

doi: <https://doi.org/10.15407/dopovidi2018.12.079>

УДК 57.017.2:57.032:582.35:631.547.477

І.В. Косаківська, В.А. Васюк, Л.В. Войтенко

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Київ

E-mail: lesya_voytenko@ukr.net

Ендогенні фітогормони в онтогенезі лептоспорангіатної папороті флори України *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott

Представлено членом-кореспондентом НАН України В.В. Швартау

*Методом високоефективної рідинної хроматографії—мас-спектрометрії (ВЕРХ-МС) ідентифіковано комплекс фітогормонів і визначено характер акумуляції й розподілу гіберелової (ГК₃), індоліл-3-оцтової (ІОК) та абсцизової (АБК) кислот в органах спорофіта папороті *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. упродовж її життєвого циклу. В період інтенсивного росту спорофіта і на початкових стадіях розвитку спор у ваях відмічено переважання вільних форм АБК і ГК₃ та кон'югованої ІОК, а в кореневищі — кон'югованих ІОК, ГК₃ та вільної АБК. На момент повного дозрівання спор характер акумуляції та розподілу фітогормонів змінився — у ваях та кореневищі зафіксовано накопичення вільних ІОК, АБК та кон'югованої ГК₃. На етапі завершення вегетації в кореневищі та ваях домінували кон'юговані ІОК та ГК₃, тоді як вільна АБК була зосереджена у ваях, а кон'югована — у кореневищі. Збільшення вмісту вільної АБК у ваях після перших приморозків свідчить про залучення гормону до активації захисних процесів. Закономірності кількісних і якісних змін вказують на подібність у функціях головних класів фітогормонів папороті *D. filix-mas* та вищих квіткових рослин і спрямованість їхньої фізіологічної дії на регулювання процесів диференціації та морфогенезу.*

Ключові слова: онтогенез, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, індоліл-3-оцтова кислота, абсцизова кислота, гіберелова кислота.

Підтримка гормонального гомеостазу і стабільність регуляторики росту та розвитку рослин забезпечується системою координації й перехрещування гормональних сигнальних і метаболічних шляхів. Спрямованість дії фітогормонів залежить від концентрації та співвідношення їхніх форм, а міжгормональна взаємодія може мати як синергічний, так і антагоністичний характер. До головних класів фітогормонів належать ауксини, гібереліни та абсцизова кислота (АБК). Гібереліни стимулюють лінійний ріст стебла, пагонів і коренів, збільшення поверхні листка і числа міжвузлів, індукують цвітіння, детермінують стать, контролюють процеси проростання насіння. Індоліл-3-оцтова кислота (ІОК) бере участь у регуляції поділу та розтягу клітин під час росту, утворенні судин і бокових коренів, формуванні атрагувального ефекту, створенні апікально-базальної полярності в окремих клітинах, органах і цілій рослині, тропізмах. АБК стимулює процеси старіння й опадання листків, є

© І.В. Косаківська, В.А. Васюк, Л.В. Войтенко, 2018

ISSN 1025-6415. Допов. Нац. акад. наук Укр. 2018. № 12

79

визнаним гормоном стресу, а стресіндукована акумуляція АБК розглядається як складова захисного механізму, спрямованого на уповільнення метаболізму й адаптацію до впливу абіотичних і біотичних стресових чинників. Встановлено, що при регуляції переважної більшості морфогенетичних процесів гібереліни функціонують односпрямовано з ауксинами і виконують роль антагоністів цитокинінів і АБК [1].

