

ЕВОЛЮЦІЯ ГОРМОНАЛЬНОЇ РЕГУЛЯЦІЇ У ГРИБІВ

У процесі еволюції живих систем виникнення гормонів, як вважають, пов'язано з диференціацією живої матерії, з відокремленням тканин і органів, діяльність яких повинна бути тонко координувана. Припускають, що вже давні одноклітинні організми використовували певні біологічно активні речовини для реалізації процесу міжклітинних взаємодій [1]. Деякі речовини такого роду, які володіли регуляторними функціями, могли діяти як на окремі клітини найпростіших, так і вже пізніше на клітини багатоклітинних організмів. Згодом вони стали виконувати функції гормонів [2]. Єдність походження гормонів у різних організмів підтверджується виявленням відомих гормонів тварин у клітинах найпростіших, грибів, нижчих та вищих рослин, де вони виконують функції регуляторів клітинного поділу, руху війок і вакуоль тощо [3]. Подібність гормональної системи мікроорганізмів, грибів, нижчих і вищих рослин дає підстави для ствердження, що фітогормони виникли ще у прокариот, а далі в процесі еволюції вони збереглися у всіх організмів, а у вищих рослин і тварин набули регуляторної ролі. У літературі досить поширена думка про те, що формування гормонального апарату різних груп організмів є результатом тривалої еволюції, пов'язаної з перетворенням окремих біологічно активних метаболітів у регуляторні гормональні речовини [4].

За даними палеонтологічних досліджень, гриби мають поліфілетичне походження від різних джгутикових і безджгутикових одноклітинних організмів [5]. Від останніх виникли, як вважають, зигоміцети, з яких виходять вищі гриби, від різноджгутикових водоростей — ооміцети. Достовірно перші гіфоподібні структури, які володіли апікальним ростом, були виявлені у пізньому докембрії: в неопротерозойських відкладеннях віком біля 600 млн років [6]. Починаючи з юрського періоду (230 млн років) викопні гриби становляться дуже схожими на сучасні форми [7]. Грибні організми, близькі сучасним, з'явилися вже дуже давно: спори, схожі на спори сапролегнієвих мають вік 185 млн років. Перший агариковий (шапковий) гриб був знайдений у 1994 році

у туринських відкладеннях середнього крейдового періоду (90–94 млн років назад). Існують дані, що процеси формоутворення й видоутворення у грибів носять переважно аллотопний характер та піддаються впливу екологічних ізолюючих механізмів. Припускають, що при виході рослин на сушу суттєве значення мали організми гетеротрофного блоку, в тому числі сапротрофні і симбіотрофні гриби [8, 9]. Дані палеомікології свідчать про дуже давнє походження грибних організмів, які в процесі еволюції не придбали досконалих пристосувань до зовнішнього середовища — виникнення справжніх органів і тканин. Це корелюється з еволюцією гормональної регуляції різних царств живого, яка йшла сумісно з еволюцією самих організмів.

Як вважають, хімічний вплив — давня форма взаємодії між клітинами багатоклітинних організмів, який здійснюється за допомогою продуктів обміну речовин, що виділяються в організмі. Це найбільш еволюційно старий спосіб регуляції в організмі. Інформація між клітинами може передаватися у формі потенціалу дії або шляхом зміни концентрацій хімічних речовин (іони, метаболіти) або особливих молекул — гормонів чи нейромедіаторів [10]. Г. Левінсон (1974) [11] припускає, що біосинтез поліізопреноїдних молекул, що є основою терпеноїдних та стероїдних гормонів, був можливий вже близько двох з половиною мільярдів років назад, так що ці речовини могли перейняти на себе функції феромонів і гормонів на досить ранніх рівнях еволюції. Такі функції гормонів ми як раз і спостерігаємо у грибів, як одних із самих найдавніших організмів: гормональна регуляція у грибів не має чіткої визначеності. Терпени і (або) стероїди виконують, наприклад, в організмах грибів функції феромонів, в організмах вищих рослин — роль гормонів, в організмах членистоногих вони можуть виконувати обидві вищеназвані функції.

