

ЛЕКЦІЯ В ЖУРНАЛІ

УДК 581.162.2: 581.162.4: 581.192

**СУЧАСНІ ВІДОМОСТІ ПРО БІОХІМІЧНИЙ
ТА ФІТОГОРМОНАЛЬНИЙ СКЛАД ПИЛКУ РОСЛИН**

© 2011 р. М. Ф. Михальський, Л. І. Мусатенко

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

Узагальнені сучасні літературні дані про біохімічний, елементний та фітогормональний склад пилку рослин. Особливу увагу звернуто на останні дослідження особливостей будови пилку відповідно до його функцій, а також на специфіку його формування у різних рослин. Наведено дані про вміст різних класів фітогормонів у пилку та їх динаміку при проростанні пилкових зерен.

Ключові слова: *пилко рослин, біохімічний склад, фітогормони, ауксини, цитокініни, гібереліни, брасиностероїди, жасмонати*

Загальні відомості про пилко рослин

Пилко – це чоловічі статеві клітини насінних рослин. Він складається з дрібних пилкових зерен, що формуються в пиляках квіткових та голонасінних рослин. Пилкове зерно є ізольованою клітинною системою, яка містить дві або три клітини і формується в процесі мікроспорогенезу в результаті двох циклів клітинного поділу (Телешун и др. – електронний ресурс). У залежності від виду рослин пилко буває найрізноманітнішого кольору (від сліпучо-білого до густо-чорного). Колір пилку визначається вмістом рослинних пігментів.

Пилкові зерна мають різну форму, розміри та особливості поверхні. Більшість пилкових зерен круглі або овальні і мають розміри 15-200 мкм, хоча цей показник у рослин одного виду може варіювати залежно від умов довкілля (Седельшкова и др., 2004). Оболонка пилкового зерна складається з двох шарів – зовнішнього (екзина) та внутрішнього (інтина). До складу екзини входить спорополенін – жорсткий, хімічно стійкий і водонепроникний біоматеріал (Katifori et al., 2010). Інтина складається з це-

люлози, має багато отворів (продихів) різної форми, через які здійснюється обмін киснем, вуглекислим газом та водою з довкіллям. Після потрапляння пилку на приймочку маточки через такі отвори відбувається його проростання. Вважають, що ці отвори відіграють основну роль під час стискання поверхні пилкового зерна при нестачі вологи. За найменшої зміни вологості продихи починають закриватися, чим сприяють збереженню вологи всередині пилкового зерна. Після цього екзина починає згортатися і деформуватися, в результаті чого поверхня пилкових зерен набуває різноманітних форм. Проте коли пилко потрапляє на приймочку маточки, екзина розгортається і набуває попереднього вигляду.

За класичними уявленнями при запиленні (заплідненні жіночого гаметофіту) пилко здійснює передачу генетичної інформації між поколіннями. Разом з тим вважають, що пилко є також носієм екологічної інформації про ареал існування виду та стан популяції (Бондарь, Частоколенко, 1990). Значна кількість пилку свідчить про оптимальні умови середовища, тоді як мала кількість пилку, навпаки, вказує на несприятливі умови, що буває або на периферії ареалу, де сильно знижується щільність популяції, або в центрі при настанні екстремальних

умов, які елімінують, у першу чергу, чоловічі особини. Крім того, інформацію про екологічні умови існування рослин може надавати цитологічний аналіз пилкових зерен. Показано, що у рослин грятости збірної (*Dactylis glomerata* L.), які росли в міському мікрорайоні з максимальним транспортним навантаженням, кількість дегенерованого пилку (з порушеною формою та аномаліями ядра) досягала 83%, в той час як у аналогічних рослин з лісопарку – не більше 2,5% (Круглова, Зайцев, 2003).

Рослини продукують значно більше пилку, ніж його потрібно для репродуктивних цілей. Наприклад, кукурудза (*Zea mays* L.) й пшениця (*Triticum* L.), які запилюються вітром, утворюють величезну кількість пилку. Рослина кукурудзи може продукувати понад 18 млн. пилкових зерен. В 1 г пилку соняшника (*Helianthus annuus* L.) міститься близько 15 тис. пилкових зерен, а незабудки (*Myosotis* L.) – 300 тис. зерен (Фархутдинов и др., 2010). Розсіюючись на великі відстані, пилкові зерна забезпечують запилення квіток навіть у досить несприятливих кліматичних умовах. Протягом еволюції у рослин сформувалися два основні способи перенесення пилку – за участю факторів довкілля (вітру, води тощо) та за допомогою тварин (в першу чергу комах), що певним чином відбилось на їх морфологічних особливостях. У вітрозапильних (анемофільних) рослин пилку утворюється багато, він дрібний, легкий, з гладенькою поверхнею і великими повітряними мішками. Такі рослини часто ростуть на відкритих місцях, утворюючи чималі зарості одного виду (очерет (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), ковила (*Stipa* L.), лепешняк (*Glyceria* R. Br.)). Значна кількість вітрозапильних рослин цвіте напровесні, до розпускання листя (ліщина (*Corylus avellana* L.), вільха (*Alnus* L.), береза (*Betula* L.) тощо).

