

Н.П. ВЕДЕНІЧЕВА, В.А. ВАСЮК,  
В.М. ГЕНЕРАЛОВА, Л.І. МУСАТЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна

## ГОРМОНАЛЬНИЙ КОМПЛЕКС *SIUM* *LATIFOLIUM* L. В РІЗНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ УМОВАХ ЗРОСТАННЯ

*Ключові слова:* фітогормони, фенотипічна пластичність, адаптація, водний дефіцит.

Ріст, розвиток і репродукція рослин значною мірою залежать від їх здатності адаптуватися до дії природних факторів. Одним із проявів адаптації до тривалих варіацій умов навколишнього середовища є фенотипічна пластичність організмів, тобто здатність генотипу реалізуватися в різних фенотипах у відповідь на різноманітні зовнішні впливи [7]. Зміни морфологічних і фізіолого-біохімічних ознак, які є проявом фенотипічної пластичності, — це результат зміненої генної експресії. Нині участь фітогормонів у трансдукції сигналів навколишнього середовища і регуляції генної експресії безсумнівна [18, 19].

Значний матеріал накопичено щодо реакції гормональної системи рослин на стресові фактори [10]. Проте майже не досліджена гормональна регуляція росту і розвитку рослин, здатних тривалий час рости і розмножуватися у несприятливих умовах. Раніше було показано [2], що у рослин *Alisma plantago-aquatica* L., які відрізняються високою фенотипічною пластичністю, кількісні зміни фітогормонального комплексу залежать від умов існування. Останнім часом увагу дослідників привертає *Sium latifolium* L., який належить до повітряно-водних рослин, тобто здатний нормально рости і розвиватися як в оптимальних умовах — прибережній водній смузі, так і за умов помірному водного дефіциту — на суходолі. Отримано дані, які вказують на відмінності у продиховому індексі [11] та компонентах ферментного спектру [6] в особин з двох різних екотипів.

Метою нашої роботи було дослідити особливості фітогормонального комплексу рослин *S. latifolium*, які завдяки своєму великому адаптаційному потенціалу здатні зростати в різних екологічних умовах.

### Матеріал і методи досліджень

Об'єктом дослідження були вегетативні та репродуктивні органи рослин *S. latifolium*, зібрані протягом вегетаційних сезонів 2001—2003 рр. у прибережній (водній) зоні та на березі (суходолі) р. Псел в районі с. Велика Багачка Полтавської обл. Як найтипівіші подано дані сезону 2002 р. Рослинний матеріал одразу ж після збирання подрібнювали, заливали 80 %-м розчином етанолу, екстрагуючи у такий спосіб фітогормони. Вміст фітогормонів визначали © Н.П. ВЕДЕНІЧЕВА, В.А. ВАСЮК, В.М. ГЕНЕРАЛОВА, Л.І. МУСАТЕНКО, 2004

за методикою [12]. Індолілоцтову (ІОК) та абсцизову (АБК) кислоти визначали після кислотно-лужної перекстракції водного залишку і доочищення за допомогою тонкошарової хроматографії, зв'язані форми — після хімічного гідролізу. Цитокініни виділяли з водного залишку бутанолом з наступним очищенням з використанням іонообмінної і тонкошарової хроматографії. Кількісне визначення фітогормонів проводили на високоефективному рідинному хроматографі фірми «Pye Unicam». Цифровий матеріал статистично оброблений ( $P = 2,3-3,6\%$ ).

### Результати досліджень та їх обговорення

Рослини *S. latifolium* є повітряно-водними, для них оптимальні водні умови росту, у прибережній зоні їх розміри досягають 2 м. Завдяки великому адаптаційному потенціалу вони здатні рости і репродукувати на суходолі, де їх розміри в декілька разів менші. Як відомо, ріст — найчутливіший до посухи процес. Припинення росту починається за дуже малої нестачі води, коли ще не спостерігається в'янення [5]. Умови суходолу для рослин з високою фенотипічною пластичністю розглядають як помірний водний дефіцит [8]. Тому під час обговорення отриманих результатів ми акцентуватимемо увагу саме на цьому моменті.

