



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.02.167>

RESEARCH ARTICLE

Вплив екзогенних фітогормонів та сульфату цинку на морфофізіологічні характеристики *Salvinia natans* (Salviniaceae)

Ірина В. КОСАКІВСЬКА , Леся В. ВОЙТЕНКО * , Ніна П. ВЕДЕНИЧОВА ,
Валентина А. ВАСЮК , Микола М. ЩЕРБАТЮК , Катерина О. РОМАНЕНКО 

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України,
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

* Автор для листування: lesyavoytenko@gmail.com

Реферат. Папороті-гідрофіти родини *Salviniaceae* належать до перспективних для очистки та біотестування водойми видів рослин. Представники роду *Salvinia* відзначаються високими темпами росту, адаптивністю та стійкістю до несприятливих екологічних чинників, здатні адсорбувати полутанти. Ефективним прийомом регулювання росту і розвитку рослин є обробка їх екзогенними фітогормонами. У лабораторних умовах ми дослідили вплив фітогормонів і сульфату цинку на морфофізіологічні характеристики молодих спорофітів *Salvinia natans*. У фазу інтенсивного росту за додавання до середовища вегетації екзогенної абсцизової кислоти (АБК) у концентрації 10^{-5} М накопичення біомаси спорофіту *S. natans* пригнічувалось, тоді як гіберелова кислота (ГК₃) і цитокініни (кінетин або зеатин) у концентрації 10^{-6} М та індоліл-3-оцтова кислота (ІОК) у концентрації 10^{-5} М індукували незначне її зростання. У спорофітів *S. natans*, які вирощувались у середовищі, що містило 228, 114, 57, 28,5 та 14,25 мг цинку у складі сульфату цинку на літр води, вже на другу добу культивування були виявлені ознаки хлорозу плаваючих вай, а у подальшому — ознаки некрозу; відбулось зменшення вмісту фотосинтетичних пігментів. За зростання концентрації цинку спостерігалось зменшення біомаси спорофіту від 9,6% до 51%. Додавання фітогормонів одночасно з сульфатом цинку у найвищій його концентрації частково усувало негативну дію металу, зменшувало деградацію біомаси та підтримувало життєздатність спорофітів. У фенотипі папороті зафіксовано якісні зміни, які демонструють біотоксичність надмірних концентрацій цинку і у перспективі дозволяють використовувати *Salvinia natans* як біоіндикатор забрудненості водойми.

Ключові слова: *Salvinia natans*, пігменти, ростові показники, фітогормони, цинк

Вступ

Антропогенне навантаження, інтенсивне промислове виробництво і незбалансована екологічна політика призвели до серйозного забруднення

навколишнього середовища. Особливо згубному впливу піддаються водойми, оскільки великі, індустріально розвинені регіони розташовані на берегах водосховищ і річок. Водночас у межах міст, навіть невеликі замкнуті водойми

ARTICLE HISTORY. Submitted 11 October 2023. Revised 29 November 2023. Published 29 April 2024

CITATION. Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Vedenicheva N.P., Vasyuk V.A., Shcherbatiuk M.M., Romanenko K.O. The influence of exogenous phytohormones and zinc sulfate on the morpho-physiological characteristics of *Salvinia natans* (Salviniaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 81(2): 167–180. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.02.167>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2024

© Publisher PH "Akadempriodyka" of the NAS of Ukraine, 2024

This is an open access article under the CC BY license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

забруднюються відпрацьованими газами автотранспорту та кислотними опадами. Останнім часом значну увагу приділяють екологічним методам очищення забрудненого середовища, зокрема фітореMediaції, механізм якої полягає в поглинанні рослиною полютантів, накопиченні їх у тканинах, розкладанні та трансформації в нешкідливі форми (Favas et al., 2017; Yadav et al., 2018; Vidal et al., 2019; Mustafa, Hayder, 2021). Початковим етапом фітореMediaції є скринінг рослин — ефективних накопичувачів важких металів та інших забруднювачів. Для цього відбирають стійкі до забруднень види рослин з високою швидкістю росту, які легко збирати та обробляти (Stefani et al., 2011). Серед водних рослин виокремлюють такі, що поглинають і розкладають нітрати, фосфати, важкі метали тощо (Pang et al., 2023). Повідомлялось про успішне використання водних макрофітів для очищення сільськогосподарських, побутових і промислових стічних вод (Hauwa, Gasim, 2021). Папороті-гідрофіти, зокрема представники родини *Salviniaceae*, належать до перспективних для очистки водойм видів рослин. Так, у низці досліджень доведено доцільність використання *Salvinia natans* (L.) All. для очистки водойм від солей хрому (Cr) та цинку (Zn) (Dhir et al., 2008), іонів амонію NH_4^+ і нітритів NO_2^- (Laabassi, Boudehane, 2019), гербіцидів ауксинової природи (Dolui et al., 2021), сполук алюмінію (Mandal et al., 2013) та азотвмісних барвників (Ohtani et al., 2020). Ця папороть має ефективну антиоксидантну систему, яка забезпечує мінімальні внутрішньоклітинні пошкодження від впливу полютантів (Pandey et al., 2016).

Представники роду *Salvinia* Ség. відзначаються високими темпами росту, адаптивністю та стійкістю до несприятливих екологічних чинників (Kosakivska et al., 2022a). *Salvinia natans* (сальвінія плаваюча) розповсюджена в Україні однорічна папороть-гідрофіт із літньо-зеленим феноритмотипом (Dubyna et al., 2003). Росте на межі повітряного і водного середовищ, характеризується гетерофілією — різною будовою плаваючих і занурених у товщу води фотосинтезуючих органів — вай. Занурені ваї за морфологічною будовою нагадують корені (Shcherbatiuk et al., 2015; Shcherbatiuk et al., 2016). У межах свого ареалу в зоні помірного клімату вид трапляється спорадично. Розповсюджений у мезоевтрофних і евтрофних прісноводних замкнутих

або слабопроточних водоймах з мулисто-піщаним дном. В Україні *S. natans* трапляється у водоймах долин Дніпра, Десни, Сіверського Донця, Південного Бугу, Дністра, Дунаю, Ужа, Латориці, Боржави, штучних водосховищах Дніпровського каскаду, а також у ставках Лісостепу та Степу (Dubyna, 2009). Пом'якшення клімату призводить у Європі до масового розвитку популяцій та швидкого зростання рослин (Gałka, Szmeja, 2013; Bezsmeretna et al., 2020). Життєвий цикл сальвінії представлений двома незалежними поколіннями: нестатевим — спорофітом і статевим — гаметофітом. Дорослий спорофіт сальвінії характеризується клональною будовою, формується шляхом утворення нових модулів, які розвиваються навколо центральної (найстарішої) частини рослини радіально. Розростання модулів клону відбувається подібно до росту бічних гілок у вищих рослин (Babenko et al., 2019). Сучасні кліматичні умови призвели до подовження періоду росту спорофіту *S. natans*, у результаті чого збільшилась кількість вегетативних поколінь від п'яти і більше, замість двох чи трьох, як раніше. Це сприяє поширенню папороті, її експансії на нові території (Seastedt, 2009). Значна швидкість росту, простота обробки, поширення та стійкість до різних шкідливих речовин, а також здатність до гіперакумуляції полютантів сприяють успішному використанню *S. natans* для фітореMediaції забруднених водойм (Dhir, Srivastava, 2013).

Регуляція росту та розвитку рослин відбувається за допомогою фітогормонів — низькомолекулярних сигнальних сполук, які функціонують у клітинах в наднизьких концентраціях. Фітогормони взаємодіють між собою за допомогою складної мережі тісно переплетених шляхів біосинтезу, метаболізму, транспорту й сигналіngu, вони беруть участь у формуванні реакції-відповіді на зовнішні впливи, в тому числі на дію важких металів (Munné-Bosch, Müller, 2013; Liu et al., 2017; Kosakivska et al., 2022). Раніше поряд з дослідженням мікроструктури поверхні, ультраструктури клітин плаваючих і занурених вай (Shcherbatiuk et al., 2015, 2016) та особливостей функціонування фотосинтетичного апарату *S. natans* (Kosakivska et al., 2018) було проаналізовано фітогормональний баланс в органах спорофіту на різних стадіях онтогенезу (Phytohormonal system, 2019). Результати такої роботи засвідчили першочергову роль фітогормонів у

регуляції ростових і репродуктивних процесів папороті.

