

## АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА В ОРГАНАХ СПОРОФИТОВ ВЫСШИХ СОСУДИСТЫХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ

Л.В. Войтенко<sup>1\*</sup>, И.В. Косаковская<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт ботаники имени Н.Г. Холодного Национальной Академии наук Украины, Киев, Украина

### ABSCISIC ACID IN SPOROPHYTE ORGANS OF HIGHER VASCULAR CRYPTOGAMIC PLANTS

L.V. Voytenko, I.V. Kosakovskaya (M.G.Kholodny Institute of Botany of National Academy of Science of Ukraine, Kiev, Ukraine)

**Резюме.** Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии-масс-спектрометрии проанализированы особенности накопления и распределения свободной и конъюгированной форм абсцизовой кислоты в органах спорофитов высших сосудистых споровых растений *Salvinia natans* (L.) All. и *Equisetum arvense* L. на разных фенологических фазах роста. Установлено, что количество эндогенной АБК в спорофите однолетнего папоротника гидрофита сальвинии плавающей было значительно выше, чем у многолетнего наземного хвоща полевого. Свободная форма гормона была доминирующей на всех исследованных этапах за исключением фазы отмирания вегетативных органов. Полученные данные позволяют предположить, что донором фитогормона у *S. natans* являются плавающие вайи. У *E. arvense* АБК в репродуктивную фазу концентрировалась преимущественно в корневище, а в вегетативную – перемещалась в надземные органы. Показано, что при формировании и созревании спор количество АБК в спорокарпиях *S. natans* и стробилах *E. arvense* значительно возрастало. Изменения, зафиксированные в характере накопления и распределения свободной и конъюгированной форм АБК в органах исследованных высших сосудистых споровых растений, соответствовали динамике ростовых процессов, происходящих в вегетативную и репродуктивную фазы развития спорофита.

**Abstract.** The features of accumulation and distribution of free and conjugated forms of abscisic acid in the organs of sporophytes of higher vascular spore plants *Salvinia natans* (L.) All and *Equisetum arvense* L. have been analyzed using high performance liquid chromatography-mass spectrometry at different phenological phases of growth. It was established that the amount of the endogenous ABA in the sporophyte of the annual fern of the hydrophyte floating salvinia was significantly higher than perennial field terrestrial horsetail. The free form of the hormone was the dominant one at all the stages studied except for the phase of vegetative organs withering away. The obtained data allows one to suggest that the phytohormone donor in *S. natans* is the floating wai. In *E. arvense* ABA in the reproductive phase was concentrated mainly in the rhizome, and in the vegetative phase it was transferred to the above-ground organs. It was shown that during the formation and maturation of spores the amount of ABA in *S. natans* sporocarpias and *E. arvense* trobilae increased significantly. The changes recorded in the nature of accumulation and distribution of the free and conjugated forms of ABA in the organs of the investigated higher vascular spore plants corresponded to the dynamics of growth processes occurring in the vegetative and reproductive phases of sporophyte development.

**Ключевые слова:** *Salvinia natans* (L.) All., *Equisetum arvense* L., абсцизовая кислота, спорофит, рост, развитие

**Keywords:** *Salvinia natans* (L.) All., *Equisetum arvense* L., abscisic acid, sporophyte, growth, development

\***Леся Войтенко**, к.б.н., Институт ботаники имени Н.Г. Холодного Национальной Академии наук Украины, Киев, Украина, e-mail: [lesya\\_voytenko@ukr.net](mailto:lesya_voytenko@ukr.net)

**Поступила в редакцию:** 30 Мая 2017

## 1. Введение

Фитогормонам принадлежит ключевая роль в регуляции процессов роста и развития растений, адаптации к неблагоприятным экологическим факторам, биотическим и абиотическим стрессорам [24]. Полифункциональный фитогормон абсцизовая кислота (АБК), идентифицированный во всех тканях и органах на различных этапах роста и развития растений, взаимодействуя с другими гормонами, участвует в управлении физиологическими и биохимическими процессами в клетке [32, 52]. В растительных тканях АБК находится в свободной (активной) и конъюгированной (неактивной) форме. Выделяют *цис*- и *транс*-изомеры АБК, отличающиеся пространственной ориентацией карбоксильной группы по отношению ко второму атому углерода. Доминирующей у высших растений является активная *цис*-форма АБК, тогда как *транс*-изомер представляет собой неактивную форму гормона [33]. Основным конъюгатом АБК – глюкозный эфир АБК – малоактивное соединение, которое аккумулируется в вакуолях и является транспортной формой гормона [2, 4, 15, 50]. Из клеток корней конъюгаты АБК при участии АБК-транспортёров перемещаются в паренхимные клетки ксилемы [26]. В апопласте листа происходит расщепление конъюгата с образованием свободных активных форм гормона, которые транспортируются в мезофил [42, 43, 30]. К факторам, определяющим количество и соотношение форм АБК, принадлежат интенсивность синтеза, локализация, транспорт, конъюгация и деградация гормона [8, 39]. АБК участвует в регуляции процессов созревания и прорастания семян, покоя семян, почек, корнеплодов и лукович двухлетних и многолетних растений [38], влияет на рост корней [10, 45]. Торможение роста, вызываемое накоплением активной формы АБК, сопровождается подавлением синтетических процессов и ускорением старения тканей [52, 53]. Стресс-индуцированная аккумуляция АБК рассматривается как составляющая защитного механизма, направленного на замедление метаболизма и адаптацию к действию стрессоров [24, 55]. Установлено, что во время засухи накопление активной формы АБК в тканях вызывает смыкание устьиц с последующим уменьшением транспирации, сохранением водного статуса, что смягчает действие стресса [6, 29]. АБК, стимулируя экспрессию отдельных генов и синтез новых полипептидов, содействует формированию защитных реакций и повышению устойчивости [48, 37]. АБК участвует в формировании реакций-ответов, являясь триггером при запуске сигнальных каскадов [30]. АБК активирует COR-гены и гены семейства LEA, продукты деятельности которых непосредственно вовлечены в формирование устойчивости к низким температурам [13]. Зафиксированные в наших исследованиях динамические изменения в соотношении между активной и конъюгированной формами АБК и распределением их между корнями и побегами озимой пшеницы засвидетельствовали участие фитогормона в формировании реакции-ответа на действие температурных стрессов [22, 23].

