

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2016, 26(2):203–229

<http://dx.doi.org/10.15407/alg26.02.203>

УДК 577.175.13:14-582.232:263

РОМАНЕНКО Е.А.¹, КОСАКОВСКАЯ И.В.¹, РОМАНЕНКО П.А.²

¹Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

²Кафедра ботаники, УНЦ "Институт биологии" Киевского национального ун-та
им. Тараса Шевченко,

ул. Владимирская, 64/13, Киев 01601, Украина

e-mail: k_romanenko@ukr.net, 150503@ukr.net, irynakosakivska@gmail.com,

petrorom@ukr.net

ФИТОГОРМОНЫ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ: БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ И УЧАСТИЕ В РЕГУЛЯЦИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ. Ч. II. ЦИТОКИНИНЫ И ГИББЕРЕЛЛИНЫ

Проанализированы и обобщены литературные данные об особенностях биосинтеза, качественном и количественном разнообразии, участии в регуляции физиолого-биохимических процессов, перспективах использования в биотехнологических разработках цитокининов (ЦТК) и гиббереллинов (ГК) микроводорослей. У 45 видов микроводорослей, относящихся к 5 отделам, определено 37 форм ЦТК. Показано, что на качественный состав и количественное содержание ЦТК микроводорослей существенное влияние оказывают световой режим и наличие энергетического источника. Среди главных биологических функций ЦТК микроводорослей выделяют стимуляцию деления клеток, активацию ростовых процессов, усиление фотосинтетической активности. Обсуждаются протекторные свойства ЦТК микроводорослей в стрессовых условиях, направленные на обеспечение клеточного деления и защиту фотосинтетического аппарата. Рассматривается дискуссионный вопрос биосинтеза ЦТК микроводорослей, недостаточно исследовано их взаимодействие с другими классами фитогормонов. ГК обнаружены у 31 вида микроводорослей, определены 20 его изоформ. Физиологические эффекты ГК микроводорослей подобны таковым у высших растений и проявляются в сокращении лаг-фазы и стимуляции деления и роста клеток, увеличении биомассы, накоплении белка и пигментов, снижении токсичного действия тяжелых металлов.

К л ю ч е в ы е с л о в а : микроводоросли, цитокинины, гиббереллины, рост, стресс.

Введение

Микроводоросли — филогенетически гетерогенная группа преимущественно фотоавтотрофных одно- и многоклеточных организмов, видовой

потенциал которых составляет от 200 до 800 тыс. видов (<http://www.flanderstoday.eu/current-affairs/place-sun>). Клетки микроводорослей содержат витамины, протеины, углеводы, жирные кислоты, ферменты, пигменты, макро- и микроэлементы, биологически активные соединения с ценными медицинскими свойствами (Cardozo et al., 2007), поэтому являются перспективными объектами в биотехнологических разработках.

Регуляция процессов роста, развития и устойчивости растений осуществляется под контролем и при непосредственном участии фитогормонов. У различных филогенетических групп водорослей обнаружены все известные классы фитогормонов. Наиболее детально исследована фитогормональная система у морских водорослей-макрофитов (Tarakhovskaya et al., 2007). Фитогормоны микроскопических водорослей остаются малоизученными, что обусловлено их многочисленностью и методическими трудностями. Фитогормоны микроводорослей используют в качестве экзогенных регуляторов роста культурных растений и эндогенных компонентов, влияющих на биосинтез пигментов и липидов (Priyadarshani, Rath, 2012). В первой части обзора (Романенко и др., 2015) мы проанализировали литературные данные (96 источников) об исследовании ауксинов, абсцизовой кислоты и этилена у различных видов микроводорослей, их роли в регуляции ростовых процессов и развитии устойчивости к абиотическим стрессорам. Во второй части обобщены и проанализированы литературные данные об особенностях биосинтеза, качественном и количественном разнообразии, участии в регуляции физиолого-биохимических процессов, перспективах использования в биотехнологических разработках цитокининов и гиббереллинов микроводорослей.

Цитокинины

Цитокинины — производные пуриновых азотистых оснований аденина и аденозина — были открыты в середине XX в. во время исследований прекращавшего рост в условиях стерильной культуры каллуса табака, клеточное деление которого возобновлялось после добавления индолил-3-уксусной кислоты, кокосового молока и гидролизата дрожжей (Mauney et al., 1952; Naylor et al., 1954; Miller et al., 1955). «Фактором клеточного деления», обладающим свойствами пурина, оказался 6-фурфуриламинопурин, который был назван кинетином (от греч. «kinesis» — деление) (Miller et al., 1955, 1956). Однако выяснилось, что кинетин не встречается в растениях (Skoog et al., 1965). И только в 1963 г. Д. Летамом из эндосперма кукурузы был выделен и описан зеатин (Letham, 1963; Letham et al., 1964). Так начался этап открытия новой группы растительных гормонов — цитокининов, способных стимулировать деление клеток (Skoog et al., 1965).

Структура некоторых цитокининов (ЦТК) представлена на рис. 1. Это производные аденина и аденозина, модифицированные по атому азота в 6-м положении изопентенильной (изопреноидные ЦТК) или

ароматической группой (ароматические ЦТК). Зеатин является преобладающей формой ЦТК в растительных тканях и может существовать в *цис*- или *транс*-конфигурации; *транс*-зеатин относится к наиболее распространенным и активным изоформам ЦТК растений (Романов, 2009; Hirose et al., 2008). Среди изоформ ЦТК выделяют рибозиды, риботиды, N- или O-гликозиды, нуклеотиды, метилтиолы. Рибозиды и риботиды являются транспортными формами, O-гликозиды выполняют запасную функцию, N-гликозиды – катаболиты, впоследствии расщепляемые цитокинин-оксидазами, тогда как нуклеотиды и метилтиолы относятся к продуктам деградации *m*РНК (Романов, 2009; Mok, Mok, 2001).

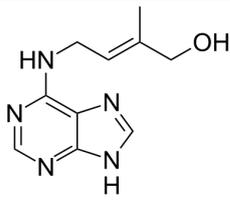
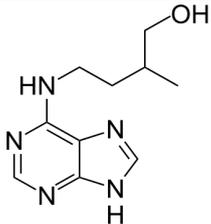
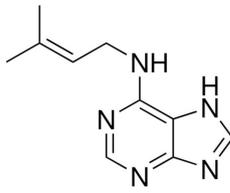
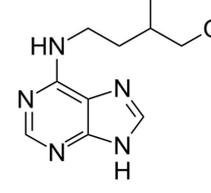
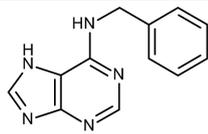
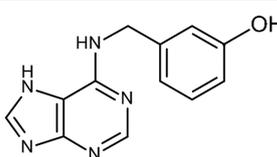
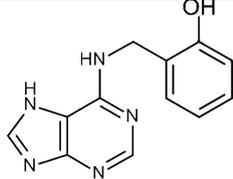
Изопреноидные ЦТК		
		
<i>транс</i> -зеатин	<i>цис</i> -зеатин	
		
изопентениладенин	дегидрозеатин	
Ароматические ЦТК		
		
бензиладенин	<i>мета</i> -тополин	<i>орто</i> -тополин

Рис. 1. Структурные формулы изопреноидных и ароматических ЦТК

ЦТК задействованы в регуляции различных физиологических процессов растений, среди которых стимуляция деления и роста клеток, образование побегов из каллусов в культуре, активация биогенеза и дифференцировки хлоропластов, ингибирование апикальной меристемы

корня, задержка процесса старения листьев, регуляция покоя и прорастания семян (Кулаева, Кузнецов, 2002; Романов, 2009; Mok, Mok, 2001; Werner, Schmülling, 2009). ЦТК участвуют в минеральном питании растений (Mok, Mok, 2001), формировании азотфиксирующих клубеньков (Murray et al., 2007), влияют на устойчивость растений к неблагоприятным воздействиям окружающей среды (Ha et al., 2012), урожайность аграрных культур (Zalabák et al., 2013).

Предположение о возможной цитокининовой активности морских водорослей было высказано Э. Бут (Booth, 1966) и впоследствии подтверждено при проведении биотестов с микроводорослями *Phaeodactylum tricornutum*¹ и *Akashiwo sanguinea* (Bentley-Mowat, Reid, 1968). Методом жидкостной хроматографии и масс-спектрометрии (ЖХ/МС) был идентифицирован изопреноидный ЦТК – изопентениладенин – у *Chara globularis* J.L. Thuiller (Zhang, 1989), представителя харовых водорослей (*Charales*), от которых, как традиционно считают, произошли высшие растения (Karol et al., 2001).

Изопреноидные и ароматические ЦТК обнаружены у 45 видов микроводорослей, относящихся к 5 отделам. Ранние работы по выявлению ЦТК и их производных были основаны на применении различных биотестов (Мельников и др., 1991; Bentley-Mowat, Reid, 1968; van Staden, Breen, 1973; Ördög, Molnar, 1994; Stirk et al., 1999, 2002). В последующие годы появились публикации, посвященные прямой идентификации цитокининов с использованием современных хроматографических методов, в частности ЖХ/МС (Ördög et al., 2004; Jirásková et al., 2009; Hussain et al., 2010; Stirk et al., 2013b, 2014a; Noble et al., 2014).

ЦТК микроводорослей представлены в основном изопреноидными формами (табл. 1), с преобладанием изопентениладенина и *цис*-зеатина, тогда как *транс*-зеатин, дегидрозеатин и их производные выявлены в незначительных количествах (Ördög et al., 2004; Jirásková et al., 2009; Stirk et al., 2011, 2013b; Noble et al., 2014). Нуклеотиды и метилтиолы iP (изопентенильного) и Z (зеатинового) типов выявлены лишь у *Euglena gracilis* (Noble et al., 2014). Ароматические ЦТК представлены бензиладенином, бензиладенозином, *орто*-, *мета*- и *пара*-тополинами, при этом их суммарное содержание всегда было значительно ниже, чем изопреноидных ЦТК (Ördög et al., 2004; Jirásková et al., 2009; Stirk et al., 2011, 2013b, 2014a). Бензиладенин, *орто*- и *мета*-тополины встречались в более высоких концентрациях, чем *пара*-изомеры (Ördög et al., 2004; Stirk et al., 2011, 2013b, 2014a). У 31 вида макроводорослей из отделов *Chlorophyta*, *Phaeophyta* и *Rhodophyta* также преобладали изопентениладенин, зеатин и их дериваты с доминированием *цис*- над *транс*-изомерами (Stirk et al., 2003).

