

А.А. Мамутова

ХИМИЯ И ДЕЙСТВИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие



«ҚАЗАҚ УНИВЕРСИТЕТІ»
БАСПАСЫ

Алматы 2013

А. А. Мамутова

ХИМИЯ
И ДЕЙСТВИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА
И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие

Алматы
«Қазақ университеті»
2013

УДК 547:581.1
ББК 24.2
М 227

*Рекомендовано к изданию Ученым советом
факультета химии и химической технологии и
РИСО КазНУ им. аль-Фараби*

Рецензенты:

доктор химических наук, профессор **Ж.К. Каирбеков**
кандидат химических и доктор биологических наук,
профессор **Т.Д. Талбаев**

Мамутова А.А.

М 227 Химия и действие регуляторов роста и развития растений: учебное пособие. – Алматы: Казак университеті, 2013. – 146 с.

ISBN 978–601–04–0114–3

В пособии рассмотрены современные направления разработки синтетических регуляторов роста, дана характеристика областей применения, природы действия регуляторов.

Представлены механизмы регуляции процессов развития растений под действием химических соединений. Может служить справочным пособием по регуляторам роста растений, способам получения и особенностям применения регуляторов роста и развития растений.

Рекомендовано для студентов бакалавриата и магистрантуры и Ph-докторантуры химических и биологических специальностей.

**УДК 547:581.1
ББК 24.2**

ISBN 978–601–04– 0114–3

© Мамутова А.А., 2013
© КазНУ им. аль-Фараби, 2013

ПРЕДИСЛОВИЕ

Интенсификация выращивания сельскохозяйственных культур требует применения промышленных методов производства: механизации и применения химических средств.

Химические средства, применяемые в сельском хозяйстве, имеют разностороннее действие в качестве средств, защищающих от вредителей с искореняющим эффектом и действующих на физиологию растения, изменяющих его функции с целевым результатом. При этом синтетические органические вещества для управления биологическими процессами приобретают все большее значение.

Открытие и изучение регуляторов роста растений – одно из крупнейших достижений в области физиологии растений, стимулировало поиск средств, способных целенаправленно воздействовать на их развитие. Установление структуры фитогормонов привело к созданию синтезированных аналогов природных регуляторов роста растений. Достижения в этой области показывают широкие перспективы их применения. В настоящее время регуляторы роста растений уступают пестицидам по масштабам производства, однако инвестиции в эту область предполагают интенсивное развитие этой отрасли агрономической науки.

Проблемы экологически чистой обработки земли в сочетании с необходимостью прокормить быстро растущее население страны исключают применение больших объемов минеральных удобрений и пестицидов. В то же время в результате уменьшения внесения минеральных удобрений происходит истощение, недостаток питательных веществ, снижение урожайности агрокультур.

Для повышения урожайности различных сельскохозяйственных культур и сокращения трудоемкости работ по уходу за посевами необходим научно обоснованный подход для эффективного применения приемов агротехники, минеральных удобрений, химических средств защиты, а также регуляторов роста растений. Новейшим способом повышения урожайности не только путем высокой агротехники, но и путем изменения

внутренних возможностей растений является применение регуляторов развития растений.

Применение гербицидов в условиях промышленного производства агрокультур, массового искоренения всякого вида сорняков, требовало их меньших количеств для уменьшения загрязнения окружающей среды и привело к созданию химических веществ, регулирующих рост растений. И гербициды уже рассматриваются как отдельный класс общей системы регуляции роста растений, однако, основной с экономической точки зрения.

Использование регуляторов роста растений в сельском хозяйстве еще не достигло достаточного высокого уровня. До 1970 года регуляторы роста применялись, главным образом, в садоводстве. Очень активно применяются регуляторы роста в таких странах, как США, Япония, Голландия, страны Южной и Центральной Америки, Китае.

Сельское хозяйство традиционно является одним из ведущих секторов экономики Казахстана. Лишь около 7% территории составляют плодородные черноземные почвы. Климат практически на всей территории является сухим и континентальным. В целом пищевая промышленность после глубокого спада наращивает объем производства и использование в качестве сырья продукцию растениеводства.

Агрономическая наука справедливо полагает, что возможности растений еще не использованы полностью, и корневая, внекорневая подкормка, применение различных стимуляторов растений позволяют получить эффективный результат возделывания продукции сельского хозяйства: повышения урожая или изменение содержания сахаров, белков, жиров и прочие желаемые эффекты. Все возрастающие требования к пестицидным препаратам обуславливают необходимость поиска и создания новых препаратов с меньшими нормами расхода, обладающих оптимальной персистентностью в объектах окружающей среды, высокой избирательностью действия и дающие при метаболизме безвредные вещества.

Хотя в общем объеме вредных веществ, загрязняющих объекты окружающей среды, пестициды занимают лишь 2-3%,

управление ростом и развитием растений может обеспечить эффективность возделывания продукции сельского хозяйства.

Развитие химического метода базируется на принципе постоянного совершенствования эффективности, экономичности, избирательности средств защиты растений. Это, в свою очередь, влечет за собой рост затрат. Потратить на разработку нового оригинального препарата 10-15 лет, от 100 до 200 млн. долларов могут себе позволить только крупные агрохимические компании. Для получения нового препарата классическим методом скрининга на биологическую эффективность требуется протестировать 30-50 тысяч веществ.

Важным требованием наряду с санитарно-гигиенической безопасностью должно быть строго направленное действие препаратов на целевые объекты. Препараты такого типа должны создаваться на основе веществ, действия которых затрагивает процессы не основного метаболизма, сходного у большинства живых организмов, а на базе многообразных соединений вторичного метаболизма, выполняющих регулирующие функции в биологических системах. Препараты нового поколения должны обладать не биоцидной, а биорегуляторной активностью, прототипами которых могут быть природные соединения, обеспечивающие химическое взаимодействие в биологических системах разного уровня сложности. Важное направление поиск и синтез новых действующих веществ из известных химических групп.

Благодаря современным достижениям пограничных наук, биологии и химии, регуляторы роста растений стали одновременно объектом и инструментом биотехнологий, используемых в селекции и микрклональном размножении высокопродуктивных сортов и обязательным приемом интенсивных технологий, позволяющих максимально реализовать потенциал продуктивности растений.

Физиологические изменения, происходящие с растениями в течение их жизни, протекают с участием химических веществ. Использование химических соединений с целью направленного воздействия на рост и развитие растений для получения их желательных морфологических изменений представляет собой перспективный и актуальный способ повышения эффективности возделывания сельскохозяйственных культур. В числе таких

желательных морфологических изменений агрокультур при современной механизации уборки урожая может быть необходимость:

- однородности плодов, степени зрелости, ослабление их связи с плодоножкой, опадение листьев, формирование габитуса кроны плодовых деревьев;
- устойчивости к низким температурам, засухе, засоленности почвы;
- индуцирование мужской стерильности агрокультур при селекционных работах;
- интенсификация фотосинтеза, продления функций природных регуляторов в растительном организме и устойчивых к заболеваниям форм сельскохозяйственных культур методом клеточной инженерии и многие другие.

Роль регуляторов роста растений будет постоянно возрастать вследствие сокращения посевных площадей, отчуждения земель для промышленных целей, урбанизации, увеличения стоимости энергии, мирового производства продуктов питания. В связи с вхождением в ВТО для развития сельского хозяйства, увеличения отечественной продукции и ее импорта необходимо повысить качество возделываемой продукции.

Современные химические методы направлены на создание препаратов селективного действия, расширение ассортимента взаимозаменяемых препаратов, совершенствование форм препаратов, способов и тактики их применения.

Вопросы:

1. Назовите причины необходимости использования регуляторов роста растений в сельском хозяйстве.
2. Какие современные требования предъявляются к химическим средствам, применяемым в земледелии?

ВВЕДЕНИЕ

Понятие «регуляторы роста растений» и его классификация

Само понятие «регуляторы роста растений» расширяется и уточняется в результате изучения новых закономерностей биорегуляции функционирования растений.

На раннем этапе регуляторы роста растений не выделяли в отдельный тип средств защиты растений и относили их к экзотическим препаратам регуляторного типа, таким, как гербициды, дефолианты и десиканты, включая и синтетические регуляторы развития растений.

Вещества, вырабатываемые растением и способствующие его росту, получали различные названия: ростовые вещества, гормоны роста, фитогормоны, стимуляторы роста.

В 1961 году решением специального научного комитета по физиологии растений в США для этих веществ было принято единое название «регуляторы роста». При этом имелось в виду, что эти вещества в одних случаях стимулируют рост, в других – тормозят его. И во всех случаях они рассматриваются как *физиологически активные вещества, включающиеся в обмен веществ растений и оказывающие влияние на ход этого обмена.*

Н.Н. Мельников относил регуляторы роста растений к пестицидам – химическим веществам, используемых для уничтожения различных видов организмов или для предупреждения их развития. И понятие регуляторов роста растений определяет как химические средства стимулирования и торможения (ретарданты) роста растений, препараты для удаления листьев (дефолианты) и подсушивания растений (десиканты), применяемые для облегчения трудоемких работ по уборке урожая хлопчатника, сои, картофеля и многих других культур.

Регуляторы роста растений вызывают те или иные изменения в развитии растений, не приводя их к гибели. Различают стимуляторы роста, ингибиторы и также ретарданты (последние тормозят рост в высоту, но не влияют на плодоношение). В зависимости от дозы, сроков обработки сельхозкультуры многие регуляторы роста растений могут действовать и как гербициды

(препараты для борьбы с сорными травами), дефолианты и десиканты. Кроме того, регуляторы роста растений могут быть непосредственно использованы для борьбы со злостными многолетними сорняками. С этой целью действие стимуляторов роста нарушает состояние покоя у семян и ризом сорняков, вызывается их преждевременное прорастание, после чего всходы сорняков могут быть легко уничтожены.

Ретарданты, в отличие от гербицидов, обладают большей избирательностью действия на отдельные культуры. С другой стороны, препараты могут оказывать одинаковое влияние на одну из культур и в то же время по химической природе и по механизму действия резко отличаться друг от друга. Эти особенности, присущие регуляторам роста, затрудняют поиск новых препаратов, который производится исключительно методом проб и ошибок с использованием большого числа специфических тестов.

Ассортимент гербицидных препаратов для применения на важнейших сельскохозяйственных, овощных культурах и в плодоводстве близок к насыщению и по сложности химического строения приближается к фармацевтическим препаратам, то поиск новых гербицидов в основном будет продолжаться в рамках исследований по разработке новых регуляторов роста растений и системных фунгицидов.

В последние годы регуляторы роста растений определились как самостоятельный обширный класс физиологически активных веществ, объединяемый термином «средства регуляции биологических процессов» или «биорегуляторы». Появились препараты узко специфического действия, к примеру антистрессанты, активаторы фотосинтеза, веществ полифункционального действия, вызывающие широкий спектр ответных реакций. Учитывая эти обстоятельства, появились предложения вместо термина «регуляторы роста растений» применять более емкое – «фиторегуляторы» – это экзогенные синтетические и природные органические соединения, которые влияют на жизненные процессы растений, не оказывая в используемых концентрациях токсического действия, и не являются источником питания.

Регуляторы роста растений обычно определяют как органические соединения, которые влияют на физиологические процессы роста и развития растений и, в отличие от удобрений, применяются в низких концентрациях.

Для практических целей Л.Дж. Никелл определяет регуляторы роста растений как природные или синтетические химические вещества, которые применяют для обработки растений, чтобы изменить процессы их жизнедеятельности или структуру с целью улучшения их качества, увеличения урожайности или облегчения уборки.

Согласно этому определению пестициды, обычно применяемые для того, чтобы вызвать определенные благоприятные изменения у заранее намеченной культуры, также могут рассматриваться как регуляторы роста.

Термин «*регулятор роста растений*» не ограничен синтетическими соединениями, он включает и природные фитогормоны. Специфичность действия каждого регулятора определяется типом гормона.

Термин «*фитогормон*» при правильном его применении охватывает наиболее встречающиеся в природе вещества. Они разделены на пять классов:

Ауксины – это соединения, вызывающие растяжение клеток растений.

Гиббериллины стимулируют деление клеток, их растяжение или то, и другое вместе.

Цитокинины стимулируют в растениях деление клеток.

Этилен постоянно образуется в растениях и выделяется в них в виде газа. Этилен даже в чрезвычайно малых количествах влияет на многие процессы в растениях. Многие исследователи полагают, что влияние как природных, так и синтетических регуляторов роста растений опосредовано их действием на образование и (или) активность этилена.

Ингибиторы представляют собой широкую группу веществ, которые подавляют или тормозят физиологические либо биохимические процессы в растениях.

Данные по регуляторам роста растений можно классифицировать с разных позиций:

- по культурам;
- химическим группам;
- влиянию на физиологические процессы;

и другим разнообразным типам градаций, которые нелегко приспособить друг к другу.

Рассмотрение по культурам привело бы к сужению обсуждаемого материала, и в настоящее время испытания регуляторов роста растений не являются систематическими и достаточно всеобъемлющими, чтобы судить об их исключительной универсальности или специфичности.

С этой же позиции химическая классификация регуляторов роста растений не является полной и общепринятой, так как одни соединения имеют очень ограниченное применение на нескольких или даже одной культуре, а другие широко используются на ряде культур. Но актуальной проблемой этого направления является выяснение зависимости химической структура – регулирующая развитие растений активность, но для этого необходимо иметь полные знания о физиологических процессах в растениях, лежащих в основе их желаемого изменения.

Классификация регуляторов роста растений на основе влияния на физиологические процессы позволяет систематизировать их действия и по культурам, и по химической структуре. Таким образом, все три классификации регуляторов роста растений взаимно дополняют друг друга в учении о регуляторах роста.

Действие регуляторов роста растений может быть универсальным и специфическим процессом, зависящим и от сорта. Более того, колебания возможностей даже внутри сорта зависят от условий внешней среды, физиологического состояния, возраста, в том числе от содержания природных фитогормонов, а также от обеспеченности питательными веществами.

К настоящему времени обнаружено и изучено более 6000 соединений (химического, микробиологического и растительного происхождения), обладающих регуляторным действием, но в мире и практике используется лишь около 50. Однако по темпам расширения производства, продажи и использования регуляторы роста растений превосходят остальные химикаты, применяемые в мировом сельском хозяйстве.

Вопросы:

1. Какие регуляторные свойства на растения оказывают гербициды?
2. В чем заключается отличие ретардантов от гербицидов?
3. Назовите основные классы фитогормонов.

1. МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА РАСТЕНИЙ

При изучении природы биологического действия химических регуляторов жизненных процессов растений появилось представление о механизме стимулирующего, тормозящего и гербицидного действия этих веществ как едином физиологическом процессе, в основе которого лежат различные соотношения между степенью токсичности и скоростью детоксикации действующего вещества.

Ракитин Ю.В., объясняя механизм действия регуляторов роста, делит все биологически активные вещества на две группы: 1) вещества, необходимые для нормальной жизнедеятельности растений – целый ряд поглощаемых растениями соединений, содержащих микро- и макроэлементы, витамины. Гетероауксин, этилен, аминокислоты;

2) вещества, оказывающиеся чуждыми для растений факторами – 4-дихлофеноксипусная кислота и ее производные, ИФК, хлор-ИФК, гидразид малеиновой кислоты, и многие другие не встречающиеся в растениях синтетические соединения, применяемые в качестве регуляторов роста, гербицидов.

Первые, воздействуя на живые системы в таких концентрациях, которые не превышают физиологической нормы, включаются в метаболизм как его необходимые компоненты. При избыточной или недостаточной концентрации этих веществ происходит нарушение метаболизма. Токсическому действию чуждых веществ растение активно противопоставляет свои защитные свойства.

Существуют два типа активации метаболизма. При введении веществ первой группы в растительной клетке возникает активация как результат нормализации обмена веществ, во втором случае – как ответная реакция на действие нарушающих метаболизм агентов.

Физиологически активные вещества в стимулирующих дозах усиливают деятельность корней, поступление и передвижение питательных веществ. Они, реагируя с наружными мембранами клеток, приводят к изменению их проницаемости, а следова-

тельно, к изменению ионных потоков, что отражается на электрофизиологических свойствах клетки.

И это обуславливает функциональные изменения в растительной клетке, в первую очередь сказывающиеся на дыхании и окислительном фосфорилировании и связанном с ними накоплении ионов.

Установлено, что регуляторы роста возникают в процессе обмена веществ и содержатся в растительном организме в чрезвычайно малых количествах. Действие препаратов, регулирующих рост и развитие растений, осуществляется разнообразными путями, возможно, и за счет их взаимодействия с эндогенными фитогормонами.

Фитогормоны открыты в начале 20-го века. По определению В. Полевого, *фитогормоны – это соединения, с помощью которых осуществляется взаимодействие клеток тканей и органов и которые в малых количествах необходимы для запуска и регуляции физиологических и морфогенетических программ.*

Предполагает, что в реагирующих клетках существуют механизмы усиления первоначального слабого воздействия гормона, обладающие высокой химической избирательностью. Действие гормона протекает по двум этапам: присоединение молекулы гормона к специфическому белковому рецептору; воздействие образовавшегося комплекса на те или иные системы внутриклеточной регуляции. На первом этапе обеспечивается химическая избирательность, на втором – многократное усиление действия гормона.

Регуляторы роста растений могут сами обладать фитогормональным действием, усиливая тем самым или нарушая регуляторные функции фитогормона; они могут вступать в конкурентную борьбу за биорецепторы (антигормональное действие), а также влиять на транспорт фитогормонов. Во всех перечисленных случаях синтетические препараты должны сохранять некоторое структурное сходство с фитогормонами и содержать в своей молекуле активные группировки, взаимодействующие с биорецепторами.

Однако синтетические препараты могут быть и лишены структурного сходства с фитогормонами. В этих случаях они проявляют активность, способствуя выделению активной фор-

мы фитогормонов или их иммобилизации (выделению в депо); они могут также воздействовать на биосинтез и деградацию фитогормонов или их прекурсоров.

Как для эндогенных фитогормонов, так и для синтетических препаратов регуляторного типа характерно разнообразие ответных реакций растений, что затрудняет выяснение первичного механизма действия регуляторов роста растений.

Характерной особенностью большинства химических регуляторов роста растений является избирательность их действия не только на различные виды, сорта, но и на различные органы и ткани растительного организма.

