомассы (с.б.), в то же время количество синтезируемой ИУК значительно меньше (2,19–9,93 нг/г с.б.) (Hashtroudi et al., 2013). Штаммы *Anabaena* sp. (МАСС 643), *Klebsormidium* sp. (МАСС 553), *Leptolyngbya* sp. (МАСС 642), *Neochloris* sp. (МАСС 583) являются активными продуцентами ИУК и ИМК, и внесение в культуру пыльников кукурузы 1–2 г/л их биомассы положительно влияет на ее рост (Jäger et al., 2010). Методом биотестирования у 7 из 10 исследованных штаммов *Cyanophyta* обнаружена ИМК в концентрации 0,1–0,5 мг/л (Stirk et al., 2002). Также выявлено, что водные экстракты синезеленых водорослей *Nostoc linckia*, *Dolichospermum affine*, *Leptolyngbya valderiana*, *L. nostocorum* и *Symplocastrum friesii* проявляют ИУК активность и стимулируют рост культуры ткани картофеля (Shanab et al., 2003). Показано, что различные концентрации экстракта *Oscillatoria annae* (0,01–0,05 %) по-разному влияют на рост корней *Oryza sativa* L.: при 0,01 % наблюдался их активный рост, тогда как при концентрациях 0,02 и 0,05 % темпы роста корней снижались (Varalakshmi, Malliga, 2012).

Аналогичные результаты были получены при изучении влияния экстрактов *Desmonostoc muscorum* и *Hapalosiphon pumilus* на рост клеоптелей овса (Misra, Kausik, 1989). Изучено влияние условий культивирования (концентрация L-триптофана, продолжительность, pH

¹ Названия видов микроводорослей указаны согласно базе данных водорослей AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2015).

среды, световой режим) на синтез ИУК штаммом MMG-9 *Arthrospira platensis* (Ahmed et al., 2010). Выявлено, что образование ИУК у MMG-9 штамма регулируется L-триптофаном. Концентрация L-триптофана 1,5 мкг/мл была наиболее оптимальной и способствовала накоплению эндогенной ИУК. Наибольшее количество ИУК выявлено при pH 6. Продуктивность ИУК была выше при свето-темновом цикле 8 : 16 ч, тогда как при непрерывной темноте (в отсутствие света) синтез ИУК не наблюдался.

Таблица 1

Ауксины микроводорослей

(ИУК – индолилуксусная кислота; ИМК – индолил-3-масляная;
ИАМ – индолил-3-ацетамид)

Таксон	Ауксин	Литературные данные
<i>Cyanophyta</i>		
<i>Aphanizomenon flosaquae</i> Ralfs ex Bornet & Flahault	ИУК	Арендарчук, 1978
<i>Microcoleus autumnalis</i> (Gomont) Strunecky, Komárek & J.R. Johan.	ИУК	Арендарчук, 1978
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Kütz.	ИУК	Арендарчук, 1978
<i>M. pulverea</i> (H.C. Wood) Forti	ИУК	Арендарчук, 1978
<i>Desmonostoc muscorum</i> (C. Agardh ex Bornet & Flahault) Hrouzek & Ventura	ИУК	Misra, Kausik, 1989
<i>Hapalosiphon pumilus</i> Kirch. ex Bornet & Flahault	ИУК	Misra, Kausik, 1989
<i>Calothrix</i> sp.	ИМК	Stirk et al., 2002
<i>Nostoc linckia</i> (Roth) Bornet & Flahault	ИУК	Shanab et al., 2003
<i>Dolichospermum affine</i> (Lemm.) Wacklin, L. Hoffm. & Komárek	ИУК	Shanab et al., 2003
<i>Leptolyngbya nostocorum</i> (Bornet ex Gomont) Anagn. & Komárek	ИУК	Shanab et al., 2003
<i>L. valderiana</i> (Gomont) Anagn. & Komárek	ИУК	Shanab et al., 2003
<i>Symplocastrum friesii</i> (Gomont) Kirchn.	ИУК	Shanab et al., 2003
<i>Anabaena</i> sp.	ИУК; ИМК	Jäger et al., 2010
<i>Leptolyngbya</i> sp.	ИУК; ИМК	Jäger et al., 2010
<i>Oscillatoria annae</i> Goor	ИУК	Varalakshmi, Malliga, 2012
<i>Arthrospira platensis</i> Gomont	ИУК	Ahmed et al., 2010
<i>Nostoc calcicola</i> Bréb. ex Bornet & Flahault	ИУК; ИМК; ИПК	Hashtroudi et al., 2013

<i>Wollea vaginicola</i> (F.E. Fritsch & Rich) R.N. Singh	ИУК; ИМК; ИПК	Hashtroudi et al., 2013
<i>Chlorophyta</i>		
<i>Chlorella</i> sp.	ИУК	Таугс, Семеновко, 1971
	ИУК	Назаренко и др., 1994
	ИМК	Stirk et al., 2002
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck	ИУК	Grotbeck, Vance, 1972
	ИУК	Mazur et al., 2001
	ИУК ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Desmodesmus armatus</i> (Chodat) E. Hegew.	ИУК	Mazur et al., 2001
	ИУК ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Chlamydomonas</i> sp.	ИМК	Stirk et al., 2002
<i>Coenochloris</i> sp.	ИМК	Stirk et al., 2002
<i>Tetracystis</i> sp.	ИМК	Stirk et al., 2002
<i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kütz.) P.C. Silva, K.R. Mattox & W.H. Blackwell	ИУК; ИМК	Jäger et al., 2010
<i>Neochloris</i> sp.	ИУК; ИМК	Jäger et al., 2010
<i>Acutodesmus acuminatus</i> (Lagerh.) P. Tsarenko	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>A. incrassatulus</i> (Bohlin) P. Tsarenko	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i> P.A. Dang.	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Chlorella minutissima</i> Fott & Nováková	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Chlorococcum ellipsoideum</i> Deason & H.C. Bold	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Coelastrum terrestris</i> (Reisigl) E. Hegew. & N. Hanagata	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Coelastrum microporum</i> Näg.	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Coccomyxa</i> sp.	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Desmococcus olivaceus</i> (Pers. ex Acharius) J.R. Laundon	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Gyoeffyaana humicola</i> Kol & Chodat	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013

<i>Monoraphidium contortum</i> (Thur.) Komárk.-Legn.	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Myrmecia bisecta</i> Reisingl	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Nautococcus mamillatus</i> Korschikov	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Poloidion didymos</i> Pascher	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Protosiphon botryoides</i> (Kütz.) G.A. Klebs	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Raphidocelis subcapitata</i> (Korschikov) G. Nygaard, Komárek, Kristiansen & O.M. Skulberg	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Spongiochloris excentrica</i> R.C. Starr	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Stichococcus bacillaris</i> Näg.	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Stigeoclonium nanum</i> (Dillwyn) Kütz.	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013
<i>Ulothrix</i> sp.	ИУК; ИАМ	Stirk et al., 2013

Установлено, что в зависимости от концентрации супернатанта *Arthrospira platensis*, содержащего ИУК, наблюдалось стимулирующее или ингибирующее действие на рост корней *Pisum sativum* L. (Ahmed et al., 2010).

Вещества ауксиновой природы, преимущественно ИУК, обнаружены в донных отложениях и речной воде, где развивались синезеленые водоросли *Aphanizomenon flosaquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea*, *Microcoleus autumnalis* (Арендарчук, 1978). Установлено, что содержание ИУК во взрослых клетках синхронной культуры *Chlorella* sp. в 1,4 раза выше, чем в автоспорах (Назаренко и др., 1994). Выявлено, что часть ИУК выделялась в культуральную среду в начале и в конце клеточного цикла, однако количество фитогормона в среде было значительно ниже, чем в клетках. Внутриклеточное содержание ИУК коррелировало как с увеличением размеров клеток, так и с биосинтезом ДНК (Назаренко и др., 1994).