Як показало дослідження фітогормонів *S. latifolium*, найбільшим вмістом зеатину відрізнялися листки молодих рослин на початку вегетації (табл. 1). Після зацвітання рівень цього цитокініну зменшувався у листках майже вдвічі, а в молодих суцвіттях він був і залишався тривалий час досить високим. У другій половині вегетаційного періоду як у листках, так і в суцвіттях з'являлася кон'югована форма цитокінінів — зеатинглюкозид. Завершення репродукційного розвитку супроводжувалося високим вмістом вільних і зв'язаних цитокінінів у насінні.

Порівняння двох екологічних форм *S. latifolium* показало, що листки, суцвіття і насіння водних рослин містять у 1,5—2,0 рази більше зеатину порівняно з сухо-

Таблиця 1. Вміст цитокінінів (нг/г сухої речовини) в органах рослин *Sium latifolium* L.

Рослинний матеріал	Зеатин	Зеатин глюкозид
	7 червня	
Листки		
водна форма	1524 ± 131	0
суходольна форма	1010 ± 185	0
	16 липня	
Листки		
водна форма	870 ± 74	0
суходольна форма	398 ± 45	0
Суцвіття		
водна форма	1428 ± 132	0
суходольна форма	783 ± 69	0
	29 липня	
Листки		
водна форма	689 ± 58	213 ± 25
суходольна форма	326 ± 41	274 ± 32
Суцвіття		
водна форма	1379 ± 117	147 ± 81
суходольна форма	848 ± 78	150 ± 92
	25 серпня	
Насіння		
водна форма	1336 ± 111	211 ± 25
суходольна форма	949 ± 89	218 ± 23

дольними, тоді як вміст зеатинглюкозиду в них був майже однаковим. Раніше було встановлено, що під час ґрунтової посухи зниження активності цитокінінів передувало такому швидкості ростових процесів огірків [5].

Рівень цитокінінів у тканинах і органах зменшується також внаслідок впливу високотемпературного стресу, який, як правило, супроводжується значними втратами вологи [17]. Цитокініни гальмують старіння, підвищують швидкість росту пагонів, індукують відкривання продихів, тобто їх ефекти є протилежними впливу водного дефіциту. Тому зниження рівня ендогенних цитокінінів може сприяти подоланню негативного впливу посухи. Те, що цитокініни беруть участь у формуванні адаптаційних пристосувань за водного дефіциту, засвідчує той факт, що обробка екзогенними цитокінінами пом'якшувала негативні наслідки посухи, сприяла швидшому відновленню рослин після стресу [20].

Рівень вільної АБК у листках *S. latifolium* підвищувався протягом вегетації несуттєво, а кон'югованої — в 1,5 раза. Суцвіття характеризувалися вищим вмістом вільної і зв'язаної АБК, ніж листки. У насінні вміст вільної АБК був значно меншим, ніж у листках і суцвіттях, а кон'югованої — значно більшим (табл. 2). Суходольні рослини *S. latifolium* відзначалися підвищеним вмістом обох форм АБК, і ця різниця зберігалася протягом усього вегетаційного сезону. Загальновідомо, що у відповідь на водний стрес у рослинних тканинах підвищується вміст АБК [9, 16]. У багатьох працях було показано участь АБК у регулюванні транспіраційного потоку шляхом впливу на рухи продихових клітин. Відомо також, що АБК виконує роль медіатора в експресії деяких стресових генів під час осмотичного шоку [21]. В листках огірка за поступового настання посухи гальмування ростових процесів не було пов'язане зі збільшенням концентрації АБК, яке спостерігалось пізніше, під час адаптації [5]. Підвищений вміст АБК визначав більшу здатність рослин адаптуватися до водного стресу [15] і значну їх стійкість до теплового [13]. Тому можна припустити, що і в суходольних рослин *S. latifolium* підвищений вміст АБК є пристосувальною реакцією на посушливі умови.

