



<http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.01.065>

В.А. ВАСЮК, І.В. КОСАКІВСЬКА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України

вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна

phytohormonology@ukr.net vasyuk@ukr.net

ГІБЕРЕЛІНИ ПАПОРОТЕЙ: УЧАСТЬ У РЕГУЛЯЦІЇ ФІЗІОЛОГІЧНИХ ПРОЦЕСІВ

Васюк В.А., Косаківська І.В. Гібереліни папоротей: участь у регуляції фізіологічних процесів. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(1): 65—73.

В огляді аналізуються літературні дані, присвячені результатам вивчення гіберелінів і визначення їхньої ролі в регуляції окремих фізіологічних процесів у представників відділу *Polypodiophyta*. Узагальнено відомості про локалізацію гіберелінів у різних органах папоротей, їх взаємодію з іншими фітогормонами, а також вплив на розвиток гаметофіта і регуляцію процесу проростання спор. Розглядається значення експериментальних даних про гібереліни у проведених еволюційних досліджень, які спрямовані на з'ясування ієрархічного положення папоротей у системі рослинного царства.

К л ю ч о в і с л о в а: гібереліни, папороті, біологічні функції, фізіологічні процеси, еволюція.

До гіберелінів (ГК) належить велика група фітогормонів (понад 130 форм) із широким спектром реакцій-відповідей, задіяних у життєвому циклі рослин, грибів, водоростей, мохів, лишайників і бактерій. Гібереліни регулюють процеси проростання насіння, координують поділ клітин і їхній розтяг, детермінують стать, індукують цвітіння квіткових рослин тощо (Рейвн і др., 1990; Кулаєва, Прокопцева, 2004; Кузнецов, Дмитриєва, 2005; Nakajima et al., 2006). Гібереліни досліджуються за трьома основними напрямками: 1) вивчаються особливості їхнього біосинтезу та різноманіття; 2) з'ясовуються біологічні функції та вплив гіберелінів на фізіологічні процеси; 3) здійснюється пошук нових гіберелінів. Найдетальніше проаналізовано вплив гіберелінів на процеси росту насінневих рослин (Mac Millan, 2001). Окремо вивчали гібереліни бактерій (Mac Millan, 2001), грибів (Андрианова і др., 1993), багатоклітинних водоростей (Mowat, 1965; Tarakhovskaya et al., 2007), мохів, лишайників (Ergün et al., 2002; Sabovljevic et al., 2014) і папоротей (Mac Millan, 2001; Tanurdzic, Banks, 2004).

Папороті (*Polypodiophyta*) — одні з найдавніших і найчисельніших рослин на землі — нараховують від 10000 до 12000 видів, вони розповсюджені на всіх континентах і представлені різними життєвими формами. Папороті належать до судинних спорових рослин, більшість із яких є рівноспоровими. Їхні життєві цикли складаються з чергувань гетероморфних поколінь із домінуванням вільно існуючого спорофіта. Гаметофіти — двостатеві, утворюють антеридії та архегонії і є незалежними у своєму живленні від спорофіта, який має соруси та спорангії. Морфологічні й фізіологічні особливості процесів проростання спор, розвиток гаметофіта, вплив на ці процеси різних факторів (зокрема, світла), особливості онтогенезу зародка, морфогенез заростка, становлення меристеми гаметофіта й особливості її формування, а також процеси оогамії проаналізовані в багатьох дослідженнях (Демкив, Сытник, 1985; Барабанщикова, 2009; Voeller, 1971.; Ranker et al., 2004; Tanurdzic, Banks, 2004; Valledor et al., 2014).

Метою нашої публікації був аналіз і узагальнення відомостей про біологічну роль гіберелінів, їхню участь у регуляції окремих фізіологічних процесів у представників відділу *Polypodiophyta*.

© В.А. ВАСЮК, І.В. КОСАКІВСЬКА, 2015

ISSN 0372-4123. Укр. ботан. журн., 2015, 72(1)

65

Локалізація гіберелінів у органах спорофіта і гаметофіта папоротей. Для різних видів рослин характерний специфічний якісний і кількісний склад гіберелінів, який змінюється на певних стадіях росту й розвитку. В кожного виду є домінуючі (активні, або «робочі») гібереліни, задіяні у фізіологічних процесах, і гібереліни, які є проміжними ланками синтезу цих фітогормонів (Кулаєва, Прокopcцева, 2004; Davière, Achard, 2013). Гібереліни досліджені у спорофітах і гаметофітах папоротей *Cibotium*, *Blechnum*, *Dicksonia*, *Dryopteris*, *Lygodium*, *Anemia*, *Ceratopteris* і *Psilotum*, які належать до родин *Cibotiaceae*, *Dicksoniaceae*, *Blechnaceae*, *Dryopteridaceae*, *Lygodiaceae*, *Anemiaceae*, *Pakeriaceae*, *Psilotaceae*. Серед них є деревоподібні види, ліани, гемікриптофіти й епіфіти. При вивченні гіберелінів застосовуються методи газової і рідинної хроматографії та мас-спектрометрії. В молодих листках (ваях) спорофітів папоротей *Cibotium glaucum* (Sm.) Hook. & Arn. і *Dicksonia antarctica* Labill. були виявлені гібереліни ГК₁, 3-*eni*-ГК₁, ГК₄, ГК₉, 11 α -гідроксі-ГК₁₂, 12 α -гідроксі-ГК₁₂, ГК₁₅, ГК₁₇, ГК₁₉, ГК₂₀, ГК₂₅, ГК₃₇, ГК₄₀, ГК₅₈, ГК₇₀ і ГК₇₁, ряд попередників, а також оксидигідрофазеєва та гідроксидигідрофазеєва й абсцизова кислоти (АБК). Саме в цих дослідженнях уперше було знайдено у вищих рослин ГК₄₀. У кількісному вмісті гіберелінів у досліджуваних видів виявили відмінності. Загальна кількість гіберелінів у *C. glaucum* була значно більшою, ніж у *D. antarctica*. Вміст абсцизової кислоти вищий у *D. antarctica*, тоді як у *C. glaucum* переважала оксидигідрофазеєва кислота, що опосередковано вказує на специфічність фітогормональної регуляції процесу розвитку спорофіта в різних видів папоротей (Yamane et al., 1988a).