При выращивании *Chlorella vulgaris* и *Desmodesmus armatus* в одинаковых условиях оказалось, что количество ИУК в культуральной среде было выше у *D. armatus*. В то же время, концентрация ИУК в среде быстро растущей культуры *D. armatus* при добавлении CO₂ была ниже, чем в медленно растущей культуре без аэрации (Mazur et al., 2001).

ИУК и ИАМ были выявлены в аксенических культурах 24 видов зеленых микроводорослей из классов *Chlorophyceae*, *Trebouxiophyceae*, *Ulvophyceae* и *Charophyceae*. Оказалось, что количество ауксинов у

различных видов было неодинаковым. Так, у 19 исследованных видов водорослей концентрация ИУК превышала уровень ИАМ в 10 раз. Наибольшее количество ИУК зафиксировано у *Chlamydomonas reinhardtii*, а ИАМ – у *Coelastrum microporum*. Как правило, общее содержание ИУК и ИАМ у штаммов с высокой продуктивностью биомассы было выше, чем у штаммов с низкой биомассой. В то же время штаммы видов *Protosiphon botryoides*, *Acutodesmus acuminatus*, *Desmococcus olivaceus* и *Chlorella minutissima* при большом накоплении биомассы характеризовались низким содержанием ауксинов, а *Chlorococcum ellipsoideum*, напротив, при плохом росте биомассы содержал значительные количества ИУК и ИАМ (Stirk et al., 2013).

Предполагается, что биосинтез ауксина осуществляется через триптамин и индоллил-3-ацетонитрил, поскольку ферменты, задействованные в таком преобразовании, обнаружены у ряда водорослей, принадлежащих к различным таксономическим группам (Киселева и др., 2012).

Биологическая роль ауксинов водорослей и высших растений, скорее всего, подобна (Stirk, van Staden, 1997). Ауксины микроводорослей участвуют в индукции митоза: при добавлении ИУК в синхронную культуру *Ch. vulgaris* после 48 ч культивирования количество клеток по сравнению с контролем значительно увеличивается (Piotrowska-Niczyporuk, Bajguz, 2014). При обработке культур *Acutodesmus obliquus* и *Desmodesmus armatus* экзогенной ИУК наблюдали интенсивное клеточное деление и формирование четырехклеточных, а не двухклеточных колоний (Mazur et al., 2001). Положительное влияние ИУК на процесс клеточного деления отмечено также у *Ch. vulgaris* (Vance, 1987).

Таким образом, преобладающими веществами ауксиновой природы микроводорослей являются ИУК и ИМК. К числу факторов, определяющих состав и количество ауксинов, относятся биологическая характеристика вида и штамма, фаза роста, условия культивирования, рН среды. Различные концентрации экстрактов и супернатантов микроводорослей, содержащих ИУК или ее производные, могут проявлять как стимулирующее, так и ингибирующее действие на рост и развитие высших растений.

Фитогормоны, являясь важными компонентами регуляторной системы растений, играют ключевую роль не только в ростовых и морфогенетических процессах, но и в адаптивных реакциях, связанных с воздействием неблагоприятных факторов (Косаківська, 2003; Gusta et al., 2005). Как было отмечено ранее, ауксины принадлежат к фитогормонам-стимуляторам, которые положительно влияют на процессы роста и развития растений, тогда как абсцизовая кислота (АБК) и этилен тормозят эти процессы и рассматриваются как стрессовые гормоны, поскольку их количество стремительно возрастает в неблагоприятных условиях (Weyers and Paterson, 2001).

Абсцизовая кислота. В 1947 г. впервые было установлено, что в период покоя в кожуре клубней картофеля возрастало количество неизвестного вещества ингибиторной природы, уровень которого при прорастании клубней снижался (Nemberg, 1947). Позднее из находящихся в состоянии покоя почек ясеня был выделен эфирный экстракт, тормозящий рост колеоптилей овса (Nemberg, 1949), а из кожуры зрелых коробочек хлопчатника получены кристаллы, стимулировавшие опадение листьев. Выделенные субстанции были названы абсцизином (Liu and Carns, 1961). В начале 60-х гг. XX ст. была определена эмпирическая формула абсцизина – $C_{15}H_{20}O_4$ – и описаны отдельные физиологические и химические характеристики этого соединения (Ohkuma et al., 1963; Addicott et al., 1964). В это же время из листьев березы и клена был выделен ингибитор, который вызывал состояние покоя почек, названный дормином (Wareing et al., 1964). Позднее выяснилось, что дормин и абсцизин – одно и то же вещество (Cornforth et al., 1965a). В 1965 г. была описана молекулярная структура абсцизина (Ohkuma et al., 1965), со временем подтвержденная химическим синтезом (Cornforth et al., 1965b). В 1967 г. абсцизин и дормин объединили под единым названием абсцизовой кислоты (Addicott et al., 1968). Ниже представлена (рис. 2) структурная формула АБК, которая является сесквитерпеном (C_{15}):

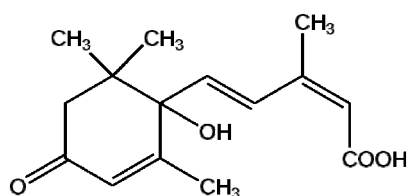


Рис. 2. Структурная формула абсцизовой кислоты

Синтез АБК происходит в хлоропластах окончивших рост зеленых листьев, а также в плодах, откуда она транспортируется в другие органы растений, в частности апексы, угнетая процессы роста и стимулируя переход к состоянию покоя (Davies, 2004). В растительных тканях АБК находится в свободной и связанной формах. Связанная форма – продукт взаимодействия сложного эфира абсцизовой кислоты и D-глюкозы (Zheng-Yi et al., 2014). АБК является одним из основных гормонов, задействованных в формировании адаптационного синдрома растений (Косаківська, 2003; Wilkinson, Davies, 2002). В растениях в ответ на действие абиотических и биотических стрессовых факторов повышается количество активной (свободной) формы гормона прежде всего за счет гидролиза связанной АБК (Hansen and Dorffling, 1999; Zheng-Yi et al., 2014). Накопление АБК в тканях провоцирует закрытие устьиц с последующим уменьшением уровня транспирации и, соответственно, повышением содержания воды в клетках (Nejad, and Meeteren, 2007). Изменение концентрации эндогенной АБК является

сигналом для экспрессии генов белков, чувствительных к холодovому стрессу (Beck et al., 2007; Shinozaki, 2007). АБК активирует COR-гены (от англ. *cold regulated*), к которым принадлежат RAB (от *ABA-responsive*) и DHN (от *dehydrins*), и гены семьи белков LEA (от *late embryogenesis abundant*), продукты деятельности которых непосредственно участвуют в формировании устойчивости к действию низких температур (Gusta et al., 2005).

Первые сведения о наличии у водорослей веществ, по характеру действия подобных АБК растений, появились в конце 60-х – начале 70-х гг. XX ст. (Jennings, 1969; Hussain, Boney, 1973). Методом биотестов установлено, что экстракты бурых водорослей *Ecklonia* Hornem., *Laminaria* J.V. Lamour. и *Ascophyllum* Stackh. угнетают рост карликовой кукурузы и гипокотилия салата. Позднее, в 80-х гг., методом газовой хроматографии АБК была идентифицирована у бурых и зеленых водорослей (Kingman and Moore, 1982; Tietz and Kasprick, 1986; Sabbatini et al., 1987; Tietz et al., 1989). В это же время начаты отдельные исследования влияния экзогенной АБК на рост и развитие зеленых микроводорослей (Tillberg, 1970; Ullrich and Kunz, 1984). На примере микроводоросли *Haematococcus pluvialis* Flotow установлено, что гормон замедляет процессы роста и стимулирует переход клеток из вегетативной фазы к покоящейся стадии цист (Kobayashi et al., 1997).

АБК обнаружена у 39 видов микроводорослей, относящихся к 11 отделам (табл. 2). Впервые наличие этого гормона у всех исследованных групп водорослей, независимо от их таксономической принадлежности, было показано благодаря использованию метода иммуноферментного анализа (Hirsch et al., 1989).