Кількісні показники вмісту ІОК у *S. latifolium* були досить високими (табл. 2). Рівень ІОК у листках дещо знижувався з розвитком рослин. У насінні вміст ІОК був у 3—7 разів меншим, ніж у листках і суцвіттях. Рівень кон'югованої ІОК перевищував рівень вільної у вегетативній частині рослин у середньому в 1,5 раза, в насінні — в 2,5 раза. Особини, що росли у воді, містили більше вільної ІОК, ніж суходольні. Це можна пояснити кореляцією між вмістом гормонів індольної природи і інтенсивністю ростових процесів [14], оскільки водні рослини мали більші висоту стебла, розміри листків і коренів, що засвідчує вищі темпи їх росту. Під час дослідження впливу короткочасного теплового шоку на проростки пшениці було встановлено, що першими відбуваються зміни в пулі ауксинів [3]. Це приводило до накопичення ІОК у рослинах після стресу, потім її рівень швидко знижувався, що впливало на інтенсивність ростових процесів.

**Таблиця 2. Вміст абсцизової та індолілоцтової кислот (нг/г сухої речовини) в органах рослин *S. latifolium***

Рослинний матеріал	АБК		ІОК	
	вільна	кон'югована	вільна	кон'югована
7 червня				
Листки				
водна форма	786 ± 81	807 ± 73	1884 ± 123	2265 ± 182
суходольна форма	899 ± 95	950 ± 75	1652 ± 145	2577 ± 191
16 липня				
Листки				
водна форма	795 ± 85	982 ± 83	1683 ± 102	1978 ± 153
суходольна форма	1135 ± 102	1253 ± 94	1201 ± 101	1932 ± 168
Суцвіття				
водна форма	1047 ± 95	1026 ± 103	3382 ± 253	4474 ± 245
суходольна форма	1240 ± 104	1331 ± 98	1971 ± 185	2761 ± 184
29 липня				
Листки				
водна форма	875 ± 73	1272 ± 95	1593 ± 115	2085 ± 173
суходольна форма	1063 ± 97	1674 ± 109	1135 ± 104	1697 ± 124
Суцвіття				
водна форма	1246 ± 99	1395 ± 125	2832 ± 201	3136 ± 287
суходольна форма	1436 ± 113	1970 ± 164	1416 ± 125	1972 ± 161
25 серпня				
Насіння				
водна форма	445 ± 55	1564 ± 113	479 ± 52	1170 ± 101
суходольна форма	605 ± 59	1887 ± 141	353 ± 42	808 ± 75

У наших експериментах мав місце тривалий вплив помірного водного дефіциту, тому коливання вмісту ІОК були менш помітними. Кількість кон'югованої ІОК у вегетативних органах водної і суходольної форм виявилася майже однаковою. У репродуктивних органах рівень обох форм ІОК переважав у водних рослин. Раніше було показано зменшення вмісту вільної ІОК за водного дефіциту в листках квасолі [16] та огірка [5]. Встановлено, що видимому гальмуванню росту мезофітів в умовах ґрунтової посухи передують зниження вмісту ІОК і короткочасна втрата тургору [14]. Поновлення тургору супроводжувалося зниженням вмісту АБК і збільшенням рівня ІОК та цитокінінів, тобто відбувався послідовний функціональний взаємозв'язаний перерозподіл вмісту фітогормонів. Проте вважають [9], що рівень ІОК, як і усіх гормонів, за нестачі води змінюється залежно від тривалості стресу, стадії розвитку рослини тощо.

Отримані результати довели, що дві різні екологічні форми *S. latifolium* різняться за вмістом вільних і зв'язаних ендогенних фітогормонів, причому ці відмінності зберігаються у вегетативних і репродуктивних органах на різних етапах онтогенезу. Для суходольних рослин характерний вищий вміст АБК і

нижчий — цитокинінів і ІОК порівняно з водними. Слід зазначити, що подібна тенденція до розподілу фітогормонів спостерігалася у рослин різних екотипів *A. plantago-aquatica* на фоні змін структурно-функціональної організації, які можна вважати адаптивними пристосуваннями [2, 8].