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

Таблица 1

Цитокинины микроводорослей

Таксон	Цитокинины		Литературные данные
	изопреноидные	ароматические	
<i>Cyanophyta</i>			
<i>Arthronema africanum</i> (Schwabe & Simonsen) Komárek & Lukavský	iP	–	Stirk et al., 1999
<i>Calothrix</i> sp.	iP, Z	–	Stirk et al., 2002
<i>Kamptonema animale</i> (C. Agardh ex Gomont) Strunecký, Komárek & J. Smarda	Z	–	Stirk et al., 2002
<i>Anabaena</i> sp.	tZ, ZR, DHZR	–	Hussain et al., 2010
<i>Oscillatoria</i> sp.	tZ, cZ, ZR	–	Hussain et al., 2010
<i>Phormidium</i> sp.	tZ, cZ, ZR	–	Hussain et al., 2010
<i>Chroococcidiopsis</i> sp.	tZ, cZ, ZR, DHZR, ZOG	–	Hussain et al., 2010
<i>Synechocystis</i> sp.	tZ, cZ	–	Hussain et al., 2010
<i>Euglenophyta</i>			
<i>Euglena gracilis</i> G.A. Klebs	iP, tZ, tZNT, cZNT, HZNT, iPNT, 2MeStZ, 2MeStZR, MeSiP, MeSiPA	BA	Noble et al., 2014
<i>Bacillariophyta</i>			
<i>Phaeodactylum tricornutum</i> Bohlin	цитокининовая активность		Bentley-Mowat, Reid, 1968
<i>Dinophyta</i>			
<i>Akashiwo sanguinea</i> (K. Hirasaka) G.I. Hansen & Moestrup	цитокининовая активность		Bentley-Mowat, Reid, 1968
<i>Chlorophyta</i>			
<i>Pandorina morum</i> (O. Müll.) Bory & Deslongschamps	Z	–	van Staden, Breen, 1973
<i>Eudorina elegans</i> Ehrenb.	Z	–	van Staden, Breen, 1973
<i>Volvox carteri</i> F. Stein	Z	–	van Staden, Breen, 1973
<i>Chlorella minutissima</i> Fott & Nováková	iP, iPA, tZ, cZ, cZR, tZOG, cZOG, tZROG,	BA, BAR, oT, mT, oTR, oTOG, mTOG, pTOG, mTROG	Ördög et al., 2004

<i>Chlorella minutissima</i> Fott & Nováková	iP, iPA, iPAMP, cZ, cZR, cZOG, cZROG, cZRMP, tZR, DHZR, tZROG, DHZROG, DHZRMP	–	Stirk et al., 2011
	tZR, tZOG, tZROG, tZ9G, tZRMP, cZ, cZOG, cZROG, cZRMP, DHZ, DHZOG, DHZROG, DHZRMP, iP, iPAMP	–	Stirk et al., 2013b
	tZ, tZR, tZOG, cZ, cZR, cZOG, cZROG, cZRMP, iP, iPA, iPAMP, DHZ, DHZR, DHZOG, DHZROG	–	Stirk et al., 2014a
<i>Chlorella vulgaris</i> Beij.	tZR, tZOG, tZROG, cZ, cZR, cZOG, cZROG, cZRMP, DHZ, DHZR, DHZROG, DHZRMP, iP, iPA, iPAMP	–	Stirk et al., 2013b
<i>Chlorella</i> sp.	cZ, cZR, cZOG, cZROG, cZRMP, iP, iPA, iPAMP	–	Stirk et al., 2011
	Z, iP	–	Stirk et al., 2002
	iP, iPA, tZ, cZ, cZR, tZOG, cZOG, tZROG	BA, BAR, oT, mT, oTR, oT9G, oTOG, mTOG, pTOG, mTROG	Ördög et al., 2004
	tZ, tZR, cZ, cZR, cZRMP, iP, iPA, iPAMP	–	Jirásková et al., 2009

<i>Parachlorella kessleri</i> (Fott & Nováková) Krienitz, E. Hegew., Hepperle, Huss, T. Rohr & M. Wolf	Z	–	Мельников и др., 1991
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turpin) Bréb.	Z	–	Stirk et al., 2002
<i>Scenedesmus</i> sp.	iP, iPA, tZ, cZ, cZR, tZOG, cZOG, tZROG	BA, BAR, oT, mT, oTR, oTOG, mTOG, pTOG, mTROG	Ördög et al., 2004
<i>Coenochloris</i> sp.	Z	–	Stirk et al., 2002
<i>Chlorosarcina</i> sp.	Z, iP	–	Stirk et al., 2002
<i>Tetracystis</i> sp.	Z	–	Stirk et al., 2002
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i> P.A. Dang.	tZ, tZOG, tZ9G, tZRMP, cZ, cZOG, cZROG, cZRMP, DHZ, DHZR, DHZRMP, iP, iPAMP	–	Stirk et al., 2013b
<i>Chlamydomonas</i> sp.	Z	–	Stirk et al., 2002
<i>Desmococcus olivaceus</i> (Pers. ex Acharius) J.R. Laundon	iP, iPA, tZ, cZ, cZR, tZOG, cZOG, tZROG, DHZ	BA, BAR, oT, mT, oTR, oTOG, mTOG, pTOG, mTROG	Ördög et al., 2004
	tZRMP, cZ, cZR, cZROG, cZRMP, DHZ, DHZR, iP	–	Stirk et al., 2013b
<i>Stigeoclonium nanum</i> (Dillwyn) Kütz.	tZ, tZR, tZOG, tZROG, tZRMP, cZ, cZR, cZOG, cZROG, cZRMP, DHZ, DHZR, DHZOG, DHZROG, DHZRMP, iP, iPA, iPAMP	–	Stirk et al., 2013b
<i>Chlorococcum ellipsoideum</i> Deason & H.C. Bold	tZR, tZOG, tZRMP, cZ, cZR, cZOG, cZROG, cZRMP, DHZ, DHZR, iP, iPA, iPAMP	–	Stirk et al., 2013b

<i>Gyoeffyaana humicola</i> Kol & F. Chodat	<i>t</i> ZR, <i>t</i> ZOG, <i>t</i> ZROG, <i>t</i> ZRMP, <i>c</i> Z, <i>c</i> ZR, <i>c</i> ZOG, <i>c</i> ZROG, <i>c</i> ZRMP, DHZ, DHZR, DHZROG, iP, iPA, iPAMP	—	Stirk et al., 2013b
<i>Monoraphidium contortum</i> (Thur.) Komárk.-Legn.	<i>t</i> ZR, <i>t</i> ZOG, <i>t</i> ZROG, <i>t</i> ZRMP, <i>c</i> Z, <i>c</i> ZR, <i>c</i> ZOG, <i>c</i> ZROG, <i>c</i> ZRMP, DHZ, DHZR, DHZOG, DHZROG, iP, iPA, iPAMP	—	Stirk et al., 2013b
<i>Nautococcus mamillatus</i> Korschikov	<i>t</i> ZR, <i>t</i> ZOG, <i>t</i> ZROG, <i>t</i> ZRMP, <i>c</i> Z, <i>c</i> ZR, <i>c</i> ZOG, <i>c</i> ZROG, <i>c</i> ZRMP, DHZ, DHZROG, DHZRMP, iP, iPAMP	—	Stirk et al., 2013b
<i>Poloidion didymos</i> Pascher	<i>t</i> Z, <i>t</i> ZR, <i>t</i> ZROG, <i>t</i> Z9G, <i>t</i> ZRMP, <i>c</i> Z, <i>c</i> ZR, <i>c</i> ZOG, <i>c</i> ZROG, <i>c</i> ZRMP, DHZ, DHZR, DHZROG, iP, iPA, iPAMP	—	Stirk et al., 2013b
<i>Protosiphon botryoides</i> (Kütz.) G.A. Klebs	<i>t</i> ZR, <i>t</i> Z9G, <i>t</i> ZRMP, <i>c</i> Z, <i>c</i> ZOG, <i>c</i> ZRMP, DHZOG, iP, iPA, iPAMP	—	Stirk et al., 2013b
<i>Acutodesmus acuminatus</i> (Lagerh.) P. Tsarenko	<i>t</i> Z, <i>t</i> ZR, <i>t</i> ZOG, <i>t</i> ZRMP, <i>c</i> Z, <i>c</i> ZR, <i>c</i> ZOG, <i>c</i> ZROG, <i>c</i> ZRMP, DHZ, DHZR, iP, iPA, iPAMP	—	Stirk et al., 2013

<i>Acutodesmus incrassatulus</i> (Bohlin) P. Tsarenko	<i>t</i> ZR, <i>t</i> ZRMP, <i>c</i> Z, <i>c</i> ZR, <i>c</i> ZOG, <i>c</i> ZROG, <i>c</i> ZRMP, DHZ, DHZR, DHZRMP, iP, iPA, iPAMP	–	Stirk et al., 2013b
<i>Desmodesmus armatus</i> (Chodat) E. Hegew.	<i>t</i> ZR, <i>t</i> Z9G, <i>t</i> ZRMP, <i>c</i> Z, <i>c</i> ZR, <i>c</i> ZOG, <i>c</i> ZROG, <i>c</i> ZRMP, DHZ, DHZR, DHZROG, iP, iPA	–	Stirk et al., 2013b
<i>Coelastrella terrestris</i> (Reisigl) E. Hegew. & N. Hanagata	<i>t</i> ZR, <i>t</i> ZRMP, <i>c</i> Z, <i>c</i> ZR, <i>c</i> ZOG, <i>c</i> ZROG, <i>c</i> ZRMP, DHZ, DHZR, DHZRMP, iP, iPA, iPAMP	–	Stirk et al., 2013b
<i>Raphidocelis subcapitata</i> (Korshikov) Nygaard, Komárek, Kristiansen & O.M. Skulberg	<i>t</i> ZR, <i>t</i> ZRMP, <i>c</i> Z, <i>c</i> ZR, <i>c</i> ZOG, <i>c</i> ZROG, <i>c</i> ZRMP, DHZ, DHZR, DHZOG, DHZROG, iP, iPA, iPAMP	–	Stirk et al., 2013b
<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli	<i>t</i> ZR, <i>t</i> Z9G, <i>t</i> ZRMP, <i>c</i> Z, <i>c</i> ZR, <i>c</i> ZOG, <i>c</i> ZROG, <i>c</i> ZRMP, DHZ, DHZR, DHZROG, DHZRMP, iP, iPA, iPAMP	–	Stirk et al., 2013b
<i>Spongiochloris excentrica</i> R.C. Starr	<i>t</i> ZR, <i>t</i> ZOG, <i>t</i> ZROG, <i>t</i> Z9G, <i>t</i> ZRMP, <i>c</i> Z, <i>c</i> ZR, <i>c</i> ZOG, <i>c</i> ZROG, <i>c</i> ZRMP, DHZ, DHZR, DHZRMP, iP, iPA, iPAMP	–	Stirk et al., 2013b