Таблица 2

Отделы и виды микроводорослей, у которых была идентифицирована АБК

Таксон	Литературные данные
<i>Cyanophyta</i>	
<i>Aphanothece nidulans</i> P.G. Richt. <i>Synechocystis</i> sp. <i>Merismopedia glauca</i> (Ehrenb.) Kütz. <i>Microcoleus autumnalis</i> (Gomont) Struncky, Komárek & J.R. Johans <i>Fischerella muscicola</i> Gomont <i>Arthrospira platensis</i> Gomont	Hirsch et al., 1989
<i>Trichormus variabilis</i> (Kütz. ex Bornet & Flahault) Komárek & Anagn.	Zahradníčková et al., 1991 Maršálek et al., 1992b
<i>Desmonostoc muscorum</i> (C. Agardh ex Bornet & Flahault) Hrouzek & Ventura <i>Romeria leopoliensis</i> (Racib.) Koczwara	Maršálek et al., 1992b

Chrysophyta	
<i>Poterioochromonas malhamensis</i> (Pringsh.) L.S. Péterfi <i>Phaeothamnion</i> sp. <i>Vacuolaria virescens</i> Cienk.	Hirsch et al., 1989
Xanthophyta	
<i>Bumilleriopsis filiformis</i> Vischer	Hirsch et al., 1989
Bacillariophyta	
<i>Fistulifera pelliculosa</i> (Bréb.) Lange-Bert. <i>Phaeodactylum tricornutum</i> Bohlin	Hirsch et al., 1989
Haptophyta	
<i>Isochrysis</i> sp.	Hirsch et al., 1989
Eustigmatophyta	
<i>Eustigmatos vischeri</i> Hibberd	Hirsch et al., 1989
Cryptophyta	
<i>Cryptomonas</i> sp.	Hirsch et al., 1989
Dinophyta	
<i>Amphidinium</i> sp. <i>Peridinium</i> sp.	Hirsch et al., 1989
Euglenophyta	
<i>Lepocinclis spirogyroides</i> Marin & Melkonian <i>Euglena longa</i> (Pringsh.) Marin & Melkonian	Hirsch et al., 1989
Chlorophyta	
<i>Chlorella vulgaris</i> Beij. <i>Stichococcus bacillaris</i> Nägeli	Marsálek et al., 1992a
<i>Dunaliella acidophila</i> (Kalina) Massjuk	Hirsch et al., 1989
<i>D. salina</i> (Dunal) Teodor.	Hirsch et al., 1989 Sarmad et al., 2007
<i>D. viridis</i> Teodor.	Sarmad et al., 2007
<i>D. parva</i> Lerche	Tietz et al., 1989
<i>Dunaliella</i> sp.	Tominaga et al., 1993
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i> P.A. Dang.	Tietz et al., 1989 Hirsch et al., 1989
<i>Brachiomonas submarina</i> Bohlin <i>Volvox aureus</i> Ehrenb. <i>Eremosphaera viridis</i> De Bary <i>Chlorobion braunii</i> (Nägeli) Komárek <i>Acutodesmus obliquus</i> (Turpin) E. Hegew. & Hanagata <i>Micrasterias crux-melitensis</i> (Ehrenb.) Trevis. <i>Tetraselmis subcordiformis</i> (Wille) Butcher	Hirsch et al., 1989
Rhodophyta	
<i>Cyanidium caldarium</i> (Tilden) Geitler	Hirsch et al., 1989

В стрессовых условиях количество эндогенной АБК у микроводорослей, как и у высших растений, существенно возрастает. Так, у

галотолерантного вида *Dunaliella parva* в условиях повышенной засоленности увеличивалось количество фитогормона как в самих клетках, так и в среде культивирования (Tietz et al., 1989).

Исследование влияния засоления на характер аккумуляции АБК у микроводоросли *D. salina* показало, что в течение первых 30 мин стресса количество фитогормона резко возрастает, а затем постепенно снижается до контрольного уровня (Cowan and Rose, 1991).

В клетках микроводорослей *D. salina* и *D. viridis* отмечено 3-кратное увеличение количества АБК в первые 6 ч солевого стресса, в дальнейшем содержание гормона резко снижалось до постоянной концентрации (Sarmad et al., 2007). У другого вида – *D. acidophila*, адаптированного к действию различных значений рН, концентрация АБК повышалась с увеличением щелочности среды, причем стремительный рост уровня гормона наблюдался в первые 3 ч (Hirsch et al., 1989). При снижении концентрации азота возрастало количество эндогенной АБК у микроводоросли *Dunaliella* sp. (Tominaga et al., 1993). Исследования с галотолерантными видами рода *Dunaliella* показали, что количество АБК в клетках и среде культивирования зависит от концентрации NaCl. При оптимальной (1,5 М) концентрации соли содержание фитогормона было минимальным, тогда как при отклонении величины концентрации NaCl наблюдалось увеличение содержания АБК (Hirsch et al., 1989; Tietz et al., 1989; Cowan and Rose, 1991; Tominaga et al., 1993; Sarmad et al., 2007).

У зеленых микроводорослей *Stichococcus bacillaris* и *Chlorella vulgaris* количество эндогенной АБК в течение первых 4 ч действия таких абиотических стрессовых факторов, как засуха, повышенная кислотность и засоленность возрастало в 5–6 раз. Концентрация фитогормона в среде культивирования при этом была в 2 раза выше, чем в клетках микроводорослей (Maršálek et al., 1992a). Подобные тенденции выявлены при действии абиотических стрессоров у вида *Dunaliella parva* (Hirsch et al., 1989) и у синезеленых водорослей *Trichormus variabilis*, *Desmonostoc muscorum* и *Romeria leopoliensis* (Zahradníčková et al., 1991; Maršálek et al., 1992b). Резкое возрастание количества гормона в клетках микроводорослей в первые часы воздействия стрессоров и последующее его снижение, а также изменение количества внеклеточной и цитоплазматической АБК опосредованно указывают на возможность диффузии фитогормона из клеток в среду (Maršálek et al., 1992a; Sarmad et al., 2007). При культивировании микроводорослей *Ch. vulgaris* и *S. bacillaris* количество фитогормона в старых культурах было в 3–4 раза выше, чем у молодых (Maršálek et al., 1992a). Значительное увеличение уровня АБК наблюдалось в течение первых 24 ч при культивировании микроводоросли *Ch. minutissima* в темноте. Незначительное уменьшение наблюдалось в следующие 24 ч. В то же время количество гормона при чередовании света и темноты (14 : 10) постепенно уменьшалось (Stirk et al., 2014). Экзогенная АБК при непрерывном освещении стиму-

лировала рост микроводоросли *Chlamydomonas reinhardtii*, тогда как в темноте рост культуры прекращался. АБК смягчала действие окислительного стресса, положительно влияя на активность антиоксидантных ферментов каталазы и аскорбатпероксидазы (Yoshida et al., 2003).

Исследования синтеза АБК у микроводорослей носят фрагментарный характер. У видов рода *Dunaliella* в образовании фитогормона не задействованы каротиноиды (Vopp-Buhler et al., 1991; Cowan and Rose, 1991). Присутствие 9'-*цис*-неоксантина у многих зеленых микроводорослей предполагает наличие у них неоксантин-опосредованного пути синтеза АБК (Varoli et al., 2000). В то же время исследование влияния засоления на синтез гормона у микроводоросли *D. salina* показало, что образование АБК происходит при использовании ионных производных фарнезилдифосфата (Cowan and Rose, 1991). Предполагают, что такой путь синтеза АБК происходит у таксонов, не содержащих неоксантин (Hartung, 2010).