До ентомофільних, або комахоzapильних, належить переважна більшість покритонасінних рослин, поширених у різних кліматичних зонах. Пиляки комахоzapильних рослин порівняно з вітрозапильними менші і утворюють менше пилку: пилко великий, липкий, з горбкуватою або шишкуватою поверхнею. Близько 80% рослин запилюються саме комахами.

Формування безпосередньо пилкового зерна в андроцеї починається з мітотичного поділу полярної сильновакуолізованої мікроспори, який призводить до виникнення двох гаплоїдних клітин – генеративної і вегетативної (Батыгина и др., 2010). Ці клітини відрізняються за розмірами та характером їх подальшого розви-

тку. Менша за розмірами генеративна клітина тісно прилягає до оболонки пилкового зерна з боку, протилежного порі. В процесі подальшого розвитку змінюється ядерно-плазмове співвідношення обох клітин та відбувається переміщення генеративної клітини всередину вегетативної. Автори пояснюють такі зміни активним метаболізмом цих клітин та системою міжклітинних взаємодій, в першу чергу з клітинами стінок пиляка.

Після цих змін відбувається наступна стадія розвитку пилкового зерна – процес гаметогенезу (сперміогенезу). Мітотичний поділ генеративної клітини призводить до утворення триклітинного пилкового зерна, яке складається з вегетативної клітини та двох спермій, які розміщуються в її цитоплазмі. Спермії обмежені двома плазмалемами – власною і плазмалемою вегетативної клітини. Однак локалізовані в цитоплазмі вегетативної клітини спермії пов'язані між собою, а один з них і з ядром вегетативної клітини, утворюючи так звану чоловічу запліднюючу систему. Кожній стадії розвитку пиляка і мікроспор/пилку властива певна система морфогенетичних кореляцій у формуванні спорогенної тканини, мікроспор, пилкових зерен і оточуючих тканин пиляка. Зріле пилкове зерно, яке готове до процесів запилення й запліднення, є триклітинним (наприклад, у пшениці) і складається з великої вегетативної клітини, цитоплазма якої містить значну кількість крохмалю і ядро лопатевої форми, та двох серповидних клітин-спермій (Батыгина и др., 2010). Ядро вегетативної клітини контролює ріст і метаболізм пилкової трубки (Тимофеева, 2005). У деяких видів (наприклад, у *Oxytropis ambigua* (Pall.) DC.) зрілі пилкові зерна двоклітинні і містять вегетативну і генеративну клітини (Круглова, 2009). У таких рослин генеративна клітина ділиться вже всередині пилкової трубки на шляху її просування до зародкового мішка.

Пилкове зерно, що потрапило на приймочку маточки, швидко набухає, набуваючи сферичної форми. Якщо в сухому пилковому зерні не відбувається майже ніяких змін, то в набухлому цитоплазма сифоногенної клітини починає робити ротаційні рухи, захоплюючи за собою генеративну клітину. Через 5-10 хв після набрякання в одній з пор екзигни пилкового зерна випинається його внутрішня оболонка – інтина. В результаті утворюється здуття, що швидко збільшується в об'ємі, в нього проникає частина цитоплазми, яка продовжує свій ротаційний рух. Через 20-30 хв після набрякан-

ня на поверхні здуття утворюється випинання, що поступово переростає в пилкову трубку, ріст якої триває, як правило, 8-10 год.

Проростання пилку залежить від його фертильності, тривалості сприйняття його приймочкою, погодних умов. Найкраще пилки проростає при температурі +20-30°C. За температури +13-14°C пилки більшості видів не проростає. При температурі вище +35°C проростання пилку сильно уповільнюється. Пилки функціонально жіночих квіток і деформований пилки двостатевих квіток зазвичай не проростає.

Біохімічний та елементний склад пилку

Літературні дані щодо хімічного складу пилку стосуються, перш за все, його лікувальних та поживних властивостей. Проте аналіз наявної інформації свідчить про те, що пилки містять у своєму складі складний концентрат багатьох фізіологічно активних елементів і сполук. Разом з тим, необхідно відзначити, що їх вміст досить мінливий і залежить не лише від виду рослин, але й термінів збору пилку. Значні відмінності виявлені у пилку одного й того ж виду рослин, що пов'язано з періодом цвітіння, ґрунтовими, кліматичними, географічними умовами їх росту тощо. Існує точка зору, що навіть клонові відмінності одного виду (сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.)) можуть мати різний елементний склад пилку (Киров и др., 2007).

Мінеральних речовин в пилку рослин міститься від 1 до 7%. Серед них переважають калій, кальцій, фосфор та магній. У золі пилку встановлено такий вміст мінеральних елементів: калій – 20-45%, кальцій – 1-15%, магній – 1-12%, фосфор – 1-20%, кремній – 2-10%, залізо – 0,1-10%, сірка – 1%, хлор – 0,8-1%. У значно менших кількостях у пилку присутні марганець, цинк, кобальт, свинець, барій, срібло, золото, ванадій, вольфрам, іридій, ртуть, молибден, хром, кадмій, стронцій, палладій, платина і титан. Всього в золі пилку зафіксовано 28 хімічних елементів (Химический состав цветочной пыльцы – електронний ресурс). Такий складний мінеральний склад пилку відіграє важливу роль для багатьох фізіологічних процесів.

