***Гормональна система рослин***

Фітогормони утворюються в процесі обміну речовин рослин і в дуже малих кількостях мають значний регуляторний і координуючий вплив на фізіологічні процеси в різних органах рослини. Розрізняють стимулятори і інгібітори росту. Проте один і той же гормон може стимулювати один процес і інгібувати інший, а стимулятори росту, застосовані в надоптимальних дозах, здатні пригнічувати ростові процеси. Гормони поліфункціональні, тобто включають цілі фізіологічні програми.

***Ауксини***

Головним представником ауксинів в рослинах є індолил-3-оцтова кислота (ІОК), її кількість в рослинах коливається від 1 до 100 мг/кг сирої маси. Вона синтезується з триптофану у верхівці (апіксі) пагону, а також зародках, сім'язачатках і сім'ядолях. Рух ауксину в стеблі і корені полярний. Руйнується необоротно ІОК-оксидазою або переходить в неактивний стан, утворюючи комплекси з сахарами або амінокислотами.

*Фізіологічні ефекти ауксинів*: 1)Ауксин стимулює ***розтягування*** клітин: ІОК активує протонну помпу в плазмалемі, що призводить до закислення і розтягування клітинної стінки і тим сприяє росту клітин розтягуванням.

2) Ще один ефект ауксинів - ***атрагуючий***. Клітини меристеми "привертають" до себе поживні речовини: сахарозу, амінокислоти, нуклеотиди, неорганічні іони, воду і ін. Атрагуючий ефект виявляється в зоні активного поділу клітин.

3) Спільно з цитокінінами ауксини викликають ***поділ клітин***, який також відбувається в певних клітинах апекса пагону.

4) З розтягуванням клітин в субапікальному районі пов'язані складніші явища – ***тропізми*** (рухи рослин).

5) Під дією ауксину формуються провідні пучки (переважно ксилема), оскільки стеблу необхідний приток поживних речовин від кореня.

6) У пазухах листя створюються сприятливі умови для закладки і розвитку бічних пагонів (бруньок). Проте, у більшості рослин бічні пагони не розвиваються поки головний пагін активно росте. Пригнічення росту бічних бруньок на користь апікальної меристеми називається ***апікальним домінуванням***. Якщо видалити верхівку пагону, ріст бічних пагонів активізується.

7) Ауксин впливає і на кореневу систему. Оскільки велика кількість ауксинів є сигналом про ріст пагонів, для забезпечення їхнього росту рослина повинна утворити більше коріння. Обробка ауксинами викликає закладку додаткового коріння на стеблі і бічного коріння на головному корені (***різогенез***). Цим ефектом часто користуються в сільському господарстві, обробляючи живиці, які важко вкорінюються розчинами ауксинів.

Стимуляція розвитку безнасінних плодів - один з відомих фізіологічних ефектів ауксинів. Атрагуючий ефект ауксинів призводить до того, що чим більше насіння утворилося в плоді (тобто чим більше синтезується ауксинів), тим краще плід забезпечується поживними речовинами. Обробляючи безнасінні плоди розчином ауксину, можна створити у рослини "ілюзію", що насіння в них є, туди прямують поживні речовини і це стимулює розвиток плодів.

Якщо ауксинів дуже багато, то починається синтез гормону-антагоністу - етилену. Етилен пригнічує ріст пагонів в довжину, сприяє опаданню листя, інгібірує ріст головного кореня. Ця властивість дозволила використовувати синтетичний ауксин - 2.4-Д - як гербіцид, що селективно вбиває дводольні.

***Цитокініни***

Цитокініни є похідними аденину і утворюються в апикальній меристемі кореня. Багато цитокінінів в насінні, яке розвивається, і плодах.

Якщо ауксин транспортується по рослині зверху вниз і активно, а цитокінін - від низу до верху і пасивно з ксилемним струмом.

*Фізіологічні ефекти*: 1) **Атрагуючий ефект**. Кінчик кореня для свого росту потребує поживних речовин. Мінеральних солей і води біля кореня в достатку, тому необхідно "притягати" продукти фотосинтезу: цукри, амінокислоти і ін. Цей ефект виявляється в зоні поділу (тобто в апікальній меристемі) кореня.

Іноді цитокініни називають гормонами "омолоджування" рослинних тканин. Якщо обробити цитокініном лист, підготовлений до листопада, він ще довго залишатиметься зеленим. Цитокинін не дає листу загинути від виснаження, притягаючи і утримуючи в тканинах поживні речовини.

