



doi: 10.15407/ukrbotj73.03.277

Н.П. ВЕДЕНИЧОВА, І.В. КОСАКІВСЬКА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна  
vedenicheva@ukr.net

## ЕНДОГЕННІ ЦИТОКІНИНИ ВОДНОЇ ПАПОРОТІ *SALVINIA NATANS* (*SALVINIACEAE*)

Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. **Endogenous cytokinins of the water fern *Salvinia natans* (*Salviniaceae*).** Ukr. Bot. J., 2016, 73(3): 277–282.

**Abstract.** Endogenous cytokinins in organs of heterosporous annual hydrophyte fern *Salvinia natans* were studied for the first time. The main phytohormone isoforms were detected by HPLC: *trans*- and *cis*-zeatin, zeatin riboside, zeatin-O-glucoside, isopentenyladenosine and isopentenyladenine. The highest total active free cytokinins content was detected in floating fronds at the beginning of sporophyte development (stage of intensive growth). Conjugated form of zeatin appeared in organs at the reproductive stage of fern development, when the growth stopped. High cytokinins level was determined in sporocarps where intensive formation and maturation of spores took place. Changes in cytokinins spectrum and content in *S. natans* organs correspond to the fern development stages and indirectly indicate the phytohormone participation in growth and reproductive processes regulation. Cytokinins distribution between floating and submerged fronds gave evidence of functional non-equivalence of these organs and more significant role of floating fronds in phytohormone production.

**Key words:** *Salvinia natans*, fern, cytokinins, ontogenesis, growth, development

### Вступ

Важливим компонентом гормонального комплексу рослини є цитокініни – фітогормони, які відіграють суттєву регуляторну роль у процесах росту і розвитку органів. Вони стимулюють утворення й активність меристем пагонів, формують атрагуючу здатність тканин, гальмують старіння листків, інгібують ріст і галуження кореня, а також беруть участь у регуляції проростання насіння та відповідях рослини на стреси (Kieber, Schaller, 2014; Vanková, 2014; Vedenicheva, Kosakivska, 2016). Значна увага дослідників зосереджена на вивченні молекулярних механізмів дії цитокінінів. Ідентифіковано ферменти, задіяні в їхньому біосинтезі та метаболізмі, мембранні рецептори, гени первинної відповіді й основні елементи сигнальної трансдукції (Hwang et al., 2012). Значно менше відомостей накопичено щодо розповсюдження та функціонування цитокінінів у біологічному світі. Секвенування геномів представників різних класів рослин дало можливість простежити походження та розвиток системи сигналіну цитокінінів (Frébert et al., 2011; Spíchal, 2012). Проте накопиченої інформації ще замало для певних висновків стосовно формування регуляторних функцій цих фітогормонів у

© Н.П. ВЕДЕНИЧОВА, І.В. КОСАКІВСЬКА, 2016

рослинному царстві. Вочевидь, бракує даних щодо їхньої наявності у представників рослин різного систематичного положення, дослідження динаміки протягом життєвого циклу, локалізації у вегетативних і генеративних органах, зіставлення цих відомостей зі швидкістю і напрямком ростових процесів. Найменш дослідженою групою рослин у цьому плані є судинні спорові. Ми отримали результати, які свідчать про специфічність регуляторної дії цитокінінів в онтогенезі *Equisetum arvense* L. (Vedenicheva, Sytnik, 2013). Водночас до надзвичайно цікавої, еволюційно стародавньої та малодослідженої групи рослин належать папоротеподібні.

Переважає більшість розробок у цій царині спрямована на вивчення дії екзогенних цитокінінів на ріст папоротей у культурі. Зокрема, встановлено, що кінетин не впливав на ріст протонеми *Mohria caffrorum* (L.) Desv., проте значною мірою нівелював інгібіторний ефект на нього АБК (Chia, Raghavan, 1982). Цитокініни були необхідним компонентом культурального середовища під час мікроклонального розмноження декоративної папороті *Rumohra adiantiformis* (G. Forst.) Ching, де вони потрібні для розвитку кореневища (Chen, Read, 1983). Водночас бензиладенін, котрий подовжує життя багатьох зрізаних рослин, скорочував його у