Суша речовина пилку складає 70-80%. Висока вологість пилку пояснюється значною гігроскопічністю пилкових зерен. Біохімічний склад пилку досить різноманітний і представлений багатьма класами органічних сполук.

Зокрема, у складі пилку 22-44% білків, 18-50% вуглеводів та до 15 % жирів. Білки представлені альбумінами, глобулінами і пептонами, які містяться у пилку у вільному стані або зв'язаному з вуглеводами і пігментами (Химический состав цветочной пыльцы – електронний ресурс). Кількість білків у пилку змінюється в широких межах. Порівняно бідний на білок пилки сосни, кульбаби (*Taraxacum officinale* Weber ex Wiggers), маслини (*Olea* L.) (вміст білка 7, 11-14 та 17% відповідно). Більша кількість білка виявлена в пилку конюшини (*Trifolium* L.) (20-23 %), евкаліпту (*Eucalyptus* L'Нйг.) (26 %), персика (*Prunus persica* (L.) Batsch) (26 %), соняшника (*Helianthus* L.) (27-29%), звіробою (*Hypericum* L.), фацелії (*Phacelia* Juss.) (27 %), сливи (*Prunus* L.) (28%), дуба (*Quercus* L.) (31-35 %), пальми фінікової (*Phoenix* L.), троянди (*Rosa* L.) (35%).

У білковому складі пилку виявлені такі амінокислоти: аланін, аргінін, глікокол, аспарагінова і глутамінова кислоти, серин, валін, гістидин, лізин, метіонін, фенілаланін, лейцин, ізолейцин, пролін, треонін, тирозин, триптофан, цистин і цистеїн. Кількісно переважають аспарагінова та глутамінова кислоти і пролін. Вільні амінокислоти містяться у незначних кількостях. Є дані, що суттєва різниця у наявності як вільних, так і зв'язаних амінокислот може бути зумовлена видовою специфікою рослин (Горобец и др., 1981).

Вуглеводи пилку представлені глюкозою, фруктозою, сахарозою, арабінозою, галактозою, рибозою, ксилозою, рафінозою, стахіозою, мальтозою, декстринами, крохмалем і целюлозою. У рослинному пилку виявлено наявність лактози (Синельников и др., 2007). Кількість крохмалю становить від 2 до 7% і лише пилки кукурудзи містять до 22 % цієї сполуки. Зазвичай крохмаль в пилкових зернах зустрічається разом з жирами.

Ліпіди представлені в пилку фосфоліпідами, фітостеринами, іншими жирами і жироподібними речовинами, вміст яких складає від 1 до 20% і залежить від виду рослин (Химический состав пыльцы и обножки – електронний ресурс). Найбільш багатий на зазначені сполуки пилки кульбаби, ліщини, гірчиці чорної (*Brassica nigra* (L.) W.D.J.Koch). До складу пилку входять лауринова, міристинова, пальмітинова, стеаринова, олеїнова, пальмітоолеїнова, гептадекаєнова, лінолева, ліноленова та низка інших жирних кислот. Найбільше пилки містить пальмітинової, ліноленової, лінолевої та олеїнової кислот. Пилки конюшини та гречки

(*Fagopyrum* Mill.) містить арахідонову кислоту, що, як правило, зустрічається лише в жирах тваринного походження (Бандюкова и др., 1983).

Близько 50% жирних компонентів пилку належить до фосфоліпідів (Телешун и др. – електронний ресурс). Ця група представлена холінфосфогліцеридами (лецитинами), інозитолфосфогліцеридами, етаноламінфосфогліцеридами (кефалінами), фосфатиділсеринами та іншими сполуками (Химический состав пыльцы и обножки – електронний ресурс). Значно менше вільного холестерину та його ефіру, ненасичених жирних кислот, ди- та триацилгліцеридів. У пилку містяться також парафінові вуглеводні.

Крім зазначених основних груп органічних сполук, у рослинному пилку виявлені нуклеїнові кислоти. Їх кількість становить від 0,6 до 4,9% (Химический состав цветочной пыльцы – електронний ресурс).

У пилку рослин наявні каротиноїди, які надають йому специфічного забарвлення. Їх кількість залежить від виду рослин і має здатність значно змінюватися (Шапиро и др., 1979). Бідним на каротиноїди є пилки крушини ламкої (*Fragula alnus* Mill.), малини (*Rubus idaeus* L.), гірчака зміїного (*Persicaria bistorta* (L.)), редьки дикої (*Raphanus raphanistrum* L.), яблуні (*Malus* sp.), гречки посівної (*Fagopyrum sagittatum* Libib. (F. esculentum Moench)), іван-чаю вузьколистого (*Epilobium angustifolium* L.), чебрецю звичайного (*Thymus serpyllum* L.). Багато каротиноїдів виявлено в пилку кульбаби лікарської, скереди покривельної (*Crepis tectorum* L.), різних видів верби (*Salix* L.), вишні (*Cerasus* sp.), осоту польового (*Cirsium arvense* L.). Більше каротиноїдів містить пилки ентомофільних рослин порівняно з анемофільними. Серед каротиноїдів пилку найбільш фізіологічно активним є β -каротин, вміст якого також має видову специфіку. Значні кількості його встановлені в пилку дивини скіпетровидної (*Verbascum thapsiforme* Schrad.), лілії (*Lilium* L.), бавовнику (*Gossypium* L.) (Химический состав пыльцы и обножки – електронний ресурс).

