

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
ФГОУ ВПО «Кубанский государственный аграрный университет»

**Ю. П. Федулов, В. В. Котляров, К. А. Доценко,
А.Я. Барчукова, Я.К. Тосунов, Ю.В. Подушин**

РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие предназначено для подготовки бакалавров
агрономических специальностей

Краснодар

2013

УДК 581.1 (075.8)
ББК 28.57
Р 78

Рецензент: доктор химических наук, профессор С.П. Доценко

Рост и развитие растений: учебное пособие / Ю. П. Федулов, В. В. Котляров, К. А. Доценко, А. Я. Барчукова, Я. К. Тосунов, Ю. В. Подушин.- Краснодар: КубГАУ, 2013. - 85 с.

Учебное пособие предназначено для подготовки бакалавров агрономических специальностей. В нем подробно раскрыты клеточные основы роста и развития, значение и применение регуляторов роста.

УДК 581.1 (075.8)
ББК 28.57

© Федулов Ю. П., Котляров В. В., Доценко К. А.,
Барчукова А.Я., Тосунов Я.К., Подушин Ю.В.
© ФГБОУ ВПО «Кубанский государственный
аграрный университет»

СОДЕРЖАНИЕ

1. ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ О РОСТЕ И РАЗВИТИИ РАСТЕНИЙ	4
1.1. Клеточные основы роста и развития	4
1.2. Онтогенез высших растений	6
1.3. Дифференцировка и рост растений	11
1.4. Кинетика ростовых процессов	12
1.5. Влияние факторов внешней среды на рост растений	14
2. РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА	16
2.1. Ауксины	21
2.2. Гиббереллины	28
2.3. Цитокинины - гормоны корневого апекса	33
2.4. Ингибиторы роста	40
2.5. СИНТЕТИЧЕСКИЕ ИНГИБИТОРЫ РОСТА	52
2.5.1. Гербициды	52
2.5.2. Десиканты	65
2.5.3. Дефолианты	70
2.5.4. Ретарданты	72
3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ	77
3.1. Периодичность роста растений	77
3.2. Ростовые движения растений	78
3.3. Стратификация и яровизация	81
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	84

1. ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ О РОСТЕ И РАЗВИТИИ РАСТЕНИЙ

Рост - это процесс изменений в организме, часто связанный с необратимым увеличением размеров растения: высоты, длины корня, ширины листа и т.п. Число клеток при росте увеличивается. В растении осуществляется рост клеток, тканей, органов.

Под развитием подразумевают качественные морфологические и физиологические изменения, которые происходят в течение жизни растительного организма.

Рост и развитие - взаимосвязанные проявления единого процесса жизни, но они не тождественны.

1.1. Клеточные основы роста и развития

Н.Г. Холодный (1939) в росте типичной растительной клетки отмечал три последовательно сменяющие друг друга фазы: эмбрионального роста, растяжения и внутренней дифференцировки.

Первая фаза (эмбриональная) характеризуется непрерывным делением клеток. Клетки мелкие, с очень тонкими стенками, вакуолей нет или зачаточные. Дочерние клетки, достигнув величины материнских клеток, снова делятся. Необходимо, чтобы к ним был приток веществ для образования новых клеток.

Обычно делящиеся клетки находятся в верхушках (апексах) стебля и корня, составляя меристематические ткани.

Ниже конусов нарастания эмбриональные клетки перестают делиться и переходят во вторую фазу роста - фазу

растяжения. Главное отличие ее от первой - образование больших вакуолей за счет воды, увеличивающих размер клеток. Последние сильно вытягиваются (наблюдается наибольший рост органа). Увеличение размера клетки сопровождается также некоторым нарастанием количества цитоплазмы и клеточной стенки.

После фазы растяжения клетка вступает в фазу дифференциации и приобретает индивидуальные черты. Результат этого процесса можно увидеть, например, при образовании проводящей системы: возникает прокамбий, который дифференцируется на флоэму, ксилему и камбий. Во флоэме дифференцируются ситовидные элементы и клетки-спутницы, в ксилеме - паренхимные клетки и трахеиды. В этом примере клетки приобретают анатомические различия в связи с выполняемыми функциями, растет их многообразие.

Благодаря специфичной изменчивости клеток возникают различные ткани.

В отличие от клеток животных большинство клеток растений после анатомической дифференцировки легко переходят к делению. Такой процесс называют дедифференцировкой (потерей специализации). При механическом повреждении растения, а также в условиях эксперимента дедифференцировка приводит к образованию каллуса - ткани, обладающей быстрым ростом, и без строгой пространственной организации веретен деления.

В каллусной культуре можно вызвать образование новых органов: корней, стеблей, листьев. Из большинства клеток можно получить новый организм (это невозможно для клеток животных).

Старение и отмирание завершают онтогенез клеток.

Практически любая клетка многоклеточного организма содержит полный набор генов, необходимый для формирования организма, но не каждая клетка может дать начало целому организму. Свойство клетки реализовать имеющуюся генетическую информацию и дать начало целому организму называют тотипотентностью (лат. *totalis* - общий, целый; *potentia* - способность).

Тотипотентность клеток растения сравнительно легко реализовать, тогда как большинство животных клеток не могут образовать новый организм.

1.2. Онтогенез высших растений

Онтогенез (жизненный цикл) – это комплекс последовательных и необратимых изменений жизнедеятельности и структуры растительного организма на всём протяжении его жизни (от возникновения оплодотворённой яйцеклетки, зачаточной или вегетативной почки до естественной смерти). Он олицетворяет последовательную реализацию генетической программы развития организма в конкретных условиях внешней среды.

По его продолжительности растения подразделяют на однолетние (эфемеры, яровые и озимые), двулетние (образующие в первый год вегетативные и зачатки генеративных органов, а во второй год они зацветают и плодоносят) и многолетние (с продолжительностью жизни от 3-х лет).

Все растения делят на монокарпические (плодоносящие один раз) и поликарпические (плодоносящие многократно). Однолетние и двулетние сельскохозяйственные растения относятся к группе монокарпических, которые однократно

плодоносят и после завершения плодоношения погибают. Много монокарпиков и среди двулетних (морковь, свекла, капуста), которые зацветают после перезимовки. У поликарпических растений плодоношение повторяется многократно. К монокарпическим относятся все однолетние растения, некоторые двулетние и многолетние. Большинство многолетних растений поликарпические.

При описании жизненного цикла растений используют такие понятия как вегетативный и репродуктивный периоды, фенологические фазы, этапы органогенеза, возрастные периоды

Вегетативный и репродуктивный периоды. В течение первого периода происходит нарастание биомассы, закладываются органы цветка. Репродуктивный период включает формирование репродуктивных органов, цветение и плодоношение.

Фенологические фазы - видимые глазом внешние изменения растения, связанные с формированием новых органов. Так у растений пшеницы и ячменя различают следующие фазы: прорастание семян, всходы, появление третьего листа, кущение, выход в трубку, колошение, цветение, фазы молочной, восковой и полной спелости.

Этапы органогенеза - этапы последовательного формирования органов растений. Ф.М. Куперман (1955) выделила 12 этапов органогенеза, отражающие морфофизиологические процессы в онтогенезе растений (рис.1). Установлено, что на I - II этапах происходит дифференциация вегетативных органов, III - IV дифференциация зачаточного соцветия, на V - VIII - формирование цветков, IX - оплодотворение и образование зиготы, X - XII - рост и формирование семян.

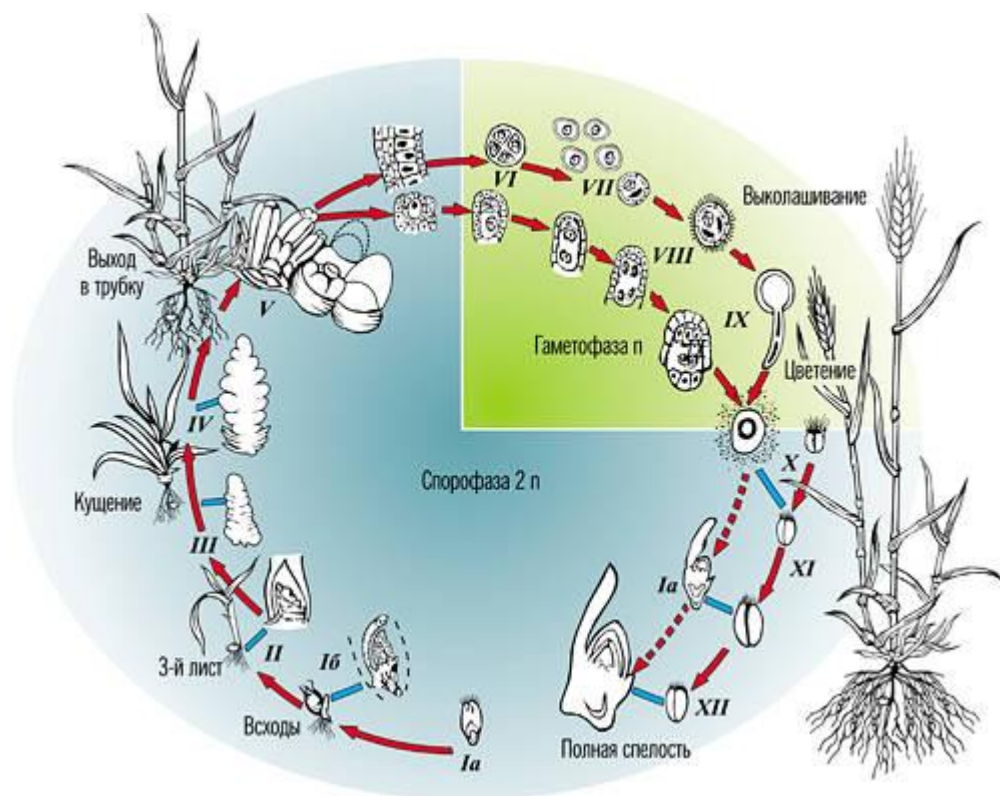


Рис. 1. Полный цикл развития цветкового растения на примере пшеницы по В.В. Мурашову

Основные возрастные периоды. В онтогенезе растений выделяют пять этапов: *эмбриональный* - образование зиготы, формирование семени; *ювенильный* - прорастание зародыша и образование вегетативных органов; *зрелость* - появление зачатков цветков, формирование репродуктивных органов; *размножение* (плодоношение) - однократное или многократное образование плодов; *старение* - преобладание процессов распада и малоактивности структур.

Ювенильный этап начинается с прорастания семян или органов вегетативного размножения и характеризуется накоплением вегетативной массы. Растения на этом этапе не способны к половому размножению.

Этап зрелости и размножения. Происходит формирование генеративных органов и образование плодов. У растений выделяют половое, бесполое и вегетативное размножение. При половом размножении новый организм появляется в результате слияния половых клеток - гамет. Бесполое размножение характерно для споровых растений, у которых чередуются два поколения - бесполое диплоидное и половое гаплоидное. При бесполом размножении новый организм развивается из спор. Вегетативным размножением называют воспроизведение растений из вегетативных частей растения (клубней, луковиц, отводок).

Инициация перехода к цветению осуществляется под действием температуры (яровизация), чередования дня и ночи (фотопериодизм) или эндогенных факторов, обусловленных возрастом растения. Растения, нуждающиеся в яровизации, называют озимыми, а развивающиеся без нее - яровыми. Яровизация - это неизвестный пока процесс, протекающий в растениях под действием низких положительных температур и способствующий последующему ускорению развития растений. Различия между озимыми и яровыми формами зерновых культур обусловлены генетически. Так, озимая и яровая рожь различаются по одному гену.

В зависимости от реакции на длину дня, растения делятся на короткодневные, переходящие к цветению только тогда, когда день короче ночи (рис, соя); длиннодневные (хлебные злаки, крестоцветные, укроп); растения, нуждающиеся в чередовании разных фотопериодов, а также нейтральные по отношению к длине дня (гречиха, горох). Длиннодневные растения распространены, в основном, в умеренных и приполярных широтах, короткодневные - в субтропиках.

У большинства растений наибольшей чувствительностью к фотопериоду обладают листья, только что закончившие рост. Основную роль в восприятии фотопериода играет фитохром. Показано участие в переходе к цветению стимулятора роста гиббереллина. В условиях неблагоприятного фотопериода в листья обнаруживаются ингибиторы цветения.

Цветки как органы полового размножения могут быть обоеполыми или раздельнополыми. Они формируются на одних и тех же (однодомность) или на разных (двудомность) растениях.

Оплодотворение делят на три фазы: а) опыление, б) прорастание пыльцы и рост пыльцевой трубки в тканях пестика, в) собственно оплодотворение, то есть образование зиготы. Зигота образуется при слиянии спермия пыльцевой трубки (мужской гаметофит) с яйцеклеткой зародышевого мешка (женский гаметофит). В зародышевом мешке происходит двойное оплодотворение, так как второй спермий соединяется с вторичным диплоидным ядром центральной клетки зародышевого мешка. Зародыши проходят ряд последовательных фаз развития. На последнем этапе созревания семена теряют значительное количество воды и переходят в состояние покоя, когда в тканях уменьшается содержание стимуляторов роста и увеличивается количество ингибитора роста абсцизовой кислоты.

Плод развивается из завязи цветка и, как правило, содержит семена. Плоды могут формироваться без оплодотворения и образования семян. Это явление называют партенокарпией. Образование партенокарпических (бессемянных) плодов может происходить при обработке

растений ауксинами и гиббереллинами. Однако обычно цветки без опыления и оплодотворения опадают.

Этап старости и отмирания включает в себя период от полного прекращения плодоношения до смерти организма. Для него характерно прогрессирующее ослабление жизнедеятельности. Однолетние растения погибают целиком. У многолетних трав ежегодно полностью отмирает надземная часть, а корневая система остается жизнеспособной. У многих растений стареют и опадают ранее образовавшиеся листья. У листопадных деревьев осенью одновременно стареют и опадают все листья. Перед опадением листа или плода в основании черешка листа или плодоножки образуется отделительный слой, где размягчаются и частично растворяются клеточные стенки и срединные пластинки. Этот процесс индуцируется этиленом, продуцируемым стареющими листьями и созревающими плодами.

1.3. Дифференцировка и рост растений

Однако не все клетки, входящие в состав растения, обуславливают рост организма в целом, поскольку рост происходит только в определенных зонах - меристемах. Имеется целый ряд различных типов меристем. Для осевых органов: стеблей и корней характерны апикальные меристемы, т.е. рост этих органов в длину происходит только в верхушечных зонах. Апикальные меристемы побега и корня представляют собой не только образовательные ткани, но и главные координирующие центры, влияющие на морфогенетические процессы в целом растении. Латеральные (боковые) меристемы образуют слои клеток вдоль побега и

корня. В основании междоузлий и листьев локализованы интеркалярные (вставочные) меристемы.

