

Е.А. Калашникова
Н.П. Карсункина
М.Ю. Чередниченко
Р.Н. Киракосян

РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ С ПРАКТИКУМОМ

Рекомендовано
Экспертным советом УМО в системе ВО и СПО
в качестве **учебника** для направлений бакалавриата
«Биотехнология», «Агрономия», «Садоводство», «Биология»



КНОРУС • МОСКВА • 2023

УДК 631.8(075.8)

ББК 41+41.2я73

К17

Авторы (Российский государственный аграрный университет имени К.А. Тимирязева):

Е.А. Калашникова, Н.П. Карсункина, М.Ю. Чередниченко, Р.Н. Киракосян

Калашникова, Елена Анатольевна.

К17 Регуляторы роста растений (с практикумом) : учебник / Е.А. Калашникова, Н.П. Карсункина, М.Ю. Чередниченко, Р.Н. Киракосян. — Москва : КНОРУС, 2023. — 346 с. — (Бакалавриат).

ISBN 978-5-406-11472-8

Направлено на приобретение обучающимися определенных теоретических и практических знаний по применению регуляторов роста в растениеводстве и биотехнологии. Состоит из теоретической (3 главы) и практической (3 темы) частей, в основу которых положены курсы лекций и практических занятий, которые проводятся авторами в Российском государственном аграрном университете — МСХА имени К.А. Тимирязева, а также материалы отечественных и зарубежных публикаций. Приведен словарь терминов, встречающихся в специальной литературе.

Соответствует ФГОС ВО последнего поколения.

Для студентов бакалавриата, обучающихся по направлениям «Биотехнология», «Агрономия», «Садоводство», «Биология».

Ключевые слова: фитогормоны; регуляторы роста и развития растений; растениеводство.

УДК 631.8(075.8)

ББК 41+41.2я73

Калашникова Елена Анатольевна
Карсункина Наталья Петровна
Чередниченко Михаил Юрьевич
Киракосян Рима Нориковна

**РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ
(с практикумом)**

Изд. № 665774. Подписано в печать 30.01.2023. Формат 60×90/16.

Гарнитура «Newton». Печать офсетная.

Усл. печ. л. 22,0. Уч.-изд. л. 13,5.

ООО «Издательство «КноРус».

117218, г. Москва, ул. Кедрова, д. 14, корп. 2.

Тел.: +7 (495) 741-46-28.

E-mail: welcome@knorus.ru www.knorus.ru

Отпечатано в АО «Т8 Издательские Технологии».

109316, г. Москва, Волгоградский проспект, д. 42, корп. 5.

Тел.: +7 (495) 221-89-80.

© Калашникова Е.А., Карсункина Н.П.,
Чередниченко М.Ю., Киракосян Р.Н., 2023

© ООО «Издательство «КноРус», 2023

ISBN 978-5-406-11472-8

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	6
Глава 1. ПРИРОДНЫЕ РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ	8
1.1. Фитогормоны и система гормональной регуляции растений	8
Контрольные вопросы и задания к разделу 1.1	13
1.2. Классификация фитогормонов	14
1.2.1. Ауксины	14
1.2.2. Гиббереллины	19
1.2.3. Цитокинины	23
1.2.4. Брассиностероиды	28
1.2.5. Абсцизовая кислота	33
1.2.6. Этилен	38
1.2.7. Салициловая кислота	49
1.2.8. Жасмоновая кислота	61
1.2.9. Системин	62
1.2.10. Негормональные регуляторы роста	63
Контрольные вопросы и задания к разделу 1.2	64
1.3. Рецепция и трансдукция гормонального сигнала в растениях	65
1.3.1. Восприятие гормонального сигнала	66
1.3.2. Основные типы мембранных рецепторов	70
1.3.3. Передача гормонального сигнала	72
Контрольные вопросы и задания к разделу 1.3	75
1.4. Сигнальные системы клеток	75
Контрольные вопросы и задания к разделу 1.4	97
1.5. Роль гормональной системы в устойчивости растений к действию стрессоров	97
1.5.1. Гормональная регуляция устойчивости к абиотическим стрессовым факторам	99
1.5.2. Использование регуляторов роста для борьбы с патогенными организмами	101
Контрольные вопросы и задания к разделу 1.5	102

