

УДК 577.175.1:577.19

ПОЛІФУНКЦІОНАЛЬНИЙ ФІТОГОРМОН АБСЦИЗОВА КИСЛОТА

© 2016 р. Л. В. Войтенко, І. В. Косаківська

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України
(Київ, Україна)*

Наведено короткі відомості про історію відкриття поліфункціонального фітогормону абсцизової кислоти (АБК), проаналізовано його молекулярні форми, біосинтез, транспорт, катаболізм і локалізацію АБК у різних видів рослин. Розглянуто участь гормону у формуванні стійкості до зневоднення, регуляції продихових рухів, реакції-відповіді на абіотичні стреси, розвитку стійкості насіння до висихання під час дозрівання, регуляції онтогенезу. Обговорюється роль АБК в еволюції, інвазії водних видів на сушу в їхній подальшій адаптації. Окремо аналізуються дані щодо вмісту і функцій АБК у представників відділу *Polypodiophyta*.

Ключові слова: абсцизова кислота, біологічні функції, фізіологічні процеси, *Polypodiophyta*

Історія відкриття

У середині ХХ ст. була сформульована гіпотеза, за якою окрім гормонів-стимуляторів ауксинів, цитокінінів і гіберелінів, мають існувати речовини, здатні уповільнювати процеси росту й розвитку (Evenari, 1949). Спостереження за бульбами картоплі, що перебували в стані спокою, виявили, що попри насиченість вічок поживними речовинами, їх розпускання гальмувалося. У шкірці бульби були знайдені інгібітори, вміст яких у період спокою підвищувався (Hemberg, 1947, 1952; Steward, Caplin, 1952). Водночас з'ясувалося, що ефірні екстракти сплячих верхівкових бруньок ясеня уповільнювали ріст колеоптилів *Avena sativa* (Hemberg, 1946). Методом паперової хроматографії в 1953 році вдалося визначити, що до складу «β-інгібіторного комплексу» входять індоліл-3-оцтова кислота (ІОК), α-стимулятор і β-інгібітор (Bennet-Clark, Kefford, 1953). Згодом на різних рослинних об'єктах було показано, що β-інгібітор бере участь у регуляції процесів апікального домінування й переходу до стану спокою (Luckwill, 1952; Kefford, 1955; Phillips, Wareing, 1958; Hemberg, 1961; Eagles, Wareing, 1963). У 1964 р. з листків платану виділили чисті кристали активної речовини, яку назвали дорміном (з англ. *dormancy* – спокій) (Wareing et al., 1964).

У 1961 р. зі шкірки зрілих коробочок бавовнику виділили речовину, яка прискорювала

процес опадання безлистих черешків; її назвали «абсцизин І» (з англ. *abscission* – ампутація) (Liu, Carns, 1961). А 1963-го з плодів бавовнику отримали чисту кристалічну речовину, встановили її емпіричну формулу ($C_{15}H_{20}O_4$) та описали окремі фізико-хімічні характеристики (Addicott et al., 1964; Ohkuma et al., 1965). Згодом з'ясувалося, що дормін й абсцизин – ідентичні сполуки. На 6-й Міжнародній конференції з вивчення регуляторів росту рослин у 1967 р. було вирішено присвоїти цим речовинам єдину назву – абсцизова кислота (АБК) (Addicott et al., 1968).

Абсцизова кислота та її кон'югати

У рослинних тканинах АБК перебуває у вільному та кон'югованому станах. За хімічною формулою вона є сесквітерпеном (C_{15}), що нагадує частину молекули каротиноїдів. Виділяють *цис*- і *транс*-ізомери АБК, які відрізняються просторовим положенням карбоксильної групи щодо другого атома вуглецю (рис. 1). Домінуючим у вищих рослин є активний *цис*-ізомер АБК, тоді як *транс*-ізомер АБК являє собою неактивну форму гормону (Piotrowska, Wajguz, 2011). Проте під час тривалих фізіологічних процесів, таких як досягання насіння, обидва ізомери АБК здатні виявляти гормональну активність (Taiz, Zeiger, 2002). Інтенсивність процесів синтезу, компартаментатії, транспортування, кон'югації та деградації фітогормону визначають вміст і співвідношення його активних форм (Crozier et al., 2000; Ross et al., 2004).

Адреса для кореспонденції: Косаківська Ірина Василівна, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна;
e-mail: phytohormonology@ukr.net

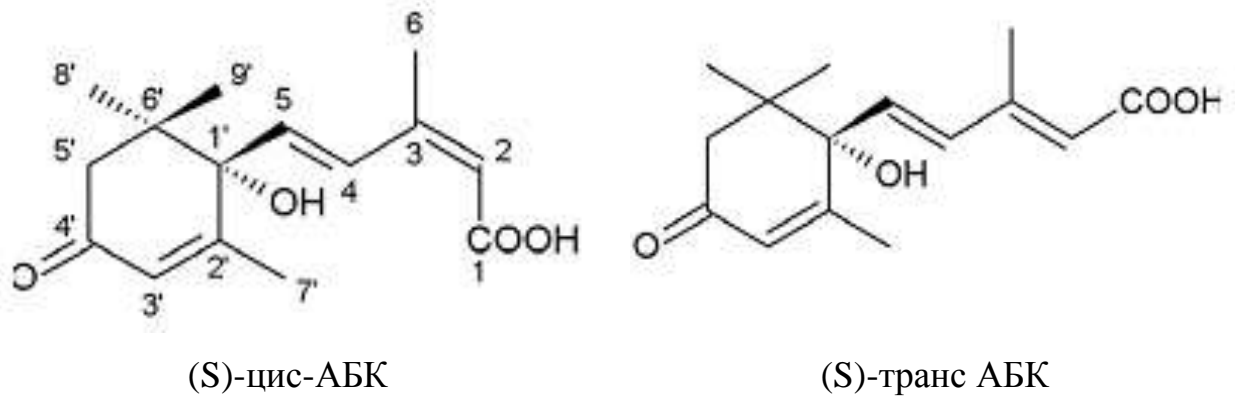


Рис. 1. Структурні формули ізомерів абсцизової кислоти (за: Piotrowska, Bajguz, 2011).

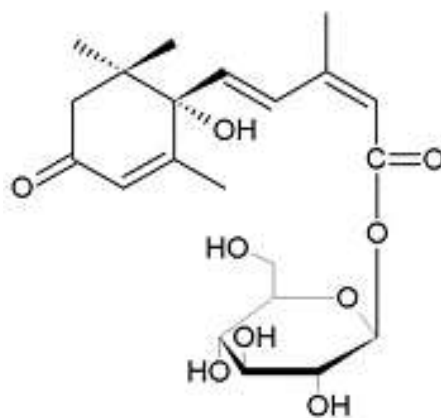


Рис. 2. Структурна формула глюкозного ефіру АБК (за: Piotrowska, Bajguz, 2011).

Основний кон'югат АБК – глюкозний ефір АБК (β -D-глюкопіранозид АБК) – утворюється внаслідок взаємодії складного ефіру абсцизової кислоти та D-глюкози (рис. 2).

Це малоактивна сполука, яка акумулюється у вакуолях і вважається транспортною формою гормону (Boyer, Zeevaart, 1982; Bray, Zeevaart, 1985; Hartung et al., 2002; Vilaró et al., 2006). Серед інших кон'югатів виділяють 1'-O- β -D-глюкопіранозид АБК, що міститься в незначних концентраціях, а також 3-окси-3-метилглутарил-окси-АБК (Кефели и др., 1989).

Встановлено, що в період старіння рослин глюкозний ефір АБК накопичується в клітинній стінці та вакуолях (Harris, Dugger, 1986; Xiong, Zhu, 2003; Verslues, Zhu, 2005). Із цитозолу клітин кореня кон'югати АБК переміщуються до паренхімних клітин ксилеми й вивільняються в її судини за допомогою АБК-транспорттерів (López-Carbonell et al., 2009). Завдяки гідрофільним властивостям кон'югат глюкозидного ефіру АБК рухається акропетально ксилемою стебла. В апопласті листка відбувається його розщеплення з утворенням ві-

льних форм, які транспортуються до мезофілу (Sauter et al., 2001; Sauter et al., 2002; Osakabe et al., 2014).

Біосинтез, транспорт і катаболізм абсцизової кислоти

АБК синтезується прямим і непрямим шляхами. У про- й еукаріот гормон утворюється з активного ізопрену ізопентенілпірофосфату, попередником якого є три молекули мевалонової кислоти (Гудвін, Мерсер, 1986; Newman, Chappell, 1999; Endo et al., 2014). Низький вихід АБК (0,5-0,6%), який спостерігається під час прямого синтезу, зумовлений кількома обставинами, а саме: конкуренцією з іншими терпеноїдами за спільного попередника, низькою проникністю мевалонової кислоти та незначною швидкістю біосинтезу самого гормону (Zeevaart et al., 1986).