Выявлена различная реакция сортов и гибридов на такие гербициды, как 2,4-Д, трихлорацетата натрия, далапона, производных триазина: симазина и атразина. Четкую различную реакцию генотипов воздействия 2,4-Д связывают с его воздействием с тиольной группой белка. У устойчивых к гербициду форм ячменя содержание сульфгидрильных групп увеличивается, а у чувствительных снижается. 2,4-Д, попадая в клетки, действует на мембраны, способствуя перестройке мембран, хлоропластов и митохондрий, что является одной из предпосылок лучшей адаптации этих растений к воздействию гербицида, также происходит перестройка в компонентном составе отдельных белков.

По-разному реагируют сорта в пределах вида не только на гербициды, но и на другие физиологически активные вещества. Растения неодинаково отзываются на обработку гибберелловой кислотой. Обработка семян ячменя (Одесский, Красноуфимская 95) раствором кинетина увеличивает содержание хлорофилла в листьях сорта Красноуфимский 95 и не изменяет его в стеблях у сорта Одесский, а в стеблях, наоборот, количества хлорофилла возросло, а в листьях снижалось. У этого сорта повышалось накопление сырого вещества в листьях и стеблях, масса колосьев и зерна, в то время как у сорта Краснодарский 95 аналогичные показатели снижались.

При изучении влияния ССС на 54 вида и сорта растений была отмечена неодинаковая реакция на препарат не только видов, но и сортов.

Причиной избирательности действия физиологически активных веществ является скорость поступления и метаболизма их в

растительной клетке. Во всех случаях регуляторы роста влияют на физиологические процессы, активизируя обмен веществ.

Этилен в слабых концентрациях (0,001-0,1 мкл/л) способен «включать и выключать физиологические программы, связанные с регуляцией роста и созреванием плодов, старением и опадением листьев, стрессовым состоянием растений. Этилен «служит гормоном-посредником в реализации действий физиологически активного вещества на ростовые процессы.

На основании исследований природы действия физиологически активных соединений на растениях синтетических препаратов значительную часть разработанных регуляторов роста растений классифицируют не по их химической структуре, а согласно механизму их действия на фитогормоны по следующим группам:

- 1) синтетические аналоги ауксинов и антиауксины;
- 2) ингибиторы транспорта ауксинов;
- 3) гербициды – ингибиторы биосинтеза гиббереллинов;
- 4) цитокининоподобные гербициды и регуляторы роста растений;
- 5) регуляторы роста растений, влияющие на содержание этилена в растениях.

1.1 Влияние регуляторов роста растений на ауксины

Участки растений, богатые ауксинами, являются как бы центрами притяжения питательных веществ и воды. Осуществляя приток веществ к одним частям растений и отток от других частей, ауксины способствуют передвижению и перераспределению питательных веществ в растительном организме. Ауксины влияют не только на те клетки, в которых они синтезируются, но и на растущие клетки, находящиеся в значительном удалении.

О взаимодействии натуральных ауксинов и синтетических регуляторов роста в растениях нет единой точки зрения. Ракин Ю.В. полагает, что натуральные ауксины и синтетические регуляторы роста действуют различно.

Якушкина Н.И. считает, что характер действия обоих видов веществ в растительном организме аналогичен.

Некоторые ученые высказывают предположение, что синтетические регуляторы роста оказывают свое действие путем активации натуральных ауксинов.

Наблюдения Зединга показали, что введение в растительный организм синтетических регуляторов роста приводит к усилению образования натуральных ауксинов. Одно и то же вещество может вызвать различный эффект в растительном организме. Характер ответной реакции растения во многом определяет концентрация применяемого регулятора роста: стимулирование растения вызывается низкими концентрациями, высокие – способствуют торможению роста, увеличение – приводит к гибели растения.

Имеющиеся данные позволяют предположить, что рост клеток под влиянием ауксинов происходит благодаря размягчению клеточной стенки и пластическому растяжению. По другому предположению, ауксины способствуют повышению содержания доступной РНК (рибонуклеиновой кислоты), которая может связывать ионы кальция, препятствуя их участию в цементировании пектинов клеточной стенки.

Регуляторы роста не участвуют непосредственно в ростовых процессах, но влияют на них, способствуя переходу связанных ферментов в активную форму.

Чрезвычайно важная роль нуклеиновых кислот в физиологических процессах ставит в зависимость влияние регуляторов роста на ростовые процессы от нуклеинового обмена. Опыты Книппла (1965) позволяют заключить, что гетероауксин оказывает действие на растительные клетки, ускоряя синтез РНК, образуя прямые соединения с генетическим аппаратом клетки, либо индуцируя синтез специфических метаболитов, которые соединяются с регуляторами генов.

1.2 Влияние регуляторов роста растений на гиббереллины

Воздействие гиббереллинов на рост и развитие растений связано с их влиянием на обмен веществ в растительном организме. Под влиянием гиббереллинов усиливается фотосинтез, повышается интенсивность дыхания, изменяется активность ферментов: у одних – в сторону увеличения, у других происходит снижение. Гиббереллин изменяет интенсивность белкового и углеводного обмена. Химический состав растений в большинстве случаев не изменяется.

Физиологическое действие гиббериллина на растения отлично от действия других регуляторов роста, в том числе и ауксинов, хотя и те и другие стимулируют растяжение и деление клеток. Но рост субапикальных отрезков coleoptилей в длину, сильно стимулируемый ауксином, гиббериллины стимулируют очень слабо. А рост корней целого растения и корнеобразование гиббериллины подавляют, в то время как ауксины его стимулируют. Вообще, гиббериллины более эффективно действуют на целые растения, а ауксины – на отдельные части и органы. Для стимулирующего действия гиббериллина необходимо участие свободной формы ауксина. У обработанных гиббериллином молодых растений томата, семенах гороха ауксина значительно больше, чем у необработанных. Исследования влияния гиббериллина на биохимические процессы в прорастающих семенах ячменя показали, что это вещество активизирует гидролитические процессы, ведущие к превращению неактивных связанных ауксинов в свободные, и способствует стимулированию прорастания.

Цитокинины направлены на активацию или торможение клеточного деления. Все биологически активные вещества этой группы делят на две группы: активирующие или тормозящие деление клетки.

Наиболее полно изучены производные пуриновых оснований: цитокинины, зеатинрибозид выделен из каллуса и апекса табака и других частей и органов растений.

Зеатинрибозид и 2-гидроксизеатин выделены были из незрелых зерен кукурузы.

С открытием кининов, веществ, обладающих высокой физиологической активностью, расширяются возможности управления ростовыми процессами растений. Стимулируя деление клеток и влияя на их растяжение и дифференциацию, кинины принимают участие в других процессах: регулируют обмен веществ, усиливается синтез белка и нуклеиновых кислот, повышается содержание липидов, крахмала, хлорофилла.

Кинины оказывают на растения действие, противоположное действию другой группы регуляторов роста- гиббериллинов. И кинины, и гиббериллины принимают участие в регулировании темпов роста растений, но если обработка – гиббериллинами

стимулирует рост стебля в длину, то при обработке кинетинами этот рост тормозится. Кинетины вызывают формирование новых органов, гиббериллины же этим свойством не обладают. Различие в действии кинетинов и гиббериллинов на растительные клетки проявляется в том, что кинетины задерживают старение изолированных листьев, а гиббериллины ускоряют этот процесс.

Будучи введены в искусственную питательную среду кинетины убивают возбудителей болезней в изолированных листьях некоторых культур: огурцов, люпинов, свеклы, пшеницы, ржи, яменя, яблони, роз, земляники.

Характер действия кининов зависит от концентрации. Для каждого процесса существуют оптимальные концентрации, в которых кинин оказывает стимулирующее действие. В более высоких концентрациях он выступает как ингибитор. Эффективность действия кининов зависит и от самого объекта. Кинины могут стимулировать только те процессы, на который объект потенциально способен.

Свою активность кинины проявляют только в присутствии ауксинов. Нормальное течение процесса определяется в каждом отдельном случае оптимальным соотношением этих регуляторов роста. Нарушение баланса может привести к торможению процесса. Важное значение – применение ауксинов для индукции образования корней при микроклональном размножении растений в культурах изолированных меристем.

ИУК вызывает синтез ДНК, но деление клетки возможно только в результате совместного действия ауксина и цитокинина.

2,4-Д может вызвать деление клеток без цитокинина.

С помощью регуляторов клеточного деления можно управлять ростом, и это находит применение в производстве. Никотиновая кислота активирует клеточное деление, повышает всхожесть семян различных культур пшеницы, моркови, салата, гороха, фасоли, хлопчатника, кукурузы. Установлено, что при обработке семян винограда никотиновой кислотой 0,01% энергия прорастания значительно увеличивается, наблюдается более интенсивный рост кукурузы и пшеницы при обработке семян раствором никотиновой кислоты 0,01-0,1%.

У семян озимой ржи обработка никотиновой кислотой активирует прохождение процесса яровизации.

Процесс корнеобразования усиливается у кукурузы, пшеницы, ячменя и других культур, выращенных из семян, обработанных тиаминном и никотиновой кислотой.

С помощью янтарной кислоты повышают урожай картофеля, корнеплодов, повышают всхожесть семян подсолнечника, сахарной свеклы, сои.

Цитокинины можно использовать для решения специфических задач, при индукции усиленного ветвления.

Биологически активные вещества, тормозящие клеточное деление – ингибиторы роста, оказывают прямое действие на рост, подавляя процессы определенных фаз клеточного цикла, или косвенное через изменение процессов, регулирующих количество других биологически активных веществ, которые оказывают прямое влияние на клеточное деление. Кроме того, они изменяют активность ферментов, содержание метаболитов, субстратов, участвующих в делении клеток. К соединениям подавляющих клеточное деление относятся производные гидразинов малоновой, карбаминовой кислот.

Биологически активные вещества, стимулирующие рост клеток растяжением, обладают ауксиноподобным действием. ИУК – это биохимический медиатор, функции которого проявляются в корреляции процессов роста клеток, особенно растяжением. Физиологическая активность – эффекты ауксина: регуляция деления, растяжения и дифференциации клеток, роль в фото- и геотропизме, апикальное доминирование, регуляция образования и роста корней, в образовании боковых корней, регуляция опадения листьев, завязей и плодов, цветения, роста и созревания плодов. В большинстве случаев под влиянием ауксина происходит сдвиг пола в сторону преобладания женских цветов.

ИМК, ИПК, ИУК, ИАД, кверцитин, НУК, КАНУ (α -НУК – калиевая соль), рутон (α -НУК – амид), 2,4,5 Т., фенилуксусная кислота оказывают влияние на управление процессами формирования и растяжения клеточной стенки биологически активных веществ.

Ингибиторы. Среди встречающихся в растениях веществ, регулирующих процессы роста, обнаружены вещества, действия которых противоположны действию ауксинов. Эти вещества, подавляющие ростовую активность, получили название ингибиторов. Ингибиторы обнаружены в растениях в конце 20-х годов двадцатого столетия и являются наименее изученной группой регуляторов роста. Хемберг в 1949 г. на опытах с колеептилиями овса изучил динамику количественного изменения ингибиторов в связи с выходом из состояния покоя, стало распространяться представление об ингибиторах как о веществах, участвующих в регуляции роста. В основном природные ингибиторы представляют собой полифенольные соединения, фенолы, производные бензойной и коричной кислот и их лактоны.

Самое высокое содержание ингибиторов отмечалось в растительных тканях, находящихся в состоянии покоя, особенно в начальный период. Почки древесных растений в зимнее время, клубни картофеля вскоре после выкопки, зрелые плоды, семена содержат ингибиторы роста в наиболее высоких концентрациях, которые заметно снижаются к моменту выхода из состояния покоя или к началу прорастания. Высокие концентрации ингибиторов оказывают тормозящее действие на рост растений, но это действие не токсично, так как с понижением содержания ингибиторов рост возобновляется.

Ингибиторы снижают стимулирующее влияние ауксинов на рост растений, но с уменьшением содержания ингибиторов активность ауксинов восстанавливается. При интенсивном росте содержание ауксинов более высокое, а содержание ингибиторов тем ниже, чем интенсивнее рост стебля. При отсутствии ингибиторов происходит излишнее ускорение роста, стебель вытягивается. Нормально растущие растения содержат как ауксины, так и ингибиторы.

В регуляции ростовых процессов участвуют как ингибиторы роста, так и токсичные вещества. Но природными ингибиторами можно считать те вещества, которые активно участвуют в процессах роста или развития. Образующиеся в растениях токсичные вещества, или токсины, также полифенольные соединения, но их действие, сходное с действием природных ингибиторов, не

связано с изменением ростовых процессов и носит необратимый характер.

Можно полагать, что, выступая в качестве антагонистов ауксинов, ингибиторы действуют различными путями. Но достаточно четкого представления о механизме действия ингибиторов пока нет. Существует предположение, что ингибиторы, как фенольные соединения, оказывают активизирующее действие на оксидазу индолилуксусной кислоты (ИУК-оксидазу), способствуя разрушению ауксинов. Ингибиторы в малых концентрациях усиливают стимулирующий ауксинами рост. Подобный синергизм наблюдался только в отношении ИУК. Для нафтилуксусной кислоты он не отмечен. Взаимодействие ингибиторов и ауксинов зависит от их концентрации и выражается либо в конкуренции, либо в синергизме. Регуляция ростовых процессов обуславливается сложным переплетением этих явлений. Но существуют и другие типы ингибиторов, действие которых не зависит от взаимодействия с ауксинами. К таким ингибиторам можно отнести вещества, нарушающие процессы дыхания и подавляющие рост путем нарушения обмена веществ.

Но вопрос о сущности высокой физиологической активности регуляторов роста, о механизме их действия, включения в общий метаболизм еще не совсем ясен. Разнообразие физиологических реакций, вызываемых низкими концентрациями регуляторов роста, представляет значительные трудности в методическом отношении. Эти трудности осложняются тем, что в живом организме каждый из регуляторов роста действует не изолировано, а вместе с другими. Несомненно, существует взаимное влияние на активность и характер действия этих веществ. Раскрытие сущности этих взаимодействий, механизма включения разных гормональных веществ в метаболизм ростовых процессов является основной задачей исследователей, изучающих фав.

С помощью биологически активных веществ достигается более высокий уровень реализации потенциальных возможностей формирования структурных элементов, слагающих урожай, его качество.

Важно, что биологически активные вещества способны изменять узко специфические функции растения: индуцируют

экспрессию генетической информации, переводят ее в активное состояние, могут коренным образом изменить метаболизм растений, гомеостаз и регуляторные системы клетки, что приводит к изменению роста и развитию растений. Рост как необратимое увеличение и массы клеток, тканей и частей растения – одно из проявлений растительного организма. Фитогормоны и другие биологически активные вещества способны взаимодействовать с белками-рецепторами, участвующими в системе саморегуляции растительной клетки, изменяя метаболизм. Ученым удалось выделить белки, которые связываются с гибберелловой кислотой, цитокининами, ауксинами, среди которых, возможно, имеются белки-рецепторы.

Биологически активные вещества выступают как аллостерический эффектор взаимодействия с рецепторами, приводящий к конформационным изменениям в молекуле белка фермента, блокируя его активный центр или активируя его, что определяет характер действия биологически активного вещества. Важными факторами саморегуляции растений являются функционирование мембран, на которые биологически активные вещества оказывают различное воздействие в зависимости от своих физико-химических свойств. Классификация биологически активных веществ на основе регуляции роста и развития:

1-я группа. Биологически активные вещества действуют на интерфазное состояние клетки, митотический цикл, процессы клеточного деления. Такие вещества способствуют изменению интенсивности и направления деления клетки.

2-я группа. Биологически активные вещества управляют процессами растяжения и формирования клеточной стенки, изменяют ее архитектуру физико-химические и механические свойства.

3-я группа. Биологически активные вещества обладают более высокими интегративными свойствами, они контролируют саморегулируемые системы, ответственные за клеточную дифференциацию, органо-формообразование, коррелятивные взаимодействия между частями и органами растения, т.е. регулируют рост частей и органов, которые у большинства растений составляют урожай.

4-я группа. Биологически активные вещества, которые избирательно и специфически включаются в важнейшие метаболи-

ческие пути, такие, как дыхание, фотосинтез, транспорт веществ. Эти соединения обычно включаются в регуляторные механизмы клетки на метаболическом уровне.

5-я группа. Биологически активные вещества, с помощью которых можно управлять состоянием покоя и процессами старения клетки растения. Их используют для выведения растения из состояния покоя или его частей, регулирования процессов созревания.

Особую группу составляют высокоактивные соединения, оказывающие летальное воздействие на растения. Эта группа веществ отличается наиболее высокой избирательной активностью по отношению к различным растениям, сортам культуры, используются для селективного уничтожения ненужной растительности.

Важнейшей особенностью биологически активных веществ является их комплексность в действии на растительную клетку, т.е. разные биологически активные вещества оказывают действие на один и тот же процесс. В результате этого наблюдается синергизм или антагонизм в действии того или иного комплекса биологически активных веществ.

В настоящее время в результате всестороннего исследования растительного мира на различных уровнях развития и глубины и аспектов разрабатываются новые препараты на основе исследования механизма действия с новыми свойствами – ингибиторы биосинтеза хлорофилла и каротиноидов, а также ингибиторы транспорта электронов и так далее...

Вопросы:

1. Объясните механизм действия регуляторов роста на растения, по Ракитину Ю.В.
2. Какие свойства фитогормонов отличают от общих свойств регуляторов роста растений?
3. Каков общий механизм воздействия синтетических регуляторов роста растений?
4. Объясните действие регуляторов роста растений на ауксины.
5. Как влияют гиббериллины на обмен веществ в растениях?
6. Как влияют кинины на ростовые процессы в растениях?
7. Какое действие на развитие растений оказывают ингибиторы?

2. ПРИРОДНЫЕ РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ

Низкомолекулярные продукты вторичного метаболизма растений до XIX века считались как балластные, ненужные для их жизнедеятельности вещества. Выделение и изучение их в XIX веке и в первой половине XX века обуславливалось лишь тем, что они служили лекарственными и парфюмерными препаратами. К 30-м годам 20-го столетия накоплен был огромный фактический материал, указывающий на важную роль многих вторичных метаболитов как регуляторов роста и развития растительных организмов.

Среди такого рода растительных биорегуляторов различают фитогормоны, природные стимуляторы и ингибиторы.