Цинк є необхідним мікроелементом для нормального перебігу процесів росту та розвитку рослин і тварин. Іони цього металу активують РНК- та ДНК-полімерази, за його дефіциту порушується загальний синтез протеїнів. Цинк, як і магній, необхідний для стабілізації структури рибосом (Hafeez et al., 2013; Mousavi et al., 2013). Іони цинку входять до складу активних центрів протеаз, амінопептидаз і карбоксипептидаз, які каталізують розщеплення протеїнів, також містяться в активних центрах багатьох дегідрогеназ, активують ізомеразу та альдолазу (Nosamani et al., 2020). Супероксиддисмутаза, що каталізує детоксикацію активної форми кисню O_2^- , містить іони цинку та міді (Han et al., 2019). Важлива роль в синтезі попередника ауксину — амінокислоти триптофану належить іонам цинку. Однак надвисокі його концентрації в ґрунті або водоймах поблизу свинцево-цинкових виробництв і заводів чорної металургії, а також у містах діють на рослини токсично: корені припиняють рости в довжину, а через порушення обміну заліза на молодому листку досить швидко виникають ознаки хлорозу. За дуже високих концентрацій цинку листки можуть повністю змінювати колір і відмирати (Khan, Khan, 2014; Balafrej et al., 2020). При надмірних концентраціях цинку в клітинах накопичення біомаси рослинами знижується внаслідок впливу на стан фотосинтетичних мембран і протеїнів (Zhao et al., 2012; Beyer et al., 2013; Ebbs et al., 2015) та впливу на мінеральне живлення, особливо через біодоступність іонів калію (Hafeez et al., 2013). Як двовалентний метал, котрий не проявляє окисно-відновних властивостей, цинк опосередковано виступає в ролі окислювального стресора. Так, він створює дефіцит глутатіону, зв'язується з сульфгідрильними групами протеїнів, інгібує антиоксидантні ензими або індукуює ензими, що продукують активні форми кисню (АФК), зокрема НАДФН-оксидазу (Vielein et al., 2013). Реакція рослини на надлишок цинку залежить від таких факторів як рівень доступності води, рН ґрунту та наявність інших хімічних елементів у воді чи ґрунтового розчину (Kots, Peterson, 2005).

Ефективним прийомом регулювання росту та розвитку рослин є обробка екзогенними фітогормонами, яка пом'якшує негативний вплив

оточуючого середовища (Kosakivska et al., 2022b). Відомо, що фітогормони є інтегруючою ланкою сигнальних систем, які регулюють реакцію рослин на дію важких металів, а дослідження реакції-відповіді на їхній вплив має вирішальне значення для пошуку шляхів підвищення стресостійкості та продуктивності. Тому ми вважаємо, що з'ясування ефектів екзогенних фітогормонів на ріст папороті *S. natans* в умовах забруднення цинком може дати корисну інформацію для подальшої розробки способів очищення забруднених водойм шляхом фіторе mediaції.

Метою нашої роботи було вивчення впливу сульфату цинку на ростові характеристики та фотосинтетичний пігментний комплекс спорофіту *S. natans*, визначення оптимальних концентрацій екзогенних фітогормонів для інтенсифікації росту папороті за умов забруднення.

Матеріали та методи

Були досліджені спорофіти різноспорової водної папороті *Salvinia natans* (L.) All. Рослини збирали в червні 2022 та липні 2023 років на р. Прорва, біля с. Гнідин Бориспільського р-ну, Київської обл. Середньомісячна температура повітря в червні під час відбору зразків становила 28 °С, води — 23 °С. Аналіз проб води на встановлення концентрації іонів цинку проводили за допомогою портативного фотометра Macherey-Nagel PF-12 Plus з програмно вбудованим у прилад методом для визначення концентрації цього металу. Номер робочого методу в інтерфейсі приладу — 5981. Перед вимірюванням показників до проб води об'ємом 5 мл додавали реактиви з тест-набору Macherey-Nagel № 5-98 (REF 931098) для визначення концентрації цинку відповідно до вказаної в інструкції послідовності щодо кількісного аналізу Zn^{2+} . Встановлено, що вміст іонів цинку в зразках води, відібраних з водойми, був нижче граничної межі чутливості методу, що складає $0,1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$.

Дизайн експерименту

Дослідження впливу екзогенних фітогормонів на ріст спорофіту *Salvinia natans*. Вивчали молоді спорофіти у фазу інтенсивного росту, які налічували 4–5 модулів, що склалися з плаваючих і занурених вай, прикріплених до горизонтального стебла. Рослини по 5 особин поміщали у скляні ємності об'ємом 250 мл,

Таблиця 1. Морфометричні показники спорофіту *Salvinia natans* на різних етапах культивування
 Table 1. Morphometric characteristics of sporophytes of *Salvinia natans* at different stages of cultivation

Варіант досліду	Кількість модулів	Довжина всієї рослини, см	Довжина вай, см		Біомаса вай, мг	
			плаваючі	занурені	плаваючі	занурені
Початок досліду	3	3,8±0,2	0,8±0,04	4,2±0,2	10±0,5	9±0,5
7 доба	4	4,5±0,2	0,8±0,04	4,4±0,2	11±0,6	9±0,5
14 доба	4–5	5,5±0,3	0,8±0,04	4,4±0,2	11±0,6	9±0,5

заповнені очищеною водопровідною водою з додаванням індоліл-3-оцтової (ІОК), абсцизової (АБК) або гіберелової (ГК₃) кислот і кінетину до концентрації 10⁻⁵ та 10⁻⁶ М. Їх вирощували впродовж 2 тижнів у вегетаційній камері (VÖTSCHE GmbH, ФРН) за температури +22 °С, освітлення 190 μmol · m⁻² s⁻¹, фотоперіоду 16/8 год (день/ніч) та відносної вологості повітря 65 ± 5%. Біометричні показники фіксували на початку експерименту та на 7-му і 14-ту доби культивування. Контролем були рослини, вирощені у воді без добавок. Визначали довжину плаваючих і занурених вай, масу сирової речовини (далі – біомасу) всієї рослини, оскільки ці параметри найбільше віддзеркалювали швидкість росту.

Дослідження впливу сульфату цинку на ріст спорофіту Salvinia natans. Спорофіти *S. natans* по 5 особин поміщали у скляні ємності об'ємом 250 мл, заповнені водними розчинами сульфату цинку різної концентрації (228, 114, 57, 28,5 та 14,25 мг/л води в перерахунку на чистий цинк). Окремо у розчини, які містили 228 та 14,25 мг/л сульфату цинку, додавали ГК₃ та зеатин до концентрації 10⁻⁶ М. Культивування тривало 7 діб, після чого фіксували морфометричні показники. За контроль були взяті рослини, вирощені у воді без добавок. Визначали довжину плаваючих та занурених вай, біомасу 5 рослин.

Дослідження вмісту фотосинтетичних пігментів. Фотосинтетичні пігменти екстрагували 80%-вим оцетоном і визначали за методом Wellburn (1994).

Статистичний аналіз

Досліди проводили в трьох біологічних і трьох аналітичних повторах. Результати представлені як середнє значення ± стандартна похибка. Відмінності в середніх значеннях аналізували за допомогою двофакторного дисперсійного аналізу ANOVA. Статистично значущими вважали тести з P < 0,05. Аналіз проводили за допомогою

програми Statistix v. 10.0 (Analytical Software, Tallahassee, FL, USA). Експериментальні дані відображали графічно з використанням програми Microsoft Excel (Redmond, USA).

Результати

Вплив екзогенних фітогормонів на морфометричні показники спорофіту *Salvinia natans*

У фазу інтенсивного росту збільшення розмірів спорофіту *S. natans* відбувалось за рахунок утворення нових пар плаваючих вай (модулів), тоді як довжина та біомаса окремих вай не змінювалась (табл. 1).