<i>Coccomyxa</i> sp.	<i>tZ</i> , <i>tZR</i> , <i>tZOG</i> , <i>tZRMP</i> , <i>cZ</i> , <i>cZR</i> , <i>cZOG</i> , <i>cZROG</i> , <i>cZRMP</i> , DHZ, DHZR, DHZROG, iP, iPA, iPAMP	–	Stirk et al., 2013b
<i>Myrmecia bisecta</i> Reisigl	<i>tZR</i> , <i>tZOG</i> , <i>tZRMP</i> , <i>cZ</i> , <i>cZOG</i> , <i>cZROG</i> , <i>cZRMP</i> , DHZR, iP, iPAMP	–	Stirk et al., 2013b
<i>Stichococcus bacillaris</i> Nägeli	<i>tZOG</i> , <i>tZROG</i> , <i>tZRMP</i> , <i>cZ</i> , <i>cZOG</i> , DHZR, iP, iPA, iPAMP	–	Stirk et al., 2013b
<i>Ulothrix</i> sp.	<i>tZR</i> , <i>tZOG</i> , <i>tZ9G</i> , <i>tZRMP</i> , <i>cZ</i> , <i>cZR</i> , <i>cZOG</i> , <i>cZROG</i> , <i>cZRMP</i> , DHZR, DHZRMP, iP, iPA, iPAMP	–	Stirk et al., 2013b
<i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kütz.) P.C. Silva, K.R. Mattox & W.H. Blackwell	<i>tZOG</i> , <i>tZRMP</i> , <i>cZ</i> , DHZR, iP	–	Stirk et al., 2013b

С о к р а щ е н и я : Z – зеатин; ZR – зеатинрибозид; ZOG – зеатин-О-глюкозид; *tZ* – *транс*-зеатин; *cZ* – *цис*-зеатин; *cZR* – *цис*-зеатинрибозид; *tZR* – *транс*-зеатинрибозид; *tZOG* – *транс*-зеатин-О-глюкозид; *cZOG* – *цис*-зеатин-О-глюкозид; *tZROG* – *транс*-зеатинрибозид-О-глюкозид; *cZROG* – *цис*-зеатинрибозид-О-глюкозид; *tZ9G* – *транс*-зеатин-9-глюкозид; *tZRMP* – *транс*-зеатинрибозид-монофосфат; *cZRMP* – *цис*-зеатинрибозидмонофосфат; iP – изопентениладенин; iPA – изопентениладенозин; iPAMP – изопентениладенозинмонофосфат; DHZ – дигидрозеатин; DHZR – дигидрозеатинрибозид; DHZOG – дигидрозеатин-О-глюкозид; DHZROG – дигидрозеатинрибозид-О-глюкозид; DHZRMP – дигидрозеатинрибозидмонофосфат; *tZNT* – *транс*-зеатиннуклеотид; *cZNT* – *цис*-зеатиннуклеотид; DHZNT – дигидрозеатиннуклеотид; iPNT – изопентинаденозиннуклеотид; 2MeSiZ – 2-метилтио-*транс*-зеатин; 2MeSiZR – 2-метилтио-*транс*-зеатинрибозид; MeSiP – 2-метилтиоизопентениладенин; MeSiPA – 2-метилтиоизопентинаденозин; BA – бензиладенин; BAR – бензиладенозин; oT – *орто*-тополин; mT – *мета*-тополин; oTR – *орто*-тополинрибозид; oT9G – *орто*-тополин-9-глюкозид; oTOG – *орто*-тополин-О-глюкозид; mTOG – *мета*-тополин-О-глюкозид; pTOG – *пара*-тополин-О-глюкозид; mTROG – *мета*-тополинрибозид-О-глюкозид.

Аналогичные тенденции наблюдались и для ароматических ЦТК. Основное отличие между микро- и макроскопическими водорослями в том, что бензиладенин присутствует у первых в более высоких концентрациях (до 28 %), чем у вторых (менее 1 %) (Stirk et al., 2013b).

Изучение эндогенного содержания ЦКТ при чередовании светового и темного периодов культивирования (14:10) у отдельных представителей рода *Chlorella* M. Beij. выявило изменения в составе и концентрации фитогормонов в зависимости от условий освещения (Stirk et al., 2011, 2014a). Количественное содержание ЦТК, а также интенсивность деления и размер клеток возрастали синхронно при освещении. Изменялся и качественный состав ЦТК. *Цис*-зеатин, изопентениладенин и их производные (*cZR*, *iPA*) были выявлены как в темновой, так и световой фазах культивирования в течение всего эксперимента (48 ч); их количественные показатели были низкими в темноте и постепенно возрастали на свету. *О*-глюкозиды (*cZOG*, *cZROG*) были выявлены на исходе темного периода в незначительных количествах, с последующим их увеличением при освещении. Рибозиды (*cZRMP*, *iPAMP*) в темноте не найдены, однако в значительных концентрациях (особенно *cZRMP*) идентифицированы на свету, что указывает на необходимость освещения для их синтеза. *Транс*-зеатин и дигидрозеатин выявлены в низких концентрациях как в темноте, так и на свету, только у одного из двух проанализированных штаммов *Chlorella*. Ароматические ЦТК не обнаружены. Установлено, что содержание *cZ*, *cZR*, *iP* и *iPA* в условиях продолжительной темновой фазы (24 ч) не увеличивается, деление и рост клеток не происходят, тогда как на свету эти процессы наблюдаются. Возрастание концентраций ЦТК в световой стадии совпадает с увеличением фотосинтетической активности клеток (Stirk et al., 2011). Так, в синхронных культурах микроводорослей максимум фотосинтетической активности наблюдается в течение нескольких часов в начале светового периода, что совпадает с началом деления клеток (Kaftan et al., 1999).

Полученные результаты свидетельствуют о существенном влиянии света на содержание и состав ЦТК в течение клеточного цикла микроводорослей. Дальнейшее исследование влияния света на рост и содержание эндогенных ЦТК у *Chlorella minutissima* подтвердили и дополнили полученные ранее данные (Stirk et al., 2014a). Так, в условиях продолжительной темновой фазы (48 ч) при добавлении в среду культивирования глюкозы содержание ЦТК снижалось в период с 10 до 24 ч, а после 24 ч возрастало, что указывает на использование глюкозы как источника энергии для возобновления биосинтеза ЦТК. Следовательно, синтез ЦТК может происходить и без света, но в среде выращивания должен присутствовать источник энергии, например глюкоза (Stirk et al., 2014a).

Биологические функции ЦТК у водорослей подобны таковым в тканях высших растений. Внесение оптимальных концентраций ЦТК ускоряло клеточное деление и рост как у микро-, так и у макрОВО-

рослей (Jennings et al., 1972; Buczek et al., 1975; Tatkowska, Buczek, 1980; Burkiewicz, 1987; de Nys et al., 1990). У микроводорослей экзогенные ЦТК стимулировали также фотосинтез, синтез хлорофилла, каротиноидов и моносахаридов, активизировали ферменты, участвующие в фотосинтетическом метаболизме углерода (Bentley-Mowat, Reid, 1969; Tatkowska, Buczek, 1980; Burkiewicz, 1987, Czerpak, Bajguz, 1997; Czerpak et al., 1999; Noble et al., 2014).

Внесение оптимальных концентраций синтетических ЦТК (дифенилмочевины, кинетина, бензиладенина, *транс*-зеатина) в культуру *Chlorella vulgaris* стимулировало клеточное деление, увеличивало содержание РНК, специфических белков и полипептидов, фотосинтетических пигментов хлорофиллов и каротиноидов ускоряло ассимиляцию азота путем активирования глутаматдегидрогеназы. В условиях продолжительной темновой фазы эти процессы не прекращались, однако их активность значительно снижалась (Piotrowska, Czerpak, 2009).

В условиях стресса, вызванного добавлением в культуру *Ch. vulgaris* тяжелых металлов, внесение экзогенных ЦТК (хлорпиридилфенилмочевины, дифенилмочевины, фенилтиадиазолмочевины, кинетина и др.) стимулировало деление клеток, а также оказывало защитное действие на фотосинтетический аппарат водоросли, ускоряло процессы фотосинтеза и синтез моносахаридов, стимулировало действие ферментов-антиоксидантов (Piotrowska-Niczyporuk et al., 2012).

Всего у микроводорослей определено 37 форм ЦТК, причем основными и самыми активными были изопреноидные ЦТК с преобладанием *цис*-зеатина, изопентениладенина и их производных, тогда как активными формами ЦТК у сосудистых растений являются *транс*-зеатин и его конъюгаты (Романов, 2009; Hirose et al., 2008). У отдельных представителей бактерий, мхов, грибов и водорослей в отличие от высших растений преобладает *цис*-зеатин и его дериваты, что свидетельствует о непрямом пути биосинтеза, происходящего в результате деградации *m*РНК (Auer, 1997; Stirk et al., 2003; Stirk, van Staden, 2010). У микроводорослей *m*РНК, по-видимому, является главным источником цитокининов (Stirk et al., 2014a). Отдельные изоформы *m*РНК содержат изопентенилированные по N₆ остатки аденина по соседству с антикодоном. Эти модифицированные основания обычно представляют собой *цис*-зеатин (*cZ*) или изопентениладенин (*iP*), а также их метилтиопроизводные (Романов, 2009).