Пилки рослин багаті на вітаміни різних груп. Кількість вітаміну С в пилку суттєво залежить від родової приналежності рослин, погодних умов вегетаційного періоду, живлення рослин та низки інших факторів. Значний вміст аскорбінової кислоти виявлено в пилку різних видів верби, груші (*Pyrus* L.), яблуні, гравілату міського (*Geum urbanum* L.), кульбаби. Віднос-

но бідним на цей вітамін є пилки конюшини лугової (*Trifolium pratense* L.), люпину жовтого (*Lupinus luteus* L.), гречки посівної, коронарії зозулячої (*Lychnis flos-cuculi* L.), гадючника шестипелюсткового (*Filipendula vulgaris* Moench.) і в'язолистого (*F. ulmaria* Maxim), волошки польової (*Centaurea cyanus* L.). У рослинному пилку містяться значні кількості вітамінів групи В – тіаміну, рибофлавіну, піридоксину, біотину, інозиту, ніотинової, фолієвої і пантотенової кислот. Відзначена наявність в пилку токоферолів (вітамін Е).

У пилку рослин також виявлені фенольні сполуки, представлені флавонолами, лейкоантоціанами, катехинами і фенолокислотами та іншими речовинами (Исследование биологически активных соединений... - електронний ресурс; Шапиро и др., 1979; Kroyer, Hegedus, 2001). Багато флавонолів в пилку конюшини лугової, груші, суріпиці (*Barbarea vulgaris* W.T.Aiton), верби ламкої (*Salix fragilis* L.), гравілати міського, верби білої (*Salix alba* L.), скереди покривельної, волошки польової, яблуні, люпину жовтого, люцерни посівної (*Medicago sativa* L.), гадючника в'язолистого, малини, вишні, гіркокаштана звичайного (*Aesculus hippocastanum* L.).

Варто відзначити, що в пилку виявлено близько 50 ензимів, серед яких амілаза, інвертаза, каталаза, пероксидаза, фосфатаза, цитохромоксидаза, рибонуклеаза, коцимаза, лактат- і сукцинатдегідрогеназа та ряд інших (Химический состав цветочной пыльцы – електронний ресурс).

Фітогормональний склад пилки рослин

Фітогормони в пилку є необхідним компонентом для запуску та реалізації генетичних і фізіологічних програм рослинного організму. Більшість досліджень фітогормонального стану чоловічої генеративної системи рослин присвячена вивченню цього параметра в пиляках (Dollmantel, Reinert, 1980; Zhao et al., 1996; Горбунова и др., 2001), системі пилки – маточка, особливо з точки зору проростання пилку, експресії генів, пов'язаних гормональним статусом андроцею (Itoh et al., 2001; Burkle et al., 2003; Hirano et al., 2008), впливом екзогенних фітогормонів на зазначені процеси (Khan et al., 1999, Wu et al., 2008, Bell et al., 2009, Roy, Mandal, 2010) тощо.

Показано, що в пилку рослин присутні всі групи фітогормонів. Проростання пилкових зерен в умовах *in vitro* супроводжується зміною ендогенного рівня гормонів (Ковалева и др.,

2005). Динаміка вмісту кожного з фітогормонів, присутніх у зрілому та проростаючому чоловічому гаметофіті, характеризується індивідуальною специфічністю.

Численні дані про наявність ауксинів у пилку рослин різних видів наводять японські вчені (Katsumi, 2007). Високий вміст ауксинів (в основному у формі індоліл-3-оцтової кислоти (ІОК)) виявлено у дзвінцю (*Rhinanthus L.*), в той час як набагато менший рівень – в осоту польового (Фархутдинов и др., 2010). ІОК та індолільні рістстимулюючі речовини виявлені в кислотній фракції пилку кукурудзи (Fukui et al., 1958). У пророслому пилку сосни променевої (*Pinus radiata D. Don*) виявлено ауксин, який, дифундуючи з пророслих пилкових трубок на нуцелус, стимулює процеси розвитку яйцеклітини й гаметофіту (Zhao et al., 1996). Крім ауксинів, в пилку цього виду рослин виявлена низка інших рістрегулюючих сполук, в основному гіберелінів та цитокінінів. Про наявність ауксинів в пилку сосни повідомляють інші автори (Kamienska, Pharis, 1975). Ауксин дуже важливий для нормального розвитку пиляків і пилкових зерен, особливо на пізніх стадіях (Cecchetti et al., 2008). Блокування потоків ауксину в арабідопсису (*Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.*) призводить до значної кількості дефектних пилкових зерен та негативно впливає на мітоз (Feng et al., 2006). Спостереження за експресією гена, який кодує переносники ауксинів, показало наявність полярного транспорту ауксину в тичинкових нитках та пилкових зернах. Ауксин та його попередник триптофан виявлені в екстрактах з пилку фінікової пальми (Hassan et al., 2008). Обробка такими екстрактами рослин банана суттєво покращувала їх ростові характеристики.