Додавання екзогенних фітогормонів до середовища культивування індукувало зміни в характері накопичення біомаси спорофіту папороті. Так, АБК в концентрації 10⁻⁵ М викликала зменшення маси папороті на 7-му та 14-ту добу вегетації порівняно з контролем на 6,7% та 3% відповідно. На 7-му добу показники біомаси рослин, що вирощувались на 10⁻⁶ М розчині АБК, не відрізнялися від контролю. В подальшому накопичення біомаси пригнічувалось, але меншою мірою, ніж за концентрації АБК 10⁻⁵ М. Кінетин в концентрації 10⁻⁵ М майже не впливав на накопичення біомаси, а в концентрації 10⁻⁶ М індукував її збільшення на 4,1%. Екзогенна ІОК стимулювала зростання біомаси. Ефективнішою виявилась концентрація гормону 10⁻⁵ М, за дії якої біомаса спорофіту перевищувала показник контролю на 2,8%. Додавання екзогенної ГК₃ також сприяло накопиченню біомаси. Ефективнішою виявилась концентрація 10⁻⁶ М, яка стимулювала зростання біомаси спорофіту на 1,8% порівняно з контролем (табл. 2).

Отже, у фазу інтенсивного росту за додавання у середовище вегетації екзогенної АБК пригнічувалось накопичення біомаси спорофіту *S. natans*, тоді як ГК₃ і кінетин (10⁻⁶ М) та ІОК (10⁻⁵ М) сприяли її збільшенню.

Таблиця 2. Вплив екзогенних фітогормонів на накопичення біомаси (мг) спорофіту *Salvinia natans* упродовж 14 діб культивуванняTable 2. Effect of exogenous phytohormones on accumulation (mg) of the biomass of sporophytes of *Salvinia natans* during 14 d cultivation

Варіант досліджу	Початок досліджу	7 доба	14 доба	Приріст біомаси на 14 добу культивування, %
Контроль (вода)	324±16,1	331±17,5	443±22,1	36,7
АБК 10 ⁻⁵ М	320±16,0	325±16,4	416±20,8	30,0
АБК 10 ⁻⁶ М	324±16,1	333±16,6	431±22,0	33,0
Кінетин 10 ⁻⁵ М	318±15,5	329±16,4	433±21,6	36,2
Кінетин 10 ⁻⁶ М	323±15,9	351±17,5	454±22,7	40,6
ІОК 10 ⁻⁵ М	324±16,0	352±17,6	452±22,6	39,5
ІОК 10 ⁻⁶ М	321±15,9	345±17,2	446±22,6	38,9
ГК ₃ 10 ⁻⁵ М	322±16,1	335±16,7	442±21,9	37,3
ГК ₃ 10 ⁻⁶ М	326±16,7	336±16,8	450±22,5	38,5

Таблиця 3. Вплив сульфату цинку та екзогенних фітогормонів на накопичення біомаси спорофітами *Salvinia natans*Table 3. Effect of zinc sulfate and exogenous phytohormones on biomass accumulation by sporophytes of *Salvinia natans*

Варіант досліджу	Початкова біомаса, г	Біомаса на 7-му добу, г	Зміна біомаси, %
Вода	1,53±0,08	1,81±0,09	+18,70
Зеатин	2,01±0,10	2,43±0,12	+22,60
ГК ₃	1,51±0,08	2,17±0,11	+43,10
Zn 228 мг/л	1,68±0,08	0,82±0,04	-51,00
Zn 114 мг/л	1,45±0,08	0,99±0,05	-31,73
Zn 57 мг/л	1,36±0,07	1,07±0,05	-21,37
Zn 28,5 мг/л	0,70±0,04	0,61±0,03	-12,90
Zn 14,25 мг/л	0,83±0,04	0,75±0,04	-9,60
Zn 228 + зеатин	1,44±0,08	1,18±0,06	-18,10
Zn 288 + ГК ₃	1,53±0,08	1,31±0,07	-14,40
Zn 14,25 + зеатин	0,91±0,05	0,77±0,04	-15,40
Zn 14,25 + ГК ₃	1,04±0,05	0,90±0,05	-13,50

Вплив сульфату цинку на морфометричні показники спорофіту *Salvinia natans*

У спорофітів *S. natans*, які вирощувались у середовищі з вмістом цинку в концентрації 228, 114, 57, 28,5 та 14,25 мг у складі сульфату цинку на літр води, вже на 2 добу культивування були виявлені ознаки хлорозу плаваючих вай (рис. 1). У подальшому до них додалися ознаки некрозу, поява коричнево-червоного забарвлення адаксіальної поверхні плаваючих вай та зменшення загальної біомаси спорофіту.

За високих концентрацій цинку на кінець експерименту (7 доба) симптоми отруєння ставали значно виразнішими. Із зростанням концентрації цинку припинявся ріст рослин, спостерігалось

зменшення біомаси спорофіту від 9,6 до 51% (табл. 3).

Сумісний вплив сульфату цинку та екзогенних гіберелової кислоти і цитокініну на накопичення біомаси спорофіту *Salvinia natans*

Сумісну дію екзогенних фітогормонів і цинку вивчали за найвищої (228 мг/л) і найнижчої (14,25 мг/л) концентрацій цинку. Наші дослідження показали, що культивування спорофітів *S. natans* на розчинах зеатину та ГК₃ (10⁻⁶ М) індукувало зростання біомаси відповідно на 3,9% та 24,46% (табл. 3). Додавання фітогормонів у розчини з високою концентрацією сульфату цинку частково усувало негативну дію

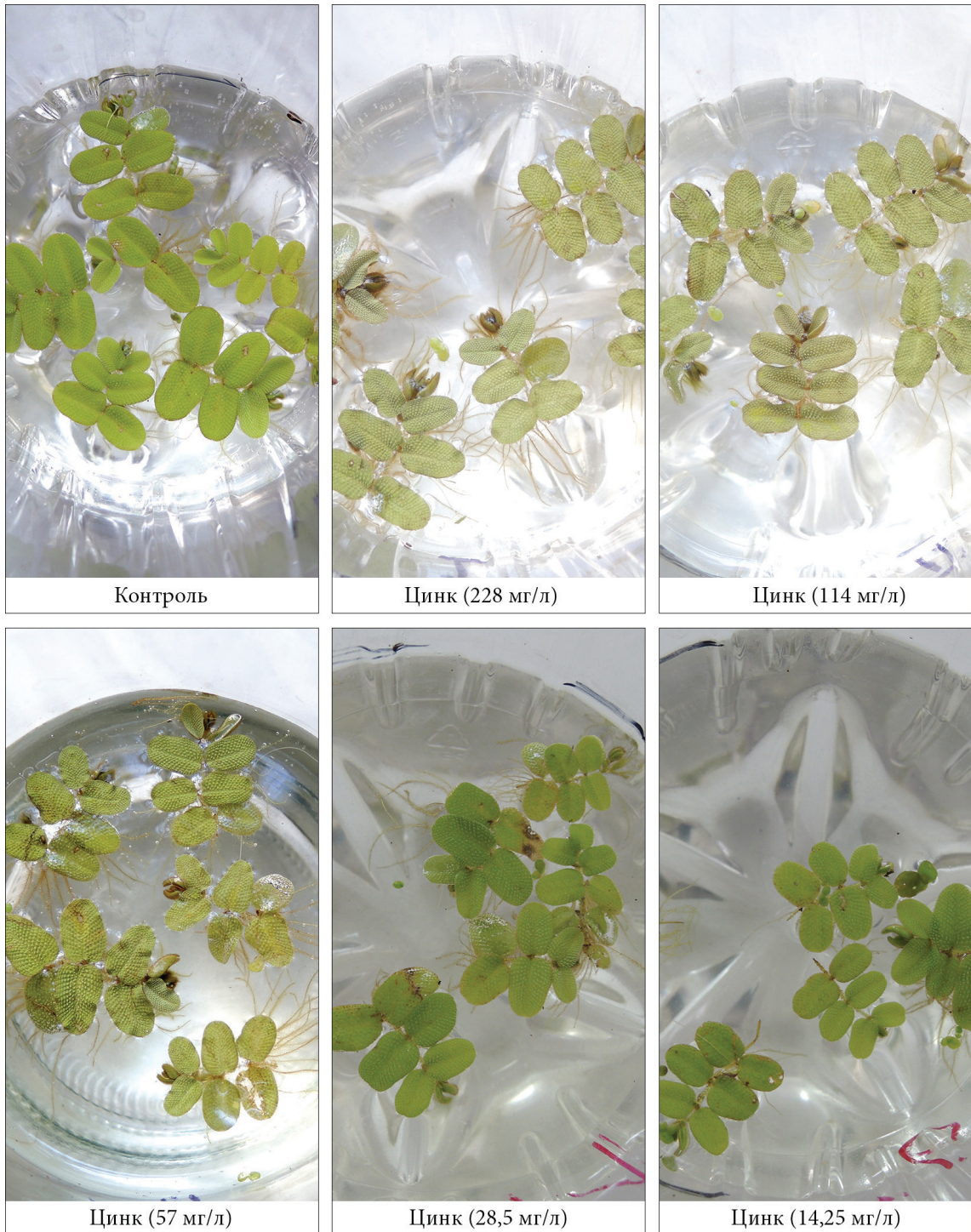


Рис. 1. Спорофіти *Salvinia natans* у фазу інтенсивного росту за культивування на середовищах з різними концентраціями сульфату цинку (вказано вміст чистого цинку на літр води) на 2 добу експерименту