1.4. Кинетика ростовых процессов

Кривую, описывающую скорость роста, можно разделить на 4 участка: 1) лаг-период, когда рост почти не заметен и идут процессы, подготавливающие организм к видимому росту, 2) лаг-фаза (интенсивный рост), когда скорость роста изменяется логарифмически, прямой линией по отношению ко времени, 3) фаза замедления роста, 4) стационарная фаза - период, во время которого не наблюдается видимых процессов роста, 5) фаза деградации (рис. 2).

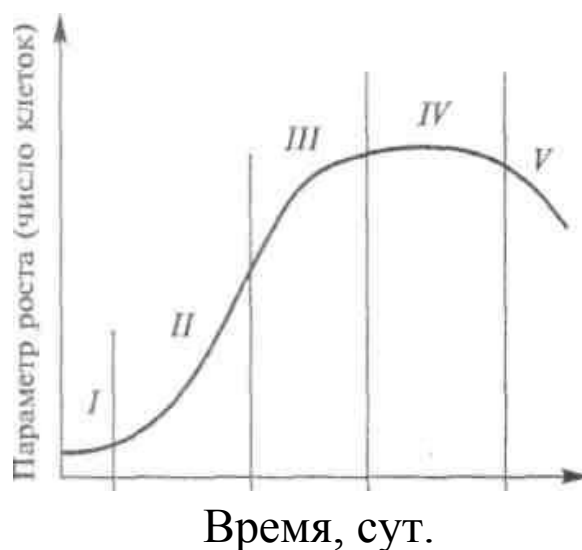


Рис. 2. Кривая роста в периодической суспензионной культуре: I - лаг-фаза; II - фаза экспоненциального роста; III - фаза замедления роста; IV - стационарная фаза; V- фаза деградации

В течение лаг-фазы клетки адаптируются к новым условиям, происходит изменение химического состава среды

(кондиционирование). За лаг-фазой идет фаза экспоненциального роста (II). Большинство клеток вовлекается в процесс деления. Клетки слабо вакуолизированы, интенсивно используются ресурсы питательной среды. В фазе замедления роста (III) число клеток, участвующих в митозах, постепенно уменьшается, нарастает вакуолизация. Иногда между фазой экспоненциального роста и фазой замедления роста выделяют фазу линейного роста. Вследствие истощения ресурсов среды наступает стационарная фаза (IV) - кривая роста выходит на плато, число клеток и их биомасса меняется либо, митотический индекс падает. Обычно этой стадии периодическую суспензионную культуру пересаживают. Если этого не сделать, наступает фаза деградации - клетки начинают погибать. Кривая роста, полученная для периодической суспензионной культуры, достаточно показательна. Аналогичные кривые можно получить и на целых растениях. Например, у однолетников лаг-фаза отвечает периоду покоя семени, на начальных этапах рост идет медленно, усиливаясь по мере развития листьев (экспоненциальный рост). Замедление роста связано с формированием цветков и плодов, в конце жизни растение больше не растет (фаза стационара) и после плодоношения погибает (деградация). Получение кривых роста для деревьев более трудоемко (трудно точно оценить биомассу и количество клеток, фаза деградации иногда затягивается на 400 лет более и т.д.), но общий характер кривой роста сохраняется.

В природе растение подвергается действию внешних факторов, которые и меняют характер кривой роста. Даже в благоприятных условиях скорость роста различна днем и ночью (различаются температура, испарение, поступление воды

и минеральных веществ, доступность фотоассимилятов). При этом в течение суток наблюдаются кратковременные периоды интенсивного роста и «стационары». Для деревьев характерны сезонные колебания роста. Наиболее известный пример - различная скорость отложения древесины. Каждая почка растет в соответствии с S-образной кривой роста. И в этом случае внешние факторы обуславливают чередование интенсивного роста с фазой «стационара», которая стыкуется с лаг-фазой следующего ритма роста. Общая кривая роста оказывается составленной небольшими (разномасштабными) S-образными участками. Таким образом, кривая роста целого растения обычно имеет более сложную форму, чем кривая роста в периодической суспензионной культуре.

1.5. Влияние факторов внешней среды на рост растений

На рост растений оказывают влияние продукты жизнедеятельности других растений (явление аллелопатии), микроорганизмов (антибиотики, регуляторы роста) и факторы внешней среды.

Свет. Растения воспринимают свет не только как источник энергии, но и в качестве сигнала, характеризующего условия среды. В клетках имеются рецепторные молекулы фитохрома, опосредующие действие света на морфогенез. Фитохром состоит из двух белковых субъединиц и хромофора - незамкнутого тетрапиррола, относящегося к группе фикобилинов. Фитохром синтезируется в форме Φ_{660} , поглощающей красный свет. Под действием красного света он переходит в активную форму Φ_{730} , поглощающей дальний красный свет. Под действием дальнего красного света и в

темноте Φ_{730} превращается в Φ_{660} . Фитохром изменяет проницаемость клеточных мембран, регулирует движение хлоропластов и влияет на синтез ферментов и стимуляторов роста гиббереллинов и цитокининов.

Температура. Различают три основные температурные точки: минимальная температура, при которой начинается рост, оптимальная - наиболее благоприятная для роста и максимальная, при которой рост прекращается. В зависимости от приспособленности к температурному режиму различают теплолюбивые (минимальная температура выше 10°C , оптимальная $30-40^{\circ}\text{C}$) и холодостойкие (минимальная температура $0-5^{\circ}\text{C}$, оптимальная $25-30^{\circ}\text{C}$).

Газовый состав. Необходим кислород, так как дыхание поставляет энергию для ростовых процессов, и углекислый газ, который в ходе фотосинтеза восстанавливается до органических веществ. Избыток углекислого газа на короткое время повышает растяжимость клеточных стенок и стимулирует рост клеток (эффект «кислого роста»).

Водный режим. Недостаточное снабжение растений водой задерживает рост побегов и кратковременно стимулирует с последующим торможением рост корней.

Минеральное питание. Для нормального роста необходимо достаточное снабжение всеми питательными элементами. Избыток азота стимулирует рост вегетативной массы, но замедляет процессы дифференцировки и формирование цветков.

2. РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА

Фитогормоны - это вещества, образующиеся в процессе обмена веществ и необходимые в очень малых количествах для запуска и регуляции физиологических и морфогенетических программ растений. Они являются природными регуляторами роста и развития растений. Эти вещества образуются в определённых тканях растений и транспортируются в другие органы и ткани, оказывая на них влияние. Основные физиологические процессы, такие как рост, развитие, формирование и адаптация факторам среды, регулируются фитогормонами.

Характерной особенностью фитогормонов, отличающей их от других физиологически активных веществ (витаминов, микроэлементов), является то, что они переключают физиологические и морфогенетические программы. Согласно современной классификации **фитогормоны - это биологические регуляторы роста и развития растений, осуществляющие взаимодействие клеток, тканей и органов, стимулирующие и ингибирующие морфогенетические и физиологические процессы в растительных организмах.**

Активные формы фитогормонов действуют только на компетентные к этим фитогормонам клетки, то есть на клетки, в мембранах и цитоплазме которых присутствуют рецепторы специфические для этих фитогормонов. Взаимодействие фитогормона со своим рецептором запускает цепь реакций преобразования гормонального сигнала в функциональные ответы клетки. Эти ответы могут быть разными в зависимости от типа рецепторов, концентрации фитогормона и соотношения этой концентрации с уровнем других фитогормонов, а также от

взаимосвязи рецептора с теми или другими молекулярными комплексами, участвующими в трансдукции гормонального сигнала.

Фитогормоны влияют на деление и рост клеток растяжением, состояние покоя, созревание, старение, формирование плода, устойчивость к стрессу, тропизмы, транспирацию; обеспечивают функциональную целостность растительного организма, закономерную последовательность фаз индивидуального развития.

Гормональная система тесно связана с генетическим аппаратом клетки. Фитогормоны не только влияют на степень метилирования ДНК и таким образом регулируют экспрессию генов, но и связываются с белками-репрессорами на опероне, что приводит к активации структурных генов и синтезу определённых ферментов. Следовательно, изменяя соотношение гормонов в питательных средах, можно в какой-то степени изменять и генетические программы клеток и тканей. Эти процессы известны как дедифференциация, редифференциация и дифференциация клеток и тканей.

В одной клетке может находиться несколько видов рецепторов одного и того же фитогормона, что обуславливает различные виды реакции растения на один и тот же фитогормон, т.е. полифункциональность его действия. Интенсивность реакции на фитогормон определяется не только его концентрацией, но и концентрацией рецептора гормона, так как полной физиологической активностью обладает их комплекс, а не отдельные компоненты. Это обуславливает различную чувствительность клеток к одному и тому же гормону. Как правило, клетки - продуценты данного фитогормона имеют малую чувствительность к нему, обусловленную низкой кон-

центрацией рецепторов. Рецепторы фитогормонов в настоящее время изучены ещё недостаточно. Однако считают, что соответствующие органы (рецепторы) должны обладать опознавательной способностью в отношении фитогормонов. По-видимому, большая их часть представляет собой глобулярные белки, с очень высоким сродством к связывающим гормонам.

Гормональные эффекты реализуются путём конформационных изменений белковых молекул (варьирование формы и пространственной структуры), занимающих в клетке стратегически важное положение. Такие белки могут функционировать как рецепторы фитогормонов, преобразователи сигнала между рецептором и определённой ферментативной системой, а также как ферменты, активаторы или ингибиторы ферментов, компоненты мембранных транспортных систем. Эти эффекты во всех чувствительных клетках представляет собой цепь скоординированных изменений формы множества специфичных для данной клетки белков. При изменении условий внешней среды в растении происходят изменения в синтезе того или иного гормона, что может оказывать действие на обмен белков. Фитогормоны участвуют в регуляции экспрессии генов в растительных клетках и влияют на синтез белка. Ключевые ферменты, действующие на развилках путей биосинтеза фитогормонов, проявляют высокую чувствительность к изменению факторов среды (освещённости, температуры и т.д.), что приводит к доминированию синтеза специфического фитогормона.

Образовавшаяся молекула фитогормона в дальнейшем транспортируется по растению от места своего синтеза к клеткам-мишеням, т.е. клеткам восприимчивым к данному фитогормону. Транспорт фитогормонов происходит по проводящей системе растения, с током пасоки и ассимилянтов, а

также по межклеточному пространству. Кроме того, молекулы фитогормонов способны проникать к клеткам-мишеням путём перемещения в соответствии с градиентом концентрации по плазмодесмам - мембранным каналам, связывающим протопласты соседних клеток, или в результате активного транспорта через пограничную мембрану клетки - плазмалемму.

При нарушении структуры рецепторного белка исчезает возможность рецептора связываться с гормоном. Неполные аналоги гормона осуществляют процесс частичного связывания с рецептором, что выражается в ослаблении гормонального эффекта. Установлена разная реакция видов и сортов растений в отношении действия фиторегуляторов.

Существенное влияние на сортовую восприимчивость к действию регуляторов роста оказывают факторы внешней среды. Фитогормональная регуляция экспрессии генов обуславливает такие важнейшие процессы в жизни растительной клетки, как дифференцировка и дедифференцировка, деление, рост и адаптация к новым условиям.

Одним из наиболее вероятных путей влияния фитогормонов на репрессию и дерепрессию генов является метилирование ДНК, вызывающее усиление или ослабление экспрессии соответствующих генов или полное прекращение их функционирования на том или другом этапе органогенеза. Количество присоединившихся или освободившихся метильных групп, места их локализации в боковых ветвях структур нуклеотидных последовательностей ДНК оказывают при этом существенное влияние на функциональную активность генов, в состав которых входят указанные структуры.

Биосинтез стимуляторов и ингибиторов, их инактивация и функционирование контролируются ядром. Генетически

регулируемые уровни эндогенных фитогормонов и их антагонистов лежат в основе всех корреляций в организме. В результате ростовые центры переключаются с одной системы органов на другую. Возрастные изменения в развитии растений сопровождаются существенными сдвигами в гормональном статусе растений, что является одновременно и причиной, и следствием последних. Спектры действия различных фитогормонов значительно перекрываются, что свидетельствует об относительности их специализации.

Гормональная регуляция, детерминируемая генотипом, оказывает на него существенное влияние и вместе с генетической регуляцией составляет основу генного контроля при реализации наследственной программы растений. Усиливая или ослабляя рост, развитие и другие процессы, эти системы во взаимодействии с экологическими и другими факторами среды определяют тип морфогенеза, структуру, продуктивность и адаптацию растений.

При оценке на устойчивость растений к стрессовым факторам следует предполагать активное функционирование системы эндогенных регуляторов - стимуляторов роста типа цитокининов и ингибиторов роста типа абсцизинов.

В систему оценки действия различных синтетических и природных стимуляторов и ингибиторов роста целесообразно включать показатели содержания абсцизовой и индолилуксусной кислот в тканях проростков, скорость смены стимуляторной активности на ингибиторную активность, соотношение стимуляторов и ингибиторов роста в корнях и побегах.

Фитогормоны разнообразны как по химическому составу, строению, так и по характеру действия. Действие фитогормонов на растение поливалентно. По химической природе

гормоны растений подразделяются на две группы: производные мевалоновой кислоты (гиббереллины, абсцизины, брассины, фузикоцин, цитокинины) и производные аминокислот (ауксины - из триптофана, этилен - из метионина или аланина).

Биосинтез фитогормонов происходит в определённых частях растений: в апексах побегов образуется ИУК - индолил-3-уксусная кислота, лист служит донором ключевого продукта синтеза гиббереллинов - каурена, а также абсцизовой кислоты, в апексах корней синтезируется кинетин, а в зоне растяжения корня - гиббереллины, источником зеатина является эндосперм прорастающих семян.

По функциональному действию различают 5 основных групп фитогормонов - ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен. Они подразделены на фитогормоны - стимуляторы (ауксины, гиббереллины, цитокинины и открытые сравнительно недавно - брассиностероиды или брассины, жасминовая и салициловая кислоты) и ингибиторы (абсцизовая кислота, этилен и фенольные ингибиторы).

2.1. Ауксины

Ауксины - это группа веществ, продуцируемая растущими верхушками (апексами) стеблей и корней, являются веществами индольной природы (рис.3).

