

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХЕРСОНСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ**

ПРИРОДНИЧИЙ АЛЬМАНАХ

Серія: Біологічні науки
Випуск 20

Херсон 2014

УДК 577.175.1:582.594.2:581.14/.4

Шейко О.А., Мусатенко Л.І.

ФІТОГОРМОНАЛЬНИЙ КОМПЛЕКС *HIMANTOGLOSSUM CAPRINUM* (ORCHIDACEAE JUSS.) НА РІЗНИХ ЕТАПАХ ОНТОГЕНЕЗУ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, м. Київ
e-mail: lenasheyko@mail.ru

Ключові слова: *Orchidaceae*, *Himantoglossum caprinum*, онтогенез, фітогормони

Кожна окрема клітина має внутрішні регуляторні механізми, за допомогою яких узгоджуються всі її життєві процеси. На рівні багатоклітинного рослинного організму існує також потреба в ієрархічній системі регулювання, що координує процеси диференціації, росту, розвитку, обміну речовин, а також розмноження. Регуляція запуску та реалізації програм морфогенезу як у рослин, так і у грибів відбувається за допомогою збалансованих багатокомпонентних гормональних систем, кожен компонент яких відзначається специфічними функціями, проте здебільшого перебіг процесів життєдіяльності залежить від збалансованості кількості і дії всіх фітогормонів [2; 10; 15]. Притаманна рослинному організму каскадність дії фітогормонів, коли один фітогормон впливає на синтез, розпад або інактивацію іншого, може регулюватися синтезом *de novo*, зміною шляхів синтезу, а в разі використання спільного попередника – взаємооберненим перетворенням і катаболізмом їхніх форм [20]. Співвідношення компонентів гормонального комплексу зумовлює стан і дає можливість оцінити фізіологічні процеси, які відбуваються в органах рослин. Тому визначення вмісту фітогормонів є необхідним для з'ясування їхньої регуляторної ролі.

Метою нашої роботи було дослідження якісного і кількісного складу вмісту ендогенних фітогормонів у вегетативних та генеративних органах *H. caprinum* на різних етапах онтогенезу, а також визначення їхньої фізіологічної ролі шляхом виявлення ключових співвідношень фітогормонів.

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Himantoglossum caprinum (M. Bieb.) K. Koch – ремнепелюстник козячий – ендемічний кримсько-закавказький вид висотою 50–75 см (рис. 1).

Булби еліптичні або майже кулясті, до 4 см в діаметрі. Стебло просте, пряме, в нижній частині з чотирма-п'ятьма листоподібними піхвами; біля основи стебла знаходиться 4–5 довгастих сизувато-зелених листків. Суцвіття китицеподібне, рідке, 20–50 см, з зеленувато-червоними

великими квітками (10–25 шт.). Приквітки лінійні, довгувато-загострені, довші від зав'язі.



Рис. 1. *Himantoglossum caprinum* (M. Bieb.) K. Koch

Листочки оцвітини складені в яйцеподібний шолом, зовні білувато-зелений, усередині з червонувато-фіолетовими цятками, середній зовнішній листок довгуватий, увігнутий, з трьома жилками, внутрішні листочки оцвітини лінійні, з двома жилками, трохи коротші, ніж зовнішні. Губа білувато-зеленувата, біля основи з дрібними сосочками, бічні її лопатеві серповидні, зігнуті, загострені по зовнішньому краю, середня лопать стрічковидна, дещо скручена з вузько лінійними кінцевими частками. Шпорка конічна, трохи зігнута, 4–5 мм завдовжки. Цвіте у липні–серпні, запилюється лише джмелями. Генеративні особини цвітуть через рік. Плодоносить у серпні–вересні. Розмножується насінням і вегетативно. Плід – циліндрична коробочка, 15–17 мм завдовжки. Проростає лише в симбіозі з грибом. Проростки розвиваються під землею протягом 4–5 років. Ювенільний та іматурний стани продовжуються по 2–3 роки кожен. Зацвітає на 12–13 році розвитку. У Гірському Криму поодинокі трапляються на околицях Сімферополя, Ялти і Феодосії по 2–8 особин, нерідко популяції нараховують до 20 (рідко 50) особин. Росте у світлих ялівцевих та дубових лісах, галявинах та узліссях, кам'янистих осипах, серед чагарників на сухих вапнякових схилах гір. Охороняється в Кримському, «Мис Март'яна», Ялтинському гірсько-лісовому та Карадазькому природному заповіднику, заказниках загальнодержавного значення [6; 11].

Експедиційними дослідженнями було охоплено центральний район головного гірського пасма та західний район Південного берега Криму.