Fig. 1. Sporophytes of *Salvinia natans* at the stage of intensive growth during cultivation on media with different concentrations of zinc sulfate (the content of pure zinc per liter of water is shown) on the second day of the experiment

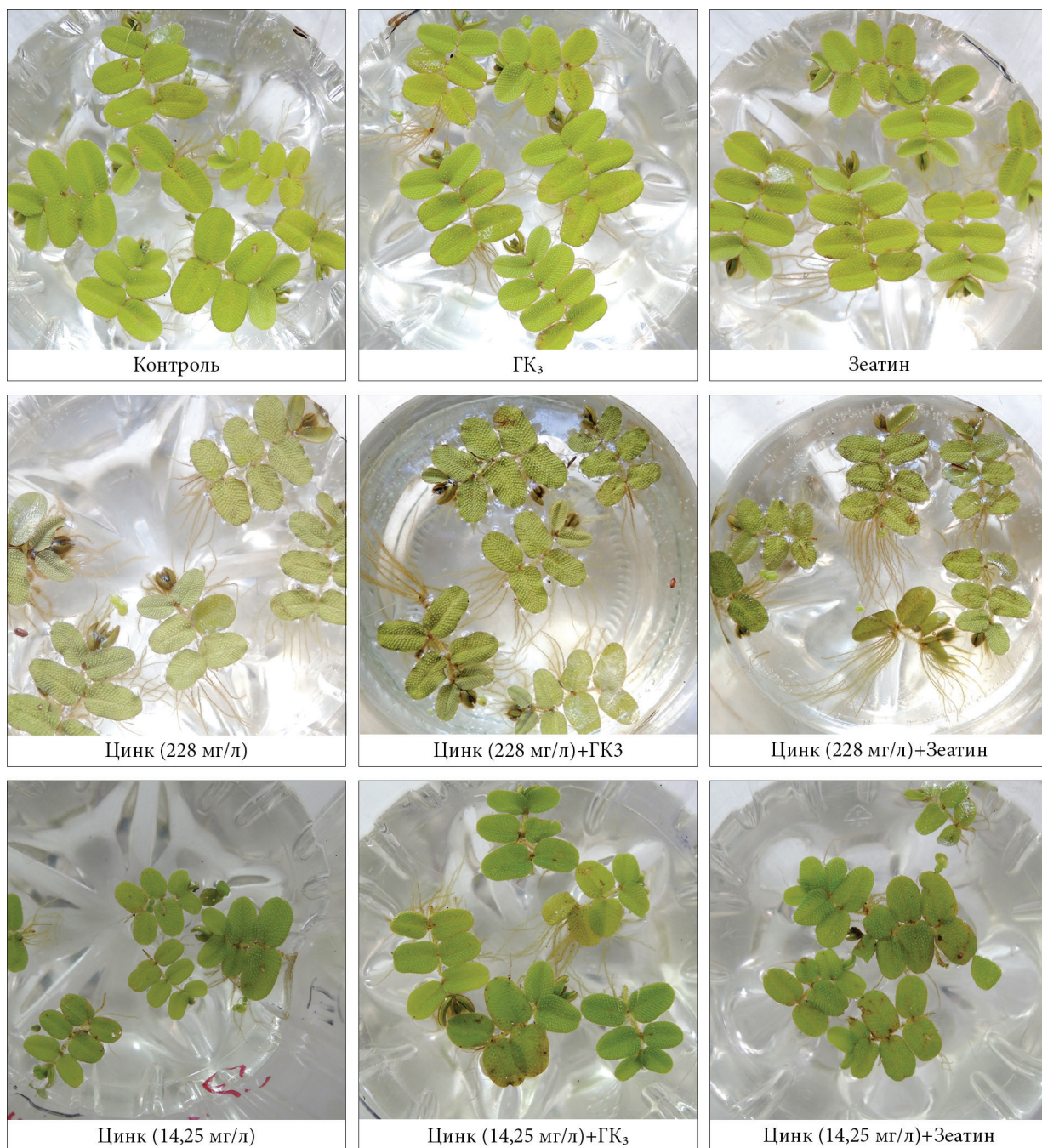


Рис. 2. Спорофіти *Salvinia natans* у фазу інтенсивного росту за культивування на середовищах, що містили ГК₃ (10^{-6} М) і зеатин (10^{-6} М), сульфат цинку (вказано вміст чистого цинку на літр води) та суміш цинку і фітогормонів на 2 добу експерименту

Fig. 2. Sporophytes of *Salvinia natans* at the stage of intensive growth during cultivation on media containing GA₃ (10^{-6} M) and zeatin (10^{-6} M), zinc sulfate (the content of pure zinc per liter of water is shown) and a mixture of zinc and phytohormones on the second day of the experiment

Таблиця 4. Вплив сульфату цинку на вміст фотосинтетичних пігментів у спорофітах *Salvinia natans* на 7-му добу культивування, мг/г сирової речовиниTable 4. The effect of zinc sulfate on the content of photosynthetic pigments in sporophytes of *Salvinia natans* on the 7th day of cultivation, mg/g FW

Варіант досліду	Хлорофіл <i>a</i>	Хлорофіл <i>b</i>	Каротиноїди	(<i>a+b</i>)	<i>a/b</i>	(<i>a+b</i>)/кар
Контроль	0,504±0,014	0,349±0,014	0,101±0,005	0,853±0,025	1,44	8,45
Цинк 228	0,399±0,034	0,318±0,022	0,077±0,004	0,719±0,054	1,25	9,34

металу і підтримувало життєздатність спорофітів (рис. 2). При порівнянні біомаси рослин, які росли на розчинах цинку (228 мг/л) без внесення фітогормонів і разом з фітогормонами, було встановлено, що внесення зеатину сприяло зменшенню гальмування росту на 32,9%, а внесення ГК₃ — на 36,6% (табл. 3). Водночас, при вирощуванні папороті у середовищі з низькою концентрацією сульфату цинку (14,25 мг/л) додавання фітогормонів дещо посилювало шкідливу дію металу. Зокрема, при внесенні зеатину біомаса додатково зменшувалася на 5,8%, а при внесенні ГК₃ — на 3,9% (табл. 3).

Вплив сульфату цинку на вміст фотосинтетичних пігментів у спорофітах *Salvinia natans*

Оскільки типові ознаки інтоксикації важкими металами у фенотипі папороті за дії сульфату цинку, які спричиняли пригнічення росту спорофітів, супроводжувалися візуально помітною зміною кольору плаваючих вай, було проведено дослідження пігментного складу рослин. За концентрації цинку 228 мг/л вміст фотосинтетичних пігментів у спорофітах зменшився: хлорофілу *a* — на 21%, хлорофілу *b* — на 9%, загальних каротиноїдів — на 24% порівняно з контролем (табл. 4).

Обговорення

Цинк є природним компонентом оточуючого середовища і життєво важливим елементом для росту рослин, проте у надвисоких концентраціях він спричиняє різноманітні шкідливі зміни, такі як зниження росту, фотосинтезу та дихання, незбалансоване мінеральне живлення та посилене утворення активних форм кисню (Balafrej et al., 2020). Найбільш очевидними видимими проявами токсичності цинку є зменшення біомаси та продуктивності рослин, хлороз з подальшим некрозом (Kaur, Garg, 2021).

