

doi: <https://doi.org/10.15407/dopovidi2018.09.097>

УДК 606:615.322:631:871

**Н.П. Веденичева, Г.А. Аль-Маали,
Н.А. Бисько, Н.Н. Щербатюк, И.В. Косаковская**

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев

E-mail: vedenicheva@ukr.net

Особенности роста и содержание эндогенных цитокининов в мицелиальной биомассе базидиевых грибов *Hericium coralloides* и *Fomitopsis officinalis* в культуре *in vitro*

Представлено членом-корреспондентом НАН Украины Е.Л. Кордюм

*Проанализированы динамика роста и особенности аккумуляции эндогенных цитокининов в мицелиальной биомассе лекарственных базидиевых грибов *Hericium coralloides* и *Fomitopsis officinalis* на различных этапах культивирования *in vitro*. Установлен видоспецифический характер динамики отдельных форм цитокининов. Максимальное содержание этих гормонов у *H. coralloides* зафиксировано в фазу интенсивного роста, замедление ростовых процессов происходило на фоне постепенного снижения их уровня. У *F. officinalis* четкой зависимости между нарастанием мицелиальной биомассы и аккумуляцией цитокининов не обнаружено. Выявленные в процессе роста мицелиальной биомассы изменения в характере накопления эндогенных цитокининов рассматриваются в качестве косвенного свидетельства участия этих фитогормонов в регуляции роста и развития базидиевых грибов.*

Ключевые слова: цитокинины, рост, базидиевые грибы, мицелиальная биомасса.

Цитокинины представляют класс растительных гормонов широкого спектра действия. Они контролируют клеточное деление, донорно-акцепторные взаимоотношения и поглощение питательных веществ в тканях, стимулируют образование и активность верхушечных меристем стебля, ингибируют рост и разветвление корневой системы, задерживают старение листьев при экзогенном нанесении, участвуют в регуляции прорастания семян и формирования реакции на стрессы, а также других разнообразных проявлений жизнедеятельности растений. Подавляющее большинство исследований функционирования цитокининов как гормонов выполнено на растительных объектах. Применение молекулярно-генетических методов позволило достичь значительного прогресса в понимании путей их биосинтеза и метаболизма, механизмов рецепции и передачи цитокининовых сигналов, дальнего и ближнего транспорта. У высших сосудистых растений цитокинины, выполняя функции сигналь-

© Н.П. Веденичева, Г.А. Аль-Маали, Н.А. Бисько, Н.Н. Щербатюк, И.В. Косаковская, 2018

ных молекул, передают информацию об изменяющихся условиях внешней среды на геном, запуская формирование ответа в виде синтеза соответствующих белков [1]. Цитокинины в форме свободных оснований или их конъюгатов, а также в составе тРНК обнаружены практически у всех живых существ: бактерий, низших и высших растений, грибов, нематод, насекомых, животных и людей. Предполагают, что первоначальная функция этих молекул, зафиксированная эволюционно, состояла в улучшении трансляции белка в рибосомах, поскольку они модифицировали 3'-конец антикодона тРНК. Не исключено, что выполнять регуляторную роль цитокинины начали только у наземных растений, тогда как у менее эволюционно развитых организмов и особенно у представителей других царств они являются всего лишь продуктами метаболизма [2].

Грибы относят к отдельному царству живых существ, в клеточной структуре и метаболизме которых присутствуют черты как растений, так и животных. Цитокинины найдены у многих видов грибов [3]. Достаточно детально исследовано участие этих гормонов во взаимодействии между растением-хозяином и фитопатогенными организмами при грибных инфекциях. Тем не менее функциональная роль цитокининов в организме гриба до сих пор остается невыясненной. В отдельных работах сообщалось о влиянии экзогенных цитокининов на развитие микро- и макромицетов. В частности, кинетин усиливал рост мицелия микроскопических грибов *Rhizopus oryzae* [4] и *Mucor indicus* [5]. Кинетин также позитивно влиял на размеры шляпки и длину ножки *Pleurotus ostreatus* [6]. Внесение кинетина в среду культивирования увеличивало биомассу и содержание белка у *Pleurotus sajor-caju* [7] и *Agaricus campestris* [8]. Приведенные факты косвенно указывают на возможное участие цитокининов в регуляции ростовых процессов у грибов, хотя и не исключают другой способ их действия.