Досліджено також склад гіберелінів гаметофітів папоротей. У чоловічих і жіночих гаметофітах *Blechnum spicant* (L.) Roth були виявлені ГК₁, ГК₃, ГК₄, ГК₇, ГК₉, ГК₂₀, причому за вмістом переважали ГК₄, ГК₇ і ГК₂₀ (Menendez et al., 2006a). У гаметофіті *Dryopteris affinis* (Lowe) Frasser-Jenkins на різних стадіях формування апогамного зародка були визначені ГК₁, ГК₃, ГК₄, ГК₇, ГК₉ та індоліл-3-оцтова кислота (ІОК) (Menendez et al., 2006b). Встановлено, що різні види роду *Anemia* характеризуються специфічним складом гіберелінів (Furberg et al., 1990). В антеридіях *Anemia phyllitidis* (L.) Sw виявлена ГК₃ (Kazmierczak, 2003a, b), а ГК₄, ГК₉ і

ГК₂₀ — в ризоїдах і поверхневій частині протягом росту *Psilotum nudum* (L.) P. Beauv. (Abul et al., 2010).

Таким чином, найкраще вивченими щодо складу гіберелінів і їхньої ролі в представників відділу *Polypodiophyta* є гаметофіти. Водночас гібереліни спорофітів залишаються малодослідженими, особливо стосовно фенологічних фаз розвитку життєвих форм.

Гібереліни та розвиток гаметофіта. Особлива увага птеридологів зосереджена на вивченні гаметофіта, формуванні статевих органів, утворенні зиготи й зародка спорофіта (Tanurdzic, Banks, 2004). Перше повідомлення про ростові гормони в гаметофітах папороті *Cyathea spinulosa* Wall. з'явилося в 1938 р. (Albaum, 1938). У подальших дослідженнях судинних рослин було з'ясовано, що регуляція статевої детермінації відбувається за участю гіберелінів, які прискорюють розвиток чоловічої квітки в однодольних і активують формування жіночої квітки у дводольних видів (Dellaporta, Calderon-Urrea, 1994). У харових водоростей і папоротей гібереліни сприяють формуванню антеридіїв (Kwiatkowska et al., 1998; Kazmierczak, 2003; Menendez et al., 2006b).

Наявні в літературі відомості про локалізацію гіберелінів у органах спорофіта й гаметофіта папоротей узагальнені в таблиці.

Доведено, що ріст гаметофіта відбувається за рахунок верхівкової меристеми, в якій знайдено специфічний гормон антеридіоген — регулятор процесу формування антеридіїв на заростках папоротей. Антеридіоген має у своїй структурі гібереліновий скелет і проявляє гібереліноподібні властивості. Проте для кожного виду папоротей характерна специфічна хімічна структура антеридіогену (рис. 1). Головними антеридіогенами вважають: у видів папороті *Anemia phyllitidis* (L.) Sw., *A. hirsuta* (L.) Sw., *A. rotundifolia* Schrad. і *A. flexuosa* (Sav.) Sw. (Yamane et al., 1987) — антеридієва кислота; в *A. phyllitidis* — ГК₁₀₇ (3 α -гідроксі-9), 15-цикло-ГК₉ і 3-*eni*-ГК₆₃ (Yamauchi et al., 1995); у *A. mexicana* Klotzsch — ГК₁₀₄ (1 β -гідроксі-9) і 15-цикло-ГК₉ (Furberg et al., 1990); у *Lygodium japonicum* (Thunb. ex Murr.) Sw. — метилові ефіри ГК₉ і ГК₇₃; у *L. circinnatum* (Burm.) Sw. і *L. flexuosum* (L.) Sw. — ГК₇₃, метиловий ефір — ГК₇₃ і метилові ефіри п'яти відомих гіберелінів: ГК₉, ГК₂₀, ГК₇₀, ГК₈₈ і 3-*eni*-ГК₈₈ (Yamauchi et al., 1996); у видів папоротей *L. microphyllum* (Cav.) R. Br. і *L. reticulatum* Schkuhr, — метилові ефіри ГК₇₃ і ГК₉, а також декілька похідних моногідроксі-ГК₇₃, які вважають-

Локалізація гіберелінів у органах папоротееподібних

Місце локалізації	Вид папороті	Гібереліни	Джерело
Молоді листки (ваї) спорофіта	<i>Cibotium glaucum</i> (Sm.) Hook. & Arn. <i>Dicktonia antarctica</i> Labill.	ГК ₁ , 3-епі-ГК ₁ , ГК ₃ , ГК ₉ , 11 α -гідрокси-ГК ₁₂ , 12 α -гідрокси-ГК ₁₂ , ГК ₁₅ , ГК ₁₇ , ГК ₁₉ , ГК ₂₀ , ГК ₂₅ , ГК ₃₇ , ГК ₄₀ , ГК ₅₈ , ГК ₇₀ і ГК ₇₁	Yamane et al., 1988a, b
Ризоїди і поверхнева частина	<i>Ptilotum nudum</i> (L.) P. Beauv.	ГК ₄ , ГК ₉ і ГК ₂₀	Abul et al., 2010
Антеридії	<i>Anemia phyllitidis</i> (L.) Sw.	ГК ₃	Kazmierczak, 2003a,b
Гаметофіт	<i>Blechnum spicant</i> (L.) Roth	ГК ₁ , ГК ₃ , ГК ₄ , ГК ₇ , ГК ₉ , ГК ₂₀	Menendez et al., 2006a
Гаметофіт	<i>Dryopteris affinis</i> (Lowe) Frasser-Jenkins	ГК ₁ , ГК ₃ , ГК ₄ , ГК ₇ , ГК ₉	Menendez et al., 2006b
Гаметофіт	<i>Lygodium circinnatum</i> (Burm.) Sw., <i>L. flexuosum</i> (L.) Sw.	антеридіоген-В, ГК ₇₃ , метиловий ефір ГК ₇₃ , ефіри ГК ₉ , ГК ₂₀ , ГК ₇₀ , ГК ₈₈ і 3-епі-ГК ₈₈ , ізомери моногідрокси-ГК ₇₃ метилового ефіру, ГК ₉₆	Furberg et al., 1995; Yamauchi et al., 1996
Гаметофіт	<i>L. japonicum</i> (Thunb.) Sw.	метилові ефіри ГК ₉ - і ГК ₇₃	Yamane et al., 1988
Гаметофіт	<i>L. microphyllum</i> (Cav.) R. Br., <i>L. reticulatum</i> Schkuhr	метилові ефіри ГК ₇₃ і ГК ₉ , похідні моногідрокси-ГК ₇₃	Kurumatani et al., 2001
Гаметофіт	<i>Anemia phyllitidis</i> (L.) Sw.	ГК ₇ , ГК ₇₃ , ГК ₁₀₇ , 15-цикло-ГК ₉ ; 3-епі-ГК ₆₃ , антеридієва кислота	Furberg et al., 1990; Yamauchi et al., 1995; Yamane et al., 1987
Гаметофіт	<i>A. mexicana</i> Klotzsch	ГК ₁₀₄ ; 5-цикло-ГК ₉	Furberg et al., 1990
Гаметофіт	<i>A. hirsute</i> (L.) Sw., <i>A. rotundifolia</i> Schrad і <i>A. flexuosa</i> (Sav.) Sw.	антеридієва кислота	Yamane et al., 1987
Гаметофіт	<i>Ceratopteris richardii</i> Brongn.	антеридіоген	Banks, 1993