АБК найдена у растений различных таксонов, в том числе и самых древних, что свидетельствует о возникновении этого фитогормона на ранних этапах эволюции [51, 52]. Появление АБК ассоциируют с формированием реакций-ответов на дефицит воды [47]. В частности, водные мохообразные,

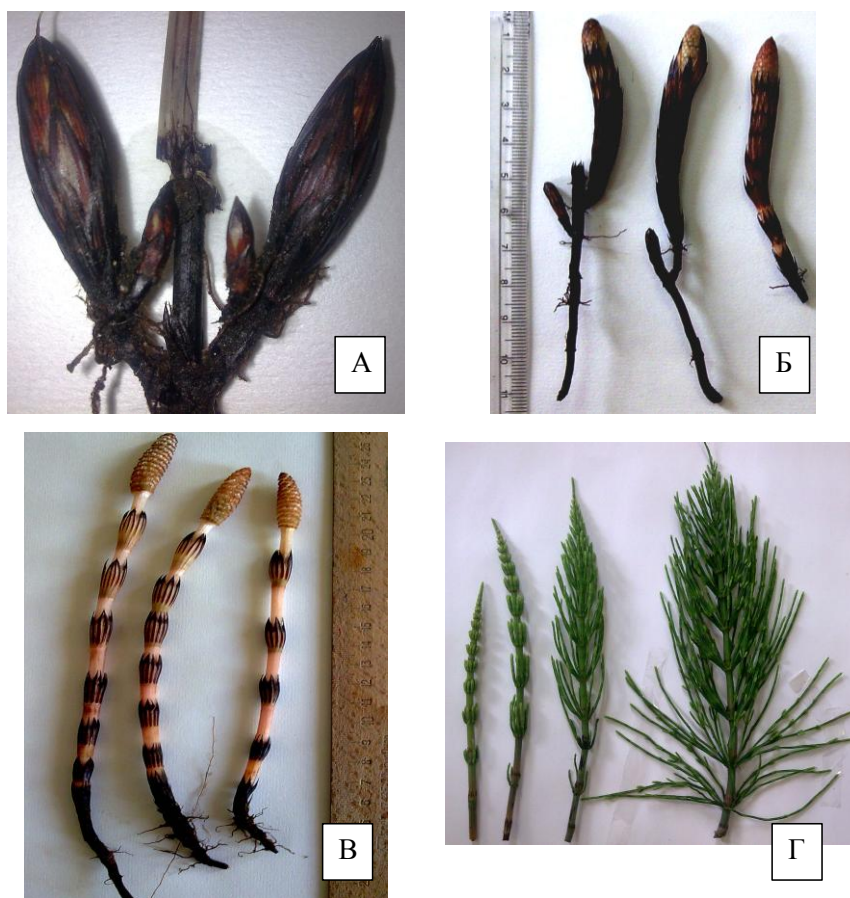
печеночники порядка *Marchantiales* и мхи, которые колонизировали сушу, отличаются высоким содержанием АБК [12, 14, 16, 54].

Несмотря на значительные успехи в изучении АБК семенных растений, гормон высших сосудистых споровых растений остается мало исследованным, а полученные данные носят противоречивый характер [44]. Молекулярно-филогенетический анализ позволил позиционировать папоротники и хвощи в качестве вероятных ближайших предшественников семенных растений [20, 34, 35]. Хвощи (*Equisetaceae*) составляют малочисленную группу современных сосудистых споровых растений, однако занимают ведущее место по количеству и многообразию ископаемых видов [19, 40]. Необходимым условием для роста хвощей является достаточное или избыточное увлажнение почвы. Хвощи произрастают на территориях с нарушенным растительным покровом. Благодаря глубокому залеганию корневища, масса которого в несколько раз превышает надземную часть, хвощи с успехом противостоят таким абиотическим стрессовым факторам как засуха, лесные пожары, конкурируют с другими растениями, приобретают признаки сорняков на пастбищах и полях [27, 36]. Папоротники (*Polypodiophyta*), также принадлежащие к древним представителям растительного царства, лидируют по разнообразию видов среди современных высших споровых растений [1, 49]. Папоротники проявляют фотосинтетическую активность при низкой освещенности, отличаются устойчивостью к увлажнению, толерантностью к истощенному субстрату, потенциальной долговечностью спорофита [31]. Анализ литературных данных показал, что АБК хвощей и папоротников исследована фрагментарно. Так, сообщалось об изучении эндогенной АБК в спорах [18, 59], фертильных и стерильных побегах отдельных видов хвощей [9]. У папоротников фитогормон идентифицирован в спорах и протонеме видов *Anemia phyllitidis* [7] и *Lygodium japonicum* [58]. В ваях видов *Cibotium glaucum* и *Dicksonia antarctica* обнаружены АБК, её метаболиты и их конъюгаты [57]. У папоротника-гидрофита *Marsilea quadrifolia* определено количество свободной и конъюгированной форм АБК и ее метаболитов [25]. Однако сведения о динамике накопления и особенностях распределения свободной и конъюгированной форм АБК в органах спорофитов высших сосудистых споровых растений на различных фенологических фазах роста отсутствуют. При проведении своих исследований мы выходили из предположения, что фитогормонам, в частности АБК, принадлежит ключевая роль в адаптации, обеспечивающей успешный рост и развитие спорофитов высших сосудистых споровых растений, в неблагоприятных условиях окружающей среды. Поэтому целью нашей работы был сравнительный анализ характера накопления и распределения свободной и конъюгированной форм эндогенной АБК в органах спорофитов многолетнего наземного хвоща полевого и однолетнего папоротника-гидрофита сальвинии плавающей в вегетативную и репродуктивную фазы развития.