папороті *Lycopodium cernuum* L. (Paull, Chantrachit, 2001). Субнанолярні концентрації БАП, кінетину й ізопентеніладеніну змінювали швидкість росту, поділу, розтягування та диференціації клітин *Ceratopteris richardii* Brongn. (Spiro et al., 2004). Внесення цитокініну разом з іншими фітогормонами в культуральне середовище сприяло регенерації спорофіту *Asplenium nidus* L., тоді як гаметофіт розвивався без додавання регуляторів росту (Menéndez et al., 2011). Під час культивування папороті *Osmunda regalis* L. морфологія та сексуальний розвиток гаметофітів залежали від концентрації кінетину (Greer et al., 2012).

Ендогенні цитокініни, зокрема ізопентеніладенозин, уперше виявлено в листках *Dryopteris crassirhizoma* Nakai (Yamane et al., 1983). За допомогою біотесту у водних папоротей *Azolla filiculoides* Lam. визначено активність, яка відповідала зеатину, зеатинрибозиду, дигідрозеатину, ізопентеніладеніну й ізопентеніладенозину, а в *Salvinia molesta* D.S. Mitch. – лише першим трьом цитокінінам (Stirk, Van Staden, 2003). У *Marsilea drummondii* A. Br. встановлено вміст зеатину, зеатинрибозиду й ізопентеніладеніну (Pilate et al., 1989).

Наведені дані свідчать про наявність цитокінінів у папоротей, а також про вплив цих гормонів на їхній розвиток у культурі *in vitro*. Практично не досліджено розподіл цитокінінів у різних органах, їхню динаміку протягом життєвого циклу, без чого неможливо скласти цілісну картину щодо особливостей функціонування цитокінінів у папоротей, їхньої регуляторної ролі в ростових процесах цих рослин.

Метою нашої роботи було вивчення вмісту різних форм цитокінінів у вегетативних і генеративних органах різноспорової однорічної водної папороті *Salvinia natans* (L.) All. на різних етапах онтогенезу.

### Об'єкти та методи дослідження

Рослини *Salvinia natans* збирали влітку в штучних водоймах Деснянського р-ну м. Києва (вул. М. Закревського, Троєщина-1), починаючи з червня, з інтервалом приблизно місяць. Виокремлювали занурені (підводні) та плаваючі (надводні) ваї, а на завершальному етапі розвитку спорофіту – спорокарпії. Вміст цитокінінів в органах *S. natans* досліджували на таких стадіях: перша – інтенсивного росту спорофіту (червень), друга – стаціонарно-

го росту спорофіту (липень), третя – формування спорокарпіїв (серпень).

Для виділення й очищення цитокінінів рослини гомогенізували у 80 %-му етиловому спирті. Після триразової етанольної екстракції впродовж 24 год спирт випаровували, а водний залишок фракціонували з водонасиченим бутанолом за рН 8, відтак додатково очищували за допомогою іонообмінної хроматографії на колонці зі смолою Dowex 50Wx8 (H<sup>+</sup>-форма, елюція аміаком) і тонкошарової хроматографії на пластинах Silufol UV-254 (Kavalier, Чехія) у системі розчинників ізопропанол : аміак : вода (10 : 1 : 1 за об'ємом). Як маркери використовували стандартні розчини *транс*- і *цис*-зеатину, зеатинрибозиду, ізопентеніладеніну, ізопентеніладенозину та зеатин-О-глюкозиду (Sigma, США). Детальніше методику виділення й очищення цитокінінів описано раніше (Musatenko et al., 2003). Остаточний аналіз якісного та кількісного вмісту цитокінінів здійснювали методом високоефективної рідинної хроматографії на рідинному хроматографі Agilent 1200 LC з діодно-матричним детектором G 1315 B (США), колонка Eclipse XDB-C 18 2,1 × 150 мм, розмір частинок 5 μм. Елюцію проводили в системі розчинників метанол : вода (37 : 63 за об'ємом). Аналізували й обробляли хроматографи за допомогою програмного забезпечення Chem Station, версія В.03.01 у режимі on line.