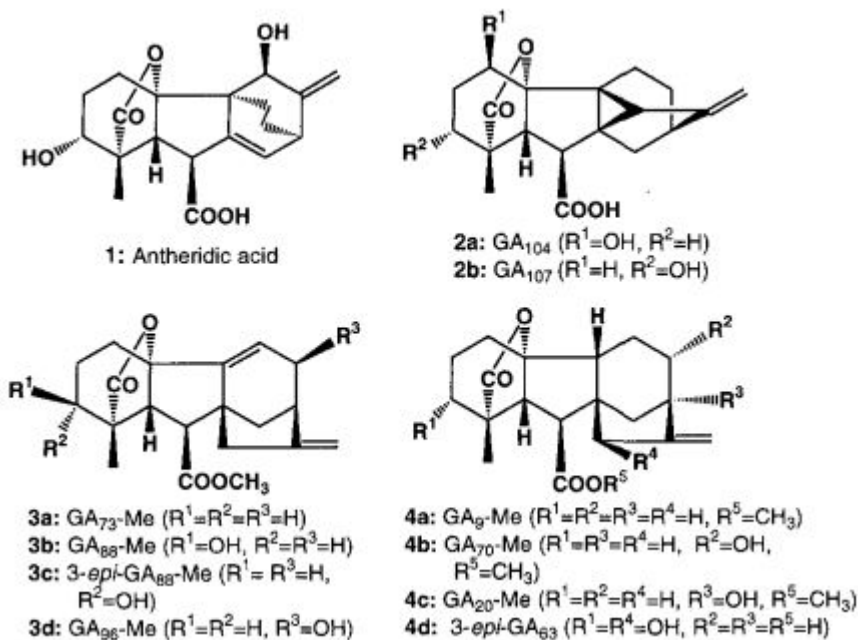
ся попередниками антеридіогену (Kurumatani et al., 2001). Доведено, що за умови високої концентрації антеридіогену у верхівковій меристемі гаметофіта родів *Lygodium* і *Anemia* відбувається формування одностатевого чоловічого, а в разі його відсутності — жіночого гаметофіта. Низький вміст антеридіогену супроводжується появою двостате-

вого заростка, який містить антеридії й архегонії (Furberg et al., 1990, 1995).

Морфологічні дослідження апікальної меристеми гаметофітів *Osmundastrum cinnatomeum* (L.) C. Presl, вирощених на поживному середовищі з додаванням ГК₃, який вважається аналогом антеридіогену, показали, що гормон затриму-

Рис. 1. Хімічна структура антеридіогенів папоротей *Schizaeaceous* (за Yamauchi et al., 1996)

Fig. 1 Chemical structure of antheridiogens of *Schizaeaceous* ferns (according to Yamauchi et al., 1996)



вав темпи розвитку чоловічого гаметофіта. Автори переконані, що це підтверджує існування антеридіогенної системи в *O. cinnatomeum* і еволюційний механізм розвитку популяцій групи лептоспорангіїв *Leptosporangiate* (Hollingsworth et al., 2012). У папоротей роду *Anemia* вивчали шлях синтезу ГК₇ і ГК₇₃, який призводив до утворення антеридіогену. Загалом антеридіоген був знайдений у тих видів папоротей, які синтезують ГК₇ (Voeller, 1964). Із гаметофіта папороті *Lygodium circinnatum* (Burm.) Sw. виділили антеридіоген-В, не виявлений у інших видів цього роду (Yamauchi et al., 1996).

Обробка гермафродитних гаметофітів папороті *Ceratopteris richardii* Brongn. антеридіогеном, який виділений зі спор інших видів цього роду, сприяла утворенню чоловічих гаметофітів, що свідчить про існування механізму регуляції контролю статевої детермінації гіберелінами (Banks, 1993). З метою визначення ролі гіберелінів у детермінуванні статі гаметофіта папороті *Blechnum spicant* L. її було оброблено ГК₄₊₇, який вважається антеридіогеном цього виду папоротей, та інгібітором синтезу гіберелінів — флурпріміолом на стадії утворення ент-каурену (загального тетрациклічного попередника всіх гіберелінів) до кауренової кислоти. В результаті було з'ясовано, що ефект від використання ГК₄₊₇ на формування антеридіїв і архегоній був досить слабким, а флурпрімідол пригнічував нормальний процес утворення антеридіїв, що свідчить про участь гіберелінів у детермінації статі (Menendez et al., 2006a). У новітніх дослідженнях показано, що індукція антеридіогеном розвитку чоловічого гаметофіта у *Bechnum spicant* супроводжується активацією захисних сигнальних метаболічних шляхів (Valledor et al., 2014). Вивчаючи реакції-відповіді гаметофіта папороті *Anemia phyllitidis* на вплив семи екзогенних гіберелінів (ГК₁, ГК₃, ГК₄₋₅, ГК₇₋₈, ГК₉), які задіяні у формуванні антеридіїв, встановлено, що ГК₇ виявляла активність у концентрації 5×10^{-10} г/мл і посилювала процес утворення антеридіїв у гаметофітів *A. phyllitidis* (Kazmierczak, 2003b) і *Blechnum spicant* (Menendez et al., 2006a). У двох видів родини *Schizaeaceae* (*Anemia phyllitidis* і *A. mexicana*) екзогенна ГК₃ стимулювала розвиток гаметофітів (Nakanbisi et al., 1971). Крім того, папороть *A. phyllitidis* не утворювала антеридіїв при використанні екзогенної ГК₇ (Voeller, 1964). У папороті *Ceratopteris richardii*, навпаки, екзогенна ГК₇ стимулювала розвиток антеридіїв (Banks, 1993).