Вчені підкреслюють, що біосинтез сполук, які здійснюють передачу інформації хімічним шляхом, а також регулюють ріст і відтворення живих організмів, дуже економічний: у багатьох видів, що знаходяться на різних рівнях філоге-

незу, повторюються всі або велика частина однотипних ферментативних реакцій. Тому гуморальна регуляція притаманна всім групам живих істот. У процесі еволюції тваринного світу механізми гуморальної регуляції поступово доповнювались більш складними і більш доскональними механізмами нервової регуляції функцій [10].

В Україні еволюційний напрямок у вивченні фітогормонів започаткував всесвітньо відомий вчений-фітогормонолог М. Г. Холодний, який розвивав концепцію походження гормональних речовин у рослинному організмі, підкреслюючи визначальну роль природного добору в процесі виникнення і становлення системи гормональної регуляції рослин. Він вважав, що вторинні метаболіти, які виявляли стимулюючий вплив на хід фізіологічних процесів, були вихідним матеріалом відбору швидкодіючих біологічно активних сполук з регуляторною функцією [12]. Деякі дослідники для пояснення ролі терпеноїдних сполук як речовин хімічної взаємодії в одноклітинних і багатоклітинних організмах використовують гіпотезу Холдейна, згідно з якою прямими попередниками гормонів є феромони [11].

У тварин гормональні функції є доволі визначеними та обмеженими, тоді як у рослин система фітогормонального сигналу є не дуже чіткою і часто зв'язана з фізіологічним станом або положенням цільової тканини і клітин. Тобто часто певна реакція може бути викликана декількома з фітогормонів або даний фітогормон може викликати декілька гормональних відповідей [1, 3]. В еволюційному відношенні це пояснюють тим, що фітогормони класифікуються як продукти вторинного метаболізму [12], а вторинний метаболізм характерний для клітин з низькою або неспеціалізованою активністю [1].

Цікаво відзначити, що деякі фітогормони мають структури, подібні до гормонів тварин. Наприклад, ауксини рослин подібні до триптаміну та серотоніну тварин, гібереліни — до кортикостероїдів, цитокініни — до циклічної АМФ тварин [4]. Аналізуючи подібність хімічної структури фітогормонів і гормонів тварин, можна зробити припущення щодо подібності і механізму дії цих речовин у таксономічно різних груп організмів. Фітогормони, як і гормони тварин, проявляють регуляторні функції у дуже низьких концентраціях (10^{-5} – 10^{-13} моль/л) і не беруть участь безпосередньо у тих біохімічних перетвореннях, які ними викликаються. Однак дія гормонів на рос-

лини (мг/кг) стає помітною при дозах, на порядки менших у порівнянні з тваринами і їх гормонами, тому вміст фітогормонів у рослин нікчемний [13].

Рослини здатні продукувати ряд гормонів тварин — жіночі та чоловічі гормони ссавців — естрогени і андрогени. Вважають, що функцією цих гормонів у рослинах є запобігання поїданню рослин ссавцями. За іншою гіпотезою, статеві гормони ссавців у рослин можуть утворюватися випадково, як продукти метаболізму, що приводять до синтезу важливіших стеролів рослин, роль яких пов'язана з процесами розвитку, цвітіння та проявом статі у рослин [14]. Так, у насінні та пилку фінікової пальми виявлено естрон, насінні яблуні — естріол, пилку сосни — тестостерон. У тварин гормональна система ретельно збалансована, тому екзогенне надходження статевих гормонів може серйозно впливати на розмноження, в тому числі людини.