Досліди проводили у дворазовому біологічному та триразовому аналітичному повторах. Результати опрацьовували статистично ( $P \leq 0,05$ ) з використанням програми Microsoft Excel 2003.

### Результати досліджень та їх обговорення

*Salvinia natans* – водоплаваюча папороть, спорофіт якої складається зі стебла та прикріплених до нього листків (вай) двох морфологічних типів (рис. 1).

Плаваючі ваї мають форму овальних пластинок до 1,5 см завдовжки і до 0,8 см завширшки, розташовані попарно, на одній рослині міститься зазвичай 6–12 пар. Занурені ваї розсічені на 9–14 ниткоподібних сегментів до 3,5 см завдовжки, густо вкритих волосками. Коріння відсутнє. Середній розмір рослини – 5–9 см. Плаваючі ваї вкриті гідрофобними волосками, які відштовхують воду та надають *S. natans* плавучості. Анатомічна будова папороті і функції видозмінених вай описані академіком М.Г. Холодним (Kholodny, 1924), який дійшов висновку, що занурені ваї, хоч і здатні до асиміляції в молодому віці, однак, старіючи, втра-

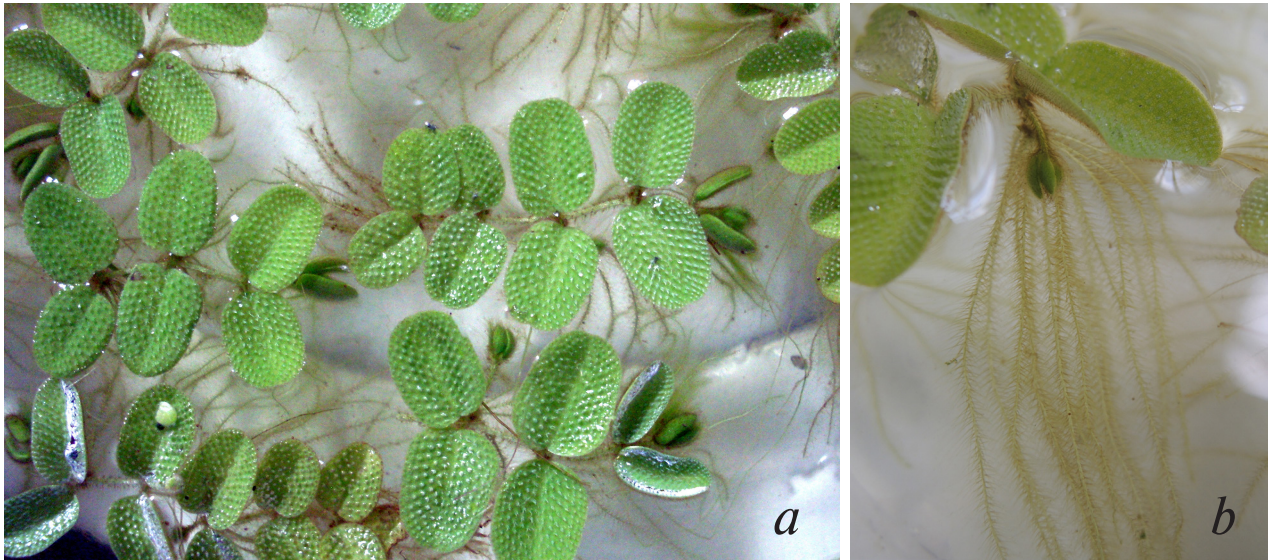


Рис. 1. Спорофіти водної папороті *Salvinia natans* (a – плаваючі ваї, b – занурені ваї)  
 Fig 1. Sporophytes of the water fern *Salvinia natans* (a – floating fronds, b – submerged fronds)

чають цю властивість, їхнє головне призначення – поглинати воду та мінеральні речовини. В життєвому циклі *S. natans* переважає однорічний спорофіт, що наприкінці вегетації утворює спорокарпії зі спорангіями, всередині яких дозрівають спори. Спорокарпії восени падають на дно, де й зимують. Навесні спорангії, в яких проростають спори й утворюється чоловічий і жіночий гаметофіти, вивільнюються та спливають на поверхню водойми, де відбувається формування нового спорофіту (Babenko et al., 2015; Shcherbatiuk et al., 2015).