Фітогормони виявлені у представників різних таксонів квіткових та спорових рослин, водоростей, грибів та бактерій. Папороті привертають особливу увагу дослідників у зв'язку з вивченням еволюційної історії рослинного царства, залишаючись при цьому найбільш дискусійною групою в систематиці і філогенії. Відомості про особливості гормональних систем папоротей обмежені. Гібереліни проаналізовані у спорофітах і гаметофітах папоротей *Anemia*, *Blechnum*, *Ceratopteris*, *Cibotium*, *Discontia*, *Driopteris*, *Lygodium*, *Psilotum*, *Salvinia* [2], ІОК – в *Anemia*, *Asplenium*, *Ceratopteris*, *Davallia*, *Dryopteris*, *Lygodium*, *Onoclea*, *Platyserium*, *Polystichum*, *Psilotum*, *Salvinia*, АБК, її метаболіти та їх кон'югати виявлені у *Cibotium*, *Dicksonia*, *Marsilea* [3, 4].

Вивчення гормональної системи папоротей, визначення динаміки окремих класів фітогормонів упродовж життєвого циклу, локалізації їх в органах, зіставлення отриманих даних зі швидкістю і напрямом ростових процесів важливе для розуміння адаптаційних пристосувань, які забезпечили існування цих древніх рослин за складних мінливих умов довкілля впродовж тривалого часу. Тому метою нашої роботи було ідентифікувати гібереліни, ІОК та АБК, дослідити характер акумуляції і розподіл активних та кон'югованих форм цих гормонів у онтогенезі спорофіта папороті *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott.

Матеріали і методи. Об'єктом дослідження була лептоспорангіатна папороть *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott., яка зростала на дослідних ділянках Ботанічного саду ім. О.В. Фоміна Київського національного університету ім. Тараса Шевченка. Це достатньо поширений у світі трав'яний полікарпик, гемікриптофіт з літньозеленим феноритмотипом. Рослинний матеріал відбирали впродовж онтогенезу папороті у 2015 р. За гідрометеорологічними даними Центральної геофізичної обсерваторії ім. Бориса Срезневського середня літня температура повітря становила +21,6 °С, що на 2,9 °С перевищувало кліматичну норму. Протягом літа випало 68 мм опадів, що склало 30 % річної норми. Найсухішим місяцем був серпень, коли кількість опадів сягала лише 1,5 мм. Температура повітря у жовтні була на 1,7 °С нижче за норму. Зразки для аналізу відбирали у фази інтенсивного росту (30.04), формування спор (29.05), дозрівання спор (17.06), спороношення (10.07) та завершення вегетації (21.10).

Екстракцію та очищення ІОК, АБК та ГК₃ здійснювали за методами, описаними в [5, 6]. Якісний і кількісний вміст фітогормонів аналізували методом ВЕРХ-МС на рідинному хроматографі Agilent 1200 LC з діодно-матричним детектором G 1315 В (США) на колонці Eclipse XDB-C18 4,6 × 250 мм із зернистістю частинок 5 мкм. Елюцію ІОК та АБК здійснювали за аналітичної довжини хвилі детектування 254 нм зі швидкістю рухомої фази 0,5 мл/хв у системі розчинників метанол : вода : оцтова кислота (40 : 59,9 : 0,1), ГК₃ – у системі розчинників ацетонітрил : вода : оцтова кислота (20 : 79,9 : 0,1) в УФ-області поглинання на довжині хвилі 210 нм. Для ідентифікації використовували немічені фітогормони ("Sigma", США). Аналіз і обробку хроматограм здійснювали за допомогою програмного забезпечення Chem Station версія В.03.01 у режимі *off line*. Досліди проводилися в три-

разовому біологічному та аналітичному повторах. Результати обробляли статистично ($P \leq 0,05$) з використанням програм Microsoft Excel 2007 та Origin 6.0.

Результати і їх обговорення. *Гіберелінова кислота.* Домінування вільних форм ГК₃ у ваях спостерігалось у фази інтенсивного росту та формування спор, тоді як під час спороношення та завершення вегетації домінуючою була кон'югована форма гормону, а вміст вільної ГК₃ сягав мінімуму. У кореневищі у всі фази, крім другої, домінувала кон'югована форма гормону, піки якої зафіксовані на початку та наприкінці розвитку спорофіта (табл. 1).