Різні форми цитокінінів, ІОК та абсцизова кислота (АБК) виявлені в пилкових зернах ріпаку (*Brassica napus L.*) та помідора (*Lycopersicon esculentum Mill.*) (Singh, Sawhney, 1992). Основними цитокінінами в пилку обох видів рослин були О-глюкозиди. Пилок помідора характеризувався вищим рівнем загальних цитокінінів, ІОК та АБК порівняно з пилком ріпаку. Цитокініни (зеатин, зеатинрибозид та дигідрозеатин) виявлені в пилку петунії гібридної (*Petunia hybrida L.*) (Ковалева и др., 2005). Ці гормони досить стабільно зберігаються в пилковому зерні при його потраплянні в умови, близькі до умов запилення (Захарова и др., 2010).

Важливу роль у формуванні та функціонуванні андроцею в квітці відводять гіберелі-

нам (Круглова и др., 1999). В пилку та пиляках деяких видів одно- та дводольних рослин встановлені високі рівні цих гормонів (Bell et al., 2009). Доведено, що порушення синтезу гіберелінів блокує розвиток пиляків і пилку (Chhun et al., 2007). Було показано важливу роль гіберелінів для нормального проростання пилкової трубки (Singh et al., 2002), хоча в літературі наявні дані, що підвищені концентрації гіберелінової кислоти можуть суттєво гальмувати цей процес (Acar et al., 2010). Гібереліни залучені до процесів взаємодії пилок – маточка (Kashyap, Gupta, 1989). У пилку сосни (*P. attenuata Lemmon, P. coulteri D. Don, P. ponderosa Douglas ex C. Lawson*) виявлено відносно високу гіберелінову активність, максимум якої встановлено через 15 год після початку його проростання, особливо в тій частині спектра, яка відповідає гібереліну А₃ (для *P. attenuata* відповідає 250 мкг/кг пилку) (Kamienska, Pharis, 1975). Загальна кількість гіберелінів швидко знижувалась через 15 год від початку проростання пилку, і після 72 год вони не визначалися. Аналогічну тенденцію помічено в пилку груші японської (*Pyrus pyrifolia (Burm.) Nak.*) – кількість гіберелінів зростала після проростання пилку (Zhang et al., 2010). Особливо це стосувалося гіберелінів А₃ і А₄, які, на думку авторів, синтезувалися *de novo* в пилковій трубці і є основними гіберелінами, що утворюються у пилку після його проростання. Оскільки в літературі наявні дані, що у зрілому пилку апельсина (*Citrus sinensis Osbeck*) кількість гіберелінів була дуже малою (Ben-Cheikh et al., 1997), логічним є припущення про його синтез *de novo* в процесі проростання.

Широко представлені в пилку рослин брасиностероїди. Відкриті в другій половині минулого століття в пилку ріпаку та вільхи (*Alnus glutinosa L.*), ці фітогормони ліпідної природи були виявлені в пилкових зернах банксії (*Banksia grandis Willd.*), ладанника (*Cistus hirsutum Theill.*), апельсина, мандарина уншію (*Citrus unshiu Marcov.*), криптомерії японської (*Cryptomeria japonica D. Don.*), кипарису аризонського (*Cupressus arizonica E. Greene*), синяка подорожничкового (*Echium plantagineum L.*), кандика японського (*Erythronium japonicum Decne*), евкаліпта (*Eucalyptus calophylla R. Br. i Eucalyptus marginata Sn.*), гречки, соняшника, лілії (*Lilium elegans Thunb. i Lilium longiflorum Thunb.*), пажитниці багаторічної (*Lolium perene L.*), фініка їстівного (*Phoenix dactylifera L.*), сосни японської чорної (*Pinus thunbergii Parl.*), акації білої (*Robinia pseudoacacia Oswald*),

тюльпана Геснера (*Tulipa gesneriana* L.), рогозу широколистого (*Typha latifolia* G. F. W. Mey.), бобів кінських (*Vicia faba* L.), кукурудзи, гарбуза мускатного (*Cucurbita moschata* Duch.) (Mitchell et al., 1970; Zullo, Adam, 2002; Pachthong et al., 2006). Кількість брасиностероїдів у пилку може становити від 1 до 100 нг/г сирової речовини (Seeta Ram Rao et al., 2002).

У пилку багатьох рослин присутні жасмонати. Вони описані в пиляках і пилку трьох видів камелії (*Camellia* L.) і розглядаються як ендогенні регулятори проростання пилку (Yamane et al., 1982). Компоненти жасмонатів також виявлені в пилку сосни гірської (*Pinus mugo* Turra) (Knofel, Sembdner, 1995) та петунії гібридної (Miersch et al., 1998). Вважають, що роль жасмонатів полягає не лише в забезпеченні нормального розвитку пилкових зерен, але й рості тичинок, своєчасному розтріскуванні пиляків та низці інших важливих процесів репродуктивного процесу (Liechti, Farmer, 2006; Avanci et al., 2010). Жасмонова кислота залучена в кінцеві стадії розкриття пиляків та дозрівання пилку (Nagpal et al., 2005), а також координує висипання пилку з відкриттям квітки (Ishiguro et al., 2001).

Показано, що через півгодини після початку проростання пилку петунії спостерігався пік виділення етилену, зумовлений, на думку авторів, виходом пилкової трубки (Ковалева і др., 2003).