Этилен (C₂H₄) – газообразный фитогормон, задействованный в регуляции многих процессов – от роста и развития до старения растений (Pierik et al., 2006). Впервые влияние этилена на растения было изучено на примере этилированных проростков гороха, у которых гормон подавлял рост стебля в длину, вызывал его утолщение и изгиб в горизонтальном направлении (Neljubov, 1901). В 20-х гг. XX ст. было показано, что этилен способен ускорять созревание плодов (Denny, 1924), а в 1934 г. он был определен как продукт метаболизма и исходя из его физиологических эффектов отнесен к гормонам (Gane, 1934). Увеличение количества этилена считается одной из составляющих ответной реакции растений на механические повреждения, изменение температурного режима, заражение патогенными грибами и микроорганизмами, действие водного дефицита, химических агентов, гипоксию, затопление и другие стрессоры (Колупаев, Карпец, 2010; Wang et al., 2002; Gamalero and Glick, 2012). Многообразие факторов, которые приводят к усилению синтеза этилена в растительных тканях, позволяет утверждать, что такая реакция является неспецифической и универсальной (Khan, Khan, 2014). Сведения о влиянии этилена на процессы роста растений носят противоречивый характер. Преобладает мнение, что он угнетает рост растений (Achard et al., 2003). Вместе с тем установлено, что в зависимости от концентрации, вида растения и условий выращивания этилен способен стимулировать рост, что позволяет сравнить его с мифическим „двуликим Янусом” (Pierik et al., 2006). Так, при затенении и затоплении этилен поддерживает рост стебля (Pierik et al., 2007). При низкой концентрации этилена наблюдается активный рост корней (Dodd, Beveridge, 2006). Этилен индуцирует также эпинастию побегов (изменение угла наклона черенка к стеблю), что приводит к опусканию листьев при прямом солнечном облучении (Dodd, Beveridge, 2006). Различный характер влияния этилена на растения объясняют его

взаимодействием с другими гормонами (Vandenbussche, van der Straeten, 2007). Например, действуя самостоятельно, этилен провоцирует смыкание устьиц. Однако при совместном действии с АБК, антагонистом которой он является, этилен, наоборот, способствует пребыванию устьиц в открытом состоянии (Wilkinson, Davies, 2009). Взаимодействие и взаимовлияние АБК и этилена активно исследуются, однако сведения о влиянии этилена на количество АБК неоднозначны (Vandenbussche and van der Straeten, 2007; Ракитин и др., 2009). Оба гормона, проявляя антагонизм в регуляции устьичной проводимости (Wilkinson and Davies, 2009), прорастании семян (Ghassemian et al., 2000), удлинении побегов (Jackson, 2008), являются стрессовыми (Jackson, 2008; Wilkinson and Davies, 2009). В последнее время большое внимание уделяется изучению восприятия и трансдукции этиленового сигнала (Hall et al., 2001; Li, Guo, 2007).

Данных о характере продуцирования этилена водорослями крайне мало. Так, образование этилена выявлено у *Суанопфита* (Huang, Chow, 1984), у отдельных морских макро- и зеленых микроводорослей (Driessche et al., 1988; Maillard et al., 1993; Plettner et al., 2005). Образование этилена показано у штаммов синезеленых водорослей *Synechococcus* Nägeli, *Anabaena* Bory ex Bornet & Flahault, *Nostoc* Vaucher ex Bornet & Flahault, *Cylindrospermum* Kütz. ex Bornet & Flahault, *Calothrix* C. Agardh ex Bornet & Flahault, *Scytonema* C. Agardh ex Bornet & Flahault и *Hapalosiphon* Nägeli ex Bornet & Flahault. Причем наиболее активным продуцентом гормона оказался вид *Hapalosiphon* (Huang, Chow, 1984). Установлено, что состав среды культивирования влияет на интенсивность выделения этилена. При выращивании микроводорослей на среде, содержащей глюкозу и метионин, количество гормона увеличивалось в 3 раза, тогда как на безазотистой среде при добавлении серина оно, напротив, уменьшалось. Отсутствие света отрицательно влияло на образование этилена у штамма *Hapalosiphon*. Добавление в среду культивирования глюкозы способствовало возобновлению продукции этилена в темноте (Huang, Chow, 1984). Применение методов генной инженерии позволило создать штаммы синезеленых водорослей, способных к выделению большого количества этилена (Sakai et al., 1997; Takahama et al., 2003; Ungerer et al., 2012)

На примере зеленой микроводоросли *Haematococcus pluvialis* было показано, что механизм синтеза этилена подобен таковому у высших растений (Maillard et al., 1993). Однако активация АЦК-оксидазы на последнем этапе синтеза этилена отличается от такового у высших растений. Установлено, что ее активность возрастает при повышенных концентрациях Co^{2+} , Mn^{2+} , Ag^{2+} , ингибируется Cu^{2+} , тогда как Zn^{2+} , Fe^{2+} и Mg^{2+} не влияли на фермент (Maillard et al., 1993).

Физиологическая роль этилена у водорослей требует дальнейшего изучения. Имеются лишь единичные данные об отрицательном влиянии

экзогенного этилена на содержание хлорофилла *a* у морской макроводоросли *Ulva intestinalis* L. (Plettner et al., 2005).

Заключение

Исследования фитогормонов микроводорослей существенно отстают по объему и направлениям от таковых высших растений. Несмотря на то, что основные классы фитогормонов выявлены у исследованных видов микроводорослей, остаются малоизученными вопросы, касающиеся их физиологической роли, взаимодействия между различными гормонами, влияния экзогенных регуляторов роста на культуру микроводорослей. Полученные данные о стимулирующем и ингибирующем влиянии гормонов и нативной биомассы микроводорослей на ростовые процессы высших растений можно использовать при биотехнологических разработках в аграрной промышленности. Способность отдельных штаммов микроводорослей активно образовывать ауксины позволит использовать их в медицине и фармакологии. Важным перспективным направлением в биотехнологии микроводорослей остается разработка способов регуляции синтеза каротиноидов с помощью фитогормонов, поскольку именно эти пигменты широко применяются в медицине и фармакологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арендарчук В.В.* Индолсодержащие вещества и рост синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев, 1978. – 25 с.
- Блюм Я.Б., Красиленко Ю.А., Емец А.И.* Влияние фитогормонов на цитоскелет растительной клетки // Физиол. раст. – 2012. – **59**(4). – С. 557–573.
- Киселева А.А., Тараховская Е.Р., Шишова М.Ф.* Биосинтез фитогормонов у водорослей // Физиол. раст. – 2012. – **59**(5). – С. 643–659.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В.* Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессов. – Киев: Основа, 2010. – 352 с.
- Косаківська І.В.* Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. – К.: Сталь, 2003. – 191 с.
- Назаренко Л.В., Акыев А.Я., Семененко В.Е.* Динамика содержания индолил-3-уксусной кислоты в клеточном цикле синхронной культуры *Chlorella* IPPASC-1 // Физиол. раст. – 1994. – **41**(2). – С. 214–219.
- Ракитин В.Ю., Прудникова О.Н., Ракитина Т.Я., Карягин В.В., Власов П.В., Новикова Г.В., Мошков И.Е.* Взаимодействие этилена и АБК при регуляции уровня полиаминов у *Arabidopsis thaliana* во время УФ-В стресса // Физиол. раст. – 2009. – **56**(2). – С. 163–169.
- Таутс М.И., Семененко В.Е.* Выделение и концентрация физиологически активных веществ индольной природы во внеклеточных метаболитах хлореллы // ДАН СССР. – 1971. – **198**(4). – С. 970–973.
- Холодный Н.Г.* Новые данные к обоснованию теории тропизмов // Журн. рус. ботан. об-ва. – 1928. – **13**. – С. 191.