2) Цитокинін і **диференціювання клітин**. У зоні диференціювання кореня цитокініни сприяють утворенню провідної системи. Оскільки корінь потребує продуктів фотосинтезу, які по рослині розносить флоема, цитокініни викликають утворення переважно елементів флоеми.

 3) Підвищена концентрація цитокінінов говорить рослині про благополучний розвиток кореневої системи. Це означає, що немає необхідності в новому корінні. Тобто цитокініни **пригнічують ріст бічного коріння**.

4) З іншого боку, потрібні пагони, які утворять нове листя і дозволять краще забезпечувати коріння. Під дією цитокінінів починають рости бічні бруньки на пагонах. Таким чином, цитокініни **знімають апікальне домінування**, викликане ауксинами.

Ауксини і цитокініни - антагоністи в процесі регуляції розвитку бічних бруньок. Проте, в іншому процесі - клітинних поділах - вони синергісти (тобто їх сумісна дія посилюється).

5) Характерною є реакція продихових клітин на цитокінін: якщо вода поступає в лист з кореня (тобто збагачена цитокінінами), **продихи відкриваються**. Якщо вода поступає з інших органів, вона бідна цитокінінами (багата абсцизовою кислотою) і відбувається закривання продихів.

6) Цитокиніни сприяють росту безнасінних плодів. При додаванні цитокінінов ззовні, рослина вважає, що в безнасінному плоді зародки є і виявляється атрагуючий ефект.

 ***Гібереліни***

В даний час відомо більше 110 гіберелінів кислої і нейтральної природи. Найбільш відомим і поширеним гібереліном є гіберелова кислота (ГК). Гібереліни є тетрациклічними дітерпеноїдами і синтезуються з ацетилкоензиму А в листі (можуть і в корінні).

Фізіологічні ефекти гіберелінів: 1) Діють гібереліни перш за все на **інтеркалярні меристеми,** розташовані в безпосередній близькості від вузлів, до яких прикріплене листя, викликаючи їх **розтягування.** Чим більша площа листа, тим довше міжвузля під ним. Це означає, що крупний зелений лист проводить гібереліну більше і подає могутніший сигнал в інтеркалярну меристему. Клітини активніше діляться і розтягуються там, де більше гібереліну, міжвузля під крупним листом виявляється довшим, що сприяє формування листової мозаїки.

Дещо складніше фізіологічна відповідь на гіберелін у розеткових рослин. На початку сезону вони утворюють прикореневу розетку листя. Не дивлячись на крупні розміри листя, міжвузля між ними не збільшуються. Гібереліновий сигнал прямує до верхівки пагону, і коли він перевищує деякий поріг, ця меристема починає утворення суцвіть. У суцвіттях розеткових рослин листя поступається в розмірах прикореневим, але міжвузля на квітковому пагоні набагато довше. Це обумовлено гібереліновими сигналами, що поступають в інтеркалярні меристеми з нижче лежачого листя розетки.

Біосинтез гіберелінів можна подавити за допомогою деяких *ретардантів* (один з таких агентів - паклобутразол). Якщо при вирощуванні високорослих сортів вчасно провести обробку ретардантом, то вийдуть "штучні карлики" (хризантема, каланхое і ін.).

2) **Атрагуючий ефект** гіберелінів має місце при проростання зерна. Краще всього цей процес вивчений у злаків (ячменю, жита, пшениці), оскільки має важливе практичне значення для виробників пива.

Гібереліни стимулюють проростання не тільки насіння злаків, але і інших рослин. У соняшнику і гарбуза ці гормони запускають гідроліз запасних жирів і їх окислення до сахарів, у бобів мобілізують гранули запасних білків і т.д. Саме тому гібереліном рекомендують обробляти насіння, бульби і цибулини перед посадкою: збільшується % проростання, ріст стає активнішим.

Ще один приклад атрагуючої дії гіберелінів - стимуляція розвитку безнасінних плодів. Особливе це важливо при вирощуванні безкісточкових сортів винограду. Якщо застосувати гіберелін, ягоди виходять крупнішими і урожай зростає.

3) За допомогою гібереліну можна викликати зміну статі у рослин.

 4) Гіберелін стимулює цвітіння короткоденних рослин.