2.1 Фитогормоны

Фитогормоны – физиологически активные вещества, образующиеся в растениях (главным образом в активно растущих тканях, верхушках стеблей и корней) и регулирующие их рост и развитие. Фитогормоны менее специфичны, чем гормоны животных, и часто оказывают лишь местное воздействие в точке образования. Фитогормоны называли синонимом ростовых веществ.

Для всех **фитогормонов характерны следующие общие черты: низкомолекулярные органические соединения небелковой природы, присутствующие в тканях при низкой концентрации 10^{-10} - 10^{-5} М.**

Фитогормоны – это общие для всех растений биорегуляторы, которые синтезируются в активно делящихся клетках меристемы (верхушке побега, кончике корня, молодых листьях, семенах), а затем транспортируются в другие органы и ткани, где осуществляют химический запуск физиологических программ при четкой сбалансированности действия этих соединений в растительном организме. Термин «гормон роста» был предложен в 1925 году Г. Зедингом и Фитингом.

Учение о природных регуляторах роста растений развивали Ю. Сакс, Ф.В. Вент и Н.Г. Холодный. В 30-е годы М.Х. Чайлахян разработал гормональную теорию развития растений и высказал

предположение о существовании гормонов цветения. Молекулярные механизмы действия фитогормонов интенсивно изучаются в последние годы, они действуют на уровне регуляции белкового синтеза, активности ферментов и транспорта через биологические мембраны. Полагают, фитогормоны оказывают регулирующее действие, образуя комплекс с белком-рецептором при соответствии структуры ауксина типу участка рецептора.

К растительным гормонам, или фитогормонам, относятся:

- 1) ауксины;
- 2) гиббериллины;
- 3) цитокинины;
- 4) абсцизины;
- 5) этилен.

В настоящее время выделены и изучены новые продукты метаболизма растений, оказывающие влияние на их морфологические изменения.

В словарь терминов по химической регуляции роста растений соединениями, именуемыми гормонами, регуляторами роста, гербицидами и т.д. Мейер и Йокояма внесли еще один термин – биорегулятор. По их определению, биорегуляторы – это вещества, которые контролируют специфический биосинтетический или метаболический путь или его этапы; при этом не имеет значения, какую роль он играет в регуляции роста.

Под действием гормона растение испытывает глубокое физиологическое потрясение, которое проявляется в виде мощного морфологического эффекта, выражающегося в изменении роста и развития. В отличие от гормона, биорегулятор оказывает узкое биохимическое воздействие, которое приводит к специфическим изменениям в химическом составе растений, которые могут не проявляться в морфологическом эффекте, например, действие биорегулятора на вторичный метаболизм, ведущий к накоплению пигментов цитрусовых. Клетки, которые окружают зону инфекции, начинают синтез токсичных веществ. Если эти вещества синтезируются в процессе инфекции *de novo*, их называют фитоалексинами. Химическая природа фитоалексинов зависит от систематического положения растения. Так, картофель образует сесквитерпеноидные фитоалексины, у бобовых фитоалексины синтезируются на основе фенольных соединений и т.п. Предложенные различны-

ми учеными гипотезы не охватывают весь процесс действия физиологически активных веществ в полном объеме и бывают противоречивы. Раскрытие механизма действия этих веществ откроет новые перспективы воздействия на растительный мир.

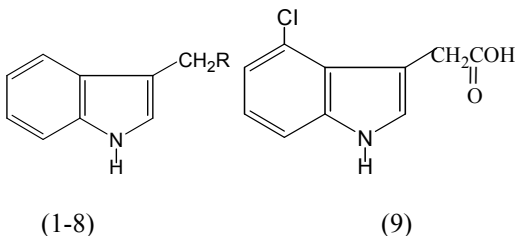
2.1.1 Ауксины

В 1931 году голландским химикам Кеглю и Хаген-Смиту удалось выделить из человеческой мочи вещество, названное им ауксином. Они полагали, что это вещество стимулирует рост посредством растяжения клеток. Близкое к этому вещество, выделенное из кукурузного масла, было названо «ауксином б», в отличие от вещества, выделенного из мочи и названного «ауксином а». Затем эти же ученые также из мочи человека выделили это вещество.

Индолил-3-уксусная кислота – ИУК, гетероауксин (1) является главным представителем ауксинов – группы природных соединений, стимулирующих клеточное деление, корнеобразование, дыхание, синтез белка в растениях. После того, как физиологам растений стали доступны достаточные количества химически чистого кристаллического препарата гетероауксина, за короткий период учеными разных стран было опубликовано более 10 тысяч научных сообщений. Было установлено широкое распространение гетероауксина в растительном мире: в точках роста побегов и корней, в молодых листьях, пыльце растений, семядолях прорастающих семян, молодых семяпочках, плодах. Иногда гетероауксин находится в связанной форме в покоящихся семенах, но при прорастании переходит в активную форму.

ИУК – очень слабая кислота и при pH ниже 5 находится в растворе в виде недиссоциированных молекул. ИУК неустойчива при низких pH, в присутствии следовых количеств железа, а также на свету, особенно под действием желтых пигментов. Среди продуцентов ИУК в растениях найдены эфиры ИУК с миоинозитом и сахарами.

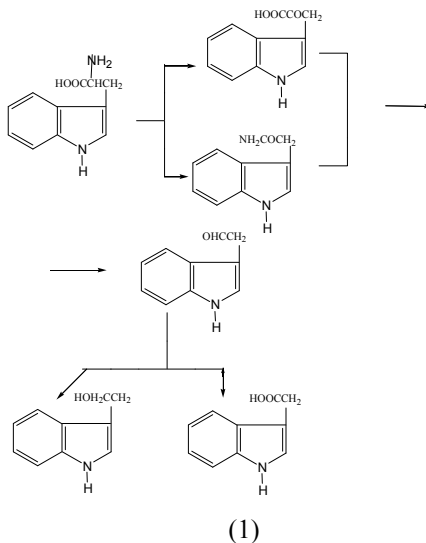
К настоящему времени из различных растений выделены также многочисленные производные индолилуксусной кислоты: амид-(2) и нитрил-(3) (цитрусовые), 3-индолилпировиноградная кислота (4) (кукуруза), 3-индолилметанол-(5) и 3-индолилэтанол-(6) (огурцы), 3-индолилпропионовая (7), 3-индолилмасляная (8), 4-хлор индолилуксусная (9) кислоты и ряд других соединений.



R=COOH (1), CONH₂ (2), C≡N(3),COCOON (4), OH (5), CH₂OH(6), CH₂ COOH (7), CH₂CH₂COOH (8)

В виде раствора калиевой соли индолилуксусная кислота (50-200мг/л) применяется для обработки черенков, что облегчает их укоренение. При совместной обработке ИУК и тиомочвиной семян овса получен синергический эффект.

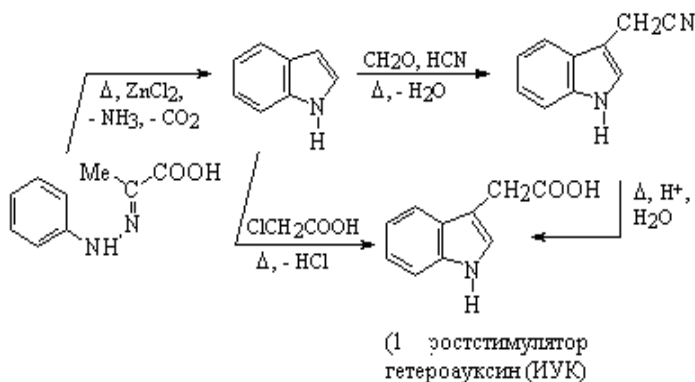
Японские ученые из незрелых семян *Pisum sativum* выделили производные 4-хлориндола, превышающие ростовую активность гетероауксина. Вероятно, что их биологическая активность связана с превращением в тканях растений в индолилуксусную кислоту (1), но более вероятно, что их биологическим предшественником является триптофан. В растениях индолилуксусная, по-видимому, образуется при окислительном дезаминировании триптофана:



Наряду с индолилуксусной кислотой из растений выделены индолил-3-ацетальдегид, индолилацетонитрил и некоторые эфиры индолилуксусной кислоты.

Для синтеза гетероауксина (1) можно использовать реакцию индола с монохлоруксусной кислотой и реакцию индола с формальдегидом и циановодородной кислотой.

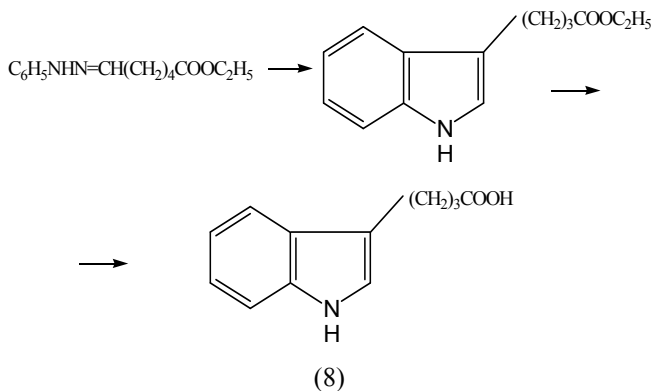
В одностадийном подходе используют алкилирование индола монохлоруксусной кислотой. Реакцию проводят при нагревании в присутствии акцептора HCl. В двухстадийном методе сначала индол цианметируют смесью формальдегида с цианистоводородной кислотой. Затем полученный 3-цианметил-индол гидролизуют в кислой среде до ИУК (1). Незамещенный индол производят термической перегруппировкой фенолгидразона 2-оксопропионовой кислоты (метод Фишера):



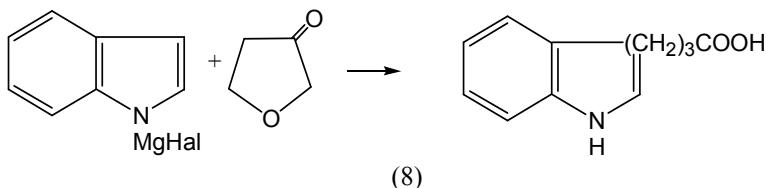
Описаны и другие методы синтеза гетероауксина (1), но они не имеют практического значения.

Гетероауксин (1) образуется ферментативно в растении при окислительном дезаминировании аминокислоты триптофана через производное пировиноградной кислоты и индол-3-альдегид. Последний окисляется до кислоты (1) с помощью растительного фермента индолацетоксидазы:

Индолил-3-масляную кислоту (8) получают по реакции Фишера циклизацией фенилгидразона этилового эфира δ -формил-валериановой кислоты с последующим гидролизом.

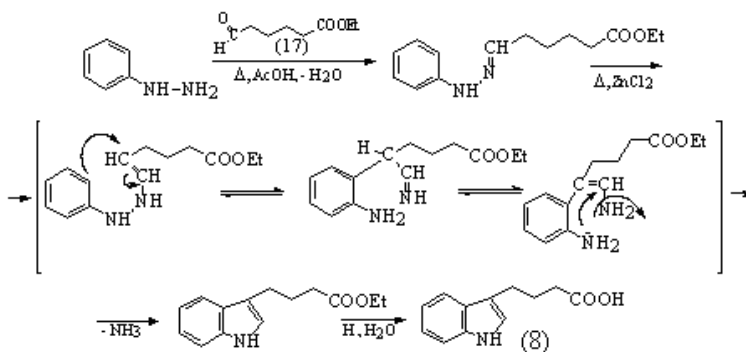


Также индолил-3-масляную кислоту (8) синтезируют реакцией индолилмагниггалогенидов с бутиролактоном:



Ризопон (8) получают циклизацией по методу Фишера фенолгидразона, полученного из фенолгидразина и 6-оксогексаноата. Гетероциклизация протекает при нагревании в присутствии хлорида цинка в качестве конденсирующего агента. На первой стадии происходит обратимый прототропный сдвиг, в результате чего гидразон превращается (обратимо) в енамин. Вторая стадия сложно проходящей реакции Фишера протекает, как полагают, за счет электрофильного сближения ненасыщенного атома углерода С-5 боковой цепи с орто-углеродным атомом бензольного ядра. Это приводит к синхронному сигма-тропному [3,3] сдвигу – одновременному формированию новой С-С связи и разрыву N-N связи, что сопровождается перераспределением протонов.

На следующих стадиях имин переходит в таутомер, от которого отщепляется аммиак и происходит циклизация с образованием эфира. Гидролизом последнего получают индолил масляную кислоту:



Во многих растениях ауксином является фенилуксусная кислота или ее амид. Биологическая активность этих соединений существенно ниже, но содержание их в тканях значительно выше.

Ауксины и большое число их синтетических аналогов широко применяются в растениеводстве при пересадке деревьев, размножении посадочного материала путем черенкования и в других случаях.

Получен ряд алифатических гомологов β -ИУК с четным и нечетным числом атомов углерода в боковой цепи радикала при С-3. Когда в углеводородном радикале число атомов углерода нечетное, то активность ниже. Наибольшей активностью обладают ИУК и ее хлорпроизводные, содержащие два углеродных атома. Сопоставление ауксиновой активности *n*-алкилкарбоновых кислот с разной длиной цепи выявило интересную закономерность: соединения с четным числом атомов углерода имеют более высокую активность, чем соединения с нечетным числом атомов углерода.

Что обусловлено тем, что при последовательной реакции окисления от нее отщепляется двууглеродный атом. В результате из соединения с четным числом атомов углерода образуется ИУК, а из соединения с нечетным числом – неактивированная индолилкарбоновая кислота. Ауксиновая активность производных ИУК зависит от их способности превращаться в ИУК. Большинство этих соединений более устойчивы к разрушению, чем ИУК (в биотестах).

Введение хлора при С-4, С-6 увеличивает активность в несколько раз.

5-Гидроксииндолилуксусная кислота слабее, чем ИУК. К потере ауксиновой активности приводит алкилирование азота индольного кольца, или углеродов С-2 и С-5. Замена азота в индольном кольце на углерод, кислород или серу сохраняет ауксиновую активность, или даже усиливает ее, тогда как восстановление хотя одной двойной связи приводит к потере этих свойств.

При замене одного из водородов в метиленовой группе боковой цепи образуются два оптических изомера (+) и (-) и рацемат α -пропионовой кислоты. Установлено, что (+) изомер в

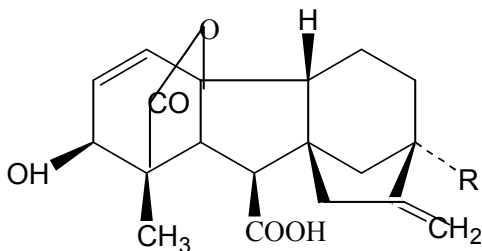
20 раз активнее (-) измера. Если же замещены оба атома водорода (индолилизомаляная кислота), то ауксиновая активность сменяется на антиауксиновую.

2.1.2 Гиббериллины

Гиббериллины (10) представляют собой тетрациклические моно- и трикарбоновые кислоты дитерпеноидной (C_{19} и C_{20}) природы, впервые обнаруженные японским исследователем Е. Куросава в культуре фитопатогенного гриба *Giberella fujikuroi*, как факторы, вызывающие резкое удлинение рисовых побегов.

Применение гиббериллинов в растениеводстве впервые было проведено для повышения урожая винограда, при этом увеличиваются размеры ягод, вес гроздей. Настоящее время гиббериллины широко применяются в растениеводстве для стимулирования прорастания семян, для ускорения роста плодовых и лесных пород молодых деревьев. В результате многочисленных исследований было установлено, что наибольшей физиологической активностью обладает гибберелловая кислота. В виду сложности строения молекулы гиббериллинов их химический синтез представляет чрезвычайные трудности, преодолеть которые не удастся. Гибберелловую кислоту в промышленных масштабах получают культивированием гриба *Giberella fujikuroi* (*Fusarium moniliforme*).

Строение первого представителя гиббериллинов – гибберелловой кислоты (10) (гиббериллина A_3 или G_3) было установлено Б.Е. Кроссом и П. Дж. Кертиссом в 1954 году.



(10)

Гиббериллин A_3 $R=OH$

Гиббериллин A_7 $R=H$

В результате интенсивных исследований в этой области были открыты и другие гиббереллины. В настоящее время известно более 100 гиббереллинов кислой и нейтральной природы. Наиболее известным и распространенным гиббереллином является гибберелловая кислота.

Установлено, что наибольшей физиологической активностью обладает гибберелловая кислота A_3 . Было предложено для обозначения гиббериллинов использовать шифр ГА. Тетрациклическое кольцо молекулы гиббериллинов несет ряд постоянных заместителей: в положении С-7 – карбоксильная группа, С-18 – чаще всего метильная группа (за исключением A_{21} , A_{22}), С-19 – γ - σ -лактон (С-10), или карбоксильная группа. Различие в остальных заместителях или их сочетание обуславливает все многообразие гиббериллинов.

По количеству углеродов в молекуле гиббериллины делятся на две группы: 20-С и редуцированные 19-С. Первые физиологически не активны и в целом являются предшественниками вторых. Углеродный атом при С-20 имеет разную степень окисления (от CH_3 до $COOH$) и может входить в состав 19→10 σ -лактона. С-19 – гиббериллины несут γ -лактонную группировку в положении 19→10. Молекулы гиббериллинов склоны к деградации и перегруппировке, нестабильны в водных растворах и чувствительны к действию кислот.

В растениях было обнаружено более 40 гиббериллинов. Далеко не все из них обладают необходимой физиологической активностью и непосредственно участвуют в регуляции роста растений. Количественный состав гиббериллинов различен в разных растениях. Состав этих веществ неодинаков.

В целом содержание ГА в тканях растений изменяется от 0,01 до 1,4 мг на 1 кг сырой массы. Наиболее высоко содержание ГА в незрелых семенах.

Гиббериллины практически выделяют из всех частей растений; их запасные и транспортные формы представляют собой гликозиды и комплексы с белками. Место биосинтеза гиббериллинов – корни, верхушечные стеблевые почки и развивающиеся семена.

Действие ГА связано со многими физиологическими реакциями в организме растения, они влияют на ауксиновый обмен,

участвуют в транспорте ИУК. Гиббериллины обладают способностью изменять наборы РНК и функционирующих ферментов (гидролаз, оксиредуктаз, углеводного обмена), в итоге оказывают влияние на работу хромосомного аппарата. И поэтому стимулируют растяжение и деление клеток, рост стебля, увеличивают размеры плодов, изменяют форму и величину цветков, ускоряют прорастание семян, индуцируют партенокарпию (образование бессемянных плодов), улучшают выживаемость побегов.