У *Dryopteris affinis* обробка ауксинами й гіберелінами спричиняла апогенію (жіночу стерильність). Екзогенна ГК₃ у концентрації 2,8 мкМ призводила до формування апогамного спорофіта (Menendez et al., 2006b). Таким чином, наведені дані свідчать, що гібереліни відіграють одну з головних ролей у процесі утворення статі гаметофітом.

Відомості про взаємодію гіберелінів із іншими фітогормонами та метаболітами, які можуть підсилювати або пригнічувати їхні ефекти, в регуляції процесів формування та розвитку гаметофітів папоротей фрагментарні. Так, на прикладі гаметофіта папороті *Anemia phyllitidis* було з'ясовано, що в регуляції процесів розвитку антеридіїв разом із гіберелінами задіяний етилен. Цитоморфологічний аналіз продемонстрував, що ефект дії фітогормонів виявляється лише в місці розташування антеридіїв гаметофіта й материнських клітин антеридія. Виявлено, що етилен прискорював реорганізацію ядерного хроматину й індукував синтез ДНК у ядрі в антеридіальній частині клітин чоловічого гаметофіта (Kazmierczak, 2003b). На прикладі моделі фітогормональної регуляції в насінневих рослин було показано, що розвиток гаметофіта папоротей регулюється цитокінінами, ауксинами та гіберелінами (Davière, Achard, 2013). У гаметофітах *Azolla pinnata* R. Br. під впливом гіберелінів збільшувалась активність нітрогеназ (вірогідно, таке зростання відбувалося за рахунок нітрогенази ціанобактерії *Anabaena azollae*, що міститься в листових порожнинах папороті як симбіонт), котра, у свою чергу, пригнічувалася АБК (El-Desouky et al., 1987). При проростанні спор і формуванні антеридіїв у папороті *Anemia phyllitidis* не виявлено синергічної дії організму на вплив триазинону, який здатний пригнічувати поділ клітин і дію гіберелінової кислоти, на що можна було б сподіватися за аналогією з квітковими рослинами, коли при проростанні рису ГК₃ нівелювала дію триазинону. В папороті триазинон пригнічував поділ клітин у спорах, а обробка ГК не знімала інгібуючого ефекту, що свідчить про відмінності в регуляції гіберелінами фізіологічних процесів у насінневих і спорових рослин (Schraudolf, 1984). Додані в живильне середовище для пророщування спор *Pteris tripartita* Sw. сахароза та ГК₃ впливали на морфологічну будову гаметофіта. Максимальну кількість спор, що проросли, спостерігали в живильному середовищі зі значеннями рН 5.7 і 6.7. При цьому збільшувалася також довжина гаметофіта (Baskaran et al., 2014).

Отже, встановлено, що гіберелінам і гібереліноподібним речовинам (антеридіогену та антеридіогену-В) належить ключова роль у формуванні статевого поліморфізму папоротеподібних. Залишаються нез'ясованими питання взаємодії гіберелінів з іншими фітогормонами при здійсненні регуляції процесу визначення статі, потребують також подальшого вивчення механізми дії ендогенних гіберелінів під час формування органів гаметофіта.

Гібереліни в регуляції процесу проростання спор.

Гібереліни контролюють процеси проростання спор у спорових рослин (Anterola et al., 2009; Zhang, Dai, 2010). У проведених нами дослідженнях гібереліноподібні речовини були ідентифіковані у спорах папороті *Matteucia struthiopteris* (L.) Tod. Порівнюючи гібереліни зі спор рослин *in situ* з тими, котрі впродовж року зберігалися в лабораторії при температурі +18–20° С, було виявлено, що в тих рослин, які зберігалися, кількість гібереліноподібних речовин у спорах знижувалася майже вдвічі. Це, на нашу думку, зумовлено зменшенням вологості при зберіганні спор і ймовірною наступною інактивацією гіберелінів (Vasyuk et al., 2011). Відомо, що для проростання спор більшості папоротей необхідними умовами є волога, тепло (15–30° С) і світло (особливо червона частина спектра). Доведено, що проростання спор *Lygodium japonicum* індукується червоним світлом або екзогенними гіберелінами ГК₃ (4×10⁻⁷М) і низькими концентраціями ГК₉. Субоптимальні концентрації гіберелінів збільшували чутливість спор до червоного світла. Припускають, що біосинтез гіберелінів залежить від ступеня активації фітохрому червоним світлом (Kagawa, Sugai, 1991). Світло й екзогенні гібереліни стимулювали процес проростання спор папоротей роду *Anemia*. Доведено, що пророщування спор *A. mexicana* і *A. phyllitidis* залежало від використання гіберелінів (ГК₃, ГК₄, ГК₇ і ГК₁₃) у темряві та на світлі при різних значеннях рН. Встановлено, що для розвитку спор оптимальним є значення рН 6. Крім того, обидва види потребували світлової експозиції (для *A. phyllitidis* — мінімум 8 год, для *A. mexicana* — 24 год). При проростанні спор ефективнішими виявилися ГК₄ і ГК₇, ніж ГК₁₃. У темряві гібереліни краще стимулювали проростання спор папороті *A. phyllitidis*, ніж *A. mexicana* (Nester, Coolbaugh, 1986). У папороті *Pteris inermis* (Rosenst.) Sota екзогенна обробка спор гіберелінами та бензиламінопурином теж прискорювала про-

цес проростання (Tanco et al., 2009). Екзогенні метилові ефіри ГК₄ і ГК₂₀ стимулювали проростання спор папороті *Lygodium japonicum* у темряві, однак для активації процесів проростання метиловий ефір ГК₄ виявився у 100 разів ефективнішим, ніж ГК₂₀. Оптимальною концентрацією гібереліну вважається 10⁻⁹–10⁻⁶ М (Naga et al., 1988). Доведено, що ГК₃ і ГК₇ здатні продукувати проростання спор папоротей *Ceratopteris richardii* у темряві (Banks, 1993).