Дослідження механізмів негативної дії надлишку цього елемента та здатності до його гіперакумуляції проводилося здебільшого на надземних рослинах, які асимілюють цинк із ґрунту. В наших дослідженнях ми показали, що рослини *S. natans*, що зростають на межі повітряного та водного середовищ і поглинають цинк з води, також реагують на присутність забруднювача зменшенням здатності до накопичення біомаси. Ми встановили, що ця здатність погіршується зі збільшенням концентрації цинку в середовищі культивування. Виявлено, що концентрації сульфату цинку 14,25–228,00 мг/л є токсичними, але не летальними для папороті, вони значно пригнічували розвиток рослини. Так, за найвищої концентрації цинку біомаса рослини зменшувалася вдвічі. Поза тим, цинк у складі сульфату цинку негативно впливав на ріст папороті *S. natans* і вміст фотосинтетичних пігментів у спорофітах. Сума хлорофілів *a+b* зменшилася в 1,2 раза, що, як відомо, вказує на зниження фотохімічної активності (Kosakivska et al., 2020; Sharma et al., 2020). Співвідношення *a/b* також знизилось передусім через значне зменшення вмісту хлорофілу *a*, спричиненого деструкцією його молекул за дії цинку (Zhang, Liu, 2018). Співвідношення суми хлорофілів *a+b* до каротиноїдів збільшилось на 10%, що також свідчить про пошкодження фотосинтетичного апарату.

Відомо, що застосування екзогенних фітогормонів або маніпулювання їх ендogenousними рівнями у багатьох рослин дозволяє долати негативні наслідки абіотичних стресів, в тому числі і впливу важких металів (Rahman et al., 2023). Нині у більшості видів родини *Salviniaceae* виявлені фітогормони основних класів і частково досліджені ефекти обробки екзогенними гормонами (Kosakivska et al., 2023). АБК є визнаним гормоном стресу, що регулює численні фізіологічні процеси та допомагає рослині подолати негативний вплив важких металів (Bücker-Neto

et al., 2017; Kosakivska et al., 2022; Kumar et al., 2022). Гормон сповільнює транспорт токсичних металів від кореня до надземної частини, гальмує ріст, впливає на стан продигового апарату, зменшує швидкість транспірації (Saradadevi et al., 2017; Hu et al., 2020). Це сприяє збереженню життєздатності за несприятливих умов та подальшому відновленню після видалення токсину з навколишнього середовища. Пом'якшення негативних ефектів важких металів екзогенною АБК відбувається внаслідок залучення гормону до захисних сигнальних каскадів, експресії генів, задіяних у детоксикації важких металів (Stroinski et al., 2010) та підвищенні активності антиоксидантних ферментів (J. Wang et al., 2013). Інші фітогормони також беруть участь у регуляції відповіді на вплив полутантів. Так, надлишок цинку підвищує експресію генів біосинтезу ауксинів, що призводить до накопичення цих гормонів у коренях арабідопсису (Zhang et al., 2018), а екзогенне нанесення ІОК усуває інгібуючий вплив цинку на ріст коренів цієї рослини (J. Wang et al., 2021; H. Wang et al., 2021). Екзогенні цитокініни (*транс*-зеатин і кінетин) зменшують токсичність свинцю для зеленої водорості *Acetodesmus obliquus* (Turpin) Hegewald & Hanagata (зараз розглядається як синонім прийнятої назви *Tetradesmus obliquus* (Turpin) M.J. Wynne) шляхом регуляції вмісту ендogenous гормонів, підвищують акумуляцію органічних кислот, які беруть участь у детоксикації металів (Piotrowska-Niczyporuk et al., 2020). Гібереліни сприяють пом'якшенню шкідливих ефектів важких металів, впливають на окиснювальні процеси, допомагають зменшити рівень АФК, активують транспортери металів, а також регулюють метаболізм сірки (Kosakivska et al., 2022).

Екзогенні фітогормони також підвищують ефективність фітоекстракції важких металів багатьма видами рослин (Tandon et al., 2015; J. Wang et al., 2021; H. Wang et al., 2021; Chen et al., 2022). Механізм такого впливу фітогормонів залишається не до кінця з'ясованим. Припускають, що екзогенні фітогормони здатні посилювати цей процес завдяки індукції росту і накопиченню біомаси рослинами, а також покращують репродуктивний процес (Tassi et al., 2008). Так, після додавання гіберелінів у водне середовище *Salvinia rotundifolia* Willd. (зараз розглядається як синонім *S. auriculata* Aubl.) зростала біомаса папороті (Gaudet, Koh, 1968). Застосування ГК₃ суттєво збільшувало

частоту спороутворення та кількість мега- та мікроспорокарпіїв у водних папоротей *Azolla microphylla* Kaulf. (*A. filiculoides* Lam. subsp. *crinata* (Kaulf.) Fraser-Jenk.), *A. pinnata* R. Br. та *A. caroliniana* Willd. У польових умовах частота спороутворення збільшувалась на 66,0–88,1%, а кількість спорокарпіїв на 42,8–52,6%. Оптимальна концентрація ГК₃ для спороношення трьох видів *Azolla* становила 2,5 мкг/мл (Kar et al., 1999, 2002). Екзогенна ГК₃ підвищувала енергію проростання спорокарпіїв *Azolla caroliniana* (Singh et al., 1990). Внесення бензиламінопурину в культуральне середовище індукувало розвиток спорокарпіїв *Azolla rubra* R. Br. (Sini et al., 2015). Обробка цитокініном значно підвищувала здатність рослин *Alyssum murale* Waldst. & Kit. (*Odontarrhena muralis* (Waldst. & Kit.) Endl.) екстрагувати нікель з оточуючого середовища за рахунок загального збільшення біомаси рослини (Cassina et al., 2011). Додавання триптофану до середовища росту *Azolla pinnata* індукувало посилення росту папороті, збільшення сирі та сухої біомаси, накопичення ендogenous ІОК, ГК₃ та АБК (El-Araby et al., 2010). Отримані нами результати також показали, що гібереліни, цитокініни та ауксини залежно від концентрації стимулювали накопичення біомаси спорофітами *S. natans*. Крім того, ГК₃ і зеатин в умовах значного хімічного навантаження сульфатом цинку суттєво поліпшували стан рослин і зменшували інгібаторний вплив металу на їхню біомасу. Відомо, що обробка фітогормонами призводить до зростання рівнів ендogenous фітогормонів. Отже, саме гени їхнього біосинтезу і метаболізму можуть слугувати мішенню для отримання трансгенних рослин з підвищеним вмістом ауксинів, цитокінінів і гіберелінів для подальшого використання у фіторедації забруднених водойм.

Для визначення ступеня забрудненості водойм останнім часом дедалі частіше застосовують методи біоіндикації, в яких використовують види рослин, здатних швидко проявляти специфічні фенотипічні реакції. У рослин-індикаторів якості води виокремлюють ознаки, котрі дозволяють оцінити зміни мінералізації та чистоти оточуючого середовища. До них відносяться фізіологічні (рівень транспірації, пігментація, вміст солей), морфологічні (розміри, розгалуженість), фенологічні (аномалії ритму розвитку, терміни вегетації) індикаторні ознаки. Найбільш чутливими за цими показниками є рослини-макрофіти, продуктивність

яких віддзеркалює характер забруднення води органічними речовинами, важкими металами, пестицидами тощо. До таких рослин належить і *S. natans*. У роботах інших дослідників повідомлялось, що швидкість росту *S. natans* при забрудненні водою нікелем у концентрації 0,5, 0,75, 1 та 2 мг/л суттєво гальмувалась (Rongxue et al., 2020). Показано також, що *S. natans* активно накопичувала свинець та мідь із забруднених водою, що негативно впливало на ріст і габітус папороті (Mânzatu et al., 2015). Спорофіти *S. natans* здатні накопичувати такі важкі метали, як Cr, Fe, Ni, Cu, Pb, Cd, Co, Zn і Mn від 4 до 9 мг/г сухої маси, що значно погіршувало фотосинтетичну активність папороті, зокрема ефективність асиміляції вуглецю, фотохімічну активність і фотофосфорилування (Dhir et al., 2011). Нами також були виявлені якісні зміни у фенотипі папороті (деструктивні ознаки загального габітусу рослин, зменшення біомаси та гальмування росту, зміна пігментації), які демонструють біотоксичність надмірних концентрацій цинку і дозволяють розглядати *S. natans* як перспективний біоіндикатор забрудненості вод.