- Achard P., Vriezen W.H., Van Der Straeten D., Harberd N.P. Ethylene regulates *Arabidopsis* Development via the Modulation of DELLA Protein Growth Repressor Function // Plant Cell. – 2003. – **15**. – P. 2816–2825.
- Addicott F.T., Carns H.R., Lyon J.L., Smith O.E., McMeans J.L. On the physiology of Abscisins // Régulateurs Naturels de la Croissance Végétale. – Paris: C.N.R.S., 1964. – P. 687–703.
- Addicott F.T., Lyon J.L., Ohkuima K., Thiessen W.E., Carns H.R., Smith O.E., Cornforth J.W., Milborrow B.V., Ryback G., Wareing P.F. Abscisic acid: A new name for abscisin II (dormin) // Science. – 1968. – **159**. – P. 1493.
- Ahmed M., Stal L.J., Hasnain S. Production of indole-3-acetic acid by the cyanobacterium *Arthrospira platensis* Strain MMG-9 // J. Microbiol. Biotechnol. – 2010. – **20**(9). – P. 1259–1265.
- Baroli I., Niyogi K.K. Molecular genetics of xanthophyll-dependent photoprotection in green algae and plants // Phil. Trans. Roy. Soc. London B: Biol. Sci. – 2000. – **355**. – P. 1385–1394.
- Beck E.H., Fettig S., Knake C., Hartig K., Bhattarai T. Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress // J. Biosci. – 2007. – **32**(3). – P. 501–510.
- Bopp-Buhler M.L., Wabra P., Hartung W., Gimmler H. Evidence for direct ABA synthesis in *Dunaliella* (Volvocales) // Cryptogam. Bot. – 1991. – **2/3**. – P. 192–200.
- Buggeln R.G., Craigie J.S. Evaluation of evidence for the presence of indole-3-acetic acid in marine algae // Planta. – 1971. – **97**(2). – P. 173–178.
- Cardozo K.H., Guaratini T., Barros M.P., Falcão V.R., Tonon A.P., Lopes N.P., Campos S., Torres M.A., Souza A.O., Colepicolo P., Pinto E. Metabolites from algae with economical impact // Comp. Biochem. Physiol. C. Pharmacol. – 2007. – **146**(1-2). – P. 60–78.
- Cornforth J.W., Milborrow B.V., Ryback G., Wareing P.F. Chemistry and physiology of 'dormins' in sycamore. Identity of sycamore 'dormin' with abscisin II // Nature. – 1965a. – **205**. – P. 1269–1270.
- Cornforth J.W., Milborrow B.V., Ryback G. Synthesis of (\pm) abscisin II // Nature. – 1965b. – **206**. – P. 715.
- Cowan A.K., Rose P.D. Abscisic acid metabolism in salt-stressed cells of *Dunaliella salina*. Possible interrelationship with β -carotene accumulation // Plant Physiol. – 1991. – **97**. – P. 798–803.
- Darwin C., Darwin F. The Power of Movement in Plants. – New York: D. Appl. and Comp., 1881. – 567 p.
- Davies P.J. Regulatory Factors in Hormone Action: Level, Location and Signal Transduction // Plant Hormones. Biosynthesis, Signal Transduction, Action. – Dordrecht: Kluwer, 2004. – P. 16–35.
- Del Pozo J.C., Lopez Mataz M.A., Ramirez-Parra E., Gutierrez C. Hormonal control of the plant cell cycle // Physiol. Plant. – 2005. – **123**. – P. 173–183.
- Denny F.E. Effect of ethylene upon respiration of lemons // Bot. Gaz. – 1924. – **77**. – P. 322–329.
- Dodd I., Beveridge C. Xylem-borne cytokinins: still in search of a role? // J. Exp. Bot. – 2006. – **57**(1). – P. 1–4.
- Driessche Th.V., Kevers C., Collet M., Gaspar Th. *Acetabularia mediterranea* and Ethylene: Production in Relation with Development, Circadian Rhythms in Emission, and Response to External Application // J. Plant Phys. – 1988. – **133**(5). – P. 635–639.
- Gamalero E., Glick B.R. Ethylene and abiotic stress tolerance in plants // Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate. – New York: Springer, 2012. – P. 395–412.

- Gane R. Production of Ethylene by Some Ripening Fruits // Nature. – 1934. – **134**. – P. 1008–1008.
- Ghassemian M., Nambara E., Cutler S., Kawaide H., Kamiya Y., McCourt P. Regulation of Abscisic Acid Signaling by the Ethylene Response Pathway in *Arabidopsis* // Plant Cell. – 2000. – **12**(7). – P. 1117–1126.
- Grotbeck L., Vance B.D. Endogenous levels of indole-3-acetic acid in synchronous cultures of *Chlorella pyrenoidosa* // J. Phycol. – 1972. – **8**(3). – P. 272–275.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2015. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>
- Gusta L.V., Trischuk R., Weiser C.J. Plant cold acclimation: The role of Abscisic Acid // J. Plant Growth Reg. – 2005. – **24**. – P. 308–318.
- Hall M.A., Moshkov I.E., Novikova G.V., Mur L.A., Smath A.R. Ethylene signal perception and transduction multiple paradigms? // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. – 2001. – **76**(1). – P. 103–128.
- Hansen H., Dörffling K. Changes of free and conjugated abscisic acid and phaseic acid in xylem sap of drought-stressed sunflower plants // J. Exp. Bot. – 1999. – **50**(339). – P. 1599–1605.
- Hartung W. The evolution of abscisic acid (ABA) and ABA function in lower plants, fungi and lichen // Funct. Plant Biol. – 2010. – **37**(9). – P. 806–812.
- Hashtroudi M.S., Ghassempour A., Riahi H., Shariatmadari Z., Khanjir M. Endogenous auxins in plant growth-promoting Cyanobacteria – *Anabaena vaginicola* and *Nostoc calcicola* // J. Appl. Phycol. – 2013. – **25**(2). – P. 379–386.
- Hemberg T. Growth-inhibiting substances in terminal buds of *Fraxinus* // Physiol. Plant. – 1949. – **2**. – P. 37–44.
- Hemberg T. Studies of auxins and growth-inhibiting substances in the potato tuber and their significance with regard to its rest-period // Acta Horti Berg. – 1947. – **14**. – P.133–220.
- Hirsch R., Hartung W., Gimmler H. Abscisic acid content of algae under stress // Bot. Acta. – 1989. – **102**(4). – P.326–334.
- <http://www.flanderstoday.eu/current-affairs/place-sun> (A place in the sun – Algae is the crop of the future, according to researchers in Geel) // Flanders Today, 31 October 2012).
- Huang T., Chow T. Ethylene production by blue-green algae // Bull. Bot. Acad. Sin. – 1984. – **25**. – P. 81–86.
- Hussain A., Boney A. Hydrophilic growth inhibitors from *Laminaria digitata* and *Ascophyllum nodosum* // New Phytol. – 1973. – **72**(2). – P. 403–410.
- Jackson M.B. Ethylene-promoted elongation: an adaptation to submergence stress // Ann. Bot. – 2008. – **101**(2). – P. 229–248.
- Jäger K., Bartók T., Ördög V., Barnabás B. Improvement of maize (*Zea mays* L.) anther culture responses by algae-derived natural substances // South. Afr. J. Bot. – 2010. – **76**. – P. 511–516.
- Jennings R.C. Gibberellin antagonism by material from a brown algae // New Phytol. – 1969. – **68**(3). – P.683–688.
- Khan A.N., Khan M.I.R. The ethylene: from senescence hormone to key player in plant metabolism // J. Plant Biochem. Physiol. – 2014. – **2**(2). – P. 245–247.
- Kingman A.R., Moore J. Isolation, purification and quantitation of several growth regulating substances in *Ascophyllum nodosum* (*Phaeophyta*) // Bot. Mar. – 1982. – **25**. – P. 149–153.