На АБК-дефіцитних мутантах кукурудзи, томатів, тютюну, картоплі, ячменю й арабідопсису показано, що біосинтез гормону непрямим шляхом реалізується в пластидах під час розщеплення C_{40} каротиноїдів (Taylor et al., 2000;

Finkelstein, Rock, 2002; Schwartz et al., 2003; Nambara, Marion-Poll, 2005). Загалом АБК синтезується в різних органах, зокрема в листках, корені, стеблі, плодах, однак головним сайтом утворення гормону вважаються хлоропласти, а накопичується АБК здебільшого у вакуолях (Xiong, Zhu, 2003; Sakata et al., 2014).

Попри досягнення у вивченні біосинтезу АБК, визначенні окремих генів і ферментів, задіяних у прямому й непрямому шляхах у вищих трав'янистих рослин (Schwartz et al., 2003), дослідження біосинтезу гормону у спорових рослин є недостатніми, а отримані результати мають суперечливий характер. Так, у геномах ціанобактерії *Synechocystis* та червоної одноклітинної водорості *Cyanidioschyzon merolae* не знайдені гени *ABA1*, які в *Arabidopsis thaliana* експресують утворення зеаксантинепоксидази, задіяної на початкових етапах каротиноїдного (непрямого) шляху біосинтезу АБК. Водночас ці гени виявлені в одноклітинній зеленій водорості *Chlamydomonas reinhardtii*, моху *Physcomitrella patens* і плауна *Selaginella moellendorffii* (Yoshida, 2005; Takezawa et al., 2011). У геномі моху *Physcomitrella patens* також знайдені гени, відповідальні за каротиноїдний (непрямий) шлях біосинтезу АБК, окрім гена *ABA2*, що, імовірно, у покритонасінних з'явився пізніше, як компонент альтернативного ензиматичного шляху конвертації ксантоксину в АБК-альдегід (Sakata et al., 2014).

АБК транспортується в акропетальному та базипетальному напрямках судинами ксилеми та флоєми в усі органи рослини (Кефели и др., 1989). Важлива роль у транспортуванні АБК відводиться її транспортерам (Sakata et al., 2014; Seo, 2014). АБК-транспортери належать до великої родини білків. Транспортери, локалізовані у плазмалемі, тонопласті, мембранах пероксисом, хлоропластів і мітохондрій, транспортують молекули в двох напрямках (Kretzschmar et al., 2011; Boursiac et al., 2012). У гіпокотилі, коренях і судинах листків *Arabidopsis thaliana* ідентифіковано АТФ-зв'язаний касетний транспортер (Kang et al., 2010), у набувнявілому насінні, сім'ядолях, листках і коренях – два нітратних транспортери (Matakiadis et al., 2009; Boursiac et al., 2012; Sakata et al., 2014).

Інактивація АБК починається з її гідроксилювання, що відбувається на мембранах ендоплазматичного ретикулуму за наявності O_2 та НАДФН і призводить до утворення фазеєвої (ФК), дигідрофазеєвої (ДФК) та епідигідрофазеєвої (епі-ДФК) кислот, а також окремих

кон'югатів (Кефели и др., 1989; Kamo et al., 2004). Встановлено, що проміжною сполукою у перетворенні АБК на ФК є 8'-ОН-АБК (Nambara, Marion-Poll, 2005). Вважається, що утворення ФК – основний незворотний шлях інактивації АБК за умов зневоднення, спокою та проростання насіння (Kushiro et al., 2004; Nambara, Marion-Poll, 2005; Umezawa et al., 2006; Okamoto et al., 2006; 2011). Співвідношення між ФК і ДФК залежить від виду рослин та зовнішніх факторів середовища. За умов стресу та на певних етапах проростання насіння спостерігається різке збільшення вмісту ДФК та її кон'югатів (Piotrowska, Bajguz, 2011). У плодах *Citrus sinensis*, *Lycopersicon esculentum*, *Arabidopsis thaliana*, *Cicer arietinum*, посухостійкого *Hordeum vulgare* і *Brassica napus* ідентифіковано новий метаболіт АБК – неофазеєву кислоту (нео-ФК), що синтезується альтернативним метаболічним шляхом гідроксилювання АБК через 9'-ОН-АБК (Zhou et al., 2004; Nambara, Marion-Poll, 2005). Показано, що для молодого насіння характерний високий вміст АБК і нео-ФК, тоді як для зрілого, навпаки, – низький. У невеликих кількостях у проростках *Pisum sativum* і *Lycopersicon esculentum* знайдені інші метаболіти АБК: 7'-ОН-АБК, цис- і транс-1',4'-діол-АБК, які є першими проміжними сполуками на шляху перетворення АБК на ДФК, що проходить обминаючи стадію утворення ФК (Nambara, Marion-Poll, 2005; López-Carbonell et al., 2009).

Фізіологічні функції

Рослинний гормон АБК знайдено у окремих видів бактерій, грибів і навіть тварин. Проте, які функції виконує АБК в нерослинних організмах, практично невідомо, хоча є повідомлення про можливу «всюдисущу» активність цієї сполуки під час регуляції фізіологічних процесів у видів, що не належать до рослинного царства (Takezawa et al., 2011).

У рослинному ж царстві більшість відомостей про функції АБК отримана у процесі вивчення покритонасінних. Дослідження АБК голонасінних видів ще тільки на початковому етапі. У вегетуючих тканинах судинних рослин накопичення АБК спостерігається за умов водного стресу, при цьому гормон контролює закриття продохів та експресію генів, що відповідають за стійкість до зневоднення (Finkelstein, Rock, 2002; Rock et al., 2010). АБК регулює процес дозрівання та проростання насіння (Finkelstein, Rock, 2002), пригнічує ріст бічних коренів і формування суцвіть (Milbrogow, 1974). Вивчення фізіологічних функцій АБК у назем-

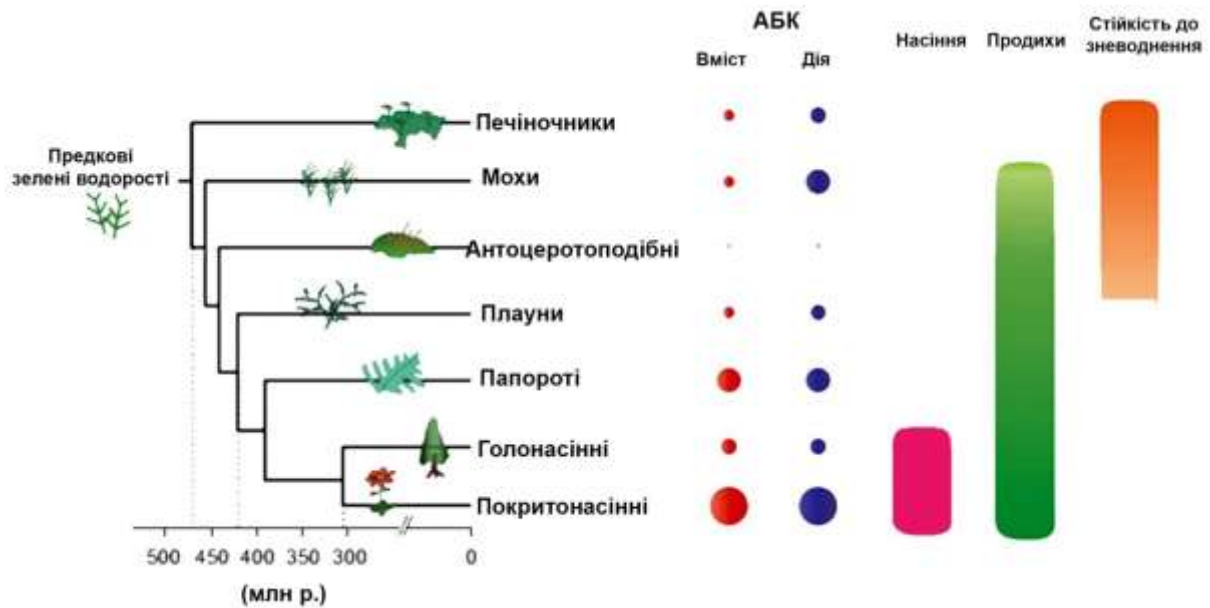


Рис. 3. АБК і розвиток наземних рослин.

Кладограма, що демонструє еволюційні взаємовідносини окремих груп наземних рослин. Ендогенний вміст і дія АБК характеризуються розміром куль; циліндрами позначена роль АБК у регуляції процесів проростання насіння, закритті продихів і стійкості до зневоднення (насиченість тоновування відповідає ефективності дії АБК) (адаптована за: Sakata et al., 2014).

них рослин виявило давнє (від одноклітинних організмів) походження фітогормону, пов'язане з формуванням реакцій-відповідей на дефіцит води (Takezawa et al., 2011). Можна простежити, що в наземних рослин функції АБК сконцентровані на продиховій і судинній системах, а також на насінні (рис. 3).