Активность гиббериллина зависит от ауксинов. Наиболее быстрый рост растений наблюдается при оптимальном содержании в них этого вещества. Гиббериллин влияет на биохимические процессы в семенах (ячмень), активизируя гидролитические процессы, ведущие к превращению неактивных связанных ауксинов в свободные, что и лежит в основе стимулирования их прорастания.

Известно, что гибберелловая кислота используется в пивоваренном производстве для ускорения прорастания ячменя, так как в зернах ячменя изменяет свойства мембран и индуцируют синтез α -амилазы, и в тканях ряда других растений. Гиббериллины являются одним из компонентов цветообразующего гормона флоригена для растений, чувствительных к фотопериодической индукции. Экспериментально доказано участие гиббериллинов с бензиладенином в комплексе веществ, вызывающих цветение томатов.

Гиббериллин широко применяется в виноградарстве для повышения, особенно, кишмишевых сортов, а также для выращивания декоративных растений.

Стимулирующий эффект гиббериллинов снимается ретардантами – синтетическими соединениями, нарушающими биосинтез гиббериллинов и тем самым вызывающими образование короткостебельных растений, что особенно важно в борьбе с полеганием злаков.

Определенные группы ретардантов оказывают тормозящее действие на биосинтез гиббериллинов или воздействующие на их транспорт и рецепторы.

Химический синтез их чрезвычайно труден и практического значения не имеет, так как незначительные изменения в

молекуле этих веществ существенно влияют на активность. Синтезирован ряд аналогов гибберелинов, физиологическая активность некоторых из них превосходит природные соединения. Синтез их сложен и весьма дорог.

С помощью гиббереллина можно преодолеть как генетическую, так и физиологическую и патологическую карликовость.

Гиббереллины нашли широкое применение в растениеводстве: они обладают высокой физиологической активностью и применяются преимущественно в виде растворов низкой концентрации – 0,0001- 0,01%. При достаточно высоких концентрациях гиббереллины оказывают токсическое действие на растения, вызывая отклонение в их росте и развитии.

Эффективное применение гибберелинов возможно только на фоне всех агротехнических мероприятий, которые необходимы для успешного выращивания данного растения. Усиленный расход питательных веществ вследствие усиленного роста зеленой массы требует дополнительного внесения удобрений. Поэтому вопрос о применении гибберелинов в каждом случае необходимо решать в соответствии с экономической целесообразностью. И в настоящее время рекомендуются биологические стимуляторы плодообразования, содержащие наряду с солями гиббереллиновых макро- и микроэлементы, а также карбамид и такие регуляторы роста растений, как гуминовые кислоты.

Совместные использования регуляторов роста растений минеральных макро- и микроудобрений к повышению урожайности.

Гомеостаз растения, регулируемый всеми его внутренними эволюционно сформированными силами, может поддерживаться экзогенными фитогормонами, статусом минерального питания и фитогормонов.

Результаты вегетационных опытов показали, что обработка семян райгаса гиббереллином привела к увеличению биомассы растений почти на 50% в вариантах с одинарной дозой элементов минерального питания: N,P,K, а при высокой обеспеченности питательными элементами биомасса райгаса снизилась. При использовании Zn-содержащих удобрений эффективность фитогормона снизилась.

2.1.3 Цитокинины

Цитокинины – вещества, стимулирующие клеточное деление (цитокинез), были открыты в период интенсивной разработки методов выращивания тканевых культур. Все известные цитокинины – это производные пуриновых азотистых оснований, а именно аденина, в котором аминогруппа в шестом положении замещена различными радикалами.

В 1955 году из препаратов ДНК дрожжевого экстракта и молок сельди Ф. Скугом было выделено в индивидуальном состоянии первое вещество, стимулирующее клеточное деление кинетин – 6-(2-фурфурилметиламино)-пурин(12), 6-фурфурил-аминопурин в растениях не встречается. Однако в растениях были найдены близкие химические соединения, регулирующие процесс деления клеток, – цитокинины.

А первый растительный цитокинин – зеатин (13), был извлечен из кукурузы Д.С. Летамом в 1964 году, затем их обнаружили и в плодах подсолнечника, сливы, персика. В результате применения биотестов присутствие цитокининов было установлено в самых разнообразных растительных объектах. Наибольшее содержание их выявлено в плодах и семенах. К примеру, в незрелых плодах яблони в 5 раз больше, чем в листьях. Однако их содержание в тканях мало. Цитокинины обладают полифункциональностью действия, наиболее типичный эффект стимуляция деления клеток. Этот процесс индуцируется не одним цитокинином и ауксином: лишь определенное сочетание этих гормонов приводит к делению клеток. Направление органогенеза зависит от соотношения ауксинов и цитокининов. Преобладание цитокининов приводит обычно к закладке мелкостебельных почек, преобладание ауксинов способствует образованию корней.

Цитокинины входят в состав структуры некоторых транспортных РНК растений (сериновой и тирозиновой), принимают участие в процессах роста и дифференциации клеток, поэтому их применяют для ускорения прорастания семян, стимуляции роста почек и плодов, задержки процессов увядания. Важную роль играют в формировании пола у цветка в женскую сторону.

Механизм действия в центре внимания физиологов растений, до конца проблема не решена. Предлагается следующая регуляция синтеза РНК в листьях: поступая в клетки, цитокинин

образует в цитоплазме гормоно-рецепторный комплекс, который проникает в ядро и вызывает активацию РНК.

Цитокинин влияет на фосфорилирование мембранных белков. Механизм действия в центре внимания физиологов растений, до конца проблема не решена. Предлагается следующая регуляция синтеза РНК в листьях: поступая в клетки, цитокинин образует в цитоплазме гормоно-рецепторный комплекс, который проникает в ядро и вызывает активацию РНК.

Цитокинин влияет на фосфорилирование мембранных белков.

Из исследования Д.Э. Фокса и О.Н. Кулаевой следует, что механизм их биологического действия связан с усилением биосинтеза ДНК, РНК и белка, а также влиянием на функционирование биологических мембран.

Соединения цитокининового типа обнаруживаются в растениях не только в свободном состоянии, но и в составе некоторых тРНК. Богаты цитокининами клетки апикальных побегов и меристем корня. Цитокинины образуются главным образом в корнях (О.Н. Кулаева) и пассивно в виде зеатинрибозида передвигаются в надземные органы по ксилеме. Цитокинины во многом определяют физиологическое влияние корневой системы на обмен веществ надземных органов (К. Мотес). Вместе с тем имеются данные об образовании цитокининов в семенах (зрелые зародыши) и развивающихся плодах. Нанесенные на лист синтетические цитокинины передвигаются плохо. Долгое время вопрос о синтезе цитокининов в растении оставался не ясным. Даже высказывались предположения, что цитокинины в растениях являются продуктом жизнедеятельности бактерий, которые живут на растениях (бактерии ризосферы). Открытия последних лет позволили установить, что цитокинины синтезируются в растениях. С помощью генной инженерии в 2001 г. из *Arabidopsis thaliana* был выделен ген, кодирующий ключевой фермент синтеза цитокининов – изопентенилтрансферазу и назван ipt-геном. Изопентенилтрансфераза катализирует синтез зеатина и рибозидзеатина из изопентенилпирофосфата.

Цитокинины связываются с мембранными рецепторами, вызывая каскад передачи сигнала, приводящего к активации специфических цитокинин-чувствительных генов.

Исследования последних лет ознаменовали значительный прогресс в понимании процессов сигнализации и биосинтеза цитокининов. Эти достижения стали возможны благодаря полной расшифровке первого растительного генома (у *Arabidopsis thaliana*, или резушки Таля) и получению мутантов с подавленными эффектами цитокининов. Функциональный анализ генома позволил идентифицировать гены биосинтеза, инактивации и сигнализации фитогормонов этого класса.

Цитокинины действуют как дальнедистанционный сигнал коммуникации между побегом и корнем, хотя могут локально синтезироваться и в тех частях растения, где они необходимы. Результаты исследования двойного нокаут-мутанта арабидопсиса *sur735a1/a2* четко свидетельствуют о том, что именно транс-зеатин (рибозид), перемещающийся из корней в побеги по ксилеме, играет важную роль в нормальном развитии последних.

В роли посредника индукции запрограммированной смерти клеток растений большими дозами цитокининов может выступать оксид азота.

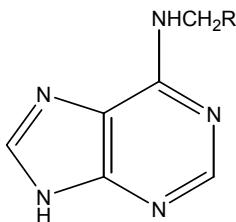
Фитогормоны иных классов могут значительно ослабить губительный эффект избытка цитокининов на клетки растений. В частности, АБК и ауксин защищают клетки от гибели, вызванной высокими концентрациями БАП. Предшественник этилена 1-аминоциклопропан-1-карбоновая кислота (АСС) предотвращала расщепление ДНК, вызываемое 27 мкМ БАП.

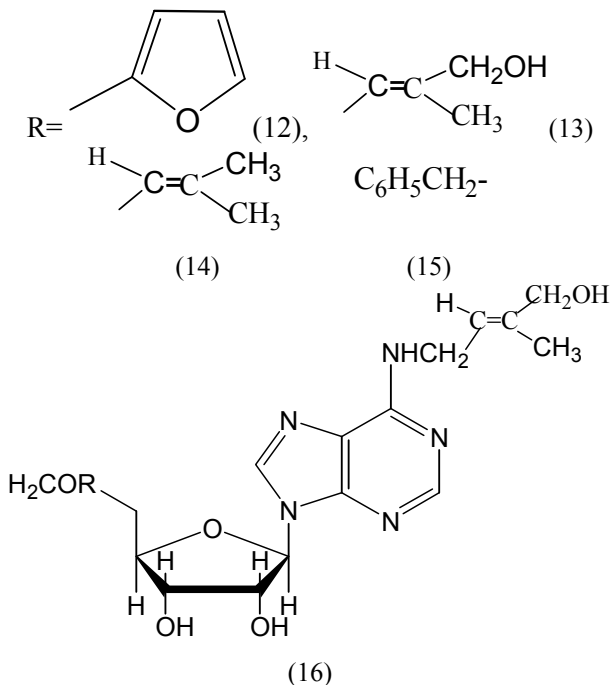
Индукция образования побегов с помощью цитокинина находит широкое применение для клонального размножения растений, когда в стерильных условиях на питательной среде на одной на одной изолированной стеблевой точке образуются десятки новых. Важную роль играют цитокинины в повышении устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды: резким колебаниям температуры, недостатку влаги, повышенной концентрации солей. Токсичности веществ, грибной и вирусной инфекции.

Следует отметить, что цитокинины действуют на физиологические процессы в растении даже в очень низких концентрациях, и в зависимости от концентрации могут служить или стимуляторами или ингибиторами.

Физиологический эффект цитокининов зависит от их концентраций и может даже менять знак на противоположный. По свидетельству F. Lo Schiavo и др. (Италия), у растений высокий уровень цитокининов, особенно БАП, подавляет пролиферацию и приводит к гибели клеток. В частности, БАП в концентрациях 1327 мкМ вызывал частичный апоптоз в культурах клеток моркови, арабидопсиса и *Lotus japonicus*. Высокие концентрации БАП ускоряли пожелтение листьев и разрушение ДНК у арабидопсиса и моркови. F. Lo Schiavo продемонстрировала данные о конденсации хроматина и высвобождении цитохрома с в цитоплазму. По совокупности признаков авторы делают вывод о том, что большие дозы БАП индуцируют запрограммированную гибель клеток растений. Однако данный процесс является сравнительно долгим, занимая от 4 до 5 дней, причем гибели клеток и фрагментации ДНК у арабидопсиса предшествует ранняя экспрессия гена AtSAG12, кодирующего цистеиновую протеазу и специфически активирующегося при старении. В процессе индуцированной цитокинином смерти клеток *Medicago truncatula* быстро нарушается сетчатая структура митохондрий и усиливается экспрессия гена MtSAG. Более того, регистрируются гигантские митохондрии, типичные для гибнущих клеток, параллельно с выбросом цитохрома с в цитоплазму. Авторы предполагают, что митохондрии играют центральную роль в механизме гибели клеток, индуцированной цитокинином.

Другие природные представители этой группы фитогормонов также являются N₆-производными аденина, например, изопентиладенин (14). В растениях они содержатся в виде менее активных рибозидов и риботидов(16).





6-Бензиламинопурин (6-БАП) (15) является стимулятором кущения, фактор, изменяющий проявление пола, задерживающий старение растения.

Биологическая активность N-6-производных аденина в случае замещения при N₁ и N₃ положениях пуринового цикла исчезает. Высокой активностью в индукции клеточного деления обладают молекулы, содержащие пуриновое кольцо, имеющее N₆-заместитель. Хотя имеются случаи, когда высокая биологическая сочетается с замещением атома Н при углероде С₈ (8-азапурин). В случае замены N-7 и С-8-пуринового кольца цитокениновая активность исчезает. Это наблюдается и когда происходит замена N-6 боковой цепи на О и S. Степень биологической активности в значительной мере определяется также длиной углеродной цепи в N-6-положении и степенью ненасыщенности боковой цепи. Активность оптимальна, когда боковая цепь состоит из пяти атомов углерода. Биологическая активность

замещенных в 6-ом положении теряется, если число атомов углерода превышает 10. Если алифатический радикал содержит двойную связь, то активность возрастает. Присутствие сложноэфирной незначительно изменяет активность аналогов кинетина. При замещении водорода в экзогенной аминогруппе аденина циклическими радикалами образуются его аналоги, активность которых выше у 5- и 6-членных циклов. У гетероциклических аналогов биологическая активность ниже. Если по двойной связи циклического или алифатического радикала осуществить реакции присоединения или замещения, то биологическая активность снижается. Аналогичная картина наблюдается и при удалении циклического радикала от N-6 аминогруппы на 3 и более атомов углерода. Активность аналогов кинетина в большей степени зависит от реакции замещения и присоединения в *пара*-, *мета*- или *орто*-положения в циклическом радикале. Не выяснено, чем связаны эти изменения биологической активности от структуры. Одной из причин, возможно, является форма и размер молекулы кинетинов, от которых зависит ориентация и проникновение в клетку молекулы кинетина и его аналогов. В частности, форма и размер молекулы кинетина и его аналогов изменяется в зависимости от положения заместителя в циклическом радикале и оптической активности, обусловленной асимметрией атома углерода в радикале. Если в молекуле пурина экзоаминогруппа в 6-ом положении будет замещена на метильную группу, то цитокининовая активность теряется. Присоединение радикала-фурфурила к ненасыщенной C₆-экзогруппе пурина приводит к проявлению с высокой цитокининовой активностью. Активность не исчезает, если фурфурол присоединен к C-8, N-1, N-3, N-9. Если при N-9 рибоза или риботид, что имеет отношение к нуклеиновым кислотам, их биосинтезу. Замещение N-9 не приводит к усилению цитокининовой активности. Уменьшение цитокининовой активности наблюдается при модифицировании в пуриновом гетероцикле, особенно в имидазольной части. Замена C-8 на азот, серу приводит к резкому снижению цитокининовой активности. В случае удаления имидазольной части молекулы пурина остается пиримидиновое кольцо. У таких соединений цитокининовая активность сохраняется, но становится слабой. Если взять их в более

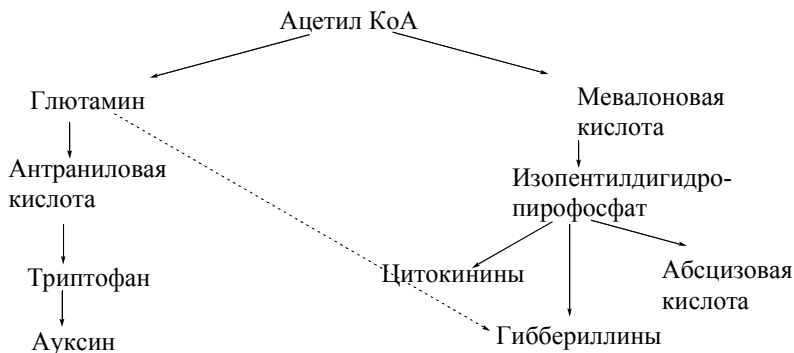
высокой концентрации, то цитокининовая активность восстанавливается.

Многие производные мочевины обладают цитокининовой активностью. Термин «цитокининовая активность» включает в себя многозначное, определенное биологическое действие на внутренние механизмы регуляции развития растения.

Специфическая цитокининовая активность проявляется в активации клеточного деления, которое изменяет процесс образования почек и рост побегов, формирование пола, биосинтез пигментов и движение устьичных отверстий, активирует прорастание семян, прерывает покой почек, клубней. И эта специфичность проявляется на фоне полифункциональности действия.

На соотношение ауксинов и гиббериллинов влияет освещенность. При освещении содержание ауксинов падает на 30-40%, гиббериллинов – возрастает на 25%. Под влиянием освещения соотношение ауксинов и гиббериллинов оно доходит почти до 2. Улучшение азотного питания растений повышает активность ауксинов, гиббериллинов – падает. Отношение ауксинов/ гиббериллинов под влиянием улучшенного азотного питания возрастает с 0,13 до 0,9.

Причиной противоположного влияния факторов среды на содержание отдельных фитогормонов является общность предшественников, из которых они отбираются, что приводит к так называемой метаболической вилке:



Общим предшественником для ауксинов и гиббереллинов является ацетил КоА. В зависимости от освещения или уровня питания это соединение может преобразоваться либо в антраниловую кислоту – предшественника ауксина, либо мевалоновую кислоту. В свою очередь, мевалоновая кислота может служить источником как гиббереллина, так и цитокининов и абсцизовой кислоты.

Изменение гормонального обмена приводит к целому ряду последствий. В качестве одного из наиболее быстрых ответов выступает воздействие на уровне мембран, изменение направленности энергетических процессов. Через более длительное время гормоны могут выступать как регуляторы экспрессии генов.

Изменение внешних условий среды сказывается на изменении активности и соотношении фитогормонов как наиболее мобильных компонентов клетки. Под влиянием недостаточного увлажнения содержание ауксинов и гиббереллинов падает примерно на 30%, тогда как абсцизинов резко возрастает. Такое сочетание гормонов подавляет рост, устьица закрываются, транспирация падает. В результате устойчивость к засухе возрастает.