## 2. Материалы и методы

Исследовались природные популяции *Equisetum arvense*, произрастающие в лесостепной зоне Украины на суглинистых почвах в условиях хорошего освещения. Жизненный цикл хвоща полевого состоит из спорофитной и

гаметофитной фаз. Весной репродуктивные почки спорофита прорастают, формируя надземные побеги, состоящие из 6-7 последовательно расположенных розово-белых лишенных хлорофилла междоузлий и 6 узлов, из которых развиваются хлорофиллоносные листья. На верхушке весеннего побега формируется овально-цилиндрический стробил со спорами. Летний членисто-мутовчатый вегетативный зеленый фотосинтезирующий побег состоит из жесткого, ребристого, полого стебля, с междоузлиями и узлами. Листья чешуевидные, сросшиеся у основания во влагалище, размещены мутовчато (Рис. 1).

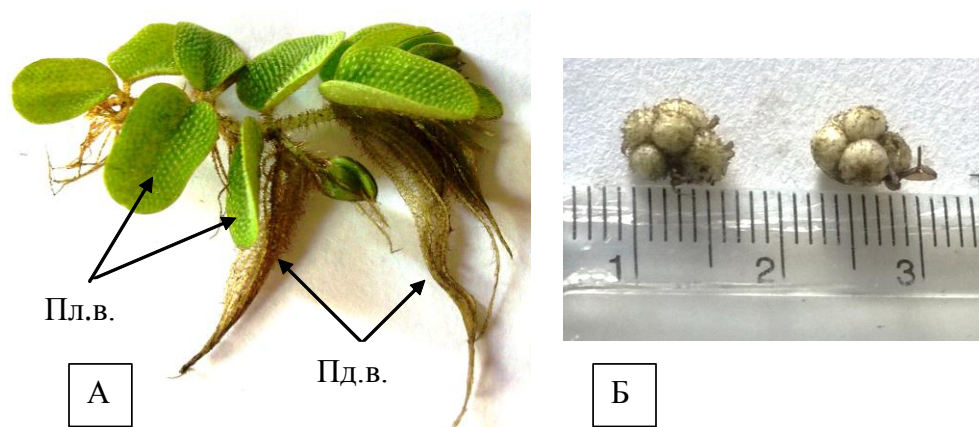


**Рис. 1.** *Equisetum arvense* L. на различных фенологических фазах роста. А – репродуктивные почки в период осенне-зимнего покоя; Б – проросшие репродуктивные побеги; В – весенние побеги на стадии полураскрытого стробила; Г – вегетативные летние побеги.

Для анализа АБК репродуктивных побегов в период осенне-зимнего покоя были отобраны репродуктивные почки, расположенные под землей в узлах корневища спорофита. В периоды раннего и активного весеннего роста, а также развития проросшего, закрытого, полураскрытого и раскрытого стробила были отобраны проросшие почки; надземные (междоузлия, листья, стробил) и подземные (корневище) органы. Для анализа АБК вегетативных побегов были

отобраны надземная часть и корневища летних спорофитов хвоща полевого, достигших высоты 18, 21, 26 и 40 см.

У водного папоротника *Salvinia natans* тонкий разветвленный, горизонтальный стебель с кольцеобразно расположенными в шесть и более рядов ваями. Каждое кольцо состоит из двух цельнокрайних плавающих (надводных) и одной подводной (погруженной) вай. Плавающие вай имеют овально-продолговатую форму и короткие черенки, подводные – многократно рассечены на 8-12 нитевидных сегментов, густо покрыты многоклеточными волосками темно-бурого, иногда коричневого цвета, напоминают корни (Рис. 2А). Сальвиния плавающая относится к гетероспоровым папоротникам. Микро- и мегаспоры находятся внутри микро- и мегаспорангиев, в шарообразных спорокарпиях, собранных в группы по 3-8 штук, расположенных у основания подводных вай. Осенью спорофит отмирает и спорокарпии погружаются на дно водоема (Рис. 2Б).



**Рис. 2.** Спорофит (А) и зрелые шарообразные спорокарпии (Б) *Salvinia natans* L.  
Обозначения: пл.в. – плавающие вай, пд.в. – подводные вай.

Весной оболочка спорокарпия разрывается, и спорангии поднимаются на поверхность воды, где и происходит образование и дальнейшее развитие гаметофита. После оплодотворения яйцеклетки развивается спорофит. Благодаря быстрому вегетативному росту сальвиния плавающая образует на поверхности воды густые заросли [21].