Метилтиолы выявлены у *Euglena gracilis* в достаточном количестве, вместе с *cZ*, *iP* и их нуклеотидами (Noble et al., 2014). При распаде *m*РНК цитокинины высвобождаются и влияют на процессы клеточного метаболизма (Романов, 2009) У растений *m*РНК не является основным и существенным источником цитокининов (Sakakibara, 2006). Однако вопрос биосинтеза ЦТК у водорослей пока изучен недостаточно. В

частности, имеются данные о том, что синтез ЦТК у водорослей может идти и по прямому пути из АМФ и изопентенилпирофосфата при участии изопентенилтрансферазы (Киселева и др., 2012).

Как показали литературные данные, у 45 видов микроводорослей, относящихся к 5 отделам, на данный момент определено 37 форм ЦТК, из которых наиболее активной является изопреноидная группа. На содержание и состав ЦТК микроводорослей существенное влияние оказывают световой режим и наличие энергетического источника (глюкозы) в среде культивирования. Определены некоторые биологические функции ЦТК, главными из которых являются стимуляция деления клеток, активация ростовых процессов, усиление фотосинтетической активности микроводорослей. В стрессовых условиях выявлены протекторные свойства ЦТК микроводорослей, направленные на обеспечение клеточного деления и защиту фотосинтетического аппарата. Остается дискуссионным вопрос биосинтеза ЦТК микроводорослей и недостаточно исследовано их взаимодействие с другими классами фитогормонов.

Гиббереллины

Открытие гиббереллинов связано с исследованиями зараженных грибом-аскомицетом *Gibberella fujikuroi* (Sawada) Wollenw растений риса, которые вытягивались и полегали, редко цвели и никогда не доживали до созревания. Было установлено, что активное вытягивание стебля индуцировано содержащимися в культуральной жидкости аскомицета веществами (Kurosawa, 1926), впоследствии выделенными в кристаллическом состоянии и названными гиббереллинами А и В (Yabuta, Sumiki, 1938). Вещество А было определено как гибберелловая кислота (Curtis, Cross, 1954). Гиббереллиноподобные соединения, идентичные по своим физиологическим свойствам гиббереллину *G. fujikuroi*, вскоре были получены из экстрактов высших растений (Radley, 1956), а из незрелых семян *Phaseolus multiflorus* Lam. был выделен первый «растительный» гиббереллин (MacMillan et al., 1960).

На сегодняшний день известно 136 гиббереллинов растений, немногие из которых физиологически активны (Sponsel, Hedden, 2010). Гиббереллины являются дитерпеноидами, имеют *тетра-* или *пентациклическую* структуру и по количеству углеродных атомов в молекуле делятся на две группы: C_{20} -гиббереллины, содержащие 20 атомов углерода, и C_{19} -гиббереллины, содержащие, соответственно, 19 атомов углерода. Большинство гиббереллинов представляют собой кислоты и сокращенно обозначаются – ГК или ГА (гибберелловая кислота) с индексом, означающим порядок открытия, например: GK_1 (GA_1), GK_3 (GA_3); в англоязычной литературе – ГА или А. Наиболее активными формами гиббереллинов считаются GK_1 , GK_3 , GK_4 , GK_5 , GK_6 и GK_7 (рис. 2), остальные являются их предшественниками в биосинтезе или неактивными формами (Sponsel, Hedden, 2010).

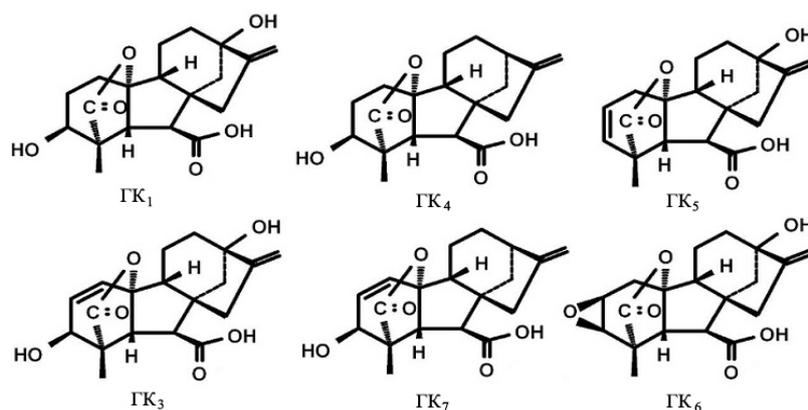


Рис. 2. Химическая структура активных форм гиббереллинов

Гиббереллины проявляют полифункциональную активность: стимулируют линейный рост стебля, побега, корней, расширение поверхности листа, способствуют увеличению количества междоузлий, индуцируют цветение, регулируют пол, участвуют в формировании лепестков и тычинок, активируют завязывание и развитие плодов, а также прорастание семян, клубней и луковиц (Olszewski, 2002; Peng, Harberd, 2002; Chandler, 2011; Davière, Achard, 2013; Peters, 2013). Биосинтез ГК происходит у молодых фотосинтезирующих тканях, в верхушках корня и стебля, растущих зародышах, бутонах, цветках и состоит из трех этапов. Первый протекает в пластидах, где идет превращение геранилгераниолпирофосфа в энт-каурен под действием циклаза, второй – в эндоплазматическом ретикулуме, когда энт-каурен последовательно окисляется до ГК₁₂-альдегида (ГК₁₂^{альд}) и первого гиббереллина ГК₁₂, а третий – в цитоплазме, при котором происходит последовательное окисление ГК₁₂ с образованием С₂₀-гиббереллинов или С₁₉-гиббереллинов (Weiss, Ori, 2007; Sponsel, Hedden, 2010).

В экстрактах морских водорослей рода *Fucus* L. гиббереллины были обнаружены впервые (Radley, 1961; Mowat, 1965). Высокое содержание гиббереллоподобных веществ выявлено у *Tetraselmis* sp. (*Chlorophyta*) (Mowat, 1965), в то время как у представителя этого же отдела *Chlamydomonas reinhardtii* ГК-активность не обнаружена (Kato et al., 1962). Однако впоследствии применение метода ЖХ/МС позволило определить у *Ch. reinhardtii* 19 форм ГК (Stirk et al., 2013a).

Данные о содержании гиббереллинов у микроводорослей носят ограниченный, фрагментарный характер. ГК обнаружены у 31 вида (табл. 2). Применение метода ЖХ/МС позволило выявить 20 форм ГК у 24 видов микроводорослей (Stirk et al., 2013a). Также ГК микроводорослей были определены методом биотестов (Mowat, 1965; Gupta, Agarwal, 1973; Mohan, Mukerji, 1978) в комбинации с методом тонкослойной хроматографии (Hussain, Boney, 1971; Burkiewicz, 1987), при этом в биотестах у некоторых видов была выявлена только гиббереллиноподобная активность (см. табл. 2).

Гиббереллины микроводорослей

Таксон	Гиббереллины и ГК-подобная активность	Литературные данные
<i>Cyanophyta</i>		
<i>Leptolyngbya foveolaria</i> (Gomont) Anagn. & Komárek	ГК-подобная активность	Gupta, Agarwal, 1973
<i>Anabaenopsis</i> sp. <i>Cylindrospermum</i> sp.		Mohan, Mukerji, 1978
<i>Haptophyta</i>		
<i>Chrysothila elongata</i> (Droop) R.A. Andersen, Kim, Tittley & Yoon	ГК ₃ , ГК ₇	Hussain, Boney, 1971
<i>Chlorophyta</i>		
<i>Tetraselmis</i> sp.	ГК-подобная активность	Mowat, 1965
<i>Coelastrella terrestris</i> (Reisigl) E. Hegew. & N. Hanagata, <i>Desmococcus olivaceus</i> (Pers. ex Acharius) J.R. Laundon, <i>Coelastrum microporum</i> Nägeli <i>Spongiochloris excentrica</i> R.C. Starr <i>Coccomyxa</i> sp. <i>Myrmecia bisecta</i> Reisigl <i>Stichococcus bacillaris</i> Nägeli <i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kütz.) P.C. Silva, K.R. Mattox & W.H. Blackwell <i>Chlorella pyrenoidosa</i> H. Chick <i>Ch. vulgaris</i> Beij.	ГК ₁ , ГК ₃ , ГК ₄ , ГК ₅ , ГК ₆ , ГК ₇ , ГК ₈ , ГК ₉ , ГК ₁₂ , ГК _{12альфа} , ГК ₁₃ , ГК ₁₅ , ГК ₁₉ , ГК ₂₀ , ГК ₂₄ , ГК ₂₉ , ГК ₃₄ , ГК ₄₄ , ГК ₅₁ , ГК ₅₃	Stirk et al., 2013a
<i>Ch. minutissima</i> Fott & Nováková	— « —	Stirk et al., 2014a
<i>Stigeoclonium nanum</i> (Dillwyn) Kütz. <i>Monoraphidium contortum</i> (Thur.) Komárk.-Legn. <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> P.A. Dang. <i>Raphidocelis subcapitata</i> (Korshikov) Nygaard, Komárek, Kristiansen & O.M. Skulberg	ГК ₁ , ГК ₃ , ГК ₄ , ГК ₅ , ГК ₆ , ГК ₇ , ГК ₈ , ГК ₉ , ГК ₁₂ , ГК ₁₃ , ГК ₁₅ , ГК ₁₉ , ГК ₂₀ , ГК ₂₄ , ГК ₂₉ , ГК ₃₄ , ГК ₄₄ , ГК ₅₁ , ГК ₅₃	Stirk et al., 2013a
<i>Chlorococcum ellipsoideum</i> Deason & H.C. Bold <i>Ulothrix</i> sp.	ГК ₁ , ГК ₃ , ГК ₄ , ГК ₅ , ГК ₆ , ГК ₇ , ГК ₈ , ГК ₉ , ГК ₁₃ , ГК ₁₅ , ГК ₁₉ , ГК ₂₀ , ГК ₂₄ , ГК ₂₉ , ГК ₃₄ , ГК ₄₄ , ГК ₅₁ , ГК ₅₃	Stirk et al., 2013a

