



<http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.02.164>

В.А. ВАСЮК, Н.П. ВЕДЕНИЧОВА, І.В. КОСАКІВСЬКА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України

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

phytohormonology@ukr.net

ЦИТОКІНІНИ ТА ГІБЕРЕЛІНОПОДІБНІ РЕЧОВИНИ В ОНТОГЕНЕЗІ *EQUISETUM ARVENSE*

Васюк В.А., Веденичова Н.П., Косаківська І.В. Цитокініни та гібереліноподібні речовини в онтогенезі Equisetum arvense. – Укр. ботан. журн. – 2015. – 72(2): 164–171.

Уперше вивчено розподіл цитокінінів і гібереліноподібних речовин у генеративних і вегетативних пагонах хвоща польового *Equisetum arvense* L. на різних етапах онтогенезу. Показано, що гормональна система цієї рослини має багато спільних рис із вищими судинними рослинами. Зокрема, характер динаміки активних форм гормонів у процесі онтогенезу, наявність локальних місць біосинтезу, якісний склад цитокінінів. Виявлено специфічні особливості, серед яких підвищений вміст кон'югованої форми зеатину на ранніх стадіях розвитку та різний тип розподілу цитокінінів уздовж вертикальної осі вегетативних і генеративних пагонів, значний рівень гіберелінів у стробілах під час формування спор. Підтримання в ході онтогенезу в органах хвоща необхідного балансу цитокінінів і гіберелінів розглядається як один із факторів, що забезпечують регуляцію метаболічних процесів і фізіологічних функцій цієї рослини.

Ключові слова: *Equisetum arvense*, цитокініни, гібереліни, онтогенез

Вступ

Фітогормонам належить ключова роль у регуляції процесів росту і розвитку рослин. Сучасна молекулярна фізіологія підкреслює, що вирішальними факторами, які визначають характер дії фітогормонів, є співвідношення між окремими класами цих речовин, їхня концентрація та локалізація в органах і тканинах рослин (Davies, 2004; Blüum et al., 2012). Між компонентами гормональної системи існують тісні взаємозв'язки, тому зміни, що відбуваються в метаболізмі одного гормону, спричинюють зміни і в інших (Munné-Bosch, Müller, 2013). Система координації та перехресування сигнальних і метаболічних шляхів забезпечує підтримання гормонального гомеостазу і стабільність регуляторики (El-Showk et al., 2013).

Отримані останніми роками відомості засвідчили неодноразову появу окремих класів фітогормонів (Ross, Reid, 2010). Цитокініни знайдені у бактерій, нижчих і вищих рослин, грибів, нематод, комах, людини (Stirk, Van Staden, 2010). Проте компоненти сигнальної системи цитокінінів набути

рослинами поступово, а весь їх набір з'явився лише в зелених водоростей (Frebort, 2011; Spichal, 2012). Гібереліни, які, вірогідно, з'явилися дещо пізніше, ніж цитокініни, знайдені в мохів, одноклітинних водоростей, грибів, папоротей, вищих рослин. Певний час вважалося, що гормональних функцій вони набули лише в насінневих рослин (MacMillan, 2001). Однак нещодавно з'явилося свідчення на користь сигнальної ролі гіберелінів і в деяких нижчих рослин (Vandenbussche et al., 2007).

Відсутність фактичного матеріалу унеможливує остаточні висновки щодо становлення фітогормональних механізмів регуляції у процесі еволюції рослинного світу. Для повнішого розуміння ролі фітогормонів необхідним кроком є дослідження рослин різного систематичного положення, вивчення динаміки окремих груп фітогормонів упродовж життєвого циклу, визначення їх локалізації в органах, зіставлення отриманих даних зі швидкістю і напрямом ростових процесів.

Найменш вивченими з цього погляду є судинні спорові рослини, зокрема хвощі, одні з найстародавніших рослин, які з'явилися понад 300 млн років тому в девоні палеозойської ери і досягли розквіту в кам'яновугільний період. У палеозої хвощеподіб-

ні відрізнялися винятковою розмаїтістю, серед них траплялися трави, кущі, ліани й дерева, які досягли 20 м заввишки. Разом із гігантськими плауноподібними вони утворювали кам'яновугільні ліси. До початку мезозойської ери майже всі хвощоподібні вимерли. У наш час відділ хвощоподібних (*Equisetophyta*) представлений одним родом хвощ (*Equisetum* L.), який налічує 25 видів (Reivn et al., 1990). Роль фітогормонів у регуляції ростових процесів цих рослин не досліджувалася. Тому метою нашої роботи було вивчення динаміки вмісту ендогенних цитокінінів і гібереліноподібних речовин (ГПР) у вегетативних і генеративних пагонах *Equisetum arvense* L. на різних етапах онтогенезу для з'ясування участі цих класів фітогормонів у регуляції росту і розвитку даного виду.