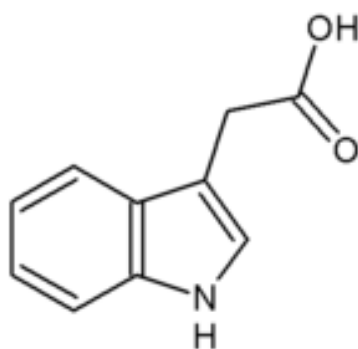


Рис.3. - Структурная формула индолил-3-уксусной кислоты (гетероауксина)

Основным фитогормоном типа ауксина является индолилуксусная кислота (ИУК). Их открытие связано с исследованиями Ч. Дарвина (1860), который установил, что если осветить проросток злака с одной стороны, то он изгибается к свету. Но если верхушку проростка лишить света экранированием и после этого создать условия одностороннего освещения, то изгиба не происходит. Таким образом, было установлено, что органом, воспринимающим одностороннее освещение, является верхушка растения, тогда как сам изгиб происходит в нижней части проростка, а в его верхушке под влиянием одностороннего освещения вырабатывается вещество, которое передвигается вниз и вызывает изгиб. Эти выводы Ч. Дарвина получили продолжение лишь через 50 лет в работах датского учёного П. Бойсен-Йенсена, который показал, что при удалении верхушки проростка (декапитация) резко замедляет рост нижележащих клеток, находящихся в фазе растяжения. Причём, если обратно наложить верхушки проростка через слой желатина или агар-агара, то рост нижележащих клеток возобновляется. Позже выявлено, что если агаровый блок, на котором в течение некоторого времени была помещена верхушка coleoptilya, наложить на

обезглавленный колеоптиль асимметрично, то происходит изгиб, причем более интенсивно растёт та сторона, на которую наложен блок. Все эти опыты показали, что в верхушке проростков вырабатывается особое вещество, которое, передвигаясь к нижележащим клеткам, регулирует их рост в фазе растяжения. Так как это вещество вырабатывается в одной части растения, а в другой вызывает физиологический эффект, оно было отнесено к гормонам. Исследования, проведённые отечественным учёным Н.Г. Холодным, показали, что рост разнообразных видов растений, а также различных органов одного и того же растения регулируется определённым фитогормоном - ауксином. Оказалось, что фитогормоны типа ауксина - ИУК и некоторые близкие к нему соединения широко распространены в растениях. Они сконцентрированы в основном в растущих частях растительного организма: верхушках стебля, молодых растущих частях листьев, почках, завязях, прорастающих семенах, а также пыльце. Образуются в верхушках (апексах) стеблей и корней, затем перемещаются ниже - в зону растяжения клеток - и способствуют их удлинению. Ауксины передвигаются от верхушки побега вниз к его основанию, а затем от основания корня к его окончанию, т.е. полярно. Скорость транспорта ауксинов составляет от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров в час. При недостатке кислорода или торможении процесса дыхания различными ингибиторами передвижение ауксинов приостанавливается. У взрослых растений при высокой концентрации ауксина может наблюдаться неполярный их транспорт вверх по растению с восходящим током воды по ксилеме.

Образование ИУК осуществляется из аминокислоты триптофана, а он синтезируется из шикимовой кислоты. Но выявлен и триптофан-независимый синтез ауксина - из индола и индолглицерофосфата. Содержание ИУК связано не только со скоростью его образования, но и от активности его распада. Основным ферментом, обеспечивающим распад ИУК, является ИУК-оксидаза. Наряду с ферментативным окислением ИУК большое значение имеет её фотоокисление, особенно ультрафиолетовыми лучами с длиной волны около 280 нм. Кроме того, распад ИУК может происходить за счёт декарбоксилирования. Установлено наличие в клетках конъюгированного, т.е. связанного ауксина, который, как правило, неактивен. В растительных клетках этот гормон содержится в цитозоле и хлоропластах. Основными факторами, влияющими на содержание ауксина в растительных клетках являются: триптофан-зависимый синтез ауксина, триптофан-независимый синтез ауксина, транспорт, окисление и декарбоксилирование, конъюгация. На образование ИУК значительное влияние оказывают внешние условия (снабжение растения азотом, обеспечение водой, степень освещения, эпифитная микрофлора). За счёт изменения содержания фитогормонов осуществляется первоначальное влияние условий внешней среды на процессы обмена веществ и рост. В процессе онтогенеза растительного организма содержание ауксинов изменяется. Так, в листьях максимум содержания ауксинов наступает в фазе цветения растений. Распускающиеся почки, прорастающие семена содержат большое количество ауксина. Однако, по данным В.И. Кефели, в период прекращения процессов роста (период покоя), содержание ауксинов падает. Между содержанием ауксинов и скоростью роста клеток существует

прямо пропорциональная зависимость. Регуляция образования и распада ИУК - это один из способов регуляции её содержания, а, следовательно, и процессов роста. Для проявления активности фитогормонов необходимо образование комплекса с белком-рецептором (гормон-рецепторный комплекс).

Благодаря обнаружению ауксинов в растениях удалось установить внутренние причины ряда ростовых процессов. Продуцированные растущими верхушками (апексами) стеблей и корней, они перемещаются из апексов в зону удлинения клеток, где и влияют на процесс растяжения. В нормальном состоянии в проростке и корнях содержится насыщенная доза ауксинов. Если искусственно создать избыточную концентрацию ауксина, то рост растения прекращается. Кроме действия на рост растягивающих клеток, ауксин способен вызывать клеточное деление, а также обеспечивает коррелятивное взаимодействие между органами растущего растения.

Один из основных эффектов ауксинов - явление гео- и фототропизма, которые возникают в результате несимметричного распределения ауксинов в организме.

Ауксины и другие фитогормоны играют существенную роль в синтетической деятельности клеток и являются одним из необходимых условий процесса образования и самовозобновления цитоплазмы. Образующиеся в растениях ауксины - существенное звено регуляции передвижения пластических веществ в растительном организме. Клетки и ткани становятся центрами притяжения воды и питательных веществ, что провоцирует усиление роста клеток и тканей. То есть ауксины являются регуляторами передвижения и распределения разных веществ в растительном организме, регулируя полярность в

тканях и органах растений. Они являются важными факторами синтетических превращений, ведущих к перестройке исходных питательных веществ в структурные элементы клеток. В связи с усилением общего обмена под действием стимуляторов роста часто происходит такое перераспределение веществ, при котором расходуются обычно не используемые ранее ресурсы питательных веществ растения.

Ауксины действуют на рост двухфазно в зависимости от концентрации: при низких дозах ускоряют рост, а при более высоких тормозят его, т.е. отдельные растительные органы реагируют на действие ауксинов стимуляцией или торможением роста. Кроме того, считают, что ИУК способна ускорять ростовые процессы лишь в тех случаях, пока она находится в свободном состоянии. При инкубации отрезков колеоптилей пшеницы и тканей других растений с раствором ИУК возникает комплекс ИУК-глюкоза, в котором ИУК соединена с сахаром эфирной связью. Этот продукт можно рассматривать как связанную форму ИУК, выполняющую запасные функции в растении. К другим связанным формам ИУК можно отнести индолилацетаспарагиновую кислоту, глюкобрассицин, неоглюкобрассицин, комплексы ИУК с белком, дейтероауксин.

Физиологические функции связанных индолов до конца не ясны. Эти соединения могут играть роль резерва свободных ауксинов, используемых для поддержания ростовых процессов на определённом уровне. Им приписывают так же свойства природных детоксикантов, выводящих избыток ИУК из общего метаболизма растений. В процессе превращения триптофана в ИУК связанных форм индолов образуется в 10 раз больше, чем свободных. ИУК, введённая в растительные ткани, претерпе-

вает быстрые превращения, сопровождающиеся исчезновением её биологической активности. Вместе с тем, индуцированные ИУК, ростовые и формообразовательные процессы, осуществляются через значительный промежуток времени после её превращения в неактивные формы.

Синтез нуклеиновых кислот и белка также регулируется фитогормонами. На первом этапе роста растягивающейся стенки повышается содержание доступной РНК, которая связывает ионы кальция, обычно цементирующие пектиновые вещества клеточных стенок. Под действием ауксинов разрушаются соли кальция (пектаты), вследствие чего размягчаются клеточные стенки, повышается их пластичность, в них появляются большие промежутки. Второй этап роста, связанный с растяжением клеточных стенок, заключается в синтезе новых материалов и в повышении содержания целлюлозы и гемицеллюлозы, а также новых порций пектинов. Третий этап - осмотическое поглощение воды, поддерживающее набухание, которое действует на клеточную стенку.

Первые этапы действия ауксинов сопровождаются синтезом новых порций ферментов, катализирующих ряд метаболических реакций, которые протекают в растягивающихся стенках и набухающей цитоплазме. Без синтеза белков-ферментов реализация действия ауксина невозможна.

Предполагается, что ауксины активируют специфический тип м-РНК (РНК посредник); это ведёт к образованию ферментов, участвующих в синтезе материала клеточных стенок. Изменение ионного равновесия в мембранах клеточных органелл служит пусковым механизмом для синтеза м-РНК.

Ауксины влияют на рост coleoptилей злаков, стеблей, листьев и корней растений, вызывают изгибы органов, задержи-

вают опадение листьев и завязей, а также способствуют образованию корней у черенков. Препарат на основе ауксина - *гетероауксин* применяют для укоренения черенков, саженцев. Превышение дозы препарата или времени обработки ведет к синтезу этилена, что неблагоприятно для растений.

Ауксин вызывает клеточные деления (в каллусе, в камбиальных клетках). Он способствует росту верхушечной (апикальной) почки и подавляет развитие боковых почек. При удалении верхушечной почки происходит пробуждение ниже-расположенных боковых почек. Среди других свойств ауксина следует отметить его способность вызывать ряд морфогенетических эффектов: партенокарпию у плодов (томата, огурца, инжира), задерживать опадение листьев и завязей. Высокая концентрация ИУК в пыльце способствует увеличению размеров плодов (чем больше пыльцы попадает на рыльце цветка, тем крупнее плод).

Сходными свойствами обладают и синтетические аналоги ауксина: индолилмасляная кислота (ИМК), α -нафтилуксусная кислота (НУК), 2,4-дихлорфенокси-уксусная кислота (2,4-Д), а так же природные фенольные соединения, стимулирующие рост растений. Синтетические аналоги эффективно связываются рецепторами ауксина, но слабо взаимодействуют с системами транспорта и окислительной дегградации.

2.2. Гиббереллины

Гиббереллины представляют собой соединения, относящиеся к дитерпеноидам флуоренового ряда и очень сходны между собой по структуре.

Впервые были открыты японскими учёными Куросава и Сумика (1926) при исследовании болезни риса (чрезмерном его росте), вызываемой грибом рода *Gibberella* (сейчас его перенесли в род *Fusarium*). Его соотечественник Т. Ябута (1935) выделил из этого гриба гиббереллин в кристаллическом виде и дал ему это название. К 1955 г. была окончательно установлена структура первого гиббереллина. Растения вырабатывают похожие вещества - *эндогенные гиббереллины*. Это - самый обширный класс растительных гормонов, их известно уже более 100. Современные наименования гиббереллинов, принятые в научной литературе, были предложены Стоу и Ямаки, которые назвали эти вещества гиббереллинами А₁, А₂, А₃ (гибберелловая кислота), А₄ и т.д. Очередной порядковый номер присваивается физиологически активным формам гиббереллинов по мере их обнаружения (Муромцев Г.С., Пеньков Л.А., 1962).

Основной структурной единицей этих гормонов считается гиббереллин ГК₉, а остальные рассматриваются как его производные.

Они не устойчивы и быстро разрушаются в кислой или щелочной среде. Наибольшей биологической активностью чаще обладает *гибберелловая кислота* (ГК₃), отличающаяся от ГК₉ наличием гидроксильных групп у углеродов (отмечены стрелками) и двойной связью (рис. 4). Гиббереллины вырабатываются в основном в фотосинтезирующих листьях, но могут синтезироваться и в корнях.

Они индуцируют и активируют рост стеблей растений, вызывают прорастание покоящихся семян и нарушают период покоя у растений, стимулируют цветение фотопериодически чувствительных растений, способствуют образованию

партенокарпических плодов (у винограда, шиповника, вишни, яблони), стимулируют образование и лигнификацию вторичной ксилемы клеток (число лигнифицированных клеток возрастает с увеличением дозы гибберелловой кислоты).

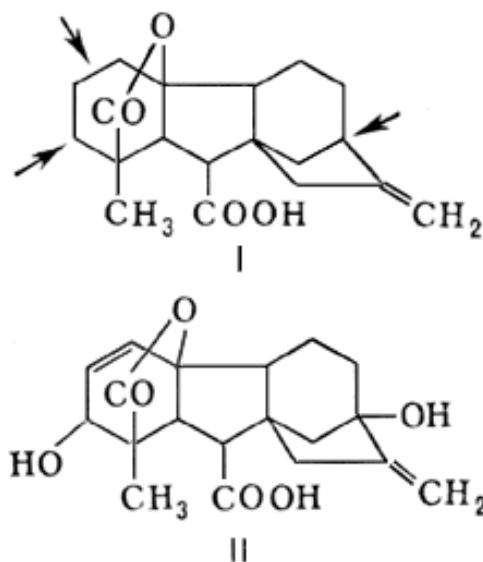


Рис.4. - Структура молекул гиббереллинов

У высших растений ими наиболее богаты быстрорастущие ткани; они содержатся в незрелых семенах и плодах, проростках, развёртывающихся семядолях и листьях.

Гиббереллины применяют в практике растениеводства для повышения выхода волокна конопли и льна, для увеличения размеров ягод у бессемянных сортов винограда, для повышения урожайности трав, стимуляции прорастания семян (обработка нарушает состояние покоя тканей и оказывает стратифицирующее действие на семена; при естественном выходе семян из состояния покоя содержание эндогенных гиббереллинов повышается). Из-за вызываемого ими резкого ускорения роста зелёной массы растений, применение их должно сопровождаться усилением питания растений. Для ускоренного созревания томатов, черешни, яблок, а также для

предотвращения полегания злаковых культур, используют обработки растений веществами, тормозящими действие гиббереллинов, например - этефон (способствует ускорению созревания томатов, черешни, яблони). Биосинтез ГК также ингибируется паклобутразолом (промышленный ретардант). Его используют в растениеводстве, когда высокие стебли нежелательны (многие цветки на коротких цветоножках эффектнее, чем на длинных). При обработке паклобутразолом получают «искусственные карлики». Из Голландии, например, экспортируют «карликовые» хризантемы, каланхоэ и другие растения.

Обработка гиббереллинами не влияет на рост корня или угнетает его при увеличении концентрации.

Гиббереллины ускоряют деление клеток в зоне, непосредственно примыкающей к верхушке стебля, и рост в фазе растяжения, стимулируют рост (главным образом стеблей и черешков) сильнее ауксинов. При некоторых условиях они могут ускорять рост листьев, цветков и плодов, а также развитие растений, зависящее от температуры и фотопериода, а в определённых условиях - цветение и завязывание плодов. Свет способствует его образованию в растении. Отсутствие или избыток этого гормона определяют некоторые патологические симптомы - карликовость или чрезмерный рост.

Рост стебля под действием гиббереллина усиливается не вследствие увеличения междоузлий, а главным образом из-за усиления их роста. Подобно ауксинам, гиббереллин может стимулировать растяжение и деление клеток, однако для него характерно действие на клеточное деление в меристематической зоне. Митозы, возникшие под действием гиббереллинов, ориентируются вдоль главной оси, что в

конечном итоге вызывает удлинение стебля. В растении ИУК и гибберелловая кислота взаимодействуют, стимулируя образование новой ксилемы. При росте стебля ИУК активирует транспорт гиббереллина к растущему апексу, а гиббереллин активирует базипетальный транспорт ИУК.