Оскільки АБК знайдена у вищих рослинах, водоростях, бактеріях, грибах і задіяна в регуляції різних фізіолого-біохімічних процесів, є підстави розглядати цю сполуку як універсальний гормон (Takezawa et al., 2011). До еволюційно законсервованих функцій АБК належать такі: участь гормону у формуванні стійкості до зневоднення; реакція на дію низької температури; регуляція рухів продихів і сигналінг із залученням цитозольного кальцію і кальційзв'язуючих білків (Sakata et al., 2014). Нині уже детально досліджено роль АБК у перебігу процесів спокою, дозрівання та проростання насіння (Chandrasekaran, Liu, 2014). Встановлено, що вміст гормону в насінні змінюється впродовж ембріогенезу. Так, на етапі інтенсивного поділу клітин і диференціації тканин, формування зародка й ендосперму зафіксований низький вміст АБК. Після припинення поділу клітин і під час акумуляції запасних речовин вміст гормону зростає (Taiz, Zeiger, 2002). АБК регулює транспорт вуглеводів й амінокислот, експресує синтез стресових LEA білків пізньо-

го ембріогенезу (Phillips et al., 1997). Ці білки накопичуються у процесі висихання насіння, а також у вегетативних тканинах за умов посухи і зневоднення (Hasegawa et al., 2000; Bray, 2002; Finkelstein et al., 2002). Показано, що під час зневоднення відбувається пригнічення метаболічних процесів, насіння переходить до стану спокою, а вміст АБК поступово зменшується (Taiz, Zeiger, 2002; Chandrasekaran, Liu, 2014). АБК індукує спокій бруньок за низької температури, при цьому відбувається функціональна взаємодія фітогормону з цитокінінами та гіберелінами (Taiz, Zeiger, 2002). Разом із етиленом АБК стимулює процеси старіння й опадання листків (Samet, Sinclair, 1980; Wang et al., 2012), гальмує ріст, уповільнюючи розтягування та поділ клітин у проростків (Дазанин, Такер, 2006; Коф и др., 2006; Головацкая, Карначук, 2007), пригнічує індукований гіберелінами синтез α -амілази (Hoescke et al., 1995; Gomez-Cadenas et al., 2001). Показано, що АБК регулює розвиток бічних коренів (De Smet et al., 2006; Иванов, Ахиярова, 2014).

Методом високоефективної рідинної хроматомаспектрометрії в наших дослідженнях виявлені специфічні зміни та певні закономірності в характері накопичення та складі ендогенної АБК у таломех й окремих органах представників прісноводних (*Chara contraria*, *Chara vulgaris*) і морських (*Cystoseira barbata*)

водоростей. Ці зміни залежать від інтенсивності росту, віку, сезону розвитку та фази онтогенезу. Встановлено, що перехід від вегетативного росту до репродуктивного розвитку, а також дозрівання ооспор у харофітів відбувається на тлі збільшення вмісту АБК, переважно її вільної форми. Поступове зменшення концентрації гормону спостерігається в листках і міжвузлях репродуктивного талому водоростей у міру віддалення від апікального до ризоїдального полюса із збільшенням диференціації метамерів (Войтенко, Мусатенко, 2009). Упродовж сезонного циклу розвитку в таломах *Cystoseira barbata* виявлені два піки ендогенної АБК із домінуванням вільної форми в зимових під час формування органів статевого розмноження та повільного росту і у весняних – на початку ростових процесів (Рябушко и др., 2014). Вивчаючи вміст, локалізацію та динаміку накопичення АБК в надземних і підземних органах *Equisetum arvense* L. на різних етапах росту та розвитку, ми встановили, що в репродуктивній бруньці в період раннього проростання зростає концентрація кон'югованої форми гормону (Войтенко, Мусатенко, 2014). Нашими дослідженнями встановлена пряма залежність між інтенсивністю росту та розвитку надземних і підземних органів *Equisetum arvense* і характером накопичення ендогенної АБК (рис. 4).

Зміни вмісту гормону спостерігалися у період старіння різних органів *Equisetum arvense*, дозрівання спор у стробілах, росту та розвитку стробіл. Максимальна кількість активної форми АБК знайдена в розкритих стробілах завдовжки 38-40 мм, коли дозрілі спори на 80% висипались. У закритих стробілах завдовжки 22-23 мм із недозрілими спорами та верхніх молодих міжвузлях вміст АБК був дуже низьким. Із зміною фаз репродуктивного розвитку відбувався перерозподіл АБК між надземними та підземними органами. У фазі закритого стробілу АБК концентрувалася здебільшого в кореневищі, у фазі напіврозкритого стробілу сумарний її вміст у надземних органах зростав і сягав максимуму у фазі розкритого стробілу (рис. 4).

АБК разом із етиленом є визнаним гормоном стресу. Стрес-індуковане накопичення АБК розглядається як складова захисного механізму, спрямованого на уповільнення метаболізму й адаптацію до впливу негативних абіотичних і біотичних чинників (Wilkinson, Davies, 2002; Косаківська, 2003). Відомо, що під час посухи накопичення активної форми

АБК у тканинах спричиняє закриття продохів із подальшим зменшенням транспірації, збереженням водного статусу, що пом'якшує дію стресу (Nejad, Meeteren, 2007). Стимулюючи експресію окремих генів і синтез нових поліпептидів, АБК сприяє формуванню захисних реакцій і підвищенню стійкості рослин (Beck et al., 2007; Shinozaki, Yamaguchi-Shinozaki, 2007; Rock et al., 2010; Таланова и др., 2012; Osakabe et al., 2014). АБК бере участь у формуванні реакцій-відповідей, виступаючи тригером для запуску сигнальних каскадів. Встановлено, що ключова роль у трансдукції сигналу та функціонуванні іонтранспортних мембранних систем у відповідь на стрес належить білкам-рецепторам АБК родини фосфатаз і кіназ (Osakabe et al., 2014). Зміни в концентрації ендогенної АБК є сигналом для експресії генів білків, чутливих до холодового стресу (Beck et al., 2007; Shinozaki, Yamaguchi-Shinozaki, 2007; Таланова и др., 2009; Шакирова и др. 2009). АБК активує COR-гени (з англ. – cold regulated), до яких належать RAB (від ABA-responsive) та DHN (від dehydrins), і гени родини LEA (від late embryogenesis abundant), продукти яких безпосередньо залучені до формування стійкості рослин до дії низьких температур (Gusta et al., 2005). Зафіксовані в наших дослідженнях зміни вмісту АБК у рослин різних екологічних стратегій засвідчили участь гормону у формуванні індукованих температурними стресами реакцій-відповідей (Косаківська та ін., 2012). Водночас динамічні зміни вмісту активної та кон'югованої форм АБК вказують на участь фітогормону у формуванні стресової реакції-відповіді в проростках озимої пшениці на вплив високої та низької температур (Kosakivska et al., 2014). Короткочасне підвищення вмісту АБК на початкових етапах взаємодії рослин із патогенними мікроорганізмами стимулює утворення калози, тоді як тривале підвищення концентрації гормону знижує ефективність захисних систем, що регулюються саліциловою, жасмоновою кислотами та етиленом (Максимов, 2009).

Отже, АБК регулює формування реакцій-відповідей на абіотичні стреси навколишнього середовища у покритонасінних, а саме: закриття продохів за умов зневоднення, розвиток стійкості насіння до висихання під час дозрівання, солестійкість, холодо- і морозостійкість вегетуючих рослин. АБК-індуковане зростання стресостійкості виявлено також в інших наземних

ВОЙТЕНКО, КОСАКІВСЬКА

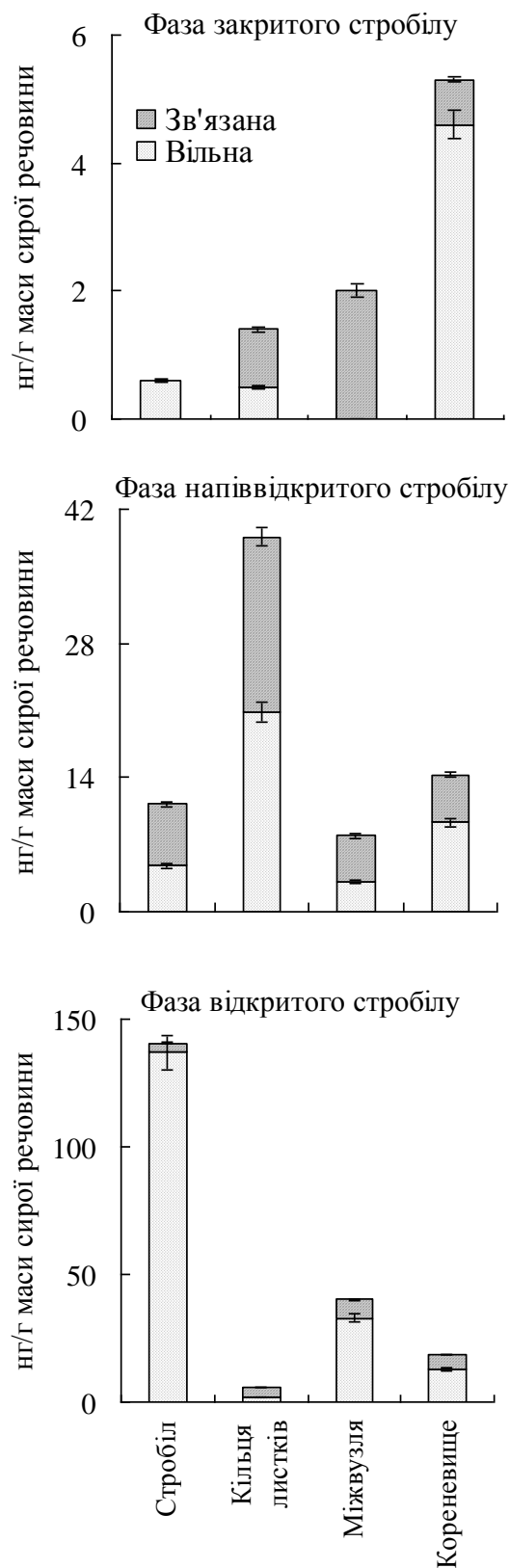


Рис. 4. Вміст вільної та кон'югованої форм АБК у надземних і підземних органах *Equisetum arvense* впродовж онтогенезу (власні дані).