Висновки

Досліджено можливість регуляції росту перспективного для фіторемедіації забруднених важкими металами водою виду папоротей-гідрофітів *Salvinia natans* за допомогою фітогормонів. У фазу інтенсивного росту спорофіту екзогенна АБК пригнічувала ріст, натомість ГК₃, цитокініни та ІОК сприяли накопиченню біомаси.

Сульфат цинку негативно впливав на розвиток папороті, спричиняючи деградацію

рослини, зменшення її біомаси та вміст фотосинтетичних пігментів. Додавання фітогормонів ГК₃ та зеатину в культуральне середовище на фоні значної концентрації сульфату цинку частково усувало негативну дію металу, зменшувало втрату біомаси та підтримувало життєздатність спорофітів.

Ідентифіковано якісні зміни у фенотипі папороті, які демонструють біотоксичність надмірних концентрацій цинку і дозволяють використовувати *Salvinia natans* як біоіндикатор забрудненості водою.

Подяки

Публікація містить результати досліджень, проведених у рамках науково-дослідної роботи 0121U114018 "Екзогенні фітогормони в регуляції росту та розвитку водних макрофітів роду *Salvinia* — перспективних для фітоіндикації і фіторемедіації забруднених вод" (2022–2026 рр.) за підтримки Національної академії наук України.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

І.В. Косаківська: <https://orcid.org/0000-0002-2173-8341>

Л.В. Войтенко: <https://orcid.org/0000-0003-0380-0807>

Н.П. Веденичова: <https://orcid.org/0000-0002-0579-0342>

В.А. Васюк: <https://orcid.org/0000-0003-1069-9698>

М.М. Щербатюк: <https://orcid.org/0000-0002-6453-228X>

К.О. Романенко: <https://orcid.org/0000-0003-0456-4412>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Babenko L., Vasheka O., Shcherbatiuk M., Romanenko P., Voytenko L., Kosakivska I. 2019. Biometric characteristics and surface microstructure of vegetative and reproductive organs of heterosporous water fern *Salvinia natans*. *Flora*, 252: 44–50. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.02.006>
- Balafrej H., Bogusz D., Triqui Z.A., Guedira A., Bendaou N., Smouni A., Fahr M. 2020. Zinc hyperaccumulation in plants: a review. *Plants* (Basel), 9(5): 562. <https://doi.org/10.3390/plants9050562>
- Bezsmertna O.O., Heluta V.P., Danylyk I.M., Orlov O.O., Kazarinova H.O., Janyuk M.A., Babytskiy A.I., Korotchenko I.A. 2020. Distribution of *Salvinia natans* (Salviniaceae, Polypodiopsida), a fern listed in the *Red Data Book of Ukraine*, within the country. *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3): 173–188. [Безсмертна О.О., Гелюта В.П., Данилик І.М., Казарінова Г.О., Орлов О.О., Янюк М.А., Бабицький А.І., Коротченко І.А. 2020. Поширення в Україні папороті *Salvinia natans* (Salviniaceae, Polypodiopsida), включеної до Червоної книги України. *Український ботанічний журнал*, 77(3): 173–188]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.03.173>
- Beyer W.N., Green C.E., Beyer M., Chaney R.L. 2013. Phytotoxicity of zinc and manganese to seedlings grown in soil contaminated by zinc smelting. *Environmental Pollution*, 179: 167–176. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.04.013>

- Bielen A., Remans T., Vangronsveld J., Cuypers A. 2013. The influence of metal stress on the availability and redox state of ascorbate, and possible interference with its cellular functions. *International Journal of Molecular Sciences*, 14: 6382–6413. <https://doi.org/10.3390/ijms14036382>
- Bücker-Neto L., Paiva A.L.S., Machado R.D., Arenhart R.A., Margis-Pinheiro M. 2017. Interactions between plant hormones and heavy metals responses. *Genetics and Molecular Biology*, 40(1), Supplement 1: 373–386. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2016-0087>
- Cassina L., Tassi E., Morelli E., Giorgetti L., Remorini D., Chaney R.L., Barbaferri M. 2011. Exogenous cytokinin treatments of an Ni hyper-accumulator, *Alyssum murale*, grown in a serpentine soil: implications for phytoextraction. *International Journal of Phytoremediation*, 13: 90–101. <https://doi.org/10.1080/15226514.2011.568538>
- Chen Z., Liu Q., Chen S., Zhang S., Wang M., Munir M.A.M., Feng Y., He Z., Yang X. 2022. Roles of exogenous plant growth regulators on phytoextraction of Cd/Pb/Zn by *Sedum alfredii* Hance in contaminated soils. *Environmental Pollution*, 293: 118510. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.118510>
- Dhir B., Srivastava S. 2013. Heavy metal tolerance in metal hyperaccumulator plant, *Salvinia natans*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 90(6): 720–724. <https://doi.org/10.1007/s00128-013-0988-5>
- Dhir B., Sharmila P., Saradhi P.P. 2008. Photosynthetic performance of *Salvinia natans* exposed to chromium and zinc rich wastewater. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20: 61–70.
- Dhir B., Sharmila P., Saradhi P.P., Sharma S., Kumar R., Mehta D. 2011. Heavy metal induced physiological alterations in *Salvinia natans*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 74(6): 1678–1684. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2011.05.009>
- Dolui D., Saha I., Adak M.K. 2021. 2,4-D removal efficiency of *Salvinia natans* L. and its tolerance to oxidative stresses through glutathione metabolism under induction of light and darkness. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 208: 111708. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111708>
- Dubyna D.V. 2009. *Salvinia natans*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 38. [Дубина Д.В. 2009. Сальвінія плаваюча — *Salvinia natans*. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 38].
- Dubyna D.V., Sheliag-Sosonko Yu.R., Zhmud O.I., Zhmud M.Іe., Dvoretzkyi T.V., Dziuba T.P., Tymoshenko P.A. 2003. *Dunaiskyi biosfernyi zapovidnyk. Roslynniyi svit*. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 448 p. [Дубина Д.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Жмуд О.І., Жмуд М.Е., Дворецький Т.В., Дзюба Т.П., Тимошенко П.А. 2003. Дунайський біосферний заповідник. Рослинний світ. Київ: Фітосоціоцентр, 448 с.].
- Ebbs S.D., Bradfield S.J., Kumar P., White J.C., Musante C., Ma X. 2015. Accumulation of zinc, copper, or cerium in carrot (*Daucus carota*) exposed to metal oxide nanoparticles and metal ions. *Environmental Science: Nano*, 3: 114–126. <https://doi.org/10.1039/C5EN00161G>
- El-Araby M.M.I., El-Shahate R.M., Eweda E.W., El-Berashi M.N. 2010. Enhancement of growth and endogenous phytohormones of *Azolla pinnata* in response to tryptophan. *Journal of Applied Sciences Research*, 6(12): 6598–6604.
- Favas P.J.C., Pratas J., Rodrigues N., D'Souza R., Varun M., Paul M.S. 2017. Metal(loid) accumulation in aquatic plants of a mining area: Potential for water quality biomonitoring and biogeochemical prospecting. *Chemosphere*, 194: 158–170. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.11.139>
- Galka A., Szmeja J. 2013. Phenology of the aquatic fern *Salvinia natans* (L.) All. in the Vistula Delta in the context of climate warming. *Limnologia*, 43: 100–105. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2012.07.001>
- Gaudet J.J., Koh D.V. 1968. Effect of various growth regulators on *Salvinia rotundifolia* in sterile culture. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 95(1): 92–102. Available at: <http://www.jstor.org/stable/2483810>
- Hafeez B., Khanif Y.M., Saleem M. 2013. Role of zinc in plant nutrition. *American Journal of Experimental Agriculture*, 3(2): 374–391. <https://doi.org/10.9734/AJEA/2013/2746>
- Han X.M., Chen Q.X., Yang Q., Zeng Q.Y., Lan T., Liu Y.J. 2019. Genome-wide analysis of superoxide dismutase genes in *Larix kaempferi*. *Gene*, 686: 29–36. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2018.10.089>
- Hauwa M.M., Gasim H. 2021. Recent studies on applications of aquatic weed plants in phytoremediation of wastewater: A review article. *Ain Shams Engineering Journal*, 12(1): 355–365. <https://doi.org/10.1016/j.asej.2020.05.009>
- Hosamani V., Yalagi M., Sasvihalli P., Hosamani V., Nair K.S., Harlapur V.K., Hegde C.R., Mishra R.K. 2020. Importance of micronutrients (Zinc) in crop production: A review. *International Journal of Chemical Studies*, 8(1): 1060–1064. <https://doi.org/10.22271/chemi.2020.v8.i1n.8393>
- Hu B., Deng F., Chen X., Gao W., Long L., Xia J., Chen Z-H. 2020. Evolution of abscisic acid signaling for stress responses to toxic metals and metalloids. *Frontiers in Plant Science*, 11: 909. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00909>
- Kar P., Mishra S., Singh D. 1999. Influence of gibberellic acid on the sporulation of *Azolla caroliniana*, *Azolla microphylla* and *Azolla pinnata*. *Biology and Fertility of Soils*, 29: 424–429. <https://doi.org/10.1007/s003740050575>
- Kar P., Mishra S., Singh D. 2002. *Azolla* sporulation in response to application of some selected auxins and their combination with gibberellic acid. *Biology and Fertility of Soils*, 35: 314–319. <https://doi.org/10.1007/s00374-002-0469-1>
- Kaur H., Garg N. 2021. Zinc toxicity in plants: a review. *Planta*, 253(6): 129. <https://doi.org/10.1007/s00425-021-03642-z>
- Khan M.I.R., Khan N.A. 2014. Ethylene reverses photosynthetic inhibition by nickel and zinc in mustard through changes in PS II activity, photosynthetic nitrogen use efficiency, and antioxidant metabolism. *Protoplasma*, 251(5): 1007–1019. <https://doi.org/10.1007/s00709-014-0610-7>