Возможный механизм прямого действия гиббереллинов на рост заключается в снятии репрессии со специфических генов, что ведёт к индукции синтеза м-РНК, ферментов и выражается в возникновении новых морфогенетических образований. Это проявляется в индукторном действии гиббереллина на синтез α -амилазы в эндосперме. Гиббереллин индуцирует синтез некоторых протеиназ, β -амилазы.

Гиббереллины контролируют проявления пола у растений. В 1970-х гг. под руководством М.Х. Чайлахяна исследовали регуляцию пола у огурца и конопли. Огурцы образуют мужские и женские цветки на одном растении (однодомные), а конопля - двудомное растение. Обработка ГК вызвала увеличение процента мужских растений у конопли и увеличила закладку мужских цветков на огурцах.

Гиббереллины стимулируют цветение ряда растений. Виды, цветущие на длинном дне, можно заставить цвести с помощью гиббереллинов.

С помощью гиббереллина двулетники переходят к цветению без яровизации. Семена и клубни многих растений после уборки находятся в состоянии покоя и не прорастают даже в благоприятных условиях увлажнения, аэрации и температуры. Обработка гиббереллином вызывает их прорастание. Этот прием используют для стимуляции прорастания свежесобранных клубней картофеля при его повторной культуре.

2.3. Цитокинины - гормоны корневого апекса

До 1950-х гг. получить культуры растительных клеток не удавалось. Над этой проблемой работал американец Фольке Скуг. Полученную из стеблей табака сердцевинную паренхиму помещали на искусственные среды, содержащие минеральные вещества, сахар, витамины, аминокислоты, а также ИУК. Клетки паренхимы приступали к делениям, но рост быстро останавливался. В лаборатории Ф. Скуга перепробовали различные добавки: экстракт дрожжей, томатный сок, сок листьев табака, и все безрезультатно. Небольшого успеха удалось добиться только при добавлении в среду кокосового молока. В 1950-х гг. ученые обнаружили, что наследственная информация передается от родителей к потомкам с помощью ДНК (механизм этого явления был не известен). Ф. Скуг предположил, что растительным клеткам не хватает ДНК. В среды начали добавлять ДНК из молок сельди (самый дешевый источник ДНК), но клетки не делились.

Открытие цитокининов состоялось благодаря ошибке ассистента. Он случайно нарушил режим стерилизации, в результате чего нежные молекулы ДНК подверглись гидролизу с образованием производного одного из четырех пуриновых оснований. Это вещество назвали *кинетином* (от греч. *kinesis* – деление (рис.5).

В 1962 г. из семян кукурузы был выделен природный цитокинин - зеатин - 6 - (4 - окси - 3- метил – 2 - енил) - аминопурин (*Letham, 1964*).

В клетке цитокинины образуются из аденина. Цитокинины способствуют синтезу ДНК в клетке, контролируют S-фазу клеточного цикла у растений. Цитокинины синтезируются в

апексе корня, притягивают и удерживают в нем органические вещества.

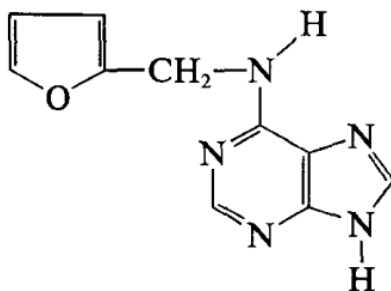


Рис.5. - Структура молекулы кинетина

В зоне дифференцировки корня цитокинины отвечают за образование проводящей системы. Так как корень нуждается в продуктах фотосинтеза, транспортируемых флоэмой, цитокинины стимулируют закладку элементов флоэмы.

Цитокинин - это запрос на фотоассимиляты. Если ткань способна образовать хлоропласты, то под действием цитокинина синтезируется хлорофилл. Даже при недостатке света семядоли тыквы, обработанные цитокинином, приобретают зеленый цвет, появляются хлоропласты.

Цитокинины подавляют рост боковых корней. Под их действием развиваются боковые почки на побегах. Таким образом, цитокинины снимают апикальное доминирование, вызванное ауксинами. Они стимулируют рост бессемянных плодов.

Обработка цитокинином выводит из состояния глубокого покоя клубни и семена ряда растений, спящие почки древесных растений, повышает энергию и всхожесть семян гороха, кукурузы, люпина, ячменя.

Предполагается, что цитокинины могут образовываться в корнях, в молодых листьях и почках.

Цитокинины стимулируют клеточное деление и заметно повышают его скорость (цитокинез), индуцируют заложение и рост стеблевых почек, как у целых растений, так и у недифференцированных каллусов, а также продлевают жизнь и поддерживают нормальный обмен веществ у изолированных листьев, вызывают их вторичное позеленение.

Установлено, что зеатин, выделенный из молодых зёрен кукурузы, представляет собой производное аденина - 6-(4-окси-3-метил-транс-2-бутениламино)пурин.

Цитокинины содержатся в растениях в таких малых количествах, что их можно идентифицировать только при помощи метода масс-спектрометрии. Боковая цепь, присоединенная к аминогруппе при 6-м атоме пуринового кольца, имеет изопреноидную структуру и, подобно гиббереллинам, образуется из мевалоновой кислоты. Вещество, очень близкое к зеатину, - 6 (N,N-диметилаллиламино) пурин - было выделено в форме рибонуклеозида из сериновой и тирозиновой транспортных РНК дрожжей, гороха, шпината и печени телёнка; в обеих транспортных РНК это необычное основание непосредственно примыкает к антикодону. В пяти других, специально исследованных транспортных РНК, этого интересного основания не оказалось.

Классифицируют два типа этих гормонов: аденинового типа, представленные кинетином (рис. 5), зеатином и 6-бензиламинопурином и фенил-мочевинного типа, представленные дифенилмочевинной или тидиазуроном.

Цитокинины аденинового типа синтезируются в основном в корнях, а также в стеблях и листьях. Камбий и другие активно делящиеся ткани растений также являются местом их синтеза. Не показано, что цитокинины типа фенилмочевины

естественно встречаются в тканях растений. Они участвуют в местной передаче сигнала, а также в передаче сигнала на расстоянии, причем последний механизм также используется для транспорта пуринов и нуклеозидов, регулируют деления клеток, морфогенез побега и корня, созревание хлоропластов, линейный рост клетки, образование добавочных почек и старение. Их соотношение с ауксинами является ключевым фактором деления клеток и дифференцировки тканей растения. Образование почек можно считать вариантом дифференцировки клеток и этот процесс является очень специфическим эффектом этих фитогормонов.

Биосинтез. Первую реакцию в биосинтезе изопреновых цитокининов катализирует фермент аденозинфосфатизопентилтрансфераза, он использует АТФ, АДФ или АМФ как субстрат, а идиметилалилдифосфат или гидроксиметилбутенилдифосфат как донор пренильной группы. Данная реакция является лимитирующей в биосинтезе цитокининов, субстраты - образуются в пентилэритрол-фосфатном биохимическом пути. У растений и эти гормоны могут образовываться из продуктов распада т-РНК. Эти РНК с антикодоном, начинающимся с уридина и имеющие пренилированные аденозины рядом с антикодоном, освобождают при деградации аденозины типа цитокининов. Пренилирование таких аденинов осуществляется т-РНК-изопентилтрансферазой. Их биосинтез регулируют ауксины.

Цитокинины не только стимулируют клеточное деление, но и могут изменять строение растительных клеток, выращиваемых в культуре. Если концентрация цитокинина в питательной среде мала (не более 10^{-9} М), образуются только

рыхлые, непрочные ткани. При несколько более высоких концентрациях (от 10^{-8} до 10^{-7} М) на поверхности клеточной массы развиваются корешки, и, наконец, при ещё более высоких концентрациях (около 3×10^{-6} М) начинается образование побегов. Эта зависимость дифференцировки корней и побегов от концентрации цитокининов, продемонстрированная на тканевых культурах, позволяет предполагать, что цитокинины, возможно, выполняют сходную функцию и в интактном растении.

Пока не доказана связь действия цитокининов с какой-либо специфической биохимической реакцией; неизвестным остается также механизм стимуляции этими гормонами клеточного деления. Добавление цитокинина усиливает синтез ДНК в делящихся клетках.

Большую роль они играют и в мобилизации, притягивании питательных веществ к местам их локализации. Наиболее активное действие этих фитогормонов проявляется при их взаимодействии с другими, особенно с ауксинами. Цитокинины способны так же вызывать резкую активацию клеточного деления в культуре тканей. Они выполняют регуляторную функцию в растении, а один из их главных физиологических эффектов - способность индуцировать органогенез в культуре тканей растений. Однако эта морфогенетическая особенность цитокининов зависит от уровня других фитогормонов.

Известно, что цитокинины повышают уровень РНК вдвое через 30 минут после обработки клеток корней лука и увеличивают количество ДНК в клетках корней табака. Это особенно чётко появляется на фоне действия ауксина. У изолированной сердцевинной ткани стебля табака в стерильной культуре одна ИУК несколько усиливала синтез ДНК,

вызывала в отдельных клетках митозы, но не индуцировала клеточных делений. Точно так же один кинетин не вызывал деления клеток. В его присутствии не происходили митозы, а синтез ДНК он стимулировал в меньшей степени, чем ИУК. Только совместное действие ауксинов и кинетина значительно активировало синтез ДНК, вызывало митозы и индуцировало деление клеток в изолированной сердцевине стебля табака. Причём, оказывая воздействие на синтез нуклеиновых кислот растений, они включаются непосредственно в зону, близкую к антикодону молекулы т-РНК и играют важную роль в синтезе белка. Наиболее эффективно цитокинины стимулируют рост клеток в отрезках растущих листьев двудольных травянистых растений. Известно, что если заменить ИУК на 2,4-дихлорфеноксиуксусную кислоту (2,4-Д), но в очень высокой концентрации, можно получить слабое деление клеток сердцевинного каллюса растения.

Цитокинины повышают устойчивость клеток к самым различным неблагоприятным воздействиям, таким как, температурный стресс, обезвоживание, грибная и вирусная инфекция, механическое воздействие и влияние различных химических агентов. Так, в опытах Мотеса и Энгельбрехт было показано, что кинетин (синтетический аналог цитокинина) повышает устойчивость к кратковременному нагреву клеток обработанной им половины срезанного листа табака и способствует последующему репарационному процессу. Это действие цитокининов Мотес ставит в прямую связь с их способностью повышать удерживание клетками подвижных метаболитов и приток к ним питательных веществ из окружающих тканей. Свойство клеток удерживать и притягивать подвижные метаболиты называют

аттрагирующей способностью клеток. Причём, эта способность клеток листа резко снижается в результате нагрева, а цитокинин повышает её, что может быть одним из путей проявления его защитного действия по отношению к нагреву.

В культуре тканей фитогормоны, добавленные в различных пропорциях, регулируют синтез эндогенных гормонов растений, что проявляется в разнообразных морфогенетических реакциях клеток и тканей. Гормональная регуляция в культуре клеток и тканей, известна, как правило Скуга-Миллера (1955): *если концентрация ауксинов и цитокининов в питательной среде относительно равны или концентрация ауксинов незначительно превосходит концентрацию цитокининов, то образуется каллус; если концентрация ауксинов значительно превосходит концентрацию цитокининов, то формируются корни; если концентрация ауксинов значительно меньше концентрации цитокининов, то образуются почки и побеги.*

Наиболее распространенным среди цитокининов является кинетин. Он способен также активировать созревание протопластид и пластид, регулировать дифференциацию трахеид путем усиления синтеза лигнина. Кинетин, нанесённый на лист, притягивает к себе питательные вещества, т.е. наблюдается движение против градиента (активный транспорт). Это действие связано с его способностью задерживать пожелтение листьев, усиливать синтез белка, нуклеиновых кислот и других соединений (липидов, крахмала), а также вызывать перемещение продуктов из одной части листа в другую. Кинетин снимает тормозящее рост растений действие ИУК путём прямого влияния на дифференциацию сосудов ксилемы. Фитогормоны способны изменять проницаемость

клеточных мембран. Под действием ауксинов и гиббереллинов усиливается выброс протонов из клетки, что приводит к подкислению клеточной стенки и ослаблению связей между целлюлозными фибриллами в результате частичного кислотного гидролиза пектиновых веществ. Поэтому клеточная стенка становится более эластичной и под действием тургорного давления вакуоли клетка приобретает способность к растяжению. При индукции или активации синтеза ферментов, фитогормоны взаимодействуют друг с другом, усиливая или ослабляя функцию каждого из гормонов.

Таким образом, ростовые вещества экзогенного и эндогенного происхождения оказывают стимулирующее действие на поступление и передвижение пластических веществ по растению.

2.4. Ингибиторы роста

Абсцизовая кислота (от англ. abscission - отделение, опадение), гормон растений, регулирующий процессы увядания, опадения листьев, покоя. Тормозит рост растений. По химической природе изопреноид - сесквитерпеноид с 15 атомами углерода, соединенными в изопреновые C₅-звенья. (рис. 6).

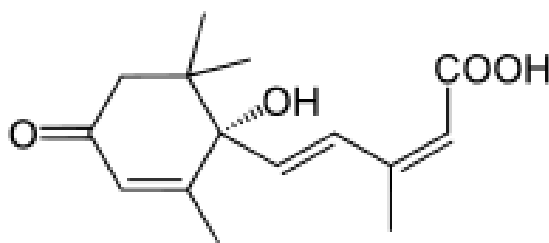


Рис.6 - Структура молекулы абсцизовой кислоты

Впервые абсцизовая кислота была выделена американскими учёными Ф. Эддикоттом с сотрудниками (1963) и независимо английскими исследователями под руководством Ф. Уоринга. Кроме того, обнаружен также близкий к ней по структуре и физиологической активности - ксантоксин, а у водорослей и печёночных мхов функции ингибитора роста выполняет лунуларовая кислота.

Абсцизовая кислота затормаживает ростовые и метаболические процессы, подавляет устьичную транспирацию в условиях засухи, способствует формированию и покою семян, клубней и корнеплодов, а также облегчает опадение цветков и плодов многих растений. Её биосинтез происходит путём специфического расщепления каротиноидов типа виолаксантина. В природе она может образовывать конъюгаты, в первую очередь с углеводами, что ведет к инактивации этого фитогормона.

Абсцизовая кислота находится во всех органах и тканях растения и может синтезироваться во многих из них: листьях, корнях, семенах и плодах. В клетках листа она накапливается в хлоропластах. Её транспорт на дальние расстояния происходит по ксилеме и флоэме, а на ближние - по апопласту (клеточным стенкам и межклетникам) и симпласту (протопластам клеток, сообщающимся между собой при помощи плазмодесм). Она обладает многообразным физиологическим действием, хотя получены «увядающие» мутанты растений, которые её не образуют или не чувствительны к ней. Абсцизовая кислота особенно значима для поддержания водного баланса в условиях засухи. Недостаток влаги ведёт к резкой активации синтеза этого фитогормона и его выходу из мест депонирования во внутри- и внеклеточное пространство. В устьичных клетках

она вызывает быстрый выход калия, что ведёт к падению тургора этих клеток и закрытию устьичной щели, при этом ею одновременно активируется всасывание воды корнями.

