



**ФІТОГОРМОНОЛОГІЯ
В ІНСТИТУТІ М.Г. ХОЛОДНОГО**
(від зародження до сьогодення)

Справжній видатний учений славетний
не лише своїми відкриттями, а й тим,
що він спонукає до відкриттів інших.

Макс Планк

Без сумніву, Інститут ботаніки Національної Академії наук України світовому визнанню має завдячувати своїм експериментальним підрозділам, насамперед відділам фізіології рослин і цитоембріології. Досить згадати імена членів Академії Вотчала, Любименка, Холодного, Модилевського, Сапегіна, Душечкіна, пізніше — Ситника, Кордюм та ін. Але найбільшу славу Інституту, безперечно, приніс один з найвидатніших біологів з надзвичайно широким діапазоном наукових інтересів, відомий глибокими і піонерськими дослідженнями в галузях фізіології рослин, мікробіології, екології, філософії природознавства — мислитель і натураліст Микола Григорович Холодний, який не тільки започаткував сучасну ендокринологію рослин, але й геніально передбачив напрямки подальшого розвитку цієї науки.

Важко переоцінити заслуги М.Г. Холодного в дослідженні гормонів рослин. Він відомий як один із засновників вчення про фітогормони і творців гормональної теорії тропізмів [47—53]. Ще в 1933 р. М.Г. Холодний сформулював поняття «гормон»: «Під ростовим гормоном слід розуміти речовину, яка утворюється тим чи іншим органом рослини, яка здатна проникати в ростучі тканини і регулювати, тобто збільшувати чи зменшувати, швидкість росту клітин, діючи при цьому

в слідових кількостях» [48]. Слід підкреслити, що підвалини вчення про фітогормони Микола Григорович закладав у той час, коли був відомий лише один гормон рослин — ауксин. Але вже тоді він говорив про полівалентні функції ростового гормону, висловлював думку щодо різноманіття гормонів у рослинному світі. Він писав: «Необхідно мати на увазі наявність у рослинному організмі, крім ауксину, ще й інших речовин гормонального типу». У зв'язку з цим дослідник передбачав, що «...різноманітні морфогенетичні процеси та розвиток рослин у цілому повинні бути пов'язані з дією закономірно розподілених в організмі фітогормонів» [53]¹. Ці основоположні ідеї М.Г. сьогодні мають цілком конкретний зміст. Зокрема, доведено, що ендогенна регуляція росту та розвитку рослин здійснюється за участю, крім ауксинів, гіберелінів, цитокінінів, етилену, АБК та інших речовин гормонального типу — фузикоцину, брасиностероїдів, жасмонової кислоти, олігосахаринів та ін. Чи всі названі і не названі речовини справді є фітогормонами, чи ні — покажуть подальші дослідження.

М.Г. Холодний неодноразово звертав увагу на те, що фітогормони — це речовини-індуктори, організатори процесів росту та морфогенезу, які «... за відомого (повного) поєднання внутрішніх і зовнішніх умов, незважаючи на незначний їх вміст в організмі, набувають здатності змінювати швидкість і спрямованість фізіологічних процесів, які в ньому відбуваються» [53]. Там же ми знаходимо також положення, що стосуються механізмів дії фітогормонів, їхньої взаємодії з білками, впливу на експресію генів. За словами дослідника, під впливом гормонів «наче вивільняються або активуються скриті в клітинах «потенції», тобто спадково детерміновані властивості клітини». З розкриттям ролі генетичного апарату клітини у біосинтезі білків, з розвитком молекулярно-біологічних підходів до вивчення гормонів успішно підтвердилось і це передбачення видатного вченого. З'ясувалося, що фітогормони впливають не на експресію генів, а в комплексі з регуляторними білками здатні взаємодіяти з геномом, забезпечуючи розкриття генетично закодованих програм росту, морфогенезу та розвитку рослин.

Працями М.Г. Холодного встановлено фізіологічну поліфункціональність, як він писав, «полівалентність ауксину, його здатність викликати найрізноманітніші явища — залежно від його концентрації і характеру субстрату, на який діє ця речовина» [48].

М.Г. Холодний експериментально довів, що гормон росту «взагалі відіграє суттєву роль у механізмі геотропічної реакції. Рослинні органи, верхівки яких не виконують ніякої спеціальної фізіологічної функції подразника, не є винятком у цьому відношенні» [53].

Учений неодноразово висловлював передбачення про місце синтезу фітогормонів та можливість їх транспорту: «Верхівка кореня являє собою орган внутрішньої секреції, який виділяє в зону росту якісь речовини гормональ-

¹ Тут і далі переклад авторів.

ного характеру» [49]. Цей абстрактний висновок підтверджують класичні роботи з відрізками коренів, гіпокотиллями і колеоптилями кукурудзи, вівса та люпину [47—50]. У процесі цих експериментів Миколі Григоровичу вдалося встановити ще один важливий науковий факт стосовно самого гіпотетичного «подразника» — речовини, яку продукують апікальні клітини колеоптилів кукурудзи. Її віднесли до ростових гормонів. Ідеться про неспецифічність дії гормону: «... речовини, що виділяють верхівкові клітини колеоптилів *Zea mays*, в жодному разі не є специфічними» [52].

