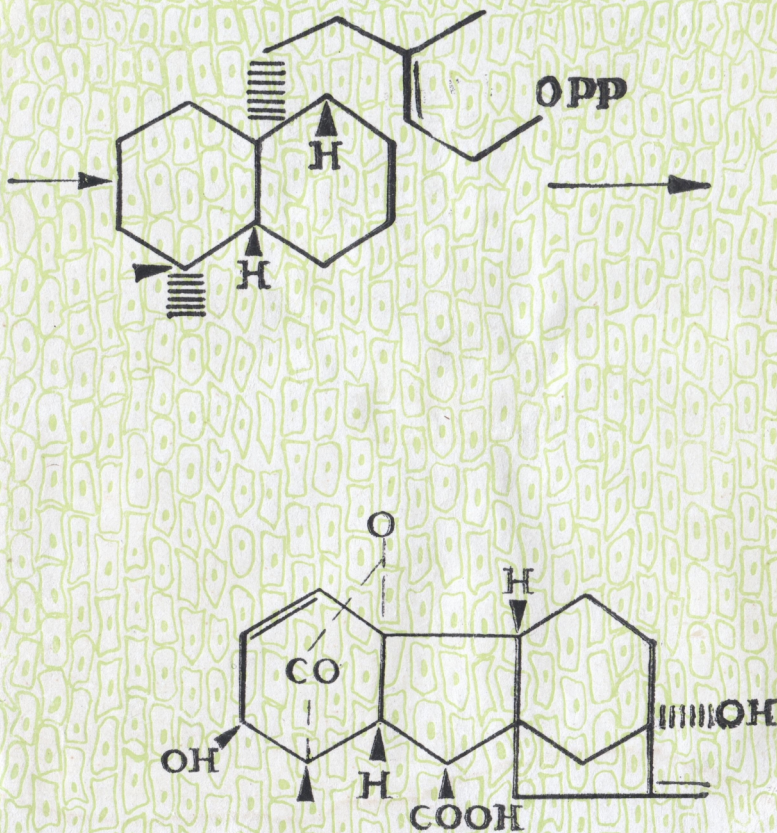


РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ

Сканировал и конвертировал tarynin



РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ

**ПОД РЕДАКЦИЕЙ АКАДЕМИКА
ВАСНИЛ Г. С. МУРОМЦЕВА**



МОСКВА «КОЛОС» 1979

ББК 41.2

Р32

УДК 633/635 : 581.192.7

Авторы: *К. З. Гамбург, О. Н. Кулаева,
Г. С. Муромцев, Л. Д. Прусакова, Д. И. Чкаников*

Р $\frac{40306-298}{035(01)-79}$ 70—79. 2808010000

© Издательство «Колос», 1979



Важным компонентом современных технологий производства продукции растениеводства становятся регуляторы роста растений. К ним относят природные и синтетические органические соединения, которые в малых дозах активно влияют на обмен веществ растений, что приводит к видимым изменениям в росте и развитии.

К эндогенным (природным) регуляторам роста растений принадлежат прежде всего фитогормоны. Это вещества, которые образуются в самом растении и участвуют в регуляции обмена веществ на всех этапах его жизни, начиная от развития зародыша из оплодотворенной яйцеклетки и кончая отмиранием, когда жизненный цикл растения закончен.

Образуясь в одних органах или тканях растений, фитогормоны поступают в другие ткани и органы, направляя характер протекающих в них процессов. Таким образом, эти вещества обеспечивают функциональную целостность растительного организма, согласованную деятельность всех его частей.

Особенность гормональной регуляции физиологических процессов растений заключается в том, что активность одного компонента системы тесно связана с действием других. При этом каждый гормон имеет свои специфические функции, которые, однако, он может выполнить лишь при одновременной (или последовательной) реализации активности других эндогенных регуляторов.

Система гормональной регуляции во многом определяет характер протекания таких важнейших физиологических процессов, как рост, формирование новых органов, переход растений к цветению и формирование пола цветков, старение листьев, переход в состояние покоя и выход из него почек, клубней, лукович и т. д.

Совершенно очевидно, что все эти процессы имеют важнейшее хозяйственное значение. При этом нужно иметь в виду, что, как правило, регуляция этих процессов гормонами или их синтетическими аналогами высокоспецифична и не может осуществляться другими средствами воздействия на растение, такими, как полив, минеральные удобрения и т. п. Поэтому овладение законами гормональной регуляции жизнедеятельности растений является актуальной задачей не только теории, но и практики растениеводства.

В настоящее время известно пять групп фитогормонов: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота и этилен. Помимо этого, получено большое количество синтетических аналогов этих природных соединений, которые часто обладают высокой физиологической активностью. Строго говоря, эти вещества не могут быть отнесены к фитогормонам, так как не образуются в растениях, однако многие из них по активности не уступают фитогормонам или даже превосходят их.

Предположение о наличии физиологической активности у веществ, структурно близких к эндогенным ауксинам, послужило основанием для постановки тех исследований, которые привели к открытию большого числа широко известных теперь регуляторов роста растений и гербицидов. Большинство синтетических регуляторов либо является физиологическими аналогами эндогенных фитогормонов, либо действует путем изменения гормонального статуса растений.

В настоящее время принято проводить грань между не обладающими фитотоксичностью регуляторами роста, с одной стороны, и гербицидами (вещества, уничтожающие или подавляющие растения), дефолиантами (вещества, вызывающие опадение листьев) и десикантами (вещества, способствующие обезвоживанию растительных тканей)—с другой. Конечно, такая классификация условна, как условно и отнесение многих веществ к той или иной группе. Например, некоторые химические соединения (2,4-Д и другие галоидфеноксикислоты) в малых дозах играют роль регуляторов роста, а в более высоких являются активными гербицидами. Гидразид малеиновой кислоты в зависимости от конкретной хозяйственной или физиологической ситуации выполняет функции или гербицида, или регулятора роста. Но, несмотря на все это, граница между регуля-

торами роста и фитотоксическими соединениями достаточно определена. В данной книге рассматриваются собственно регуляторы роста без гербицидов, дефолиантов и десикантов.

Открытие ИУК, гиббереллинов, этилена и некоторых других эндогенных регуляторов позволило предпринять широкое изучение эффективности обработки растений этими веществами, получая их путем искусственного синтеза. Во многих случаях использование таких регуляторов оказалось успешным. Еще более существенные результаты нередко дает применение физиологических аналогов эндогенных регуляторов (например, физиологических аналогов ауксина) или веществ, высвобождающих физиологически активное вещество при трансформации в растительных тканях (например, этрел, алсол и другие доноры этилена).

Глубокое изучение характера взаимодействия компонентов гормональной системы позволило значительно расширить сферу применения регуляторов роста. Так, применение физиологических аналогов ауксина может приводить к интенсификации биосинтеза этилена, который ответствен за ускорение созревания плодов, индукцию цветения некоторых растений или за ускоренное выделение латекса.

Еще более разительный пример — создание ретардантов — синтетических соединений, тормозящих биосинтез гиббереллинов в растении, что способствует замедлению вегетативного роста стебля, его упрочению, повышению устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям. Создание многочисленных современных ретардантов знаменует собой начало новой эпохи в области практического использования регуляторов роста в растениеводстве.

Приобретают все более серьезное значение синтетические регуляторы, способные ускорять транспорт питательных веществ, активизировать их накопление в хозяйственно-полезных органах растений. К числу таких препаратов относятся средства, интенсифицирующие отток углеводов из листьев сахарного тростника или сахарной свеклы в стебли или корни. Созданы и многие другие регуляторы роста, модифицирующие гормональный статус растений и благодаря этому изменяющие течение физиологических процессов в желательных направлениях.

Таким образом, учение о химической регуляции роста и развития растений приобретает все более важное практическое значение по мере того, как расширяется применение регуляторов роста в растениеводстве, появляются новые физиологические вещества с неизвестным ранее спектром действия. Современное интенсивное сельское хозяйство уже не может обойтись без регуляторов роста растений. Это ставит перед прикладной фитофизиологией все более сложные задачи и стимулирует развитие этой молодой отрасли науки, которая, кроме сугубо практических результатов, дает обширный материал для фундаментальной физиологии и биохимии растений. Подобное взаимодействие практики с фундаментальной и прикладной наукой всегда дает богатые плоды, что хорошо иллюстрируется, в частности, успехами в области теории и практики применения регуляторов роста, о чем пойдет речь в настоящей книге.

Глава I «Ауксины» написана кандидатом биологических наук К. З. Гамбургом, глава II «Гиббереллины» — академиком ВАСХНИЛ Г. С. Муромцевым, глава III «Цитокинины» — доктором биологических наук О. Н. Кулаевой, глава IV «Абсцизовая кислота и другие эндогенные ингибиторы роста» и глава V «Этилен» — доктором биологических наук Д. И. Чканиковым, глава VI «Ретарданты и некоторые другие синтетические регуляторы роста» — докторами биологических наук Л. Д. Прусаковой и Д. И. Чканиковым, глава VII «Применение регуляторов роста в растениеводстве» — докторами биологических наук Л. Д. Прусаковой, Д. И. Чканиковым и академиком ВАСХНИЛ Г. С. Муромцевым.



АУКСИНЫ

Ауксин — первый обнаруженный и поэтому наиболее изученный фитогормон. Его открытию способствовали опыты, в которых изучали фото- и геотропизм растений. Ч. Дарвин впервые предположил, что из верхушек проростков, возбужденных односторонним освещением, в зону роста передвигается какой-то химический стимул, который вызывает изгибание проростков к свету. Дальнейшие опыты большого числа исследователей, в том числе и Н. Г. Холодного в нашей стране, привели к выделению этого стимула, установлению его химической природы и физиологической роли [158]. Это вещество, способное усиливать рост затененной стороны проростка, получило название ауксин.

Попытку химической идентификации ауксина впервые предпринял голландский исследователь Кегль [47], который обнаружил в моче, фекалиях и дрожжах 3-индолилуксусную кислоту (ИУК) (рис. 1). В растениях ИУК впервые была обнаружена Хааген-Смитом с сотрудниками [275]. Затем ее присутствие в растениях было подтверждено самыми различными методами. В настоящее время для этого используют наиболее чувствительные и специфичные методы: тонкослойную и газожидкостную хроматографию, масс-спектрометрию и др. Все это дает основания полагать, что нативным ауксином растений является ИУК, которую можно считать фитогормоном ауксинового типа.

Факт, что таинственным ростовым гормоном растений оказалась давно известная ИУК, побудил химиков и биологов к синтезу и испытанию на растениях большого числа соединений, близких к ИУК или похожих на нее. В результате исследований, которые наиболее интенсивно проводились в 40—50-х годах нашего столетия, ауксиновую активность обнаружили у большого числа соединений, среди которых можно отметить про-

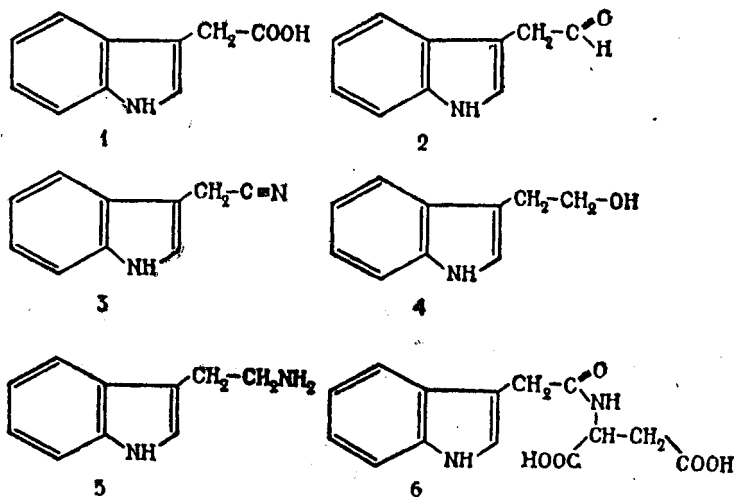


Рис. 1. Индолилуксусная кислота и ее производные:

1 — индолил-3-уксусная кислота; 2 — индолил-3-ацетальдегид; 3 — индолил-3-ацетонитрил; 4 — индолил-3-этанол; 5 — триптамин; 6 — индолил-3-ацетил-N-аспарагиновая кислота.

изводные фенилуксусной, феноксиуксусной, бензойной кислот, 1-нафтилуксусную кислоту и др. (рис. 2). В некоторых случаях синтетические аналоги ауксина действовали на растения даже активнее, чем ИУК, и поэтому нашли широкое практическое применение в качестве регуляторов роста и гербицидов. Эти синтетические аналоги, как и ИУК, входят в группу регуляторов роста,

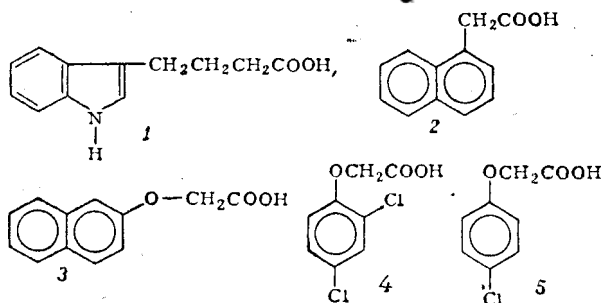


Рис. 2. Некоторые синтетические аналоги ауксина:

1 — γ -(индолил-3)-масляная кислота; 2 — α -нафтилуксусная кислота; 3 — β -нафтоксиуксусная кислота; 4 — 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота; 5 — 4-хлорфеноксиуксусная кислота.

названную ауксинами, но их в отличие от ИУК нельзя считать фитогормонами, так как в растениях они не найдены.

Помимо участия в тропизмах, для ауксина были установлены и другие эффекты, такие, как стимуляция камбиальной активности, роста партенокарпических плодов, образования корней и каллуса, задержка распускания боковых почек и опадения листьев и т. д. Очень важным практически оказался комплексный гербицидный эффект ауксинов, особенно синтетических (2,4-Д и др.). В настоящее время установлено, что многие из регулирующих эффектов ауксина осуществляются в комплексе с другими фитогормонами: гиббереллинами, цитокининами, абсцизовой кислотой и этиленом. Кроме того, морфогенетическое действие различных химических регуляторов часто опосредовано их влиянием на содержание, транспорт или активность ауксина.

Все это дало основание К. Тиману высказать мысль, что ауксин находится в центре гормональной системы высших растений [443].

СОДЕРЖАНИЕ АУКСИНА В РАСТЕНИЯХ

Чтобы определить содержание ауксина в исследуемом материале, необходимо прежде всего извлечь его. Первым способом выделения ауксина был метод диффузии в агаровые блоки, при котором определяется так называемый диффузный ауксин [36, 468]. Суть этого метода состоит в том, что изучаемый материал (верхушки стеблей и coleoptилей, кончики корней, отрезки стеблей и корней, растертые листья, изолированные семяпочки и т. д.) помещают на агаровый блок и выдерживают 2—3 ч. За это время содержащийся в тканях ауксин диффундирует в агаровые блоки, которые затем используют для определения содержания в них ауксина.

Другим способом выделения ауксина является экстракция органическими растворителями (этанол, метанол, этиловый эфир, хлороформ, метиленхлорид и др.), а также водой. Чтобы во время экстракции не происходило синтеза и разрушения ауксина, а также для лучшей экстрагируемости, ткань предварительно фиксируют паром или кипящими спиртами. Хорошим методом фиксации, при котором обеспечивается возможность длительного хранения проб, является лиофильное

высушивание. При экстракции наряду со свободным ауксином извлекаются и другие соединения: предшественники ауксина и продукты его метаболизма, комплексы ауксина с сахарами, аминокислотами и другими веществами, а также сахара, аминокислоты, пигменты, полифенолы и др.

Присутствие этих компонентов в экстрактах может значительно исказить результаты определения ауксина. Поэтому необходимым этапом в определении ауксина является предварительная очистка экстрактов. Наиболее широкое применение для этого нашли различные хроматографические методы.

Определение присутствия ауксина в экстрактах проводится с помощью различных биологических методов. Одним из таких методов, разработанным еще на начальных этапах изучения ауксина Ф. Вентом [467, 468], является учет величины изгиба декапитированных coleoptiles овса под влиянием приложенного к одной их стороне агарового блока, содержащего извлеченный ауксин. Этот метод наиболее специфичен для ауксинов и наиболее чувствителен, но количественное определение с его помощью является ненадежным из-за большого варьирования результатов испытаний. Более часто используется в настоящее время метод определения ауксиновой активности по стимуляции роста в длину отрезков coleoptiles овса или пшеницы [44]. Но специфичность этого метода ниже, так как стимуляцию могут вызывать не только ауксины, но и гиббереллины и цитокинины.

Хроматографическая подвижность изучаемого активного вещества является одной из характеристик его химической природы. Поэтому некоторые сведения о химической природе активного вещества можно получить даже с помощью биологических методов определения в сочетании с хроматографией. Во многих работах при хорошей очистке экстрактов наблюдается совпадение подвижности активного вещества с подвижностью ИУК. Присутствие ИУК в растительных экстрактах в настоящее время подтверждено с помощью высокочувствительных физико-химических методов (спектрофлуорометрия, газожидкостная хроматография, масс-спектрометрия и т. д.). Эти методы позволили также более надежно оценить количество ауксина в растительных тканях.

Помимо ИУК, в растениях обнаружены также индолилацетальдегид (ИААльд), индолилацетонитрил (ИАН), индолилацетилэтанол, (триптофол), триптами, индолилацетиласпартат (ИААсп) эфиры ИУК с сахарами и инозитом (см. рис. 1). Эти соединения проявляют ауксиновую активность только после их превращения в ИУК, поэтому их следует рассматривать либо как предшественники, либо как запасную форму ауксина в растениях.

ИУК и ее дериваты обнаружены во всех органах растений. Особенно высоко их содержание в меристемах стебля и корня, в зачатках листьев, в проводящих пучках, в развивающихся семенах и плодах. Во время роста органов содержание в них ауксина обычно уменьшается за счет «разбавления» увеличивающейся биомассой и за счет усиления его инактивации. В зоны роста, расположенные за меристемами, ауксин поступает в системе полярного транспорта из меристем, продуцирующих ауксин.

В зависимости от типа ткани и физиологического состояния содержание ИУК колеблется от 1—5 до 300—1000 мг на 1 кг сырой массы.

ИУК образуется не только высшими растениями, но и водорослями, а также грибами и бактериями, особенно некоторыми патогенными и эпифитными. Роль эпифитной и ризосферной микрофлоры, а также микоризных грибов в обеспечении растений ауксином может быть довольно значительной [333].

ВЗАИМОСВЯЗЬ ХИМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ АУКСИНОВ

Как уже говорилось, ауксиновой активностью, помимо ИУК, обладает целый ряд других соединений. Большое научное и практическое значение имеет установление закономерностей зависимости ауксиновой активности этих веществ от их химического строения. Это создало основу для направленного синтеза активных соединений, пригодных для тех или иных целей. Следует отметить, что физиологическая активность ауксинов определяется многими факторами: проницаемостью, способностью к полярному транспорту, устойчивостью к инактивации и, наконец, соответствием их строения той

структуре (рецептору) в клетке, с которой взаимодействует ауксин.

Среди различных гомологов ИУК соединения с четным числом углеродных атомов в боковой цепи обладали более высокой активностью, чем соединения с нечетным числом этих атомов, а индолилкарбоновая кислота вообще не активна. Один из гомологов — индолилмасляная кислота (ИМК) — нашел широкое практическое применение, обладая более высокой активностью в качестве стимулятора образования корней, чем ИУК [152]. Сходный характер зависимости активности от длины боковой цепи наблюдался также при изучении гомологов 1-нафтилуксусной кислоты (НУК) и 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4-Д) (см. рис. 2). В настоящее время считается, что такой характер зависимости активности от длины боковой цепи определяется тем, что при четном числе углеродных атомов в боковой цепи в результате β -окисления происходит превращение гомологов в соответствующие уксусные кислоты, а при нечетном числе такое превращение осуществляется с трудом или же приводит к образованию неактивных карбоновых кислот.

Замена одного атома водорода в боковой цепи ИУК, НУК или 2,4-Д на $-\text{CH}_3$ приводит к образованию соответствующих α -пропионовых кислот. При этом возможны два оптических изомера этих кислот. Было установлено, что ауксиновая активность зависит от оптической изомерии. Например, (+) — изомер индолил- α -пропионовой кислоты обладал примерно в 30 раз более высокой активностью, чем (—) — изомер. При замене обоих атомов водорода в CH_2 -группе боковой цепи образуются изомасляные гомологи ИУК, НУК, 2,4-Д и других синтетических аналогов ауксина. Эти соединения либо не обладают ауксиновой активностью, либо действуют как антиауксины [185]. В исследованиях наиболее часто в качестве антиауксина используется 4-хлорфеноксиизомасляная кислота.

Фенилуксусная кислота и феноксиуксусная кислота очень слабые ауксины, во многих случаях вообще не проявляющие активности. Однако замещение водорода в ароматическом кольце этих кислот на галогены или некоторые другие группы приводит к резкому возрастанию их ауксиновой активности. Среди галогенпроизводных феноксиуксусной кислоты имеются такие высокоак-

тивные соединения, как 2,4-Д; 2,4,5-трихлорфеноксиуксусная кислота (2,4,5-Т), 2-метил-4-хлорфеноксиуксусная кислота (2М-4Х) и другие, широко используемые в качестве гербицидов [173] и стимуляторов роста культур растительных тканей [14].

Введение галогена вместо водорода в ароматическом кольце ИУК, приводящее к образованию 4-хлор-ИУК или 6-хлор-ИУК, также значительно повышает ауксиновую активность. При этих замещениях важное значение имеет взаимное расположение заместителей и ацетильной группы. Например, 2,4-Д и 2,4,5-Т очень активны как ауксины и гербициды, тогда как 2-хлорфеноксиуксусная кислота, 3,5-Д и 2,4,6-Т либо неактивны, либо действуют как антиауксины [24, 185].

Активность синтетических аналогов ауксина и различных дериватов ИУК зависит не только от соответствия их строения определенным требованиям, но и от устойчивости к инактивации в растениях. Особенно большое значение имеет устойчивость к инактивации при длительном их действии в качестве гербицидов, стимуляторов роста культур тканей, образования корней, роста плодов и т. д. Наименее устойчивой является ИУК, так как в растении имеются инактивирующие ее ферментные системы. Поэтому продолжительность действия ИУК обычно недостаточна для этих эффектов, и синтетические аналоги ауксина имеют перед ней в таких случаях большое преимущество, находят широкое практическое применение. В то же время при кратковременном действии на изгиб или на прямой рост coleoptiles ИУК оказывается более активной, так как здесь устойчивость к инактивации не имеет столь важного значения.

БИОСИНТЕЗ И ИНАКТИВАЦИЯ

Предшественником ИУК в растениях является аминокислота триптофан, молекула которой также содержит индольное кольцо. Превращение триптофана в ИУК может происходить двумя путями (рис. 3). Первый — деаминарование с образованием индолилпиروиноградной кислоты, которая затем декарбоксилируется с образованием ИААльд; последний, в свою очередь, окисляется до ИУК. Второй путь — декарбоксилирование с образованием триптамина, который затем окисляется до

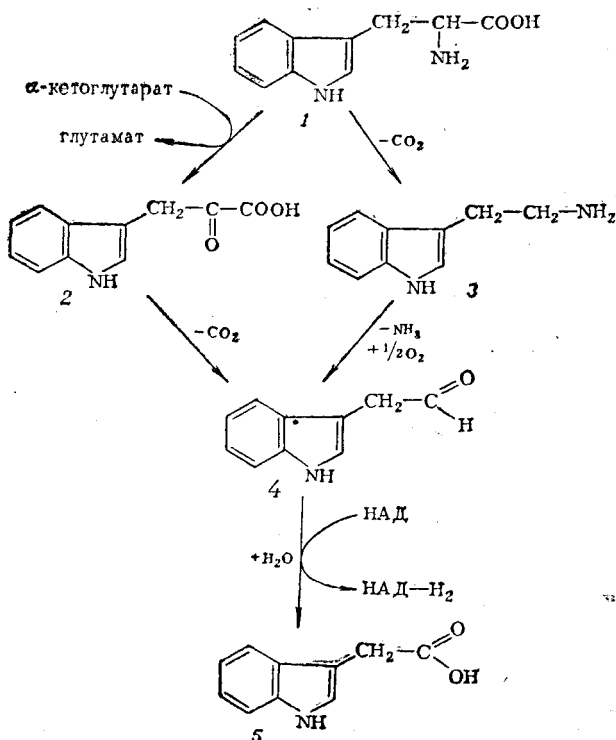


Рис. 3. Схема путей биосинтеза ИУК:

1 — триптофан; 2 — индолил-3-пировиноградная кислота; 3 — триптамин; 4 — индолил-3-ацетальдегид; 5 — индолил-3-уксусная кислота, НАД и НАД-Н₂ — окисленный и восстановленный никотинадениндинуклеотид.

ИААльд и далее превращается в ИУК. Введенный в растительную ткань триптофан способен превращаться в ИУК, выявлены необходимые для этого ферменты. Наиболее вероятным считается путь биосинтеза ИУК через образование индолилпировиноградной кислоты, тогда как другие пути биосинтеза имеют подчиненное значение [334].

Изменение скорости синтеза ИУК является одним из путей регуляции ее накопления в растительных тканях. Возможно, что там, где содержится больше ИУК, активность ее синтеза выше. Однако это предположение еще не имеет четких экспериментальных доказательств.

Не установлено достоверных корреляций между активностью ферментов синтеза ИУК и содержанием триптофана, с одной стороны, и содержанием ауксина — с другой. Возможно, это связано с тем, что ферменты, осуществляющие синтез ИУК, не строго специфичны, этот синтез для них является лишь побочной функцией, а главная функция их — участие в основном метаболизме клетки.

Вместе с тем установлено, что ряд факторов, изменяющих скорость роста и содержание ауксина, изменяет также и интенсивность синтеза ИУК. Показано, что скорость превращения триптофана в ИУК усиливалась под влиянием гиббереллина и уменьшалась под влиянием хлорхлоридов и этилена [318, 453]. Способность растений к синтезу ИУК уменьшалась под влиянием радиоактивного облучения, что сопровождалось уменьшением содержания ИУК и торможением роста [452].

Необходимо учитывать, что содержание ауксина в ткани зависит от соотношения процессов его синтеза и потребления, поступления из других органов и тканей и т. д. Поэтому не обязательно высокое содержание ауксина в ткани должно соответствовать высокой интенсивности его синтеза.

В гормональной регуляции жизнедеятельности растений инактивация фитогормонов имеет не меньшее значение, чем их синтез. Инактивация и синтез совместно определяют содержание ауксина в тканях. Благодаря инактивации ограничиваются продолжительность и интенсивность действия введенных ауксинов, причем не только ИУК, но и синтетических аналогов ауксина.

Основными путями инактивации ауксина в растениях являются деградация (деградация ИУК осуществляется ИУК-оксидазами) и связывание с различными компонентами клетки.

Деградация представляет собой необратимый процесс, так как молекула ауксина при этом разрушается. Связывание ауксинов в принципе обратимо, причем степень обратимости может быть разной у разных растений и в разном физиологическом состоянии.

Окислительная деградация ИУК в растениях происходит за счет кислорода атмосферы и осуществляется пероксидазами, действующими в этом случае как оксидазы [132, 133]. Для осуществления окисления выде-

ленным ферментом необходимо присутствие в реакционной среде 2,4-дихлорфенола (или какого-нибудь другого монофенола) и ионов марганца, выполняющих роль кофакторов. В растениях также обнаружены вещества, способные действовать как кофакторы ИУК-оксидазы (п-кумаровая кислота, умбеллиферон, оксibenзиловый спирт), но выполняют ли они эту функцию в растениях, пока не ясно.

Пероксидазы представлены в растениях значительным числом изозимов и локализованы в разных частях клетки, в том числе и в клеточных стенках [132, 145]. В растениях содержатся также ингибиторы ИУК-оксидазы, роль которых могут выполнять различные фенолкарбоновые кислоты (хлорогеновая, феруловая, кофейная, синаповая и др.), а также некоторые флавоноиды. Ряд авторов полагает, что регуляция окисления и содержания ИУК в растениях может осуществляться с помощью этих ингибиторов [434]. Благодаря своей способности подавлять окислительную деградацию ИУК эти вещества могут использоваться как синергисты ИУК, например, при стимуляции образования корней.

Фермент, его кофакторы и ингибиторы в целом образуют ИУК-оксидазную систему, которая обладает большой лабильностью и может обеспечивать регуляцию содержания ИУК в растительных тканях. Однако пока не ясно, где в клетке происходит окисление ИУК. Существует предположение, что окисление ИУК происходит главным образом на поверхности клеток, в плазмалемме или в клеточной стенке [24, 353]. В этом случае ИУК-оксидазу можно рассматривать как своеобразный барьер на пути проникновения ИУК в клетку.

Роль ИУК-оксидазы в регуляции содержания ИУК отчетливо проявляется при введении ИУК извне, но участие ее в регуляции содержания эндогенной ИУК еще не доказано. Не исключено, что при низких концентрациях ИУК, соответствующих ее естественному содержанию в растениях, ИУК-оксидаза может не действовать.

Синтетические аналоги ауксина гораздо устойчивее к окислительной деградации. Можно полагать, что скорость их окисления на 2—3 порядка ниже, чем скорость окисления ИУК. С этим может быть связана их более высокая ауксиновая активность в ряде длительных биотестов.

Важную роль в инактивации ИУК и синтетических аналогов ауксина играет их связывание. Описано ковалентное связывание ауксинов с сахарами и аминокислотами с образованием сложноэфирных и пептидных связей [25, 489] и нековалентное связывание с белками и другими полимерами клеток за счет сорбции [37]. При обработке растений ИУК в них часто вначале образуется индолилацетил-глюкоза, затем у многих растений (не у всех) она заменяется аминокислотным конъюгатом — ИААсп. Эфиры с глюкозой и конъюгаты с аминокислотами образуют также синтетические аналоги ауксина, для которых этот путь инактивации наиболее важен, так как связывание их происходит быстрее, чем деградация.

Способность к образованию аминокислотных конъюгатов появляется в тканях в ответ на их обработку ауксинами, что можно считать одним из примеров адаптационных реакций. Предполагается, что ауксины индуцируют синтез фермента *N*-ациласпартатсинтетазы, катализирующего образование аминокислотных конъюгатов [458]. Сканировал и конвертировал *tarupin*

Важная роль связывания в регуляции содержания ИУК подтверждается данными о содержании эндогенных связанных форм ИУК в растениях. В них обнаружены ИААсп и эфиры ИУК с различными сахарами и инозитом [24]. Особенно много связанной ИУК обнаружено в созревающих и сухих семенах. Более спорным является вопрос о присутствии связанной ИУК в вегетативных частях растений.

Сами по себе конъюгаты ауксинов не обладают ауксиновой активностью, именно поэтому связывание ауксинов представляет собой их инактивацию. Однако связанные ауксины могут быть высвобождены и вновь воздействовать на растения. Действительно, было обнаружено, что конъюгаты ауксинов могут быть физиологически активными, но в большинстве случаев они влияют значительно слабее, чем свободные ауксины. Лишь для конъюгатов ИУК в некоторых случаях отмечалась более высокая активность по сравнению со свободной ИУК [24]. Это обусловлено тем, что в связанном виде ИУК предохраняется от окислительной деградации.

В целом окисление ИУК и ее связывание образуют высокоэффективную систему защиты растительных кле-

Сканировал и конвертировал *tarupin*

ток от воздействия поступающего извне ауксина. Поэтому, чтобы обеспечить длительное действие ауксина на растение, необходимо либо использовать очень высокие дозы ИУК, либо вводить ее в ткани многократно, либо применять другие соединения, более устойчивые к инактивации. К их числу относятся различные синтетические аналоги ауксина (НУК, 2,4-Д и др.), а также дериваты ИУК (например, ИМК).

ПОГЛОЩЕНИЕ И ТРАНСПОРТ

В поглощении экзогенного ауксина обычно можно наблюдать два этапа. На первом происходит диффузия ауксина из раствора в клетки. По мере роста концентрации свободного ауксина в клетке возрастает скорость его обратного потока и через некоторое время достигается состояние динамического равновесия, при котором происходит постоянный обмен ауксина между тканью и раствором, но концентрация его в ткани остается неизменной. Это состояние равновесия при поглощении ИУК отрезками coleoptiles злаков достигается через 25—30 мин [23].

На втором этапе поглощение происходит с постоянной скоростью на протяжении нескольких часов. Оно обусловлено тем, что часть поступающего в клетку ауксина связывается (ковалентно или нековалентно) и таким образом удаляется из внутриклеточного раствора. Благодаря этому динамическое равновесие между содержанием свободного ауксина в растворе и в клетке нарушается и появляется возможность для поглощения новых порций ауксина. В результате при поглощении свободного ауксина его концентрация в ткани растет лишь на первом этапе поглощения, а на втором этапе увеличивается содержание только связанного ауксина. Поглощение ауксина на втором этапе в значительной степени зависит от метаболизма клеток и поэтому иногда носит название метаболитического накопления.

Поглощение ауксина зависит от его способности растворяться в липидных мембранах клеток. Поэтому оно происходит более интенсивно при пониженных рН, когда диссоциация молекул ауксина подавлена. Более активному поглощению способствуют такие модификации молекул ауксина, которые повышают их липофильность, например превращение в метиловый или этиловый эфи-

ры, в ацетонитрил, удлинение боковой цепи. В некоторых случаях усиление поглощения за счет повышения липофильности может быть причиной повышения ауксиновой активности.

Очень важным является вопрос о внутриклеточной локализации поглощенного ауксина: зная, где ауксин находится в клетке, можно сказать, на что он действует. Однако выяснение этого сопряжено с большими методическими трудностями, которые до сих пор не преодолены.

Одной из отличительных особенностей ауксина, как и других фитогормонов, является то, что он образуется в одних частях растения, а действует в других. Поэтому для понимания характера действия ауксина в растениях необходимо знать, как он передвигается. Одним из основных фактов, установленных при изучении транспорта ауксина, является то, что он передвигается в основном полярно вниз по стеблю [329].

Это направление движения сохраняется и в корне. Таким образом, в растении существует постоянный поток ауксина от стеблевой меристемы до зоны растяжения корня. Сюда вливаются также потоки ауксина из листьев. Можно предположить, что этот полярный транспорт ауксина является одной из причин полярного характера роста и морфогенеза растений. Существование системы базипетального транспорта ауксина позволяет объяснить многие особенности реакции растений на ауксины, а учет этой системы необходим и при практическом использовании ауксинов. Действие различных веществ на растения в значительной степени может быть обусловлено их влиянием на полярный транспорт ауксина. Например, гиббереллин усиливает этот транспорт, а 2,3,5-трийодобензойная кислота, нафтилфталаминовая кислота, морфактины подавляют его [394].

Полярный транспорт ауксина зависит от метаболизма клеток и не наблюдается в условиях анаэробии или в мертвой ткани. В этих случаях передвижение ауксина не отличается от обычной диффузии. Передвижение ауксина в базипетальном направлении может происходить и против градиента концентрации, что также свидетельствует о его активной метаболической природе. Причиной полярности транспорта ауксина может быть то, что у каждой клетки соотношение между способностью к поглощению и выделению ауксина несколь-

ко различается на апикальном и базальном концах. И хотя в пределах одной клетки это различие может быть очень небольшим, при суммировании этих различий в полярном ряду клеток разница может возрастать до значительных величин.

В связи с тем, что транспорт ауксинов в растении осуществляется полярно, большое практическое значение имеет место их нанесения. Так, если их наносят на стебель, то этим не удастся подавить опадение листьев, а если на черешок листа, то его опадение эффективно задерживается.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ

Влияние на растяжение, деление и дифференциацию клеток. Различные ростовые и морфогенетические реакции растений в конечном счете определяются изменением числа, размеров, формы и дифференциации клеток. В настоящее время все исследователи согласны с тем, что ауксин влияет не только на растяжение клеток, но и на другие виды клеточной активности, в том числе на деление и дифференциацию клеток.

Влияние на растяжение — первый из установленных и наиболее изученный эффект ауксина [106]. Исследование этого эффекта чаще всего проводят, используя отрезки колеоптилей злаков, стеблей гороха и других двудольных растений. В этих исследованиях установлено, что стимуляция растяжения обычно начинается после 10—15-минутного лаг-периода, она совпадает по времени со стимуляцией дыхания, и ей предшествует ускорение движения цитоплазмы. Для сохранения стимуляции растяжения необходимо постоянное присутствие ауксина в инкубационном растворе, при удалении ауксина стимуляция сразу же прекращается. Это позволяет предположить, что действие на растяжение зависит от содержания свободного ауксина в клетке, находящегося в равновесии с окружающим раствором [23].

Так как рост растяжением состоит прежде всего в поглощении воды и увеличении размеров вакуоли, то ускорение растяжения должно быть обусловлено усилением этих процессов. Усиление поглощения воды связано с тем, что под влиянием ауксина уменьшается давление клеточной стенки на протопласт и вакуолю, в

результате чего повышается осмотическое давление внутри вакуоли. Для восстановления равновесия между осмотическим давлением среды и вакуолярного сока клетки поглощают дополнительные порции воды, при этом клеточная стенка дополнительно растягивается. Растянутое состояние клеточной стенки затем стабилизируется за счет встраивания новых мицелл целлюлозы и других компонентов клеточной стенки, и процесс растяжения может продолжаться.

Исходя из этого, можно полагать, что наиболее важным для расшифровки механизма действия ауксина на растяжение является вопрос о том, каким образом он уменьшает давление клеточной стенки. Ряд авторов полагает, что под влиянием ауксина усиливается выделение H^+ -ионов из клетки; это активный процесс, требующий затраты энергии [106, 233, 242]. При этом клеточная стенка подкисляется, из нее вымывается кальций, в ней активируются кислые гидролазы, расщепляющие полисахариды. Все это приводит к уменьшению жесткости и повышению эластичности клеточной стенки. Следует отметить, что предлагаемое объяснение механизма действия ауксина не бесспорно, имеются факты, которые противоречат ему. Но на сегодняшний день это наиболее обоснованное предположение.

Усиление растяжения клеток под действием ауксина не связано с его влиянием на синтез нуклеиновых кислот и белка, хотя для длительного сохранения способности клеток реагировать на ауксин необходимо, чтобы в них происходило постоянное новообразование этих компонентов [23, 24].

Хотя основные данные о действии ауксина на растяжение клеток получены при использовании отрезков coleoptилей, есть основания полагать, что растяжение клеток в целом растении также регулируется ауксином. Об этом свидетельствуют данные о корреляции между содержанием в растении ауксина (особенно ауксина, способного к полярному транспорту) и скоростью роста [23, 36]. В некоторых случаях удавалось ускорить растяжение цветоносов с помощью обработки ауксином [307, 315, 318]. Однако в большинстве случаев усилить растяжение стебля и корня в целом растении с помощью обработки ауксинами не удается, такая обработка чаще всего приводит к утолщению этих органов. Это, однако, не опровергает мнения об участии ауксина в

растяжении клеток, так как характер действия эндогенного и экзогенного ауксина может различаться.

Целый ряд эффектов ауксина, в том числе и наиболее практически важных, обусловлен его действием на деление клеток. С этим действием связаны усиление образования корней, стимуляция камбиальной активности и образования каллуса, стимуляция разрастания завязи, приводящая к образованию партенокарпических плодов и т. д. Нарушением упорядоченности делений в значительной степени объясняется гербицидный эффект 2,4-Д и близких к ней веществ [173]. Влияние ауксина на деление клеток во многих случаях осуществляется совместно с другими фитогормонами, особенно с цитокининами.

Чаще всего для изучения действия ауксина на деление клеток используют культуры изолированных тканей и клеток, представляющие собой удобную экспериментальную модель [15, 16].

В исследованиях такого рода было показано, что ауксин необходим прежде всего для индукции репликации ДНК. Последующий переход клеток с удвоенным количеством ДНК к митозу может индуцироваться цитокинином, цитокинином совместно с ауксином или одним ауксином [15, 16, 25].

В целом растению участие эндогенного ауксина в регуляции деления клеток наиболее четко показано при весенней активации камбия, образовании корней, плодов и семян. Участие ауксина в регуляции деления клеток стеблевой и корневой меристем остается пока недоказанным, несмотря на высокое содержание в них эндогенного ауксина.

Многочисленные исследования показали, что формирование проводящих пучков в растении, связанное с образованием ксилемных и флоэмных клеток, регулируется ауксином [16, 408]. Особенно отчетливо это проявлялось в опытах по регенерации поврежденных проводящих пучков, а также при индукции образования ксилемных и флоэмных клеток в культурах тканей. Эти данные показывают, что ауксин принимает участие и в регуляции дифференциации клеток. Однако до настоящего времени остается неясным, является ли это действие прямым или косвенным. Дело в том, что для превращения паренхимных клеток в дифференцированные необходимо, чтобы предварительно произошло 2—3 де-

ления этих клеток, и ауксин может участвовать лишь в индукции этих делений, не участвуя в дальнейшем превращении поделившихся клеток в дифференцированные. Этот вопрос нуждается в дальнейшем изучении.

Участие ауксина в регуляции образования проводящих элементов является наиболее ярким примером влияния его на дифференциацию клеток. Но оно не ограничивается только этим. Ауксин влияет на регенерацию листостебельных почек и корней, принимает участие в регуляции эмбриогенеза, но конкретные пути этого влияния еще мало изучены.

Следует отметить, что регуляция дифференциации клеток, так же как и регуляция деления и растяжения, осуществляется ауксином в комплексе с другими фитогормонами, которые могут значительно изменять характер его действия.

Роль в фото- и геотропизме. Изгибание стебля, корня или колеоптиля обусловлено неодинаковой скоростью роста противоположных сторон этих органов. Исследователей давно привлекал вопрос о том, каким образом ориентируется рост растений в зависимости от освещенности и гравитации. Как уже говорилось, в ходе этих работ был открыт ауксин.

В дальнейшем было высказано предположение, что та сторона органа, которая растет быстрее, содержит больше ауксина, а неравномерность его распределения обусловлена односторонним освещением или действием силы тяжести. Именно в этом состоит суть гормональной теории тропизмов Ф. Вента [467] и Н. Г. Холодного [158].

Экспериментально было показано, что из освещенной стороны или верхней (при использовании горизонтально расположенного органа) половины органа в агар диффундирует примерно в 1,5 раза меньше ауксина, чем из теневой (или нижней). Это различие было еще больше, если сравнивались наиболее удаленные участки органов. При этом Вент и Холодный исходили из предположения, что у стебля и колеоптиля та сторона органа, которая содержит больше ауксина, растет быстрее, а у корня, наоборот, медленнее, так как содержание ауксина в ней становится избыточным.

Повышение содержания (усиление диффузии) ауксина может происходить за счет активизации синтеза, ослабления инактивации или более интенсивного транс-

порта. В настоящее время показано, что фототропическое или геотропическое раздражение влияет прежде всего не на синтез и инактивацию, а на транспорт ауксина: теневая (или нижняя) сторона имеет более высокую интенсивность транспорта [424], и в зону растяжения на этой стороне поступает больше ауксина, а при помещении на агар из этой половины выделяется больше ауксина. Зависимость фото- и геотропизма от транспорта ауксина подтверждается опытами, в которых вещества, ингибирующие транспорт ауксина (морфактины, 2,3,5-трийодбензойная и нафтилфаламиновая кислоты), устраняли способность осевых органов растения адекватно ориентироваться в пространстве, но удлинение их при этом часто не подавлялось.

Хотя все еще не ясно, каким образом влияет воспринятое одностороннее раздражение на изменение транспорта ауксина, роль его в ориентации роста стебля и coleoptily можно считать установленной: смещение ауксина на теневую или нижнюю сторону усиливает ее рост, что приводит к изгибанию [76].

В отношении корней вопрос о роли ауксина в их изгибании под воздействием силы тяжести и света является более сложным. В геотропизме корня большую роль играет корневой чехлик, который является источником ингибиторов типа абсцизовой кислоты, передвигающихся преимущественно по нижней стороне [395].

Кроме того, есть основания полагать, что в корне существуют два потока ауксина: от кончика — действующий на ограниченном расстоянии и от надземной части к зоне растяжения корня. Поэтому, чтобы понять роль ауксина в геотропизме корней, необходимо оценить взаимодействие ингибиторов, выделяемых корневым чехликом с этими потоками ауксина. Это является в настоящее время предметом интенсивных исследований. Можно отметить, что чувствительность геотропической реакции корней к ингибиторам полярного транспорта ауксина свидетельствует в пользу того, что этот транспорт определяет изгибание и в корнях.

Изучение гео- и фототропизма и роли ауксина в этом процессе приобретает в настоящее время важное значение в связи с выращиванием растений в условиях невесомости на космических станциях.

Ауксин, по-видимому, играет важную роль также в осуществлении двигательных реакций листьев, цветков

и усов растений, однако по этому вопросу пока имеются лишь отрывочные данные.

Апикальное доминирование. Явление апикального доминирования состоит в том, что активно растущая верхушка (апекс) оказывает подавляющее действие на пробуждение и рост боковых пазушных почек. В подавлении развития пазушных почек принимает участие также прилегающий к ним лист. К. Тиман и Ф. Скуг еще в 30-х годах нашего столетия показали, что угнетающее действие апекса и листа может быть воспроизведено ИУК, нанесенной в виде ланолиновой пасты вместо этих органов после их удаления [468]. Это дало основание предполагать, что ауксин играет важную роль в явлении апикального доминирования. Моделью для изучения этой роли чаще всего служат проростки, у которых удаляют верхушку и вместо нее наносят пасту с ауксином. Затем у таких проростков изучают ход пробуждения боковых почек.

Изучение роли ауксина в апикальном доминировании показало, что регуляция этого процесса определяется взаимодействием ауксина с другими фитогормонами, в частности с цитокининами и гиббереллинами [390]. При нанесении цитокинина на пазушную почку она трогается в рост, несмотря на присутствие апекса или пасты с ауксином. Гиббереллин обычно усиливает рост тех почек, которые уже пробудились, направляясь в самые верхние. Если апикальная почка не удалена, то гиббереллин направляется в нее и усиливает ее рост. Таким образом под влиянием гиббереллина апикальное доминирование может даже усиливаться.

В настоящее время полагают, что растущий апекс или поверхность среза, обработанная ауксином, представляют собой как бы мобилизационный центр, к которому в первую очередь притекают цитокинин и гиббереллин. Благодаря этому здесь наиболее активно растут и делятся клетки, используются притекающие питательные вещества [390]. При наличии такого центра мобилизации цитокинины почти не попадают в боковые почки, которые вследствие этого не растут или растут значительно медленнее, чем верхушечная почка. После того как пазушная почка пробудится в результате попадания в нее эндогенного или экзогенного цитокинина, она сама становится таким мобилизационным центром, в ней усиливаются синтез ауксина и рост.

На примере апикального доминирования можно видеть, как многие ростовые процессы растений регулируются действием нескольких фитогормонов, которые могут взаимно влиять на синтез, инактивацию, транспорт и активность друг друга.

Регуляция образования и роста корней. При погружении проростков корнями в растворы ауксинов обычно наблюдается торможение роста корней в длину, утолщение и усиление образования боковых корней, рост которых в длину подавлен. Утолщение корня происходит в результате увеличения диаметра клеток, а в более зрелых частях — в результате активации деления клеток камбия и образования вторичной ксилемы и флоэмы. Поэтому предполагается, что вторичное утолщение регулируется эндогенным ауксином (совместно с цитокинином) [447].

При стимуляции образования боковых корней ауксин вызывает активацию деления клеток перицикла, расположенных напротив ксилемных лучей проводящего цилиндра. Это деление приводит к образованию корневого зачатка, дальнейший рост которого и превращение в развитый корень тормозятся присутствующим ауксином. В некоторых случаях постоянное присутствие ауксина в среде, особенно при использовании стойких синтетических аналогов (2,4-Д и др.), вызывает непрерывную закладку корневых зачатков без их последующего роста, и образующаяся масса ткани внешне напоминает каллус [378]. Такой характер роста является губительным для растения, и это служит основой для использования 2,4-Д и ряда других соединений в качестве гербицидов при внесении в почву. В то же время эти каллусоподобные массы клеток могут длительно размножаться в изолированной культуре, представляя собой одну из разновидностей культур тканей.

Стимуляция образования боковых корней с помощью ауксина может быть практически использована при пересадках древесных и овощных растений для ускорения их приживаемости на новом месте.

Ауксин стимулирует также образование корней на листовых и стеблевых черенках. Этот эффект чрезвычайно важен с практической точки зрения: благодаря его использованию оказалось возможным резко интенсифицировать вегетативное размножение многих культурных и декоративных растений, особенно трудно уко-

ренияющихся пород [152]. При образовании корней на черенках точно так же усиливается деление клеток перикарпа, что приводит к стимуляции заложения корневых зачатков. Чтобы ауксин не тормозил последующий рост этих зачатков, черенки после обработки ауксином переносят в среду без ауксина. Таким образом, благодаря обработке ауксином увеличивается число корней, ускоряется их появление, и все это благоприятствует лучшему укоренению черенков.

В естественных условиях корни на стебле обычно не образуются. Но в некоторых случаях при обработке ауксинами корни образуются по всей длине стебля, на что тратится масса питательных веществ. Это также является одной из причин гербицидного действия синтетических аналогов ауксина.

Имеющиеся данные о характере влияния экзогенного ауксина на образование и рост корней позволяют предполагать, что эти процессы в растении находятся под контролем эндогенного ауксина.

Регуляция опадения листьев, завязей и плодов. Опадение этих органов происходит вследствие активации клеток отделительного слоя, которые претерпевают одно или два деления, выделяют пектинметилэстеразу и целлюлазу, в результате чего разрушаются клеточные стенки и нарушаются связи между клетками этого слоя. В зоне опадения вокруг проводящего пучка механические волокна не образуются, а сосуды закрываются пробками из полисахарида тилозы и циклического углеводорода суберина. В результате достаточно легкого механического воздействия для отделения этих органов от растения.

Развитие этих изменений наблюдается при старении листа, при недостаточном опылении цветков и при чрезмерно большом числе завязей и плодов. Во всех случаях поступление ауксина из этих органов в черешок или в плодоножку уменьшается. Образование отделительного слоя и опадение черешка индуцируются также удалением листовой пластинки. Все это позволяет предположить, что пусковым механизмом изменений, приводящих к образованию отделительного слоя, является уменьшение поступления ауксина в черешок или плодоножку.

Это предположение было многократно экспериментально подтверждено в опытах, в которых растения об-

рабатывали ауксином, что приводило к задержке опадения [180]. Так, нанесение ланолиновой пасты с ИУК на черешок колеуса или хлопчатника вместо удаленной листовой пластинки значительно задерживает образование отделительного слоя и опадение черешка. При этом важное значение имеют место и время нанесения ауксина. Если ауксин наносили не сразу после удаления листовой пластинки, а через 1—2 суток, то он не задерживал, а ускорял опадение черешка. То же самое наблюдалось, если ауксин наносили не на дистальный, а на проксимальный участок черешка или на стебель.

Характер действия ауксина на опадение зависит также от взаимодействия ауксина с этиленом, который является мощным ускорителем опадения. Этилен ускоряет старение листьев, задерживает транспорт ауксина из листа в черешок и ускоряет его связывание, а также подавляет действие ауксина на отделительный слой [200]. С другой стороны, образование этилена в растениях резко увеличивается под влиянием обработки ауксинами, поэтому при обработке ауксином иногда можно наблюдать эффект, противоположный ожидаемому.

Регулирование опадения листьев и плодов имеет важное практическое значение, поэтому познание механизмов опадения и участия в нем фитогормонов является актуальной задачей. На практике в одних случаях возникает необходимость задержки опадения, а в других ее стимуляции. Например, важно задержать осыпание завязей у томатов, вызванное недостаточным их оплодотворением или неблагоприятными температурными условиями, предотвратить предуборочное опадение плодов, ягод. Иногда появляется потребность и в задержке опадения листьев, например при зимнем хранении кочанов капусты. При хранении у наружных листьев образуется отделительный слой, что приводит к их старению, загниванию и отделению от кочерыги. Кроме того, в пазухах этих листьев пробуждаются пазушные почки, на рост которых тратятся питательные вещества. Предуборочная обработка кочанов ауксинами может значительно уменьшить эти неблагоприятные процессы.

Потребность в ускорении опадения листьев возникает при подготовке плантаций хлопчатника к механизированной уборке. Действие различных препаратов во многом зависит от их влияния на содержание ауксина,

этилена и абсцизовой кислоты [97]. Стимулирующее действие на опадение поэтому могут оказывать и некоторые антиауксины.

Регуляция цветения, роста и созревания плодов. Ауксин принимает участие в регуляции зацветания растений. Особенно разительным является его влияние на цветение ананаса (для этих целей используется главным образом НУК). Благодаря обработке ауксином оказалось возможным получать плоды в любое время года. У других растений влияние ауксина на цветение не проявляется столь резко. В большинстве случаев переход к цветению короткодневных растений тормозится, а длиннодневных — стимулируется. Однако эти эффекты не всегда надежно воспроизводятся и поэтому не получили практического применения.

Ауксин влияет и на сексуализацию цветков. Особенно четко это проявляется у двудомных растений и у растений с раздельнополыми цветами [169]. Так, у огурцов под влиянием ауксина увеличивается число женских цветков у гермафродитных линий и появляются женские цветки у мужских линий. Сдвиг в сторону образования женских цветков под влиянием ауксина наблюдается и у других растений. Это может иметь практическое значение, так как благодаря увеличению числа женских цветков можно увеличить урожай плодов и семян.

У розеточных растений цветению предшествует образование цветоноса (цветочной стрелки). Во многих случаях показано, что рост цветоноса зависит от ауксина, выделяемого цветком или соцветием. При удалении цветка рост цветоноса останавливается, но он может быть возобновлен, если вместо удаленного цветка нанести пасту с ауксином. Такое действие ауксина наблюдалось у тюльпана, смолевки, василька и других растений [307, 315]. Гиббереллин в отличие от ауксина стимулирует образование и рост цветоноса с неудаленным цветком, но не действует на цветонос без цветка.

Оплодотворение и последующее развитие цветков тесно связаны с фитогормонами, содержащимися в пыльце, в том числе и с ауксином. Еще Фиттинг (1909 г.) показал, что убитые поллинии орхидей вызывают такие же морфологические изменения в цветке, как и живые поллинии, хотя оплодотворения не происходит. Это действие воспроизводилось также экстрактом из пол-

линиев. Последующие исследования показали, что в них содержится довольно много ауксина. Последний был обнаружен и в пыльце других растений. Ауксин, содержащийся в пыльце, необходим для роста пыльцевой трубки, то есть косвенно и для процесса оплодотворения. Возможно, ауксин пыльцы принимает участие и в начальных этапах развития оплодотворенной семяпочки.

В дальнейшем развивающиеся семена сами становятся интенсивным источником ауксина и других фитогормонов, часть их выделяется в окружающие семяпочку ткани завязи и вызывает их разрастание, приводящее к образованию плодов.

В тех случаях, когда оплодотворения не произошло, не происходит также развития семян и выделения из них фитогормонов в завязь. В результате плод не развивается, а в плодоножке образуется отделительный слой, и такая абортивная завязь опадает. У сортов, способных к партенокарпическому образованию плодов, ауксин обнаруживается в неоплодотворенных семяпочках и завязи.

Зависимость роста плодов от наличия ауксина была установлена в работах Густафсона, Нича и др. [383, 468]. В них было показано, что удаление семян предотвращает рост завязи или цветоложа (у земляники), а внесение ауксина вместо удаленных семян приводит к образованию бессемянных плодов, которые по размеру и вкусовым качествам мало отличались от нормальных плодов с семенами. Эти результаты послужили основой для использования ауксинов с целью получения плодов в тех условиях, когда опыление и оплодотворение по каким-либо причинам ослаблены или нарушены. Обработка ауксинами при этом не только вызывала рост плодов, но и предотвращала их опадение. Ауксины нашли применение в этих целях при выращивании томатов, инжира и других культур. Следует отметить, что замена оплодотворения ауксином не всегда бывает удачна. В одних случаях активны одни аналоги ауксина, в других — другие. Иногда более эффективен гиббереллин или гиббереллин совместно с ауксином, цитокинином [240, 383]. Это связано с тем, что рост плодов регулируется не только ауксином, но и другими фитогормонами. В одних случаях наиболее остро ощущается недостаток одного из фитогормонов, в других — другого.

Поэтому применению фитогормонов и их синтетических аналогов с целью получения партенокарпических плодов должны предшествовать предварительные испытания по подбору наилучшего сочетания веществ, выявлению наиболее активных из них, оптимальных концентраций и сроков применения. При этом необходимо учитывать, что ауксин, попадающий на листья и стебли, может вызвать нежелательные побочные формативные эффекты.

Во время роста плодов в них поддерживается высокая концентрация ауксина, особенно на начальных этапах. Однако при созревании плодов его содержание в них резко падает и одновременно возрастает концентрация этилена. Изменяя содержание ауксина в плодах, можно управлять их созреванием. В этих целях ауксин может применяться для задержки созревания груш, лимонов и т. д., благодаря чему продлевается срок их хранения [262]. С другой стороны, применяя ауксин для подавления предуборочного опадения плодов, можно вызвать нежелательную задержку их созревания, что необходимо учитывать.

Ауксины могут не только задерживать, но и ускорять созревание плодов. Это бывает особенно заметно, когда необработанные ауксином плоды хранятся рядом с обработанными. При этом этилен из обработанных ауксином плодов выделяется и действует на необработанные, ускоряя их созревание.

СИНТЕТИЧЕСКИЕ АНАЛОГИ АУКСИНА, ОБЛАДАЮЩИЕ ВЫСОКОЙ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТЬЮ

Участие ауксина в регуляции основных ростовых и морфогенетических процессов растений обуславливает возможность использования его физиологических аналогов с целью изменения скорости и характера указанных процессов в желательном направлении. Поскольку синтетическая ИУК вполне доступна, вначале пытались использовать в растениеводстве именно это вещество. И хотя ИУК применяют до настоящего времени, все же в большинстве случаев стремятся заменить ее другими, более эффективными соединениями. Основная причина этого заключается в недостаточной персистентности ИУК в растительных тканях; к тому же она нестабильна в водных растворах. Поэтому большее практи-

ческое значение приобрели более стойкие вещества, близкие к ИУК по спектру физиологической активности.

ИМК [γ -(индолил-3)-масляная кислота]. Не содержащаяся в высших растениях ИМК во многих случаях влияет на физиологические процессы так же, как ИУК, но отличается от последней относительно высокой персистентностью. Это и определяет успех применения ИМК, особенно при стимуляции корнесобразования. Обычно в 0,25—0,5%-ный водно-спиртовой (1:1) раствор ИМК одревесневшие черенки погружают на 5 с, после чего их переносят в соответствующий субстрат для укоренения [143, 466]. ИМК — белое кристаллическое вещество с температурой плавления 124°C, хорошо растворимое в этиловом спирте и многих других органических растворителях. Довольно токсична для теплокровных: LD₅₀ для мышей при пероральном введении составляет 100 мг/кг.

НУК (α -нафтилуксусная кислота) — физиологический аналог ауксина. Используется в качестве эффективно-го регулятора роста растений. Производится в виде калиевой соли, амида или метилового эфира. Наибольшее значение имеет калиевая соль α -нафтилуксусной кислоты (КАНУ).

НУК — белое кристаллическое вещество с температурой плавления 131—132°C; растворимость в 100 мл воды при 25°C 41—42 мг. Токсичность для теплокровных невелика: LD₅₀ для крыс при пероральном введении составляет 1000 мг/кг.

Хорошо растворяющиеся в воде соль или амид НУК применяют для прореживания цветков и завязей яблоки (70—80 г/га), а также маслины (до 500 г/га). Регулятор способен уменьшать предуборочное опадение яблок и груш, причем в первом случае расход препарата на опрыскивание деревьев составляет примерно 100 г/га, во втором — 50 г/га [7, 19, 144, 175, 290].

Метилловый эфир НУК находит применение в качестве средства задержки прорастания хранящегося картофеля. Для этих целей выпускается 3,5%-ный dust метилового эфира НУК на глине (препарат М-1), расход которого составляет 100 г на 1 т клубней [130].

НУК хорошо проникает в растения и легко в них перемещается. В процессе метаболизма регулятора роста образуется оксиметилнафталин, α -нафтойная и фталевая кислоты [73].

НОУК (β-нафтоксиуксусная кислота). Обладает ауксиновой активностью и может применяться в качестве средства стимуляции плодообразования на томатах и землянике. Цветущие растения опрыскивают препаратом в дозах 15—20 г/га, что приводит к увеличению сбора ранних плодов лучшего качества [64, 290].

2,4-Д, 4Х и другие феноксикислоты. 2,4-дихлорфеноксиуксусную кислоту (2,4-Д) в основном применяют как средство борьбы с сорняками [73, 74].

Это белое кристаллическое вещество с температурой плавления 141°C, хорошо растворимое в этиловом спирте, диэтиловом эфире, ацетоне и некоторых других органических растворителях. В качестве регулятора роста используют обычно соли 2,4-Д, хорошо растворимые в воде. Вещество обладает относительно невысокой токсичностью для теплокровных: LD₅₀ для крыс при пероральном введении 400—500 мг/кг.

2,4-Д является физиологическим аналогом эндогенного ауксина, отличаясь от последнего гораздо более высокой персистентностью. Казалось бы, это обстоятельство открывает широкие возможности применения 2,4-Д в качестве регулятора роста растений. Однако многолетние эксперименты показали, что чаще всего в дозах, необходимых для проявления ее рострегулирующей активности, 2,4-Д оказывается фитотоксичной.

Таким образом, широкому применению 2,4-Д в качестве регулятора роста мешают ее исключительно высокая физиологическая активность и персистентность. И все же в некоторых ситуациях рострегулирующая активность 2,4-Д реализуется без каких-либо проявлений фитотоксичности. Так, 2,4-Д до настоящего времени признается одним из наиболее действенных средств предотвращения предуборочного опадения citrusовых. Для достижения нужного эффекта растения апельсина и грейпфрута опрыскивают растворами, содержащими соль 2,4-Д в концентрации 24 мг/л. При обработке деревьев лимона дозу уменьшают вдвое [144, 290].

2,4-Д входит в состав восковых эмульсий, которыми обрабатывают плоды лимона перед длительным хранением или транспортировкой. В этом случае регулятор замедляет размягчение тканей, что имеет важное хозяйственное значение [144].

Своеобразна роль 2,4-Д при возделывании картофеля. Это вещество в дозах до 130 г/га применяют в США

для предуборочной обработки растений, что способствует более интенсивной розовой окраске клубней определенных сортов. Оказалось, что в ряде случаев такая обработка улучшает привлекательность клубней для покупателей [290].

Имеет значение 2,4-Д для культивирования изолированных клеток и тканей. Здесь полностью проявляется способность вещества выполнять физиологические функции эндогенного ауксина, который сохраняется достаточно долго, что позволяет использовать его в качестве компонента культивационных сред.

Когда 2,4-Д используют как регулятор роста, дозировки ее столь невысоки, что возможность присутствия остатков, превышающих допустимые пределы (в США до 5 мкг/кг), почти исключается. При необходимости анализ остаточных количеств 2,4-Д может быть осуществлен с помощью газовой хроматографии. Существующие аналитические методы тщательно разработаны и хорошо освоены, поскольку вещество широко применяется в качестве гербицида [173].

4-хлорфеноксиуксусная кислота (4Х) обладает гораздо меньшей по сравнению с 2,4-Д фитотоксичностью, что позволяет использовать ее для улучшения плодообразования у томатов. Цветущие растения опрыскивают раствором, содержащим 4Х в концентрации 50 мг/л. Этим достигается более раннее созревание плодов при некотором улучшении их качества. Имеются данные о том, что виноградная лоза реагирует на 4Х так же, как томаты, однако для обработки этой культуры чаще используют гиббереллины [64, 290].

Особого рассмотрения заслуживают 2,4,5-трихлорфеноксиуксусная (2,4,5-Т) и 2-(2,4,5-трихлорфенокси)-пропионовая (2,4,5-ТП) кислоты, которые длительное время использовали как эффективные регуляторы роста. При этом 2,4,5-ТП особенно хорошо зарекомендовала себя как средство предотвращения предуборочного опадения плодов, а 2,4,5-Т, кроме того, и как средство улучшения плодообразования и индукции партенокарпии, в частности, у томатов [125].

Однако сейчас производство и применение трихлорфеноксипроизводных признаются нежелательными, так как эти препараты содержат примесь 2,3,7,8-тетрахлордibenzo-р-диоксина, обладающего крайне высокой токсичностью для теплокровных.



