



doi: 10.15407/ukrbotj73.05.503

В.А. ВАСЮК, Р.В. ЛІХНЬОВСЬКИЙ, І.В. КОСАКІВСЬКА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України

вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна

phytohormonology@ukr.net

vasyuk@ukr.net

## ГІБЕРЕЛІНОПОДІБНІ РЕЧОВИНИ В ОНТОГЕНЕЗІ ВОДНОЇ ПАПОРОТІ *SALVINIA NATANS* (*SALVINIACEAE*)

Vasyuk V.A., Lichnevskiy R.V., Kosakivska I.V. **Gibberellin-like substances in ontogenesis of the water fern *Salvinia natans* (*Salviniaceae*)**. Ukr. Bot. J., 2016, 73(5): 503–509.

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

2, Tereshchenkivska Str., Kyiv, 01004, Ukraine

**Abstract.** The pattern of gibberellin-like substances accumulation and localization in organs of heterosporous annual water fern *Salvinia natans* at the various stages of ontogenesis was studied. For the first time, gibberellin GA<sub>3</sub>, which dynamics and localization allow to classify it as 'working' gibberellin, was identified in the fern organs using the high-performance chromatography – mass-spectrometry. The largest amount of free GA<sub>3</sub> was found in floating fronds while submerged ones showed insignificant accumulations of bound forms. At the stages of sporophyte growth and formation of sporocarps there was observed some increase in bound GA<sub>3</sub> forms content. Sporocarp accumulation was characterized by almost a fourfold increase in bound forms content. Predominance of gibberellins free forms over bound ones was reported for all organs and at all phenological phases while submerged fronds contained higher quantities of free forms. Dynamics of changes in gibberellins content in organs of *S. natans* corresponds with the fern development stages and indirectly indicate that the phytohormone is involved in the regulation of growth and reproduction processes.

**Key words:** *Salvinia natans*, gibberellins-like substances, ontogenesis, growth, development

### Вступ

Гібереліни — клас фітогормонів, що об'єднує понад 130 форм із широким спектром реакцій-відповідей, задіяних у життєвому циклі рослин різних систематичних груп. Головними біологічними функціями цих гормонів вважають участь у регуляції процесів проростання насіння, координацію поділу клітин та їхнього розтягу, детермінування статі, індукцію цвітіння квіткових рослин (Gupta, Chakrabarty, 2013; Gantait, Sinniah, 2015). Для різних видів рослин притаманний специфічний якісний і кількісний склад гіберелінів, який змінюється на певних стадіях росту й розвитку. У кожного виду існують домінуючі (активні, або «робочі») гібереліни, задіяні у фізіологічних процесах, і гібереліни, які є проміжними ланками синтезу цих фітогормонів (Kulaeva, Prokoptseva, 2004; Davière, Achard, 2013). Наявність гіберелінів у бактерій, грибів, спорових і насінневих рослин разом з уніфікованістю

їхніх основних структурних елементів засвідчує, що синтез цих сполук відбувся на ранніх етапах еволюції. Папороті привертають особливу увагу дослідників у зв'язку з вивченням еволюційної історії рослинного царства, залишаючись при цьому найбільш дискусійною групою у систематиці та філогенії (Vandenbussche et al., 2007; Vasyuk, Kosakivska, 2015). Відомі дослідження гіберелінів у спорофітах деревоподібних папоротей *Cibotium glaucum* (Sm.) Hook. & Arn. й *Dicksonia antarctica* Labill., в яких уперше у вищих рослин знайдений ГК<sub>40</sub>. Загальна кількість гіберелінів у *Cibotium glaucum* перевищувала вміст останніх у *Dicksonia antarctica*, що опосередковано вказує на специфічність фітогормональної регуляції процесу розвитку спорофіту в різних видів папоротей (Yamane et al., 1988). Гіберелінам належить ключова роль у формуванні статі папоротей, вони активно впливають на розвиток гаметофіту (Tai-ping Sun, 2014; Reynante, 2014; Atallah, Banks, 2015). Водночас відкритими залишаються питання участі цих гормонів у

© В.А. ВАСЮК, Р.В. ЛІХНЬОВСЬКИЙ, І.В. КОСАКІВСЬКА, 2016

регуляції процесів росту спорофіту, їхньої взаємодії з іншими класами гормонів упродовж життєвого циклу судинних спорових рослин. Не досліджено розподіл гіберелінів між органами, їхню динаміку в онтогенезі, без чого неможливо скласти цілісну картину щодо особливостей функціонування гормонів у папоротей, і їх регуляторної ролі у ростових процесах цих рослин. Тому метою нашої роботи було ідентифікувати гібереліни, дослідити локалізацію та динаміку форм гормонів у вегетативних і генеративних органах різноспорової однорічної водної папороті *Salvinia natans* (L.) All. на різних етапах онтогенезу.