Абсцизовая кислота во многих физиологических процессах является антагонистом ауксина, гиббереллина или цитокинина. Она препятствует преждевременному прорастанию семян при их созревании и усиливает состояние покоя зрелых семян, спящих почек, клубней и корнеплодов, затормаживает стимулируемый ауксинами рост coleoptилей. Вместе с этиленом абсцизовая кислота усиливает процессы старения и опадения, особенно увядших цветков и плодов.

На биохимическом уровне различают быстрые и медленные эффекты этого фитогормона. Быстрые эффекты происходят за считанные минуты на уровне плазматической мембраны (устьичных клеток) и связаны асимметричным транспортом ионов калия, кальция и анионов через мембрану, в результате чего замедляется поступление воды в устьичные клетки и их тургор падает. Медленные же эффекты связаны с изменением активности (активацией или репрессией) определенного набора компетентных генов, характерного для данной ткани. Её открытие стимулировало работы по созданию новых форм устойчивых к засухе растений, а также синтезу эффективных химических регуляторов транспирации растений.

Известно, что в контроле синтеза и количественного уровня агглютинаина зародыша пшеницы (АЗП) принимает участие АБК. Показано, что, помимо АБК, в регуляции содержания этого белка в корнях проростков пшеницы принимают участие 2,4-эпибрассинолид (ЭБ), гибберелловая кислота (ГК) и ИУК. Это позволило предположить возможное участие данных фитогормонов и в индукции экспрессии гена

лектина пшеницы. Анализ транскрипционной активности гена АЗП показал, что все указанные фитогормоны вызывали активацию синтеза лектиновых м-РНК, хотя скорость этого процесса заметно различалась. Так, выдерживание проростков на растворах АБК, ЭБ и ГК приводило к сравнительно быстрому (в течение 2-3 ч) увеличению транскрипции гена АЗП. При этом ЭБ и ГК не изменяли эндогенный уровень АБК в корнях проростков пшеницы, что дает основание к предположению о непосредственном участии этих фитогормонов в регуляции синтеза лектина пшеницы. Несколько иная картина наблюдалась при инкубировании растений пшеницы на ИУК: индукция экспрессии гена АЗП происходила гораздо медленнее (лишь к 16 часам). При этом ИУК вызывала повышение уровня АБК, которое предшествовало по времени активации синтеза лектиновых м-РНК, что может свидетельствовать об опосредованном через АБК участии ИУК в регуляции экспрессии гена АЗП.

Абсцизовая кислота появляется в клетке в ответ на изменение состояния воды, вызванный тремя факторами: подсушиванием, повышением концентрации веществ в клетке, охлаждением. В этих случаях вода для клетки менее доступна, т. е. наблюдается водный дефицит.

АБК усиливает синтез *полиаминов* (спермидина, путресцина), которые в комплексах с ДНК и РНК более устойчивы к изменению ионной силы, и к обезвоживанию. Синтез новых ДНК и РНК под действием АБК прекращается, клетка переходит в состояние покоя.

При холодовом стрессе главная задача клетки - не допустить кристаллизации воды, так как кристаллы льда нарушают структуру мембран. Опасен также эффект

«вымораживания»: растворенные в воде вещества не включаются в кристаллы льда и в незамерзшем растворе их концентрация повышается, т.е. увеличивается ионная сила. При охлаждении АБК останавливает синтез белков, ДНК и РНК, накапливаются полиамины, оксипролин, сахара и осмотин. Осмотически активные вещества препятствуют кристаллизации воды: вода становится аморфной и не повреждает мембраны. От АБК зависит биосинтез антоцианов, т.е. при понижении температуры растения становятся красными или фиолетовыми, но физиологический смысл этой реакции пока не ясен. Мутанты по синтезу АБК (не синтезируется АБК) гибнут при легкой засухе и слабых заморозках. Хотя все защитные механизмы имеются, они не включаются без абсцизовой кислоты. Если перед стрессом такие мутанты обработать АБК, их устойчивость повышается.

Этилен

В 1901 г. Д.Н. Нелюбов при выращивании гороха обнаружил, что в лаборатории Санкт-Петербурга проростки были укороченные, искривлялись, верхушка была согнута в апикальную петельку. В теплице и на свежем воздухе проростки были ровные, рослые, апикальная петелька на свету распрямлялась. Он предположил, что фактор, вызывающий такой эффект, находится в воздухе лаборатории.

В те годы помещения и улицы освещали газом. Было замечено, что при аварии в газопроводе ближайшие деревья преждевременно желтели и сбрасывали листья. Исследуя состав светильного газа и действие компонентов на растения, автор установил, что находящийся в газе этилен вызывает: 1) замедление роста в длину и утолщение проростка; 2) «не

разгибающуюся» апикальную петельку; 3) изменение ориентации проростка в пространстве.

Наблюдаемая физиологическая реакция была названа тройным ответом на этилен. Оказалось, что растения «чувствуют» этилен уже в концентрации $>0,0001$ %. Этилен вызывает листопад, созревание плодов и другие ответы. Этилен при этом синтезируется в растениях, т.е. является гормоном.

Синтез этилена в растениях начинается с *метионина*, который, взаимодействуя с АТФ, образует *S-аденозилметионин*.

Этилен - ненасыщенный углеводород ($\text{CH}_2=\text{CH}_2$) продукт жизнедеятельности растительных тканей, активно подавляющий ряд метаболических и формообразовательных процессов, активируемых ауксинами. Этилен угнетает рост побегов в длину, способствует опадению листьев, ингибирует рост главного корня. Если ауксинов в растении слишком много, то начинается синтез этилена - фитогормона-ингибитора. Если обрабатывать растение естественными ауксинами (ИУК, ИПВК и др.), то оно быстро утилизирует их, окисляя или «отправляя в запас» избыток ауксинов. Синтез этилена в наибольшем количестве наблюдается там, где высока концентрация ИУК. Кроме того, большое количество как абсцизовой кислоты (АБК), так и этилена накапливается в любых органах, находящихся в состоянии стресса. Поэтому эти фитогормоны часто называют стрессовыми.

Этилен активизирует раневую перидерму. Образуется пробковый камбий, который формирует суберинизированную пробку, отделяющую здоровую (живую) ткань от больной (мертвой).

При нападении насекомых и клещей выделяется этилен, в основании листа активизируется перидерма, происходит локальный «листопад»: поврежденный лист опадает на землю вместе с вредителем. Шансы вновь добраться до кроны у вредителей уменьшаются.

При регуляции ряда физиологических процессов он действует совместно с абсцизовой кислотой. Синтетические этилен или этиленпродуценты применяются для ускорения послеуборочного созревания плодов (бананов, томатов и других). Используются также 2-хлорэтил-фосфоновая кислота, высвобождающая этилен в растительных тканях, и многочисленные препараты, созданные на её основе. При их применении синхронизируется цветение ананасов, ускоряется созревание плодов на растениях и после уборки, подавляется рост стебля, увеличивается число боковых побегов у целого ряда зерновых, бобовых и овощных культур.

Биосинтез этилена замедляется при пониженной температуре и при высокой концентрации CO_2 . Ингибиторы синтеза этилена токсичны для человека, их применяют только при транспортировке букетов. Торговцы ставят цветы в специальный раствор ингибиторов синтеза этилена с минеральными солями, сахаром и антисептиками. Эти добавки позволяют сохранять букеты в течение многих дней.

При нарушении биосинтеза этилена плоды не дозревают. На основе мутантов по биосинтезу этилена уже получены сорта томатов, которые очень долго хранятся и выдерживают дальние перевозки. Перед продажей для ускорения созревания плодов обрабатывают этиленом, однако эта технология снижает их вкусовые качества. В качестве продуцентов этилена применяют регуляторы на основе 2-хлорэтилфосфоновой

кислоты - препарат этефон и его бискислые (дважды кислые) соли с гидразином (препарат гидрел) и диметилгидразином (дигидрел), синхронизирующие созревание плодов, а также зарубежные препараты этрел, кампозан, флордимекс, томатрел, церон, флорел, этрел-С и др.

Существует поговорка: «одно гнилое яблоко портит бочку яблок». Гнилое яблоко - источник этилена, который вызывает размягчение остальных яблок. Каждый плод синтезирует свой этилен по мере созревания, и в бочке начинается «цепная реакция» производства этилена.

Фенольные ингибиторы роста

Относятся к природным ингибиторам. Среди них известны: кумарин; кофейная, хлорогеновая, коричная, ферулоновая, салициловая и п-оксибензойная кислоты; скополетин, нарингенин (всего около 2000). Они являются производными шикимовой кислоты, а затем фенилаланина и тирозина, далее коричной и паракумариновой кислот. Эти фенолы снижают активность фитогормонов, а так же непосредственно подавляют рост растений, тормозя его через обмен веществ, оказывая неспецифическое действие на обмен веществ. В тоже время ферулоновая кислота активизирует ИУК-оксидазу.

Из них наиболее распространена салициловая кислота (от лат. названия ивы - *Salix L.*, из коры которой она была впервые выделена) - 2-гидроксибензойная или фенольная кислота, $C_6H_4(OH)COOH$ (рис.7).

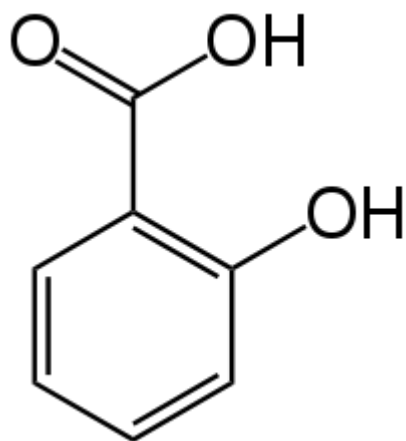


Рис.7 - Структура молекулы салициловой кислоты

Она представлена бесцветными кристаллами, хорошо растворимыми в этаноле, диэтиловом эфире и других полярных органических растворителях, но плохо растворимыми в воде (1,8 г/л при 20 °С). Выделена из ивовой коры итальянским химиком Рафаэлем Пириа, который затем её синтезировал. В природе встречается в растениях в виде производных - главным образом в виде гликозида метилового эфира (в частности, салициловая кислота была впервые выделена из коры ивы, откуда и происходит название), свободная салициловая кислота наряду с салициловым альдегидом в небольших количествах содержится в эфирном масле, выделяемых из цветов некоторых видов спиреи (*Spiraea ulmaria*, *Spiraea digitata*).

Салициловая кислота - это фитогормон, вызывающий повышение температуры в отдельных органах термогенных растений (в частности лилии вуду). Это происходит по причине разрыва транспорта электронов в митохондриальной дыхательной цепи. Активно изучается роль салициловой кислоты в развитии не специфической реакции на стрессогенные факторы и накопление в клетках активных форм кислорода

Фенольные ингибиторы обеспечивают покой семян, почек, клубней, луковиц (при этом их концентрация возрастает). Они также участвуют в транспорте электронов, биосинтезе лигнина.

Механизм тормозящего действия синтетических ингибиторов на растения недостаточно изучен. Установлено, что большинство из них задерживает рост путём разобщения процессов фосфорилирования и дыхания, подавления синтеза нуклеиновых кислот.

Таким образом, детальное изучение глубинных процессов на клеточном и молекулярном уровнях позволяет познать внутренний механизм физиологических процессов, раскрыть особенности системы гормонально-ингибиторной регуляции растений, целенаправленно создавать и эффективно применять регуляторы роста и развития растений. Фитогормоны не нашли экономического значимого распространения, поскольку их получение и применение на нынешнем этапе развития науки и производства оказались дорогостоящими и малоэффективными. Это привело к массовому поиску, синтезу и применению синтетических препаратов аналогичного действия - регуляторов роста и развития растений.

Морфактины - соединения, вызывающие аномалии в точке роста и появление уродливых органов у растений. К ним примыкают вещества, специфически задерживающие передвижение ИУК и её производных по растению.

Синтетические ингибиторы, в отличие от природных, способны более резко подавлять ростовые процессы, длительный период не поддаются инактивации растительными тканями, характер их действия часто связан не только с ростом, но и с нарушением морфогенетических процессов.

Брассиностероиды

В 1979 г. М.Д. Гроув с соавторами обнаружили, что масляный экстракт из пыльцы рапса стимулировал рост проростков в длину. Из 10 кг пыльцы удалось выделить всего 4 мг действующего вещества. Это оказалось стероидное соединение. Вещество было названо *брассинолидом*, а все похожие на него вещества с физиологической активностью называют *брассиностероидами*. Вскоре из чая (*Thea*) был выделен *теастерон*, из настоящего каштана (*Castanea sativa*) - *кастастерон*, из рогоза (*Typha*) - *тифастерол*, из катарантуса (*Catharanthus*) - *катастерон* и т.д. В настоящее время известно более 60 брассиностероидов.

Биосинтез брассиностероидов включает общие для других терпеновых соединений стадии: изопентенилпирофосфат, геранилпирофосфат, фарнезил-пирофосфат, сквален. Первым специфическим продуктом, из которого синтезируются остальные брассиностероиды, является 24-метиленхолестерол, превращающийся в кампестерин и кампестанол. От кампестанола расходятся две параллельные ветви биосинтеза, часто одновременно сосуществующие в растениях: с ранним и с поздним окислением в С-6-положении. В итоге обе ветви биосинтеза заканчиваются брассинолидом - физиологически активным брассиностероидом.

Брассиностероиды действуют на проростки, усиливая растяжение.

При недостаточном синтезе брассиностероидов наблюдается частичная и полная мужская стерильность. Действие брассиностероидов и ауксинов на корневую систему противоположно: ауксины стимулируют ризогенез, а брассиностероиды ингибируют образование корней.

В больших дозах brassinosteroids сдерживают рост и *повышают устойчивость* к неблагоприятным внешним факторам: перегреву, засухе, заморозкам, инфекции. Препарат «Эпин» (сельскохозяйственный эпибрасинолид) помогает вырастить более крепкие и здоровые растения.

Жасминовая кислота

Впервые *жасминовая кислота* (жасмонат) была выделена в 1962 г. из эфир-ного масла жасмина крупноцветкового, где она присутствует в виде летучего эфира метилжасмоната. Жасмонат и метилжасмонат ингибировали рост проростков, образование каллуса, прорастание пыльцевых трубок, способствовали закрытию устьиц, стимулировали образование клубней и луковиц, влияли на цитоскелет, переориентируя его.

Синтез жасминовой кислоты начинается с гидролиза фосфолипидов фосфолипазой А.

Жасмонаты участвуют в двух различных регуляторных процессах: 1) сдерживают вегетативный рост и способствуют переходу в состояние покоя; 2) усиливают иммунный ответ.

