



О.І. ТЕРЕК

Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, м. Львів, 79005, Україна  
*prof.olga.terek@gmail.com*

**РОЗВИТОК УЧЕННЯ М.Г. ХОЛОДНОГО ПРО ФІТОГОРМОНИ  
У ЛЬВІВСЬКОМУ НАЦІОНАЛЬНОМУ УНІВЕРСИТЕТІ ІМЕНІ ІВАНА ФРАНКА  
(доповідь виголошена на XV Читаннях, присвячених пам'яті М.Г. Холодного,  
23 червня 2011 року)**

*Ключові слова: фітогормони, природні та синтетичні регулятори росту рослин,  
Львівський національний університет імені Івана Франка*

Микола Григорович Холодний — видатний біолог, природодослідник із надзвичайно широким діапазоном наукових інтересів. Саме він започаткував сучасну ендокринологію рослин і геніально передбачив напрямки подальшого розвитку цієї науки, зокрема в класичній праці «Фітогормони», де зазначив, що «молода наука про фітогормони має велике майбутнє» [39].

У найстарішому університеті України, Львівському (заснований у січні 1661 р. польським королем Яном Казимиром II), розвиток учення М.Г. Холодного про фітогормони продовжив професор С.О. Гребінський. Саме він у 1945 р. очолив кафедру фізіології рослин на біологічному факультеті й започаткував новий науковий напрямок — дослідження фізіології росту і розвитку рослин, який і нині посідає чільне місце в науковій тематиці кафедри.

Кафедра фізіології рослин має давню історію. Вона була створена ще в 1907 р. польським професором ботаніки Мар'яном Раціборським. У 2007 р. ми відзначили століття від дня її заснування. Цій події була присвячена III Міжнародна конференція «Онтогенез рослин у природному та трансфор-

мованому середовищі. Фізіолого-біохімічні та екологічні аспекти» й опублікована книга, де висвітлено історію, сьогодення та перспективи розвитку кафедри [32].

Розвиваючи вчення академіка М.Г. Холодного в галузі фітогормонології, на кафедрі досліджували вплив гібереліну на ріст і азотний метаболізм рослин. Згідно з нашими уявленнями, гальмування росту коренів за дії гібереліну зумовлено порушеннями азотного метаболізму: зниженням вмісту білка, нагромадженням небілкових форм азоту, підвищенням активності амінотрансфераз. Такі зміни найпомітніші в зоні росту коренів (зона поділу і розтягування клітин). Це зумовлено більшою чутливістю до гібереліну молодих клітин, котрі інтенсивно ростуть, аніж тих, ріст і диференціювання яких уже завершилися. Такі клітини більш компетентні щодо фітогормону, вони мають специфічні рецептори, які зв'язують гормон, утворюючи гормон-рецепторний комплекс, і забезпечують насичення сайтів зв'язування. Протягом життя клітини змінюється її рецепторний статус, відповідно — й чутливість до даного гормону. Ці зміни спричиняють посилений відплив гормональних і трофічних речовин у пагін, який інтенсивно росте, в результаті чого перебудовуються корелятивні відносини між осьовими ор-

ганами рослин, що зумовлюють глибокі порушення азотного метаболізму [8, 26, 27].

Відомо, що в основі росту рослин лежать такі фундаментальні явища, як ритмічність, полярність, диференціація, подразливість, кореляція. Розвиваючи вчення про ритмічність росту, ми показали, що активація ростового процесу при виході бруньок зі стану спокою супроводжується підвищенням активності вільних форм ауксинів та гіберелінів, тоді як зупинка росту (глибокий спокій) характеризується високою активністю інгібіторів росту — стресового гормону абсцизової кислоти (АБК) та фенольних сполук. Отже, переходи гормонів із зв'язаних форм у вільні можна розглядати як один зі способів регуляції росту бруньок [9].

У сучасній фітофізіології широко використовуються різні фізіологічно активні речовини (ФАР), за допомогою яких можна істотно впливати на метаболічні центри як мішені втручання в регуляторні механізми й досягати функціональних змін у клітині, органі та цілій рослині [22, 29]. Здійснилося геніальне передбачення академіка М.Г. Холодного, який писав про широке застосування в майбутньому синтетичних речовин — аналогів фітогормонів із високою фізіологічною активністю.

Зокрема, на кафедрі фізіології та екології рослин Львівського національного університету поглиблено вивчають фізіолого-біохімічні основи росту рослин із використанням різних ФАР. Враховуючи, що в рослинному організмі реакція тканин на дію ФАР залежить від низки чинників, таких як транспорт ендогенних фітогормонів і трофічних речовин, взаємодія окремих органів тощо, для дослідження особливостей росту різних за рівнем складності модельних об'єктів ми використали принцип ускладнення їхньої організації — від калюсної тканини, органа, комплексу органів до цілої інтактнової рослини. Важливим методичним підходом є також дослідження дії екзогенних регуляторів на інтактні рослини з урахуванням окремих етапів онтогенезу з метою визначення оптимальних концентрацій і способів обробки. Такий комплексний підхід до вивчення складного інтегрального процесу — росту рослин, функцій фітогормонів і транспорту речовин, які беруть участь у формуванні донорно-акцепторних зв'язків, став теоретичною основою нашої докторської дисертації.