Влияние цитокининов тесно связано с присутствием ауксинов. Взаимосвязь в действии этих фитогормонов проявляется по-разному. В некоторых случаях действие цитокининов требует определенной концентрации ауксинов. В других случаях проявляется антагонизм этих фитогормонов.

Показано, что выдерживание проростков кукурузы в условиях повышенных температур (до 35,5°C) значительно уменьшает активность ауксинов, цитокининов, гиббереллинов, а абсцизовой кислоты – возрастает. Под влиянием пониженных температур содержание фитогормонов повышается.

Цитокинины способствуют пробуждению и росту боковых почек. В опытах К. Тиманна обработка пазушных почек растворами кинетина устраняла тормозящее влияние верхушечных почек, вызывая их рост. В этом случае цитокинины являются как бы антагонистами ауксинов, которые задерживают рост боковых побегов (апикальное доминирование). Цитокинины задерживают старение листьев. Одним из показателей процесса

старения является разрушение хлорофилла. Так, если срезанные листья выдерживать во влажной атмосфере, они постепенно желтеют. Анализы показывают, что в них происходит разрушение хлорофилла и белка. Обработанные цитокининами листья остаются в течение долгого времени зелеными. Цитокинины не только задерживают распад белка и хлорофилла, но и стимулируют синтез этих соединений (омолаживающее влияние). Показано усиление под действием цитокининов синтеза хлоропластных белков, в т. ч. тех, которые кодируются геномом ядра. Нельзя не отметить, что такое же омолаживающее влияние на листья проявляется при их укоренении. Это является еще одним доказательством того, что цитокинины вырабатываются в корнях.

Сделана попытка на практике вместо дорогостоящего кинетина использовать более дешевые экстракты эндогенных цитокининов. Препарат цитекс, полученный экстракцией из тканей морских водорослей смеси эндогенных цитокининов, при опрыскивании томатов в дозе 11,3 л/га перед цветением или в раннюю стадию образования плодов повышал урожай и качество плодов.

При введении в молекулу цитокинина N⁶ (Δ^2 – изопентиладенина) в 9-е положение ввести метильную группу, а в 8-е атом азота, то активность резко меняется, он становится метаболитом и подавляет клеточное деление, активированное цитокинином.

Цитокинины обуславливают активацию формирования всей белок синтезирующей системы, в частности полисом, ведущую к интенсивному клеточному делению.

И потому биологическая активность цитокининов определяется общими размерами молекул, ее формой, зарядом, полярностью, цис-, транс-конфигурацией. Соответствие стерической конформации цитокининов позволяет пространственно приходить в соприкосновение с белками-рецепторами.

Влияние неблагоприятных условий можно смягчить путем экзогенного введения фитогормонов.

В настоящее время цитокинины мало используются на практике сельского хозяйства. Перспективным является применение их при размножении генетически ценных сортов сельскохозяйственных и древесных растений.

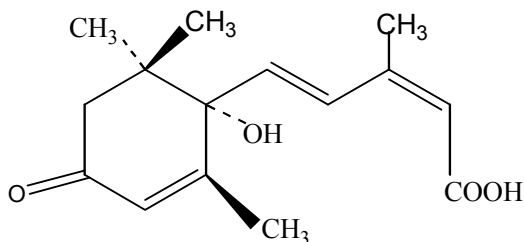
Кроме фитогормонов, в растении присутствуют и их антагонисты – ингибиторы роста, прежде всего абсцизовая кислота. Фитогормоны и ингибиторы, благодаря своему координационному действию, обеспечивают нормальный рост и развитие растений.

2.1.4 Абсцизовая кислота

Абсцизовая кислота (17) – высокоспецифический, эндогенный ингибитор высших растений.

Открытие абсцизовой кислоты (АБК) связано с изучением двух явлений – покоя почек и опадения листьев и плодов. В 1961 г. Аддикот (США) установил, что имеются вещества, накопление которых вызывает образование отделительного слоя и опадение листьев. Выделена в 1963 году из молодых плодов хлопчатника Ф. Аддикотом и К. Окумой, может быть получена фотохимическим окислением витамина А.

В это же время Ф. Уоринг (Англия) показал, что при переходе в покоящееся состояние в почках накапливаются вещества, тормозящие рост. В дальнейшем вещество, вызывающее опадение, было выделено из коробочек хлопчатника и получило название «абсцизин», от слова *abscission* – опадение, а из листьев березы – вещество, тормозящее рост, получившее название «дормин», от французского слова *dort* – спит. В дальнейшем оказалось, что это одно и то же вещество, относящееся к ингибиторам роста, которое и было названо абсцизовой кислотой.

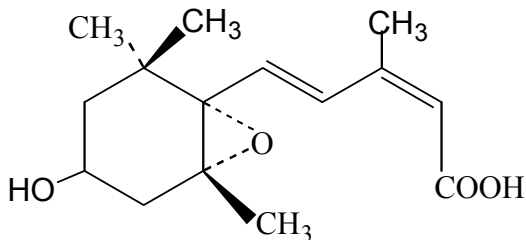


(17)

По химическому строению АБК представляет оптически активный сесквитерпеноид, состоящий из трех остатков изопре-

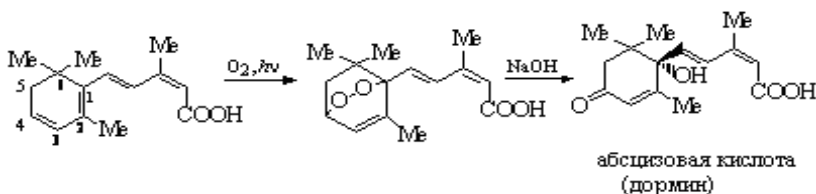
на. Активной является S(+)-форма. АБК, подобно гиббереллину, с которым по химической структуре имеет много общего, образуется из мевалоновой кислоты.

Из растений выделен ряд родственных соединений, среди которых наиболее известен ксантоксин (18).



(18)

Природный гормон (17) выделяют из листьев и плодов растений. Он представляет собой правовращающий изомер с абсолютной S-конфигурацией асимметрического атома C-1 и Z-, E-конфигурацией двойных связей в сопряженном диеновом фрагменте (S-трансформа) бокового заместителя. Рацемический фитогормон (17) можно синтезировать фотохимическим окислением 1,3-циклогексадиенил-2'-(Z), 4'-(E)-пентадиеновой кислоты (4), которая превращается при этом в циклический пероксид (5). Действие щелочи разлагает этот пероксид с образованием гидроксильной функции при C-1 и оксозаместителя при C-4.



Абсцизовая кислота ускоряет распад белков, хлорофилла, и потому переводит растения в состояние покоя, влияет на

процессы старения. При созревании плодов ее количество резко увеличивается, что вызывает опадение листьев и плодов, увядание. Благодаря влиянию абсцизовой кислоты на устьичный аппарат растений происходит их закрытие, и это способствует противостоянию засухе. Абсцизовая кислота выступает как антагонист гиббереллинов, тормозит синтез нуклеиновых кислот, а цитокинины, в свою очередь, ослабляют ее действие.

Показано, что содержание АБК резко повышается при недостатке азота и, особенно при водном дефиците. Так, имеются данные, что при завядании содержание АБК в листьях винограда возрастает в 40 раз. Под влиянием полива содержание АБК падает. Не только водный стресс, но и другие неблагоприятные воздействия повышают содержание АБК. При этом важно отметить высокую скорость в изменении содержания АБК в зависимости от условий. В этой связи АБК называют гормоном стресса. Содержание АБК повышается в почках при переходе растений в состояние покоя и уменьшается с началом ростовых процессов. Находящиеся в покое семена тоже характеризуются повышенным содержанием АБК.

Абсцизовая кислота на генетическом уровне регулирует действия растений в ответ на похолодание, обезвоживание, засуху и засоление почвы, ускоряя опадение листьев и плодов.

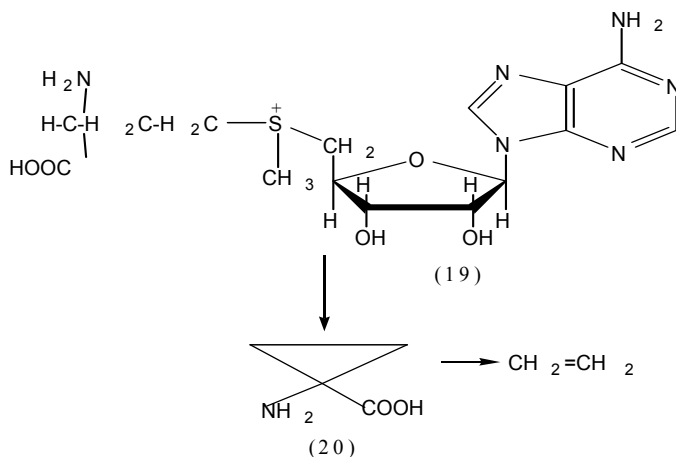
2.1.5 Этилен

Этилен – простейший регулятор роста растений, который оказывает на них самое различное воздействие: угнетает рост, регулирует старение различных органов растений, ускоряет абсциссию (опадение листьев, цветов и плодов) и стимулирует цветение и созревание на соответствующих стадиях развития растений. В 1901 году Д. Нелюбов обнаружил влияние этилена на рост растений. В ничтожно малых концентрациях этот газ оказывал на растения тройную реакцию: тормозил растяжения, способствовал утолщению и изменял горизонтальную ориентацию. Позже было показано, что этилен ускоряет созревание плодов. Наконец, в 1934 году Р. Гейн доказал, что сами растения способны синтезировать этилен.

Этилен ($\text{CH}_2=\text{CH}_2$) (19) – бесцветный газ со слабым эфирным запахом. Это единственный газообразный регулятор роста

растений, с 60-х годов его стали относить к разряду фитогормонов. В очень низких концентрациях, порядка 0,001-0,1 мкл/л, он способен тормозить и изменять характер роста растений, ускорять созревание плодов. Этилен синтезируется в бактериях, грибах, низших и высших растениях, причем в больших количествах. Далеко не все организмы способны к синтезу этилена. Так, из исследованных 228 видов микроскопических грибов лишь 25% выделяют этилен. Организмы контролируют скорость синтеза этилена. Тем самым регулируется его концентрация, кроме того, избыток этилена может свободно диффундировать в окружающую среду. Скорость образования этилена различна у разных органов. Образование этилена возрастает при старении и опадении листьев и плодов. Оно тормозится недостатком кислорода (у всех сельскохозяйственных растений, кроме риса) и может регулироваться светом и температурой. Влияет на синтез этилена и уровень CO_2 . Причем у разных растений углекислый газ может как стимулировать, так и угнетать образование этилена.

Этилен образуется, главным образом, во фруктах из S-аденозилметионина (19), через промежуточное образование 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты (20) и индуцируется индолилуксусной кислотой (1).



Считается, что механизм биологического действия этилена состоит во взаимодействии со специфическими белками клеточ-

ных мембран, в остановке клеточного деления и в торможении биосинтеза индолилуксусной кислоты. Этилен действует, начиная с концентрации 0,01 мкл/л. Угнетение деления роста под влиянием этилена прекращается в присутствии CO_2 .

Биосинтез этилена зависит от ряда факторов: температуры, света, влажности, присутствия кислорода. В зависимости от специфики ткани и изучаемого объекта указанные факторы действуют неоднозначно. У яблок 10-80% углекислого газа ингибирует биосинтез этилена, батата стимулируют, а у фасоли и лимона не изменяют скорости образования. Возможно, разные растения имеют свои пути синтеза этилена.

Усиление выделения этилена происходит при стрессовых ситуациях: механических повреждениях, болезни, химических агентов. Этилен является фактором адаптации.

Считается, что превращение этилена происходит в результате его окисления с образованием окиси этилена, этиленгликоля и конъюгата этилена с глюкозой. Образование этилена требует обязательного присутствия кислорода.

При обработке 10 мкл/л в течение 1-3 дней инициируется корнеобразование. Для активации цветения бромелиевых проводят 6-часовую обработку этиленом 1600 мкл/л.

Фитогормоны оказывают определенное влияние и на формирование пола растений. Так, ауксины и этилен способствуют образованию женских цветков, гиббериллины (за немногих исключением) — мужских. Проблема детерминации пола у растений имеет важное практическое значение для решения задач селекции.

Кроме того, этилен участвует в защитном ответе растения на действие патогенных бактерий и плесени, на механические ранения и химические воздействия. Этилен отличается от других фитогормонов тем, что в растении не он, а его предшественник транспортируется от органа к органу и выделяет гормон у нужной биомассы. Имеются данные, что растения, выбрасывая этот газ-сигнал в атмосферу, передают информацию другим растениям. Например, при объедании растения животными, оно сигнализирует этиленом о нападении соседним растениям, и те начинают синтезировать в листьях вещества, ухудшающие их вкус.

После полной расшифровки генома растительного сорняка арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*) удалось определить нуклео-

тидную последовательность гена (*etr1*) и аминокислотную последовательность кодируемого им белка (ETR1), который служит рецептором этилена. Этот растительный белок, включающий протеинкиназу, имеет массу 147 КД и структурно состоит из двух субъединиц, примерно равных по массе и связанных дисульфидной группой. В целом белок имеет три функциональные части. Рецепторная часть гидрофобна и расположена в мембране. Она взаимодействует непосредственно с фитогормоном. Сигнал об этом событии передается на сенсорную и эффекторную части протеинкиназной последовательности рецепторного белка, что сопровождается переносом фосфатной группы на остаток гистидина, а затем – на остаток аспарагиновой кислоты. Далее этиленовый сигнал поступает на G-белок, через который происходит запуск каскада реакций в клеточном ядре, предназначенных для защиты растения путем активации соответствующих генов и инициации синтеза белковых структур. За рецепторным белком расположен также белок-блокатор (тоже протеинкиназа), контролирующий передачу сигнала. Знание о строении и функциях взаимозависимых генов и протеинов растения арабидопсиса позволит использовать принцип геномика-протеомика для более целенаправленного синтеза этилен-генерирующих регуляторных веществ.

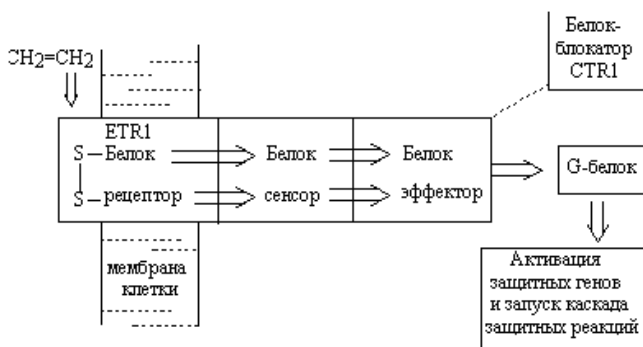


Схема передачи сигнальной информации этиленом
внутри растительной клетки через белок ETR1

Таким образом, этилен иногда рассматривают как гормон старения. Очень характерный эффект этилена – пожелтение листьев.

Обусловлено это распадом хлорофилла и снижением количества белка в присутствии этилена в стареющих листьях. В стрессовых ситуациях растительный организм также вырабатывает этилен в повышенных количествах. Одна из функций стрессового этилена – ускорение опадания поврежденных органов. Тем самым этилен проявляет роль адаптивного (приспособительного) фактора.

Появилась практическая возможность создать, предсказанную академиком Курсановым А.Л., «фармакологию растений», позволяющую корректировать все физиологические процессы.

Вопросы:

1. Объясните различие в понятиях фитогормон и биорегулятор.
2. Напишите формулы индолилуксусной кислоты и ее производных, выделенных из растений.
3. Покажите два метода синтеза регуляторы роста растений ИУК.
4. Как образуется гетероауксин в растениях?
5. Укажите пределы концентраций применения и действие гибберелинов в растениеводстве.
6. Какое регулирующее действие оказывают цитокинины в растениях?
7. Поясните влияние заместителей на биологическую активность аденина.
8. Почему происходит противоположное влияние факторов среды на содержание отдельных фитогормонов?
9. Распишите химическое строение АБК.
10. Как синтезируют рацемический гормон АБК?
11. Какое влияние оказывает этилен на развитие растений?
12. Какие реакции происходят при образовании этилена?

2.2 Природные метаболиты – экзогенные регуляторы роста развития растений

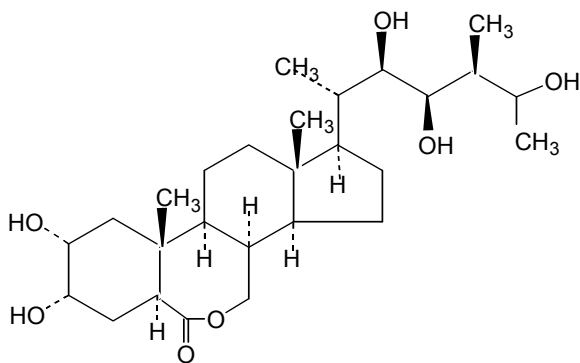
В регуляторной системе растений обнаружены метаболиты, которые не относятся к фитогормонам – брассинолиды, фузии-кокцины, но считаются **факторами роста**.

Брассиностероиды известны с 1970 года. Брассиностероиды, рапса близкие по своей структуре стероидным гормонам животных, впервые выделены из липидной фракции пыльцы. Брассиностероиды (БС) представляют собой новый класс

фитогормонов, которые необходимы для нормального роста и развития растений и выполняют функции адаптогенов.

Впервые в пыльце рапса *Brassica napus* были обнаружены вещества, обладающие регулирующей рост активностью и названные brassинами. В 1979 г. было выделено активное начало – brassинолид и определено его химическое строение. Для получения 4 мг кристаллического вещества было переработано 4 кг пыльцы рапса, собранной пчелами. Оказалось, что это вещество стероидной природы с молекулярной формулой $C_{28}H_{48}O_6$. В дальнейшем оказалось, что активностью обладает и ряд сходных соединений. Общее название этой группы – brassиностероиды. В настоящее время известно 60 brassиностероидов.

Брассинолид (21) – стероидный полиол, выделен из пыльцы сурепки и семян рапса, в концентрации 10^{-10} М является высокоэффективным стимулятором роста риса, рапса и чая.