Методи якісного та кількісного аналізу фітогормонів. Для визначення вмісту фітогормонів використовували листки, стебла, квітки та зав'язі *H. caprinum*. Кількісний вміст ІОК, АБК та ЦТК у тканинах після екстракції 80% етиловим спиртом, розділення та очищення проводили методом вискоелективної рідинної хроматографії [5] на рідинному хроматографі Agilent 1200 LC з діодно-матричним детектором G 1315 B (США), колонка Eclipse XDB-C 18 2,1×150 мм, розмір часток 5 мм. Елюція проводилася у системі розчинників метанол : вода (37 : 63). Аналіз та обробка хроматограм проводилася з програмним забезпеченням Chem Station, версія В.03.01 у режимі «on line».

Статистичне опрацювання отриманих результатів. Фітогормони досліджували у трьох біологічних і трьох аналітичних повторностях. Одержані дані обробляли за допомогою комп'ютерної статистичної програми Excel ліцензійного пакету Microsoft Office 2007. Визначали значення середнього арифметичного, стандартної похибки, середнього квадратичного відхилення. Достовірність різниці оцінювали за критерієм Ст'юдента, використовуючи 5% рівень значущості ($P \leq 0,05$).

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Ріст рослин і формотворчі процеси регулюються певним співвідношенням фітогормонів. На ранніх етапах онтогенезу під впливом різних умов навколишнього середовища співвідношення фітогормонів змінюється, і саме це викликає зміну швидкості і напрямку росту та морфогенезу рослин. Разом з цим кожен із фітогормонів відіграє свою специфічну роль в процесах обміну, хоча зовні прояв їхньої дії може бути однаковим. У зв'язку з цим не завжди вдається точно визначити чи є даний прояв прямим або непрямим результатом дії певного фітогормону. Вивчення гормонального балансу в залежності від періоду онтогенезу має не тільки теоретичне, але і практичне значення. Нами було досліджено баланс фітогормонів вегетативних і генеративних органів *Himantoglossum caprinum*.

Аналіз одержаних результатів показав, що в період цвітіння загальний вміст ауксинів у генеративних і вегетативних органах *H. caprinum* значно варіює залежно від типу тканини та фізіологічного стану і становить від $55,1 \pm 2,8$ до $144,6 \pm 3,5$ нг/г м.с.р. (рис. 2). Як відомо, кожен вид рослин і періоди їхнього розвитку (вегетативний, генеративний) характеризуються певним балансом фітогормонів і співвідношенням їх вільних та кон'югованих форм [1; 12; 14]. Показано, що вегетативні органи рослин характеризуються значно меншою кількістю вільної форми ІОК, а в квітках спостерігається майже однаковий показник для обох форм ІОК із незначним переважанням кон'югованої. На жаль, ці дані не дають уявлення про справжній вміст ауксинів в окремих клітинах або тканинах, оскільки

вони можуть концентруватися в одних компартментах, а в інших взагалі бути відсутніми. Менша кількість вільної ІОК у стеблі та листках можна пояснити кореляцією між вмістом гормонів індольної природи та інтенсивністю ростових процесів.