Експериментальні дослідження впливу гормонів на ріст кореня, проведені М.Г. Холодним у 1920—1930 рр., дозволили йому першому показати, що фітогормони можуть не лише стимулювати, а й пригнічувати ріст рослин: «Речовина, яка дифундує з колеоптилів кукурудзи, сприяє росту колеоптилів, але явно гальмує ріст коренів» [49]. І далі: «Гальмівний вплив верхівок колеоптилів на ріст кореня найвиразніше виявляється тоді, коли ці верхівки насажені на самий кінчик кореня. Звідси випливає, що ростова речовина колеоптиля може рухатися в корені так само, як і в колеоптилі, тільки у базипетальному напрямку. Очевидно, це дає нам також підстави припустити, що клітини зони росту кореня можуть помітно реагувати гальмуванням росту на притік ростової речовини лише на більш ранніх стадіях свого розвитку» [48]. Таким же чином реагують на надлишок ростового гормону і неушкоджені корені проростків кукурудзи, виявляючи досить помітне гальмування, а іноді й повне припинення росту. Далі в цих експериментах М.Г. Холодний звертає увагу на те, що «порушення гормональної рівноваги може викликати у рослин утворення пухлин» [48], а слідом за ними — й бічних коренів. Отже, вперше був показаний морфогенетичний ефект ростових гормонів, на якому ґрунтуються заходи із застосування синтетичних ростових речовин з виробничою метою для швидкого вкорінення черенків важковкорінюваних рослин.

Аналізуючи результати дослідів, що виявили порушення морфогенезу під впливом ауксину, М.Г. Холодний писав: «Значний інтерес становить питання, чи не є можливим за допомогою того ж методу спричинити будь-які зміни у розвитку інших органів, якщо об'єктом дії зробити меристему бруньок, які дають початок листоносним пагонам чи квіткам» [53]. Микола Григорович сподівався, що введення «фітогормонів у рослинний організм на певних стадіях його розвитку в майбутньому може виявитися корисним засобом для збільшення продукції рослинної маси й управління розвитком сільськогосподарських рослин». Відзначаючи високу фізіологічну і біохімічну активність фітогормонів, М.Г. Холодний дійшов висновку, що «саме ця обставина ... робить їх найбільш зручним засобом для зміни перебігу різноманітних процесів життєдіяльності» [53].

Усі ми є свідками того, що це передбачення видатного вченого не лише справдилося, а й отримало досить широке застосування. До цього слід додати, що в 1948 р. Микола Григорович висунув нові уявлення про парагормони — речовини з високою фізіологічною активністю, не властиві росли-

нам, а отримані штучним (синтетичним) шляхом. Набагато пізніше стало зрозумілим, що це було обґрунтуванням нового напрямку у вивченні росту і розвитку рослин, сутність якого полягала у використанні синтетичних аналогів фітогормонів у наукових і прикладних заходах. Цим самим було закладено підґрунтя для більш загального вчення про регулятори росту і розвитку рослин. Слід зазначити, що пропоновані практичні завдання могли бути поставлені і значною мірою вирішені завдяки неабияким методичним навичкам і розробкам М.Г. Холодного, якому ми зобов'язані як розвитком біотестових методів у фітогормонології, так і застосуванню методу культури клітин і тканин у дослідженнях ролі фітогормонів. Зокрема, наприкінці 1930-х рр. М.Г. Холодний вперше запропонував досліджувати дію фітогормонів на шматочках камбіальної тканини верби (методику культивування якої в ті роки розробив Р. Готре), що «складаються з елементів, цілком однорідних у фізіологічному та морфологічному відношеннях» [53]. Саме так він започаткував використання культури клітин і тканин для вивчення ролі фітогормонів у процесах росту і морфогенезу. Зауважимо, що пізніше, у 70-х рр. минулого сторіччя, в нашому Інституті культуру клітин і тканин використовував майбутній академік Ю.Ю. Глеба вже для вивчення проблем генетичної інженерії та новітньої селекції генетично модифікованих сортів і культур рослин.

Сьогодні ні в кого не виникає жодних сумнівів з приводу того, що необхідним етапом дослідження фітогормонів, на якому очевидна, з одного боку, можливість з'ясування особливостей функціональної ролі кожного гормону, а з іншого — перспектив управління ростом і розвитком рослин, є вивчення зовнішніх морфогенетичних та ростових ефектів від екзогенного застосування фітогормонів. При цьому реакції на екзогенний гормон залежать як від віку, стану рослин та їхніх окремих органів, так і від типу, концентрації кожного гормону та компетентності рослин до них, яка, передусім, визначається наявністю рецепторів, здатних до сприйняття гормонального сигналу, транспорту гормонів і забезпечення їх необхідних перетворень, котрі спричиняють фізіологічну реакцію-відповідь. Крім цього, треба мати на увазі залежність реакції рослин на екзогенні гормони від їх ендогенного гормонального статусу, а також те, що зміна вмісту екзогенним введенням якогось одного гормону змінює рівень інших.

І хоча за часів М.Г. Холодного не було фактів, які б підтверджували все вищесказане, він наголошував на тому, що лише вивчення ефектів екзогенної дії фітогормонів є недостатнім для обґрунтування висновків про їх фізіологічну роль і підкреслював, що «реакція на одну і ту саму концентрацію одного і того ж гормону залежить від внутрішніх причин», а «найпереконливішим доказом важливості фізіологічної ролі фітогормонів були б спостереження за ростом і розвитком рослин, з тканин яких видалені гормони, а потім їх вміст відновлено штучним введенням» [53]. Реальність цих передбачень сьогодні підтверджують численні факти, на яких ми не спиняємося, але підкреслюємо, що цьому сприяли: виявлення у ряду рослин мутантів,

дефіцитних за окремими гормонами, в яких не зафіксовано контрольованих ними фізіологічних функцій, а екзогенна дія фітогормонів відновлювала повноцінний гормональний статус і нормалізувала ріст і розвиток таких рослин; можливість зміни гормонального комплексу введенням у протопласт генів, відповідальних за біосинтез певних гормонів; дослідження гормонального статусу та особливостей росту і морфогенезу мутантів і трансгенних рослин, які надають надійну інформацію щодо функціональної ролі фітогормонів. Саме тут, очевидно, буде доречним згадати геніальне передбачення М.Г. Холодного про можливу участь фітогормонів у реалізації генетичної інформації. Він писав: «Субстрат (генетичний апарат клітин), з яким взаємодіють гормони, також присутній у клітині в незначних кількостях, і субстрат цей — певна складна хімічна сполука або комплекс сполук, що визначають найголовніші життєві властивості та підкоряють своєму впливові інертну масу енергопластичного матеріалу» [53].