окончание табл. 2

<i>Gyoeffyaana humicola</i> Kol & F. Chodat	ГК ₁ , ГК ₃ , ГК ₄ , ГК ₅ , ГК ₆ , ГК ₇ , ГК ₈ , ГК ₉ , ГК _{12альд} , ГК ₁₃ , ГК ₁₅ , ГК ₁₉ , ГК ₂₀ , ГК ₂₄ , ГК ₂₉ , ГК ₃₄ , ГК ₄₄ , ГК ₅₁ , ГК ₅₃	Stirk et al., 2013a
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turpin) Bréb. <i>Mucidosphaerium pulchellum</i> (H.C. Wood) C. Bock, Proschold & Krienitz	ГК ₃	Burkiewicz, 1987

Биологически активными оказались ГК₁, ГК₃, ГК₄, ГК₅, ГК₆, ГК₇, у всех видов исследованных микроводорослей преобладала ГК₆ (Stirk et al., 2013a; Stirk et al., 2014a). Среди промежуточных форм ГК, участвующих в биосинтезе новых гиббереллинов, преобладали ГК₁₅ и ГК₅₃, а среди продуктов их деактивации – ГК₁₃ и ГК₅₁ (Stirk et al., 2013a; Stirk et al., 2014a). Наибольший спектр и количество ГК отмечены у *Coelastrella terrestris*, наименьший спектр – у *Raphidocelis subcapitata* (Stirk et al., 2013a). Кроме того, в медленно растущей культуре микроводорослей концентрация ГК была выше, чем в быстрорастущей (Stirk et al., 2013a). При этом качественный состав ГК у изученных видов микроводорослей был сходен. Разница состояла в наличии или отсутствии ГК₁₂ и ГК_{12альд} (см. табл. 2). Оба эти гиббереллина в высокой концентрации присутствовали у 17 видов исследованных микроводорослей. Выявленные формы ГК микроводорослей сходны с таковыми у морских водорослей *Ecklonia maxima* (Osbeck) Papenf. (*Phaeophyta*) (Stirk et al., 2014a), однако их концентрация значительно выше (Stirk et al., 2013a).

Эндогенный состав ГК, как и интенсивность роста *Chlorella minutissima*, культивируемой при различных световых режимах (L:D – чередование светового и темного периодов 14:10 ч; CD – темновой режим без световой фазы; CD+G – темновой режим без световой фазы с добавлением глюкозы в среду выращивания) оказались неодинаковыми. Также отмечено, что общее содержание ГК было низким во всех опытах (Stirk et al., 2014a). Однако содержание ГК у активно растущих культур в L:D и CD+G-режимах было ниже, чем в CD-опыте. У L:D и CD+G культур на фоне уменьшения количества ГК отмечено деление и значительное увеличение размера клеток, тогда как у CD-культуры на уровне увеличения содержания ГК происходило торможение роста и уменьшение размера клеток. Следовательно, ГК были вовлечены преимущественно в процессы удлинения и увеличения объема клеток, а не их деления. Содержание основных метаболитов деактивации ГК₅₁ и ГК₁₃ постепенно снижалось в растущих культурах (условия L:D и CD+G), тогда как в CD-опыте их уровень был

постоянным. Таким образом, в различных условиях освещения при культивировании происходило перманентное преобразование различных форм ГК, что способствовало поддержанию гомеостаза гормонов у *Chlorella minutissima* (Stirk et al., 2014a).

У высших растений ГК синтезируются из геранилгеранилпирофосфата, энт-каурена, ГК₁₂-альдегида и далее, через ГК₁₂-кислоту образуются другие изоформы ГК (Weiss, Ori, 2007). Предполагают, что синтез ГК у водорослей происходит подобным образом (Киселева и др., 2012). Однако исследования ГК спектра микроводорослей выявили определенные отличия (Stirk et al., 2013a). В частности, известно, что у высших растений в процессе синтеза из ГК₁₂ образуются активные формы ГК₁ и ГК₄, постоянно присутствующие в растениях (Yamaguchi, 2008), тогда как у микроводорослей активной и стабильной формой является ГК₆ (рис. 3).

Высшие растения

I путь: ГК₁₂→ГК₅₃→ГК₄₄→ГК₁₉→ГК₂₀→ГК₁

II путь: ГК₁₂→ГК₁₅→ГК₂₄→ГК₉→ГК₄

Микроводоросли

ГК₁₂→ГК₅₃→ГК₄₄→ГК₁₉→ГК₂₀→ГК₅→ГК₆

Рис. 3. Схема биосинтеза активных форм гиббереллинов у высших растений (Yamaguchi, 2008) и микроводорослей (Stirk et al., 2013a)

Сведения о влиянии ГК на процессы роста и развития микроводорослей носят фрагментарный и порой противоречивый характер, несмотря на то, что начало исследований в этой области датируется концом 50-х – началом 60-х гг. XX ст. (Conrad et al., 1959; Kim, Greulach, 1961). У видов, принадлежащих к разным отделам водорослей, неодинаковые концентрации экзогенных ГК могут оказывать как выраженное стимулирующее (Kim, Greulach, 1961; Johnston, 1963; Ramamurthy, Seshadri, 1966; Buczek et al., 1975; Bralczyk et al., 1978; Tatkovska, Buczek, 1980; Adair, Miller, 1982; Vance, 1987; Pan et al., 2008; Park et al., 2013), так и ингибирующее действие на рост и величину сухой биомассы (Johnston, 1963; Bentley-Mowat, Reid, 1969) или не оказывают никакого действия (Tamiya et al., 1962; Bendana, Fried, 1967; Evans, Sorokin, 1971).

ГК₁ угнетала рост смешанных культур морского фитопланктона (Johnston, 1963; Bentley-Mowat, Reid, 1969), тогда как ГК₅ и ГК₇, наоборот, стимулировали его рост (Johnston, 1963). В то же время ГК₁ положительно влияла на скорость роста *Nannochloris oculata* (Droop) Hibberd (Bentley-Mowat, Reid, 1969). ГК₄ также активировала ростовые процессы морских микроводорослей (Bentley-Mowat, Reid, 1969). ГК₃ в концентрации 10⁻⁷–10⁻¹⁰ г/мл тормозила рост *Navicula* spp. и *Ditylum brightwellii* (T. West) Grunow (Johnston, 1963), тогда как у *Chlorella pyrenoidosa* и *Anabena variabilis* Kütz. ex Bornet & Flahault при

концентрации гормона 2×10^{-5} и 3×10^{-5} г/мл отмечена его активация (Kim, Greulach, 1961). ГК₃ способствовала увеличению количества и размеров клеток, приросту сухой биомассы *Scenedesmus quadricauda* (Buczek et al., 1975) и *Chlamydomonas reinhardtii* (Park et al., 2013), а также накоплению белка и хлорофилла в экспоненциальной фазе роста, а в сочетании с кинетином эти эффекты возрастали вдвое (Tatkowska, Buczek, 1980). Подобные результаты получены для синезеленой водоросли *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz. — одного из основных возбудителей токсичного «цветения» воды. С увеличением содержания ГК₃ численность клеток в культуре также увеличивается, ускоряется поглощение азота из среды культивирования, происходит накопление белка, фотосинтезирующих пигментов, тогда как содержание углеводов снижается; повышается также содержание микроцистина — токсина синезеленых водорослей (Pan et al., 2008).

ГК₃ стимулировала рост *Euglena gracilis*, повышала скорость синтеза РНК, способствовала значительному увеличению общего содержания ДНК в клетках (Bralczyk et al., 1978), а в клетках *Haematococcus pluvialis* Flot. индуцировала накопление астаксантина (Lu et al., 2010). Показано, что экзогенные гиббереллины существенно сокращают лаг-фазу и стимулируют клеточное деление в экспоненциальной фазе роста микроводорослей (Buczek et al., 1975; Adair, Miller, 1982; Burkiewicz, 1987; Vance, 1987; Park et al., 2013). Установлен положительный эффект ГК₃ на рост, содержание белка, хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов, моносахаридов у *Chlorella vulgaris* при загрязнении тяжелыми металлами. С возрастанием концентрации кадмия, свинца и меди содержание белка, хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов, моносахаридов постепенно снижалось (Falkowska et al., 2011; Piotrowska-Niczyporuk et al., 2012). Низкие концентрации кадмия, свинца и меди (10^{-7} М) в сочетании с ГК₃ вызвали значительное увеличение всех тестируемых показателей, тогда как увеличение концентрации до 10^{-4} М оказывало ингибирующий эффект. ГК₃ активировала защитные реакции и способствовала уменьшению окислительного повреждения клеток *Ch. vulgaris* (Falkowska et al., 2011; Piotrowska-Niczyporuk et al., 2012).

Итак, проведенный нами анализ литературных данных показал, что сведения о ГК микроводорослей являются разрозненными и исследования в этой области начались сравнительно недавно. Гиббереллины обнаружены у 31 вида микроводорослей. Показано, что свет не оказывает существенного влияния на содержание ГК микроводорослей, однако при его отсутствии и наличии источника энергии в среде выращивания (например, глюкозы) идет накопление этих фитогормонов в клетках без активного роста последних. Физиологические проявления действия гиббереллинов микроводорослей подобны таковым у высших растений. Экзогенные гиббереллины существенно сокращают лаг-фазу и стимулируют деление и рост клеток в экспоненциальной фазе роста микроводорослей, увеличивают показатели общей биомассы, способствуют накоплению

белка, хлорофиллов и каротиноидов, а также существенно снижают токсичное воздействие тяжелых металлов в среде обитания водорослей.

Заключение

Исследования цитокининов и гиббереллинов микроводорослей в целом носят разобщенный характер и существенно отстают от таковых у высших растений. Несмотря на то, что основные классы фитогормонов выявлены у исследованных видов микроводорослей, остаются малоизученными вопросы об их физиологической роли, взаимодействии между различными гормонами, влиянии экзогенных регуляторов роста на культуры микроводорослей. В то же время полученные данные о стимулирующем и ингибирующем влиянии микроводорослей и их гормонов на ростовые процессы высших растений открывают перспективу использования их при разработке биотехнологических подходов в аграрной промышленности.