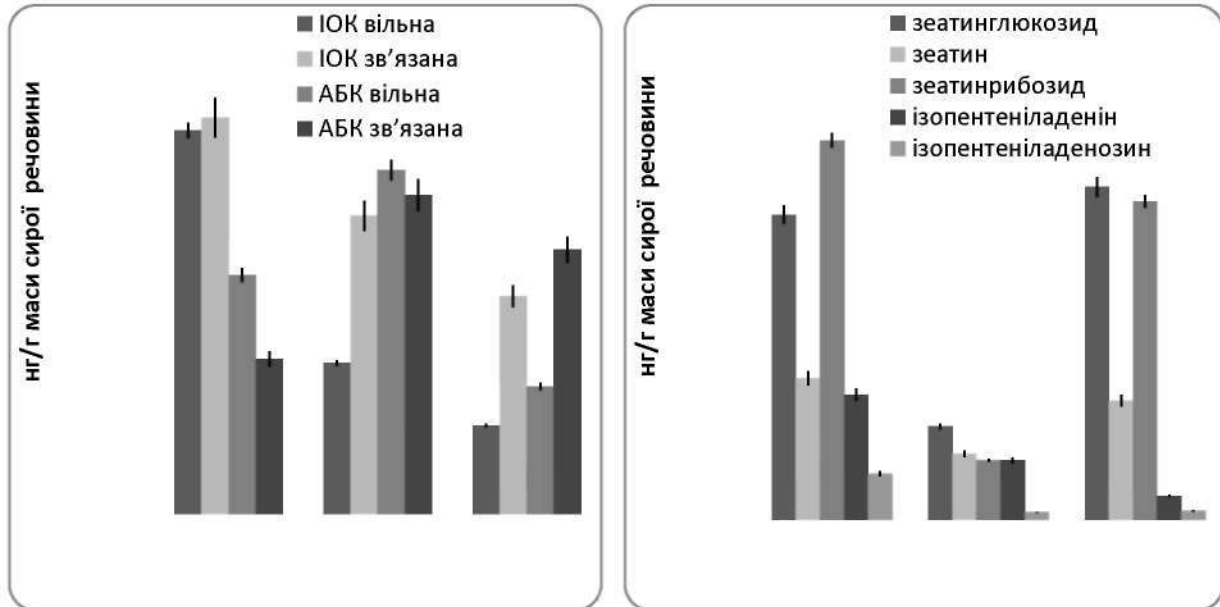


Рис. 2. Вміст фітогормонів у квітках (1), листках (2), стеблах (3) *Himantoglossum caprinum* у період цвітіння

Щодо вмісту АБК в органах *H. caprinum* у період цвітіння спостерігали наступні закономірності. Найвищий вміст цього фітогормону було зафіксовано в листках ($122,9 \pm 6,1$ нг/г м.с.р.), за більшої кількості вільної форми ($63,8 \pm 3,2$ нг/г м.с.р.). Таке підвищення рівня АБК може бути пов'язано з недостатньою швидкістю інактивації надлишків вільної форми або низькою активністю окислювальних ферментів. Вважають, що наявність значної кількості АБК у тканинах і органах у період інтенсивного росту може свідчити про її важливу роль у регуляції процесів росту і розвитку організмів [4]. Як відомо, листки є основними органами синтезу АБК. Фітогормон накопичується переважно у хлоропластах і в незначній кількості у цитозолі та вакуолі. У квітках і стеблі кількість АБК була практично однаковою, проте у квітках містилося більше вільної форми, а в стеблі – зв'язаної.

Регуляція переходу рослин до репродуктивного розвитку відбувається за допомогою комплексу гормональних речовин, які утворюються у вегетативних органах під дією фотоперіодичного сигналу або вікових змін. Важливе місце в цьому процесі посідають ЦТК. На початку цвітіння спостерігали незначний рівень ЦТК у листках ($49,6 \pm 2,5$ нг/г м.с.р.), у квітках і стеблах їх загальна кількість складала до $149,9 \pm 7,5$ нг/г м.с.р. На відміну від багатьох інших фітогормонів (ІОК, АБК, етилен), ЦТК представлені великою кількістю ізоформ із можливістю певних взаємоперетворень. Спектри цих ізоформ у ксилемі і флоемі значно

відрізняються [18]. Ксилемні ЦТК представлені, головним чином, ЦТК зеатинового типу (Z-тип), із кількісним переважанням транс-зеатинрибозиду [21]. Зеатинові ЦТК утворюються переважно у кінчику кореня, де експресуються ферменти СУР 735 А, які забезпечують приєднання до ізопентенільних ЦТК гідроксилу у транс-положенні. Флоемні ЦТК гідроксильні в меншій мірі і представлені, в основному, сполуками ізопентенільного ряду (Ip-тип), головним чином ізопентеніладенорибозидом. Вміст транс-зеатину у флоемі дуже низький. У ксилемі, і особливо у флоемі, істотним є також вміст цис-зеатинрибозиду, однак з урахуванням його низької біологічної активності вклад цис-зеатину в загальну цитокінінову активність не є істотним. У квітках і стеблах *H. caprinum* у період цвітіння відмічали значне кількісне переважання зеатинглюкозиду і зеатинрибозиду. Мінімальні значення вмісту у вегетативних і генеративних органах *H. caprinum* були характерні для ізопентеніладеніну та ізопентеніладенозину – від $1,1 \pm 0,05$ до $18,8 \pm 0,9$ нг/г м.с.р.

У період плодоутворення в якісному і кількісному складі ендогенних фітогормонів вегетативних і генеративних органів *H. caprinum* встановлено істотні зміни. Це обумовлено тим, що активність ендогенних регуляторів росту пов'язана з функцією генетичного апарату рослинної клітини, з однієї сторони, і з процесами диференціювання і ростом самих клітин – з іншої.

Зав'язі *H. caprinum* відрізнялися підвищеним вмістом ІОК порівняно з вегетативними органами, при цьому зв'язаної форми цього гормону було набагато більше ($94,8 \pm 4,7$ нг/г м.с.р.), ніж вільної ($38,3 \pm 1,9$ нг/г м.с.р.) (рис. 3). Зв'язана форма ІОК, можливо, необхідна для подальшого формування насіння, оскільки в результаті ферментативного розщеплення вона може бути також джерелом вільної форми. АБК присутня в усіх тканинах і органах рослин на різних етапах онтогенезу. Вона взаємодіє з іншими гормонами і має широкий спектр впливу на фізіологічний стан.

