

ПРОГНОСТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ ПІДХОДІВ І РОЗРОБОК М.Г. ХОЛОДНОГО НА СУЧАСНОМУ ЕТАПІ ВИВЧЕННЯ ФІТОГОРМОНІВ

Серед галузей сучасної фізіології рослин фітогормонологія займає особливе місце, оскільки в ній зосереджені і перетинаються актуальні теоретичні, методичні і методологічні проблеми як загальнобіологічного характеру, так і практики рослинництва.

Згідно з гормональною теорією тропізмів М.Г. Холодного [26], з певних ділянок усіх органів, здатних до орієнтованих ростових рухів, до зони росту надходить особлива речовина, яка регулює швидкість росту. У колеоптилі такою ділянкою є верхівка, у корені — його кінчик, у гіпокотилі — деякі клітини флоєми. За нормального для даного органа вертикального положення, однакового з усіх боків освітлення або в разі його розташування у темряві ця речовина розподіляється рівномірно по всій периферії зони росту і спричинює однаковий приріст з усіх боків, тобто підтримує прямолінійний ріст органа. Спрямована дія зовнішніх факторів (однобічного освітлення, сили тяжіння на похило чи горизонтально орієнтовану рослину тощо) зумовлює електрофізіологічну поляризацію рослинних органів. Внаслідок цього ауксин, що утворюється в органах або надходить до них з інших частин рослини, розподіляється нерівномірно.

Ідеї М.Г. Холодного були сприйняті цілою плеядою українських та зарубіжних дослідників, яким належить подальша розробка гормональної теорії та застосування її в рослинництві. Загальна концепція талановитого вченого повною мірою підтверджена щодо різних проявів ростової активності, які прямо або опосередковано пов'язані з гетероауксином (ІОК). Завдяки можливостям різних комбінацій ІОК, її попередників і дериватів, з одного боку, та факторів, що призводять до її руйнування чи зв'язування, і різних інгібіторів й активаторів цього процесу — з іншого, дія ростових речовин на клітину може безмежно варіювати. Не змінює, а, навпаки, підтверджує гормональну теорію Холодного—Вента відкриття і дослідження цілого ряду нових фізіологічно активних речовин [1, 3, 11—15, 17—19, 21, 24].

Литовський учений А. Меркіс [10] узагальнює сучасне розуміння гравітропічної реакції рослин згідно з теорією Холодного—Вента. Гравітропічна реакція після індукції може виявлятися лише у тому разі, якщо тканина забезпечена ІОК. Реакцію рослин на силу земного тяжіння автор пояснює на основі поляризаційних процесів у латеральному напрямку осьових органів. Первинний прояв функції ІОК полягає в її взаємодії зі своїми рецепторами — білками з відносно малою молекулярною масою, виявленими у плаз-

малемі і цитоплазмі. ІОК лише у вигляді кон'югату (ІОК-рецептор) переходить у ядро, в якому здійснює модифікацію або індукцію певних РНК, а вже потім — білків [10]. Ще у 1967 р. Дж. Боннер зробив припущення: фітогормони здатні взаємодіяти з гістонами ядра і тим самим депресувати деякі ділянки ДНК, що сприяє синтезу певних РНК [2].

М.Г. Холодний відзначав, що в тканину, в якій фізіологічно полярні клітини орієнтовані до вектора сили тяжіння, фітогормон транспортується по різних напрямках з різною швидкістю. Основною причиною перерозподілу ауксинів він вважав різницю електричних потенціалів, яка виникає поперек осьових органів рослин під впливом гравітропічного або фототропічного подразнення. Чим більша різниця потенціалів, тим виразніше фітогормон відхиляється від електронегативного боку органа. Ф. Вент [27, 28], пояснюючи рухи рослин, виходив з тих самих передумов, що й М. Холодний, а саме: горизонтально розташований колеоптіль або інший осьовий орган набуває біоелектричної поляризації у поперечному напрямку таким чином, що нижня половина стає електропозитивною стосовно верхньої.

Теорія Холодного—Вента сьогодні працює і спирається на два положення: 1) під впливом зміненого вектора сили тяжіння відбувається електрична поляризація осьових органів — нижня їх половина набуває позитивного електрзаряду; 2) будь-який ріст, як і тропічні рухи, забезпечується тільки за участю ауксину.

Таким чином, однобічний подразник (наприклад, світло) спричинює у верхівці колеоптиля латеральний транспорт молекул ауксину до субапикальних тканин його темного боку. Під дією підвищеної концентрації гормону субапикальні тканини затемненого боку видовжуються швидше. Головною причиною перерозподілу ауксинів є біоелектрична поляризація, що виникає поперек осьових органів рослин під впливом гравітропічного або фототропічного подразнення (нижній бік стає електропозитивним щодо верхнього). Корені і пагони мають діаметрально протилежні реакції на підвищені концентрації ауксину (стимуляція росту пагона — ріст вгору, гальмування росту кореня — ріст донизу).