- Kobayashi M., Hirai N., Kurimura Y., Ohigashi H., Tsuji Y. Abscisic acid-dependent algal morphogenesis in the unicellular green alga *Haematococcus pluvialis* // Plant Growth Reg. – 1997. – **22**(2). – P. 79–85.
- Li H., Guo H. Molecular basis of the ethylene signaling and response pathway in *Arabidopsis* // J. Plant Growth Reg. – 2007. – **26**(2). – P. 106–117.
- Liu W.-C., Carns H.R. Isolation of abscisic acid, an abscission accelerating substance // Science. – 1961. – **134**. – P. 384–385.
- Maillard P., Thepenier C., Gudin C. Determination of an ethylene biosynthesis pathway in the unicellular green alga *Haematococcus pluvialis*. Relationship between growth and ethylene production // J. Appl. Phycol. – 1993. – **5**(1). – P. 93–98.
- Maršálek B., Zahradníčková H., Hronková M. Extracellular production of abscisic acid by soil algae under salt, acid or drought stress // Z. Naturforsch. – 1992a. – **47**. – P. 701–704.
- Maršálek B., Zahradníčková H., Hronková M. Extracellular abscisic acid produced by Cyanobacteria under salt stress // J. Plant Physiol. – 1992b. – **139**(4). – P. 506–508.
- Mazur H., Knop A., Synak R. Indole-3-acetic acid in the culture medium of two axenic green microalgae // J. Appl. Phycol. – 2001. – **13**(1). – P. 35–42.
- Misra S., Kausik B.D. Growth promoting substances of cyanobacteria. II. Detection of amino acids, sugars and auxin // Proc. Indian Nat. Sci. Acad. – 1989. – **B55**. – P. 499–504.
- Nejad A.R., van Meeteren U. The role of abscisic acid in disturbed stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* during growth at high relative air humidity // J. Exp. Bot. – 2007. – **58**(3). – P. 627–636.
- Neljubov D.N. Über die horizontale Nutation der Stengel von *Pisum sativum* und einiger anderen Pflanzen // Beih. Bot. Zentralbl. – 1901. – **10**. – S. 128–138.
- Ohkuma K., Lyon J.L., Addicott F.T., Smith O.E. Abscisin II, an abscission-accelerating substance from young cotton fruit // Science. – 1963. – **142**. – P. 1592–1593.
- Pierik R., Sasidharan R., Voeselek L. Growth control by ethylene: adjusting phenotypes to the environment // J. Plant Growth Reg. – 2007. – **26**. – P. 188–200.
- Pierik R., Tholen D., Poorter H., Visser E., Voeselek L. The Janus face of ethylene: growth inhibition and stimulation // Trends Plant Sci. – 2006. – **11**(4). – P. 178–182.
- Piotrowska-Niczyporuk A., Bajguz A. The effect of natural and synthetic auxins on the growth, metabolite content and antioxidant response of green alga *Chlorella vulgaris* (*Trebouxiophyceae*) // Plant Growth Reg. – 2014. – **73**. – P. 57–66.
- Plettner I., Steinke M., Malin G. Ethene (ethylene) production in the marine macroalga *Ulva (Enteromorpha) intestinalis* L. (*Chlorophyta, Ulvophyceae*): effect of light-stress and co-production with dimethyl sulphide // Plant Cell Environ. – 2005. – **28**. – P. 1136–1145.
- Priyadarshani I., Rath B. Commercial and industrial applications of microalgae – A review // J. Algal Biomass Utiln. – 2012. – **3**(4). – P. 89–100.
- Sabbatini M.R., Arguelo J.A., Fernandez O.A., Bottini R.A. Dormancy and growth inhibitor levels in oospores of *Chara contraria* A. Braun ex Kütz. (*Charophyta*) // Aquat. Bot. – 1987. – **28**. – P. 189–194.
- Sakai M., Ogawa T., Matsuoka M., Fukuda H. Photosynthetic conversion of carbon dioxide to ethylene by the recombinant cyanobacterium, *Synechococcus* sp. PCC 7942, which

- harbors a gene for the ethylene-forming enzyme of *Pseudomonas syringae* // J. Ferment. Bioeng. – 1997. – **84**. – P. 434–443.
- Sarmad J., Shariati M., Haghjou M.M. Relationship between endogenous abscisic acid and b-carotene synthesis in unicellular green alga *Dunaliella* // Amer.-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci. – 2007. – **2**(5). – P. 559–564.
- Schiewer U. Auxinvorkommen und Auxinstoffwechsel bei mehrzelligen Ostseealgen. I. Zum Vorkommen von Indol-3-Essigsäure // Planta. – 1967a. – **74**(4). – S. 313–323.
- Schiewer U. Auxinvorkommen und Auxinstoffwechsel bei mehrzelligen Ostseealgen. II Zur Entstehung von Indol-3-essigsäure aus Tryptophan, unter Berücksichtigung des Einflusses der marinen Bakterienflora // Planta. – 1967b. – **75**(2). – S. 152–160.
- Schiewer U., Krienke H., Libbert E. Auxinvorkommen und Auxinstoffwechsel bei mehrzelligen Ostseealgen. III. Die Umsetzung von Indol-3-acetonitril und von Indol-3-essigsäure // Plants. – 1967. – **76**(1). – S. 52–64.
- Shanab S.M.M., Saker M.M., Abdel-Rahman M.H.M. Crude extracts of some fresh water Cyanobacteria have auxin like activity on potato tissue culture // Arab. J. Biotech. – 2003. – **6**(2). – P. 297–312.
- Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance // J. Exp. Bot. – 2007. – **58**(2). – P. 221–227.
- Stirk W.A., Bálint P., Tarkowská D., Novák O., Maróti G., Ljung K., Turečková V., Strnad M., Ördög V., van Staden J. Effect of light on growth and endogenous hormones in *Chlorella minutissima* (Trebouxiophyceae) // Plant Physiol. Biochem. – 2014. – **79**. – P. 66–76.
- Stirk W.A., Ördög V., Novák O., Rolčík J., Strnad M., Bálint P., van Staden J. Auxin and cytokinin relationships in 24 microalgae strains // J. Phycol. – 2013. – **49**. – P. 459–467.
- Stirk W.A., Ördög V., van Staden J., Jäger K. Cytokinin- and auxin-like activity in Cyanophyta and microalgae // J. Appl. Physiol. – 2002. – **14**(3). – P. 215–221.
- Stirk W.A., van Staden J. Comparison of cytokinin- and auxin-like activity in some commercially used seaweed extracts // J. Appl. Phycol. – 1997. – **8**. – P. 503–508.
- Takahama K., Matsuoka M., Nagahama K., Ogawa T. Construction and analysis of a recombinant cyanobacterium expressing a chromosomally inserted gene for an ethylene-forming enzyme at the *psbAI* locus // J. Biosci Bioeng. – 2003. – **95**(3). – P. 302–305.
- Tarakhovskaya E.R., Maslov Yu.I., Shishova M.F. Phytohormones in Algae // Russ. J. Plant Physiol. – 2007. – **54**(2). – P. 186–194.
- Tietz A., Kasprík W. Identification of abscisic acid in a green alga // Biochem. Physiol. Pflanzen. – 1986. – **181**(4). – P. 269–274.
- Tietz A., Rutkowski U., Köhler R., Kasprík W. Further investigations on the occurrence and the effects of abscisic acid in algae // Biochem. Physiol. Pflanz. – 1989. – **184**. – P. 259–266.
- Tillberg J.E. Effects of abscisic acid, salicylic acid and transcinamin acid on phosphate uptake, ATP-level and oxygen evolution in *Scenedesmus* // Physiol. Plant. – 1970. – **23**. – P. 647–653.
- Tominaga N., Takahata M., Tominaga H. Effects of NaCl and KNO₃ concentrations on the abscisic acid content of *Dunaliella* sp. (Chlorophyta) // Hydrobiology. – 1993. – **267**. – P. 163–168.
- Ullich W.R., Kunz G. Effect of abscisic acid on nitrate uptake, respiration and photosynthesis in green algae // Plant Sci. Lett. – 1984. – **37**. – P. 9–14.
- Ungerer J., Tao L., Davis M., Ghirardi M., Maness P.-C., Yu J. Sustained photosynthetic conversion of CO₂ to ethylene in recombinant cyanobacterium *Synechocystis* 6803 // Energy Environ. Sci. – 2012. – **5**. – P. 8998–9006.