Отже, з'ясовано, що гібереліни належать до ключових компонентів, які позитивно впливають на процес проростання спор папоротей. Водночас залишаються малодослідженими питання стосовно ефективного використання гіберелінів для оптимізації проростання спор і формування гаметофіта папоротей у культурі *in vitro*.

Гібереліни в еволюційних дослідженнях.

Гібереліни є великою родиною фітогормонів, які відіграють важливу роль у реалізації широкого спектра реакцій-відповідей упродовж усього життєвого циклу рослин. Наявність цих речовин у бактерій, грибів, спорових і насінневих рослин разом із уніфікованістю їхніх основних структурних елементів свідчить про те, що синтез цих сполук стався на ранніх етапах еволюції. Еволюційні трансформації відбуваються на різних ієрархічних рівнях — від молекули до екосистеми. Отже, вивчення шляхів синтезу гіберелінів і особливостей гіберелінового сигнального шляху в представників різних систематичних груп опосередковано сприяє визначенню систематичного положення виду, оскільки дозволяє зробити припущення про його еволюційне походження. Наприклад, завдяки порівнянню структури антеридіогену папоротей порядку *Osmundales* і групи лептоспорангіатних папоротей було підтверджено гіпотезу про те, що в процесі еволюції відбувалася зміна шляхів синтезу гіберелінів (Greer, 2013).

Розшифровка шляхів передачі гіберелінового сигналу в арабідопсису та рису спонукала дослідників продовжити пошук і здійснити порівняння шляхів формування такого сигналу в рослин різного систематичного положення (Hedden et al., 2001; Friedman et al., 2004). Ключовим моментом передачі гіберелінового сигналу (дослідженими у фазу проростання насіння та при розтягуванні клітин) виявилася взаємодія гіберелінових рецепторів (GID1) із F-box-білками, котрі, у свою чергу, контролюють розкладання

DELLA-білків і регулюють процеси морфогенезу, за які відповідають гібереліни (Ueguchi-Tanaka et al., 2005; Nakajima et al., 2006). Гіберелінові рецептори належать до великої родини гормоночутливих ліпаз із 3D структурою. Гомологи GID1 зв'язані з карбоксилестеразами й розповсюджені в усьому рослинному світі, але мають відмінності в послідовності амінокислот (Marshall et al., 2003). Оскільки складові гіберелінового сигнального шляху в представників різних систематичних груп відмінні, це дозволяє відстежувати систематичні зв'язки між ними (Friedman, 2004). В основу досліджень було покладено вивчення послідовності сполучень у гібереліновій сигнальній системі арабідопсису. Дослідження рецепторів передачі гіберелінового сигналу в доволі широкого спектра представників різних систематичних груп, серед яких гриби (*Gibberella fujicuroi* (Sawada) Wollenw.), водорості

(*Cyanidioschyzon merole* та *Clamydomonas reinhardtii* P.A. Dang.), мохи (*Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch & Schimp.), плауноподібні (*Sellaginella moellendorffii* Hieron.), папоротеподібні (*Ceratopteris ricardii*) та голонасінні (*Pinus sylvestris* L.), дало змогу провести реконструкцію геномної та білкової послідовності, внаслідок чого був виявлений зв'язок, який знайшов відображення у вигляді загальноприйнятої еволюційні схеми, та сформулювати дві вірогідні гіпотези еволюційного розвитку рослинного світу. Перша гіпотеза (рис. 2) базується на тому, що гібереліновий сигнальний шлях у судинних рослин розвивався через лінію загальних предків із мохами, тимчасом як друга розглядає можливість формування сигнального шляху від одноклітинних водоростей, які еволюціонували в мохоподібні (Vandenbussche et al., 2007). Ці гіпотези не можна вважати беззаперечними через недостатність

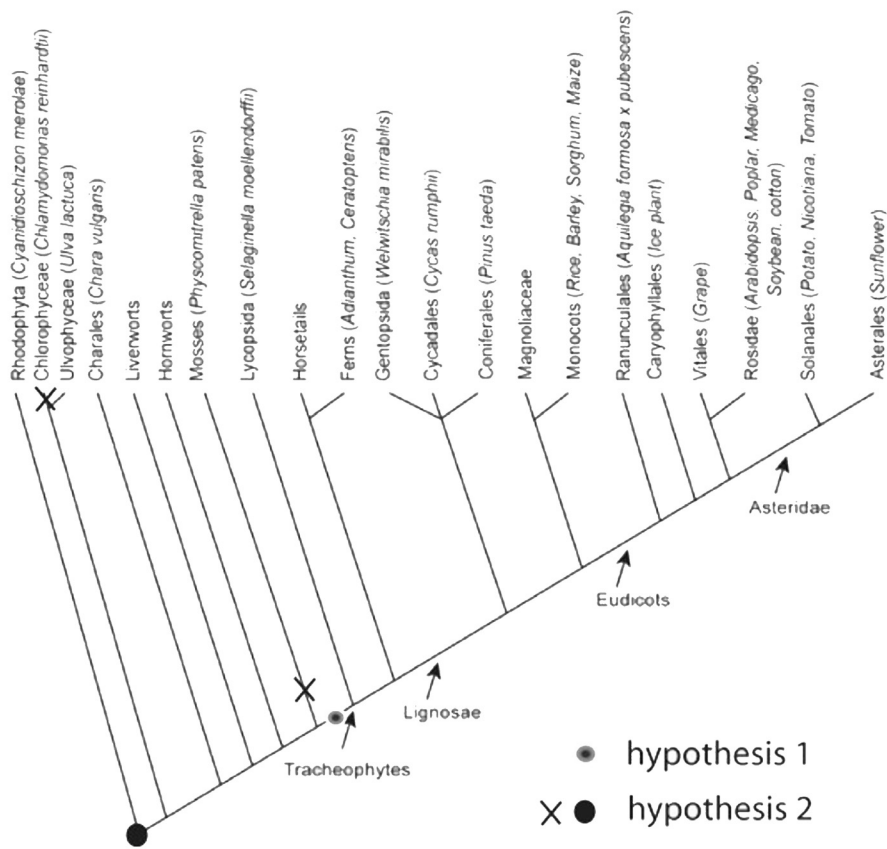


Рис. 2. Гібереліновий сигнальний шлях (за Vandenbussche et al., 2007)