У результаті багаторічних досліджень одержано великий фактичний матеріал, який свідчить, що з ускладненням організації рослинного об'єкта зни-

жується чутливість до обробки регуляторами в такій послідовності: калюсна тканина — орган — комплекс органів. Найменш чутливими є інтактні рослини зі складною системою донорно-акцепторних зв'язків. З'ясовано, що відмінності в рості осевих органів рослин пов'язані зі змінами в них гормонального балансу. Виявлено також, що екзогенні регулятори росту змінюють гормональний статус рослин. [44]. Водночас сьогодні ще важко з'ясувати внесок кожного гормону в регуляцію росту. Це зумовлено тим, що ступінь участі певного гормону в регуляції росту окремих органів змінюється на різних етапах онтогенезу. Окрім того, різними є місця синтезу та дії гормону. Важливо і те, що в цілісному організмі має значення співвідношення всіх ендогенних фітогормонів, тобто гормональна ситуація [19, 25, 29, 35].

За нашою концепцією, в рослинах існує гормональне поле з градієнтом відомих гормонів та інгібіторів і потенціалом кожної точки. Воно неоднорідне і містить зони з різним ступенем напруги, що зумовлено різним співвідношенням компонентів і рецепторів, які змінюються в ході онтогенезу. Враховуючи різну спрямованість дії гормонів залежно від концентрації, а також те, що кожна з груп фітогормонів представлена низкою речовин, а деякі гормони ще досі невідомі, то беззаперечним є величезна ємність дії гормональної системи загалом. Можна констатувати, що фітогормони беруть участь у координації всіх морфогенетичних і фізіологічних процесів у цілісній рослині. Вони є тим інструментом, за допомогою якого геном керує процесами росту і розвитку рослин [27, 29, 30].

Зазначимо, що в подальший розвиток фізіолого-біохімічних засад росту рослин із використанням різних фітогормонів та їхніх синтетичних аналогів певний внесок зробили аспіранти і співробітники кафедри фізіології рослин.

Показано, що фітогормони (ІОК, ГК, АБК, ЦТК) відіграють суттєву роль у регуляції активності ключових ферментів азотного обміну, функції яких розмежовані по органах: активність глутамінсинтетази (ГС) зосереджена здебільшого в листках кукурудзи, а глутаматдегідрогенази (ГДГ) — в коренях (аспірантка кафедри Н.О. Калінович, нині доцент кафедри ботаніки ЛНУ). На тканинному рівні виявлено вищу активність ферментів нітратредуктази (НР), ГС і ГДГ у корі, ніж у центральному циліндрі, що дає підставу розглядати кору як головну метаболічну зону кореня, де відбувається не тільки

аккумуляція нітратного азоту, але і його асиміляція. Найвища активність ферментів виявлена під впливом ІОК, яка стимулює ріст коренів, а зниження активності ГДГ відзначено за дії АБК, що гальмує ріст рослин [13, 33].

Вивченню зв'язків росту рослин із метаболізмом вторинних сполук за дії регуляторів росту гормональної та негормональної природи була присвячена наукова робота аспіранта Вахбі Рифата (Сирія, нині професор Бейрутського університету). Показано, що всі використані ФАР (ІОК, ГК, 2,4-Д, ССС) підвищують вміст антоціану (ціанідину) в коренях проростків кукурудзи. Поступова дезінтеграція проростків призводить до суттєвих змін росту. Ізольовані органи ростуть повільніше, але, контактуючи із зернівкою, синтезують антоціан. Видалення зернівки в ізольованих органах спричинює не тільки різке гальмування росту, а й блокування синтезу антоціану. Це свідчить про наявність донорно-акцепторних зв'язків між зернівкою і коренем або пагоном проростка під час утворення антоціану. Його поява в клітинах тісно пов'язана з диференціюванням і слугує надійною і доступною ознакою для аналізу процесу морфогенезу [5].

Дослідження морфогенезу коренів кукурудзи за дії синтетичних аналогів фітогормонів цитокінінової (6-бензиламінопурина, 6-БАП) та ауксинової ( $\alpha$ -нафтилоцтової кислоти,  $\alpha$ -НОК) природи виявили візуально помітні зміни — утворювалися відповідно короткі, потовщені, нерозгалужені корені та добре розвинена коренева система з густою щіткою додаткових коренів (аспірантка О.М. Цвілинюк, нині доцент кафедри фізіології та екології рослин). На цьому тлі в клітинах зростає біологічна активність ендogenous фітогормонів — ІОК та АБК, пригнічується включення міченої амінокислоти  $^{14}\text{C}$ -лейцину в білки та посилюється синтез полісахаридів, особливо калози [38, 46].

З огляду на перспективу використання регуляторів росту в практиці сільського господарства на кафедрі фізіології та екології рослин активно вивчається дія нових українських регуляторів, які синтезовані в Інституті біоорганічної хімії та нафтохімії НАН України (Київ). Зокрема, досліджені нові регулятори — івін (N-оксиду 2,6-диметилпіридин), емістим (комплекс гормоноподібних речовин, амінокислот і мікроелементів) та агростимулін (комплексне поєднання івіну й емістиму). З'ясовано, що для івіну властивий ауксиновий тип активності, для емістиму — цитокініновий, обумовлений наявністю в його складі зеатину та зеатинрибозиду, для

агростимуліну — обидва типи (аспірантка Н.Д. Романюк, нині доцент кафедри фізіології та екології рослин). Встановлено, що досліджувані регулятори росту підвищують проникність клітинних мембран, змінюють ендogenous гормональний статус, підсилюють інтенсивність синтезу білків, а це стимулює ріст рослин [23].