Здатність рослин підтримувати певний гормональний баланс має важливе значення у формуванні типів екологічних «стратегій» [1]. Як відомо, вирішальну роль у регуляції фізіологічних процесів відіграють не стільки концентрації окремих гормонів, скільки їх співвідношення. Баланс гормонів підтримується завдяки здатності кожного з них впливати на вміст іншого і змінювати його синтез, транспорт або метаболізм [10]. Зміна у протилежному напрямі концентрації гормонів протилежної дії може посилювати один і той самий ефект (наприклад, закривання продохів за теплового стресу) [17].

У суходольних рослин *S. latifolium* спостерігалися саме такі зміни балансу гормонів, які, очевидно, також можна вважати пристосувальними механізмами до умов помірного водного дефіциту. Факт, що зміни балансу гормонів можуть мати пристосувальне значення, засвідчує і те, що обробка рослин препаратами цитокинінової природи, яка підвищує посухостійкість, зумовлює збільшення вмісту ендогенної АБК [4].

Відомо, що особливості гормонального балансу рослин є генетично детермінованими. Ймовірно, що здатність витримувати дію несприятливих факторів і пристосовуватися до них також визначена на генетичному рівні. Так, гібриди кукурудзи з різною стійкістю до гіпертермії різнилися як балансом ендогенних фітогормонів у нормальних умовах, так і метаболізмом цих речовин після стресу [13].

Отже, на підставі наших дослідів можна дійти висновку, що рослини з високим потенціалом фенотипічної пластичності залежно від умов існування в межах одного генотипу здатні формувати різні фенотипи і тривалий час підтримують баланс фітогормонів відповідно до умов навколишнього середовища, який, ймовірно, може бути регуляторною основою диференційованої експресії геному у рослин різних екотипів.

Автори висловлюють щире подяку чл.-кор. НАН України Є.Л. Кордюм за надану можливість використання рослинного матеріалу *Sium latifolium* L.

1. Борзенкова Р.А., Яшков М.Ю., Пьянков В.И. Содержание абсцизовой кислоты и цитокининов у дикорастущих видов с разными типами экологических «стратегий» // Физиол. раст. — 2001. — 48, № 2. — С. 229—237.
2. Веденичева Н.П., Генералова В.Н., Мусатенко Л.И., Сьтеник К.М. Гормональный комплекс частухи подорожниковой, адаптированной к разным условиям водного режима // Доп. НАН України. — 1995. — № 12. — С. 100—102.
3. Веселов А.П., Олюнина Л.Н., Орлова А.Г., Лобов В.П. Динамика формирования гормонального ответа при действии теплового шока на проростки // Регуляторы роста и развития растений в биотехнологиях. — М.: Изд-во МСХА, 2001. — С. 17.
4. Григорюк І.П., Нижник Т.П., Курчій Б.О. Регуляція вмісту абсцизової кислоти в листках картоплі та помідорів полістимуліном К, полістимуліном А-6 і емістимом в посушливих умовах // Физиол. і біохим. культ. раст. — 2001. — 33, № 3. — С. 241—244.