Об'єкти та методи дослідження

Об'єктом вивчення були фертильні (весняні) та вегетативні (літні) пагони хвоща польового (*E. arvense* L.), які збирали впродовж трьох вегетаційних сезонів у Київській області. Рослини зростали на лісових галявинах на суглинкових ґрунтах і добре освітлених ділянках. Температурний режим і вологість у періоди збору матеріалу відповідали середньостатистичним для кліматичної зони Лісостепу.

У процесі розвитку генеративних пагонів виділяли дві стадії. На першій стадії (початок розвитку) спорофіт характеризувався невеликим розміром (7–9 см), у закритих стробілах відбувалося формування і дозрівання спор. Довжина міжвузлів становила в середньому 12–15 мм. На другій стадії (зрілий спорофіт) спорофітні пагони досягали 12–14 см, міжвузля видовжувалися до 35–40 мм, у напіввідкритих стробілах залишалася невелика кількість спор. До 80 % дозрілих спор висипалися назовні. Для аналізів відбирали кореневище, 1–6 нижніх і 7–13 верхніх міжвузлів з листовими піхвами та стробіли.

У вегетативних пагонів відбирали кореневища, 1–6 нижніх та 7–13 верхніх міжвузлів з гілками, розмір рослин становив 18, 21, 24, 33 та 40 см.

Рослинний матеріал гомогенізували, фітогормони екстрагували у 80 %-му етиловому спирті. Водний залишок після випарювання спирту фракціонували з бутанолом (рН 8.0) для виділення цитокінінів, а також з етилацетатом та бутанолом (рН 2,8) для виокремлення вільних і зв'язаних форм ГПР відповідно.

Для визначення цитокінінів екстракт додатково очищували за допомогою іонообмінної хроматографії на колонці зі смолою Dowex 50Wx8 (H⁺-форма, елюція аміаком) і тонкошарової хроматографії на пластинах Silufol UV-254 (Kavalier, Чехія) у системі розчинників ізопропанол: аміак: вода (10:1:1). Маркерами слугували стандартні розчини зеатину, зеатинрибозиду, ізопентеніладеніну, ізопентеніладенозину та зеатин-О-глюкозиду (Sigma, США). Остаточний якісний і кількісний аналіз здійснювали методом високоефективної рідинної хроматографії на рідинному хроматографі Agilent 1200 LC із діодно-матричним детектором G 1315 B (США), колонка Eclipse XDB-C 18 2,1 x 150 мм, розмір частинок 5 μm. Елюція проводилася у системі розчинників метанол: вода (37 : 63). Аналізували та обробляли хроматограми з використанням програмного забезпечення Chem Station, версія B.03.01 у режимі on line.

Для визначення ГПР проводили тонкошарову хроматографію у системі розчинників (ізопропанол: аміак: вода, 10:1:1). Як маркер використовували стандартний розчин гіберелової кислоти. Активність ГПР визначали методом біотесту, який ґрунтується на стимуляції гіберелінами росту гіпокотилів салату (Angistikova, 1972). Вміст ГПР встановлювали за допомогою калібрувальної кривої, побудованої за різними кількостями ГК₃, і виражали в еквівалентах до ГК₃.

Досліди проводили у дворазовому біологічному і триразовому аналітичному повторах. Результати статистично оброблені (P ≤ 0.05) з використанням програми Microsoft Excel 2003.

Результати досліджень та їх обговорення

Рослини хвоща мають дрібні лускоподібні листки, прості за будовою, зібрані у вузлах мутовками. Гілки відходять від вузла латерально. Міжвузля з жорсткими гребенями, що обумовлено відкладенням кремнезему в епідермальних клітинах. Корені відходять від вузлів кореневищ. Навесні першими з'являються спороносні пагони. Вони буровато-рожеві, не гіллясті, звичайно товстіші, ніж вегетативні пагони, які швидко зеленіють, і після спороношення здебільшого відмирають (рис. 1, А). Хвощі належать до рівноспорових рослин. Із спори розвивається гаметофіт, в якому після запліднення яйцеклітини формується спорофіт. Останній певний час живиться за рахунок гаметофіту, згодом відділяється і стає незалежним організмом, фор-



Рис. 1. А – спороносні (генеративні) та Б – безплідні (вегетативні) пагони *Equisetum arvense*
 Fig. 1. А – fertile (generative) stems and Б – sterile (vegetative) stems of *Equisetum arvense*

муючи навесні фертильні пагони, які мають спорангії, зібрані на верхівці у стробіл. Вони не містять хлорофілу, відрізняються від вегетативних пагонів відсутністю гілок. З дозріванням спор спорангії розкриваються, спори розсіюються, потрапляючи у ґрунт, формують гаметофіти. Після відмирання весняного пагона з кореневища виростають літні вегетативні пагони із зеленими гілками (рис. 1, Б).