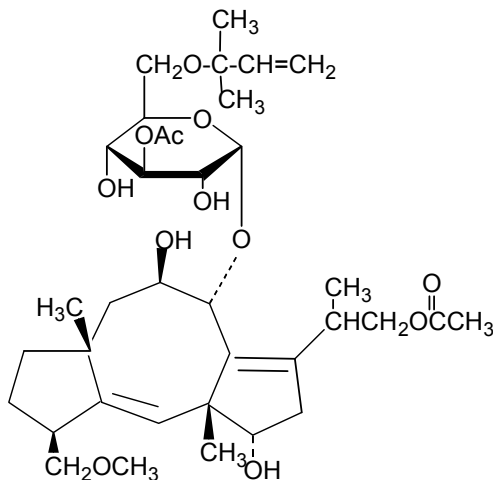


(21)

Брассинолиды – гормоны, поддерживающие иммунную систему в норме, особенно в стрессовых ситуациях: понижение температуры, заморозках, затоплении, засухе, болезнях. 24-эпибрассинолид оказывает антистрессовое действие при пониженных температурах, позволяющее проросткам быстро восстановить прирост массы в этих условиях. Воздействие эпибрассинолидом в нормальных условиях вызывает некоторое

увеличение уровня эндогенной АБК и стимуляцию экспрессии гена белка холодового шока капусты.

Фузикокцин (22) выделен из культуры патогенных для персиков микроорганизмов и по активности напоминает гиббериллины.



(22)

Фузикокцин обладает ауксиновой активностью и вызывает растяжение клеток, но этот гликозид обладает также активностью абсцизовой кислоты, гиббериллина и цитокининов.

Олигосахарины представляют собой обычно короткие семи-, восьми- и десятичленные разветвленные олигосахаридные цепочки из простых моносахаридных звеньев. Олигосахарины оказывают специфическое действие на процессы регуляции и включения защитных механизмов растений, передают сигналы, воздействующие на строго определенную функцию. Олигосахарины отщепляются от полисахаридов клеточной стенки растений или насекомых-вредителей, причем, активаторами этих ферментов часто оказываются ауксины и гиббериллины. Экзогенные регуляторы роста лишь помогают растению лучше раскрывать унаследованный им жизненный потенциал, раздвинуть феноти-

пические границы, которые в данных условиях остаются нереализованными.

Регуляторы роста классифицируют по их воздействию на ростовые процессы. Согласно этой классификации различают вещества стимулирующие (стимуляторы), подавляющие (ингибиторы), задерживающие рост (ретарданты). Понятие рост в данном случае охватывает фазы клеточного деления, удлинения, увеличения объема.

Из растений и паразитирующих на них микроорганизмов выделено много стимуляторов и ингибиторов роста, содержание которых в растительных организмах чрезвычайно мало. Обработка растительными ингибиторами – кофейной кислотой, скополетином (10^{-3} - 10^{-6} М) и абсцизовой кислотой (10^{-5} - 10^{-7} М), вышедших из покоя меристем, полностью подавляет синтез фракции высокомолекулярной РНК. Выявлено избирательное действие каждого из ингибиторов на синтез определенных фракций РНК. Эти вещества ингибируют синтез белка в меристемах покоящихся клубней. Характер действия их на синтез белка зависит от физиологического состояния ткани и времени инкубации с ингибитором.

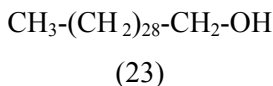
Кроме фитогормонов, к экзогенным природным биологически активным веществам относятся фенольные соединения, кумарины, витамины и другие. В растениеводстве остается много проблем, успешное решение которых возможно только с помощью биологически активных веществ, обладающих узко специфическим действием на растения.

Кумарины оказывают тормозящее и стимулирующее действие на прорастание семян и рост корней многих растений. В семенах донника обнаружен кумарин. Ингибирующее действие кумаринов обратимо. Это связано с расщеплением кумариновых соединений энзимами или метаболитами растительной клетки. Предполагается также, что энзимы инактивируются путем присоединения сульфгидрильных групп к 3,4-двойной связи кумарина. Проявление ингибирующего или стимулирующего действия зависит не только от особенностей химической структуры кумаринов, но и от их концентрации. В небольших концентрациях кумарин задерживает прорастание семян. Так, рост корней томата подавляется при дозе 0,05мг/100мл и стимулируется при

0,0001-0,0005. Ингибирующее действие кумарина на прорастание семян цикория значительно превышает действие его производных. Кумарин подавляет корнеобразование в первые две недели после посадки черенков смородины и слабо стимулирует через 1 месяц.

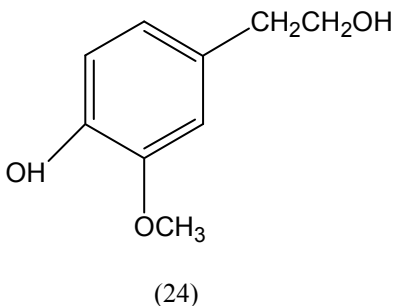
Монозамещенные в бензольном кольце кумарины (7-оксикумарин) обладают в 10 раз меньшей ингибирующей активностью, чем сам кумарин, дизамещенные же в фенильном кольце – теряют ее. Активность монозамещенных кумаринов в лактонном кольце еще ниже. С введением в фенильную группу в 3,4 – положение токсичность этих соединений значительно возрастает.

Триаконтанол (23) – высший спирт, обнаруженный в люцерне.

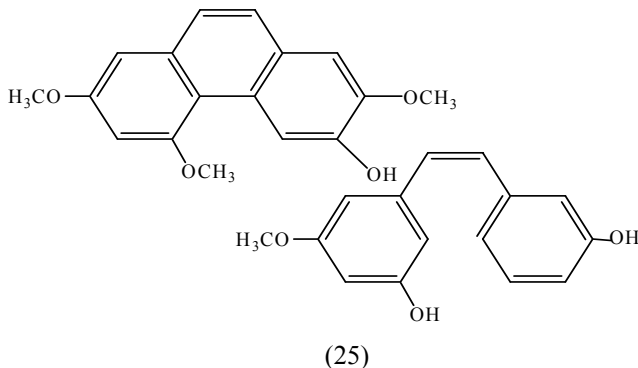


Интересно, что повышает урожайность томатов, ячменя, злаков на 10-40% при выращивании на участках, где до этого выращивалась люцерна. Аналогичный эффект дает внесение в почву измельченных растений люцерны.

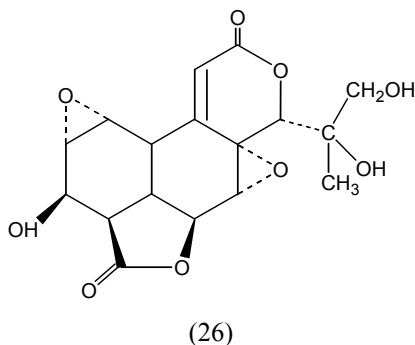
Дигидрокониферилловый спирт (24) и



Бататасины (25) – природные ингибиторы, выделенные из зимующих почек диоскореи, они приводят растения в состояние покоя и сдерживают принудительное прорастание семян.



Подолактон (26) и аналогичные дитерпеновые лактоны из различных видов *Podocarpus* являются ингибиторами митоза растительных клеток.

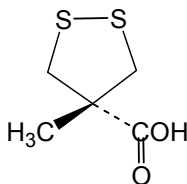


Встречающиеся в растениях терпены и их производные легко могут окисляться, образуя терпеновые кислоты спирты, альдегиды, кетоны. Присоединяя кислород, они могут участвовать в окислительных процессах.

Испытания на семенах озимой пшеницы, моркови, белокачанной капусты, томата 0,001% соединений ментолового ряда стимулируют рост растений, способствуют увеличению выхода товарной продукции. Физиологическая активность соединений этого ряда зависит от взаимного расположения алкильных групп, количества двойных связей, их типа и расположения. Углеводороды *o*-ментана и их производные спирты оказывают

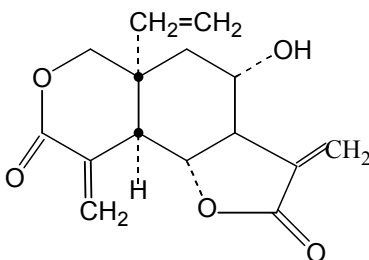
на растения более активное воздействие, чем соединения ряда *n*-ментана.

Аспарагусовая кислота (27), обнаруженная в спарже,



(27)

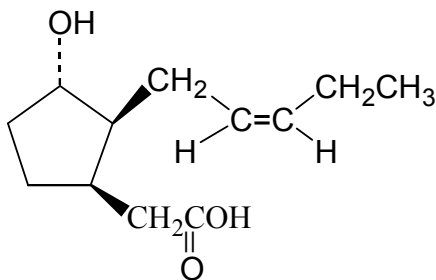
и вернолепин (28)



(28)

ингибируют формирование клеточной стенки, но даже и подавляют рост опухолевых тканей.

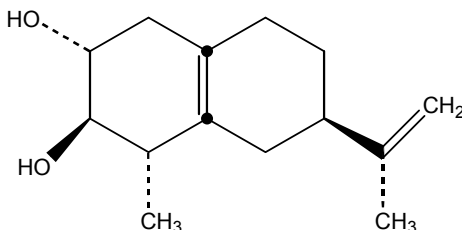
К этой же группе можно отнести кукурбиновую кислоту (29):



(29)

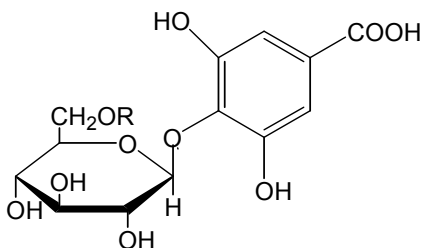
Многие вторичные метаболиты растений: фенольные соединения, флавоноиды, терпеноиды, кислоты способны защищать растения от поражения микроорганизмами низшими грибами и вирусами.

Некоторые защитные вещества синтезируются в растениях только в ответ на поражение, и их называют стрессовыми метаболитами, или фитоалексинами. Систему выработки фитоалексинов растениями относят к иммунной системой растений. Этот фактор должен учитываться при селекции новых сортов агрокультур. К примеру, выработка фитоалексина картофеля – ришитина (30) является конечным звеном длинной цепи событий: вначале – патогенный микроорганизм, или пораженной клетка растений секретируют фермент, отщепляющий от клеточной клетки олигосахарин, последний включает экспрессию набора генов, кодирующих ферменты, которые и осуществляют синтез ришитина:



(30)

Тургорины (31) – регуляторы внутриклеточного давления (тургора), движений и деятельности устьичного аппарата растений, представляют собой гликозиды галловой кислоты.



R = H, SO₃H (31)

Недавно было открыто, что еще один растительный гормональный сигнал – салициловая кислота участвует в иммунзащитной системе растений, передавая сигнал всему растению о повреждении его отдельных частей патогеном или растительноядными насекомыми.

Таким образом, регуляторы роста растений, в том числе и гербициды могут обладать фитогормональным действием. Считают, что действие гербицидов связано с их взаимодействием с эндогенными регуляторами роста растений, конечным результатом является изменение содержания физиологически активных веществ. Однако непосредственное представление об этом может дать только изучение влияния гербицидов на синтез, транспорт, использование и распад эндогенных регуляторов роста.

Фитогормоны не получили экономически значимого практического распространения, но способствуют поиску новых регуляторов роста растений, способных регулировать их функции.

Вопросы:

1. К какому классу химических соединений относится брассинолид?
2. Напишите структуру фуикокцина.
3. Какое действие на процессы регуляции растений оказывают олигосахарины?
4. Назовите природные ингибиторы развития растений и напишите их структуры.
5. Назовите природные стимуляторы роста растений и напишите их структуры.
6. Какое воздействие проявляют фитоалексины в растениях?
7. Какое природное соединение является регулятором внутриклеточного давления в растениях?

2.3 Биостимуляторы широкого спектра действия

Соединения, которые не обладают ярко выраженными эффектами действия на рост и развитие растений, но проявляют стимулирующее действие на процессы жизнедеятельности, что в итоге выражается в интенсификации роста. Это органические соединения: аминокислоты, янтарная кислота, фенилаланин, витамины, сахароспирты с витаминной активностью, кремний, органические соединения, стимуляторы роста, выделенные из

горючих сланцев, угля, торфа. Стимуляторы, полученные из горючих сланцев, торфа и других ископаемых органических веществ, не могут быть описаны физико-химическими характеристиками – это не индивидуальные соединения, а полидисперсные смеси по химической природе полифункциональные кислоты с различной молекулярной массой.

Стимуляторы из горючих сланцев – сланцевое ростовое вещество (СРВ) – основа алифатико-ациклической, по химической структуре их можно сравнить с ауксином и гиббереллином, но с более высокой массой. Разработана технология их получения и применения.

Гуминовые кислоты – основу составляют как ароматические, так и оксиароматические структуры, выпускаются в виде калиевых, натриевых или аммониевых солей – гумат натрия, или калиевая соль полифункциональных кислот. Наиболее перспективными регуляторами роста растений являются комплексы на их основе.

Гуминовые препараты представляют особую группу регуляторы роста растений, спектр действия которых не ограничивается стимуляцией роста и развития растений, а также распространяется на питание растений, почву и воду. Установлено, что гуминовые вещества стимулируют микробиологическое (в почве) и внутриклеточное (в растении) разложение пестицидов, что позволяет использовать совместно гуминовые препараты и пестициды, экономя на совмещении обработки растений и существенно увеличивая ее эффективность.

Из сахароспиртов с витаминной активностью используют мезо-инозит (мио инозит) нетоксичен для человека и животных – необходим для роста изолированных тканей.

ГАБК – витамин H_1 – необходим для нормального функционирования и обмена веществ растительных и животных организмов. Соединяясь с ферментами, она повышает энергию ферментативного катализа на определенных стадиях онтогенеза, тем самым сообщает генотипу дополнительную сопротивляемость, пластичность и продуктивность

Картолин-2 обладает свойствами, характерными для цитокининов, способствует оптимальной сбалансированности у растений эндогенных фитогормонов, участвует в координации

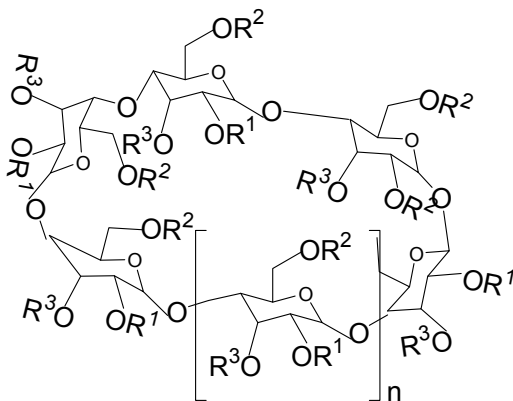
процессов роста и вхождения в покой, активирует биологические процессы синтеза нуклеиновых кислот и белков.

Химические мутагены используются как дополнительные методы в селекции растений для расширения генетического разнообразия видов и форм растений и как специальный стимулятор роста и развития организмов.

В настоящее время разработана достаточная научно-теоретическая база для применения мутагенов средств с целью повышения уровня генетического разнообразия культуры растений.

Химические мутагены в малых дозах вызывают различные стимулирующие эффекты негенетического характера, в результате урожайность повышается в 2-3 раза. Большинство их токсично, но канцерогенно.

Циклодекстриновые комплексы формулы:



(32)

Регулируют сокодвижение растений, обладают бактерицидной, фунгицидной, инсектицидной, акарицидной и нематоцидной активностями.

***n*-Аминобензойная кислота** в концентрации -0,01% повышает всхожесть семян вида на 7-21%.

Однако идея их использования в качестве эндогенных регуляторов роста и развития растений привела к созданию синтетических препаратов аналогичного действия. Наряду с

расширением знаний об эндогенной системе регулирующих веществ расширился поиск их синтетических заменителей. Наибольшую известность приобрели препараты ретардантного действия, блокирующие синтез гибберелловой кислоты и тормозящие рост растений, признание получили и этиленпродуценты, которые более изучены.

Вопросы:

1. Почему гуминовые препараты применяют в качестве регуляторов роста растений?
2. Как влияет витамин H_1 на функционирование растений?
3. Какие вещества применяют для расширения генетического разнообразия видов?

3. СИНТЕТИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ

В настоящее время синтезировано большое количество органических соединений, обладающих физиологической активностью, подобных гетероауксину, но не обнаруженных в растительном организме. Все эти вещества называют синтетическими регуляторами роста. Успехи, достигнутые химиками в получении веществ, подобных гетероауксину, положили начало плодотворной работе по синтезу новых регуляторов роста.

Важную перспективную группу составляют экзогенные синтетические регуляторы роста растений, их получают химическим или микробиологическим методами.

Сегодня в цветоводстве и сельскохозяйственной практике наиболее часто используют синтетические регуляторы роста растений ретарданты с целью задержать рост, затормозить наступление цветения, ускорить образование плодов или семян, удерживать сроки всходов посевов в неблагоприятных для культуры природных условиях. Механизм действия синтетических регуляторов или ингибиторов роста ретардантов противоположен природным стимуляторам.

Синтетические регуляторы роста растений, как правило, более стабильны в организме растения и оказывают более длительное действие, чем природные.

Общепринято, что синтетические регуляторы проявляют свое влияние через изменение эндогенного уровня природных гормонов, что позволяет сдвинуть рост и развитие растений в желаемом направлении. Регуляторы роста растений позволяют усиливать или ослаблять признаки и свойства растений в пределах нормы реакции, определяемые генотипом, наследственностью. С их помощью компенсируются недостатки сортов и гибридов, поэтому они не имеют универсального значения.

В настоящее время синтетические регуляторы роста растений – это структурные и физиологические аналоги фитогормонов либо вещества, хотя и не имеющие сходства с фитогормонами, но способные изменять гормональный статус растений

в желаемом направлении. Рост растений регулируется сложной, но, тем не менее, целостной гормональной системой.

Описаны разнообразные хозяйственно значимые эффекты таких групп.

Синтетические регуляторы роста растений разнообразны по своей структуре, и в настоящее время с большой интенсивностью разрабатываются новые области их применения.

В настоящее время известно несколько тысяч синтетических соединений. Практическое применение нашли лишь более пятидесяти. Широкую гамму этих соединений дают их различные формы и варианты применения в различных композициях, разных фирм.