ГИББЕРЕЛЛИНЫ

В странах Юго-Восточной Азии издавна известно заболевание риса, названное в Японии баканэ. Самым характерным его симптомом является стремительный рост пораженных растений, которые резко выделяются на общем фоне. Еще в начале XX века японские ученые предположили, что причина этого — выделение грибом Гибберелла, возбудителем заболевания, особых веществ в ткани растений. Японским фитопатологом Куросавой был поставлен остроумный опыт [319]. Гриб вырастили в питательном растворе, тщательно отфильтровали и стерильным фильтратом, не содержащим частиц гриба, обработали молодые здоровые растения риса. Они начали быстро вытягиваться. Стало ясно, что этот эффект вызван действием каких-то высокоактивных веществ, которые гриб выделяет в питательный раствор.

В конце 30-х годов нашего столетия активное вещество было выделено в виде чистых кристаллов и названо гиббереллином по имени микроскопического гриба, его образующего [92].

Гиббереллины стали известны на Западе только в начале 50-х годов — примерно через 25 лет после их открытия Куросавой. К этому времени они были неплохо изучены японскими учеными и, возможно, остались бы еще одной из многочисленных групп вторичных микробных метаболитов, если бы не открытие во второй половине 50-х годов их уникальных свойств как гормональных регуляторов роста растений. Многосторонняя и очень высокая физиологическая активность гиббереллинов, и в первую очередь их способность обеспечивать зацветание определенных групп растений в неиндуктивных условиях, вызвала громадный интерес к этим микробным метаболитам физиологов, а затем и биохимиков растений. Интерес к ним увеличился еще больше, когда

выяснилось, что гиббереллины образуются не только фитопатогенным грибом Гибберелла, но и высшими растениями. Будучи обязательными и очень важными продуктами их жизнедеятельности, эти вещества с полным правом отнесены к гормонам растений.

ХИМИЯ, МЕТОДЫ ИДЕНТИФИКАЦИИ И КОЛИЧЕСТВЕННОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Гиббереллины представляют собой группу близких по строению тетрациклических карбоновых кислот, относящихся к классу дитерпенов. Номенклатура гиббереллинов, основанная сначала на полностью насыщенной гиббановой системе [85], претерпела в конце 60-х годов существенные изменения. Эти вещества стали рассматриваться как производные гипотетического углеводорода — *энт*-гиббереллана, нумерация атомов в котором соответствует таковой у других циклических дитерпенов (рис. 4).

Гиббереллины обозначают символом А с цифрой справа внизу — порядковым номером, который присваивается каждому новому соединению по мере открытия и идентификации. К 1978 г. из культуры гриба *Fusarium moniliforme* и высших растений было выделено и идентифицировано 52 гиббереллина (рис. 5).

Наиболее распространен и преимущественно применяется гиббереллин А₃ (гибберелловая кислота, ГК). Это объясняется тем, что *F. moniliforme* синтезирует в основном именно этот гиббереллин, который является главным компонентом препаратов, поступающих в продажу.

У большинства гиббереллинов тетрациклическое ядро несет ряд постоянных заместителей: в положении С-7 — карбоксильная группа, С-17 — обычно экзометиленовая двойная связь, С-18 — чаще всего СН₃ — группа

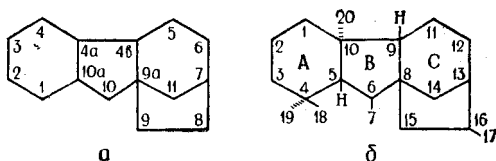
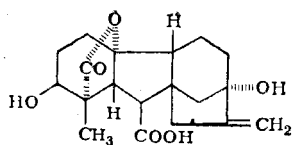
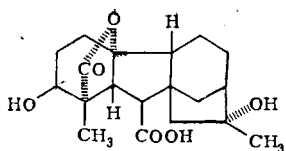


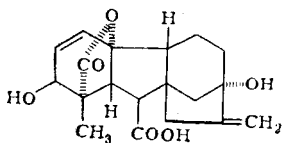
Рис. 4. Нумерация атомов в гиббане (а) и *энт*-гиббереллане (б).



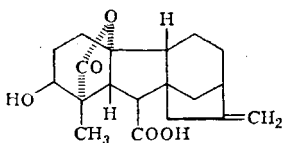
A₁ (F, P)



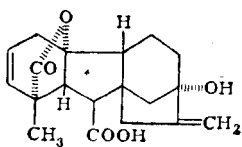
A₂ (F)



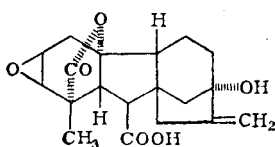
A₃ (F, P)



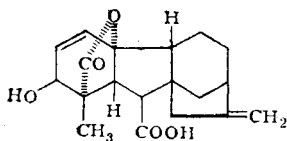
A₄ (F, P)



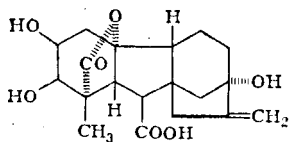
A₅ (P)



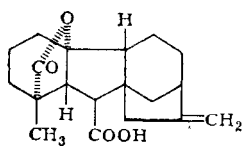
A₆ (P)



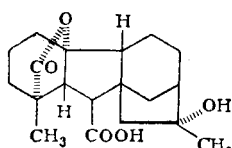
A₇ (F, P)



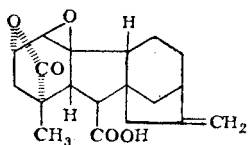
A₈ (P)



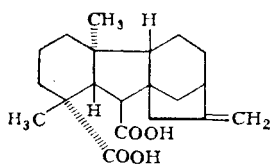
A₉ (F, P)



A₁₀ (F)



A₁₁ (F)



A₁₂ (F)

Рис. 5. Гиббереллины (F — выделенные из грибов; P — выделенные из растений).

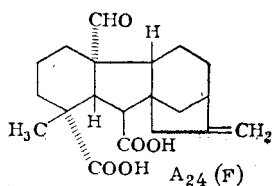
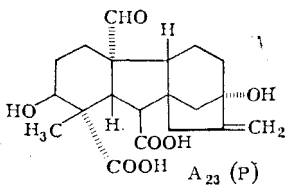
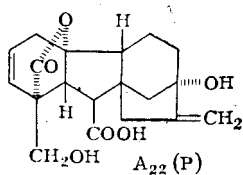
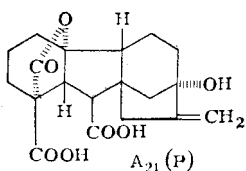
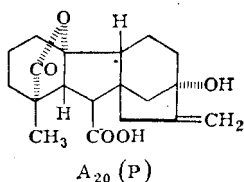
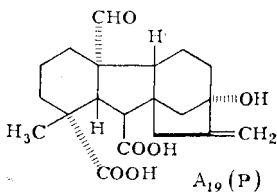
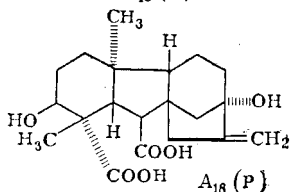
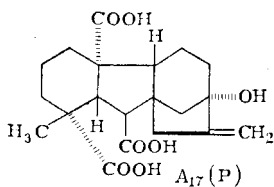
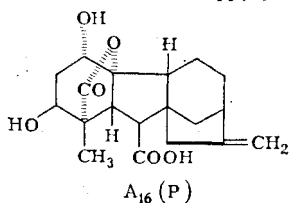
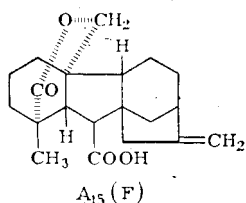
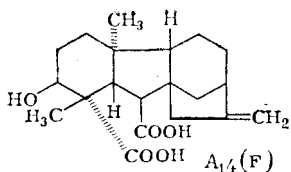
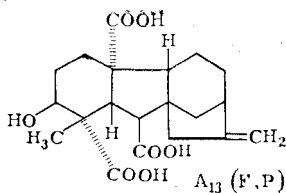


Рис. 5 (Продолжение)

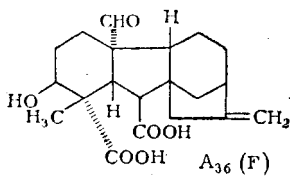
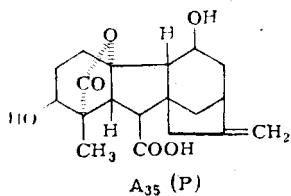
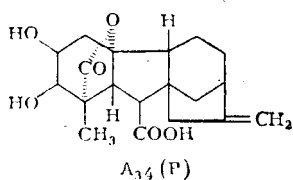
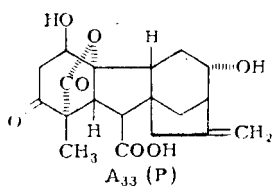
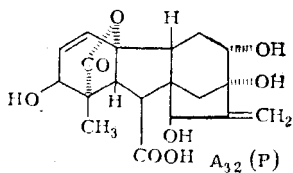
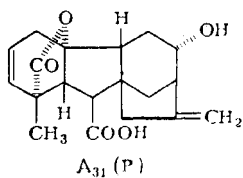
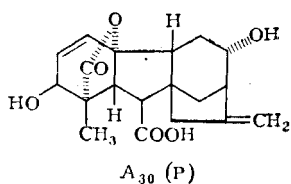
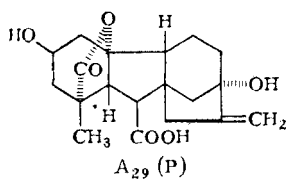
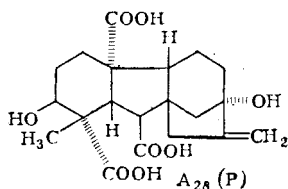
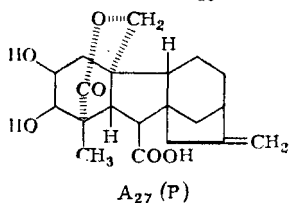
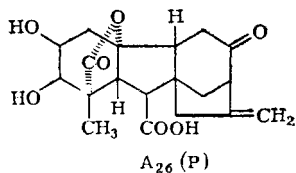
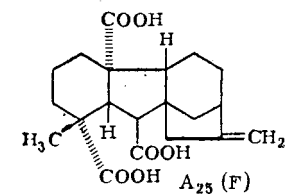
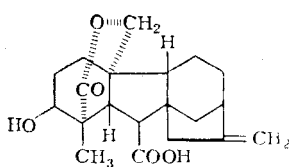
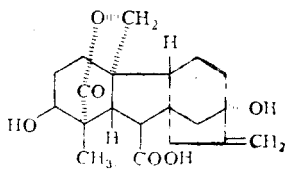
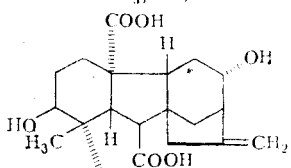
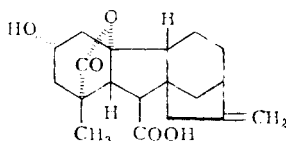
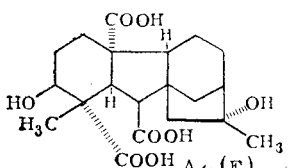
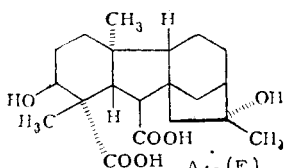
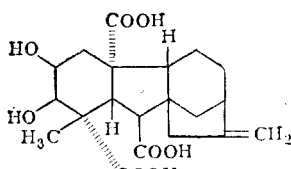
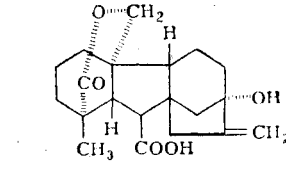
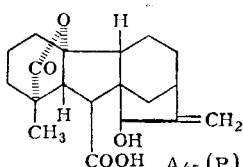
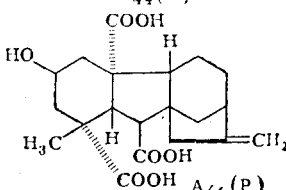
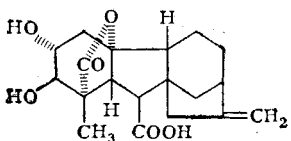


Рис. 5 (Продолжение)

 $A_{37}(\mathbb{P})$  A_1, P_1  $\Lambda_{39}(\dot{P})$ A₄₀ (F) $A_4(F)$ 
$$A_{42}(F)$$
 $A_{43}(P)$ 
$$A_{LL}(P)$$

$$\text{COOH} \quad A_{45}(\text{P})$$


COOH A₄₆ (P)



A₄₇ (F)

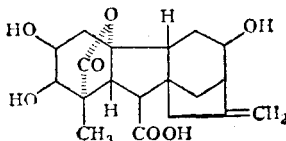
A₄₈(P)

Рис. 5. (Продолжение)

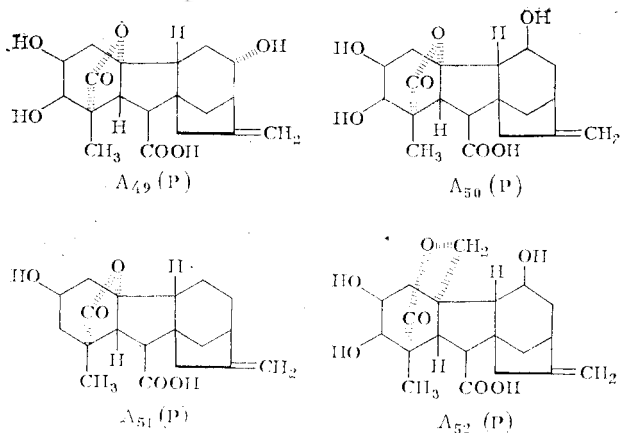


Рис. 5. (Продолжение)

(за исключением A_{21} , A_{22}), C-19 — γ - или 19 \rightarrow 10- δ лактон или карбоксильная группа. Различия в остальных заместителях или их сочетаниях обуславливают все многообразие гиббереллинов.

По количеству углеродных атомов в молекуле гиббереллины можно разделить на две группы: 20-углеродные (C_{20}) и редуцированные 19-углеродные (C_{19}). Первые в целом являются биогенетическими предшественниками вторых. В C_{20} -гиббереллинах углеродный атом при C-20 имеет разную степень окисления (от метильной до карбоксильной группы) и может входить в состав 19 \rightarrow 10 δ -лактона. C_{19} -гиббереллины несут γ -лактонную группировку в положении 19 \rightarrow 10.

Биосинтез. Совокупность многочисленных данных по метаболизму гиббереллинов позволяет построить общую схему биосинтеза C_{19} -гиббереллинов (рис. 6) [284].

Ранние этапы синтеза гиббереллинов, включая образование и дальнейшее превращение мевалоновой кислоты, являются общими для терпенов и могут считаться твердо установленными. Общим тетрациклическим предшественником всех гиббереллинов является каурен. Дальнейший метаболизм осуществляется через стадии последовательных окислительных реакций: каурен \rightarrow кауренол \rightarrow кауреналь \rightarrow кауреновая кислота. Механизм перехода от C_{20} - к C_{19} -гиббереллинам пока не установлен, но результаты работ показывают, что для удаления C-20-углерода необходима свободная 19-овая кислота.

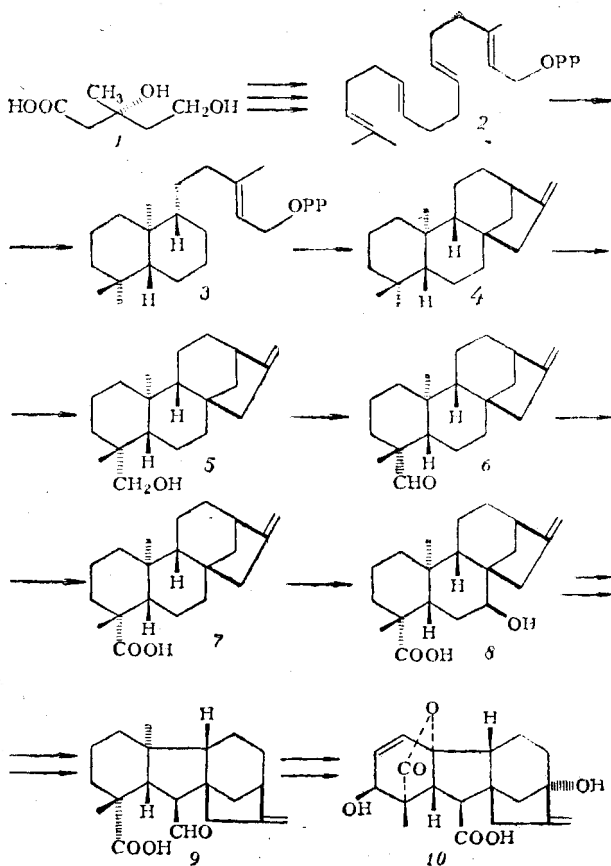


Рис. 6. Схема биосинтеза C₁₉-гиббереллинов:

1 — мевалоновая кислота; 2 — *транс* — геранил-геранилпирофосфат; 3 — копалил-пирофосфат; 4 — *энт*-каурен; 5 — *энт*-кауренол; 6 — *энт*-кауреналь; 7 — *энт*-кауреновая кислота; 8 — *энт*-7-окси-кауреновая кислота; 9 — гиббереллин-альдегид; 10 — гиббереллин A₃ (и другие гиббереллины).

Большой интерес с точки зрения установления механизмов регуляции роста растений гиббереллинами представляет выявление ферментов, ответственных за биосинтез этих веществ. По этому вопросу сведений сравнительно мало. Наиболее изучен фермент каурен-синтетаза, катализирующий реакцию циклизации геранил-геранилпирофосфата в каурен [469]. Выделен и очищен фермент геранил-геранилпирофосфат-синтетаза [384].

По-видимому, он катализирует последовательное удлинение дитерпеноидной цепи: $C_5 \rightarrow C_{10} \rightarrow C_{15} \rightarrow C_{20}$ [187].

Вероятно, большинство природных гиббереллинов являются промежуточными продуктами синтеза небольшого числа высокоактивных гиббереллинов или продуктами тупиковых ветвей их метаболизма.

Идентификация. Для идентификации гиббереллинов используют целый ряд современных физико-химических методов. Широкое применение находит распределительная хроматография — бумажная и тонкослойная, отличающаяся сравнительной простотой и доступностью. Однако, применение этого метода в целях идентификации индивидуальных гиббереллинов не очень эффективно в связи с вариабельностью величин R_f . Несколько стабильнее величины R_s — отношение $R_f A_3$ (эталона) к R_f других гиббереллинов на конкретных хроматограммах. При использовании этих видов хроматографии в целях идентификации желательно иметь заведомые (эталонные) образцы гиббереллинов.

Хроматография в тонком слое сорбента имеет ряд преимуществ перед бумажной: возможность применения агрессивных реагентов и высоких температур для проявления, гораздо более высокая чувствительность. Некоторые гиббереллины, очень близкие по полярности (например, A_1 и A_3 или A_4 и A_7), делятся особенно трудно. Однако и для их разделения описаны соответствующие условия [414].

В качестве сорбентов рекомендуют нейтральные силикатные материалы (силикагель, кизельгур и др.), а в качестве проявителей — чаще всего серную кислоту, после обработки которой гиббереллины флуоресцируют в ультрафиолете. Применяют 5%-ный раствор серной кислоты в этаноле или 85%-ную кислоту с последующим прогреванием при 100—120°C.

Некоторые гиббереллины можно различать по характеру флуоресценции в ультрафиолете или цвету пятна после обработки соответствующим реагентом. Этот метод особенно эффективен для обнаружения гиббереллинов A_3 и A_7 , дающих после обработки серной кислотой желто-зеленую флуоресценцию в ультрафиолете без нагревания. По-видимому, это связано со строением колец A их молекул (3-OH и Δ^2).

Значительный шаг вперед в методах идентификации гиббереллинов был сделан после того, как в 1963 г.

японские исследователи описали применение газо-жидкостной хроматографии (ГЖХ) для разделения и идентификации этих веществ, используя их метиловые эфиры [294, 295]. Еще более перспективным оказалось применение триметилсилильных производных метиловых эфиров гиббереллинов, которые хроматографируются в сравнительно мягких условиях без разложения [202, 351]. Продолжительность удерживания их на колонках хорошо воспроизводима, что дает возможность стандартизировать колонки для всех гиббереллинов, используя в качестве стандартов лишь некоторые из числа легкодоступных. С помощью этой методики Кавел с соавторами идентифицировали 17 гиббереллинов в смеси, используя в качестве стандартов всего три вещества: A_3 , A_7 и A_9 [227]. В их работе приведена продолжительность удержания ряда гиббереллинов.

Вульфсон с соавторами описали применение масс-спектрометрии в целях идентификации гиббереллинов [147]. Они показали возможность идентификации этим методом гиббереллинов в смеси, используя их метиловые и этиловые эфиры. Метод был усовершенствован Бинксом с соавторами, которые показали преимущества триметилсилильных производных метиловых эфиров гиббереллинов [202]. Спектры последних достаточно специфичны (индивидуальны) и могут быть с успехом использованы для идентификации.

Но особенно эффективным оказалось сочетание ГЖХ с масс-спектрометрией [350, 351, 352]. Этот метод позволил использовать для анализа неочищенные экстракты растительных материалов, идентифицируя в них как известные, так и новые гиббереллины, находящиеся в малых количествах.

Описано применение ядерно-магнитно-резонансной (ЯМР) спектроскопии, позволяющей устанавливать наличие тех или иных химических групп в молекуле гиббереллинов. ЯМР спектроскопия — один из самых эффективных методов идентификации гиббереллинов в малых количествах. Сочетание этих методов позволило установить структуру многих гиббереллинов.

В целях идентификации гиббереллинов могут быть использованы и биологические методы. Применение последних носит ограниченный, вспомогательный характер и основано на специфичности их физиологической активности. Например, сильная ростовая реакция про-

ростков огурца свидетельствует о том, что в исследуемом материале имеются гиббереллины, лишенные ОН-группы при С-13, типа А₄ или А₇.

Методы определения концентрации. Методы количественного определения гиббереллинов, как и других физиологически активных веществ, делятся на биологические и физико-химические. Определение концентрации гиббереллинов в растении — сложная задача. Содержание этих веществ здесь очень мало (обычно 10^{-8} — $10^{-6}\%$ массы сухого растительного материала). Кроме того, применение биологических методов затрудняется большой специфичностью физиологической активности разных гиббереллинов и возможным наличием ингибиторов. Вопросы количественного определения гиббереллинов разбираются в ряде работ, где детально изложены наиболее рациональные методики [86, 187, 287].

Основой биологических методов являются разнообразные физиологические эффекты гиббереллинов: стимуляция прорастания семян, рост интактных растений или их изолированных частей, а также гидролитическая ферментативная активность. Наиболее распространены методы, основанные на ростовой реакции проростков и стимуляции амилалитической активности эндосперма ячменя.

Первые биологические методы количественного определения гиббереллинов были основаны на ростовой реакции проростков риса [319, 320]. В настоящее время для этого используют высокочувствительные карликовые растения. Семена предварительно проращивают, а затем помещают в пробирки с испытуемым раствором. При необходимости соскоб с тонкослойной хроматограммы можно внести прямо в пробирку. Рост растений происходит на свету, в течение 6—9 дней (по разным методам). Чувствительность метода — 0,001 мкг/мл А₃. В логарифмическом масштабе наблюдается линейная зависимость прироста от концентрации А₃ в диапазоне 0,001—1 мкг/мл [86].

Очень прост метод определения концентрации гиббереллинов по ростовой реакции проростков карликового гороха [1, 91]. Проросшие семена разрезают пополам поперек семядолей и половинки горошин (с корешком и ростком) устанавливают на дне химического стакана с испытуемым раствором. Стаканы накрывают часовыми стеклами и помещают на 4—5 суток (в зави-

симости от энергии роста растений) в термостат при температуре 24°C. Затем растения вынимают, обрезают стебельки и измеряют их длину. Установлена линейная зависимость прироста от логарифма концентрации.

Одна из модификаций метода — проростки раскладывают (плоскостью среза горошины) на водный агар в чашках Петри или Коха и на эпикотили наносят по одной капле (5 мкл) испытуемого раствора. Чувствительность метода — 0,0001 (10^{-4}) мкг A_3 на растение. В диапазоне доз 10^{-3} — 10^{-1} мкг A_3 (на растение) наблюдается линейная зависимость между приростом длины эпикотилиа и логарифмом дозы.

Особенность метода, основанного на ростовой реакции гипокотилей проростков огурца, заключается в его высокой избирательности — чувствительности к гиббереллинам, не имеющим ОН-группы при С-13 (A_4 , A_7 , A_9 , A_{24} и др.). На гипокотили наносят по одной капле (5 мкл) испытуемого раствора и проростки выдерживают на агаре в чашках Петри или Коха в течение двух суток при комнатной температуре и круглосуточном освещении люминесцентными лампами. Чувствительность метода: для A_4 — 0,001 (10^{-3}) мкг на растение, A_7 — 0,0001 (10^{-4}), A_9 — 0,0015 мкг и для A_3 — 1 мкг на растение [86].

Методика количественного определения гиббереллинов по стимуляции амилалитической активности эндосперма ячменя [70, 236] сводится к тому, что по 2—3 кусочка эндосперма помещают в маленькие стеклянные флаконы с 1 мл испытуемого раствора и инкубируют 24—48 ч при +30°C. Затем измеряют концентрацию редуцирующих сахаров как показатель амилалитической активности, стимулируемой гиббереллинами. Чувствительность метода очень высокая — до 10^{-5} мкг/мл A_3 .

Основные физико-химические методы определения концентрации гиббереллинов — фотометрические.

Их преимущество перед биологическими — высокая точность и быстрота анализа. Однако они менее чувствительны и гораздо менее специфичны, поэтому предназначаются главным образом для количественного определения гиббереллинов в культуральной жидкости гриба-продуцента *F. moniliforme*, где концентрация этих веществ обычно измеряется сотнями миллиграммов в литре при сравнительно малой нагрузке примесей.

Из фотометрических методов определения концентрации гиббереллинов наиболее распространен метод, основанный на цветной реакции A_3 с фосфоро-вольфрамо-молибденовым реактивом [91, 286]. Реакционная смесь состоит из 1 мл исследуемого раствора, 0,5 мл реактива Фолина—Чиокальто [258] и 2,5 мл дымящей соляной кислоты. Постепенно образуется зеленое окрашивание; максимум светопоглощения наблюдается при длине волны 730 нм. Чувствительность метода — 10 мг/л A_3 . При использовании спектрофотометра простая линейная зависимость между концентрацией A_3 и светопоглощением сохраняется до 90 мг/л A_3 . Чтобы избавиться от конкурирующих (дающих окраску с реактивом) примесей, которые могут быть в культуральной жидкости, применяют предварительную очистку, которая заключается в экстракции гиббереллинов из культуральной жидкости бутанолом при pH 2,5 и переэкстрагировании их из бутанола в водную фазу при pH 7,0. Установлено, что в цветную реакцию вступают гиббереллины A_3 и A_7 , но не A_1 и A_4 . По-видимому, специфическое значение для прохождения цветной реакции имеет кольцо A с эндоциклической двойной связью и лактоном в положении 19→10.

Флуорометрический метод основан на флуоресценции гиббереллинов при обработке серной кислотой и имеет несколько модификаций, в том числе для количественного определения гиббереллинов в растительном материале [86]. При этом предусматриваются длительная предварительная очистка и концентрирование. Флуоресценцию реакционной смеси измеряют при 455 нм и длине волны возбуждения 410 нм [272].

Выбор того или иного метода зависит от поставленной задачи. Простейшим случаем является установление факта наличия гиббереллинов в исследуемом образце. Для этого очень удобны биологические методы — сравнительно простые, высокочувствительные и специфичные. Их недостаток — возможность присутствия в растительном образце ингибиторов, активность которых будет маскировать наличие гиббереллинов. В таких случаях применяют длительную предварительную химическую очистку, которая обычно включает хроматографию. При определении концентрации гиббереллинов в культуральной жидкости продуцента *F. moniliforme* нужды в такой длительной очистке обычно не бывает.

Более сложный случай — идентификация индивидуальных гиббереллинов. Здесь особенно эффективно сочетание газожидкостной хроматографии с масс-спектрометрией.

Количественное определение гиббереллинов связано со специфическими особенностями и трудностями. Наиболее объективные данные, показывающие содержание индивидуальных гиббереллинов в исследуемом материале, получают при использовании таких сложных методов, как сочетание газожидкостной хроматографии с масс-спектрометрией. Однако в большинстве случаев при анализе растительного материала исследователи ограничиваются сочетанием распределительной хроматографии с биотестами. Интерпретация получаемых в таких случаях данных — довольно сложная задача в связи со специфичностью физиологической активности индивидуальных гиббереллинов. Необходимо учитывать существенную разницу между понятиями «суммарное содержание гиббереллинов» и «суммарная физиологическая активность». Оценку первого можно дать теми или иными физико-химическими методами, а в некоторых случаях, например при исследовании культуральной жидкости гриба-продуцента, — прямым выделением чистого препарата гиббереллинов. Однако физиологическая активность равных по массе, но имеющих разный состав смесей гиббереллинов может быть совершенно разной вследствие различий в физиологической активности этих веществ. По этой же причине применение разных биотестов для оценки активности одного и того же препарата тоже может дать совершенно различные результаты. А исследователя в большинстве случаев интересует именно общий, интегральный, уровень гиббереллиновой активности. Поэтому нельзя признать удачным часто применяемое выражение содержания гиббереллинов в исследуемом материале в эквивалентах гибберелловой кислоты (A_3).

В тех случаях, когда исследователь ограничивается измерением физиологической активности элюатов с хроматограмм, целесообразно для более объективной оценки пользоваться набором качественно разных биотестов, например удлинение проростков карликового гороха, огурца и салата, а также стимуляция амилолитической активности эндосперма ячменя.

Выявление в растительных тканях, экстракция и очистка, количественное содержание. Методические приемы исследования гиббереллинов в растениях изложены в многочисленных работах [2, 70, 85, 86, 287, 302].

Первые схемы и методы извлечения гиббереллинов из растений были заимствованы из микробиологии. В основе их лежало представление, что эти вещества — свободные органические кислоты, хорошо извлекаемые из воды несмешивающимися с нею органическими растворителями при кислой реакции среды. Довольно скоро, однако, обнаружилась ошибочность этого представления. Было установлено, что эндогенные гиббереллины растений представлены в основном не свободными, а связанными формами, как правило, более полярными, нейтрального или даже основного характера. Были разработаны такие схемы извлечения эндогенных гиббереллинов, которые позволяют выделить ГПВ (гиббереллиноподобные вещества) с разнообразными физико-химическими свойствами.

Как правило, исходный растительный материал экстрагируют смешивающимся с водой органическим растворителем (метанол, этанол, ацетон) или буферной смесью с рН 6,2—7,2. Буферный раствор в отличие от органических растворителей хорошо извлекает гиббереллины, связанные с белками.

Затем органический растворитель удаляют под вакуумом до водного остатка, из которого извлекают гиббереллины и ГПВ несмешивающимися с водой органическими растворителями (этилацетат, бутанол). Для полноты извлечения различных форм целесообразно применять последовательные экстракции при кислой (в основном свободные гиббереллины), нейтральной и щелочной (в основном связанные гиббереллины) реакциях среды.

Обычно после вакуум-концентрирования обводненной органической фазы до водного остатка выпадает осадок, который часто отбрасывают. Это неправильно. В осадке также могут содержаться активные вещества, которые можно извлечь этанолом или другим близким по полярности органическим растворителем [87].

При обработке водного остатка первичного экстракта этилацетатом при рН 2,5—3,0 в последний плохо

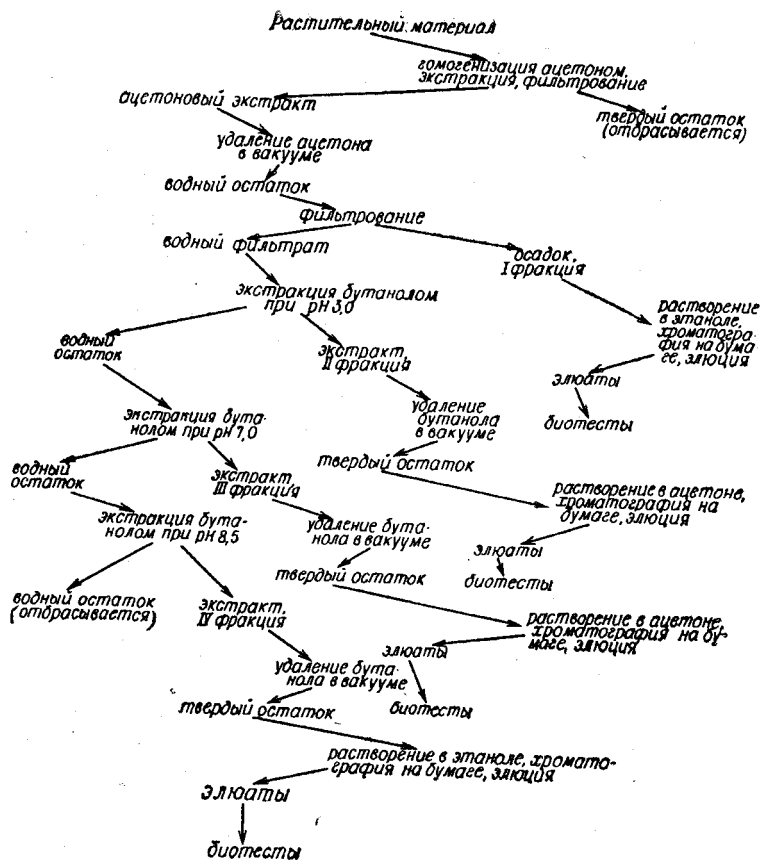


Рис. 7. Схема извлечения гиббереллинов и ГПВ из растительного материала [87].

переходят те свободные гиббереллины, которые обладают сравнительно высокой полярностью. Их целесообразнее извлекать из водной фазы бутанолом.

Связанные гиббереллины, более полярные, чем свободные, также извлекаются из водной фазы лучше бутанолом, чем этилацетатом. В бутанол переходят гликозиды гиббереллинов и сравнительно полярные эфиры. Для их разделения можно применить экстракцию бутанольной фракции щелочным раствором (например, 1%-ный бикарбонат натрия). При этом гликозиды гиб-

береллинов, имеющие кислый характер, переходят в водную фазу. Эфиры малополярных гиббереллинов переходят, как и свободные кислоты, в этилацетат. Для их разделения также можно применить экстракцию этилацетатной фазы щелочным водным раствором. При этом кислые свободные гиббереллины переходят в виде солей в водную фазу, а нейтральные эфиры остаются в этилацетатном слое. В дальнейшем свободные гиббереллины могут быть вновь переэкстрагированы из воды в этилацетат при рН 2,5—3,0.

Освобождение гиббереллинов из связанного состояния осуществляют с помощью ферментативного, кислотного или щелочного гидролиза.

Для выявления гиббереллинов в предварительно очищенном материале проще всего воспользоваться биологическими тестами: удлинение гипокотилей карликового гороха, эпикотилей салата, огурца, биохимической пробой — стимуляцией амилазной активности в эндосперме ячменя. Однако полученные описанным способом экстракты еще содержат богатые смеси веществ, причем не только смеси разных гиббереллинов и их производных, но и ингибиторы, затрудняющие проведение биологических тестов. Поэтому концентраты экстрактов очищают в основном методами распределительной или адсорбционной хроматографии — бумажной, тонкослойной, колоночной. На рисунке 7 приведена схема одного из способов извлечения и выявления эндогенных гиббереллинов. Применение этой схемы позволило авторам обнаружить нерастворимые в воде (I фракция), кислые (II фракция), нейтральные и основные (III и IV фракция) гиббереллины и ГПВ [87].

Принципиально иной метод извлечения гиббереллинов из растений, который часто применяется при изучении локализации синтеза этих веществ, — диффузия их в агаровые блоки-рецепторы [302, 392, 403]. Исследуемый орган помещают на агаровый блок и инкубируют во влажной камере. Затем орган-донор и агаровый блок-рецептор анализируют на содержание ГПВ.

В литературе нередко встречаются сведения о количественном содержании эндогенных гиббереллинов в высших растениях. Сравнительный анализ и систематизация таких данных представляют трудную задачу, так как различные схемы выделения обеспечивают неодинаковую полноту извлечения эндогенных гиббереллинов,

а количественное их содержание часто устанавливается при помощи биологических тестов. При этом нередко упускается из вида, что многие биотесты отличаются высокой специфичностью по отношению к отдельным гиббереллинам и, следовательно, не могут быть использованы для суммарной оценки валового содержания этих веществ. Так, с помощью карликового гороха нельзя обнаружить гиббереллин A_9 , с помощью огурца — гиббереллины A_1 и A_3 и т. д.

Содержание эндогенных гиббереллинов выражают чаще всего в эквивалентах гибберелловой кислоты на единицу массы. Обычно оно составляет 10^{-8} — $10^{-6}\%$ массы сухого растительного вещества [28, 280]. Наиболее богаты ими прорастающие или созревающие семена, в зрелых (покоящихся) семенах активных гиббереллинов значительно меньше или нет совсем. В листьях содержание гиббереллинов составляет несколько миллиграммов или десятков миллиграммов на 1 кг сырой массы.

По определениям Зембднера с соавторами, в одной семядоле прорастающих в темноте семян фасоли (*Ph. coccineus*) содержится примерно 2×10^{-10} г гиббереллинов A_4 и (или) A_3 , $2,5 \times 10^{-10}$ г A_5 , 5×10^{-10} г A_6 , $1,2 \times 10^{-10}$ г A_8 и $1,8 \times 10^{-10}$ г глюкозида A_8 [419].

При сравнительных анализах содержания гиббереллинов в растениях необходимо также иметь в виду, что уровень гиббереллинов и ГПВ определяется соотношением скоростей их синтеза и распада, связывания и освобождения. Низкое содержание этих веществ в момент анализа может быть следствием их активного потребления, высокое — освобождения из связанных форм, переноса из других тканей и органов и т. д. Все это очень затрудняет интерпретацию данных о количественном содержании гиббереллинов в определенных тканях и органах, особенно когда пытаются связать эти данные с морфофизиологическими показателями: карликовостью, цветением и т. д.

Место синтеза и передвижение, функции связанных форм. Исследование вопроса локализации синтеза гиббереллинов наталкивается на серьезные трудности методического характера. Поскольку в растениях происходит передвижение и накопление гиббереллинов, богатые этими веществами органы могут и не быть местом их синтеза. Повышение содержания активных гибберел-

линов в результате перехода из связанного состояния в свободную форму также может быть принято за синтез de novo.

Имеющиеся в литературе данные позволяют предполагать, что гиббереллины синтезируются в разных органах, особенно в интенсивно растущих. Убедительно доказан синтез гиббереллинов в корнях, верхушечных стеблевых почках [85], развивающихся семенах и в листьях [235, 345].

Одним из доказательств того, что гиббереллины синтезируются именно в данном месте, а не перенесены сюда или освобождены из запасных форм, служит значительное уменьшение их содержания под действием специфических ингибиторов синтеза. Так, было установлено, что ретарданты препятствуют накоплению гиббереллинов в семенах гороха [186, 485]. Ферменты, катализирующие синтез (—)-каурена из 2-¹⁴C мевалоновой кислоты, локализованы в семядолях гороха (сорт Аляска) [235a].

Связанные гиббереллины могут выполнять в растениях функции запасных и транспортных форм [277, 326, 420]. Признание за ними роли запасных форм основано на данных о взаимопревращениях свободных и связанных гиббереллинов в созревающих и прорастающих семенах, а роли транспортных форм — на наличии связанных гиббереллинов в ксилемном соке деревьев.

Конъюгация гиббереллинов с сахарами и некоторыми другими соединениями и их обратимая инактивация широко распространены у высших растений. Экспериментально установлена способность ферментных систем растений гидролизовать глюкозидную, глюкозилэфирную и аминокислотную связи гиббереллинов с соответствующими соединениями. По-видимому, можно считать доказанной транспортную функцию гликозидированных гиббереллинов, движущихся вверх по ксилеме.

В настоящее время большинство исследователей придерживается мнения о неполярном передвижении гиббереллинов [168, 326]. Экспериментальные данные, подтверждающие эту точку зрения, получены как в опытах с изолированными частями растений, лишенными апикальной меристемы [392], так и в опытах с интактными растениями [168]. Отмечено перемещение гиббереллинов в растениях периллы в акропетальном и базипетальном направлениях [168, 209].

Получены доказательства способности гиббереллинов передвигаться в латеральном направлении через ряды клеток ксилемы и флоэмы [209]. По данным Райлтона и Филлипса [403], в горизонтально расположенном колеоптиле гиббереллин преимущественно транспортируется в нижнюю сторону. Возможно, что в процессах геотропизма участвуют не только ауксины, но и гиббереллины [46].

Циркулирующие в стебле гиббереллины могут участвовать в ростовых процессах камбия, быть запасными или подвергаться инактивации в коре [209].

Механизмы, обеспечивающие передвижение гиббереллинов, изучены еще недостаточно. По-видимому, в целых растениях это перемещение происходит по сосудистой системе пассивно с током водных растворов. Передвижение же гиббереллинов на короткие расстояния, по всей вероятности, происходит в силу диффузии [168, 326].

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ

Влияние на рост растений. Стебель. Удлинение обработанных растений — первый из отмеченных и наиболее очевидный эффект гиббереллина. Цитологическая основа этого явления — ускорение деления клеток, усиление их растяжения или оба эти эффекта вместе [86, 90, 346, 425].

Так, у розеточных растений возникновение и рост стебля в неиндуктивных условиях под влиянием гиббереллина обусловлены образованием активной субапикальной меристемы. Здесь причиной ускоренного роста является усиление деления клеток, а не их растяжения [90, 425]. И наоборот, ускорение под влиянием гиббереллина роста проростков пшеницы, обработанных гамма-лучами, связано с растяжением клеток, а не с ускорением их деления [425].

Характерный цитологический эффект гиббереллина — ускорение деления клеток меристем, в том числе камбия [90]. При обработке интактных растений это приводит к ускоренному развитию ксилемной ткани. Если же воздействовать гибберелловой кислотой на каллюсную культуру, отрезки стеблей или на стебли, с которых удалены почки, то усиленное развитие камбия не сопровождается дифференциацией ксилемы. Чтобы по-

лучить дифференциацию ксилемы в таких системах, нужно добавить ауксин [425].

Экзогенный гиббереллин стимулирует рост как травянистых, так и древесных растений, хотя у первых реакция выражена гораздо сильнее [387]. Удлинение стебля особенно отчетливо выражено у карликовых растений, чувствительность которых чрезвычайно высока. Так, достоверная стимуляция роста карликового гороха сорта Пионер при однократном нанесении раствора на колеоптиль отмечается под влиянием 0,0001 мг ГК [1].

Рост стебля тесно связан с активностью эндогенных гиббереллинов. Косвенным свидетельством этому может служить положительная корреляция между содержанием гиббереллинов и интенсивностью роста целых растений или их отдельных органов. Высокое содержание эндогенных гиббереллинов обычно характерно для быстрорастущих, например вьющихся, растений [90].

Естественно предположить, что карликовость растений объясняется нехваткой у них эндогенных гиббереллинов, которая возмещается обработкой извне. Однако целый ряд исследователей показал отсутствие существенной разницы в содержании гиббереллинов у карликовых и нормальных растений [401]. В связи с этим нередко выдвигается точка зрения, что карликовость связана с высоким уровнем ингибиторов, блокирующих активность эндогенных гиббереллинов [86]. Однако тот факт, что именно карликовые растения реагируют на самые малые дозы гиббереллина, опровергает эту точку зрения. Если бы эти растения отличались высоким уровнем ингибиторов, в частности антагонистов гиббереллинов, то их реакция на экзогенный гиббереллин была бы, наоборот, слабой. Поэтому речь должна идти скорее о том, что эндогенные гиббереллины карликовых растений почему-то не проявляют своей ростовой активности. Это явление ждет объяснения.

У карликовых растений, как и у розеточных в неиндуктивных условиях, удлинение стебля под влиянием экзогенного гиббереллина обусловлено резким повышением митотической активности субапикальной меристемы [346, 425].

Известно, что свет тормозит рост растений, и этот эффект частично снимается гиббереллином. На этом основании высказывалось предположение, что свет регулирует рост стебля, снижая интенсивность синтеза

эндогенных гиббереллинов или разрушая их. Косвенным подтверждением этой гипотезы является факт, что обработка гиббереллином препятствует ингибированию роста этиолированных стеблей красным светом. Однако определения уровня эндогенных гиббереллинов в растениях на свету и в темноте дали противоречивые результаты [341].

Лист. На карликовых растениях убедительно показано, что гиббереллин может увеличивать размеры не только стебля, но и листьев [326]. Однако в целом данные по влиянию гиббереллина на лист сравнительно немногочисленны.

Наиболее частый эффект обработки гиббереллином — изменение размеров и формы листьев, а иногда и их числа [137]. У злаков гиббереллин вызывает увеличение длины листовой пластинки и влагалища листа. У двудольных растений часто вытягиваются черешки листьев, а при оптимальных условиях обработки может увеличиваться и площадь листа [212].

Отмечено появление ювенильных листьев на побегах взрослых растений [409], а иногда и формирование листьев, свойственных взрослым растениям, на сеянцах; в некоторых случаях меняется расположение листьев [86].

Корень. Вопрос о влиянии гиббереллина на корневую систему остается дискуссионным, хотя данных о том, что корень реагирует на экзогенный гиббереллин, достаточно много. Большинство исследований свидетельствует об отрицательном действии гиббереллина на развитие корневой системы [33, 86, 346]. Однако обработка интактных растений или их изолированных частей иногда вызывает стимуляцию корнеобразования и роста корней [380]. Но и в этих случаях отношение массы корней к массе надземных органов уменьшается. Именно такое изменение следует считать характерным проявлением действия гиббереллина.

По мнению Гамбурга, отрицательное действие гиббереллина на корневую систему связано с увеличением потребления питательных веществ надземной частью и соответствующим уменьшением их притока в корни [33].

При оценке противоречивых данных по действию гиббереллина на корень необходимо учитывать специфические особенности этого органа. Прежде всего в

нормальных условиях корень в отличие от стебля и листа находится в темноте, а не на свету. Тесная зависимость физиологической активности гиббереллина от условий освещения хорошо известна. Так, растяжение клеток под действием ГК особенно выражено на свету, а не в темноте [220, 292]. При воздействии ГК на изолированные корни можно наблюдать торможение роста в темноте и ускорение на свету [220].

Другая особенность корня — высокая чувствительность к химическому составу среды (качественному и количественному). Именно этим можно объяснить целый ряд наблюдений, когда низкие концентрации ГК стимулировали рост корней, а высокие — угнетали [346].

Соцветия, цветки, плоды. Под влиянием гиббереллина нередко удлиняются цветоножки, увеличиваются цветки, становятся крупнее соцветия [17]. У многих семенных сортов винограда благодаря разрастанию цветоножек формируются более крупные и рыхлые грозди [86].

При локальном нанесении гиббереллина A_4 на поверхность плодов яблони и японской груши наблюдалось неравномерное разрастание их тканей и образование асимметричных плодов [214]. У винограда, цитрусовых, некоторых сортов яблони под влиянием экзогенного гиббереллина нередко формируются продолговатые плоды правильной формы, а у томата и груши на плодах могут возникать выросты [86]. Эффект зависит от сроков обработки и дозы гиббереллина, а также от сорта.

Подытоживая изложенный материал, отметим, что ростовая реакция интактных растений — один из самых характерных признаков физиологической активности гиббереллина. При этом может стимулироваться как деление, так и растяжение клеток. В то же время, громадный литературный материал, накопленный по этой проблеме, содержит много противоречивых данных. Эта противоречивость объясняется сложностью системы гиббереллин — растение. Во-первых, исследователи работают как с целыми растениями, так и с их изолированными органами и частями органов и даже с культурами тканей. В первом случае на действие экзогенного гиббереллина накладывается активность всей сложной гормональной системы растений. По-видимому, именно этим объясняется факт, что у интактных растений гиб-

береллин усиливает рост ксилемной ткани, а у растений с удаленными почками — только камбия, без дифференциаций ксилемы. Первоначальный эффект восстанавливается при добавлении ауксина, который в интактном растении, по-видимому, синтезируется почками.

Кроме того, чувствительность любой ткани к гиббереллину зависит от многих переменных факторов: количества и качества света, физиологического возраста ткани, присутствия других регуляторов роста и т. д. Наконец, большое значение имеют тип ткани или органа, применяемый гиббереллин и его концентрация. Бесспорно, что целый ряд «неудач» с применением гиббереллина связан с тем, что использовали «не тот» гиббереллин (обычно применяют A_3).

Гиббереллины и цветение растений. Общеизвестна связь между ведущими факторами внешней среды (условия температуры и освещения) и переходом растений к цветению. Еще в 1880 г. Юлиус Сакс предположил, что определенные изменения внешних условий могут приводить к образованию в растениях некоего фактора цветения. В 1936 г. М. Х. Чайлахян развил гипотезу о цветении растений под влиянием особого гормона цветения флоригена, общего для всех цветковых растений [159a]. Это следовало прежде всего из опытов с прививками, показавшими, что цветение длиннодневных растений в условиях короткого дня можно вызвать их прививкой на цветущие растения короткодневных видов и, наоборот, цветение короткодневных растений в условиях длинного дня можно вызвать прививкой их на цветущие растения длиннодневных видов. Из гипотезы следовало, в частности, что если растениям дать извне флориген, то они перейдут к цветению и при отсутствии соответствующих внешних условий. Однако выделить это вещество из растений никому не удавалось и для превращения в теорию гипотезе не хватало фактов. Открытие уникальной способности гиббереллинов вызывать цветение некоторых растений в неиндуктивных условиях явилось мощным аргументом в поддержку гормональной теории цветения.

Ювенильный период. Многие голосемянные и некоторые цветковые растения не переходят к цветению в индуктивных условиях до тех пор, пока их вегетативный рост не достигнет определенной фазы. Этот период вегетативного роста называют ювенильным. Ус-

тановлено, что обработка гиббереллином сокращает продолжительность ювенильного периода у некоторых голосемянных и цветковых растений. Возможно, что неспособность растений к зацветанию в ювенильный период связана с нехваткой эндогенных гиббереллинов. При накоплении их до определенного уровня растение приобретает способность к формированию цветков.

Диаметрально противоположной является реакция некоторых покрытосемянных древесных, у которых обработка гиббереллином возвращает побеги в ювенильную фазу. Этот эффект может быть снят абсцизовой кислотой. Поэтому баланс между гиббереллинами и абсцизовой кислотой, по-видимому, играет серьезную роль в этих процессах [317].

Цветение [86, 90, 162, 163, 317, 459, 486, 487]. Гиббереллины играют важную роль в метаболических процессах, обуславливающих переход растений к цветению.

Влияние этих веществ на цветение наиболее четко обнаруживается в неиндуктивных условиях внешней среды и исследуется обычно в связи с фотопериодизмом и яровизацией.

Многие длиннодневные растения и нуждающиеся в яровизации двухлетники имеют в вегетативной фазе недоразвитый стебель с розеткой листьев. Ланг впервые показал, что вытягивание стебля и цветение розеточных длиннодневных растений, а также нуждающихся в яровизации двухлетников могут быть вызваны в неиндуктивных условиях путем обработки гиббереллином [324, 325].

Сходный эффект гиббереллин оказывает на растения, которым для цветения нужен сначала длинный день, а потом короткий (длиннокороткодневные) или, наоборот, сначала короткий день, а потом длинный (короткодлиннодневные). Обработка гиббереллином заменяет таким растениям длинный день, но не короткий, то есть обеспечивает их зацветание при выращивании только на коротком дне (но не на длинном).

Наряду с многочисленными положительными примерами известны случаи, когда A_3 вызывал у розеточных растений только вытягивание стебля без образования цветков или был совсем неэффективен. Это, скорее всего, объясняется тем, что был использован «неподходящий» гиббереллин.

Обычно гиббереллин неэффективен на растениях длинного дня, имеющих облиственный стебель.

У растений, которые для зацветания нуждаются как в яровизации, так и в длинном дне, гиббереллин может заменить, как правило, потребность в низкой температуре только в условиях длинного дня, то есть сразу оба фактора внешней среды заменить обработкой гиббереллином невозможно.

Переход к цветению в неиндуктивных условиях (то есть в условиях длинного дня) облигатно короткодневных растений гиббереллин, как правило, не вызывает, хотя и может стимулировать вытягивание стебля. Отдельные случаи стимуляции или торможения гиббереллином цветения растений короткого дня в неиндуктивных условиях еще ждут своего объяснения.

Роль эндогенных гиббереллинов. Изложенный выше материал приводит к предположению, что длинный день и пониженные температуры способствуют синтезу гиббереллинов в соответствующих растениях до уровня, необходимого для цветения.

Как указывает Кришнамурти [317], для проверки этой гипотезы могут быть использованы два пути. Первый — непосредственное измерение уровня эндогенных гиббереллинов в растениях, которые выращиваются в индуктивных и неиндуктивных условиях, а также в процессе перехода их к цветению. Второй — влияние ретардантов, которые должны снизить уровень эндогенных гиббереллинов, на цветение растений.

Исследования, проведенные в первом направлении, показали, что в большинстве случаев освещение действительно благоприятствует накоплению гиббереллинов в растениях всех фотопериодических групп [90]. В течение суток содержание гиббереллинов в растениях увеличивается в утренние часы, достигает максимума днем и падает до минимума ночью. Интенсивность синтеза ГПВ в условиях длинного дня выше, чем короткого. Прерывание темноты светом в короткодневном режиме способствует повышению уровня ГПВ как в длинно-, так и в короткодневных растениях. В то же время этому подходу свойственны определенные недостатки. Описано немало случаев, когда в условиях длинного дня и при переходе соответствующих растений к цветению не отмечалось увеличение содержания эндогенных гиббереллинов [459, 487]. Это может быть объяснено

тем, что в таких условиях усиленный синтез гиббереллинов сопровождается усиленным их потреблением, поэтому уровень содержания их как результирующая двух противоположных процессов не растет. Таким образом, экспозиция на длинном дне не обязательно ведет к повышению содержания эндогенных гиббереллинов, но должна активировать их метаболизм.

По изложенным причинам, для выяснения участия эндогенных гиббереллинов в переходе растений к цветению более удобно применение ретардантов, угнетающих биосинтез этих веществ. И действительно, в соответствующих опытах были получены факты, прямо указывающие на важную роль гиббереллинов в переходе растений к цветению. Так, у *Samolus parviflorus* — розеточного растения длинного дня — ретарданты ССС и Амо-1618 угнетают цветение, причем этот эффект может быть снят экзогенной ГК или добавочной экспозицией растений на длинном дне. Таким образом, длинный день и гибберелловая кислота оказывают здесь одинаковое действие, и один фактор может быть заменен другим [317]. В опытах Михневича обработка семян озимой пшеницы хлорхолинхлоридом перед яровизацией или во время яровизации угнетала цветение и снижала содержание эндогенных гиббереллинов [362]. Таким образом, в ряде опытов доказана важная роль эндогенных гиббереллинов в переходе растений к цветению в индуктивных условиях.

Однако, как это обычно бывает в экспериментах с гиббереллинами, в ряде случаев были получены противоположные результаты. При экспозиции на длинном дне не отмечалось повышение содержания гиббереллинов, ретарданты не угнетали цветения соответствующих растений в индуктивных условиях, не снижали или даже повышали содержание эндогенных гиббереллинов, действуя как их синергисты [317].

Гиббереллины и флориген. Накопленные факты свидетельствуют о том, что гиббереллины не идентичны флоригену, но могут быть его частью, или активировать его синтез в листьях, или стимулировать активность флоригена как гормона цветения.

Согласно взгляду М. Х. Чайлахяна, переход однолетних растений к цветению осуществляется в две фазы: образование цветочных стеблей и образование цветочных зачатков [162, 163]. Гормон цветения флориген

представляет собой комплекс двух групп соединений — гиббереллинов, контролирующих рост стеблей (I фаза) и гипотетических антезинов, необходимых для образования цветков (II фаза).

Несмотря на косвенные данные, прямых экспериментальных доказательств существования антезинов пока не получено. Представления же Чайлахяна о роли гиббереллинов в переходе растений к цветению подтверждены многочисленными экспериментами. Среди них особенно доказательны результаты опытов, в которых розеточные растения рудбекии в условиях короткого дня образовывали стебли и цвели под влиянием экстрактов из листьев вегетирующих короткодневных растений табака сорта Мамонт, находившихся в условиях длинного дня. Этот феномен объясняется следующим образом. На коротком дне в листьях длиннодневного растения рудбекии находится достаточно антезинов, но рудбекия не цветет из-за низкого содержания гиббереллинов, необходимых для образования стебля — цветоноса. На длинном дне в листьях короткодневного растения табака сорта Мамонт образуются гиббереллины. Зацветание рудбекии наступает под влиянием гиббереллинов, извлеченных из листьев табака и индуцирующих стеблеобразование, и собственных антезинов, индуцирующих образование цветков.

С другой стороны, имеются данные, свидетельствующие о том, что гиббереллины не имеют прямого отношения к цветению. Описаны случаи, когда два различных гиббереллина одинаково удлиняли стебель, но один из них вызывал цветение, а другой — нет. Известно не менее 13 видов короткодневных растений, цветение которых угнетается гиббереллином [459]. Установлено, что у *Silene* удлинение стебля и формирование цветков детерминируются различными генами [487]. Ретарданты могут подавлять рост стебля, не угнетая цветение. В частности, у шпината (*Spinacea oleracea*) ГК удлиняет стебель на коротком дне, но не вызывает цветения; ретардант Амо-1618 снижает рост стебля, но не подавляет цветения. Таким образом, и здесь гиббереллин является фактором роста стебля, не связанного с цветением [486].

Требуется объяснения и тот факт, что у древесных (двудольных) пород гиббереллин обычно не стимулирует, а подавляет цветение.

Такого рода фактов слишком много, чтобы считать их просто «исключениями», оставляя без объяснения. В связи с этим Зееваарт замечает, что флоригеном, то есть собственно фактором цветения, можно было бы считать и один антезин [487].

Так что нерешенных вопросов в области биохимии цветения, в том числе участия гиббереллинов в этом процессе, немало. Наверное, первоочередная задача — идентификация фактора цветения, которая окажется особенно сложной, если этот фактор представляет комплекс соединений.

Гиббереллины и состояние покоя растений. Известно, что семена многих растений после уборки находятся в состоянии покоя и не прорастают при помещении их в благоприятные условия (наличие влаги, кислорода, подходящей температуры). Состояние покоя свойственно также почкам большинства деревьев и кустарников. Спящие почки и семена часто могут быть выведены из такого состояния действием пониженных температур (стратификация) и в некоторых случаях света (или, наоборот, темноты). Влияние этих факторов нередко удается частично или полностью заменить обработкой гиббереллином. Так, в условиях короткого дня в результате обработки гиббереллином удалось пробудить покоящиеся почки *Camelia japonica*, *Quercus borealis*, *Pinus elliotii* [341].

Детально описана стимуляция прорастания гиббереллином свежесобраных клубней картофеля [10, 86], что делает возможным применение его при двуурожайной культуре, а также положительное действие гиббереллина на светочувствительные семена, нуждающиеся для прорастания в красном или белом свете. В ряде случаев ГК и красный свет действуют как синергисты [228, 289]. Показана способность гиббереллина сокращать продолжительность стратификации семян, находящихся в состоянии глубокого покоя [59, 228].

Эффект гиббереллина в значительной степени определяется физиологическим состоянием, в котором находятся обрабатываемые почки и семена, и прежде всего свойственным им характером покоя [89, 90].

Эндогенные гиббереллины и состояние покоя. Имеется много экспериментальных данных о важной роли эндогенных гиббереллинов в процессах прорастания семян и покоящихся органов. При страти-

фикации и прорастании семян, а также при выходе почек из состояния покоя содержание эндогенных гиббереллинов возрастает, меняется их качественный состав [228, 410]. Так, содержание гиббереллинов в покоящихся клубнях картофеля повышается в 20—30 раз, когда начинается их прорастание [86].

Веские экспериментальные доказательства синтеза гиббереллинов *de novo* в зародыше прорастающего семени ячменя получили Йомо, Иинума [482] и Рэдли [402]. По мнению последней, местом синтеза гиббереллинов является щиток, по определениям Мак Леода и Палмера [349] — осевая часть зародыша.

Имеются данные о возрастании содержания эндогенных ГПВ в зародышах и эндосперме семян ясеня при стратификации. В сухих семенах (неспособных к прорастанию) активные ГПВ не обнаруживались. При стратификации ГПВ появлялись и в зародыше и в эндосперме. Различные формы их были способны к взаимопревращениям [312].

Неспособность покоящихся семян к прорастанию может быть связана как с низким уровнем содержания гиббереллинов (а возможно, и других эндогенных стимуляторов), так и с высоким уровнем содержания эндогенных ингибиторов (в частности, абсцизовой кислоты). Точно так же прорастание семян может быть связано как с повышением содержания гиббереллинов, так и с понижением содержания абсцизовой кислоты. Имеются экспериментальные подтверждения как того, так и другого. Так, неспособность покоящихся семян орешника (*Corylus avellana*) к прорастанию связана с недостатком гиббереллинов [228]. Стратификация (выдерживание влажных семян при низкой температуре) активирует синтез гиббереллинов, а возрастание их содержания способствует прорастанию семян [410].

Многочисленными исследованиями показана важная роль гормонов в прорастании светочувствительных семян, причем есть основания считать, что ведущую роль здесь играют гиббереллины [86, 228].

Во внутренней регуляции покоя и перехода к активному росту участвуют не только гиббереллины, но и другие фотогормоны; важная роль принадлежит, в частности, абсцизовой кислоте и цитокининам. Все эти вещества тесно взаимодействуют друг с другом, образуя целостную гормональную систему растения.

Гиббереллины и плодоношение. Виттвер с соавторами впервые показали на томатах, что обработка гиббереллином способствует образованию партенокарпических плодов [473]. В дальнейшем это было установлено для многих растений — томатов, перца, винограда, семечковых и косточковых культур, цитрусовых [86, 90, 362]. В пределах вида к действию гиббереллинов наиболее чувствительны те сорта, которые обладают естественной склонностью к партенокарпии. Особенно легко гиббереллин вызывает образование бессемянных ягод винограда [86].

В целом партенокарпические плоды сильнее реагируют на обработку гиббереллином, чем семенные. По-видимому, это связано с низким уровнем эндогенных гиббереллинов в партенокарпических плодах, что экспериментально подтверждено рядом исследователей [362], в том числе Чайлахяном и Саркисовой на винограде [167].

Многочисленные данные свидетельствуют о важной роли эндогенных гиббереллинов в формировании плодов. Установлена прямая корреляция между интенсивностью роста развивающегося плода и содержанием ГПВ в абрикосах, грушах, бобах, винограде, апельсинах [362].

Важную роль для формирования плодов играют семена. Это следует, в частности, из того, что при отсутствии оплодотворения плоды не развиваются (за исключением естественной партенокарпии). Кроме того, во многих случаях показана прямая зависимость между размерами плода и числом семян в нем.

Совокупность приведенных выше данных позволяет сделать вывод, что развивающиеся семена являются источником эндогенных гиббереллинов, необходимых для роста и формирования плодов. Именно поэтому в бессемянных плодах содержится меньше гиббереллинов, чем в семенных, и первые реагируют на обработку экзогенным гиббереллином гораздо сильнее, чем вторые. По-видимому, имеет место и своего рода обратная связь: чрезмерный уровень гиббереллинов, создаваемый в семенных плодах при обработке экзогенным гиббереллином, приводит к угнетению развития семян в плоде. Прямое экспериментальное доказательство того, что семена являются источниками гиббереллинов, необходимых для формирования плодов, получил Деннис [243].

Он показал, что экстракт из незрелых семян яблок, содержащий ГПВ, вызывает у неопыленных цветков яблони образование бессемянных плодов.

В настоящее время незрелые семена и плоды стали главными объектами для выделения эндогенных гиббереллинов.

Эти вещества выделены из семян и плодов растений, относящихся к 9 родам 7 семейств [362]. По многочисленным данным, концентрация гиббереллинов в незрелых семенах примерно на два порядка выше, чем в вегетативных органах. Причем максимума она достигает в период интенсивного роста, примерно когда семена достигают половины максимальной массы.

В зрелых семенах содержание активных гиббереллинов резко снижается. Скорее всего это связано с тем, что они переходят в связанные, запасные формы.

По-видимому, в семенах накапливается гиббереллин гораздо больше, чем это нужно для их собственного развития и формирования тканей плода. Эти вещества в дальнейшем используются в период прорастания семян, когда связанные «запасные» гиббереллины вновь переходят в активную форму.