Значительно меньше известно об эндогенных цитокининах грибов, особенно макромицетов. Были описаны различия в содержании отдельных форм цитокининов у более чем 20 видов лесных грибов. Однако, так как стадии развития плодовых тел, на которых отбирали материал для анализов, не были четко установлены, сделать однозначные выводы о функциональной роли гормона не представилось возможным [9, 10].

Поскольку грибы являются высококачественным белковым продуктом, обладающим кроме вкусовых и питательных ценными медицинскими свойствами, применение цитокининов как стимуляторов роста представляет значительный интерес с точки зрения повышения их продуктивности при выращивании в культуре. Вместе с тем остается невыясненным вопрос об участии цитокининов в регуляции роста и развития грибов, ответ на который позволил бы расширить представления об эволюции фитогормонов в целом. В связи с вышеизложенным наша цель состояла в изучении и сравнении показателей роста с качественным составом и характером аккумуляции эндогенных цитокининов в мицелиальной биомассе лекарственных базидиальных грибов: сапротрофного дереворазрушающего *Hericium coralloides* (штамм 2332) и фитопатогена лиственницы *Fomitopsis officinalis* (штамм 5004) на разных этапах культивирования *in vitro*.

Материалы и методы. Мицелиальную биомассу базидиальных грибов *Hericium coralloides* (Scop.) Pers. (штамм 2332) и *Fomitopsis officinalis* (Vill.: Fr.) Kotl. et Pouzar (штамм 5004) выращивали в колбах Эрленмейера объемом 250 мл с добавлением 50 мл питательной среды в стационарных условиях (26 ± 1 °C) в темноте в течение 21 и 40 суток соответствен-

но. Инокуляцию физиологически активным мицелием в пропорции 10 % к общему объему производили по методике, разработанной для базидиомицетов [11], что составило для *H. coralloides* 0,1 г массы сырого вещества и для *F. officinalis* 0,6 г массы сырого вещества. Перед инокуляцией контролировали микробиологическую чистоту питательной среды и посевного материала. Состав жидкой питательной среды: глюкоза — 30,0 г/л; NH_4NO_3 — 3,5 г/л; KCl — 0,5 г/л; K_2HPO_4 — 1,0 г/л; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,5 г/л; ячменный солод (15° по методу Балинга) — 115 мл; H_2O — 1 л, pH — 5,0. Этапы культивирования: мицелиальная культура штамма на агаризированной среде в пробирке → мицелиальная культура штамма на агаризированной среде в чашке Петри → мицелиальная культура штамма на агаризированной среде в колбе с отбойниками → встряхивание → мицелиальная культура штамма на жидкой питательной среде в лабораторных флаконах.

Для анализа цитокининов мицелиальную биомассу отделяли от культуральной среды путем фильтрации под вакуумом и промывали дважды в 50 мл калий-фосфатного буфера, pH 6,5. Процедура выделения и очистки цитокининов из грибного материала детально описана ранее [12]. Качественный состав и количественное содержание гормонов анализировали методом ВЭЖХ-МС (Agilent 1200, США). Образцы пропускали через колонку хроматографа высокого разрешения Agilent Zorbax Eclipse XDB-C18 (4,6 × 250 мм, 5 мкм), используя в качестве элюента систему растворителей метанол : вода : уксусная кислота (37 : 62,9 : 0,1 по объему) в изократическом режиме со скоростью 0,5 мл/мин при 30 °С. После элюции фракции сразу же анализировали на масс-спектрометре Agilent 6120 Quadrupole LC/MS в комбинированном режиме “multi mode” позитивной ионизации (электроспрей и химическая ионизация при атмосферном давлении). Данные обрабатывали с помощью программного обеспечения Agilent ChemStation, версия В.03.01 on line. Для более точной идентификации пиков цитокининов использовали метод внутренних стандартов, а для количественного определения — калибровку с применением стандартов цитокининов производства фирмы “Sigma-Aldrich” (США).