У рослинах у деяких випадках містяться не самі гормони тварин, а близькі сполуки, які у рослинному організмі імітують дію гормонів тварин. Так, із коренів рослини родини бобових *Pueraria mirifica* виділено мірестрол, структура якого близька до жіночого гормону естрогену. Ця сполука при пероральному вживанні викликає аборт у вагітних жінок. Достовірні докази гормональної взаємодії між рослинами та тваринами отримано при дослідженні відкритих в рослинах ювенільних гормонів та тваринних гормонів лінійня (фітоекдизони). У метаморфозі комах гормони необхідні для регуляції онтогенезу, який охоплює кілька стадій за участю цих гормонів — від личинки до дорослої особини (імаго). У рослинах ювенільні гормони синтезуються як засіб самозахисту від комах, оскільки вони здатні затримувати розвиток комах, а іноді — спричиняти їх загибель [15].

Вперше цей факт був встановлений чеським вченим Карелом Слама, який культивував на фільтрувальному папері клопа безкрилого (*Pyrrhocoris apterus* L.) і виявив, що метаморфоз комах порушений — личинки клопа не можуть завершити перетворення у дорослу особину на стадії лялечки. З'ясувалось, що у хвойному дереві, із якого був виготовлений фільтрувальний папір — бальзамічний піхті (*Abies balsamea*) міститься структурний аналог ювенільного гормону — ювабін, який вибірково діє саме на цю комаху. Ювенільні гормони були також виділені

із рослин *Cedrus deodara*, *Vetiveria zizanioides*, *Ocimum basilicum*, *Ageratum conyzoides* [16].

Можливість здійснювати контроль за ростом комах за допомогою подібних речовин використовують при тестуванні синтетичних інсектицидів. У рослинах виявлено близько 50 речовин, що проявляють активність гормонів линяння і порушують нормальний метаморфоз комах. Наявність в рослинах фітоекдизонів — це, можливо, захисний механізм, який був вироблений рослинами на певному етапі еволюції до появи або на початку розвитку покритонасінних. У теперішній час фітоекдизони виявлені у квіткових та голонасінних рослинах, папоротях, грибах, мохах. Припускають, що комахи, які з'явилися у порівнянні з рослинами на більш пізніх етапах еволюції, почали використовувати їх як гормональний фактор розвитку, а підвищений синтез фітоекдизонів у давніх папоротей і голонасінних первісно представляв захисний механізм від поїдання комахами-фітофагами [16].

Зараз відомо, що гриби, на відміну від рослин та тварин, не синтезують специфічних (власних) гормонів, хоча є, безперечно, унікальними продуцентами фізіологічно активних речовин широкого спектра дії [17]. Вони продукують фітогормони, і є відомості більше ніж про 100 видів грибів з різних таксономічних груп, здатних продукувати гормони рослин всіх основних груп. Існуючи дані свідчать про те, що більшість відомих грибів-продуцентів фітогормонів є фітопатогенами [16]. Рослинні гормони, які синтезують гриби цієї екологічної групи, беруть участь у процесах фітопатогенезу і регуляції взаємовідносин паразита і рослини-хазяїна. Гриб-паразит за допомогою фітогормонів змінює гормональний статус рослини-хазяїна, чим забезпечує для свого росту та розвитку більш сприятливі умови [4].

Роль фітогормонів, які синтезуються сапротрофними і мікоризними грибами, не зовсім з'ясована. Вважають, що мікоризні гриби, тісно пов'язані в життєвому циклі з рослинами, мають підвищену здатність утворювати ці речовини [4, 16]. При мікоризному симбіозі взаємовідносини між грибом і рослиною мають двобічний гормональний характер: рослини виділяють велику кількість речовин, які впливають на ріст і морфогенез мікоризних грибів (вуглеводи, цитокініни, М-фактор, ІОК, жасмонова кислота), і в той же час гриби виділяють метаболіти з рістрегулюючою активністю (гібереліни, ІОК, ети-

лен, вітаміни, ферменти та ін.). Також відмічено, що мікоризні гриби і рослини здатні взаємно регулювати проникність мембран і мінеральний обмін [18]. Щодо сапротрофних грибів, то існує думка, що гормони росту, які виділяються грибами, стимулюють швидкий ріст рослини у довжину. Стеблини витягуються і під тяжкістю власної ваги рослини вилягають, в результаті чого рослина стає більш уразливою і доступною для сапротрофних грибів. Така дія притаманна, наприклад, відомому грибу *Gibberella fujikuroi*, який здатний синтезувати у значній кількості різні види гіберелінів [19].