Изучив природу фитогормонов – ингибиторов роста растений, ученые поспешили синтезировать искусственные аналоги и назвали их регуляторы роста. В группу синтетических регуляторов роста растений входят не только ретарданты, тормозящие рост стеблей в высоту и стимулирующие их утолщение в поперечнике, но и другие вещества: нарушающие морфогенез (активную дифференциацию клеток и тканей) морфактины, вызывающие опадение листьев дефолианты, подсушивающие растения на корню десиканты, уничтожающие нежелательные сорные растения гербициды.

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.

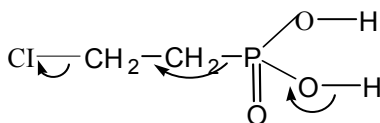
Синтетические рострегулирующие растения играют все более важную роль в экономической регуляции повышения урожайности как в сельском хозяйстве, так и в садоводстве. Поэтому поиски их синтетических аналогов приведут к новому поколению практически ценных препаратов для целенаправленного регулирования процессами развития растений.

3.1 Продуценты этилена

Ряд соединений оказывает на растения сходное влияние, но уступают ему в эффективности. Синтетические аналоги этилена по биологической эффективности образуют следующий ряд: этилен > пропилен > винилхлорид > СО > винилфторид > ацетилен > аллен > метилацетилен > 1-бутен.

Химически связанный этилен используется в садоводстве для ускорения созревания фруктов и облегчения их отделения. Ускоряет плодоношение у молодых у молодых деревьев яблони, эффективен для облегчения отделения плодов вишни, черешни, ягодных культур, увеличивает урожай ягод винограда, улучшает качество цветочной продукции.

2-Хлорэтилфосфоновая кислота – этрел, этефон, кампозан, 2-СЕРА, серон, флордимекс, амхен- 2-ХЭФК (33):



Широко применяемое соединение, в 1946 году синтезировано Кабачником М.И., способно разлагаться в растительных тканях с выделением этилена. Этрел не связывается в тканях растений прочно, его можно извлечь отмыванием. Он успешно используется для ускорения созревания плодов, дефолиации, ускорения вытекания латекса у каучуконосов, ускорения цветения ряда растений, увеличения количества женских цветков у огурцов, образования клубней у картофеля и т.д. Важным фактором при отщеплении этилена от ХЭФК является значения pH. При pH клеточного сока и цитоплазмы растений, обычно выше 4,1, в тканях он способен разлагаться с выделением этилена. Этрел является регулятором роста, который в зависимости от времени применения и от дозировки дает самые различные эффекты: уменьшение апикального доминирования, торможение или ускорение роста, окончание покоя почек, начало цветения, ускорение созревания плодов, отделение цветков, плодов и листьев и также инициирование латекса и

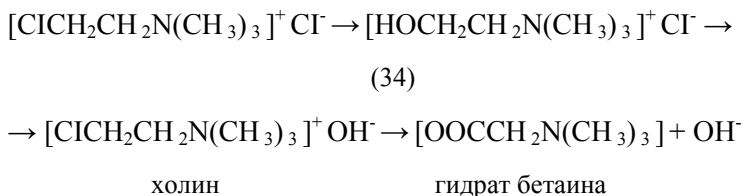
смолотечение. Наибольшее применение этрел достиг в зерновом производстве, применяется также на томатах.

Гидрел-бис(2-хлорэтилфосфонат) гидразиния более токсичен ($L_{д} 2200$), чем этрел ($L_{д} 4220$ для крыс). Гидрел, дигидрел, кампозан ускоряют созревание томатов как при поздней осенней, так и весенней обработке в оптимальной дозе 1,6-2,0 кг/га. Дает урожай 250-300 ц/га при 26-85 ц/га в контроле.

Обработка 0,05% гидрела плодов томата способствует увеличению пектиновых веществ в клеточных стенках и срединных пластинках в тканях плодов.

Хлорхолинхлорид (ССС, хлормекват, ТУР, цикоцел) хлористый 2-хлорэтилтриметил аммоний (34), является одним наиболее известных ретардантов, используется во многих странах мира. Хлормекват получают одностадийно взаимодействием триметиламина с дихлорэтаном в метаноле или в водной среде.

Основным направлением метаболизма СССР является образование холинхлорида, холина и бетаина по схеме:



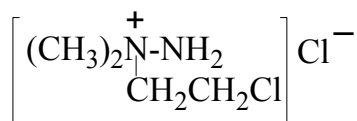
У большинства обработанных хлормекватом растений регистрируется повышенное содержание бетаина, холина, что исследователи объясняют деградацией препарата.

Установлено, что ретардантное действие хлорхолинхлорида обусловлено ингибированием кауренсинтетазы – фермента, ответственного за синтез одного из предшественников гиббериллина в растениях – каурена.

Водный раствор хлормеквата гидрохлорида (34) – препарат ТУР, применяется в дозе 3-4 кг/га [2] для борьбы с полеганием злаков, способствует образованию мощной корневой системы, кроме того, хлорхолинхлорид предохраняет пшеницу от гнили корневой шейки.

На основе хлорхолинхлорида для улучшения биологических свойств разработаны смесевые препараты. Препарат аротекс 5С содержит в 1 л 460 г хлорхолинхлорида и 320 г холинхлорида, повышает урожай пшеницы в условиях полегания. А смесь хлорхолинхлорида с 5-7% анцидомола или тройная смесь с добавкой этефона эффективны в качестве ретардантов ржи и ячменя. Одновременное увеличение нормы внесения удобрений позволяет повысить урожай. Хлорхолинхлорид может также применяться для повышения урожая земляники и других культур.

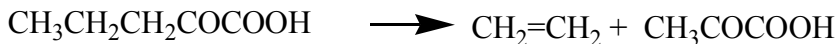
(Хлорид N,N-диметил)-N-(β-хлорэтил)гидразиния-квартзин (35):



(35)

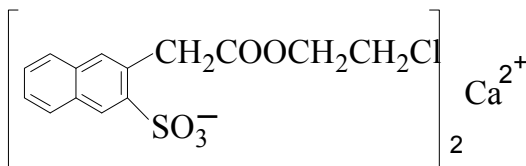
Регулирующее действие проявляет на картофеле, люпине, зерновых, плодовых, ягодных, овощных культурах.

1-Оксовалериановая кислота (36) предложена как регулятор роста растений – продуцент этилена. Способность α-оксовалериановой кислоты распадаться с образованием этилена и пировиноградной кислоты показана в условиях фотолиза.



(36)

1-(2-хлорэтаноксикарбонилметил) нафталинсульфо-кислоты кальциевая соль – лайма (37):



(37)

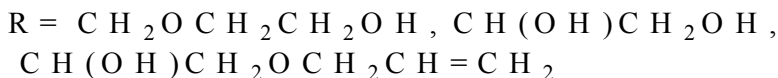
2-хлорэтилтрис(2-метоксиэтокси) силан, (алсол, этацеласил) – $\text{CH}_3\text{OCH}_2\text{O})_3\text{SiCH}_2\text{CH}_2\text{Cl}$ – физиологическая активность также основана на способности высвобождать этилен, более высокая активность при обработке оливковых деревьев.

Этандиаль диоксим, глиоксим, пик-офф HO-N=N-CH-CH=NOH – выделение этилена обуславливает его регулирующие рост растений свойства, предназначен для уборки апельсиновых деревьев.

Эпибрассинолид (эпин) – синтетический аналог природного брассинолида, обладает стимулирующим действием на вегетативный рост и плодоношение вешенки за счет активации ферментных систем гриба. Эпин применяется в качестве антистрессового фактора, биопротектора, средства защиты от болезней.

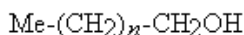
3.2 Производные спиртов

Производные спиртов, формулы:



Являются малотоксичными, патентуют в качестве стимуляторов роста растений при предпосевной обработке семян пшеницы, подсолнечника, проса, огурцов, дынь, фасоли, гороха, сои, свеклы, люцерны и клевера.

Высшие алканола регуляторного действия.



$n = 6$ и 8 , офф-шут-Т;

$n = 8$, роиалтак;

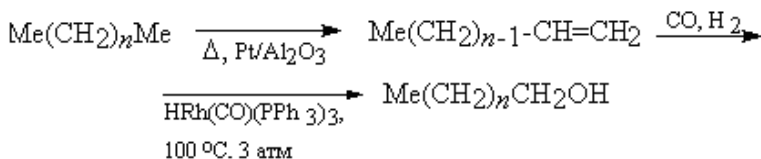
n (четные) = $8-14$, микстанол

$n = 28$, триаконтанол

Первичные высшие жирные спирты как индивидуальные, так и смеси применяют в виде водно-коллоидных эмульсий для ускорения роста и цветения плодовых и декоративных растений,

повышения урожайности зернобобовых, овощных и технических (клещевина, каучуконосы) культур. *n*-Дециловый спирт (ройалтак), а также смесь *n*-октанола с *n*-деканолом (1:1,3) (офф-шут-Т) используют для увеличения урожайности табака и улучшения декоративности растений. Индивидуальный триа-контанол используют в агротехнике для повышения урожайности и содержания белка в кукурузе, бобовых и овощных (огурцы, томаты) культурах.

Высшие *n*-алканола с четным числом атомов углерода получают в основном двумя методами. В случае гидроформилирования используют *n*-алкены с меньшим на один атом нечетным числом углеродных атомов. Их нагревают под давлением с оксидом углерода и водородом в присутствии гидрида трис(трифенилфосфин)карбонилродиевого катализатора. Полагают, что алкен присоединяется к металлу, а затем монооксид внедряется по связи алкил-металл с образованием комплекса ацил-металл. При последующем гидрировании фрагмента -CO-Ph оксогруппа превращается в спиртовую с разрывом связи с металлом, который насыщается водородом и снова участвует в присоединении к новой молекуле алкена:



Родиевые катализаторы очень региоселективны (дают в основном первичные спирты), но дороги. В промышленности используют также кобальтовые катализаторы, которые дешевым, но приводят к образованию смеси первичных и вторичных спиртов.

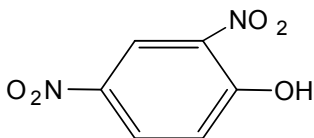
Другим важным методом получения спиртов с четным числом атомов углерода является олигомеризация этилена на алюмоорганическом катализаторе, с последующим окислением высших триалкилалюминиевых соединений до алколюлятов алюминия и их кислотному гидролизу. Для избежания взрывоопасных условий олигомеризацию проводят при температуре не выше

130°C в среде кипящего (для отвода тепла экзотермической реакции) абсолютно сухого (присутствие влаги также приводит к взрыву) изопентана. Окисление соединений сухим воздухом происходит через пероксиды при строгом контроле за медленным повышением температуры от 20° до 90°C. Алкоголяты гидролизуют обработкой серной кислотой, а образовавшиеся смеси спиртов разделяют ректификацией на нескольких колонках.

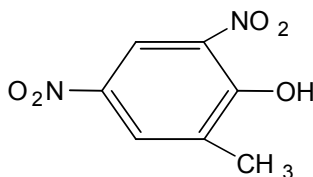
Производные фенола. Физиологическая активность фенолов значительно выше, чем у спиртов, и они используются в основном в качестве средств защиты растений: инсектицидов, фунгицидов, бактерицидов. Гербицидное действие нитрофенолов связано с нарушением метаболических процессов в растениях, в том числе и фотосинтеза.

В качестве регуляторов роста применяют лишь некоторые представители.

2.4-Динитрофенол (ДНФ) (38) – антитранспирант, 4,6-динитроортокрезол натрия соль (ДНОК) (39) – средства для прореживания плодов.



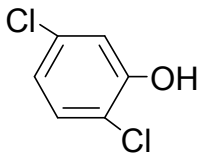
(38)



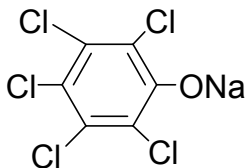
(39)

2-втор-Бутил-4,6-динитрофенол-(диносеб) – стимулятор увеличения урожая кукурузы, десикант.

2,5-Дихлор-4-нитрофенол (39), пентахлорфенол натрия соль(40) – десиканты



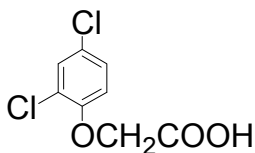
(39)



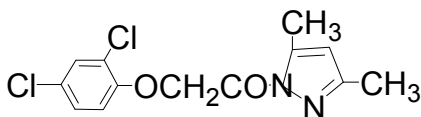
(40)

К настоящему времени создана большая группа важных агрохимических препаратов, которые по химическому строению относятся к простым эфирам хлорзамещенных фенолов (или крезолов) с α -гидроксиукусной и α -гидроксипропионовой кислот.

2,4-Дихлорфеноксиукусная кислота (2,4-Д, акваклин, геонал, диопен, сутан) (41) – эффективны в качестве гербицида против одно- и многолетних двудольных сорняков в посевах яровой пшеницы



(41)



(42)

А смесь 2,4-Д, 5% суперфосфата, 0,2% хлорида калия, 0,25% азотнокислого аммония, 0,5% борной кислоты способствует возрастанию числа колосьев на одно растение и массы одного колоса, повышению урожайности на 0,3 и 0,4 т/га по сравнению с контролем без обработки.

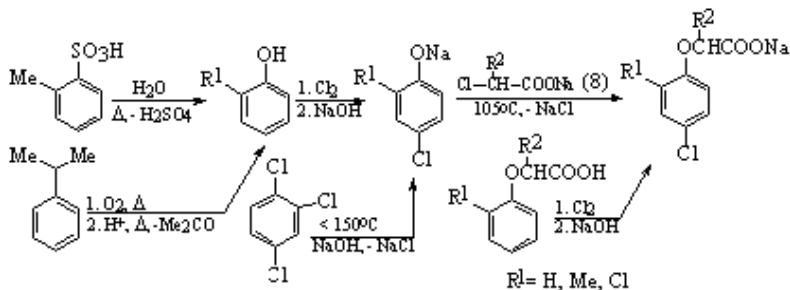
о-Крезоксиукусной кислоты триэтаноламиновая соль-крезацин можно рассматривать как гомолог 2,4-Д и 2М-4Х – 2-метил-4-хлорфеноксиукусной кислоты, обладающий меньшей токсичностью, стимулирует шелкопродуктивность тутового и дубового шелкопрядов, повышает урожайность зерновых культур и винограда на 20-30%, рекомендуется для повышения урожая картофеля проводить обработку в фазе бутонизации.

1-(2,4-Дихлорфеноксиацетил)-3,5-пиразол – томакон (42) – регулятор роста для томатов.

Указанные производные фенола соединения проявляют двойственную активность на растениях и в зависимости от концентрации (норм расхода) могут использоваться и как гербициды, и как регуляторы роста и развития. В обоих случаях они действуют по механизму природного гормона – индолилукусной кислоты. Но так как большинство из них не подвержено быстрому метаболическому дезактивированию, то растения при больших концентрациях этих препаратов развиваются в не-

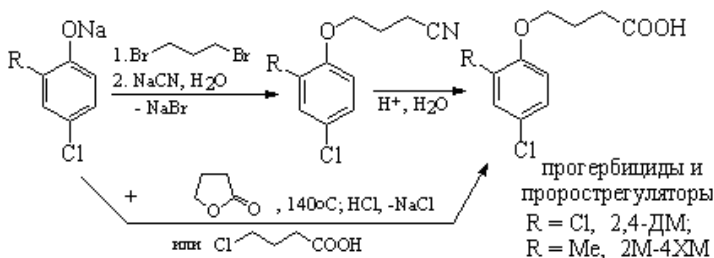
управляемом режиме, быстро деформируясь, и, в конце концов, погибают.

Наиболее удобный метод синтеза рассматриваемых препаратов основан на конденсации фенолятов с солями монохлоралкановых кислот при нагревании в щелочных средах (pH=10). Хлорфеноляты производят прямым хлорированием фенола или орто-крезола (в расплаве или в растворе):



Эфиры хлорфенолов с 4-гидроксимасляной кислотой также обладают гербицидным и регуляторным действием. Установлено, что их биоактивность связана с тем, что эти эфиры метаболизируются в растениях до эфиров 2-гидроксиуксусной кислоты. Это происходит благодаря окислительному отщеплению ацетильного фрагмента растительным ацетилкоферментом А.

Синтезируют эти эфиры из 4-хлорфенолятов двумя путями. В первом случае фенолят обрабатывают 1,3-дибромпропаном и полученное О-бромалкилпроизводное фенола конденсируют с цианидами щелочных металлов с образованием цианида. Последний омыляют до целевых гербицидов:



Во втором методе фенолят в одну стадию этерифицируют γ -хлорбутановой кислотой или нагреванием с бутиролактоном с последующим подкислением. Конденсация с лактоном дает хороший выход только при использовании обезвоженных реагентов.

3.3 Производные кетонов

Сами карбонильные соединения применяются реже, чем их производные, такие, как оксимы.

Этандиальдоксим, пик-оф, CGA-22911 вызывает ускорение созревания и образование отделительного слоя у плодов и используется для облегчения сбора апельсинов и маслин.

2-Нитро(бром)-2-арилиндандионы-1,3 оказывают регулирующее действие на прорастание семян кормовых трав. Среди синтезированных производных этого ряда, имеющих различные заместители в ариле ($R = H, Me, Et, Pr, Bu, Ph, CH_2Ph, OMe, Br$) на прорастание семян бобовых и злаковых трав (люцерна желтая, эскарпет песчаный костер безостный), наибольшее положительное влияние заместителя фенила наблюдалось при введении второго фенила. При этом всхожесть семян практически не менялась за исключением бром- производного индандиона, который даже снизил всхожесть семян люцерны на 40%. В тоже время эти соединения отрицательно влияли на прорастание семян ковра и всхожесть их была на 10-20% контроля. В ряду 2-нитро-2-арилиндандионов-1,3 влияние заместителя на стимулирующую активность более заметно: при $R=H, CH_2Ph, NO_2$ повышается всхожесть семян люцерны на 18-19%, $R=Et$ – длина проростков была увеличена в 2 раза.

3.4 Карбоновые кислоты и их производные

Ауксиновой активностью обладают синтетические ауксины: 6-хлориндолилукусная кислота, 2,4-дихлорфенилтиоуксусная кислота, 4-хлорфеноксиуксусная кислота. Фенилуксусная кислота обнаружена в растениях, однако ее активность в 200 – 1000 раз ниже активности ИУК.