***Абсцизова кислота***

Вона синтезується в старіючому листі і кореневому чохлику двома шляхами: з мевалонової кислоти або шляхом розпаду каротиноїдів. Транспортується по судинах і ситовидних трубках у всіх напрямках.

*Фізіологічні ефекти*: Абсцизова кислота (АБК) гальмує ріст рослин і є антагоністом стимуляторів росту.

## 1) АБК- гормон **осмотичного стресу**. Вона з'являється в клітині у відповідь на зміну стану води (водний дефіцит), викликану посухою або охолоджуванням. У клітині підвищується концентрація осмотично активних речовин: амінокислоти оксипроліну, сахарози і інших низькомолекулярних речовин. Осмотичний тиск збільшується, а це перешкоджає втраті води. Якщо в навколишньому середовищі є вода, вона починає активніше поступати в клітину. Окрім цього в клітинах з'являється невеликий білок осмотин, здатний утворити особливо багато водневих зв'язків з водою. У відповідь на АБК в клітці синтезуються поліаміни (спермідин, путресцин). Ці речовини мають позитивний заряд за рахунок протонованих атомів азоту. Молекули ДНК і РНК заряджені негативно, тому вони легко асоціюють з молекулами поліамінів. Комплекси нуклеїнових кислот з поліамінами стійкіші до зневоднення. Синтез нової ДНК і РНК під дією АБК припиняється, клітина переходить в стан спокою.

2) Щоб боротися з водним дефіцитом, потрібно перш за все закрити продихи. Дійсно, АБК за 10-15 хвилин **закриває продихові щілини** у самих різних рослин. Водний дефіцит може спостерігатися не в листі, а в корінні. Тоді корінь подає сигнал через АБК і продихи закриваються. У сильну посуху рослина скидає старе (нижнє) листя, прагнучи позбавиться зайвої випарювальної поверхні. В цьому випадку АБК відповідає за листопад.

3) При водному дефіциті повинні зупинитися процеси росту (адже на 95-98 % органи рослин складаються з води). АБК **пригнічує розтягування клітин**, викликане ауксином і припиняє транспорт самого ауксину.

4) АБК викликає перехід рослини в стан **фізіологічного спокою**, коли не спостерігається видимого росту. Але поділ клітин все одно відбувається. Мерістеми продовжують працювати. В результаті на насиченому АБК пагоні розвиваються бруньки - пагони майбутнього року. АБК продовжує діяти на бруньки на протязі всього літа. Закінчується її дія у різних рослин в різний час. У дерев помірної зони дія АБК припиняється в зимові місяці і починається видимий ріст. Тому в другій половині зими бруньки охоче розпускаються, якщо перенести рослини в тепле приміщення..

5**) Регуляція спокою насіння.** Найглибший фізіологічний спокій - це спокій насіння, який може продовжуватися десятками років.

Глибина підсушування насіння і концентрація АБК, що накопичується в ньому, у різних видів різниться. Так, насіння лісових рослин (проліски, галантуси і ін.) практично не зневоднене і не пристосоване до сильного підсушування. Накопичена АБК діє впродовж всього літа і часто восени, заважаючи їм проростати. У степових і пустинних рослин (ковили, тюльпани) насіння всихає дуже сильно, а АБК руйнується лише після сезону дощів і зимової прохолоди. Особливо багато АБК накопичується в зрілому насінні піонів, гльоду, вовчого лика. Що б запустити процеси її руйнування доводиться двічі охолоджувати насіння. Для надійного отримання сходів рекомендується збирати злегка недостигле насіння - вміст АБК у ньому нижчий за повністю достигле насіння.

Деякі рослини "видаляють" АБК з насіння за допомогою весняних талих вод. Щоб проростити таке насіння досить промити його проточною водою. У більшості культурних рослин (горох, пшениця, жито) період дії АБК дуже короткий і досить надати зародку вологу, як АБК руйнуватиметься, і насіння піде в ріст. Особливо неприємно це явище в сезон осінніх дощів, коли на промоклих колосах (або в бобах) починається проростання насіння.

6) АБК і **форма листя**. Багато водних рослин після того, як досягнуть поверхні води, розвивають листя принципово відмінні від водних. Умови повітряного середовища посушливіші, ніж умови під водою. Тому як тільки точка росту з’являється над водою, в ній підвищується вміст АБК. Меристема починає утворювати надводне листя. Якщо помістити рослину в акваріум з розчином АБК, меристема вирішить, що її "вийняли" з води і почне утворювати повітряне листя.