Встановлено, що важливу роль у проростанні пилку відіграють флавоноли екзини (Ylstra et al., 1995). Автори припускають, що флавоноли в поєднанні зі стероїдами можуть бути перспективними для стимуляції проростання пилку. Іншими дослідниками було з'ясовано наявність стероїдних рїстстимуляторів в пилку сосни чорної (*Pinus nigra* Arn.) (Saden-Krehula et al., 1979).

Таким чином, аналіз даних літератури свідчить про те, що пилок є об'єктом активного наукового дослідження. Крім виключно наукового інтересу до пилку як важливої ланки передачі генетичної інформації між рослинами, зацікавленість до його вивчення зумовлюється і практичними аспектами, оскільки пилок може бути використаний як джерело сполук природного походження з лікувальною та дієтично-підтримувальною дією, а також бути основою для створення нових регуляторів росту рослин.

ЛІТЕРАТУРА

- Бандюкова В.А., Дейнеко Г.И., Шапиро Д.К. Жирнокислотный состав липидов пыльцы (обножки) некоторых травянистых растений // Химия природных соединений. – 1983. – №1. – С. 30-38.
- Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю. и др. От микроспоры к сорту. – М.: Наука, 2010. – 174 с.
- Бондарь Л.М., Частоколенко Л.В. Микроспорогенез как один из возможных биоиндикаторов загрязняющего воздействия автотрассы // Биол. науки. – 1990. – № 5. – С. 79-84.
- Горбунова В.Ю., Круглова Н.Н., Абрамов С.Н. Индукция андрогенеза *in vitro* у яровой мягкой пшеницы. Баланс экзогенных и эндогенных фитогормонов // Изв. Российской АН. Серия биологическая. – 2001. – № 1. – С. 31-36.
- Горобец А.В., Бандюкова В.А., Шапиро Д.К. и др. Аминокислотный состав пыльцы (обножки) некоторых медоносных растений // Химия природных соединений. – 1981. – № 5. – С. 672-673.
- Захарова Е.В., Воронков А.С., Скоробогатова И.В., Ковалева Л.В. Гормональная регуляция *in vitro* прорастающего мужского гаметофита петунии: роль актинового скелета // Факторы экспериментальной эволюции организмов: сб. наук. работ. – К: Логос, 2010. – Т. 9. – С. 142-147.
- Исследование биологически активных соединений пыльцы медоносных растений / [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://airbees.com/articles/pollen/199-issledovanie-biologicheskii-aktivnyh-soedineniy-pylcy-medonosnyh-rasteniy.html>
- Киров Е.И., Тараканов В.В., Кукушкина Т.А. и др. Биохимический и элементный состав пыльцы разных клонов сосны обыкновенной // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т. 24, № 2-3. – С. 197-200.
- Ковалева Л.В., Добровольская А.А., Родионова Г.Б. и др. Этилен – фактор роста и развития мужского гаметофита // Тез. докл. V съезда О-ва физиологов растений России и Междунар. конф. «Физиология растений – основа фитобиотехнологии» (Пенза, 15-21 сент. 2003 г.). – М., 2003. – С. 400-401.
- Ковалева Л.В., Захарова Е.В., Минкина Ю.В. и др. Прорастание и рост *in vitro* мужского гаметофита петунии чувствительны к действию экзогенных гормонов и сопровождаются изменением эндогенного уровня фитогормонов // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 4. – С. 584-590.
- Круглова А.Е. Эмбриология редкого вида Южного Урала остролодочника сходного: морфогенез