- Vance B.D. Phytohormone effects on cell division in *Chlorella pyrenoidosa* chick (TX-7-11-05) (*Chlorellaceae*) // J. Plant Growth Reg. – 1987. – 5. – P. 169–173.
- Vandenbussche F., van der Straeten D. One for all and all for one: cross-talk of multiple signals controlling the plant phenotype // J. Plant Growth Reg. – 2007. – 26. – P. 178–187.
- Varalakshmi P., Malliga P. Evidence for production of Indole-3-acetic acid from a fresh water cyanobacteria (*Oscillatoria annae*) on the growth of *H. annuus* // Int. J. Sci. Res. Publ. (IJSRP). – 2012. – 2(3). – P. 1–15.
- Wang K.L., Li H., Ecker J.R. Ethylene biosynthesis and signaling networks // Plant Cell. – 2002. – 14(Suppl.). – P. 131–151.
- Wareing P.F., Eagles C.F., Robinson P.M. Natural inhibitors as dormancy agents // Régulateurs Naturels de la Croissance Végétale. – Paris: C.N.R.S., 1964. – P. 377–386.
- Went F.W. Experimental control of plant growth. – Waltham, Mass.: Chron. Bot. Co., 1957. – 343 p.
- Went F.W., Thimann K.V. Phytohormones. – New York: Macmillan Comp., 1937. – 294 p.
- Weyers J.D.B., Paterson N.W. Plant hormones and the control of physiological processes // New Phytol. – 2001. – 152. – P. 375–407.
- Wilkinson S., Davies W. Ozone suppresses soil drying- and abscisic acid (ABA)-induced stomatal closure via an ethylene-dependent mechanism // Plant Cell Environ. – 2009. – 32. – P. 949–959.
- 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.
- Yoshida K., Igarashi E., Mukai M., Hirata K., Miyamoto K. Induction of tolerance to oxidative stress in the green alga, *Chlamydomonas reinhardtii*, by abscisic acid // Plant Cell Environ. – 2003. – 26. – P.451–457.
- Zahradnicková H., Maršálek B., Polišenská M. High-performance thin-layer chromatographic and high-performance liquid chromatographic determination of abscisic acid produced by cyanobacteria // J. Chrom. A. – 1991. – 555(1-2). – P. 239–245.
- Zheng-Yi X., Yun-Joo Y., Inhwan H. ABA conjugated and their physiological roles in plant cells // Abscisic acid: Metabolism, Transport and Signaling. – Dordrecht: Springer, 2014. – P. 77–87.

Поступила 12 марта 2015 г.

Подписала в печать Е.И. Шнюкова

REFERENCES

- Achard P., Vriezen W.H., Van Der Straeten D., and Harberd N.P., *Plant Cell*, 15:2816–2825, 2003.
- Addicott F.T., Carns H.R., Lyon J.L., Smith O.E., and McMeans J.L., *Régulateurs Naturels de la Croissance Végétale*, C.N.R.S., Paris, pp. 687–703, 1964.
- Addicott F.T., Lyon J.L., Ohkuima K., Thiessen W.E., Carns H.R., Smith O.E., Cornforth J.W., Milborrow B.V., Ryback G., and Wareing P.F., *Science*, 159:1493, 1968.
- Ahmed M., Stal L.J., and Hasnain S., *J. Microbiol. Biotechnol.*, 20(9):1259–1265, 2010.
- Arendarchuk V.V., *Indolsoderzhashchie veshchestva i rost sinezelenykh vodorosley, vyzhivayushchikh «tsvetenie» vody: Avtoref. dis. kand. biol. nauk*, Kiev, 1978. [Rus.]
- Baroli I. and Niyogi K.K., *Phil. Trans. Roy. Soc.*, London B: Biol. Sci., 355:1385–1394, 2000.
- Beck E.H., Fettig S., Knake C., Hartig K., and Bhattarai T., *J. Biosci.*, 32(3):501–510, 2007.
- Blyum Ya.B., Krasilenko Yu.A., and Emets A.I., *Fiziol. rast.*, 59(4):557–573, 2012.

- Bopp-Buhler M.L., Wabra P., Hartung W., and Gimmler H., *Cryptogam. Bot.*, 2(3):192–200, 1991.
- Buggeln R.G. and Craigie J.S., *Planta*, 97(2):173–178, 1971.
- Cardozo K.H., Guaratini T., Barros M.P., Falero V.R., Tonon A.P., Lopes N.P., Campos S., Torres M.A., Souza A.O., Colepicolo P., and Pinto E., *Comp. Biochem. Physiol. C. Pharmacol.*, 146(1-2):60–78, 2007.
- Cornforth J.W., Milborrow B.V., and Ryback G., *Nature*, 206:715, 1965b.
- Cornforth J.W., Milborrow B.V., Ryback G., and Wareing P.F., *Nature*, 205:1269–1270, 1965a.
- Cowan A.K. and Rose P.D., *Plant Physiol.*, 97:798–803, 1991.
- Darwin C. and Darwin F., *The Power of Movement in Plants*, D. Appl. and Comp., New York, 1881.
- Davies P.J., *Plant Hormones. Biosynthesis, Signal Transduction, Action*, Kluwer, Dordrecht, pp. 16–35, 2004.
- Del Pozo J.C., Lopez Matas M.A., Ramirez-Parra E., and Gutierrez C., *Physiol. Plant*, 123:173–183, 2005.
- Denny F.E., *Bot. Gaz.*, 77:322–329, 1924.
- Dodd I. and Beveridge C., *J. Exp. Bot.*, 57(1):1–4, 2006.
- Driessche Th.V., Kevers C., Collet M., and Gaspar Th., *J. Plant Phys.*, 133(5):635–639, 1988.
- Gamalero E. and Glick B.R., *Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate*, Springer, New York, pp. 395–412, 2012.
- Gane R., *Nature*, 134:1008–1008, 1934.
- Ghassemian M., Nambara E., Cutler S., Kawaide H., Kamiya Y., and McCourt P., *Plant Cell*, 12(7):1117–1126, 2000.
- Grotbeck L. and Vance B.D., *J. Phycol.*, 8(3):272–275, 1972.
- Guiry M.D. and Guiry G.M., *AlgaeBase*. World-wide electron. publ., Nat. Univ. of Ireland, Galway, 2015, <http://www.algaebase.org>
- Gusta L.V., Trischuk R., and Weiser C.J., *J. Plant Growth Regul.*, 24:308–318, 2005.
- Hall M.A., Moshkov I.E., Novikova G.V., Mur L.A., and Smath A.R., *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 76(1):103–128, 2001.
- Hansen H. and Dörffling K., *J. Exp. Bot.*, 50(339):1599–1605, 1999.
- Hartung W., *Funct. Plant Biol.*, 37(9):806–812, 2010.
- Hashtroudi M.S., Ghassempour A., Riahi H., Shariatmadari Z., and Khanjir M., *J. Appl. Phycol.*, 25(2):379–386, 2013.
- Hemberg T., *Acta Horti Berg.*, 14:133–220, 1947.
- Hemberg T., *Physiol. Plant.*, 2:37–44, 1949.
- Hirsch R., Hartung W., and Gimmler H., *Bot. Acta*, 102(4):326–334, 1989.
- <http://www.flanderstoday.eu/current-affairs/place-sun> (A place in the sun – Algae is the crop of the future, according to researchers in Geel, *Flanders Today*, 31 October 2012)
- Huang T. and Chow T., *Bull. Bot. Acad. Sin.*, 25:81–86, 1984.
- Hussain A. and Boney A., *New Phytol.*, 72(2):403–410, 1973.
- Jackson M.B., *Ann. Bot.*, 101(2):229–248, 2008.
- Jäger K., Bartók T., Ördög V., and Barnabás B., *South. Afr. J. Bot.*, 76:511–516, 2010.
- Jennings R.C., *New Phytol.*, 68(3):683–688, 1969.
- Khan A.N. and Khan M.I.R., *J. Plant Biochem. Physiol.*, 2(2):245–247, 2014.
- Kholodnyy N.G., *Zhurn. rus. botan. ob-va*, 13:191, 1928.
- Kingman A.R., Moore J., *Bot. Mar.*, 25:149–153, 1982.
- Kiseleva A.A., Tarakhovskaya E.R., and Shishova M.F., *Fiziol. rast.*, 59(5):643–659, 2012.