Низка робіт аспірантів кафедри спрямовувалася на пошуки можливості використання та впровадження цих регуляторів у сільське господарство. Зокрема, дослідженнями аспірантки Н.Я. Думанчук (нині вчителька СЗШ, м. Радехів) показано ефективність використання регуляторів росту івіну й емістиму С для підвищення врожайності та поліпшення якості коренеплодів моркви і пастернаку, визначено оптимальні норми їх застосування як елементу сучасної технології вирощування коренеплідних культур. Виявлено зниження вмісту нітратного азоту в коренеплодах, що свідчить про екологічну безпечність цих регуляторів. Розроблено рекомендації щодо використання івіну й емістиму С для отримання високих урожаїв моркви та пастернаку в умовах Західного Лісостепу України [12].

Аспірантка О.В. Мамчур, нині асистент кафедри, комплексно досліджувала дію регуляторів росту зеастимуліну та емістиму С і рівнів ґрунтового удобрення на різних етапах онтогенезу рослин щодо фізіологічних особливостей формування продуктивності кукурудзи сорту Закарпатська жовта зубоподібна. Розроблено рекомендації стосовно застосування цих регуляторів росту для одержання високих стабільних урожаїв зеленої маси кукурудзи в умовах Західного Лісостепу України [20].

Вплив регуляторів росту на вміст біологічно активних речовин у лікарських рослин вивчала аспірантка Н.М. Бучко, нині доцент Інституту економіки і туризму в м. Львові. Вперше показано видота органоспецифічний вплив регуляторів росту на нагромадження біологічно активних речовин у листках, суцвіттях і насінні лікарських рослин (шавлії, росторопші, нагідок). Причому кращий ефект отримано за дії емістиму С та агростимуліну [4].

Усі зазначені дослідження стосуються першого напрямку науково-дослідної діяльності кафедри — вивчення росту, складного інтегрального процесу на різних рівнях — від клітинного до організмowego, з урахуванням етапів онтогенезу та дії різних регуляторів росту на фізіолого-біохімічні процеси в рослин. Водночас останні 15 років, у зв'язку з погіршенням екологічної ситуації в світі та Україні зокрема, на кафедрі інтенсивно розвивається дру-

гий напрямок наукових досліджень. Це вивчення впливу екологічних факторів довкілля (несприятливих температур, важких металів, викидів промисловості, нафтопродуктів) на фізіолого-біохімічні показники в рослин з метою виявлення специфічних маркерів стресу на дію різноманітних чинників та усунення їх негативного впливу.

Упродовж останніх років показано, що фітогормональна система здійснює не лише внутрішнє налагодження процесів життєдіяльності, а й сприймає сигнали зовнішнього середовища і реалізує адаптивні пристосування, формуючи стійкість рослин до несприятливих факторів довкілля [16, 18, 21, 28].

Важливим чинником середовища, який визначає ріст, розвиток та географічне поширення рослин, є температура. Аспірантка кафедри О.К. Сех-Ватаманюк (нині професор Корнельського університету, США) вивчала вплив низьких температур на фітогормональний статус і функціональну активність апікальних меристем коренів кукурудзи. Показано зростання вмісту АБК і цитокінінів та зменшення рівня ІОК, що призводить до зміни балансу ендогенних фітогормонів у бік підвищення кількості інгібіторів росту. При цьому на тлі зниження загальної інтенсивності синтезу білка (вже через годину гіпотермії суттєво зменшується включення <sup>14</sup>С-лейцину в білки) відбуваються специфічні зміни поліпептидного складу — зростає синтез стресових білків, формується пул білків раннього періоду адаптації. Показано здатність 6-БАП відновлювати мітотичну активність меристем за умов гіпотермії, що дає підстави рекомендувати саме сполуки з цитокініновим типом активності для пом'якшення негативного впливу низькотемпературного стресу на ріст рослин [24, 43]. Виявлені також протекторні властивості регуляторів росту івіну й емістиму С на дію гіпо- та гіпертермії у рослин сої [31, 36].

На кафедрі вперше комплексно досліджено сумісну дію гіпертермії, іонів важких металів та регуляторів росту — 6-БАП і зеастимуліну. Отримані дані свідчать, що подвійне стресове навантаження зумовлює синтез нових стресових білків, а це є результатом зміни експресії генів, відповідальних за синтез білків. Як з'ясувалося, рослини кукурудзи чутливіші до дії іонів кадмію, ніж свинцю [37, 45]. Виявлені також зміни якісного та кількісного складу пулу вільних амінокислот і вмісту цитокінінів, АБК та ІОК у рослин кукурудзи і сої за впливу іонів кадмію [15, 34].