Все эксперименты выполняли в трехкратной биологической повторности, анализы на ВЭЖХ-МС повторяли пятикратно. Данные обрабатывали с помощью приемов вариационной статистики с использованием программы Microsoft Excel 2007. На рисунках представлены средние величины значений, бары обозначают стандартные отклонения от среднего значения признака при 5 % уровне значимости.

Результаты и их обсуждение. Изучение накопления массы сухого и сырого вещества выявило различия между характером роста мицелиальной биомассы *H. coralloides* 2332 и *F. officinalis* 5004 (рис. 1). Так, у *H. coralloides* максимальная скорость роста мицелия зафиксирована между 14-ми и 21-ми сутками культивирования, затем она существенно снижалась. За этот период масса сухого вещества увеличивалась в семь раз, а масса сырого вещества — почти в четыре раза (см. рис. 1, а). У *F. officinalis* 5004 рост мицелиальной биомассы протекал медленнее, более равномерно и поступательно. Если масса сырого вещества *H. coralloides* 2332 составляла 47,5 г/л питательной среды на 28-е сутки культивирования, то у *F. officinalis* 5004 она достигала значения 45 г/л только на 40-е сутки (см. рис. 1, б). Кроме того, у *F. officinalis* 5004 масса сухого вещества изменялась очень незначительно между 20-ми и 40-ми сутками культивирования, тогда как у *H. coralloides* 2332 масса сухого вещества за аналогичный период увеличивалась более чем в семь раз. Следовательно, процессы роста и развития мице-

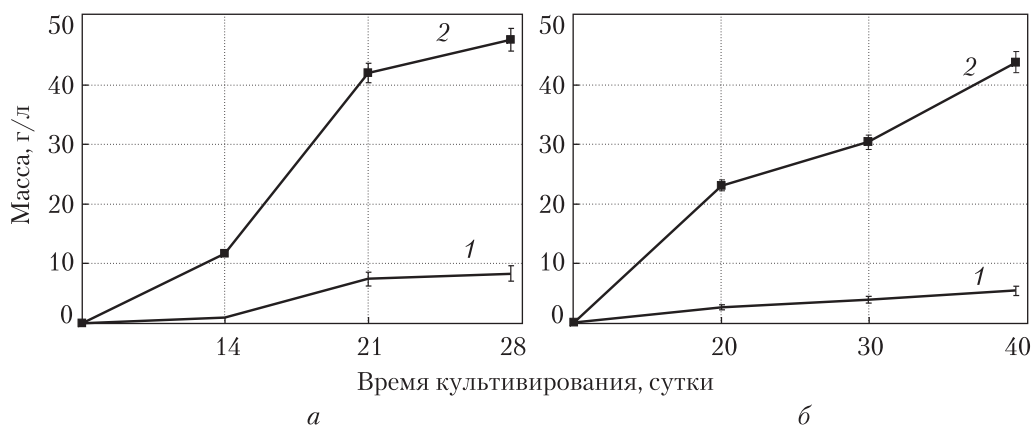


Рис. 1. Рост мицелиальной биомассы *Hericium coralloides* (а) и *Fomitopsis officinalis* (б): 1 — масса сухого вещества; 2 — масса сырого вещества

лиальной биомассы *H. coralloides* 2332 и *F. officinalis* 5004 характеризуются определенной спецификой, зависящей от генетической природы каждого вида.