### Об'єкти та методи досліджень

Об'єктом дослідження була різноспорова папороть *Salvinia natans* – однорічний гідрофіт із коротким, горизонтальним, плаваючим, розгалуженим стеблом. Ваї кільчасто розміщені на стеблі по три, дві з них – невеликі плаваючі, на коротких черешках, третя – підводна, розсічена на коренеподібні тонкі сегменти, виконує здебільшого всмоктувальну функцію коренів. Розмножується *S. natans* вегетативно або спорами. Наприкінці вегетації на спорофіті утворюються спорокарпії, що розміщені по 3–8 шт. біля основи занурених вай; в макроспорангіях дозріває одна макроспора, в мікроспорангіях – численні мікроспори. У зимовий період спорофіт відмирає, спорокарпії опадають на дно, навесні оболонка спорокарпії розривається і спори спливають на поверхню водоймища, де відбувається розвиток спорофіту (Babenko et al., 2015). Рослини *Salvinia natans* збирали влітку в штучних водоймах Деснянського р-ну м. Києва, починаючи з червня 2015 р., з місячним інтервалом. Виокремлювали занурені (підводні) та плаваючі (надводні) ваї, а на заключному етапі розвитку спорофіту – спорокарпії. Досліджувалися такі стадії: перша – інтенсивного росту спорофіту (червень), друга – росту спорофіту (липень), третя – формування спорокарпіїв (серпень).

Для визначення гіберелінів рослинний матеріал гомогенізували, гібереліноподібні речовини (ГПР) екстрагували у 80%-му етиловому спирті. Водний залишок після випарювання спирту фракціонували етилацетатом і бутанолом (рН 2,8) для виділення вільних і зв'язаних форм ГПР. Тонкошарову хроматографію проводили в системі розчинників етилацетат : хлороформ : оцтова кислота (10 : 1 : 1).

За маркер використовували стандартний розчин гіберелової кислоти (Sigma, США). Активність ГПР визначали за методом біотесту (Agnistikova, 1966). Кількість ГПР встановлювали за допомогою калібрувальної кривої, побудованої за різними кількостями гіберелової кислоти (ГК<sub>3</sub>), і виражали в еквівалентах до ГК<sub>3</sub>. Зону, яка відповідала ГК<sub>3</sub>, з хроматографічної пластини елюювали етиловим спиртом з подальшим аналізом та ідентифікацією гормону методом високоефективної рідинної хромато-мас-спектрометрії. Для досліджень використовували рідинний хроматограф Agilent 1200 компанії Agilent Technologies (США). Хроматографічне розділення здійснене на колонці Eclipse XDB-C18 4,6 × 250 мм з розміром частинок 5 мкм у системі розчинників ацетонітрил : вода : оцтова кислота (20 : 79,9 : 0,1). Швидкість подачі елюента – 0,5 мл/хв. Хроматографічні піки на виході з колонки реєстрували послідовно діодноматричним детектором G 1315B і мас-селективним детектором із комбінованим джерелом іонізації (ММ-ES-APCI) моделі 6120. Спектрограми записували в УФ-ділянці поглинання за довжини хвилі 200 нм. Детекцію ГК<sub>3</sub> на мас-селективному детекторі проводили в режимах SIM і Scan у Negative Polarity з напругою на фрагменторі 70В у діапазоні мас 100–400. Інші параметри роботи хромато-мас-спектрометра прийняті, як рекомендовано фахівцями Agilent. Контроль за параметрами, власне аналізом та обробку хроматограм здійснювали з використанням програмного забезпечення Chem Station, версія В.03.01 у режимі on line.

Досліди проводили у двох біологічних повторах, для кожного з яких окремо – три паралельні аналітичні визначення та середні квадратичні похибки цих значень. Результатом вважали середнє арифметичне одержаних даних у двох біологічних повторах за довірчої імовірності P = 0,95 з використанням програми Microsoft Excel.