Останніми роками на кафедрі вивчається перспективність використання різних рослин з метою фіторекультивації ґрунтів, забруднених важкими ме-

талами та нафтопродуктами. Виявлено найстійкіший вид — *Carex hirta* L., осока шорстковолосиста. Вирощування цих рослин на нафтозабруднених ґрунтах сприяє їхньому очищенню, зростанню в них вмісту основних елементів мінерального живлення та поліпшенню сорбційних властивостей ґрунту. При цьому в рослин активуються захисні механізми оксидативного стресу, підвищується біосинтез аскорбінової кислоти, каротинів та інтенсивність перекисного окиснення ліпідів. Запропоновано використання для очищення ґрунтів екологічно пластичного і життєздатного в умовах нафтового забруднення довгокореневищного виду *Carex hirta* L. Отримано два патенти (аспірантка Н.М. Джура, нині старший науковий співробітник НДЧ кафедри) [10, 11, 40].

Оскільки в нафтозабрудненому ґрунті порушені умови водного режиму, актуальними є дослідження аспірантки Г.В. Коровецької (нині науковець Інституту фізіології клітини у м. Брно, Чехія). Показано, що за дефіциту вологи, в умовах забруднення ґрунтів нафтою, формування осмотичного потенціалу листків рослин *Carex hirta* L. та *Faba bona* Medik. відбувається через нагромадження в них органічних (вільні амінокислоти, цукри) та неорганічних осмолітів. З'ясовано, що комплекс адаптивних реакцій у цих рослин є видоспецифічним: у бобів активні осмоліти — органічні сполуки (розчинні цукри й амінокислоти, зокрема пролін) та мінеральні елементи (натрій і хлор), а в осоки — в основному лише мінеральні елементи (калій, натрій і хлор). В умовах нафтового забруднення ґрунту продиховий апарат у листках рослин *Carex hirta* L. працює у напрямку зменшення ширини апертури продихів і зростання величини продихового індексу, що відбувається на тлі утворення продихових комплексів [17, 41, 42].

Аспірантка О.Л. Карпин, нині асистент кафедри, дослідила адаптивні реакції, що розвиваються в рослин *Carex hirta* та *Faba bona* за дії нафтового забруднення шляхом індукування оксидативного стресу. Показано, що для пристосування до нестачі повітря, води та елементів мінерального живлення в ґрунті, забрудненому нафтою, рослини осоки та бобів формують потужну кореневу систему. І саме активність антиоксидантів у кореневій системі є запорукою підтримання в рослинах необхідного для життєдіяльності гомеостазу. Кореневища рослин осоки нагромаджують низькомолекулярні антиоксиданти, зокрема поліфеноли і глутатіон, а в коренях рослин бобів за впливу нафтового забруднення зростає активність антиоксидантних

ферментів — каталази і пероксидази. Це свідчить про функціонування у досліджуваних рослин різних механізмів для підтримання окиснювальних процесів на стабільному рівні, що і є ознакою видоспецифічності адаптивних реакцій за дії нафтового стресу [14].

Пристосування до стресових умов нафтозабруднених ґрунтів у рослин осоки шорстковолосистої досліджує й аспірантка Л.В. Буньо. Її розробки стосуються ще зовсім не вивчених адаптаційних реакцій-відповідей компонентів фітогормонального комплексу рослин на нафтове забруднення. Показано, що в листках, які не зазнають прямого впливу нафти, вміст ІОК зменшується майже всемеро, натомість утричі збільшується концентрація цитокінінів і в 1,5 раза — АБК щодо контролю. Корінь і кореневище рослин *Carex hirta* L. зазнають прямого впливу нафти і мають інший гормональний баланс порівняно з листками: загальна концентрація ІОК у них зростає більш як ушестеро (за рахунок підвищення вмісту зв'язаних форм), тоді як кількість АБК зменшується в 1,5 раза щодо контролю (завдяки зменшенню вільних і нагромадженню зв'язаних форм). Причому в кореневищах рослин накопичуються активні, вільні форми цитокінінів (зокрема, зеатин) на тлі загального зниження вмісту запасної форми (здебільшого зеатинглюкозиду) [3].

Отримані дані засвідчують суттєві зміни в балансі ендогенних фітогормонів у листках та підземних органах рослин осоки. Такі перебудови стану гормональної системи рослин *Carex hirta* L. можна віднести до характерних відповідей рослин на стресові фактори. Водночас усі процеси цієї багаторічної рослини скеровані на збереження життєздатності кореневища. Саме вегетативне розмноження за допомогою кореневища підтримує існування виду *C. hirta* у стресових умовах. Узагалі рослини родини *Cyperaceae*, зокрема осока шорстковолосиста, виявляють максимальну стійкість до нафтового забруднення ґрунту. Завдяки особливостям її морфологічної структури й адаптації до екстремальних умов відбувається успішне проникнення особин виду на забруднені території, що уможливило використання *C. hirta* для фіторекультиваци ґрунтів.

Низка робіт кафедри присвячена вивченню механізмів дії ще малодослідженого фітогормону — саліцилової кислоти та її ролі у формуванні стійкості до біотичних та абіотичних чинників. Зокрема, аспірантка О.М. Гарайда обґрунтувала роль саліцилової кислоти у формуванні захисних реакцій рослин кукурудзи та пшениці до впливу фітопато-

гена *Fusarium* sp. За дії саліцилової кислоти, фітопатогена та їх сумісного впливу виявлено збільшення вмісту низькомолекулярних компонентів антиоксидантної системи — аскорбінової кислоти і відновленого глутатіону в органах цих рослин [7]. Показано також здатність саліцилової кислоти підвищувати толерантність рослин кукурудзи та пшениці до дії іонів кадмію. Виявлено адаптивний вплив саліцилату не лише на вміст фотосинтетичних пігментів, а й на їхній функціональний стан [2].