В мицелиальной биомассе двух исследованных видов базидиомицетов выявлен достаточно широкий спектр цитокининов (рис. 2). На всех изученных этапах роста присутствовали *транс*-зеатин, *транс*-зеатинрибозид, изопентениладенозин, изопентениладенин и зеатин-*O*-глюкозид с преобладанием первого из них. Следует отметить, что подобный качественный состав цитокининового пула обычно встречается у большинства видов растений, при этом доминирующей формой также является *транс*-зеатин [13]. Как известно, *транс*-зеатин проявляет наибольшую активность в биотестах и имеет наибольшее сродство как минимум к двум типам рецепторов цитокининов [1]. Именно благодаря этим особенностям его рассматривают как наиболее функционально значимый гормон цитокининового ряда, участвующий в регуляции развития растений. Несмотря на то, что *транс*-зеатин был обнаружен в плодовых телах целого ряда макромицетов [9, 10, 14], его роль в регуляции развития грибов остается невыясненной. В мицелиальной биомассе *H. coralloides* и *F. officinalis* *транс*-зеатин превалировал над другими формами цитокининов, что косвенно указывает на возможность участия гормона в регуляции роста мицелия грибов.

Количество изопентениладенина было в несколько раз меньше, чем *транс*-зеатина (см. рис. 2). Как известно, изопентениладенин является первичным продуктом прямого (мевалонатного) пути биосинтеза цитокининов, называемого изопентенилзависимым. В клетках грибов биосинтез изопентениладенина происходит в цитозоле и митохондриях. Изопентениладенин нестабилен и при участии цитохром-Р450-монооксидазы быстро гидроксилируется до *транс*-зеатина [2], чем можно объяснить низкую концентрацию гормона.

В мицелиальной биомассе *H. coralloides* 2332 и *F. officinalis* 5004 было обнаружено значительное количество зеатин-*O*-глюкозида (см. рис. 2). Этот конъюгат является неактивной формой цитокининов, которая легко превращается в свободный зеатин с помощью β -глюкозидазы. *O*-глюкозилирование предохраняет боковую N^6 -цепь молекулы от расщепления цитокининоксидазой [2]. В связи с этим зеатин-*O*-глюкозид обычно рассматривают как “депо” цитокининов. Полученные нами данные позволяют предположить, что в мицелиальной биомассе *H. coralloides* 2332 и *F. officinalis* 5004 супероптимальные количества зеатино-

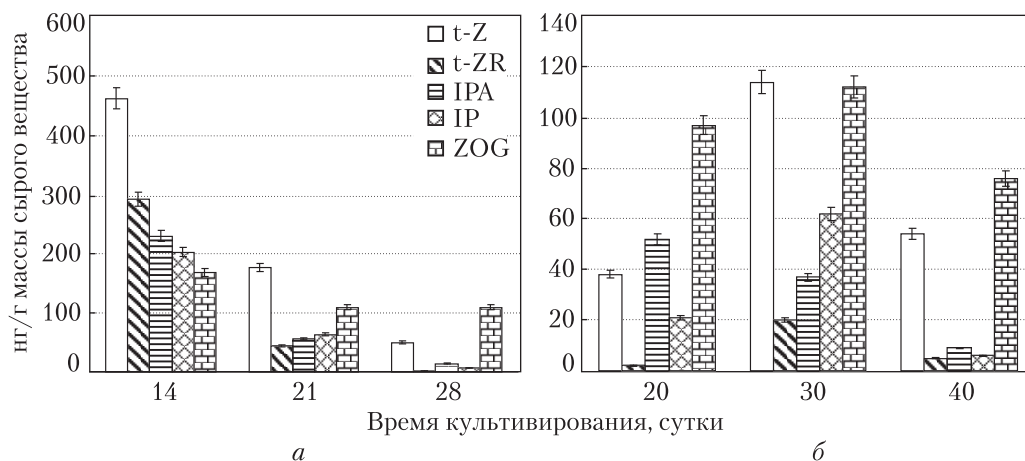


Рис. 2. Динамика цитокининов в мицелиальной биомассе *Hericium coralloides* (а) и *Fomitopsis officinalis* (б)

вых цитокининов резервируются в виде зеатин-*O*-глюкозида. Таким образом, аккумуляция *O*-глюкозидов может быть одним из путей нейтрализации гиперсинтеза цитокининов у базидиомицетов.