Актуальным направлением в биотехнологии водорослей является разработка способов управляемого синтеза каротиноидов и хлорофиллов микроводорослей с помощью фитогормонов, поскольку эти пигменты востребованы в медицине и фармакологии. В последние годы микроводоросли активно рассматриваются также как потенциальные источники для производства биодизеля, поскольку способны накапливать липиды. Применение фитогормонов как регуляторов продуктивности биомассы у штаммов микроводорослей с высоким содержанием липидов и жирных кислот открывает новые перспективы их практического использования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Киселева А.А., Тараховская Е.Р., Шишова М.Ф. Биосинтез фитогормонов у водорослей // Физиол. раст. – 2012. – **59**(5). – С. 643–659.
- Кулаева О.Н., Кузнецов В.В. Новейшие достижения и перспективы в области изучения цитокининов // Физиол. раст. – 2002. – **49**(4). – С. 626–640.
- Мельников С.С., Мананкина Е.Е., Будакова Е.А. Цитокининовая активность экзометаболитов *Chlorella kessleri* Fott et Nováková // Альгология. – 1991. – **1**(1). – С. 90–96.
- Романенко Е.А., Косаковская И.В., Романенко П.А. Фитогормоны микроводорослей: биологическая роль и участие в регуляции физиологических процессов. Ч. I. Ауксины, абсцизовая кислота, этилен // Альгология. – 2015. – **25**(3). – С. 330–351.
- Романов Г.А. Как цитокинины действуют на клетку // Физиол. раст. – 2009. – **56**(2). – С. 295–319.
- Adair O.V., Miller M.W. Growth responses of the diatom, *Cyclotella cryptica* (*Bacillariophyceae*), to gibberellic acid // J. Phycol. – 1982. – **18**. – P. 587–589.
- Auer C.A. Cytokinin conjugation: recent advances and patterns in plant evolution // Plant Growth Regul. – 1997. – **23**. – P. 17–32.
- Bendana F.E., Fried M. Stimulatory effects of gibberellins on the growth of *Chlorella pyrenoidosa* Chick // Life Sci. – 1967. – **6**(10). – P. 1023–1033.

- Bentley-Mowat J.A., Reid S.M.* Investigation of the radish leaf bioassay for kinetins, and demonstration of kinetin-like substances in algae // *Ann. Bot.* – 1968. – **32**(1). – P. 23–32.
- Bentley-Mowat J.A., Reid S.M.* Effect of gibberellins, kinetin and other factors on the growth of unicellular marine algae in culture // *Bot. Mar.* – 1969. – **12**. – P. 185–199.
- Booth E.* Some properties of seaweed manures // *Proc. Int. Seaweed Symp.* – 1966. – **5**. – P. 349–357.
- Bralczyk J., Wielgat D., Wasilewska-Dabrowska L.D., Kleczkowski K.* Growth accelerating response of *Euglena gracilis* Z. to gibberellic acid // *Plant Sci. Lett.* – 1978. – **12**. – P. 265–272.
- Buczek J., Kubik-Dorosz G., Tatkowska E.* The influence of gibberellic acid and kinetin on the growth of *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. // *Acta Soc. Bot. Pol.* – 1975. – **44**(3). – P. 415–421.
- Burkiewicz K.* Active substances in the media after algae cultivation // *Acta Physiol. Plant.* – 1987. – **9**(4). – P. 211–217.
- Burkiewicz K.* The influence of gibberellins and cytokinins on the growth of some unicellular baltic algae // *Bot. Mar.* – 1987. – **30**. – P. 63–69.
- 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., and Pinto E.* Metabolites from algae with economical impact // *Comp. Biochem. Physiol. C. Pharm.* – 2007. – **146**(1–2). – P. 60–78.
- Chandler J.W.* The hormonal regulation of flower development // *J. Plant Growth Regul.* – 2011. – **30**. – P. 242–254.
- Conrad H., Saltman P., Eppley R.* Effects of Auxin and Gibberellic Acid on Growth of *Ulotrix* // *Nature.* – 1959. – **184**. – P. 556–557.
- Curtis P.J., Cross B.E.* Gibberellic acid. A new metabolite from the culture filtrates of *Gibberella fujikuroi* // *Chem. Ind.* – 1954. – **35**. – P. 1066.
- Czerpak R., Bajguz A.* Stimulatory effect of auxins and cytokinins on carotenes, with differential effects on xanthophylls in the green alga *Chlorella pyrenoidosa* Chick // *Acta Soc. Bot. Pol.* – 1997. – **66**. – P. 41–46.
- Czerpak R., Krotke A., Mical A.H.* Comparison of stimulatory effect of auxins and cytokinins on protein, saccharides and chlorophylls content in *Chlorella pyrenoidosa* Chick // *Pol. Arch. Hydrobiol.* – 1999. – **46**. – P. 71–82.
- Davière J.M., Achard P.* Gibberellin signaling in plants // *Development.* – 2013. – **140**. – P. 1147–1151.
- De Nys R., Jameson P.E., Chin N., Brown M.T., Sanderson K.J.* The influence of cytokinins on the growth of *Macrocystis pyrifera* // *Bot. Mar.* – 1990. – **34**. – P. 465–468.
- Evans W.K., Sorokin C.* Studies of the effect of gibberellic acid on algal growth // *Life Sci.* – 1971. – **10**. – P. 1227–1235.
- Falkowska M., Pietryczuk A., Piotrowska A., Bajguz A., Grygoruk A., Czerpak R.* The Effect of Gibberellic Acid (GA₃) on Growth, Metal Biosorption and Metabolism of the Green Algae *Chlorella vulgaris* (*Chlorophyceae*) Beijer. Exposed to Cadmium and Lead Stress // *Pol. J. Environ. Stud.* – 2011. – **20**(1). – P. 53–59.
- Guiry M.D., Guiry G.M.* AlgaeBase. World-wide electronic publication, Nat. Univ. Ireland, Galway. – 2016. <http://www.algaebase.org>

- Gupta A.B., Agarwal P.R. Extraction, Isolation, and Bioassay of a Gibberellin-like Substance from *Phormidium foveolarum* // Ann. Bot. – 1973. – 37(4). – P. 737–741.
- Ha S., Vankova R., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Tran L.S. Cytokinins: metabolism and function in plant adaptation to environmental stresses // Trends Plant Sci. – 2012. – 17. – P. 172–179.
- Hirose N., Takei K., Kuroha T., Kamada-Nobusada T., Hayashi H., Sakakibara H. Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation // J. Exp. Bot. – 2008. – 59. – P. 75–83.
- <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 Oct. 2012.
- Hussain A., Boney A.D. Plant growth substances associated with the motile and non-motile phases of two *Cricosphaera* species (order *Prymnesiales*, class *Haptophyceae*) // Bot. Mar. – 1971. – 14. – P. 17–21.
- Hussain A., Krischke M., Roitsch Th., Hasnain Sh. Rapid Determination of Cytokinins and Auxin in Cyanobacteria // Curr. Microbiol. – 2010. – 61. – P. 361–369.
- Jennings R.C., Broughton W.J., McComb A.J. Effect of kinetin on the phycoerythrin and chlorophyll content of red algae // Phytochemistry. – 1972. – 11. – P. 1937–1943.
- Jirásková D., Pouličková A., Novák O., Sedláková K., Hradecká V., Strnad M. High throughput screening technology for monitoring phytohormones production in microalgae // J. Phycol. – 2009. – 45. – P. 108–118.
- Johnston R. Effects of gibberellin on marine algae in mixed cultures // Limnol. Oceanogr. – 1963. – 8(2). – P. 270–275.
- Kaftan D., Meszaros T., Whitmarsh J., Nedbal L. Characterization of photosystem II activity and heterogeneity during the cell cycle of the green alga *Scenedesmus quadricauda* // Plant Physiol. – 1999. – 120. – P. 433–441.
- Karol K.G., McCourt R.M., Cimino M.T., Delwiche Ch.F. The closest living relatives of land plants // Science. – 2001. – 294. – P. 2351–2353.
- Kato J., Purves W.K., Pninney B.O. Gibberellin-like substances in plants // Nature. – 1962. – 196. – P. 687–688.
- Kim W.K., Greulach V.A. Promotion of algal growth by IAA, GA and kinetin // Plant Physiol. – 1961. – 36. – P. 14.
- Kurosawa E. Experimental studies on the nature of the substance excreted by the 'bakanae' fungus // Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa. – 1926. – 16. – P. 213–227.
- Letham D.S. Zeatin, a factor inducing cell division isolated from *Zea mays* // Life Sci. – 1963. – 2. – P. 569–573.
- Letham D.S., Shannon J.S., McDonald, I.R. The structure of zeatin, a factor inducing cell division // Proc. Chem. Soc. London. – 1964. – P. 230–231.
- Lu Y., Jiang P., Liu Sh., Gan Q., Cui H., Qin S. Methyl jasmonate- or gibberellins A₃-induced astaxanthin accumulation is associated with up-regulation of transcription of b-carotene ketolase genes (bkts) in microalga *Haematococcus pluvialis* // Biores. Technol. – 2010. – 101. – P. 6468–6474.
- MacMillan J., Seaton J.C., Suter P.J. Plant hormones – I: Isolation of gibberellin A₁ and gibberellin A₅ from *Phaseolus multiflorus* // Tetrahedron. – 1960. – 11(1–2). – P. 60–66.
- Mauney J.K., Hillman W.S., Miller C.O., Skoog F., Clayton R.A., Strong F.M. Bioassay, purification, and properties of a growth factor from coconut // Physiol. Plant. – 1952. – 5. – P. 485–497.