### Результати досліджень та їх обговорення

Результати морфометричних досліджень представлені у табл. 1. Зафіксоване збільшення розмірів і маси рослин відбувалося за рахунок утворення нових плаваючих і занурених вай (по 4–5 пар вай у рослини на початку дослідження і до 8–9 пар – на останніх етапах росту), водночас розмір

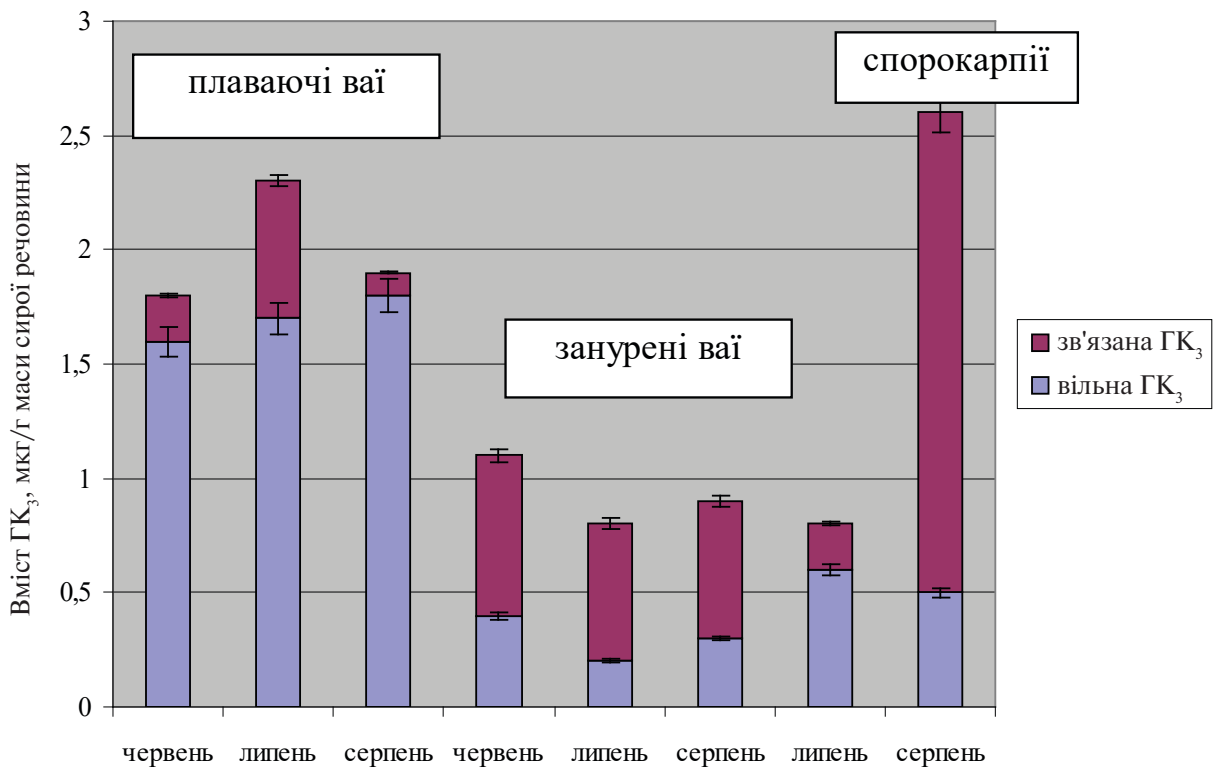


Рис. 1. Вміст ГК<sub>3</sub> у плаваючих і занурених ваях та спорокарпіїх папороті *Salvinia natans* на різних стадіях розвитку спорофіта

Fig. 1. GA<sub>3</sub> content in underwater and floating fronds and sporocarps of *Salvinia natans* at different stages of sporophyte development

сформованих вай залишався незмінним упродовж усього онтогенезу.

Визначення вмісту ГПР методом біотестів виявило переважання вільних форм гіберелінів над зв'язаними на всіх етапах розвитку в усіх органах рослини, проте рівень вільних форм фітогормону був вищим у занурених ваях (табл. 2). Вірогідно, саме вони активно продукують гібереліни і є донором фітогормону для плаваючих вай. У вищих рослин місцем синтезу ГПР вважаються апекси та

молоді листки, а органи, які ростуть, відрізняються високим вмістом фітогормону (Muromtsev et al., 1987; Yamaguchi, 2008). Виявлене нами на стадіях онтогенезу папороті збільшення концентрації ГПР відповідало динаміці ростових процесів, причому найвищий вміст вільних і зв'язаних форм гормону зафіксований у скупченнях спорокарпіїв у вересні (табл. 2).