рослин, зокрема несудинних бріофітів (Takezawa et al., 2011; Sakata et al., 2014). Ця обставина спонукала до припущення, що розвиток механізмів реагування на АБК у предків наземних рослин був критичним для вторгнення на землю та подальшої адаптації (Sakata et al., 2014).

Абсцизова кислота папоротеподібних

Папоротеподібні – найчисленніша група судинних рослин після покритонасінних, яка за кількістю видів посідає перше місце серед сучасних вищих спорових рослин (Безсмертна, 2012). Нині налічується понад 12 тис. видів папоротей, які є одним із головних компонентів, що утворюють рослинний покрив суходолу (Ross, 1996). Папороті поширені практично в усіх регіонах земної кулі, починаючи від пустель і закінчуючи болотами, озерами, солоними водами. Папоротеподібні належать до групи найбільш еволюційно давніх рослин. За віком вони поступаються тільки риніофітам та плауноподібним і мають приблизно однаковий геологічний вік із хвощеподібними (Жизнь растений, 1978). Конкурентна боротьба за ресурси з квітковими рослинами виявилася для папоротей еволюційним фактором, що призвів до диверсифікації екологічних ніш, спеціалізації видів, спалаху біологічного різноманіття та підвищення адаптивного рівня багатьох таксонів. С. Page (2002) виділив основні причини, які лімітують широке розселення папоротей порівняно з квітковими та дають їм змогу вигравати конкурентну боротьбу за певні типи місцезростань. До перших автор відносить наявність у папоротей незалежної фази гаметофіту, необхідність води для здійснення статевого процесу, відсутність контролю за розмноженням, обмежений і повільний ріст спорофіту, неможливість існування в широкому діапазоні умов, слабкий контроль за транспірацією. Серед переваг дослідник наводить, зокрема, здатність до фотосинтезу за низької освітленості, високу стійкість до інтенсивного зволоження, толерантність до субстрату, бідного на мінеральні речовини, стійкість спор до пошкоджень у повітряному середовищі, пойкилогідричність гаметофітів деяких видів, потенційну довговічність спорофітів, мікотрофію, поліплоїдію (Page, 2002). Основою цих переваг є особливості метаболічних і фізіологічних процесів, у регуляції яких ключову роль відіграють фітогормони.

АБК папоротей ще малодосліджена. Відомості про вивчення цього гормону у спорофітах і гаметофітах окремих деревоподібних, епіфітних і водних папоротей подано в таблиці.

Уперше у папоротеподібних АБК ідентифікована в спорах і протонемі *Anemia phyllitidis* L. Sw. (Cheng, Schraudolf, 1974). Пізніше гормон знайшли у спорах *Lygodium japonicum* (Yamane et al., 1980). У спорофітних молодих ваях деревоподібних папоротей *Cibotium glaucum* та *Dicksonia antarctica* виявлено АБК, її метаболіти ФК, ДФК та їхні кон'югати (Yamane et al., 1988). Разом з ІОК і цитокінінами у верхівкових і бічних (субапикальних, середніх і базальних) бруньках водної папороті *Marsilea drummondii* A. Br. була знайдена АБК. Оскільки вміст фітогормону в усіх досліджуваних органах виявився ідентичним, автори дійшли висновку, що АБК не бере участі в регуляції процесу апікального домінування цієї папороті, а ріст бічних бруньок, імовірно, регулюється іншими гормонами (Pilate et al., 1989). У водної папороті *Marsilea quadrifolia* проведено кількісне визначення обох форм ендогенної АБК та її метаболітів – ФК і ДФК (Lin et al., 2005). Встановлено, що після екзогенної обробки накопичення АБК спостерігається в апексах стебла *M. quadrifolia* (Balsevich et al., 1994; Cutler et al., 1994; Hampson et al., 1992). За водного стресу у ваях *Pteridium esculentum* та *Dicksonia antarctica* вміст АБК зростав (McAdam, Brodribb, 2012).

Відомості про участь АБК у регуляції морфо-фізіологічних процесів у папоротей поодинокі та різноманітні. Переважна більшість досліджень зосереджена на вивченні впливу екзогенних гормонів на ріст і розвиток папоротей. Зокрема, встановлено, що екзогенна АБК не впливала на індуковане червоним і білим світлом проростання спор *Anemia phyllitidis* і *Matteuccia struthiopteris* (Jarvis, Wilkins, 1973; Cheng, Schraudolf, 1974). Проте АБК уповільнювала ріст гаметофіту *Lygodium japonicum* на червоному та синьому світлі, спричиняючи появу низькорослих форм (Swami, Raghavan, 1980). Екзогенна АБК у низьких концентраціях не впливала на поділ протопластів, отриманих зі спор *Mohria caffrorum* (L.) Desv., однак високі концентрації гормону інгібували подальший ріст протонемі. При цьому екзогенні гібереліни знімали інгібуючий ефект АБК, що, ймовірно, відбувалося в результаті стимуляції росту, а не конкурентної взаємодії. Водночас окремо введені ауксин і кінетин не стимулювали ріст протонемі, але під час взаємодії з АБК інгібуючий ефект певною мірою нівелювали (Chia, Raghavan, 1982). Показано також, що в низьких концентраціях АБК стимулювала розвиток ризоїдів у гаметофіту лептоспорангіальної папороті *Ceratopteris richardii* (Hickok, 1983). Відомості

Відомості про вивчення АБК у папоротеподібних

Вид рослини	Метод дослідження	Локалізація, ефекти	Джерело
<i>Anemia phyllitidis</i> L. Sw.	Абсорбційна спектроскопія та газорідинна хроматографія	Спори та протонема	Cheng, Schraudolf, 1974
<i>Lygodium japonicum</i> (Thunb.) Sw.	Тонкошарова хроматографія (ТШХ), газова хроматографія-маспектрометрія (ГХ-МС)	Спори	Yamane et al., 1980
<i>Mohria caffrorum</i> L. Desv.	Екзогенна обробка спор	Проростання спор і ріст протонеми	Chia, Raghavan, 1982
<i>Cibotium glaucum</i> (Sm.) Hook. & Arn, <i>Dicktonia antarctica</i> James Dickson	ГХ-МС	Молоді ваї	Yamane et al., 1988
<i>Marsilea drummondii</i> A. Br.	Твердофазний імуноферментний аналіз із використанням поліклональних антитіл до гормонів, високоефективна рідинна хроматографія (ВЕРХ)	Верхівкові та бічні (субапикальні, середні та базальні) бруньки	Pilate et al., 1989
<i>Marsilea quadrifolia</i> L.	Високоефективна рідинна хроматографія-маспектрометрія (ВЕРХ-МС)	Апекс стебла	Bai-Ling Lin et al., 2005
<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.	ВЕРХ	Спори, сегменти пірчастих ваї, черешки	Ситник та ін., 2007
<i>Pteridium esculentum</i> (G.Forst.) Cockayne, <i>Dicksonia antarctica</i> James Dickson	Ультрашвидкісна рідинна хроматографія та реакційна багатоетапна тандемна маспектрометрія	Ваї	McAdam, Brodribb, 2012

мо, що визначення чоловічої статі *C. richardii* детермінується епігенетично гормоном антеридіогеном (Hickok, 1983). Це речовина з гібереліновим скелетом, яка виявляє гібереліноподібні властивості та секретується чоловічими або гермафродитними організмами. Антеридіоген індукує розвиток чоловічого гаметофіту лише впродовж перших 4-5 днів після спорової інокуляції (Герашенков, Рожнова, 2013; Guillon, Raquin, 2002; Tanurdzic, Banks, 2004; Banks, 2010). З'ясовано, що екзогенна АБК інгібувала антеридіоген-індуковане формування та розвиток чоловічого гаметофіту в *C. richardii* навіть за наявності антеридіогену (Hickok, 1983; Warne, Hickok, 1991).