На всех этапах роста мицелиальной биомассы были выявлены рибозилированные основания цитокининов (*транс*-зеатинрибозид и изопентениладенозин) (см. рис. 2). Предполагают, что у растений зеатинрибозид служит транспортной формой, перемещающейся по ксилеме стебля в акропетальном направлении и участвующей в дальнедистанционной коммуникации [1]. Подобные функции этого цитокинина в мицелиальной биомассе невозможны вследствие структурной специфики, тем не менее сходство его динамики и изменений содержания *транс*-зеатина указывает на тесную метаболическую, не исключено, что и функциональную, связь этих двух цитокининов. Роль изопентениладенозина у растений изучена слабо. Полагают, что его присутствие в молекуле тРНК самых различных живых организмов служит стабилизации распознавания кодона и улучшению качества трансляции [13].

В биомассе фитопатогенного гриба *F. officinalis* 5004 на всех этапах роста количество цитокининов было меньшим, чем в биомассе сапротрофного *H. coralloides* 2332. Для многих фитопатогенных грибов показана важная, если не определяющая, роль выделяемых грибом эндогенных цитокининов в патогенезе растений, сопровождающемся различными симптомами гормональной дисфункции, такими как образование галл или рака растений [15]. Однако патология лиственницы, вызванная *F. officinalis*, не сопровождается подобными новообразованиями у растения-хозяина или иными признаками нарушения гормонального фона, что, возможно, указывает на иную роль цитокининов в физиологии данного фитопатогенного гриба.

Мицелиальная биомасса *H. coralloides* 2332 и *F. officinalis* 5004 различалась и по динамике содержания цитокининов в процессе роста. У *H. coralloides* 2332 уровень изученных гормонов был наивысшим на начальной стадии развития (см. рис. 2, а). Особенно значительной была концентрация активных форм цитокининов — *транс*-зеатина и *транс*-зеатинрибозид — на 14-е сутки культивирования, что совпадает с наибольшими значениями ростовых показателей — накоплением массы сырого и сухого вещества. По мере за-

медления роста мицелиальной биомассы *H. coralloides* 2332 содержание свободных форм цитокининов многократно уменьшалось. Уровень зеатин-*O*-глюкозида также несколько снижался, однако оставался довольно высоким даже на 28-е сутки культивирования. Необходимо подчеркнуть, что подобный характер динамики цитокининов присущ растениям: гипероптимальные концентрации свободных гормонов наблюдаются в тканях с высоким митотическим индексом, интенсивный рост которых происходит за счет клеточного деления, а торможение роста сопровождается снижением содержания активных цитокининов и аккумуляцией конъюгатов [13].

Несколько иной характер распределения цитокининов выявлен в растущей мицелиальной биомассе *F. officinalis* 5004. В начале культивирования уровень активных форм цитокининов был относительно невысоким (см. рис. 2, б). На 30-е сутки содержание всех цитокининов, за исключением изопентениладенозина, дифференциально возрастало. Затем вновь снижалось, однако на 40-е сутки концентрации *транс*-зеатина и *транс*-зеатинрибозида оставались выше, чем на 20-е сутки культивирования. Следует отметить, что в период, когда уровни свободных цитокининов возрастали (30-е сутки), существенных флуктуаций в динамике роста не наблюдалось. В течение развития мицелиальной биомассы *F. officinalis* 5004 содержание зеатин-*O*-глюкозида оставалось довольно высоким и мало изменялось. Таким образом, в отличие от *H. coralloides* 2332, у *F. officinalis* 5004 не удалось установить коррелятивных взаимоотношений между динамикой роста мицелиальной биомассы и уровнем цитокининов. Возможно, это связано с фитопатогенной природой данного гриба, который синтезирует гормоны не только для регуляции собственного роста, но и для манипуляции метаболизмом растения-хозяина, например, для аттрагирования питательных веществ.