- Miller C.O., Skoog F., von Saltza M.H., Strong F.M. Kinetin, a cell division factor from deoxyribonucleic acid // J. Amer. Chem. Soc. – 1955. – 77. – P. 1329–1334.
- Miller C.O., Skoog F., Okomura F.S., von Saltza M.H., Strong F.M. Isolation, structure and synthesis of kinetin, a substance promoting cell division // J. Amer. Chem. Soc. – 1956. – 78. – P. 1345–1350.
- Mohan M., Mukerji K.G. Some biologically active extracellular products of blue-green algae // Phykos. – 1978. – 18(2). – P. 73–82.
- Mok D.W., Mok M.C. Cytokinin metabolism and action // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 2001. – 52. – P. 89–118.
- Mowat J.A. A survey of results on the occurrence of auxins and gibberellins in algae // Bot. Mar. – 1965. – 8(1). – P. 149–155.
- Murray J.D., Karas B.J., Sato S., Tabata S., Amyot L., Szczyglowski K. A Cytokinin perception mutant colonized by rhizobium in the absence of nodule organogenesis // Science. – 2007. – 315. – P. 101–104.
- Naylor J., Sander G., Skoog F. Mitosis and cell enlargement without cell division in excised tobacco pith tissue // Physiol. Plant. – 1954. – 7. – P. 25–29.
- Noble A., Kisiala A., Galer A., Clysdale D., Emery R.J.N. *Euglena gracilis* (Euglenophyceae) produces abscisic acid and cytokinins and responds to their exogenous application singly and in combination with other growth regulators // Eur. J. Phycol. – 2014. – 49(2). – P. 244–254.
- Olszewski N., Sun T., Gubler F. Gibberellin signaling: biosynthesis, catabolism, and response pathways // Plant Cell. – 2002. – 14. – P. 61–80.
- Ördög V., Molnar Z. Auxin- and cytokinin-like compounds from some *Anabaena* strains // Biol. Plant. – 1994. – 34, Suppl. – P. 34.
- Ördög V., Stirk W., van Staden J., Novák O., Strnad M. Endogenous cytokinins in three genera of microalgae from the Chlorophyta // J. Phycol. – 2004. – 40(1). – P. 88–95.
- Pan X., Chang F., Kang L., Liu Y., Li G., Li D. Effects of gibberellin A₃ on growth and microcystin production in *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyta) // J. Plant Physiol. – 2008. – 165. – P. 1691–1697.
- Park W., Yoo G., Moon M., Kim Ch. W., Choi Y., Yang J. Phytohormone supplementation significantly increases growth of *Chlamydomonas reinhardtii* cultivated for biodiesel production // Appl. Biochem. Biotechnol. – 2013. – 171. – P. 1128–1142.
- Peng J., Harberd N.P. The role of GA-mediated signalling in the control of seed germination // Curr. Opin. Plant Biol. – 2002. – 5. – P. 376–381.
- Peters R.J. Gibberellin Phytohormone Metabolism // Isoprenoid Synthesis in Plants and Microorganisms: New Concepts and Experimental Approaches. – New York: Springer, 2013. – P. 233–249.
- Piotrowska A., Czerpak R. Cellular response of light/dark-grown green alga *Chlorella vulgaris* Beijer. (Chlorophyceae) to exogenous adenine- and phenylurea-type cytokinins // Acta Physiol. Plant. – 2009. – 31. – P. 573–585.
- Piotrowska-Niczyporuk A., Bajguz A., Zambrzycka E., Godlewska-Żyłkiewicz B. Phytohormones as regulators of heavy metal biosorption and toxicity in green alga *Chlorella vulgaris* (Chlorophyceae) // Plant Physiol. Biochem. – 2012. – 52. – P. 52–65.
- Priyadarshani I., Rath B. Commercial and industrial applications of microalgae – A review // J. Algal Biomass Utiln. – 2012. – 3(4). – P. 89–100.

- Radley M. Occurrences of substances similar to gibberellic acid in higher plants // Nature. – 1956. – **178**. – P. 1070–1071.
- Radley M. Gibberellin-like substances in plants // Nature. – 1961. – **191**. – P. 684–685.
- Ramamurthy V.D., Seshadri R. Effects of gibberellic acid (GA) on laboratory cultures of *Trichodesmium erythraeum* (Ehrenb.) and *Melosira sulcata* (Ehrenb.) // Proc. Ind. Acad. Sci. – 1966. – **64**(3). – P. – 146–151.
- Sakakibara H. Cytokinins: Activity, Biosynthesis, and Translocation // Annu. Rev. Plant Biol. – 2006. – **57**. – P. 431–49.
- Skoog F., Strong F.M., Miller C.O. Cytokinins // Science. – 1965. – **148**. – P. 532–533.
- Sponsel V.M., Hedden P. Gibberellin Biosynthesis and Inactivation // Plant Hormones. Biosynthesis, Signal Transduction, Action. – Dordrecht: Springer, 2010. – P. 63–94.
- Stirk W.A., Ördög V., Van Staden J. Identification of the cytokinin *iso*-pentenyladenine in a strain of *Arthonema africanum* (Cyanobacteria) // J. Phycol. – 1999. – **35**. – P. 89–92.
- 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., Novák O., Strnad M., van Staden J. Cytokinins in macroalgae // Plant Growth Regul. – 2003. – **41**. – P. 13–24.
- Stirk W.A., van Staden J. Flow of cytokinins through the environment // Plant Growth Regul. – 2010. – **62**. – P. 101–116.
- Stirk W.A., van Staden J., Novák O., Doležal K., Strnad M., Dobrev P.I., Sipos G., Ördög V., Bálint P. Changes in endogenous cytokinin concentrations in *Chlorella* (Chlorophyceae) in relation to light and the cell cycle // J. Phycol. – 2011. – **47**. – P. 291–301.
- Stirk W.A., Bálint P., Tarkowská D., Novák O., Strnad M., Ördög V., van Staden J. Hormone profiles in microalgae: Gibberellins and brassinosteroids // Plant Physiol. Biochem. – 2013a. – **70**. – P. 348–353.
- 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. – 2013b. – **49**. – P. 459–467.
- Stirk W.A., Tarkowská D., Turečková V., Strand M., van Staden J. Abscisic acid, gibberellins and brassinosteroids in Kelpak®, a commercial seaweed extract made from *Ecklonia maxima* // J. Appl. Phycol. – 2014a. – **26**(1). – P. 561–567.
- Stirk W.A., Bálint P., Tarkowská D., Novák O., Maryti 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. – 2014b. – **79**. – P. 66–76.
- Tamiya H., Morimura Y., Yokota M. Effects of various antimetabolites upon the life cycle of *Chlorella* // Arch. Microbiol. – 1962. – **42**. – P. 4–16.
- Tarakhovskaya E.R., Maslov Yu.I., Shishova M.F. Phytohormones in Algae // Russ. J. Plant Physiol. – 2007. – **54**(2). – P. 186–194.
- Tatkowska E., Buczek J. Effect of phytohormones on the growth of *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. // Acta Soc. Bot. Pol. – 1980. – **49**(3). – P. 211–220.
- Van Staden J., Breen C. Cytokinins in freshwater algal cultures // Plant Sci. Let. – 1973. – **1**. – P. 325–330.
- Vance B.D. Phytohormone effects on cell division in *Chlorella pyrenoidosa* Chick (TX-7-11-05) (Chlorellaceae) // J. Plant Growth Regul. – 1987. – **5**(3). – P. 169–173.

- Weiss D., Ori N. Mechanisms of cross talk between gibberellin and other hormones // *Plant Physiol.* – 2007. – **144**. – P. 1240–1246.
- Werner T., Schmülling T. Cytokinin action in plant development // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2009. – **12**. – P. 527–538.
- Yabuta T., Sumiki Y. On the crystal of gibberellin, a substance to promote plant growth // *J. Agr. Chem. Soc. Jap.* – 1938. – **14**. – P. 15–26.
- Yamaguchi S. Gibberellin metabolism and its regulation // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2008. – **59**. – P. 225–251.
- Zalabák D., Pospíšilová H., Smehilová M., Mrázová K., Frébort I., Galuszka P. Genetic engineering of cytokinin metabolism: Prospective way to improve agricultural traits of crop plants // *Biotechnol. Adv.* – 2013. – **31**. – P. 97–117.
- Zhang W., Yamane H., Takahashi N., Chapman D.J., Phinney B.O. Identification of a cytokinin in the green alga *Chara globularis* // *Phytochemistry.* – 1989. – **28**(2). – 337–338.

Поступила 24 февраля 2015 г.

Подписала в печать А.В. Лишук-Курейшевич

REFERENCES

- Adair O.V. and Miller M.W., *J. Phycol.*, 1982, 18:587–589.
- Auer C.A., *Plant Growth Regul.*, 1997, 23:17–32.
- Bendana F.E. and Fried M., *Life Sci.*, 1967, 6(10):1023–1033.
- Bentley-Mowat J.A. and Reid S.M., *Bot. Mar.*, 1969, 12:185–199.
- Bentley-Mowat J.A. and Reid S.M., *Ann. Bot.*, 1968, 32(1):23–32.
- Booth E., *Proc. Int. Seaweed Symp.*, 1966, 5:349–357.
- Bralczyk J., Wielgat D., Wasilewska-Dabrowska L.D., and Kleczkowski K., *Plant Sci. Lett.*, 1978, 12:265–272.
- Buczek J., Kubik-Dorosz G., and Tatkovska E., *Acta Soc. Bot. Pol.*, 1975, 44(3):415–421.
- Burkiewicz K., *Acta Physiol. Plant.*, 1987, 9(4):211–217.
- Burkiewicz K., *Bot. Mar.*, 1987, 30:63–69.
- 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., and Pinto E., *Comp. Biochem. Physiol. C. Pharm.*, 2007, 146(1–2):60–78.
- Chandler J.W., *J. Plant Growth Regul.*, 2011, 30:242–254.
- Conrad H., Saltman P., and Eppley R., *Nature*, 1959, 184:556–557.
- Curtis P.J. and Cross B.E., *Chem. Ind.*, 1954, 35:1066.
- Czepak R. and Bajguz A., *Acta Soc. Bot. Pol.*, 1997, 66:41–46.
- Czepak R., Krotke A., and Mical A.H., *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 1999, 46:71–82.
- Davière J.M. and Achard P., *Develop.*, 2013, 140:1147–1151.
- De Nys R., Jameson P.E., Chin N., Brown M.T., and Sanderson K.J., *Bot. Mar.*, 1990, 34:465–468.
- Evans W.K. and Sorokin C., *Life Sci.*, 1971, 10:1227–1235.
- Falkowska M., Pietryczuk A., Piotrowska A., Bajguz A., Grygoruk A., and Czepak R., *Pol. J. Environ. Stud.*, 2011, 20(1):53–59.
- Guiry M.D. and Guiry G.M., *AlgaeBase*. World-wide electron. publ., Nat. Univ. of Ireland, Galway, 2015, <http://www.algaebase.org>
- Gupta A.B. and Agarwal P.R., *Ann. Bot.*, 1973, 37(4):737–741.