Fig. 2. Gibberellin signaling pathway (according to Vandenbussche et al., 2007)

проведених досліджень. Крім того, існує думка, що наявність у рослин гіберелінових рецепторів і пов'язаних із ними білків не є неспростовним доказом того, що ці рецептори можуть реагувати на гібереліновий сигнал (Provasoli, Carlucci, 1974; Erokhin, 1999). Водночас гриби й рослини містять однакові компоненти гіберелінового сигнального шляху, що опосередковано вказує на схожість розвитку гіберелінів (Yasumura et al., 2007). У простіших організмів такий шлях відсутній, мохи та лишайники характеризуються частковою гомологією з арабідопсисом, тимчасом як для плаунка *Selaginella moellendorffii* показана наявність аналогів для кожного компонента сигнального шляху (Hirano et al., 2007). Порівняння компонентів гіберелінового сигнального шляху різних видів рослин свідчить на користь тісного еволюційного зв'язку між голонасінними, однодольними й дводольними рослинами; натомість у несудинних рослин головних ознак класичного шляху виявлено не було (Vandenbussche et al., 2007).

Отже, проведений аналіз і узагальнення даних літературних джерел свідчить про те, що найкраще вивченими в папоротей є статеві детермінація та контроль гіберелінами процесів формування й розвитку гаметофіта. Частково досліджено регуляторну роль гіберелінів при проростанні спор папоротей. Дуже мало відомостей про гібереліни спорофітів і регуляцію ними процесів росту папоротей на різних етапах онтогенезу. Недостатньо вивчено взаємодію гіберелінів із іншими фітогормонами та метаболітами при переході папоротей із вегетативного до генеративного типу розвитку. Відсутні відомості про вивчення впливу екзогенних факторів на утворення та склад гіберелінів у спорах і гаметофіті. В подальших дослідженнях слід зосередитися на вивченні взаємозв'язків між інтенсивністю ростових процесів і гіберелінами, проаналізувати особливості їхньої локалізації в процесі онтогенезу. Дослідження ролі гіберелінів у онтогенезі сприятиме в подальшому з'ясуванню питання, чи можуть бути еволюційні зміни в метаболізмі фітогормонів одним із чинників, що зумовлюють різноманіття рослинного світу.

Автори висловлюють щире подяку професорові, д-ру біол. наук Вірі Вікторівні Протопоповій за наукову консультацію та допомогу у визначенні систематичного положення згаданих у статті видів папоротей.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Андреанова Т.В., Васюк В.А., Мусатенко Л.И. Состояние и перспективы исследования фитогормонов грибов. — Препринт, Киев: Ин-т ботаники. — 1993. — 54 с.
- Барабанищикова Н.С. Формирование меристемы в ходе онтогенеза у гаметофитов кочедыжника женского (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth.) в природных условиях // Вестн. Удмурт. ун-та. — 2009. — Вып. 1. — С. 87—100.
- Демків О.Т., Сьтнік К.М. Морфогенез архегоніат. — Киев: Наук. думка, 1985. — 204 с.
- Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. — М.: Высш. шк., 2005. — 735 с.
- Кулаева О.Н., Прокопцева О.С. Новейшие достижения в изучении механизма действия фитогормонов // Биохимия. — 2004. — 69(3). — С. 293—311.
- Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. — М.: Мир, 1990. — 347 с. (с. 208).
- Abul Y., Menéndez V., Gómez-Campo C., Revilla M.A., Lafont F., Fernández H. Occurrence of plant growth regulators in *Psilotum nudum* // J. Plant Physiol. — 2010. — 167(14). — P. 1211—1213.
- Albaum H.G. Inhibitions due to growth hormones in fern prothallium // Amer. J. Bot. — 1938. — 25. — P. 124—133.
- Anterola A., Shanle E., Mansouri K., Shuette S., Renzaglia K. Gibberellin precursor is involved in spore germination in the moss *Physcomitrella patens* // Planta. — 2009. — 229(4). — P. 1003—1007.
- Banks J.A. Mutations affecting the sexual phenotype of the *Ceratopteris richardii* gametophyte // J. Cell Biochem. — 1993. — Suppl. 17 B. — P.13.
- Baskaran X.R., Jeyachandran R., Melghias G. In vitro spore germination and gametophytic growth development of a critically endangered fern *Pteristripartita* Sw. // Afr. J. Biotechnol. — 2014. — 13(23). — P. 2350—2358.
- Davière J.M., Achard P. Gibberellin signaling in plants // Development. — 2013. — 140. — P. 1147—1151.
- Decker E.L., Frank W., Sarnighausen E., Reski R. Moss systems biology en route: phytohormones in *Physcomitrella* development // Plant Biol. (Stuttg). — 2006. — 8(3). — P. 397—405.
- Dellaporta S.L., Calderon-Urrea A. The sex determination process in maize // Science. — 1994. — 266(5190). — P. 1501—1505.
- El-Desouky S.A., Hradilik J., Fiserova H. Nitrogenase activity in *Azolla pinnata* as affected by different growth regulators // Acta Univ. Agr. — 1987. — 35(3—4). — P. 17—21.
- Ergün N., Topcuoglu S.F., Yıldız A. Auxin (Indole-3-Acetic Acid), Gibberellic Acid (GA₃), Abscisic Acid (ABA) and cytokinin (Zeatin) production by some species of mosses and lichens // Turkish J. Bot. — 2002. — 26. — P. 13—18.
- Erokhin V.E. Preliminary studies of algae gibberellins // Ekolog. Morja. — 1999. — 49. — P. 39—43.
- Friedman W.E., Moore R.C., Purugganan M.D. The evolution of plant development // Amer. J. Bot. — 2004. — 91. — P. 1726—1741.