Во многих тестах АБК и жасмонаты вели себя как синергисты. Так, при воздействии жасмонатами до суток подавляется синтез РБФК и разрушается хлорофилл.

Если в растениях ингибировать работу липоксигеназы, жасминовая кислота не образуется и теряется иммунитет к фитопатогенам. В иммунном ответе жасминовая кислота вызывает синтез *экстенсинов* (происходит упрочнение клеточной стенки и замедление роста, что неблагоприятно для патогенов), синтез белков *тионинов* (небольшие богатые цистеином белки, связывающиеся с мембранными структурами патогена с токсическим эффектом), синтез *фитоалексинов*

(индуцибельных защитных соединений), *салициловой кислоты* и короткого пептида *системина*.

2.5. СИНТЕТИЧЕСКИЕ ИНГИБИТОРЫ РОСТА

К синтетическим ингибиторам принадлежат искусственные препараты: гербициды, ретарданты, дефолианты и десиканты.

2.5.1. Гербициды

Гербициды (от лат. *herba* - трава и *caedo* - убиваю) - это **химические вещества, применяемые для уничтожения растительности**. Они относятся к веществам, обладающим резко ингибирующим действием, что и ведёт к уничтожению сорной растительности.

Гербициды бывают органические и неорганические, последние используют для сплошного уничтожения растений.

Основой использования гербицидов является принцип избирательности их токсического действия. Важна видовая реакция сорняков и культурных растений на гербициды.

Гербициды могут проникать в растения через наземные или подземные органы. Их вносят в почву или разбрызгивают по листьям.

Первый этап их действия - способность химических средств проникать в растения в местах контакта. Второй этап - перемещение внутри растения, а затем накопление в определённых органах и тканях. Третий этап - накопление в определённых органах или разрушение до нетоксических соединений.

Современные гербициды - это, в основном, органические соединения, способные распадаться во внешней среде с образованием воды, углекислого газа, нитратов и сульфатов. Органические гербициды более избирательны. Избирательность действия гербицидов определяется химическим составом, формой и дозами препарата, методом и сроками обработки посевов, фазами роста растений, их анатомическим и морфологическим строением, почвенно-климатическими условиями и т.д.

Различают биохимическую и топографическую избирательность гербицидов. При биохимической избирательности действие гербицидов основано на вмешательстве его в обмен веществ растений. Такая избирательность в большинстве случаев проявляется в неодинаковом превращении гербицидов. В устойчивых растениях они блокируются компонентами клетками и разлагаются до нетоксичных соединений или до токсичных, с последующей детоксикацией. У чувствительных растений гербицид или их угнетает (ингибирующее действие) или под влиянием компонентов клетки разрушается до токсических соединений, убивающих растения. Например, симазин и атразин в устойчивой к ним кукурузе разлагаются до нетоксических соединений, а в чувствительных (корневищевых многолетних сорняках) они не разлагаются.

Топографическая избирательность гербицидов связана с различиями в анатомо-морфологическом строении растений и способе внесения гербицидов. Топографической избирательностью объясняется различная чувствительность к гербицидам растений даже одного и того же вида.

Растения, произрастающие в тени на влажной, богатой питательными веществами и особенно азотом почве, вырастают более изнеженными и более чувствительными к гербицидам.

Растения могут быть с широкой и узкой избирательностью. Широкой избирательностью обладает, например, гербицид 2,4-Д, уничтожающий все двудольные растения, а узкой - пропанид, уничтожающий просянки в посевах риса.

По характеру действия на растения они подразделяются на две основные группы: сплошные, действующие на все виды растений, и избирательные (селективные), поражающие только одни виды растений и относительно безопасные для других. Такое деление, конечно, условно, так как одни и те же вещества в зависимости от применяемых концентраций и норм расхода на единицу обрабатываемой площади могут проявлять себя и как сплошными, и как избирательными препаратами.

По внешним признакам действия на растения и способам применения **все гербициды подразделяются на три подгруппы: 1) контактного действия; 2) системного действия; 3) действия на корневую систему растений или прорастающие семена.**

К гербицидам *контактного действия* относят вещества, поражающие листья и стебли растений при их непосредственном контакте с препаратом. В этом случае происходит нарушение нормальных процессов жизнедеятельности растения, и оно гибнет. Однако при использовании контактных гербицидов нередко наблюдается последующее отрастание новых побегов.

К гербицидам *системного действия* относят вещества, способные передвигаться по сосудистой системе растений. Попадая на листья и корни растения, они быстро

распространяются по всему растению, приводя его к гибели. Применение препаратов системного действия особенно ценно в борьбе с сорными растениями с мощной корневой системой и многолетними сорными растениями.

Третью группу гербицидов вносят в почву **для уничтожения семян, прорастающих семян и корней** сорных растений. В зависимости от характера действия препарат вносят для борьбы с нежелательной растительностью в следующие периоды: до посева культуры, до всходов сорных растений, до всходов культурных растений, после всходов культурных растений, в различные периоды вегетации.

Контактные гербициды (ДНОК, пропанид, грамоксон, пентахлорфенолят натрия), попав на растение, вызывают местное отравление участков ткани, которые быстро увядают, буреют и засыхают.

Системные гербициды (2,4-Д, 2М-4Х, симазин, атразин, монурон) способны передвигаться по сосудистой системе растений вместе с питательными веществами и продуктами обмена веществ, вызывая общее отравление (деформацию стебля и листьев растений, постепенное угнетение роста, хлоротичность, хрупкость листьев и стеблей, стерильность), что особенно ценно для борьбы с многолетними и имеющими мощную корневую систему сорняками

Контактные и системные гербициды наносят на листовую поверхность растений и вводят в почву.

Гербициды группы стимуляторов роста лучше действуют на более молодые ткани, прежде всего на точку роста.

Злаковые растения значительно легче переносят воздействие гербицидов, чем двудольные. Это определяется строением их листьев, на которых не задерживается гербицид.

У злаков точка роста спрятана под обертками листьев и находится в основании стебля. У двудольных растений точка роста не защищена и находится сверху или в пазушной части листа. Строение камбиальной ткани двудольных растений, кроме того, таково, что оно способствует накоплению пестицида внутри растения, что приводит к увяданию.

Гербициды, которые действуют как ингибиторы фотосинтеза, используются в сельском хозяйстве с 50-х годов XX века. У растений, как правило, нет систем инактивации синтетических аналогов ауксинов (НУК, и особенно - 2,4-Д). При обработке растений этими соединениями происходит синтез антагонистов (прежде всего этилена) со всеми вытекающими последствиями, в том числе угнетение роста, пожелтение и сбрасывание листьев. Особенно неустойчивы к воздействию таких гербицидов двудольные растения, у которых быстро отмирают кончики корней. Это свойство позволило использовать синтетический ауксин - 2,4-Д в качестве гербицида, селективно убивающего двудольные растения. 2,4-Д нашёл применение везде, где основная возделываемая культура - однодольное растение. На посевах пшеницы, ржи или кукурузы гербициды этой группы используют ограниченно (это вещество является «по совместительству» не только синтетическим ауксином, но канцерогеном, и мутагеном). В свою очередь, прямое или косвенное действие этих соединений на биологические сообщества может привести к накоплению различного рода мутаций и в результате - к изменению структуры природных популяций и исчезновению наиболее подверженных таким воздействиям видов растений.

Ранее мутагенное действие этих соединений было продемонстрировано на клетках костного мозга мышей, на дрозофиле, на ДНК клеток крови головастиков. В результате изучения действия зенкора на меристематические клетки ячменя установлено, что препарат негативно влияет на процесс образования клеточной перегородки при митозе.

При обработке растений молекулы гербицида проникают в растения через надземные органы. Поэтому их используют на посевах зерновых культур для послевсходовой обработки в фазе полного кущения, когда на основном стебле имеется 4-5 листьев. Именно в этот период гербицид практически не вызывает снижения урожая злаковой культуры и его действие в основном направлено на сорную растительность. Основная часть гербицидов, попавших на листья, проникает в растения в течение нескольких часов. Отметим попутно, что норма внесения гербицида составляет обычно в среднем 1 кг/га в расчете на активное начало, а на сорную растительность попадает не более 5% от этого количества.

На скорость проникновения оказывает влияние множество факторов: вид растения, температура и влажность воздуха, освещённость, препаративная форма гербицидов, наличие поверхностно-активных веществ. Рано или поздно молекулы гербицида преодолевают путь от поверхности листа до проводящих пучков. Скорость на этом участке пути не превышает 30 мкм/час. Далее они продолжают свой путь по флоэмной ткани уже с гораздо большей скоростью - до 100 см/час. Правда, покинуть лист и оказаться в других тканях и органах растения гербициду удастся не всегда. Это зависит от вида растения.

В отличие от сорняков пшеница и кукуруза весьма эффективно задерживают (иммобилизуют) различные гербициды в своих листьях. Перемещение в пределах растения гербицид завершает в зонах активного роста, в интенсивно растущих и делящихся клетках. Где он как ингибитор подавляют процессы окислительного фосфорилирования, синтеза нуклеиновых кислот, вызывают уменьшение содержания эндогенных ауксинов. Все это вызывает образование деформированных листьев, поврежденных репродуктивных органов и отмирание апикальных частей растений. Проявление ауксиновых свойств у некоторых гербицидов группы 2,4-Д приводит к повреждению тканей флоэмы, истощению листьев, нарушению целостности внешних покровов.

Хотя высокую избирательность действия обычно приписывают гербициду, однако это скорее заслуга самого культурного растения. Это оно не пускает в свои важные жизненные органы молекулы гербицида, переводит их в неактивную форму. Осуществляется всё это использованием набора защитных средств, прежде всего, благодаря анатомо-морфологическим особенностям злаковых растений раствор гербицида слабо удерживается на поверхности листьев. Это обусловлено тем, что их листья содержат больше восков, менее опушены и в фазе кущения расположены почти вертикально. Следующее очевидное различие между культурными и сорными растениями по отношению к гербицидам заключается в степени проникновения в листья. Пшеница и марь белая различаются в этом отношении почти в три раза. Кроме того, даже проникнув в листья злаков, гербицид не может проявить в полной мере свои гербицидные свойства, потому что

задерживается в них. Задержка гербицидов и их иммобилизация в листьях осуществляются разными способами. Существенную роль при этом играют адсорбция на определённых субстратах, образование комплексов с белками. Считается, что селективность действия гербицидов на культурную и сорную растительность обуславливается не одним из перечисленных факторов, а их суммарным проявлением. Причём доля влияния каждого из факторов различна у разных растений. Избирательность действия гербицида проявляется в том случае, когда сумма «факторов устойчивости» у одного растения значительно выше, чем у другого.

Систематическое и бездумное применение гербицидов для борьбы с сорняками на посевах злаков изменило видовой состав сорных растений. Широкое распространение получили виды сорной растительности, ранее имевшие второстепенное значение: вероника, ромашка непахучая, мать-и-мачеха, дымянка лекарственная, овсюг, подмаренник цепкий, райграс, льнянка обыкновенная. Произошло не избавление от сорняков, а замена на полях одних их видов на другие, не восприимчивые к воздействию гербицидов. Широкое применение на протяжении многих лет гербицидов группы 2,4-Д и родственных препаратов привело к появлению адаптационных эффектов, совершенно аналогичных тем, которые связаны с распространением антибиотиков: появлению разновидностей сорняков, обладающих повышенной устойчивостью к ауксиноподобным гербицидам, да и ко многим другим.

Для повышения устойчивости культурных растений к гербицидам в настоящее время существует два основных подхода. Первый предполагает введение в геном растения гена, контролирующего синтез фермента, интенсивно разлагающего

гербицид. Для этого необходимо сначала подобрать такой фермент, например, в каком-нибудь микроорганизме. При переносе такого гена, на примере растения канолы, устойчивость растения к гербициду возросла в десять раз. Ген нормально наследуется, более того, являясь доминантным, обеспечивает также гербицидоустойчивость гибридов. Аналогичные операции проводятся и на растениях сорго, сои, злаковых. Другой путь предполагает модифицировать системы, поражаемые гербицидами, таким образом, чтобы они приобрели устойчивость к нему. Растения, выращенные из обработанных гербицидами семян, менее устойчивы к стрессовым условиям, чем необработанные растения.

Применяемые против сорной растительности гербициды могут оказывать неблагоприятное воздействие и на культурные растения, модифицируя в первую очередь функционирование основных ион-транспортных систем внешней плазматической мембраны клеток.

Одним из путей повышения устойчивости растений к воздействию гербицидов является активация обменных процессов вследствие воздействия иммунизаторов и адаптогенов, повышающих устойчивость растений к стрессовым факторам окружающей среды. В последнее время для оптимизации продукционного процесса широко применяются различные, в большинстве случаев синтетические, физиологически активные регуляторы роста растений. Выбор регуляторов, нормы, сроков, и технологии их применения, должны быть научно обоснованы. На рынке пестицидов и агрохимикатов появились новые рострегулирующие препараты, которые обладают антистрессовыми свойствами.

Перспективно создание высокоэффективных регуляторов роста растений, иммунизаторов и адаптогенов, особенно комплексного действия, применяющихся в микродозах, быстро и полностью утилизирующихся в продуктах и средах, позволяющих одновременно повысить продуктивность, качество урожая и устойчивость к неблагоприятным условиям произрастания.

В настоящее время широкое распространение получили комплексные препараты, так называемые «агрехимические коктейли», в состав которых входят регуляторы роста растений с различными механизмами действия, химические средства защиты растений от болезней, вредителей, сорняков, поверхностно-активные вещества, облегчающие проникновение препаратов в растения. Совместное применение удобрений, пестицидов и регуляторов роста при возделывании озимой пшеницы приводит к увеличению урожайности до 30 % при сохранении и повышении качества продукции.

Известно, что сорная растительность оказывает негативное влияние, как на урожай, так и на его качество. Так как сорняки конкурируют в агробиоценозе с культурными растениями за источники питания и влагу.

Поскольку сроки обработки посевов ряда культур гербицидами и регулятором роста совпадают, целесообразно совместное их применение. В настоящее время при поиске новых типов синтетических регуляторов роста предъявляются повышенные требования к их качеству. У них не должно быть токсических метаболитов, мутагенных свойств, вредного влияния на почвенную микрофлору и обитателей водоемов, не должно создаваться экологической нагрузки на окружающую среду.

В настоящее время наиболее распространены следующие гербициды: 2,4 -Д и ее соли и эфиры, алаз, ацетохлор, кломазон, бенсульфурон, бентазон, базагран, бромоксинил, галоксифоп, галактик супер, глифосат, дифос, доминатор, фозат, рап, космик, раундап, глифоган, глипер, торнадо, спрут, факел, аргумент, граунд, сангли, агриглиф, пилараунд, зеро, тотал, тайфун, глитерр, зевс, ураган, спрут, десмедифам, фенмедифам, бицепс, бетанал, секунда, секира, дикамба, логран, лонтрелл, ураган, банвел, римсульфурон, дикват, регулон, мерлин, имазамокс, имазапир, арсенал, грейдер, пивот, секатор, аврора, багира, центурион и ряд их аналогов.