- Kosakivska I.V., Shcherbatiuk M.M., Babenko L.M., Polishchuk O.V. 2018. Characteristics of photosynthetic apparatus of aquatic fern *Salvinia natans* floating and submerged fronds. *Advances in Biology & Earth Sciences*, 3(1): 13–26.
- Kosakivska I.V., Babenko L.M., Romanenko K.O., Futorna O.A. 2020. Effects of exogenous bacterial quorum sensing signal molecule (messenger) N-hexanoyl-L-homoserine lactone (C6-HSL) on morphological and physiological responses of winter wheat under simulated acid rain. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, 8: 92–100. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2020.07.092>
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M. 2022. *Plant hormonal system under heavy metal stress*. Kyiv: M.G. Kholodny Institute of Botany, 176 p. [Косаківська І.В., Васюк В.А., Войтенко Л.В., Щербатюк М.М. 2022. *Гормональна система рослин за дії важких металів*. Київ: Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, 176 с.]. Available at: https://www.botany.kiev.ua/doc/hormonal_monograph_2022.pdf
- Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P., Shcherbatiuk M.M., Voytenko L.V., Vasyuk V.A. 2022a. Water ferns of *Salviniaceae* family in phytoremediation and phytoindication of contaminated water. *Biotechnologia Acta*, 15(5): 5–23. <https://doi.org/10.15407/biotech15.05.005>
- Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P., Babenko L.M., Voytenko L.V., Romanenko K.O., Vasyuk V.A. 2022b. Exogenous phytohormones in the regulation of growth and development of cereals under abiotic stresses. *Molecular Biology Reports*, 49(1): 617–628. <https://doi.org/10.1007/s11033-021-06802-2>
- Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P., Voytenko L.V., Vasyuk V.A., Shcherbatiuk M.M. 2023. Phytohormones in the regulation of growth and development of water ferns of *Salviniaceae* family: a review. *Studia Biologica*, 17(3): 189–210. <https://doi.org/10.30970/sbi.1703.721>
- Kots S.Ya., Peterson T.V. 2005. *Mineral elements and fertilizers in plant nutrition*. Kyiv: Logos. 150 p. [Коць С.Я., Петерсон Т.В. 2005. *Мінеральні елементи та добрива в живленні рослин*. Київ: Логос. 150 с.].
- Kumar S., Shah S.H., Vimala Y., Jatav H.S., Ahmad P., Chen Y., Siddique K. H.M. 2022. Abscisic acid: Metabolism, transport, crosstalk with other plant growth regulators, and its role in heavy metal stress mitigation. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.972856>
- Laabassi A., Boudehane A. 2019. Wastewater treatment by floating macrophytes (*Salvinia natans*) under Algerian semi-arid climate. *European Journal of Engineering and Natural Sciences*, 3: 103–110.
- Liu J., Moore S., Chen C., Lindsey K. 2017. Crosstalk complexities between auxin, cytokinin and ethylene in Arabidopsis root development: from experiments to systems modeling and back again. *Molecular Plant*, 10(12): 1480–1496. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.11.002>
- Mandal C., Ghosh N., Maiti S., Das K., Sudha Gupta, Dey N., Adak M.K. 2013. Antioxidative responses of *Salvinia* (*Salvinia natans* Linn.) to aluminium stress and its modulation by polyamine. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 19: 91–103. <https://doi.org/10.1007/s12298-012-0144-4>
- Mânzatu C., Nagy B. A., Iannelli R., Giannarelli S., Majdik C. 2015. Laboratory tests for the phytoextraction of heavy metals from polluted harbor sediments using aquatic plants. *Marine Pollution Bulletin*, 101(2): 605–611. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.10.045>
- Mousavi S.R., Galavi M., Rezaei M. 2013. Zinc (Zn) importance for crop production — a review. *International Journal of Agronomy and Plant Production*, 4(1): 64–68.
- Munné-Bosch S., Müller M. 2013. Hormonal cross-talk in plant development and stress responses. *Frontiers in Plant Science*, 4: 529–531. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00529>
- Mustafa H.M., Hayder G. 2021. Cultivation of *S. molesta* plants for phytoremediation of secondary treated domestic wastewater. *Ain Shams Engineering Journal*, 12(3): 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.asej.2020.11.028>
- Ohtani S., Gon M., Tanaka K., Chujo Y. 2020. The design strategy for an aggregation-and crystallization-induced emission-active molecule based on the introduction of skeletal distortion by boron complexation with a tridentate ligand. *Crystals*, 10(7): 615. <https://doi.org/10.3390/cryst10070615>
- Pandey P.K., Singh S., Singh A.K., Samanta R., Yadav R.N., Singh M.C. 2016. Inside the plant: bacterial endophytes and abiotic stress alleviation. *Journal of Applied and Natural Science*, 8(4): 1899–1904. <https://doi.org/10.31018/jans.v8i4.1059>
- Pang Y.L., Quek Y.Y., Lim S., Shuit S.H. 2023. Review on Phytoremediation Potential of Floating Aquatic Plants for Heavy Metals: A Promising Approach. *Sustainability*, 15(2): 1290. <https://doi.org/10.3390/su15021290>
- Phytohormonal system and structural-functional features of pteridophytes (Polypodiophyta)*. 2019. Ed. I.V. Kosakivska. Kyiv: Nash Format, 250 p. [Фітогормональна система та структурно-функціональні особливості папоротеподібних (Polypodiophyta)]. 2019. Гол. ред. І.В. Косаківська. Київ: Наш формат, 250 с.]. Available at: <https://www.botany.kiev.ua/doc/kosakivska.pdf>
- Piotrowska-Niczyporuk A., Bajguz A., Kotowska U., Zambrzycka-Szelewa E., Sienkiewicz A. 2020. Auxins and cytokinins regulate phytohormone homeostasis and thiol-mediated detoxification in the green alga *Acutodesmus obliquus* exposed to lead stress. *Scientific Reports*, 10: 10193. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67085-4>
- Rahman S.U., Li Y., Hussain S., Hussain B., Khan W.D., Riaz L., Ashraf M.N., Khaliq M.A., Du Z., Cheng H. 2023. Role of phytohormones in heavy metal tolerance in plants: A review. *Ecological Indicators*, 146: 109844. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109844>