Після того, як ростові речовини — ауксини — були визначені як кислоти, стала зрозумілою причина збільшення їх вмісту у тій половині колеоптиля або стебла, електропотенціал якої під час гравітропічної реакції набував позитивного заряду [10].

Прогностичне значення підходів і розробок М.Г. Холодного на сучасному етапі вивчення фітогормонів можна показати на деяких характерних прикладах. Зокрема, він досліджував вплив збільшених доз ауксину на корінь і виявив, що вони різко гальмують чи призводять до повного припинення росту даного органа, а також до його потовщення в зоні росту. Це дослідження започаткувало кореневий метод визначення фітогормонів в органах рослин (розробленому М.Н. Мойсеєвою — ученицею і багаторічним співробітником М.Г. Холодного), а згодом стало однією з вихідних позицій роз-

витку сучасного способу боротьби з бур'янами за допомогою синтетичних «ростових речовин» — гербіцидів.

Синтезовані ауксини неіндольної природи: 2,4-дихлорфеноксоцтова кислота (2,4-Д); 2,4,5-трихлорфеноксоцтова (2,4,5 — Т); 2,3,6-трихлорбензойна, похідні арилоксифеноксипропіонової кислоти (АОФПК) та багато інших сполук у високих концентраціях сьогодні використовуються як гербіциди [6, 7, 14, 15, 25], на жаль, не завжди з гуманною метою. Так, суміш 2,4-Д і 2,4,5-Т США застосували під час війни у В'єтнамі як дефоліант «Ейджент Оранж».

М.Г. Холодний виявив також, що під впливом ауксину збільшується утворення бічних корінців у багатьох рослин. Це спостереження згодом дало змогу широко практикувати обробку фізіологічно активними речовинами живців перед їх посадкою, а також використовувати ці речовини при пересадці великих дерев і мікроклональному розмноженні рослин на етапі вкорінення пагонів.

На сьогодні є безсумнівним, що екзогенна індолілоцтова кислота відіграє важливу роль у реакції клітин кореневої меристеми рослин. Зокрема, Г.І. Мартин та В.М. Генералова [8] на коренях 3-добових проростків кукурудзи показали зміни в інтенсивності росту коренів, мітотичному індексі та ультраструктурі клітин за обробки лише кореневої системи розчином ІОК. Здатність ІОК впливати не тільки на ріст і функціональну активність, а й на форму і розмір клітин, дає підстави вважати її важливим компонентом системи гормональної регуляції не лише процесів росту, а й морфогенезу рослинного організму.

Практичне значення має також запропонована М.Г. Холодним у 1936 році гормонізація — обробка насіння перед посівом фізіологічно активними речовинами [22].

Велику роль відіграли праці вченого, присвячені фітогенним, летким речовинам рослин [23]. У них М.Г. Холодний поклав початок новому оригінальному напрямку фізіолого-екологічних досліджень — алелопатії. Алелопатію (від грецьк. *allelon* — взаємно і *pathos* — страждання, відчуження дії) розуміють як взаємозв'язок рослин через виділення ними біологічно активних речовин (фітонцидів) у навколишнє середовище. Продовження і розширення фронту досліджень з алелопатії було ініційоване і забезпечене зусиллями акад. А.М. Гродзинського спочатку в Інституті ботаніки, а згодом — у Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка НАН України [5]. Алелопатія може бути як негативною, так і позитивною.

Дослідження з алелопатії розвиваються як продовження ідей академіка М.Г. Холодного про фітогормони і леткі органічні виділення рослин у напрямку глибшого вивчення особливостей утворення, нагромадження і виділення фізіологічно активних речовин рослинами, характеру перетворення цих речовин у середовищі і способу дії на рослинні об'єкти. Особливу увагу науковці приділяють вивченню алелопатичних взаємовпливів бур'янів і куль-

турних рослин. У результаті таких досліджень з'ясовано хімічну природу деяких речовин, що беруть участь у хімічній взаємодії рослин, розкрито механізм утворення і виділення цих речовин рослинами і їх впливу на інші рослини [4, 16, 20].