Таким образом, важность гиббереллинов для развития плодов и семян не вызывает сомнения. В то же время детальное исследование их роли затруднительно в связи с тем, что именно эти объекты особенно богаты другими эндогенными регуляторами, важность которых установлена с такой же несомненностью. Не вызывает сомнений и факт взаимодействия гиббереллинов с другими эндогенными регуляторами. Так, начальные фазы роста партенокарпических плодов лучше коррелируют с содержанием эндогенных ауксинов, а поздние — гиббереллинов. У некоторых видов ауксин и гиббереллин примерно одинаково индуцируют партенокарпию. То же самое отмечалось относительно гиббереллина и абсцизовой кислоты, хотя чаще эти вещества выступают как антагонисты. У других видов этот эффект можно получить только сочетанием регуляторов роста: у вишни (*Prunus avium* и *P. cerasus*) — ауксин плюс гиббереллин, у манго (*Mangifera indica*) — ауксин плюс гиббереллин плюс цитокинин [362].

Противоположное действие на созревание плодов часто оказывают этилен и гиббереллин [362]. Есть данные [244], что процесс созревания плодов связан с уве-

личением содержания этилена и АБК и уменьшением — гиббереллина [244].

Влияние на метаболизм растений. Многочисленные сведения по этому вопросу плохо систематизированы и носят разрозненный характер. Наиболее глубоко исследовано специфическое действие гиббереллина на активность гидролитических ферментов [86, 90, 237, 305].

Содержание хлорофилла. Влияние на содержание хлорофилла — один из наиболее закономерных эффектов экзогенного гиббереллина: содержание хлорофилла в листьях обработанных гиббереллином растений уменьшается [85, 88].

Уменьшение содержания хлорофилла на единицу площади листа нередко объясняют отставанием его синтеза от усилившегося роста листьев, то есть «разбавлением» пигмента. Вместе с тем установлено, что экзогенный гиббереллин тормозит образование хлорофилла в листьях этиолированных растений на свету и способствует его разрушению в зеленых листьях в темноте.

Таким образом, ослабление зеленой пигментации обработанных гиббереллином растений может быть следствием не только увеличения площади листьев, но и прямого нарушения синтеза хлорофилла, а также ускорения его разрушения.

Фотосинтез. Большинство авторов отмечает, что обработка гиббереллином способствует повышению интенсивности фотосинтеза, хотя имеются отдельные сообщения об отсутствии влияния гиббереллина на этот процесс и даже об угнетении его [86, 88, 305]. Поскольку у обработанных гиббереллином растений, несмотря на уменьшение содержания хлорофилла, интенсивность фотосинтеза часто возрастает, предполагается, что удельная фотохимическая активность хлорофилла и квантовый выход фотосинтеза повышаются [85, 88].

Известно, что под влиянием гиббереллина связь хлорофилла с белком ослабляется. Уменьшение прочности хлорофиллбелкового комплекса приводит к увеличению удельной фотохимической активности хлорофилла, так как в фотохимической реакции принимает участие преимущественно хлорофилл, слабо связанный с белком.

Имеются данные, что изменение интенсивности фотосинтеза связано с влиянием гиббереллина на энергетический обмен растений. Гиббереллин увеличивал содержание кислоторастворимой фракции органофосфа-

тов, в которую входят богатые энергией соединения [85, 177].

Дыхание. Интенсивность дыхания изолированных органов и интактных растений в результате воздействия гиббереллином обычно повышается. Изменяются и качественные показатели дыхания. Так, гиббереллин вызывал снижение дыхательного коэффициента, что могло быть следствием усиления использования в качестве субстрата углеводов. Как правило, усиление дыхания сопровождается индуцируемое гиббереллином ускорение роста, поэтому данный эффект может быть просто следствием усиления синтетических ростовых процессов, идущих с потреблением энергии [305].

Водный обмен и минеральное питание, метаболизм азота и фосфора [88]. Гиббереллин усиливает выделение пасоки, что свидетельствует об усилении поглощения воды корнями. В условиях достаточного водоснабжения обработанные гиббереллином растения характеризуются повышенной интенсивностью транспирации.

Имеются сообщения, что гиббереллин способствует снижению вязкости протоплазмы. Поглощение корнями азота, фосфора и калия под влиянием гиббереллина обычно усиливается, хотя имеются данные и противоположного характера.

Данные о влиянии гиббереллина на превращения в растениях азотистых и фосфорных соединений противоречивы. Эффект сильно зависит от условий применения гиббереллина, физиологического состояния и условий произрастания растений. При достаточной обеспеченности питательными веществами и водой содержание общего азота в растениях, обработанных гиббереллином, обычно увеличивается; в противном случае эффект может быть отрицательным. Наиболее постоянный эффект — снижение содержания белкового азота, хотя в некоторых случаях обработка растений гиббереллином приводила к усилению синтеза белка.

Обработка гиббереллином способствует накоплению органических кислоторастворимых фосфорных соединений. Даже тогда, когда содержание общего фосфора уменьшается, относительное содержание органической кислоторастворимой фракции возрастает [177].

Нуклеиновый обмен. Под действием ГК в тканях растений обычно возрастает содержание нуклеи-

новых кислот, причем уровень РНК нередко повышается прежде, чем ДНК. По-видимому, ГК действует не непосредственно на ядра, а на какой-то цитоплазматический фактор, регулирующий образование РНК [85].

Влияние экзогенного гиббереллина на нуклеиновый обмен отчетливо обнаруживается в экспериментах с изолированными органами растений. ГК задерживает старение листьев некоторых растений *in vitro*; задержка старения сопровождается стимуляцией синтеза и повышением содержания РНК. Изменение содержания нуклеиновых кислот в растениях под действием гиббереллина часто выражается в увеличении соотношения РНК/ДНК.

Ферментативная активность [85, 88, 305]. Наиболее разработан вопрос о влиянии экзогенного гиббереллина на активность гидролаз эндосперма. В 1960 г. Йомо выделил из зеленого солода вещество, индуцирующее амилазную активность. Это вещество не было идентифицировано, но полученные данные позволяли предположить, что оно относится к гиббереллинам. Тогда же Йомо и Палег независимо друг от друга обнаружили, что под влиянием ГК лишенный зародыша эндосperm ячменя выделяет в окружающую среду редуцирующие сахара и амилазу [цит. по 387].

Позднее было показано, что α -амилаза выделяется алейроновыми клетками и что ГК стимулирует ферментативную активность не только эндосперма, лишенного зародыша, но и изолированного алейронового слоя. Синтез α -амилазы из аминокислот происходит *de novo*. Об исключительно высокой чувствительности реакции свидетельствует тот факт, что одной молекулы ГК достаточно для образования 2500 молекул фермента [305].

При воздействии гибберелловой кислотой на лишенный зародыша эндосperm ячменя в первую очередь усиливается выделение эстеразы и α -галактозидазы, затем фосфатаз, сульфатазы, β -галактозидазы и значительно позднее β -глюкозидазы, пероксидазы и амилазы [85].

Специфическое влияние гиббереллина на эндосperm, выражающееся в индукции ферментативной активности алейроновых клеток и впервые обнаруженное в экспериментах с ячменем, является, по-видимому, общим для всех злаков: экзогенный гиббереллин повышает ферментативную активность эндосперма семян пшеницы, овса, риса, кукурузы, овсяга. Удаление гиббереллина в про-

цессе образования α -амилазы, а также добавление ингибиторов белкового синтеза до или после обработки ГК приводят к быстрому падению активности фермента; при повторном введении ГК синтез α -амилазы возобновляется. Таким образом, ГК не только осуществляет «пусковой толчок», но требуется и в период синтеза фермента.

Имеются данные относительно стимулирующего эффекта гиббереллина на некоторые другие гидролазы. Под влиянием ГК образование протеазы, вырабатываемой алейроновым слоем, возрастало в 12 раз, а выделение ее из алейроновых клеток — более чем в 70 раз.

Не обработанные ГК семена ячменя содержат значительное количество кислой фосфатазы, которая выделяется из клеток алейронового слоя только в присутствии гиббереллина.

Менее определены данные по влиянию гиббереллина на активность ферментов в других тканях и органах. При обработке растений гиббереллином было отмечено повышение активности каталазы в листьях кукурузы и снижение — в семядолях и гипокотилиях огурцов, в стеблях и листьях томатов. ГК повышала активность аскорбиноксидазы в глазках и ростках картофеля и в листьях кормовых бобов, а в листьях кукурузы и в проростках овса и гороха снижала. Столь же неопределенны изменения активности пероксидазы, полифенолоксидазы и других ферментов. Более определены изменения активности оксидазы ИУК и инвертазы: активность первого фермента обычно снижается, а второго — возрастает [86].

Вызываемое экзогенным гиббереллином снижение активности оксидазы ИУК нередко рассматривают как одну из причин стимуляции роста, полагая, что при этом в обработанных растениях повышается содержание ауксинов.

Взаимодействие гиббереллина с некоторыми веществами, обладающими противоположно направленным действием. Этим веществам посвящены специальные главы книги, поэтому здесь очень коротко затрагиваются только специфические проблемы их взаимодействия с гиббереллинами [85, 88, 237]. Наиболее изучены ретарданты — синтетические соединения, которые задерживают рост стебля без каких-либо патологических изменений. Эти вещества относятся к разным классам

соединений; особенно известны хлорхолинхлорид (ССС) и Амо-1618.

Установлено, что антигиббереллиновый эффект этих веществ связан с прерыванием биосинтеза гиббереллина на стадии циклизации геранилгераниола в каурен. Это обстоятельство делает ретарданты очень удобными объектами для выявления роли эндогенных гиббереллинов в тех или иных процессах — имеется в виду, что обработка этими веществами снижает уровень гиббереллинов в растении.

Более сложен вопрос о взаимодействии гиббереллина с АБК — фитогормоном ингибиторного характера. Несмотря на то, что их действие на растения часто носит противоположный характер, имеющиеся данные слишком противоречивы, чтобы считать эти гормоны прямыми антагонистами. Есть данные, что АБК усиливает переход в растении гиббереллинов в менее активные формы, например A_1 в A_8 [237].

Большой интерес представляет недавно обнаруженное взаимодействие хорошо известных природных веществ — танинов (полифенолы с молекулярной массой от 300 до 5000) с гиббереллинами. Эти вещества обладают специфической антигиббереллиновой активностью, но не подавляют биосинтез гиббереллина и не конкурируют с ним за мишени [238]. По-видимому, механизм их активности сводится к связыванию гиббереллинов, что препятствует передвижению их в растении к месту действия.

* * *

Несомненно, что в большинстве случаев описанное влияние гиббереллина на биохимические (метаболические) процессы является вторичным. Это обстоятельство, по-видимому, и служит основной причиной частого отсутствия четкой закономерности в изменениях метаболизма растений под действием гиббереллина. Различные условия и факторы — вид и сорт растений, условия обработки, почвенно-климатический фон и т. п. — могут воздействовать на эти вторичные реакции в самых разнообразных направлениях.

В то же время некоторые изменения метаболизма более стабильны и являются, видимо, специфическими для действия экзогенного гиббереллина. Сюда относят-

ся хлоротичность листьев, снижение содержания белкового и повышение содержания водорастворимого азота, ослабление активности ауксиноксидазы, и особенно характерные изменения ферментативной активности алейронового слоя эндосперма злаков.

ДРУГИЕ ЭФФЕКТЫ ГИББЕРЕЛЛИНОВ

Серьезного внимания заслуживает способность гиббереллина изменять у многих растений выраженность пола [85, 90, 317]. У однодомных тыквенных цветковые почки закладываются двуполыми, но в дальнейшем формируются либо тычинки, либо пестики, то есть однополые цветки. Эта тенденция генетически предопределена, являясь видовым и сортовым признаком, но может быть сдвинута воздействием некоторых внешних факторов (температура, освещенность) и физиологически активных веществ, особенно гиббереллинов. Многочисленными работами показана маскулинизация (сдвиг пола в мужскую сторону) растений огурца под воздействием гиббереллинов (особенно специфически «огуречных» типа А₄, А₇, А₉), при этом на женских растениях появляются мужские (тычиночные) цветки. Аналогичный эффект отмечен для конопли.

Установлено, что содержание ГПВ в растениях огурца коррелирует с количеством мужских цветков. Ретарданты, обладающие антигиббереллиновым эффектом, ослабляют и мужскую половую тенденцию растений. Все это дает серьезное основание считать гиббереллин эндогенным фактором образования мужских цветков, во всяком случае, у тыквенных.

Вместе с тем хорошо известна и роль других фитогормонов в формировании пола растений. Экзогенные ауксины увеличивают число женских цветков у многих растений, причем женские особи конопли имеют более высокое содержание ауксинов, чем мужские.

Таким образом, ауксины действуют в данном случае противоположно гиббереллинам. Действие ауксина на выраженность пола, по-видимому, не является прямым, а связано с активацией биосинтеза этилена — сильного феминизирующего агента. Кроме того, на формирование пола оказывают влияние и цитокинины. Таким образом, формирование пола у растений определяется гормональным балансом; эта система ярко демонстрирует важность взаимодействия фитогормонов.

Нельзя не отметить и случаи противоположного действия гиббереллина. У клещевины под действием этого вещества увеличивается число женских цветков. У некоторых хвойных этот эффект зависит от концентрации гиббереллина: сравнительно низкие дозы способствовали сдвигу пола в мужскую сторону, а высокие — в женскую [85, 90].

Другой интересный эффект гиббереллина — задержка старения листьев и плодов [85, 257]. Помещенные в раствор ГК изолированные листья некоторых растений в темноте остаются зелеными значительно дольше контрольных, находящихся в воде. Задерживается не только разрушение хлорофилла, но и другие процессы, характерные для старения листьев, — снижение содержания РНК и белка. Подобное же действие оказывают и некоторые другие физиологически активные вещества, особенно цитокинин, спектр действия которого шире, чем гиббереллина. Однако некоторые объекты, в частности диски из листьев одуванчика и щавеля, значительно чувствительнее к гиббереллину, чем к другим веществам [86].

Аналогичные явления отмечены при старении плодов. В процессе их созревания происходит снижение уровня эндогенных гиббереллинов, а применение гиббереллина восстанавливает зеленую окраску плодов цитрусовых, задерживает покраснение помидоров [257].

Действие гиббереллинов и цитокининов в этих случаях сходно: оба гормона поддерживают уровень хлорофилла, РНК и белков.

Довольно много работ посвящено действию гиббереллинов на микроорганизмы и нецветковые растения [85]. Гиббереллины не обладают таким специфическим действием на микроорганизмы, как на цветковые растения, и не являются факторами их роста. Сведения по этому вопросу противоречивы: отмечены случаи стимулирования, ингибирования, отсутствия активности. Наиболее достоверны данные по стимуляции гиббереллином роста разнообразных водорослей. Описано положительное действие гиббереллина на азотобактер, филогенетически близкий к цианобактериям (сине-зеленым водорослям). Противоречивы данные по действию гиббереллина на клубеньковые бактерии (*Rhizobium*) и симбиотическую азотфиксацию. Этот вопрос требует более глубокого исследования. Противоречивы и отрывочны

данные по действию гиббереллинов на другие бактерии, а также на дрожжи и микроскопические грибы.

В целом бесспорен вывод, что гиббереллины не являются специфическими стимуляторами роста микроорганизмов, за исключением микроскопических водорослей.

Немногочисленны и противоречивы данные по действию гиббереллинов на мхи. Более определенны сведения по папоротникам: гиббереллины стимулируют их рост и влияют на морфогенез, в частности стимулируют формирование антеридиев./

ГК не ускоряет роста хвойных или действует на них в этом отношении гораздо слабее, чем на покрытосемянные. В то же время заметно стимулируются дифференциация цветочных почек и зацветание, отмечен сдвиг пола под влиянием обработки гиббереллином. Это дает основание считать гиббереллины важными факторами цветения не только покрытосемянных, но и хвойных растений.

МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ, ЗАВИСИМОСТЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ОТ СТРОЕНИЯ МОЛЕКУЛЫ

Многочисленные морфофизиологические реакции растений, которые наблюдаются в ответ на действие гиббереллинов, как правило, не являются первичными и обусловлены взаимодействием гиббереллинов с большим числом других факторов, в том числе с эндогенными регуляторами.

Широкоизвестная гипотеза о механизме действия гормонов, в том числе фитогормонов, принадлежит Боннеру [13]. Основываясь на классических представлениях, развитых Жакобом и Моно, о механизме реализации генетической информации в бактериальной клетке, он предполагает, что гормоны действуют путем активации генов, которые были до того репрессированы. Это вызывает синтез информационной РНК, не происходивший в отсутствие данного гормона, что, в свою очередь, ведет к синтезу в ткани новых ферментов или к усилению синтеза уже имевшихся.

В настоящее время основная система, подвергающаяся интенсивному изучению в связи с расшифровкой механизма действия гиббереллина,— алейроновой слой

эндосперма злаковых, в первую очередь ячменя. Достоинство этого объекта — отсутствие деления клеток, которое вносило бы дополнительные трудности в интерпретацию получаемых данных. Большая часть сведений по обсуждаемому вопросу получена при изучении именно этой системы.

С позиций гипотезы Боннера в непроросшем зерне ячменя ген, контролирующий синтез амилазы, полностью репрессирован. При прорастании семян или под действием экзогенного гиббереллина алейроновые клетки начинают синтезировать и выделять большое количество фермента. Роль эндогенных гиббереллинов или экзогенной ГК одинакова: включение (дерепрессия) ранее недействующего гена, повышение матричной активности ДНК. Это приводит к синтезу специфической информационной РНК, которая, в свою очередь, осуществляет синтез α -амилазы.

При всей привлекательности гипотезы Боннера лежащий в ее основе экспериментальный материал в части, касающейся гиббереллинов, недостаточен, и ряд экспериментальных данных не укладывается в рамки этой гипотезы [88].

Необходимо учитывать, что синтез амилазы начинается не сразу после обработки гиббереллином; этому предшествует лаг-период продолжительностью примерно 6 ч. Происходящие при этом процессы представляют наибольший интерес, а сам индуцированный гиббереллином синтез α -амилазы в алейроновом слое только результат этих процессов, а не первичного действия фитогормонов [354].

Согласно современным представлениям, гиббереллин воздействует на некоторые внутриклеточные структуры, что приводит к изменению метаболизма РНК. Неоднократно показано, в частности, увеличение проницаемости мембран под действием гиббереллина [305]. Варнер установил, что синтез гидролаз происходит только на полисомах, связанных с мембранами, и что только в присутствии гиббереллина эти мембраны становятся доступными для прикрепления полисом, которые переносят гидролазспецифические информационные РНК [457]. Образование амилазы под воздействием гиббереллина, по-видимому, контролируется на посттранскрипционном уровне при участии рибосом или эндоплазматического ретикулума. Об этом свидетельствует, в

частности, усиленный синтез фосфолипидов, предшествующий образованию α -амилазы [354].

В последние годы появился ряд работ, отводящих серьезную роль в этих процессах циклическому аденозинмонофосфату (цАМФ), который играет важную регуляторную роль в метаболизме животных и многих микроорганизмов [88]. Вопрос этот возник благодаря интересному открытию Кесслер и Каплан, установивших, что цАМФ индуцирует синтез гиббереллинов в эндосперме зерна злаковых и соответственно синтез α -амилазы, причем ретарданты ССС и Амо-1618 ингибировали этот процесс [313]. Однако вскоре были представлены убедительные доказательства отсутствия цАМФ в алейроновом слое эндосперма ячменя как при наличии ГК, так и без нее [306]. Так что факт индукции цАМФ биосинтеза гиббереллинов, сам по себе представляющий несомненный интерес, не может быть привлечен к расшифровке механизма физиологической активности этих веществ.

В целом можно считать установленным воздействие гиббереллина на важнейшие внутриклеточные структуры: мембраны, рибосомы, эндоплазматический ретикулум. Но каким образом осуществляется это воздействие, предстоит еще выяснить.

Вместе с тем вполне вероятно, что существует несколько различных механизмов первичного включения гиббереллина в метаболизм. Так, установлено, что вызываемое ГК повышение активности фосфорилхолин-глицерид-трансферазы не требует синтеза РНК или белка [195].

* *

*

Многочисленные исследования по сравнению физиологической активности гиббереллинов и выявлению зависимости активности от структуры молекулы обобщены в ряде обзоров [86, 211, 405, 479]. Число использованных при этом биотестов превышает 40. Из них наиболее применимы: удлинение эпикотилей гороха, растяжение гипокотилей огурца и салата, удлинение листовой пластинки карликовых мутантов кукурузы и карликовых сортов риса, стимуляция амилазной активности в алейроновом слое эндосперма ячменя.

Исследования показали, что гиббереллины серьезно различаются по физиологической активности. Для иллюстрации приведем ряды сравнительной активности нескольких, по возможности одних и тех же, гиббереллинов при использовании разных биотестов.

Эпикотили карликового гороха (сорт Пионер): $A_7 > A_3 > A_1 \geq A_4 \geq A_9 > 0$ [1, 85].

Гипокотили огурца (разные сорта): $A_7 > A_4 > A_9 \gg A_3 > A_1 > 0$ [1, 85].

Стимуляция амилазной активности (алеироновый слой эндосперма ячменя): $A_3 \geq A_1 > A_4 = A_7 > A_5 \geq A_9 \geq 0$ [85].

Как видим, если в тестах на карликовом горохе и эндосперме ячменя A_9 практически не активен, то на огурце его активность достаточно велика и значительно превышает таковую A_3 .

Таким образом, различия носят не только количественный, но и качественный характер: порядок убывания активности гиббереллинов может меняться в зависимости от биотеста (вид или сорт растения, характер теста).

При установлении роли того или иного элемента молекулы в проявлении биологической активности существенную информацию дает сравнение некоторых пар гиббереллинов, различающихся именно этим элементом (наличие или отсутствие гидроксида в положениях C-3 или C-13, эндоциклическая $\Delta 1$ или $\Delta 2$ двойная связь, степень окисления заместителя при C-18 в кольце A и др.

Анализ многочисленных данных позволяет разделить элементы молекулы гиббереллина на две группы. Первая группа включает те элементы, которые необходимы для проявления активности или, во всяком случае, всегда играют положительную роль независимо от биотеста. Вторая группа — элементы, роль которых может меняться в зависимости от биотеста (организм, тип реакции). К первой группе следует отнести тетрациклическую гиббереллановую систему, природное пространственное расположение элементов молекулы, γ -лактон, карбоксил в положении C-7 и, по-видимому, метиленовую группу в положении C-17 и метильную — в положении C-18.

Ко второй группе относятся гидроксилы в положениях C-3 и C-13 и эндоциклическая неопределенная связь

в кольце А. При этом гидроксил при С-3 и Δ-1 — связь чаще играют положительную, а не отрицательную роль, а С-13-гидроксил наоборот. Положительная роль гидроксила при С-13 чаще всего проявляется в тестах, основанных на биохимических реакциях.

Так, в приведенных выше рядах активности A_4 везде активнее A_9 , что свидетельствует о положительной роли ОН-группы при С-3. На карликовом горохе и огурце $A_7 > A_3$, что свидетельствует об отрицательной роли ОН-группы при С-13, резко выраженной при использовании проростков огурца. Однако по стимуляции амилотической активности $A_3 > A_7$ и $A_1 > A_4$: здесь ОН-группа при С-13 играет уже положительную роль. Как правило, $A_3 > A_1$ и $A_7 > A_4$, что свидетельствует о положительной роли эндоциклической ненасыщенной связи.

Совокупность перечисленных выше признаков обуславливает высокую физиологическую активность гиббереллинов A_7 , A_3 и некоторых других в большинстве изученных тестов.

Анализ полученных данных выявляет глубокие качественные различия в чувствительности тест-объектов. Эти различия могут быть связаны как с генетическими особенностями растений (вид, сорт), так и со специфической реакцией-теста (прораствание семян, стимуляция роста, партенокарпия, ферментативная активность). Так, реакция растений семейства тыквенных на гиббереллины в первую очередь определяется наличием у последних ОН-группы при С-13 и не зависит от характера теста (ростовая реакция, цветение и др.): не имеющие этого гидроксила гиббереллины, например A_7 , A_4 , A_9 , высокоактивны, имеющие — малоактивны. В приведенном примере решающее значение имеют генетические особенности, присущие всему семейству. Известны и другие случаи, когда специфическая реакция растений на различные гиббереллины обусловлена субвидовыми генетическими различиями. Так, карликовый мутант кукурузы d-1 высокочувствителен к гиббереллинам, имеющим ОН-группу при С-3 (A_1 , A_3 , A_4 , A_7), независимо от наличия у них С-13-гидроксила и эндоциклической связи, а мутанты d-2, d-3 и d-5, наоборот, слабо реагируют на гиббереллины, имеющие ОН-группу при С-3, и положительно отзываются на присутствие двойной связи в кольце А.

Имеются случаи специфической чувствительности к

гиббереллинам в зависимости от типа реакции, безотносительно к систематической (генетической) принадлежности тест-объекта. Например, при индукции партенокарпии у различных растений С-3-гидроксил чаще играет положительную роль, а С-13-гидроксил — отрицательную [85].

Таким образом, можно заключить, что биологическая активность гиббереллина определяется (качественно и количественно) его химическим строением. Причем требования к некоторым структурным элементам молекулы (С-3 и С-13-гидроксилам, эндоциклической двойной связи) могут быть совершенно различными и даже прямо противоположными в зависимости от генетических особенностей растения и, возможно, типа биологической реакции (теста).

Для объяснения причин специфичности физиологической активности гиббереллинов привлекаются две гипотезы, впервые сформулированные Брайеном [210, 211]. Согласно первой, только несколько гиббереллинов, а возможно, лишь один, действительно активны, в то время как остальные должны переходить в эту активную форму *in vivo*. В свете этой гипотезы различная реакция растений или их органов на тот или иной экзогенный гиббереллин обусловлена разной способностью растений перестраивать этот гиббереллин в активную форму.

Другая гипотеза сводится к тому, что растения обладают различными специфическими рецепторами гиббереллинов и активность последних зависит от степени их соответствия структуре молекулы специфического рецептора. Разные виды (сорта) растений, а возможно, и органы растения могут иметь различные рецепторы.

В действительности для объяснения явления специфичности физиологической активности гиббереллинов приходится привлекать обе гипотезы. Если гиббереллин не активен, значит, его молекулярная структура не соответствует структуре рецептора, а ферментные системы растения (тест-объекта) не в состоянии нужным образом перестроить структуру его молекулы.

Структурные различия между активными формами гиббереллинов, по-видимому, в первую очередь касаются наличия или отсутствия гидроксила при С-13. Возможно, существуют и соответствующие две группы гиббереллиноподобных гормонов растений.

Физиологическая активность C_{20} -гиббереллинов, по-видимому, в первую очередь связана с тем, что они являются биогенетическими предшественниками C_{19} -гиббереллинов и претерпевают в растении соответствующую перестройку.

К числу наиболее реакционно способных элементов молекулы гиббереллина относятся лактон, С-3- и С-13-гидроксилы, причем первый наиболее лабилен у гиббереллинов с ненасыщенной связью в кольце А. Этим, возможно, и объясняется «активная» роль данных элементов молекулы [86].

При анализе причин различий в активности гиббереллинов нельзя, конечно, не принимать во внимание и такие, более простые, факторы, как растворитель, место нанесения препарата и особенно полярность молекулы. Низкая активность гиббереллинов, отягощенных карбоксильными или гидроксильными группами, таких, как A_8 , может объясняться их высокой полярностью.

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЙ СИНТЕЗ ГИББЕРЕЛЛИНОВ

Препараты гиббереллина, в основном состоящие из гибберелловой кислоты, получают путем микробиологического синтеза, наподобие антибиотиков. Продуцент гиббереллинов — фитопатогенный гриб *Fusarium moniliforme* Sheld. Род *Fusarium* объединяет большую группу сапрофитных и фитопатогенных организмов — несовершенных грибов, для которых характерно размножение неполовым путем, с помощью спор-конидий. У многих видов *Fusarium* найдены их совершенные стадии, отличающиеся половым размножением с образованием сумок (асков) со спорами. По-видимому, большинство видов, относимых к данному роду, в действительности представляют собой конидиальные стадии сумчатых грибов — аскомицетов и имеют две формы спороношения: конидиальную (несовершенную) и сумчатую (совершенную). В чистых культурах (при искусственном культивировании) сумчатая стадия образуется редко и известна лишь для немногих видов рода. Совершенная стадия гриба — продуцента *Gibberella fujikuroi* (Saw.) Wr. — принадлежит к аскомицетам из группы *Pyrenomycetes*, порядок *Hypocreales*.

F. moniliforme — возбудитель болезней многих сельскохозяйственных культур, в основном семейства злако-

вые. Симптомы «сверхроста», характерные для вызываемой им болезни риса бакане, для других растений в естественных условиях не описаны. Расы *F. moniliforme*, обладающие способностью синтезировать гиббереллины, чаще всего выделяют из растений риса, хотя они встречаются и на других растениях.

Несомненный научный интерес представляет вопрос о значении для *F. moniliforme* способности к синтезу гиббереллинов. Эти вещества, как правило, не оказывают заметного влияния на рост микроорганизмов, и в частности самого *F. moniliforme*. Нередко встречаются неактивные, то есть неспособные к синтезу гиббереллинов, формы *F. moniliforme*, которые тем не менее вполне жизнеспособны. Напрашивается вывод, что гиббереллины — случайные, «побочные» метаболиты, «ненужные» грибу. Однако обширный экспериментальный материал по действию гиббереллинов на активность гидролитических ферментов растений, накопленный за последнее десятилетие, позволил дать объяснение необычайной способности фитопатогенного гриба *G. fujikuroi* к интенсивному синтезу гиббереллина.

В 1973 г. Г. С. Муромцевым было высказано предположение, что если какая-либо раса этого фитопатогена не обладает в достаточной мере собственной амилолитической активностью, обеспечивающей необходимые для питания сахара, то выделение ею гиббереллинов в ткани инфицированного растения может как бы восполнить этот недостаток, активизируя гидролиз крахмала собственными ферментами растения-хозяина [85]. Таким образом, расы *F. moniliforme*, не обладающие достаточной амилолитической активностью, должны быть способны к синтезу гиббереллинов. Расы, не способные к синтезу гиббереллинов, должны быть активными продуцентами амилазы.

Для экспериментальной проверки высказанного предположения были определены амилолитическая и «гиббереллиновая» активности у 15 штаммов *F. moniliforme*, различающихся между собой по морфолого-культуральным и физиологическим признакам [89]. Результаты исследования показали, что наивысшей амилолитической активностью обладали именно те штаммы гриба, которые были не способны к синтезу гиббереллинов. Остальные штаммы, синтезирующие заметное

количество гиббереллинов, обладали сравнительно низкой амилолитической активностью, вплоть до полного ее отсутствия.

Полученные данные явились серьезным аргументом в поддержку гипотезы о приспособительном значении для фитопатогена *G. fujikuroi* способности к синтезу гиббереллинов. Они объясняют и тот факт, что гриб синтезирует преимущественно гиббереллин А₃. Именно этот гиббереллин обладает наивысшей активностью по стимуляции амилолитической активности эндосперма зерна у злаковых.

Начиная с 60-х годов нашего столетия стали появляться сообщения о том, что способностью к синтезу гиббереллинов обладает не только *F. moniliforme*, но и самые разнообразные микроорганизмы. Точнее, речь идет о гиббереллиноподобных веществах, так как эти соединения, обладающие характерной физиологической активностью, как правило, окончательно не идентифицировались.

Вещества с физиологической активностью гиббереллинов обнаружены среди продуктов жизнедеятельности разнообразных водорослей, некоторых грибов, актиномицетов и бактерий. Однако синтезируют они эти вещества в ничтожных количествах, и способность *F. moniliforme* к «макросинтезу» гиббереллинов по-прежнему остается уникальной.

При культивировании гриба-продуцента в жидких средах с целью получения гиббереллина (ферментация) в качестве источников азота сравнительно эффективен виннокислый аммоний (0,7%) и особенно соевая мука (3%). Обычные источники углерода и энергии — сахароза или глюкоза (4—6%). На таких средах ферментация продолжается примерно неделю и конечная концентрация гиббереллинов обычно не превышает 200 мг/л. Ферментация носит двухфазный характер. Первая фаза продолжительностью 2—3 суток характеризуется активным ростом гриба, быстрым потреблением источников азота и углерода, интенсивным подкислением среды. Окончание этой фазы характеризуется исчерпанием сахара в среде, прекращением роста гриба и кислотообразованием. Гиббереллины в первой фазе синтезируются очень мало. Во второй фазе быстро растет рН (очевидно, в связи с потреблением образовавшихся органических кислот и автолизом мицелия), не

достигая, однако, 7,0. В этой фазе синтезируется основная часть гиббереллина.

Биосинтезу гиббереллинов — безазотистых вторичных метаболитов — благоприятствует широкое отношение в среде $C:N=60-70$.

Интересная особенность биосинтеза гиббереллина — высокая эффективность продолжительных (более 20 суток) ферментаций при поддержании определенного невысокого (1—4%) уровня сахара в среде путем многократных подкормок. При этом общий расход сахара велик и может превышать 30% (300 г на 1 л среды). По-видимому, такой ход процесса позволяет значительно увеличить продолжительность второй, «продуктивной» фазы, когда в среде исчерпан азот и избыток источника углерода расходуется на синтез безазотистых метаболитов, в том числе гиббереллинов. Необходимость дробного внесения сахара небольшими порциями обусловлена тем, что концентрированные растворы имеют высокое осмотическое давление, что затрудняет рост гриба. Кроме того, повышенные дозы сахара, даваемые с самого начала, каким-то образом специфически отрицательно влияют на биосинтез гиббереллина. Длительные ферментации, впервые предложенные Борроу с соавторами, позволили получать за 500—600 ч 800—1000 мг/л гиббереллина при общем расходе глюкозы до 35% (350 г/л) [208].

Дробное внесение сахара малыми порциями сопряжено с определенными техническими трудностями. Исследуя этот вопрос — желательность большой дозы источников углерода при невозможности одновременного ее внесения в водорастворимой форме, мы предложили использовать вместо углеводов жиры или жирные кислоты — вещества, практически нерастворимые в воде и, следовательно, не повышающие осмотическое давление раствора [85]. Кроме того, они выгодно отличаются от углеводов более высоким содержанием углерода и гораздо более высокой калорийностью.

Опыты показали, что жиры и жирные кислоты резко превосходят сахара по эффективности для биосинтеза гиббереллина даже в том случае, если они уравниваются с ними по калорийности (то есть жира берут в 2—2,5 раза меньше, чем сахара) (табл. 1).

Хорошими источниками углерода и энергии для биосинтеза гиббереллина являются разнообразные расти-

1. Сравнительная эффективность сахарозы и подсолнечного масла для биосинтеза гиббереллина [86]

| Концентрация источника углерода, % | Продолжительность ферментации, сутки | Конечный pH | Сухая биомасса, % | Концентрация гиббереллина | |
|------------------------------------|--------------------------------------|-------------|-------------------|---------------------------|-------|
| | | | | мг/л | % |
| Сахароза | | | | | |
| 10 | 10 | 4,5 | 1,66 | 233,1 | 100 |
| | 20 | 4,7 | 1,49 | 244,2 | 100 |
| Масло | | | | | |
| 10 | 10 | 4,2 | 5,17 | 310,8 | 133,3 |
| | 20 | 3,9 | 6,04 | 983,4 | 402,7 |
| 4,3* | 10 | 4,2 | 2,19 | 233,1 | 100 |
| | 20 | 4,1 | 4,70 | 382,9 | 156,7 |

* По калорийности равно 10% сахарозы.

тельные жиры, кашалотовый жир, олеиновая кислота и др. Эффективный и дешевый источник азота в этих средах — NH_4NO_3 в концентрации 0,3% (при 8% жира).

Проведенные опыты показали, что характер ферментации — динамика накопления биомассы, потребления источника углерода, ход pH — при дробном внесении сахара и однократном жира сходен; наибольшее различие — в концентрации ГК, которой в среде с жиром накапливается значительно больше.

Превосходство жиров над углеводами объясняется рядом причин. Во-первых, на средах с жирами накапливается гораздо большая биомасса гриба-продуцента, чем на средах с сахарами, даже если в целом углерода сахара потреблялось больше, чем углерода жира. Таким образом, жир, как источник углерода и энергии, расходуется гораздо более экономно. Во-вторых, в поздние сроки ферментации продуктивность мицелия (способность к синтезу гиббереллина) на среде с сахаром начинает сильно отставать от таковой на среде с жиром. При этом накапливается неиспользованный сахар, что, возможно, тормозит биосинтез гиббереллинов.

Заключительный этап получения гиббереллина путем микробиологического синтеза — выделение из культуральной жидкости и химическая очистка. Для этих целей применяют сорбцию (молекулярную или ионооб-

менную), экстракцию несмешивающимися с водой органическими растворителями, осаждение из водного раствора. В качестве сорбента используют активированный уголь, а из ионообменных смол — сильно- или среднеосновные аниониты. Десорбцию с угля целесообразно проводить 70%-ным ацетоном, а с анионитов — 0,3 М растворами уксуснокислого или хлористого натрия. В качестве экстрагентов рекомендуются разнообразные спирты, кетоны, сложные эфиры (этилацетат, бутанол, метилизобутилкетон и др.). Экстракция ведется при рН 2—2,5, реэкстракция (из органической фазы в воду) — при рН около 7,0.

Схема осаждения основана на открытом Раковским, Муромцевым и сотрудниками [85] явлении осаждения ГК из водного раствора железом при кислой реакции среды (рН 3,0—3,5). Выпавший осадок, содержащий примерно 10% ГК, может быть использован либо непосредственно для применения в растениеводстве, либо для последующего получения кристаллического гиббереллина.

Заключительный этап получения кристаллического гиббереллина для всех технологических способов одинаков: извлечение из водного раствора этилацетатом при рН 2,0—2,5 и вакуум-концентрирование этилацетатного раствора до выпадения кристаллов гиббереллина.

Из описанных выше способов наиболее употребительны адсорбционный с активированным углем и экстракционный. Метод осаждения выгодно отличается технологической простотой и удобством, исключает большие объемы органических растворителей.

ЦИТОКИНИНЫ

В 1955 г. Скугом и Миллером в Висконсинском университете был открыт новый тип фитогормонов [369, 370]. Активное вещество выделили в кристаллическом виде и установили, что оно является 6-фурфуриламинопурин, который образуется из дезоксиаденозина при определенных условиях деградации ДНК. Поскольку его добавление к питательной среде, содержащей сахарозу, элементы минерального питания, витамины и ауксин, вызывало переход клеток изолированной сердцевинки стебля табака к делению, это вещество получило название кинетин (от слова кинез — деление) (рис. 8).

Вскоре оно было синтезировано. Последовал синтез большого числа его химических аналогов, обладающих такой же или даже более высокой биологической активностью. Все эти вещества были объединены под общим названием цитокинины.

Впоследствии выяснилось, что биологическая активность всех этих синтетических соединений, включая кинетин, объясняется тем, что они являются аналогами природных, содержащихся в растениях цитокининов.

Первый из цитокининов — зеатин — 6-(4'-окси-3'-метил-транс-2'-бутенил-амино)пурин был выделен из семян кукурузы в стадии молочной спелости и идентифицирован Литамом в 1964 г. [331]. Это вещество содержится в растениях в очень малых количествах. Для получения 1. мг зеатина потребовалось переработать 70 кг семян кукурузы. При этом нужно иметь в виду, что развивающиеся семена отличаются наиболее высоким содержанием цитокининов. Свое название зеатин получил от кукурузы (*Zea mays*), из которой он был выделен (рис. 9).

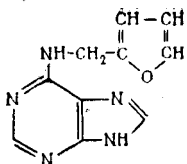


Рис. 8. Кинетин — 6-фурфуриламинопурин.

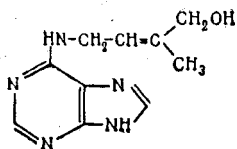


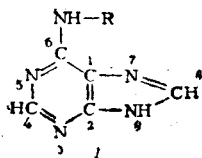
Рис. 9. Зеатин.

ХИМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

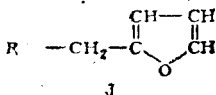
Синтез большого числа аналогов цитокининов показал, что обязательным для физиологической активности этих соединений является присутствие в их молекуле радикала у аминогруппы при шестом атоме углерода пуринового кольца. Строение этого радикала может значительно варьировать, но вместе с тем оно должно отвечать определенным правилам [55, 431].

Так, у соединений с алифатическим радикалом (углеводородная цепочка) активность увеличивается по мере удлинения радикала от 1 до 6 атомов углерода и резко падает при дальнейшем его удлинении. Оптимальна для цитокининовой активности длина алифатического радикала с 4—6 атомами углерода в цепочке. Радикал всех природных цитокининов содержит пять углеродных атомов, из которых построена разветвленная цепочка (рис. 10). Цитокининовой активностью может обладать большое число соединений с циклическими радикалами в шестом положении пуринового кольца. При этом наибольшей активностью обладают соединения с пяти- и шестичленными циклами в радикале. Так, среди синтетических цитокининов большой активностью обладают кинетин и 6-бензиламинопурин, которые нашли широкое применение в экспериментальной работе. При этом 6-бензиламинопурин превосходит по своей активности кинетин.

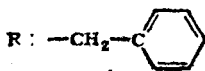
Радикал в молекуле цитокинина введен в аминогруппу у шестого углерода пуринового кольца. Перемещение радикала в другое положение приводит к потере соединением активности [55, 431]. В связи с этим понятно отсутствие цитокининовой активности у распространенного в растениях алкалоида триакантина, который представляет собой 3γ, γ-диметилаллил)-6-ами-



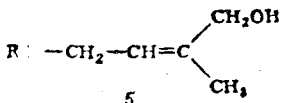
2



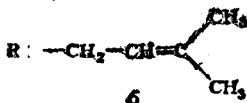
3



4



5



6

Рис. 10. Химическая структура цитокининов:

1 — пуриновое кольцо с указанием расположения радикала;
2 — зависимость активности соединения от длины алифатического радикала; 3 — 6 — радикал в молекуле кинетина (3), 6-бензиламинопурина (4), зеатина (5), N⁶-(Δ²-изопентенил) аденина (ИПА) (6).

нопурин. При определенных условиях возможен внутримолекулярный перенос радикала в молекуле 6-аминопурина из первого, третьего и девятого положений в шестое положение. Поэтому триакантин может превратиться в активный цитокинин — 6-(γ, γ-диметилаллиламино)пурин за счет внутримолекулярного переноса радикала из третьего в шестое положение пуринового кольца, который происходит, например, в условиях автоклавирования раствора триакантина. На основании этих данных можно предположить, что триакантин является неактивной формой запаса цитокининов в растений.

Установлено, что изменения в пуриновом кольце приводят к полной потере соединением цитокининовой активности [431].

Введение в пуриновое кольцо дополнительных радикалов, как правило, снижает цитокининовую активность соединения. Однако известны случаи, когда введение метильной группы в восьмое и девятое положения пуринового кольца повышало активность соединения [55].

Таким образом, для цитокининов пуринового ряда установлена достаточно четкая связь между химическим строением соединения и биологической активностью.

Анализ большого числа структурных аналогов природных цитокининов позволяет сделать вывод, что в молекуле цитокинина нет какой-то одной группировки, ответственной за физиологическую активность соединения.

Основное значение имеют пространственные параметры всей молекулы. Это позволяет считать, что регуляторная роль цитокининов проявляется не через их участие в определенной химической реакции, а через их обратимое взаимодействие с неким акцепторным центром, пространственное соответствие которому определяет физиологическую активность молекулы. Можно предполагать, что цитокинин взаимодействует с акцепторным центром регуляторного белка за счет слабых связей типа водородных и гидрофобного взаимодействия и изменяет при этом конфигурацию регуляторного белка таким образом, что он приобретает способность вызывать изменения в направленности физиологических процессов в клетке.

Необъяснимым пока остается то обстоятельство, что цитокининовой активностью обладает дифенилмочевина и большое число различных ее производных (рис. 11).

Впервые цитокининовая активность была обнаружена у дифенилмочевины. С тех пор цитокининовая активность была показана для очень большого числа ее синтетических производных. Сейчас нельзя объяснить, почему такие два различных типа химических соединений, как производные 6-аминопурина и дифенилмочевины, обладают одинаковой биологической активностью. Можно допустить, что дифенилмочевина и ее производные вызывают цитокининовый эффект, активируя синтез или тормозя распад эндогенных цитокининов пуринового ряда либо подавляя синтез или активность ингибиторов цитокининов в клетках растений. Не исключено также, что эти два типа соединений независимо влияют на одни и те же процессы у растений. Однако все это предположения, нуждающиеся в экспериментальной проверке. Это явление найдет свое объяснение после того, как будет

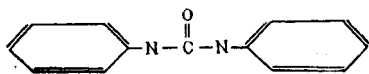


Рис. 11. Дифенилмочевина.

исследован молекулярный механизм регуляторного действия цитокининов.

Исследование взаимосвязи между химической структурой и биологической активностью цитокининов позволило обнаружить пути повышения их физиологической активности как для производных пуринового ряда, так и для производных мочевины.

Химический синтез цитокининов проводят, исходя из реакции 6-меркантопурина с соответствующим амином.

Этапы биосинтеза природных цитокининов в растениях, как и ферменты, участвующие в этом биосинтезе, пока не известны.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ

Цитокинины полифункциональны в своем действии на растение, так как они принимают участие в регуляции многих физиологических процессов.

Среди обстоятельств, определяющих характер действия гормона, следует подчеркнуть следующие.

1. Специфика гормона. Например, цитокинин активирует рост клеток изолированных семядолей и отрезков листьев многих растений, а ауксин такой способностью не обладает. Вместе с тем ауксин активирует рост клеток coleoptilya, а цитокинин не вызывает стимуляции этого процесса. Цитокинин задерживает старение листьев травянистых растений, а ауксин — древесных растений и т. д.

2. Специфика объекта. Это видно из следующего примера. Действие цитокинина на изолированные семядоли тыквы приводит к активации деления их клеток и увеличению их размера, тогда как действие цитокинина на высадки из этилированных листьев фасоли вызывает у них лишь рост клеток и никогда не сопровождается индукцией клеточных делений. В понятие специфики объекта в ответ на фитогормон включаются его видовые, органические, тканевые и возрастные особенности, а также особенности его физиологического состояния. Принято говорить о компетентности объекта ответить на гормон.

Например, известно, что цитокинины активируют синтез нуклеиновых кислот и белка в срезанных листьях большого числа различных травянистых растений. Однако цитокинины не действуют на слишком мо-

лодые и старые листья. Листья компетентны ответить на цитокинины лишь в определенном возрасте.

3. Концентрация гормона. Цитокинин оказывает свое регуляторное действие на физиологические процессы в растении в крайне низких концентрациях. Причем для каждого процесса существуют определенные границы концентраций, в которых цитокинин активизирует этот процесс.

Превышение этих концентраций может привести к противоположному эффекту, когда гормон не стимулирует, а угнетает процесс. Угнетающее действие гормона установлено в ряде случаев и при использовании концентраций, значительно более низких, чем те, которые стимулируют процесс (рис. 12). В связи с этим при изучении влияния цитокининов на растение очень важно тщательно исследовать зависимость этого влияния от концентрации гормонов. Следует упомянуть, что аналогичная закономерность показана и для других фитогормонов [55].

4. Соотношение данного гормона с другими гормонами. В целом ряде случаев цитокинины проявляют свое регуляторное действие в тесной связи с другими фитогормонами. Например, один цитокинин не может вызвать клеточные деления в кусочках изолированной сердцевинки стебля табака [432]. Клеточные деления в этой ткани возникают лишь при совместном введении в среду кинетина в концентрации 0,02—0,1 мг/л и ауксина в концентрации 2 мг/л. Такое сочетание фитогормонов стимулировало деление клеток и дифференциацию корней. Повышение концентрации кинетина в среде до 0,5—1 мг/л без изменения концентрации ИУК подавляло образование корней, но индуцировало дифференциа-

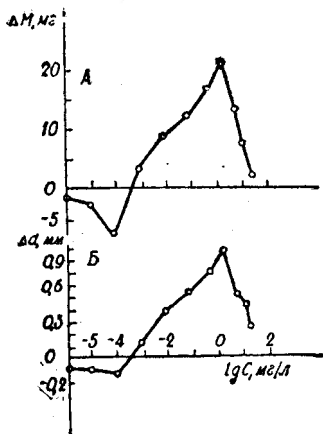


Рис. 12. Прирост высечек из листьев этиолированных проростков фасоли в темноте в присутствии в питательной среде 6-бензиламинопурина (БАП) в различных концентрациях:

А — увеличение массы высечек;
Б — увеличение диаметра высечек

цию у каллюсов стеблевых почек. Дальнейшее увеличение концентрации кинетина до 2 мг/л оказывало общее ингибирующее действие на рост каллюса и процессы органобразования.

В тех случаях, когда наряду с цитокинином в регуляции определенного физиологического процесса у растений принимают участие также другие гормоны, говорят о функционировании многокомпонентной гормональной системы. При этом может проявляться фактор минимума в этой системе, когда при оптимальной концентрации цитокинина ответная реакция на него растения не проявится до тех пор, пока не будет введен другой гормон, который оставался в минимуме и вследствие этого лимитировал процесс. Поэтому исследовать действие цитокинина на тот или иной процесс следует на фоне оптимальных концентраций всех других гормонов, участвующих наряду с цитокинином в регуляции данного процесса. Сказанное относится и к любому другому фитогормону.

5. Обеспеченность растительного объекта необходимыми факторами питания. Действие на растение цитокинина, как и других фитогормонов, осуществляется в неразрывной связи с трофическими факторами — факторами питания растений. Например, в условиях дефицита минерального или углеводного питания реакция растительного объекта на цитокинин не проявляется. Это хорошо иллюстрируется данными по зависимости действия цитокинина на рост высечек из этиолированных листьев фасоли в темноте от их обеспеченности сахарозой, азотом и калием. В отсутствие сахарозы действие 6-бензиламинопурина на рост высечек не проявлялось, но в присутствии сахарозы цитокинин значительно стимулировал их рост. Добавление в среду KNO_3 приводило к дальнейшей очень сильной стимуляции роста высечек, хотя в отсутствие цитокинина KNO_3 оказывал на рост сравнительно слабое действие. Действие всех исследованных факторов: цитокинина, сахарозы, K^+ и NO_3^- — взаимно усиливалось (рис. 13).

Принцип взаимного усиления действия на растения фитогормонов и факторов питания может лечь в основу разработки комплексной системы воздействия на растение регуляторами роста и элементами минерального питания в условиях дальнейшей интенсификации растениеводства.

6. Эндогенное содержание гормона. Как мы упоминали выше, ответная реакция растительного объекта на цитокинин зависит от его концентрации. Однако, если объект содержит эндогенные цитокинины, это вызывает существенные отклонения в реакции растительных клеток на экзогенный цитокинин и может маскировать его участие в регуляции исследуемого процесса или даже привести к изменению знака действия на противоположный. Последнее произойдет в том случае, когда сложение внутренних и внешних цитокининов приведет к повышению их концентрации в клетке до величин, которые вызывают не стимуляцию, а ингибирование процесса.

В связи со сказанным изучение специфики действия цитокининов стараются проводить на объектах, которые не способны синтезировать цитокинины. Обычно такими объектами являются изолированные ткани и органы, которые в растении получают цитокинины из других тканей и органов, а в изолированном состоянии проявляют высокую чувствительность к данным извне цитокининам. Именно на таких дефектных в отношении цитокининов объектах основаны все биотесты на цитокинины, которые позволяют обнаружить доли мкг этих веществ в растворах.

Стимуляция деления клеток. Активация цитокинином деления клеток была впервые показана для изолированной сердцевинки стебля табака и образованного из нее каллюса [370, 432]. Эти ткани не способны к син-

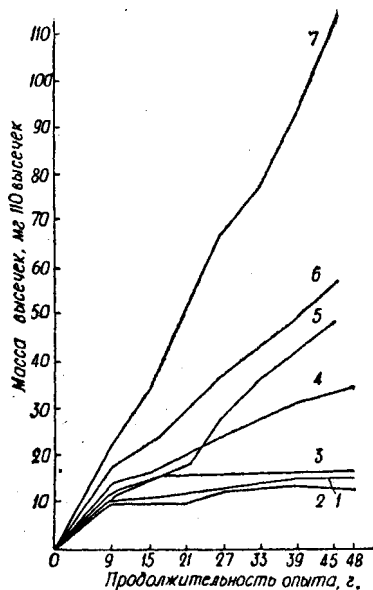


Рис. 13. Влияние состава среды на рост в темноте высечек из листьев этиолированных проростков фасоли:

1 — H_2O ; 2 — KNO_3 ($8 \times 10^{-2} M$); 3 — БАП (4 мг/л); 4 — сахароза ($5,8 \times 10^{-2} M$); 5 — сахароза ($5,8 - 10^{-2} M$) + KNO_3 ($8 \times 10^{-2} M$); 6 — сахароза ($5,8 \times 10^{-2} M$) + БАП (4 мг/л); 7 — сахароза ($5,8 \times 10^{-2} M$) + KNO_3 ($8 \times 10^{-2} M$) + БАП (4 мг/л).

тезу цитокининов, а также ауксинов, что позволило выявить на них многие существенные стороны действия цитокининов и ауксинов на ростовые процессы. Так, было показано, что одна ИУК вызывает синтез ДНК, но клеточные деления возникают только в результате совместного действия ауксина и цитокинина. В последующем были получены данные, которые указывают на то, что на начальной стадии индукции клеточных делений действует ауксин, а затем цитокинин [31].

На фоне оптимальной концентрации ИУК (2 мг/л) цитокинины вызывают клеточные деления у изолированной сердцевины стебля табака и ее каллюса. Наиболее чувствительны в этом отношении стеблевые каллюсы табака сорта Висконсин 38, которые используются в качестве специфического и высокочувствительного тест-объекта на цитокинины. Деление клеток у них начинается уже при добавлении кинетина в среду в концентрации 0,005 мг/л [432].

Другой высокочувствительный биотест на цитокинины основан на индукции ими клеточных делений у каллюса, полученного из изолированных семядолей сои [368]. По данным Миллера, прямая пропорциональность между сырой массой каллюса и содержанием кинетина в питательной среде сохраняется в пределах его концентрации от 0,004 до 10 мг/л, что составляет от 0,2 до 500 мкг кинетина в одной опытной колбе. Это позволяет оценить высокую чувствительность биотеста к цитокининам. При длительной культуре каллюса сердцевинной ткани стебля табака спонтанно образуются штаммы, которые способны к синтезу цитокининов или цитокининов и ауксинов и не нуждаются в добавлении этих фитогормонов в питательную среду. Вытяжки из таких каллюсов могут служить источником фитогормонов для обычных дефектных штаммов.

У штаммов стеблевого каллюса табака, приобретших способность к синтезу цитокининов и ауксинов, регуляторная роль этих фитогормонов в делении клеток оказывается замаскированной, поскольку у них индукция клеточных делений осуществляется цитокининами и ауксинами, синтезированными в самих клетках каллюса.

В литературе есть много данных о том, что цитокинины далеко не всегда стимулируют деление клеток у различных растительных объектов [55]. Вместе с тем стимуляция с помощью цитокининов митозов и делений

клеток продемонстрирована на большом числе разнообразных объектов, включая изолированные ткани, кончики корня, растущие листья, точки роста стебля, зародыши прорастающих семян, водоросли, мхи и другие объекты [55, 367, 385].

Таким образом, стимуляция деления клеток представляет собой одно из характерных свойств цитокининов. Однако цитокинины проявляют это свойство во взаимодействии с другими гормональными и негормональными факторами, и оно проявляется не на всех объектах, а только на тех, которые по своей видовой и физиологической специфике способны ответить на действие цитокинина индукцией или стимуляцией клеточных делений.

Влияние на рост клеток. Впервые влияние цитокинина на рост клеток было описано в работе Скуга на стеблевом каллусе табака [432]. Он пришел к выводу, что как рост, так и деление клеток стеблевого каллуса табака регулируются совместным действием цитокинина и ауксина, но для каждого из этих процессов нужны свои концентрации фитогормонов.

Однако наиболее эффективно цитокинины стимулируют увеличение размера клеток в отрезках незакончивших свой рост листьев травянистых растений. Это было показано на высечках из этиолированных листьев проростков фасоли, у которых цитокинин вызывает в темноте только увеличение клеток без индукции клеточных делений [368]. Цитокинины активируют рост клеток листьев проростков редиса. Оба эти эффекта настолько четки, что на них основаны биотесты для определения цитокининовой активности. Цитокинин активирует также рост клеток семядолей, изолированных из прорастающих семян, в частности клеток изолированных семядолей тыквы (рис. 14) [62, 81]. Одновременно цитокинин стимулирует также и деление клеток изолированных семядолей тыквы.

Обстоятельное исследование действия цитокинина на рост изолированных семядолей тыквы показало, что фитогормон вызывает большие изменения в структуре и биохимических процессах в их клетках. Так, 6-бензил-аминопурин активировал синтез в семядолях РНК и белка, стимулировал развитие, рост и деление хлоропластов, формирование внутриклеточной мембранной системы эндоплазматического ретикулума и одновре-

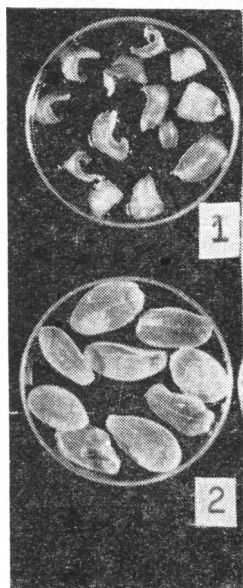


Рис. 14. Семядоли, изолированные из семян тыквы, которые росли на свету в течение четырех дней в воде (1) или растворе 6-бензиламинопурина, 10 мг/л (2).

менно ускорял использование в клетках семядолей запасных веществ алейроновых зерен [56, 81].

Нужно подчеркнуть, что такой комплексный характер воздействия цитокинина на самые различные стороны жизнедеятельности клетки и ее структурные элементы типичен для фитогормонов цитокининового типа, которые активируют рост клетки за счет усиления в ней синтетических процессов.

С помощью цитокининов в ряде случаев удалось индуцировать рост клеток в отрезках листьев, которые уже давно закончили свой рост [374]. Нужно подчеркнуть что все работы по стимуляции роста клеток листа под действием цитокинина проведены на двудольных растениях. Усилить с помощью цитокинина рост клеток листа однодольных растений до сих пор не удалось.

В литературе отмечены случаи, когда цитокинин угнетал рост клеток. Угнетение чаще всего обнаруживалось на отрезках стебля и корнях, причем цитокинин тормозил стимуляцию роста стебля, вызванную ауксином [55, 367]. При этом в ряде случаев обнаружено, что цитокинины меняют направление роста клеток корня, в результате чего на корнях образуются напоминающие клубеньки утолщения [38]. Не исключено, что различие в реакции на цитокинин у клеток листа, стебля и корня объясняется различием их чувствительности к цитокинину. Так, есть данные о том, что использование крайне низких концентраций цитокинина приводило к стимуляции роста стебля, тогда как увеличение концентраций до обычных вызывало торможение его роста. Этот вопрос требует специального изучения.

Действие на органогенез. Роль цитокинина в индукции органообразования у недифференцированной ткани стеблевого каллюса табака была впервые показана Скугом с сотрудниками [432], которые с помощью ИУК и кинетина вызывали образование у каллюса корней и побегов. Для закладки каждого из этих органов требовались специфические концентрации обоих фитогормонов. Вследствие этого, меняя концентрации цитокинина и ауксина в среде, можно направлять органогенез в сторону образования корней или побегов. Участие цитокинина в регуляции органогенеза было показано на очень большом количестве объектов [14, 206, 439]. В ряде случаев воздействие цитокинином приводит к стимуляции образования побегов и одновременно к задержке образования корней. Однако в очень тщательной работе, проведенной на срезанных листьях бегонии, было показано, что закладка у них как корней, так и стеблевых почек нуждается в присутствии цитокинина и ауксина. Для формирования каждого из этих органов существуют свои оптимальные концентрации обоих фитогормонов, при сочетании которых органообразование происходит наиболее интенсивно [55].

Так как концентрации цитокининов, стимулирующие закладку корней, крайне низки, в большинстве случаев хватает, по-видимому, собственных цитокининов для корнеобразования. Возможно, именно этим объясняется тот факт, что данные извне цитокинины часто подавляют корнеобразование [55].

С помощью цитокининов удастся влиять на закладку и развитие генеративных органов, вызывая зацветание некоторых растений в условиях неблагоприятного температурного или фотопериодического режима [165]. Цитокинин принимает также участие в формировании пола цветков [164]. В работе М. Х. Чайлахяна было показано, что как поступающие из корней эндогенные цитокинины, так и данный извне синтетический цитокинин (6-бензиламинопурин) сдвигают процесс в сторону формирования женских цветков.

Цитокинины участвуют в регуляции органообразовательных процессов у мхов и папоротников, индуцируют, в частности, закладку стеблевых почек у протонемы мха [206, 439].

Действие цитокинина на процесс дифференциации проявляется у одноклеточной водоросли ацетабулярии,

гигантская клетка которой достигает нескольких сантиметров в длину [490]. Ацетабулярия образует в ходе своего развития подобие корешка, стебелька и шляпки. В зависимости от концентрации кинетин стимулирует или угнетает развитие стебелька и шляпки. При этом стимулирующие концентрации для этих структур неодинаковы. Таким образом, на одноклеточной водоросли прослеживаются те же закономерности действия цитокинина на органообразование, что и на высших растениях.

Полученные на ацетабулярии данные интересны в том отношении, что не позволяют расценивать цитокинин только как фактор, возникший в ходе эволюции растений для осуществления межклеточных, межтканевых и межорганных взаимоотношений. Несомненно цитокининам принадлежит важная роль в осуществлении этих взаимоотношений. Однако, по-видимому, они возникли в ходе эволюции еще у одноклеточных организмов как фактор внутриклеточной регуляции обмена веществ.

Таким образом, одно из характерных свойств цитокининов состоит в регуляции органообразования у растений, осуществляемой совместно с ауксинами, причем сдвиг соотношения этих гормонов в сторону цитокининов приводит к индукции заложения стеблевых почек, а в сторону ауксинов — к образованию корней. Участие цитокининов в регуляции процессов дифференциации прослеживается у растений на самых разных эволюционных уровнях, начиная от одноклеточных зеленых водорослей, включая мхи и папоротники, и кончая цветковыми растениями.

Снятие апикальной доминанты. Цитокинин снимает ингибирующее действие верхушечной почки на рост боковых почек и устраняет подавление их роста, вызываемое ауксином [442].

Благодаря свойству цитокининов препятствовать апикальному доминированию с их помощью можно получать ветвящиеся растения и в том случае, когда в норме они не ветвятся. Это может быть использовано в практике цветоводства.

Прерывание покоя. Стимуляция прорастания семян. Обработка цитокинином вызывает прерывание покоя спящих почек древесных растений в летний и зимний периоды [55, 230, 231]. С их помощью удается вывести

из состояния покоя клубни и семена некоторых растений.

Кратковременное замачивание в растворе 6-бензил-аминопурина, взятого в очень низких концентрациях, приводило к повышению всхожести семян гороха, кукурузы, люпина, ячменя, у которых она была снижена в результате их длительного хранения. Однако цитокинин не может вызвать прорастание семян, в которых произошли необратимые изменения и которые полностью потеряли способность к прорастанию [55, 61].

Задержка старения листьев. Цитокинины участвуют в регуляции обмена веществ уже закончивших свой рост органов, в частности листьев. Цитокинины являются тем гормональным фактором, с помощью которого корни оказывают свое воздействие на обмен веществ листьев [55, 83, 374].

Практикам давно было известно, что образование придаточных корней в результате окучивания растений, обрезка кустарниковых и древесных пород и другие агротехнические приемы, улучшающие рост корневой системы, приводят к значительной активации роста надземных органов. Корни снабжают надземные органы не только водой и элементами минерального питания, но и различными синтезированными в них соединениями. Высказывалось мнение, что в корнях синтезируются и гормональные вещества, регулирующие физиологические процессы в надземных органах [60, 135, 376].

В частности, в работах Мотеса [376] было показано, что снабжение срезанных листьев водой и элементами минерального питания не предотвращает их быстрого пожелтения и отмирания. Задержать пожелтение листьев и продлить их жизнь удавалось путем укоренения листьев. Укорененные листья махорки возобновляли свой рост, зеленели, в них резко активировались синтетические процессы, и они оставались жизнеспособными в течение длительного времени, значительно превосходявшего продолжительность их жизни на растении. Причем корни оказывали свое стимулирующее влияние на листья и тогда, когда они были лишены поглощающей функции и находились во влажной атмосфере. Все это говорило о синтезе в корнях какого-то фактора, необходимого для нормального функционирования листьев. Попытка заменить корни раствором минеральных веществ, витаминов и ауксином успеха не давала [376].