У результаті проведених досліджень встановлено, що під час активного формування спор у закритих стробілах генеративних пагонів *E. arvense* накопичувалися значні кількості цитокінінових сполук – зеатину та зеатин-О-глюкозиду. Зафіксована також найвища активність вільних форм ГПР. Високі концентрації зеатину і зеатинрибозиду виявлені в кореневищі та стеблі. Кількості ізопентенільних форм цитокінінів були незначними в усіх досліджених частинах пагона на цій стадії розвитку. У верхніх міжвузлях пагонів концентрація ГПР значно вища, ніж у нижніх. Кореневища мали найнижчу активність ГПР (табл. 1, I стадія).

Після досягнення спорофітами стадії зрілості зафіксували зміну у балансі ендогенних цитокінінів і гіберелінів. У стробілах істотно зменшувалася кількість зеатину, зеатин-О-глюкозиду та ГПР, натомість удесятеро збільшувався вміст зеатинрибозиду. Як і на початку розвитку, в зрілого спорофіту найбільша сумарна концентрація цитокінінів визначена в кореневищі. Зменшення активності ГПР спостерігалось в міжвузлях з листками (табл. 1, II стадія).

У молодих літніх вегетативних пагонах *E. arvense* (розмір рослин 18–24 см) переважали зеатин-подібні цитокініни, рівень ізопентенільних форм був невисоким (рис. 2, I–III). Значний сумарний рівень цитокінінів притаманний кореневищам. У надземній частині молодих рослин накопичувалася кон'югована форма цитокінінів – зеатин-О-глюкозиду. У верхніх міжвузлях із гілками виявлено велику кількість ГПР, причому зв'язаних форм було більше, ніж вільних (у рослин заввишки 18 см – майже вдвічі, 24 см – утричі). У нижніх міжвуз-

Таблиця 1. Вміст цитокінінів (нг/г маси сирової речовини) та ГПР (нг/г маси сирової речовини в еквівалентах до ГК₃) у спорофітах *Equisetum arvense* L.

Рослинний матеріал	Z*	ZR*	iPa*	iP*	ZG*	ЕФ*	БФ*
I стадія (початок розвитку)							
Стробіл	83,5±4,0	11,8±0,4	1,7±0,09	10,2±0,5	124,9±5,1	1231±29	854±9
7–13 верхні міжвузля з листовими піхвами	14,5±0,6	72,1±3,7	0	4,1±0,2	66,4±3,3	1231±29	854±9
1–6 нижні міжвузля з листовими піхвами	57,5±2,5	73,9±3,2	0	7,1±0,3	47,8±2,2	234±19	109±2
Кореневище	63,4±2,9	86,2±3,9	2,2±0,1	11,9±0,4	23,5±1,6	110±9	75±3
II стадія (зрілий спорофіт)							
Стробіл	12,6±0,5	131,9±5,9	0	7,22±0,3	13,8±0,7	690±23	786±8
7–13 верхні міжвузля з листовими піхвами	14,8±0,7	35,5±1,6	2,9±0,2	4,0±0,2	17,3±0,8	108±4,1	90±9
1–6 нижні міжвузля з листовими піхвами	15,7±0,7	14,6±0,7	36,5±1,7	7,8±0,3	40,6±2,0	70±2,5	179±8
Кореневище	82,6±4,0	16,1±0,7	19,7±0,9	17,9±0,8	37,3±1,8	25±3	34±2

*У м о в н і п о з н а ч е н н я: Z – зеатин, ZR – зеатинрибозид, iPa – ізопентеніладенозин, iP – ізопентеніладенін, ZG – зеатин-О-глюкозид, ЕФ – етилацетатна фракція (вільні ГПР), БФ – бутанольна фракція (зв'язані ГПР).

лях із гілками вміст ГПР був значно нижчим, проте тенденція до розподілення вільних і зв'язаних форм зберігалася такою ж, як і у верхній частині рослин. Гілки містили вільних ГПР майже втричі, а зв'язаних – у чотири рази більше, ніж міжвузля. Активність ГПР у кореневищах вегетативних пагонів була меншою порівняно з надземною частиною рослин, а кількість вільних форм дещо переважала над зв'язаними (табл. 2).