Більшість грибів-продуцентів фітогормонів є представниками класу *Hyphomycetes*, але знайдені вони і у представників класу *Basidiomycetes*, порядків: *Aphyllorphorales*, *Boletales*, *Agaricales*, *Sclerodermales*, *Hymenogastrales*, *Uredinales*, *Ustilaginales* [4, 20].

З'ясовано, що гриби синтезують дуже різноманітні органічні сполуки, серед яких значне місце займають такі фізіологічно активні речовини як ферменти, антибіотики, токсини, фітогормони, вітаміни. Цікаво, що гриби здатні синтезувати ці речовини в кількостях, що в 100–1000 разів перевищують їх вміст у вищих рослинах [17, 21]. Однак встановлено, що фітогормони у міцелії і базидіомах вищих грибів знаходяться у вільній і зв'язаній формах. Вчені припускають, що кон'югація фітогормонів у грибів є пристосувальним механізмом для нейтралізації їх вільних форм, які не потрібні для росту в окремі стадії розвитку грибів. Наприклад, відмічено надзвичайно низький рівень ендогенних фітогормонів у вегетативному міцелії *Pleurotus ostreatus* [4]. Можливо, дійсно, вони там не потрібні. Це можна встановити експериментально через дію екзогенних факторів (фітогормонів) на ріст вегетативного міцелію і визначити їх роль на різних стадіях онтогенезу грибів.

Інтерес до вивчення біосинтезу і ролі фітогормонів у вищих базидіальних грибів пов'язаний, по-перше, не лише з великим загальнонауковим інтересом до питань гормональної регуляції життя різних живих організмів але й має значення для подальшого розвитку грибних біотехнологій у сучасному грибівництві і збільшення продуктивності їстівних грибів, а, по-друге — у галузях, пов'язаних з отриманням лікарських препаратів із вищих грибів.

Якщо прийняти гіпотезу про спільне еволюційне походження гормонів у різних груп ор-

ганізмів, то можна припустити, що фізіологічна дія різних гормонів буде проявлятися однаково. Можливо спільні гормони навіть різних Царств живого (рослин, тварин та грибів) проявляють однаковий вплив на ріст та розвиток організмів.

У рослин більшість фізіологічних процесів, в першу чергу ріст, формоутворення і розвиток, регулюються гормонами. Функції фітогормонів не обмежуються тільки регуляцією росту, вони здатні контролювати і управляти практично повністю метаболізмом рослин в онтогенезі. Гормони беруть участь у процесах формування статі, старінні, переходу до стадії спокою, транспорту речовин, передаванні сигналів про зміну параметрів зовнішнього середовища, адаптації рослин до стресових дій, регуляції процесів синтезу органічних сполук та їх розпаду [3].

У процесі наших досліджень щодо росту та розвитку грибів роду *Pleurotus* було визначено, що фітогормони здатні впливати на практично всі фізіологічні процеси у грибів. Так, показано, що гормони групи ауксинів прискорюють утворення примордіїв та збільшують урожайність грибів [22]. Гормони групи гіберелінів збільшують швидкість радіального росту міцелію, викликають розтягнення клітин, прискорюють утворення примордіїв та збільшують їх кількість [23]. Гормони групи цитокінінів скорочують лаг-фазу росту міцелію, збільшують швидкість радіального росту, але не впливають на стадію утворення примордіїв та їх кількість [24]. Комп-

лексні стимулятори росту, такі як фумар і біогумат, чинять більш широку дію на ріст та розвиток грибів роду *Pleurotus*: скорочують лаг-фазу росту міцелію, збільшують швидкість росту, викликають інтенсивний поділ клітин, прискорюють утворення примордіїв та позитивно впливають на стадію плодоношення [25]. Крім того, в умовах глибинного культивування гіберелін та біогумат сприяють збільшенню біомаси та інтенсифікують синтетичні процеси у міцелії [26].