Слід відзначити, що у листках *H. caprinum* зафіксовані найвищі показники вільної АБК ($143,9 \pm 7,2$ нг/г м.с.р.) порівняно з іншими органами. За сучасними уявленнями, репродуктивний процес у квіткових рослин контролюється не тільки гормональною системою рослини в цілому, а й підсистемами, локалізованими в різних органах (коренях, стеблах, листках, квітках) [3]. У орхідей на стадії репродукції для ЦТК такою підсистемою, напевно, є корені. Зіставляючи отримані нами дані з літературними, можна припустити, що ЦТК необхідні не стільки для регуляції цвітіння, скільки для запліднення та початку розвитку плодів, і ця підвищена потреба у гормонах задовольняється за рахунок їх транспорту від основного місця синтезу – коренів. Це узгоджується із висновком деяких дослідників про те, що регуляторна роль ЦТК у формуванні репродуктивних органів менш важлива ніж для вегетативного

росту і розвитку рослин [19]. Відомо, що ЦТК беруть участь у формуванні та розвитку генеративних органів як у вищих, так і нижчих рослин. Слід зауважити, що функціональні відміни між різними формами ЦТК до цього часу залишаються остаточно не з'ясованими.

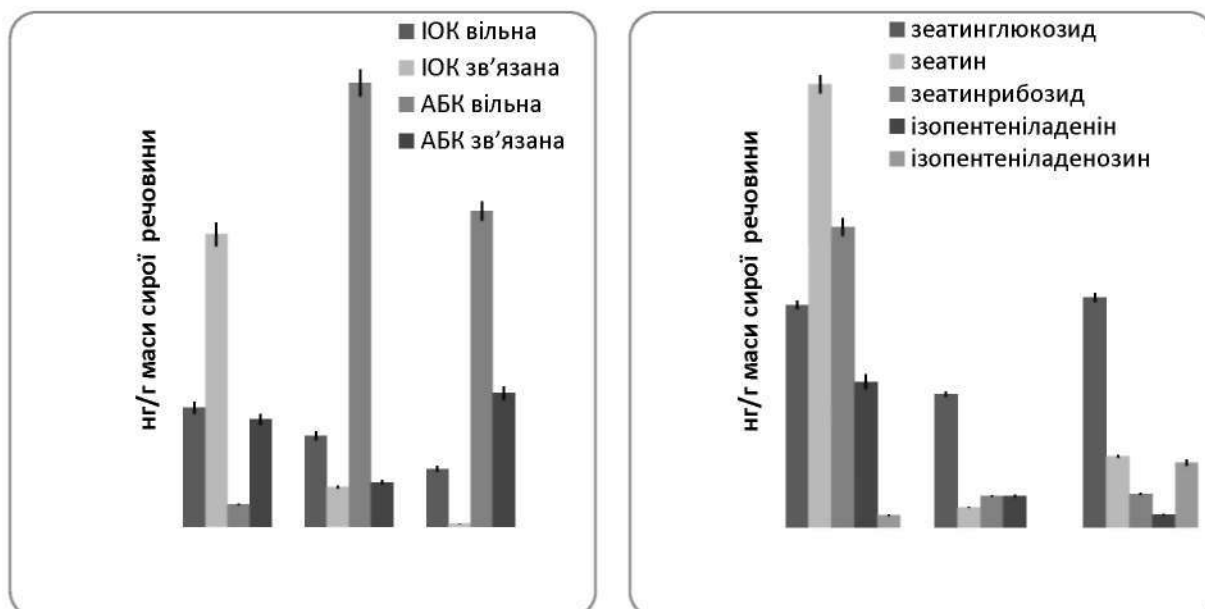


Рис. 3. Вміст фітогормонів у зав'язях (1), листках (2), стеблах (3) *Himantoglossum caprinum* у період плодоутворення

У зав'язях *H. caprinum* зафіксовано порівняно невеликі показники вмісту зеатинглюкозиду ($63,3 \pm 3,2$ нг/г м.с.р.). Очевидно, високі рівні вільної форми у зав'язях ($170,7 \pm 5,1$ нг/г м.с.р.) обумовлені підвищеною інтенсивністю метаболічних перетворень, пов'язаних з розвитком насіння. Загальний вміст ЦТК у листках значно знижувався в період плодоутворення, при цьому кількість ендogenous АБК листка залишалась на високому рівні, що підтверджує існуючу думку про обернену залежність між вмістом АБК та ЦТК. Оскільки АБК та ЦТК мають спільного попередника, вважають, що переважний синтез одного чи іншого гормону може залежати від нагальних потреб рослинного організму [9]. Відомо, що накопичення АБК може активувати процеси, спрямовані на зниження концентрації ЦТК у рослинах при стресах [16]. Припускають, що АБК діє на ключовий фермент синтезу ЦТК – аденілатізопентенілтрансферазу, кодовану генами, які були нещодавно виділені у *Arabidopsis thaliana* [21]. Так, наприклад, обробка проростків кукурудзи високими концентраціями АБК викликала у них зниження вмісту ЦТК [8].