Неожиданно выяснилось, что задержать пожелтение срезанных листьев можно с помощью только что открытого в то время кинетина [406, 377]. Было установлено несколько существенных сторон в действии кинетина на срезанные листья. Во-первых, было показано, что кинетин не просто задерживает пожелтение листьев и распад в них белка, а активизирует синтез белка в их клетках. Во-вторых, было открыто свойство цитокининов повышать аттрагирующую способность клеток, то есть способность притягивать и удерживать подвижные метаболиты. Это показано в опытах при нанесении цитокинина на одну половину срезанного листа махорки. При этом кинетин не передвигался в другую половину листа, а клетки обработанной им половины листа приобретали способность притягивать питательные вещества из необработанной половины. Это приводило к замедлению пожелтения и активации синтетических процессов в половине листа, получившей цитокинин, и к ускорению распада белка, нуклеиновых кислот и хлорофилла в другой половине, которая в результате этого быстрее желтела и отмирала [55, 377].

Нанося цитокинин на одну половину пожелтевшего срезанного листа махорки, Курсанов с сотрудниками получили омоложение клеток обработанного фитогормоном участка листа. При этом в клетках опрыснутой половины листа восстанавливалась структура хлоропластов, возобновлялся синтез хлорофилла, усиливался синтез РНК и белка [63]. Цитокинин вызывал как бы омоложение клеток, восстановление их функциональной активности. Характерно, что при этом в обработанной цитокинином половине листа усиливалась основная функция зеленых клеток — фотосинтез.

Важно было понять, случайна или закономерна аналогия в действии цитокинина и корней на обмен веществ листьев. Ответ на этот вопрос был получен, когда выяснилось, что в растениях махорки вещества с цитокининовой активностью поступают из корней в составе пасоки в побеги. В связи с этим пасока, подобно раствору цитокинина, способна задерживать пожелтение обработанного ею участка срезанного листа махорки. При этом было показано, что цитокинины в пасоке не обладают видовой специфичностью. В последующем Кенде выделил цитокинин из пасоки хроматографическим путем и доказал, что он представляет собой ши-

роко распространенный в растительном мире зеатин [308]. Помимо зеатина, в пасоке присутствовали два его производных.

Таким образом, было доказано, что корни оказывают специфическое воздействие на обмен веществ листьев и что в его осуществлении принимают участие цитокинины. Цитокинин оказался фактором, с помощью которого один орган растения, а именно корневая система, оказывает свое воздействие на другой орган — листья. Это свойство цитокининов проявляется у очень большого числа травянистых растений, относящихся к самым различным систематическим группам [55].

Исследование содержания цитокининов в корне показало, что они присутствуют главным образом в меристематической зоне [426]. На этом основании сложилось представление, что цитокинины синтезируются в меристеме корня, затем в составе пасоки поступают в надземные органы и оказывают свое воздействие на обмен веществ листьев.

По-видимому, поступление цитокининов из корней в листья является причиной, объясняющей, почему листья на целом растении, как правило, не реагируют на экзогенный цитокинин. По-видимому, пожелтение листьев на растении зависит чаще всего не от недостатка цитокининов, а от других причин, например от азотного голодания, которое развивается в старых листьях за счет оттока азотистых соединений в молодые растущие листья. В связи с этим становится понятно, почему Мотесу удалось вызвать вторичное позеленение пожелтевших нижних листьев растения махорки путем нанесения на лист раствора NH_4NO_3 [374].

Однако возможны случаи, когда листья испытывают недостаток цитокининов и на растении. В таких случаях опрыскивание раствором цитокинина задерживает пожелтение листьев. Подобное явление было отмечено на листьях сахарной свеклы [423] и махорки [374] при недостаточном водоснабжении растений, когда водный дефицит снижал подачу цитокининов из корней с пасок [296]. Резко снижалась также подача цитокининов с пасок при нарушении аэрации корневой системы у подсолнечника в связи с затоплением почвы водой [219]. Это приводило к отмиранию кончиков корней, снижению подачи цитокининов с пасок и пожелтению листьев.

Важно упомянуть, что снижение содержания цитокининов в пасоке отмечалось и при кратковременном подвядании надземных органов в результате воздействия на них сухого воздуха [297]. Это подчеркивает взаимосвязь надземных органов и корней в обеспечении растения цитокининами.

Ответную реакцию на цитокинин удалось вызвать и у листьев растений, испытавших недостаток элементов минерального питания, прежде всего азота [53]. По-видимому, в таких условиях нарушался синтез эндогенных цитокининов.

Рассмотренные примеры показывают, что в некоторых случаях опрыскивание раствором цитокинина может помочь растениям перенести неблагоприятные условия и сохранить в жизнеспособном состоянии листья, деятельность которых в конечном счете определяет урожай.

Защитное действие против неблагоприятных факторов. С помощью цитокининов удастся повысить устойчивость клеток растений к самым различным неблагоприятным воздействиям, таким, как обезвоживание, влияние различных химических агентов, облучение, действие повышенной и пониженной температуры, грибная и вирусная инфекция. Причины защитного действия цитокининов в каждом конкретном случае могут быть разными. Однако не исключено, что в основе защитного действия цитокининов против различных неблагоприятных условий лежит единый механизм, например влияние цитокининов на структурное и функциональное состояние мембран [55]. Этот вопрос пока мало изучен, между тем он представляет большой практический интерес в связи с проблемой повышения устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды и болезням. Помимо этого, как показано в предыдущем разделе, обработка цитокинином оказывает благоприятное влияние на листья растений в экстремальных условиях, в которых нарушается снабжение листьев цитокининами из корней.

Влияние на передвижение веществ в растении. Как упоминалось, свойство цитокининов увеличивать способность клеток притягивать и удерживать подвижные метаболиты было обнаружено сначала на срезанных листьях растений [377]. Это свойство цитокининов особенно хорошо иллюстрируется в опытах, когда на один

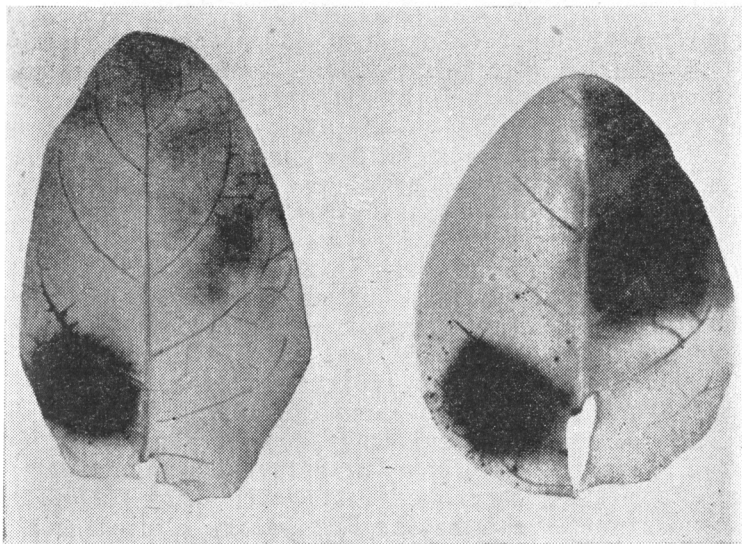


Рис. 15. Радиоавтограф изолированных листьев махорки [377]. Правую верхнюю часть опрыскивали кинетином; на нижнюю левую часть наносили C^{14} -глицин; *слева* — молодой лист; *справа* — старый лист.

участок срезанного старого листа наносят цитокинин, а на другой — раствор меченой аминокислоты. Через некоторое время большая часть метки обнаруживается в месте нанесения цитокинина (рис. 15).

Срезанный лист является прекрасной моделью для исследования вопроса о том, как цитокинин повышает способность клеток притягивать подвижные метаболиты. Как показал Мотес, это свойство нельзя объяснить только тем, что цитокинин, активируя в клетках синтетические процессы, усиливает использование подвижных мономерных соединений на синтез полимеров и таким образом создает градиент их концентрации, снижающийся в сторону зоны активных синтезов [375]. В действительности цитокинин вызывает притяжение и накопление в клетках и тех соединений, которые не используются в синтетических процессах, например γ -аминомасляной кислоты. Можно предполагать, что цитокинины повышают способность клеток притягивать подвижные метаболиты, влияя на структурное и функцио-

нальное состояние клеточных мембран. Механизм этого действия цитокининов остается до настоящего времени не изученным. Его исследование крайне перспективно для понимания закономерностей передвижения веществ по растению.

Важно, что влияние цитокининов на транспорт веществ проявляется и в целом растении. Например, нанесение кинетина на точку роста стебля традесканции увеличивало приток к ней R^{32} из листьев, опрыскивание листьев раствором кинетина усиливало поступление в них R^{32} из корней, а смазывание растущих плодиков апельсина раствором кинетина повышало приток к ним меченых ассимилятов [55].

По-видимому, транспорт веществ по растению является той сферой, где можно ожидать эффективное взаимодействие цитокининов с другими гормонами. Об этом говорят опыты Уоринга с сотрудниками, в которых фитогормоны наносили с ланолиновой пастой на декапитированную верхушку стебля фасоли и исследовали приток R^{32} из листьев к обработанному участку стебля [421]. При этом было показано, что один кинетин так же, как и гиббереллин, мало влиял на поступление R^{32} в этот участок. ИУК усиливала поступление метки значительно (в 20 раз). На фоне ИУК цитокинин увеличивал приток R^{32} в 2 раза. Такое же действие оказывал и гиббереллин, тогда как одновременное нанесение на стебель всех трех гормонов повышало поступление метки по сравнению с контролем почти в 100 раз. Эти данные говорят о перспективности разработки способов комплексного применения гормонов в практических целях.

Действие на старение листьев и рост растений в обычных условиях. Выше рассмотрены случаи, когда цитокинин задерживал старение листьев на растении при неблагоприятных условиях.

В некоторых случаях с помощью цитокинина удается задержать старение листьев на растениях, находящихся в обычных условиях. Например, у *Bryophyllum* цветение сопровождается обычно старением и засыханием листьев. Обработка цитокинином задерживает эти процессы. У этого растения кинетин оказывал стимулирующее действие и на рост молодых листьев, вызывая лучшее развитие в них проводящих пучков и индуцируя образование новых устьиц. Усиление роста получивших

цитокинин листьев сопровождалось задержкой роста стебля и ускорением пожелтения нижних листьев, что говорит о вызванном цитокинином перераспределении питательных веществ в растении. Таким образом, Bryophyllum является примером растения, у которого, по-видимому, в нормальных условиях проявляется недостаток цитокининов, поэтому создаются предпосылки для проявления действия данных извне цитокининов, которые стимулируют рост листьев и задерживают их старение.

Недостаток эндогенных цитокининов в листьях можно ожидать в период цветения и плодоношения растений. Как показал Уоринг, в период плодоношения содержание цитокининов в листьях снижается [463]. Это происходит в результате их оттока в плоды. Во всяком случае, у растений фасоли в период цветения и плодоношения с помощью 6-бензиламинопурина можно было эффективно задерживать пожелтение нижних листьев [55]. Вместе с тем у растений ячменя это не удавалось. Задержать пожелтение нижнего листа ячменя оказалось возможным лишь в результате совместного действия на лист 6-бензиламинопурина, гиббереллина и ИУК [55]. По-видимому, все эти гормональные факторы были в дефиците в стареющем первом листе. Между тем в отличие от срезанного листа стареющий лист на растении находится под воздействием молодых растущих листьев, отличающихся высоким содержанием не только цитокининов, но и ауксинов, и гиббереллинов. Фитогормоны обуславливают способность клеток молодых листьев оттягивать питательные вещества из нижних листьев с низким содержанием фитогормонов, что ускоряет старение нижних листьев. Изменив искусственно градиент фитогормонов в растении путем их нанесения на нижние листья, можно изменить характер коррелятивных отношений между молодыми и старыми листьями и тем самым задержать отток питательных веществ из нижних листьев и их старение [55].

Получить общую стимуляцию роста растений цитокинином очень сложно, и пока не найдены пути надежного применения цитокининов для повышения роста и урожая растений.

В литературе есть сведения об угнетении роста растений при добавлении цитокинина в питательную среду или при опрыскивании растений его раствором [55].

По-видимому, растениям хватало собственных цитокининов или, во всяком случае, не они были лимитирующим фактором. Вместе с тем известны примеры, когда добавление кинетина в крайне низких концентрациях к раствору Кнопа стимулировало рост проростков фасоли, люпина [436] и ряда других растений [55]. Есть сведения о том, что с помощью цитокининов удалось положительно повлиять на урожай кукурузы [20]. Особенно интересные сведения были получены в этом направлении Н. С. Турковой с соавторами [154, 155]. По их данным, однократное опрыскивание раствором кинетина растений подсолнечника на фоне высокой дозы азотного питания приводило к заметной стимуляции роста растений, ускорению их зацветания и увеличению массы корзинок. Эти работы вместе с результатами изложенных выше модельных опытов свидетельствуют о перспективности практического использования цитокининов путем их совместного применения с удобрениями и другими фитогормонами.

ЭНДОГЕННЫЕ ЦИТОКИНИНЫ РАСТЕНИЙ

Несмотря на то, что цитокинины присутствуют в растениях в крайне малых количествах, применение высокочувствительных биотестов на цитокинины [54, 368], а также газовой хроматографии [373] и масс-спектрофотометрии [285] позволяет исследовать содержание природных цитокининов в растениях.

В этом направлении проведено много работ, которые показали, что цитокинины присутствуют во всех органах растений. Как упоминалось, высоким содержанием цитокинина отличается кончик корня (1 мм), в котором предположительно происходит синтез цитокининов. В составе пасоки цитокинины поступают из корней в надземные органы. Здесь они обнаруживаются в листьях, стеблях и плодах [55]. В развивающихся плодах содержание цитокининов в несколько раз превосходит их содержание в листьях. Так, Литомом было показано, что содержание цитокинина в растущих плодах яблони в 5 раз превосходит их содержание в листьях, причем в самих плодах больше всего цитокининов содержится в семенах [332]. Характерно, что высокое содержание цитокининов приурочено в плодах к зонам активного деления клеток. Вероятно, делящиеся клетки

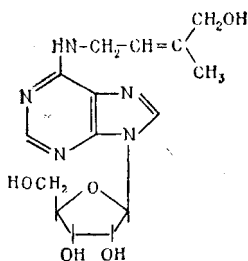


Рис. 16. Рибозид зеатина.

плодов, как и корней, синтезируют цитокинины. Созревшие семена содержат некоторый запас цитокининов, которые расходуются в ходе прорастания семян [134].

Исследования по динамике содержания цитокининов в растениях чеснока, тюльпана и других луковичных показали, что небольшой запас цитокининов имеется в покоящихся луков-

вицах [141]. К моменту прорастания луковиц содержание в них цитокининов резко возрастает. В последующем в течение всего онтогенеза прослеживается четкая корреляция между интенсивностью роста органов и содержанием в них цитокининов.

Как упоминалось, первый природный цитокинин — зеатин представляет собой 6-(4'-окси-3'-метил-транс-2'-бутениламино)пурин. В последующем из растений был выделен его рибозид и риботид [330] (рис. 16). Зеатин, его рибозид и риботид очень широко распространены в растениях [55]. По физиологической активности зеатин значительно превосходит свои производные, поэтому их никак нельзя рассматривать как форму активации зеатина. Физиологический смысл его превращения в рибозид и риботид пока не вполне понятен. Не исключено, что они представляют собой форму частичной инактивации зеатина, его запасные и транспортные формы. В семенах люпина был обнаружен (—)-дигидрозеатин или (—)-6-(4'-окси-3'-метил-бутениламино) пурин. Из культуры патогенной для растений бактерии *Corynebacterium fascians*, вызывающей у растений устранение апикальной доминанты, то есть симптом, характерный для действия цитокининов, было выделено еще одно родственное зеатину соединение, обладающее высокой цитокининовой активностью. Оно представляет собой 6-(3'-метил-2'-бутениламино)пурин или 6-(γ, γ-диметилаллиламино)пурин. Его принято также называть N⁶(Δ²-изопентенил)-аденином или сокращенно ИПА (рис. 17).

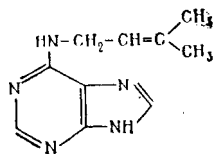


Рис. 17. N⁶-(Δ²-изопентенил) аденин.

Было обнаружено, что ИПА содержится в составе транспортных РНК у бактерий, животных и растений. Впервые ИПА обнаружен в сериновой тРНК дрожжей рядом с антикодоном. Затем он был показан в составе многих тРНК. Впоследствии другое соединение — изомер зеатина — было обнаружено в тРНК из незрелых семян кукурузы и гороха и листьев шпината [429]. Этот модифицированный аденин в составе тРНК обнаруживается всегда рядом с антикодоном и, по-видимому, играет роль в присоединении тРНК к рибосоме. Как упоминалось, содержащие в своей молекуле цитокинины тРНК распространены у животных, микроорганизмов и растений. При их гидролизе могут образовываться свободные цитокинины. Однако сами по себе эти тРНК цитокининовой активностью не обладают и не имеют прямого отношения к проблеме фитогормонов цитокининового типа. Свободные цитокинины не принимают участие в их образовании [55].

Очевидно, растительные клетки должны располагать ферментативными системами, обеспечивающими, с одной стороны, синтез цитокининов, а с другой — их распад и инактивацию. Только таким путем в клетках может поддерживаться содержание регуляторных веществ на необходимом уровне. Однако механизм биосинтеза цитокининов пока не выяснен. Известно, что введенные в растения цитокинины легко теряют радикал у аминокислотной группы в шестом положении пуринового кольца и далее метаболизируют по пути аденина. Показано также быстрое превращение в растении введенных цитокининов в их рибозиды и риботиды [55]. Обнаружены конъюгаты цитокининов с глюкозой. Таким образом, как и в случае других фитогормонов, цитокинины разрушаются и инактивируются в растительных клетках. Это позволяет клеткам снижать их избыточное содержание.

АНТИЦИТОКИНИНЫ

Установить участие цитокининов в регуляции того или иного физиологического процесса легко в модельных опытах, на изолированных тканях и в органах, лишенных способности синтезировать цитокинины. Однако при переходе от таких упрощенных систем к целому растению задача выяснения роли цитокининов в регуляции различных физиологических процессов очень

усложняется наличием в растениях достаточного количества эндогенных цитокининов, которые не дают проявиться действию экзогенных цитокининов и тем самым маскируют их роль в регуляции исследуемого процесса. Очень важным средством для выяснения роли эндогенных цитокининов в растении явились бы специфические антицитокинины, которые могли бы блокировать активность цитокининов и тем самым позволили бы установить, какие процессы в растении протекают с их участием.

В этом отношении большой интерес представляют данные Скуга с сотрудниками, которые показали, что 3-метил-7-изопентилпиразоло [4,3-d] пиримидин можно рассматривать, как антиметаболит цитокинина [430]. Он является аналогом ИПА, у которого насыщена двойная связь в радикале, в восьмом положении пуринового кольца стоит N, а в девятом — C и, кроме того, в девятое положение введен дополнительный радикал — CH₃ (рис. 18).

Это соединение в очень низких концентрациях (0,1—0,7 мкМ) конкурентно подавляло активацию роста каллуса цитокинином. Однако в других, некаллусных, системах этот антицитокинин не подавлял специфически действие цитокинина. Пока трудно сказать, от чего это зависит: от различий в механизме действия цитокинина в разных системах, от различий в проницаемости антицитокинина или от степени его инактивации у разных объектов. Однако несомненно, что дальнейший поиск высокоспецифичных антицитокининов очень важен для выяснения биологической роли и механизма действия цитокининов.

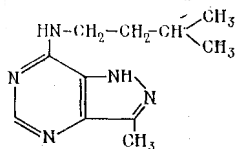


Рис. 18. Антицитокинин 3-метил-7-изопентилпиразоло (4,3-d) пиримидин.

ЦИТОКИНИНЫ У ПАРАЗИТОВ РАСТЕНИЙ

Способность цитокининов вызывать приток питательных веществ к участкам растения, на которые они нанесены, широко используется различными паразитами растений, которые синтезируют цитокинины, обогащают ими зараженные клетки растений и тем самым обеспечивают приток к месту своего развития питательных

веществ из других частей растения. Выше рассмотрен пример с выделением цитокинина патогенной для растений бактерией — *Corynebacterium fascians*.

Цитокинины выделили из галловых опухолей, были высказаны соображения об участии их в развитии галловой инфекции. Повышенным содержанием цитокининов отличаются участки развития грибной инфекции на листьях, в результате чего эти участки остаются «зелеными островками» на пожелтевших листьях, из которых они оттягивают питательные вещества. Такие же «зеленые островки» образуют на листьях личинки насекомых, которые впрыскивают в клетки листа из слюнных желез цитокинины и этим обеспечивают приток питательных веществ из окружающей части листа к месту своего развития [254, 255]. Паразитическое растение *Cuscuta reflexa* Roxb. также обладает высоким содержанием цитокининов, которое, по-видимому, помогает ей получать питательные вещества из клеток растения-хозяина. Таким образом, паразиты растений самого различного происхождения в ходе эволюции приспособились использовать цитокинины для получения питательных веществ из растения.

МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ

Окончательно механизм действия цитокининов, как и других фитогормонов, не установлен, однако в этом направлении получено много важных сведений [55].

Прежде всего доказано, что действие цитокининов на чувствительные к ним объекты сопровождается активацией синтеза белка. Это достигается несколькими различными путями. Во-первых, цитокинин усиливает приток к месту его нанесения подвижных метаболитов, в том числе аминокислот, и всех других веществ, необходимых для синтеза белка, что способствует активации этого процесса [55, 83, 374, 375]. Однако цитокинин усиливает синтез белка и в условиях, когда приток питательных веществ к месту его нанесения исключен [55].

Это происходит за счет того, что цитокинин активирует синтез РНК в клетках и тем самым увеличивает в них аппарат белкового синтеза: повышается количество рибосом — частиц, осуществляющих синтез белка, увеличивается содержание информационных РНК, на

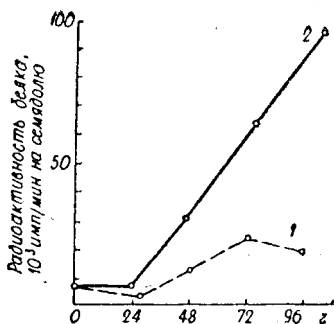


Рис. 19. Включение C^{14} -лейцина в белок у изолированных семядолей тыквы:

1 — семядоли инкубировали на свету на воде; 2 — на растворе (10 мг/л) 6-бензиламинопурина.

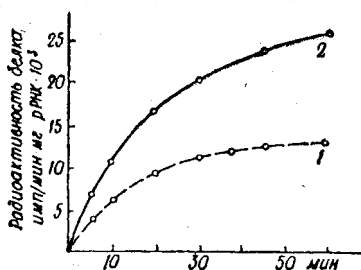


Рис. 20. Включение C^{14} -лейцина в белок в системе *in vitro* полисомами из изолированных семядолей тыквы. Семядоли изолировали из 4-дневных этиолированных проростков тыквы и инкубировали 24 ч на свету:

1 — на воде; 2 — на растворе 6-бензиламинопурина (10 мг/л).

которых, как на матрицах, происходит синтез белка, и возрастает содержание транспортных РНК, которые доставляют аминокислоты в рибосому и отыскивают их место в полипептидной цепи. Таким образом, активируя синтез РНК, цитокинины увеличивают содержание в клетках важнейших составляющих аппарата белкового синтеза, что приводит к значительной активации синтеза белка [56]. На рисунке 19 показана активация 6-бензиламинопурином включения меченой аминокислоты в белок у изолированных семядолей тыквы, у которых цитокинин стимулирует ростовой процесс [56]. Существенно при этом, что 6-бензиламинопурин не только увеличивает «размеры» аппарата белкового синтеза в клетках, но и повышает его активность [176]. Об этом говорит тот факт, что выделенные из обработанных цитокинином семядолей рибосомы значительно активнее синтезируют белок в системе *in vitro*, чем рибосомы из семядолей, которые не получали цитокинин (рис. 20). Одна из причин этого различия состоит в том, что цитокинин вызывает в клетках семядолей увеличение доли полисом, то есть непосредственно участвующих в синтезе белка рибосом, и снижение доли моносом-рибосом, не занятых в синтезе белка [176, 259]. Усиление синтеза белка под действием цитокинина приводит к тому, что увеличивается новообразование структурных

и ферментативных белков [56], в том числе белков, лимитирующих рост клеток [159]. Вследствие этого усиливается рост клеток и активируется формирование в них внутриклеточных структур [81]. Причинную связь между действием цитокинина на синтез белка и на ростовой процесс доказывают опыты с применением специфического ингибитора синтеза белка на цитоплазматических рибосомах — циклогексимида, который подавляет синтез белка и одновременно выключает стимуляцию роста цитокинином [159].

Важно упомянуть, что цитокинин влияет на содержание белка в клетках, не только активируя его синтез, но и задерживая распад [55, 444]. Оба эти механизма могут действовать одновременно, а какой из них приобретает большее значение, зависит от того, в каких условиях находится растительный организм.

Как мы упоминали, активация синтеза белка под действием цитокинина осуществляется в большой степени за счет активации им синтеза РНК. Это, в свою очередь, может происходить как за счет влияния цитокинина на матричную активность хроматина, в составе которого находится ДНК в ядрах всех эукариотических организмов, и в том числе в ядрах растений, так и за счет повышения под действием цитокинина активности РНК-полимераз — ферментов, осуществляющих синтез РНК на ДНК [55, 56, 57].

Эти два уровня действия могут обеспечить усиление под влиянием цитокинина образования в клетках всех видов РНК, синтез которых происходил и в отсутствии фитогормона. Вследствие этого активируется синтез всех типов белков, характерных для данного состояния клеток, и происходит стимуляция физиологического процесса. Однако в ряде случаев цитокинины вызывают не стимуляцию процессов, которые с меньшей интенсивностью шли в их отсутствие, а индукцию процесса, который не шел до предоставления цитокинина. В таких случаях действие цитокинина сопровождается появлением новых изозимов или новых ферментных белков, и можно ожидать активации репрессированных генов. Чтобы исследовать влияние цитокинина на активность генов, нужны системы, где фитогормон четко и специфично вызывает индукцию синтеза белка-фермента. Такой системой, в частности, оказались изолированные зародыши куколя (*Agrostemma githago* L.), у которых

цитокинины индуцируют синтез нитратредуктазы (НР) (рис. 21). Это действие цитокинина гормоноспецифично и не может быть вызвано с помощью других фитогормонов [207]. Цитокинин индуцирует синтез НР *de novo* [311]. Кроме цитокинина, синтез НР вызывает также нитрат, однако действие цитокинина на синтез этого фермента независимо от нитрата. Оно осуществляется на уровне активации синтеза РНК, причем не всех ее типов, а только ограниченного числа, включая те, которые необходимы для роста НР активности [58].

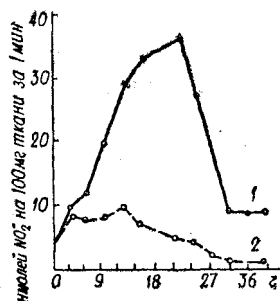


Рис. 21. Индукция активности нитратредуктазы под действием БАП (1 мг/л) в изолированных зародышах куколы (*Agrostemma githago*): 1 — БАП; 2 — контрольная среда.

Дальнейшее исследование этой системы должно помочь выяснить, как фитогормоны изменяют генную активность в растительных клетках.

Большой интерес представляет поиск белков-акцепторов для цитокининов в растительных клетках. В этом направлении в последнее время проводится интенсивная работа. При этом в различных растительных объектах обнаружены белки, обладающие способностью активно связывать цитокинины [309, 440]. Такие белки обнаружены в цитоплазме, рибосомах, хлоропластах и ядрах растительных клеток. Однако пока не доказано, что они являются специфическими акцепторами для цитокининов, участвующими в осуществлении их гормонального действия [57, 309]. Пока такие специфические акцепторы не выделены ни для одного из фитогормонов, однако можно ожидать, что усиленный поиск, который проводится в этом направлении, скоро увенчается успехом.

Цитокинины могут влиять на проницаемость мембран для различных ионов в семядолях подсолнечника и в дисках из листьев. Есть также сведения, что K^+ и Na^+ , в свою очередь, влияют на реакцию растительных объектов на цитокинин [56]. Все это делает перспективным дальнейшее исследование влияния цитокининов на функциональное состояние мембран в клетках рас-

тений. Возникает также вопрос о необходимости исследовать соподчинение мембранного и генного уровней в ответной реакции клетки на фитогормоны.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ С ДРУГИМИ ФИТОГОРМОНАМИ

Жизнь растений регулируется многокомпонентной гормональной системой, в которой цитокинины представляют собой лишь один из действующих факторов [43, 55, 160, 432]. В связи с этим их регуляторная функция осуществляется в неразрывной связи с другими фитогормонами.

Яркий пример этого дают рассмотренные выше сведения об участии цитокинина и ауксина в регуляции роста клеток, клеточных делений, а также дифференциации корней и побегов у изолированной сердцевинной ткани стебля табака и ее каллюса. Для каждого из этих процессов были установлены свои пределы концентраций обоих фитогормонов и их количественные соотношения в среде, при которых возможен данный процесс [14, 432]. Эти опыты имеют принципиальное значение для общего понимания регуляции физиологических процессов у растений. Они убедительно показывают, что набор действующих гормонов в регуляции различных физиологических процессов может быть одинаковым. Программа жизнедеятельности клетки в таком случае регулируется не столько сменой действующих факторов, сколько изменением их количественного соотношения. В связи с этим, изменяя концентрацию фитогормонов в питательной среде, можно направлять морфогенетические процессы.

Выявить совместное участие цитокинина и ауксина в регуляции клеточных делений и органообразовательных процессов у каллюса сердцевинной ткани стебля табака Скугу удалось потому, что эта ткань дефектна в отношении синтеза обоих гормонов [432]. Когда спонтанно появляются штаммы этого каллюса, способные к синтезу одного из двух или обоих фитогормонов, взаимосвязь ауксина и цитокинина в регуляции ростовых и органообразовательных процессов у таких штаммов маскируется, как, по-видимому, она маскируется у большого числа других объектов, способных к синтезу ауксинов и цитокининов. Тем не менее известно большое количество других примеров, помимо каллюса сердце-

винной ткани стебля табака, когда ауксин и цитокинин совместно участвуют в регуляции одного и того же физиологического процесса, дополняя друг друга. Так, цитокинин и ауксин участвуют в формировании проводящих тканей в стебле [444] и корне, в пробуждении почек, активации стеблевого камбия и развитии элементов ксилемы у сеянцев яблони [393] и во многих других процессах [55].

Во всех случаях цитокинины и ауксин как бы дополняют друг друга, проявляя синергизм — взаимное усиление действия. Однако известны случаи, когда цитокинин и ауксин выступают антагонистами. Примером этого может быть рассмотренное выше явление апикального доминирования, в котором ИУК участвует в подавлении роста боковых почек верхушечной почкой, а цитокинин снимает этот эффект.

Известны случаи взаимодействия между цитокинином и ГК в регуляции определенных физиологических процессов у растений. Так, обнаружен синергизм в действии цитокинина и ГК на прорастание в темноте семян латука. В других случаях цитокинин и ГК как бы заменяют друг друга. Например, это обнаруживается при задержке пожелтения листьев. Это позволяет предполагать, что либо есть процессы, которые могут равно регулироваться как гиббереллином, так и цитокинином, либо регуляция осуществляется лишь одним из них, а другой вызывает синтез в растительном объекте этого действующего гормона [55].

В литературе накопилось много данных об участии трех фитогормонов в регуляции одного физиологического процесса. Например, максимальный рост клеток срезов топиамбура достигается при их преинкубации на растворе ГК и последующей инкубации на растворе ауксина и цитокинина. Как упоминалось выше, ауксин, ГК и кинетин проявляли синергизм в регуляции передвижения R^{32} по растению фасоли [421], четкий синергизм в действии трех гормонов проявлялся в задержке пожелтения на растении листьев ячменя и в стимуляции роста изолированных семядолей тыквы [55]. Число таких примеров можно значительно увеличить.

Характерным для функционирования системы гормональной регуляции у растений является антагонизм в действии цитокинина и абсцизовой кислоты. Он проявляется в их влиянии на ростовые процессы и на дви-

жение устьиц, на вхождение почек в состояние покоя и выход из него, на процесс старения листьев и др. [43, 364]. Этот антагонизм обнаруживается на уровне действия цитокинина и абсцизовой кислоты на синтез нуклеиновых кислот [386] и белка [176]. Он прослеживается также на уровне их влияния на процессы внутриклеточной дифференциации, в частности на формирование хлоропластов. Как видно из рисунка 22, БАП значительно активирует развитие внутренней мембранной системы хлоропластов, которая определяет их активность в процессе фотосинтеза, а АБК подавляет это развитие. Вместе с тем при одновременном присутствии в среде АБК и БАП хлоропласты сходны по характеру мембранного аппарата с хлоропластами контрольных семян на воде, которые не получали ни АБК, ни цитокинина. Варьируя концентрации АБК и БАП, можно подобрать такое их соотношение, когда они взаимно устраняют действие друг друга на самые различные стороны жизнедеятельности растительных клеток. Как известно, АБК подавляет действие на растение не толь-

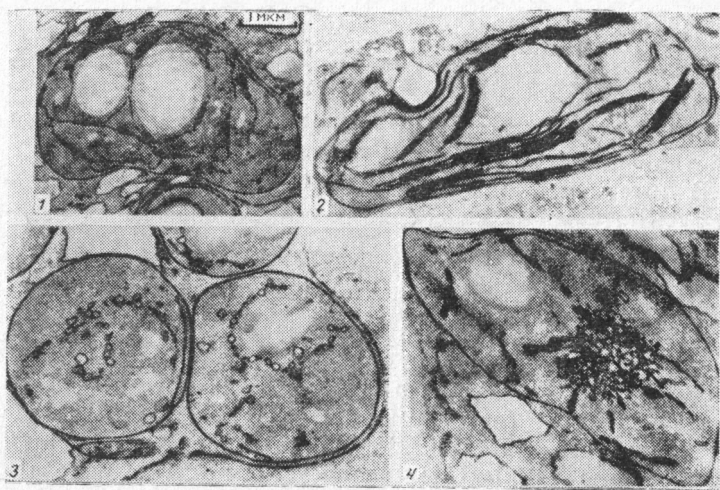


Рис. 22. Влияние БАП и АБК на формирование хлоропластов в семядолях тыквы, изолированных из 4-дневных этиолированных проростков:

1 — вода; 2 — раствор БАП (10 мг/л); 3 — раствор АБК (100 мг/л); 4 — раствор БАП + АБК.

ко цитокинина, но и ауксина и ГК. Однако, по-видимому, действие АБК и цитокинина связано друг с другом теснее, чем действие АБК и других гормонов. Известно, например, что подавление с помощью АБК индукции гиббереллином α -амилазы в алейроновом слое семян ячменя не может быть снято с помощью ГК, но устраняется с помощью цитокинина, который сам по себе не влияет на синтез α -амилазы [314].

Рассмотренные примеры убедительно подтверждают представление о том, что цитокинины осуществляют свое регуляторное действие в неразрывной связи с другими фитогормонами, и это необходимо учитывать как при изучении их физиологической роли, так и при поиске путей их практического использования.



1. *Journal of Management Studies*, 1997, 34, 1, 1-14.

Предположение о существовании эндогенных ингибиторов было впервые выдвинуто в 1949 г. Т. Хэмбергом, который из покоящихся почек явора выделил вещества, тормозившие рост отрезков колеоптилей овса. Последующие годы характеризовались широким использованием хроматографических методов анализа природных соединений, в том числе и эндогенных ауксинов, местоположение которых выявляли с помощью биотестов. И всегда в определенных зонах хроматограмм исследователи отмечали присутствие веществ, ингибирующих биотесты. Тогда же началось энергичное изучение свойств этих соединений, всю группу которых одно время называли β -ингибитором [43, 364].

Уже в 1965 г. в основном завершилась идентификация ингибитора, которая велась в США под руководством К. Окама, а в Англии — Д. Корнфорта. Обе группы

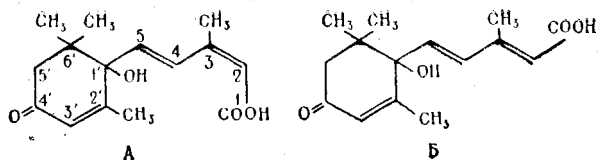


Рис. 23. Цис-транс-абсцизовая (А) и транс, транс-абсцизовая (Б) кислоты.

исследователей пришли к выводу, что изучавшиеся ими соединения представляют собой 3-метил-5-(1'-окси-4-оксо-2', 6', 6'-триметил-2'-циклогексен-1'-ил)-цис, транс-2,4-пентадиеновую кислоту (рис. 23). Таким образом, оказалось, что два разных названия относятся к одному и тому же веществу, которое в 1967 г. решено было именовать абсцизовой кислотой (АВА — английская аббревиатура, АБК — русская) [43, 364].

В настоящей главе основное место будет отведено АБК, которая обладает исключительно высокой физиологической активностью и легко перемещается в растениях. Руководствуясь этими признаками, АБК можно было бы относить к числу фитогормонов, если бы не те особенности спектра физиологической активности, которые заставляют некоторых исследователей называть ее ингибитором.

Вместе с тем здесь будет уделено внимание и фенольным ингибиторам, которые обычно не транспортируются в растениях и обладают гораздо более низкой, чем АБК, физиологической активностью.

АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА

Свойства, методы анализа. АБК представляет собой оптически активный сесквитерпеноид. Многие исследователи считают, что растениям свойствен лишь (+)-энантиомер (цис, транс-форма), а обнаружение (—)-энантиомера (транс, транс-форма), случающееся при анализе растительных материалов, относят обычно за счет частичной изомеризации АБК под действием света. Справедливость этого утверждения подкрепляется и тем фактом, что (+)-АБК обладает гораздо более высокой физиологической активностью по сравнению со своим оптическим антиподом [364, 365]. Между тем

имеются сообщения о присутствии в растениях (иногда значительных количеств) *транс*, *транс*-АБК, которая может быть либо одним из предшественников при биосинтезе *цис*, *транс*-АБК, либо одним из продуктов ее деградации [215].

Химически чистая (+)-АБК — кристаллическое вещество с температурой плавления $+160—161^{\circ}\text{C}$. Растворы АБК в воде (при рН ниже 7,0) имеют УФ-спектр с λ_{max} при 262 нм (коэффициент молярной экстинкции 21 400) и плечом при 240 нм. В водных растворах при рН выше 7,0 отмечается λ_{max} при 245 нм и более высокий (примерно на 20%) коэффициент молярной экстинкции.

Спектр дисперсии оптического вращения, также меняющийся в зависимости от рН раствора, обычно измеряется в этаноле с 0,005 н. H_2SO_4 ; для него характерны $[\alpha]_D$ (589 нм) $+430^{\circ}$, $[\alpha]_D$ (269 и 225 нм) 0° , $[\alpha]_D$ (289 нм) $+24\,000^{\circ}$ и $[\alpha]_D$ (246 нм) $-69\,000^{\circ}$. Специфичен спектр кругового дихроизма АБК в метаноле (с 0,005 н. H_2SO_4): $\Delta\epsilon$ 262 нм $=+39,5$, $\Delta\epsilon$ 230 нм $=-34$, $\Delta\epsilon$ 318 нм $=-2,5$ [364, 365].

Содержание АБК в растительных клетках относительно невысоко (обычно в пределах $10^{-9}—10^{-6}$ мг/г сырой массы, но, несмотря на это, ее количественное определение не встречает серьезных затруднений. Для экстракции ингибитора используют органические растворители (хлороформ, этилацетат и т. п.), после чего проводят так называемую бикарбонатную или эквивалентную ей по назначению очистку, в процессе которой экстракт освобождается от нейтральных, основных веществ и слабых кислот, например фенолов. Дальнейшее концентрирование АБК достигается хроматографией на бумаге, силикагеле, сефадексе или поливинилпирролидоне. Выделение вещества существенно упрощается и ускоряется, если для этого используется жидкостная хроматография высокого давления [50, 103, 232, 241, 407, 438]. Нужно отметить, что использование метанола и, вероятно, других спиртов для экстракции АБК из растительных тканей нежелательно. Дело в том, что некоторые конъюгаты АБК, в частности глюкозный эфир, подвергаются при этом метанолизу, в результате чего образуется метиловый эфир АБК. Тем самым создается искаженное представление о содержании тех или иных форм АБК в анализируемом материале [366].

Концентрация АБК в полученном образце может быть определена рядом физико-химических методов. Поскольку вещество обладает характерным спектром дисперсии оптического вращения, количественный анализ с достаточно высокой чувствительностью можно провести на спектрополяриметре. Если определение ведется с помощью жидкостного хроматографа высокого давления, вполне удовлетворительные результаты дает применение УФ-детектора, который не обладает, однако, необходимой селективностью [232].

В настоящее время чаще других используется газохроматографический метод анализа АБК, которую необходимо предварительно трансформировать в метиловый или триметилсилильный эфиры. При правильном подборе хроматографических материалов метод обеспечивает довольно высокую селективность, чему способствует применение электронзахватного или масс-фрагментографического детекторов: оба эти детектора при определении АБК проявляют очень высокую чувствительность (до 0,5 нг в пробе). Менее эффективным в данном случае оказывается пламенно-ионизационный детектор [407].

Если исследователю нужно иметь точные сведения о содержании АБК в образце, ему необходимо установить размеры потерь вещества, которые неизбежно имеют место на всех этапах аналитической процедуры. Такие данные получают путем добавления к исходному образцу известных количеств синтетической, а еще лучше меченой АБК, которые определяют после завершения всех операций. Установление процента потерь маркеров позволяет рассчитать истинное содержание ингибитора в анализируемой пробе [215].

Для анализа АБК может иметь значение то обстоятельство, что при нагревании ее на силикагеле с серной кислотой образуется флюоресцирующее соединение, концентрацию которого измеряют на спектрофлуориметре. Если это соединение обработать смесью муравьиной и соляной кислот, происходит его деградация с образованием фиолетово-красного продукта, интенсивность окраски которого можно измерить на колориметре [50].

Считается желательным предохранение образца от действия света, который способствует частичной изомеризации (+)-АБК и образованию *транс*, *транс*-формы, что может исказить результаты [215].

Несмотря на высокую объективность, чувствительность и специфичность многих физико-химических методов, нельзя исключить возможность использования в ряде случаев биологических способов определения АБК. Хорошо известна способность АБК ингибировать индуцированное ИУК растяжение отрезков колеоптилей овса или пшеницы, что может быть полезным даже при количественном анализе. Такой способ, однако, трудоемок и мало специфичен.

Вместе с тем описаны биологические методы, лишенные указанных недостатков. К их числу следует прежде всего отнести метод, основанный на способности АБК вызывать закрытие устьиц. При инкубации кусочков эпидермиса *Commelina communis* L. в растворах АБК степень открытия устьиц уменьшается в прямой зависимости от концентрации ингибитора. Этот эффект специфичен, что обеспечивает высокую селективность метода, который может быть применен для определения

концентраций АБК в пределах 10^{-8} — 10^{-4} М.

Аналитическое значение может иметь способность АБК подавлять активность α -амилазы, тормозить рост *Spirodella*, изменять величину заряда поверхности корня и т. д. Некоторые биологические методы имеют безусловные достоинства, но, видимо, не следует противопоставлять их физико-химическим методам, так как полезными могут быть те или другие, в зависимости от целей исследования и технических возможностей исследования [50, 364, 365].

Биосинтез, превращения, особенности по-

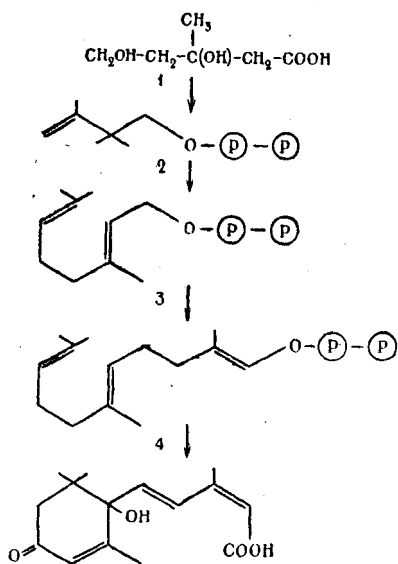


Рис. 24. Схема биосинтеза абсцисовой кислоты:

1 — мевалоновая кислота; 2 — изопентенилпирофосфат; 3 — геранилпирофосфат; 4 — фарнезилпирофосфат; 5 — абсцисовая кислота.

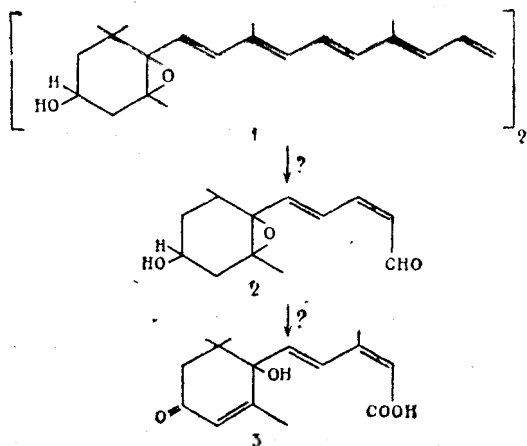


Рис. 25. Гипотетический путь образования абсцизовой кислоты из виолуксантина:

1 — виолуксантин; 2 — ксантоксин; 3 — абсцизовая кислота.

ведения. Мевалоновая кислота, служащая источником всех C_5 -изопrenoидных структур, является предшественником также и АБК, одна молекула которой образуется из трех молекул мевалоната. Введение меченой мевалоновой кислоты в ткани любого органа растения приводит к появлению радиоактивной АБК. Биосинтез АБК идет через изопентенилпирофосфат и фарнезилпирофосфат (рис. 24). Вероятно также образование АБК в результате деградации каротиноидов, в частности виолуксантина (рис. 25). В этом случае промежуточным продуктом мог бы быть ксантоксин. Однако существование такого пути биосинтеза АБК требует дополнительного экспериментального подтверждения [215, 364, 365].

Имеющиеся в настоящее время данные позволяют считать, что АБК может синтезироваться во всех органах растения. По крайней мере образование АБК наблюдали в листьях, корнях, апексах, цветках, плодах и т. д. [364, 400, 448, 488]. При возникновении физиологической необходимости процессы биосинтеза ингибитора быстро и значительно интенсифицируются, что позволяет в короткий срок резко повысить его содержание в той или иной ткани [181, 476].

АБК передвигается довольно быстро (до 20—35 мм/ч при 25°C) в акропетальном или базипетальном направ-

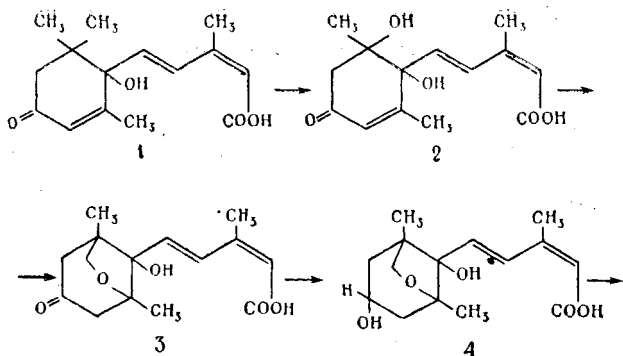


Рис. 26. Путь метаболизма абсцизовой кислоты в растениях:

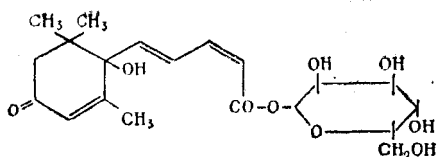
1 — + (–) абсцизовая кислота; 2 — 6-оксиабсцизовая кислота;
3 — фазеевая кислота; 4 — дигидрофазеевая кислота.

лении. Ее обнаруживали и в пасоке, и в экссудатах тлей, что свидетельствует о возможности транспорта АБК по сосудам как ксилемы, так и флоэмы. Перемещение ингибитора требует затрат метаболической энергии, поэтому оно замедляется под влиянием 2,4-динитрофенола, анаэробии или пониженной температуры. Опыты с использованием меченого препарата позволили заключить, что ингибитор передвигается главным образом в направлении очагов высокой меристематической активности и замыкающих клеток устьиц [263, 281, 298].

Не удивительно, что при столь эффективно функционирующих механизмах биосинтеза и транспорта АБК растения располагают разнообразными возможностями ее инактивации, абсолютно необходимыми для корректировки уровня содержания регуляторов роста.

Инактивация АБК начинается с ее гидроксирования, протекающего на мембранах эндоплазматического ретикулума и нуждающегося в O_2 и НАДФН. Первый гидроксированный метаболит ингибитора — 6-оксиметил-АБК продолжает окисляться с образованием сначала фазеевой, а затем дигидрофазеевой кислот (рис. 26). Имеются сообщения о существовании и еще более окисленных метаболитов АБК — гидроксированных производных фазеевой и дигидрофазеевой кислот. Завершающие этапы деградации ингибитора пока не выяснены [363, 364, 365, 215, 269, 357].

Рис. 27. (+)
-абсцизил-
-β-D-глюко-
пиранозид.



В растительных тканях находят значительное количество глюкозного эфира АБК — (+)-абсцизил-β-D-глюкопиранозида (рис. 27). Физиологическое значение этого крайне лабильного метаболита должно рассматриваться с учетом того обстоятельства, что он способен легко гидролизоваться и высвобождать ингибитор. Возможно, образование глюкозного эфира служит целям временной иммобилизации АБК, создания ее очень доступного резерва. В соответствии же с другими предположениями образование глюкозного эфира АБК является одним из путей инактивации ингибитора [363, 364, 365, 215, 248, 391].

Процессы метаболизма АБК протекают с наивысшей интенсивностью, очевидно, в апексах, которые служат как бы мишенью транспорта ингибитора. И несмотря на то, что метаболиты АБК можно обнаружить во всех тканях, а также во флоэмном экссудате растений, исследователи не без оснований считают, что в верхушках побегов их концентрация особенно высока [281, 407].

Отмеченные особенности локализации процессов синтеза, инактивации, а также транспорта АБК характерны для нормально функционирующих взрослых зеленых растений. Картина изменится, если речь пойдет о поведении ингибитора в формирующихся или созревающих плодах, в опадающих листьях или в растениях, подвергавшихся повреждающим воздействиям. Этим вопросам будет уделено некоторое внимание при обсуждении физиологических функций АБК.

Физиологические функции. АБК — один из наиболее активных эндогенных ингибиторов ростовых процессов, поэтому представляется вполне естественным, что ей отводят важную роль в обеспечении состояния покоя, в регуляции процессов старения и опадения органов, в формировании реакций на повреждающие воздействия, в осуществлении коррелятивного ингибирования [181, 248, 249, 364].

Теперь уже хорошо известно, что наступление состояния покоя клубней, почек или семян сопровождается заметным увеличением содержания АБК, тогда как его прекращение происходит на фоне довольно быстрого уменьшения количества ингибитора. С приближением осенних холодов концентрация АБК в зимующих почках многолетних растений становится особенно высокой. Интересно, что именно к этому времени образуется большое количество (+)-абсцизил- β -D-глюкопиранозида, что служит, в частности, подтверждением правильности предположения о резервном значении этого метаболита. В течение зимы содержание ингибитора неуклонно понижается вплоть до предвесеннего пробуждения почек. Как установлено рядом исследователей, это свойственно, например, черной смородине, буку, березе [239, 249, 364].

Наблюдали, что по мере созревания семян ясеня американского содержание АБК в них возрастает до 11 нг (в среднем на каждое семя), а после стратификации, перед прорастанием, оно падает до 3,3 нг. Такие же изменения отмечали и в семенах пшеницы, при созревании которых содержание АБК за короткое время повышалось в 40 раз: до 4—6 нг на семя, причем по окончании покоя оно снова резко уменьшалось. Эта закономерность настолько характерна, что представление об АБК как о гормональном факторе покоя стало вполне привычным [301, 460].

Казалось бы, не вызывает сомнений участие АБК в процессе опадения листьев. Об этом напоминает название самого ингибитора, источником которого в первое время как раз и служили опадающие листья. Между тем АБК, способная тормозить или прекращать деление клеток, вряд ли имеет отношение к формированию отделительного слоя. Скорее повышение содержания АБК связано со старением тканей листа, предшествующим его отделению от растения [364, 398].

Действительно, старение растительных тканей, как и созревание плодов, протекает при существенном повышении концентрации АБК. Связь между этими явлениями вполне очевидна. Установлено, например, что окраска плодов томата достигает наивысшей интенсивности в одно время с повышением содержания ингибитора до максимального уровня. Примерно такая же ситуация складывается при созревании плодов земляни-

ки, груши, сливы, винограда, хлопчатника и других культур [271, 364, 365].

Является ли в этом случае АБК фактором созревания, старения тканей плодов или увеличение ее концентрации направлено на завершение созревания семян и связанное с этим наступление покоя, пока ответить трудно. Сейчас можно лишь говорить о существовании связи между интенсивностью накопления АБК и старением тканей (созреванием плодов), предшествующим их отделению от растения.

Здесь уместно сказать об одновременной резкой интенсификации процессов биосинтеза этилена в связи со старением тканей, их реакцией на стрессовые воздействия или созреванием плодов. Как установлено многими экспериментами, в подобных случаях образование этилена активизируется примерно в такой же мере, как и накопление АБК (табл. 2). При этом иногда создается впечатление, что повышение содержания АБК индуцируется именно этиленом. Другие же данные не позволяют констатировать такую связь между указанными регуляторами роста, однако несомненно их совместное участие или даже взаимодействие в процессах старения и созревания. Поэтому, говоря о физиологической роли АБК, мы не должны упускать из виду одновременного действия этилена [437, 475].

2. Содержание АБК и интенсивность выделения этилена в гипокотылях сои, обработанных 2,4-Д и пиклорамом $5 \cdot 10^{-4}$ М [171]

| Часть гипокотыля | Время после обработки, ч | 2,4-Д | | Пиклорам | |
|------------------|--------------------------|-------------------------------------------|----------------------------------------|-------------------------------------------|----------------------------------------|
| | | выделение этилена, нг/г сырой массы в 1 ч | содержание АБК, нг/г сырой массы в 1 ч | выделение этилена, нг/г сырой массы в 1 ч | содержание АБК, нг/г сырой массы в 1 ч |
| Апикальная | 0 | 26,2 | 7,0 | 26,2 | 7,0 |
| | 6 | 99,2 | 8,0 | 293,0 | 27,0 |
| | 24 | 113,0 | 10,2 | 1330,0 | 17,5 |
| Базальная | 0 | 19,4 | 2,0 | 19,4 | 2,0 |
| | 6 | 342,0 | 42,3 | 1300,0 | 42,0 |
| | 24 | 195,0 | 21,7 | 786,0 | 63,3 |

Нельзя не обратить внимания на возможность утилитарного значения взаимодействия этих двух регуля-

торов роста. Так, при использовании этрела в качестве дефолианта хлопчатника наблюдается быстрое повышение содержания АБК, которая может ускорить старение и опадение листьев. В случае применения этрела для прореживания завязей в последних повышается концентрация АБК, что является причиной опадения части формирующихся плодов [364].

По мнению некоторых физиологов, АБК способна выполнять функцию корреляционного ингибитора, ответственного за торможение роста определенных органов растения, которое необходимо для нормального функционирования других органов. Во всяком случае, имеются данные об участии АБК в осуществлении апикального доминирования, представляющего собой одну из форм коррелятивного ингибирования [172, 281, 282, 470].

О значении АБК как корреляционного ингибитора свидетельствуют, например, результаты опыта, в котором растения дурнишника освещали светом либо с красным — дальним красным участком спектра, либо без него. В первом случае ярко проявлялось апикальное доминирование, и латеральные почки, содержащие большое количество АБК, пребывали в состоянии покоя. Во втором варианте происходило пробуждение латеральных почек, начинался их рост при значительно более низком (в 50—250 раз) содержании АБК [364]. Недавно получены примерно такие же данные для томатов [449, 450]. Конечно, подобные опыты не дают уверенности в существовании причинной связи между явлениями, тем более что в последние годы картина усложнилась под влиянием сообщений о стимуляции роста латеральных побегов декапитированных растений при помощи экзогенной АБК [456]. И все же эти данные не обесценивают аргументы, поддерживающие ту точку зрения, что АБК способна выполнять функции корреляционного ингибитора.

Вероятно, и при коррелятивном ингибировании, и при гормональной регуляции состояния покоя имеют значение одни и те же проявления физиологической активности АБК. Например, крайне важно, что АБК обуславливает вполне обратимое торможение процессов роста: как только содержание ингибитора понижается, покоившиеся до того почки пробуждаются, причем отрастающие побеги не имеют признаков повреждения.

Может быть, такой эффект достигается своего рода блокированием транскрипции ДНК, которое реализуется до тех пор, пока в клетке имеется достаточное количество ингибитора [388]. Во всяком случае, по данным некоторых исследователей, АБК действительно способна образовывать комплекс с ДНК, что ведет к торможению активности РНК-полимеразы [190]. При определенных условиях этот комплекс перестает существовать и транскрипция ДНК возобновляется.

Хорошо известно участие АБК в регуляции устьичных движений. Изучение проблемы началось с того наблюдения, что содержание АБК быстро и резко возрастает при подвядании листьев (рис. 28). В случае потери тканями побега только 10% имевшейся в нем воды концентрация АБК повысилась почти в 40 раз [364].

Поражает быстрота, с которой происходит вызванное обезвоживанием накопление АБК. Например, уже через 7 мин после отделения листьев фасоли количество АБК составило 9 нг/г, а через 25 мин — 33 нг/г при исходной величине 6 нг/г. При подсыхании листьев некоторых растений концентрация АБК может повыситься даже до 400—500 нг/г (табл. 3). Эксперименты с введением в листья меченой мевалоновой кислоты позволили установить, что столь быстрое накопление АБК происходит главным образом за счет интенсификации

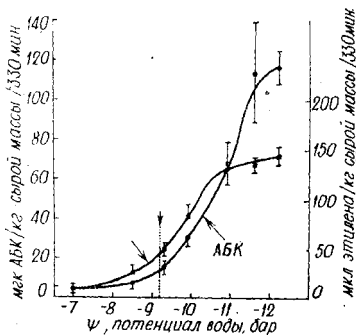


Рис. 28. Зависимость между водным потенциалом в листе пшеницы, интенсивностью выделения этилена и биосинтеза АБК.

3. Содержание АБК в увядающих проростках гороха [248]

| Содержание воды в проростках, % сырой массы | Состояние проростков | Содержание АБК | |
|---------------------------------------------|----------------------|-------------------|-----------------------|
| | | мкг/1000 растений | мкг/100 г сухой массы |
| 90,0 | Тургесцентные | 25,4 | 27,5 |
| 87,7 | Увядающие | 163,0 | 218,0 |
| 76,4 | Вялые | 375,0 | 552,0 |

ее синтеза. Вместе с тем не исключено, видимо, также высвобождение некоторого количества АБК в результате гидролиза конъюгатов [364].

Возникло предположение, что быстрое и значительное увеличение концентрации АБК представляет собой стрессовую ответную реакцию растительного организма на повреждающие воздействия [288]. Однако многие другие, кроме обезвоживания, неблагоприятные обстоятельства вызвали значительно более слабые изменения содержания АБК [476]. На этом основании был сделан вывод, что резкий подъем концентрации ингибитора представляет собой реакцию, специфически обусловленную недостатком влаги. Оказалось, что увеличение количества АБК ответственно за закрывание устьиц и предотвращение благодаря этому дальнейших потерь воды. Обработка листьев пшеницы и ячменя раствором синтетической АБК приводила к закрыванию устьиц и существенному уменьшению потерь воды [461].

Значение АБК как регулятора устьичных движений прекрасно продемонстрировано также опытами с использованием радиационного мутанта томатов сорта Рейландс Рам, который очень склонен к увяданию из-за того, что устьица его перманентно открыты. Было установлено, что содержание АБК в листьях мутанта на порядок ниже уровня, характерного для обычных растений этого сорта. Обогащение растений экзогенной АБК способствовало закрыванию устьиц и приобретению листьями тургесцентного состояния [360]. Интересно, что при увядании некоторых водных растений, не имеющих устьиц, содержание АБК если и увеличивалось, то незначительно [250].

В соответствии с распространенными взглядами влияние АБК на устьичные движения осуществляется благодаря ее способности ингибировать α -амилазу замыкающих клеток, что могло бы служить причиной задержки гидролиза крахмала и обусловленного этим недостатка низкомолекулярных углеводов. Экспериментальные данные подтверждают, что при обработке листьев АБК осмотическое давление в замыкающих клетках устьиц снижается, содержание крахмала возрастает, а ионов калия быстро и резко падает. Указанные изменения, естественно, приводят к закрыванию устьиц. Таким образом, АБК играет важную роль в регуляции водного режима растений [316, 364].

Недавно выяснено, что АБК ответственна за подавление роста корней под влиянием света и за их геотропическую реакцию. Ингибитор обнаружен в корневом чехлике, который проявляет повышенную чувствительность и к свету, и к действию гравитации. АБК перемещается из корневого чехлика в базипетальном направлении, что дает ей возможность накапливаться в активно растущей части корня и влиять на протекающие здесь процессы [395].

Физиологические функции АБК пока не до конца выяснены. Тем не менее не вызывает сомнения, что это вещество играет чрезвычайно важную роль в гормональной регуляции физиологических процессов. Именно АБК является основным фактором замедления определенных реакций обмена веществ в связи с той или иной физиологической необходимостью. Такие ситуации возникают, например, при стрессе, старении тканей и органов, в состоянии покоя, при коррелятивном ингибировании и т. п. Выполнение этих важных функций оказывается возможным благодаря способности АБК очень энергично накапливаться и подвергаться деградации, а также способности обуславливать вполне обратимое торможение процессов, которые могут протекать нормально после падения концентрации ингибитора.

СОЕДИНЕНИЯ, СТРУКТУРНО ИЛИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ БЛИЗКИЕ АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЕ

Синтезировано множество аналогов АБК в надежде обнаружить другие, может быть, еще более активные или более доступные соединения. Изучение большого числа таких веществ позволило получить представление о зависимости их физиологической активности от строения. Доказано большое значение эпокси группы, а также *цис*, *транс* — 2,4-пентадиенового остатка. Этерификация АБК, приводящая к блокированию карбоксильной группы, не снижала активность ингибитора. Вместе с тем показано, что аналоги, имеющие *транс*, *транс*-конфигурацию, всегда менее активны, чем *цис*, *транс*-изомеры [364].

Среди синтетических аналогов АБК пока не удалось выявить вещества, превосходящие по активности эндогенный ингибитор [66, 381]. Лишь 3-метил-5-*n*-хлорфенил-*транс*, *транс*-2,4-пентадиеновая кислота приближа-

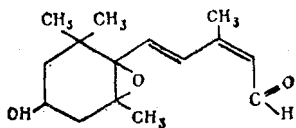


Рис. 29. Ксантоксин.

транс-5 (1', 2'-эпокси-4'-окси-2', 6', 6'-триметил-1'-циклогексил)-3-метилпентадиеналь. Он был обнаружен в 1967 г., когда Г. Тэйлор и Т. Смит пытались выяснить возможность образования АБК в результате деградации виолоксантина. Действительно, под действием УФ-света в растворе каротиноида появлялся ингибитор, не имевший кислотных свойств. Проведенные исследования позволили в 1970—1972 гг. установить его строение (рис. 29) [215].

Химически чистый ксантоксин представляет собой бесцветную вязкую жидкость. УФ-спектр вещества характеризуется максимумом при 281,5 нм. Под действием трехокси хрома в пиридине ксантоксин трансформируется в соединение, способное образовывать абсцизовый альдегид. Это обстоятельство в сочетании с результатами анализа продуктов фотолиза виолоксантина послужило основанием для предположения, что ксантоксин является предшественником АБК при образовании ее в результате деградации каротиноидов. Правда, не совсем ясно, протекают ли указанные процессы *in vivo*, хотя накопление ксантоксина при окислении виолоксантина липоксигеназой доказано экспериментом.

Для обнаружения ксантоксина можно использовать его специфическую способность реагировать в тонком слое сорбента с 2,4-динитрофенилгидразином, что при нагревании приводит к образованию продукта интенсивного оранжевого цвета. Таким методом можно обнаружить до 0,1 мкг ксантоксина. Для определения ксантоксина в растительных тканях ингибитор извлекают органическим растворителем, очищают от примесей, в частности на тонком слое силикагеля, а затем в виде ацетильного производного анализируют с помощью газожидкостной хроматографии.

Принимая во внимание характер и уровень физиологической активности ксантоксина на тест-объектах, можно предполагать, что в растениях *in vivo* он выполняет примерно те же функции, что и АБК. Однако име-

лась к АБК по способности ингибировать рост нескольких тест-объектов [203]. Вместе с тем имеется вещество, близкое АБК как по строению, так и по физиологической активности. Это ксантоксин-2-*цис*-4-

ется очень мало экспериментальных данных, поддерживающих или отвергающих это предположение, и, вероятно, в данной области всю работу еще предстоит проделать [215].