Локалізація ГК<sub>3</sub>, ідентифікованої методами ВЕРХ-МС, відрізнялася від характеру накопичення

Таблиця 1. Морфометричні показники *Salvinia natans* в онтогенезі  
Table 1. Morphometric characteristics of *Salvinia natans* in ontogenesis

Стадії розвитку папороті	Ціла рослина		Плаваючі ваї				Занурені ваї	
	маса (мг)	довжина (мм)	одна ваї		ваї всієї рослини		маса (мг)	довжина (мм)
			маса (мг)	довжина (мм)	маса (мг)	довжина (мм)		
Інтенсивний ріст спорофіту (червень)	345,1±20,1	45,1±2,1	12,2±0,8	8,1±0,4	220,3±11,1	45,1±2,1	97,1±5,2	42,1±2,1
Ріст спорофіту (липень)	474,1±18,2	53,3±3,0	13,3±0,7	9,0±0,4	283,0±10,2	53,2±3,0	164,3±8,1	43,4±3,2
Формування спорокарпіїв (серпень)	794,2±39,1	62,2±3,1	14,4±0,7	11,0±0,6	401,1±18,1	62,3±3,1	163,2±7,3	41,3±2,3
Відмирання вегетативних органів: спорокарпії (вересень)	діаметр спорокарпіїв 1,5±0,06 мм							

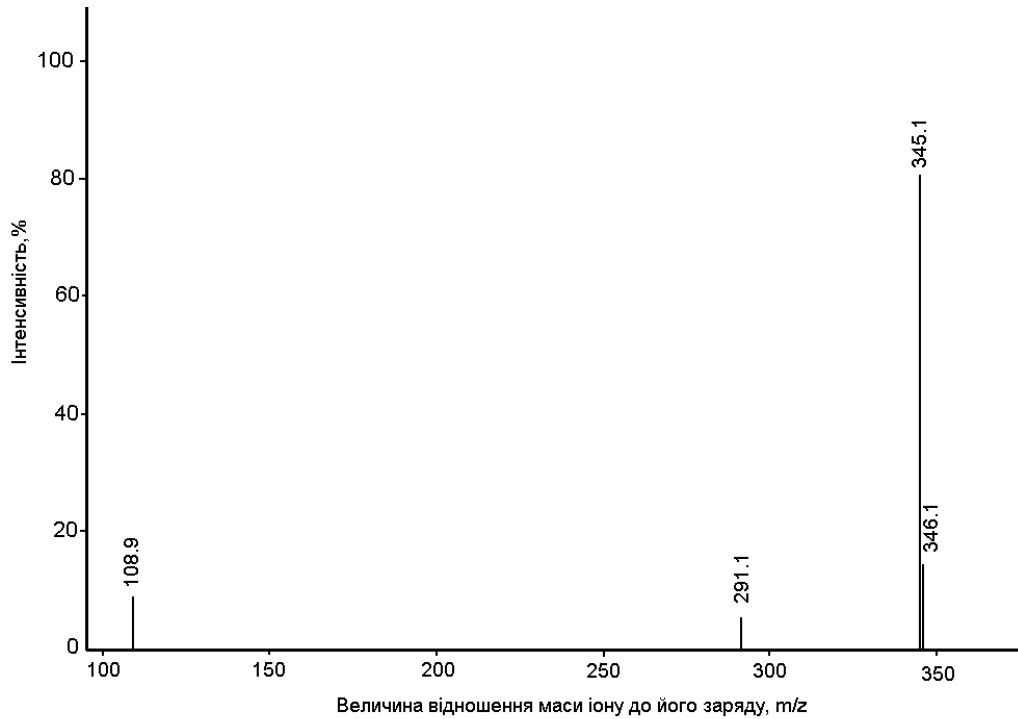


Рис. 2. Мас-спектр ГК<sub>3</sub>, що містить кластер молекулярного іону (m/z = 345) та фрагментарні іони (m/z = 291, m/z = 109), одержаний під час хроматографічного розділення та ідентифікації суміші з плаваючих вай папороті *Salvinia natans*

Fig. 2. GA<sub>3</sub> mass-spectrum that includes the cluster of molecular ion (m/z = 345) and fragmentary ions (m/z = 291, m/z = 109), obtained during chromatographic separation and identification of a mixture from floating fronds of the fern *Salvinia natans*