- Rongxue Cui R., Nam S.-H., An Y.-J. 2020. *Salvinia natans*: A potential test species for ecotoxicity testing. *Environmental Pollution*, 267: 115650. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.115650>
- Saradadevi R., Palta J.A., Siddique K.H.M. 2017. ABA-Mediated Stomatal Response in Regulating Water Use during the Development of Terminal Drought in Wheat. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1251. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01251>
- Seastedt T. 2009. Ecology: Traits of plant invaders. *Nature*, 459: 783–784. <https://doi.org/10.1038/459783a>
- Sharma A., Kumar V., Shahzad B., Ramakrishnan M., Singh Sidhu G.P., Bali A.S., Handa N., Kapoor D., Yadav P., Khanna K., Bakshi P., Rehman A., Kaur Kohli S., Khan E.A., Parihar R.D., Yuan H., Thukral A.K., Bhardwaj R., Zheng B. 2020. Photosynthetic response of plants under different abiotic stresses: a review. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39: 509–531. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-10018-x>
- Shcherbatiuk M.M., Babenko L.M., Sheyko O.A., Kosakivska I.V. 2015. Microstructural features of water fern *Salvinia natans* (L.) All. organ surfaces. *Modern Phytomorphology*, 7: 129–133. [Щербатюк М.М., Бабенко Л.М., Шейко О.А., Косаківська І.В. 2015. Мікроструктура поверхні органів водної папороті *Salvinia natans* (L.) All. *Modern Phytomorphology*, 7: 129–133].
- Shcherbatiuk M.M., Babenko L.M., Sheyko O.A., Kosakivska I.V. 2016. Ultrastructure of chloroplasts and photosynthetic pigments in floating and submerged leaves of water fern *Salvinia natans* (L.) All. during ontogeny. *Modern Phytomorphology*, 9: 85–95. [Щербатюк М.М., Бабенко Л.М., Косаківська І.В. 2016. Ультроструктурна будова хлоропластів і фонд фотосинтетичних пігментів у плаваючих і занурених ваях водної папороті *Salvinia natans* (L.) All. в онтогенезі. *Modern Phytomorphology*, 9: 85–95]. <https://doi.org/10.5281/zenodo.159698>
- Singh P.K., Bisoyi R.N., Singh R.P. 1990. Collection and germination of sporocarps (gibberellic acid treatment) of *Azolla caroliniana*. *Annals of Botany*, 66(1): 51–56. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087999>
- Sini S., Smitha R.B., Madhusoodanan P.V. 2015. Induction of sporocarp development *in vitro* in the mosquito fern, *Azolla rubra* R. Br. *Annals of Plant Sciences*, 4(02): 994–1002.
- Stefani G.D., Tocchetto D., Salvato M., Borin M. 2011. Performance of a floating treatment wetland for in-stream water amelioration in NE Italy. *Hydrobiologia*, 674: 157–167. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0730-4>
- Stroinski A., Chadzinikolau T., Gizewska K., Zielezinska M. 2010. ABA or cadmium induced phytochelatin synthesis in potato tubers. *Biologia Plantarum*, 54(1): 117–120. <https://doi.org/10.1007/s10535-010-0017-z>
- Tandon S.A., Kumar R., Parsana S. 2015. Auxin treatment of wetland and non-wetland plant species to enhance their phytoremediation efficiency to treat municipal wastewater. *Journal of Scientific & Industrial Research*, 74: 702–707.
- Tassi E., Pouget J., Petruzzelli G., Barbaferi M. 2008. The effects of exogenous plant growth regulators in the phytoextraction of heavy metals. *Chemosphere*, 71(1): 66–73. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.10.027>
- Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. 2017. *Cytokinin as regulators of plant ontogenesis under different growth conditions*. Kyiv: Nash Format, 202 р. [Веденичова Н.П., Косаківська І.В. 2017. Цитокініни як регулятори онтогенезу рослин за різних умов зростання. Київ: Наш формат, 202 с.]. Available at: https://www.botany.kiev.ua/doc/kos_ved.pdf
- Vidal C.F., Oliveira J.A., da Silva A.A., Ribeiro C., Farnese F.D.S. 2019. Phytoremediation of arsenite-contaminated environments: Is *Pistia stratiotes* L. a useful tool? *Ecological Indicators*, 104: 794–801. <https://doi.org/10.1016/j.ecoind.2019.04.048>
- Wang J., Chen J., Pan K. 2013. Effect of exogenous abscisic acid on the level of antioxidants in *Atractylodesma crocephala* Koidz under lead stress. *Environmental Sciences and Pollution Research*, 20(3): 1441–1449. <https://doi.org/10.1007/s11356-012-1048-0>
- Wang J., Moeen-ud-din M., Yang S. 2021. Dose-dependent responses of *Arabidopsis thaliana* to zinc are mediated by auxin homeostasis and transport. *Environmental and Experimental Botany*, 189: 104554. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104554>
- Wang H., Cui S., Wu D., Yang X., Wang H., Wang Z. 2021. Effects of kinetin on arsenic speciation and antioxidative enzymes in fronds of the arsenic hyperaccumulator *Pteris cretica* var. *nervosa* and non-hyperaccumulator *Pteris ensiformis*. *Environmental and Experimental Botany*, 191: 104622. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104622>
- Wellburn A.R. 1994. The spectral determination of chlorophylla and chlorophyll b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*, 144(3): 307–313. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)
- Yadav K.K., Gupta N., Kumar A., Reecce L.M., Singh N., Rezanian S., Khan S.A. 2018. Mechanistic understanding and holistic approach of phytoremediation: a review on application and future prospects. *Ecological Engineering*, 120: 274–298. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.05.039>
- Zhang Y., Liu G.J. 2018. Effects of cesium accumulation on chlorophyll content and fluorescence of *Brassica juncea* L. *Journal of Environmental Radioactivity*, 195: 26–32. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2018.09.017>
- Zhang P., Sun L., Qin J., Wan J., Wang R., Li S., Xu J. 2018. cGMP is involved in Zn tolerance through the modulation of auxin redistribution in root tips. *Environmental and Experimental Botany*, 147: 22–30. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.10.025>
- Zhao H., Wu L., Chai T., Zhang Y., Tan J., Ma S. 2012. The effects of copper, manganese and zinc on plant growth and elemental accumulation in the manganese-hyperaccumulator *Phytolacca americana*. *Journal of Plant Physiology*, 169(13): 1243–1252. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.04.016>

The influence of exogenous phytohormones and zinc sulfate on the morphophysiological characteristics of *Salvinia natans* (Salviniaceae)

I.V. KOSAKIVSKA, L.V. VOYTENKO, N.P. VEDENICHEVA,
V.A. VASYUK, M.M. SHCHERBATIUK, K.O. ROMANENKO
M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. Hydrophytic ferns of the family *Salviniaceae*, such as those of the genus *Salvinia*, hold promise for application in water purification and bioassessment. The *Salvinia* species are known for their rapid growth, adaptability, resistance to adverse environmental conditions, and also their ability to adsorb pollutants. The manipulation of plant growth and development through the application of exogenous phytohormones is an effective technique. In laboratory settings, we investigated the impact of exogenous phytohormones and zinc sulfate on the morphophysiological characteristics of young sporophytes of *Salvinia natans*. During the phase of intensive growth, the addition of exogenous abscisic acid (ABA) at a concentration of 10^{-5} M to the growth medium inhibited the accumulation of biomass in *S. natans* sporophytes. However, gibberellic acid (GA_3) and cytokinins (kinetin or zeatin) at a concentration of 10^{-6} M, along with indole-3-acetic acid (IAA) at a concentration of 10^{-5} M, induced a slight increase in biomass. In sporophytes of *S. natans* grown in a medium containing varying concentration of zinc sulfate (228, 114, 57, 28.5, and 14.25 mg of zinc per liter of water), signs of chlorosis in floating fronds were observed as early as the second day of cultivation, followed by symptoms of necrosis. There was a decrease in the content of photosynthetic pigments. Sporophyte biomass decreased, as zinc concentration increased, ranging from 9.6% to 51%. Simultaneous application of phytohormones with the highest concentration of zinc sulfate partially mitigated the adverse effects of the metal, reducing biomass degradation and sustaining sporophyte viability. Qualitative alterations in the fern phenotype were observed, highlighting the phytotoxicity of excessive zinc concentrations. This underscores the potential use of *S. natans* as a bioindicator for water pollution.

Keywords: growth indicators, phytohormones, pigments, *Salvinia natans*, zinc