Как уже отмечено, по характеру действия на растения они подразделяются на гербициды сплошного действия, убивающие все виды растений, и гербициды избирательного (селективного) действия, подавляющие одни виды растений и не повреждающие другие. Первые применяют для уничтожения растительности вокруг промышленных объектов, на лесных вырубках, аэродромах, железных и шоссейных дорогах, под высоковольтными линиями электропередачи, в дренажных каналах, прудах и озёрах; вторые - для защиты культурных растений от сорняков (химическая прополка). Такое деление условно, так как в большинстве случаев одно и то же вещество в зависимости от концентрации, норм расхода и условий применения может проявлять себя как гербицид сплошного или избирательного действия. Например, монурон и диурон в дозах 1,2-1,6 кг действующего вещества на 1 га уничтожают однолетние сорняки в посевах хлопчатника, а в более высоких дозах - всю растительность.

Глифосат является N-фосфонометильным производным аминокислоты глицина, что отражено в его тривиальном

названии (*Гли-Фос-ат*). Впервые гербицидные свойства этих веществ были обнаружены американским исследователем компании Monsanto Джоном Францем (1970). Торговое название глифосата - раундап (*Roundup* - круговая оборона, в честь круга из фургонов, из-за которого американские переселенцы отстреливались от индейцев). Раундап - гербицид «сплошного действия». Патент Монсанто на молекулу глифосата в 2000 году истёк, что привело к появлению на рынке ряда аналогов (например, TOP UP48 в Таиланде).

Механизм действия глифосата обусловлено тем, что этот гербицид ингибирует фермент растений 5-еноилпирувил-шикимат-3-фосфат-синтазу, который является компонентом ферментной системы шикиматного пути биосинтеза бензоидных ароматических соединений (содержащих бензольные кольца) и осуществляет одну из стадий превращения шикимата в хоризмат - предшественник трёх ароматических протеиногенных аминокислот (фенилаланина, тирозина и триптофана), парааминобензоата, терпеноидных хинонов (убихинона, пластохинона, филлохинона), ряда других важных метаболитов (фенолов, ароматических кислот, токоферолов, алкалоидов, фитогормонов), лигнинов и ряда других. Он занимает в активном центре фермента место фосфоенолпирувата и блокирует его активность. Поэтому при его внедрении в растение он проникает в клетки, блокирует синтез ряда необходимых соединений и растение погибает.

Ранее считали, что животные получают перечисленные аминокислоты и прочие компоненты с пищей и потому эволюцией освобождены от необходимости их биосинтеза. Иными словами животные не имеют ферментной системы шикиматного пути, в том числе они не имеют 5-еноилпирувил-

шикимат-3-фосфат-синтазу. Поэтому глифосат относили к малотоксичным для животных гербицидам, ($LD_{50} = 5600$ мг/кг). Однако по результатам современных исследований растения, обработанные глифосатом, небезопасны для человека. Так, раундап, применяющийся в объёме десятков тысяч тонн в год по всему миру, токсичен для ДНК человека даже при разведении его в 0,02%, которое в настоящее время используется при выращивании ГМ-культур. Многочисленные исследования уже выявили тот факт, что Раундап вызывает повреждение ДНК, не говоря уже о нарушении эндокринной системы, и возникновение рака. Исследования, проведённые Венским медицинским университетом, которые являются одними из первых, показали, что использование гербицида в низких концентрациях всё равно опасно. Наиболее чувствительными к цитотоксическим эффектам глифосата и повреждению ДНК оказались клетки эпителия. Учёные обнаружили генотоксичность при коротком контакте с концентрациями 450-кратного разведения, которое используется в сельском хозяйстве. Даже вдыхание паров раундапа при опрыскивании может вызвать разрушение ДНК клеток. Другими словами, глифосат токсичен для человека, а адъювант (полиоксиэтиленамин) усиливает проникновение гербицида внутрь, что значительно усиливает общий эффект. При этом возникают неходжкинские лимфомы, гормональные нарушения у детей, повреждения ДНК, снижение уровня тестостерона, рак печени, менингит, бесплодие, рак кожи и почек. Кроме того, раундап является экологической угрозой для воздуха и воды, а особенно грунтовых вод. Исследования показали, что он фактически не разлагается после

опрыскивания. Сельскохозяйственные почвы многих районов уже значительно загрязнены глифосатом.

Некоторые гены делают ГМО-растения более устойчивыми к влиянию мощных гербицидов, таких как раундап. Это позволяет сельскохозяйственным компаниям собирать огромные урожаи. Однако с течением времени некоторые так называемые «суперсорняки» выработали значительную устойчивость к раундапу. Это побуждает производителей увеличивать дозы гербицида. В настоящее время широко используются генетически-модифицированные семена растений, устойчивые к глифосату, известные как «Roundup Ready-культуры». В конечном итоге, такие Roundup Ready-растения используются для приготовления продуктов, которые мы покупаем в магазинах.

2.5.2. Десиканты

Десиканты - пестициды, применяемые в предуборочный период для высушивания надземных частей растений с целью ускорения созревания и облегчения уборки с.-х. культур: подсолнечника, картофеля, клещевины, хлопчатника, капусты, льна и др. В качестве десикантов используют обычно быстродействующие гербициды контактного действия, такие как реглон (дикват-дибромид) и $Mg(ClO_3)_2 \cdot 6H_2O$. В советский период (1986-1990) разрешены также $NaCNS$ (дебос), $Ca(ClO_3)_2$ в смеси с $CaCl_2$, метоксурон (пуривел) и буминафос. Кроме того, мировой ассортимент входят: паракват-дихлорид, ДНОК, диносеб, пентахлорфенол натрия, пентахлорфенолят натрия, $H_3AsO_4 \cdot 5H_2O$, аметрин, эндотал, глифосаты.

Наиболее распространённый способ применения - авиаопрыскивание водными растворами или дисперсиями десикантов. В настоящий период широко применяются следующие препараты.

Баста, ВР (150 г/л) - десикант, применяемый на подсолнечнике, клещевине, рапсе, льне-долгунце, клевере (семенные посевы).

Способствует равномерному созреванию и улучшению качества семян, предотвращает осыпание семян; позволяет проводить прямое комбайнирование; сохраняет прочность стебля, что не вызывает проблемы полегания. Препаративная форма: водный раствор, содержащий 150 г/л глюфосината аммония.

Механизм действия: действующее вещество препарата - глюфосинат аммония - модификация существующего в природе продукта метаболизма почвенного гриба *Streptomyces* spp. По химической структуре он близок к аминокислоте глутамин. Этот препарат блокирует фермент глутаминсинтетазу вследствие чего в растительных клетках повышается содержание аммиака, что приводит к гибели клеток и остановке фотосинтеза. Скорость воздействия: симптомы действия видимы через 4-7 дней.

Реглон Супер, ВР - контактный десикант, предназначен для предуборочной десикации подсолнечника и гороха, а также семенников овощных, кормовых и технических культур. Действующее вещество - дикват-дибромид. Ускоряет процесс высушивания, особенно при неравномерном созревании растений, облегчает уборку. Препарат совместим в баковых смесях с мочевиной и/или аммиачной селитрой.

В зависимости от физиологического состояния растений в момент обработки, а также погодных условий в период обработки и вскоре после нее, этот препарат высушивает растения в течение 5-10 дней после проведения обработки.

Применяется при наступлении физиологической спелости семян при влажности 30-50% в зависимости от культуры. Обработка в более ранние сроки может привести к снижению урожайности. Интенсивность десикации зависит от нормы расхода препарата, обрабатываемой культуры, густоты стояния растений, засоренности посевов, погодных условий в момент обработки и после нее. с увеличением облиственности культуры, высокой засоренности посевов и посадок, при высокой влажности, а также при необходимости проведения уборки в сжатые сроки норму расхода препарата необходимо увеличить. Эффективность препарата не зависит от температурных условий. В солнечную, сухую погоду скорость десикации увеличивается. Норма расхода рабочего раствора должна быть достаточной для полного смачивания всей листовой поверхности. Осадки, выпавшие через 10 минут после проведения обработки, не снижают эффективности препарата.

Не фитотоксичен при использовании препарата в строгом соответствии с разработанными фирмой рекомендациями не создается риска возникновения.

Механизм действия: действующее вещество препарата (дикват) адсорбируется живыми клетками растения, включается в процессы метаболизма растения и образует соединения, которые разрушают мембраны клеток растения. В результате этого клетки погибают, что приводит к подсушиванию растения (рис. 8).



Рис.8 - Схема механизма действия препарата дикват на клетку

Признаки гербицидного действия - первые визуальные симптомы действия препарата на растения появляются на следующий день в виде хлороза листьев; бурых пятен и некрозов на 2-3 день. Через 7-12 дней после обработки культура готова к уборке (рис. 9).

Аналоги препарата - Дикват; ДикваТерр, ВР (150 г/ л); Голден Ринг; Диктатор; Регулят Супер, ВР (150 г/л).



Рис. 9- Результат десикации сои реглоном (вверху слева 1-й день, справа 3-й день, внизу 7-й день)

Ураган Форте 500 SL, в. г. к. действующее вещество - глифосат в форме кислоты 500 г/л (производные глицина). Формуляция: водорастворимый концентрат. Эффективный неселективный системный гербицид широкого спектра действия, уничтожает самые злостные сорняки (осот, пырей, свинорой, вьюнок и др.) и древесно-кустарниковую растительность; обработанные этим гербицидом сорняки не отрастают вновь, высокоэффективен для предуборочной десикации зерновых культур. Механизм действия препарата: блокирует синтез ароматических аминокислот и влияет на проницаемость клеточных мембран, что ведет к изменению осмотического давления и, в конечном итоге, к разрушению клеточных структур. Он проникает в растение через листья и стебли (через 2-3 часа), переходит в корневую систему и уничтожает растение целиком.

Рекомендован для борьбы с такими сорняками, как пырей ползучий, свинорой, рогоз, вьюнок, тростник, бодяк. Видимые признаки поражения проявляются уже через 7-10 дней (происходит пожелтение, увядание), а через 2-3 недели (в зависимости от погодных условий) наблюдается полная гибель сорняков. В почве этот препарат полностью разлагается в течение месяца и не представляет никакой угрозы для растений, поэтому культурные растения можно высаживать на обработанные участки уже через 2-4 дня. Можно использовать весной и осенью. Не смывается осадками через 2-3 часа после опрыскивания. В почве быстро разлагается и не накапливается. Десикант совместим с большей частью применяемых пестицидов.

Аналоги препарата - Торнадо, Раундап, Глифор.

2.5.3. Дефолианты

Дефолианты - вещество, вызывающее опадение листьев растений.

В качестве дефолиантов применяют цианамид кальция, хлорат магния и так далее. Дефолианты отличаются от гербицидов тем, вызывают лишь опадение листьев, а не уничтожают растения и не останавливают их рост.

Широко использовались американскими военными во время войны во Вьетнаме для облегчения поиска партизан в джунглях. Было распылено около 22 млн. литров дефолианта Оранжевой смеси (основной компонент которого - гербицид 2,4,5-Т содержал примесь диоксина), что привело к полному уничтожению лесов и посевов сельскохозяйственных культур на обширных площадях и поражению населения, а также американских военнослужащих (рис. 10).

Число дефолиантов, используемых на практике, невелико. В советский период (1986-1990) были разрешены $Mg(ClO_3)_2 \cdot 6H_2O$, $Ca(ClO_3)_2$ в смеси с $CaCl_2$, гидрел. В мировой ассортимент входят также фолекс $(C_4H_9S)_3P$, бутифос $(C_4H_9S)_3PO$, 2-хлорэтилфосфоновая к-та (этефон) $ClCH_2CH_2P(O)(OH)_2$, хлорат и бораты Na, какодиловая к-та $(CH_3)_2As(O)OH$, $CaCN_2$, диметипин или харвейд (рис. 11), паракват-дихлорид и эндотал.



Рис.10 - Вертолёт, распыляющий дефолиант над джунглями
Вьетнама (фото 26.07.1969)

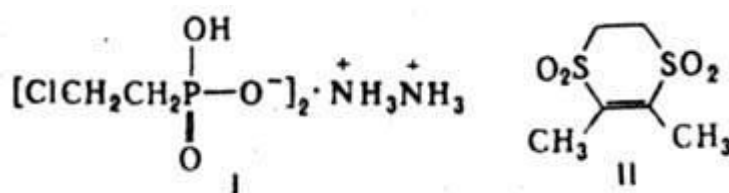


Рис.11 - Структура молекул дефолиантов гидрела (I)
и диметипина (II)

Дефолианты имеют большое значение для обеспечения опадения листьев хлопчатника. Их используют для предуборочной обработки растений (как правило, на стадии

раскрытия 1-4 коробочек) с целью ускорения раскрытия коробочек и облегчения машинной уборки. В основном путём авиаопрыскивания водными растворами или дисперсиями дефолиантов (нормы расхода дефолиантов 0,5-12 кг/га).

В небольших масштабах дефолианты используют для обработки виноградной лозы, сои, томатов, а также для подготовки саженцев плодовых деревьев к перезимовке. При более высоких дозах или позднем применении на некоторых культурах дефолианты могут действовать также как десиканты, а при раннем применении - как гербициды (этефон и гидрел). Порядок применения дефолиантов строго регламентирован во избежание опасного загрязнения окружающей среды.

Бутифос, действующее вещество - S,S,S-трибутилтрифосфат (C_4H_9S)₃P=O. Является дефолиантом, применяемым для предуборочного удаления листьев у хлопчатника. Это светло-желтая жидкость с неприятным характерным запахом, нерастворимая в воде. Меры предосторожности при использовании бутифоса - как со среднетоксичными пестицидами (ПДК_в - 0,0003 мг/дм³). Разложение препарата в почве с деструкцией молекулы протекает достаточно быстро и заканчивается практически через две недели. В России применение бутифоса прекращено.

2.5.4. Ретарданты

Ретарданты (лат. *retardo* - замедляю) - ингибиторы роста растений.

Ретарданты подавляют растягивание клеток стеблей во время их роста, усиливая их деление в поперечном

направлении, блокируют в организме растения синтез гиббереллиновой кислоты, стимулирующей вытягивание стеблей, не причиняя ущерба другим физиологическим процессам. У растений укорачиваются междоузлия, а стебли становятся более жесткими и прочными, предотвращая культуру от полегания. Окраска листьев становится более сочной, насыщенной, темно-зеленой. Некоторые синтетические ингибиторы повышают устойчивость растений к засухе, холоду и загрязнению воздуха.