Ще один дуже важливий напрямок фітофізіологічних досліджень своїм витоком зобов'язаний М.Г. Холодному: він вважав можливим, що на нижчих щаблях розвитку рослинні організми могли обходитися без тих додаткових речовин, які у вищих рослин виконують функції регуляторів росту. Наші дослідження фітогормонів водоростей і грибів не підтверджують це припущення. Чому прекрасний знавець еволюційної теорії вважав прийнятним таке твердження, треба ще досліджувати.

В Інституті ботаніки НАН України, який носить ім'я М.Г. Холодного, в якому він від дня заснування до 1949 р. — понад 30 років — керував відділом фізіології рослин, дослідження нативних фітогормонів стало традиційним напрямком. Особливо слід підкреслити, що ідеї М.Г. Холодного ще за його життя сприйняла і розробляла ціла плеяда українських дослідників — його учнів і послідовників. У роботах його співробітників розглядалися питання: про роль фітогормонів у процесах росту і розвитку плодів (А.С. Серейський, який, до речі, розробив метод вирощування ізольованих зав'язей *in vitro*, коли до живильного розчину додавали гетероауксин, а в скляних посудинах вдавалося вирощувати плоди огірків великих розмірів); про гормональні речовини пилку (М.Н. Слудська); про «гормонізацію» посівного матеріалу, зокрема насіння цукрових буряків (А.Ф. Маринчик); про синтез фітогормонів у хлоропластах (М.Н. Моїсєєва); про кореляції процесів росту та формування органів рослин у зв'язку з гормональними явищами (В.С. Вовчанецький); про вплив фітогормонів на фотосинтез (А.Г. Горбовський).

Широкі дослідження практичного значення фітогормонів проводив М.Г. Холодний спільно з І.Є. Кочерженко та Р.Р. Шумаковою в роки війни у Сочі, зокрема, із застосування α -НОК для зменшення (упередження) активного осіннього росту цитрусових з підвищенням їх морозостійкості та врожайності (за рахунок індукції цвітіння вегетуючих жирових пагонів у лимона).

Розглядаючи напрямки сучасних досліджень фітогормонів не можна не помітити, що для більшості з них стартовими були ідеї та передбачання

М.Г. Холодного, а його вчення про фітогормони і теорія гормональної регуляції росту рослин стали наукою з численними напрямками, яка отримала назву фітогормонології.

Після подолання труднощів в історії розвитку біологічної науки (1940—1950-ті рр. ХХ ст.), спричинених лисенківщиною, вже після смерті М.Г. Холодного (1953 р.) в Інституті ботаніки було відновлено (1956 р.) і продовжено вивчення фітогормонів — під керівництвом співробітника й учня М.Г. Холодного д-ра біол. наук М.А. Любинського. О.Б. Бойчук (тоді аспірантка відділу фізіології рослин) почала досліджувати розподіл і динаміку ауксинів та інгібіторів росту в органах томатів у зв'язку з впливом азотного живлення [8, 9].

У 1959 р., коли відділ очолив один з авторів цієї статті (К.М. Ситник), стратегічним напрямком стало дослідження внутрішньої організації ростових процесів, котре, як необхідну складову, передбачало вивчення гормональної регуляції росту. Такий вибір тематики зумовлювався, так би мовити, історично: адже, за висловом самого М.Г. Холодного, відділ фізіології рослин Інституту ботаніки був колискою вчення про фітогормони. Цей вибір відповідав також загальній тенденції розвитку світової науки: ідея гормональної регуляції росту і розвитку рослин, знайшовши визнання і широку підтримку, стала одним із пріоритетних напрямків фізіології рослин.

На початковому етапі розгортання фітогормональних досліджень у 1960-х рр. у відділі фізіології рослин вивчали дію на рослинний організм незадовго до того відкритого гормону гібереліну (ГК). Показано, що екзогенна ГК здатна прискорювати цвітіння розеткових рослин, підвищувати врожай кормових трав, збільшувати довжину волокна конопель [15, 16]; досліджено її вплив на анатомічну будову, вуглеводний та азотний обміни, вміст ауксинів у рослинних тканинах; проводилися експерименти з виявлення первинних біохімічних зрушень при обробці рослин ГК [33, 35, 37].

В Інституті розпочато дослідження фітогормональної регуляції процесів життєдіяльності кореня, листка і стебла (Т.Л. Богданова, В.М. Генералова, М.М. Книга, Г.Г. Мартин, Л.І. Мусатенко та ін.) з метою побудови надійного містка між молекулярно-біологічними процесами в організмі та окремими аспектами життєдіяльності рослин у їхній сукупності на рівні клітин, органів та цілісного організму. Організмівий рівень досліджень стає визначальним у роботах відділу фітогормонології, принциповим методологічним підходом, що базувався на розумінні ролі фітогормонів як регуляторної системи цілісного організму. Функціонування гормональної системи розглядається у безпосередньому зв'язку з основними метаболічними процесами — азотним, фосфорним, вуглеводним обмінами, перетвореннями нуклеїнових кислот і білків. Такий підхід дав змогу К.М. Ситнику [38] вже наприкінці 1960-х рр. сформулювати поняття про ріст рослин як інтегральний фізіологічний процес, що складається із сукупності біохімічних і фізіологічних перетворень. Питання гормональної регуляції росту рослин розглядалися разом з даними про особливості обміну речовин у процесах росту і диференціації.