У вегетативних пагонах, які досягли 33 см, вміст цитокінінів був суттєво нижчим (у десятки разів), аніж на початку розвитку (рис. 2, IV). У зрілих пагонах (40 см) рівень цитокінінів незначний, виняток становили кореневища, де накопичувались ізопентенільні форми (рис. 2, V). Кількість ГПР у усіх органах на завершальних стадіях росту (33 і 40 см) також знижувалася, при цьому в нижніх міжвузлях і гілках, де в цей час формуються гілки другого порядку, вона була вищою порівняно з верхньою частиною рослини (табл. 2). На відміну від попередніх стадій розвитку, встановлено переважання вільних форм ГПР над зв'язаними.

Таким чином, уперше досліджено динаміку ендогенних цитокінінів і гіберелінів у генеративних і вегетативних пагонах *E. arvense*. Слід зазначити, що в літературі наведені відомості лише про ідентифікацію ізопентенільних форм цитокінінів у хвоща (Yamane et al., 1983), наявність ГПР (Kato et al., 1962) і вплив бензиладеніну на ріст гаметофіту *in vitro* (Kuriyama et al., 1992, 1993, 1999). Ми

Таблиця 2. Вміст ГПР (нг/г маси сирової речовини в еквівалентах до ГК₃) у вегетативних пагонах *Equisetum arvense* L. на різних етапах розвитку

Розміри рослини	Рослинний матеріал	ЕФ*	БФ*
18 см	верхні міжвузля з гілками	2402±47	4103±36
	нижні міжвузля з гілками	1108±36	1297±29
	кореневище	1909±28	1648±26
21 см	верхні міжвузля з гілками	1731±26	4967±41
	нижні міжвузля	284±11	298±11
24 см	нижні гілки	1010±28	1244±31
	верхні міжвузля з гілками	515±8	347±14
	нижні міжвузля	220±6	341±16
33 см	нижні гілки	396±9	403±23
	кореневище	157±7	181±8
	верхні міжвузля	13±1	12±2
	нижні міжвузля	4±0,3	67 ±18
33 см	верхні гілки	375±11	54 ±8
	нижні гілки	17±1	13 ±2
	листки	447±10	85 ±9
	кореневище	124±2	167±3
	верхні міжвузля	159±7	75±6
40 см	середні міжвузля	35±3	31±4
	нижні міжвузля	23±2	21±3
	верхні гілки	236±8	138±6
	середні гілки	65±3	47±2
	нижні гілки	41±4	36±5

*У м о в н і п о з н а ч е н н я: ЕФ – етилацетатна фракція (вільні ГПР), БФ – бутанольна фракція (зв'язані ГПР).

з'ясували, що якісний склад і кількісний вміст цитокінінів у безплідних і спороносних пагонах хво-