Фізіологія рослин не вичерпала своїх можливостей у розв'язанні проблем регуляції їх росту і розвитку. Серед величезної армії дослідників у різних країнах світу, яким належить подальша розробка гормональної теорії та застосування фізіологічно активних речовин у фітофізіології, рослинництві та різних напрямках біотехнології рослин, ретроспективно назвемо вітчизняні установи і науковців: *Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАНУ* (К.М. Ситник, Л.І. Мусатенко, Г.І. Мартин, Р.Ф. Процко, В.М. Генералова, В.А. Негрецький, В.А. Васюк, Н.П. Веденічева); *Інститут фізіології рослин і генетики НАНУ* (Ф.Л. Калінін, Ю.П. Мельничук, В.К. Яворська, І.В. Драговоз, В.В. Сарнацька, Б.О. Курчій, В.В. Швартау, В.Д. Сакало, М.В. Волкогон, В.М. Троян, В.В. Трач та ін.); *Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАНУ* (Ю.Ю. Глеба, Я.Б. Блюм та ін.); *Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАНУ* (Г.О. Іутинська та ін.); *Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАНУ* (В.А. Дерев'янка, Е.А. Головка, А.М. Лаврентьева та ін.); *Львівський національний університет ім. І. Франка* (С.О. Гребінський, О.І. Терек, В.Г. Цибух, І.В. Попович, В.І. Баранов, О.М. Цвілінюк, О.К. Сех-Ватаманюк, Н.О. Калинович, Н.Д. Романюк); *Чернівецький національний університет* (Г.Х. Молотковський, С.С. Костишин, А.Г. Должицька, Г.Г. Москалик та ін.); *Таврійський національний університет ім. В.І. Вернадського* (М.К. Мананков, С.І. Чмельова, О.М. Бугара та ін.); *Харківський національний університет ім. В.Н. Каразіна* (В.В. Жмурко, Ю.А. Садовніченко, О.А. Авксентьева); *Вінницький педагогічний університет* (В.Г. Кур'ята, Т.М. Дабіжук); *Інститут екології Карпат НАНУ* (О.Т. Демків, О.Я. Хоркавців); *Інститут біоорганічної хімії та нафтохімії НАНУ* (С.П. Пономаренко, Т.К. Ніколаєнко, Г.С. Боровиков, П.Г. Дульнев та ін.); *Інститут органічної хімії НАНУ* (В.С. Петренко) та інші академічні і галузеві науково-дослідні інститути, дослідні станції і вищі навчальні заклади. Не можна не згадати про колегу й особистого друга М.Г. Холодного Михайла Христофоровича Чайлахяна, основним напрямком досліджень якого була фізіологія зацвітання рослин. Широке світове визнання він отримав як автор гормональної теорії цвітіння рослин. До речі, в лабораторії М.Г. Чайлахяна (Інститут фізіології рослин ім. К.А. Тімірязєва РАН, Москва) аспіранти та співробітники відділу фізіології рослин (тепер фітогормонології) українського Інституту ботаніки опанували методи та підходи досліджень фітогормонів, що значною мірою сприяло їх здійсненню на світовому рівні. Найвагоміших успіхів у пізнанні механізмів біологічних процесів слід очікувати від комплексних досліджень фізіологів та генетиків, які базуються на вивченні генів біосинтезу та інактивації фітогормонів, генів, відповідальних за чутливість до гербіцидів, ключових ферментів метаболізму тощо [11]. Надзвичайно важливими залиша-

ються дослідження пускових механізмів проростання насіння, вегетативного росту, механізмів фотосинтезу, переходу до цвітіння, темпів дозрівання плодів і насіння, синтезу запасних речовин та старіння тощо.

Дослідження із зазначених напрямків можливі лише на високому методичному рівні, із застосуванням сучасних обладнання та методів, за наявності висококваліфікованих кадрів. Однак кризові явища в країні призвели до зменшення резерву талановитих молодих сил фізіологів рослин. У зв'язку зі зниженням рівня фінансування науки масштаби фундаментальних досліджень значно скоротилися, хоча саме вони є визначальними для розробки теоретичних основ створення та вдосконалення інтенсивних технологій у будь-якому виробництві.