Висновки

Аналізуючи вплив фітогормонів на фізіологічні процеси у рослин і порівнюючи з впливом гормонів у тваринному і грибному організмах, можна відмітити їх подібність. Є багато спільного у тих функціях, що виконують гормони у грибному і рослинному організмі. І це, ймовірно, пов'язано, в першу чергу, зі спільним еволюційним походженням гормональної регуляції у різних груп організмів. Роль фітогормонів у грибних організмах чітко не визначена, хоча аналізуючи дані дослідників, можна припустити, що ці біологічно активні речовини беруть участь у певних фізіологічних процесах у грибах. Практична спрямованість ролі фітогормонів у грибах полягає в тому, що регулятори росту рослин можуть бути застосовані у грибних біотехнологіях для підвищення ефективності біосинтетичних процесів та урожайності їстівних грибів, що штучно культивуються.

ЛІТЕРАТУРА

1. Neumann K.-H., Imani J., Kumar A. Plant Cell and Tissue Culture — A Tool in Biotechnology. Ch. 11. Phytohormones and Growth Regulators. — Springer Berlin Heidelberg, 2009. — P. 227–233.
2. Полевой В. В. Фитогормоны. — Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1982. — 248 с.
3. Медведев С. С. Физиология растений. — СПб.: Изд. С.— Пет. ун-та, 2004. — 336 с.
4. Ситник К. М., Мусатенко Л. І., Васюк В. А., Веденічева Н. П., Генералова В. М., Мартин Г. Г. Гормональний комплекс рослин і грибів. — Київ, 2003. — 186 с.
5. Stubblefield S. P., Taylor D. L. Recent advantages in palaeomycology // *New Phytologist*. — 1988. — 108. — P. 3–25.
6. Катарыгин И. В., Снигиревская Н. С. Палеонтологические свидетельства о происхождении основных таксономических групп грибов // *Микология и фитопатология*. — 2004. — 38, № 5. — С. 15–31.
7. Redecker D., Kodner R., Graham L. E. Palaeoglomus grayi from the Ordovician // *Mycotaxon*. — 2002. — 84, № oct–dec. — P. 33–37.
8. Змитрович И. В., Спиринов В. А. Экологические аспекты видообразования у высших грибов // *Вестник экологии, лесовед. и ландшафтовед.* — 2006. — № 6. — С. 44–68.
9. Дьяков Ю. Т. Введение в генетику грибов. — М.: Изд. центр «Академия», 2005. — 304 с.
10. Бакл Дж. Гормоны животных. Пер. с англ. — М.: Мир, 1986. — 88 с.
11. Левинсон Г. Терпеноидные феромоны и гормоны: их эволюция и биосинтез // *Успехи химии*. — 1974. — 43, № 1. — С. 181–195.
12. Холодный Н. Г. Фитогормоны: (Очерки по физиологии гормональных явлений в растительном организме) .— К.: Изд-во АН УССР, 1939. — 265 с.
13. Романов Г. А. Рецепторы фитогормонов (Обзор) // *Физиол. раст.* — 2002. — 49, № 4. — С. 615–625.