У ваях і спорангіях *S. natans* на різних стадіях розвитку знайдено основні цитокініни, наявність яких характерна для більшості рослин – зеатин (*транс*- і *цис*-форми), зеатинрибозид, зеатин-О-глюкозид, ізопентеніладенозин та ізопентеніладенін (рисунки 2, 3).

Найширший спектр і найвищий рівень ендогенних цитокінінів виявлено в плаваючих ваях на початковій стадії розвитку *S. natans* (у червні), коли відбувається інтенсивний ріст і на спорофіті є багато молодих бічних пагонів, які в подальшому можуть відокремлюватися та формувати нові рослини (рис. 2, a). У занурених ваях зафіксовано лише *транс*- і *цис*-зеатин, причому рівень першого був удвічі меншим порівняно з надводними ваями, тоді як вміст другого переважував (рис. 2, b). Наявність у надводних ваях ізопентенільних форм цитокінінів, які є первинними продуктами біосинтезу

вказаних гормонів (Kamada-Nobusada, Sakakibara, 2009), засвідчує, що саме в цих органах на даному етапі розвитку *S. natans* відбувається інтенсивний синтез цитокінінів, необхідних для регуляції активних ростових процесів. Окрім того, в червні у плаваючих ваях, які характеризувалися значною швидкістю росту, виявлено найвищий сумарний вміст цитокінінів. Це цілком узгоджується з відомостями щодо значних рівнів цитокінінів у тканинах із високим мітотичним індексом, що швидко ростуть (Schaller et al., 2014). Наявність у занурених ваях у великій кількості малоактивного *цис*-зеатину, який, можливо, є продуктом деактивації *транс*-зеатину (Murai, 2014), вказує на те, що ці органи, найімовірніше, виступають акцептором цитокінінів, синтезованих у надводних ваях.

Отже, розподіл цитокінінів між плаваючими та зануреними ваями свідчить про функціональну нерівнозначність останніх. Можна припустити, що надводні ваї виконують першочергову роль у продукуванні цитокінінів і забезпеченні ростових процесів. Разом із відомостями про особливості анатомічної будови (Shcherbatiuk et al., 2015) отримані нами результати слугують непрямим доказом того, що занурені ваї не є коренями, оскільки саме корені більшості видів рослин – основний сайт синтезу цитокінінів і донор цих гормонів для всієї рослини (Kieber, Schaller, 2014).

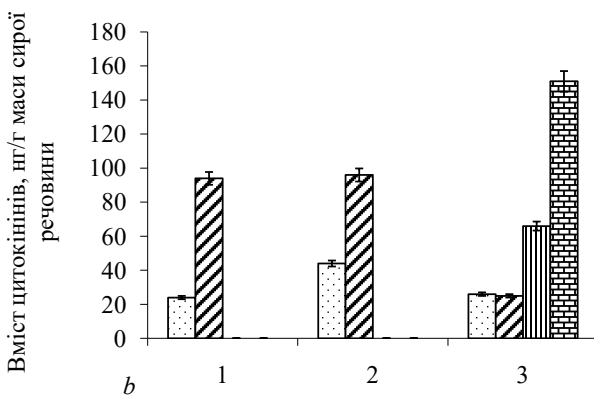
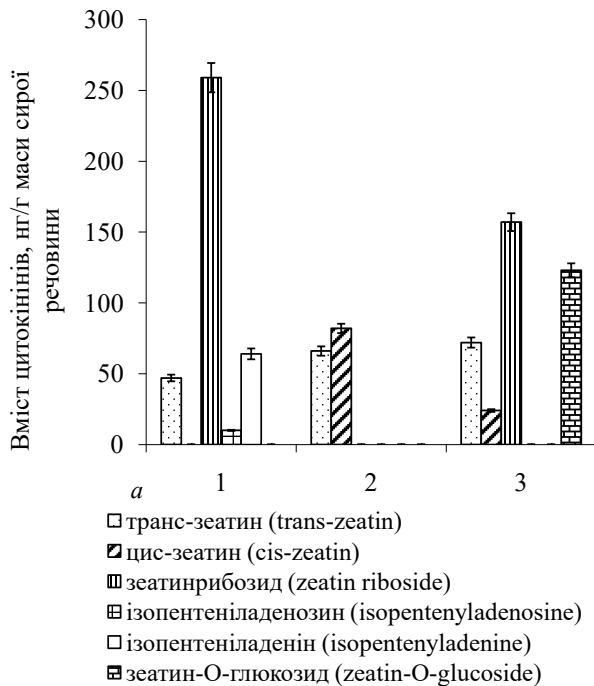