Отже, на початку і в кінці вегетації ендогенні гібереліни домінували в кореневищі спорофіта, тоді як у репродуктивний період — у ваях папороті. Аналіз змін, зафіксованих у співвідношенні між вільною і кон'юговою формами гормону під час розвитку спорофіта, дає підставу припустити, що зростання вмісту активних форм ГК₃ відбувалося як за рахунок синтезу *de novo*, так і шляхом трансформації кон'югованих форм.

Індолил-3-оцтова кислота. Встановлено, що у ваях на всіх фазах розвитку, за винятком спороношення, переважала кон'югована форма ІОК, максимум накопичення якої зафіксовано на момент завершення вегетації, тоді як найвищий показник вмісту вільної ІОК припадав на період масового спороношення. У кореневищах відмічено два піки в акумуляції кон'югової ІОК: у фазу інтенсивного росту та на завершальній стадії вегетації. Кількість кон'югової форми гормону досягла мінімального значення у фазу спороношення. Накопичення вільної ІОК у кореневищі спостерігалось у фазу інтенсивного росту, тоді як на завершальному етапі цей показник був найменшим (табл. 2).

Таблиця 1. Вміст ендогенної ГК₃ в органах спорофіта *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку, нг/г сирової речовини ($X \pm SD$, $n = 9$)

Фаза розвитку спорофіта	Ваї		Кореневище	
	Вільна	Кон'югована	Вільна	Кон'югована
Інтенсивний ріст	904 ± 27	396 ± 9	657 ± 19	795 ± 19
Формування спор	732 ± 21	507 ± 15	585 ± 15	513 ± 13
Дозрівання спор	631 ± 18	692 ± 18	578 ± 15	650 ± 16
Спороношення	504 ± 12	706 ± 15	524 ± 13	582 ± 19
Завершення вегетації	323 ± 9	527 ± 11	507 ± 12	752 ± 17

Таблиця 2. Вміст ендогенної ІОК в органах спорофіта *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку, нг/г сирової речовини ($X \pm SD$, $n = 9$)

Фаза розвитку спорофіта	Ваї		Кореневище	
	Вільна	Кон'югована	Вільна	Кон'югована
Інтенсивний ріст	23,5 ± 1,2	38,9 ± 1,9	44,4 ± 2,2	90,1 ± 4,5
Формування спор	5,2 ± 0,3	36,6 ± 1,8	14,2 ± 0,7	42,3 ± 2,1
Дозрівання спор	50,8 ± 2,5	59,8 ± 3,0	24,1 ± 1,2	42,1 ± 2,1
Спороношення	73,5 ± 3,7	49,5 ± 2,5	34,4 ± 1,7	15,5 ± 0,8
Завершення вегетації	Сліди	226,6 ± 11,3	10,2 ± 0,5	116,4 ± 5,8

Отже, репродуктивний період в онтогенезі спорофіта папороті характеризувався домінуванням ендогенної ІОК у ваях, тоді як на початку вегетації центром локалізації гормону було кореневище.

Абсцизова кислота. У ваях спорофіта впродовж розвитку спостерігалось домінування вільної форми АБК, натомість вміст кон'югованої форми гормону був достатньо низьким. У фазу спороношення відбулося значне зростання вмісту вільної АБК, а максимум припав на фазу завершення вегетації. У кореневищі також домінувала вільна форма гормону і лише у фазу завершення вегетації переважала кон'югована АБК (табл. 3).

Таким чином, ендогенна АБК домінувала у ваях на початку вегетації, тоді як у репродуктивний період під час формування сорусів та дозрівання спор центр локалізації гормону перемістився до кореневища, а під час спороношення та завершення вегетації знову повернувся до вай.