Исследовали природную популяцию *Salvinia natans*, произрастающую в водоемах Киева. Образцы для анализа собирали с интервалом в один месяц, начиная с июня 2015 года. Анализировали АБК плавающих и подводных вай в фазы интенсивного (июнь) и стационарного (июль) роста, формирования спорокарпиев (август), а также на заключительном этапе развития спорофита при образовании скоплений зрелых спорокарпиев (сентябрь).

Экстракцию АБК проводили при помощи охлажденного 80% этилового спирта с добавлением 1-2 капель антиоксиданта (0,02% диэтилдитиокарбамата натрия). Спиртовые экстракты выпаривали до водного остатка и промораживали. При помощи 2н раствора HCl pH элюатов доводили до 3,0, после чего образцы

центрифугировали при 10000 об/мин. в течение 20 мин. на центрифуге К-24 фирмы «Janetski» (Германия). Из надосадочной жидкости свободную (активную) форму АБК экстрагировали диэтиловым эфиром. Полученную фракцию очищали методами кислотнo-щелoчной экстракции и перeэкстракции, а также тонкослойной хроматографии на пластинах Silicagel 60 F254 фирмы «Merck» (Германия) в системе растворителей хлороформ: этилацетат: ледяная уксусная кислота (70: 30: 5). Зоны хроматограм, соответствующие Rf стандарту АБК, элюировали этанолом. Полученные элюаты упаривали до сухого остатка на вакуумном ротационном испарителе тип 350 р (Польша) при температуре не превышающей +40°C. Конъюгированную (неактивную) форму АБК определяли после гидролиза водного остатка раствором 1 н NaOH в 30% этаноле. Дальнейшую очистку проводили так же, как и при определении свободной формы АБК [23].

Количественный и качественный анализ АБК проводили на высокоэффективном жидкостном хроматографе Agilent 1200 LC с диодно-матричным детектором G 1315 В (США), колонка Eclipse XDB-C 18 2,1x150 мм, размер частиц 5 мкм. Элюцию фитогормона осуществляли при аналитической длине волны детектирования 254 нм со скоростью подвижной фазы 0,5 мл/мин. в системе растворителей метанол: вода: уксусная кислота (40: 59,9: 0,1). Для идентификации использовали АБК фирмы Sigma (США). Анализ и обработка хроматограмм проводилась с использованием программного обеспечения Chem Station версия В.03.01 в режиме *off line*. Опыты проводили в трех биологических и трех аналитических повторях. Результаты обрабатывали статистически ( $P \leq 0,05$ ), используя программы Microsoft Excel 2007 и Origin 6.0.

### 3. Результаты исследований и их обсуждение

Данные о характере накопления и распределения свободной и конъюгированной форм АБК в спорофите *Equisetum arvense* представлены в таблицах 1-2. Нами было показано, что в органах репродуктивного побега пул эндогенной АБК на этапе осенне-зимнего покоя составлял 8,3-9,6 нг/г сырого вещества. Свободная форма гормона доминировала в корневище в период осеннего покоя, тогда как во время зимнего покоя – существенное повышение количества активной формы АБК наблюдалось в зачаточной репродуктивной почке. Свободная форма АБК в три раза превышала содержание конъюгированной. В целом, переход в состояние глубокого зимнего покоя сопровождался перемещением центра аккумуляции эндогенной АБК из корневища в зачаточную почку.

Во время прорастания почки (начало марта) содержание эндогенной АБК в репродуктивном побеге спорофита увеличилось. В корневище преобладала свободная форма гормона (8,5 нг/г сырого вещества), в почке – конъюгированная (20,9 нг/г). Количество свободной формы АБК на этапе активного роста репродуктивного побега спорофита возросло до 12,7 нг/г в стробилах и до 5,0 нг/г в междоузлиях с листьями, тогда как в корневище был зафиксирован минимальный уровень фитогормона. Увеличение количества свободной АБК в стробилах вероятно обусловлено трансформацией конъюгированной формы

гормона, количество которой уменьшилось с 20,9 до 1,3 нг/г сырого вещества. В закрытых стробилах, содержащих незрелые споры, были выявлены низкие количества свободной и конъюгированной форм АБК. Уровень свободной формы гормона в корневище достиг 4,6 нг/г сырого вещества (табл. 1).

**Таблица 1.** Эндогенная АБК в органах репродуктивного побега спорофита *Equisetum arvense* на разных фенологических фазах роста (нг/г сырого вещества,  $\bar{X} \pm SD$ ,  $n=9$ ).

| Фенологическая фаза                                    | Орган спорофита                 | Форма АБК |                 |
|--------------------------------------------------------|---------------------------------|-----------|-----------------|
|                                                        |                                 | свободная | конъюгированная |
| Осеннего покоя                                         | зачаточная репродуктивная почка | следы     | 3,4±0,2         |
|                                                        | корневище                       | 2,7±0,1   | 2,2±0,1         |
| Зимнего покоя                                          | зачаточная репродуктивная почка | 6,3±0,3   | 2,3±0,1         |
|                                                        | корневище                       | 0,6±0,03  | 0,4±0,02        |
| Раннего весеннего прорастания почки                    | репродуктивная почка            | 5,8±0,3   | 20,9±1,1        |
|                                                        | корневище                       | 8,5±0,4   | следы           |
| Активного роста побега (высота надземной части 4-5 см) | стробил                         | 12,7±0,6  | 1,3±0,06        |
|                                                        | междоузлия с листьями           | 5,0±0,2   | 6,5±0,3         |
|                                                        | корневище                       | следы     | 0,6±0,03        |
| Закрытого стробила                                     | стробил                         | 0,6       | следы           |
|                                                        | междоузлия                      | следы     | 2,0             |
|                                                        | листья                          | 0,5       | 0,9             |
|                                                        | корневище                       | 4,6       | 0,7             |
| Полураскрытого стробила                                | стробил                         | 4,8±0,2   | 6,4±0,3         |
|                                                        | междоузлия                      | 3,1±0,2   | 4,8±0,2         |
|                                                        | листья                          | 20,8±1,1  | 18,3±0,9        |
|                                                        | корневище                       | 9,3±0,5   | 5,0±0,2         |
| Раскрытого стробила                                    | стробил                         | 137,0±6,8 | 3,6±0,2         |
|                                                        | междоузлия                      | 32,8±1,6  | 7,4±0,4         |
|                                                        | листья                          | 1,7±0,1   | 4,1±0,2         |
|                                                        | корневище                       | 12,7±0,6  | 5,9±0,3         |