5. Жолкевич В.Н., Пустовойтова Т.Н. Рост листьев *Cucumis sativus* L. и содержание в них фитогормонов при почвенной засухе // Физиол. раст. — 1993. — 40, № 4. — С. 676—680.
6. Козеко Л.Е., Кордюм Е.Л., Глазко В.И. Использование молекулярно-генетических маркеров для сравнительной характеристики суходольного и воздушно-водного экотипов *Sium latifolium* L. // Доп. НАН України. — 2003. — № 11. — С. 188—191.
7. Кордюм Е.Л. Фенотипічна пластичність у рослин: загальна характеристика, адаптивне значення, можливі механізми, відкриті питання // Укр. ботан. журн. — 2001. — 58, № 2. — С. 141—151.
8. Кордюм Е.Л., Ситник К.М., Бараненко В.В. та ін. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. — Киев: Наук. думка, 2003. — 226 с.
9. Косаківська І.В. Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. — К.: Сталь, 2003. — 192 с.
10. Кудоярова Г.Р., Веселов С.Ю., Усманов И.Ю. Гормональная регуляция соотношения биомассы побегов/корень при стрессе // Журн. общ. биологии. — 1999. — 60, № 6. — С. 633—641.
11. Овруцька І.І. Дія природного водного дефіциту на структуру поверхні епідермісу листкових пластинок *Sium latifolium* L. // Укр. ботан. журн. — 2003. — 60, № 4. — С. 463—467.
12. Методические рекомендации по определению фитогормонов / Генералова В.Н., Бабинец А.Т., Негрецкий В.А. и др. — Киев, 1988. — 78 с. (Препр. Ин-та ботаники АН УССР).
13. Мусатенко Л.И., Веденичева Н.П., Васюк В.А. и др. Комплекс фитогормонов в проростках различных по устойчивости к повышенным температурам гибридов кукурузы // Физиол. раст. — 2003. — 50, № 4. — С. 499—504.
14. Пустовойтова Т.Н., Жолкевич В.Н. О связи торможения роста и адаптации мезофитов к засухе с содержанием фитогормонов // I съезд физиологов растений Узбекистана (Ташкент, 16—18 дек. 1991 г.): Тез. докл. — Ташкент, 1991. — С. 164.
15. Пустовойтова Т.Н., Еремін Г.В., Рассветаева Э.Г. и др. Засухоустойчивость, репаративная способность и содержание фитогормонов в листьях полиплоидных растений слезы // Физиол. раст. — 1996. — 43, № 2. — С. 267—271.
16. Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Мартин Г.Г. та ін. Вплив водного дефіциту на ріст і фітогормональний комплекс первинного листка *Phaseolus vulgaris* L. у фазу поділу клітин // Укр. ботан. журн. — 2003. — 60, № 4. — С. 366—373.
17. Фархутдинов Р.Г., Теплова И.Р., Митриченко А.Н. и др. Влияние высокой температуры воздуха на содержание абсцизовой кислоты и цитокининов и водный обмен проростков пшеницы // Изв. РАН. Сер. биол. — 2003. — № 2. — С. 195—200.
18. Faure J.-D., Howell S.H. Cytokinin perception and signal transduction // Biochemistry and Molecular Biology of Plant Hormones. — Amsterdam: Elsevier, 1999. — P. 461—474.
19. Leung J., Giraudat J. Abscisic acid signal transduction // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. — 1998. — 49. — P. 199—222.
20. Rulcova J., Pospisilova J. Effect of benzylaminopurine on rehydration of bean plants after water stress // Biologia Plantarum. — 2001. — 44, N 1. — P. 75—81.
21. Xiong L., Ishitani M., Zhu J.-K. Interaction of osmotic stress, temperature and abscisic acid in the regulation of gene expression in Arabidopsis // Plant Physiology. — 1999. — 119, № 1. — P. 205—212.

Рекомендує до друку  
К. М. Ситник

Надійшла 11.05.2004

Н.П. Веденичева, В.А. Васюк, В.Н. Генералова, Л.И. Мусатенко  
Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

ГОРМОНАЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС *SIUM LATIFOLIUM* L.  
В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Изучено содержание эндогенных фитогормонов в вегетативных и репродуктивных органах двух экологических форм *Sium latifolium* L. — суходольной и водной. Показано, что суходольные растения характеризуются более высоким содержанием АБК и более низким уровнем цитокининов и ИУК по сравнению с водными. Отличия в содержании свободных и связанных форм фитогормонов сохраняются у растений двух экотипов в течение онтогенеза.

N.P. Vedenicheva, V.A. Vasjuk, V.N. Generalova, L.I. Musatenko

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

HORMONAL COMPLEX OF *SIUM LATIFOLIUM* L.  
IN DIFFERENT ECOLOGICAL CONDITIONS OF GROWTH

The content of endogenous phytohormones in vegetative and reproductive organs of *Sium latifolium* L. plants, growing in different ecological conditions (in water and on land) was studied during vegetation. It was shown that ABA content was essential higher and cytokinin and IAA level was lower in land plants comparing with water ones. Differences in free and bound phytohormones content were constant during ontogenesis.