Рис. 2. Вміст цитокінінів у плаваючих (а) і занурених (б) ваях *Salvinia natans* на різних стадіях розвитку спорофіту: 1 – інтенсивного росту, 2 – стаціонарного росту, 3 – репродуктивного розвитку.

Fig. 2. Cytokinin content in underwater (a) and floating (b) fronds of *Salvinia natans* at different stages of sporophyte development: 1 – intensive growth, 2 – stationary growth, 3 – reproductive development.

Друга стадія розвитку *S. natans* характеризувалася зменшенням інтенсивності ростових процесів. При цьому і в надводних, і в підводних ваях виявлено вміст лише *транс*- і *цис*-зеатину, який був відповідно в 1,5 і 2 рази вищим від показників попередньої стадії. Зникнення інших форм цитокінінів і зростання рівня *цис*-зеатину свідчать про зміни в метаболізмі цих гормонів, спрямовані на спад їхнього біосинтезу та посилення деактивації.

Перехід до третьої стадії репродуктивного розвитку папороті супроводжується зниженням вмісту *цис*-зеатину в надводних і підводних ваях і появою в них зеатин-О-глюкозиду у високій концентрації (рис. 2). Останній вважається запасною формою цитокінінів, оскільки не сприймається рецепторами цитокінінів і за необхідності легко розщеплюється  $\beta$ -глюкозидазою до активних форм (Spíchal et al., 2004). Така перебудова в цитокініновому статусі може пояснюватися формуванням спорокарпіїв зі спорангіями та спорами. Як відомо з досліджень на вищих рослинах, утворення репродуктивних органів супроводжується значним підвищенням вмісту цитокінінів (Bartrina et al., 2011). Не виключено, що в *S. natans* потреба у великих кількостях цитокінінів для утворення спорангіїв задовольняється за рахунок вивільнення їх із резервних глюкозидних форм. Окрім того, на цьому етапі знову з'являється зеатинрибозид, концентрація якого в надводних ваях удвічі вища, ніж у підводних (рис. 2). Про домінування рибозидів зеатину та дигідрозеатину серед інших цитокінінів у кореневищах і пагонах *Psilotum nudum* (L.) Beauvois у період спорогенезу повідомлялося раніше (Abul et al., 2010). У вищих рослин, найвірогідніше, початкові стадії закладання та розвитку насіння контролюються цитокінінами, які значною мірою надходять від материнської рослини у вигляді транспортної форми цитокінінів – зеатинрибозиду (Vedenicheva, Musatenko, 2008). Можливо, подібний механізм здійснений і в *S. natans*, про що свідчить високий рівень зеатинрибозиду в надводних ваях, на яких формуються спорокарпії.

Значний вміст зеатинрибозиду (на порядок вищий за інші форми цитокінінів) притаманний і самим спорокарпіїв (рис. 3). На репродуктивній стадії розвитку рослини вегетативна маса спорофіту починала відмирати. Отже, малоймовірно, що вона могла слугувати джерелом фітогормонів для репродуктивних органів. Враховуючи доволі високий сумарний вміст цитокінінів і наявність ізопентеніладеніну в спорокарпіїв (рис. 3), можна