АБК здатна індукувати зміну («переключення») розвитку з водного на наземний у широкого діапазону рослин – від печіночників до покритонасінних (Anderson, 1978; Hellwege et al., 1992). Гетерофільні «переключення» спостерігали у водної папороті *Marsilea quadrifolia* L. за умов розвитку на синьому світлі (Liu,

1984; Lin, Yang, 1999; Hsu et al., 2001; Lin et al., 2005). За допомогою екзогенних синтетичних ізомерів АБК продемонстровано здатність гормону індукувати переключення процесів розвитку водної папороті *Marsilea quadrifolia* L. Гормон провокував утворення типових ознак повітряного фенотипу: черешки та корені видовжувалися, міжвузля вкорочувались, у нових листках збільшувалася площа поверхні, за морфологічними ознаками вони уподібнювалися листкам конюшини (рис. 5). Після початкового стимулювання росту листків і коренів з подальшою обробкою АБК спричинювала старіння, призупиняла розвиток і стимулювала перехід до репродуктивної фази, пожовтіння тканин, зменшення кількості вузлів і формування спорокарпію (Lin et al., 2005).

Екзогенна АБК сприяла виживанню ваї *Polypodium virginianum* за умов зневоднення, індукуючи синтез *de novo* специфічних білків (Reynolds, Bewley, 1993).

ПОЛІФУНКЦІОНАЛЬНИЙ ФІТОГОРМОН АБСЦИЗОВА КИСЛОТА

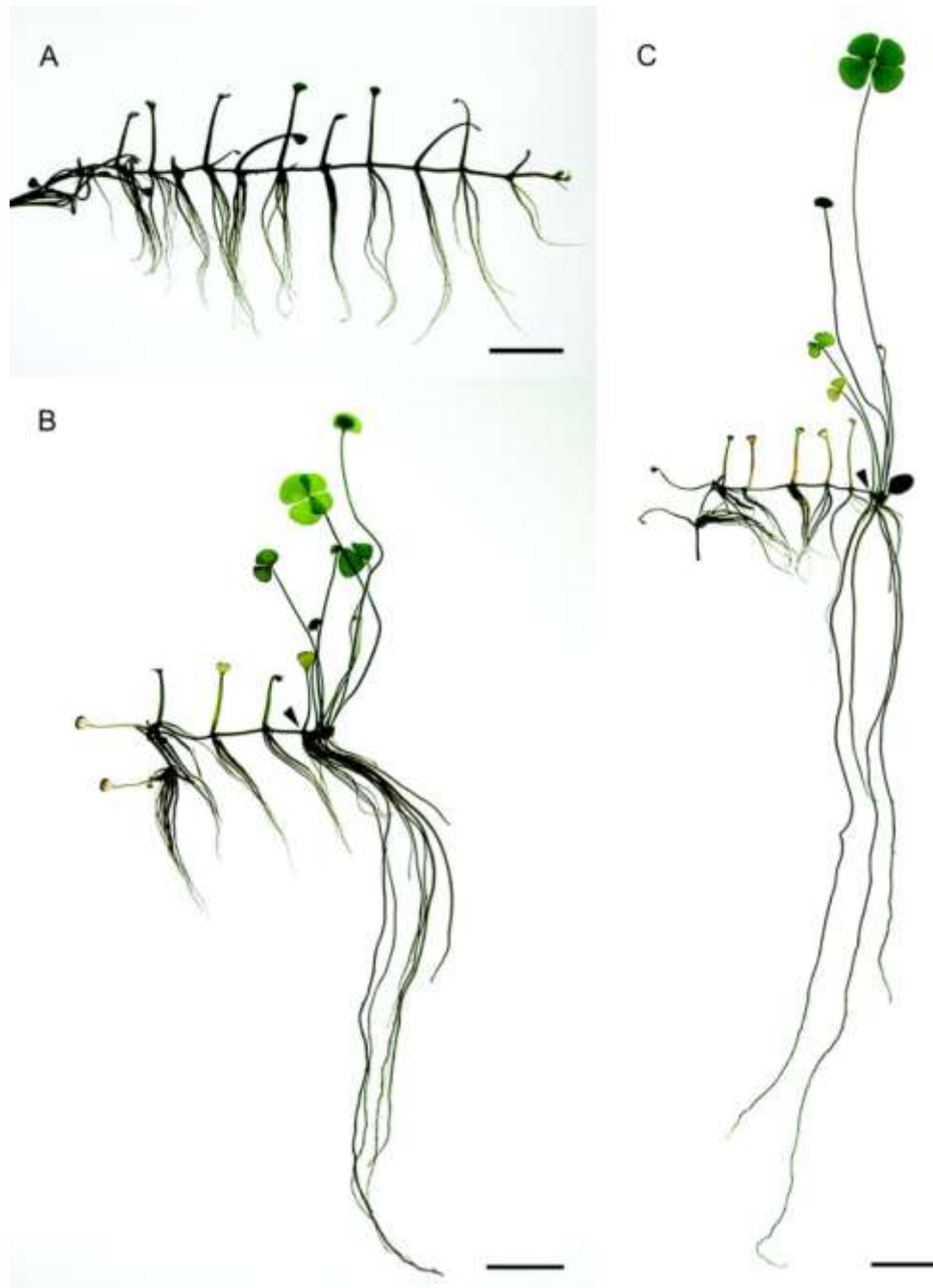


Рис. 5. Вплив АБК на розвиток *Marsilea quadrifolia* L.

А – необроблена рослина; В – рослина, оброблена S-(+)-АБК ізомером концентрацією 1 мкМ; С – рослина, оброблена R-(-)-АБК ізомером у концентрації 1 мкМ (за: Lin et al., 2005).

Біосинтез АБК у різноманітних про- й еукаріотичних організмів, участь гормону у формуванні реакції-відповіді на абіотичні стреси свідчать на користь значної еволюційної просунутості цієї сполуки. АБК-сигналінг у сучасному вигляді є результатом тривалої еволюції, що підтверджує ідентифікація АБК-попередників в одноклітинних еукаріотів (Hauser et al., 2011). Еволюційні перетворення й адаптаційні зміни зрештою призводять до зайняття нових екологічних ніш і розвитку спе-

цифічних сигнальних механізмів, де задіяний поліфункціональний фітогормон – абсцизова кислота.

Отже, вивчення поліфункціонального фітогормону абсцизової кислоти, започатковане в 60-ті роки ХХ ст., здійснювалося здебільшого на покритонасінних рослинах. Варто зазначити, що кількість публікацій щодо ролі ендо- й екзогенної АБК у регуляції морфо-фізіологічних перетворень упродовж життєвого циклу представників *Polypodiophyta* невелика. Основний

масив таких досліджень зосереджений на питаннях регуляції росту та розвитку гаметофіту папоротей. Встановлено зв'язок між гетерофільністю і толерантністю до висушування та вмістом у тканинах АБК. Ще не вивчені проблеми участі гормону в регуляції спорофітної фази розвитку папоротей, його взаємодії з іншими фітогормонами. Малодосліджена фізіологічна роль АБК в адаптації папоротеподобних, хоча неважко передбачити, що з урахуванням біологічних особливостей саме в цьому напрямі можна очікувати нових відомостей. Подальші дослідження абсцизової кислоти й інших фітогормонів наблизять до розуміння характеру та механізмів регуляції ними органогенезу, пристосувальних перетворень, уможливають емпіричний порівняльний аналіз їхнього функціонування в судинних спорових і покритонасінних рослинах.