Системний рівень пізнання внутрішньої організації ростових процесів, що включає вивчення гормональної системи, метаболічних перетворень, а також структурних, анатомо-цитологічних аспектів росту, знайшов втілення у працях відділу, присвячених вивченню фізіології кореня, листка, стебла, насінини [4, 20, 39—41, 44].

У подальшому розвитку гормональних досліджень К.М. Ситник спрямовує співробітників-однодумців на експериментальну розробку цих ідей. У відділі формується колектив кваліфікованих фахівців у галузі вивчення індольних сполук, гіберелінів, цитокінінів, АБК (А.Т. Бабинець, В.О. Берестецький, О.Б. Бойчук, В.Б. Варшавська, Н.П. Веденічева, Л.М. Зайцева, Л.І. Мусатенко, В.А. Негрецький, Р.Ф. Процко). Це стимулювало комплексне вивчення нативних гормонів у роботах відділу з ендогенної регуляції росту цілісної рослини та її органів (в онтогенезі та залежно від умов навколишнього середовища), регуляції досягання і проростання насіння, ростових кореляцій.

У 1979 р. відділ очолила Л.І. Мусатенко, яка спрямувала зусилля колективу на поглиблену розробку традиційного напрямку вивчення природних фітогормонів. Вчена рада Інституту визнала за доцільне перейменувати відділ фізіології рослин у відділ фітогормонології відповідно до напрямків його роботи. У відділі широким фронтом розгортаються комплексні дослідження якісного складу та кількісного вмісту фітогормонів на різних етапах формування, при досягненні і проростанні насіння. Виявлено специфічність складу гормонального комплексу в окремих органах зародкової осі, сім'ядолях, шкірці, а також у клітинах на різних фазах росту квасолі. Отримано величезний фактичний матеріал щодо ультраструктурних, біохімічних, метаболічних і молекулярних перетворень, які відбуваються у період раннього ембріогенезу, дозрівання, зневоднювання насіння [20]. Встановлено особливості гормонального статусу досліджених органів, властиві періоду, котрий передє «запуску» ростових процесів у набряклому стані. У ході багаторічних досліджень проростання насіння змінено існуючі до того уявлення про початок росту зародка. Сформульовано концепцію щодо провідної ролі гіпокотилі як фактора запуску росту при кільченні насіння дводольних. Виявлено не відомі раніше закономірності функціонування багатокомпонентних гормональної та генної регуляторних систем: співвідношення та активність їх складових здатні змінювати спрямованість та інтенсивність фізіологічних процесів [2, 3, 5, 6, 11, 13, 17, 19, 20, 23—25, 42, 43, 65]. Зокрема, доведено участь АБК в інгібуванні передчасного проростання морфологічно сформованого, але не зрілого насіння квасолі та взаємозв'язок між вмістом АБК і станом води у зріючій насініні та на перших етапах проростання [6, 19, 43]. Показано, що динаміка ендогенного дигідрозеатину в сім'ядолях проростаючого насіння корелює зі швидкістю мобілізації запасних поживних речовин, що вказує на важливу роль цього цитокініну у процесі проростання [11, 13, 65]. Порівняльне вивчення системи «запасаючий орган — проросток» дало

зможу виділити кілька різних за активністю груп гібереліноподібних речовин, характерних для різних за функціональним призначенням органів [3, 54]. Велика увага приділялася явищу спокою насіння, механізмам входу і виходу з нього. З цією метою досліджували представників рослин, насіння яких характеризується різним типом спокою — вимушеним або глибоким фізіологічним, а також рекальцитрантне насіння, котрому спокій не притаманний взагалі. Дуже цікавою знахідкою виявилось насіння двох видів кленів — *Acer saccharinum* L. та *A. tataricum* L., дуже близьких філогенетично, за фізіологією, але з протилежним типом спокою насіння [2, 23, 43, 59]. Саме на цих об'єктах вдалося з'ясувати, що головними рисами насіння у стані глибокого спокою є деламіляризація мембранного апарату, деградація стимулюючих гормонів і підвищення рівня ендогенних інгібіторів. Під час стратифікації, необхідної для проростання такого насіння, ультраструктура та гормональний баланс набувають стану, близького до насіння з вимушеним спокоєм, проростання якого визначається лише наявністю сприятливих факторів навколишнього середовища. Саме на насінні з різним типом спокою у відділі було розпочато роботи з новим регулятором росту — жасмоновою кислотою, яку нині вважають гормоном. Доведено різноспрямованість екзогенної дії жасмонової кислоти на насіння з різним типом спокою, що виявляється у стимуляції проростання ортодоксального та пригніченні рекальцитрантного насіння [2]. Досліджуючи ендогенний вміст різних типів фітогормонів, а також їх екзогенний вплив на лектинову активність (фітогемаглютинін квасолі), виявлено можливість існування двох альтернативних шляхів гормональної регуляції, накопичення лектинів у різних органах насіння, зумовлених АБК та ГК₃ [17].

Ендогенні фітогормони також вивчали комплексно у зв'язку з явищем апікального домінування у коренеплодах цукрових буряків. Охарактеризовано гормональний комплекс верхівки, пазушних бруньок з різним ступенем корелятивного гальмування, зони бічних коренів і хвостової частини коренеплоду. Простежено зміни кількісного співвідношення різних груп гормонів у разі порушення ростових кореляцій; продемонстровано контролюючу роль верхівки в гормональному статусі пазушних бруньок, а також доведено їх здатність до самостійного синтезу гормонів [32, 36]. Запропоновано концепцію про три послідовні етапи змін гормонального комплексу при виході бруньки зі стану корелятивного гальмування та новий варіант гормонально-трофічної гіпотези апікального домінування [32].