- Ha S., Vankova R., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., and Tran L.S., *Trends Plant Sci.*, 2012, 17:172–179.
- Hirose N., Takei K., Kuroha T., Kamada-Nobusada T., Hayashi H., and Sakakibara H., *J. Exp. Bot.*, 2008, 59:75–83.
- <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 Oct. 2012.
- Hussain A. and Boney A.D., *Bot. Mar.*, 1971, 14:17–21.
- Hussain A., Kruschke M., Roitsch Th., and Hasnain Sh., *Curr. Microbiol.*, 2010, 61:361–369.
- Jennings R.C., Broughton W.J., and McComb A.J., *Phytochemistry*, 1972, 11:1937–1943.
- Jirásková D., Poulíčková A., Novák O., Sedláková K., Hradecká V., and Strnad M., *J. Phycol.*, 2009, 45:108–118.
- Johnston R., *Limnol. Oceanogr.*, 1963, 8(2):270–275.
- Kaftan D., Meszaros T., Whitmarsh J., and Nedbal L., *Plant Physiol.*, 1999, 120:433–441.
- Karol K.G., McCourt R.M., Cimino M.T., and Delwiche Ch.F., *Science*, 2001, 294:2351–2353.
- Kato J., Purves W.K., and Pinney B.O., *Nature*, 1962, 196:687–688.
- Kim W.K. and Greulach V.A., *Plant Physiol.*, 1961, 36:14.
- Kiseleva A.A., Tarakhovskaya E.R., and Shishova M.F., *Fiziol. rast.*, 2012, 59(5):643–659. (In Rus.)
- Kulaeva O.N. and Kuznetsov V.V., *Fiziol. rast.*, 2002, 49(4):626–640. (In Rus.)
- Kurosawa E., *Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa*, 1926, 16:213–227.
- Letham D.S., *Life Sci.*, 1963, 2:569–573.
- Letham D.S., Shannon J.S., and McDonald I.R., *Proc. Chem. Soc.*, London, 1964:230–231.
- Lu Y., Jiang P., Liu Sh., Gan Q., Cui H., and Qin S., *Biores. Technol.*, 2010, 101:6468–6474.
- MacMillan J., Seaton J.C., and Suter P.J., *Tetrahedron*, 1960, 11(1–2):60–66.
- Mauney J.K., Hillman W.S., Miller C.O., Skoog F., Clayton R.A., and Strong F.M., *Physiol. Plant*, 1952, 5:485–497.
- Melnikov S.S., Manankina E.E., and Budakova E.A., *Algologia*, 1991, 1(1):90–96. (In Rus.)
- Miller C.O., Skoog F., Okomura F.S., von Saltza M.H., and Strong F.M., *J. Amer. Chem. Soc.*, 1956, 78: 1345–1350.
- Miller C.O., Skoog F., von Saltza M.H., and Strong F.M., *J. Amer. Chem. Soc.*, 1955, 77:1329–1334.
- Mohan M. and Mukerji K.G., *Phykos*, 1978, 18(2):73–82.
- Mok D.W. and Mok M.C., *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 2001, 52:89–118.
- Mowat J.A., *Bot. Mar.*, 1965, 8(1):149–155.
- Murray J.D., Karas B.J., Sato S., Tabata S., Amyot L., and Szczyglowski K., *Science*, 2007, 315:101–104.
- Naylor J., Sander G., and Skoog F., *Physiol. Plant.*, 1954, 7:25–29.
- Noble A., Kisiala A., Galer A., Clysdale D., and Emery R.J.N., *Eur. J. Phycol.*, 2014, 49(2):244–254.
- Olszewski N., Sun T., and Gubler F., *Plant Cell*, 2002, 14:61–80.
- Ördög V. and Molnar Z., *Biol. Plant*, 1994, 34(Suppl.):34–38.
- Ördög V., Stirk W., van Staden J., Novák O., and Strnad M., *J. Phycol.*, 2004, 40(1): 88–95.

- Pan X., Chang F., Kang L., Liu Y., Li G., and Li D., *J. Plant Physiol.*, 2008, 165:1691–1697.
- Park W., Yoo G., Moon M., Kim Ch. W., Choi Y., and Yang J., *Appl. Biochem. Biotechnol.*, 2013, 171:1128–1142.
- Peng J. and Harberd N.P., *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2002, 5:376–381.
- Peters R.J., *Isoprenoid Synthesis in Plants and Microorganisms: New Concepts and Experimental Approaches*, Springer, New York, 2013, pp. 233–249.
- Piotrowska A. and Czerpak R., *Acta Physiol. Plant*, 2009, 31:573–585.
- Piotrowska-Niczyporuk A., Bajguz A., Zambrzycka E., and Godlewska-Żyłkiewicz B., *Plant Physiol. Biochem.*, 2012, 52:52–65.
- Priyadarshani I. and Rath B., *J. Algal Biomass Utiln.*, 2012, 3(4):89–100.
- Radley M., *Nature*, 1961, 191:684–685.
- Radley M., *Nature*, 1956, 178:1070–1071.
- Ramamurthy V.D. and Seshadri R., *Proc. Ind. Acad. Sci.*, 1966, 64(3):146–151.
- Romanenko E.A., Kosakovskaya I.V., and Romanenko P.A., *Algologia*, 2015, 25(3):330–351.
- Romanov G.A., *Fiziol. rast.*, 2009, 56(2):295–319.
- Sakakibara H., *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2006, 57:431–49.
- Skoog F., Strong F.M., and Miller C.O., *Science*, 1965, 148:532–533.
- Sponsel V.M. and Hedden P., *Plant Hormones. Biosynthesis, Signal Transduction, Action*, Springer, Dordrecht, 2010, pp. 63–94.
- Stirk W.A., Ördög V., and van Staden J., *J. Phycol.*, 1999, 35:89–92.
- Stirk W.A., Ördög V., van Staden J., and Jäger K., *J. Appl. Physiol.*, 2002, 14(3):215–221.
- Stirk W.A., Novák O., Strnad M., and van Staden J., *Plant Growth Regul.*, 2003, 41:13–24.
- Stirk W.A. and van Staden J., *Plant Growth Regul.*, 2010, 62:101–116.
- Stirk W.A., van Staden J., Novák O., Doležal K., Strnad M., Dobrev P.I., Sipos G., Ördög V., and Bálint P., *J. Phycol.*, 2011, 47:291–301.
- Stirk W.A., Bálint P., Tarkowská D., Novák O., Strnad M., Ördög V., and van Staden J., *Plant Physiol. Biochem.*, 2013a, 70:348–353.
- Stirk W.A., Ördög V., Novák O., Rolčík J., Strnad M., Bálint P., and van Staden J., *J. Phycol.*, 2013b, 49:459–467.
- Stirk W.A., Tarkowská D., Turečová V., Strand M., and van Staden J., *J. Appl. Phycol.*, 2014a, 26(1):561–567.
- Stirk W.A., Bálint P., Tarkowská D., Novák O., Maryti G., Ljung K., Turečková V., Strnad M., Ördög V., and van Staden J., *Plant Physiol. Biochem.*, 2014b, 79:66–76.
- Tamiya H., Morimura Y., and Yokota M., *Arch. Microbiol.*, 1962, 42:4–16.
- Tarakhovskaya E.R., Maslov Yu.I., and Shishova M.F., *Russ. J. Plant Physiol.*, 2007, 54(2):186–194.
- Tatkowska E. and Buczek J., *Acta Soc. Bot. Pol.*, 1980, 49(3):211–220.
- Van Staden J. and Breen C., *Plant Sci. Lett.*, 1973, 1:325–330.
- Vance B.D., *J. Plant Growth Regul.*, 1987, 5(3):169–173.
- Weiss D. and Ori N., *Plant Physiol.*, 2007, 144:1240–1246.
- Werner T. and Schmülling T., *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2009, 12:527–538.
- Yabuta T. and Sumiki Y., *J. Agr. Chem. Soc. Jap.*, 1938, 14:15–26.
- Yamaguchi S., *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2008, 59:225–251.

Zalabák D., Pospíšilová H., Smehilová M., Mrízová K., Frébort I., and Galuszka P., *Biotechnol. Adv.*, 2013, 31:97–117.

Zhang W., Yamane H., Takahashi N., Chapman D.J., and Phinney B.O., *Phytochemistry*, 1989, 28(2):337–338.

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2016, 26(2):203–229

<http://dx.doi.org/10.15407/alg26.02.203>

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

¹N.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine,

2, Tereshchenkivska St., Kiev 01004, Ukraine

Department of Botany, Institute of Biology, Taras Shevchenko National University of Kiev,
64/13, Vladimirska St., 01004, Kiev, Ukraine

PHYTOHORMONES OF MICROALGAE: BIOLOGICAL ROLE AND
INVOLVEMENT IN THE REGULATION OF PHYSIOLOGICAL PROCESSES. PT II.
CYTOKININS AND GIBBERELLINS

The literature data about the features of the biosynthesis, qualitative and quantitative diversity, involvement in the regulation of physiological and biochemical processes, the prospects for use of microalgae cytokinins (CKs) and gibberellins (GA) in biotechnological developments have been analyzed and summarized. 45 microalgae species, belonging to 5 divisions, were revealed to have 37 forms of CKs. The qualitative composition and quantitative content of microalgae CKs are shown to be strongly affected by light conditions and the presence of an energy source in the culture medium. The main biological functions of microalgae CKs include stimulation of cell division, the activation of growth processes, increased photosynthetic activity. Microalgae cytokinin protective properties that provide protection for cell division and the photosynthetic apparatus under stress conditions were found. The problem of microalgae cytokinins biosynthesis is still controversial and their interaction with other phytohormone classes is little-investigated. Gibberellins were discovered in 31 microalgae species, 20 hormone isoforms were identified. Microalgae GA physiological effects are similar to those of higher plants and exhibit in a lag phase reduction and stimulation of cell growth and division, biomass increase, accumulation of proteins and pigments, reduction of heavy metals effects.

Key words: microalgae, cytokinins, gibberellins, growth, stress.