З метою визначення фітогормонального балансу вегетативних органів орхідних у процесі онтогенезу нами було досліджено зміни вмісту фітогормонів у листках і стеблі на прикладі *Himantoglossum caprinum*. Отримані нами результати показали, що в листках, які активно ростуть, кількість АБК підвищена (рис. 4.).

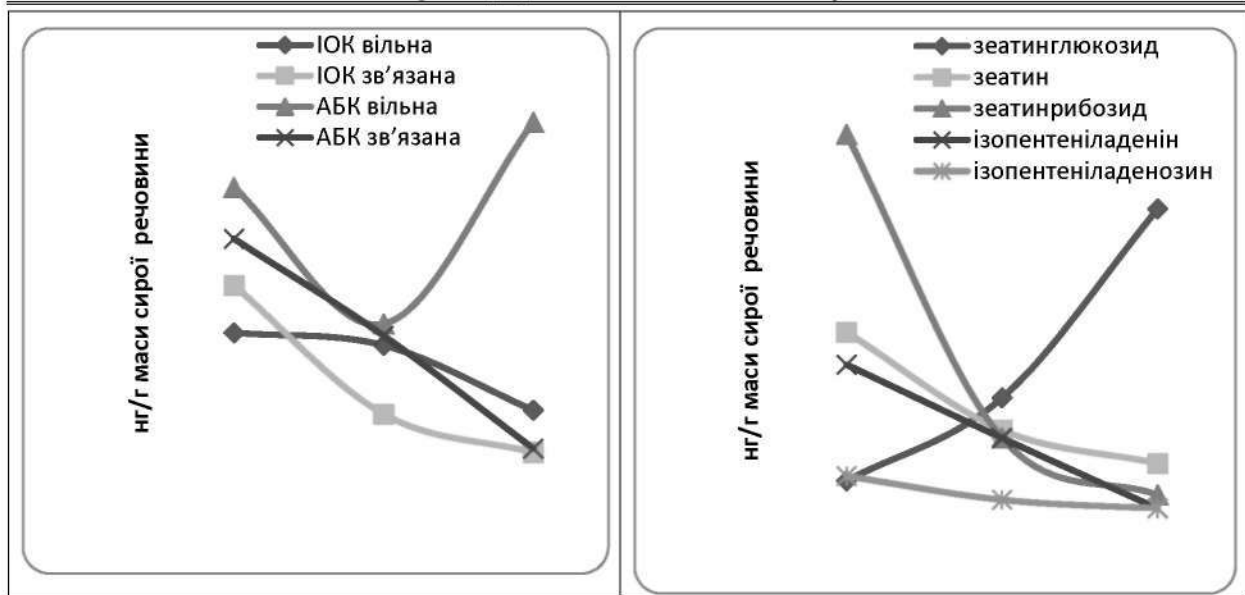


Рис. 4. Баланс фітогормонів листків *Himantoglossum caprinum* у період вегетації (1), цвітіння (2) і плодоутворення (3)

Підвищення рівня гормону в молодих ростучих листках є важливим для підтримки у них нормального водного балансу в період активного росту [9]. Цілком закономірним є збільшення вмісту АБК в період поділу і розтягування клітин під час інтенсивного розвитку мезофілу листка, де відбувається основний синтез АБК [17]. Відомо, що майже 90% АБК локалізується в хлоропластах мезофілу. У дослідях з обробкою насіння екзогенною АБК збільшення кількості хлоропластів у листках не спостерігалось [9], тому підвищення вмісту АБК в листках може відбуватися або за рахунок інтенсифікації її синтезу в хлоропластах, або надходження з коренів.

У період повної зрілості листків кількість вільних гормонів індольної природи та ЦТК знижується, що обумовлено припиненням ростових процесів, а вміст АБК залишається на високому рівні. Тенденція до зменшення активності фітогормонів стимулюючої дії при завершенні росту характерна для багатьох об'єктів. Це узгоджується із загальноприйнятими уявленнями про зміни вмісту ендогенних фітогормонів у процесах росту листка. Крім того, значний вміст вільної АБК у зрілих листках можна пояснити його збільшенням з віком тканин, коли цей гормон обмежує швидкість ростових процесів і є одним із факторів старіння. Отже, на момент завершення росту створюється гормональна ситуація, необхідна для реалізації подальших фізіологічних функцій листка [7]. Максимальна кількість ЦТК характерна для молодих листків *H. caprinum*, по мірі розвитку відбувається суттєвий перерозподіл різних форм ЦТК. У молодих листках переважала вільна форма, а в старих – накопичувалася зв'язана. Молоді листки характеризувалися найвищим ендогенним вмістом цитокінінів і мали високий рівень вільних основ та рибозиду і низький –

глюкозиду, у той час як у старих листках високим був вміст глюकोзиду і низьким – вільних основ та рибозиду.