- Kobayashi M., Hirai N., Kurimura Y., Ohigashi H., and Tsuji Y., *Plant Growth Regul.*, 22(2):79–85, 1997.
- Kolupaev Yu.E. and Karpets Yu.V., *Formirovanie adaptivnykh reaktsiy rasteniy na deystvie abioticheskikh stressov*, Osnova, Kiev, 2010. [Rus.]
- Kosakivska I.V., *Fiziologo-biokhimichni osnovi adaptatsiyi roslin do stresiv*, Stal, Kyiv, 2003. [Ukr.]
- Li H. and Guo H., *J. Plant Growth Reg.*, 26(2):106–117, 2007.
- Liu W.-C. and Carns H.R., *Science*, 134:384–385, 1961.
- Maillard P., Thepenier C., and Gudín C., *J. Appl. Phycol.*, 5(1):93–98, 1993.
- Maršálek B., Zahradníčková H., and Hronková M., *J. Plant Physiol.*, 139(4):506–508, 1992b.
- Maršálek B., Zahradníčková H., and Hronková M., *Z. Naturforsch.*, 47:701–704, 1992a.
- Mazur H., Knop A., and Synak R., *J. Appl. Phycol.*, 13(1):35–42, 2001.
- Misra S. and Kausik B.D., *Proc. Indian Nat. Sci. Acad.*, B55:499–504, 1989.
- Nazarenko L.V., Akyev A.Ya., and Semenenko V.E., *Fiziol. rast.*, 41(2):214–219, 1994.
- Nejad A.R. and van Meeteren U., *J. Exp. Bot.*, 58(3):627–636, 2007.
- Neljubov D.N., *Beih. Bot. Zentralbl.*, 10:128–138, 1901.
- Ohkuma K., Lyon J.L. Addicott F.T., and Smith O.E., *Science*, 142:1592–1593, 1963.
- Pierik R., Sasidharan R., and Voeselek L., *J. Plant Growth Reg.*, 26:188–200, 2007.
- Pierik R., Tholen D., Poorter H., Visser E., and Voeselek L., *Trends Plant Sci.*, 11(4):178–182, 2006.
- Piotrowska-Niczyporuk A., and Bajguz A., *Plant Growth Reg.*, 73:57–66, 2014.
- Plettner I., Steinke M., and Malin G., *Plant Cell Environ.*, 28:1136–1145, 2005.
- Priyadarshani I. and Rath B., *J. Algal Biomass Utln.*, 3(4):89–100, 2012.
- Rakitin V.Yu., Prudnikova O.N., Rakitina T.Ya., Karyagin V.V., Vlasov P.V., Novikova G.V., and Moshkov I.E., *Fiziol. rast.*, 56(2):163–169, 2009.
- Sabbatini M.R., Arguelo J.A., Fernandez O.A., and Bottini R.A., *Aquat. Bot.*, 28:189–194, 1987.
- Sakai M., Ogawa T., Matsuoka M., and Fukuda H., *J. Ferment. Bioeng.*, 84:434–443, 1997.
- Sarmad J., Shariati M., and Haghjou M.M., *Amer.-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci.*, 2(5):559–564, 2007.
- Schiewer U., Krienke H., and Libbert E., *Planta*, 76(1):52–64, 1967.
- Schiewer U., *Planta*, 74(4):313–323, 1967a
- Schiewer U., *Planta*, 75(2):152–160, 1967b.
- Shanab S.M.M., Saker M.M., and Abdel-Rahman M.H.M., *Arab. J. Biotech.*, 6(2):297–312, 2003.
- Shinozaki K. and Yamaguchi-Shinozaki K., *J. Exp. Bot.*, 58(2):221–227, 2007.
- Stirk W.A. and van Staden J., *J. Appl. Phycol.*, 8:503–508, 1997.
- Stirk W.A., Bálint P., Tarkovská D., Novák O., Maryti G., Ljung K., Turečková V., Strnad M., Ördög V., and van Staden J., *Plant Physiol. Biochem.*, 79:66–76, 2014.
- Stirk W.A., Ördög V., Novák O., Rolčík J., Strnad M., Bálint P., and van Staden J., *J. Phycol.*, 49:459–467, 2013.
- Stirk W.A., Ördög V., van Staden J., and Jäger K., *J. Appl. Physiol.*, 14(3):215–221, 2002.
- Takahama K., Matsuoka M., Nagahama K., and Ogawa T., *J. Biosci Bioeng.*, 95(3):302–305, 2003.
- Tarakhovskaya E.R., Maslov Yu.I., Shishova M.F., *Russ. J. Plant Physiol.*, 54(2):186–194, 2007.
- Tauts M.I. and Semenenko V.E., *DAN SSSR*, 198(4):970–973, 1971.
- Tietz A. and Kasprik W., *Biochem. Physiol. Pflanzen.*, 181(4):269–274, 1986.

- Tietz A., Ruttkowski U., Köhler R., and Kasprick W., *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 184:259–266, 1989.
- Tillberg J.E., *Physiol. Plant.*, 23:647–653, 1970.
- Tominaga N., Takahata M., and Tominaga H., *Hydrobiology*, 267:163–168, 1993.
- Ullich W.R. and Kunz G., *Plant Sci. Lett.*, 37:9–14, 1984.
- Ungerer J., Tao L., Davis M., Ghirardi M., Maness P.-C., and Yu J., *Energy Environ. Sci.*, 5:8998–9006, 2012.
- Vance B.D., *J. Plant Growth Reg.*, 5:169–173, 1987.
- Vandenbussche F. and van der Straeten D., *J. Plant Growth Regul.*, 26:178–187, 2007.
- Varalakshmi P. and Malliga P., *Int. J. Sci. Res. Publ. (IJSRP)*, 2(3):1–15, 2012.
- Wang K.L., Li H., and Ecker J.R., *Plant Cell*, 14(Suppl.):131–151, 2002.
- Wareing P.F., Eagles C.F., and Robinson P.M., *Régulateurs Naturels de la Croissance Végétale*, C.N.R.S., Paris, pp. 377–386, 1964.
- Went F.W. and Thimann K.V., *Phytohormones*, Macmillan Comp., New York, 1937.
- Went F.W., *Experimental control of plant growth*, Chron. Bot. Co., Waltham, Mass., 1957.
- Weyers J.D.B. and Paterson N.W., *New Phytol.*, 152:375–407, 2001.
- Wilkinson S. and Davies W., *Plant Cell Environ.*, 32:949–959, 2009.
- Wilkinson S. and Davies W.J., *Plant Cell Environ.*, 25(1):195–210, 2002.
- Yoshida K., Igarashi E., Mukai M., Hirata K., and Miyamoto K., *Plant Cell Environ.*, 26:451–457, 2003.
- Zahradníčková H., Maršálek B., and Polišenská M., *J. Chrom. A*, 555(1-2):239–245, 1991.
- Zheng-Yi X., Yun-Joo Y., and Inhwan H., *Abscisic acid: Metabolism, Transport and Signaling*, Springer, Dordrecht, pp. 77–87, 2014.

ISSN 0868–8540. *Algologia*. 2015, 25(3): 330–351 <http://dx.doi.org/10.15407/alg25.03.330>

*E.A. Romanenko*¹, *I.V. Kosakovskaya*¹, *P.A. Romanenko*²

¹N.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine,
2, Tereshchenkivska St., Kiev 01004, Ukraine

²Taras Shevchenko National University of Kiev, Institute of Biology,
2, Academic Glushkov Ave., Kiev 01017, Ukraine

e-mail: k_romanenko@ukr.net; 150503@ukr.net; irynakosakovska@gmail.com;
petrorom@ukr.net

PHYTOHORMONES OF MICROALGAE: BIOLOGICAL ROLE AND INVOLVEMENT IN THE REGULATION OF PHYSIOLOGICAL PROCESSES.
PT I. AUXINS, ABSCISIC ACID, ETHYLENE

The literature data about the features of biosynthesis, chemical structure, interaction and impact on the growth and development of microalgae of different classes of phytohormones have been analyzed and summarized. The information about the divisions and species of algae with measured auxins, abscisic acid (ABA) and ethylene is provided. Specific features of regulation of microalgae biomass production, cell division processes, resistance to abiotic stressors by exogenous auxins, ABA and ethylene are discussed. The main directions and tasks for further microalgae phytohormones researches, perspectives of their using in the development of biotechnological approaches in the agricultural industry, medical and pharmaceutical research are analyzed.

Key words: microalgae, auxins, abscisic acid, ethylene, growth, resistance, stress.