В мировом сельскохозяйственном производстве используется около 20 ретардантов, относящихся к различным группам химических соединений. Синтетические регуляторы роста растений по химической природе различны, их классифицируют по степени влияния на природные фитогормоны: ретарданты антагонисты цитокининов, ретарданты ингибиторы транспорта ауксинов антиауксины, ретарданты биосинтеза гиббереллинов, а также вещества, способствующие выделению этилена или образованию этого газа в растениях.

Антиауксинами являются ретарданты, подавляющие рост стебля: триодбензойная кислота, дихлоранизол, нафтилметилпропионовая кислота, препараты АМО-1618, В-9 и др.

Ретарданты антигиббереллинового действия замедляют рост растений в высоту и укрепляют стебли в условиях переувлажнения: хлормекват-хлорид или хлористый (2-хлорэтил) триметиламмоний сокращенно хлорхолинхлорид (зарубежное название препарат ССС, в Австрии - стабилан, в Англии - хлор-мекват, в Чехии - ретацел, в странах Югославии - лиодин, а отечественное название препарата ТУР),

мепикватхлорид (II), алар, анцимидол, фосфон-Д. В цветоводстве наиболее часто применяются ингибиторы анцимидол (III) и даминозид для получения более компактных растений и улучшения качества плодов у садовых культур.

Для стимулирования цветения, плодоношения и торможения вегетативного роста в садоводстве и цветоводстве применяют регуляторы роста Фосфон, Цикоцел и Алар или В-995, димас, агримед, В 9, отечественный препарат дяк, ССС (Тур) - хлорхолинхлорид, которые не так легко найти в продаже. Для выгонки луковичных и других декоративных растений применяют регуляторы АМО-1618 и Фосфон.

Хлорхолинхлорид (хлористый-2-хлорэтилтриметиламмоний), в нашей стране выпускается под названием ТУР, за рубежом ССС. Широко применяется в сельском хозяйстве многих стран. Это чрезвычайно эффективное и универсальное средство борьбы с полеганием хлебных злаков. Он способствует также повышению засухо- и морозостойкости зерновых культур. Применение хлорхолинхлорида необходимо для длинностебельных полегающих сортов пшеницы, растущих во влажную погоду, при использовании высоких доз азотных удобрений. Яровую пшеницу опрыскивают ретардантом летом в фазу начала выхода в трубку, а озимую - весной в конце фазы кущения. Расходуется хлорхолинхлорида всего 4-6 килограммов на гектар. При механизированном опрыскивании расход воды на гектар составляет 100 литров, а с помощью авиации - только 25. Как показали многочисленные испытания, хлорхолинхлорид нашел надежное применение в овощеводстве, особенно при выращивании рассады томатов. Обычно подготовка рассады в теплицах ведется при большой густоте посева и недостатке света. Из-за этого часто вырастают

вытянутые и ослабленные растения. Опрыскивание рассады томатов в момент, когда у нее только образовалось два-три настоящих листа, раствором хлорхолинхлорида уменьшает высоту стебля в 1,5-2 раза за счет образования низкорослого утолщенного стебля, что очень удобно для механизированной посадки. При этом увеличивается число настоящих листьев и мощней становится корневая система. На томатах, обработанных ретардантом, образуется больше бутонов, цветов и завязи. Созревание, таким образом, ускоряется почти на неделю.

Сегодня при возделывании высокоинтенсивных сортов яблони, груши, вишни, черешни и многих других плодовых культур их кроны стараются ограничивать. Сделать это можно с помощью обрезки и наклона ветвей. Но такие операции требуют квалифицированного ручного труда. Поиски подтолкнули химиков к созданию новых регуляторов, подавляющих рост растений. На основе N-диметил-гидразида янтарной кислоты была создана группа препаратов под торговым названием **алар**. Алар может творить чудеса. Обработывая им весной яблони или груши, можно замедлить рост побегов и одновременно ускорить закладку цветочных почек и таким образом повысить урожай в следующем году. У плодовых деревьев, обработанных осенью, можно отодвинуть в будущем году цветение и избежать весенних заморозков. С помощью алара предотвращают нежелательное явление - опадение плодов перед уборкой, а также ускоряют созревание и даже улучшают окраску плодов. Обработка кустов малины уменьшает в два-три раза длину побегов и тем самым повышает морозостойкость растений. По своей эффективности алар превосходит многие аналогичные препараты. Но есть у этого

вещества и недостатки. Например, опасны повторные обработки, особенно взрослых деревьев. Они перегружаются урожаем, что приводит к резким и длительным перерывам в плодоношении. У некоторых сортов плодовых деревьев после обработки аларом урожай иногда теряется. Отрицательная черта алара - его высокая устойчивость и опасность накопления в окружающей среде. Для человека и теплокровных животных алар безвреден, но опасен для рыб. В связи с этим в нашей стране в производственном садоводстве алар не применяется. Наши ученые ведут исследования по созданию препаратов, сходных с аларом, но легко разлагающихся и менее токсичных.

3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

3.1. Периодичность роста растений

Рост растений - процесс непостоянный. Период более активного роста сменяется затуханием процесса. Растение впадает в период покоя. В средних широтах в зимний период деревья пребывают в состоянии такого покоя.

Луковицы, корневища, почки, семена также находятся во внешне безжизненном (анабиозном) состоянии. Но в их клетках обмен веществ не прекращается, они не теряют своей жизнеспособности.

Весной растения вновь проявляют активный рост. В тропических странах период покоя вызывается засушливыми условиями. Последние могут вызвать приостановку роста и в наших условиях летом. Тогда наблюдается засыхание листьев, побегов, летний листопад.

Кроме временного (вынужденного) покоя из-за отсутствия благоприятных внешних условий различают длительный (глубокий) покой, вызываемый внутренними факторами. Так, например, только что убранный осенью картофель не прорастает при наличии всех внешних условий. Во второй же половине зимы начинается бурное прорастание глазков картофеля. У веток разных деревьев, срезанных зимой и внесенных в комнатное помещение, почки будут раскрываться разновременно - период длительного покоя у них различный. У липы, дуба, бука, ясеня этот период длительный, у ивы его совсем нет. Зацветание ветвей вишни в зимний период зависит от времени их срезания.

Работы П. А. Генкеля и его сотрудников показали, что клетки покоящихся органов дают выпуклый плазмолиз, а клетки растущих органов - вогнутый. Это связано с различным состоянием цитоплазмы (содержанием липидов, способностью поглощать воду и др.).

3.2. Ростовые движения растений

Характерным свойством живых организмов является способность воспринимать и реагировать на изменение условий окружающей среды. Внешний фактор представляет собой стимул, а возникающее в результате его действия изменение - ответной реакцией. У высших растений способность к движению ограничивается отдельными органами или частями организма. Другие типы движений обусловлены дифференциальным ростом, движения подобного типа называют ростовыми движениями.

Ответные реакции на действие внешнего стимула являются единственным свидетельством на раздражение. Можно предположить, что стимул действует на какой-то рецептор или сенсор, находящийся в растении и вызывает в нем серию процессов, приводящих к наблюдаемой реакции. Последовательность процессов схематически представляется следующим образом:

Стимул → Восприятие → Передача → Реакция

Восприятие включает изменение чувствительности рецептора к определенному внешнему стимулу. Передача включает: 1) регуляцию специфических и биохимических процессов в клетке рецептора, приведенных в активное состояние сенсором; 2) передачу сигнала от места восприятия в

пространственно отделенную зону реакции; 3) взаимодействие «доза-эффект».

Если направление ответной реакции связано с направлением действия раздражителя, то речь идет о тропизме, если не имеет прямой связи - то о настии или о настической реакции.

Геотропизм. Свойство органа расти по направлению к центру Земли называется положительным геотропизмом. Он свойствен главному корню. Свойство органа расти в направлении, противоположном действию силы тяжести, называется отрицательным геотропизмом. Им обладает главный стебель.

Фототропизм. Изгиб надземных частей высших растений под влиянием света называется фототропизмом. Обычно стебли обладают положительным фототропизмом. Листья могут располагаться по отношению к свету по-разному: одни перпендикулярно, другие под тем или иным углом в зависимости от интенсивности освещения и индивидуальности самого растения. Корни большинства растений отрицательно фототропичны. Изгиб органа в сторону света объясняется тем, что свет задерживает растяжение клеток, и поэтому затемненная сторона растет быстрее, вызывая положительный фототропизм.

Хемотропизм. Ростовые изгибы под влиянием химических раздражителей вызываются односторонним воздействием ионов некоторых солей. Может наблюдаться положительный и отрицательный хемотропизм, который изменяется в зависимости от концентрации и характера веществ. Благодаря хемотропизму осуществляется рост пыльцевой трубки в пестике, рост корней в сторону удобренных участков почвы.

Термотропизм и аэротропизм. Изменение роста корней в сторону благоприятного теплового режима называется положительным термотропизмом, а в сторону благоприятного воздушного режима - положительным аэротропизмом.

Гидротропизм. Корни обычно растут в почве в сторону влажной среды. Они положительно гидротропичны.

Часто на растение действует не один, а несколько факторов сразу. Тогда реакция организма будет на тот фактор, влияние которого сильнее.

Травмотропизм. Его ещё называют сном растений. Он вызван систематическими локальными травмами, например, под действием обрезки древесных пород.

Настические ростовые движения (**настии**) вызываются факторами, действующими не односторонне, а равномерно на все растение. Они свойственны органам, имеющим двустороннее строение, лепесткам, листьям и т. п.

Различают настии, вызываемые сменой дня и ночи. Цветки душистого табака, дурмана закрываются днем, а раскрываются ночью. Наоборот, цветки льна, вьюнка открываются утром и закрываются на ночь. Такие движения называются никтинастическими.

Другой тип настии - *термонастии*. Они наблюдаются при смене температуры. Если внести закрытые цветки тюльпанов, шафранов из холодного помещения в теплое, то они через некоторое время раскроются. Наконец, некоторые цветки, например, тюльпанов, раскрываются на свету и закрываются в пасмурную погоду или к вечеру. Аналогичное явление можно наблюдать на корзинках одуванчика. Такие настии называются *фотонастиями*.

Сейсмонастические движения вызываются прикосновением, встряхиванием, толчками. Классическими примерами подобных движений складывание листочков мимозы или выброс семян у недотроги при прикосновении.

Нутационные движения (нутаии) отличаются ритмичностью. Они возникают в результате колебаний тургора, вызываемых изменениями в вязкости и проницаемости цитоплазмы. Таким образом, было выяснено, что рост стебля происходит толчками. Верхушка его растет не вертикально, а по спирали. Примером нутаций являются вьющиеся растения.

3.3. Стратификация и яровизация

У многих растений есть механизмы, позволяющие оценить, миновала ли угроза длительного понижения температур. Температурные явления закономерно меняются в течение года и называются *термопериодизмом*. Для весеннего прорастания семена растений умеренной зоны нуждаются в воздействии низких температур (*стратификация*). Температурный диапазон стратификации от 0° до 10 °С, причем интервал от 2 до 5 °С оказывается наиболее эффективен. Для восприятия температурного стимула семена должны получать достаточно влаги, иначе их чувствительность к стратификации резко падает. Аналогичное явление было отмечено для образования цветков у двулетних растений (без понижения температур они не цветут). Стимуляцию цветения низкими положительными температурами называют вернализацией или *яровизацией*. Яровизация была открыта в 1918 г. Г. Гасснером.

По отношению к яровизации можно выделить три группы растений: озимые, двуручки, яровые.

Озимые растения переходят к репродукции только при воздействии в течение определенного времени пониженными температурами. К этой группе относят многие однолетние, двулетние и многолетние растения (пшеница, рожь, ячмень). В поле озимые зерновые, посеянные в конце лета - начале осени, зимуют в фазе кущения, подвергаются длительному влиянию пониженных температур, весной продолжают кущение, колосятся и дают урожай зерна. При весеннем посеве интенсивно кустятся, но не переходят к колошению.

Двуручки ускоряют развитие при действии пониженных температур, но яровизация не является обязательной.

Яровые растения не требуют для перехода к цветению яровизации (многие зерновые, масличные, кормовые и др.). В северных районах яровые урожайны только при весеннем посеве и погибают при осеннем, не выдерживая условий перезимовки.

Для большинства видов растений оптимальная температура яровизации от 0 до 5-10⁰ С. Для озимой пшеницы наиболее благоприятная температура 0- 5⁰С, длительность воздействия низкими положительными температурами 35-60 суток.

Если период низких положительных температур короткий (оттепель среди зимы), активизации роста не происходит. В зонах с мягкой короткой зимой для яровизации достаточно 1 - 2 недель (например, ирис голландский, альстремерия и др.

К яровизации растения чувствительны в разном возрасте: у пшеницы пониженную температуру воспринимает уже зародыш в зерне, а у двухлетних растений должна развиваться крупная розетка листьев или корнеплод (до этого яровизация не эффективна). Двухлетники - крайнее выражение озимой

стратегии роста: вегетация начинается в начале лета, к осени накапливается запас питательных веществ, а для цветения нужна яровизация. Обычно необходимость в яровизации коррелирует с фотопериодической реакцией: в яровизации нуждаются ДДР (длиннодневные растения) и КДДР (короткодневные растения), что совпадает со световым режимом весны и начала лета умеренных широт.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Биохимия растений/ Г.В. Хелдт - М.: БИНОМ, 2011.
Страсбургер Э. Ботаника: учебник для вузов. Том 2.
Физиология растений. - М., Академия, 2008.
2. Генетика развития растений/ Л.А. Лутова, Т.А. Ежова, И.Е.
Додуева, М.А. Осипова - СПб.: Н-Л., 2010.
3. Жизнь зеленого растения/ А. Гэлстон, П. Р. Девис Сеттер. -
М.: Мир, 1983.
4. Природные ингибиторы роста и фитогормоны/ В. И.
Кефели. - М.: Наука ,1974 .
5. Регуляторы роста растений в практике сельского
хозяйства/ О. А.Шаповал, В. В. Вакуленко, Л. Д.
6. Физиология растений/ В. В Кузнецов., Г.А. Дмитриева - М.:
Высш. шк., 2006.
7. Прусакова, И. П. Можарова. - М.: ВНИИА, 2009.
8. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений /под.
ред. Н. Н. Третьякова. - М.: Колос. - 1998.
9. Физиология растений/ Н. Д. Алехина, Ю. В. Балнокин,
В. Ф. Гавриленко [и др.]; под ред. И. П. Ермакова.- М.:
И.Ц. «Академия», 2005.
10. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур/
Е.И.-Кошкин. - М.: Дрофа, 2010.

Учебное издание

Федулов Юрий Петрович
Котляров Владимир Владиславович
Доценко Клавдия Александровна
Барчукова Алла Яковлевна
Тосунов Янис Константинович
Подушин Юрий Викторович

Рост и развитие растений

В авторской редакции

Подписано в печать 1.11.2013. Бумага офсетная.
Формат 60x84¹/₁₆. Тираж 150 экз. Усл. печ. л.- 6.
Учет изд. л. - 3. Заказ №

Типография Кубанского государственного аграрного
университета

350044, г. Краснодар, ул. Калинина, 13.