- пыльника // Вестник Оренбургского гос. ун-та. – 2009. – № 6. – С. 172-173.
- Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Куксо П.А. Морфогенез в культуре изолированных пыльников: роль фитогормонов // Успехи соврем. биологии. – 1999. – Т. 119, № 6. – С. 567-577.
- Круглова Н.Н., Зайцев Д.Ю. Пыльца растений как биоиндикатор // Экология большого города. – М., 2003. – С. 202-204.
- Седельшикова Т.С., Пименов А.В., Ефремов С.П. Морфология пыльцы сосны обыкновенной на болотах и суходолах // Лесоведение. – 2004. – № 4. – С. 58-62.
- Синельников Б.М., Храмов А.Г., Евдокимов И.А. и др. Лактоза и ее производные. – СПб.: Профессия, 2007. – 768 с.
- Телешун О.П., Дробязина Л.С., Тонакова Г.В., Кулагина Т.П. Сложные липиды цветочной пыльцы в профилактике нарушений обмена веществ / [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://www.apimax.com.ua/lipidi_pilca.html
- Тимофеева Г.В. Гормональная регуляция прогамной фазы оплодотворения у петунии *Petunia hybrida* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2005 – 25 с.
- Фархутдинов Р.Г., Кудоярова Г.Р., Туктарова Ю.В., Веселов С.Ю. Твердофазный иммуноферментный анализ содержания фитогормонов в нектаре, пыльце и в мёде // Вестник Башкирского гос. аграрн. ун-та. – 2010. – № 4. – С. 9-14.
- Химический состав пыльцы и обножки / [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://paseka.su/books/item/f00/s00/z0000029/st024.shtml>
- Химический состав цветочной пыльцы / [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://www.sknowled.com/ap/ximich_pilz_1.htm
- Шатино Д.К., М.Ф. Шеметков, Л.В. Анихимовская и др. О биологически активных веществах пыльцы // Пчеловодство. – 1979. – №4. – С. 26-27.
- Acar I., Ak B.E., Sarpkaya K. Effects of boron and gibberellic acid on *in vitro* pollen germination of pistachio (*Pistacia vera* L.) // Afr. J. Biotechnol. – 2010. – V. 9, № 32. – P. 5126-5130.
- Avanci N.C., Luche D.D., Goldman G.H., Goldman M.H. Jasmonates are phytohormones with multiple functions, including plant defense and reproduction // Genet. Mol. Res. – 2010. – V. 9, № 1. – P. 484-505.
- Ben-Cheikh W., Perez-Botella J., Tadeo F.R. Pollination increases gibberellin levels in developing ovaries of seeded varieties of citrus // Plant Physiol. – 1997. – V. 114, № 2. – P. 557-564.
- Bell S., Lange T., Hofmann H., Schwapach P. Correspondence between gibberellin-sensitivity and pollen tube abundance in different seeded vine varieties // Mitteilungen Klosterneuburg. – 2009. – № 59. – P. 129-133.
- Burkle L., Cedzich A., Dupke C. et al. Transport of cytokinins mediated by purine transporters of the PUP family expressed in phloem, hydathodes, and pollen of *Arabidopsis* // Plant J. – 2003. – V. 34, № 1. – P. 13-26.
- Cecchetti V., Altamura M.M., Falasca G. et al. Auxin regulates *Arabidopsis* anther dehiscence, pollen maturation, and filament elongation // Plant Cell. – 2008. – V. 20, № 7. – P. 1760-1774.
- Chhun T., Aya K., Asano K. et al. Gibberellin regulates pollen viability and pollen tube growth in rice // Plant Cell. – 2007. – V. 19, № 12. – P. 3876-3888.
- Dollmantel H.-J., Reinert J. Auxin levels, antiauxin(s) and androgenic plantlet formation in isolated pollen cultures of *Nicotiana tabacum* // Protoplasma. – 1980. – V. 103, № 2. – P. 155-162.
- Feng X.-L., Ni W.-M., Elge S. et al. Auxin flow in anther filaments is critical for pollen grain development through regulating pollen mitosis // Plant Mol. Biol. – 2006. – V. 61, № 1-2. – P. 215-226.
- Fukui H.N., Teubner F.G., Wittwer S.H., Sell H.M. Growth substances in corn pollen // Plant Physiol. – 1958. – V. 33, № 2. – P. 144-146.
- Hassan H.M.M., Ahmed O.K., El-Shemy H.A., Afify A.S. Palm pollen extracts as plant growth substances for banana tissue culture // World J. Agric. Sci. – 2008 – V. 4, № 4. – P. 514-520.
- Hirano K., Aya K., Hobo T. et al. Comprehensive transcriptome analysis of phytohormone biosynthesis and signaling genes in microspore/pollen and tapetum of rice // Plant Cell Physiol. – 2008. – V. 49, № 10. – P. 1429-1450.
- Ishiguro S., Kawai-Oda A., Ueda J. et al. The defective in anther dehiscence gene encodes a novel phospholipase A1 catalyzing the initial step of jasmonic acid biosynthesis, which synchronizes pollen maturation, anther dehiscence, and flower opening in *Arabidopsis* // Plant Cell. – 2001. – V. 13, № 10. – P. 2191-2209.
- Itoh H., M. Ueguchi-Tanaka, N. Sentoku et al. Cloning and functional analysis of two gibberellin 3 β -hydroxylase genes that are differently expressed during the growth of rice // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2001. – V. 98, № 15. – P. 8909-8914.
- Kamienska A., Pharis R.P. Endogenous gibberellins of pine pollen. II. Changes during germination of *Pinus attenuata*, *P. coulteri*, and *P. ponderosa* pollen // Plant Physiol. – 1975. – V. 56, № 5. – P. 655-659.