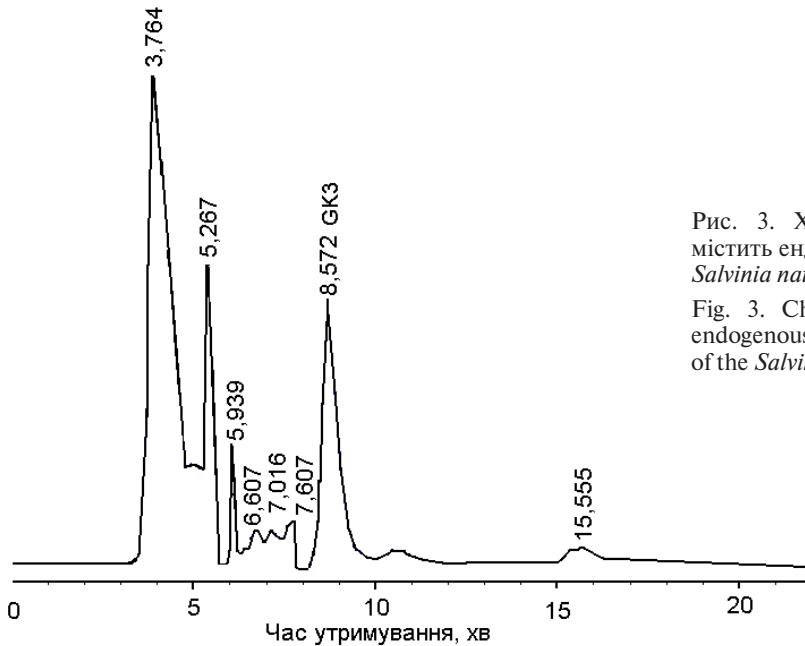


Рис. 3. Хроматограма розділення суміші, що містить ендогенну ГК<sub>3</sub>, одержану з плаваючих вай *Salvinia natans* на стадії інтенсивного росту

Fig. 3. Chromatographic separation that contains endogenous GA<sub>3</sub> content obtained from floating fronds of the *Salvinia natans* during its intensive growth

ГПР у ваях папороті (рис. 1–3). Найвищий вміст вільного фітогормону на всіх етапах онтогенезу був у плаваючих ваях. Для занурених вай зареєстровано переважання зв'язаних форм над вільними. Під час росту і розвитку спорокарпіїв спостерігалось зростання зв'язаних форм ГК<sub>3</sub>, функціональна активність якої, вірогідно, подібна до гіберелінів у насінні квіткових рослин, де вони беруть активну участь у процесах проростання. Їхня дія проявляється двома способами: по-перше, шляхом збільшення потенціалу росту зародка і, по-друге, – індукуванням гідролітичних ферментів (Kucera et al., 2005) Динаміка накопичення та локалізація ГК<sub>3</sub> у папороті дають підстави віднести її до групи «робочих» гіберелінів. Визначити локалізацію домінуючих «робочих» гіберелінів, задіяних у регуляції фізіологічних процесів рослин, доволі складно (Davière, Achard, 2013; Gupta, Chakrabarty, 2013). Існує певний набір гіберелінів, притаманний рослинам різних класів. Однак фізіологічна дія гормону залежить від багатьох факторів, серед яких – кількість самого фітогормону та його співвідношення з іншими класами активних сполук, фаза онтогенезу, вид рослини, абіотичні та біотичні впливи тощо (Sytnik et al., 2003). Біологічно найактивнішими гіберелінами вважають ГК<sub>1</sub>, ГК<sub>3</sub> та ГК<sub>4</sub> (Yamaguchi, 2008), але спектр гіберелінів, фізіологічна дія яких вивчається, весь час розширюється, що, певно, пов'язане зі ступенем досконалості методів і метою дослідників. Зокрема, в листках пшениці ідентифіковані у зв'язаному стані ГК<sub>1</sub>, ГК<sub>3</sub> і ГК<sub>4+7</sub>, тоді як у прапорцевому листку виявлена вільна форма ГБ<sub>9</sub>, від активності якої залежить розмір стебла (Karnachuk et al., 2003). У листках томату ідентифіковані ГК<sub>1</sub>, ГК<sub>3</sub>, ГК<sub>4</sub> і встановлено їхній вплив на ростові процеси (Grünzweig et al., 1997). У таких вищих рослин, як кукурудза, горох, пшениця та рис, ріст стебла регулюється ГК<sub>1</sub>, однак відомо, що і ГК<sub>3</sub> також активно стимулює ріст стебла (Phinney, Spray, 1982; Ross et al., 1989; Gaskin et al., 2001; та ін.).