В некоторых растениях присутствуют соединения, не имеющие структурного сходства с АБК, но, очевидно, функционально ей близкие. Подобно АБК, эти вещества были выделены из комплекса «β-ингибитора», за физиологическую активность которого главным образом они и были ответственны. Как и АБК в цветковых растениях, эти вещества быстро накапливаются в тканях низших растений при разнообразных повреждающих воздействиях.

К этой группе ингибиторов нужно отнести прежде всего выделенную впервые из *Lunularia cruciata* 3,4'-диоксидибензил-2-карбоновую кислоту, называемую обычно лунуларовой, а также 3,4'-диоксибензил-лунуларин [273]. По признаку функционального сходства здесь же нужно назвать выделенную вначале из *Nyd-gangea macrophylla* гидранговую кислоту, гидрангенол и 3,4'-диоксистильбен, а также характерные для *Diosco-reo batatas* бататасины (рис. 30) [249, 273, 283].

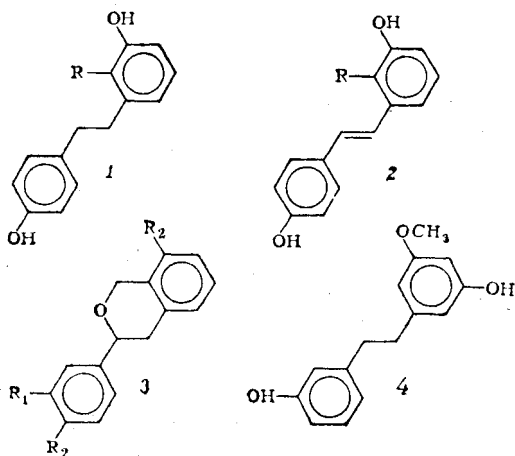


Рис. 30. Некоторые эндогенные ингибиторы:

1 — лунуларовая кислота ($R-\text{COOH}$) и лунуларин ($R-\text{H}$);
2 — гидранговая кислота ($R-\text{COOH}$) и 3,4'-диоксистильбен ($R-\text{H}$); 3 — филлодудьцин ($R_1-\text{OH}$, $R_2-\text{OCH}_3$) и гидрангенол ($R_1-\text{H}$, $R_2-\text{OH}$); 4 — бататасин III.

Вероятно, целесообразно еще раз обратить внимание на то, что связь перечисленных соединений с АБК условна, и их с равным успехом можно было бы рассматривать вместе с фенолами. Эти вещества и синтезируются при помощи механизмов, функционирование которых обычно связывают с осуществлением биосинтеза фенольных соединений. Показано, например, что лунуларовая и гидранговая кислоты образуются из фенилаланина с участием фенилаланинаммиаклиазы и пара-гидроксилазы коричной кислоты, то есть путем, характерным для биосинтеза фенольных соединений [273].

ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ

Фенольные соединения присутствуют во всех растениях, во всех их тканях, за исключением семян покоящихся семян. Это очень многочисленная группа природных веществ: сейчас их насчитывается более 2000, причем исследователи ежегодно выявляют и идентифицируют все новые соединения. Разнообразие структур определяет многообразие функций фенолов в растениях — от участия в транспорте электронов при дыхании и фотосинтезе до биосинтеза лигнина, являющегося важным компонентом вторичных клеточных стенок. Некоторые фенолы могут оказывать влияние на процессы роста и развития, что и роднит их с другими эндогенными физиологически активными веществами [35, 442].

Тем не менее поведению, да и проявлениям активности фенольных соединений присущи такие особенности, которые заставляют отвести им особое место в регуляторном комплексе растений. Прежде всего эти вещества в отличие от подлинных фитогормонов, видимо, обычно не передвигаются по сосудам растения (во всяком случае, по флоэме). Кроме того, физиологическая активность большинства фенолов реализуется при концентрациях, на 2—3 порядка превышающих уровень концентраций, который необходим для проявления действия ауксинов, гиббереллинов, цитокининов или АБК.

И тем не менее, поскольку фенолы все же принимают определенное участие в регуляции роста растений, здесь следует привести самые краткие сведения об их биосинтезе, поведении и действии.

Биосинтез, поведение, метаболизм. Общим для всех фенольных соединений предшественником является шикимовая кислота, образующаяся из фосфоенолпировиноградной кислоты и эритрозо-4-фосфата через 2-кето-3-дезоксиглико-7-фосфо-D-арабогептоновую, 5-дегидрохинную и 5-дегидрошикимовую кислоты. Дальнейшие трансформации, включая аминирование, приводят к образованию фенилаланина и тирозина. Затем при участии фенилаланинаммиаклиазы и парагидроксилазы коричной кислоты синтезируются коричная и пара-кумаровые кислоты, дающие начало всему разнообразию фенольных веществ (рис. 31).

Суммарное количество синтезируемых растительной клеткой фенольных соединений довольно велико, причем многие из них в разной степени токсичны для ферментов, однако обыкновенно их токсичность не реализуется. Это достигается «связыванием» фенолов с различными метаболитами, при котором блокируются реакционноспособные гидроксильные и карбоксильные группы (если речь идет о фенолкарбоновых кислотах). Вероятно, чаще всего фенолы связываются с углеводами, что приводит к образованию О-гликозидов и эфиров.

Гликозидирование фенолов имеет очень важные последствия. Во-первых, оно резко снижает токсичность фенольных соединений для ферментов. Во-вторых, гликозидирование повышает гидрофильность веществ, а это сказывается на характере их внутриклеточной локализации или, как говорят, компартментации. По всей вероятности, гликозидирование обуславливает возможность накопления фенольных соединений в вакуоли, то есть способствует выведению их из сферы метаболизма. Последнее особенно важно в тех случаях, когда даже после гликозидирования некоторые гидроксильные группы остаются незаблокированными (что характерно, например, для ряда флавоноидов). Кроме того, гликозидирование, очевидно, способствует транспорту фенолов в направлении клеточных стенок, где они используются для синтеза лигнина, или в направлении секреторных канальцев (желёзок), которые у ряда растений служатместищем таких веществ.

Таким образом, в растениях содержатся главным образом «связанные» фенольные соединения, локализованные преимущественно в вакуолях, стенках клеток, секреторных канальцах. Есть основания предполагать,

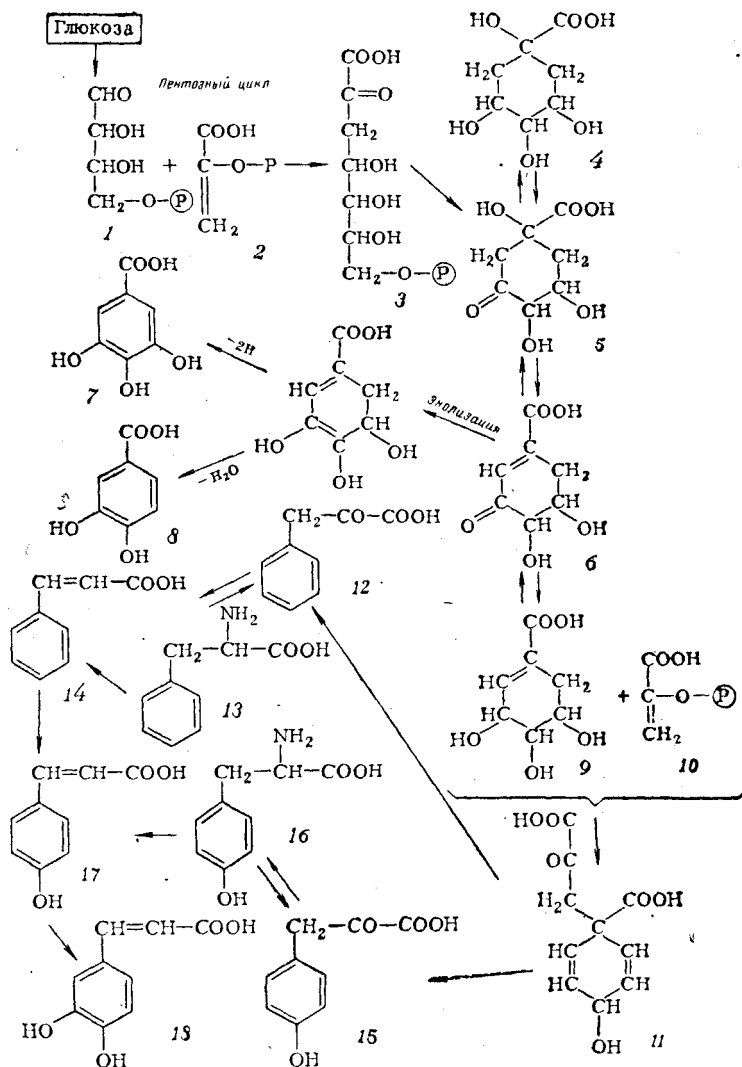


Рис. 31. Образование фенольных соединений через шикимовую кислоту:

1 — эритрозо-4-фосфат; 2 — фосфоэнолпировиноградная кислота, 3 — 2-кето-3-дезоксиглюкогептоновая кислота; 4 — хинная кислота; 5 — 5-дегидрохинная кислота; 6 — 5-дегидрошикимовая кислота; 7 — галловая кислота; 8 — протокатеховая кислота; 9 — шикимовая кислота; 10 — фосфоэнолпировиноградная кислота; 11 — префеновая кислота; 12 — фенилпировиноградная кислота; 13 — фенилаланин; 14 — коричная кислота; 15 — *n*-гидроксифенилпировиноградная кислота; 16 — тирозин; 17 — *n*-кумаровая кислота; 18 — кофейная кислота.

что, кроме обслуживания определенных функций, такая локализация обеспечивает выведение потенциально токсичных веществ из протопласта. В самом деле, растения располагают, видимо, относительно малоэффективными механизмами деструкции фенольного кольца, поэтому изменение кампартментации фенольных соединений служит своеобразным эквивалентом их детоксикации [35, 43].

Вместе с тем вполне очевидно, что какая-то, пусть небольшая, доля фенольного фонда растений принадлежит протопласту, поскольку синтез и внутриклеточный транспорт этих веществ осуществляются непрерывно. Следует думать, что физиологической активностью способны обладать именно эти, находящиеся в цитоплазме фенолы [45]. Кстати сказать, методы анализа фенолов растений, как правило, не позволяют провести грань между «инактивированными» и физиологически активными соединениями [22, 43].

Физиологическая активность. Исследования в области физиологической активности эндогенных фенольных веществ начались с выяснения того факта, что синтетический 2,4-дихлорфенол является эффективным кофактором оксидазы ИУК [442]. Вскоре выяснилось, что такие же функции могут выполняться эндогенными монофенолами (например, пара-оксибензойной, пара-кумаровой, феруловой кислотами), а также умбеллифероном. Одновременно установлено, что полифенолы, являющиеся субстратами пероксидазы (например, пирогаллол, гваякол), являются почти столь же эффективными ингибиторами оксидазы ИУК, как цианид. К числу ингибиторов оксидазы ИУК относятся также эндогенные орто-дифенолы (рис. 32).

Следовательно, одни фенольные вещества, активируя оксидазу ИУК, способствуют разрушению ауксина, а другие, ингибируя фермент, препятствуют его инактивации. Поэтому в первом случае зависимые от ИУК процессы могут тормозиться, а во втором — интенсифицироваться. Именно в связи с этим эндогенные ингибиторы оксидазы ИУК сейчас все чаще называют протекторами ауксина [45].

Имеются некоторые экспериментальные доказательства того, что в растениях *in vivo* эндогенные фенолы могут вести себя по отношению к оксидазе ИУК так же, как в опытах с изолированным ферментом. Так, ко-

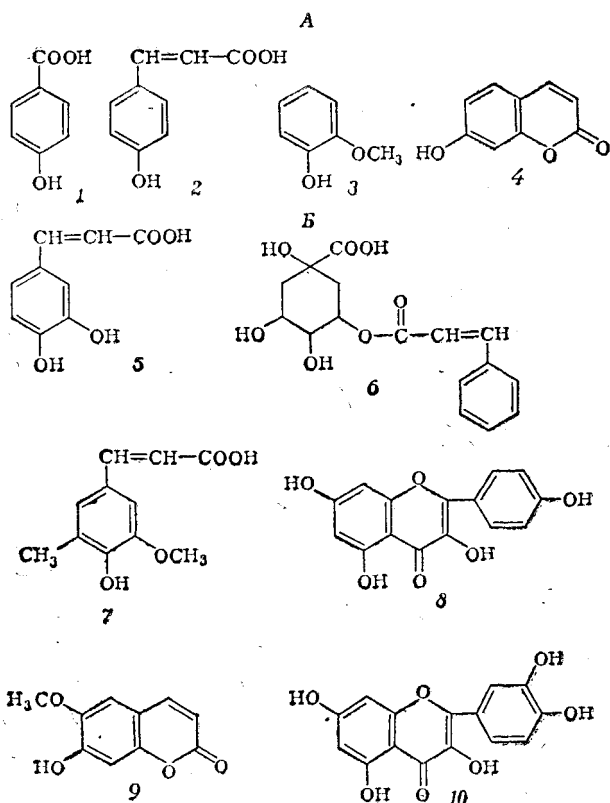


Рис. 32. Кофакторы (А) и ингибиторы (Б) оксидазы ИУК:

1 — *p*-оксibenзойная кислота; 2 — *p*-кумаровая кислота; 3 — феруловая кислота; 4 — умбеллиферон; 5 — кофейная кислота; 6 — хлорогеновая кислота; 7 — синаповая кислота; 8 — кемпферол; 9 — скополетин; 10 — кверцетин.

фейная кислота, известная как ингибитор оксидазы ИУК *in vivo*, действительно тормозила декарбоксилирование меченого ауксина в растениях. Может быть, благодаря этому кофейная кислота, сама по себе не обладающая ростстимулирующей активностью, усиливает растяжение клеток гипокотилей. Следовательно, фенольные соединения, контролирующие уровень активности ИУК-оксидазной функции пероксидазы, можно считать компонентами регуляторной системы растений [442].

Еще одна возможность воздействия фенольных соединений на ростовые процессы связана с тем, что они имеют общий с ИУК предшественник при биосинтезе. Это послужило основанием для предположения, что интенсификация синтеза фенолов сопряжена с замедлением биосинтеза ауксина и наоборот. Возможно, что некоторые фенольные соединения способны разобщать окислительное фосфорилирование, с чем и связывают иногда их влияние на рост растений.

В последнее время обсуждается концепция, которая связывает завершение фазы растяжения клетки с участием фенольных соединений. Эта точка зрения базируется на том, что ко времени завершения роста растяжением начинается формирование вторичной стенки клетки, которая импрегнируется лигнином. Лигнин же, представляющий собой полимер, образованный фенольными мономерами, придает клеточным стенкам такую жесткость, которая делает растяжение невозможным.

Фенольные ингибиторы совместно с АБК играют важную роль в покое семян, почек, клубней и пр. Это доказывается прежде всего существованием хорошо выраженной обратной корреляции между содержанием этих веществ и интенсивностью ростовых процессов. Обычно концентрация фенолов, как и АБК, возрастает при наступлении состояния покоя и снижается при его завершении. Интересно, что уменьшение содержания простых фенолов часто происходит за счет их конденсации, которую можно расценивать как одно из средств инактивации низкомолекулярных фенольных соединений [43].

ЭТИЛЕН

Летучие вещества часто играют важную роль во взаимодействиях растений между собой и с другими организмами. Достаточно вспомнить о фитонцидах, аттрактантах, репеллентах, ингибиторах и стимуляторах прорастания пыльцы растений или спор фитопатогенных микроорганизмов, чтобы убедиться в справедливости этого утверждения. Но среди известных нам эндогенных регуляторов роста подобными свойствами обладает лишь этилен, представляющий собой газ. Это физическое состояние обуславливает некоторые аномальные особенности его поведения в растениях. Например, транспорт этилена в отличие от других регуляторов роста не требует каких-то специализированных механизмов и осуществляется практически беспрепятственно. Для устранения избыточных количеств фитогормона наличие специальных систем его инактивации не обязательно, поскольку газ может быть выведен непосредственно в окружающее пространство. Своеобразие свойств послужило одной из причин того, что только совсем недавно, к концу 50-х годов нашего столетия, этилен стали безоговорочно относить к числу регуляторов роста растений, хотя его физиологическая активность была обнаружена на рубеже XIX и XX столетий [178].

Когда для освещения городских улиц начали применять светильный газ, оказалось, что вблизи фонарей листья деревьев желтели и опадали преждевременно. Изучение физиологической активности ингредиентов светильного газа позволило прийти к заключению, что дефолиация деревьев обусловлена этиленом. Такой вывод был сделан в 1901 г. Дмитрием Николаевичем Нелюбовым — студентом-дипломником ботанического института Санкт-Петербургского университета, который установил, что ни один из компонентов светильного газа, кроме этилена и отчасти ацетилен, не вызывал нарушений гелиотропизма у проростков гороха, то есть не

обладал физиологической активностью. Позже аналогичные опыты были проведены в США У. Крокером и Л. Найтом, а также Э. Харвеем [178].

Для улучшения окраски снятых с деревьев и подготавливаемых к продаже лимонов и апельсинов издавна использовали специальные керосиновые горелки. Когда в тех же целях попытались применить нагревание камер паром, эффект не достигался. Как выяснилось, ответственные за него продукты сгорания керосина, прежде всего этилен.

Неоднократно отмечалось, что при дальних перевозках и хранении созревание бананов ускоряется, если они находятся в одном помещении с апельсинами. Это наблюдение еще в 1910 г. побудило Г. Козинса выяснить природу продуцируемого апельсинами фактора созревания плодов, которым оказался опять-таки этилен. Вслед за этим началось всестороннее изучение физиологических эффектов этилена, и к середине 30-х годов благодаря главным образом работам ученых Бойс-Томпсоновского института (В. Крокер, Ф. Дэнни, А. Хитчкок, Ф. Уилкоксон, П. Циммерман) спектр его активности был достаточно хорошо известен [178]. По этой причине поиски сфер практического применения этилена стали более целеустремленными.

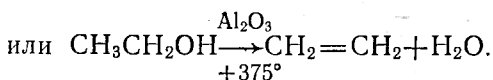
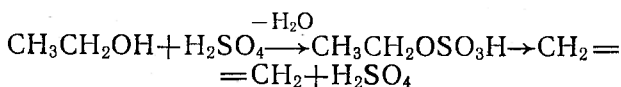
В последние годы интерес к этилену возрос, чему способствовала разработка очень чувствительных и специфичных методов его определения, а также создание и изучение химических препаратов, высвобождающих этилен в растительных тканях. Все это позволило изучать некоторые проявления действия этилена, недоступные ранее наблюдению, и существенно обогатило представления о его физиологических функциях и возможностях использования в практике.

СВОЙСТВА, МЕТОДЫ АНАЛИЗА

Этилен (этен) является ненасыщенным углеводородом с молекулярной массой 28,05; замерзает при -181°C , кипит при -103°C . Это бесцветный газ с запахом, слегка напоминающим запах диэтилового эфира. При достаточно высокой концентрации в воздухе может воспламеняться. Благодаря наличию двойной связи этилен поглощает ультрафиолет с λ_{max} 161, 166 и 175 нм при коэффициенте молярной экстинкции 3,94; 3,80 и 3,70

соответственно. Относительно хорошо растворяется в воде.

Крупномасштабное производство этилена связано с переработкой нефти или природного газа. Так, одним из продуктов крекинга нефти при 700—800°C является газ, содержащий 17—20% этилена; относительно простая очистка этой фракции приводит к повышению содержания этилена до 90—95%. Дешевый этилен получают также пиролитическим дегидрированием этан-пропановой смеси при 800—900°C. В лаборатории этилен можно получить из этилового спирта:



Этилен довольно легко вступает в реакцию с галогенами, водой, серной кислотой и т. д., легко окисляется кислородом, озоном, перманганатом калия.

Способность этилена быстро инактивироваться под действием окисляющих агентов приобретает практическое значение при хранении плодов. Например, помещение марганцовокислого калия в герметический контейнер с плодами предотвращает накопление постоянно выделяющегося этилена, благодаря чему становится возможным длительное хранение яблок, груш и т. д. без заметного ухудшения их качества [178].

Эта же легкость взаимодействия с окислителями используется при анализе этилена, о количестве которого легко судить, например, по уменьшению концентрации раствора перманганата калия. Для количественного анализа имеет значение также реакция этилена с галогенами, в частности с бромом. Образующийся при этом этилендибромид при посредстве нескольких реактивов трансформируется в продукт, интенсивность окраски которого может быть измерена на колориметре. Разработаны колориметрические методы определения, основанные на реакции этилена с металлами (например, с палладием, ртутью и т. д.), а также на взаимодействии этилена с серной кислотой; образующаяся при этом

этилсерная кислота превращается в этанол, который окисляется до уксусной кислоты, выявляемой самыми разнообразными способами.

Вообще же целям качественного и количественного определения этилена могут служить многочисленные методы [116, 127, 128, 462]. При этом явное предпочтение отдается сейчас газохроматографическому методу. К числу его достоинств следует отнести прежде всего такой уровень чувствительности, который позволяет выявлять этилен в концентрации 0,005 и даже 0,001 мкл/л при помощи пламенно-ионизационного детектора. При правильном подборе сорбента и условий хроматографирования метод может быть вполне специфичным. Для заполнения хроматографической колонки часто используют окись алюминия и реже — полиароматические гели или силикагель, причем разделение газовой смеси происходит при невысокой, иногда даже при комнатной температуре [116, 462].

При анализе этилена основная методическая трудность, видимо, заключается в получении пробы газа, правильно отражающей или содержание регулятора, или интенсивность его образования. Обычно растения или их части помещают в замкнутые сосуды и после пребывания их там определенное время при определенной температуре отбирают шприцем пробу воздуха, которую можно сразу же ввести в хроматограф. Если содержание регулятора в таких пробах оказывается ниже уровня чувствительности метода, прибегают к предварительному концентрированию этилена, например на силикагеле при температуре сухого льда или каким-то другим способом.

В любом случае нужно иметь уверенность в том, что результаты анализа не искажены какими бы то ни было особенностями приготовления образца [116, 178, 462].

Именно газохроматографический метод количественного анализа позволил получить тот объем знаний, который составляет основу современных представлений о поведении этилена в растениях. Наверное, по степени чувствительности с газожидкостной хроматографией сравнима лишь масс-спектрометрия, причем иногда, видимо, желательно сочетание газохроматографического разделения с масс-спектрометрическим детектированием [178, 462].

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АНАЛОГИ И АНТАГОНИСТЫ

Лишь немногие ненасыщенные углеводороды обладают физиологической активностью того же спектра, что и этилен, причем самые эффективные из них, например пропилен или ацетилен, в десятки и сотни раз уступают эндогенному регулятору роста. Замена галоидом одного водородного атома влечет за собой примерно тысячекратное снижение физиологической активности соединения [178, 217]. Естественно, что при этих обстоятельствах в качестве экзогенного регулятора роста при необходимости используют именно этилен, тем более что он дешев и вполне доступен. Другое практически важное решение заключается в применении веществ, которые высвобождают этилен при деградации в растительных тканях, о чем будет сказано ниже.

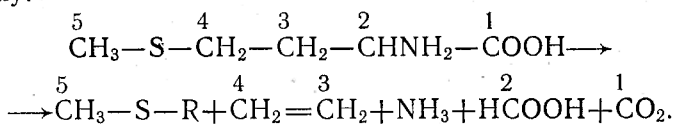
Окись углерода в некоторых случаях может вызывать те же физиологические эффекты, что и этилен, причем по уровню активности она приближается к ацетилену. Окуривание тепличных растений огурца с целью повышения доли женских цветков, а следовательно, увеличения числа завязей, оказывается эффективным именно благодаря действию окиси углерода [82].

Важное практическое значение приобрел тот факт, что углекислый газ является антагонистом этилена. Считают, что примерно 100 тыс. молекул углекислого газа способны противодействовать проявлению активности одной молекулы этилена. В связи с этим смесь газов, используемая в современных хранилищах плодов, обязательно содержит углекислый газ в таких количествах, которые бы полностью предотвращали реализацию активности эндогенного этилена. Нужно заметить, что хранение плодов в регулируемой газовой среде осуществляется сейчас в крупных промышленных масштабах [79].

БИОСИНТЕЗ, ТРАНСПОРТ, ЛОКАЛИЗАЦИЯ

Основным предшественником этилена в высших растениях является метионин. Это было доказано в 60-х годах нашего столетия экспериментами с использованием меченого по углероду метионина, который вводили в ткань растения, после чего анализировали продукты его метаболизма. Одновременно было выяснено, какие

именно углеродные атомы метионина дают начало этилену:



Нельзя исключить возможность существования и других путей биосинтеза этилена (например, через β -аланин), и все же значение метионина как основного его предшественника (по крайней мере в высших растениях) вполне очевидно [279, 391, 480, 481]. Процесс протекает с участием ферментов, проявляющих наибольшую активность при $+30^\circ\text{C}$, и именно при этой температуре созревание сформировавшихся плодов протекает особенно быстро. Температурный коэффициент процессов биосинтеза этилена в интервале между $10-25^\circ\text{C}$ равен 2,8. Если ферменты подавлены либо специфическими ингибиторами белкового синтеза, либо каким-то иным путем, образование этилена прекращается. Нужно сказать, что при любой интенсивности процессов биосинтеза этилена фонд метионина практически не уменьшается благодаря его непрерывному пополнению и незначительности количества аминокислоты, которое расходуется на эти цели.

О локализации процессов биосинтеза этилена, о его содержании в тех или иных частях растения известно мало. Интересны данные о том, что в делящихся и быстро растущих клетках молодых растений этилена образуется больше, чем в закончивших рост и дифференцировавшихся клетках. По мнению ряда исследователей, количество синтезирующегося в ткани этилена зависит от содержания в ней «свободного» ауксина [216, 218, 379]. Указанная закономерность может свидетельствовать, кроме всего прочего, о существовании функциональной связи между этими двумя регуляторами роста. Однако относительно большое количество этилена образуется и в покоящихся почках, и в стареющих органах (увядающие цветки, листья перед опадением) и в созревающих плодах, где корреляция между интенсивностью процессов биосинтеза этого регулятора и содержанием ауксина не столь очевидна. Полагают, что система биосинтеза этилена локализована в плазмалемме [358].

О транспорте этилена в растении можно судить главным образом по косвенным данным, так как метод радиоактивных индикаторов, наиболее часто используемый при изучении такого рода процессов, в данном случае оказывается малопригодным. Дело в том, что ненасыщенность делает этилен очень лабильным, разрушающимся даже под действием β -излучения введенного в молекулу радиоактивного углерода. Другие методы тоже трудно использовать для изучения транспорта этилена. Тем не менее имеются основания полагать, что этилен способен быстро перемещаться и по симпласту, и по апопласту, и по «свободному пространству». Во всяком случае, известно, что при обработке этиленом одного листа его активность может быстро проявиться во всех органах растения [379, 480]. Перемещение этилена происходит фактически беспрепятственно, и эта особенность позволяет ему выполнять функции медиатора в процессе корреляционных взаимодействий, осуществляемых при участии фитогормонов.

Хотя этилен способен включаться в метаболизм, претерпевая разнообразные превращения вплоть до образования CO_2 [199] или окиси этилена [300], можно думать, что избыточные количества этого регулятора чаще всего просто выделяются в атмосферу без участия каких-то специализированных механизмов его инактивации [198, 268].

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ

Физиологические функции этилена многообразны. Суждение о них составлены исследователями главным образом на основании косвенных доказательств, которыми служат результаты экспериментов с экзогенным этиленом или данные о существовании корреляции между динамикой того или иного процесса и интенсивностью образования (а чаще выделения) этого регулятора роста.

Например, не вызывает никаких сомнений причастность этилена к старению клеток, тканей или органов, к торможению деления клеток [188, 310, 336, 455]. Вероятно, что действие этилена как фактора опадения проявляется прежде всего в специализированных клетках, участвующих в формировании отделительного

слоя. Экзогенный этилен может ускорить старение ткани листа, увядание и опадение цветков, формирование окраски, характерной для зрелых плодов.

Участие этилена в процессе созревания плодов хорошо известно. В настоящее же время метод ускорения созревания плодов в этиленовых камерах применяется в производственных масштабах, причем технология этого приема разработана во всех деталях [117].

Ауксин в определенных концентрациях способен затормозить проявление «фитогеронтологического» действия этилена. Именно ауксин представляет собой тот фактор ювенильности, который противодействует быстрому созреванию не отделенных от материнского растения плодов под влиянием этилена. Этим физиологическим эффектом пользуются, когда хотят задержать созревание убранных плодов. Например, в состав восковых эмульсий, которыми обрабатывают зеленоватые, предназначенные для длительного хранения плоды лимонов, включают некоторое количество 2,4-Д, играющей роль физиологического аналога ауксина.

Чрезвычайно велика роль этилена, индуцированного повреждением растения. Этот так называемый стрессовый этилен энергично образуется в ответ на экстремальные температурные воздействия, ухудшение снабжения водой, на повреждения, вызываемые насекомыми, возбудителями болезней, на необычно интенсивное облучение, механические травмы и др. Предполагают, что стрессовый этилен способствует ускорению отторжения поврежденных тканей или органов. Проявляющаяся при многих заболеваниях сверхчувствительность, то есть образование группы некротизированных клеток, затрудняющих существование патогена, также обуславливается стрессовым этиленом. В том и другом случае индуцированный стрессовым воздействием этилен играет чрезвычайно важную для организма роль: старение и отмирание листьев или их участков делает возможным функционирование других тканей и органов растения даже в крайне неблагоприятных условиях [278].

С помощью этилена удастся индуцировать зацветание некоторых видов растений, например манго или ананасов. Для синхронизации зацветания ананасов продукты сгорания различных материалов использовали еще в прошлом веке, затем выяснилось, что за этот эффект ответствен этилен, а в последние десятилетия

разработаны очень эффективные методы повышения концентрации указанного регулятора роста в тканях растений. Для этой цели можно опрыскивать их раствором этрела, который высвобождает этилен в тканях, или раствором одного из физиологических аналогов ауксина, которые резко активизируют синтез эндогенного этилена [471]. Этилен принимает участие в прерывании покоя семян [412], чем иногда пользуются в практике борьбы с сорняками.

Ранее уже говорилось о том, что этилен может изменять соотношение женских и мужских цветков у некоторых сортов огурца, способствуя увеличению завязей. Этилен принимает участие в регуляции процессов образования и секреции некоторых вторичных продуктов обмена веществ растений, что демонстрируется результатами действия экзогенного регулятора роста на интенсивность выделения латекса каучуковыми деревьями. Повышение сбора каучука становится особенно значительным в случае обработки гевеи этрелом, который служит источником этилена в растительных тканях [471].

Наконец, следует отметить отношение этилена к изодиаметрическому растяжению клеток, которое, в частности, предшествует дедифференциации клеток и пролиферации тканей при действии гормональных гербицидов или при накоплении чрезмерно больших количеств ауксина. Вероятно, этилен способствует изменению ориентации микротрубочек, благодаря чему вновь синтезируемые фибриллы целлюлозы начинают располагаться вдоль новой оси растяжения клетки [178].

Возможно, в описанном случае действие этилена реализуется именно в изменении ориентации микротрубочек, но совершенно очевидно, что многие другие проявления активности этого регулятора роста должны иметь какие-то иные объяснения. Так, некоторые исследователи считают, что вызванное этиленом опадение листьев обуславливается способностью регулятора специфически индуцировать биосинтез целлюлазы путем активизации синтеза РНК и белка [229]. По мнению других авторов [391, 442], действие этилена проявляется в торможении транспорта ИУК или активизации оксидазы ИУК. Считается вероятным связывание этилена с металлсодержащими белками, обладающими ферментной активностью. Наиболее распространено

представление, что этилен изменяет проницаемость клеточных стенок, оказывая влияние на интенсивность множества метаболических процессов [249, 229]. Механизмы действия этилена изучены недостаточно, поэтому большую ценность представляют сведения о взаимоотношениях этилена с другими компонентами регуляторного комплекса растений, о действии которых известно несколько больше.

ЭТИЛЕН КАК КОМПОНЕНТ РЕГУЛЯТОРНОГО КОМПЛЕКСА РАСТЕНИЙ

Вначале следует рассмотреть связь между этиленом и ауксином, поскольку их взаимоотношения наиболее демонстративны. Давно замечено, что интенсификация образования этилена часто является следствием повышения концентрации ауксина (рис. 33) или его физиологических аналогов, таких, как 2,4-Д, НУК и т. п. Этот факт послужил в свое время основанием для предположения, что многие проявления действия ауксина опосредованы этиленом. Действительно, вызываемые иногда экзогенными ауксинами опадение листьев, подавление роста корня, стебля или почек и т. д. обусловлены не этими веществами непосредственно, а индуцированным ими этиленом [216].

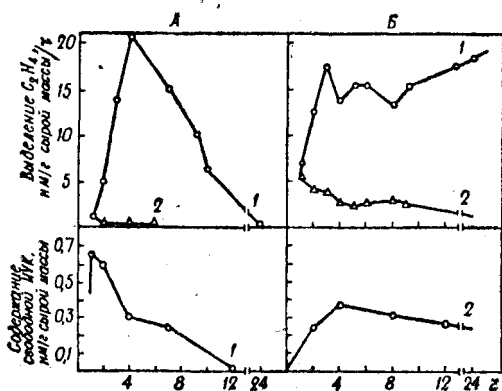


Рис. 33. Интенсивность биосинтеза этилена в суб-апикальной (А) и апикальной (Б) зонах эпикотилей гороха под влиянием экзогенной ИАУ: 1 — ИАУ; 2 — без ИАУ.

Точно такая же ситуация складывается в случаях, когда физиологические аналоги ауксина применяют, как уже об этом говорилось, для синхронизации зацветания ананасов или стимуляции выделения латекса каучуковыми деревьями. Выяснено, что указанные эффекты обусловлены этиленом, который бурно образуется в ответ на обработку растений ауксином. И не удивительно, что теперь тот же самый физиологический результат достигается более прямым путем, так как для обработки растений используется не ауксин, а донор этилена — этрел.

Утверждение о том, что физиологическая активность экзогенных ауксинов часто определяется их способностью активизировать образование этилена, основано на многочисленных доказательствах. Во-первых, динамика интенсивности регулируемых ауксином процессов и образования этилена часто бывает однотипной. Во-вторых, удаление индуцированного ауксином этилена из растительной ткани путем его отсасывания или поглощения каким-то адсорбентом непременно ослабляет действие ауксина, хотя и не устраняет его совершенно, потому что невозможно добиться полного отсутствия этилена. В-третьих, углекислый газ, являющийся антагонистом этилена, в ряде случаев предотвращает проявление действия ауксина. В-четвертых, циклогексимид — специфический ингибитор синтеза белка — почти одновременно подавляет и активность ферментов, участвующих в биосинтезе этилена, и проявления действия эндогенных ауксинов [178].

Функции ауксина во всем их разнообразии, естественно, не могут быть отнесены только за счет активизации биосинтеза этилена. Так, вызываемое ауксином растяжение клеток осуществляется, по всей вероятности, без участия этилена. И тем не менее в очень многих случаях связь между этими регуляторами роста вполне очевидна даже тогда, когда они действуют в противоположном направлении, как это происходит при регуляции процессов опадения или старения органов. По некоторым наблюдениям, между названными фитогормонами существует также обратная связь и под действием этилена концентрация ИУК может снижаться [335].

Существует предположение, что этилен выполняет функции медиатора, то есть посредника во взаимоотно-

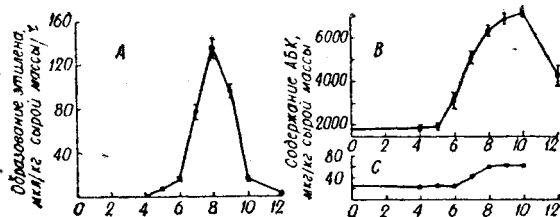


Рис. 34. Изменение интенсивности биосинтеза этилена (А) и содержания «свободной» (В) и «связанной» (С) абсцизовой кислоты в мезокарпе созревающих плодов авокадо (на горизонтальной оси указано время в часах).

шениях между другими эндогенными регуляторами роста. Имеются, например, сообщения о том, что в стареющих или испытывающих недостаток воды тканях цветка, листа, а также в созревающих плодах интенсивность биосинтеза этилена повышается параллельно увеличению концентрации АБК [179, 213, 359, 475]. По мнению некоторых исследователей, интенсификация процессов образования этилена предшествует накоплению АБК и служит одной из его причин [213]. Таким образом, гормональным фактором старения и опадения органов, а также созревания плодов, может быть, является не только этилен, но и АБК, биосинтез которой может интенсифицироваться под влиянием этилена или одновременно с активизацией процессов образования этилена (рис. 34).

Даже в тех случаях, когда ускоренное образование этилена происходит в ответ на повышение содержания ауксина, параллельно возрастает концентрация АБК. Это показано, в частности, на примере растений, обработанных физиологическими аналогами ауксина [171].

Возможно, что повышение концентрации ауксина в одном органе растения приведет к накоплению этилена и АБК в других, удаленных от него органах. При таком положении вещей должно иметь место коррелятивное ингибирование, в частности апикальное доминирование. Это явление играет в жизни растения важную роль, поскольку торможение роста одних органов является необходимым условием нормального формирования и развития других органов. При апикальном доминировании ауксин, синтезирующийся делящимися

клетками апекса, мог бы индуцировать образование определенного количества этилена, который, в свою очередь, поддерживал бы на необходимом уровне концентрацию АБК в покоящихся пазушных почках.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Как только выяснилась роль этилена в созревании плодов, исследователи стали изучать возможность управления этим процессом при помощи экзогенного этилена. Это простое и доступное вещество оказалось эффективным средством ускорения созревания плодов, в качестве которого он с успехом применяется и до настоящего времени.

Хорошо освоена технология использования этилена для управления процессом созревания бананов. Бананы убирают обычно незрелыми, потому что в таком состоянии они хорошо сохраняются при длительных перевозках. В местах потребления плоды выдерживают в этиленовых камерах, после чего они приобретают характерный вкус и привычный внешний вид. Длительность обработки зависит от степени зрелости плодов и концентрации этилена, поддерживаемой в камерах.

Столь же эффективно применение этилена для ускорения созревания томатов, которые зачастую убирают с поля зелеными. Это специфическая проблема северных районов выращивания томатов, и в ее решение внесли большой вклад Ю. В. Ракитин и другие советские ученые [117].

Достижения в области физиологии этилена используются и при длительном хранении плодов. Так как многие плоды выделяют этилен, ускоряющий созревание и сокращающий тем самым срок их хранения, Кидд и Уэст еще в 20-е годы предположили, что интенсивность процесса может регулироваться путем изменения газового состава атмосферы хранилища. Повышение концентрации CO_2 до 5—10% препятствовало реализации физиологической активности этилена, а уменьшение содержания O_2 до 5—10% резко замедляло образование этилена в течение других метаболических процессов в тканях плодов. Таким путем достигалось продолжительное хранение плодов хорошего качества, особенно если при этом поддерживалась невысокая плюсовая температура.

Описанная технология хранения плодов не утратила своего значения и до наших дней. Сейчас хранение плодов в регулируемой газовой среде осуществляется во многих странах, в том числе и в СССР [79]. Нужно упомянуть и о хранении плодов под вакуумом (до 150 мм ртутного столба), чем достигается постоянное удаление этилена из тканей. Если к тому же этот этилен чем-то поглощается или разрушается, условия хранения плодов оказываются благоприятными [178].

Учитывая высокую активность этилена, исследователи пытались найти возможности его использования для регуляции физиологических процессов у вегетирующих растений. В 1941 г. Винчестер обнаружил, что синхронизировать зацветание ананасов можно путем опрыскивания растений водой, насыщенной ацетиленом. После этого предпринимались попытки достичь того же эффекта при помощи специально приготовленного препарата, который представлял собой этилен, сорбированный на бентоните и способный при определенных условиях высвобождаться.

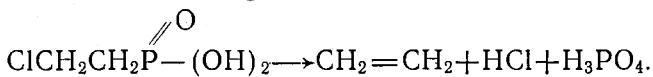
Результаты таких экспериментов не только свидетельствовали об эффективности экзогенного этилена, но и дали представление о, казалось бы, непреодолимых трудностях применения газообразного регулятора роста. В связи с этим возникло предположение, что химические соединения, которые смогут проникать в ткани растения и подвергаться в них деградации с выделением этилена, должны обладать физиологической активностью. В 1955 г. такое соединение было обнаружено. Им оказался (2-оксиэтил)-гидразин, который, как установили Гоунг и Липер, способен индуцировать цветение ананасов за счет выделяющего в растительных тканях этилена [178].

В последующем были выявлены еще более эффективные продуценты этилена, среди которых наибольшую известность приобрела 2-хлорэтилфосфоновая кислота. Это вещество впервые было синтезировано и описано в 1946 г. советскими исследователями М. И. Кабачником и П. А. Росийской, а его физиологическая активность обнаружена в 1967 г. Вернером и Леопольдом. Эффективность 2-хлорэтилфосфоновой кислоты оказалась настолько высокой, что уже в 1968 г. было начато ее производство. С тех пор масштабы применения вещества постоянно расширялись, и сейчас оно относится к чис-

лу регуляторов роста, имеющих наиболее серьезное значение для сельского хозяйства [471].

Препараты, содержащие соли 2-хлорэтилфосфоновой кислоты, производятся во многих странах и имеют в связи с этим множество торговых названий: этрел, этефон, хлормекват, СЕРА, амхем 66—329 и т. д. В данной книге и сама 2-хлорэтилфосфоновая кислота, и препараты, содержащие ее соли, именуются этрелом.

2-хлорэтилфосфоновая кислота представляет собой кристаллическое вещество с температурой плавления 74—75°C, обладающее низкой токсичностью для теплокровных: LD₅₀ для крыс при пероральном введении 4220 мг/кг. В воде при рН выше 4,1—4,5 довольно быстро гидролизуется с выделением этилена:



По-видимому, физиологическая активность этрела обусловлена главным образом именно этой способностью высвобождать этилен в клетках растений [73, 471]. При этом не исключено, что в растениях *in vivo* гидролиз этрела осуществляется при участии ферментов. Во всяком случае, несомненно, что этрел свободно передвигается по растению и довольно продолжительное время сохраняется в тканях неизменным; превращение этрела с высвобождением этилена происходит постепенно, что может служить подтверждением обоснованности предположения об участии ферментов в этом процессе [246, 247, 322, 465].

Многие другие химические соединения, подобно 2-хлорэтилфосфоновой кислоте гидролизующиеся с высвобождением этилена, также обладают физиологической активностью. К их числу нужно отнести (CH₃—O—C₂H₄—O)₃Si—CH₂CH₂Cl [2-хлорэтил-трис-(2-метоксиэтокси)-силан], известный как алсол, (CH₃O)₃Si—CH₂CH₂Cl [2-хлорэтил-трис-(метокси)-силан], получивший название цетримс, и многие другие [6, 178]. По характеру действия на растения они почти идентичны этрелу, и это служит одним из доказательств того, что физиологическая активность обусловлена общей для них способностью высвобождать этилен в растительных тканях.

Как правило, все названные соединения по эффективности не превосходят этрел, однако иногда все же

предпочитают применять не этрел, а другие доноры этилена. Например, при обработке оливковых деревьев для облегчения отделения плодов при механизированной уборке алсол оказывается более эффективным, чем этрел [197, 413]. Именно для этой цели некоторое количество алсола производится сейчас химической промышленностью [6].

Можно предположить, что уровень физиологической активности того или иного донора этилена определяется не только количеством выделяющегося при его деградации регулятора роста, но и скоростью его проникновения в клетки и подвижностью в тканях. Вероятно, эффективность алсола при обработке оливкового дерева связана с тем, что указанное вещество лучше, чем этрел, преодолевает кутикулу листьев этих растений.

Все же этрел остается пока основным препаратом, продуцирующим этилен при деградации в растительных тканях. Это объясняется, кроме всего прочего, доступностью соединения, его относительно невысокой стоимостью. При производстве этрела вначале получают 2-хлорэтиловый эфир 2-хлорэтилфосфоновой кислоты из трис-(2-хлорэтил)-фосфита по способу М. И. Кабачника, а затем эфир гидролизуют при помощи хлористого водорода [73].

Этрел облегчает отделение плодов и ягод от материнского растения, поэтому предуборочная обработка этим препаратом признана сейчас необходимым условием успешного использования современных плодуборочных машин. При этом одним из результатов предуборочного опрыскивания является ускорение созревания плодов, улучшение окраски. Препарат можно применять и для послеуборочной обработки плодов, что вполне заменяет помещение их в этиленовую камеру с целью ускорения дозревания.

С помощью этрела значительно повышают продуктивность плантаций гевеи. По мнению некоторых исследователей, стоимость дополнительно получаемого благодаря этому латекса превосходит все затраты на изучение синтетических регуляторов роста растений [464, 471].

Прекрасные результаты дает применение этрела (до 4,5 кг/га) для синхронизации зацветания ананасов, и в этом случае препарат превосходит по эффективности

какие-либо другие синтетические регуляторы роста [471].

Способность этрела резко изменять соотношение женских и мужских цветков огурца и других растений семейства тыквенных делает целесообразным его применение в семеноводстве гибридов этих культур [471].

Приведенными здесь примерами не исчерпываются возможности применения этрела. Исследователи изыскивают все новые сферы его использования в плодоводстве, овощеводстве, декоративном садоводстве. Широкое применение этрела во всех отраслях сельского хозяйства возможно, в частности, и потому, что он не накапливается в растительных тканях и других объектах биосферы. При его разрушении образуется этилен, который не отличается от эндогенного регулятора и легко выделяется в атмосферу, а также фосфорная кислота, входящая в состав многих нормальных метаболитов растения.

Тем не менее некоторые исследователи предлагают считать с тем, что в течение нескольких дней после обработки плоды могут содержать заметные (до 1—7 мг/кг) количества этрела, поэтому определение остатков иногда оказывается необходимым. В связи с этим предложено несколько аналитических процедур, основанных на газожидкостной хроматографии метилированной 2-хлорэтилфосфоновой кислоты или на выявлении количества этилена, образующегося в результате деградации этрела при рН 11—12 [293].

РЕТАРДАНТЫ И НЕКОТОРЫЕ ДРУГИЕ СИНТЕТИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА

После того как в начале 40-х годов были обнаружены физиологические аналоги ауксина, синтетические регуляторы роста стали во все более широких масштабах использоваться в растениеводстве. Это дало толчок испытанию новых физиологически активных веществ, и к настоящему времени создано множество синтетических регуляторов роста, способствующих дальнейшей интенсификации сельскохозяйственного производства.

К весьма неоднородной группе синтетических регуляторов роста относятся вещества, различающиеся и по строению, и по физико-химическим свойствам, и по характеру физиологической активности. Общей для них является лишь способность влиять на интенсивность физиологических и морфогенетических процессов растений без каких-либо проявлений фитотоксичности. Некоторые синтетические регуляторы описаны в главах I и V, где речь шла об имеющих практическое значение физиологических аналогах ауксина и соединениях, продуцирующих этилен при метаболизме в растительных тканях. Однако для современного растениеводства наибольшее значение имеют ретарданты, которым посвящена настоящая глава. Кроме того, здесь же говорится и о некоторых других синтетических регуляторах роста, причем одни (например, ГМК) применяются относительно давно во многих отраслях растениеводства, а другие только еще становятся доступными для широкого изучения. В соответствии с этим разные физиологически активные вещества охарактеризованы с неодинаковой детализацией.

Многие синтетические регуляторы роста растений пока не применяются в Советском Союзе либо потому, что не прошли санитарно-гигиенического изучения, либо по каким-то иным причинам. Однако и им уделено внимание, чтобы дать представление о возможности

использования препаратов, созданных в разных странах и применяющихся в разных масштабах с различным экономическим эффектом.

РЕТАРДАНТЫ

Ретарданты представляют собой вещества, неоднородные по химическому составу и объединяемые по способности тормозить рост растений (от латинского *retage* — задерживать, замедлять). Эти соединения, как правило, вызывают укорачивание и утолщение стебля, расширение пластинок листьев, увеличивают интенсивность зеленой окраски листьев, способствуют росту корневой системы и вместе с тем не влияют на органы плодоношения, не вызывают структурных аномалий и, что особенно важно, часто повышают продуктивность растений. Действие ретардантов направлено главным образом на клетки субапикальной меристемы, деление и растяжение которых замедляются. На другие меристемы они действуют значительно слабее. Ингибируя рост побегов и стеблей, ретарданты оказывают положительное влияние на репродуктивные органы; одновременно повышается устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды.

Ретарданты характеризуются сравнительно низкой молекулярной массой, легко растворимы в воде и свободно проникают в растения. Общим химическим свойством многих ретардантов является наличие органических катионов, которые, по современным представлениям, играют большую роль в энергетических процессах клетки (рис. 35).

Ретарданты были открыты в середине XX века. В 1949—1950 гг. появились сообщения о ретардантной активности ряда четвертичных аммониевых соединений [356]. Немного позже были обнаружены ретарданты среди гидразиновых и фосфониевых соединений [34, 226].

В 1958—1959 гг. американский биохимик Н. Толберт, изучавший механизмы транспорта фосфатов в растениях, установил, что синтезированный им в качестве специфического ингибитора указанного процесса препарат обладает сильной ретардантной активностью [445, 446]. Всесторонне изучив физиологическую активность названного препарата на зерновых культурах,

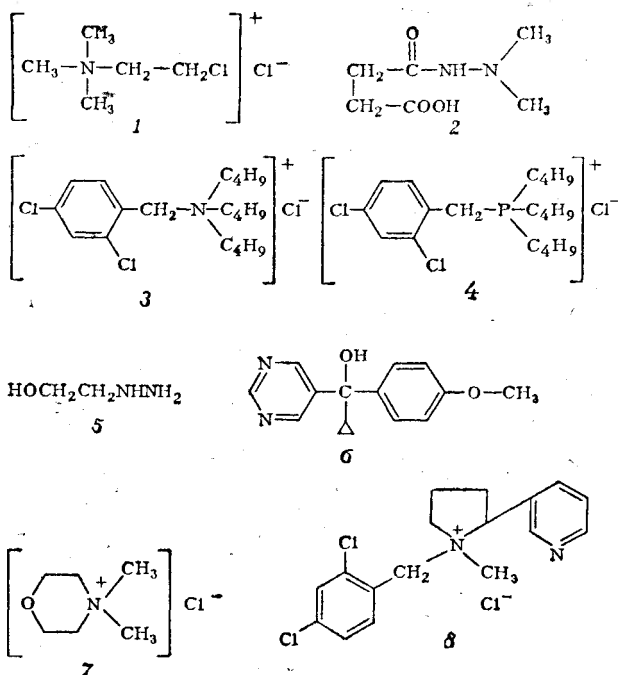


Рис. 35. Структурные формулы некоторых ретардантов:

1 — хлористый (триметил-β-хлорэтиламмоний) (ССС); 2 — N, N-диметил-гидразид янтарной кислоты (алар); 3 — хлористый дихлорбензилтрибутил-аммоний (фосфон S); 4 — хлористый дихлорбензилтрибутилфосфоний (фос-фон Д); 5 — гидроксилэтилгидразин (ВОН); 6 — анцимидол; 7 — морфол; 8 — 1-2',4'-хлористый дихлорбензил-1-метил-2-(3'-пиридил)-пирролидиний.

австрийские ученые Линзер, Майер и Бодо предложи-ли применять его для борьбы с полеганием [338]. Вско-ре новый регулятор роста, который принято сокращен-но называть СССР (от начальных букв английского Chloro Choline Chloride — хлорхолинхлорид), стал все более широко применяться в сельском хозяйстве.

Хлорхолинхлорид

Химически чистый хлористый (2-хлорэтил)-триметилам-моний (ССС) — белое кристаллическое гигроскопичное вещество с температурой плавления $+245^\circ\text{C}$, молеку-лярной массой 158,1. Хорошо растворяется в воде, спирт-е и в других полярных растворителях. В водных рас-творах СССР полностью диссоциирует с образованием

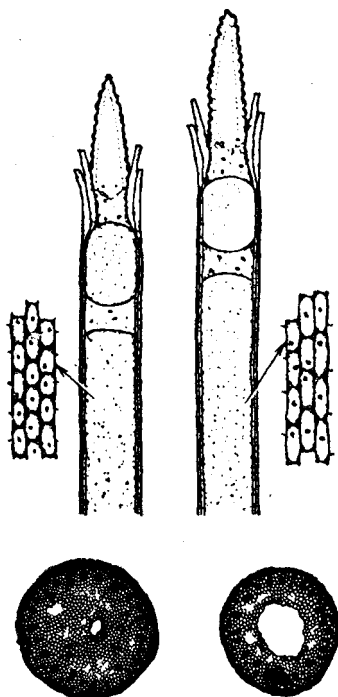


Рис. 36. Влияние ССС на растяжение и дифференциацию клеток стебля пшеницы: слева — обработка ССС; справа — контроль.

ионов хлора и β -хлорэтилтриметиламмония. Производство ССС не вызывает больших затруднений, так как его получают одностадийно, путем взаимодействия дихлорэтана с триметиламином [73]. В щелочной среде ССС легко трансформируется в холин.

ССС дает специфические реакции четвертичных солей аммония, образуя, например, с солью Рейнеке и фосфомолибденовой кислотой характерные осадки. Соединения с общей формулой $(\text{CH}_3)_3\text{N}^+\text{CH}_2\text{CH}_2\text{R}$ активны, если радикал представлен Br, Cl или CH_2 . При замещении хотя бы одной из метильных групп соединение становится неактивным [445, 446]. Температура замерзания 10%-ного водного раствора ССС — $0,5^\circ\text{C}$, а 70%-ного — 8°C . Это свойство ССС имеет большое практическое значение, потому что отече-

ственный препарат, выпускаемый в виде 60%-ного водного раствора, может храниться при минусовых температурах.

ССС обладает относительно невысокой токсичностью для теплокровных: LD_{50} для крыс при пероральном введении составляет 660 мг/кг, поэтому по крайней мере в применяемых дозах препарат не представляет опасности для человека и теплокровных животных [40, 73]. Препарат может проникать в организм животного как через слизистые оболочки дыхательных путей, так и через кожу. Препарат не аккумулируется в организме, не разлагается и через 48 ч почти полностью выводится из него. Он не обладает канцерогенным и тератогенным свойствами.

Действие ССС и его аналогов проявляется главным образом в торможении растяжения клеток субапикальной меристемы (рис. 36) [109, 226]. Видимо, именно по этой причине обработка растений пшеницы в конце кущения — начале выхода в трубку, когда формируются ткани нижних междоузлий стебля, сопровождается наиболее заметным ретардантным эффектом [327, 337].

Полость стебля на уровне нижних междоузлий почти вся заполняется паренхимной тканью; возрастает количество сосудисто-волокнистых пучков. Повышение удельного веса механических тканей и обуславливает упрочнение соломины [109, 111]. Под действием ССС увеличивается содержание клетчатки и лигнина в солоmine [72].

Наиболее широкое признание получила точка зрения на механизмы действия ССС, относящая проявление его активности на счет способности тормозить биосинтез гиббереллинов, недостаток которых и является причиной замедления роста растяжением [29, 34, 39, 161]. Обоснованность этого предположения показана экспериментами с меченой мевалоновой кислотой, превращение которой в гиббереллин ингибировалось в присутствии ретардантов [174, 189, 411]. Антигиббереллиновые эффекты ССС, отмечаемые для растений, относящихся к различным семействам, являются подтверждением антагонистического действия ССС по отношению к гиббереллину [94, 226, 446].

Возможно, что за торможение роста клеток стебля частично ответственны некоторые эндогенные фенольные соединения, содержание и активность которых возрастает под действием ССС.

Повышение под влиянием ССС активности делений клеток субапикальной меристемы в поперечном направлении, приводящее к утолщению стенки соломины и увеличению ее диаметра, связано с возрастанием активности цитокининов. Способность ССС оказывать действие на активность цитокининов отмечена у ячменя [48].

Поскольку ретардант вызывает увеличение диаметра и утолщение стенки соломины, укорачивание стебля обычно не сопровождается уменьшением его массы [226, 327].

Выявлена повышенная продуктивная кустистость растений пшеницы, опрыснутых ССС [34, 112, 478]. Ширина листовых пластинок у этих растений немного уве-

личивается, окраска становится более интенсивной — темно-зеленой, а иногда даже синевато-зеленой благодаря заметному повышению содержания хлорофилла [161, 446].

Увеличение содержания хлорофилла в 1,5—2 раза, обнаруженное под влиянием ССС на 5—6-й день после обработки в листьях пшеницы, ячменя, хлопчатника, картофеля и многих других растений, связано как с увеличением синтеза хлорофилла, так и с задержкой его разрушения [48].

Интересно отметить, что деревья и кустарники реагируют на ССС иначе, чем травянистые растения: как правило, вызванное ретардантом торможение роста ветвей и побегов приводит к очень заметному сокращению ювенильного периода и ускорению их зацветания и плодоношения [166]. Этот факт еще ждет своего объяснения.

Очень важно, что, обладая высокой физиологической активностью, ССС не проявляет признаков фитотоксичности, даже если дозу препарата на зерновых культурах увеличивают до 12 кг/га [109]. При обработке зеленых растений ССС довольно быстро проникает в ткани листа и передвигается с током ассимилятов. Затем подвижность препарата заметно снижается благодаря энергичной его трансформации [417].

Основным направлением метаболизма ССС в растениях следует считать протекающее с относительно невысокой скоростью образование холинхлорида, холина, а затем бетаина, являющегося продуктом нормального обмена веществ растения (рис. 37). У большинства обработанных ССС растений наблюдается увеличение содержания холина и бетаина [109, 114, 115, 304], что, по-видимому, объясняется образованием последнего при деградации ССС. Эти выводы подтверждаются результатами изучения превращений ССС, меченного N^{15} и C^{14} [201].

Продукт деградации ССС в растениях — природное соединение холин — в дальнейшем включается в нормальный обмен веществ. Такой путь детоксикации ССС в растении снижает опасность загрязнения окружающей среды [75].

Проявление физиологических эффектов ССС зависит от концентрации неизмененного (активного) регулятора роста в растительных тканях, причем деградация его

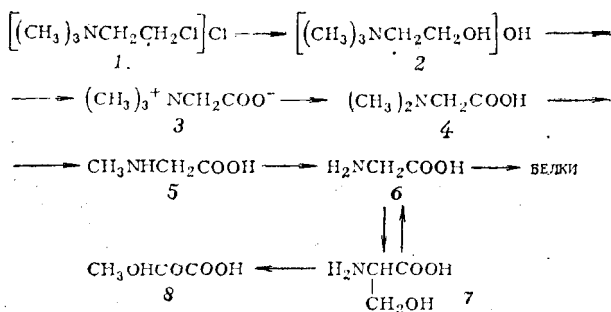


Рис. 37. Схема детоксикации хлорхолинхлорида в растении:

1 — хлорхолинхлорид; 2 — холин; 3 — бетаин; 4 — диметилглицин; 5 — саркозин; 6 — глицин; 7 — серин; 8 — пировиноградная кислота.

в растениях разных видов протекает с неодинаковой скоростью. Это может служить одной из причин избирательности его действия. Так, меньшую (по сравнению с пшеницей) чувствительность ячменя к ССС связывают прежде всего со способностью этого растения гораздо быстрее инактивировать ретардант, при этом в тканях ячменя возрастает активность холинэстераз и холинкиназ [441].

По мнению большинства исследователей, для инактивации ССС в растениях пшеницы (при обычно применяемых дозах препарата) требуется 2—4 недели. Во всяком случае, через 6 недель после опрыскивания, как правило, удастся обнаружить в растениях лишь следы препарата. Зерно с обработанных участков обычно не содержит остатков препарата или они ничтожно малы, меньше 0,1 мг/кг [114, 115, 478].

Горький вкус и неприятный запах препарата исключают возможность отравления им. Рассчитанный фактор безопасности для ССС оказался намного выше, чем это допустимо международными нормами для веществ, не обладающих кумулятивными свойствами. Допустимый уровень ССС колеблется в различных странах от 0,1 до 1,5 мг/кг зерна и от 1 до 5 мг/кг соломы [40, 65, 114, 321]. Учитывая, что ССС обладает горьким вкусом, его незначительные остаточные количества можно определить органолептически.

Следует отметить, что основное количество обнаруживаемого в зерне препарата приходится на пленки и

кроющие чешуйки, поэтому в муке почти никогда не находят ССС в существенных количествах [110].

ССС, попавший в почву, не оказывает существенно влияния на микрофлору и быстро разлагается [303]. Скорость разложения препарата зависит от температуры и влажности почвы. Оптимальными условиями для разложения ССС в почве является температура около 25°C и влажность почвы около 60% полной влагоемкости [205].

Для определения остаточных количеств ССС в продуктах урожая разработан ряд методов, причем все они обязательно включают хроматографическое отделение ССС от холина и бетаина. В нашей стране пользуются модификацией упомянутого метода определения остаточных количеств ССС [304]. Ретардант извлекают из растительного материала этанолом, затем экстракт подвергают ионообменной хроматографии на колонке с катионитом, после чего содержащую ССС фракцию хроматографируют на тонком слое силикагеля; для выявления ретарданта применяют реактив Драгендорфа [304]. О количестве ССС судят по результатам сравнения площади и интенсивности окраски пятен, полученных при анализе растительного образца и стандартных растворов.

Фосфон Д и морфол

Кроме ССС, известны и другие ониевые соединения, способные тормозить рост растений. Некоторые из этих веществ нашли применение в качестве достаточно эффективных ретардантов. К их числу можно отнести фосфон Д и морфол.

Фосфон Д — наиболее распространенное торговое название хлористого (2,4-дихлорбензил)-трибутилфосфония (см. рис. 35). Ретардантную активность фосфона Д обнаружили еще в 1955 г., и вскоре это вещество было всесторонне изучено [34]. Выяснилось, что вызванный фосфоном Д значительный ретардантный эффект часто сопровождается проявлением фитотоксичности, из-за чего вещество и не получило широкого распространения.

Тем не менее некоторые растения, чувствительные к ретардантному действию фосфона Д, совершенно не повреждаются этим регулятором роста. К числу таких

растений относятся, например, лилии и хризантемы, при выращивании которых фосфон Д успешно применяется до настоящего времени [446].

Морфол. Хлористый N,N-диметилморфолиний, который чаще всего называют морфолом, является перспективным ретардантом (см. рис. 35). Отличительная и очень важная для практики особенность этого вещества заключается в его способности замедлять рост стеблей ячменя, но отношению к которому ССС практически неэффективен. Хорошие результаты получены при обработке морфолом растений хлопчатника. Замедление роста приводило к упрочнению стебля, что, очевидно, и служило причиной повышения устойчивости этих растений к некоторым вредителям и возбудителям грибных заболеваний [6, 73, 74]. Отмечено, что морфол заметно ускоряет развитие хлопчатника. Раскрытие коробочек на обработанных ретардантом растениях может начинаться на 8—10 дней раньше, чем в контроле [108]. Для большинства хлопкосеющих районов СССР этот эффект морфола будет, очевидно, иметь очень важное значение.

Алар

Алар — одно из наиболее распространенных названий препаратов, содержащих аминную соль N,N-диметилгидразида янтарной кислоты (см. рис. 35). В литературе разного времени и разных стран встречается множество названий этого ретарданта (даминозид, ДИМГ, САДН, В-9 или В-995); это же вещество является действующим началом отечественного препарата «Нора».

Физиологическая активность алара была показана в 1962 г., и он очень быстро сделался одним из самых популярных ретардантов, особенно широко применяющихся в различных отраслях садоводства [251, 290].

Алар — кристаллическое вещество с температурой плавления 154—156°C. Практически нетоксичен для теплокровных: LD₅₀ для крыс при пероральном введении 8400 мг/кг. В промышленности получается взаимодействием диметилгидразина с янтарным ангидридом [73].

Алар с успехом используется в яблоневых и грушевых садах. Обработка деревьев препаратом в дозе 7,5 кг/га через 2—4 недели после цветения приводит к

заметному торможению роста побегов и стимулирует формирование большего числа цветковых почек. Благодаря этому ослабляется периодичность плодоношения, крона деревьев становится гораздо более компактной. Одним из результатов весенней обработки аларом является существенное уменьшение предуборочного опадения плодов. Под влиянием ретарданта молодые деревья быстрее переходят от ювенильного состояния к плодоношению, что способствует интенсификации садоводства. Препарат в дозах до 7,5 кг/га применяют также для ускорения созревания черешни и персиков [290].

Ретардантное действие алара представляет большой интерес для декоративного садоводства, поскольку благодаря ему удастся добиться укорочения и упрочнения цветоносов, формирования более компактных растений, а также продлить жизнь срезанных цветов.

Одно из достоинств алара — полное отсутствие фитотоксичности, что, конечно, верно для того диапазона доз, в котором этот препарат обычно применяют. Алару присуща довольно высокая персистентность в растительных тканях, благодаря чему его действие может проявляться на протяжении почти всего вегетационного периода. Тем не менее он все же постепенно трансформируется, причем одним из основных метаболитов алара в растениях, видимо, является N-диметиламиносукцинимид [389].