Для балансу фітогормонів стебла *H. caprinum* у процесі онтогенезу були характерні такі ж закономірності, як і для листків. Найбільший вміст всіх форм ІОК спостерігався в період активного росту (рис. 5). Показники зв'язаної АБК також поступово знижувалися в процесі росту стебла, однак ситуація з вмістом вільної форми АБК була протилежною. У період вегетації в стеблі *H. caprinum* відмічали найменшу кількість вільної АБК, яка поступово зростала в процесі росту і в період плодоутворення була максимальною.

Ріст рослин вздовж продольної осі, обумовлений функціонуванням апікальних меристем пагону і кореня, знаходиться під контролем ЦТК разом з ауксинами. При цьому ЦТК у фізіологічних концентраціях стимулюють апікальну меристему і ріст пагону, але пригнічують меристему і ріст кореня [13].

У процесі онтогенезу зменшувався вміст вільних ЦТК і збільшувався рівень зеатинглюкозиду. Встановлені кількісні і якісні кореляції між ростом та активністю ЦТК дозволяють зробити висновок, що у орхідей ЦТК відіграють роль ендогенних регуляторів росту. Присутність ЦТК у ксилемному соці була встановлена багатьма авторами [16]. Цитокінінову активність було визначено також у флоемному потоці багатьох рослин [22]. ЦТК визначають не тільки в ексудатах рослин, але власне у тканинах стебла, хоча таких досліджень небагато [13].

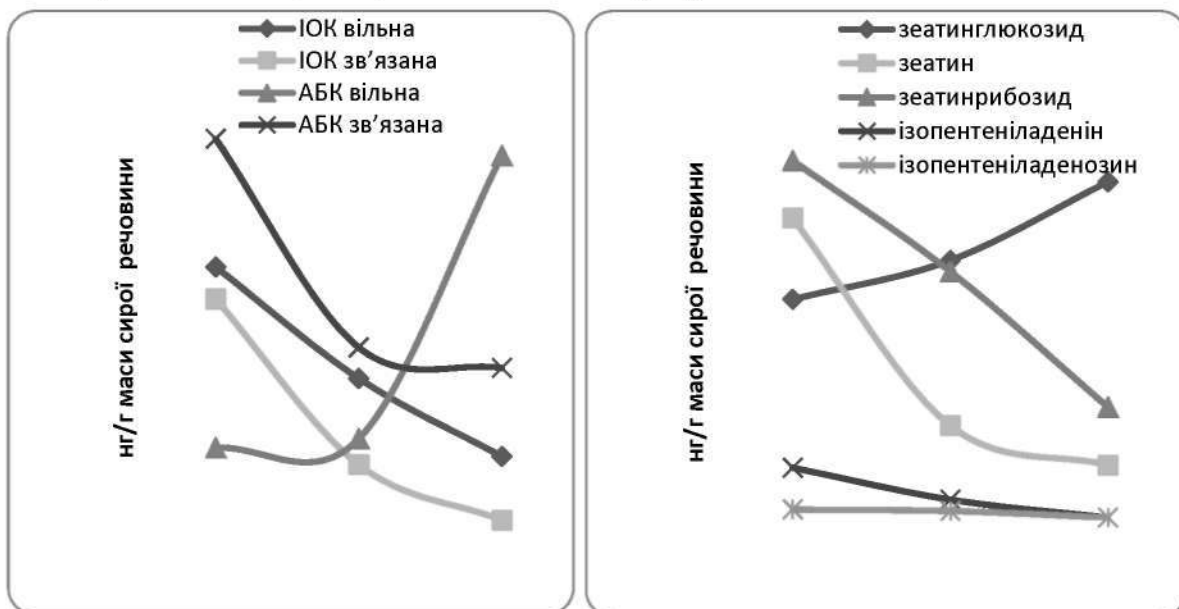


Рис. 5. Баланс фітогормонів стебла *Himantoglossum caprinum* у період вегетації (1), цвітіння (2) і плодоутворення (3)

Кореляції між швидкістю росту та вмістом ЦТК відсутні. Зауважимо, що при дослідженні рівнів ЦТК у сегментах або частинах стебел рослин судини не вилучалися, тобто, обговорюючи цитокініни в тканинах стебла,

треба враховувати те, що не можливо відокремити значення концентрацій ЦТК ксилемного і флоемного соків від таких тканин. Досліди з міченими ЦТК показали, що клітини стебла характеризуються їх латеральним транспортом, а також активною метаболізацією ЦТК. Отже, стебло не є пасивним «трубопроводом» цих фізіологічно активних сполук [13].