В целом, полученные результаты не позволяют сделать однозначное заключение о регуляторной роли цитокининов в развитии мицелия базидиальных грибов. Зафиксированные в наших исследованиях качественные и количественные изменения эндогенных цитокининов в процессе роста мицелиальной биомассы грибов косвенно указывают на возможное участие гормонов в регуляции роста грибных организмов. Для того чтобы получить ответ на вопрос, выполняют ли цитокинины регуляторные функции и какие именно, необходимы дальнейшие эксперименты с приобщением значительного количества видов грибов различной таксономической принадлежности. Информация такого рода была бы полезна как для понимания механизма действия гормонов у грибов, так и для фитогормональной стимуляции продуктивности грибов в культуре и разработки биотехнологий получения биологически активных продуктов грибного происхождения для агробиологии и фармацевтики.

Работа выполнена в рамках проекта “Скрининг лекарственных грибов — продуцентов цитокининов для создания новейших биологически активных препаратов и лекарственных средств” при поддержке НАН Украины.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Zürcher E., Müller B. Cytokinin synthesis, signaling and function — advances and new insights. *Int. Rev. Cell Mol. Biol.* 2016. **324**. P. 1—38. doi: <https://doi.org/10.1016/bs.ircmb.2016.01.001>
2. Frébort I., Kowalska M., Hluska T., Frébortová J., Galuszka P. Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation. *J. Exp. Bot.* 2011. **62**, № 8. P. 2431—2452. doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/err004>
3. Chanclud E., Morel J.-B. Plant hormones: a fungal point of view. *Mol. Plant Pathol.* 2016. **17**, № 8. P. 1289—1297. doi: <https://doi.org/10.1111/mpp.12393>

4. Chatterjee S., Chatterjee B.P., Guha A.K. Enhancement of growth and chitosan production by *Rhizopus oryzae* in whey medium by plant growth hormones. *Int. J. Biol. Macromol.* 2008. **42**, № 2. P. 120–126. doi: <https://doi.org/10.106/j.ijbiomac.2007.10.006>
5. Safaei Z., Karimi K., Golkar P., Zamani A. Effects of plant hormones on *Mucor indicus* growth and chitosan and ethanol production. *Int. J. Mol. Sci.* 2015. **16**, № 7. P. 16683–16694. doi: <https://doi.org/10.3390/ijms160716683>
6. Ramachela K., Sihlangu S.M., Moral M.T. Effect of various hormonal treated plant substrates on development and yield of *Pleurotus ostreatus*. *Cogent Food Agricult.* 2016. **2**, № 1. 1276510.
7. Mukhopadhyay R., Chatterjee S., Chatterjee B.P., Guha A.K. Enhancement of biomass production of edible mushroom *Pleurotus sajor-caju* grown in whey by plant growth hormones. *Proc. Biochem.* 2005. **40**, № 3–4. P. 1241–1244. doi: <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2004.05.006>
8. Guha A.K., Banerjee A.B. Effect of indole-3-acetic acid and kinetin on submerged growth of *Agaricus campestris*. *Acta Microbiol. Pol.* 1974. **6**, № 3. P. 133–134.
9. Türker M., Demirel K., Uzun Y., Battal P., Tileklioglu B. Determination of phytohormones level in some dried and fresh macrofungi taxa. *Phyton-Ann. Rei Bot.* 2005. **45**. P. 145–157.
10. Morrison E.N., Knowles S., Hayward A., Thorn R.G., Saville B.J., Emery R.J. Detection of phytohormones in temperate forest fungi predicts consistent abscisic acid production and a common pathway for cytokinin biosynthesis. *Mycologia.* 2015. **107**, № 2. P. 245–257. doi: <https://doi.org/10.3852/14-157>
11. Bisko N.A., Lomberg M.L., Mytropolska N.Yu., Mykchaylova O.B. The IBK Mushroom Culture Collection. Kiev: Alterpres, 2016. 215 p.
12. Vedenicheva N.P., Al-Maali G.A., Mytropolska N.Yu., Mykhaylova O.B., Bisko N.A., Kosakivska I.V. Endogenous cytokinins in medicinal basidiomycetes mycelial biomass. *Biotechnol. Acta.* 2016. **9**, № 1. P. 55–63. doi: <https://doi.org/10.15407/biotech9.01.055>
13. Веденичова Н.П., Косаківська І.В. Цитокиніни як регулятори онтогенезу рослин за різних умов зростання. Київ: Наш формат, 2017. 200 с.
14. Özcan B. GA3, ABA and cytokinin production by *Lentinus tigrinus* and *Laetiporus sulphureus* fungi cultured in the medium of olive oil mill waste. *Turk. J. Biol.* 2001. **25**, № 4. P. 453–462.
15. Grant M.R., Jones J.D. Hormone (dis)harmony moulds plant health and disease. *Science.* 2009. **324**(5928). P. 750–752. doi: <https://doi.org/10.1126/science>