1.6. Сравнительный анализ гормональных сигналов растений и животных	103
1.6.1. Химическая структура и функция гормонов растений и животных.....	105
1.6.2. Рецепторы сигнальных молекул, трансдукция сигнала	111
1.6.3. Транспорт гормональных веществ.....	114
1.6.4. Метаболические взаимодействия между гормонами и гормональная регуляция морфогенеза.....	116
1.6.5. Экзогенные сигнальные вещества и их циркуляция в экосистемах	118
Контрольные вопросы и задания к разделу 1.6	119
Глава 2. СИНТЕТИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В РАСТЕНИЕВОДСТВЕ	120
2.1. Представление о синтетических регуляторах роста и развития растений.....	120
2.2. Классификация синтетических регуляторов роста и развития растений.....	122
2.2.1. Гербициды.....	123
2.2.2. Ретарданты	126
2.2.3. Морфактины	132
2.2.4. Дефолианты	133
2.2.5. Десиканты	134
2.3. Экологические аспекты применения синтетических регуляторов роста.....	135
Контрольные вопросы и задания к главе 2	138
Глава 3. ПРИМЕНЕНИЕ ПРИРОДНЫХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ СОЕДИНЕНИЙ И СИНТЕТИЧЕСКИХ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР	139
3.1. Классификация фитогормонов и регуляторов роста растений, применяемых в сельском хозяйстве	139
3.1.1. Ауксины	139
3.1.2. Гиббереллины	144
3.1.3. Этилен и его производные	146
3.1.4. Брассиностероиды	148
3.1.5. Ретарданты	149
3.1.6. Гуминовые препараты	151
3.1.7. Ростовые препараты комплексного действия	153
3.1.8. Перспективы применения регуляторов роста	155
Контрольные вопросы и задания к разделу 3.1	158

3.2. Торговый сортимент регуляторов роста растений.....	159
3.2.1. Укоренители.....	159
3.2.2. Ретарданты	159
3.2.3. Бактериальные препараты.....	160
3.2.4. Препараты на основе продуктов жизнедеятельности грибов	161
3.2.5. Антиоксиданты = адаптогены.....	161
3.2.6. Общестимулирующие препараты	164
3.2.7. Брассиностероиды	164
3.2.8. Препараты на основе натриевых солей гиббереллиновых кислот	165
3.2.9. Препараты, повышающие естественный иммунитет растений к грибным и бактериальным заболеваниям.....	165
Контрольные вопросы и задания к разделу 3.2	166
3.3. Индуцирование устойчивости растений к фитопатогенам с помощью регуляторов роста растений	167
3.3.1. Иммунизация инфицированием фитопатогенами (перекрестная защита)	170
3.3.2. Иммунизация элиситорами. Биотические элиситоры.....	171
Контрольные вопросы и задания к разделу 3.3	185
3.4. Гормональная регуляция покоя и устойчивости растений	185
3.5. Применение синтетических регуляторов роста для предотвращения потерь сельскохозяйственной продукции в процессе хранения.....	187
Контрольные вопросы и задания к разделам 3.4—3.5	195
ПРАКТИКУМ	196
Механизм действия фитогормонов	196
Тема 1. Действие фитогормонов на физиологические показатели растений	198
Тема 2. Применение регуляторов роста в растениеводстве	202
Тема 3. Применение регуляторов роста в биотехнологии	226
Контрольные вопросы и задания	244
Примечание	246
Терминологический словарь	247
Библиографический список	250
Приложение. Список регуляторов роста растений	252

ВВЕДЕНИЕ

Регуляторы роста и развития растений применяются в сельском хозяйстве уже более 70 лет. Эти препараты используют для ускорения созревания растений, стимуляции цветения и плодообразования, укоренения черенков, а также повышения устойчивости сельскохозяйственных культур к неблагоприятным факторам окружающей среды (устойчивость к засолению почв, устойчивость к тяжелым металлам, устойчивость к заморозкам и водному стрессу, а также устойчивость к болезням). На сегодняшний момент в мире синтезировано более 8 тыс. различных соединений, влияющих на физиологическую активность растения, и этот список ежегодно пополняется. Однако активное применение нашли всего 4% физиологически активных веществ.

Регуляторы роста и развития растений нашли свое применение не только в сельском хозяйстве, но и в биотехнологии растений. Благодаря включению их в состав питательных сред реализуется присущее только растительным клеткам свойство тотипотентности — возможность регенерации растений из любых соматических клеток. Тотипотентность лежит в основе всех морфогенетических процессов *in vitro*. Благодаря этому существует возможность быстрого клонирования ценных сортов и гибридов растений, создания новых форм растений за счет применения клеточной инженерии или соматической гибридизации, восстановления целого организма из клеток, длительно хранившихся в жидком азоте, создания генномодифицированных растений и др.

Поэтому знание теоретических и практических аспектов применения регуляторов роста в растениеводстве и биотехнологии открывает большие возможности в решении глобальных проблем агропромышленного комплекса.