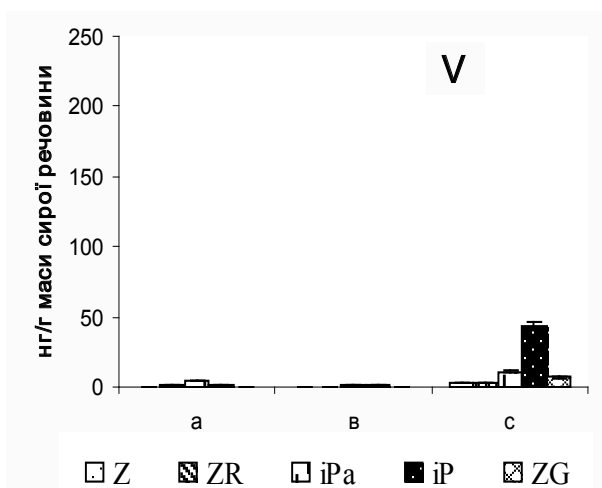
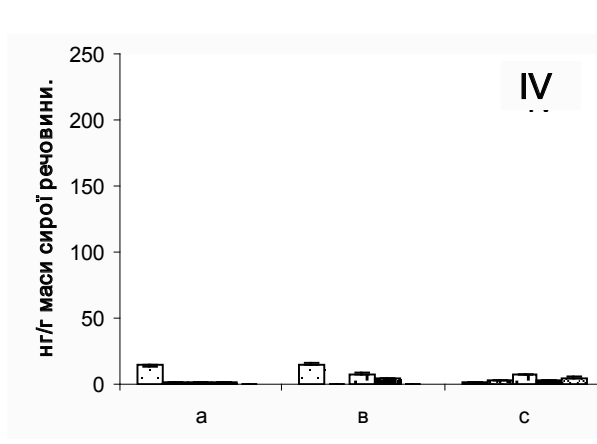
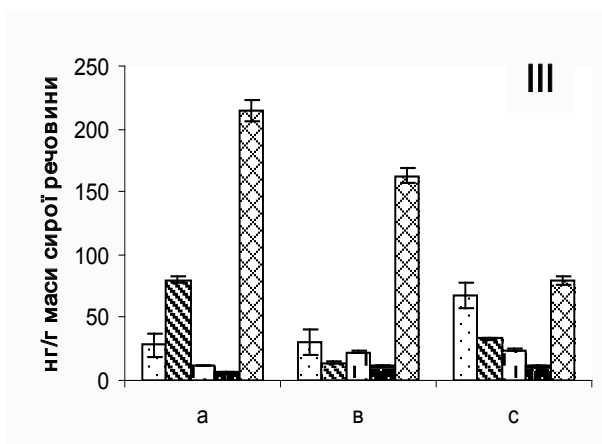
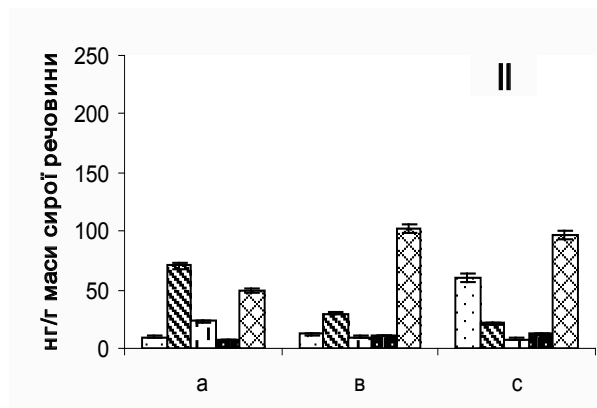
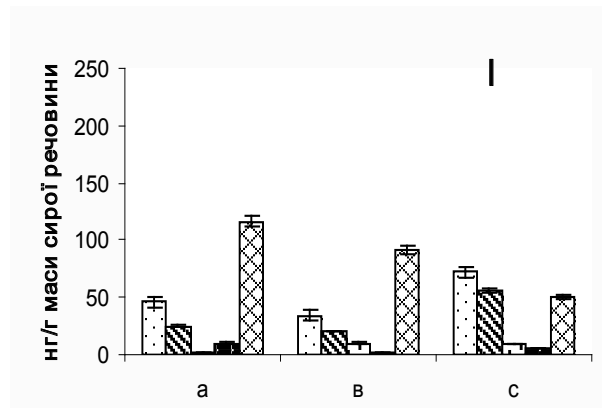


Рис. 2. Вміст цитокінінів (нг/г сирої речовини) у вегетативних органах *Equisetum arvense* на різних етапах розвитку: а – 7–13 верхні міжвузля з гілками; в – 1–6 нижні міжвузля з гілками; с – кореневище; I – висота рослин 18 см, II – 21 см, III – 24 см, IV – 33 см, V – 40 см
 Fig. 2. Cytokinins content (ng/g fresh weight) in vegetative organs of *Equisetum arvense* at different development stages: a – 7–13 upper internodes with branches; b – 1–6 lower internodes with branches, c – rhizome; I – plants height 18 cm, II – 21 cm, III – 24 cm, IV – 33 cm, V – 40 cm

□ Z ▨ ZR □ iPa ■ iP ▩ ZG

ша польового подібний до такого у вегетативних і генеративних органах квіткових рослин. Найвищий сумарний рівень цитокінінів визначено в кореневищі, що також характерно для вищих рослин, і це опосередковано вказує на можливість їхнього біосинтезу саме в цьому органі (Werner, Schmülling, 2009).

Отже, можна припустити, що здатність кореневищ до утворення цитокінінів виникла ще на перших етапах еволюційного розвитку. Високий вміст цитокінінів у кореневищі можна розглядати також як один із ендогенних чинників, що обумовлює інтенсивний ріст підземних органів хвоща. Завдяки кореневищам, які глибоко залягають у

грунті і масою в кілька разів перевищують надземну частину, хвощі потужно протистоять несприятливим зовнішнім чинникам, серед яких посуха, лісові пожежі тощо, й успішно конкурують з іншими рослинами.

За аналізом розподілу цитокінінів упродовж вертикальної осі *E. arvense* простежуються концентраційні градієнти окремих цитокінінів у спорофіта, тоді як для вегетативних пагонів характерна наявність локальних зон синтезу. Вважається, що саме завдяки концентраційному градієнту цитокінінів у рослин відбувається інформаційне сполучення між їхніми підземною і надземною частинами, а формування локальних ділянок біосинтезу підвищує надійність функціонування системи цитокінінової регуляції (Romanov, 2009).