Фітогормони координують генетично детерміновані процеси росту та розвитку рослин, забезпечуючи збалансованість метаболічних і біохімічних реакцій [7]. Дії фітогормонів притаманна каскадність, при якій один гормон впливає на синтез, розпад або інактивацію іншого. Синергічний або антагоністичний характер міжгормональної взаємодії залежить від регульованих процесів, специфіки тканин та клітин, кількості компетентних рецепторів, зовнішніх факторів [8]. Відомо, що у покритонасінневих рослин найвища активність гіберелінів та ІОК припадає на період активної життєдіяльності (вихід зі стану спокою, проростання насіння, початок росту та інтенсивний ріст органів), тоді як під час дозрівання насіння, на стадії переходу до стану спокою та відмирання органів зростає активність АБК. Отже, аналіз співвідношення компонентів гормонального комплексу дає можливість оцінити стан фізіологічних процесів, які відбуваються в органах рослин [7]. Аналіз літературних джерел показав, що розподіл фітогормонів, особливості їхнього накопичення та синтезу досліджені переважно у насінневих рослин. Значна увага зосереджена на вивченні взаємодії гормонів під час проростання насіння. Показано, що екзогенна ІОК пригнічувала проростання насіння *Glycine max* за рахунок посилення синтезу АБК та гальмування синтезу гіберелінів, що зумовлювало зменшення співвідношення ГК₁/АБК [9]. Взаємодія між АБК та гіберелінами привертає особливу увагу, оскільки спільним попередником у їхньому біосинтезі є мевалонова кислота, через що на певних етапах розвитку можливе “перемикання” у продукуванні гормонів. Так, у *Idesia polycarpa* Махіт встановлена обернена кореляція між швидкістю проростання насіння і вмістом ІОК та АБК і пряма кореляція за таких спів-

Таблиця 3. Вміст ендогенної АБК в органах спорофіта *Dryopteris filix-mas* на різних фенологічних фазах розвитку, нг/г сирої речовини ($X \pm SD$, $n = 9$)

Фаза розвитку спорофіта	Вай		Кореневище	
	Вільна	Кон'югована	Вільна	Кон'югована
Інтенсивний ріст	29,0 ± 1,4	2,2 ± 0,1	14,0 ± 0,7	5,0 ± 0,2
Формування сорусів	11,2 ± 0,6	2,1 ± 0,1	16,4 ± 0,8	4,2 ± 0,2
Дозрівання спор	2,2 ± 0,1	Сліди	15,6 ± 0,7	15,0 ± 0,7
Спороношення	46,3 ± 2,3	3,1 ± 0,2	15,0 ± 0,7	0,6 ± 0,03
Завершення вегетації	219,5 ± 11,0	Сліди	Сліди	5,6 ± 0,3

відношень фітогормонів: ГК₃/АБК, (ГК₃+зеатинрибозид (ЗР))/АБК, (ІОК, ГК₃ і ЗР)/АБК, ГК₃/ (АБК+ІОК) і (ГК₃+ЗР)/(АБК+ІОК) [10]. Виявлено антагонізм між АБК та гіберелінами в період формування спор папоротей, подібний до такого у насінневих рослин під час дозрівання насіння [11]. У наших попередніх роботах повідомлялося, що високий рівень ендогенної АБК і кон'югованих форм гібереліноподібних речовин (ГПР) та ІОК у стробілах на завершальній стадії репродуктивного розвитку спорофіта *Equisetum arvense* L. та в скупченнях спорокарпіїв папороті гідрофіта *Salvinia natans* (L.) All. відповідав процесу старіння [12, 13]. У плаваючих і занурених ваях *S. natans* у фази активного та стаціонарного росту домінувала вільна форма ІОК та ГК₃ [12, 13]. Максимальний вміст ендогенної ІОК із переважанням вільної форми був зафіксований нами у ваях та кореневищі папороті *Polystichum aculeatum* L. у фази інтенсивного росту, тоді як накопичення ендогенної АБК відбувалося в кореневищі під час формування сорусів. У період осінньої вегетації кон'югована АБК була домінуючою у ваях, тоді як у кореневищі зменшився рівень ендогенної ІОК [3].