Поступило в редакцию 29.05.2018

REFERENCES

1. Zürcher, E. & Müller, B. (2016). Cytokinin synthesis, signaling and function – advances and new insights. *Int. Rev. Cell Mol. Biol.*, 324, pp. 1-38. doi: <https://doi.org/10.1016/bs.ircmb.2016.01.001>
2. Frébort, I., Kowalska, M., Hluska, T., Frébortová, J. & Galuszka, P. (2011). Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation. *J. Exp. Bot.*, 62, No 8, pp. 2431-2452. doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/err004>
3. Chanclud, E. & Morel, J.-B. (2016). Plant hormones: a fungal point of view. *Mol. Plant Pathol.*, 17, No 8, pp. 1289-1297. doi: <https://doi.org/10.1111/mpm.12393>
4. Chatterjee, S., Chatterjee, B. P. & Guha, A. K. (2008). Enhancement of growth and chitosan production by *Rhizopus oryzae* in whey medium by plant growth hormones. *Int. J. Biol. Macromol.*, 42, No. 2, pp. 120-126. doi: <https://doi.org/10.106/j.ijbiomac.2007.10.006>
5. Safaei, Z., Karimi, K., Golkar, P. & Zamani, A. (2015). Effects of plant hormones on *Mucor indicus* growth and chitosan and ethanol production. *Int. J. Mol. Sci.*, 16, No. 7, pp. 16683-16694. doi: <https://doi.org/10.3390/ijms160716683>
6. Ramachela, K., Sihlangu, S. M. & Moral, M. T. (2016). Effect of various hormonal treated plant substrates on development and yield of *Pleurotus ostreatus*. *Cogent Food Agricult.*, 2, No. 1, 1276510.
7. Mukhopadhyay, R., Chatterjee, S., Chatterjee, B. P. & Guha, A. K. (2005). Enhancement of biomass production of edible mushroom *Pleurotus sajor-caju* grown in whey by plant growth hormones. *Proc. Biochem.*, 40, No. 3-4, pp. 1241-1244. doi: <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2004.05.006>
8. Guha, A. K. & Banerjee, A. B. (1974). Effect of indole-3-acetic acid and kinetin on submerged growth of *Agaricus campestris*. *Acta Microbiol. Pol.*, 6, No. 3, pp. 133-134.
9. Türker, M., Demirel, K., Uzun, Y., Battal, P. & Tileklioglu, B. (2005). Determination of phytohormones level in some dried and fresh macrofungi taxa. *Phyton-Ann. Rei Bot.*, 45, pp. 145-157.