Замедленный метаболизм обуславливает возможность присутствия остаточных количеств алара в растительных тканях. Поэтому в США допускается содержание алара в сельскохозяйственных продуктах до 0,2 мг/кг, причем иногда даже небольшое нарушение технологии обработки растений может привести к тому, что концентрация ретарданта в растительных тканях превысит этот допустимый уровень [73].

Естественно, что при этих обстоятельствах особенно важно располагать удобными и чувствительными методами анализа остатков препарата. В соответствии с рекомендованной прописью проводят щелочной гидролиз гомогената, что приводит к образованию несимметричного диметилгидразина, который полностью окисляется до формальдегида с помощью двуокиси селена. Образовавшийся формальдегид отгоняют и количественно определяют на спектрофотометре после взаимодействия с 2-гидразинбензотиазолом [348].

Анцимидол

Анцимидол — относительно новый высокоэффективный ретардантный препарат, содержащий α -циклопропил- α -(4-метоксифенил)-5-пиримидинметанол (см. рис. 35). Чаще всего используется торговое название A-Rest; иногда именуется как EL-531, или Квел. По уровню ретардантной активности в отношении ко многим растениям в сотни раз превосходит ССС или алар [251].

Нашел применение как средство, способствующее получению низкорослых компактных хризантем, лилий и некоторых других цветочных культур. Эффективен как при опрыскивании листьев, так и при внесении в почву. Содержание остатков препарата в растениях и почве может быть проконтролировано при помощи газохроматографического метода [260].

ГИДРАЗИД МАЛЕИНОВОЙ КИСЛОТЫ

Гидразид малеиновой кислоты (ГМК) был впервые синтезирован в конце прошлого века, а его физиологическая активность установлена относительно недавно — в 1949 г. Возможны три таутомерные формы циклического ГМК, причем в кристаллическом состоянии он существует как 1,2-дигидропиридазиндион-3,6 (рис. 38) [73, 120]. Это кристаллическое вещество белого цвета, слабо растворяющееся в воде и органических растворителях. Плавится (с разложением) при 300—310°C. Взаимодействуя со щелочами, ведет себя как одноосновная кислота. Последнее обстоятельство используется при промышленном приготовлении солей, хорошо растворимых в воде и потому удобных для применения. В СССР производится натриевая соль ГМК, неплохо растворяющаяся в воде (до 20%) и представляющая собой кристаллическое вещество белого цвета [27, 120].

Натриевая соль практически нетоксична для теплокровных (LD_{50} для крыс 6900 мг/кг), она неканцерогенна и не обладает кумулятивными свойствами. Благодаря этому препарат можно использовать даже в таких ситуациях, когда нельзя избежать накопления довольно больших его количеств в продуктах растениеводства. Действующими в нашей стране санитарно-гигиеническими нормами допускается присутствие ГМК в съедобных частях овощей и корнеплодов до 14 мг/кг [80, 120].

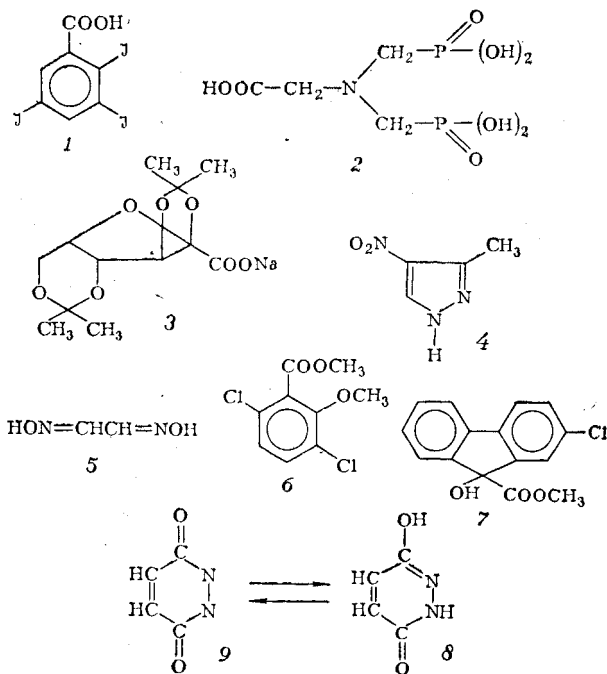


Рис. 38. Синтетические регуляторы роста растений:
 1 — ТИБК; 2 — глифосин; 3 — дикегулак; 4 — релиз; 5 — Пик-офф; 6 — дизугран; 7 — хлорфлуореколметил; 8 — 3-оксипиридазон-6 (ГМК); 9 — 1,2-дигидропиридазиндион-3,6.

Для определения остаточных количеств регулятора в растениях разработан метод, основанный на гидрировании ГМК при помощи едкого натра и цинковой пыли, последующей отгонке образовавшегося гидразина и взаимодействии последнего с р-аминобензальдегидом; о концентрации вещества судят по интенсивности окраски, измеряемой при 455 нм [101].

Получают ГМК достаточно простым способом: либо конденсацией малеинового ангидрида с гидразином, либо взаимодействием малеиновой кислоты с сернистым гидразином [27, 73]. Доступность и относительно низкая стоимость ГМК делают его одним из самых популярных регуляторов роста. В США, например, ГМК продают на сумму, равную стоимости всех других синтетических регуляторов роста [74, 251].

ГМК используется для предуборочной обработки картофеля и овощных культур в целях задержки прорастания и улучшения лежкости клубней, корнеплодов или луковиц [120, 122, 123, 130]. Рекомендуется применять регулятор роста в дозах 2—2,5 кг/га за 12—15 дней до уборки урожая, но обязательно в то время, когда листья остаются зелеными, способными поглощать и транспортировать вещество в запасающие органы [8, 9, 32, 68, 131]. Соблюдение этого условия необходимо потому, что продление покоя хранящихся клубней, корнеплодов и луковиц, торможение их меристематической активности обеспечивается присутствием в растительных тканях достаточных количеств ГМК [124].

Считается, что концентрация ГМК, обеспечивающая торможение физиологических процессов, создается в запасающих органах через 10—15 дней после обработки зеленых листьев [124].

Задерживая прорастание клубней, корнеплодов и луковиц, регулятор существенно уменьшает расход питательных веществ, способствует сохранению высококачественной продукции до конца хранения, и все это вместе взятое делает мероприятие экономически оправданным [68, 120].

При возделывании табака ГМК применяется для вершкования и пасынкования. Если растения обрабатывают 1,0—1,5%-ным раствором ГМК в начале цветения, происходит массовое опадение бутонов и цветков, а также подавление роста пасынков. Тем самым полностью исключаются затраты ручного труда на проведение этих агроприемов. Таким образом, применение регулятора роста позволяет уменьшить затраты труда на выращивание табака, который является одной из самых трудоемких культур.

Одновременно проявляется ряд побочных эффектов ГМК, также имеющих хозяйственное значение. Ускоряется созревание листьев, что позволяет раньше начать и раньше закончить уборку, а это особенно важно для северных табаководческих районов. Во многих случаях обработка способствует некоторому повышению качества табачного сырья. Кроме того, ГМК вызывает гибель паразитирующей на табаке заразики. Применение ГМК для вершкования табака получило широкое распространение в США и в некоторых других странах [251]. Проведенные в нашей стране исследования под-

твердили высокую эффективность этого приема [33, 120].

ГМК способен также тормозить отрастание кустарника в живых изгородях, а также газонных трав, причем опрыскивание этих растений регулятором роста позволяет добиться больше декоративности, чем механической стрижкой или скашиванием. Кроме этого, химическая обработка часто оказывается более экономичной [96, 121].

ГМК легко проникает в ткани листа и довольно быстро перемещается по растению в направлении зон высокой меристематической активности. Метаболизм его в растительных тканях протекает относительно медленно, так что длительное время регулятор остается неизменным, чем объясняется сравнительно высокая продолжительность его действия [124, 246]. Правда, определенная доля ГМК подвергается конъюгированию с углеводами [246] и другими метаболитами растения [102]. Неизменный ГМК может выделяться через корни в почвенный раствор [246], после чего он быстро подвергается деградации под влиянием почвенных микроорганизмов [120].

Физиологическая активность ГМК обуславливается, видимо, главным образом его структурным сходством с урацилом. В соответствии с наиболее распространенной точкой зрения ГМК, будучи антиметаболитом урацила, ингибирует процессы биосинтеза нуклеиновых кислот, что служит причиной прекращения деления клеток в меристемах [5, 41, 69, 120]. В этом, видимо, и заключается основная причина торможения роста побегов или индукция состояния покоя почек под влиянием ГМК, хотя нельзя исключить и других путей реализации физиологической активности этого регулятора роста [120].

ТИБК

2, 3, 5-трийодбензойная кислота (ТИБК) стала применяться как регулятор роста растений с 1967 г. (см. рис. 38). Это белое кристаллическое вещество с температурой плавления 230,8—331,2°C, плохо растворимое в воде и большинстве органических растворителей. Получают его йодированием атраниловой кислоты хлористым йодом с последующим диазотированием образо-

вавшейся при этом 3,5-дйодантраниловой кислоты и заменой диазогрупп на йод. В состав выпускающихся промышленностью препаратов (Флоральтон и Ред-жим-8) входит диметиламинная соль ТИБК, хорошо растворяющаяся в воде [73, 251].

ТИБК может применяться для ослабления периодичности плодоношения яблони. Примерно через 4 недели после начала цветения деревья опрыскивают раствором регулятора (25 мг/л). Такая обработка способствует формированию цветковых почек, обеспечивающих урожай следующего года. Опрыскивание яблони раствором ТИБК вдвое более высокой концентрации весной сразу после распускания листьев приводит к улучшению кроны деревьев, что достигается увеличением угла отклонения веток от скелетных ветвей.

Указанные физиологические эффекты проявляются благодаря способности ТИБК ослаблять апикальное доминирование. Считается вероятным, что регулятор играет роль антиауксина или ингибитора транспорта эндогенного ауксина и гиббереллинов [77, 251].

Физиологическую активность ТИБК пытались использовать также на посевах сои, отдельные сорта которой реагировали на регулятор улучшением плодородия и повышением урожая семян. Однако обработка многих других сортов сои не приводила к ощутимым результатам, поэтому казавшийся вначале перспективным прием так и не получил широкого распространения [290].

ГЛИФОСИН

N,N-бис-(фосфонометил)-глицин, изучавшийся вначале под шифром СР-41845, впоследствии стал называться глифосином или поларисом (см. рис. 38). В качестве регулятора роста глифосин начали изучать в конце 60-х годов нашего столетия, а к середине 70-х годов было организовано промышленное производство этого препарата.

Физиологическая активность глифосина проявляется особенно ярко при обработке сахарного тростника. Предуборочное опрыскивание растений этим препаратом активизирует отток продуктов фотосинтеза из листьев в стебли, благодаря чему содержание сахара в последних повышается на 10—15%.

Механизм действия глифосина изучен слабо. Считается вероятным, что интенсификация оттока углеводов связана с подавлением апикального роста, однако такое объяснение вряд ли можно признать исчерпывающим. Имеются сообщения о том, что глифосин существенно снижает активность инвертазы в тканях стеблей сахарного тростника, но почти не оказывает влияния на фермент в листьях. Возможно, это и служит одной из причин повышения содержания сахарозы в стеблях [182].

Широкому использованию глифосина на плантациях сахарного тростника способствует низкая токсичность препарата для теплокровных: LD₅₀ для крыс при пероральном введении 3900 мг/кг [251, 382].

ДРУГИЕ СИНТЕТИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ

Кроме описанных регуляторов роста, многие другие вещества обладают способностью изменять интенсивность определенных физиологических процессов в целях достижения существенного производственного эффекта.

Появились сообщения о новом средстве ослабления апикального доминирования — 2,3; 4,6 ди-О-изопропилиден-2-кето- α -гулонате (дикегулак) (см. рис. 38). Это вещество рекомендуется применять для пинцировки декоративных растений, а также для задержки отрастания кустарников в живых изгородях при одновременной стимуляции роста боковых побегов [204].

Относительно недавно разработаны два новых средства ускорения созревания плодов, облегчающих их отделение от материнского растения. Это 5-хлор-3-метил-4-нитропиразол (Релиз, АВС-3030) и этандиальдоксим (Пик-офф, CGA-22911) (см. рис. 38). Оба они рекомендованы для предуборочной обработки апельсиновых деревьев, а Пик-офф, кроме того, и для опрыскивания оливковых деревьев [6, 251].

Метилловый эфир 3,6-дихлор-2-метоксибензойной кислоты, называемой обычно Ракуца или Дизугран (см. рис. 38), широко изучается как средство повышения содержания сахаров в стеблях сахарного тростника, в корнях сахарной свеклы, плодах грейпфрута и винограда за счет ускорения оттока продуктов фотосинтеза из листьев [251, 435, 446].

Можно упомянуть также о производных морфактина, из которых производственное значение приобрел метиловый эфир 2-хлор-9-оксифлуорен-9-карбоновой кислоты (хлорфлуореколметил, CF-125, IT-3456) (см. рис. 38). Вещество энергично тормозит рост многих растений, а эта его способность может проявляться при обработке газонов с целью замедления отрастания злаковых трав. В этой ситуации указанный регулятор роста по спектру своей активности напоминает ГМК [418].

* * *

В краткой главе не могли быть приведены сведения о многих других синтетических регуляторах роста растений, которые интенсивно изучаются в последние годы [6, 74]. Исследования в указанной области постоянно расширяются по мере того, как значение экзогенных регуляторов для современного растениеводства становится все более очевидным [253]. Следует полагать, что в ближайшем будущем этим веществам будет уделяться еще большее внимание, так как их применение способствует повышению производительности труда в сельском хозяйстве.



ПРИМЕНЕНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА В РАСТЕНИЕВОДСТВЕ

Синтетические регуляторы роста растений применяются в сельском хозяйстве немногим более 30 лет, но и за такой сравнительно короткий период произошло множество событий, имевших очень серьезное значение для развития этой отрасли прикладной фитофизиологии. Ежегодно пополнялся список веществ, способных изменять интенсивность физиологических процессов растений в направлениях, желательных земледельцу, непрерывно расширялись области использования таких веществ, совершенствовались приемы обработки растений. По мере накопления практического опыта, а также получения данных о факторах эффективности регуляторов роста, о механизмах действия, о путях метаболизма в растениях и о разнообразных побочных явлениях, связанных с их использованием, обновлялся ассортимент препаратов, которые стали играть все более важную роль в различных отраслях растениеводства.

Именно в последние годы регуляторы роста стали применяться на многих сельскохозяйственных культурах в больших количествах. Они успешно используются для борьбы с полеганием зерновых культур, для задержки роста молодых побегов плодовых деревьев с целью регулирования плодоношения, для предотвращения прорастания клубней картофеля и во многих других случаях, где с их помощью можно управлять развитием хозяйственно-полезных признаков у растений.

Обработка ССС посевов зерновых культур стала обычным агротехническим приемом во многих странах Европы и в СССР. Широко применяются этрел для ускорения созревания плодов и овощей, повышения сборов латекса у гевеи, глифосин в качестве стимулятора накопления углеводов в стеблях сахарного тростника. В СССР и США на бессемянных сортах винограда приобрел популярность гиббереллин. Особенно эффективно

использование регуляторов роста на зерновых, овощных культурах и в садоводстве, где эти вещества дают возможность интенсифицировать и механизировать многие производственные процессы и т. п.

В настоящей главе рассматриваются разнообразные примеры успешного использования синтетических регуляторов роста в растениеводстве, причем уделено внимание и тем приемам, которые пока не получили общего признания. В ряде случаев речь идет о препаратах, которые мало известны в СССР. По этой причине содержащиеся здесь материалы не должны рассматриваться как рекомендации по практическому применению регуляторов роста; задача этой главы — дать читателю представление о больших возможностях применения этих веществ в целях сохранения и повышения урожая, улучшения его качества.

ПРЕДОТВРАЩЕНИЕ ПОЛЕГАНИЯ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР ПРИ ПОМОЩИ ХЛОРХОЛИНХЛОРИДА

Полегание зерновых культур неизбежно приводит к существенным потерям урожая, особенно в условиях высокой влажности воздуха, обильных летних осадков, применения орошения и высоких доз азотных удобрений. Возделывание длинностебельных высокопродуктивных сортов на плодородных почвах делает проблему еще более острой [109]. Разработка агротехнических мероприятий, направленных на ослабление отрицательных последствий этого крайне нежелательного явления, оказалась трудной задачей.

Создание высокоурожайных короткостебельных устойчивых к полеганию сортов зерновых культур в значительной мере изменило ситуацию, однако во многих земледельческих районах полегание зерновых культур продолжает наносить ущерб урожаю, а уборка полегших посевов связана с большими трудностями и дополнительными затратами средств. Вторым по значению событием, позволившим успешно бороться с полеганием зерновых, стало создание эффективных ретардантов, способных избирательно тормозить рост стебля без ущерба для других физиологических процессов растений, и в первую очередь без снижения урожая зерна.

Одним из наиболее эффективных средств предотвращения полегания зерновых культур явился ССС, широко

кому признанию которого способствовали также его доступность, простота получения, умеренная токсичность для теплокровных, невысокая персистентность в растениях, почве и других объектах окружающей среды.

ССС способен проникать в растения как через листья, так и через корни. Однако данные многочисленных опытов с очевидностью свидетельствовали о том, что для предотвращения полегания зерновых злаковых культур опрыскивание листьев растений гораздо эффективнее, чем внесение ретарданта в почву или допосевная обработка семян этим препаратом [34, 109, 338]. Причины уменьшения эффективности СССР при внесении в почву заключаются в относительно быстрой его деградации с участием микроорганизмов, а также в инаktivации значительной доли регулятора в растительных тканях до того, как его физиологическая активность может реализоваться [303, 337].

Различные зерновые культуры неодинаково реагируют на СССР. Наиболее высокую чувствительность к ретарданту проявляет озимая пшеница, несколько меньшую — яровая пшеница и озимая рожь; ячмень и овес наименее чувствительны к СССР. В соответствии с этим препарат используется как средство предотвращения полегания пшеницы и ржи, но почти не применяется для обработки посевов ячменя и овса. Хотя у ячменя и овса при использовании СССР в максимальной дозе — 4 кг/га на некоторых сортах наблюдается ограничение роста стебля и повышение урожая, эффективность этого препарата как средства предупреждения полегания этих культур в целом пока еще не высокая [113, 337].

Эффективность СССР в посевах ячменя, овса, ржи может быть повышена добавлением к нему антиауксинов, в частности калиевой соли трийодбензойной кислоты, что было использовано при разработке способа борьбы с полеганием этих культур [11, 113].

Эффективность СССР в определенной мере зависит от сортовых особенностей пшеницы или ржи, и самые хорошие результаты дает обработка длинностебельных сортов [34, 109, 139].

Оптимальным временем опрыскивания пшеницы и ржи считают период, когда растения находятся в фазе кущения — начала выхода в трубку, прощупывается первый узел и длина зародышевого колоса не превы-

шает 3 мм [109, 478]. Именно в это время формируются ткани нижних междоузлий стебля, длина клеток которых под действием ретарданта существенно уменьшается [109]. Впоследствии это приводит к уменьшению длины и повышению прочности нижнего междоузлия, что и обуславливает упрочнение всей соломины [109, 327, 337].

По имеющимся данным, опрыскивание растений в более ранние сроки может привести к уменьшению числа колосков в колосе и, следовательно, к некоторому уменьшению урожая зерна. Обработка же в поздние (по сравнению с оптимальными) сроки способна вызывать некоторое уменьшение длины лишь верхних междоузлий, что не сопровождается повышением прочности стебля и не всегда предотвращает полегание [109, 478].

Ретардантное действие ССС усиливается при увеличении дозы от 1 до 8 кг/га; дальнейшее повышение дозировки не дает заметных результатов. Чрезвычайно важно то обстоятельство, что препарат даже в дозе 24 кг/га не обладает фитотоксичностью [109, 111]. Многочисленные эксперименты позволили установить, что для достижения ощутимого хозяйственного эффекта следует применять ССС в дозах не выше 4 кг/га; это ограничение обусловлено нежелательностью накопления излишне больших количеств ретарданта в зерне [110]. При определенных условиях доза ССС может быть даже уменьшена с учетом погодно-климатических условий, степени чувствительности конкретного сорта к препарату и т. д. [337].

Эффективность применения ССС в значительной мере определяется водным и пищевым режимами почвы. Условия, благоприятные для растений, как правило, способствуют проявлению физиологической активности ретарданта. К таким условиям нужно отнести прежде всего достаточное и избыточное увлажнение, а также высокую обеспеченность элементами питания, особенно азотом [337, 478]. Именно по этим причинам ССС оказывается особенно эффективным в северо-западных районах нашей страны, а также повсеместно на орошаемых участках при внесении высоких доз азотных удобрений, где полегание пшеницы и ржи обычно приводит к значительному недобору зерна. В этих условиях обработка ретардантом дает прекрасные результаты. По данным многих советских и зарубежных исследова-

телей, применение ССС на озимой пшенице дает прибавку урожая от 3,3 до 8,7 ц/га (при 42—57 ц/га в контроле) и на яровой пшенице около 3 ц/га (при 22 ц/га в контроле) [3, 139, 156]. ССС может косвенно способствовать получению даже еще более значительной прибавки урожая зерна, поскольку обработка ретардантом делает возможным внесение высоких доз азотных удобрений без повышения склонности растений к полеганию [34, 139].

В наших опытах, проведенных на полях Нечерноземной зоны — в НИИСХЦРНЗ (Немчиновка, Московская область), применение ССС (фирменное название отечественного препарата — тур) обеспечило увеличение урожая на 8 ц/га, а устойчивости к полеганию на 3 балла (табл. 4, рис. 39).

Характер действия ССС на компоненты урожая озимой и яровой пшеницы проявляется в увеличении числа продуктивных боковых побегов, зерен в колосе и некотором уменьшении массы 1000 зерен; индекс урожая (отношение между урожаем зерна и сухой массы растения) увеличивается при обработке ССС [114, 115, 478].

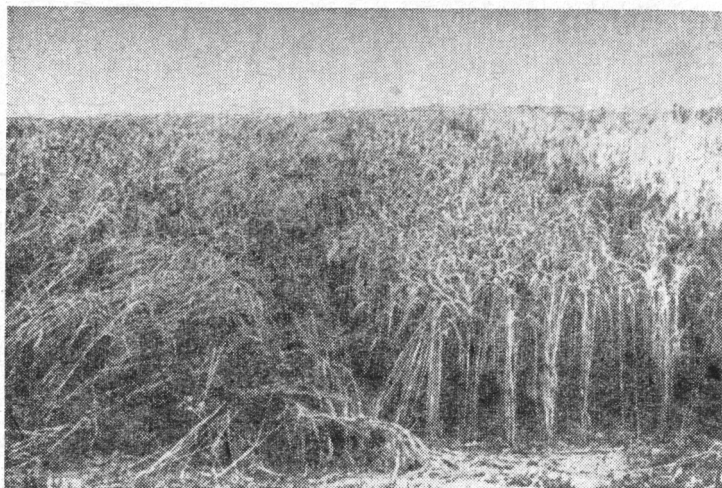


Рис. 39. Пшенично-пырейный гибрид 186 в условиях применения трех поливов и высоких доз азотных удобрений: слева — контроль; справа — опрыскивание ССС (4 кг/га).

4. Влияние ССС на устойчивость к полеганию и урожай озимой пшеницы Мироновская 808 (полевой опыт, 1970 г.)

| Вариант опыта | Урожай зерна, ц/га | Оценка полеглости, баллы, * |
|-------------------------------------------------------|--------------------|-----------------------------|
| 20 т навоза на 1 га + N ₉₅ (контроль) | 31,1 | 2 |
| 20 т навоза на 1 га + N ₉₅ + ССС (2 кг/га) | 39,2 | 5 |
| 20 т навоза на 1 га + N ₉₅ + ССС (4 кг/га) | 38,6 | 5 |

* 1 — балл сплошное полегание; 5 — отсутствие полегания.

Следует заметить, что ССС сам по себе лишь в небольшой степени увеличивает урожай зерна и его положительное влияние в основном обуславливается предотвращением полегания растений, поэтому прибавка урожая бывает тем значительнее, чем сильнее полегание на не обработанных препаратом участках [3, 478]. В результате непосредственного влияния ретарданта на стебель масса соломины обычно несколько уменьшается.

Обработка пшеницы и ржи ССС не ухудшает качество зерна, полученной из него муки и хлеба. При некоторых условиях (например, при орошении на фоне высоких доз азота) может повыситься содержание клейковины в белке, улучшаются и некоторые другие технологические показатели (табл. 5) [114, 115, 139].

5. Влияние ССС на качество зерна и хлеба из озимой пшеницы Мироновская 808 (научно-экспериментальное хозяйство АН СССР «Снегири», Московская область)

| Вариант опыта | Зерно, % | | | Мука | | | | | |
|--------------------------|----------------|------------|------------------|---------------|--------------------------|-----------------------------|-----------------------|-----------------|--------------------------------------|
| | стекловидность | клейковина | содержание белка | клейковина, % | упругость клейковины, мм | растяжимость клейковины, мм | сила муки, эрг | объем хлеба, мл | пористость хлеба по 5-балльной шкале |
| Контроль (без обработки) | 86 | 27,3 | 15,6 | 31,80 | 144 | 51 | 240 · 10 ³ | 510 | 3,3 |
| ССС, 3 кг/га | 85 | 27,4 | 15,4 | 31,00 | 159 | 77 | 344 · 10 ³ | 560 | 3,3 |
| ССС, 4 кг/га | 75 | 27,7 | 15,7 | 34,30 | 167 | 72 | 424 · 10 ³ | 640 | 3,5 |

Опрыскивание ССС в дозе 4 кг/га посевов озимой пшеницы площадью 22 тыс. га в Краснодарском крае

на высокоплодородных черноземных почвах при осенне-зимней подкормке аммиачной селитрой (30 кг/га) предупреждало полегание и повышало урожай на 2—3 ц/га. В 1975 г. опрыскивание посевов Мироновской 808 тур в дозе 2 кг/га (по д.в.) совместно с гербицидом 2,4-Д (2 кг/га по д.в.) на площади 22 500 га в Калининградской области приводило к предупреждению полегания и дополнительному сбору зерна до 6 ц/га [156].

Последствие ССС на зерновых злаках при используемых дозах препарата обычно не проявляется. Морфологические и физиологические параметры, величина и качество урожая поколения пшеницы, выросшего из семян обработанных ССС растений, не отличались от поколения необработанных растений. Уменьшение длины стебля наблюдалось в последующем поколении пшеницы при обработке растений ССС в дозах свыше 30 кг/га [139, 478].

ПОВЫШЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Как уже говорилось, ССС действует на водообмен растений, делая их менее требовательными к воде и более устойчивыми к засухе. Обработанные ССС зерновые злаки обладают рядом свойств, характерных для засухоустойчивых растений: мощно развитая, глубоко проникающая корневая система, низкорослость, уменьшение интенсивности транспирации, повышение оводненности тканей листьев и стебля, уменьшение проницаемости протоплазмы для электролитов и др. Эти свойства появляются как при опрыскивании растений ретардантом, так и при допосевной обработке семян. Последний способ был разработан в СССР и оказался очень удобным для практического использования [34]. Выяснилось, что ретардант, использованный для предпосевной обработки семян, способствует повышению устойчивости растений к неблагоприятным условиям произрастания. Механизм этого влияния не вполне понятен, однако ясно, что достигаемое такой обработкой углубление узла кущения на 0,5—2 см имеет в этом случае важное значение (рис. 40).

Для достижения указанного эффекта семена обрабатывают ССС из расчета 10—25 л 5—15%-ного рас-

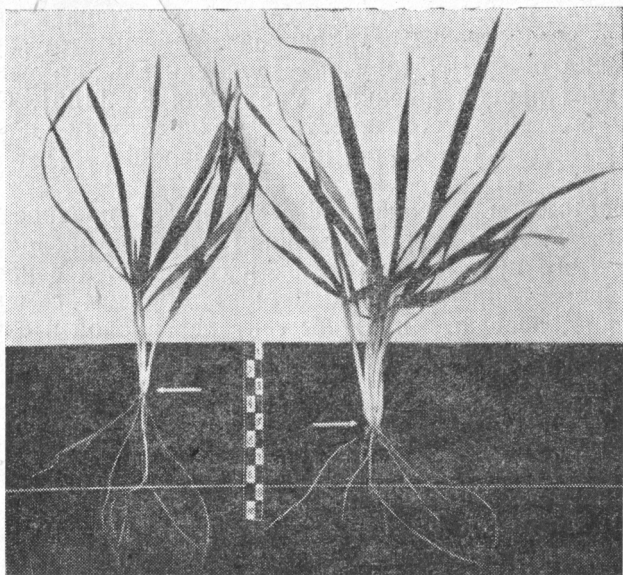


Рис. 40. Растения пшеницы сорта Безостая 1 в период прекращения осенней вегетации:

слева — контроль; *справа* — семена обработаны CCC.

твора на 1 т за 3—5 дней до посева (эту операцию можно совмещать с протравливанием ядохимикатами). Обработанные ретардантом семена высевают несколько ранее принятых в конкретном районе сроков, поскольку появление всходов в этом случае задерживается примерно на 3 дня. Растения из семян, обработанных ретардантом, не теряли способности к фотосинтезу в жестких метеорологических условиях, когда температура на поверхности почвы достигала 55°C , температура воздуха в посевах пшеницы 35°C , относительная влажность воздуха понизилась до 5% [34]. В опытах на станции искусственного климата Института физиологии растений Академии наук СССР у растений пшеницы и ячменя, выросших из семян, обработанных препаратом тур, жароустойчивость повышалась на $2\text{—}3^{\circ}\text{C}$.

Предпосевная полусухая обработка семян CCC заметно повышает устойчивость пшеницы к засухе и зимним холодам, что при определенных обстоятельствах

способствует существенному увеличению урожая зерна. Так, в хозяйствах Свердловской области этот прием обеспечил в 1975 г. получение дополнительного урожая до 4 ц/га яровой пшеницы Уральская 52 [156]. Отмечено повышение устойчивости таких растений к корневым гнилям *Cercospora herpotrichoides* [34, 327, 397].

Простота и высокая эффективность предпосевной обработки семян ССС обусловили широкое распространение этого приема в колхозах и совхозах, и в настоящее время обработанными таким образом семенами ежегодно засевают миллионы гектаров яровой и озимой пшеницы в основном на Украине и в Курганской области [34].

Кроме зерновых злаков, повышение устойчивости к низким температурам под действием ССС зарегистрировано у картофеля и овощных культур.

В полевых опытах, проведенных сотрудниками Института биологии Карельского филиала АН СССР, опрыскивание раствором ССС посадок картофеля повышало устойчивость растений к холоду, что имеет существенное значение для выживания растений во время июньских заморозков [21]. По-видимому, ССС, задерживая рост надземных органов растений, создавая компактные формы куста, тем самым повышает холодостойкость. Однако наличие остаточных количеств ССС в клубнях обработанных ССС растений картофеля требует усовершенствования приемов практического использования ССС на этой культуре [75].

РЕГУЛИРОВАНИЕ ПЛОДОНОШЕНИЯ

Многим породам плодовых деревьев свойственна периодичность плодоношения, которая проявляется в том, что годы высокого и низкого урожая чередуются. Иногда же вслед за годами обильного урожая плоды могут совсем отсутствовать. Это явление обусловлено многими причинами. Одна из них заключается в том, что в благоприятный год цветков и завязей образуется гораздо больше того количества, которое необходимо для обеспечения максимально возможного урожая; эти «избыточные» плодоземельные элементы истощают дерево, что проявляется в уменьшении закладки цветковых почек — основы урожая следующего года. Естественно, что в год

низкого урожая питательные вещества направляются на формирование избыточного числа цветковых почек [77, 170].

Иногда удается сделать плодоношение более регулярным с помощью разнообразных агротехнических мероприятий, детальной обрезки, когда вместе с ненужными ветвями удаляется и часть плодушек, или с помощью так называемой нормировки, то есть ручного удаления цветков и завязей. Но эти способы либо недостаточно надежны, либо очень трудоемки, из-за чего и неприемлемы для современного крупного производства [170].

Тем не менее сама по себе возможность ослабления периодичности плодоношения путем удаления части цветков послужила основанием для разработки методов химического прореживания цветков и завязей. Эта цель оказалась вполне достижимой, исследования первых же лет позволили рекомендовать обработку цветущих деревьев растворами 2,4-динитро-орто-крезолята аммония (ДНОК), солей α -нафтилуксусной кислоты (НУК) или α -нафтилацетамида (НААм) [7, 19, 99].

Указанные вещества с успехом применялись на протяжении ряда лет. Физиологическая сущность действия этих веществ неодинакова, а вследствие этого различаются и способы их использования. Так, ДНОК за счет контактного действия повреждает пыльцу и рыльца пестиков, поэтому чувствительность к нему проявляют раскрывшиеся, но еще не оплодотворенные цветки. Следовательно, эффективность ДНОК в очень большой мере зависит от точности выбора времени обработки [252].

В отличие от ДНОК соли α -нафтилуксусной кислоты и α -нафтилацетамид в концентрациях 0,001—0,005% могут применяться на протяжении гораздо более длительного времени: от полного цветения до опадения лепестков и даже спустя 1—2 недели после него. Это означает, что опрыскивание можно проводить после того как будет выяснено действительное количество завязей. Физиологическая активность производных α -нафтилуксусной кислоты, по-видимому, обусловлена их способностью интенсифицировать биосинтез этилена, играющего важную роль в опадении органов растений. Вполне понятно, что как только стал доступен этрел, являющийся донором больших количеств экзогенного

этилена, сразу же была исследована возможность его применения для прореживания цветков и завязей.

Выяснено, что этрел в концентрации 0,2—2,0 г/л способен вызвать опадение и цветков и завязей, причем обработка препаратом может проводиться и в момент цветения, и через 1—2 недели после опадения лепестков. Этрел совершенно не повреждает листья, в то время как НУК может вызвать их эпинастию, что производит неблагоприятное впечатление, хотя и не ведет к отрицательным последствиям [252].

Нужно отметить также высокую эффективность карбарила (1-нафтил-N-метилкарбамата), который в виде 0,075%-ного раствора применяют для опрыскивания яблони через 7—10 дней после того, как опадает примерно 80% лепестков [466].

На химическое прореживание не все сорта яблони реагируют одинаково, поэтому крупномасштабной обработке должны предшествовать опыты с небольшим числом деревьев. Важно, что те препараты, которые применяют для прореживания цветков и завязей яблони, могут быть эффективными также по отношению к груше, оливковому дереву, персику (конечно, при некотором изменении доз и сроков обработки). Например, опрыскивание деревьев персика раствором этрела (30—150 мг/л) рекомендуют проводить в период так называемого цитокинеза — длящегося примерно четыре дня процесса формирования клеточной организации эндосперма [77].

Своевременно проведенное химическое прореживание цветков и завязей способствует уменьшению числа плодов на дереве и соответствующему увеличению их размеров. Но главный результат заключается в том, что опрыснутые деревья закладывают больше цветковых почек, благодаря чему плодоношение становится более регулярным. Так, при обработке деревьев яблони сорта Серинка через 5—10 дней после начала цветения урожай яблок с дерева на следующий год составил 37 кг, а в контроле (без обработки) — 2 кг. И даже если в год опрыскивания произойдет некоторое уменьшение массы плодов, то суммарный за два года урожай обычно превышает сбор плодов с необработанных деревьев [138, 147, 170].

В последние годы изучается возможность достижения большей регулярности плодоношения не прорежи-

ванием цветков и завязей, а путем осенней обработки этрелом, которая способна оказывать влияние на завязывание плодов в следующем году [471]. Опыты дали неплохие результаты, но такой прием пока не получил практического применения. Тем не менее сам подход к решению задачи очень интересен.

Своеобразный эффект применения гиббереллина на апельсинах описан в Австралии [183]. Широко распространенный здесь сорт Валенсия характеризуется резко выраженной периодичностью плодоношения. Применяя опрыскивание раствором гиббереллина (25 мг/л) непосредственно перед обильным цветением, удается несколько снизить число плодов в урожайный год и резко повысить в следующий — неурожайный. С помощью этого метода разница между двумя последующими урожаями сократилась с девяти до двух раз, что имеет большое экономическое значение. При этом в целом за два сезона сбор апельсинов увеличивается примерно на 10%.

УМЕНЬШЕНИЕ ОПАДЕНИЯ ПЛОДОВ

Преждевременное опадение плодов может причинить садоводству огромный ущерб. Так, предуборочное опадение может превратить в нестандартную падалицу 30—70% выращенных плодов. Существенное значение может иметь и так называемое июньское опадение завязей, которое часто усиливается случающимися в это время заморозками. Следует сказать, что само понятие июньского опадения относится исключительно к плодовым культурам, выращиваемым в зоне умеренного климата. По всей вероятности, это опадение завязей целесообразно, поскольку таким путем достигается какое-то соответствие между потенциальными возможностями дерева и реальным количеством плодов, остающихся до созревания, однако для современного садоводства такая стихийная регуляция не всегда приемлема [7, 19, 77].

Установлено, что периоды наиболее интенсивного опадения завязей и плодов совпадают с наиболее низким содержанием ауксина в их тканях, поэтому синтетические вещества с ауксинной активностью стали первыми средствами уменьшения опадения. Конечно, размеры опадения плодов определяются не только уровнем

содержания ауксинов, но и обеспеченностью влагой, питательными веществами и т. д.

В случаях, когда июньское опадение может привести к заметному снижению урожая плодов, хорошие результаты может дать опрыскивание деревьев 0,0001—0,001%-ным раствором НУК через 6 недель после оплодотворения завязей. Очень важно, что такая обработка способна ослабить губительное влияние заморозка. Подобные результаты могут быть достигнуты также при помощи 2,4,5-Т или 2,4,5-ТП [7].

Доуборочное опадение плодов доставляет гораздо больше хлопот, поэтому разработке способов его предотвращения всегда уделялось очень серьезное внимание, причем имеется громадный опыт использования регуляторов роста в этих целях.

В 50—60-х годах нашего столетия для предотвращения или ослабления доуборочного опадения плодов применяли 0,0001—0,001%-ные растворы НУК и различных галоидфеноксикислот — 2,4-Д, 2,4,5-Т и 2,4,5-ТП. Было выяснено, что обработку сада нужно проводить в то время, когда опадение плодов только начинается, учитывая при этом, что длительность действия НУК не превышает 1—2 недель, тогда как эффект галоидфеноксикислот может проявляться 3—5 недель [99, 118]. Если во время опрыскивания и в последующий период температура воздуха остается достаточно высокой, эффективность регуляторов повышается. При правильной обработке и благоприятных обстоятельствах применение средств доуборочного опадения плодов давало прекрасные результаты [7, 99].

Одновременно было замечено, что применение указанных веществ иногда может привести к нежелательным последствиям. Во-первых, даже при очень тщательном контроле дозировок не удавалось совершенно исключить возможность частичного повреждения плодовых деревьев галоидфеноксикислотами, обладающими высокой фитотоксичностью. Во-вторых, в некоторых случаях ухудшалась лежкость плодов, обработанных этими веществами [146, 148]. Указанные обстоятельства обусловили изыскание более действенных и безопасных средств предотвращения доуборочного опадения плодов.

В середине 60-х годов нашего столетия выяснилось, что алар может быть очень эффективным средством

предотвращения предуборочного опадения плодов многих садовых культур. По способности уменьшать опадение плодов он не уступал рекомендованным до той поры препаратам, причем сразу же проявились его некоторые несомненные достоинства (табл. 6).

6. Влияние алара на доуборочное опадение плодов яблони сорта Делишес [191]

| Вариант опыта | Доуборочное опадение, % общего урожая (учет через 166—188 дней после цветения) | |
|---------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------|---------|
| | 1964 г. | 1965 г. |
| Контроль (без обработки) | 54 | 47 |
| Алар через 14—20 дней после цветения: | | |
| 1 г/л | — | 11 |
| 2 г/л | 4 | 10 |

Алар не фитотоксичен в тех концентрациях, которые позволяют получить необходимый физиологический эффект (обычно применяют растворы 1,5—3,0 г/л), что выгодно отличает его от галоидфеноксикислот. Обработку аларом можно проводить на протяжении довольно продолжительного периода (чаще всего через 2—4 недели после цветения), что, естественно, упрощает мероприятие. Действует алар настолько долго, что его влияние проявляется при любом реально возможном сроке снятия плодов. Следовательно, не существует опасности, что препарат перестанет действовать раньше, чем начнется уборка урожая. Это обстоятельство может играть и отрицательную роль в случае машинной уборки, так как обработка аларом может существенно понизить эффективность механизированного отряхивания плодов. Однако выход из положения был найден. Оказалось, что, если находящиеся под влиянием алара деревья за 5—7 дней до уборки обработать этрелом, отделение плодов будет существенно облегчено [252].

В качестве средства, предотвращающего предуборочное опадение плодов, алар может использоваться для обработки яблони, груши, персика, сливы, вишни, черной смородины и других плодовых деревьев и ягодных кустарников. Применительно к той или иной культуре изменяются дозы препарата и сроки опрыскивания. Как характерный пример, можно привести результаты

опрыскивания аларом черной смородины через 2 недели после цветения. Плоды этого растения созревают одновременно, поэтому приходится либо перманентно убирать созревшие ягоды, либо смириться с осыпанием значительной их доли [18]. Применение регулятора роста тормозило рост молодых побегов, что способствовало росту ягод. Это обстоятельство в сочетании с устранением осыпания приводило к очень существенному (до 50%) увеличению урожая (табл. 7).

7. Влияние обработки аларом на урожай черной смородины сорта Память Мичурина (в кг с куста) [42]

| Вариант опыта | Однократная обработка, 1973 г. | Двукратная обработка, 1973 г. | Последствие (следующий, 1974 г. после однократной обработки в 1973 г.) |
|--------------------------|--------------------------------|-------------------------------|------------------------------------------------------------------------|
| Контроль (без обработки) | 1,0 | 1,0 | 1,3 |
| Алар: | | | |
| 1 г/л | 1,3 | 1,4 | 1,3 |
| 5 г/л | 1,4 | 1,4 | 1,5 |

Хорошо изучены и побочные результаты обработки плодовых деревьев аларом. Одна группа побочных явлений вытекает из того факта, что указанный регулятор роста представляет собой эффективный ретардант. По этой причине под действием алара замедляется вегетативный рост, укорачиваются побеги и параллельно увеличивается число цветковых почек. Подобные проявления физиологической активности алара представляют большую ценность для современного садоводства.

Другие последствия использования алара следует признать нежелательными. По наблюдению ряда исследователей, применение регулятора может привести к уменьшению размера плодов. И хотя считается, что это, во-первых, происходит далеко не всегда, а во-вторых, размеры указанного эффекта не столь значительны, игнорировать это обстоятельство нельзя [78]. Видимо, необходимо дальнейшее изучение реакции разных сортов плодовых и ягодных культур на алар, уточнение эффективных доз и сроков обработки, после чего перспективы использования этого интересного препарата для предотвращения предуборочного опадения плодов и ягод станут более определенными.

Предотвращение или уменьшение предуборочного опадения плодов и ягод по-прежнему является одной из важных задач, стоящих перед специалистами в области практического использования регуляторов роста растений.

При этом проблема со временем не становится менее острой, поскольку преждевременное опадение плодов сейчас служит препятствием использования машин для уборки урожая.

УСКОРЕНИЕ НАЧАЛА ПЛОДОНОШЕНИЯ

Ускорение перехода плодовых деревьев от ювенильного состояния к плодоносному стало актуальной задачей в связи со всесторонней интенсификацией садоводства. Достижение такого результата оказалось в значительной мере связанным с использованием современных ретардантов — алара и ССС [77].

Ретардантное действие алара имеет особое значение для ускорения перехода молодых деревьев к плодоношению. Именно в этой ситуации наилучшим образом проявляются достоинства ретарданта.

На алар хорошо реагируют молодые яблони [77] и некоторые косточковые породы [372, 451]. Опрыскивание 0,2—0,5% -ным раствором препарата проводят обычно в июне, примерно через 2 недели после окончания цветения, во всяком случае, раньше того, как начинается формирование цветковых почек. Торможение роста побегов, проявляющееся уже в год обработки, остается заметным или даже усиливается в следующем году [30, 95]. При этом уменьшение длины побегов достигается за счет укорачивания междоузлий, а не сокращения их числа, поэтому количество листьев и площадь листовой поверхности остаются неизменными.

Ретардант стимулирует закладку цветковых почек, хотя степень проявления этого эффекта у разных сортов неодинакова [256]. Как правило, весной следующего года цветков и плодов на обработанных аларом растениях образуется гораздо больше, чем в контроле [347].

Таким образом, обработка аларом позволяет ускорить плодоношение молодых садов. Кроме того, благодаря уменьшению длины побегов крона деревьев становится более компактной, а это дает возможность раз-

мещать на той же площади в 2—3 раза больше растений, чем обычно.

Применение алара является очень важным элементом новой интенсивной системы садоводства, которую называют луговым садом. Эта технология, предложенная известным английским садоводом Лакуиллом [347], пока еще не вышла из стадии эксперимента, но исследователи многих стран, в том числе советские ученые, выявляют возможности ее применения в широких масштабах. Эта система хорошо иллюстрирует важную роль регуляторов роста в современном садоводстве.

Луговой сад представляет собой очень плотное насаждение (30—100 тыс. яблонь на гектаре), которое в первый же год опрыскивают 0,15—0,25%-ным раствором алара для индукции цветения уже в следующем году. Даже если используемый сорт может зацвести на второй год без дополнительных воздействий, обработка ретардантом необходима для уменьшения длины побегов. Осенью второго года яблони скашивают на пень, а отрастающие побеги обеспечивают следующий двухгодичный цикл.

Технология такого типа привлекательна потому, что она позволяет избегать затрат ручного труда на обрезку и уборку урожая, то есть на выполнение тех операций, которые в традиционном саду являются самыми трудоемкими. Немалое значение имеет и возможность существенного повышения урожая.

Если в качестве средства ускорения плодоношения яблони, сливы, вишни, черешни, персика алар пока не имеет конкурентов, то груша реагирует на него слабее, чем на ССС. Этот ретардант проникает в растения медленнее и разлагается быстрее, чем алар, отчасти поэтому его применяют в несколько более высоких дозах. Деревья груши обрабатывают ССС в дозе 1 кг/га примерно через 2 недели после окончания цветения, а лучше 0,5 кг/га в указанное время и еще 0,5 кг/га через 3 недели, потому что препарат сохраняется в растительной ткани примерно 6 недель и на протяжении того же времени проявляется его физиологическая активность [27]. ССС индуцирует заложение цветковых почек, но на длину побегов оказывает относительно слабое влияние. Кроме того, в отличие от алара ССС не предотвращает предуборочное опадение плодов, так как не способен, видимо, оказывать влияние на биосинтез этилена.

Во многих научных учреждениях нашей страны получены данные о целесообразности и эффективности применения ССС для ускорения плодоношения и уменьшения размеров деревьев яблони. При этом ССС, хотя и уступает алару, все же довольно активен, благодаря чему названный прием заслуживает дальнейшего всестороннего изучения (табл. 8).

8. Влияние ССС на размеры и структуру кроны 4—5-летних деревьев яблони [49]

| Вариант опыта | Осеннее полосатое | | | | | |
|------------------------------------------|-------------------------------------------------------|---------|-----------------------------|---------|----------------------------------------|---------|
| | площадь листьев, см ² на 1 см длины побега | | объем кроны, м ³ | | площадь проекции кроны, м ² | |
| | 1971 г. | 1972 г. | 1971 г. | 1972 г. | 1971 г. | 1972 г. |
| Контроль (без обработок) | 30,4 | — | 2,75 | 4,40 | 2,39 | 3,86 |
| ССС 0,3 кг/га+0,3 кг/га (через 3 недели) | 34,6 | 52,1 | 1,94 | 3,15 | 1,93 | 2,97 |
| ССС, 1,2 кг/га | 32,5 | 57,4 | 2,02 | 3,25 | 2,03 | 3,01 |
| ССС, 2,4 кг/га | 31,3 | 120,3 | 2,12 | 2,98 | 2,01 | 2,98 |

Продолжение

| Вариант опыта | Антоновка обыкновенная | | | | | |
|------------------------------------------|-------------------------------------------------------|---------|-----------------------------|---------|----------------------------------------|---------|
| | площадь листьев, см ² на 1 см длины побега | | объем кроны, м ³ | | площадь проекции кроны, м ² | |
| | 1971 г. | 1972 г. | 1971 г. | 1972 г. | 1971 г. | 1972 г. |
| Контроль (без обработок) | 14,9 | 15,2 | 1,14 | 1,42 | 1,39 | 1,52 |
| ССС 0,3 кг/га+0,3 кг/га (через 3 недели) | 18,5 | 20,2 | 1,04 | 1,31 | 1,12 | 1,47 |
| ССС, 1,2 кг/га | 16,7 | 19,6 | 0,90 | 1,16 | 1,09 | 1,33 |
| ССС, 2,4 кг/га | 17,0 | 35,4 | 0,80 | 0,95 | 0,92 | 0,96 |

Следует упомянуть о возможности применения в тех же целях 2,4,5-трийодбензойной кислоты (ТИБК). Это соединение, являющееся специфическим ингибитором транспорта ауксинов, а возможно, и гиббереллинов, в некоторых опытах продемонстрировало способность замедлять вегетативный рост и усиливать заложение цветковых почек у яблони [472]. То же самое нужно заме-

тить и по поводу осеннего (послеуборочного) или ранневесеннего применения этрела на яблонях и грушах. Препарат в этом случае тормозит рост побегов и активизирует цветение деревьев [471].

РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА И МЕХАНИЗИРОВАННАЯ УБОРКА ПЛОДОВ

Уборка урожая плодов, особенно ягод, чрезвычайно трудоемкая операция. Считается, что на сбор урожая ягод приходится 60% всех трудовых затрат, связанных с возделыванием ягодных культур.

Сейчас созданы уборочные машины, обеспечивающие вибрацию ствола, благодаря которой достигается отделение плодов и ягод от материнских растений. При одних и тех же режимах работы может быть убрана неодинаковая доля плодов и ягод в зависимости от одновременности созревания, готовности их к опадению. Оказалось, что отделение плодов можно существенно облегчить при помощи этрела, который высвобождает в растительных тканях этилен, способствующий интенсификации процессов старения, созревания, формирования отделительного слоя и т. п. [149, 150, 471].

Предуборочное опрыскивание плодовых деревьев этрелом получило широкое распространение во многих странах. Установлено, что опрыскивание раствором этрела (250—500 мг/л для косточковых пород и 500—750 мг/л для семечковых) нужно проводить за 5—14 дней до предполагаемой даты механизированной уборки. Это позволяет более чем вдвое уменьшить усилие, требующееся для стряхивания плодов.

Этрел делает возможной механизированную уборку таких ягод, которые до последнего времени из-за биологических особенностей растений собирали исключительно вручную. Так обстоит дело, например, с облепихой, ягоды которой являются очень ценным сырьем для фармацевтической промышленности, но из-за колючек и короткой плодоножки представляют собой очень трудный объект для ручного сбора. Примерно то же самое следовало бы сказать и об уборке крыжовника, черноплодной рябины и многих других культур. Препарат применяется при механизированной уборке маслин, бессемянного винограда, персика, черной смородины, цитрусовых, кофе и т. д. [344, 399, 471].

Иногда концентрацию этрела повышают до 1,0—2,0 г/л, иногда снижают до 0,1 г/л, но всегда изменение диктуется сортовыми особенностями, возрастом или габитусом растений, условиями климата, погоды и т. д. Обычно такого рода указания содержатся в рекомендациях, которые разрабатываются для конкретного сельскохозяйственного региона. При разработке подобных рекомендаций, как и при их использовании, учитывают, что превышение дозировки может привести к опадению листьев и вследствие этого к ухудшению цветения в следующем году или к солнечному ожогу терминальных побегов.

Такие нежелательные эффекты не проявляются, если к раствору этрела добавить физиологические аналоги ауксина — НУК или 2,4-Д [471].

Предуборочная обработка этрелом, как правило, приводит к улучшению качества плодов: окраска их интенсифицируется, они быстрее становятся готовыми к потреблению [274]. Этрел, использованный для предуборочного опрыскивания citrusовых, заменяет послеуборочное выдерживание плодов в этиленовых камерах, которое обязательно проводится в районах с влажным климатом, где апельсины и грейпфруты долго остаются зеленоватыми [484].

Существуют и некоторые другие (кроме этрела) физиологически активные препараты, облегчающие механизированную уборку плодов. К ним относится, например, алзол-2-хлорэтил-трис-2(метоксиэтокси)-силан, действующий так же, как и этрел, поскольку он деградирует в растительных тканях с высвобождением этилена. Алзол хорошо зарекомендовал себя при предуборочной обработке оливковых деревьев, облегчая механизированную уборку в большей мере, чем этрел. Этот регулятор в концентрации 3 г/л применяют за 2—3 дня до предполагаемой уборки, так как он трансформируется и проявляет активность быстрее, чем этрел [197, 413].

УСКОРЕНИЕ И ЗАДЕРЖКА СОЗРЕВАНИЯ ПЛОДОВ

Плоды многих растений зачастую приходится убирать, не дожидаясь полного их созревания. Это происходит в случаях, когда культура возделывается на северной границе своего ареала и испытывает недостаток тепла.

Именно так обстоит, например, дело с томатами в средней полосе или с цитрусовыми и хурмой в субтропиках СССР. Кроме того, иногда плоды убирают недозрелыми в предвидении дальних перевозок. Это относится прежде всего к нежным сочным плодам, легко повреждающимся при транспортировке (томаты, персики, сливы, абрикосы, груши, дыни, бананы и т. д.). При этих обстоятельствах возникает необходимость использования средств ускорения или замедления послеуборочного созревания плодов [117].

Приемы, ускоряющие послеуборочное дозревание плодов, были известны в глубокой древности. В Китае, например, твердые груши и хурму окуривали дымом ладана. В Японии было принято выдерживать хурму в бочках из-под рисовой водки. Многие другие народы издавна применяли аналогичные методы обработки недозревших плодов. И только в начале XX века было установлено, что во всех подобных случаях за ускорение созревания плодов ответствен. этилен и некоторые его физиологические аналоги [178, 465].

Выяснение физиологических функций этилена позволило разработать очень эффективные методы ускорения послеуборочного дозревания плодов. Эти методы успешно применяются и до настоящего времени. Вместе с тем создание этрела привело к расширению возможностей управления процессами созревания плодов, поскольку этот препарат, как и некоторые другие соединения, высвобождающие этилен в растительных тканях, эффективен также и при обработке материнских растений [178, 471].

Важное значение имело выяснение того факта, что некоторые экзогенные регуляторы роста, обладающие ауксинной активностью, способны задерживать созревание плодов. Оказалось, что в ряде случаев такой эффект не менее желателен и выгоден, чем ускорение созревания плодов.

Наконец, накопление опыта применения регуляторов роста в садах позволило установить, что часто ускорение или задержка созревания плодов проявляются в качестве побочного эффекта обработок, проводящихся с целью прореживания завязей или предотвращения опадения плодов. Иногда эти побочные явления приобретают серьезное хозяйственное значение, и с ними приходится считаться [465].

Ускорение созревания плодов при помощи послеуборочной обработки регуляторами роста. Технология обработки этиленом плодов, способных дозревать будучи отделенными от материнского растения, в нашей стране детально разработана Ю. В. Ракитиным [117, 119]. Появление этрела внесло существенные изменения в технологию послеуборочной обработки плодов. Оказалось, что кратковременное (на 0,5—3,0 мин) погружение недозревших плодов в раствор этрела дает такой же результат, как и относительно длительное выдерживание их в этиленовой камере. Для обработки бананов рекомендуется раствор этрела 0,5—2,0 г/л, груш — 0,25—1,0 г/л, томатов, дынь — 1,0—4,0 г/л [471].

Таким же образом обрабатывают цитрусовые либо в целях ускорения послеуборочного дозревания, либо для придания полностью сформировавшимся плодам характерной окраски. Последнее имеет особенно большое значение для цитрусовых, выращиваемых в очень влажных районах, из-за чего даже полностью созревшие плоды сохраняют непривлекательную зеленоватую окраску, поэтому нуждаются в «дегрининге», который достигается этиленом или этрелом [265].

Зеленоватые лимоны, апельсины, грейпфруты или мандарины выдерживают в растворе этрела 1 г/л строго определенное время (от 3 с до 10 мин, в зависимости от состояния плодов). Затем в течение 7—10 дней плоды должны находиться в теплом (не ниже 25°C) помещении, после чего они приобретают характерную яркую окраску и могут быть реализованы [471].

Ускорение созревания плодов на растениях. Созревание плодов часто ускоряется под влиянием регуляторов роста, применяющихся для индукции партенокарпии. Так, в результате опрыскивания цветущих томатов растворами 2,4,5-Т, ИУК или 4-хлорфеноксиуксусной кислоты плоды созревают на 1—2 недели раньше обычных сроков, что имеет большое значение для средней полосы и особенно для северных районов возделывания томатов [19, 125, 144]. Даже в том случае, когда регуляторы роста не увеличивают общий урожай плодов, сбор ранних томатов значительно возрастает (рис. 41). Это дает значительный экономический эффект и позволяет обеспечивать население спелыми томатами там, где без применения регуляторов роста зрелые плоды или совсем не удастся получить, или сбор их составляет не-

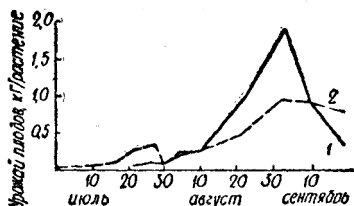


Рис. 41. Динамика созревания томатов на контрольных (1) и обработанных 4Х (2) растениях.

значительную часть общего урожая. Даже в южных районах страны, где все плоды успевают созреть на растении, использование регуляторов роста дает хорошие результаты для получения ранней продукции [144].

Созревание винограда ускоряется после обработки цветущих кистей гиббереллином. Это относится прежде всего к бессемянным сортам и сортам с функционально женским типом цветка, но имеется целый ряд данных, свидетельствующих об ускорении созревания и некоторых семенных сортов винограда [84]. Обработка инжира сорта Калимирна 4-хлорфеноксиуксусной кислотой с целью получения партенокарпических плодов приводит к значительному ускорению их созревания [64].

Обработка растений регуляторами роста в целях уменьшения предуборочного опадения плодов также сопровождается ускорением их созревания. Это неоднократно отмечалось при опрыскивании яблонь раствором НУК. Имеются сведения об ускорении созревания плодов в результате обработки плодовых деревьев косточковых и семечковых пород 0,002—0,004%-ными растворами 2,4,5-Т или 2,4,5-ТП. Заметно уменьшая предуборочное опадение плодов, указанные вещества могут ускорить созревание яблок даже на 2—4 недели. Применение 2,4,5-Т и 2,4,5-ТП в начале затвердевания косточек способствует ускорению созревания косточковых плодов на 1—2 недели [144, 146, 342].

В ряде случаев созревание ускоряется настолько, что происходит чрезмерное размягчение околоплодника и даже растрескивание плодов под действием регуляторов роста. Во избежание подобных последствий оптимальную дозу регулятора роста предварительно следует уточнять на небольшой группе деревьев.

Если предуборочную обработку деревьев проводить раствором НУК или 2,4,5-ТП совместно с этрелом, созревание будет происходить еще быстрее, а плоды приобретут особенно яркую окраску. Этрел и сам по себе ускоряет созревание плодов, если используется для оп-

рыскивания деревьев за 2 недели до начала уборки [483, 484]. Для яблонь и некоторых других плодовых деревьев концентрация раствора этрела должна составлять 0,25—0,50 г/л [471].

Задержка созревания плодов. При некоторых обстоятельствах задержка созревания плодов желательна, поскольку благодаря ей можно лучше организовать уборку и продлить период реализации продукции. Естественно, достоинства такого приема лучше проявляются в теплых районах, где плоды могут оставаться на растениях какое-то время после обработки.

Установлено, что предуборочное опрыскивание лимонов и апельсинов растворами 2,4-Д существенно замедляет созревание плодов, которые могут долго оставаться на растении зелеными или зеленоватыми. Такие плоды лучше хранятся и менее подвержены заболеваниям, чем необработанные регуляторами роста.

На многих цитрусовых плантациях Калифорнии предуборочное опрыскивание деревьев 0,0008%-ным раствором 2,4-Д получило широкое распространение, и из года в год такая обработка дает устойчивый эффект. Существует мнение, что именно это мероприятие делает Калифорнию постоянным и устойчивым поставщиком лимонов, апельсинов и грейпфрутов на протяжении всего года.

Если цитрусовые не были подвергнуты предуборочной обработке регуляторами роста, ее можно провести и после уборки плодов. Для этого добавляют 0,01—0,1% 2,4-Д в воду, в которой моют плоды, или к восковой эмульсии, которой их покрывают перед закладкой на хранение. В результате пожелтение лимонов задерживается, повышается их лежкость, что позволяет долго хранить плоды и перевозить их на дальние расстояния [7, 234].

Многократно описано успешное применение на цитрусовых гиббереллина, где он способствует (в условиях Калифорнии) задержке созревания, упрочению кожицы, предотвращению загнивания плодов [85].

РЕГУЛИРОВАНИЕ ЦВЕТЕНИЯ

Индукция цветения с помощью физиологически активных веществ давно применяется на ананасных плантациях. Будучи культурой тропического климата, ананас

чрезвычайно чувствителен к понижениям температуры, и жители Азорских островов, которые издавна при похолоданиях окуривали растения дымом, хорошо знали, что при этом стимулируется цветение растений. В начале 30-х годов нашего столетия было выяснено, что такого же результата можно добиться путем обработки ананасов этиленом или ацетиленом. Этот прием в свое время получил довольно широкое распространение на Гавайских островах.

Процесс цветения ананасов обычно растягивается на несколько месяцев. Начавшись у отдельных растений в ноябре, он длится всю зиму. Соответственно на несколько месяцев растягивается и созревание ананасов, что нежелательно, особенно в условиях механизированного производства.

После второй мировой войны стали доступными синтетические физиологические аналоги ауксина, применение которых оказалось эффективным и на ананасах. На Гавайских островах получило распространение опрыскивание плантаций раствором НУК (25 мг/л), а в Пуэрто-Рико — раствором 2,4-Д (5—10 мг/л). Выяснилось, что синтетические физиологические аналоги ауксина активны в данном случае благодаря своей способности резко интенсифицировать биосинтез эндогенного этилена. Поэтому естественно, что с появлением этрела, представляющего собой эффективный донор этилена, ананасные плантации стали одной из первых сфер его практического применения [465, 471].

В настоящее время обработка ананасов этрелом в дозах 1,1—4,5 кг/га стала обязательным элементом агротехники. Результатом использования препарата является одновременное зацветание абсолютно всех растений и на 2—3 недели более раннее созревание плодов. Имеются сообщения о том, что этрел ускоряет также цветение манго и ряда других, в том числе декоративных растений.

Другим интересным примером регуляции цветения может служить применение физиологически активных веществ для изменения соотношения полов у однодомных растений, например у огурца. Практика прежнего времени заключалась в «окуливании» тепличных растений огурца, достигших определенного возраста [82]. Благодаря такой обработке, резко возрастало число женских цветков и соответственно изменялось соотно-

шение женских и мужских цветков. Установлено, что такой эффект обусловлен окисью углерода и другими продуктами горения, которые в данном случае служили физиологическими эквивалентами этилена.

Создание этрела дало возможность изменять соотношение полов у огурца более простым способом, точнее дозировать физиологически активное вещество и обрабатывать им растения не только в теплице, но и в поле (табл. 9). Опрыскивание растений с 1—5 настоящими листьями раствором этрела 125—500 мг/л может привести к тому, что все или почти все образовавшиеся цветки будут женскими. В качестве побочного явления отмечается укорачивание междоузлий.

9. Влияние этрела на соотношение полов и урожай огурца Висконсин SMR 58 [223]

| Вариант опыта | Число цветков на одном растении | | Число плодов на растение | Урожай, т/га |
|--------------------------|---------------------------------|---------|--------------------------|--------------|
| | мужских | женских | | |
| Контроль (без обработки) | 17,8 | 1,1 | 0,8 | 6,1 |
| Этрел: 125 мг/л | 3,2 | 8,0 | 2,5 | 12,0 |
| 240 мг/л | 4,5 | 6,0 | 3,4 | 15,0 |

Этрел способен увеличить ранний сбор или даже общий урожай огурца некоторых сортов [223, 361]. Однако этот препарат особенно большое значение имеет для семеноводства. Дело в том, что сейчас в производстве все более широко используются гибриды огурца, сбор урожая которых может быть полностью механизирован. При гибридизации материнскими являются линии с преимущественно женским типом цветения. Такие линии получают теперь с помощью этрела, который почти исключает необходимость трудоемкого удаления мужских цветков, проводившегося ранее вручную.