ЛІТЕРАТУРА

- Безсмертна О.О.* Папоротеподобні флори України: хорология, ценология, охорона: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – К., 2012. – 20 с.
- Войтенко Л.В., Мусатенко Л.І.* Фітогормони як регулятори росту талому прісноводних харофітів на різних етапах їх онтогенезу // *Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку.* – К.: Логос, 2009. – Т. 2. – С. 423-437.
- Войтенко Л.В., Мусатенко Л.І.* Фітогормоны, контролирующие рост и развитие репродуктивной почки хвоща полевого // *Годичное собрание Общества физиологов растений России «Физиология растений – теоретическая основа инновационных агро – и фитобиотехнологий».* – Калининград, 2014. – Ч. 1. – С. 36-38.
- Герасименко Г.А., Рожнова Н.А.* Участие фитогормонов в регуляции пола у растений // *Физиология растений.* – 2013. – Т. 60, №5. – С. 634-648.
- Головацкая И.Ф., Карначук Р.А.* Динамика роста растений и содержание эндогенных фитогормонов в процессе ското- и фотоморфогенеза фасоли // *Физиология растений.* – 2007. – Т. 54, № 3. – С. 461-468.
- Гудвин Т., Мерсер Э.* Введение в биохимию растений. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 312 с.
- Дазанин С.Н., Такер В.С.* Роль абсцизової кислоти в росте волокон хлопчатника // *Физиология растений.* – 2006. – Т. 53, № 1. – С. 68-74.
- Жизнь растений.* Т. 4. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения / Под ред. И.В. Грушвицкого, С.Г. Жилина. – М.: Просвещение, 1978. – 513 с.
- Иванов И.И., Ахиярова Г.Р.* Участие ИУК и АБК в гормональной регуляции ветвления корней растений пшеницы с разделенной корневой системой // *Изв. Уфим. науч. центра РАН.* – 2014. – № 1. – С. 27–33.
- Кефели В.И., Коф Э.М., Власов П.В., Кислин Е.Н.* Природный ингибитор роста – абсцизовая кислота. – М.: Наука, 1989. – 184 с.
- Косаківська І.В.* Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. – К.: Сталь, 2003. – 191 с.
- Косаківська І.В., Войтенко Л.В., Устінова А.Ю.* Вплив короточасних температурних стресів на вміст абсцизової кислоти у рослин із різними типами екологічних стратегій // *Укр. ботан. журн.* – 2012. – Т. 69, № 6. – С. 926-933.
- Коф Э.М., Виноградова И.А., Ооржак Ф.С., Карягина В.В., Калиберная В., Махачкова И., Кондыков И.В., Чувашева Е.С.* Содержание АБК в побегах и корнях А/Л TL мутантов гороха в связи с особенностями их роста и морфогенеза // *Физиология растений.* – 2006. – Т. 53, № 3. – С. 402-409.
- Максимов И.В.* Абсцизовая кислота во взаимоотношениях растений и микроорганизмов // *Физиология растений.* – 2009. – Т. 56, № 6. – С. 824- 835.
- Рябушко В.И., Мусатенко Л.И., Войтенко Л.В., Попова Е.В., Нехорошев М.В.* Функциональная роль фукоксантина и фитогормонов из морских бурых водорослей // *Альгология.* – 2014. – Т. 24, № 1. – С. 20–33.
- Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Васюк В.А., Веденічева Н.П., Войтенко Л.В., Генералова В.М.* Фітогормони судинних рослин і спорових // *Проблеми фітогормонології / За ред. К.М. Ситника.* – К., 2007. – С. 270-346.
- Таланова В.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В., Мальшева И.Е.* Экспрессия генов транскрипционного фактора WRKY и стрессовых белков у растений пшеницы при холодовом закаливании и действии АБК // *Физиология растений.* – 2009. – Т. 56, № 5. – С. 776-782.
- Таланова В.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В., Фролова С.А.* Влияние абсцизової кислоти на експресію генів цистеїнової протеїнази і її інгібітора при холодовій адаптації рослин пшениці // *Физиология растений.* – 2012. – Т. 59, № 4. – С. 627-631.
- Шакирова Ф.М., Аллагулова И.Р., Безрукова М.В., Авальбаев А.М., Гималов Ф.Р.* Роль эндогенной АБК в индуцируемой холодом экспрессии TADHN гена дегидрина в проростках пшеницы // *Физиология растений.* – 2009. – Т. 56, № 5. – С. 796-800.
- Addicott F.T., Carns H.R., Lyon J.L., Smith O.E., McMeans J.L.* On the physiology of abscisins // *Regulateurs Naturels de la Croissance Vegetale / Ed. J.P. Nitsch.* – Paris, 1964. – P. 687-703.
- Addicott F.T., Lyon J.L., Ohkuma K., Thiessen W.E., Carns H.R., Smith O.E., Cornforth J.W.,*

ПОЛІФУНКЦІОНАЛЬНИЙ ФІТОГОРМОН АБСЦИЗОВА КИСЛОТА

- Milborrow B.V., Ryback G., Wareing P.F. Abscisic acid: A new name for abscisin II (dormin) // Science. – 1968. – V. 159. – P. 1493.
- Anderson L.W.J. Abscisic acid induces formation of floating leaves in the heterophyllous aquatic angiosperm *Potamogeton nodosus* // Science. – 1978. – V. 201. – P. 1135-1138.
- Balsevich J.J., Abrams S.R., Lamb N., König W.A. Identification of unnatural phaseic acid as a metabolite derived from exogenously added (–)-abscisic acid in a maize cell suspension culture // Phytochem. – 1994. – V. 36. – P. 647-650.
- Banks J.A. Mutations affecting the sexual phenotype of the *Ceratopteris richardii* gametophyte // J. Cell. Biochem. – 2010. – Suppl. 17 B. – P. 13.
- Beck E.H., Fettig S., Knake C., Hartig K., Bhattacharai T. Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress // J. Bio. Sci. – 2007. – V. 32. – P. 501-510.
- Bennet-Clark T.A., Kefford N.P. Chromatography of the growth substances in plant extracts // Nature. – 1953. – V. 171. – P. 645-647.
- Boursiac Y., Léran S., Corratgé-Faillie C., Gojon A., Krouk G., Lacombe B. ABA transport and transporters // Trends Plant Sci. – 2012. – V. 20. – P. 1-9.
- Boyer G.L., Zeevaert J.A.D. Isolation and quantitation of β -D-glucopyranosyl abscisate from leaves of *Xanthium* and spinach // Plant Physiol. – 1982. – V. 70. – P. 227-231.
- Bray E.A. Abscisic acid regulation of gene expression during water-deficit stress in the era of the Arabidopsis genome // Plant Cell Environ. – 2002. – V. 25. – P. 153-161.
- Bray E.A., Zeevaert J.A. The compartmentation of abscisic acid and beta-d-glucopyranosyl abscisate in mesophyll cells // Plant Physiol. – 1985. – V. 79. – P. 719-722.
- Chandrasekaran U., Liu A. Endogenous abscisic acid signaling towards storage reserve filling in developing seed tissues of castor bean (*Ricinus communis* L.) // Plant Growth Regul. – 2014. – V. 72. – P. 203-207.
- Cheng C.Y., Schraudolf H. Nachweis von abscisinsäure in sporen und jungen Prothallien von *Anemia phyllitidis* L. Sw. // Zeitschrift für Pflanzenphysiologie. – 1974. – V. 71. – P. 366-369.
- Chia S.G.E., Raghavan V. Abscisic acid effects on spore germination and protonemal growth in the fern *Mohria caffrorum* // New Phytol. – 1982. – V. 92. – P. 31-37.
- Crozier A., Kamiya Y., Bishop G., Yokota T. 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, 2000. – P. 850-929.
- Cutler A.J., Balsevich J.J., Lamb N., Friesen L.J., Kurz E.U., Perras M.R., Abrams S.R. Response of cultured maize cell to (+)-abscisic acid, (–)-abscisic acid, and their metabolites // Plant Physiol. – 1994. – V. 106. – P. 135-142.
- De Smet I., Zhang H., Inze D., Beeckman T.A. Novel role for abscisic acid emerged from underground // Trends Plant Sci. – 2006. – V. 11. – P. 434-439.
- Eagles C. F., Wareing P. F. Dormancy regulators in woody plants. Experimental induction of dormancy in *Betula pubescens* // Nature. – 1963. – V. 199. – P. 874-375.
- Endo A., Okamoto M., Koshiba T. ABA biocynthetic and catabolic pathways // Abscisic acid: Metabolism, Transport and Signaling / Ed. D.P. Zhang. – Springer Science+Business Media Dordrecht, 2014. – P. 21-46.
- Evenari M. Germination inhibitors // Bot. Rev. – 1949. – V. 15. – P. 153-194.
- Finkelstein R.R., Gampala S.S., Rock C.D. Abscisic acid signaling in seeds and seedlings // Plant Cell. – 2002. – V. 14. – P. 15-45.
- Finkelstein R.R., Rock C.D. Abscisic acid biosynthesis and response // The Arabidopsis Book / Eds. C.R. Somerville, E.M. Meyerowitz. – Amer. Soc. Plant Biologists, Rockville, MD. – 2002. – P. 1-52.
- Gomez-Cadenas A., Zentella R., Walker-Simmons M.K., Hot N.D. Gibberellin/abscisic acid antagonism in barley aleurone cells: Site of action of the protein kinase PKABA1 in relation to gibberellin signaling molecules // Plant Cell. – 2001. – V. 13. – P. 667-679.
- Guillon J.M., Raquin C. Environmental sex determination in the genus *equisetum*: sugars induce male sex expression in cultured gametophytes // Int. J. Plant Sci. – 2002. – V. 163. – P. 825-830.
- Gusta L., Trischuk R., Weiser C.J. Plant cold acclimation: the role of abscisic acid // J. Plant Growth Regul. – 2005. – V. 24. – P. 308-318.
- Hampson C.R., Reaney M.J.T., Abrams G.D., Abrams S.R., Gusta L.V. Metabolism of dextro-abscisic acid to dextro-7'-hydroxy-abscisic acid by bromegrass cell cultures // Phytochemistry. – 1992. – V. 31. – P. 2645-2648.
- Harris M.J., Dugger W.M. The occurrence of abscisic acid and abscisyl-b-D-glucopyranoside in developing and mature citrus fruit as determined by enzyme immunoassay // Plant Physiol. – 1986. – V. 82. – P. 339-345.
- Hartung W., Sauter A., Hose E. Abscisic acid in the xylem: Where does it come from, where does it go to? // J. Exp. Bot. – 2002. – V. 53. – P. 27-32.
- Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.K., Bohnert H.J. Plant cellular and molecular responses to high salinity // Annu Rev. Plant. Mol. Plant Physiol. – 2000. – V. 51. – P. 463-499.