Дослідження характеру накопичення і розподілу фітогормонів в онтогенезі спорових та насінневих рослин привертає особливу увагу. Інтегрований підхід, який поєднав пошук генів-ортологів, аналіз доменів, прогнозування локалізації білків на основі виявлення сигнальної послідовності в процесі синтезу фітогормонів, показав, що існують певні варіації між шляхами синтезу гормонів у однодольних та дводольних рослин, мохів та зелених водоростей. У результаті порівняльного аналізу насінневих та спорових рослин різних систематичних груп виявлено, що основний принцип регуляції біосинтезу гормонів зберігається для всіх досліджених рослин, проте відбувається адаптація шляхів синтезу, транспорту або сигналіну (наявність чи відсутність ключових ферментів, особливості передачі сигналів, синтез білка, наявність або відсутність цілих ланок синтезу тощо) до умов середовища зростання та виду рослини [14]. Однією з особливостей спорових рослин (фітопатогенних і мікоризних грибів, водоростей, хвощів та папоротей) є гіперсинтез фітогормонів [15].

У результаті проведеного нами дослідження встановлено, що у фази інтенсивного росту спорофіта та на початкових стадіях розвитку спор у ваях папороті *Dryopteris filix-mas* домінувала вільна ГК₃ і кон'югована ІОК, тоді як у кореневищі накопичувалися кон'юговані форми цих гормонів. Переважання вільної АБК над кон'юговою спостерігалось як у надземній, так і в кореневій системі. На момент повного дозрівання спор співвідношення форм фітогормонів змінювалося: у ваях та кореневищі домінували вільні ІОК та АБК і кон'югована ГК₃. У фази завершення вегетації в усіх органах переважали кон'юговані форми ІОК та ГК₃, тоді як вільна АБК домінувала у ваях, а кон'югована — у кореневищі

Таблиця 4. Акумуляція фітогормонів в органах *Dryopteris filix-mas* в онтогенезі

Фаза розвитку спорофіта	Ваї	Кореневища
Інтенсивний ріст	Кон'югована ІОК, вільні ГК ₃ та АБК	Кон'юговані ІОК та ГК ₃ , вільна АБК
Формування сорусів	Кон'югована ІОК, вільні ГК ₃ та АБК	Кон'югована ІОК, вільні ГК ₃ та АБК
Дозрівання спор	Вільні ІОК та АБК, кон'югована ГК ₃	Вільні ІОК та АБК, кон'югована ГК ₃
Спороношення	Кон'югована ГК ₃ , вільні ІОК та АБК	Кон'югована ГК ₃ , вільні ІОК та АБК
Завершення вегетації	Кон'юговані ІОК та ГК ₃ , вільна АБК	Кон'юговані ІОК, ГК ₃ та АБК

(табл. 4). Такий розподіл вільних та кон'югованих форм фітогормонів збігався у часі із завершенням вегетаційного періоду у ваях. Накопичувальними органами стають кореневища, що сприяє адаптації папороті до дії низької температури.

Таким чином, закономірності кількісних і якісних змін вказують на подібність у функціях головних класів фітогормонів папороті *D. filix-mas* та вищих квіткових рослин і свідчать про спрямованість їхньої фізіологічної дії на регулювання процесів диференціації та морфогенезу.