Данное учебное издание направлено на приобретение обучающимися определенных теоретических и практических знаний по применению регуляторов роста в растениеводстве и биотехнологии. Настоящее издание состоит из теоретической (три главы) и практической (три темы) частей, в основу которых положены курсы лекций и практических

занятий, которые проводятся авторами в Российском государственном аграрном университете — МСХА имени К. А. Тимирязева, а также материалы отечественных и зарубежных публикаций. Приведен словарь терминов, встречающихся в специальной литературе.

Коллектив авторов выражает благодарность Числовой Арине Игоревне за оказанную помощь в подготовке иллюстративного материала для учебного пособия.

Учебник предназначен для самостоятельной работы бакалавров, обучающихся по направлениям 19.03.01 — «Биотехнология», 35.03.04 — «Агрономия», 35.03.05 — «Садоводство», 06.03.01 — «Биология».

Глава 1. ПРИРОДНЫЕ РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

1.1. Фитогормоны и система гормональной регуляции растений

Изучение фитогормонов началось более ста лет назад и в настоящее время является одним из важнейших направлений в физиологии растений. Природные (*фитогормоны*) и синтетические *регуляторы роста и развития растений* (РРР), или *фиторегуляторы*, являются эффективным средством управления онтогенезом растений. С их помощью можно целенаправленно влиять на метаболизм растений. Регулируя физиологические процессы и морфогенетические реакции, фитогормоны влияют на продукционный процесс и, соответственно, на урожайность. Причина постоянно возрастающего внимания к проблеме химической регуляции онтогенеза заключается как в ее научной значимости, так и в практической важности, поскольку применение РРР стало неотъемлемым элементом современных интенсивных технологий возделывания многих важных сельскохозяйственных культур. Производственное использование РРР стало возможным благодаря успешному развитию тех разделов физиологии и биохимии растений, которые исследуют гормональные факторы роста и развития. Известные в настоящее время синтетические РРР — структурные или физиологические аналоги фитогормонов либо вещества, хотя и не имеющие сходства с фитогормонами, но способные изменять гормональный статус растений в желаемом направлении.

На возможность существования у растений веществ, функционально сходных с гормонами животных, впервые в 1880 г. указал Чарльз Роберт Дарвин (1809—1882) в книге «Способность к движению у растений». Исследуя двигательные реакции растений (тропизмы), он предположил, что под действием одностороннего освещения в верхушке coleoptilia канареечной травы вырабатывается вещество, которое передвигается в нижележащие участки и вызывает изгиб. В то же

время немецкий ботаник Юлиус фон Сакс (1832—1897) также пришел к выводу о присутствии в растениях веществ, ответственных за формирование и развитие листьев, корней, стебля. Но это было встречено с большим скептицизмом и полностью забыто. Приоритет Ч. Дарвина в изучении ростовых веществ был восстановлен через несколько десятилетий, и сделал это советский ученый, один из основателей учения о фитогормонах Николай Григорьевич Холодный (1882—1953). В 1924—1927 годах Н. Г. Холодный разработал гормональную теорию тропизмов (в это же время и голландец Фритс Вармолт Вент (1903—1990) высказал ту же идею), получившую признание и усилившую интерес физиологов к проблеме ростовых гормонов. Так как вначале исследования сосредоточились главным образом на изучении участия физиологически активных веществ в процессах роста, их стали называть ростовыми веществами, или ростовыми гормонами.

За 70 лет с начала XX в. были открыты ауксины, этилен, цитокинины (ЦТК), гиббереллины (ГК), абсцизовая кислота (АБК), фенольные ингибиторы роста негормональной природы, брассиностероиды. Изучение проблемы фитогормонов имеет в нашей стране давние традиции. Это, помимо трудов Н. Г. Холодного, работы Дмитрия Николаевича Нелюбова (1866—1926), открывшего физиологическое действие этилена, Михаила Христофоровича Чайлахяна (1902—1991), создавшего теорию гормональной регуляции цветения высших растений, Всеволода Владимировича Полевого (1931—2001), экспериментально обосновавшего схему трансдукции гормонального сигнала от рецепции индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) до функционального (ростового) ответа клетки, Ольги Николаевны Кулаевой (р. 1929), внесшей большой вклад в изучение такого класса фитогормонов, как цитокинины (рис. 1.1).

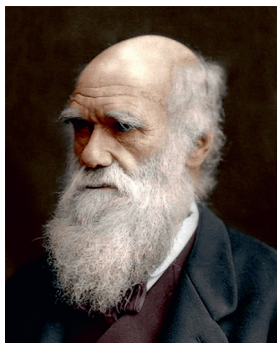
По мере открытия фитогормонов и изучения разных аспектов их действия становилось очевидным, что эти физиологически активные вещества принимают участие не только в процессах роста, но и в созревании, старении, стрессе, покое, транспорте и многих других процессах (рис. 1.2).