У 1990-ті рр. у відділі розпочато пріоритетні дослідження гормонального комплексу грибів, морських та прісноводних водоростей, визначено мету подальших розробок — вивчення ендогенних фітогормонів у представників різних систематичних груп, що становить значний теоретичний інтерес для розв'язання питань про виникнення і розвиток гормональної системи регуляції в ході еволюції рослинного світу (В.А. Васюк, Л.В. Войтенко, Н.П. Веденічева, В.М. Генералова, Т.С. Лебедева, Л.І. Мусатенко, А.Н. Нестерова,

А.О. Падун). Досліджуючи папороті, водорості, а також міцелій, плодові тіла і компости після вирощування грибів, вдалося ідентифікувати і кількісно визначити в них окремі групи фітогормонів — ауксини, гібереліни, цитокініни, абсцизову кислоту [1, 10, 12, 14, 21, 29—31, 45, 58, 62]. Гормональний комплекс і динаміку гормонів досліджено у широкого кола представників тропічних морських водоростей під час експедицій ботаніків Інституту через Атлантичний та Індійський океани на науково-дослідному судні «Академік Вернадський». Вивчалися морські водорості Чорного моря — бурі, червоні, зелені, а також прісноводні з водойм Київської області — харофіти. Зокрема, виявлено різницю в їх кількісних співвідношеннях і якісному складі у морських водоростей і макрофітів різних фітогеографічних груп. Видові, онтогенетичні та сезонні відмінності фітогормонального статусу корелюють з періодичністю росту і розвитку та розмноженням водоростей. Деякі водорості характеризуються здатністю синтезувати і накопичувати значну кількість фітогормонів, що дає підстави розглядати їх як джерело екологічно чистих рістрегулюючих речовин для сільського господарства, а це має велике значення в теперішній техногенний час. Фітогормональний комплекс водоростей, різних за структурою асоціацій та активністю води, відібраної з місць їх зростання, вказує на можливу участь фітогормонів у формуванні морських фітоценозів, що слід враховувати, розробляючи концепції стосовно екологічної ролі фітогормонів [29, 58, 62].

Встановлено, що перехід від вегетативного росту до репродуктивного розвитку у харофітів супроводжується підвищенням рівнів усіх груп фітогормонів у фертильному таломі за кількісного переважання вільних форм ІОК, цитокінінів, АБК і зв'язаних ГПР, які, очевидно, необхідні для формування зрілих органів спороношення та їх наступного проростання за сприятливих умов (подібно до формування та проростання насіння у судинних рослин). Встановлені кореляції між інтенсивністю ростових і формотворчих процесів різних частин талому та вмістом і співвідношенням фітогормонів, що дає змогу стверджувати: у водоростях, як і у вищих рослин, вони відіграють роль ендогенних регуляторів росту [14].

Гормональний статус грибів вивчали як у вищих культивованих базидіомицетів — гливи, шампінйонів, сїїтаке, так і у паразитних фітопатогенних грибів роду *Septoria*. Вперше проведене комплексне дослідження різних сортів озимих пшениць та грибів-фітопатогенів роду *Septoria* Sacc. виявило ідентичні фітогормональні комплекси у рослин та фітопатогенів. Встановлено, що аттрагуючі центри в інфікованих рослин виникають як за рахунок фітогормонів, які виділяють гриби, так і змін синтезу й активності фітогормонів у тканинах цих рослин. Взаємодія фітогормонів — як синергістів, так і антагоністів обох досліджуваних систем — є одним із важливих факторів, котрі регулюють взаємовідносини між рослиною і грибом [10]. Дослідженнями гормонального комплексу компостів після культивування грибів *Agaricus bisporus* (J. Lange) Imbach та *Pleurotus ostreatus* (Jacq.: Fr.) Kumm., вирощених

за умов інтенсивних технологій, доведено, що компости після вирощування гливи і шампінйонів, як і їх плодови тіла, містять значну кількість фітогормонів, переважно стимулюючого типу. Встановлено оптимальні концентрації комплексних препаратів на основі відходів грибно-промисловості для передпосівної обробки насіння та підживлення рослин, які (особливо компости після вирощування гливи) відчутно сприяли важливим фізіологічним процесам — енергії проростання та схожості насіння, росту проростків, розвитку рослин, і, як наслідок, — підвищенню продуктивності сільськогосподарських рослин [30]. Результати багаторічних експериментальних досліджень були ретельно проаналізовані, зіставлені з даними літератури та узагальнені у теоретичних працях К.М. Ситника і Л.І. Мусатенко та в колективній монографії «Гормональний комплекс рослин і грибів» [22, 45, 64], підсумком яких стало створення концепції про функціонування фітогормональної системи регуляції у квіткових рослин і спорових, котра поєднує як риси подібності, так і відмінності їх регуляторних систем.

На рубежі тисячоліть відділ звернув увагу на таку важливу функцію фітогормонів, як передача сигналів зовнішнього середовища і реалізація адаптивних пристосувань. Досліджено вплив різних біотичних та абіотичних чинників (водного дефіциту, гіпертермії, мікрогравітації та ін.) на ріст рослин і їх фітогормональний комплекс [18, 55, 60]. У 1997 р. відділ брав участь у спільному українсько-американському експерименті під час польоту українського космонавта Л. Каденюка на кораблі «Колумбія», досліджуючи вплив умов космічного польоту на фітогормональний статус модельних рослин *Brassica rapa* L. [57]. У результаті багаторічної роботи встановлено закономірності відповіді гормональної системи на стресові фактори, виявлено специфічні та неспецифічні складові такої відповіді, показано можливість прискорення репараційних процесів і подолання наслідків стресу за допомогою обробки екзогенними гормонами, особливо цитокінінами [18].