- Hauser F., Waadt R., Schroeder J.I.* Evolution of abscisic acid synthesis and signaling mechanisms // *Curr. Biol.* – 2011. – V. 21. – P. 346-355.
- Hellwege E.M., Volk O.H., Hartung W.* A physiological role of abscisic acid in the liverwort *Riccia fluitans* L. // *J. Plant Physiol.* – 1992. – V. 140. – P. 553-556.
- Hemberg T.* Biogenous inhibitors // *Encyclopedia of Plant Physiology* / Ed. W. Ruhland. – Berlin: Springer-Verlag, 1961. – V. 14. – P. 1162-1184.
- Hemberg T.* Studies of auxins and growth-inhibiting substances in the potato tuber and their significance with regard to its rest-period // *Acta Hort. Bergiani.* – 1947. – V. 14. – P. 133-220.
- Hemberg T.* The significance of the acid inhibiting substances for the rest period of the potato tuber // *Physiol. Plant.* – 1952. – V. 5. – P. 115-121.
- Hemberg T.* Wachstumshemmende und Wachstumfordernde Stoffe bei der Kartoffel // *Archiv Bot.* – 1946. – V. 33. – B. 1-4.
- Hickok L.G.* Abscisic acid blocks antheridiogen-induced antheridium formation in gametophytes of the fern *Ceratopteris* // *Can. J. Bot.* – 1983. – V. 61. – P. 888-892.
- Hoecker U., Vasil I.K., McCarty D.R.* Integrated control of seed maturation and germination programs by activator and repressor functions of Viviparous-1 of maize // *Genes Dev.* – 1995. – V. 9. – P. 2459-2469.
- Hsu T.C., Liu H.C., Wang J.S., Chen R.W., Wang Y.C., Lin B.L.* Early genes responsive to abscisic acid during heterophyllous induction in *Marsilea quadrifolia* // *Plant Mol. Biol.* – 2001. – V. 47. – P. 703-715.
- Jarvis S.J., Wilkins M.B.* Photoresponses of *Matteuccia struthiopteris* (L.) Torado. I. Germination // *J. Exp. Bot.* – 1973. – V. 24. – P. 1149-1157.
- Kamo T., Hirai N., Matsumoto C., Ohigashi H., Hirota M.* Revised chirality of the acyl group of 8'-O-(3-hydroxy-3-methylglutaryl)-8'-hydroxyabscisic acid // *Phytochem.* – 2004. – V. 65. – P. 2517-2520.
- Kang J., Hwang J.-U., Lee M., Kim Y.-Y., Assmann S.M., Martinoia E., Lee Y.* PDR-type ABC transporter mediates cellular uptake of the phytohormone abscisic acid // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2010. – V. 107. – P. 2355-2360.
- Kefford N.P.* The growth substances separated from plant extracts by chromatography // *J. Exp. Bot.* – 1955. – V. 6. – P. 129-151.
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Likhnyovskiy R.V., Usatinova A.Y.* Effect of temperature on accumulation of abscisic acid and indole-3-acetic acid in *Triticum aestivum* L. seedling // *Genet. Plant Physiol.* – 2014. – 4, № 3-4. – P. 201-208.
- Kretschmar T, Burla B., Lee Y., Martinoia E., Réka N.* Functions of ABC transporters in plants // *Essays Biochem.* – 2011. – V. 50. – P. 145-160.
- Kushiro T., Okamoto M., Nakabayashi K., Yamagishi K., Kitamura S., Asami T., Hirai N., Koshi-ba T., Kamiya Y., Nambara E.* The Arabidopsis cytochrome P450 CYP707A encodes ABA 8'-hydroxylases: key enzymes in ABA catabolism // *EMBO J.* – 2004. – V. 23. – P. 1647-1656.
- Lin B.-L., Wang H.-J., Wang J.-S., Zaharia I, Abrams S.R.* Abscisic acid regulation of heterophylly in *Marsilea quadrifolia* L.: effects of R(-) and S(+) isomers // *J. Exp. Botany.* – 2005. – V. 56. – P. 2935-2948.
- Lin B.L., Yang W.J.* Blue light and abscisic acid independently induce heterophyllous switch in *Marsilea quadrifolia* // *Plant Physiol.* – 1999. – V. 119. – P. 429-434.
- Liu B.L.L.* Abscisic acid induces land form characteristics in *Marsilea quadrifolia* L. // *Amer. J. Bot.* – 1984. – V. 71. – P. 638-644.
- Liu W.C., Carns H.R.* Isolation of abscisin an abscission accelerating substance // *Science.* – 1961. – V. 143. – P. 384-385.
- López-Carbonell M., Gabasa M., Jáuregui O.* Enhanced determination of abscisic acid (ABA) and abscisic acid glucose ester (ABA-GE) in *Cistus albidus* plants by liquid chromatography-mass spectrometry in tandem mode // *Plant Physiol. Biochem.* – 2009. – V. 47. – P. 256-261.
- Luckwill L.C.* Growth-inhibiting and growth-promoting substances in relation to the dormancy and after-ripening of apple seeds // *J. Hortic. Sci.* – 1952. – V. 27. – P. 53-67.
- Matakiadis T., Alboresi A., Jikumaru Y., Tatematsu K., Pichon O., Renou J.-P., Kamiya Y., Nambara E., Truong H.-N.* The Arabidopsis abscisic acid catabolic gene CYP707A2 plays a key role in nitrate control of seed dormancy // *Plant Physiol.* – 2009. – V. 149. – P. 949-960.
- McAdam S.A.M., Brodribb T.J.* Fern and lycophyte guard cells do not respond to endogenous abscisic acid // *Plant Cell.* – 2012. – V. 24. – P. 1510-1521.
- Milborrow B.V.* The chemistry and physiology of abscisic acid // *Annu. Rev. Plant Physiol.* – 1974. – V. 25. – P. 259-307.
- Nambara E., Marion-Poll A.* Abscisic acid biosynthesis and catabolism // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2005. – V. 56. – P. 165-185.
- Nejad A.R., van Meeteren U.* The role of abscisic acid in disturbed stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* during growth at high relative air humidity // *J. Exp. Bot.* – 2007. – V. 58. – P. 627-636.
- Newman J.D., Chappell J.* Isoprenoid biosynthesis in plants: carbon partitioning within the cytoplasmic pathway // *Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol.* – 1999. – V. 34. – P. 95-106.