Фитогормоны — соединения, с помощью которых осуществляется взаимодействие клеток, тканей и органов и которые в малых количествах необходимы для запуска и регуляции физиологических и морфогенетических программ растений (рис. 1.3).

Это означает, что фитогормоны участвуют в координации всех морфологических и физиологических процессов в целом растении — обеспечивают целостность растительного организма. Эта целостность обеспечивается системами регуляции, т.е. регуляция — усло-

вие сохранения целостности организма и основа его функционирования. Регуляция обеспечивает гомеостаз организма, т.е. сохранение постоянства параметров внутренней среды, а также создает условия для его развития.

На межклеточном уровне регуляции важнейшей регуляторной системой является гормональная. Любая регуляция связана с геномом. В системе «организм — среда» гормоны выступают в качестве связующего звена, посредника (мессенджера) между реализацией наследственно закрепленной функциональной программы и изменяющимися внешними параметрами. Основой адаптации организма к изменяющимся условиям среды служит воздействие гормонов на различные этапы экспрессии генов.



Чарльз Роберт
Дарвин



Юлиус фон Сакс



Николай Григорьевич
Холодный



F. W. Went

Фритс Вармолт
Вент



Дмитрий Николаевич
Нелюбов



Михаил Христофорович
Чайлахян

Рис. 1.1. Выдающиеся ученые, занимавшиеся изучением фитогормонов

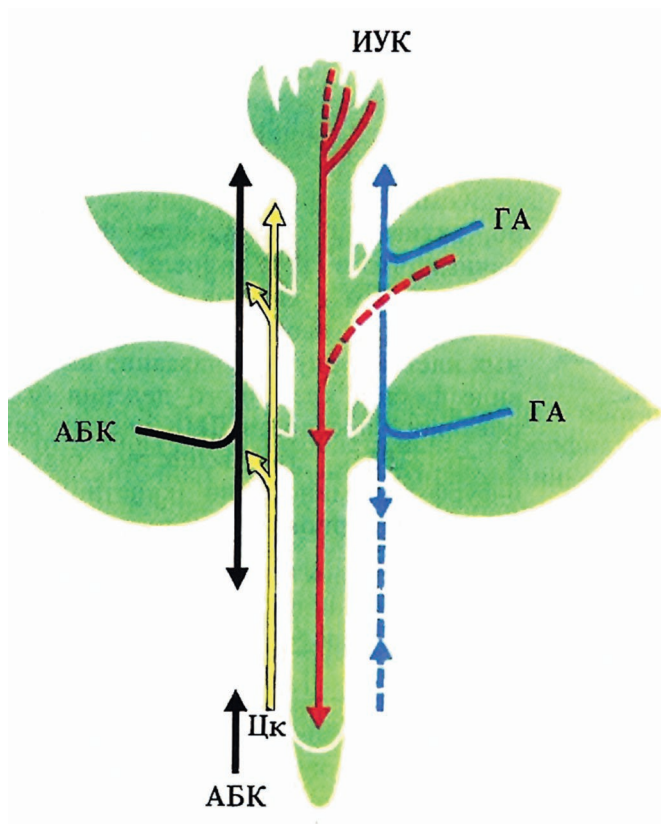


Рис. 1.2. Основные места образования фитогормонов и направление их транспорта в вегетирующем растении

Можно выделить два вида гормонального действия:

- гормоны выступают как необходимые индукторы роста и дифференцировки, как факторы разворачивания программы развития — в этом случае их действие носит необратимый характер;
- гормоны выступают как регуляторы, т.е. их действие связано с изменением размера или уровня функций и имеет обратимый характер; именно в этом аспекте рассматривается роль гормонов в формировании адаптивных реакций.

Стимуляция физиологических процессов фитогормонами осуществляется за счет механизмов, обеспечивающих активацию синтеза РНК и белков, а индукция — за счет действия гормонов на генном

уровне. Исследования, показали, что мишенью гормонального сигнала внутри клетки, передающегося через посредство белка-рецептора, является, как правило, определенный набор генов первичного ответа, специфически реагирующих на гормональный сигнал активацией или, наоборот, подавлением транскрипции. Участки ДНК, ответственные за чувствительность гена к тому или иному гормону, консервативны и располагаются в промоторной (нетранскрибируемой) области гена. Генов собственно первичного ответа на тот или иной гормон очень немного — максимум десятки, что составляет менее одной сотой от общего числа экспрессируемых генов. Поэтому гены первичного ответа — часто гены, кодирующие регуляторные белки, которые вторично меняют экспрессию уже большего числа генов. Таким образом, действует каскадный механизм гормонально-индуцируемого изменения экспрессии комплекса генов, необходимого для реализации той или иной программы онтогенеза растений.