Публікація містить результати досліджень, проведених в рамках наукового проекту НАН України № III-71-14.431 “Гормональний контроль росту та розвитку спорових рослин (різної таксономічної належності)”.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Gantait S., Sinniah U.R., Ali M.N., Sahu N.C. Gibberellins – a multifaceted hormone in plant growth regulatory network. *Curr. Protein. Pept. Sci.* 2015. **16**, № 5. P. 406–412.
2. Васюк В.А., Косаківська І.В. Гібереліни папоротей: участь у регуляції фізіологічних процесів. *Укр. ботан. журн.* 2015. **72**, № 1. С. 65–73.
3. Войтенко Л.В., Косаковская И.В. Абсцизовая кислота в органах спорофитов высших сосудистых споровых растений. *Advances in Biology & Earth Sciences.* 2017. **2**, № 3. С. 271–283.
4. Kosakivska I.V., Babenko L.M., Shcherbatiuk M.M., Vedenicheva N.P., Voytenko L.V., Vasyuk V.A. Phytohormones during growth and development of Polypodiophyta. *Advances in Biology & Earth Sciences.* 2016. **1**. P. 26–44.
5. Войтенко Л.В., Косаківська І.В. Особливості акумуляції та розподілу індоліл-3-оцтової та абсцизової кислот в органах спорофіта дикорослої папороті України *Polystichum aculeatum* (L.) Roth на різних фенологічних фазах розвитку. *Допов. Нац. акад. наук Укр.* 2017. № 12. С. 112–118. doi: <https://doi.org/10.15407/dopovid2017.12.112>
6. Васюк В.А., Ліхнівський Р.В., Косаківська І.В. Гібереліноподібні речовини в онтогенезі водної папороті *Salvinia natans* (Salviniaceae). *Укр. бот. журн.* 2016. **73**, № 5. С. 503–509.
7. Gray W.M. Hormonal regulation of plant growth and development. *PLoS Biol.* 2004. **2**, № 9. P. 1270–1273.
8. Peleg Z., Blumwald E. Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2011. **14**. P. 290–295.
9. Shuai H., Meng Y., Luo X., Chen F., Zhou W., Qi Y.Y., Du J., Yang F., Liu J., Yang W., Shu K. Exogenous auxin represses soybean seed germination through decreasing the gibberellin/abscisic acid (GA/ABA) ratio. *Sci. Rep.* 2017. **7**. 12620.
10. Yanmei W., Lijun W., Bing Y., Zhen L., Fei L. Changes in ABA, IAA, GA₃, and ZR levels during seed dormancy release in *Idesia polycarpa* Maxim from Jiyuan. *Pol. J. Environ. Stud.* 2018. **27**, № 4. P. 1833–1839.
11. Zhengxiu Z., Shaojum D. Effect of environmental factors on fern spore germination. *Acta Ecol. Sin.* 2010. **30**, № 7. P.1882–1893.
12. Васюк В.А., Войтенко Л.В., Косаківська І.В. Фітогормони в регуляції вегетативної та репродуктивної фаз розвитку спорофітів вищих судинних спорових рослин. *Вісн. Харків. нац. агр. ун-ту.* 2017. Вип. 1. С. 88–99.
13. Войтенко Л.В., Ліхнівський Р.В., Косаківська І.В. Особливості акумуляції й локалізації індоліл-3-оцтової кислоти в органах спорофіту *Salvinia natans* (L.) All. на різних фенологічних фазах розвитку. *Біологічні студії / Studia Biologica.* 2016. **10**, № 3–4. С. 91–106.
14. Simm S., Scharf K.-D., Jegadeesan S., Chiusano M.L., Firon N., Schleiff E. Survey of genes involved in biosynthesis, transport, and signaling of phytohormones with focus on *Solanum lycopersicum*. *Bioinform. Biol. Insights.* 2016. **26**, № 10. P. 185–207.
15. Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Васюк В.А., Веденічева Н.П., Генералова В.М., Мартин Г.Г., Несторова А.Н. Гормональний комплекс рослин і грибів. Київ: Академперіодика, 2003. 186 с.