На этапе полураскрытого стробила наибольшее количество АБК (39,1 нг/г) выявлено в листьях репродуктивного побега. В раскрытых стробилах, при высыпании 80% созревших спор и прекращении роста междоузлий, пул

эндогенной АБК достиг максимума, с преобладанием активной формы гормона (137,0 нг/г сырого вещества). В корневищах наблюдалось постепенное увеличение количества АБК. На завершающем этапе развития репродуктивного побега спорофита содержание АБК в корневищах достигло 18,6 нг/г, с доминированием свободной формы гормона (табл. 1).

Таким образом, в процессе роста репродуктивного побега спорофита хвоща полевого произошли изменения в характере накопления и распределения свободной и конъюгированной форм АБК. В фазу закрытого стробила АБК накапливалась преимущественно в корневище. В фазу раскрытого стробила центр локализации гормона переместился в надземные органы. Свободная форма доминировала в стробилах, междоузлиях и корневище, а конъюгированная – в листьях.

После отмирания репродуктивных весенних побегов от узлов корневища развиваются вегетативные стерильные летние побеги. Нами было показано, что пул эндогенной АБК в надземных органах побегов был значительно выше, чем в корневище. Наивысшие показатели зафиксированы в надземной части побега на завершающем этапе роста (99,9 и 81,8 нг/г сырого вещества свободной и конъюгированной формы, соответственно). В корневище уровень обеих форм АБК был в десятки раз ниже (табл. 2).

**Таблица 2.** Эндогенная АБК в органах вегетативного побега спорофита *Equisetum arvense* на разных фенологических фазах роста (нг/г сырого вещества,  $\bar{X} \pm SD$ ,  $n=9$ ).

| Высота побега | Органы спорофита | Форма АБК      |                 |
|---------------|------------------|----------------|-----------------|
|               |                  | свободная      | конъюгированная |
| 18 см         | надземная часть  | 4,5 $\pm$ 0,2  | 3,8 $\pm$ 0,2   |
|               | корневище        | 0,1 $\pm$ 0,05 | 0,3 $\pm$ 0,02  |
| 21 см         | надземная часть  | 10,1 $\pm$ 0,5 | 10,3 $\pm$ 0,5  |
|               | корневище        | 0,4 $\pm$ 0,03 | 0,6 $\pm$ 0,03  |
| 26 см         | надземная часть  | 5,7 $\pm$ 0,3  | 5,1 $\pm$ 0,2   |
|               | корневище        | 0,8 $\pm$ 0,04 | 0,8 $\pm$ 0,03  |
| 40 см         | надземная часть  | 99,9 $\pm$ 5,0 | 81,8 $\pm$ 4,1  |
|               | корневище        | 5,4 $\pm$ 0,3  | 5,1 $\pm$ 0,3   |

Таким образом, характер накопления и распределения АБК в органах репродуктивного и вегетативного побегов спорофита *Equisetum arvense* соответствовал динамике ростовых и формообразующих процессов. Полученные данные позволяют предположить, что сайт синтеза фитогормона на ранних этапах роста репродуктивных побегов находится в корневище, откуда гормон поступает в надземные органы. В работах других исследователей было показано, что синтез

АБК происходит в большинстве органов и тканей цветочных растений: стебле, листьях, плодах, зародышах, семядолях, семенах, корнях и клубеньках [41, 56]. Значительные количества активной формы АБК в стробилах на завершающем этапе развития соответствуют периоду созревания спор. Как сообщалось ранее в работах других исследователей, уровень АБК изменяется в процессе эмбриогенеза семян цветочных растений [5]. На первом этапе на фоне низкого содержания АБК происходит интенсивное деление клеток и дифференциация тканей, формируются зародыш и эндосперм. После прекращения деления клеток уровень АБК возрастает. Показано, что гормон регулирует транспорт ассимилятов и синтез толерантных к высушиванию тканей LEA белков [3, 11, 17].

Преобладание активной формы гормона в органах надземной части вегетативных побегов спорофита *Equisetum arvense* объясняется стресс-протекторной функцией АБК, а значительное увеличение количества АБК на последнем этапе роста связано со старением растений.

Данные о характере накопления и распределения свободной и конъюгированной форм АБК в органах *Salvinia natans* на разных фенологических фазах роста спорофита представлены в таблице 3. Нами было показано, что на этапе интенсивного роста сайт свободной формы АБК находился в плавающих ваях (191,0 нг/г сырого вещества), тогда как в фазу стационарного роста – в подводных (154,4 нг/г). Поскольку синтез АБК происходит в хлоропластах [28, 41, 56], можно предположить, что аккумулированная в плавающих фотосинтезирующих ваях в фазу интенсивного роста эндогенная АБК в последующем перемещается в подводные вай, которые выполняют преимущественно всасывающую функцию. Наибольшее количество свободной формы АБК (266,0 нг/г сырого вещества) зафиксировано на этапе формирования спорокарпиев (табл. 3).