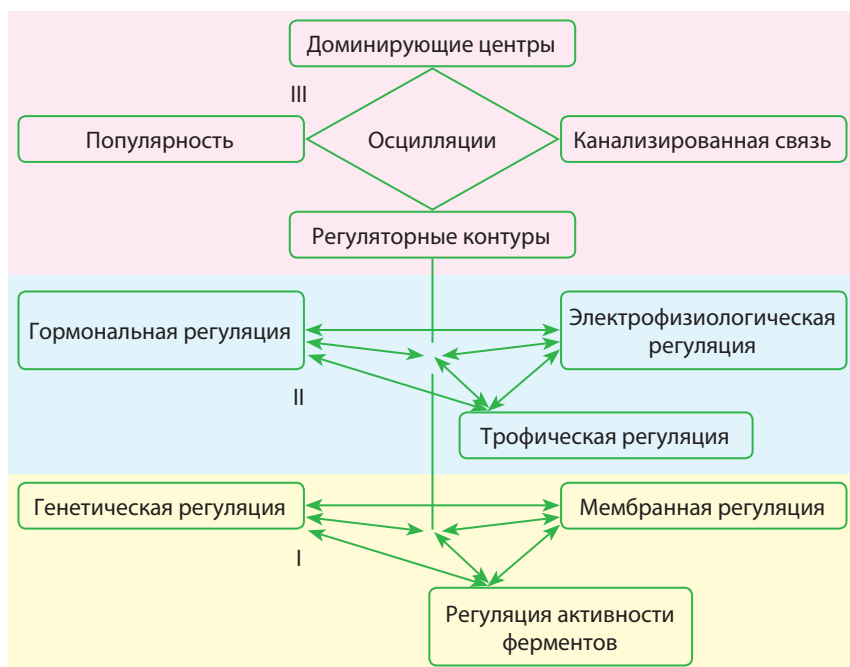


Рис. 1.3. Иерархия систем регуляции у высших растений:
 I — внутриклеточные системы регуляции; II — межклеточные системы регуляции; III — организменный уровень регуляции

Передача сигнала от рецептора до первичной мишени (генов первичного ответа) называется *внутриклеточной трансдукцией сигнала*.

В настоящее время выявлена общая принципиальная схема образования фитогормонов и реализации их регуляторного действия, включающая:

- биосинтез из предшественника;
- связывание с белком-рецептором с образованием гормон-рецепторного комплекса (ГРК);
- воздействие этого ГРК на геном растения и (или) на активность определенных ферментативных систем.

Фитогормоны синтезируются в растениях из органических или аминокислот, причем у нескольких фитогормонов может быть один и тот же предшественник. Так, мевалоновая кислота является исходным веществом для синтеза четырех классов фитогормонов: ГК, ЦТК, АБК и брассиностероидов. И в этом заключен большой физиологический смысл: при изменении условий внешней среды в растении происходит изменение в синтезе того или иного фитогормона. Ключевые ферменты, действующие на развилках путей биосинтеза, проявляют высокую чувствительность к изменению факторов среды (температура, свет, кислород и др.), что приводит к преимущественному синтезу определенного фитогормона.

Образовавшаяся молекула фитогормона транспортируется от места своего синтеза к клеткам-мишеням (клеткам, имеющим рецепторы фитогормона) по ксилеме или флоэме. Молекула фитогормона может проникнуть в клетки-мишени двумя путями: в соответствии с градиентом концентрации по плазмодесмам или путем активного транспорта через плазмалемму. Далее гормональные эффекты в клетке реализуются путем обратимого взаимодействия молекулы фитогормона с рецептором, что приводит к активации белковой молекулы рецептора.

В действии гормона выделяют две стороны:

- прямое взаимодействие с рецептором — механизм действия;
- последующую цепь событий, которая вызывается взаимодействием фитогормона с рецептором и приводит к физиологическому ответу, — способ действия фитогормона.

Контрольные вопросы и задания к разделу 1.1

1. Что такое фитогормоны?
2. Назовите системы регуляции растительного организма.
3. Что лежит в основе всех форм внутриклеточной регуляции?
4. Кто был автором теории тропизмов?

5. В чем заключается гормональная теория цветения высших растений?
6. Назовите виды гормонального действия.
7. Что такое гены первичного ответа?
8. Дайте определение внутриклеточной трансдукции гормонального сигнала.
9. Что такое клетки-мишени?
10. От чего зависит преимущественный биосинтез того или иного фитогормона в растении?