1. *Біостимулятори* росту рослин нового покоління в технологіях вирощування сільськогосподарських культур / С.П. Пономаренко, Б.М. Черемха, Л.А. Анішин та ін. — К.: УДНДПТІ «Агроресурси», 1997. — 63 с.
2. *Боннер Дж.* Молекулярна біологія розвитку. — М.: Мир, 1967. — 180 с.
3. *Гормональний комплекс рослин і грибів* / К.М. Ситник, Л.І. Мусатенко, В.А. Васюк та ін. — К.: Академперіодика, 2003. — 187 с.
4. *Горобець С.О., Крупа Л.І.* Аллопатична активність рослин в агроценозі // Пробл. експ. ботан. та екол. рослин: Зб. наук. пр. Вип. 1. — К.: Наук. думка, 1997. — С. 182—185.
5. *Гродзинский Д.М.* Изучение физиологических и биохимических процессов в растительных сообществах // Физиол.-биохим. основы взаимодей. раст. в фитоценозах / Под общ. ред. А.М. Гродзинского. — Киев: Наук. думка, 1970. — С. 5—12.
6. *Калинин Ф.Л., Кушнир Г.П., Сарнацкая В.В.* Технология микроклонального размножения растений. — Киев: Наук. думка, 1992. — 232 с.
7. *Калинин Ф.Л., Мережинский Ю.Г.* Регуляторы роста растений. — Киев: Наук. думка, 1965. — 407 с.
8. *Мартин Г.І., Генералова В.М.* Реакція клітин кореневої меристеми на дію екзогенної індолілоцтової кислоти // Физиол. росл. в Укр. на межі тисячоліть. — Т. 1. — К.: Укр. фітосоціол. центр, 2001. — С. 342—344.
9. *Мережинський Ю.Г., Мордерер Є.Ю.* Сучасні досягнення та перспективи розвитку досліджень по проблемі фізіології дії гербіцидів // Физиол. росл. в Укр. на межі тисячоліть. — Т. 1. — К.: Укр. фітосоціол. центр, 2001. — С. 345—356.
10. *Меркис А.* Зависимость роста растений от силы тяжести // Ботан. и микол. на пути в третье тысячелетие: Межд. сб. науч. статей, посвящ. 70-летию акад. К.М. Ситника. — Киев: Ин-т ботан. НАНУ, 1996. — С. 256—271.
11. *Моргул В.В., Мусіяка В.К., Яворська В.К.* Історія розвитку фізіології рослин в Україні // Физиол. росл. в Укр. на межі тисячоліть. Т. 1. — К.: Укр. фітосоціол. центр, 2001. — С. 6—19.
12. *Муромцев Г.С.* Фузикоцин — новый фитогормон // Физиол. раст. — 1996. — 43, № 3. — С. 478—492.
13. *Процько Р.Ф.* Фітогормони: напрямки сучасних досліджень // Укр. ботан. журн. — 1994. — 51, № 6. — С. 109—117.
14. *Регуляторы* роста растений. Список химических и биологических средств борьбы с вредителями, болезнями растений и сорняками и регуляторов роста растений, разрешенных для применения в сельском хозяйстве Украины на 1992—1996 гг. Ч. 2. — Киев, 1996. — С. 232—257.
15. *Рудишин С.Д.* Основи біотехнології рослин. — Вінниця: Запал, 1998. — 224 с.
16. *Сверчков О.Н.* Про вплив летких ароматичних виділень рослин під час цвітіння на іонізацію повітря // Укр. ботан. журн. — 1964. — XXI, № 1. — С. 25—29.

17. Ситник К.М., Бойчук О.Б., Процко Р.Ф. Физиолого-биохимические основы роста растений. — Киев: Наук. думка, 1966. — 230 с.
18. Ситник К.М., Книга Н.М., Мусатенко Л.И. Физиология корня. — Киев: Наук. думка, 1972. — 356 с.
19. Ситник К.М., Мусатенко Л.И., Богданова Т.Л. Физиология листа. — Киев: Наук. думка, 1978. — 390 с.
20. Токин Б.П. Целебные яды растений. — Л.: Наука, 1980. — 169 с.
21. Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. — М.: Мир, 1984. — 512 с.
22. Холодный Н.Г. Гормонизация зерна // ДАН СРСР. — 1936. — III (XII), № 9 (104). — С. 439—442.
23. Холодный Н.Г. Биологическое значение фитогенных органических веществ атмосферы // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1948. — 53, вып. 1. — С. 53—71.
24. Чайлахян М.Х. Факторы генеративного развития растений. — М.: Наука, 1964. — 58 с.
25. Чайлахян М.Х., Турецкая Р.Х. Краткие методические указания по применению синтетических ростовых веществ при укоренении черенков. — М.; Л.: Наука, 1942. — 31 с.
26. Cholodny N.G. Beitrage zur Analyse der geotropischen Reaktion // Jahrb. Wiss. Bot. — 1926. — Bd. 65, H. 3. — S. 447—459.
27. Went F.W. On growth-accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa* // Proc. Koninkl. nederl. akad. wet. Amsterdam. — 1927. — Bd. 30. — S. 10—19.
28. Went F.W. Eine botanische Polaritätstheorie // Jahrb. Wiss. Bot. — 1932. — Bd. 76. — S. 528—557.

О.С. РУДИШИНА