***Етилен***

Газ етилен синтезується з метіоніну або шляхом відновлення ацетилену і відрізняється від інших гормонів дуже великою летючістю. Утворюється в плодах, насінні, квітках, корінні, тобто його здатні синтезувати всі тканини покритонасінних. Проте в найбільшій кількості етилен утворюється в старіючих або дозріваючих тканинах.

*Фізіологічні ефекти*: 1) Виділення етилену тісно пов'язане з механічною дією на клітини рослин. Коли на шляху проростка з'являється **механічна перешкода** (камінь), проросток виділяє більше етилену, ріст в довжину припиняється і починається потовщення. Проросток прагне подолати перешкоду, підсиливши тиск або змінивши орієнтацію в просторі, щоб обігнути камінчик.

2)Реакція рослин на дотик є наслідком синтезу етилену.

3) Етилен **сприяє загоєнню ран** у рослин, які утворюють судини, що містять латекс (натуральний каучук). Якщо рослину пошкодити, на поверхню виступає латекс, який під дією етилену швидко твердне і закупорює місце пошкодження. Латекс склеює спори грибів і бактерій, застигає в ротовому апараті комах.

4) Під дією етилену активізується особлива тканина **раньова перидерма**. Утворюється пробковий камбій, який утворює шар суберінізованої пробки, що відокремлює здорову (живу) тканину від хворої (мертвої). Пробка високо гідрофобна, що дозволяє ефективно присікти розповсюдження грибів і бактерій, які потрапили в рану, оберігає здорову тканину від надмірного випаровування.

5) **Регуляція листопада** в помірних широтах. При обпаданні листя утворюється дуже багато відкритих ранок в місцях прикріплення. Щоб лист відокремився без шкоди для цілої рослини, в його основі формується віддільний шар. Його робота практично ідентична роботі раньової перидерми. Місце майбутнього пошкодження закривається пробкою, тканина, що розміщена вище, розрихлюється і стає неміцною, лист обпадає. Що б розрихлити клітинну стінку, в неї виділяються пектинази. При розщепленні пектину вивільняються фізіологічно активні речовини - олігосахарини, які стимулюють подальше розм'якшення клітинних стінок. Листя, яке готується до листопаду, передає сполуки азоту і вуглеводи іншим частинам рослини. Хлорофіл руйнується, і лист жовтіє. У тканинах накопичуються шкідливі речовини, які будуть видалені з рослини листопадом.

6) **Формування і дозрівання плодів**. На поверхню приймочки потрапляють пилкові зерна, вони починають проростати і механічно тиснути на провідникову тканину стовпчика, що б досягти насіннєвих зачатків, захованих в глибині маточки. Природно, що при проростанні пилку тканини стовпчика починають виділяти етилен.

Різні частини квітки по-різному відповідають на сигнал етилену. Так, всі органи, що привертали комах-запилювачів або відмирають, або міняють забарвлення. Тичинки при дії етилену в'януть, а зав'язі починають активно рости, привертаючи нові поживні речовини.

Особливо важливий етилен на останньому етапі дозрівання соковитих плодів. Плід зупиняється в рості, клітини плоду починають виділяти в апопласт пектинази - плоди стають м'якими. В ніжках плодів активізується віддільний шар і утворюється раньова перидерма, міняється рН - плоди стають менш кислими, міняється їх забарвлення із зеленого на жовтіше або червоніше.

Раніше інших дозрівають і обпадають пошкоджені плоди. Механічний стрес викликають птахи, личинки комах або фітопатогенні гриби. Рослина прагне відкинути неякісний плід, щоб решта плодів виявилася по можливості здоровою.

Властивість етилену прискорювати дозрівання плодів широко використовують. При транспортуванні важливо, щоб плоди залишалися міцними і зеленими. Для цього їх перевозять в провітрюваній тарі, оберігаючи плоди від механічних пошкоджень, що викликають синтез етилену.

7) **Біотичний стрес**. Найпоширеніший з механічних стресів викликають травоїдні тварини. У відповідь на обробку етиленом в листі багатьох рослин починається синтез токсичних речовин, що перешкоджають поїданню біомаси.

До гормоноподних речовин відносять також брасиностероїди, фузікокцини, саліцилову і жасмонову кислоти і інші сполуки..