Вивчення гіберелінів у папороті *S. natans* до цього часу не проводилось. У наших дослідженнях встановлена схожість між якісним складом ГПР у плаваючих і занурених ваях папороті. Високий вміст фітогормонів упродовж онтогенезу опосередковано вказує на участь гіберелінів у рості та розвитку папороті. В роботах інших авторів, присвячених дослідженню фітогормонів

**Таблиця 2. Вміст гібереліноподібних речовин у ваях і спорокарпіїх *Salvinia natans* в онтогенезі (мкг/г маси сирої речовини в еквіваленті до ГК<sub>3</sub>)**

**Table 2. Content of gibberellin-like substances in fronds and sporocarps of *Salvinia natans* in ontogenesis (mkg/g fresh mass in equivalent of GA<sub>3</sub>)**

Стадії розвитку папороті	Органи	Фракції гібереліноподібних речовин (ГПР)	
		етилацетатна (вільні ГПР)	бутанольна (зв'язані ГПР)
Інтенсивний ріст спорофіту (червень)	плаваючі ваї	1,24±0,06	0,71±0,04
	занурені ваї	1,41±0,07	0,52±0,03
Ріст спорофіту (липень)	плаваючі ваї	1,23±0,06	0,32±0,02
	занурені ваї	2,33±0,12	0,73±0,04
Формування спорокарпіїв (серпень)	плаваючі ваї	1,54±0,08	0,81±0,04
	занурені ваї	5,71±0,29	0,24±0,01
	спорокарпії	1,32±0,07	0,72±0,04
Відмирання вегетативних органів (вересень)	скупчення спорокарпіїв	7,72±0,39	3,39±0,12

спорових рослин, наголошувалося, що екстракти бурих (*Sargassum wightii* Greville ex J. Agardh) та зелених (*Ulva lactuca* L.) водоростей містили високі концентрації гіберелінів (Sivasangari Ramya et al., 2010). Підтверджена участь цих гормонів у регуляції ростових процесів в окремих видів бурих і червоних водоростей-макрофітів (Tarakhovskaia et al., 2007). У попередніх наших дослідженнях повідомлялося про значний рівень ГПР (до 5,0 мкг/г м.с.р.) у спорофіті *Equisetum arvense* L. (Vasyuk, Kosakivska, 2015). Плаваючі ваї містять більше вільної ГК<sub>3</sub> порівняно із зануреними, кількість зв'язаної форми зростає майже вчетверо у скупченнях спорокарпіїв, що відповідає стадії переходу спор до стану спокою і подальшому проростанню та розвитку гаметофіту. Відомо, що у спорових рослин гібереліни контролюють процеси проростання спор (Anterola et al., 2009, Zhang, Dai, 2010). У зв'язку з цим використання екзогенних гіберелінів для оптимізації проростання спор і формування гаметофіту папоротей у культурі *in vitro* є перспективним.

## Висновки

Уперше з використанням метода вискоелективного рідинної хроматографії-мас-спектрометрії (ВЕРХ-МС) в органах *S. natans* ідентифіковано гібереліни ГК<sub>3</sub>, динаміка вмісту та локалізація якого дають змогу віднести гормон до групи «робочих» гіберелінів. Виявлено, що у спорофіті концентрація