Отримані нами результати дають змогу припустити, що у хвоща польового ендокринна (далекодистанційна) дія цитокінінів поєднується з паракринною (локальною) лише у вегетативних пагонах, тоді як у спорофітах функціонує тільки один, менш надійний, ендокринний тип регуляції. Вірогідно, що в процесі еволюційного розвитку рослин відбулася поступова заміна ендокринного типу регуляції дії цитокінінів на досконаліший — паракринний.

Специфічною ознакою метаболізму цитокінінів у *E. arvense* є наявність доволі значних рівнів зеатин-О-глюкозиду в молодих спорофітах, що активно ростуть, і вегетативних пагонах. Це відрізняє хвощ від вищих судинних рослин, в яких кон'югати цитокінінів накопичуються зазвичай у тканинах, що старіють, і дозрілому насінні (Sakakibara, 2006). Очевидно, накопичення зеатин-О-глюкозиду в молодих тканинах хвоща є проявом підвищеної експресії генів родини *ZOG*, які кодують фермент О-глюкозилтрансферазу, що каталізує утворення О-глюкозидів цитокінінів (Martin et al., 1999). Враховуючи недавнє повідомлення про те, що надекспресія гена *ZOG* спричинює гальмування росту і зменшення розмірів кукурудзи (Rodó et al., 2008), можна припустити, що суттєве зменшення розмірів сучасних хвощів, порівняно з їхніми предками з кам'яновугільного періоду, пов'язане з мутаціями, які зумовили домінування гена *ZOG* і, як наслідок, — кон'югацію цитокінінів у формі О-глюкозидів і переважання зв'язаних форм над активними.

Найбільша активність ГПР притаманна генеративним і вегетативним пагонам, які швидко ростуть, на ранніх стадіях розвитку. З уповільнен-

ням ростових процесів спостерігалось зменшення вмісту ГПР. Відомо, що у вищих рослин гібереліни є одним з основних стимуляторів росту (Schwechheimer, 2011). Високі рівні цих гормонів, як правило, корелюють із ростовими параметрами стебла (Davière, Achard, 2013). Виявлена в наших дослідженнях динаміка вмісту ГПР у *E. arvense* також корелювала з інтенсивністю росту, що вказує на аналогічний характер дії гормону в різних за систематичним положенням видів рослин. Висока активність ГПР відзначена в стробілі в період формування спор. Відомо, що в судинних рослин утворення флоральних меристем і розвиток органів розмноження контролюється флоральним фактором, основним компонентом якого є гібереліни (Mutasa-Göttgens, Hedden, 2009). Ці гормони також беруть участь у регуляції розвитку насіння, їхній вміст значно зростає під час ембріогенезу (White et al., 2000). Отримані нами результати опосередковано вказують на можливість регуляції гіберелінами процесів розвитку стробілу та спор *E. arvense*.

Порівнюючи динаміку накопичення цитокінінів і гіберелінів, зазначимо, що зміни, зафіксовані у вмісті цих гормонів, є односпрямованими.

Відомо, що в квіткових рослин взаємодія цитокінінів і гіберелінів має антагоністичний характер (Weiss, Ori, 2007; El-Showk et al., 2013), у спорових судинних рослин це питання не досліджувалося. Високі концентрації вільних форм виявлені в генеративних і вегетативних органах *E. arvense* у період активного формування та росту, тоді як зрілі тканини, що припинили ріст, містять значно менші кількості цитокінінів і гіберелінів. Тобто в органах хвоща підтримується певний баланс цих гормонів, який зберігається протягом онтогенезу. Можна припустити, що саме завдяки цьому відбувається регуляція фізіологічних функцій рослини.

Цитокініни та гібереліни у вищих рослин належать до поліфункціональних фітогормонів. Цитокініни беруть участь у регуляції транспорту метаболітів, розподілі клітин і диференціюванні хлоропластів, індукують морфогенез стебла, гальмують процеси старіння, з їхньою допомогою коренева система регулює функціональну активність надземних органів (Romanov, 2009). Гібереліни регулюють процеси проростання насіння, координують поділ клітин і їхній розтяг, детермінують стать, індукують цвітіння квіткових рослин тощо (Davière, Achard, 2013). На підставі наших досліджень можливо гіпотетично екстраполювати деякі

з цих функцій на регуляторну систему *E. arvense*. Зокрема, на ранніх стадіях розвитку інтенсивний ріст пагонів може зумовлюватися наявністю високих концентрацій цитокінінів і гіберелінів, які контролюють поділ клітин і меристематичний ріст та видовження клітин відповідно. Значний рівень цих гормонів у стробілах під час активного формування спор опосередковано вказує на їхню регуляторну роль у репродуктивному процесі, оскільки відомо, що цитокініни виконують функції атрагувального фактора для поживних речовин під час дозрівання насіння (Peleg et al., 2011), а гібереліни беруть участь у формуванні генеративних органів (Mutasa-Göttgens, Hedden, 2009). Для уточнення сигнальної ролі цитокінінів і гіберелінів у рості і розвитку судинних спорових рослин необхідні подальші дослідження.