Нужно отметить, что многие сорта кабачков реагируют на этрел примерно так же, как огурец [471]

СТИМУЛЯЦИЯ ПЛОДООБРАЗОВАНИЯ И ПАРТЕНОКАРПИИ

Слабое развитие плодов ряда культур, в частности томатов, обуславливается иногда плохой погодой в период цветения, которая затрудняет опыление и оплодотворе-

ние. Создающийся из-за этого дефицит эндогенных регуляторов роста, особенно ауксинов, служит основной причиной мелкоплодности или опадения образовавшихся завязей. То же самое может происходить и с тепличными растениями, если не проводится их опыление.

При указанных обстоятельствах опрыскивание цветущих растений растворами физиологических аналогов ауксина способствует плодообразованию, лучшему развитию плодов, частичной или полной их бессемянности (партенокарпии). Многолетний опыт применения физиологически активных веществ свидетельствует о том, что наиболее подходит для этой цели 4-хлорфеноксиуксусная или β -нафтоксиуксусная кислота в концентрациях 40—50 мг/л. При необходимости используются также 2,4-Д и 2,4,5-Т, которые, однако, отличаются от названных веществ более высокой фитотоксичностью [19, 52, 64, 125, 290].

Наиболее характерный результат обработки томатов физиологическими аналогами ауксина заключается в лучшем развитии первых плодов, образующихся в условиях, не вполне благоприятных для опыления и оплодотворения. Благодаря этому возрастает урожай ранних томатов, и, если даже общий сбор плодов не увеличивается, эффективность применения регуляторов роста оказывается высокой.

Томаты ряда сортов, предназначенных для выращивания в теплице, особенно хорошо реагируют на обработку синтетическими регуляторами роста [125].

β -нафтоксиуксусная кислота в концентрации 42 мг/л используется для улучшения плодообразования у земляники, ягоды которой иногда испытывают недостаток эндогенных ауксинов.

Очень высока эффективность обработки бессемянных сортов винограда гиббереллином. Оказалось, что такие сорта характеризуются недостатком эндогенных гиббереллинов, что служит одной из причин слабого развития бессемянных ягод. Опрыскивание цветущих растений раствором гиббереллина (10—100 мг/л) вызывает разрыхление кистей за счет разрастания осей грозди и плодоножек, а также некоторого уменьшения числа ягод (рис. 42). Все это в сочетании с присутствием экзогенного регулятора роста способствует значительному повышению урожая бессемянных сортов винограда и улучшению качества продукции [85, 290].

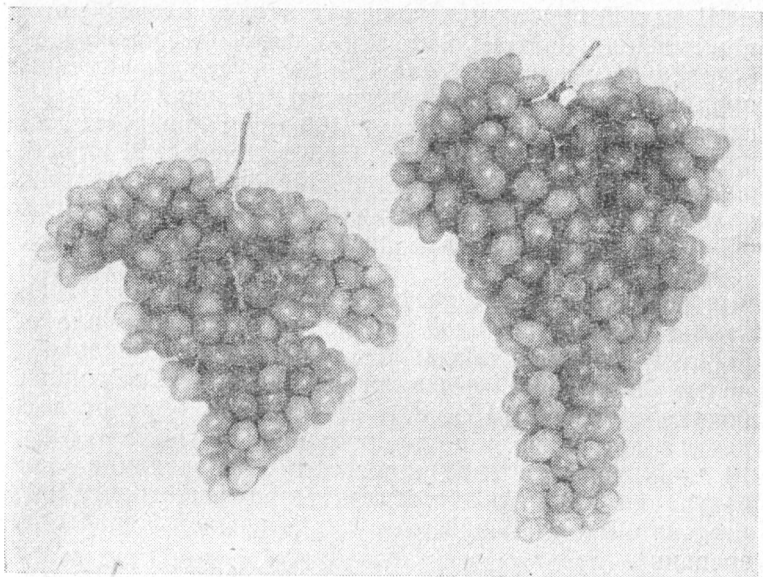


Рис. 42. Влияние обработки гиббереллином в период цветения на виноград сорта Кишмиш белый:
слева — без обработки; *справа* — обработка гиббереллином.

В США (штат Калифорния) широко распространена обработка гиббереллином виноградной лозы сорта Бессемянный Томпсона. Обработка гиббереллином через 10 дней после цветения способствует сильному прореживанию кистей и увеличению размера ягод, что позволяет, в частности, исключить трудоемкую операцию прореживания [84, 85].

Сходный эффект гиббереллин оказывает и на широко распространенные сорта с функционально женским типом цветка (например, Чауш), особенно в неблагоприятных для естественного опыления и оплодотворения условиях. При этом образуются полноценные бессемянные ягоды, исключается трудоемкий прием искусственного опыления.

К числу важных побочных эффектов гиббереллина, применяемого для улучшения оплодотворения у виноградной лозы, следует отнести некоторое уплотнение кожицы ягод и ускорение их созревания [84].

В нашей стране накоплен достаточно большой опыт применения гиббереллина для повышения урожая винограда бессемянных сортов. В Узбекистане применяют опрыскивание в период массового цветения раствором гиббереллина в концентрации 100 мг/л; при расходовании 300 л/га для обработки 1 га требуется 30 г гиббереллина. Основной эффект обработки — увеличение размера ягод в 1,5—2,5 раза и повышение урожая на 50—100%. На несколько дней ускоряется созревание.

На семенных сортах таких устойчивых положительных результатов, как на бессемянных, не получено. Однако в Японии широкое распространение получила обработка гиббереллином растений сорта Делавар с целью получения бессемянных ягод, пользующихся большим спросом [84, 85]. Двукратная обработка соцветий (за 2 недели до цветения) и гроздей (через 10 дней после цветения) раствором гиббереллина в концентрации 100 мг/л обеспечивает получение почти 100% бессемянных ягод; при этом значительно ускоряется созревание.

УПРАВЛЕНИЕ ПОКОЕМ РАСТЕНИЙ

Покой растений или их органов представляет собой эволюционное приспособление к неблагоприятным условиям в разные периоды жизненного цикла или сезона года. В покое резко замедляются процессы обмена веществ, что обусловлено рядом обстоятельств, в частности, значительным повышением содержания АБК и других ингибиторов роста. Это особенно характерно для состояния глубокого покоя, которое сохраняется даже в том случае, если растение (или его органы) будут помещены в благоприятные для роста условия. В состоянии же вынужденного покоя количество эндогенных ингибиторов роста находится на таком невысоком уровне, что рост может возобновиться сразу, как только условия среды будут благоприятствовать этому.

Поскольку глубина покоя зависит от концентрации ингибиторов роста (вернее, от соотношения ингибиторов и других фитогормонов), существует возможность сокращения или увеличения продолжительности этого состояния при помощи экзогенных регуляторов роста. Некоторые такие приемы используются довольно широко и с большим экономическим эффектом.

Прекращение покоя или уменьшение его продолжительности. Регуляторы роста с успехом используются для нарушения покоя клубней картофеля. Необходимость в этом возникает, например, в южных районах нашей страны, где полноценный урожай этой культуры может быть получен при летней посадке, так как в этом случае формирование клубней происходит в относительно благоприятных условиях. Между тем в этих районах практически невозможно сохранить клубни на протяжении почти девяти месяцев, поэтому для летних посадок используют клубни первого весеннего урожая.

Таким образом, летние посадки осуществляются свежееубранными клубнями, которые в этот момент находятся в состоянии глубокого покоя. Оказалось, что покой клубней может быть прерван некоторыми физиологически активными веществами. На первых порах для этих целей пытались применять этиленхлоргидрин, тиомочевину и ряд других веществ. В конце 50-х годов нашего столетия было обнаружено, что наиболее эффективным средством нарушения покоя клубней картофеля является гиббереллин, а сочетание гиббереллина с тиомочевинной дает самые лучшие результаты [84, 136].

Как показали советские исследователи, погружение свежееубранных клубней картофеля на 30 мин в раствор, содержащий 20 г/л тиомочевины и 1 мг/л гиббереллина, приводит к тому, что через 4—5 дней они начинают прорасти, а через 25—30 дней появляются всходы. Рекомендованы смеси и более сложного состава, например 5 мг/л гиббереллина, 2 мг/л янтарной кислоты, 1% тиомочевины и 1% роданистого калия [10].

Для обработки клубней некоторых сортов с относительно глубоким покоем (например, Приекульский ранний) концентрацию гиббереллина в растворе и продолжительность экспозиции рекомендуют увеличивать.

Клубни, предназначенные для летних посадок, должны быть молодыми, убранными в то время, когда ботва остается совсем еще зеленой. На мелких клубнях перед обработкой делают стимулирующие надрезы, а более крупные разрезают. Очень важно обеспечить достаточное увлажнение почвы, в которую высаживают обработанные клубни, так как это является одним из важнейших условий проявления эффекта регуляторов роста.

Картофель проявляет высокую чувствительность к гиббереллину, поэтому на обработку клубней перед лет-

ней посадкой расходуется относительно небольшое количество регулятора — от 0,5 до 10 г/га, в зависимости от сортовых особенностей и глубины покоя клубней [84].

Покой семян ряда растений может быть прерван при помощи этрела. Например, в одном из опытов прорастало лишь 20% свежесобранных семян земляники, а замачивание на протяжении суток в растворах этрела 1; 2,5 и 5 г/л позволило увеличить их всхожесть до 30, 50 и 90% соответственно. Так же реагировали на обработку этрелом семена ряда других растений. Интересно, что этот препарат позволяет резко повысить процент прорастания даже семян стриги (*Striga lutea* Lowr), большая часть которых находится обычно в состоянии очень глубокого покоя, чем и обусловлена трудность борьбы с этим злостным сорняком. Внесение этрела в дозах от 0,01 до 1 г/кг почвы стимулирует появление всходов, которые относительно легко можно уничтожить различными методами. Кроме того, при этом сокращаются запасы семян сорняка в пахотном слое [471].

Если хотят добиться распускания почек или даже цветения растений зимой, когда в зоне умеренного климата они находятся в состоянии глубокого покоя, прибегают к обработке их парами летучих органических соединений. Хорошие результаты может дать, например, этиленхлоргидрин. Растения помещают в герметичную камеру, атмосфера которой насыщена этиленхлоргидрином (5—7 см³ на 0,1 м³ объема). Пребывание сирени, азалии, миндаля, яблони и т. д. в такой камере на протяжении суток при 20°C приводит к распусканию листовых и цветковых почек [136].

Указанный эффект достигается в том случае, когда растения перед обработкой находятся в состоянии глубокого покоя. Если же обрабатывать растения в состоянии вынужденного покоя, этиленхлоргидрин может даже затормозить распускание почек. Для прерывания глубокого покоя растений, кроме этиленхлоргидрина, применяют диэтиловый эфир (30—40 см³ на камеру объемом 100 л), четыреххлористый углерод, дихлорэтан и др.

Подобная обработка требуется и при зимней выгонке цветов, например ландышей, нарциссов, тюльпанов и т. д. Она помогает также выведению из состояния покоя свежесобранных клубнелуковиц гладиолуса с целью

получения очень ранних цветов. Для этого клубнелуковицы 1—4 дня выдерживают в камере с этиленхлоргидрином (3—4 см³ в 1 л объема). Клубнелуковицы тех сортов гладиолусов, которым свойствен очень глубокий покой, обрабатывают этиленхлоргидрином после их выдерживания при пониженных положительных температурах (около 5°C) на протяжении 3—6 недель [136].

В целях ускорения размножения гладиолусов стремятся ускорить прорастание деток, поскольку они находятся в особенно глубоком покое, причем обработка этиленхлоргидрином оказывается эффективной только через 1—3 месяца после уборки [136].

Продление периода покоя. Продление периода покоя клубней корнеплодов, луковиц представляет собой очень важную задачу, поскольку за счет преждевременного их пробуждения теряется большое количество питательных веществ, а качество продукции заметно ухудшается.

В картофелехранилищах средней полосы нашей страны клубни картофеля в марте—апреле начинают прорасть даже при вполне благоприятных условиях хранения. Удаление ростков может осуществляться только вручную, причем эта трудоемкая операция оказывается неэффективной. Применение регуляторов роста для продления состояния покоя клубней оказалось вполне успешным.

Первые попытки использования физиологически активных веществ для удлинения покоя были сделаны в конце 30-х годов нашего столетия, когда выяснилось, что ИУК задерживает прорастание клубней картофеля. В 1939 г. американский ученый Гетри установил, что метиловый эфир α -нафтилуксусной кислоты гораздо более эффективно, чем ИУК, предотвращает прорастание хранящихся клубней картофеля. В нашей стране этот препарат, всесторонне изученный Ю. В. Ракитиным с сотрудниками, получил название М-1. Специально для обработки картофеля промышленностью было налажено производство дуста, содержащего 3,5% метилового эфира ИУК [100, 117, 126, 140].

Рекомендациями предусматривалось опыление клубней дустом М-1 при закладке их в хранилище (3 кг на 1 т картофеля). Обработка давала стабильные результаты, которые выражались в уменьшении потерь массы картофеля и снижении затрат труда на удаление рост-

ков. Это послужило причиной широкого применения указанного средства задержки прорастания [130].

Можно предполагать, что физиологическая активность метилового эфира НУК связана в данном случае с тем, что он активизирует биосинтез этилена, который сам по себе или в сочетании с АБК является фактором торможения деления клеток в глазках клубней.

В нашей стране под руководством Ю. В. Ракитина проведено также изучение эффективности предуборочного опрыскивания картофеля раствором ГМК для увеличения продолжительности хранения клубней. Получены данные, свидетельствующие о высокой активности и перспективности этого регулятора.

Растения картофеля опрыскивают раствором ГМК (2,5 кг/га) за 12—15 дней до начала уборки урожая. Нужно, чтобы ботва в это время была зеленой или только начинала желтеть. Для лучшего проникновения препарата в листья к раствору обязательно добавляют смачиватель. Все оставшееся до уборки время ГМК непрерывно транспортируется в подземные органы, и физиологический эффект прямо зависит от концентрации препарата в клубнях [120, 122, 126, 129, 131].

Под действием ГМК потери клубней при хранении их на протяжении 8—10 месяцев уменьшаются в среднем на 15—16% по сравнению с 30—33% у необработанного контроля. ГМК снижает интенсивность дыхания, подавляет деление клеток, чем и объясняется уменьшение расхода питательных веществ клубней при хранении [68].

Актуальна проблема уменьшения потерь сахара в процессе хранения корнеплодов сахарной свеклы. Дело в том, что хранят их, как правило, в кагатах под открытым небом на протяжении нескольких месяцев. Считают, что за сутки 1 т корнеплодов свеклы теряет примерно 200 г сахарозы в основном за счет дыхания и гидролитического ее расщепления до более простых сахаров [435].

Потери могут быть существенно уменьшены путем предуборочного (за 12—15 дней до уборки) опрыскивания растений раствором ГМК в дозе 2,5 кг/га. Поскольку ГМК задерживает образование ростков, обработанные корнеплоды можно помещать на длительное хранение без обрезки почек, при которой обычно теряется часть сахароносной массы и создаются условия для раз-

вития кагатной гнили. Вообще ГМК уменьшает потери сахарозы примерно вдвое, а это позволяет при необходимости продлить период хранения корнеплодов [124, 157].

ГМК можно применять также для предуборочной обработки столовой и кормовой свеклы, моркови, турнепса, брюквы, репы, редьки, пастернака, петрушки, сельдерея, лука, чеснока и т. п. Во всех этих случаях регулятор роста способствует удлинению состояния покоя корнеплодов или луковиц, сохранению их качества и уменьшению потерь массы [8, 68, 122, 123].

В настоящее время советскими учеными исследуется возможность продления покоя клубней картофеля и корнеплодов сахарной свеклы путем обработки их этирелом при закладке на хранение. Эти эксперименты пока не завершены, однако получены обнадеживающие результаты. Не исключено, что этот прием со временем приобретает серьезное практическое значение.

РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА ПРИ ВЕГЕТАТИВНОМ РАЗМНОЖЕНИИ РАСТЕНИЙ

Садоводы издавна размножали ценные растения черенками, так как это позволяет сохранить их сортовые особенности. Между тем наряду с видами, укореняющимися довольно легко; имеются растения, черенки которых или совсем не укореняются, или укореняются очень плохо. К числу таких трудноукореняющихся растений относятся яблоня, груша, некоторые сорта вишни, слива, черешня, персик, большинство хвойных и орехоплодных, многие декоративные древесные породы и т. д. Размножение таких растений существенно облегчается применением регуляторов роста.

Стеблевые черенки могут быть зелеными (с не полностью одревесневших побегов текущего года) или деревянистыми. В последнем случае важно, чтобы они были взяты с относительно молодых (2—3-летних побегов), так как черенки, взятые со взрослых деревьев, слабо реагируют на обработку регуляторами роста [151].

Черенки, которые заготавливают обычно после листопада и хранят до весны в подвале или под слоем почвы, обрабатывают регуляторами роста непосредственно перед высадкой в питомник. Для этого их связывают в пучки так, чтобы нижние срезы находились на

одном уровне, а затем погружают $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ их длины в раствор регулятора роста. Как правило, черенки должны находиться в растворе тем дольше, чем ниже его концентрация. Черенки тех растений, которые выделяют на поверхность среза смолу или млечный сок, перед обработкой раствором регулятора роста необходимо в течение 2—3 ч выдержать в воде, а затем сделать свежий срез. Эта операция необходима для того, чтобы облегчить проникновение регуляторов в ткани черенка [153].

В качестве регуляторов корнеобразования могут быть использованы многие вещества, обладающие ауксинной активностью, поскольку именно накопление ауксинов является важнейшим фактором дедифференциации клеток и формирования зачатков придаточных корней. Однако применение ряда экзогенных ауксинов связано с определенными трудностями и неудобствами. Например, ИУК, которая, казалось бы, должна быть заведомо эффективна, для обработки черенков обычно не применяют. Дело в том, что в водных растворах, да и в тканях растений она довольно быстро разрушается, поэтому ее концентрацию трудно поддерживать на необходимом уровне [143].

С другой стороны, применения не разрушающихся столь быстро в воде и в растительных тканях 2,4-Д и 2,4-ДМ тоже стараются избегать, но по другой причине. Основная сложность заключается в том, что концентрации, при которых эти препараты ведут себя как стимуляторы корнеобразования, очень близки к тем, при которых проявляется фитотоксичность этих веществ. Понятно, что указанное обстоятельство сильно ограничивает использование 2,4-Д и 2,4-ДМ для улучшения укоренения черенков [143].

Наибольшее же практическое значение имеют те обладающие ауксинной активностью вещества, которые относительно стабильны в растворах и нефитотоксичны. Такими регуляторами являются НУК и особенно ИМК. ИМК получила всеобщее признание как самый эффективный стимулятор корнеобразования.

Рекомендуется погружение черенков на очень короткое время (примерно на 5 с) в водно-спиртовой раствор (1:1), содержащий ИМК в концентрации 2,5—5 г/л. Для обработки особенно трудно укореняющихся растений концентрация ИМК может быть повышена до

8 г/л. Этиловый спирт обеспечивает хорошее проникновение регулятора роста в ткани черенка практически вне зависимости от окружающих условий [151, 290, 466].

Несколько иначе обрабатывают черенки водными растворами регуляторов роста. Обычно концентрация их гораздо ниже, а пребывание черенков в таких растворах гораздо более продолжительно. Это связано с тем, что регуляторы роста из водных растворов проникают в ткани черенка значительно медленнее. Например, деревянистые черенки погружают в раствор ИМК (50—70 мг/л) на 18—24 ч, а зеленые — на 8—12 ч (30—50 мг/л). При этом заботятся о том, чтобы черенки не освещались солнцем, а температура раствора находилась в пределах 20—23°C. Описанный способ обработки черенков, вероятно, не менее эффективен, чем быстрое погружение в водно-спиртовой раствор регулятора [153, 466].

Для стимуляции корнеобразования у черенков, которые не переносят длительного пребывания в воде, можно использовать dust, содержащий регуляторы роста. Если dust приготавливается непосредственно в хозяйстве, к 1 г талька или измельченного древесного угля прибавляют 1—30 мг НУК или ИМК. Нижние части черенков смачивают водой, затем обрабатывают dustом и сразу высаживают в заранее подготовленные лунки. Замечено, что древесный уголь является лучшим наполнителем, чем тальк, поскольку он наряду с выполнением основных своих функций предохраняет черенки от заражения фитопатогенными микроорганизмами.

Кроме стеблевых (деревянистых и зеленых), для вегетативного размножения некоторых плодовых и ягодных культур используют, хотя и значительно реже, корневые и листовые черенки. Укоренение их также улучшается под влиянием стимуляторов корнеобразования. При этом условия обработки листовых черенков не отличаются от тех, которые были описаны для зеленых стеблевых черенков. Для обработки корневых черенков применяют еще более разбавленные растворы и менее продолжительные экспозиции [153].

Правильное применение регуляторов роста повышает процент приживаемости черенков и у легкоукореняющихся пород. При этом корни образуются быстрее и более мощные, чем у черенков, не обработанных стимуляторами. Что касается черенков трудноукореняю-

щихся пород, то их вегетативное размножение без регуляторов роста невозможно, или сопряжено с большими трудностями. По этим причинам применение физиологически активных веществ для размножения садовых растений получило широкое распространение.

Стимуляторы корнеобразования применяют при пересадке сеянцев, саженцев, а также взрослых деревьев и кустарников, что приобретает все более важное значение по мере расширения масштабов озеленительных работ. Регуляторы роста в этом случае способствуют интенсивному образованию или восстановлению молодых корней, которые представляют собой самую активную часть корневой системы, ответственную за обеспечение растения водой и питательными веществами. Благодаря этому ускоряется нормализация всех физиологических процессов у пересаженных растений.

Для достижения необходимого эффекта корни саженцев погружают на 18—24 ч в раствор ИМК или НУК (5—10 мг/л). Обработку проводят при температуре воздуха не ниже 15—20°C, защищая растения от прямого солнечного света. После посадки на постоянное место корнеобитаемую зону поливают раствором регулятора 2—3 раза на протяжении вегетационного периода.

При пересадке взрослых деревьев первую обработку регулятором роста проводят сразу после выкопки перед зашивкой земляного кома в ящик, предназначенный для перевозки. Обрезанные корни, выступающие из земляного кома, смазывают сметанообразной массой, состоящей из смеси равных объемов глины и торфяной крошки, пропитанной водным раствором ИМК или НУК (5—10 мг/л). После посадки в подготовленную яму дерево поливают 40—50 л раствора регулятора указанной концентрации. Такой полив проводят еще 2—3 раза с интервалом в 10—15 дней. Под влиянием регуляторов роста деревья быстрее приживаются на новом месте, быстрее адаптируются к новым условиям, а в дальнейшем характеризуются повышенной интенсивностью роста надземных органов.

РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА В ДЕКОРАТИВНОМ САДОВОДСТВЕ

Выращивание цветов в осенне-зимний период связано с рядом трудностей, вызванных главным образом недостатком света. Так, чрезмерное вытягивание стеблей в

результате удлинения междоузлий существенно снижает ценность цветов. Особенно нежелательно удлинение и связанное с этим ослабление цветоносов, которое резко сокращает продолжительность жизни растений. Оказалось, что современные ретарданты позволяют предотвратить эти отрицательные явления [253].

Хорошо изучено действие ретардантов на гвоздику, тепличная культура которой распространена особенно широко. Растения гвоздики дважды или трижды опрыскивают 0,25%-ным раствором ССС, что приводит к уменьшению и упрочнению цветоноса, некоторому укорочению междоузлий без изменения диаметра цветка. Примерно такие же результаты дает полив субстрата 1%-ным раствором алара. Указанные изменения улучшают внешний вид и продляют жизнь цветка [67].

Регуляторы роста рекомендуется использовать и для обработки срезанных гвоздик. Отечественной промышленностью выпускается предназначенный для этого препарат «Нора», который содержит 0,07% алара и 0,04% оксихинолинсульфата, а также сахарозу. Хранившиеся цветы помещают вначале на 2—3 ч в воду, а потом в раствор «Норы», который способен продлить жизнь срезанных гвоздик до 40 дней [12].

Некоторые сорта хризантем реагируют на алар примерно так же, как гвоздика, поэтому с помощью ретардантов удастся уменьшить рост растений в высоту, уменьшить длину и повысить прочность цветоножки [221, 466].

Для уменьшения роста в высоту нарциссов, тюльпанов, герани можно применить обработку раствором этрела в концентрации 0,03—0,05%. Опрыскивание многих растений (например, азалии, розы, астры, циннии, петунии и др.) раствором этрела более высокой концентрации вызывает подавление апикального роста и способствует образованию многочисленных латеральных побегов [471]. В последние годы созданы многочисленные синтетические регуляторы роста, предназначенные для использования в цветоводстве. При этом новые препараты характеризуются, как правило, более высокой эффективностью и значительно более низким уровнем фитотоксичности.

В развитых странах большие площади заняты декоративными газонами, периодическое скашивание которых требует значительных затрат труда. Опрыскивание

газона весной ГМК в дозах от 3 до 6 кг/га эффективно задерживает рост злаковых трав, что позволяет сократить число скашиваний травостоя. Поскольку при этом кущение растений становится более интенсивным, повышаются декоративные качества газона [96].

ГМК применяется также в качестве средства торможения роста кустарников в живых изгородях. Обычно стрижка живых изгородей проводится на протяжении вегетационного периода многократно, по мере отрастания новых побегов. Это довольно трудоемкое мероприятие постепенно приводит к ухудшению декоративных качеств изгороди, поскольку при стрижке уменьшается облиственность растений и оголяются штамбы. Лучшие результаты дает опрыскивание куста раствором ГМК. Его проводят в самом начале лета, когда кустарники становятся хорошо облиственными. Концентрация раствора ингибитора меняется от 0,25 до 1,5%, в зависимости от образующей изгородь породы. Например, для торможения роста боярышника, бирючины или желтой акации требуется меньшее количество ГМК, чем для обработки кизильника [121, 466].

Обработанная ГМК живая изгородь сохраняет приданную ей форму в течение всего вегетационного периода, растения остаются зелеными и хорошо облиственными. При этом оказывается достаточной однократная стрижка, которую проводят осенью или весной до распускания почек. Таким образом, затраты труда на уход за изгородью сокращаются в несколько раз.

Декоративное садоводство, приобретая все большее значение, становится серьезным потребителем физиологически активных веществ. Не удивительно, что многие новые синтетические регуляторы роста растений раньше всего находят применение именно в этой отрасли растениеводства.

ДРУГИЕ ЭФФЕКТЫ

Ослабление апикального доминирования. У молодых деревьев некоторых сортов яблони очень ярко выражено апикальное доминирование, то есть образование из верхушечных почек сильных побегов, что обуславливает слабую возбудимость боковых почек. Такие деревья имеют длинные скелетные ветви, отходящие от ствола под острым углом, из-за чего формируются непрочные кроны, а плодоношение запаздывает.

Подавить верхушечный рост, а следовательно, ослабить апикальное доминирование, можно путем обработки деревьев раствором 2,3,5-трийодбензойной кислоты (ТИБК), которая тормозит транспорт ауксинов и гиббереллинов. В результате хорошо развиваются боковые побеги, и крона приобретает нужную форму [77].

Иногда в подобных случаях используют 2—3%-ную эмульсию метиловых эфиров жирных кислот ($C_6—C_{12}$), которая вызывает отмирание верхушечной почки, благодаря чему усиливается рост боковых побегов. Опрыскивание, проведенное в июне — начале июля, дает наилучшие результаты. Такое мероприятие может быть эффективным по отношению к яблоне, груше, сливе и ряду других плодовых культур с выраженным апикальным доминированием [466].

Установлено, что обработка растений сои ТИБК также ослабляет апикальное доминирование. Это способствует увеличению числа бобов на растениях, чем достигается существенное повышение урожая и некоторое ускорение созревания семян. Наилучшие результаты дает применение 20—50 г/га ТИБК в начале цветения растений [290].

Несмотря на то, что во многих странах продемонстрирована довольно высокая эффективность ТИБК при обработке сои, указанный прием не получил широкого признания. Дело в том, что многие распространенные сорта сои не реагируют на регулятор роста настолько значительно, чтобы его использование было рентабельным.

Вершкование и пасынкование растений при помощи регуляторов роста. Вершкование и пасынкование являются обязательными агротехническими приемами при возделывании табака. Затраты ручного труда на выполнение этих операций очень высоки, но их удается избежать, если обработать начинающие зацветать растения раствором ГМК. Концентрация раствора регулятора может изменяться от 1,0 до 2,0%, в зависимости от условий погоды, сортовых особенностей и т. п.

Обработка вызывает опадение всех плодозлементов, так что по своему эффекту она равносильна ручному вершкованию. При этом листья опрыснутых растений созревают немного раньше, а качество табачного сырья повышается или, во всяком случае, не снижается. Общий урожай листьев даже несколько увеличивается.

Кроме основного, так сказать ожидаемого эффекта, ГМК вызывает гибель паразитирующей на табаке зарази и повышает устойчивость растений к тле [33].

ГМК настолько хорошо зарекомендовал себя в качестве средства химического вершкования и пасынкования, что в США этот препарат применяется на 90% площадей, занятых табаком всех сорто типов.

Исследователями нашей страны подтверждена высокая эффективность этого приема. Так, в производственных условиях в Молдавской ССР опрыскивание растений табака в фазу начала цветения 2,5%-ным раствором ГМК приводит к прекращению роста пасынков, ускоряет созревание листьев, повышает урожайность на 2—4 ц/га и улучшает качество табачного сырья. Применение ГМК на табаке сортов Иммунный 580, Трапезонд 153, Переможец 153 и другие в Молдавской ССР обеспечивает повышение чистого дохода с гектара более чем на 1000 руб.

Активизация транспорта углеводов. Ко времени уборки свеклы и сахарного тростника эти растения еще имеют большую массу листьев, богатых углеводами. Считают, что интенсификация оттока углеводов могла бы повысить содержание сахарозы в корнях и стеблях на 5—10% [382, 435].

Выяснилось, что такой результат может быть достигнут за счет предуборочной обработки растений синтетическими регуляторами роста. Многолетние исследования дали возможность установить, что наиболее эффективным стимулятором оттока углеводов из листьев сахарного тростника является глифосин. Предуборочная обработка тростника этим препаратом в дозах 2,0—6,4 кг/га позволяет повысить содержание сахара в стеблях почти на 10%. Этот прием нашел применение на плантациях сахарного тростника [382].

Для сахарной свеклы самым эффективным стимулятором оттока углеводов оказалась ракуца. Этот препарат проходит сейчас всестороннее изучение во многих странах, возделывающих сахарную свеклу [435].

Стимуляция выделения латекса. Давно было известно, что при помощи 2,4-Д можно существенно интенсифицировать процесс выделения латекса каучуковыми деревьями.

Когда стало понятно, что многие эффекты физиологических аналогов ауксина обусловлены их способно-

стью активизировать процессы биосинтеза этилена, попытались обрабатывать гевею этим регулятором. Оказалось, что такая обработка предотвращает быструю коагуляцию латекса, благодаря чему надрезы на коре деревьев функционируют дольше, а общий сбор латекса значительно повышается.

Вполне естественно, что с появлением такого эффективного донора этилена, каким является этрел, именно этот препарат попытались использовать для обработки гевеи. Результаты превзошли самые оптимистические ожидания. Под влиянием этрела выделение латекса резко (в несколько раз) возрастало уже через 10 дней после обработки, а затем на протяжении десяти месяцев сбор латекса существенно (на 50—100%) превышал уровень контроля.

В настоящее время обработка гевеи этрелом стала вполне привычным мероприятием, получившим распространение и признание. Его успеху способствуют дешевизна препарата и простота обращения с ним. Применение этрела на каучуковых плантациях дает большой экономический эффект и служит одной из самых ярких иллюстраций важного значения синтетических регуляторов роста для сельского хозяйства [178].

Улучшение качества рассады некоторых овощных культур. Рассада овощных культур часто выращивается при недостаточной освещенности, что в сочетании с большой густотой посева вызывает ее вытягивание. Такие растения плохо переносят пересадку и транспортировку и в конечном счете характеризуются пониженной продуктивностью. Выяснилось, что современные ретарданты позволяют избежать вытягивания рассады и всех связанных с этим нежелательных последствий.

Так, обработка рассады томатов 0,3—0,5%-ным раствором ССС делала ее гораздо более компактной, а это способствует улучшению приживаемости пересаженных растений и существенному повышению урожая, причем наиболее заметно увеличивался сбор ранних томатов. Предотвращая вытягивание рассады, ретардант одновременно повышает устойчивость растений к низким температурам и некоторым заболеваниям [71]. Этот эффект, полезный для овощных культур, возделываемых в средней полосе, может играть особенно важную роль в овощеводстве северных и восточных районов страны.

1. Агнистикова В. Н. Определение гибберелловой кислоты по ростовой реакции проростков. — Сб.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М., «Наука», 1966, с. 93—99.
2. Агнистикова В. Н. Определение природных гиббереллинов в растительных тканях. — Сб.: Рост растений и природные регуляторы. М., «Наука», 1977, с. 89—105.
3. Адамович А. А. Испытание хлорхолинхлорида в посевах яровой пшеницы в условиях Кемеровской области. — «Химия в сельском хозяйстве», 1967, т. 5, № 9, с. 36—37.
4. Бакун Т. В. Влияние ретардантов на рост и развитие однолеток яблони. — Сб.: Плодоводство и ягодоводство нечерноземной полосы. М., «Колос», 1974, т. 7, с. 156—163.
5. Баскаков Ю. А. Алифатические карбоновые кислоты. — Сб.: Химические средства стимуляции и торможения физиологических процессов растений. Итоги науки. Сер. биол. науки, т. 2. Изд. АН СССР, 1958, с. 90—115.
6. Баскаков Ю. А. Новые синтетические регуляторы роста растений и гербициды. — Журн. Всесоюзного хим. о-ва, 1978, т. 23, № 2, с. 149—159.
7. Батджер Л. Применение регуляторов роста для предупреждения предуборочного опадения плодов, задержки распускания листьев и цветков и прореживания цветков и молодых плодов. — Сб.: Регуляторы роста растений в сельском хозяйстве. М., ИЛ, 1958, с. 184—206.
8. Бахрамов А. Б., Колесник А. А. Опыт применения гидразида малеиновой кислоты для предуборочной обработки лука. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 151—158.
9. Бобро М. А., Пилипец Г. В. Применение гидразида малеиновой кислоты в семеноводстве сахарной свеклы. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 168—176.
10. Бойко М. С. Картопля на зрошуваних землях. 2-е изд. Одеса, «Маяк», 1967, 40 с.
11. Бокарев К. С., Прусакова Л. Д., Муравьев С. А., Чижова С. И. Использование регуляторов роста для повышения устойчивости ярового ячменя к полеганию. — Физиология растений, 1977, т. 24, № 5, с. 1078—1084.
12. Бондар И. А., Клявиня Д. Р. Влияние низкой положительной температуры и физиологически активных веществ на интенсивность дыхания и декоративность срезанных цветов ремонтантной гвоздики. — Сб.: Регуляция роста и питание растений. Рига, «Зинатне», 1976, с. 68—72.

13. Боннер Дж. Молекулярная биология развития. М., «Мир», 1967, 179 с.
14. Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М., «Наука», 1964, 272 с.
15. Бутенко Р. Г. Гормональная регуляция дифференцировки растительной клетки в культуре. — В кн.: Рост и гормональная регуляция жизнедеятельности растений. Иркутск, 1974, с. 67—84.
16. Бутенко Р. Г. Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений. XXXV. Тимирязевское чтение. М., 1975, 51 с.
17. Верзилов В. Ф. Регуляторы роста и их применение в растениеводстве. М., «Наука», 1971, 144 с.
18. Верзилов В. Ф., Плотникова Н. В. Применение регуляторов роста для борьбы с ранним осыпанием завязей и предуборочным опадением плодов у черной смородины. — Сб.: Фитогормоны и рост растений. М., «Наука», 1978, с. 75—82.
19. Виттвер С. Управление при помощи регуляторов роста процессами цветения и завязывания плодов. — Сб.: Регуляторы роста растений в сельском хозяйстве. М., ИЛ, 1958, с. 101—129.
20. Власюк Т. А. Биологические элементы в жизнедеятельности растений. Киев, «Наукова Думка», 1969, 516 с.
21. Волкова Р. И. и др. Влияние хлорхолинхлорида на рост, клубнеобразование и устойчивость растений картофеля к заморозкам. — «Физиология растений», 1974, т. 21 № 6, с. 1287—1292.
22. Волынец А. П., Маштаков С. М. Определение фенольных соединений в растительном материале. — Сб.: Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М., «Наука», 1973, с. 39—49.
23. Гамбург К. З. Фитогормоны и клетки. М., «Наука», 1970, 103 с.
24. Гамбург К. З. Биохимия ауксина и его действие на клетки растений. Новосибирск, «Наука», 1976, 271 с.
25. Гамбург К. З., Ошарова Л. М., Кондрашова Н. А. Роль ауксина в регуляции деления клеток. — В кн.: Рост и гормональная регуляция жизнедеятельности растений. Иркутск, 1974, с. 103—140.
26. Гамбург К. З., Рекославская Н. И. Конъюгация как способ инактивации ауксина. — В кн.: Рост растений и природные регуляторы. М., 1977, с. 268—282.
27. Гиллер С. А. и др. Синтез и технология производства препаратов гидразида малеиновой кислоты ГМК-Т и ГМК-На. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 343—350.
28. Григорьева Н. Я. и др. Гиббереллины и родственные им вещества. IV. Гиббереллины и гиббереллиноподобные вещества из листьев *Nicotiana tabacum*. — «Химия природных соединений», 1969, № 4, с. 296—304.
29. Деева В. П., Шелег З. И. Физиология устойчивости сортов растений к гербицидам и ретардантам. Минск, «Наука и техника», 1976, 245 с.
30. Димза И. Я. Реакция молодых яблонь на опрыскивание растворами N',N'' диметилгидразида янтарной кислоты. — Сб.:

Научные основы интенсивного плодоводства. Рига, «Зинатне», 1974, с. 60—78.

31. Дмитриева Н. Н., Липский А. Х. О роли ауксинов и кинетина при индукции делений в сердцевинной паренхиме стебля табака. — «Физиология растений», 1973, т. 20, № 2, с. 339—346.
32. Доля В. С. Применение гидразида малеиновой кислоты для задержки прорастания корнеплодов. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 154—158.
33. Евтушенко Г. А., Елецкий А. И. Возможные пути применения ГМК на культуре табака. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 177—190.
34. Задонцев А. И., Пикуш Г. Р., Гринченко А. Л. Хлорхолинхлорид в растениеводстве. М., «Колос», 1973, 360 с.
35. Запрометов М. Н. Основы биохимии фенольных соединений. М., «Высшая школа», 1974, 213 с.
36. Зединг Г. Ростовые вещества растений. М., 1955, 387 с.
37. Земская В. А. Ауксин-белковые комплексы в растениях. — В кн.: Рост растений и природные регуляторы. М., 1977, с. 257—268.
38. Иванов В. Б. Клеточные основы роста растений. М., «Наука», 1974, 223 с.
39. Иванова И. А., Чайлахян М. Х. Влияние ретарданта СССР (хлорхолинхлорида) на содержание природных гибберелинов у гороха. — Докл. Болгарской АН, 1969, т. 22, № 7, с. 795—798.
40. Игнатьев А. Д. Токсикологическая оценка СССР и сельскохозяйственных культур, выращенных с его применением. — «Химия в сельском хозяйстве», 1967, № 9, с. 37—39.
41. Калинин Ф. Л., Троян В. М. Влияние ГМК на содержание нуклеиновых кислот и других соединений азота в тканях роста сахарной свеклы. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 270—276.
42. Кандейкина В. И., Трушечкин В. Г., Острейко С. А. Изучение корреляций у черной смородины в системе побег—плод—семя в связи с применением препарата ДИМГ. — «С.-х. биология», 1977, т. 12, № 4, с. 553—558.
43. Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М., «Наука», 1974, 253 с.
44. Кефели В. И. и др. Определение биологической активности свободных ауксинов и ингибиторов роста в растительном материале. — В кн.: Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М., 1973, с. 7—27.
45. Кефели В. И., Турецкая Р. Х. Природные ингибиторы роста—основные физиологические аспекты действия. — Сб.: Рост растений и природные регуляторы. М., «Наука», 1977, с. 234—245.
46. Кефели В. И., Чайлахян М. Х. Новые тенденции в учении о регуляторах роста растений. — Успехи современной биологии, 1975, т. 80, № 1 (4), с. 116—127.
47. Кегль Ф. Исследования над растительными ростовыми веществами. — «Успехи химии», 1936, т. 5, № 6, с. 897—905.

48. Книпл Я. С., Кулаева О. Н. Влияние кумарина и синтетических ретардантов роста на синтез РНК и белка в срезанных листьях ячменя в темноте и на свету. — «Физиология растений», 1970, т. 17, № 3, с. 549—557.
49. Колесников В. А., Агафонов Н. В., Иванушкин А. И. Изменение размера и структуры кроны молодых деревьев яблони под действием ретарданта тур. — «Докл. ВАСХНИЛ», 1973, № 7, с. 7—8.
50. Коф Э. М. Методы определения природного ингибитора роста — абсцизовой кислоты. — Сб.: Рост растений и природные регуляторы. М., «Наука», 1977, с. 154—168.
51. Кочанков В. Г. Влияние хлорхлорохинолида и гиббереллина на рост и цветение длиннодневных видов при раздельной и совместной обработке. — Докл. АН СССР, 1971, т. 199, № 2, с. 485—488.
52. Крылов А. В. Стимуляция плодообразования у растений. — Сб.: Итоги науки. Биологические науки, т. 2. Химические средства стимуляции и торможения физиологических процессов растений. М., Изд-во АН СССР, 1958, с. 297—307.
53. Кулаева О. Н. Влияние корней на обмен веществ листьев в связи с проблемой действия на лист кинетина. — «Физиология растений», 1962, т. 9, № 2, с. 229—239.
54. Кулаева О. Н. Определение кининовой активности веществ с помощью биотестов. — В кн.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М., «Наука», 1966, с. 120—134.
55. Кулаева О. Н. Цитокинины, их структура и функция. М., «Наука», 1973, 264 с.
56. Кулаева О. Н. О механизме действия цитокининов. — В кн.: Рост растений и природные регуляторы. М., «Наука», 1977, с. 216—233.
57. Кулаева О. Н. О регуляции экспрессии генов в растительных клетках. — «Физиология растений», 1978, т. 25, № 5, с. 990—1008.
58. Кулаева О. Н., Кузнецов Вл. В., Кузнецов В. В. Индукция цитокинином активности нитратредуктазы в изолированных зародышах. — «Физиология растений», 1976, т. 23, № 6, с. 1255—1264.
59. Кускова З. В. О влиянии гиббереллина на белладонну. — «Физиология растений», 1965, т. 12, № 4, с. 631—637.
60. Курсанов А. Л. О физиологической роли воздушных корней. — «Физиология растений», 1955, т. 2, № 3, с. 271—276.
61. Курсанова А. Л., Кулаева О. Н., Коновалов Ю. Б. О возможности использования кининов для активации созревания и прорастания семян. — «Агрохимия», 1966, № 4, с. 107—114.
62. Курсанов А. Л., Кулаева О. Н., Миколович Т. П. Взаимодействие фитогормонов в их влиянии на рост изолированных семядолей тыквы. — «Физиология растений», 1969, т. 16, № 4, с. 680—686.
63. Курсанов А. Л. и др. Восстановление клеточных структур и обмена веществ желтых листьев под действием 6-бензиламинопурина. — «Физиология растений», 1964, т. 11, № 5, с. 838—847.
64. Лакуилл Л. Партенокарпия, развитие плодов и зависимость этих явлений от регуляторов роста. — Сб.: Регуляторы роста растений в сельском хозяйстве. М., ИЛ, 1958, с. 130—156.

65. Лампетер В. Исследования остаточного хлорхолинхлорида в зерне пшеницы и в организме теплокровных животных. — «Международный с.-х. журнал», 1970, № 4, с. 36—41.
66. Лившиц Н. Д., Кадыров Ч. Ш., Абдуллаев Н. Д. Синтез ароматических и гетероциклических аналогов природного ингибитора роста — абсцизовой кислоты. — «Химия природных соединений», 1978, № 1, с. 63—70.
67. Лиепина И. Э., Якобсоне Г. Э. Влияние хлорхолинхлорида и алара на декоративные и физиологические свойства гвоздики группы Сим. — Сб.: Регуляция роста и питание растений. Рига, «Зинатне», 1976, с. 61—67.
68. Лобанова А. С., Покровская М. З. Удлинение сроков хранения картофеля и овощей при помощи малеиновой кислоты. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 92—101.
69. Лобов В. П. Торможение биосинтеза ДНК гидразидом малеиновой кислоты. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 295—303.
70. Ложникова В. Н., Хлопенкова Л. П., Чайлахян М. Х. Определение природных гиббереллинов в растительных тканях. — В кн.: Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М., «Наука», 1973, с. 50—58.
71. Лубнин В. Ф., Гамбург К. З., Слободчикова З. В. Влияние хлорхолинхлорида на рост и продуктивность рассады томата. — В кн.: Биологические основы овощеводства под пленкой в Восточной Сибири. Иркутск, 1976, с. 53—64.
72. Ляковский М. И., Калинин Ф. Л. Влияние хлорхолинхлорида на формирование стебля озимой пшеницы и ее устойчивость к полеганию. — «Физиология и биохимия культурных растений», 1976, т. 8, № 1, с. 36—53.
73. Мельников Н. Н. Химия и технология пестицидов. М., «Химия», 1974, 766 с.
74. Мельников Н. Н. Синтетические регуляторы роста растений и гербициды. — «Успехи химии», 1976, т. 45, № 8, с. 1473—1504.
75. Мельников Н. Н., Волков А. И., Короткова О. А. Пестициды и окружающая среда. М., «Химия», 1977, 240 с.
76. Меркис А. И. Геотропическая реакция растений. Вильнюс, «Минтис», 1973, 260 с.
77. Метлицкий З. А. Применение регуляторов роста в плодоводстве. — Сб.: Применение физиологически активных веществ в садоводстве. М., «Колос», 1972, с. 3—14.
78. Метлицкий З. А., Гыска М. Н., Торопова Г. Н. Изучение алара на яблоне в Подмосковье. — Сб.: Применение физиологически активных веществ в садоводстве. М., «Колос», 1972, с. 128—137.
79. Метлицкий Л. В., Салькова Е. Г., Марселен П. Биохимические и биофизические аспекты хранения плодов в регулируемой газовой среде. — «Прикладная биохимия и микробиология», 1977, т. 13, № 3, с. 340—350.
80. Методические указания для санитарных врачей по контролю за картофелем и овощами, обработанными в производственных условиях натриевой солью гидразида малеиновой кислоты с целью задержки их прорастания в процессе длитель-

- ного хранения. — Сб. Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 354—357.
81. Микулович Т. П., Хохлова В. А., Кулаева О. Н., Свешникова И. Н. Влияние 6-бензиламинопурина на изолированные семядоли тыквы. — «Физиология растений», 1971, т. 18, № 1, с. 98—106.
 82. Минина Е. Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М., Изд. АН СССР, 1952, 199 с.
 83. Мотес К. Некоторые замечания о цитокининах. — «Физиология растений», 1972, т. 19, № 5, с. 1011—1022.
 84. Муромцев Г. С., Агнистикова В. Н. Гиббереллины и урожай. М., «Колос», 1971, 127 с.
 85. Муромцев Г. С., Агнистикова В. Н. Гормоны растений гиббереллины. М., «Наука», 1973, 270 с.
 86. Муромцев Г. С., Агнистикова В. Н., Дубовая Л. П. Определение гиббереллиноподобных веществ в растениях. — В кн.: Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М., «Наука», 1973, с. 59—62.
 87. Муромцев Г. С. и др. Гиббереллиноподобные вещества в папоротниках и мхах. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1964, № 5, с. 727—734.
 88. Муромцев Г. С., Герасимова Н. М., Коренева В. М. Механизм действия гиббереллинов. — В кн.: Рост растений. Первичные механизмы. М., «Наука», 1978, с. 81—88.
 89. Муромцев Г. С., Глобус Г. А. О приспособительном значении способности к синтезу гиббереллинов для фитопатогенного гриба *Gibberella fujikuroi* (Saw) Wg. — Докл. АН СССР, сер. биол., 1976, т. 226, № 1, с. 204—206.
 90. Муромцев Г. С., Коренева В. М., Герасимова Н. М. Гиббереллины и рост растений. — В кн.: Рост растений и природные регуляторы. М., «Наука», 1977, с. 193—216.
 91. Муромцев Г. С., Лекарева Т. А., Нестюк М. Н. Фотокolorиметрический метод определения концентрации гиббереллинов. — В кн.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М., «Наука», 1966, с. 80—89.
 92. Муромцев Г. С., Пеньков Л. А. Гиббереллины. М., Сельхозиздат, 1962, 231 с.
 93. Муромцев Г. С., Русанова Н. В. Биологический метод определения концентрации гиббереллинов. — В кн.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М., «Наука», 1966, с. 89—93.
 94. Муромцев Г. С., Хрянин В. Н. Некоторые антигиббереллиновые эффекты хлорхолинхлорида. — «Сельскохозяйственная биология», 1974, т. 9, № 1, с. 57—60.
 95. Петерсон Э. К., Сполитис А. К. Влияние синтетических ретардантов на рост и физиологические процессы клоновых яблонь М-1. — Сб.: Регуляция роста и питание растений. Рига, «Зинатне», 1976, с. 54—60.
 96. Петоян С. А. Использование ГМК для задержки роста газонных трав. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 214—219.
 97. Плотникова И. В. О роли природных регуляторов роста в опадении органов у растений. — В кн.: Фитогормоны в процессах роста и развития растений. М., 1974, с. 74—87.

98. Поволоцкая К. Л. Уменьшение предуборочного опадения плодов и влияние препаратов на их созревание и хранение. — Сб.: Итоги науки. Биологические науки. Т. 2. Химические средства стимуляции и торможения физиологических процессов растений. М., Изд. АН СССР, 1958, с. 308—337.
99. Поволоцкая К. Л. Прореживание цветков и задержка цветения плодовых деревьев. — Сб.: Итоги науки. Биологические науки. Т. 2. Химические средства стимуляции и торможения физиологических процессов растений. М., Изд. АН СССР, 1958, с. 398—415.
100. Поволоцкая К. Л. Задержка прорастания картофеля и овощей при хранении. — Сб.: Итоги науки. Биологические науки. Т. 2. Химические средства стимуляции и торможения физиологических процессов растений. М., Изд. АН СССР, 1958, с. 416—448.
101. Поволоцкая К. Л., Калиберная З. В. Микрометод определения остаточных количеств гидразида малеиновой кислоты в растительных тканях. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 303—308.
102. Поволоцкая К. Л., Хованская И. В. О механизме действия и детоксикации гидразида малеиновой кислоты в растениях. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 234—246.
103. Поздова Л. М. Определение абсцизовой кислоты в растительном материале. — Сб.: Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М., «Наука», 1973, с. 90—95.
104. Полевой В. В. и др. Биоэлектрическая реакция отрезков coleoptилей кукурузы на одностороннюю обработку ауксином. — «Физиология растений», 1969, т. 16, № 5, с. 854—860.
105. Полевой В. В., Саламатова Т. С. О механизме действия ауксина на мембранный транспорт ионов водорода. — «Физиология растений», 1975, т. 22, № 3, с. 519—526.
106. Полевой В. В., Саламатова Т. С. Растяжение клеток и функции ауксинов. — В кн.: Рост растений и природные регуляторы. М., 1977, с. 171—192.
107. Полимбетов Ф. А., Богданова Е. Д., Омарова Э. И. Действие регуляторов роста на продуктивность пшеницы. Алма-Ата, «Наука», 1978, 149 с.
108. Прокофьев А. А., Расулов С., Бокарев К. С. Физиологически активные вещества как регуляторы роста и продуктивности хлопчатника. — «Физиология растений», 1977, т. 24, вып. 4, с. 732—737.
109. Прусакова Л. Д. Физиологическое обоснование применения хлорхолинхлорида. — «Химия в сельском хозяйстве», 1967, т. 5, № 9, с. 31—36.
110. Прусакова Л. Д., Игнатьев А. Д., Горшков А. И. Остаточные количества хлорхолинхлорида в пшенице и их токсикологическое значение. — «Химия в сельском хозяйстве», 1971, т. 9, № 6, с. 56—58.
111. Прусакова Л. Д. и др. Опыт применения бромхолинбромида для предупреждения полегания пшеницы. — «Агрохимия», 1966, № 8, с. 117—125.

112. Прусакова Л. Д. и др. О влиянии ретарданта бромхлорид-бромид (ВСВ) на ростовые процессы и устойчивость пшеницы к полеганию. — «Физиология растений», 1967, т. 14, № 1, с. 38—45.
113. Прусакова Л. Д. и др. Повышение устойчивости ярового ячменя к полеганию. — «Агрохимия», 1972, № 11, с. 117—120.
114. Прусакова Л. Д., Чижова С. И., Цуканова Л. Д. Влияние хлорхлоридхлорида на продуктивность и качество зерна озимой пшеницы. — «Химия в сельском хозяйстве», 1969, № 1, с. 40—43.
115. Прусакова Л. Д., Чижова С. И., Цуканова Л. Д. Влияние хлорхлоридхлорида на устойчивость к полеганию, урожай и качество зерна озимой пшеницы. — «Физиология растений», 1970, т. 17, № 5, с. 1094—1101.
116. Ракитин В. Ю. Газохроматографическое определение этилена в растительных объектах. — Сб.: Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М., «Наука», 1973, с. 84—89.
117. Ракитин Ю. В. Ускорение созревания плодов. М., Изд. АН СССР, 1955, 168 с.
118. Ракитин Ю. В. Уменьшение предуборочного опадения плодов у яблони и груши. М., Изд. АН СССР, 1957, 21 с.
119. Ракитин Ю. В. Биологически активные вещества как средства управления жизненными процессами растений. — Сб.: Научные основы защиты урожая. М., Изд. АН СССР, 1963, с. 7—42.
120. Ракитин Ю. В. Гидразид малеиновой кислоты, природа его действия и практическое применение. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 5—39.
121. Ракитин Ю. В., Вакуленко В. В. Гидразид малеиновой кислоты как средство торможения роста кустарников в живых изгородях. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 219—229.
122. Ракитин Ю. В., Гейден Т. М., Гараева К. Г. Гидразид малеиновой кислоты как средство задержки прорастания и повышения лежкости картофеля и овощей. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 56—82.
123. Ракитин Ю. В. и др. Задержка прорастания луковиц репчатого лука при помощи гидразида малеиновой кислоты. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 136—150.
124. Ракитин Ю. В. и др. Гидразид малеиновой кислоты как средство продления периода хранения корнеплодов сахарной свеклы. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 40—55.
125. Ракитин Ю. В., Крылов А. В. Применение стимуляторов роста на культуре помидоров. М., Изд. АН СССР, 1955, 81 с.
126. Ракитин Ю. В., Крылов А. В. Как предупредить прорастание картофеля при хранении и транспортировке. М., Изд. АН СССР, 1957, 11 с.
127. Ракитин Ю. В., Поволоцкая К. Л. Химический микрометод определения этилена. — Сб.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М., «Наука», 1966, с. 66—79.

128. Ракитин Ю. В., Поволоцкая К. Л., Хованская И. В. Комплексометрическое определение этилена. — Сб.: Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М., «Наука», 1973, с. 74—83.
129. Ракитин Ю. В., Поволоцкая К. Л., Хованская И. В. Распределение и передвижение гидразида малеиновой кислоты в растениях. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 281—290.
130. Ракитин Ю. В., Соколов А. В. Развитие агрохимических исследований в СССР. — «Агрохимия», 1977, № 10, с. 3—8.
131. Ракитин Ю. В., Стрельникова Б. Д. Изучение действия гидразида малеиновой кислоты как ингибитора прорастания клубней картофеля. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 102—128.
132. Родионова Н. А. О ферментативном разрушении β -индолуксусной кислоты. — «Успехи современной биологии», 1965, т. 60, № 3, с. 322—331.
133. Рункова Л. В. Окисление ауксинов в растительных тканях. — В кн.: Рост растений и природные регуляторы. М., 1977, с. 245—256.
134. Рыбicka X. и др. Исследование эндогенных цитокининов в семядолях тыквы в связи с особенностями действия на них экзогенных цитокининов. — «Физиология растений», 1977, т. 24, № 2, с. 371—379.
135. Сабинин Д. А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. IX Тимирязевское чтение. М.—Л., Изд. АН СССР, 1949, 48 с.
136. Сатарова Н. А. Выведение растений из состояния покоя. — Сб.: Итоги науки. Биологические науки. Т. 2. Химические средства стимуляции и торможения физиологических процессов растений. М., Изд. АН СССР, 1958, с. 338—355.
137. Ситникова О. А., Гриненко А. А., Силкова Л. Г. Влияние регуляторов роста на развитие корневой системы и на образование клубеньков на корнях кормовых бобов. — Ученые зап. МОПИ, 1967, т. 159, № 3, с. 75—90.
138. Скривеле М. И. Применение физиологически активных веществ для нормирования урожая яблонь в Латвийской ССР. — Сб.: Применение физиологически активных веществ в садоводстве. М., «Колос», 1974, с. 28—34.
139. Смирнская П. П. Устойчивость к полеганию и некоторые морфофизиологические изменения в растениях под влиянием хлорхолинхлорида. — «Физиология и биохимия культурных растений», 1970, т. 2, № 2, с. 216—218.
140. Смит О. Задержка прорастания при помощи регуляторов роста. — Сб.: Регуляторы роста растений в сельском хозяйстве. М., ИЛ, 1958, с. 236—253.
141. Соломина В. Ф. Изменение активности эндогенных цитокининов в период относительного покоя лукович чеснока. — «С.-х. биология», 1976, 11, № 4, с. 571—573.
142. Сполитис А. К., Петерсон Э. К., Гринблате С. Т. Применение регуляторов роста для уменьшения предуборочного опадения плодов в условиях Прибалтики. — Сб.: Применение физиологически активных веществ в садоводстве, вып. 2. М., «Колос», 1974, с. 35—41.

143. Стаутмайтер С. Ускорение корнеобразования при помощи регуляторов роста. — Сб.: Регуляторы роста растений в сельском хозяйстве. М., ИЛ, 1958, с. 75—100.
144. Стьюарт В. Влияние обработки регуляторами роста на зрелость и созревание растений. — Сб.: Регуляторы роста растений в сельском хозяйстве. М., ИЛ, 1958, с. 207—235.
145. Титов А. Ф. Изопероксидазы растений. — «Успехи современной биологии», 1975, т. 80, № 1, с. 102—115.
146. Торопова Г. Н. Влияние предуборочного опрыскивания физиологически активными веществами на опадение и товарные качества яблок. — Сб.: Плодоводство и ягодоводство нечерноземной полосы. М., «Колос», 1971, т. 3, с. 136—143.
147. Торопова Г. Н. Влияние химического прореживания завязей и детальной обрезки на урожай и величину плодов яблони сорта Пепин шафранный. — Сб.: Плодоводство и ягодоводство нечерноземной полосы. М., «Колос», 1975, т. 8, с. 38—45.
148. Торопова Г. Н., Шагина Г. В. Влияние предуборочного опрыскивания физиологически активными веществами на урожайность и качество яблок. — Сб.: Применение физиологически активных веществ в садоводстве. М., «Колос», 1972, с. 145—153.
149. Трушечкин В. Г. Применение регуляторов роста в ягодоводстве. — Сб.: Плодоводство и ягодоводство нечерноземной полосы. М., «Колос», 1973, т. 6, с. 159—167.
150. Трушечкин В. Г. и др. Использование β -хлорэтилфосфоновой кислоты для ослабления прочности прикрепления плодов облепихи и черноплодной рябины в связи с механизированной уборкой. — Сб.: Плодоводство и ягодоводство нечерноземной полосы. М., «Колос», 1973, т. 6, с. 168—173.
151. Турецкая Р. Х. Приемы ускоренного размножения растений путем черенкования. М.—Л., Изд. АН СССР, 1949, 166 с.
152. Турецкая Р. Х. Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. М., 1961, 318 с.
153. Турецкая Р. Х., Поликарпова Ф. Я. Вегетативное размножение растений. М., «Наука», 1968, 94 с.
154. Туркова Н. С., Сабо М. Влияние кинетина на рост и содержание нуклеиновых кислот у интактных растений подсолнечника при различном снабжении азотом. — Сб.: Регуляция роста растений химическими средствами. М., Изд. МГУ, 1970, 17 с.
155. Туркова Н. С., Фролова И. А. Некоторые особенности действия кинетина на растения. — Сб.: Регуляция роста растений химическими средствами. М., Изд. МГУ, 1970, с. 9.
156. Халитов А. Х. Применение тура в земледелии. М., Россельхозиздат, 1976, 35 с.
157. Хачатрян Б. А. Влияние физиологически активных веществ на потери сахарной свеклы при длительном хранении. — Сб.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М., «Наука», 1973, с. 133—136.
158. Холодный Н. Г. Фитогормоны. — Очерки по физиологии гормональных явлений в растительном организме. Киев, 1939, 265 с.
159. Цибуля Л. В., Кулаева О. Н. О роли синтеза РНК и белка в стимуляции роста цитокинином. — «Физиология растений», 1977, т. 24, № 4, с. 738—745.
- 159а. Чайлахян М. Х. Гормональная теория развития растений. М., Изд. АН СССР, 1937, 200 с.

160. Чайлахян М. Х. Факторы генеративного развития растений. XXV Тимирязевское чтение. М., «Наука», 1964, 58 с.
161. Чайлахян М. Х. Действие ретардантов на растения. — «Химия в сельском хозяйстве», 1967, т. 5, № 9, с. 26—30.
162. Чайлахян М. Х. Цветение и фотопериодизм растений. — «Успехи современной биологии», 1970, т. 69, с. 306—318.
163. Чайлахян М. Х. Гормональные регуляторы цветения растений. — «Физиология растений», 1976, т. 23, вып. 6, с. 1160—1173.
164. Чайлахян М. Х. Генетическая и гормональная регуляция роста, цветения и проявления пола у растений. — «Физиология растений», 1978, т. 25, № 5, с. 952—974.
165. Чайлахян М. Х., Бутенко Р. Г., Любарская И. И. Влияние производных нуклеинового обмена на рост и цветение периллы краснолистной. — «Физиология растений», 1961, т. 8, № 1, с. 101—113.
166. Чайлахян М. Х., Некрасова Т. В. Влияние ретарданта ССС и гиббереллина на рост и цветение растений лимона и персика. — Докл. АН СССР, 1969, т. 189, № 4, с. 905—908.
167. Чайлахян М. Х., Саркисова М. М. Динамика природных гиббереллинов у бессемянных и семенных сортов винограда в связи с влиянием гибберелловой кислоты. — «Докл. АН СССР», 1965, т. 165, № 6, с. 1443—1446.
168. Чайлахян М. Х., Хлопенкова Л. Н., Хажакян Х. К. О передвижении гиббереллинов и влиянии их на рост побегов и утолщение стебля в целых растениях. — «Докл. АН СССР», сер. биол., 1974, т. 215, № 2, с. 484—487.
169. Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н. Проявление пола у двудомных растений. — «Докл. АН СССР», 1978, т. 240, № 2, с. 493—496.
170. Чиликина М. И. Применение химических веществ для регулирования плодоношения яблони. М., «Колос», 1965, 135 с.
171. Чкаников Д. И. и др. Накопление абсцизовой кислоты в растениях под влиянием ауксина и гормональных гербицидов. — «Докл. АН СССР», 1978, т. 238, № 5, с. 1260—1263.
172. Чкаников Д. И. и др. Факторы коррелятивного ингибирования. — Сб.: Рост растений. Первичные механизмы. М., «Наука», 1978, с. 75—80.
173. Чкаников Д. И., Соколов М. С. Гербицидное действие 2,4-Д и других галоидфеноксикислот. М., 1973, 215 с.
174. Щербаков В. А., Маштаков С. М. Влияние 2-хлорэтилтриметиламмонийхлорида на содержание гиббереллиноподобных веществ в растениях пшеницы. — «Докл. АН БССР», 1968, т. 12, № 12, с. 1118—1121.
175. Эддикот Ф. Опадение органов растений и регуляторы роста. — Сб.: Регуляторы роста растений в сельском хозяйстве. М., ИЛ, 1958, с. 157—183.
176. Яковлева Л. А., Клячко Н. Л., Кулаева О. Н. Действие 6-бензиламинопурина на включение ^{14}C -лейцина в белок в бесклеточной системе из изолированных семян тыквы. — Молекулярная биология, 1977, т. 11, с. 868—876.
177. Якушкина Н. И., Эрдели Г. С., Чугунова Н. Г. Влияние гиббереллина на процесс фотосинтетического фосфорилирования изолированных хлоропластов. — «Докл. АН СССР», 1967, т. 176, № 1, с. 220—221.