вільних форм ГК<sub>3</sub> і гібереліноподібних речовин переважала над вмістом кон'югованих. У процесі формування та дозрівання спор вміст ГПР і кон'югованої ГК<sub>3</sub> у спорокарпях зростає. Характер розподілу ГПР в органах папороті поки унеможливує остаточне визначення основного місця синтезу гіберелінів, проте зрозуміло, що воно відмінне від такого у вищих рослин, в яких донором гіберелінів вважається наземна частина.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Agnistikova V.N. *Metody opredeleniya rehulyatorov rosta rastenyi u herbysyudov*, Moscow: Nauka, 1966, 93 pp. [Агнстикова В.Н. *Методы определения регуляторов роста растений и гербицидов*. – М.: Наука, 1966. – 93 с.].
- Anterola A., Shanle E., Mansouri K., Shuette S., Renzaglia K. Gibberellin precursor is involved in spore germination in the moss *Physcomitrella patens*, *Planta*, 2009, **229**(4): 1003–1007.
- Atallah N.M., Banks J.A. Reproduction and the pheromonal regulation of sex type in fern gametophytes, *Plant Sci.*, 2015, **6**:100–107.
- Babenko L.M., Sheyko O.A., Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P., Negretskiy V.A., Vasheka O.V. *The Bulletin of Kharkiv National Agrarium University*. Ser. Biology, 2015, **1**(34): 80–103. [Бабенко Л.М., Шейко О.А., Косаківська І.В., Веденічева Н.П., Негретький В.А., Вашека О.В. Структурно-функціональні особливості папоротеподібних (*Polypodiophyta*) // *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту*. Сер. Біологія. – 2015. – **1**(34). – С. 80–103].
- Davière J.M., Achard P. Gibberellin signaling in plants, *Development*, 2013, **140**: 1147–1151.
- Gantait S., Sinniah U.R., Ali N., Sahu N.C. Gibberellins a multifaceted hormone in plant growth regulatory network, *Curr. Protein Pept. Sci.*, 2015, **16**(5): 406–412.
- Gaskin P., Kobayashi M., Spray C.R., Phinney B.O., MacMillan J. Gibberellin metabolism in maize: The stepwise conversion of gibberellin A<sub>12</sub>-aldehyde to gibberellin A<sub>20</sub>, *Plant Physiol. Rockville*, 2001, **115**: 413–418.
- Grünzweig J.M., Katan J., Wodner M., Ben-Tal Y. Endogenous gibberellins in tomato foliage (*Lycopersicon esculentum*), *Phytochemistry*, 1997, **46**(5): 811–815.
- Gupta R., Chakrabarty S. Gibberellic acid in plant, *Plant Signal Behav.*, 2013, **8**(9): e25504. Publ. online 2013 Jun 28. doi: 10.4161/psb.25504 PMID: PMC4002599.
- Karnachuk R.A., Vayshlya O.B., Dorofeev V.Y., *Fiziol. rast.*, 2003, **50**(2): 265–270. [Карначук Р.А., Вайшла О.Б., Дорофеев В.Ю. Влияние условий выращивания на гормональный статус и урожайность высокорослой и карликовой линии пшеницы // *Физиол. раст.* – 2003. – **50**(2). – С. 265–270].
- Kucera B., Cohn M.A., Leubner-Metzger G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination, *Seed Sci. Res.*, 2005, **15**: 281–307.
- Kulaeva O.N., Prokoptseva O.S. *Biochimija*, 2004, **69**(3): 293–311. [Кулаева О.Н., Прокопцева О.С. Новейшие достижения в изучении механизма действия фитогормонов // *Биохимия*. – 2004. – **69**(3). – С. 293–311].
- Muromtsev G.S., Chkanikiv G.C., Kulaeva O.N., Gamburg K.Z. *Osnovy khimicheskoy rehulyatsyi rosta u produktyvnosti rastenyi*, Moscow: Ahropromizdat, 1987, 383 pp. [Муромцев Г.С., Чкаников Д.Г., Кулаева О.Н., Гамбург К.З. *Основы химической регуляции роста и продуктивности растений*. – М.: Агропромиздат, 1987. – 383 с.].
- Phinney B.O., Spray C. Chemical genetics and gibberellin pathway in *Zea mays* L. In: *Plant growth substances*, London: Acad. Press, 1982, pp. 101–110.
- Reynante L. O. Antheridiogen determines sex in ferns via a spatiotemporally split gibberellin synthesis pathway, *Science*, 2014, **346**(6208): 469–473.
- Ross S.D., Pharis R.P. Binder W.D. Growth regulators and conifers: their physiology and potential uses in forestry. In: *Plant growth regulating chemicals*. Ed. L.G. Nickell, Boca Raton: CRC Press, 1989, vol. 2, pp. 35–78.
- Sivasangari Ramya S., Nagaraj S., Vijayanand N. Biofertilizing efficiency of brown and green algae on growth, biochemical and yield parameters of *Cyatopsis tetragonolaba* (L.) Taub., *Rec. Res. Sci. and Technol.*, 2010, **2**(1): 45–52.
- Sytnnik K.M., Musatenko L.I., Dasyuk V.A., Vedenicheva N.P., Generalova V.N., Martin G.I., Nesterova A.N. *Hormonalnyi kompleks roslin ta hrybi*, Kyiv: Akadempereodika, 2003, 186 pp. [Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Васюк В.А., Веденічева Н.П., Генералова В.М., Мартин Г.Г., Несторова А.Н. *Гормональний комплекс рослин та грибів*. – К.: Академперіодика, 2003. – 186 с.].
- Tai-ping Sun. Sex and the single fern: Separation of the synthesis and sensing of a signaling molecule controls sex in ferns, *Science*, 2014, **346**(6208): 423–424.
- Tarakhovskaia E.R., Maslov Yu.I., Shishova M.F. *Fiziol. rast.*, 2007, **54**(2): 186–194. [Тараховская Е.Р., Маслов Ю.И., Шишова М.Ф. Фитогормоны водорослей // *Физиол. раст.* – 2007. – **54**(2). – С. 186–194].
- Vandenbussche E., Fierro A.S., Wiedemann G., Reski R., Van Der Straeten D. Evolutionary conservation of plant gibberellin signalling pathway components, *BMC Plant Biology*, 2007, **7**: 65. doi:10.1186/1471-2229-7-65.
- Vasyuk V.A., Kosakivska I.V. *Ukr. Bot. J.*, 2015, **72**(1): 65–72. [Васюк В.А., Косаківська І.В. Гібереліни папоротей: участь у регуляції фізіологічних процесів // *Укр. ботан. журн.* – 2015. – **72**(1). – С. 65–72].
- Yamaguchi S. Gibberellin metabolism and its regulation, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2008, **59**: 225–251.
- Zhang Zh., Dai Sh. Effect of environmental factors on fern spore germination, *Acta Ecol. Sinica*, 2010, **30**(7): 1882–1893.