1.2. Классификация фитогормонов

1.2.1. Ауксины

Ауксины обнаружены во всех растительных объектах и всех органах от бактерий и грибов до растений. Это соединения индольной природы, производные триптофана (ИУК) и фенилаланина (фенилуксусная кислота) (рис. 1.4). Особенно много ауксинов в развивающихся почках (молодых листьях и их зачатках), в активном камбии и проводящих пучках, пыльце, формирующихся семенах. В более зрелых тканях содержание их снижается. В целом растении синтез ауксинов обычно наиболее интенсивен в верхушке главного побега. Синтез происходит и в апексе корня. Многие грибы и бактерии синтезируют ауксины в 100—200 раз больше, чем ткани высших растений, видимо, это необходимо для воздействия их на растения.

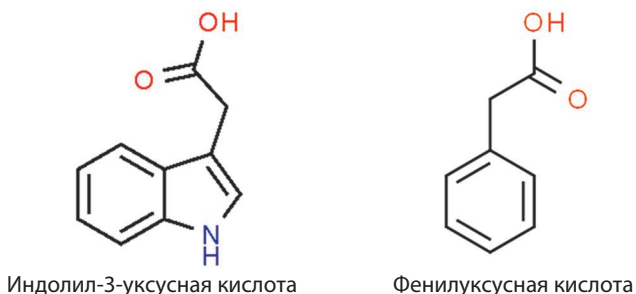


Рис. 1.4. Представители класса ауксинов

Предшественник ИУК — аминокислота триптофан (или триптами́н-декарбоксилированная форма триптофана). Кроме свободных форм ИУК (активная форма) в тканях есть связанные формы (гликозиды, комплексы с аминокислотами или белками). Они служат для де-

В основе полярного транспорта ауксина лежит полярность каждой клетки, т.е. более высокая способность апикального конца клетки к поглощению, а базального — к выделению ауксина. Это приводит к одностороннему перемещению ауксинов. Кроме активного полярного транспорта ауксин может передвигаться по растению по флоэме вместе с током ассимилятов, однако это имеет второстепенное значение.

Механизм действия ауксинов заключается в активации мембранной АТФазы и регуляции работы ионных каналов, стимуляции синтеза белков, активации синтеза всех форм РНК.

Спектр биологического действия: ауксин необходим для деления, растяжения, роста и дифференцировки клеток, т.е. процессов, лежащих в основе морфогенеза.

1. *Растяжение клеток*

Неодинаковая скорость растяжения клеток латеральных сторон осевых органов, вызванная разным содержанием в них ауксинов, — одна из причин тропизмов. Стимуляция растяжения происходит в результате уменьшения давления клеточной стенки на внутриклеточное содержимое, за которым следует поглощение воды и увеличение тургорного давления вакуоли. Первоначально размягчение клеточной стенки вызывается ее подкислением вследствие выделения из клеток H^+ -ионов (ауксин-активируемая протонная помпа). Затем ауксин активирует ферменты синтеза целлюлозы и других полисахаридов, что ускоряет рост клеток стебля (рис. 1.6).

Оптимальная концентрация ауксина, стимулирующая рост растяжением клеток coleoptily злаков и стебля двудольных растений, составляет 1—10 мкМ. Угнетение роста, наблюдающееся при более высоких концентрациях ауксина, как правило, связано с возрастанием (под действием ИУК) содержания этилена. ИУК также может активировать рост растяжением клеток корневой системы растений, однако этот эффект проявляется при очень низких концентрациях ауксина.

2. *Индукция деления клеток*

С индукцией деления клеток связаны образование корней, каллуса, стимуляция камбиальной (формирование боковых корней) деятельности, разрастание завязи.

Опухолевое перерождение клеток связано с потерей необходимости в экзогенных ауксинах и ЦТК, что говорит о направленном или лимитированном снабжении фитогормонами морфогенеза у здорового растения.

Действие ауксина на деление связано с созданием условий, необходимых для репликации ДНК: оно включает в себя стимулирование

дыхания, синтеза РНК и белков. Индукция деления клеток для голо-
семянных и двудольных требует добавления ЦТК.