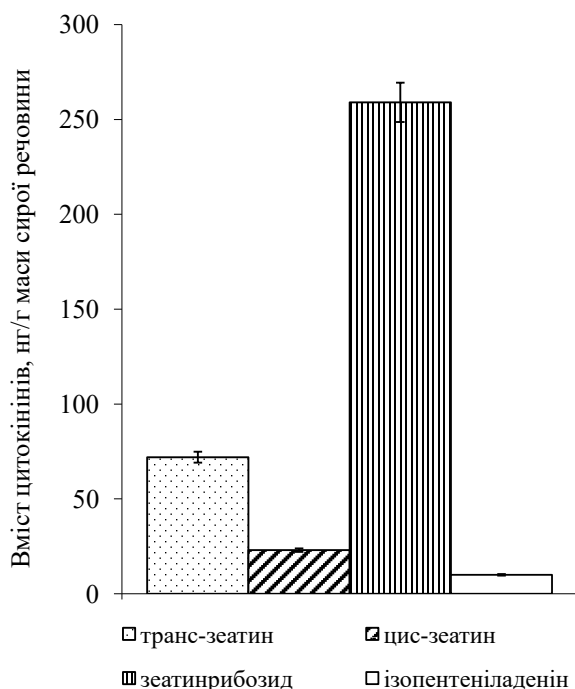


Рис. 3. Вміст цитокінінів у спорокарпях *Salvinia natans*  
Fig. 3. Cytokinins content in sporocarps of *Salvinia natans*

припустити, що тканини цих органів і, можливо, спори здатні самостійно продукувати необхідні для регуляції їхнього розвитку цитокініни, як це відбувається в насінні вищих рослин (Rijavec, Dermastia, 2010; Matsuo et al., 2012).

## Висновки

Уперше методом високоефективної рідинної хроматографії ідентифіковані основні ізоформи цитокінінів зеатин (*транс*- і *цис*-форми), зеатинрибозид, зеатин-О-глюкозид, ізопентеніладенозин та ізопентеніладенін в органах різноспорової однорічної папороті-гідрофіта *Salvinia natans* (L.) All. Найвищий сумарний вміст активних вільних форм цитокінінів на стадії інтенсивного вегетативного росту зафіксовано у плаваючих ваях. Динаміка змін спектра та вмісту цитокінінів в органах *S. natans* відповідає стадіям розвитку папороті, а їхній розподіл між плаваючими та зануреними ваями засвідчив функціональну нерівнозначність цих органів і першочергову роль у продукуванні фітогормону плаваючих вай.

## Подяки

Автори висловлюють щирі подяку канд. біол. наук М.М. Щербатюку за надані фотознімки.

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Abul Y., Menéndez V., Gómez-Campo C., Revilla M.A., Lafont F. Occurrence of plant growth regulators in *Psilotum nudum*, *J. Plant Physiology*, 2010, **167**(14): 1211–1213.
- Babenko L.M., Sheyko O.A., Kosakivska I.V., Vedenichova N.P., Nehretskiy V.A., Vasheka O.V. *The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Ser. Biology*, 2015, **1**(34): 80–103. [Бабенко Л.М., Шейко О.А., Косаківська І.В., Веденичова Н.П., Негрецький В.А., Вашека О.В. Структурно-функціональні особливості папоротеподібних (*Polypodiophyta*) // *Вісник Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія.* – 2015. – **1**(34). – С. 80–103].
- Bartrina I., Otto E., Strnad M., Werner T., Schmülling T. Cytokinin regulates the activity of reproductive meristems, flower organ size, ovule formation, and thus seed yield in *Arabidopsis thaliana*, *The Plant Cell*, 2011, **23**: 69–80.
- Chen S.Y., Read P.E. Micropropagation of leatherleaf fern (*Rumohra adiantiformis*), *Proc. Fla. State Hort.*, 1983, **96**: 266–269.
- Chia S.-G.E., Raghavan V. Abscisic acid effect on spore germination and protonemal growth in the fern, *Mohria caffrorum*, *New Phytol.*, 1982, **92**: 31–37.
- Frébort I., Kowalska M., Hluska T., Frébortová J., Galuszka P. Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation, *J. Exp. Bot.*, 2011, **62**(8): 2431–2452.
- Greer G.K., Dietrich M.A., De Vol J.A., Rebert A. The effects of exogenous cytokinin on the morphology and gender expression of *Osmunda regalis* gametophytes, *Am. Fern J.*, 2012, **102**(1): 32–46.
- Hwang I., Sheen J., Müller B. Cytokinin signaling networks, *Annual Review of Plant Biology*, 2012, **63**: 353–380.
- Kamada-Nobusada T., Sakakibara H. Molecular basis for cytokinin biosynthesis, *Phytochemistry*, 2009, **70**(4): 444–449.
- Kieber J.J., Schaller G.E. Cytokinins, *The Arabidopsis Book*, 2014, 11:e0168. doi:10.1199/tab.0168.
- Kholodny N.G. *J. Russ. Bot. Soc.*, 1924, **7**: 153–160. [Холодный Н.Г. О метаморфозе пластид в волосках подводных листьев у *Salvinia natans* // *Журн. Русск. бот. об-ва.* – 1924. – № 7. – С. 153–160].
- Matsuo S., Kikuchi K., Fukuda M., Honda I., Imanishi S. Roles and regulation of cytokinins in tomato fruit development, *J. Exp. Bot.*, 2012, **63**: 5569–5579.
- Menéndez V., Abul Y., Bohanec B., Lafont F., Fernández H. The effect of exogenous and endogenous phytohormones on the *in vitro* development of gametophyte and sporophyte in *Asplenium nidus* L., *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, **33**(6): 2493–2500.
- Murai N. Review: Plant growth hormone cytokinins control the crop seed yield, *Am. J. Plant Sci.*, 2014, **5**: 2178–2187.
- Musatenko L., Vedenicheva N., Vasyuk V., Generelova V., Martyn G., Sytnik K. Phytohormones in seedlings of maize hybrids differing in their tolerance to high temperatures, *Russian J. Plant Physiol.*, 2003, **50**(4): 499–504.
- Paul R.E., Chantrachit T. Benzyladenine and the vase life of tropical ornamentals, *Postharvest Biology and Technology*, 2001, **21**(3): 303–310.