Надійшло до редакції 02.08.2018

REFERENCES

1. Gantait, S., Sinniah, U. R., Ali, M. N & Sahu, N. C. (2015). Gibberellins – a multifaceted hormone in plant growth regulatory network. *Curr. Protein Pept. Sci.*, 16, No. 5, pp. 406-412.
2. Vasyuk, V. A. & Kosakovskaya, I. V. (2015). Gibberellins in ferns: participation in the regulation of physiological processes. *Ukr bot. zhurn.*, 72, No. 1. pp. 65-73 (in Ukrainian).
3. Voitenko, L. V. & Kosakovskaya, I. V. (2017). Abscisic acid in the organs of the sporophytes of higher vascular spore plants. *Advances in Biology & Earth Sciences*, 2, No.3, pp. 271-283 (in Russian).
4. Kosakivska, I. V., Babenko, L. M., Shcherbatiuk, M. M., Vedenicheva, N. P., Voytenko, L. V. & Vasyuk, V. A. (2016). Phytohormones during growth and development of Polypodiophyta. *Advances in Biology & Earth Sciences*, 1, pp. 26-44.
5. Voytenko, L. V. & Kosakivska, I. V. (2017). Peculiarities of the accumulation and distribution of indolyl-3-acetic and abscisic acids in the organs of sporophyte of wild fern of Ukraine *Polystichum aculeatum* (L.) Roth at different phenological stages of development. *Dopov. Nac. acad. nauk Ukr.*, No. 12, pp. 112-118 (in Ukrainian). doi: <https://doi.org/10.15407/dopovidi2017.12.112>
6. Vasyuk, V. A., Lychnivsky, R. V. & Kosakivska, I. V. (2016). Gibberelliform-like substances in the ontogenesis of water fern *Salvinia natans* (Salviniaceae). *Ukr bot. zhurn.*, 73, No. 5, pp. 503-509 (in Ukrainian).
7. Gray, W. M. (2004). Hormonal regulation of plant growth and development. *PLoS Biol.*, 2, No. 9, pp. 1270-1273.
8. Peleg, Z. & Blumwald, E. (2011). Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 14, pp. 290-295.
9. Shuai, H., Meng, Y., Luo, X., Chen, F., Zhou, W., Qi, Y. Y., Du, J., Yang, F., Liu, J., Yang, W. & Shu, K. (2017). Exogenous auxin represses soybean seed germination through decreasing the gibberellin/abscisic acid (GA/ABA) ratio. *Sci. Rep.*, 7, 12620.
10. Yanmei, W., Lijun, W., Bing, Y., Zhen, L. & Fei, L. (2018). Changes in ABA, IAA, GA3, and ZR levels during seed dormancy release in *Idesia polycarpa* Maxim from Jiyuan. *Pol. J. Environ. Stud.*, 27, No. 4, pp. 1833-1839.
11. Zhengxiu, Z. & Shaojum, D. (2010). Effect of environmental factors on fern spore germination. *Acta Ecol. Sin.*, 30, No. 7, pp. 1882-1893.
12. Vasyuk, V. A., Voytenko, L. V. & Kosakovskaya, I. V. (2017). Phytohormones in the regulation of the vegetative and reproductive phases of the development of sporophytes of higher vascular spore plants. *Visnyk Kharkiv. nats. ahr. univ. Ser. Biology, Iss. 1*, pp. 88-99 (in Ukrainian).
13. Voytenko, L. V., Lychnivsky, R. V. & Kosakovskaya, I. V. (2016). Features of accumulation and localization of indolyl-3-acetic acid in organs of sporophytic *Salvinia natans* (L.) All. at different phenological phases of development. *Studia Biologica*, 10, No. 3-4, pp. 91-106 (in Ukrainian).
14. Simm, S., Scharf, K.-D., Jegadeesan, S., Chiusano, M.L., Firon, N. & Schleiff, E. (2016). Survey of genes involved in biosynthesis, transport, and signaling of phytohormones with focus on *Solanum lycopersicum*. *Bioinform. Biol. Insights.*, 26, No. 10, pp. 185-207.
15. Sytnik, K. M., Musatenko, L. I., Vasyuk, V. A., Vedenicheva, N. P., Generalova, V. M., Martin, G. G. & Nestorova, A. N. (2003). Hormonal complex of plants and fungi. Kiev: Akademperiodyka (in Ukrainian).