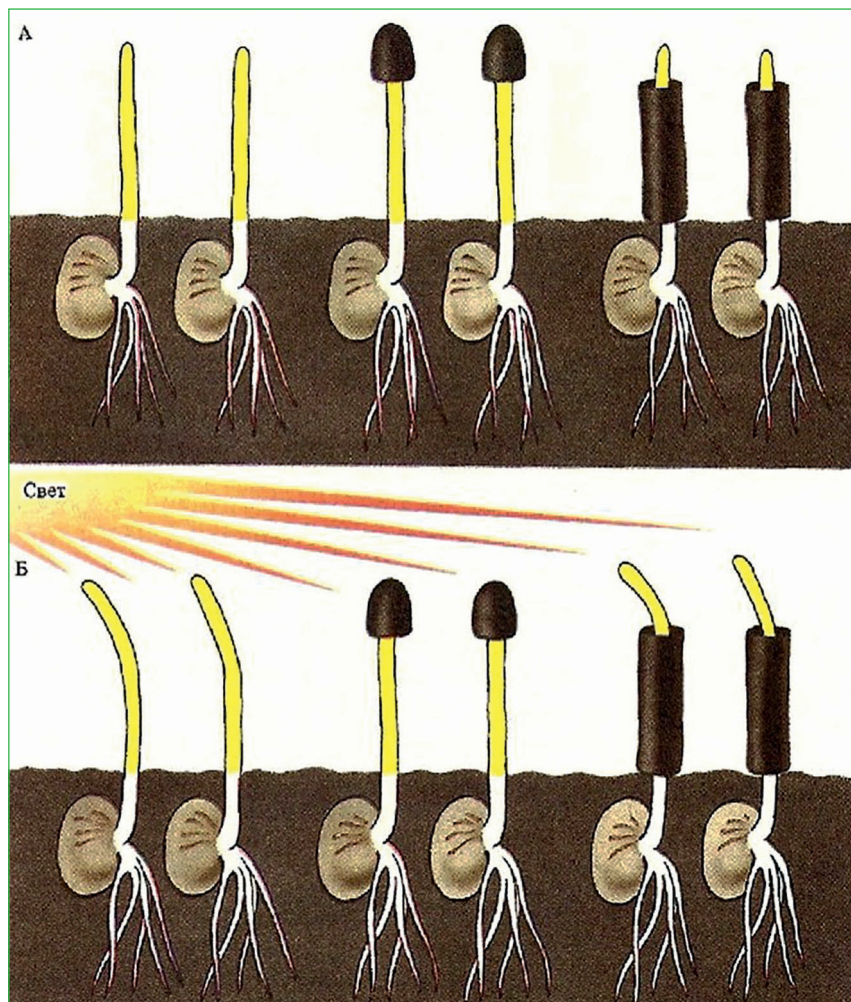


Рис. 1.6. Опыты Ч. Дарвина с проростками канареечника канарского
(*Phalaris canariensis*)

3. Дифференцировка клеток

Ауксин участвует в формировании проводящих тканей, в регене-
рации проводящих пучков, в превращении паренхимных клеток
в клетки ксилемы и флоэмы — дифференцировке. В культуре тканей

важно учитывать соотношение: ИУК — ЦТК (больше ЦТК → листовые почки, меньше ЦТК → корнеобразование). Высокое содержание ауксинов в тканях может явиться препятствием к их дифференцировке.

4. *Аттракция питательных веществ*

Ткани с высоким содержанием ауксинов являются центрами аттракции питательных веществ, которые затем запасаются (семена, плоды, клубни) или используются в ростовых процессах (*меристемы*).

5. *Тропизмы*

Гормональная теория Холодного — Вента гласит, что одностороннее освещение стебля вызывает смещение ауксинов на теневую сторону, что ускоряет ее рост по сравнению с освещенной стороной и является причиной изгиба к источнику света.

Для корней: ауксин смещается на нижнюю сторону и тормозит рост, большее значение здесь имеет индукция синтеза этилена под влиянием ИУК (действие ИУК опосредовано этиленом).

6. *Апикальное доминирование*

Активно растущая верхушка (апекс) подавляюще действует на пробуждение и рост пазушных почек, так как является мобилизационным центром, к которому притекают питательные вещества и ЦТК + ГК, которые почти не попадают в пазухи листа.

7. *Регуляция образования корней*

Стимуляция роста корней в длину обычно невелика и идет при 10^{-11} М ИУК. Важна способность ауксинов регулировать образование боковых корней. В основе этого действия лежит активация деления клеток перицикла, расположенных напротив ксилемных лучей проводящего цилиндра. В практике используют погружение черенков в раствор ИУК не более чем на 18 ч, так как потом идет торможение роста корневых зачатков (связано с биосинтезом этилена).

8. *Регуляция опадения листьев, завязей, плодов*

Опадение этих органов происходит вследствие активации клеток отделительного слоя. Предполагают, что запуск образованию отделительного слоя дает уменьшение поступления ауксинов в зону отделения. Это используется в практике: при неблагоприятных условиях для опыления и оплодотворения своевременная обработка ауксинами поможет сохранить урожай. С другой стороны, при большом количестве завязей обработка ауксинами вызовет опадение их части, что улучшит питание оставшихся (все зависит от времени обработки).

9. *Регуляция цветения*

А. Ауксин влияет на сексуализацию цветков (больше женских).

Б. Обработка ауксинами тормозит переход короткодневных растений к цветению, а длиннодневные — стимулирует.

В. Ауксин необходим для роста пылевой трубки.