**Таблица 3.** Эндогенная АБК в органах спорофита *Salvinia natans* на разных фенологических фазах роста (нг/г сырого вещества,  $\bar{X} \pm SD$ ,  $n=9$ ).

| Фенологическая фаза                             | Орган                     | Форма АБК         |                 |
|-------------------------------------------------|---------------------------|-------------------|-----------------|
|                                                 |                           | свободная         | конъюгированная |
| Интенсивный рост<br>(июнь)                      | плавающие вай             | <b>191,0±9,4</b>  | следы           |
|                                                 | подводные вай             | 5,0±0,2           | следы           |
| Стационарный рост<br>(июль)                     | плавающие вай             | 32,2±1,6          | следы           |
|                                                 | подводные вай             | <b>154,4±7,8</b>  | следы           |
| Формирование<br>спорокарпиев<br>(август)        | плавающие вай             | 5,6±0,3           | 8,0±0,4         |
|                                                 | подводные вай             | следы             | 4,3±0,2         |
|                                                 | спорокарпии               | <b>266,0±13,3</b> | <b>23,0±1,5</b> |
| Отмирание<br>вегетативных органов<br>(сентябрь) | скопления<br>спорокарпиев | следы             | 23,5±1,2        |

Сравнивая полученные данные со сведениями об увеличении содержания эндогенной АБК в семенах в период аккумуляции питательных веществ после прекращения деления клеток [46], можно предположить, что в созревании спор папоротника активно задействована свободная АБК. В скоплениях спорокарпиев, образовавшихся после отмирания вегетативных органов, АБК находится в конъюгированном состоянии (23,5 нг/г сырого вещества). Свободная форма гормона была доминирующей на всех исследованных этапах за исключением фазы отмирания вегетативных органов, которая отличалась преимущественным накоплением конъюгированной формы в скоплениях спорокарпиев.

Таким образом, количество эндогенной АБК в спорофите однолетнего папоротника гидрофита сальвинии плавающей было значительно выше, чем у многолетнего наземного хвоща полевого, что вероятно является одним из факторов, обеспечивающим успешность существования папоротника на границе двух стихий – водной и воздушной. Изменения в характере накопления и распределения свободной и конъюгированной форм АБК в органах исследованных высших сосудистых споровых растений соответствовали динамике ростовых процессов при прохождении вегетативной и репродуктивной фаз развития спорофита.

### Литература

1. Babenko, L.M., Shaiko, O.A., Kosakovskaya, I.V., Vedenichova, N.P., Negretsky, V.A., Vasika, O.V. (2015). Structural and functional features of fern-like (Polypodiophyta). *Journal of Kharkov National Agrarian University*, 1(34), 80-103 (In Ukrainian).
2. Boyer, G.L., Zeevaart, J.A.D. (1982). Isolation and quantitation of  $\beta$ -D-glucopyranosyl abscisate from leaves of *Xanthium* and *spinach*. *Plant Physiol.*, 70, 227-231.
3. Bray, E.A. (2002). Absciscic acid regulation of gene expression during water-deficit stress in the era of the *Arabidopsis* genome. *Plant Cell Environ.*, 25, 153-161.
4. Bray, E.A., Zeevaart, J.A. (1985). The compartmentation of abscisic acid and beta-d-glucopyranosyl abscisate in mesophyll cells. *Plant Physiol.*, 79, 719-722.
5. Chandrasekaran, U., Liu, A. (2014). Endogenous abscisic acid signaling towards storage reserve filling in developing seed tissues of castor bean (*Ricinus communis* L.). *Plant Growth Regul.*, 72, 203-207.
6. Chater, C.C.C., Oliver, J., Casson, S., Gray, J.E. (2014). Putting the brakes on: abscisic acid as a central environmental regulator of stomatal development. *New Phytologist*, 202, 376-391.
7. Cheng, C.Y., Schraudolf, H. (1974). Nachweis von abscisinsäure in sporen und jungen Prothallien von *Anemia phyllitidis* L. Sw. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 71(4), 366-369.
8. Crozier, A., Kamiya, Y., Bishop, G., Yokota, T. (2000). Biosynthesis of hormones and elicitor molecules, *Biochemistry and Molecular Biology of Plants* / Eds. B. Buchanan, W. Gruissem, R. Jones. Amer. Soc. Plant Physiologists, Rockville, USA, 850-929.
9. Dathe, W., Miersch, O., Schmidt, J. (1989). Occurrence of jasmonic acid, related compounds and abscisic acid in fertile and sterile fronds of three *Equisetum* species. *Biochem. Physiol. Pflanzen.*, 185(1-2), 83-92.
10. De Smet, I., Zhang, H., Inze, D., Beeckman, T. (2006). A novel role for abscisic acid emerges from underground. *Trends in Plant Science*, 11(9), 434-439.