- Pilate G., Sossountzov L., Miginiac E. Hormone levels and apical dominance in the aquatic fern *Marsilea drummondii* A. Br., *Plant Physiol.*, 1989, **90**: 907–912.
- Rijavec T., Dermastia M. Cytokinins and their function in developing seeds, *Acta Chimica Slovenica*, 2010, **57**(3): 617–629.
- Schaller G.E., Street I.H., Kieber J.J. Cytokinin and the cell cycle, *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2014, **21**: 7–15.
- Shcherbatiuk M.M., Babenko L.M., Sheyko O.A., Kosakivska I.V. *Modern Phytomorphology*, 2015, **7**: 129–133. [Шербатюк М.М., Бабенко Л.М., Шейко О.А., Косаківська І.В. Мікроструктура поверхні органів водної папороті *Salvinia natans* (L.) All. // *Modern Phytomorphology*. – 2015. – № 7. – С. 129–133].
- Spíchal L. Cytokinins – recent news and views of evolutionally old molecules, *Funct. Plant Biol.*, 2012, **39**(4): 267–284.
- Spíchal L., Raková N.Y., Riefler M., Mizuno T., Romanov G.A., Strnad M., Schmülling T. Two cytokinin receptors of *Arabidopsis thaliana*, CRE1/AHK4 and AHK3, differ in their ligand specificity in a bacterial assay, *Plant and Cell Physiology*, 2004, **45**: 1299–1305.
- Spiro M.D., Torabi B., Cornell C.N. Cytokinins induce photomorphogenic development in dark-grown gametophytes of *Ceratopteris richardii*, *Plant Cell Physiol.*, 2004, **45**(9): 1252–1260.
- Stirk W.A., Van Staden J. Occurrence of cytokinin-like compounds in two aquatic ferns and their exudates, *Environment and Experimental Botany*, 2003, **49**(1): 77–85.
- Vanková R. Cytokinin regulation of plant growth and stress responses. In: *Phytohormones: A window to metabolism, signaling and biotechnological applications*. Eds L.-S.P. Tran, S. Pal, New York; Heidelberg; Dordrecht; London: Springer Science + Business Media, 2014, pp. 55–80.
- Vedenicheva N.P., Musatenko L.I. *The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Ser. Biology*, 2008, **3**(15): 15–23. [Веденичева Н.П., Мусатенко Л.І. Участь цитокінінів у формуванні репродуктивних органів рослин з різним типом росту // *Вісник Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія*. – 2008. – **3**(15). – С. 15–23].
- Vedenicheva N.P., Sytnik K.M. *Reports of NAS of Ukraine*, 2013, **11**: 150–156. [Веденичева Н.П., Ситник К.М. Локалізація і динаміка цитокінінів у різних частинах рослин *Equisetum arvense* L. // *Доп. НАН України*. – 2013. – № 11. – С. 150–156].
- Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. *Plant Physiology and Genetics*, 2016, **4**(1): 3–15. [Веденичева Н.П., Косаківська І.В. Новітні аспекти дослідження цитокінінів: еволюція та взаємодія з іншими фітогормонами // *Физиология растений и генетика*. – 2016. – **48**(1). – С. 3–15].
- Yamane H., Watanabe M., Satoh Y., Takahashi N., Iwatsuki K. Identification of cytokinins in two species of Pteridophyte sporophytes, *Plant and Cell Physiology*, 1983, **24**(6): 1027–1031.