Одним із напрямків досліджень кафедри є використання регуляторів росту та нетрадиційних добрив для озеленення породних відвалів вугільних шахт, зокрема відвалу Центральної збагачувальної фабрики і шахти «Надія» (м. Червоноград, Львівська обл.). Доцентом кафедри фізіології та екології рослин В.І. Барановим проведено підбір стійких рослин — акумуляторів важких металів. На основі здійснених досліджень отримано патент на корисну модель — розроблено спосіб очищення ґрунтів породного відвалу вугільних шахт від важких металів [1].

Підсумовуючи результати проведених на кафедрі фізіології та екології рослин досліджень впливу несприятливих чинників навколишнього середовища (гіпо- та гіпертермії, важких металів, нафтового забруднення тощо) на рослини, ми виявили суттєві зміни мітотичної активності, балансу ендогенних фітогормонів, поліморфізму цитоплазматичних білків та активності ферментних систем. Видимою реакцією рослин на різні несприятливі чинники є гальмування росту. Тобто інгібування росту — це також неспецифічна реакція-відповідь рослин на стресові фактори.

Ростова реакція рослин — це наслідок відповідних змін у гормональній системі. Гальмування росту зумовлене зниженням рівня гормонів-стимуляторів (ауксинів, гіберелінів, цитокінінів) і зростанням інгібіторів росту, насамперед АБК. Проте це лише загальна і досить умовна картина індукованих стресами трансформацій у гормональній системі рослин. Насправді ж відбуваються зміни в усіх фітогормонах, що важко піддається всебічному вивченню і з'ясуванню причинно-наслідкових зв'язків між гормональними та метаболічними змінами в умовах стресового навантаження. Безсумнівно є той факт, що основою всіх адаптаційних перетворень є пристосувальні зміни на молекулярному та фізіолого-біохімічному рівнях, а основний механізм, який забезпечує адаптивні реакції організму, — диференціальна зміна активності генетичного апарату.

Показано, що фізіологічна адаптація до несприятливих чинників відбувається за активації внут-

рішньоклітинних ресурсів і скорельована, зокрема, з індукцією синтезу специфічних стресових білків, а візуально проявляється у поступовій нормалізації росту. Модифікація синтезу білків під впливом теплового шоку та іонів важких металів спричинює появу нових стресових білків, що свідчить про зміну експресії генів. Виявлена антистрессова, протекторна, дія регуляторів росту рослин — синтетичного аналога фітогормона цитокініну — 6-БАП та вітчизняних регуляторів, зокрема емістиму С і зеастимуліну.

Зазначимо, що сучасний рівень знань про фітогормональну систему рослин дає підстави вважати доведеним фактом регуляцію всіх морфогенетичних і фізіологічних процесів у рослинному організмі за допомогою різних фітогормонів. Вчення М.Г. Холлодного про фітогормони з часів, коли був відомий лише один фітогормон — ІОК, розвинулося в гормональну теорію регуляції з участю багатокомпонентної системи гормонів і їхніх рецепторів.

Можна припустити, що саме фітогормони, які мають регуляторну дію на геном рослин, перемикають метаболізм на початку впливу стресу і на виході рослин з нього. При цьому відповідні функції виконують, імовірно, ті гормони, вміст яких зростає в період стресової реакції [6, 19, 28].

Інтерпретація наших даних з цих позицій дає змогу припустити, що АБК і ІОК відіграють вирішальну роль у виході рослин у стресовий стан, а цитокініни — у зворотному переході до нормального режиму. Тобто адаптивні можливості рослин істотно залежать від фітогормонального балансу. Загалом зміни гормонального статусу в рослин є швидкими стресовими реакціями з досить складною динамікою. Доведено роль АБК у синтезі стресових білків, що індукується через вторинні месенджери і зумовлює підвищення стійкості рослин. Захисний характер АБК за умов стресу реалізується через вплив на синтез білків і нагромадження низькомолекулярних протекторів, зокрема проліну — амінокислоти з поліфункціональними захисними властивостями. Отже, перехід рослини від початкової стресової реакції до стадії адаптації супроводжується зміною гормонального балансу — зниженням вмісту вільних ауксинів і підвищенням рівня інгібітора росту АБК.

Аналізуючи представлені в доповіді сукупні результати наших досліджень стосовно вмісту фітогормонів у рослинах, зауважимо, що різні несприятливі чинники призводять до змін фітогормонального балансу, і це є неспецифічною відповіддю

рослин на стреси. Зростання вмісту АБК зумовлює в основному інгібування росту. Водночас суттєве підвищення вмісту ЦТК можна пов'язати із захистом збагачених ними тканин від шоккової ситуації та запуском репараційних процесів. Зокрема, за сумісної дії гіпертермії і регулятора росту зеастимуліну відбувається суперпродукція цитокінінів, здебільшого зеатину — вільної, біологічно активної форми. Стосовно зеатинрибозиду, вміст якого також зростає за несприятливих температур, то це свідчить про те, що частина клітинної відповіді на стрес у таких умовах не має адаптивного значення, тобто індукується «про запас». Така стратегія вирізняється високою надійністю.