ВИСНОВКИ

Аналізуючи отримані результати щодо вмісту індивідуальних компонентів гормонального комплексу листків і стебла в процесі онтогенезу *H. caprinum*, можна зробити висновок про те, що підвищений вміст ЦТК, які відіграють значну роль у процесах клітинної репродукції, вільної форми ІОК корелював з інтенсивністю ростових процесів рослин. Загалом, на всіх стадіях росту *H. caprinum* у вегетативних і генеративних органах ідентифіковані вільні і кон'юговані форми ІОК, АБК та ЦТК. Як відомо, хімічні форми і кількісний розподіл фітогормонів у молодих і сформованих тканинах вегетативних і генеративних органів рослин відрізняються і залежать від функцій та фізіологічного стану рослин. Як будь-яка жива система, рослинний організм прагне до створення гомеостатичної рівноваги, в тому числі і гормональної, яка б відповідала його нормальній життєдіяльності. Результати аналізу динаміки ІОК, АБК та ЦТК в органах *H. caprinum* засвідчують, що у процесі онтогенезу відбувається їх суттєвий перерозподіл між органами рослини, а також змінюються співвідношення активних і зв'язаних форм. Високі рівні ІОК та ЦТК, характерні як для вегетативних, так і для генеративних органів у період їх інтенсивного росту і розвитку, свідчать про посилення в цей період індукції експресії генів, сигналом для яких є ІОК та ЦТК і активацію синтезу білків, що кодуються цими генами. Відповідне посилення метаболізму – необхідний чинник для забезпечення інтенсивного росту і розвитку рослин.

Зміни просторово-часового розподілу ІОК, АБК та ЦТК в органах *H. caprinum* вказують на те, що 162ед.162сс репродукції контролюється цими фітогормонами як складовими гормональної системи, яка активується в репродуктивних органах, очевидно, у період запилення квіток і раннього ембріогенезу. У подальшому вегетативний ріст та формування генеративних органів супроводжувалися істотними змінами вмісту як вільних, так і зв'язаних фітогормонів в окремих частинах рослин. Для вегетативних органів (листки, стебла) було характерно поступове зниження рівня ІОК і ЦТК і збільшення вільної форми АБК, що є ознакою зрілих тканин і супроводжує вікові зміни у рослин. Отримані результати підтверджують зв'язок між балансом ендогенних фітогормонів і інтенсивністю ростових процесів у *H. caprinum*.

ЛІТЕРАТУРА

1. Генералова В.М. АБК та гібереліни в органах проростків *Phaseolus vulgaris* L. і *Zea mays* L. / В.М. Генералова, В.А. Васюк, Л.І. Мусатенко // Укр. ботан. журн. – 2009. – Т. 66, № 5. – С. 705–712.
2. Иванова А.Б. Современные аспекты изучения фитогормонов. Цитокинины / А.Б. Иванова, Л.Л. Анцигина, А.Ю. Ярин // Цитология. – 2001. – № 6. – С. 537–544.
3. Кулаева О.Н. Новейшие достижения в изучении механизма действия фитогормонов / О.Н. Кулаева, О.С. Прокопцева // Биохимия. – 2004. – Т. 69, № 3. – С. 293–311.
4. Курчій Б.О. Вміст абсцизової кислоти в рослинах озимого жита на різних стадіях онтогенезу / Б.О. Курчій // Физиология и биохимия культ. Растений – 2000. – Т. 32, № 6. – С. 444–448.
5. Методические рекомендации по определению фитогормонов. – К., 1988. – 78 с. – (Препринт, Институт ботаники)
6. Собко В.Г. Стежинами Червоної книги / Собко В.Г. – К.: Урожай, 2007. – 280 с.
7. Суточная динамика эндогенных фитогормонов ячменя / [П.Б. Курапов, Н.В. Скоробогатова, Н.Е. Сальникова и др.] // Изв. РАН. Сер. Биология. – 2000. – № 1. – С. 108–114.
8. Теплова И.Р. Изменение гормонального баланса этиолированных проростков кукурузы под действием экзогенных гормонов // Иммуноферментный анализ регуляторов роста растений. Применение в физиологии растений и экологии / И.Р. Теплова, Г.Р. Кудоярова, В.С. Никитина. – Уфа: Изд-во БНЦ УрО АН СССР, 1990. – С. 78–82.
9. Фітогормональний комплекс первинного листка *Phaseolus vulgaris* L. За різних умов росту // Проблеми фітогормонології; під ред. К.М. Ситника / [К.М. Ситник, Л.І. Мусатенко, В.М. Генералова та ін.]. – 2007. – С. 81–122.
10. Фітогормони судинних рослин і спорових // Проблеми фітогормонології; під ред. К.М. Ситника / [К.М. Ситник, Л.І. Мусатенко, В.А. Васюк та ін.]. – Київ, 2007. – С. 270–346.
11. Червона книга України. Рослинний світ / [за 163ед. Я.П. Дідуха]. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.
12. Bifunctional indole-3-acetyl transferase catalyses synthesis and hydrolysis of indole-3-acetyl-myoinositol in immature endosperm of *Zea mays* / [S. Kowalczyk, A. Jakulowa, E. Ziwielski, R. Bandurski] // Plant Physiol. – 2003. – Vol. 119, N 2. – P. 165–174.
13. Cytokinin levels in leaves, leaf exudates and shoot apical meristem of *Arabidopsis thaliana* during floral transition / [L. Corbesier, E. Prinsen, A. Jackmard et al.] // J. Exp. Bot. – 2003. – Vol. 54. – P. 2511–2517.
14. French J. Transient responses of turgor and growth of maize roots as affected by changes in water potential / J. French, T.C. Ysiao // Plant Physiol. – 1994. – Vol. 104, N 1. – P. 247–254.
15. Kakimoto T. Genes involved in cytokinin signal transduction / T. Kakimoto // J. Plant Res. – 1998. – N 1102. – P. 261–182.
16. Letham D.S. Cytokinins as phytohormones – sites of biosynthesis, translocation and function of translocated cytokinins // Cytokinins. Chemistry, Activity and Function / D.S. Letham; eds. D.W.S. Mok, M.C. Mok. – Boca Raton: CRC Press, 1994. – P. 57–80.
17. Leung J. Abscisic acid and signal transduction / J. Leung, J. Girandot // An. Rev. Plant Physiol., Plant Mol. Biol. – 1998. – N 49. – P. 199–222.

18. Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation / [N. Hirose, K. Takei, T. Kamada-Nobusada et al] // J. Exp. Bot. – 2008. – Vol. 59. – P. 75–83.
19. Regulation of plant growth by cytokinin / [T. Werner, V. Motyka, M. Strnad, T. Schmülling] // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2001. – Vol. 98. – P. 10487–10492.
20. Role of hormonal regulation of auxin and cytokinin in lateral root development / [E. Benkova, A. Chist, J. Triml, G. Jugens] // XV Congress Federation of European Societies of Plant Biology (17–21 July 2006), Lyon, France. – 2006. – P. 117.
21. Takei K. Identification of genes encoding adenylate isopentenyltransferase, a cytokinin biosynthesis enzyme in *Arabidopsis thaliana* / K. Takei, H. Sakakibara, T. Sugiyama // J. Biol Chem. – 2001. – Vol. 276. – P. 26405–26410.
22. Van Staden J. Occurrence and potential physiological effects of algae plant growth regulators / J. Van Staden // Intern. Workshop and Training Course on Microalgal Biology and Biotechnology (Mosonmagyaróvár, Hungary, 18–20 June 1999) – Hungary, 1999. – P. 40.

Шейко Е.А., Мусатенко Л.И.

ФИТОГОРМОНАЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС *HIMANTOGLOSSUM CAPRINUM* (ORCHIDACEAE JUSS.) НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

Ключевые слова: *Orchidaceae*, *Himantoglossum caprinum*, онтогенез, фитогормоны

Статья посвящена исследованию составляющих фитогормонального комплекса *H. caprinum* на разных этапах онтогенеза. Показано, что в процессе онтогенеза происходят изменения содержания цитокининов, индолилуксусной и абсцизовой кислот в вегетативных и генеративных органах орхидеи, а также варьируют соотношения свободных и связанных форм фитогормонов. При переходе к репродуктивному развитию повышается содержание индолилуксусной кислоты и цитокининов в генеративных органах и снижение содержания этих фитогормонов – в вегетативных.

Sheyko E.A., Musatenko L.I.

THE PHYTOHORMONE COMPLEX OF *HIMANTOGLOSSUM CAPRINUM* (ORCHIDACEAE JUSS.) AT THE VARIOUS STAGES OF ONTOGENESIS

Key words: *Orchidaceae*, *Himantoglossum caprinum*, ontogenesis, phytohormones

The article deals with studies on the components of the *H. caprinum* phytohormone complex at the various stages of ontogenesis. It has been shown that during ontogenesis the cytokinin, IAA and ABA content between the orchid organs changes and the ratio of active and bound phytohormone forms varies. During the transition to the reproductive development the content of IAA and cytokinins in the orchid generative organs increases and that of the vegetative organs decreases.