- Веденичева Н.П., Косаківська І.В. **Ендогенні цитокініни водної папороті *Salvinia natans* (Salviniaceae)**. – Укр. ботан. журн. – 2016. – **73**(3): 277–282.
- Институт ботаники імені М.Г. Холодного НАН України вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна
- Уперше досліджено ендогенні цитокініни в органах різноспорової однорічної папороті гідрофіта *Salvinia natans*. Методом високоефективної рідинної хроматографії ідентифіковано основні ізоформи фітогормону: зеатин (*транс*- і *цис*-форми), зеатинрибозид, зеатин-О-глюкозид, ізопентеніладенозин та ізопентеніладенін. Найвищий сумарний вміст активних вільних форм цитокінінів на початку розвитку спорофіту (стадія інтенсивного росту) зафіксовано у плаваючих ваях. Кон'югована форма зеатину з'являлася в органах на репродуктивній стадії розвитку після припинення росту папороті. Високий вміст цитокінінів притаманний спорокарпіям, у котрих активно формувались і дозрівали спори. Динаміка змін у спектрі та вмісті цитокінінів в органах *S. natans* відповідає стадіям розвитку папороті й опосередковано вказує на участь фітогормону в регуляції ростових і репродуктивних процесів. Розподіл цитокінінів між плаваючими та зануреними ваями засвідчив функціональну нерівнозначність цих органів і першочергову роль у продукуванні фітогормону плаваючих вай.
- Ключові слова:** *Salvinia natans*, цитокініни, онтогенез, ріст, розвиток.
- Веденичева Н.П., Косаковская И.В. **Эндогенные цитокинины водного папоротника *Salvinia natans* (Salviniaceae)**. – Укр. ботан. журн. – 2016. – **73**(3): 277–282.
- Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины ул. Терещенковская, 2, г. Киев, 01004, Украина
- Впервые изучены эндогенные цитокинины в органах разноспорового однолетнего папоротника-гидрофита *Salvinia natans*. Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии идентифицированы основные изоформы фитогормона: зеатин (*транс*- и *цис*-формы), зеатинрибозид, зеатин-О-глюкозид, изопентениладензин и изопентениладенин. Наиболее высокое суммарное содержание активных свободных форм цитокининов в начале развития спорофита (стадия интенсивного роста) зафиксировано в надводных ваях. Конъюгированная форма зеатина появлялась в органах на репродуктивной стадии развития папоротника, когда рост прекращался. Высокий уровень цитокининов определялся в спорокарпиях, где активно формировались и созревали споры. Динамика изменений в спектре и содержании цитокининов в органах *S. natans* соответствует стадиям развития папоротника и косвенно указывает на участие фитогормона в регуляции ростовых и репродуктивных процессов. Распределение цитокининов между плавающими и погруженными ваями свидетельствует о функциональной неравнозначности этих органов и первостепенной роли плавающих вай в продуцировании фитогормона.
- Ключевые слова:** *Salvinia natans*, цитокинины, онтогенез, рост, развитие.

Рекомендує до друку  
О.К. Золотарьова

Надійшла 28.01.2016