Received 02.08.2018

И.В. Косаковская, В.А. Васюк, Л.В. Войтенко

Институт ботаники им. М.Г. Холодного НАН Украины, Киев

E-mail: lesya_voytenko@ukr.net

ЭНДОГЕННЫЕ ФИТОГОРМОНЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ
ЛЕПТОСПОРАНГИАТНОГО ПАПОРОТНИКА ФЛОРЫ УКРАИНЫ
DRYOPTERIS FILIX-MAS (L.) SCHOTT

Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии–масс-спектрометрии (ВЭЖХ-МС) идентифицирован комплекс фитогормонов и определен характер аккумуляции и распределения гибберелловой (ГК₃), индолил-3-уксусной (ИУК) и абсцизовой (АБК) кислот в органах спорофита папоротника *Dryopteris filix-mas* на разных фазах жизненного цикла. В период интенсивного роста спорофита и на

начальных стадиях развития спор в ваях отмечено доминирование свободных форм АБК, ГК₃ и конъюгированной ИУК, а в корневище — конъюгированных ИУК, ГК₃ и свободной АБК. На момент полного созревания спор характер аккумуляции и распределения фитогормонов изменился — в ваях и корневище зафиксировано накопление свободных ИУК, АБК и конъюгированной ГК₃. При завершении вегетации в корневище и ваях преобладали конъюгированные ИУК и ГК₃, в то время как свободная АБК была локализована в ваях, а конъюгированная — в корневище. Увеличение количества свободной АБК в ваях после первых заморозков свидетельствует об участии гормона в формировании защитных реакций. Закономерности количественных и качественных изменений указывают на сходство в функциях ключевых классов фитогормонов папоротника *D. filix-mas* и высших цветковых растений и направленность их физиологического действия на регуляцию процессов дифференциации и морфогенеза.

Ключевые слова: онтогенез, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, индол-3-уксусная кислота, абсцизовая кислота, гибберелловая кислота.

I.V. Kosakivska, V.A. Vasyuk, L.V. Voytenko

M.G. Holodny Institute of Botany of the NAS of Ukraine, Kiev

E-mail: lesya_voytenko@ukr.net

ENDOGENOUS PHYTOGORMONES IN LEPTOSPORAGIATE FERN *DRYOPTERIS FILIX-MAS* (L.) SCHOTT ONTOGENESIS

High-performance liquid chromatography-mass spectrometry (HPLC-MS) identified a complex of phytohormones and determined the character of the accumulation and distribution of gibberellic (GK₃), indole-3-acetic (IAA), and abscisic (ABA) acids in the organs of *Dryopteris filix-mas* at different phases of the sporophyte development. In the period of intensive growth of sporophyte and at the initial stages of spore development, free forms of ABA and GK₃ and conjugated IAA dominated in fronds, and conjugated IAA and GK₃ and free ABA dominated in the rhizome. At the time of the full maturation of spores, the character of accumulation and distribution of phytohormones changed — in fronds and the rhizome, free IAA and ABA and conjugated GK₃ are accumulated. At the end of the vegetation, conjugated IAA and GK₃ prevailed in the rhizome and fronds, while the free ABA was localized in fronds, and conjugated ABA in the rhizome. The increase in the amount of free ABA in fronds after the first frosts indicates the participation of the hormone in the formation of protective reactions. The patterns of quantitative and qualitative changes indicate similarities in the functions of key classes of phytohormones of fern *D. filix-mas* and higher flowering plants and the directivity of their physiological effects on the regulation of the processes of differentiation and morphogenesis.

Keywords: ontogenesis, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, indole-3-acetic acid, abscisic acid, gibberellic acid.