178. Abeles F. B. Ethylene in plant biology. Acad. Press, New York and London, 1973, 302.
179. Adato J., Gazit S., Blumenfeld A. Relationship between changes in abscisic acid and ethylene production during ripening of avocado fruits.—*Aust. J. Plant Physiol.*, 1976, 3, 4, 555—558.
180. Addicott F. T. Physiology of abscission.—*In: Encyclopedia of Plant Physiology*. Berlin, 1965, 15, Pt. 2, 1094—1126.
181. Addicott F. T. Biochemical aspects of the action of abscisic acid.—*In: Plant Growth Substances*, 1970. Ed. by D. J. Carr, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 1972, 272—280.
182. Alexander A. G. Diurnal behavior of sugarcane acid invertase in early-juvenile and early-adult plants treated with Polaris.—*J. Agric. Univ. Puerto Rico*, 1977, 61, 1, 41—48.
183. Anonym. Balancing Valencia yields and quality.—*Rural Research*, 1977, 94, 22—24.
184. Audley B. G., Archer B. L., Runswick M. J. Ethylene production by *Hevea brasiliensis* tissues treated with latex yields stimulatory compounds.—*Ann. Bot.*, 1978, 42, 177, 63—71.
185. Audus L. J., *Plant Growth Substances*, 1959, 553.
186. Baldev B., Lang A., Agatep A. O. Gibberellin production in pea seeds developing in excised pods: effect of growth retardant AMO 1618.—*Science*, 1965, 147, 3654, 155—156.
187. Barendse G. W. M. Biosynthesis, metabolism, transport and distribution of gibberellins.—*In: Gibberellins and Plant Growth*. Ed. H. N. Krishnamoorthy, Harvana Agr. Univ. Hissar, New Delhi, 1975, 65—89.
188. Barlow P. W. The effect of ethylene on root meristems of *Pisum sativum* and *Zea mays*.—*Planta*, 1976, 131, 3, 235—243.
189. Barnes M. F., Light E. N., Lang A. The action of plant growth retardants on terpenoid biosynthesis. Inhibition of gibberellic-acid production in *Fusarium moniliforme* by CCC and AMO—1618, action of these retardants on sterol biosynthesis.—*Planta*, 1969, 88, 2, 172—182.
190. Basak S., Basu P. S., Biswas B. B. Inhibition of transcription by abscisic acid in relation to the binding with DNA.—*In: Proc. of the Symposium on Structural and Functional Aspects of Chromosomes*, Bombay, 1975, 420—431.
191. Batjer L. P., Williams M. W. Effects of N-dimethylamine succinamic acid (alar) on watercone and harvest drop of apples.—*Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1966, 88, 76—79.
192. Bearder J. R. et al. A new gibberellin (A_{45}) from seed of *Pyrus communis* L. (GC—MS, Gibberella fujikuroi; Mutant $B_1=41a$; Microbiological transformation; ent-kaurenoic acid derivatives).—*Tetrahedron Lett.*, 1975, 9, 669—672.
193. Bearder J. R., MacMillan J. Fungal products. Part IX. Gibberellins A_{16} , A_{36} , A_{37} , and A_{41} from *Gibberella fujikuroi*.—*J. Chem. Soc., Ser. C*, 1973, 22, 2824—2830.
194. Beeley L. J., Gaskin P., MacMillan J. Gibberellin A_{43} and other terpenes in endosperm of *Echinocystis macrocarpa*.—*Phytochem.* 1975, 14, 3, 779—783.
195. Beeley L. J., MacMillan J. Partial synthesis of 2-hydroxy-gibberellins; characterisation of two new gibberellins, A_{46} and A_{47} .—*J. Chem. Soc.*, 1976, 9, 1022—1028.

196. Ben-Tal J., Varner J. E. An early response to gibberellic acid not requiring protein synthesis.—*Plant Physiol.*, 1974, **54**, 813—816.
197. Ben-Tal Y., Lavee S. The role of the source of ethylene on the development of an abscission layer in olive pedicels.—*In: Fourth Internat. Congress of Pesticide Chemistry. Abstract*, Zurich, 1978, 111—117.
198. Beyer E. M. $^{14}\text{C}_2\text{H}_4$: Its incorporation and metabolism by pea seedlings under aseptic conditions.—*Plant Physiol.*, 1975, **56**, 2, 273—278.
199. Beyer E. M. $^{14}\text{C}_2\text{H}_4$: Its incorporation and oxidation to $^{14}\text{CO}_2$ by cut carnations.—*Plant Physiol.*, 1977, **60**, 2, 203—206.
200. Beyer E. M., Morgan P. W. Abscission. The role of ethylene modification of auxin transport.—*Plant Physiol.*, 1971, **48**, 2, 208—212.
201. Bier H., von Dedek W. Zur Frage des Abbaues von ^{15}N - ^{14}C -Chlorcholinchlorid (CCC) in höheren Pflanzen.—*Biochem. und Physiol. Pflanzen*, 1970, **161**, 403—410.
202. Binks R., MacMillan J., Pryce R. J. Plant hormones. VIII. Combined gas chromatography-mass spectrometry of the methyl esters of Gibberellins A_1 to A_{24} and their trimethylsilyl ethers.—*Phytochem.*, 1969, **8**, 1, 271—284.
203. Bittner S. et al. Synthesis and biological effects of aromatic analogs of abscisic acid.—*Phytochem.*, 1977, **16**, 8, 1143—1151.
204. Bocio P. F. and de Silva. Some effects of dikegulac on the physiology of whole plants and tissues interactions with plant hormones.—*In: Plant Growth Regulation* (ed. by Pilet P. E.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1977, 189—198.
205. Bohring J. Abbau und Auswaschung von Chlorcholinchlorid bei Weizen.—*Z. Pflanzenernähr. und Bodenkunde*, 1972, **131**, 2, 179—189.
206. Bopp M. Interactions in the regulation of development in lower plants.—*In: Regulation of developmental processes in plants*. Ed. by Gross D., Schütte H. R., Yena, VEB Gustav Fischer Verlag, 1977, 278—297.
207. Borriss H. Regulation of enzyme synthesis in seed germination.—*In: Regulation of developmental processes in plants*. Ed. by Gross D., Schütte H. R., Yena, VEB Gustav Fischer Verlag, 1977, 98—110.
208. Borrow A. et al. Gibberellic acid, a metabolic product of the fungus *Gibberella fujikuroi*: some observations on its production and isolation.—*J. Sci. Food Agr.*, 1955, **6**, 340—348.
209. Bowen M. R., Wareing P. F. The interchange of ^{14}C -kinetin and ^{14}C -gibberellic acid between the bark and xylem of willow.—*Planta*, 1969, **89**, 2, 108—125.
210. Brian P. W. The gibberellins as hormones.—*Internat. Rev. of Cytology*, 1966, **19**, 229—266.
211. Brian P. W., Grove J. F., Mulholland T. P. C. Relationships between structure of growth-promoting activity of the gibberellins and some allied compounds in four test systems.—*Phytochem.*, 1967, **6**, 11, 1975—1999.
212. Brian R. E. An analysis of the effects of gibberellic acid on tomato leaf growth.—*J. Exptl. Bot.*, 1974, **25**, 87, 764—771.

213. Brisker H. E., Goldschmidt E. E., Goren R. Ethylene-induced formation of ABA in citrus peel as related to chloroplast transformation.—*Plant Physiol.*, 1976, 58, 3, 377—379.
214. Bukovac M. J., Nakagawa S. Gibberellin-induced asymmetric growth of apple fruits.—*Hort. Sci.*, 1968, 3, 172—174.
215. Burden R. S., Taylor H. F. Xanthoxin and abscisic acid.—*Pure and Applied Chemistry*, 1976, 47, 2—3, 203—209.
216. Burg S. F. Ethylene in plant growth.—*Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1973, 70, 2, 591—597.
217. Burg S. P., Burg E. A. Molecular requirements for the biological activity of ethylene.—*Plant Physiol.*, 1967, 42, 1, 144—152.
218. Burg S. P. et al. Physiology and mode of action of ethylene.—*Hort. Science*, 1971, 6, 4, 359—364.
219. Burrows W. J., Carr D. J. Effects of flooding the root system of sunflower plants on the cytokinin content in the xylem sap.—*Physiol. Plantarum*, 1969, 22, 6, 1105—1112.
220. Burström H. Influence of iron and gibberellic acid on the light sensitivity of roots.—*Physiol. Plantarum*, 1960, 13, 3, 597—615.
221. Buxton J. W., Gulbert J. R. Effect on N-dimethylamino-succinamic acid (B-nine) on flower longevity and vegetative growth of pot chrysanthemums (*Chrysanthemum morifolium* Ramat).—*Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1967, 91, 645—652.
222. Byers R. E., Barden J. A. Chemical control of vegetative growth and flowering of non-bearing "Delicious" apple trees.—*Hort. Science*, 1976, II, 5, 506—507.
223. Cantliffe D. J., Phatak S. C. Response of cucumber to soil and foliar application of ethephon.—*Hort. Science*, 1976, 9, 5, 465—466.
224. Carlson W. H. et al. Concentration and application time of ancymidol for growth retardation of *Kalanchoe blossfeldiana*. Pollniz. cv. Mace.—*Hort. Science*, 1977, 12, 6, 1—68.
225. Castillodel B., Alvarez-Buills J., Martin-Henduvilla C. J. Absciscic acid studied by fluorescent techniques.—*Ital. J. Biochem.*, 1977, 26, 6, 437—443.
226. Cathey H. M. Physiology of growth retarding chemicals.—*Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1964, 15, 271—302.
227. Cavell B. D. et al. Plant hormones. V. Thin-layer and gas-liquid chromatography of the gibberellins; direct identification of the gibberellins in a crude plant extract by gas-liquid chromatography.—*Phytochem.*, 1967, 6, 6, 867—874.
228. Chen S. S. C. Role of gibberellins in dormancy and seed germination.—*In: Gibberellins and Plant Growth*. Ed. by H. N. Krishnamoorthy, Harvana Agr. Univ. Hissar. New Delhi, 1975, 91—99.
229. Cherry J. H. Hormone action.—*In: The molecular biology of plant cells*. Ed. by H. Smith, Blackwell Scientific Publications, Oxford — London — Edinburgh — Melbourne, 1977, 329—364.
230. Chvojka L., Trévníček M., Lakourilova M. The influence of stimulating doses of 6-benzylaminopurine on awakening apple buds and on their consumption of oxygen.—*Biol. plantarum* (Praha), 1962, 4, 203—206.

231. Chvojka L., Veres K., Kozel J. The effect of kinins on the growth of apple tree buds and on the incorporation of P³².—*Biol. plantarum* (Praha), 1961, 3, 140—147.
232. Cihá A. J., Brenner M. L., Brun W. A. Rapid separation and quantification of abscisic acid from plant tissues using high performance liquid chromatography.—*Plant Physiol.*, 1977, 59, 821—826.
233. Cleland R. Fusaric acid-induced growth and hydrogen ion excretion of *Avena* coleoptiles: relation to auxin responses.—*Planta*, 1976, 128, 3, 201—206.
234. Cogges C. W. Use of growth regulators to delay maturity.—*Acta Hort.*, 1973, 34, part I, 469—472.
235. Cooke R. J., Saunders P. F., Kendrick R. E. Red light induced production of gibberellin-like substances in homogenates of etiolated wheat leaves and in suspension of intact etioplasts.—*Planta*, 1975, 124, 3, 319—328.
- 235a. Coolbaugh R. C., Moore T. C. Localisation of enzymes catalysing kaurene biosynthesis in immature pea seeds.—*Phytochem.*, 1971, 10, 10, 2395—2400.
236. Coombe B. G., Cohen D., Paleg L. G. Barley endosperm bioassay for gibberellins. I. Parameters of the response system. 2. Application of the method.—*Plant Physiol.*, 1967, 42, 1, 105—119.
237. Corcoran M. R. Gibberellin antagonists and antigibberellins.—*In: Gibberellins and Plant Growth*. Ed. H. N. Krishnamoorthy. Harvara Agr. Univ. Hissar, New Delhi, 1975, 289—331.
238. Corcoran M. R., Geissman T. A., Phinney B. O. Tannins as gibberellin antagonists.—*Plant Physiol.*, 1972, 49, 3, 323—330.
239. Coumans M., Ceulemans E., Gaspar T. Dormance stabilises de semences de betterave sucrière. II. Role de l'acide abscissique.—*Physiol. veget.*, 1977, 15, 3, 589—595.
240. Crane J. C. Growth substances in fruit setting and development.—*Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1964, 15, 303—327.
241. Crozier A., Reeve D. R. The application of high performance liquid chromatography to the analysis of plant hormones.—*In: Plant Growth Regulation*. Ed. by P. E. Pilet, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New-York, 1977, 67—76.
242. Davies P. J. Current theories on the mode of action of auxin.—*Bot. Rev.*, 1973, 39, 2, 139—171.
243. Dennis F. G. Apple fruit set: evidence for a specific role of seeds.—*Science*, 1967, 156, 3771, 71—73.
244. Dilley D. R. Hormonal control of fruit ripening.—*Hort. Science*, 1969, 4, 111—114.
245. Domir S. C. Translocation and metabolism of injected maleic hydrazide in silver maple and american sycamore seedlings.—*Physiol. Plant.*, 1978, 42, 4, 387—390.
246. Domir S. C., Foy C. L. A study of ethylene and CO₂ evolution from ethephon in tobacco.—*Pestic. Biochem. and Physiol.*, 1978, 9, 1, 1—8.
247. Domir S. C., Foy C. L. Movement and metabolic fate of ¹⁴C-ethephon in flue-cured tobacco.—*Pestic. Biochem. and Physiol.*, 1978, 9, 1, 9—22.
248. Dörffling K. Recent advances in abscisic acid research.—

- In: Hormonal Regulation in Plant Growth and Development.* Verlag Chemie Weinheim, 1972, 281—295.
249. Dörffling K. Growth.—*Progr. in Bot.* 1976, 38, 149—166.
 250. Dörffling K. et al. Absciscic acid and the after-effect of water stress in stomatal opening potential.—*Z. Pflanzenphysiol.*, 1977, 81, 1, 43—56.
 251. Draber W. Pflanzenwachstumsregulatoren.—*In: Pflanzen-schutz und Schädlingsbekämpfung.* Herausgegeben von K. H. Büchel. George Thieme Verlag, Stuttgart, 1977, 190—196.
 252. Edgerton L. J. Control of abscission of apples with emphasis on thinning and pre-harvest drop.—*Acta Hort.*, 1973, 34, part I, 333—343.
 253. Einert A. E. Economic potential of growth regulators for floriculture and woody ornamentals.—*In: Plant growth regu-lators. Chemical activity, plant responses and economic potential.* Ed. by C. A. Stutte. Advances in Chemistry, series 159, American Chemical Society, Washington, 1977, 72—78.
 254. Engelbrecht L. Cytokinin in den "grünen Inseln" des Herbstlaubes.—*Flora A*, 1968, 159, 208—214.
 255. Engelbrecht L. Cytokinin activity in larval infected lea-ves.—*Biochem. Physiol. Pflanzen*, 1971, 162, 9—27.
 256. Fischer D. V., Looney N. E. Growth, fruiting, and sto-rage response of five cultivars of bearing apple trees to N-dimethylaminosuccinamic acid (alar).—*Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1967, 90, 9—19.
 257. Fletcher R. A. Regulation of leaf and fruit senescence by gibberellic acid.—*In: Gibberellins and Plant Growth.* Ed. by H. N. Krishnamoorthy, Harvana Agr. Univ. Hissar, New Delhi, 1975, 183—188.
 258. Folin O., Ciocalteu V. On tyrosine and tryptophane determinations in proteins.—*J. Biol. Chem.*, 1927, 73, 2, 627—650.
 259. Fosket D. E., Tepfer D. A. Hormonal regulation of growth in cultured plant cells.—*In vitro*, 1978, 14, 1, 63—75.
 260. Frank R., Day E. W. Ancymidol.—*In: Analytical methods for pesticides and plant growth regulators.* Ed. by Zweig. G., VIII. Government regulations, pheromone analysis, additional pesticides. Academic Press, New York—San Francisco—London, 1976, 475—482.
 261. Frear D. S., Swanson H. R. Behavior and fate of (¹⁴C) maleic hydrazide in tobacco plants.—*J. Agric. and Food Chem.*, 1978, 26, 3, 660—666.
 262. Frenkel C., Dyck A. Auxin inhibition of ripening in Bartlett pears.—*Plant Physiol.*, 1973, 51, 1, 6—9.
 263. Friedlander M., Atsmon D., Galun E. Uptake, transport and stability of (¹⁴C) absciscic acid in cucumber following foliar application.—*Plant and Cell Physiol.*, 1976, 17, 5, 965—972.
 264. Frydman V. M., Gaskin P., MacMillan J. Qualita-tive and quantitative analyses at gibberellins through out seed maturation in *Pisum sativum*.—*Planta*, 1974, 118, 123—132.
 265. Fuchs Y., Cohen A. Degreening of citrus fruit with Ethrel (Amchem 66—329).—*J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1969, 94, 6, 617—618.

266. Fukui H. et al. Structures of gibberellins A₃₉, A₄₈, A₄₉ and a new kaurenolide in *Cucurbita pepo* L.—Agric. Biol. Chem., 1977, 41, 1, 181—187.
267. Fukui H., Koshimizu K., Nemori R. Two new gibberellins A₅₀ and A₅₂ in Seeds of *Lagenaria leucantha*.—Agric. Biol. Chem., 1978, 42, 8, 1571—1576.
268. Giaquinta R., Beyer E. ¹⁴C₂H₄: distribution of ¹⁴C—labeled tissue metabolites in pea seedlings.—Plant and Cell Physiol., 1977, 18, 1, 141—148.
269. Gillard D. F., Walton D. C. Absciscic acid metabolism by cellfree preparation from *Echinocystis lobata* liquid endosperm.—Plant Physiol., 1976, 58, 6, 790—795.
270. Gohlke A. F., Tolbert N. E. Effect of 2-chloroethyltrimethylammonium chloride of phosphate absorption and translocation.—Plant Physiol. Suppl., 1962, 37, XII.
271. Goldschmidt E. E., Eilati S. K., Goren E. Increase in ABA-like growth inhibitors and decrease in gibberellin-like substances during ripening and senescence in citrus fruits.—In: Plant Growth Substances 1970. Ed. by D. J. Carr, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 1972, 611—617.
272. Gordon J., Pankratz R. Fluometric determination of gibberellic acid.—J. Agr. Food Chem., 1968, 16, 3, 520—523.
273. Gorham J. Metabolism of lunularic acid in liverworts.—Phytochem., 1977, 16, 7, 915—918.
274. Griggs W. H. et al. Effect of 2-chloroethylphosphonic acid and cycloheximide on abscission and ripening of Bartlett pears.—Hort. Science, 1970, 5, 4, 264—266.
275. Haagen-Smith A. J. et al. Isolation of indoleacetic acid from immature corn kernels.—Am. J. Bot., 1946, 33, 2, 118—119.
276. Halevy A. H., Ashri A., Ben-Tal Y. Peanuts: gibberellin antagonists and genetically controlled differences in growth habit.—Science, 1969, 164, 3886, 1397—1398.
277. Halevy A. H., Simchon, Shillo R. Changes in "free" and two forms of "bound" gibberellins in the various stages of dormancy of *Gladiolus* corms.—In: Proc. 8th Intern. Conf. Plant Growth Substances, Tokyo, 1973. Hirokawa Publ., Cy, Inc. Tokyo, 1974, 273—281.
278. Hall M. A. et al. The role of ethylene in the response of plants to stress.—Pesticide Science, 1977, 8, 3, 217—223.
279. Hanson A. D., Kende H. Methionin metabolism and ethylene biosynthesis in senescent flower tissue of morning glory.—Plant Physiol., 1976, 57, 4, 528—537.
280. Harada H., Nitsch J. P. Isolation of gibberellins A₁, A₃, A₉ and a fourth growth substance from *Althaea rosea* Cav.—Phytochem., 1967, 6, 12, 1695—1703.
281. Hartung W. Der Transport von (2-¹⁴C) —Abscisinäure aus dem Wurzel-System intakter Bohnenkeimlinge in die oberirdischen Teile der Pflanze.—Z. Pflanzenphysiologie, 1977, 83, 1, 81—84.
282. Hartung W., Steigerwald F. Absciscic acid and apical dominance in *Phaseolus coccineus* L.—Planta, 1977, 134, 3, 259—299.
283. Hashimoto T., Tajima M. Structure and synthesis of the growth inhibitors batatasins IV and V and their physiological activities.—Phytochem., 1978, 17, 7, 1179—1184.

284. Hedden P. et al. Metabolism of kaurenoids by *Gibberella fujikuroi* in the presence of the plant growth retardant, N, N, N-trimethyl-1-methyl-(2',6',6'-trimethyl-cyclohex-2'-en-1'-yl) prop-2-enylammonium iodine.—*Phytochem.*, 1977, 16, 12, 1913—1917.
285. Helgeson J. P. The cytokinins.—*Science*, 1968, 161, 974—981.
286. Henderson J. H. M., Graham H. D. A possible mechanism for biological and chemical activity of gibberellic acid.—*Nature*, 1962, 193, 1820, 1055—1056.
287. Hiraga K. et al. Isolation and characterisation of a free gibberellin and glycosyl esters of gibberellins in mature seeds of *Phaseolus vulgaris*.—*Agric. and Biol. Chem.*, 1972, 36, 2, 345—347.
288. Hiron R. W. P., Wright S. T. C. The role of endogenous abscisic acid in the response of plants to stress.—*J. Exp. Botany*, 1973, 24, 81, 789—791.
289. Hsiao A. J., Vidaver W. Induced requirements for gibberellic acid and red light in Grand Rapids lettuce seeds.—*Plant Physiol.*, 1973, 51, 36—40.
290. Huffman C. W. Chemicals to regulate plant growth.—*Chemtech.*, 1972, 2, 8, 505—509.
291. Humphries E. C. The beneficial effect of CCC on wheat yields in dry conditions.—*Euphytica*, 1968, 17, 1, 275—280.
292. Humphries E. C., Wheeler A. W. The effects of kinetin, gibberellic acid, and light on expansion and cell division in leaf disks of dwarf bean (*Phaseolus vulgaris*).—*J. Exp. Bot.*, 1960, 11, 81—85.
293. Hurter J., Manser M., Zimmerli B. A rapid and simple method for the determination of residues of 2-chloroethylphosphonic acid (ethephon) in tomatoes, cherries and apples.—*J. Agr. and Food Chem.*, 1978, 26, 2, 472—475.
294. Ikekawa N., Sumiki Y. Gas chromatographic separation of gibberellins.—*Chem. and Ind.*, 1963, 1728—1729.
295. Ikekawa N., Sumiki Y., Takahashi N. Biochemistry of *Bakanae* fungus LXVII. Determination of nine gibberellins by gas and thin-layer chromatography.—*Proc. Japan. Acad.*, 1963, 39, 507—512.
296. Itai C., Vaadia Y. Kinetin-like activity in root exudate of water-stressed sunflower plants.—*Physiol. plantarum*, 1965, 18, 4, 941—944.
297. Itai C., Vaadia Y. Cytokinin activity in water-stressed shoots.—*Plant Physiol.*, 1971, 47, 87.
298. Itai C. et al. Absciscic acid and guard cells of *Commelina communis* L.—*Nature*, 1978, 271, 5646, 652—653.
299. Jaworski E. C. Consideration in searching for new plant growth regulators.—In: *Plant Growth Regulators. Chemical activity, plant responses and economic potentials* (ed. by C. A. Stutte). *Advances in Chemistry*, series 159, American Chemical Society. Washington, 1977, 3—5.
300. Jerie P. H., Hall M. A. The identification of ethylene oxide as a major metabolite of ethylene in *Vicia faba* L.—*Proc. Roy. Soc. B., London*, 1978, 200, 1138, 87—94.
301. Jones W. W., Coggins C. W., Embleton T. W. Endogenous abscisic acid in relation to bud growth in alternate bearing Valencia orange.—*Plant Physiol.*, 1976, 58, 5, 681—682.

302. Jones R. L., Lang A. Extractable and diffusible gibberellins from light- and dark-grown pea seedlings.— *Plant Physiol.*, 1968, **43**, 4, 629—634.
303. Jung J. Über den Einfluß von Chlorocholinchlorid (CCC) auf biologische Vorgänge im Boden.— *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde*, 1964, **107**, 2, 153—157.
304. Jung J., Henjes G. Nachweis und halbdquantitative Bestimmung von Chlorocholinchlorid (CCC) in Weizenkörnern und -stroh.— *Z. Pflanzenernähr. Düng., Bodenkunde*, 1964, **106**, 2, 108—111.
305. Kaufman P. B., Relationship between gibberellins and metabolism.— *In: Gibberellins and Plant Growth*. Ed. by H. N. Krishnamoorthy, Harvana Agr. Univ. Hissar, New Delhi, 1975, 225—237.
306. Keates R. A. B. Evidence that cyclic AMP does not mediate the action of gibberellic acid.— *Nature*, 1973, **244**, 5415, 355—357.
307. Kelder P., Benshop M., De Hertogh A. A. Factors affecting floral stalk elongation of flowering tulip.— *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 1971, **96**, 5, 603—605.
308. Kende H. Preservation of chlorophyll in leaf sections by substances obtained from root exudate.— *Science*, 1964, **145**, 1066—1067.
309. Kende H., Gardner G. Hormone binding in plants.— *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1976, **27**, 267—290.
310. Kende H., Hansen A. D. On the role of ethylene in aging.— *In: Plant Growth Regulation. Proc. 9th Int. Conf. on Plant Growth Substances*, Lausanne, 1976 (Ed. by P. E. Pilet), Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York, 1977, 172—180.
311. Kende H., Shen T. C. Nitrate reductase in *Agrostemma githago*, Comparison of the inductive effects of nitrate and cytokinin.— *Biochim et biophys. acta*, 1972, **286**, 1, 118—125.
312. Kentzer T. Gibberellin-like substances and growth inhibitors in relation to the dormancy and afterripening of ash seeds (*Fraxinus excelsior* K.).— *Acta Soc. Bot. Polon.*, 1966, **35**, 4, 575—585.
313. Kessler B., Kaplan B. Cyclic purine mononucleotides: induction of gibberellin biosynthesis in barley endosperm.— *Physiol. plantarum*, 1972, **27**, 424—431.
314. Khan A. A., Downing K. D. Cytokinin reversal of abscisic acid inhibition of growth and α -amylase synthesis in barley seed.— *Physiol. plantarum*, 1968, **21**, 1301—1307.
315. Konishi M. Studies on development of flowering stalks in long day plants in relation to auxin metabolism.— *Proc. Imp. Acad. Japan*, 1954, **30**, 24—29.
316. Kriedemann P. E. et al. Absciscic acid and stomatal regulation.— *Plant Physiol.*, 1972, **49**, 5, 842—847.
317. Krishnamoorthy H. N. Role of gibberellins in juvenility, flowering and sex expression.— *In: Gibberellins and Plant Growth*. Ed. by H. N. Krishnamoorthy, Harvana Agr. Univ. Hissar, New Delhi, 1975, 115—143.
318. Kuraishi S., Muir R. M. The mechanism of gibberellin action in the dwarf pea.— *Plant Cell Physiol.*, 1964, **5**, 2, 259—271.
319. Kurosawa E. J. Experimental studies on the secretion of

- Fusarium heterosporum* on rice plants.—Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa, 1926, 16, 213—227 (цит. по: Stodola F. H. Source book on gibberellin. Agr. Res. Serv. U. S. D. A., Peoria, Illinois, 1958).
320. Kurosawa E. J. Effect of temperature and medium upon the overgrowth phenomenon of rice seedlings related to the excretion of the cultures of *Lisea Fujikuroi* Saw.—In: Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa, 1931, 21, 159—182 (цит. по: Stodola F. H. Source book on gibberellin, U.S.D.A., Peoria, Illinois, 1958).
 321. Kühbauch W., Amberger A. CCC-Rüchstände in raifen Weizenkorn.—Z. Pflanzenernähr. Bodenkunde, 1972, 131, 297—302.
 322. Kwong F. Y., Lagerstedt H. B. Translocation of ethephon in beans and peas.—J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1977, 102, 4, 437—440.
 323. Lachau H. G., Dütting D., Feldmann H. Nucleotidesequenzen zweier Serinspezifischer Transfer-Ribonucleinsäuren.—Angew. Chem., 1966, 78, 392.
 324. Lang A. Stem elongation in a Rosette plant, induced by gibberellic acid.—Naturwissenschaften, 1956, 43, 11, 257—258.
 325. Lang A. Induction of flower formation in biennial *Hyoscyamus* by treatment with gibberellin.—Naturwissenschaften, 1956, 43, 12, 284—285.
 326. Lang A. Gibberellins: structure and metabolism.—Ann. Rev. Plant Physiol., 1970, 21, 537—570.
 327. Leh H. O. Die Wirkung einiger quaternärer Ammonium und Phosphonium-Verbindungen auf Wachstum und Entwicklung der Pflanzen.—Angew. Bot., 1964, 37, 6, 312—334.
 328. Leopold A. C. Ethylene as a plant hormone.—In: Hormonal regulation in plant growth and development. Ed. by Kaldewey H. and Vardar Y., Verlag Chemie Weinheim, 1972, 245—262.
 329. Leopold A. C., Fuente R. K. de la. The polarity of auxin transport.—Ann. N. Y. Acad. Sci., 1967, 144, 1, 94—101.
 330. Letham D. S. Chemistry and physiology of kinetin-like compounds.—Ann. Rev. Plant Physiol., 1967, 18, 349—364.
 331. Letham D. S., Shannon I. S., McDonald R. The structure of zeatin, a factor inducing cell division.—Proc. Chem. Soc., 1964, 7, 230.
 332. Letham D. S., Williams M. W. Regulators of cell division in plant tissues. VIII. The cytokinins of the apple fruit.—Physiol. plantarum, 1969, 22, 925—936.
 333. Libbert E. Die Bedeutung epiphytischer Bakterien für den Auxinstoffwechsel höherer Pflanzen.—Wiss. Z. Univ. Rostock. Math.—Naturwiss. Reihe, 1967, 16, 4—5, 457—462.
 334. Libbert E., Schiever U., Erdmann N. Auxinbiosynthese.—Biol. Rund., 1970, 8, 6, 369—390.
 335. Lieberman M., Knecht E. Influence of ethylene on indole-3-acetic acid concentration in etiolated pea epicotyl tissue.—Plant Physiol., 1977, 60, 4, 475—477.
 336. Lieberman M., Kunishi A. T. Thoughts on the role of ethylene in plant growth and development.—In: Plant growth substances 1970 (Ed. by Carr D. J.), 1972, 549—560.
 337. Linser H. Der Einfluß von CCC auf das "Lagern" und das

- Verhalten von Getreidepflanzen.—Bodenkultur, 1968, 19, 3, 185—212.
338. Linser H., Mayr H. H., Bodo G. Über die Wirkung von Chlorcholinchlorid auf Sommerweizen (Vorläufige Mitteilung).—Die Bodenkultur, 1961, 4, 12, 279—280.
 339. Lipe J. A., Morgan P. W. Ethylene a regulator of young fruit abscission.—Plant Physiol., 1973, 51, 5, 949—953.
 340. Lockhart J. A. Studies on the mechanism of stem growth inhibition by visible radiation.—Plant Physiol., 1959, 34, 4, 457—460.
 341. Lockhart J. A., Bonner J. Effects of gibberellic acid on the photoperiod-controlled growth of woody plants.—Plant Physiol., 1957, 32, 5, 492—494.
 342. Looney N. E. Control of fruit maturation and ripening with growth regulators.—Acta Horticulturae, 1973, 34, part 1, 397—406.
 343. Looney N. E., Fisher D. V., Parsons J. E. W. Some effects of annual applications of N-dimethylaminosuccinamic acid (alar) to apples.—Proc. of the Amer. Soc. for Hortic. Sci., 1967, 91, 18—24.
 344. Looney N. E., McMechan A. D. The use of 2-chloroethylphosphonic acid and succinamic acid 2,2-dimethyl hydrazide to aid in mechanical shaking of sour cherries.—J. Americ. Soc. Hort. Sci., 1970, 95, 4, 452—455.
 345. Loveys B. R., Wareing P. F. The red light controlled production of gibberellin in etiolated wheat leaves.—Planta, 1971, 98, 2, 109—116.
 346. Low V. H. K. Role of gibberellins in root and shoot growth.—In: Gibberellins and Plant Growth. Ed. H. N. Krishnamoorthy, Harvana Agr. Univ. Hissar, New Delhi, 1975, 101—113.
 347. Luckwill L. C., Child R. D. The meadow orchard—a new concept of apple production based on growth regulators.—Acta Horticulturae, 1973, 34, part 1, 213—220.
 348. Lynch V. P. Siccunic acid 2,2-dimethylhydrazide.—In: Analytical methods for pesticides and plant growth regulators. Ed. by Zweig G. V. VIII Government regulations, pheromone analysis, additional pesticides. Academic Press, N. Y.—San—Francisco—London, 1976, 491—494.
 349. MacLeod A. M., Palmer G. H. Gibberellin from barley embryos.—Nature, 1967, 216, 5122, 1342—1343.
 350. MacMillan J. Direct identification of gibberellins in plant extracts by gas chromatography-mass spectrometry.—In: Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances. Ed. by F. Wightman and G. Setterfield. Runge Press, Ottawa, 1968, 153—160.
 351. MacMillan J. et al. Identification of gibberellins in crude plant extracts by combined gas chromatography-mass spectrometry.—Tetrahedron, 1967, 2241—2243.
 352. MacMillan J., Pryce R. J. Recent studies of endogenous plant growth substances using combined gas chromatography-mass spectrometry.—Soc. Chem. Ind. Monograph, 1968, 31, 35—50.
 353. Maillard F., Zryd J. P. Metabolisme de l'acide indolyl-3-acétique dans les cultures de cellules d'Acer pseudoplatanus cultivées in vitro.—Canad. J. Bot., 1977, 55, 19, 2530—2534.

354. Mann J. D. Mechanism of action of gibberellins.—*In: Gibberellins and Plant Growth*. Ed. by H. N. Krishnamoorthy, Harvana Agr. Univ. Hissar, New Delhi, 1975, p. 239—267.
355. Manning D. T. Economic potential of plant growth regulators.—*In: Plant growth regulators. Chemical activity, plant responses and economic potential* (Ed. by C. A. Stutte). *Advances in Chemistry*, series 159, Amer. Chem. Soc., Washington, 1977, 57—59.
356. Marth P. C., Preston W. H., Jr., Mitchell J. W. Growth-controlling effects of some quaternary ammonium compounds in various species of plants.—*Bot. Gaz.*, 1953, 115, 2, 200—204.
357. Martin G. C. et al. Hormones in pear seeds. I. Levels of gibberellins, abscisic acid, phaseic acid and two metabolites of dihydrophaseic acid in immature seeds of *Pyrus communis* L.—*J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1977, 102, 1, 16—19.
358. Mattoo A. K., Lieberman M. Localisation of the ethylene-synthesizing system in apple tissues.—*Plant Physiol.*, 1977, 60, 5, 794—799.
359. Mayak S., Halevy A. H. Interrelationship of ethylene and abscisic acid in the control of rose petal senescence.—*Plant Physiol.*, 1972, 50, 3, p. 341—346.
360. McGlasson W. B., Adato J. Changes in the concentration of abscisic acid in fruits of normal and *Nr*, *rin* and *nor* mutant tomatoes during growth, maturation and senescence.—*Austral. J. Plant Physiol.*, 1976, 3, 6, 809—817.
361. McMurray A. L., Miller C. H. The effect of 2-chloroethane phosphonic acid (etheal) on the sex expression and yield of *Cucumis sativus*.—*J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1969, 94, 4, 400—402.
362. Michniewicz M. Inhibitory effect of 2-chloroethyl trimethylammonium chloride (CCC) on vernalisation in winter wheat.—*Naturwissenschaften*, 1965, 52, 4, 88—89.
363. Milborrow B. V. The biosynthesis and degradation of abscisic acid.—*In: Plant Growth Substances*, 1970. Ed. by D. J. Carr, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 1972, 281—290.
364. Milborrow B. V. Chemistry and biochemistry of abscisic acid.—*In: The Chemistry and Biochemistry of Plant Hormones*. Ed. by Runeckles V. C., Sondheimer E., Walton D. C., AP N.-Y. and London, 1974, 57—91.
365. Milborrow B. V. The chemistry and physiology of abscisic acid.—*In: Ann. Rev. Plant Physiol.*, Palo Alto, California, 1974, 25, 259—307.
366. Milborrow B. V., Mallaby R. Occurrence of methyl(+)-abscisate as an artefact of extraction.—*J. Exp. Botany*, 1975, 26, 94, 741—748.
367. Miller C. O. Kinetin and related compounds in plant growth.—*Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1961, 12, 395—408.
368. Miller C. O. Kinetin and kinetin-like compounds.—*In: Moderne Methoden der Pflanzenanalyse*. Berlin Springer-Verlag, 1963, 6, 194—202.
369. Miller C. O. et al. Kinetin, a cell division factor from deoxyribonucleic acid.—*J. Amer. Chem. Soc.*, 1955, 77, 5, 1392.

370. Miller C. et al. Isolation, structure and synthesis of kinetin, a substance promoting cell division.—J. Amer. Chem. Soc., 1956, 78, 1375.
371. Mittlehner A. W. Economic value of growth regulants in horticulture.—In: Plant growth regulators. Chemical activity, plant responses and economic potential (Ed. by C. A. Stutte). Advances in Chemistry, series, 159, Amer. Chem. Soc., Washington, 1977, 60—67.
372. Modlibowska I. Effect of growth regulators on plum and cherry trees.—Acta Hortic., 1973, 34, part I, 203—206.
373. Most P. D. H., Williams J. F., Parker K. J. Gas chromatography of cytokinins.—J. Chromatogr., 1968, 38, 136—138.
374. Mothes K. Über das Altern der Blätter und die Möglichkeit ihrer Wiederverjüngung.—Naturwissenschaften, 1960, 15, 337—351.
375. Mothes K. The role of kinetin in plant regulation.—Colloques Internationaux Centre national recherche scientifique., 1964, 123, 131—140.
376. Mothes K., Engelbrecht L. Über den Stickstoffumsatz in Blattstecklingen.—Flora A, 1956, 143, 428—472.
377. Mothes K., Engelbrecht L., Kulajewa O. Über die Wirkung des Kinetins auf Stickstoffverteilung und Eiweißsynthese in isolierten Blättern.—Flora A, 1959, 147, 445—464.
378. Mott R. L., Cure W. W. Anatomy of maize tissue cultures.—Physiol. Plantarum, 1978, 42, 1, 139—145.
379. Muir R. M., Richter E. M. The measurement of ethylene from plant tissues and its relation to auxin effect.—In: Plant growth substances 1970 (Ed. by Carr D. J.), 1972, 518—525.
380. Nanda K. K., Anand V. K., Chibbar R. N. The promotive effect of gibberellic acid on the production of adventitious roots on stem cuttings of *Ipomoea fistulosa*.—Planta, 1972, 105, 4, 360—363.
381. Nanzyo M., Oritani T., Yamashita K. Synthesis and physiological activity of monodemethyl abscisic acids and methyl S-(1,6-epoxy-2,2-dimethylcyclohexyl)-3-methyl-(2Z, 4E)-2,4-pentadienoate.—Agr. and Biol. Chem., 1977, 41, 9, 1711—1720.
382. Nickell L. G. Chemical enhancement of sucrose accumulation in sugarcane.—In: Plant Growth Regulators. Chemical activity, plant responses and economic potential (ed. by C. A. Stutte). Advances in Chemistry, series 159, Amer. Chem. Soc. Washington, 1977, 6—22.
383. Nitsch J.-P. Physiology of flower and fruit development.—In: Encyclopedia of Plant Physiology, Berlin, 1965, 15, pt. I, 1537—1647.
384. Ogura K., Shinka T., Seto S. J. The purification and properties of Geranylgeranyl pyrophosphate synthetase from Pumpkin Fruit.—J. Biochem., 1972, 72, 5, 1101—1108.
385. Olszewska G. Etude autoradiographique de l'influence de la kinetine sur l'incorporation d'adenine dans les cellules du meristeme racinaire d'*Allium cepa*.—Exptl. Cell Res., 1959, 16, 1, 193—201.
386. Overbeek J. van, Loeffler J. E., Mason M. G. K. Mode of action of abscisic acid.—In: Biochemistry and physio-

- logy of plant growth substances, Ottawa, Runge Press, 1968, 1593—1607.
387. Paleg L. J. Physiology effects of gibberellins.—*Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1965, **16**, 291—322.
 388. Pearson J. A., Wareing P. F. Effect of abscisic acid on activity of chromatin.—*Nature*, 1969, **221**, 5181, 672—673.
 389. Peisker K., Herkle D. Beiträge zur Biochemie und Physiologie des Wachstumsregulators B—9. 2. Mitt. Metabolismus und Rückstandsverhalten des B—9 bei Tomaten der Sorte "Harzfeuer".—*Isotopenpraxis*, 1977, **13**, 2, 46—49.
 390. Phillips I. D. J. Apical dominance.—*In: Plant Growth and Development*. L., 1969, 161—202.
 391. Phillips I. D. J. Introduction to the biochemistry and physiology of plant growth hormones. McGraw-Hill Book Co., N.-Y., London, Toronto, Sydney, 1971, 1—178.
 392. Phillips I. D. J., Hartung W. Basipetal and acropetal transport of (3,4—H) gibberellin A in short and long segments of *Phaseolus coccineus* second internode.—*Planta*, 1974, **116**, 2, 109—121.
 393. Pieniazek J., Jankiewicz L. S. Combined effect of naphthaleneacetic acid and 6-benzylaminopurine on bud development and on initiation of cambial activity in dormant apple seedlings.—*Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. Sci. Biol.*, 1966, v. **14**, N 11—12, 805—808.
 394. Pilet P. E. Polar transport of radioactivity from ^{14}C -labeled β -indolylacetic acid in stems of *Lens culinaris*.—*Physiol. Plantarum*, 1965, **18**, 3, 687—702.
 395. Pilet P. E. Hormone balance and endogenous interactions in root growth and georeaction.—*In: Regulation of Developmental Processes in Plants*. Jena, 1977, 331—342.
 396. Pilet P. E. Growth inhibitors in growing and geostimulated maize roots.—*In: Plant Growth Regulation*. Ed. by P. E. Pilet, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New-York, 1977, p. 115—128.
 397. Pommer E. H. Untersuchungen zur Frage der fungiziden Wirksamkeit von Chlorocholinchlorid.—*Z. Pflanzenkrankh.*, 1967, **74**, 7/8, 438—443.
 398. Porter N. G. The role of abscisic acid in flower abscission of *Lupinus luteus*.—*Physiol. plantarum*, 1977, **40**, 1, 50—54.
 399. Proebsting E. I. Value of growth regulators as aids to mechanical harvesting of apples, cherries and grapes.—*Acta Hortic.*, 1973, **34**, part I, 363—371.
 400. Quebedeaux B., Sweetser P. B., Rowell J. C. Absciscic acid levels in soybean reproductive structures during development.—*Plant Physiol.*, 1976, **58**, 3, 363—366.
 401. Radley M. Occurrence of substances similar to gibberellic acid in higher plants.—*Nature*, 1956, **178**, 4541, 1070—1071.
 402. Radley M. Site of production of gibberellin-like substances in germinating barley Embryos.—*Planta*, 1967, **75**, 2, 164—171.
 403. Railton I. D., Phillips I. D. J. Gibberellins and geotropism of *Zea mays* coleoptiles.—*Planta*, 1973, **109**, 2, 121—126.
 404. Railton I. D., Wareing P. F. Effects of daylength on endogenous gibberellins in *Solanum andigena*. III. Gibberellin production by the leaves.—*Physiol. Plantarum*, 1973, **29**, 3, 430—433.

405. Reeve D. R., Crozier A. An assessment of gibberellin structure activity relationships.—*J. Exp. Bot.*, 1974, 25, 85, 431—445.
406. Richmond A., Lang A. Effect of kinetin on protein content and survival of detached *Xanthium* leaves.—*Science*, 1957, 125, 3249, 650—651.
407. Rivier L., Milton H., Pilet P.-E. Gas chromatography-mass spectrometric determinations of abscisic acid levels in the cap and the apex of maize roots.—*Planta*, 1977, 134, 1, 23—27.
408. Roberts L. W. The initiation of xylem development.—*Bot. Rev.*, 1969, 35, 3, 201—250.
409. Rogler C. E., Hackett W. P. Control of the mature to juvenile phase change in *Hedera helix* by gibberellic acid and abscisic acid.—*Plant Physiol.*, 1972, 49, 343—351.
410. Ross J. D., Bradbeer J. W. Concentrations of gibberellin in chilled hased seeds.—*Nature*, 1968, 220, 5162, 85—86.
411. Ruddat M., Heftmann E., Lang A. Chemical evidence for the mode of action of AMO-1618, a plant growth retardant.—*Naturwissenschaften*. 1965, 52, 10, 267.
412. Rudnicki R. M., Braun J. W., Khan A. A. Low pressure and ethylene in lettuce seed germination.—*Physiol. plantarum*, 1978, 43, 3, 189—194.
413. Rufener J., Green D. H. Alsol, a new chemical harvest—aid for olives.—*In: Plant Growth Regulators*. Sofia, 1975, Publishing House of the Bulgarian Academy of Science. Sofia, 1977, 372—375.
414. Russell S. Extraction, purification and chemistry of gibberellins.—*In: Gibberellins and Plant Growth*. Ed. by H. N. Krishnamoorthy. Harvana Agr. Univ. Hissar, New Delhi, 1975, 1—33.
415. Sachs J. Stoff und Form der Pflanzenorgane.—*Arb. Bot. Inst. Wurzb.* 1880, 3, 452—482 (cited by Lang, 1965).
416. Saunders P. F. The identification and quantitative analysis of absisic acid in plant extracts.—*In: Isolation of Plant growth substances* (Ed. by Hillman J. R.). Cambridge University Press, Cambridge-London-N.-Y.-Melbourne, 1978, p. 115—134.
417. Schneider E. F. Conversion of the plant growth retardant (2-chloroethyl)-trimethylammonium chloride to choline in shoots of *Chrysanthemum* and barley.—*Canad. J. Biochem.* 1967, 45, 395—460.
418. Schneider G. Morphactins and plant growth regulation.—*In: Hormonal regulation in plant growth and development*. Ed. by Kaldewey H. and Vardar Y., Weinheim, 1972, 317—331.
419. Sembdner G. et al. Gibberellin glycosides in Higher Plants: Isolation, metabolism and biological activity.—*In: Zeszyty naukowe uniwersytetu M. Kopernika, Zeszyt 23, Biologia XIII*, 1970, 191—195.
420. Sembdner G. et al. Biological activity and metabolism of conjugated gibberellins.—*In: Plant Growth Substances*, 1973. Proc. 8th Intern. Conf. on Plant Growth Substances, Tokyo, 1973, 349—355.
421. Seth A., Wareing P. F. Interaction between auxins, gibberellins and kinins in hormone-directed transport.—*Life Sci.*, 1964, 3, 12, 1483—1486.

422. Seth A., Wareing P. F. Hormone-directed transport of metabolites and its possible role in plant senescence.—*J. Exptl. Bot.*, 1967, **18**, 65—77.
423. Shah C. B., Loomis R. S. Ribonucleic acid and protein metabolism in sugar beet during drought.—*Physiol. plantarum*, 1965, **18**, 240—254.
424. Shen-Miller J., Gordon S. A. Hormonal relations in the phototropic response. III. The movement of ^{14}C -labelled and endogenous indoleacetic acid in phototropically stimulated *Zea coleoptiles*.—*Plant Physiol.*, 1966, **41**, 1, 59—65.
425. Shininger T. L. The morphological, anatomical and cytological effects of gibberellins.—*In: Gibberellins and Plant Growth* Ed. by H. N. Krishnamoorthy, Harvana Agr. Univ. Hissar, New Delhi, 1975, 203—224.
426. Short K. C., Torrey J. G. Cytokinins in seedling roots of pea.—*Plant Physiol.*, 1972, **49**, 155—160.
427. Sivadjian S. Action du chlorure de chlorocholines sur la transpiration végétale paz.-C. r. Acad. Sci., 1967, **264**, 8, 1040—1042.
428. Skene K. G. M. The relationship between the effects of CCC on root growth and cytokinin levels in the bleeding sap of *Vitis vinifera*.—*J. Exp. Bot.*, 1970, **21**, 67, 418—431.
429. Skoog F., Armstrong D. J. Cytokinins.—*Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1970, **21**, 359—384.
430. Skoog F. et al. Anticytokinins activity of substituted pyrrolo /2,3-d/ pyrimidines.—*Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1975, **72**, 3508—3512.
431. Skoog F., Hamzi H. Q., Szweykowska A. M. Cytokinins: structure/ activity relationships.—*Phytochem.*, 1967, **6**, 1169—1192.
432. Skoog F., Miller C. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured in vitro.—*Sympos. Soc. Exptl. Biol.*, 1957, **11**, 118—131.
433. Sponsel V., MacMillan J. Further studies on the metabolism of gibberellins A_9 , A_{20} , and A_{29} in immature seeds of *Pisum sativum*.—*Planta*, 1977, **135**, 2, 129—136.
434. Stonier T., Yoneda Y. Auxin destruction and growth in Japanese morning glory stems.—*Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1967, **144**, 1, 129—135.
435. Sullivan E. F. Plant growth regulator potential on sugarbeets.—*In: Plant growth regulators. Chemical activity, plant responses and economic potential.* Ed. by Stutte C. A., *Advances in Chemistry series*, 159, Amer. Chem. Soc. Washington, 1977, 68—71.
436. Supniewski J. et al. The biological properties of kinetine and thiokinetine.—*Bull. Acad. polon. Sci.*, 1957, **5**, 19—24.
437. Swanson B. T. et al. Endogenous ethylene and abscisic acid relative to phyto gerontology.—*Plant Physiol.*, 1975, **55**, 2, 370—376.
438. Sweetser P. B., Vatvers A. High-performance liquid chromatographic analysis of abscisic acid in plant extracts.—*Analyt. Biochem.*, 1976, **71**, 1, 68—78.
439. Szweykowska A. Regulation of organogenesis in cell and tissue cultures-regulation at the molecular level.—*In: Regulation of developmental processes in plants.* Ed. Gross D.,

- Schütte H. R., Yena, VEB Gustav Fischer Verlag, 1977, 219—235.
440. Takegami T., Yoshida K. Specific interaction of cytokinin binding protein with 40s ribosomal subunits in the presence of cytokinin in vitro.—*Plant and Cell Physiol.*, 1977, 18, 337—346.
 441. Tanaka K., Tolbert N. E. Effect of Cycocel derivatives and gibberellin on choline kinase and choline metabolism.—*Plant Physiol.*, 1966, 41, 2, 313—318.
 442. Thimann K. V. The Natural Plant Hormones in Plant Physiology. A treatise. Ed. by F. S. Steward, AP N.-Y. a. London, vol. VIB, 1972.
 443. Thimann K. V. Fifty years of plant hormone research.—*Plant Physiol.*, 1974, 54, 4, 450—453.
 444. Thimann K. V. Hormone action in the whole life of plants. Amherst, University of Massachusetts Press, 1977, 448.
 445. Tolbert N. E. (2-Chloroethyl)-trimethylammonium-chloride and related compounds as plant growth substances. I. Chemical structure and bioassay.—*J. Biol. Chem.*, 1960, 235, 475—479.
 446. Tolbert N. E. (2-Chloroethyl)-trimethylammonium-chloride and related compounds as plant growth substances. II. Effect on growth of wheat.—*Plant Physiol.*, 1960, 35, 380—385.
 447. Torrey J. G. Physiological bases of organization and development in the root.—*In: Encyclopedia of Plant Physiology.* Berlin, 1965, 15, pt. 1, 1256—1327.
 448. Torrey J. G. Root hormones and plant growth.—*In: Annual Review of Plant Physiology*, 1976, 27, 435—459.
 449. Tucker D. J. Hormonal regulation of lateral bud outgrowth in the tomato.—*Plant Sci. Letters*, 1977, 8, 2, 105—111.
 450. Tucker D. J. The effects of far red light on lateral bud outgrowth in decapitated tomato plants and the associated changes in the levels of auxin and abscisic acid.—*Plant Sci. Letters*, 1977, 8, 4, 339—344.
 451. Unrath C. R., Kenworthy A. L., Bedford C. L. The effect of alar, succinic acid 2,2-dimethyl hydrazide on fruit maturation quality and vegetative growth of sour cherries, *Prunus cerasus* L. cv. Montmorency.—*J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1969, 94, 4, 387—391.
 452. Ussuf K. K., Nair P. M. Effect of gamma irradiation on indole acetic acid synthesizing system in potatoes.—*Phytochem.*, 1971, 10, 5, 929—937.
 453. Valdovinos J. G., Ernest L. C. Effect of gibberellic acid and cycocel on tryptophan metabolism and auxin destruction in sunflower seedling.—*Physiol. Plantarum*, 1967, 20, 3, 682—687.
 454. Valdovinos J. G., Ernest L. C. Effect of ethylene and gibberellic acid on auxin synthesis in plant tissues.—*Plant Physiol.*, 1967, 42, 12, 1803—1806.
 455. Valdovinos J. G., Ernest L. C., Jensen T. E. Studies on the action of ethylene in physiological processes of plant cells.—*In: Plant Growth Substances*, 1970. Ed. by Carr D. J., 1972, 493—501.
 456. Varma S. K. Effect of localized application of ascorbic acid and other plant regulators singly and in combination with abscisic acid in boll shedding in cotton *Gossypium hirsutum* L.—*Indian J. Exp. Biol.*, 1976, 14, 3, 305—308.

457. Varner J. E. Gibberellin control of a secretory tissues.—*In: The Chemistry and Biochemistry of Plant Hormones*. Acad. Press. New York and London, 1974, 123—130.
458. Venis M. A. Auxin-induced conjugation system in peas.—*Plant Physiol.*, 1972, 49, 1, 24—27.
459. Vince—Prue D. Photoperiodism in plant. London, McGraw-Hill, 1975, 444.
460. Walton D. C. Absciscic acid and seed germination.—*In: The Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination*. Ed. by A. A. Khan, Horth-Holland Publishing Co., Amsterdam-New-York, Oxford, 1977, 145—156.
461. Walton D. C., Galston E., Harrison M. A. The relationship between stomatal resistance and absciscic acid levels in leaves of water-stressed bean plants.—*Planta*, 1977, 133, 2, 145—148.
462. Ward T. M. et al. Analytical procedures for the assay and identification of ethylene.—*In: Isolation of plant growth substances*. Ed. by Hillman J. R., Cambridge Univ. Press, Cambridge—London—N.-Y.—Melbourne, 1978, 135—151.
463. Wareing P. E., Seth A. K. Ageing and senescence in the whole plant. *Sympos. Soc. Exptl. Biol.*, 1967, v. 21, 543—558.
464. Weaver R. J. Plant growth substances in agriculture. W. H. Freeman and company, San Francisco, 1972, 595.
465. Weaver R. J., Abdel-Baward H. A., Martin G. C. Translocation and persistence of 1,2-¹⁴C-(2-chloroethyl)-phosphonic acid (ethephon) in Thompson seedless grapes.—*Physiol. plantarum*, 1972, 26, 1, 13—16.
466. Weed control handbook (Ed. by Fryer J. D. and Makepeace R.), vol. II. Recommendations including plant growth regulators, 7th edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford—Edinburgh—Melbourne, 1977, 296—330.
467. Went F. W. Wuchsstoff und Wachstum.—*Rec. Trav. Bot.*, 1928, 25, 116.
468. Went F. W., Thimann K. V. *Phytohormones*. N.Y., 1937.
469. West C. A. Biosynthesis of gibberellins.—*In: Biosynthesis and its control in plants*. Ed. B. V. Millborrow. Acad. Press. London, 1973, 143—177.
470. White J. C., Mansfield T. A. Correlative inhibition of lateral bud growth in *Pisum sativum* L. and *Phaseolus vulgaris* L.: studies of the role of absciscic acid.—*Ann. Bot.*, 1977, 41, 176, 1163—1170.
471. Wilde R. C. Practical application of (2-chloroethyl) phosphonic acid in agricultural production.—*Hort. Sci.*, 1971, 6, 4, 12—18.
472. Williams M. W. Chemical control of vegetative growth and flowering of apple trees.—*Acta Hort.*, 1973, 34 part 1, 167—174.
473. Wittwer S. H. et al. Some effects of gibberellin on flowering and fruit setting.—*Plant Physiol.*, 1957, 32, 1, 39—41.
474. Wong C. H., Osborne D. J. The ethylene-induced enlargement of target cells in flower buds of *Ecballium elaterium* (L.) A. Rich and their identification by the content of eudoreduplicated nuclear DNA.—*Planta*, 1978, 132, 2, 103—111.
475. Wrigth S. T. C. The relationship between leaf water

- potential (ψ leaf) and the levels of abscisic acid and ethylene in excised wheat leaves.—*Planta*, 1977, **134**, 2, 183—189.
476. Wright S. T. C., Hiron R. W. P. The accumulation of abscisic acid in plants during wilting and under other stress conditions.—*In: Plant Growth Substances 1970*. Ed. by D. J. Carr, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 1972, 291—298.
 477. Wulfsen N. S. et al. Mass spectrometry of gibberellins.—*Tetrahedron Lett.*, 1965, **47**, 4209—4216.
 478. Wünsche Ulf. Influence of (2-chloroethyl)-trimethylammonium chloride (CCC) on two swedish wheat varieties. Uppsala, Almqvist Wiksells Boktryckeri AB, 1970, 101.
 479. Yamane H. et al. Biological activities of new gibberellins A₃₀-A₃₅ and A₃₅ glucoside.—*Phytochem.*, 1973, **122**, 225—261.
 480. Yang S. F. The biochemistry of ethylene: Biogenesis and metabolism.—*In: The chemistry and biochemistry of plant hormones*, ed. by Runeckles V. C., Sondeimer E., Walton D. C., Acad. Press, N.-Y., 1974, 131—164.
 481. Yang S. F., Baur A. H. Biosynthesis of ethylene in fruit tissues.—*In: Plant Growth Substances 1970*. Ed. by Carr D. J., 1972, 510—517.
 482. Yomo H., Iinuma H. Production of gibberellin-like substance in the embryo of barley during germination.—*Planta*, 1966, **71**, 113—118.
 483. Young R. et al. Preharvest sprays with 2-chloroethylphosphonic acid to degreen "Robinson" and "Lee" tangerine fruits.—*Hort Science*, 1970, **5**, 4, 268—269.
 484. Young R., Jahn O. Degreening and abscission of citrus fruit with preharvest applications of (2-chloroethyl) phosphonic acid (ethephon).—*J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1972, **97**, 2, 237—241.
 485. Zeevaart J. A. D. Reduction of the gibberellin content of *Pharbitis* seeds by CCC and after-effects in the progeny.—*Plant Physiol.*, 1966, **41**, 5, 856—862.
 486. Zeevaart J. A. D. Gibberellins and flower formation.—*In: Cellular and Molecular Aspects of Floral Induction*. Ed. by G. Bernier, Longman, London, 335—344.
 487. Zeevaart J. A. D. Physiology of flower formation.—*Ann. Rev. Plant Physiol. Palo Alto, Calif*, 1976, **27**, 321—348.
 488. Zeevaart J. A. D. Sites of abscisic synthesis and metabolism in *Ricinus communis* L.—*Plant Physiol.*, 1977, **59**, 5, 788—791.
 489. Zenk M. H. Isolation, biosynthesis and function of indoleacetic acid conjugates.—*In: Régulateurs Naturels de la Croissance Végétale*. P., 1964, 241—249.
 490. Zetsche K. Der Einfluss von Kinetin und Gibberellin auf die morphogenese kernhaltigen und kernlosen Acetabularien.—*Planta*, 1963, **59**, 624—634.

| | |
|------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <i>Введение</i> | 3 |
| Глава I. Ауксины | 7 |
| Содержание ауксина в растениях | 9 |
| Взаимосвязь химического строения и физиологической активности ауксинов | 11 |
| Биосинтез и инактивация | 13 |
| Поглощение и транспорт | 18 |
| Физиологическая активность | 20 |
| Синтетические аналоги ауксина, обладающие высокой физиологической активностью | 31 |
| Глава II. Гиббереллины | 35 |
| Химия, методы идентификации и количественного определения | 36 |
| Эндогенные гиббереллины высших растений | 49 |
| Физиологическая активность | 54 |
| Другие эффекты гиббереллинов | 72 |
| Механизм действия, зависимость физиологической активности от строения молекулы | 74 |
| Микробиологический синтез гиббереллинов | 80 |
| Глава III. Цитокинины | 86 |
| Химическое строение | 87 |
| Физиологическая активность | 90 |
| Эндогенные цитокинины растений | 106 |
| Антицитокинины | 108 |
| Цитокинины у паразитов растений | 109 |
| Механизм действия | 110 |
| Взаимодействие с другими фитогормонами | 114 |
| Глава IV. Абсцизовая кислота и другие эндогенные ингибиторы роста | 118 |
| Абсцизовая кислота | 119 |
| Соединения, структурно или физиологически близкие абсцизовой кислоте | 131 |
| Фенольные соединения | 134 |
| Глава V. Этилен | 140 |
| Свойства, методы анализа | 141 |
| Физиологические аналоги и антагонисты | 144 |
| Биосинтез, транспорт, локализация | 144 |
| Физиологические функции | 146 |

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| Этилен как компонент регуляторного комплекса растений | 149 |
| Практическое значение | 152 |
| Глава VI. Ретарданты и некоторые другие синтетические регуляторы роста | 157 |
| Ретарданты | 158 |
| Хлорхолинхлорид | 159 |
| Фосфон Д и морфол | 164 |
| Алар | 165 |
| Анцимидол | 167 |
| Гидразид малеиновой кислоты | 167 |
| ТИБК | 170 |
| Глифосин | 171 |
| Другие синтетические регуляторы роста растений | 172 |
| Глава VII. Применение регуляторов роста в растениеводстве | 174 |
| Предотвращение полегания зерновых культур при помощи хлорхолинхлорида | 175 |
| Повышение устойчивости растений к неблагоприятным условиям произрастания | 180 |
| Регулирование плодоношения | 182 |
| Уменьшение опадения плодов | 185 |
| Ускорение начала плодоношения | 189 |
| Регуляторы роста и механизированная уборка плодов | 192 |
| Ускорение и задержка созревания плодов | 193 |
| Регулирование цветения | 197 |
| Стимуляция плодообразования и партенокарпии | 199 |
| Управление покоем растений | 202 |
| Регуляторы роста при вегетативном размножении растений | 207 |
| Регуляторы роста в декоративном садоводстве | 210 |
| Другие эффекты | 212 |
| <i>Литература</i> | <i>216</i> |

*Ким Захарович Гамбург, Ольга Николаевна Кулаева,
Георгий Сергеевич Муромцев, Лидия Дмитриевна Прусакова,
Дмитрий Иванович Чкаников*

РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ

Редактор И. А. Курзина

Художник И. Ф. Гинно

Художественный редактор Б. К. Дормидонтов

Технический редактор Л. А. Воронова

Корректор В. М. Русинова

ИБ № 1766

Сдано в набор 11.05.79. Подписано к печати 16.10.79. Формат 84×108¹/₃₂. Бумага тип. № 3. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13,02. Уч.-изд. л. 14,15. Изд. № 236. Тираж 7000 экз. Заказ № 3332. Цена 55 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Колос», 107807, ГСП, Москва, Б-53, ул. Садовая-Спасская, 18.

Типография им. Смирнова Смоленского облуправления издательств, полиграфии и книжной торговли, г. Смоленск, пр. им. Ю. Гагарина, 2.

Регуляторы роста растений / К. З. Гамбург,
Р 32 О. Н. Кулаева, Г. С. Муромцев и др.; Под ред.
Г. С. Муромцева.— М.: Колос, 1979.— 246. с., ил.

Обобщены современные сведения об эндогенных и синтетических регуляторах роста растений (ауксинах, гиббереллинах, цитокининах, абсцизовой кислоте, ретардантах и др.). Рассказано о химии этих веществ, методах их обнаружения и количественного определения, путях биосинтеза и трансформации, локализации и механизмах реализации физиологической активности. Особое внимание уделено применению регуляторов роста в сельском хозяйстве.

Рассчитана на специалистов сельского хозяйства, физиологов растений.

Р 40306—298
035(01)—79 70—79 2808010000

ББК 41.2
631

55 коп.



tarynin