За сучасними уявленнями, перехід живої системи з фізіологічно нормального стану в стресовий відбувається з участю тригерних механізмів, що допомагає їй швидко й злагоджено реагувати на подразнення. Вважають, що після дії стресора клітина «пам'ятає» зміни, які відбувалися, і певний час функціонує в новому режимі навіть уже за нормалізації умов. Повернення до нормального стану і перехід до стресового відбуваються через нестабільний стан, коли зростає варіабельність і знижується стійкість. За цих умов підвищується ймовірність метаболічних збоїв, які призводять до самопошкодження. Описано феномен апоптозного відмирання рослинних клітин після сильного стресу. Щоби такі процеси не розвинулись і задля збереження життя клітини виникають різні реакції неспецифічного адаптаційного синдрому. Зокрема, в клітині з'являються певні метаболіти за дії будь-якого чинника. Саме такі речовини виступають у ролі тригера, що переводить систему в стресовий стан, спричиняючи каскад захисних адаптаційних реакцій. Тригерами можуть бути вільні радикали, кальцій, який переходить із депонованого стану в цитозоль, поліфосфоінозитиди, що з'являються під час гідролізу мембранних фосфоліпідів, і фітогормони.

Сьогодні ще недостатньо вивчені причинно-наслідкові зміни, індуковані стресовими чинниками. Проте відомо, що первинні зміни за умов стресу спрямовані на переведення клітини в аварійний режим — гальмування метаболізму, зокрема синтезу білків, та запуск різних охоронних механізмів, у тому числі нагромадження низькомолекулярних протекторів (цукрів, проліну), посилення роботи антиоксидантної системи, синтез стресових білків. Усе це запобігає розвитку метаболічного самопошкодження клітини та біологічно важливих макромолекул. Тобто неспецифічні зміни готують клітину до глибо-

шої адаптивної перебудови, яка передбачає специфічні реакції. Неспецифічні стресові реакції (з-поміж них і зміни багатокomпонентної фітогормональної системи) випереджають у часі запуск специфічних механізмів адаптації і є захисною реакцією для припинення процесів нормального метаболізму, а специфічні зміни спрямовані на довготривалу адаптацію організму до нових умов існування.

Підсумовуючи викладене, як завідувач кафедри, вважаю найбільшим її надбанням упродовж останніх 20 років успішні захисти 18 кандидатських дисертацій аспірантами і нашими співробітниками, троє з яких активно працюють над докторськими дисертаціями, а також створення молодого, творчого, професійного колективу. Кожен із нас зробив свій посильний внесок — маленьку цеглинку — у велику будівлю науки фітогормонології, започатковану академіком М.Г. Холодним.