- Morrison, E. N., Knowles, S., Hayward, A., Thorn, R. G., Saville, B. J. & Emery, R. J. (2015). Detection of phytohormones in temperate forest fungi predicts consistent abscisic acid production and a common pathway for cytokinin biosynthesis. *Mycologia*, 107, No. 2, pp. 245-257. doi: <https://doi.org/10.3852/14-157>
- Bisko, N. A., Lomberg, M. L., Mytropolska, N. Yu. & Mykchaylova, O. B. (2016). The IBK Mushroom Culture Collection. Kiev: Alterpres.
- Vedenicheva, N. P., Al-Maali, G. A., Mytropolska, N. Yu., Mykchaylova, O. B., Bisko, N. A. & Kosakivska, I. V. (2016). Endogenous cytokinins in medicinal basidiomycetes mycelial biomass. *Biotechnol. Acta*, 9, No. 1, pp. 55-63. doi: <https://doi.org/10.15407/biotech9.01.055>
- Vedenicheva, N. P. & Kosakivska, I. V. (2017). Cytokinins as regulators of plant ontogenesis under different growth conditions. Kiev: Nash Format (in Ukrainian).
- Özcan, B. (2001). GA3, ABA and cytokinin production by *Lentinus tigrinus* and *Laetiporus sulphureus* fungi cultured in the medium of olive oil mill waste. *Turk. J. Biol.*, 25, No. 4, pp. 453-462.
- Grant, M. R. & Jones, J. D. (2009). Hormone (dis)harmony moulds plant health and disease. *Science*, 324(5928), pp. 750-752. doi: <https://doi.org/10.1126/science>

Received 29.05.2018

Н.П. Веденичева, Г.А. Аль-Маали,
Н.А. Бисько, М.М. Щербатюк, И.В. Косаківська

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Київ
E-mail: vedenicheva@ukr.net

ОСОБЛИВОСТІ РОСТУ І ВМІСТ ЕНДОГЕННИХ ЦИТОКІНІНІВ У МІЦЕЛІАЛЬНІЙ БІОМАСІ БАЗИДІЄВИХ ГРИБІВ *HERICIUM CORALLOIDES* І *FOMITOPSIS OFFICINALIS* В КУЛЬТУРІ *IN VITRO*

Проаналізовано динаміку росту і особливості акумуляції ендogenous цитокінінів у міцеліальній біомасі лікарських базидієвих грибів *Hericium coralloides* і *Fomitopsis officinalis* на різних етапах культивування *in vitro*. Встановлено видоспецифічний характер динаміки окремих форм цитокінінів. Максимальний вміст цих гормонів у *H. coralloides* зафіксовано у фазу інтенсивного росту, гальмування ростових процесів відбувалося на фоні поступового зниження їхнього рівня. У *F. officinalis* чіткої залежності між наростанням міцеліальної біомаси і акумуляцією цитокінінів не зафіксовано. Виявлені в процесі росту міцеліальної біомаси зміни в характері накопичення ендogenous цитокінінів розглядаються як опосередковані свідчення участі цих фітогормонів у регуляції росту і розвитку базидієвих грибів.

Ключові слова: цитокініни, ріст, базидієві гриби, міцеліальна біомаса.

N.P. Vedenicheva, G.A. Al-Maali,
N.A. Bisko, M.M. Shcherbatiuk, I.V. Kosakivska

M.G. Kholodny Institute of Botany of the NAS of Ukraine, Kiev
E-mail: vedenicheva@ukr.net

PECULIARITIES OF THE GROWTH AND THE CONTENT OF ENDOGENOUS CYTOKININS IN THE MYCELIAL BIOMASS OF BASIDIAL MUSHROOMS *HERICIUM CORALLOIDES* AND *FOMITOPSIS OFFICINALIS* GROWING *IN VITRO*

Growth dynamics and features of the accumulation of endogenous cytokinins in the mycelial biomass of medicinal basidial mushrooms *Hericium coralloides* and *Fomitopsis officinalis* at the various stages of cultivation *in vitro* have been analyzed. Accumulation dynamics of individual cytokinin forms is found to be species-specific. The maximum cytokinin content in *H. coralloides* occurred in the phase of an intensive growth, and the growth slowed down along with a gradual decrease in their levels. In *F. officinalis*, no clear correlation between the mycelial biomass growth and the accumulation of cytokinins was observed. Changes in the endogenous cytokinins accumulation pattern detected during the mycelial biomass growth are considered as an indirect evidence of the involvement of these phytohormones in the regulation of the growth and development of basidial mushrooms.

Keywords: cytokinins, growth, mycelial biomass, Basidiomycetes.