Одним із найскладніших у фітогормоналогії є питання про роль фітогормонів у переході рослин із вегетативного до генеративного стану. М.Г. Холодний не займався його безпосередньою розробкою, але ще в 1938 р. він видрукував статтю «Существует ли гормон цветения?» [51], в якій припускав, що не якась конкретна речовина, а певний комплекс, певне сполучення відомих метаболітів, не виключаючи і гормонів (ауксину), зумовлює закладання і розвиток квіткових бруньок. І хоча внутрішні фактори ініціації цвітіння досліджували чимало відомих фізіологів США, Бельгії, Росії, Чехії, Франції, підсумком цих робіт усе ще можна вважати мультифакторну теорію контролю цвітіння, сформульовану в 1988 р. бельгійським ученим Берньє [7], за якою флоральний стимул є комбінацією асимілятів і комплексу відомих гормонів, тобто ця теорія цілком повторює ідею, запропоновану 50 років тому М.Г. Холодним. Ще й досі Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного є єдиною в Україні науковою установою, де вивчаються внутрішні механізми переходу рослин у фазу цвітіння. Тут відпрацьовано методи виділення з

квітуючих рослин флоригенних екстрактів, їх очищення й оцінки біологічної активності, досліджено вміст гормонів у цих екстрактах, а також у меристемах й органах фотоперіодично чутливих рослин (тютюну, перили та ін.) — в онтогенезі, за індукції цвітіння, змін градієнта цвітіння; з'ясовано вплив екзогенного застосування фітогормонів на зацвітання фотоперіодично чутливих рослин в неіндукованих умовах. Виявлено особливості цитоскелету клітин верхівкової меристеми, іонного гомеостазу, стану води, протеїнази С у тканинах рослин під час індукції та евокації цвітіння. Отримані результати засвідчують причетність ряду досліджених показників до глибоких ендогенних перетворень, що відбуваються в рослині при переході до генеративної фази, хоча причинно-наслідкові зв'язки між ними досі ще не з'ясовані [26, 27, 56, 61, 63]. Водночас відділ фізіології рослин не залишає без уваги прикладні аспекти фітогормонології, котрі передбачав ще М.Г. Холодний. Зокрема, у відділі вивчали можливості використання фітогормонів та їх синтетичних аналогів для підвищення продуктивності кукурудзи, тютюну, деяких інших сільськогосподарських культур. Найефективнішим виявилось поєднання регуляторів росту ауксинової і цитокінінової природи.

Цінні для виробництва результати отримано при вивченні дії синтетичних інгібіторів росту (ретардантів) на проростання коренеплодів цукрових буряків [34]. У результаті випробування широкого кола ретардантів, інших біологічно активних сполук (зокрема, синтезованих в Інституті органічної хімії НАН України) розроблено способи використання цих інгібіторів як консервантів для зберігання цукрових буряків у виробничих умовах. Корисними для потреб насінництва виявилися консерванти, що застосовуються для зберігання маточних буряків: з коренеплодів, проростання і дихання яких під час зберігання загальмоване ретардантами, розвиваються міцніші рослини, з високою насінневою продуктивністю у якіснішим насінням.

Роль фітогормонів у регуляції спокою і проростання насіння, дію екзогенних регуляторів на схожість, силу росту проростків досліджували також при вивченні післязбирального дозрівання зерна хлібних злаків [28, 46].

Підсумовуючи викладене, можна з певністю стверджувати, що сформований колектив фітогормонологів Інституту ботаніки цілеспрямовано, послідовно та успішно працює у своїй галузі, гідно продовжуючи справу свого славетного попередника й учителя — академіка М.Г. Холодного.

1. Андрианова Т.В., Васюк В.А., Мусатенко Л.И. Состояние и перспективы исследования фитогормонов грибов / Ин-т ботаники НАНУ. — Препр. — Киев, 1993. — 50 с.
2. Бабенко Л.М. Структурно-функціональні особливості насіння з різним типом спокою: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1995. — 24 с.
3. Бабинець Т.А. Эндогенные гиббереллины в процессах созревания и прорастания семян фасоли: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1985. — 25 с.
4. Бабинець Т.А., Генералова В.Н., Мартын Г.И. и др. Рост и гормональный комплекс междоузлий нормальных и карликовых растений кукурузы // Регуляторы роста растений. — Л.: ВИР, 1989. — С. 86—93.