14. Иванов В. Д. Феромоны насекомых // Сорковский образоват. журнал. — 1998. — № 6. — С. 29–34.
15. Исаенко В. М., Войціцький В. М., Бабенюк Ю. Д. Екологічна біохімія. — К.: Книжкове вид-во НАУ, 2005. — 440 с.
16. Саловарова В. П., Приставка А. А., Берсенева О. А. Введение в биохимическую экологию. — Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2007. — 159 с.
17. Билай В. И. Основы общей микологии. — К.: Вища школа, 1989. — 392 с.
18. Godola G. Regulation of micorhizal infection by hormonal factors produced by hosts and fungi // *Experimenta*. — 1991. — 47, № 4. — P. 331–340.
19. Bruckner B., Blechschmidt R. Die microbiologische synthese von gibberellinen // *J. Basic. Microbiol.* — 1986. — 26, № 8. — P. 483–499.
20. Radic N., Injac R., Strukelj B. Sulphur Tuft Culinary — Medicinal Mushroom, *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murril: Bioactive Compounds and Pharmaceutical Effects (Review) // *Int. J. of Med. Mushrooms*. — 2009. — 11, № 2. — P. 103–116.
21. Song C. H. Growth stimulation and lipid synthesis in *Lentinus edodes* // *Mycologia*. — 1989. — 81. — P. 514–522.
22. Кузнецова О. В. Вплив стимуляторів росту на розвиток вегетативного міцелію *Pleurotus ostreatus* (Jacq. Fr.) Kumm. // *Біотехнологія*. — 2011. — 4, № 3. — С. 82–89.
23. Kuznetsova O. V., Zakolesnyk N. V. The influence of phitohormone — gibberellin on the ontogenesis of edible and medicinal oyser mushroom (*Pleurotus ostreatus* (JACQ.: FR) KUMM.) // *Proceedings of the III International young scientists conference «Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution»*, 15–18 May, 2007. — Odesa, 2007. — P. 90.
24. Кузнецова О. В., Василенко О. Ю. Использование стимуляторов роста в процессе культивирования высших базидиомицетов // *Тезисы докладов III съезда микологов России «Современная микология в России»*, 10–12 октября 2012 г. — М.: Национальная академия микологии, 2012. — 3. — С. 361–362.
25. Кузнецова О. В., Малиновская Н. В., Герасименко В. О. Влияние комплексного стимулятора роста нового поколения на морфогенез *Pleurotus ostreatus* // *Вісник укр. тов-ва генетиків і селекціонерів*. — 2011. — 9, № 2. — С. 227–231.
26. Кузнецова О. В. Влияние стимуляторов роста на синтез биологически активных веществ высшими базидиомицетами // *Успехи медицинской микологии*. — 2013. — 11. — С. 349–352.

KUZNETSOVA O.V., VLASENKO K.M.

Ukraining State chemical-technology University,

Ukraine, 49005, Dnipropetrovsk, Gagarina str., 8, e-mail: Olga_59k@mail.ru

EVOLUTION HORMONAL REGULATION IN FUNGI

Aims. Analyze literature data on the evolution of hormonal regulation in different groups of organisms: plants, animals, fungi. Identify possibilities for the use phytohormones for regulate the growth and development of higher fungi. **Results.** Fungal organisms have very ancient origin, so the evolution is not acquired perfect adaptations to the environment — the origin of true organs, tissues. Mushrooms do not synthesize specific (own) hormones. They produce phytohormones in quantities 100–1000 times higher than their content in higher plants. However, hormonal regulation in fungi has no clear definition. According to common evolutionary origin of hormones in different groups of organisms: plants, animals, fungi,— suggests that the physiological action of various hormones will manifest the same. In the course of our studies on the growth and development of fungi of the genus *Pleurotus* it was determined that plant hormones can influence almost all physiological processes in fungi, plants like: radial growth rate, tension and division of cells, biomass accumulation, biosynthetic processes, productivity and more. **Conclusions.** There are many similarities in those functions that perform the hormones in the plant and fungi organisms. This is probably due, primarily, with a common evolutionary origin of hormonal regulation in different groups of organisms. The practical orientation of the role of phytohormones in mushrooms is that plant growth regulators can be used in fungal biotechnology to improve the efficiency of biosynthetic processes and yield of edible fungi artificially cultivated.

Keywords: evolution, fungi, hormonal regulation, phytohormones, genus *Pleurotus*.