ПОЛІФУНКЦІОНАЛЬНИЙ ФІТОГОРМОН АБСЦИЗОВА КИСЛОТА

- Ohkuma K., Addicott F.T., Smith O.E., Thiessen W.E.* The structure of abscisin II // *Tetrahedron Lett.* – 1965. – V. 29. – P. 2529-2535.
- Okamoto M., Kushiro T., Jikumaru Y., Abrams S.R., Kamiya Y., Seki M., Nambara E.* ABA 9'-hydroxylation is catalyzed by CYP707A in *Arabidopsis* // *Phytochem.* – 2011. – V. 72. – P. 717-722.
- Okamoto M., Kuwahara A., Seo M., Kushiro T., Asami T., Hirai N., Kamiya Y., Koshiba T., Nambara E.* CYP707A1 and CYP707A2, which encode abscisic acid 8'-hydroxylases, are indispensable for proper control of seed dormancy and germination in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2006. – V. 141. – P. 97-107.
- Osakabe Y., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Tran L.S.* ABA control of plant macroelement membrane transport systems in response to water deficit and high salinity // *New Phytol.* – 2014. – V. 202. – P. 35-49.
- Page C.* Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview // *Review Palaeobot Palynol.* – 2002. – V. 119. – P. 1-33.
- Phillips I.D., Wareing P.F.* Studies in dormancy of sycamore. I. Seasonal changes in the growth-inhibitors in *Acer pseudoplatanus* // *J. Exp. Bot.* – 1958. – V. 9. – P. 350-364.
- Phillips J., Artsaenko O., Fiedler U., Horstmann C., Mock H. P., Muntz K., Conrad U.* Seed-specific immunomodulation of abscisic acid activity induces a developmental switch // *EMBO J.* – 1997. – V. 16. – P. 4489-4496.
- Pilate G., Sossountzov L., Miginiac E.* Hormone levels and apical dominance in the aquatic fern *Marsilea drummondii* A.Br. // *Plant Physiol.* – 1989. – V. 90. – P. 907-912.
- Piotrowska A., Bajguz A.* Conjugates of abscisic acid, brassinosteroids, ethylene, gibberellins and jasmonates // *Phytochem.* – 2011. – V. 72. – P. 2097-2112.
- Reynolds T.L., Bewley J.D.* Characterization of protein synthetic changes in a desiccationtolerant fern, *Polypodium virginianum*. Comparison of the effects of drying, rehydration and abscisic acid // *J. Exp. Bot.* – 1993. – V. 44. – P. 921-928.
- Rock C.D., Sakata Y., Quatrano R.S.* 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, 2010. – P. 33-73.
- Ross A.R.S., Ambrose S.J., Cutler A.J., Kermode A.R., Nelson K., Zhou R., Abrams S.R.* 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.* – 2004. – V. 329. – P. 324-333.
- Ross M.* Mapping the world's pteridophyte diversity – systematics and floras // *Pteridology in Perspective.* – Kew: Royal Botanic Gardens, 1996. – P. 29-42.
- Sakata Y., Komatsu K., Takezawa D.* ABA as a Universal Plant Hormone // *Progress in Botany*, 75 / Eds. U. Lüttge et al. – Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2014. – P. 57-96.
- Samet J.S., Sinclair T.R.* Leaf Senescence and abscisic acid in leaves of field-grown soybean // *Plant Physiol.* – 1980. – V. 66. – P. 1164-1168.
- Sauter A., Davies W.J., Hartung W.* 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.* – 2001. – V. 52. – P. 1991-1997.
- Sauter A., Dietz K.J., Hartung W.* A possible stress physiological role of abscisic acid conjugates in root-to-shoot signalling // *Plant Cell Environ.* – 2002. – V. 25. – P. 223-228.
- Schwartz S.H., Qin X., Zeevaert J.A.D.* Elucidation of the indirect pathway of abscisic acid biosynthesis by mutants, genes, and enzymes // *Plant Physiol.* – 2003. – V. 131. – P. 1591-1601.
- Schwartz S.H., Tan B.C., Gage D.A., Zeevaert J.A.D., McCarty D.R.* Specific oxidative cleavage of carotenoid by *VP14* of maize // *Science.* – 1997. – V. 276. – P. 1872-1874.
- Seo M.* ABA transmembrane transport and transporters // *Abscisic acid: Metabolism, Transport and Signaling* / Ed.D.P. Zhang. – Dordrecht: Springer Science+Business Media, 2014. – P. 47-60.
- Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K.* Gene networks involved in drought stress response and tolerance // *J. Exp. Bot.* – 2007. – V. 58. – P. 221-227.
- Steward F.C., Caplin S.M.* Investigation on the growth and metabolism of plant cells // *Ann. Bot.* – 1952. – V. 16. – P.477-483.
- Swami P., Raghavan V.* Control of morphogenesis in the gametophyte of a fern by light and growth hormones // *Can. J. Bot.* – 1980. – V. 80. – P. 1461-1473.
- Taiz L., Zeiger E.* Abscisic acid: A seed maturation and antistress signal // *Plant physiology*. 3rd Ed. / Eds. L. Taiz, E. Zeiger. – Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA. – 2002. – P. 539-558.
- Takezawa D., Komatsu K., Sakata Y.* ABA in bryophytes: how a universal growth regulator in life became a plant hormone? // *J. Plant Res.* – 2011. – V. 124. – P. 437-453.
- Tanurdzic M., Banks J.A.* Sex-determining mechanisms in land plants // *Plant Cell.* – 2004. – V. 16. – P. 61-71.
- Taylor I.B., Burbidge A., Thompson A.J.* Control of abscisic acid synthesis // *J. Exp. Bot.* – 2000. – V. 51. – P. 1563-1574.
- Umezawa T., Okamoto M., Kushiro T., Nambara E., Oono Y., Seki M., Kobayashi M., Koshiba T., Kami-*

- ya Y., Shinozaki K. CYP707A3, a major ABA 8'-hydroxylase involved in dehydration and rehydration response in *Arabidopsis thaliana* // *Plant J.* – 2006. – V. 46. – P. 171-182.
- Verslues P.E., Zhu J.-K. Before and beyond ABA: upstream sensing and internal signals that determine ABA accumulation and response under abiotic stress // *Biochem. Soc. Trans.* – 2005. – V. 33. – P. 375-379.
- Vilaró F., Canela-Xandri A., Canela R. Quantification of abscisic acid in grapevine leaf (*Vitis vinifera*) by isotope-dilution liquid chromatography-mass spectrometry // *Anal. Biol. Chem.* – 2006. – V. 386. – P. 306-312.
- Wang Y., Li B., Du M. et. al. Mechanism of phytohormone involvement in feedback regulation of cotton leaf senescence induced by potassium deficiency // *J. Exp. Bot.* – 2012. – V. 63. – P. 5887-5901.
- Wareing P.F., Eagles C. F., Robinson P. M. Natural inhibitors as dormancy agents // *Regulation Naturels de la Croissance Vegetale* / Ed. J.P. Nitsch. – Paris, 1964. – P. 377-386.
- Warne T.R., Hickok L.G. Control of sexual development in gametophytes of *Ceratopteris-richardii* antheridogen and abscisic acid // *Bot. Gaz.* – 1991. – V. 152. – P. 148-153.
- Wilkinson S., Davies W.J. ABA-Based chemical signaling: the Co-ordination of responses to stress in plants // *Plant Cell Environ.* – 2002. – V. 25. – P. 195-210.
- Xiong L., Zhu J.-K. Regulation of abscisic acid biosynthesis // *Plant Physiol.* – 2003. – V. 133. – P. 29-36.
- Yamane H., Fujioka S., Spray C.R., Phinney B.O., MacMillan J., Gaskin P., Takahashi N. Endogenous gibberellins from sporophytes of two tree ferns, *Cibotium glaucum* and *Dicksonia antarctica* // *Plant Physiol.* – 1988. – V. 86. – P. 857-862.
- Yamane H., Sato Y., Takahashi N., Takeno K., Furuya M. Endogenous inhibitors for spore germination in *Lygodium japonicum* and their inhibitory effects on pollen germinations in *Camellia japonica* and *Camellia sinensis* // *Agric. Biol. Chem.* – 1980. – V. 44. – P.1697-1699.
- Yoshida K. Evolutionary process of stress response systems controlled by abscisic acid in photosynthetic organisms // *Yakugaku Zasshi-J. Pharma Soc. Jpn.* – 2005. – V. 125. – P. 927-936.
- Zeevaart J.A.D., Boyer D.L., Cornish K., Greelman R.A. Metabolism of abscisic acid // *Plant growth substances. B.* – Heidelberg; New York: Springer, 1986. – P. 101-107.
- Zhou R., Cutler A.J., Ambrose S.J., Galka M.M., Nelson K.M., Squires T., Loewen M., Mary K., Jadhav A.S., Ross A.R.S., Taylor D.C., Abrams S.R. A new abscisic acid catabolic pathway // *Plant Physiol.* – 2004. – V. 134. – P. 361-369.

Надійшла до редакції
01.02.2016 р.

POLYFUNCTIONAL PHYTOHORMONE ABSCISIC ACID

L. V. Voytenko, I. V. Kosakivska

*M.G. Kholodny Institute of Botany of National Academy of Science of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

E-mail: phytohormonology@ukr.net

The analysis of literary data and results of our studies of abscisic acid (ABA), including representatives of *Polypodiophyta* division, is presented. The history of the phytohormone discovery is briefly described. Findings on molecular forms, biosynthesis, transport, catabolism and ABA localization in various plant species are analyzed. The phytohormone involvement in the formation of resistance to dehydration, stomatal movement regulation, development of responses to abiotic stresses, evolution of seed resistance to desiccation during after-ripening, ontogenesis regulation are dealt with. The ABA role in evolution, water plants invasion to land and their adaptation is discussed.

Key words: *abscisic acid, biological functions, physiological processes, Polypodiophyta*

ПОЛІФУНКЦІОНАЛЬНИЙ ФІТОГОРМОН АБСЦИЗОВА КИСЛОТА

ПОЛИФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ФИТОГОРМОН АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА

Л. В. Войтенко, И. В. Косаковская

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)*

E-mail: phytohormonology@ukr.net

Приведены краткие сведения об истории открытия фитогормона, проанализированы данные о молекулярных формах, биосинтезе, транспорте, катаболизме и локализации АБК у разных видов растений. Рассмотрено участие гормона в формировании устойчивости к обезвоживанию, регуляции устьичных движений, реакций-ответов на абиотические стрессы, развитии устойчивости семян к высушиванию во время дозревания, регуляции онтогенеза. Обсуждается роль АБК в эволюции, инвазии водных видов на сушу и их последующей адаптации. Отдельно анализируются данные о содержании и функциях АБК у представителей отдела *Polypodiophyta*.

Ключевые слова: *абсцизовая кислота, биологические функции, физиологические процессы, Polypodiophyta*