5. *Бабинец А.Т., Сытник К.М.* Нативные гиббереллины прорастающих семян фасоли // Фитогормональная регуляция роста и развития растений: Мат-лы симп., посв. 100-летию со дня рождения Н.Г. Холодного. — Киев: Наук. думка, 1985. — С. 116—125.
6. *Берестецкий В.А.* Абсцизовая кислота в процессах созревания и прорастания семян фасоли: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1986. — 22 с.
7. *Бернсе Ж., Кине Ж.М., Ракс Р.* Физиология цветения. I. Факторы цветения. — М.: Агропромиздат, 1985. — 192 с.
8. *Бойчук О.Б.* Влияние уровня азотного питания на содержание ростовых веществ и органов томата // Ростовые в-ва и их роль в процессах роста и развития растений. — Л., 1959. — С. 54—60.
9. *Бойчук О.Б.* Распределение и динамика ростовых веществ в органах томата в связи с влиянием условий азотного питания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1963. — 16 с.
10. *Васюк В.А.* Особливості фітогормонального статусу пшениці та інфікуючих її грибів-фітопатогенів з роду *Septoria* Sacc.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — К., 1996. — 22 с.
11. *Веденичева Н.П.* Цитокинины при созревании и прорастании семян фасоли: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1991. — 18 с.
12. *Веденичева Н.П., Генералова В.М., Бісько Н.А. та ін.* Фітогормональний комплекс гливи звичайної // Укр. ботан. журн. — 1997. — **54**, № 3. — С. 266—271.
13. *Веденичева Н.П., Мусатенко Л.И.* Цитокинины в семенах при созревании и прорастании // Физиол. и биохим. культ. раст. — 1991. — **22**, № 4. — С. 327—335.
14. *Войтенко Л.В.* Фітогормони в процесі росту харових водоростей (*Chara contraria* A. Braun ex Kutz та *Chara vulgaris* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — К., 2006. — 24 с.
15. *Закордонец А.И.* Действие гиббереллина на рост и урожай волокна конопли // Изв. АН СССР. — 1961. — № 1. — С. 13—21.
16. *Закордонець А.І.* Про зміни морфологічних ознак деяких рослин, викликані дією гібереліну // Укр. ботан. журн. — 1961. — **18**, № 1. — С. 614—618.
17. *Ковальчук Н.В.* Фізіологічна роль лектинів в процесах дозрівання і проростання насіння (*Phaseolus vulgaris* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — К., 2001. — 18 с.
18. *Косаківська І.В.* Фітогормональна регуляція процесів адаптації рослин до стресів // Укр. ботан. журн. — 1997. — **54**, № 4. — С. 330—333.
19. *Мартин Г.И., Берестецкий В.А., Мусатенко Л.И., Сытник К.М.* Влияние абсцизовой кислоты на прорастание семян фасоли // Физиол. и биохим. культ. раст. — 1991. — **23**, № 6. — С. 546—552.
20. *Мусатенко Л.И.* Рост и метаболизм зародышевых органов растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Киев, 1985. — 52 с.
21. *Мусатенко Л.И.* Гормоны водорослей // Альгология. — 2001. — **11**, № 1. — С. 37—51.
22. *Мусатенко Л.И.* Еволюційний розвиток гормональних систем у рослин і грибів // Укр. ботан. журн. — 2002. — **59**, № 6. — С. 646—654.
23. *Мусатенко Л.И., Берестецкий В.О., Веденичева Н.П. та ін.* Фітогормони і структура клітин зародка насіння *Acer saccharinum* L. // Укр. ботан. журн. — 1993. — **50**, № 1. — С. 52—58.
24. *Мусатенко Л.И., Сытник К.М., Галкин А.П. и др.* Исследование биосинтеза цитоплазматических РНП в органах зародышевой оси при созревании семян фасоли // Физиол. раст. — 1983. — **30**, № 1. — С. 49—57.
25. *Мусатенко Л.И., Сытник К.М., Мартин Г.И.* Деякі структурно-функціональні особливості росту органів зародка квасолі // Укр. ботан. журн. — 1982. — **39**, № 4. — С. 49—53.
26. *Негрецький В.А.* Роль цитокининов в зацвітании растений на примере формирования физиологического градиента цветения у фотопериодически нейтрального табака Трапезонд // Доп. НАНУ. — 2002. — № 4. — С. 182—186.
27. *Негрецький В.А., Ложникова В.Н., Чайлахян М.Х.* Изменение активности фитогормонов при смешении градиента цветения у фотопериодически нейтрального табака Трапезонд // Физиол. раст. — 1984. — **31**, № 6. — С. 1143—1148.
28. *Негрецький В.А., Процько Р.Ф.* Порушення спокою насіння озимих хлібних злаків // Укр. ботан. журн. — 1998. — **55**, № 5. — С. 492—499.