- Furberg M., Lewis N., Graham L.P. New synthesis pathways from gibberellins to antheridiogens isolated from tree fern genus *Anemia* // J. Organic Chem. — 1990. — **55**(16). — P. 4860—4870.
- Furberg M., Kraft-Klaunzer P., Mander L.N., Pour M., Yamane H., Yamauchi T., Murofushi N. Synthesis and structure determination of gibberellin derived antheridiogens from fern gametophytes of the *Lygodium* genus // Austral. J. Chem. — 1995. — **48**(2). — P. 427—444.
- Greer G.K. Working Model of Phytohormonal Control of Leptosporangiate Fern Gametophyte Development // Abstract of International Conference «Botany — 2013» (July 27—31, 2013 New Orleans). — P. 430.
- Hara T., Nagatani A., Yamaguchi I., Murofushi N., Takahashi N., Furuya M. Uptake of gibberellin methyl esters by spores and induction of dark germination in *Lygodium japonicum* // Plant Cell Physiol. — 1988. — **29**(6). — P. 913—918.
- Hedden P., Phillips A.L., Rojas M.C., Carrera E., Tudzynski B.C. Gibberellin biosynthesis in plants and fungi: a case of convergent evolution // J. Plant. Growth Regul. — 2001. — **20**(4). — P. 319—331.
- Hirano K., Nakajima M., Assano K., Matsuoka M. The *GID1*-mediated gibberellin perception mechanism is conserved in the Lycophyte *Silaginella moellendorffii* but not in the bryophyte *Physcomitrella patens* // Plant Cell. — 2007. — **19**. — P. 3058—3079.
- Hollingsworth N.S., Andres E.A., Greer G.K. Pheromonal interactions among gametophytes of *Osmundastrum cinnamomeum* L. cinnamondastrum and the origins of antheridiogen systems in leptosporangiate ferns // Int. J. Plant Sci. — 2012. — **173**(4). — P. 382—390.
- Kagawa T., Sugai M. Involvement of gibberellic acid in phytochrome — mediated spore germination of the fern *Lygodium japonicum* // J. Plant Physiol. — 1991. — **138**(3). — P. 299—303.
- Kazmierczak A. Ethylene is a positive regulation for GA_3 -induced male sex in *Anemia phyllitidis* gametophytes // Plant Cell Rep. — 2003a. — **22**(5). — P. 295—302.
- Kazmierczak A.I. Induction of cell division and cell expansion at the beginning of gibberellin A_3 -induced precocious antheridia formation in *Anemia phyllitidis* gametophytes // Plant Sci. — 2003 b. — **165**. — P. 933—939.
- Kazmierczak A.I. Ethylene is a modulator of gibberellic acid-induced antheridiogenesis in *Anemia phyllitidis* gametophytes // Biol. Plantarum. — 2007. — **51**(4). — P. 683—689.
- Kurumatani M., Yagi K., Murata T., Tezuka M., Mander L.N., Nishiyama M., Yama H. Isolation and identification of antheridiogens in the ferns *Lygodium microphyllum* and *Lygodium reticulatum* // Biosci. Biotechnol. Biochem. — 2001. — **65**(10). — P. 2311—2314.
- Kwiatkowska M., Wojtczak A., Poptoriska K. Effect of GA_3 treatment on the number of spermatozooids and endopolyploidy levels of non-generative cells in *Antheridia* of *Chara vulgaris* L. // Plant and Cell Physiol. — 1998. — **39**(12). — P. 1388—1390.
- MacMillan J. Occurrence of gibberellins in vascular plants, fungi, and bacteria // J. Plant Growth Regul. — 2001. — **20**(4). — P. 387—442.
- Marshall S.D., Putterill J.J., Plummer K.M., Newcomb R.D. The carboxylesterase gene family from *Arabidopsis thaliana* // J. Mol. Evol. — 2003. — **57**(5). — P. 487—500.
- Menendez V., Revilla M.A., Bernard P., Gotor V., Fernandez H. Gibberellins and antheridiogen on sex in *Blechnum spicant* L. // Plant Cell Rep. — 2006a. — **25**(10). — P. 1104—1110.
- Menendez V., Villacorta N.F., Revilla M.A., Gotor V., Bernard P. Exogenous and endogenous growth regulators on apogamy in *Dryopteris affinis* (Lowe) Frasser-Jenkins // Plant Cell Rep. — 2006b. — **25**(2). — P. 85—91.
- Mowat J.A. A survey of results on the occurrence of auxins and gibberellin in algae // Botanica Marina. — 1965. — **8**. — P. 149—155.
- Nakajima M., Shimada A., Takashi Y., Kim Y.C., Park S.H., Ueguchi-Tanaka M., Suzuki H., Katoh E., Iuchi S., Kobayashi M., Maeda T. Identification and characterization of *Arabidopsis* gibberellin receptors // Plant J. — 2006. — **46**(5). — P. 880—889.
- Nakanbisi K.M., Enpo U.N., Jonson L.I. Structure of the antheridium-inducing factor of the fern *Anemia phyllitidis* // J. Amer. Chem. Soc. — 1971. — **93**. — P. 5579—5581.
- Nester J.E., Coolbaugh R.C. Factors influencing spore germination and early gametophyte development in *Anemia mexicana* and *Anemia phyllitidis* // Plant Physiol. — 1986. — **82**(1). — P. 230—235.
- Provasoli L., Carlucci A. Vitamins and growth regulators // In Algal physiol. biochem. — Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1974. — P. 741—787.
- Ranker T.A., Smith A.R., Haufler C.H., Schneider H. Phylogeny and evolution of grammitid ferns (*Grammitidaceae*): a case of rampant morphological homoplasy // Taxon. — 2004. — **53**. — P. 415—428.
- Sabovljevic M., Vujicic M., Sabovljevic A. Plant growth regulation in bryophytes // Botan. Serbica. — 2014. — **38**(1). — P. 99—107.
- Schraudolf H. Effects of TA [4-ethoxy-1-(p-toluol)-s-triazine-2,6-(1H,3H)-dione] on growth, antheridium differentiation and gibberellin uptake of gametophytes of *Anemia phyllitidis* // Cell. and Moll. Life Sci. — 1984. — **40**(11). — P. 1258—1259.
- Tanco M.E., Martínez O.G., Bonomo M.C. Germinación y morfogénesis de prótalos de *Pteris inermis* Link. (*Pteridaceae*, *Pteridophyta*) // Gayana Botánica. — 2009. — **66**. — P. 10—17.
- Tanurdzic M., Banks J.A. Sex-determining mechanisms in land plants // Plant Cell. — 2004. — **16**. — P. 61—71.
- Tarakovskaya E.R., Maslov M.A., Taylor R., Kaufman P.B. Phytohormones in algae // Russian J. Plant Physiol. — 2007. — **54**. — P. 163—170.
- Ueguchi-Tanaka M., Ashikari M., Nakajima M., Itoh H., Katoh E., Kobayashi M., Chow T.Y., Hsing Y.I., Kitano H., Yamaguchi I., Matsuoka M. Gibberellin insensitive DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellin // Nature. — 2005. — **437**(7059). — P. 693—698.
- Valledor L., Menéndez V., Canal M.J., Revilla A., Fernández H. Proteomic approaches to sexual development mediated by antheridiogen in the fern *Blechnum spicant* L. // Proteomics. — 2014. — **14**(17—18). — P. 2061—2071.