СУЧАСНІ ВІДОМОСТІ

- Kashyap R., Gupta S.C.* The role of gibberellic-acid in the pollen–pistil interaction in sporophytic self-incompatible systems // *Plant Growth Regul.* – 1989. – V. 8, № 2. – P. 137-149.
- Katifori E., Alben S., Cerda E.* Foldable structures and the natural design of pollen grains // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2010. – V. 107, № 17. – P. 7635-7639.
- Katsumi M.* Studies on plant growth substances in Japan before 1945 // *Plant Biotechnol.* – 2007. – V. 24, № 2. – P. 155-163.
- Khan M.A., Mahmood I.A., Aslam M.* Effect of hormones and antibiotics on pollen grain germination // *Int. J. Agr. Biol.* – 1999. – V. 1, № 4. – P. 215-217.
- Knofel H.D., Sembdner G.* Jasmonates from pine pollen // *Phytochemistry.* – 1995. – V. 38, № 3. – P. 569-571.
- Kroyer G., Hegedus N.* Evaluation of bioactive properties of pollen extracts as functional dietary food supplement // *Innovative Food Science & Emerging Technologies.* – 2001. – V. 2, № 3. – P. 171-174.
- Liechti R., Farmer E.E.* Jasmonate biochemical pathway // *Sci. STKE.* – 2006. – V. 2006, № 322. – P. 1-3.
- Miersch O., Knufel H.D., Schmidt J. et al.* A jasmonic acid conjugate, N-[-(-)-jasmonoyl]-tyramine, from *Petunia* pollen // *Phytochemistry.* – 1998. – V. 47, № 3. – P. 327-329.
- Mitchell J.W., Mandava N., Worley J.F. et al.* Brassins – a new family of plant hormones from rape pollen // *Nature.* – 1970. – V. 225, № 5237. – P. 1065-1066.
- Nagpal P., Ellis C.M., Weber H. et al.* Auxin response factors ARF6 and ARF8 promote jasmonic acid production and flower maturation // *Development.* – 2005. – V. 132, № 18. – P. 4107-4118.
- Pachthong C., Supyen D., Buddhasukh D., Jatisatiencr A.* Isolation and characterization of brassinolide and castasterone in the pollen of pumpkin // *Chiang Mai J. Sci.* – 2006. – V. 33, № 1. – P. 95-101.
- Roy A.M., Mandal S.* Pollen morphology, chemistry and effect of phytohormones on pollen germination in mutants of *Catharanthus roseus* (L.) G. Don. // *J. Appl. Biosci.* – 2010. – V. 36, № 1. – P. 51-54.
- Saden-Krehula M., Tajic M., Kolbah D.* Sex hormones and corticosteroids in pollen of *Pinus nigra* // *Phytochemistry.* – 1979. – V. 18, № 4. – P. 345-346.
- Seeta Ram Rao S., Vidya Vardhini B., Sujatha E., Anuradha S.* Brassinosteroids – A new class of phytohormones // *Curr. Sci.* – 2002. – V. 82, № 10. – P. 1239-1245.
- Singh D.-P., Jermakow A.M., Swain S.M.* Gibberellins are required for seed development and pollen tube growth in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* – 2002. – V. 14, № 12. – P. 3133-3147.
- Singh S., Sawhney V.K.* Plant hormones in *Brassica napus* and *Lycopersicon tesculentum* pollen // *Phytochemistry.* – 1992. – V. 31, № 12. – P. 4051-4053.
- Sweet G.B., Lewis P.N.* Plant growth substances in pollen of *Pinus radiata* at different levels of germination // *New Zealand J. Bot.* – 1971. – V. 9, № 3. – P. 146-156.
- Wu J., Qin Y., Zhao J.* Pollen tube growth is affected by exogenous hormones and correlated with hormone changes in styles in *Torenia fournieri* L. // *Plant Growth Regul.* – 2008. – V. 55, № 2. – P. 137-148.
- Yamane H., Abe H., Takahashi N.* Jasmonic acid and methyl jasmonate in pollens and anthers of three *Camellia* species // *Plant Cell Physiol.* – 1982. – V. 23, № 6. – P. 1125-1127.
- Ylstra B., Touraev A., Brinkmann A.O. et al.* Steroid hormones stimulate germination and tube growth of *in vitro* matured tobacco pollen // *Plant Physiol.* – 1995. – V. 107, № 2. – P. 639-643.
- Zhang C., Tateishi N., Tanabe K.* Pollen density in the stigma affects endogenous gibberellins metabolism, seed and fruit set, and fruit quality in *Pirus pyrifolia* // *J. Exp. Bot.* – 2010. – V. 61, № 15. – P. 4291-4302.
- Zhao Y., Tong Z., Chen H., Jin Y.* Relationship between male fertility and endogenous phytohormones in photoperiod-sensitive genic male-sterile rice // *Acta Bot. Sin.* – 1996. – V. 38, № 12. – P. 936-941.
- Zullo M.A.T., Adam G.* Brassinosteroid phytohormones – structure, bioactivity and applications // *Braz. J. Plant Physiol.* – 2002. – V. 14, № 3. – P. 143-181.

Надійшла до редакції
08.09.2011 р.

МИХАЛЬСЬКИЙ, МУСАТЕНКО

**UP-TO-DATE INFORMATION
ON BIOCHEMICAL AND PHYTOHORMONAL
POLLEN PLANTS COMPOSITION**

M. F. Mykhalskyi, L. I. Musatenko

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

In the article the modern literature and sources on biochemical, elemental and phytohormonal pollen plants composition are considered. Particular attention has been drawn on the last researchers of the pollen structural features according to its functions and formation specificity in different plants. It is generalized a piece of available information on biochemical compounds contents and different classes of phytohormones in pollen and its dynamics during a pollen's grains germination.

Key words: *plants pollen, biochemical composition, phytohormones, auxins, cytokinins, gibberellins, brassinosteroids, jasmonates*

**СОВРЕМЕННЫЕ СВЕДЕНИЯ
О БИОХИМИЧЕСКОМ И ФИТОГОРМОНАЛЬНОМ
СОСТАВЕ ПЫЛЬЦЫ РАСТЕНИЙ**

Н. Ф. Михальский, Л. И. Мусатенко

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

Обобщены современные литературные данные о биохимическом, элементном и фитогормональном составе растительной пыльцы. Особое внимание уделено последним исследованиям особенностей строения пыльцы в связи с ее функциями, а также специфике ее формирования у разных растений. Приведены данные о содержании различных классов фитогормонов в пыльце, а также об их динамике в процессе прорастания пыльцевых зерен.

Ключевые слова: *пыльца растений, биохимический состав, фитогормоны, ауксины, цитокинины, гиббереллины, брассиностероиды, жасмонаты*