29. *Падун А.О.* Фітогормони морських водоростей-макрофітів: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1993. — 24 с.
30. *Перепелиця Л.О.* Фізіологічно активні речовини грибів і їх вплив на ріст та розвиток вищих рослин: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Львів, 2002. — 20 с.
31. *Перепелиця Л.О., Генералова В.М., Васюк В.А., Мусатенко Л.І.* Фітогормони деяких базидіоміцетів // Укр. ботан. журн. — 2000. — **57**, № 4. — С. 437—442.
32. *Процько Р.Ф.* Гормонально-трофические основы апикального доминирования // Физиол. и биохим. культ. раст. — 1984. — **16**, № 3. — С. 29—237.
33. *Процько Р.Ф., Бойчук О.Б., Драбкіна Л.С.* До питання про механізм дії ГК II. Вплив ГК на активність деяких ферментів і вміст ростових речовин // Укр. ботан. журн. — 1966. — **23**, № 3. — С. 13—18.
34. *Процько Р.Ф., Варшавская В.Б.* Прорастание корнеплодов сахарной свеклы и проблемы ее сохранения. — Киев: Наук. думка, 1980. — 209 с.
35. *Процько Р.Ф., Дудченко Л.Г.* До питання про механізм дії ГК. I ГК та система аскорбінової кислоти і глутатіону // Укр. ботан. журн. — 1964. — **21**, № 6. — С. 3—9.
36. *Процько Р.Ф., Ситник К.М.* Вміст ауксинів та інгібіторів у бруньках цукрових буряків у зв'язку з явищем апікального домінування // Укр. ботан. журн. — 1976. — **33**, № 4. — С. 348—351.
37. *Ситник К.М.* Вплив гібереліну і гетероауксину на процеси обміну речовин в рослинах // Укр. ботан. журн. — 1960. — **17**, № 6. — С. 5—22.
38. *Сытник К.М., Бойчук О.Б., Процько Р.Ф.* Физиолого-биохимические основы роста растений. — Киев: Наук. думка, 1966. — 230 с.
39. *Сытник К.М., Книга Н.М., Мусатенко Л.И.* Физиология корня. — Киев: Наук. думка, 1972. — 356 с.
40. *Сытник К.М., Мусатенко Л.И., Генералова В.Н., Бабинец А.Т. и др.* Эндогенные фитогормоны стебля // Укр. ботан. журн. Рукопись деп. ВИНТИ 24.07.1991, № 3147В 91. — 57 с.
41. *Сытник К.М., Мусатенко Л.И., Богданова Т.Л.* Физиология листа. — Киев: Наук. думка, 1978. — 383 с.
42. *Ситник К.М., Мусатенко Л.І.* Фітогормони насіння, що розвивається, з різним типом спокою // Укр. ботан. журн. — 1998. — **55**, № 3. — С. 225—234.
43. *Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Берестецький В.О. та ін.* Деякі аспекти фізіологічної ролі фітогормонів при дозріванні та проростанні насіння з різним типом спокою / Ін-т ботаніки НАНУ. — Препр. — К., 1993. — 41 с.
44. *Сытник К.М., Мусатенко Л.И., Бойчук О.Б.* Фитогормоны первичных листьев фасоли // Докл. АН УССР, Сер. Б. — 1976. — № 9. — С. 836—838.
45. *Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Васюк В.А. та ін.* Гормональний комплекс рослин і грибів. — К.: Ін-т ботан. ім. М.Г. Холодного НАНУ, 2003. — 186 с.
46. *Ситник К.М., Процько Р.Ф., Негрецький В.А., Гордецький А.В.* Післязбиральне дозрівання насіння хлібних озимих злаків. — К.: Фітосоціоцентр, 2002. — 131 с.
47. *Холодний М.Г.* Гормони росту й тропізми в рослин // Зап. Київ. ін-ту нар. освіти. — 1927. — **2**. — С. 69—88.
48. *Холодний М.Г.* До фізіології ростового гормону рослин // Вісн. Київ. ботан. саду. — 1931. — 12/13. — С. 89—96.
49. *Холодний М.Г.* До проблеми ростового гормону кореня // Журн. Ін-ту ботан. ВУАН. — 1934. — № 9. — С. 29—48.
50. *Холодный Н.Г.* Гормоны растений // Природа. — 1937. — № 2. — С. 36—47.
51. *Холодный Н.Г.* Существует ли гормон цветения? // Успехи соврем. биол. — 1938. — **8**, № 3. — С. 593—514.
52. *Холодный Н.Г.* Учение о фитогормонах и физиология развития растений // Вісті АН УРСР. — 1938. — № 7. — С. 79—92.
53. *Холодный Н.Г.* Фитогормоны. Очерки по физиологии гормональных явлений в растительном организме. — Киев: Изд-во АН УССР, 1939. — 265 с.

54. *Babinetz A.T., Generalova V.N., Sytnik K.M.* A possible role of endogenous conjugated gibberellins and auxins in relation to germination of seed // Proceeding of International Symposium (Gera, GDR, November 3–7, 1986). — P. 199–204.
55. *Bolshakova M.A., Musatenko L.I., Sytnik K.M. et al.* Environment abiotic factors effect on phytohormonal level in leaves of some woody plants // Ukr. Botan. Journ. — 1998. — **55**, № 6. — P. 578–584.
56. *Chailakhjan M.Kh., Lozhnikova V.N., Seidlova F. et al.* Floral and growth responses in *Chenopodium rubrum* L. to an extract from flowering *Nicotiana tabacum* L. // Planta. — 1989. — **178**, N 2. — P. 143–146.
57. *Kordyum E.L., Mysatenko L.I., Generalova V.N.* Spaceflight effects on phytohormonal content in *Brassica rapa* L. // Sci. Milestones. — 1997. — N 10. — P. 16–17.
58. *Musatenko L.I.* The hormones of algae // Intern. J. of Algae. — 2005. — 7, N 1. — P. 5–22.
59. *Musatenko L.I., Berestetsky V.A., Vedenicheva N.P. et al.* Phytohormones and structure of cell of *Acer saccharinum* seed embryo // Biol. Plant. — 1995. — **37**, N 4. — P. 553–559.
60. *Musatenko L.I., Vedenicheva N.P., Vasyuk V.A. et al.* Phytohormones in Seedlings of Maize Hybrids Differing in Their Tolerance to High Temperatures // Rus. J. of Plant Phtsiol. — 2003. — **50**, N 4. — P. 444–448.
61. *Negretsky V.A., Gordetsky A.V.* Endogenous floral stimulus, state of water and ion homeostasis in relation to flower induction of photoperiodic plants // Ботаника и микология на пути в третье тысячелетие. — Киев: Наук. думка, 1996. — С. 282–289.
62. *Padun A.A., Krekule J., Berestetsky V.A. et al.* Biological techniques for determining phytohormones in algae under sea expedition condition // Algologia. — 1992. — **2**, N 1. — P. 19–23.
63. *Seidlova F., Lozhnikova V., Negretski V., Chailakhjan M.* The growth of the shoot apex of *Chenopodium rubrum* L. Treated with a florigenic extract from flowering tobacco plants: preliminary anatomical observation // J. of Exper. Botany. — 1990. — **41**, N 231. — P. 1347–1349.
64. *Sytnik K.M., Musatenko L.I.* Evolutionary trends in phytohormonology // Ukr. Botan. Journ. — 1998. — **55**, N 5. — С. 468–480.
65. *Vedenicheva N.P., Vizarova G., Musatenko L.I.* Cytokinins of maturing and germinating french bean seed // Biologia. — 1991. — **46**, N 1. — P. 23–30.

Л.І. МУСАТЕНКО, К.М. СИТНИК