Перспективними напрямками наукових досліджень львівських фізіологів рослин у майбутньому залишається поглиблене вивчення регуляції росту та адаптації рослин за допомогою фітогормонів і їхніх синтетичних аналогів.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Баранов В.І., Гузь М.М., Гавриляк М.Я., Бешлей С.В., Ващук С.П. Вплив регуляторів росту і капсульованих добрив на морфофізіологічні показники саджанців сосни за росту на ґрунтах породного відвалу вугільних шахт // *Наук. вісн. Нац. лісотех. ун-ту.* — 2010. — **20**, № 2. — С. 8—15.
2. Бойко І.В., Кобилецька М.С., Терек О.І. Функціональний стан хлорофіл-білкових комплексів у листках рослин за дії іонів кадмію та саліцилату // *Біол. студії.* — 2011. — **5**, № 1. — С. 105—112.
3. Буньо Л.В., Войтенко Л.В. Вміст ІОК в рослинах *Carex hirta* L. за дії нафтового забруднення ґрунту // *Молодь і поступ біології: Зб. тез VII Міжнар. наук. конф. студентів та аспірантів.* — Львів: Сполом, 2010. — С. 314.
4. Бучко Н.М., Терек О.І., Бучко Г.М., Скибіцька М.І. Ріст інтродукованих рослин *Salvia sclarea* L. за впливу нових українських регуляторів // *Наук. основи збереження біот. різноманітності: Тем. зб. Ін-ту екології Карпат НАН України.* — Львів: Ліґа-Прес, 2003. — С. 188—194.
5. Вахби Р. Рост проростка кукурузи і образование антоциана в условиях дезинтеграции и химической регуляции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Кишинев, 1991. — 22 с.
6. Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р., Мустафина А.Р., Вальке Р. Динамика содержания цитокининов в трансгенных и не-трансформированных проростках табака под влиянием теплового шока // *Физиол. раст.* — 1995. — **42**, № 5. — С. 696—699.
7. Гарайда О., Кобилецька М., Терек О. Морфо-біохімічні показники проростків *Zea mays* L. за дії саліцилової кислоти та фітопатогена // *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.* — 2009. — **50**. — С. 196—201.
8. Гребинский С.О., Терек О. И. Нарушение азотного обмена у кукурузы под влиянием гиббереллина // *Докл. АН СССР.* — 1968. — **183**, № 4. — С. 974—977.
9. Гребінський С. О., Терек О. І. Сезонна динаміка ендогенних ауксинів та гіберелінів у річних пагонах // *Укр. ботан. журн.* — 1978. — **35**, № 4. — С. 419—421.
10. Джура Н.М., Романюк О.І., Гонсьор Я., Цвілинюк О.М., Терек О.І. Використання рослин для рекультиватії ґрунтів, забруднених нафтою і нафтопродуктами // *Екологія і ноосферологія.* — 2006. — **17**, № 1—2. — С. 42—52.
11. Джура Н.М., Цвілинюк О.М., Терек О.І. Вплив нафтового забруднення на вміст макро- та мікроелементів у рослинах *Carex hirta* L. // *Укр. ботан. журн.* — 2007. — **64**, № 1. — С. 122—131.
12. Думанчук Н., Думанчук Я., Романюк Н., Цвілинюк О., Терек О. Вміст цукрів і нітратів в коренеплодах моркви та пастернака за дії регуляторів росту івіну емістиму С // *Наук. вісн. Львів. нац. акад. ветеринар. медицини ім. С.З. Гжицького.* — 2003. — **5**, № 4. — С. 50—55.
13. Калинович Н.А., Терек О.И. Влияние экзогенных фитогормонов на активность некоторых ферментов азотного обмена в проростках кукурузы // *Докл. АН УССР. Сер. биол.* — 1990. — № 11. — С. 71—73.
14. Карпин О., Цвілинюк О., Терек О., Диньо З., Шимон Л. Антиоксидантна активність та вміст поліфенолів у рослинах *Carex hirta* L. та *Faba bona* Medic. (*Vicia faba* L.) за дії нафтового забруднення // *Біол. студії.* — 2009. — **3**, № 2. — С. 109—114.
15. Кобилецька М.С., Терек О.І. Вплив хлориду кадмію на вміст та активність цитокинінів у рослинах кукурудзи // *Физиол. и биохим. культ. раст.* — 2005. — **37**, № 6. — С. 513—518.
16. Колупаев Ю.Є., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. — Киев: Основа, 2010. — 352 с.
17. Коровецька Г., Соханьчак Р., Джура Н., Цвілинюк О., Терек О. Стан продигового апарату листків рослин *Carex hirta* L. за впливу нафтового забруднення ґрунту // *Вісн. Львів. у-ту. Сер.біол.* — 2008. — **47**. — С. 166—171.
18. Косаківська І.В. Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. — К.: Сталь, 2003. — 192 с.
19. Кулаєва О.Н. Восприятие и преобразование гормонального сигнала у растений. Анализ проблемы и введение к публикации мат-лов междунар. симпозиума «Восприятие и трансдукция гормональных сигналов у растений» // *Физиол. раст.* — 1995. — **42**, № 5. — С. 661—671.
20. Мамчур О.В., Терек О.І. Формування продуктивності кукурудзи за дії регуляторів росту в умовах Західного Лісостепу // *Мат-ли Міжнар. наук.-практ. конф. «Наукове забезпечення інноваційного розвитку аграрного виробництва в Карпатському регіоні».* — Оброшино, 2007. — С. 117—125.
21. Мусієнко М.М., Таран Н.Ю. Стратегія вивчення адаптивного потенціалу рослинного організму і проблема стійкості // *Актуальні пробл. водного режиму та посухостійкості рослин.* — К.: Ін-т фізіол. та ген. росл. НАНУ, 1997. — С. 21—25.
22. Пономаренко С.П. Регуляторы роста растений. — К.: СП Интертехнодрук, 2003. — 319 с.
23. Романюк Н.Д., Терек О.І., Троян В.М., Сех О.К., Терек К.В. Дослідження фізіологічної активності регуляторів росту — івіну, емістиму й агростимуліну // *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.* — 1997. — **24**. — С. 39—45.
24. Сех О.К., Троян В.М., Терек О.І. Вплив АБК на інтенсивність синтезу білка в меристемах коренів кукурудзи за умов гіпотермії // *Укр. ботан. журн.* — 1998. — **54**, № 1. — С. 91—97.

25. Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Васюк В.А., Веденичева Н.П., Генералова В.Н., Мартин К.Г., Нестерова А.Н. Гормональний комплекс рослин і грибів. — К.: Ін-т ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 2003. — 186 с.
26. Терек О.І. Эндогенные ауксины растений как факторы регуляции онтогенеза // Рост растений и его регуляция (генетические и физиологические аспекты). — Кишинев, 1985. — С. 103—109.
27. Терек О.І. Рост растений и физиологически активные вещества. — К.: Вид-во УМК ВО, 1990. — 57 с.
28. Терек О.І. Механізми адаптації та стійкості рослин до несприятливих факторів довкілля // Журн. агробіол. та екол. — 2004. — № 1. — С. 41—56.
29. Терек О.І. Ріст рослин: навч. посібник. — Львів: Видав. центр ЛНУ ім. Івана Франка, 2007. — 248 с.
30. Терек О.І. Розвиток вчення про регуляцію росту рослин у Львівському національному університеті ім. Івана Франка // Пробл. фітогормонол. — К.: Фітосоціоцентр, 2007а. — С. 347—372.
31. Терек О., Величко О., Яворська Н. Механізми адаптації проростків сої до стресових умов за дії регуляторів росту емістиму С та агростимуліну // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2006. — 41. — С. 132—136.
32. Терек О.І., Гнатуш С.О., Мамчур З.І., Кобилецька М.С. Кафедри фізіології та екології рослин Львівського національного університету ім. Івана Франка — 100 років. Історія та сучасність. — Львів: Видав. центр ім. І. Франка, 2007. — 35с.
33. Терек О.І., Калинович Н.А. Активность ключевых ферментов азотного обмена в проростках кукурузы при воздействии регуляторов роста // Докл. АН УССР. Сер. биол. — 1990. — № 2. — С. 74—76.
34. Терек О.І., Кобилецька М. Вплив іонів кадмію на вміст вільних амінокислот у рослин кукурудзи // Укр. ботан. журн. — 2002. — 59, № 1. — С. 75—79.
35. Терек О.І., Пацула О.І. Ріст і розвиток рослин: навч. посібник. — Львів: ЛНУ ім. Івана Франка, 2011. — 328 с.
36. Терек О.І., Решичило С.Г., Величко О.І., Яворська О.І. Протекторна дія емістиму С на ріст сої в умовах токсичного впливу іонів свинцю та кадмію // Наук. вісн. Ужгор. ун-ту. Сер. біол. — 2004. — 15. — С. 152—155.
37. Терек О.І., Терек К.В. Сумісна дія високих температур та іонів свинцю на поліпептидний склад цитозольних білків меристематичних клітин коренів кукурудзи // Физиол. и биохим. культ. раст. — 2004. — № 6. — С. 149—155.
38. Терек О.І., Цвілинюк О.М. Вплив фізіологічно-активних речовин на утворення потовщень в коренях кукурудзи // Доп. НАН України. — 1996. — № 2. — С. 140—142.
39. Холодный Н.Г. Фитогормоны. Очерки по физиологии гормональных явлений в растительном организме. — Киев: Изд-во АН УССР, 1939. — 63 с.
40. Dżura N., Romanjuk O., Oshchapovsky I., Tsvilynyuk O., Terek O., Turovsky A., Zaikov G. Using plants for recultivation of oilpolluted soils // J. of Environmental Protection and Ecology. — 2008. — 9(1). — P. 55—59.
41. Korowicka G., Dżura N., Tsvilynyuk O., Terek O. Pobieranie wody przez rośliny *Carex hirta* L. w warunkach zanieczyszczenia gleby substancjami ropopochodnymi // Mat-ly III Ogólnopolskiej Młodzieżowej Konf. Nauk. «Młodzi naukowcy — Praktyce rolniczej» nt. «Wielofunkcjonalność obszarów wiejskich». Un-et Rzeszowski. — Rzeszów, 2007. — S. 182—185.
42. Korovetska H., Tsvilynyuk O., Terek O. Evaluation of crude oil contaminated soil on the proline end soluble sugars content in sedge (*Carex hirta* L.) plants // Studia Biologica. — 2009. — 3(2). — P. 115—122.
43. Sech O.K., Terek O.I., Troyan V.M. The increase of biological activity of abscisic acid and citocinins, proteins synthesis in maize meristematic cells under the low temperature stress // Proceedings of the Conference on Progress in Plant sciences from Plant Breeding to Growth Regulation. — Mosonmagyaróvár—Hungary, 1997. — P. 35—40.
44. Terek O.I. Endogenous Auxins and Gibberellins in Bean Plants // Plant Physiol. — Sofia, 1982. — VIII. — P. 28—31.
45. Terek O.I., Terek K.V. Biomonitoring of pollution of ecosystems by proceedings of the heavy metals with the help of physiological and biochemical plant indicators // Intern. Conf. of Environment and Informatist. — Budapest—Hungary, 1995. — P. 201—206.
46. Tsvilyniuk O. M., Terek O. I. Appearance of bulges on maize roots as affected by 6-benzylaminopurine and naphthylacetic acid // Biologia Plantarum. — 1996. — 38(1). — P. 33—37.

Рекомендує до друку Надійшла 04.05.2012 р.  
Л.І. Мусатенко

*О.І. Терек*

Львовский национальный университет  
имени Ивана Франко

**РАЗВИТИЕ УЧЕНИЯ Н.Г. ХОЛОДНОГО  
О ФИТОГОРМОНАХ ВО ЛЬВОВСКОМ  
НАЦИОНАЛЬНОМ УНИВЕРСИТЕТЕ  
ИМЕНИ ИВАНА ФРАНКО**

В хронологическом порядке рассматривается развитие учения академика Н.Г. Холодного о фитогормонах, природных и синтетических регуляторах роста растений на биологическом факультете Львовского национального университета имени Ивана Франко. Освещён вклад отдельных исследователей, преподавателей и аспирантов кафедры физиологии и экологии растений в развитие фитогормонологии.

*К л ю ч е в ы е с л о в а: фитогормоны, природные и синтетические регуляторы роста растений, Львовский национальный университет имени Ивана Франко.*

*О.І. Терек*

Ivan Franko National University of L'viv

**DEVELOPMENT OF M.G. CHOLODNY'S DOCTRINE  
OF PHYTOHORMONES IN IVAN FRANKO  
NATIONAL UNIVERSITY OF L'VIV**

Development of academician M.G. Cholodny's doctrine on phytohormones and natural and synthetic plant growth regulators at the Biology Faculty of National Ivan Franko University of L'viv is considered in chronological sequence. Contribution of individual scientists, professors and graduate students of Plant physiology and ecology department in development of phytohormonology is highlighted.

*Key words: phytohormones, natural and synthetic plant growth regulators, National Ivan Franko University of L'viv.*