11. Finkelstein, R.R., Gampala, S.S., Rock, C.D. (2002). Absciscic acid signaling in seeds and seedlings. *Plant Cell.*, 14, 15-45.
12. Garner, L.B., Paolillo, D.J. (1973). On the function of the stomata in *Funaria*. *The Bryologist*, 76, 423-427.
13. Gusta, L., Trischuk, R., Weiser, C.J. (2005). Plant cold acclimation: the role of absciscic acid. *J. Plant Growth Regul.*, 24, 308-318.
14. Hartung, W. (2010). The evolution of absciscic acid (ABA) and ABA function in lower plants, fungi and lichen. *Funct. Plant Biol.*, 37, 806-812.
15. Hartung, W., Sauter, A., Hose, E. (2002). Absciscic acid in the xylem: Where does it come from, where does it go to? *J. Exp. Bot.*, 53, 27-32.
16. Hartung, W., Weiler, E.W., Volk, O.H. (1987). Immunochemical evidence that absciscic acid is produced by several species of *Anthocerotae* and *Marchantiales*. *The Bryologist*, 90, 393-400.
17. Hasegawa, P.M., Bressan, R.A., Zhu, J.K., Bohnert, H.J., (2000) Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant. Mol. Plant Physiol.*, 51, 463-499.
18. Hoekstra, F.A. (2002). Pollen and spores: Desiccation Tolerance in Pollen and the Spores of Lower Plant and Fungi, eds N. Black and H.W. Pritchard. Desiccation and Survival in Plants: Drying Without Dying. CAB International, 186-206.
19. Husby, C. (2013). Biology and Functional Ecology of *Equisetum* with Emphasis on the Giant Horsetails. *Bot. Rev.*, 79(2), 147-177.
20. Karol, K.G., Arumuganathan, K., Boore, J.L., Duffy, A.M., Everett, K.D., Hall, J.D., Hansen, S.K., Kuehl, J.V., Mandoli, D.F., Mishler, B.D., Olmstead, R.G., Renzaglia, K.S., Wolf, P.G. (2010). Complete plastome sequences of *Equisetum arvense* and *Isoetes flaccida*: implications for phylogeny and plastid genome evolution of early land plant lineages, *BMC Evolutionary Biology*, 10, 321. DOI: 10.1186/1471-2148-10-321.
21. Korchagina, I.A. (2011). *Systematics of higher spore plants with basics paleobotany*, St. Petersburg, 514-522 (In Russian).
22. Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Likhnyovskiy R.V., (2015) Effect of temperature on *Triticum aestivum* L. seedlings growth and phytohormone balance, *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 11(4), 91-99.
23. Kosakivska, I.V., Voytenko, L.V., Likhnyovskiy, R.V., Ustinova, A.Y. (2014). Effect of temperature on accumulation of absciscic acid and indole-3-acetic acid in *Triticum aestivum* L. Seedling. *Genetics and Plant Physiology*, 4(3-4), 201-208.
24. Kosakivska, I.V. (2003). *Physiological and Basics of Adaptation of Plants to Stress*. Steel, 191 p. (In Ukrainian).
25. Lin, B.-L., Wang, H.-J., Wang, J.-S., Zaharia, I., Abrams, S.R. (2005). Absciscic acid regulation of heterophylly in *Marsilea quadrifolia* L.: effects of R-(-) and S-(+) isomers. *J. Exp. Botany*, 56(421), 2935-2948.
26. López-Carbonell, M., Gabasa, M., Jáuregui, O. (2009). Enhanced determination of absciscic acid (ABA) and absciscic acid glucose ester (ABA-GE) in *Cistus albidus* plants by liquid chromatography-mass spectrometry in tandem mode. *Plant Physiol. Biochem.*, 47, 256-261.
27. Marsh, A.S., Arnone, J.A., Bormann, B.T. (2000). The role of *Equisetum* in nutrient cycling in an Alaskan shrub wetland. *Journal of Ecology*, 88, 999-1011.
28. Nambara, E., Marion-Poll, A. (2005). Absciscic Acid Biosynthesis and Catabolism. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 56, 165-185.
29. Nejad, A.R., van Meeteren, U. (2007). The role of absciscic acid in disturbed stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* during growth at high relative air humidity. *J. Exp. Bot.*, 58, 627-636.