Висновки

Дослідження цитокінінів і гіберелінів у різних за функціональним призначенням пагонах хвоща польового показало, що гормональна система цієї стародавньої рослини має багато рис, спільних із вищими судинними рослинами. Серед них – характер динаміки активних форм обох гормонів упродовж онтогенезу, наявність локальних місць їхнього синтезу, якісний склад цитокінінів. Разом з тим існують специфічні ознаки, до яких належать: підвищений вміст кон'югованої форми зеатину на ранніх стадіях розвитку та різний тип розподілу цитокінінів упродовж вертикальної осі у вегетативних та генеративних пагонах, а також підвищена концентрація гіберелінів у стробілах під час формування спор. Збереження впродовж онтогенезу в органах хвоща необхідного балансу цитокінінів і гіберелінів розглядається як один із факторів, що забезпечує регуляцію метаболічних процесів і фізіологічних функцій цієї рослини.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Agnistikova V.N.*, 1966. – М.: Наука. – 93 р. [*Агнестикова В.Н.* Методы определения регуляторов роста растений и гербицидов. – М.: Наука, 1966. – 93 с.]
- Blum Ia.B., Krasilenko Iu.A., Emets A.I.*, 2012. – *Fiziol. rast.* – **59**(4). – P. 557–573. [*Блум Я.Б., Красиленко Ю.А., Емец А.И.* Влияние фитогормонов на цитоскелет растительной клетки // *Физиол. раст.* – 2012. – **59**(4). – С. 557–573].
- Davière J.-M., Achard P.* Gibberellin signaling in plants // *Development.* – 2013. – **140**(6). – P. 1147–1151.
- Davies P.J.* Regulatory factors in hormone action: level, location and signal transduction // *Plant Hormones.*

- Biosynthesis, Signal Transduction, Action / Ed. P.J Davies.* – Dordrecht: Kluwer, 2004. – P. 15–35.
- El-Showk S., Raili Ruonala R., Helariutta Y.* Crossing paths: cytokinin signalling and crosstalk // *Development.* – 2013. – **140**(8). – P. 1373–1383.
- Frebort I., Kowalska M., Hluska T., Frebortova J., Galuszka P.* Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation // *J. Exp. Bot.* – 2011. – **62**. – P. 2431–2452.
- Kato J., Purves W.K., Phinney B.O.* Gibberellin-like substances in plants // *Nature.* – 1962. – **196**. – P. 687–688.
- Kuriyama A., Takeuchi M., Kawai F., Kanamori M.* Roles of iorganic nitrogen in gametophytic growth and in initiation and development of sporophytic shoots of *Equisetum arvense* // *Plant and Cell Physiology.* – 1992. – **33**. – P. 647–650.
- Kuriyama A., Kawai F., Kanamori M., Dathe W.* Inhibitory effect of jasmonic acid on gametophytic growth, initiation and development of sporophytic shoots in *Equisetum arvense* // *J. Plant Physiol.* – 1993. – **141**(6). – P. 694–697.
- Kuriyama A., Maeda M.* Direct production of sporophytic plants from spores of *Equisetum arvense* // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture.* – 1999. – **58**(1). – P. 77–79.
- MacMillan J.* Occurrence of gibberellins in vascular plants, fungi and bacteria // *J. Plant Growth Regul.* – 2001. – **20**(4). – P. 387–442.
- Martin R.C., Mok M.C., Mok D.W.S.* Isolation of a cytokinin gene, *ZOG1*, encoding zeatin O-glucosyltransferase from *Phaseolus lunatus* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1999. – **96**(1). – P. 284–289.
- Munné-Bosch S., Müller M.* Hormonal cross-talk in plant development and stress responses // *Front. Plant Sci.* – 2013. – **4**. – P. 529–531.
- Musatenko L.I., Vedenicheva N.P., Vasiuk V.A. et al.*, 2003. – *Fiziol. rast.* – **50**(4). – P. 499–504 [*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].
- Mutasa-Göttgens E., Hedden P.* Gibberellin as a factor in floral regulatory networks // *J. Exp. Bot.* – 2009. – **60**(7). – P. 1979–1989.
- Peleg Z., Reguera M., Tumimbang E., Walia H., Blumwald E.* Cytokinin-mediated source/sink modifications improve drought tolerance and increase grain yield in rice under water-stress // *Plant Biotechnol. J.* – 2011. – **9**(7). – P. 747–758.
- Raven P., Evert R., Aikkhorn S.*, 1990. – М.: Мир. – 347 р. [*Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С.* Современная ботаника. – М.: Мир, 1990. – 347 с.]
- Romanov G.A.*, 2009. – *Fiziol. rast.* – **56**(3). – P. 295–319 [*Романов Г.А.* Как цитокинины действуют на клетку // *Физиол. раст.* – 2009. – **56**(3). – С. 295–319].
- Rodó A.P., Brugière N., Vankova R., et al.* Over-expression of a zeatin O-glucosylation gene in maize leads to growth retardation and tasselseed formation // *J. Exp. Bot.* – 2008. – **59**(10). – P. 2673–2686.
- Ross J.J., Reid J.B.* Evolution of growth-promoting plant hormones // *Functional Plant Biol.* – 2010. – **37**(9). – P. 795–805.