Антагонистами ауксинов являются нафтилфаламиновая и 4-хлорфеноксиизомасляная кислоты.

1.2.2. Гиббереллины

Гиббереллины обнаружены в цветковых растениях, голосеменных, папоротниках, мохообразных, водорослях, грибах, бактериях. Присутствуют во всех органах, но наибольшее количество гиббереллинов содержится в незрелых семенах (рис. 1.7).

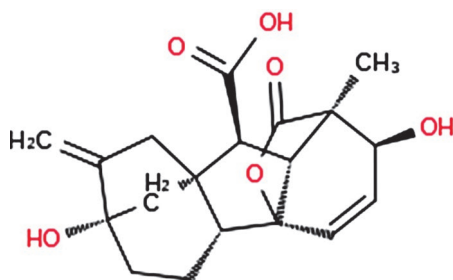


Рис. 1.7. Химическая формула гибберелловой кислоты

Это группа близких по строению тетрациклических карбоновых кислот, относящихся к дитерпеноидам. Сейчас открыто более 110 гиббереллинов, наиболее часто в экспериментах используют гибберелловую кислоту (ГК₃, А₃). Физиологически активны далеко не все гиббереллины. Активны, в частности, ГК₁, ГК₃, ГК₄, ГК₇ и др. Физиологическая активность зависит от вида растения: один и тот же гиббереллин может быть активен у одного вида растения, но не вызывать физиологического эффекта у других. Природные гиббереллины находятся в растениях в основном не в виде свободных кислот, а в форме гликозидов (производных с низкомолекулярными веществами — сахарами). Это форма запасаания и транспорта.

Синтез гиббереллинов

Общая стадия: ацетил-Ко-А → мевалоновая кислота → геранил-геранилпирофосфат,
затем

I-й этап: энт-каурен (общий тетрациклический предшественник всех гиббереллинов);

II-й этап: окисление энт-каурена до кауренола → окисление кауренола до кауреновой кислоты → 20-углеродный A₁₂-альдегид;
 III-й этап: окисление A₁₂-альдегида до различных ГК (рис. 1.8).

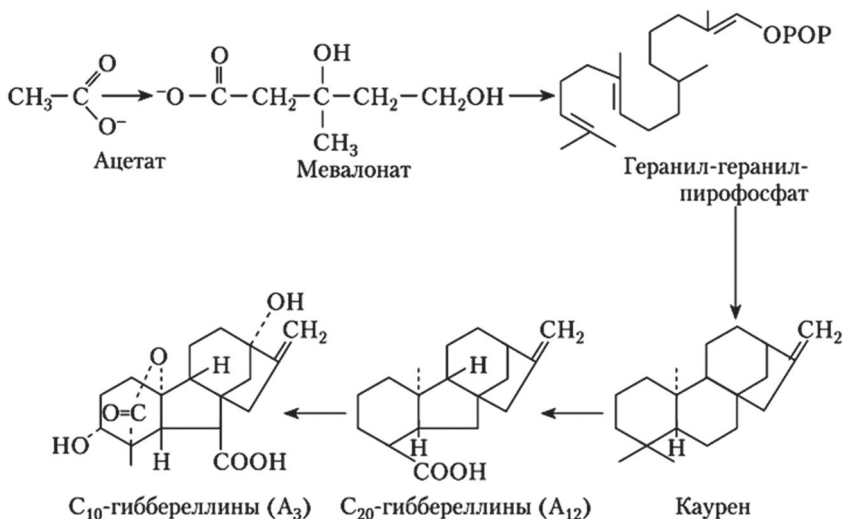


Рис. 1.8. Схема биосинтеза гиббереллинов

Биосинтез гиббереллинов проходит в разных частях растения, особенно в интенсивно растущих органах — фотосинтезирующих молодых листьях, частях цветков, в формирующихся и прорастающих семенах, в апексе корня.

Основной этап — превращение из мевалоновой кислоты в энт-каурен — проходит в пластидах (хлоропластах). Свет (особенно эффективен красный и дальний красный свет) благоприятствует синтезу. У растений, чувствительных к фотопериодизму, образование гиббереллинов происходит при определенной длине светового дня. Недостаток влажности отрицательно влияет на синтез гормона. Максимальное содержание гиббереллинов в растении наблюдается в фазу цветения.

Синтетические ретарданты — АМО-1618, ССС, триазолы — прерывают синтез гиббереллинов на разных этапах. Так, паклобутразол используют в растениеводстве, когда высокие стебли нежелательны (многие цветки на коротких цветоножках смотрятся эффектнее). При обработке препаратом получают «искусственные карлики». Но после продажи таких карликовых хризантем или каланхоэ ретардант перестает действовать, синтезируется ГК₃, и рост нормализуется.