- Vandenbussche E., Fierro A.S., Wiedemann G., Reski R., Van Der Straeten D. Evolutionary conservation of plant gibberellin signalling pathway components // *BMC Plant Biology*. — 2007. — 7:65 doi:10.1186/1471-2229-7-65.
- Vasyuk V.A., Vedenicheva N.P., Musatenko L.I. *Matteucia struthiopteris* (L.) Tod. endogenous phytohormones // *Mat-ly Vseukr. nauk. konf. «Botanika ta mikolohia: problemy i perspektyvy na 2011–2020 roku»* (6–8 kvitnia 2011r., Kyiv). — 2011. — S. 257–258.
- Voeller B.R. Gibberellins: their effect on antheridium formation in fern gametophytes // *Science*. — 1964. — **143**(3604). — P. 373–375.
- Voeller B.R. Developmental physiology of fern gametophytes: Revelance for biology // *Bioscience*. — 1971. — **21**. — P. 266–276.
- Yamane H., Nohara K., Takahashi N., Schraudolf N. Identification of antheridic acid as an antheridiogen in *Anemia rotundifolia* and *Anemia flexuosa* // *Plant Cell Physiol*. — 1987. — **28**. — P. 1203–1207.
- Yamane H., Fujoka S., Sray C.R., Phynney B.O., MacMillan J., Gaskin P. Endogenous gibberellins from sporophytes of two tree ferns, *Cibotium glaucum* and *Dicksonia antarctica* // *Plant Physiol*. — 1988a. — **86**. — P. 857–862.
- Yamane H., Satoh Y., Nohara K., Nakayama M., Murofushi N., Takahashi N., Takeno K., Furuya M., Furber M., Mander L.N. The methyl ester of a new gibberellin, GA₃, the principal antheridiogen in *Lygodium japonicum* // *Tetrahedron Lett*. — 1988b. — **29**. — P. 3959–3962.
- Yamauchi T., Oyama N., Yamane H., Murofushi N., Takahashi N., Schraudolf H., Owen D., Mander L.N. 3-epi-GA₆₃: antheridiogen in *Anemia phyllitidis* // *Phytochemistry*. — 1995. — **38**. — P. 1845–1848.
- Yamauchi T., Oyama N., Yamane H., Murofushi N., Schraudolf H., Pour M., Furber M., Mander L.M. Identification of antheridiogens in *Lygodium circinnatum* and *Lygodium flexuosum* // *Plant Physiol*. — 1996. — **11**(1). — P. 741–745.
- Yasumura Y., Crumpton-Taylor M., Fuentes S., Harvard N.P. Step-by-step acquisition of the gibberellin-DELLA growth-regulatory mechanism during land-plant evolution // *Curr. Biol*. — 2007. — **17**(14). — P. 1225–1230.
- Zhang Zhengxiu, Dai Shaojun. Effect of environmental factors on fern spore germination // *Acta Ecol. Sinica*. — 2010. — **30**(7). — P. 1882–1893.

Рекомендує до друку
О.К. Золотарьова

Надійшла 19.11.2014 р.

Васюк В.А., Косаковская И.В. Гиббереллины папоротников: участие в регуляции физиологических процессов. — Укр. ботан. журн. — 2015. — **72**(1): 65–73.

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного
НАН Украины г. Киев

В обзоре представлен анализ литературных данных, посвященных результатам изучения гиббереллинов и определению их роли в регуляции отдельных физиологических процессов у представителей отдела *Polypodiophyta*. Обобщены сведения о локализации гиббереллинов в различных органах папоротников, их взаимодействии с другими фитогормонами, а также о влиянии на развитие гаметофита и регуляцию процесса прорастания спор. Рассматривается значение экспериментальных данных о гиббереллинах при осуществлении эволюционных исследований, направленных на выяснение иерархического положения папоротников в системе растительного царства.

Ключевые слова: гиббереллины, папоротники, биологические функции, физиологические процессы, эволюция.

Vasjuk V.A., Kosakivska I.V. Gibberellins in ferns: participation in regulation of physiological processes. — Ukr. Bot. J. — 2015. — **72**(1): 65–73.

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

Literature data on gibberellins studies, their biological role in regulation of physiological processes in representatives of *Polypodiophyta* are analyzed. Localization of gibberellins in fern organs, their interaction with other phytohormones, their influence on gametophyte development and spore germination are reviewed. The role of gibberellins in evolutionary processes in consideration of general concept of the plant kingdom evolution is discussed.

Key words: gibberellins, ferns, biological function, physiological processes, evolution.