Рекомендує до друку  
О.К. Золотарьова

Надійшла 10.02.2016

Васюк В.А., Ліхнівський Р.В., Косаківська І.В.  
**Гібереліноподібні речовини в онтогенезі водної папороті**  
*Salvinia natans (Salviniaceae)*. – Укр. ботан. журн. –  
2016. – 73(5): 503–509.

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

Досліджено характер акумуляції та локалізації гібереліноподібних речовин (ГПР) в органах різноспорової однорічної папороті-гідрофіта *Salvinia natans* на різних етапах онтогенезу. Вперше методом високоефективної рідинної хроматографії-мас-спектрометрії (ВЕРХ-МС) в органах папороті ідентифіковано гіберелін ГК<sub>3</sub>, динаміка і локалізація якого дають підстави віднести його до групи «робочих» гіберелінів. Найбільша кількість вільної ГК<sub>3</sub> знайдена у плаваючих ваях, тоді як у занурених зареєстровано незначне накопичення зв'язаних форм. На стадіях росту спорофіту та формування спорокарпіїв спостерігалось збільшення вмісту зв'язаних форм ГК<sub>3</sub>. У скупченнях спорокарпіїв кількість зв'язаних форм зростала майже в 4 рази. Переважання вільних форм ГПР над зв'язаними зафіксовано в усіх органах і на всіх фенологічних фазах, проте занурені ваї відрізнялися більшою кількістю вільних форм. Динаміка змін у вмісті ГПР в органах *S. natans* відповідає стадіям розвитку папороті й опосередковано вказує на участь фітогормону в регуляції ростових і репродуктивних процесів.

**Ключові слова:** *Salvinia natans*, гібереліноподібні речовини, онтогенез, ріст, розвиток

Васюк В.А., Лихневский Р.В., Косаковская И.В.  
**Гибберелиноподобные вещества в онтогенезе водного папоротника**  
*Salvinia natans (Salviniaceae)*. – Укр. ботан. журн. – 2016. – 73(5): 503–509.

Інститут ботаніки імені Н.Г. Холодного НАН України  
ул. Терещенковская, 2, г. Киев, 01004, Украина

Изучен характер аккумуляции и локализации гибберелиноподобных веществ (ГПВ) в органах разноспорового папоротника-гидрофита *Salvinia natans*. Впервые методом высокоэффективной жидкостной хроматографии-мас-спектрометрии (ВЭРХ-МС) идентифицирована ГК<sub>3</sub>, которую можно считать одним из «рабочих» гибберелинов. Наибольшее количество свободной ГК<sub>3</sub> найдено в плавающих ваях, тогда как в погруженных зарегистрировано незначительное накопление связанных форм. На стадиях роста спорофита и формирования спорокарпиев наблюдалось увеличение содержания связанных форм ГК<sub>3</sub>. В скоплениях спорокарпиев количество связанных форм возрастало почти в 4 раза. Превалирование свободных форм ГПР над связанными зафиксировано во всех органах и на всех фенологических фазах, однако погруженные ваи отличались большим количеством свободных форм. Динамика изменений в содержании ГПВ в органах *S. natans* соответствует стадиям развития папоротника и опосредованно указывает на участие фитогормона в регуляции ростовых и репродукционных процессов.

**Ключевые слова:** *Salvinia natans*, гибберелиноподобные вещества, онтогенез, рост, развитие