30. Osakabe, Y., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K., Phan Tran, L.-S. (2014). ABA control of plant macroelement membrane transport systems in response to water deficit and high salinity. *New Phytologist*, 202, 35-49.
31. Page C. (2002). Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review Palaeobot. Palynol.*, 119, 1-33.
32. Peleg, Z., Blumwald, E. (2011). Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 14, 290-295.
33. Piotrowska, A., Bajguz, A. (2011). Conjugates of abscisic acid, brassinosteroids, ethylene, gibberellins and jasmonates, *Phytochem.*, 72, 2097-2112.
34. Pryer, K.M., Schneider, H., Smith, A.R., Cranfill, R., Wolf, P.G., Hunt, J.S., Sipes, S.D. (2001). Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants, *Nature*, 409, 618-622.
35. Qiu, Y.B., Li, L.B., Wang, B., Chen, Z.D., Dombrowska, O., Lee, J., Kent, L., Li, R.Q., Jobson, R.W., Hendry, T.A., Taylor, D.W., Testa, C.M., Ambros, M.A. (2007). Notflowering land plant phylogeny inferred from nucleotide sequences of seven chloroplast, mitochondrial, and nuclear genes. *Int. J. Plant Sci.*, 168, 691-708.
36. Richardson, R.J., Zandstra, B.H. (2004). Equisetum control. Accessed April, 19, 2007.
37. Rock, C.D., Sakata, Y., Quatrano, R.S. (2010). Stress signaling I: the role of abscisic acid (ABA) abiotic stress adaptation in plants, eds. A. Pareek, S.A. Sopory, H.J. Bohner. Dordrecht: Springer, 33-73.
38. Rodríguez-Gacio, M.C., Matilla-Vázquez, M.A., Matilla, A.J. (2009). Seed dormancy and ABA signalling: the breakthrough goes on. *Plant Signal Behav.*, 4, 1035-1049.
39. Ross, A.R.S., Ambrose, S.J., Cutler, A.J., Kermode, A.R., Nelson, K., Zhou, R., Abrams, S.R. (2004). Determination of endogenous and supplied deuterated abscisic acid in plant tissues by high-performance liquid chromatography-electrospray ionization tandem mass spectrometry with multiple reaction monitoring. *Anal. Biochem.*, 329, 324-333.
40. Ryberg, P.E., Hermesen, E.J., Taylor, E.L., Taylor, T.N., Osborn, J.M. (2008). Development and ecological implications of dormant buds in the high-Paleoaltitude Triassic Sphenophyte *Spaciodum* (Equisetaceae). *American Journal of Botany*, 95(11), 1443-1453.
41. Sakata, Y., Komatsu, K., Takezawa, D. (2014). ABA as a universal plant hormone, *Progress in Botany*, eds. U. Lüttge et al. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 57-96.
42. Sauter, A., Davies, W.J., Hartung, W. (2001). The long-distance abscisic acid signal in the droughted plant: the fate of the hormone on its way from root to shoot. *J. Exp. Bot.*, 52, 1991-1997.
43. Sauter, A., Dietz, K.J., Hartung, W. (2002). A possible stress physiological role of abscisic acid conjugates in root-to-shoot signaling, *Plant Cell Environ.*, 25, 223-228.
44. Schwartz, S.H., Qin, X., Zeevaert, J.A.D. (2003). Elucidation of the indirect pathway of abscisic acid biosynthesis by mutants, genes, and enzymes. *Plant Physiol.*, 131, 1591-1601.
45. Sharp, R.E., LeNoble, M.E. (2002). ABA, ethylene and the control of shoot and root growth under water stress. *J. Exp. Bot.*, 53, 33-37.
46. Taiz, L., Zeiger, E. (2002). Absciscic acid: A seed maturation and antistress signal, *Plant physiology*, 3rd Ed. / eds. L. Taiz, E. Zeiger. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 539-558.
47. Takezawa, D., Komatsu, K., Sakata, Y. (2011). ABA in bryophytes: how a universal growth regulator in life became a plant hormone? *J. Plant Res.*, 124, 437-453.

48. Talanova, V.V., Titov, A.F., Topchieva, L.V., Frolovna, S.A., (2012). Effect abscisic acid on the expression of cysteine proteinase genes and its inhibitor at cold adaptation of wheat plants. *Plant Physiology*, 59(4), 627-631 (In Russian).
49. Vasheka, O.V., Bezsmertna, O. (2012). *Atlas of the Ferns of the Ukrainian Flory*. AV Pavivoda, Kiev, 160 p. (In Ukrainian).
50. Vilaró, F., Canela-Xandri, A., Canela, R. (2006). Quantification of abscisic acid in grapevine leaf (*Vitis vinifera*) by isotope-dilution liquid chromatography-mass spectrometry. *Anal. Biol. Chem.*, 386, 306-312.
51. Voytenko, L.V., Kosakovskaya I.V. (2016). Polyfunctional phytohormon abscissaacid. *Journal of Kharkov National Agrarian University*, 1(37), 27-41 (In Ukrainian).
52. Voytenko, L.V., Musatenko, L.I. (2009). Phytohormones as regulators of growth of thalamusfreshwater charophytes at different stages of their ontogenesis, plant physiology: problems and prospects for development. K., *Logos*, 2, 423-437 (In Russian).
53. Voytenko, L.V., Musatenko, L.I. (2014). Phytohormones controlling growth anddevelopment of the reproductive kidney of the horsetail field. *The Annual Meeting of the Society Physiology of Plants in Russia - "Plant physiology-the theoretical basisinnovative agro- and phytobio- technologies"*, Kaliningrad, part 1, 36-38 (In Russian).
54. Werner, O., Ros Espín, R.M., Bopp, M., Atzorn, R. (1991). Absciscic-acid induced drought tolerance in *Funaria hygrometrica* Hedw. *Planta*, 186, 99-103.
55. Wilkinson, S., Davies, W.J. (2002). ABA-Based chemical signalling: the Co-ordination of responses to stress in plants. *Plant Cell Environ.*, 25(1), 195-210.
56. Xiong L., Zhu J.-K., (2003) Regulation of abscisic acid biosynthesis, *Plant Physiol.*, 133, 29-36.
57. Yamane, H., Fujioka, S., Spray, C.R., Phinney, B.O., MacMillan, J., Gaskin, P., Takahashi, N. (1988). Endogenous gibberellins from sporophytes of two tree ferns. *Cibotium glaucum* and *Dicksonia antarctica*, *Plant Physiol.*, 86, 857–862.
58. Yamane, H., Sato, Y., Takahashi, N., Takeno, K., Furuya, M. (1980). Endogenous inhibitors for spore germination in *Lygodium japonicum* and their inhibitory effects on pollen germinations in *Camellia japonica* and *Camellia sinensis*. *Agric. Biol. Chem.*, 44, 1697-1699.
59. Yamane, H., Watanabe, M., Satoh, Y., Takahashi, N., Iwatsuki, K. (1983). Identification of cytokinins in two species of pteridophyte sporophytes. *Plant and Cell Physiology*, 24(6), 1027-1031.