- Sakakibara H. Cytokinins: activity, biosynthesis and translocation // *Ann. Rev. Plant Biol.* – 2006. – 57. – P. 431–449.
- Schwechheimer C. Gibberellin signaling in plants – The extended version // *Front Plant Sci.* – 2011. – 2. – P. 107–118.
- Spičhal L. Cytokinins – recent news and views of evolutionally old molecules // *Functional Plant Biol.* – 2012. – 39(4). – P. 267–284.
- Stirk W.A., Van Staden J. Flow of cytokinins through the environment // *Plant Growth Regul.* – 2010. – 62(2). – P. 101–116.
- Vandenbussche F., Fierro A.C., 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.
- Weiss D., Ori N. Mechanisms of cross talk between gibberellin and other hormones // *Plant Physiol.* – 2007. – 144(3). – P. 1240–1246.
- Werner T., Schmillig T. Cytokinin action in plant development // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2009. – 12(5). – P. 527–538.
- White C.N., Proebsting W.M., Hedden P., Rivin C.J. Gibberellins and seed development in maize. I. Evidence that gibberellin/abscisic acid balance governs germination versus maturation pathways // *Plant Physiol.* – 2000. – 122(4). – P. 1081–1088.
- Yamane H., Watanabe M., Satoh Y., Takahashi N., Iwatsuki K. Identification of cytokinins in two species of Pteridophyte sporophytes // *Plant and Cell Physiol.* – 1983. – 24(6). – P. 1027–1031.

Рекомендує до друку
М.М. Мусієнко

Надійшла 27.01.2015 р.

Васюк В.А., Веденичева Н.П., Косаковская И.В. Цитокинины и гиббереллиноподобные вещества в онтогенезе *Equisetum arvense*. – Укр. ботан. журн. – 2015. – 72(2): 164–171.

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

Впервые изучено распределение цитокининов и гиббереллиноподобных веществ в генеративных и вегетативных побегах хвоща полевого *Equisetum arvense* L. на разных этапах онтогенеза. Показано, что гормональная система этого древнего растения имеет много черт, общих с высшими сосудистыми растениями. В частности, характер динамики активных форм гормонов в процессе онтогенеза, наличие локальных мест биосинтеза, качественный состав цитокининов. Выявлены специфические особенности, среди которых повышенное содержание конъюгированной формы зеатина на ранних стадиях развития и различный тип распределения цитокининов вдоль вертикальной оси вегетативных и генеративных побегов, значительный уровень гиббереллинов в стробилах во время формирования спор. Поддержание в ходе онтогенеза в органах хвоща необходимого баланса цитокининов и гиббереллинов рассматривается как один из факторов, обеспечивающих регуляцию метаболических процессов и физиологических функций этого растения.

Ключевые слова: *Equisetum arvense*, цитокинины, гиббереллины, онтогенез.

Vasjuk V.A., Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. **Cytokinins and gibberellins in ontogenesis of *Equisetum arvense***. – *Ukr. Bot. J.* – 2015. – 72(2): 164–171.

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

The distribution of cytokinins and gibberellins in *Equisetum arvense* L. generative and vegetative sprouts at different stages of ontogenesis has been studied. It was shown that hormonal system of this ancient plant has many common features with the hormonal system of higher vascular plants. Among them, the accumulation character of active hormone forms during ontogenesis, presence of local sites of their biosynthesis, qualitative composition of cytokinins. Some specific characteristics were identified, including high concentrations of conjugated forms of zeatin at early stages of development, different type of cytokinins distribution along the vertical axis of the vegetative and generative shoots, considerable amounts of gibberellins in strobiles during spore formation. Support of the balance between cytokinins and gibberellins during ontogenesis in *E. arvense* organs is regarded to be one of the factors that regulate metabolism and physiological functions of plants.

Key words: *Equisetum arvense*, cytokinins, gibberellins, ontogenesis.