Хлоруксусная кислота (40), натриевая соль, трихлоруксусной кислоты (41)



(41)



(42)

– десиканты, применяемые при сборе урожая риса.

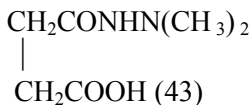
Янтарная кислота – бутандикислота, $\text{HOOC-CH}_2\text{-CH}_2\text{-COOH}$ – биогенный стимулятор.

Получают как побочный продукт при окислении углеводов $\text{C}_4 - \text{C}_{10}$; гидрированием малеинового ангидрида с последующей гидратацией.

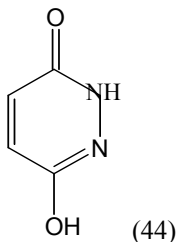
Янтарная кислота обнаружена во многих организмах в свободном виде, появляется при распаде изолимонной кислоты, образуется при окислительном превращении кетоглutarовой кислоты. Янтарная кислота всегда образуется в небольших количествах; заметно усиливает дыхательные процессы. Янтарная кислота активизирует ферменты, повышает их способность снижать энергетические барьеры катализируемых реакций. В растениях янтарная кислота тесно связана с входящей в состав белков аспарагиновой кислотой, стимулирующее действие которой на рост проростков маша слабее.

Янтарная кислота повышает урожайность кукурузы, повышает всхожесть семян, усиливает рост корней, увеличивает зеленую массу. Также янтарная кислота стимулирует развитие таких культур, как бобовые: фасоль, горох; зерновых – пшеницы, овса; хлопчатника.

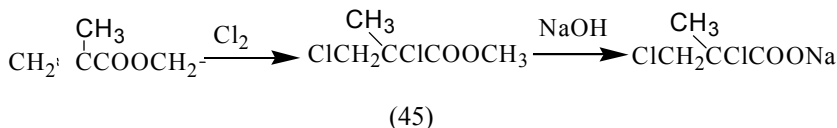
Сукцинамовая кислота (43)



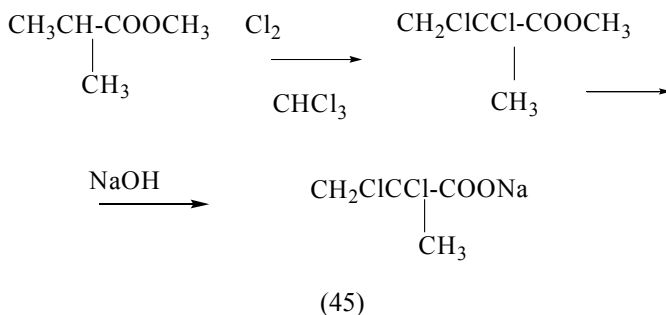
1,2-Дигидро-3,6-пиридазиндион (гидразид малеиновой кислоты, ГМК)(44) успешно используется в качестве регулятора роста на самых различных культурах: для регуляции развития почек, гаметоцид для торможения роста травы на обочинах дорог, ингибитор созревания. Нет единого мнения о безопасности этого соединения применяется в качестве средства борьбы с насекомыми.



2,3-Дихлор-2-метилпропионовая кислота, натриевая соль (мендок) (45) – ретардант-действует на вегетативный рост пшеницы; является гаметоцидом – вызывает мужскую стерильность бобовых хлопчатника, сои, шпината и других растений. Получают хлорированием метилакрилата, с последующим гидролизом.



2,3-Дихлоризобутират натрия, (ДХИБ) (46) – тебенас, является типичным ауксиновым препаратом, увеличивает вододержживающую способность клеток, оказывает сильное влияние на накопление «стрессовых» аминокислот, блокирует накопление в свободной форме гиббериллинов. ДИХБ позволяет наиболее полно использовать потенциальные возможности роста растений в нужном направлении, а также повысить устойчивость растений к экстремальным условиям: засухоустойчивость, зимо-, холодо-, жаростойкость. Его токсичность ниже, чем у ССС в 10-20 раз, получают из метилметилизобутирата:



Кислоты – аналоги ауксина:

(4-Индол-3-ил)масляная кислота – содержание действующего вещества – (5 г/кг) способствует корнеобразованию и черенкованию вишни, яблони, цветов хризантемы и розы.

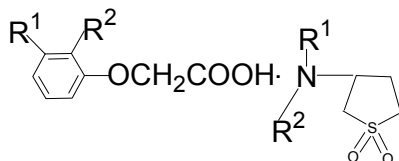
α -Нафтилуксусная кислота (НУК) рекомендуется также в композиции с ивином, эмистимом для активации корнеобразования у черенков растений и стимуляции роста новообразовавшихся корешков у одревесневших и травянистых черенков.

В растительных тканях НУК значительно более стабильна, однако НУК подвергается деградации с образованием оксиметилнафтойной кислоты. Определенная доля НУК конъюгирует с аспарагином и глюкозой.

Нафтилацетамид (НААм) эффективен при прореживании завязей яблони и груши

2-нафтоксиуксусная кислота (НОУК),

3-аминосulьфоланы феноксиуксусных кислот проявляют ауксиновое действие (46)



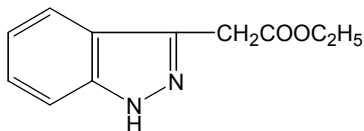
$R^1 = R^2 = H$, галоген, алкил (46)

4-Хлорфеноксиуксусная кислота (4X) обладает ауксиновой активностью, но гораздо меньшей токсичностью, применяется для улучшения плодообразования у томатов, виноградной лозы.

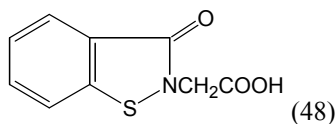
2,4,5 – Трихлорфеноксиуксусная (пропионовая) кислоты (2,4,5-Т и 2,4,5-ТП) – средства для предуборочного опадения плодов яблони. 2,4,5-Т – для улучшения плодообразования и индукции партенокарпии у томатов.

Ауксиноподобные препараты найдены среди гетероциклических производных карбоновых кислот.

Этихлозан (47) и фигарон (48)

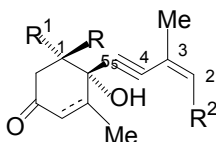


(47)



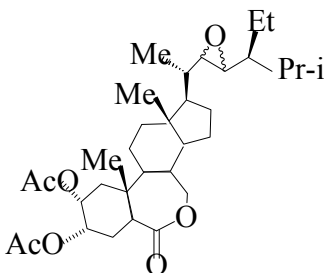
(48)

Гиперабсцизовые кислоты (49) являются аналогами абсцизовой кислоты с ненасыщенными заместителями у 8'-метильного или 9'-метильного атомов углерода влияют на те же физиологические процессы в растениях, что и природная абсцизовая кислота, но они более стабильны



(49)

(2R.3S.24S) -2,3-Диацетокси-22,23-эпокси-24-этил-β – го-мо-7- окса-5α-холестан-6-он (50) используется в качестве про-мотора роста растений.

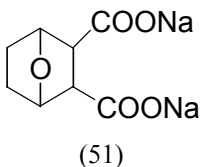


(50)

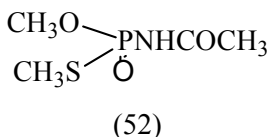
Гидроксикоричные кислоты (циркон) применяется для повышения всхожести пшеницы, картофеля, моркови.

Ортокрезоксиуксусной кислоты триэтиламмониевая соль (крезацин, ИИОХ СО РАН) способствует стимуляции корнеобразования, повышения сахаристости, снижению содержания нитратов томатов.

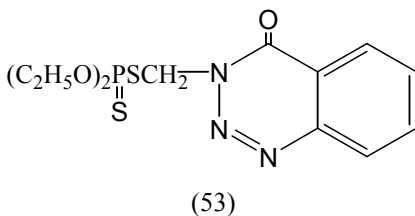
3,6-эндо-Оксациклогексан-1,2-дикарбоновая кислота, ди-натриевая соль-эндотал, мурбетол (51) гербицид, дефолиант.



O,S-Диметил-N-ацетиламидотиофосфат (ацефат) – стимулятор цветения хлопчатника, также используется в качестве инсектицида (52).



S-(5,6-Бензо-3,4-дигидро-1,2,3-триазирил-3-метил)-O,O-диметилдитиофосфат (азинфосэтил, гузатион А (53)) – стимулятор образования цветков и коробочек у хлопчатника, инсектицид

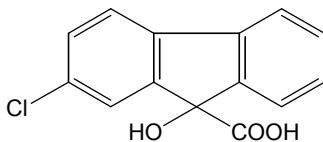


Диметилмышьяковая кислота (какодиловая) – $(\text{CH}_3)_2\text{AsO}(\text{OH})$ ускоритель созревания сахарного тростника, десикант, дефолиант, гербицид

Смесь эфиров жирных кислот и пропил-3-трет-бутил-феноксиацетат (М&В 25 –105) стимулируют ветвление вишни, сливы, яблони и груши.

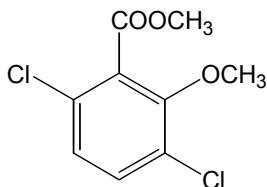
2,3,5-Триодбензойная кислота (ТИБК) стимулирует кушение ячменя, увеличивает число побегов и пшеницы.

Хлорфлурекол (54) – ингибитор роста



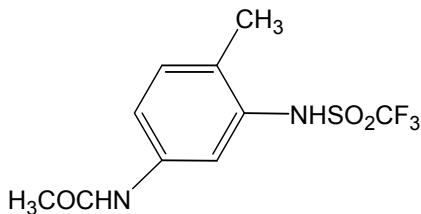
(54)

Дизугран – метиловый эфир известного гербицида (дикамба) (55), используется как стимулятор сахарного тростника и сахарной свеклы, повышает содержание сахарозы также в грейпфрутах, винограде и других культурах при применении в дозе 0,5-1 кг/га.



(55)

Фторидамид-сустар (56)



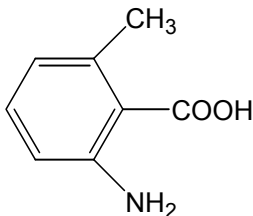
(56)

Оказывает разностороннее действие на растения, в виде ди-этаноламиновой соли тормозит рост трав, повышает урожай сахарного тростника и сои. А также предотвращает цветение и образование семян злостного сорного растения.

Не только производные ароматических кислот, содержащие галогены, проявляют рострегулирующую активность, но и широкий спектр биологического действия показывают метилбензойные кислоты.

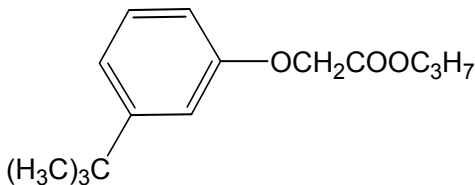
2-Амино-6-метилбензойная кислота ACR-1308 (57) в концентрации 10-100 мг/л стимулирует завязывание плодов яблонь,

в более высоких дозах ускоряет созревание томатов, увеличивает содержание сахара в сахарном тростнике, повышает морозостойкость растений табака, пшеницы, кукурузы, винограда. По силе ингибирующего действия на рост газонных трав АСР-1308 превосходит хлорхолинхлорид и сустар.



(57)

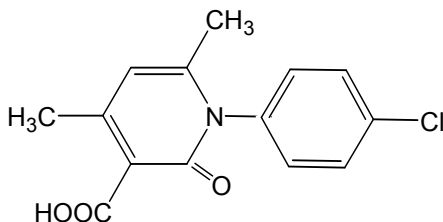
В Англии нашел применение препарат МВ-25105 (58) на яблонях и грушах с целью ускорения созревания и прореживания плодов:



(58)

Замена ароматического ядра на гетероциклический в ряду гербицидов и регуляторов роста растений – производных арил, арилоксиалкилкарбоновых кислот дает препараты близкого характера и природы действия. Среди гетероциклических карбоновых кислот найдено большое число эффективных регуляторов роста растений с разнообразным спектром физиологического действия.

1-(п-Хлофенил-4,6-диметилпиридон-2-карбоновая кислота), препарат ССДР (59):

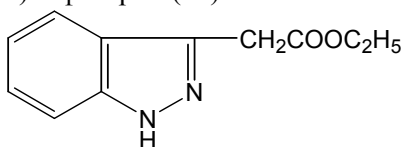


(59)

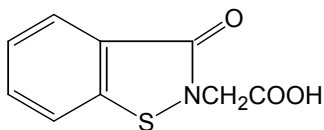
при применении в виде водного раствора натриевой соли предотвращает полегание злаков, ингибирует вытягивание цветов, стимулирует цветение, плодообразование и повышает урожай томатов, гороха, гороха, сои, сахарного тростника, увеличивает число коробочек у хлопчатника, проявляют широкий диапазон действия, влияя на рост и развитие как однодольных, так и двудольных растений, включая древесные.

Ауксиноподобные препараты найдены среди гетероциклических производных карбоновых кислот.

Этихлосан (60) и фигарон (61):



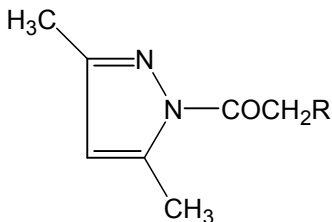
(60)



(61)

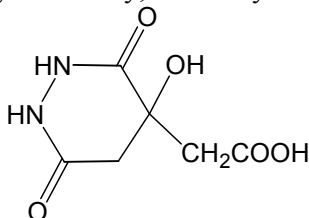
3-Фенил-1,2,4-тиадиазол-5-ил-тиоуксусная кислота этил-5(4-хлорфенол)2Н-тетразол-2-илацетат ускоряют цветение и плодоношение, стимулируют ветвление у различных сортов яблони и груши.

Препарат **ТН-656 (61)** и **томакон (40)** воздействует на процессы плодообразования, вызывая прореживание завязей мандаринов (61), завязывание плодов у томатов (39).



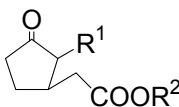
(61)-R=α-нафтил,
(40)-R=2,4-дихлорфеноксигруппа

Пиданон (62) по характеру напоминает эндогенный ингибитор роста абсцизовую кислоту, используется в садоводстве.



(62)

Жасминовой кислоты производные (63) ускоряют рост растений: овощей цветов, фруктовых деревьев, технических культур.

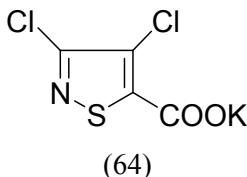


R¹= C₅H₁₁; R²= C₁ - C₄ – алкил
(63)

Синтетические цитокинины пуринового ряда- бензиладенин, аццел, кинетин вследствие своей высокой стоимости нашли

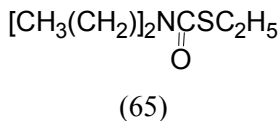
ограниченное применение в декоративном садоводстве и в культуре изолорованных тканей, в частности при клональном размножении ценных видов растений и обеззараженного семенного материала.

3,4-Дихлоризотиазол-5-карбоновая калиевая соль R-528 (64) считается цитокининподобным регулятором роста растений.



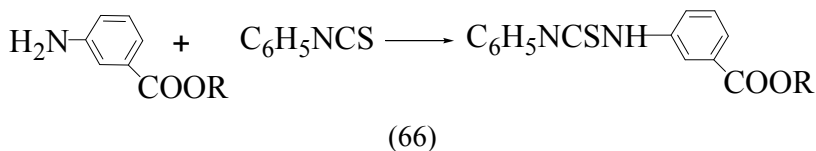
R-528 – парализатор роста – ингибитор роста вегетативных и генеративных органов поздней осенью, вызывает торможение роста побегов яблонь, дефолиант улучшает качество плодов и повышает урожай плодовых деревьев.

S-этил-N,N-ди(пропил)тиокарбамат – ЭПТК (65), эптам, нетам – гербицид и антидот

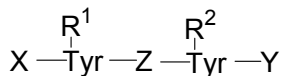


m-Фенилтиоуреидобензойной кислоты метиловый и этиловый эфиры (66) проявляют цитокининовый эффект на каллусе табака, цветочных почек томата в концентрации 2 мг/мл обладают большей активностью, чем кинетин.

Синтез этого тиоурета (66) осуществлен по схеме:



Пептиды формулы:



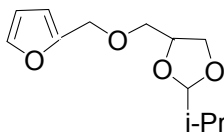
$R^1 R^2 = SO_3H$ или один из R^1 , $R^2 = SO_3H$, другой – H, X=H, ацил; Y=OH, алкоксил, NH_2 ; Z= остаток α -аминокислоты из группы: глицин, аланин, валин, лейцин, или изолейцин – являются **факторами роста**, стимулируют рост растений, особенно двудольных – аспарагуса, риса и кукурузы. Получают методами пептидного синтеза

3.5 Гетероциклические соединения

Гетероциклические соединения составляют необходимый компонент биохимического состава растений, регулирующий их развитие в качестве фитогормонов, продуктов метаболизма и поэтому синтетические гетероциклические соединения находят достойную замену природным биорегуляторам.

3.5.1 Производные фурфура

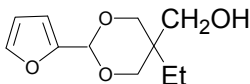
2-Изопропил-4-[(фурил-2)метиленокси]метил-1,3-диоксалан (67):



(67)

Обладает способностью активировать прорастание семян пшеницы и повышает устойчивость проростков к водному стрессу.

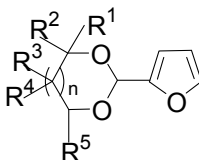
Препарат «Фэтил». Состав препарата, масс%: - 5-этил-5-гидроксиметил-2-(фурил-2)-1,3- диоксан 1,4-1,6 (68):



(68)

Стеарат кальция 0,9-1,1; тальк молотый 2,5-3,5; наполнитель 94,0-95,0 Рекомендуемые нормы расхода: 0,05-0,5 мг/кг. Область применения: однолетние и многолетние цветочно-декоративные культуры: перец сладкий, томаты, огурец, картофель в качестве регулятора роста растений, и проявляет фунгицидную активность, в особенности против фитофтороза и альтернариоза.

2-(Фурил-2)-1,3-диоксаланы (69) синтезированы. Была исследована их биологическая активность и осуществлен компьютерный прогноз различных видов активности.



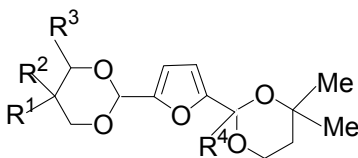
(69 а-ж)

а – $n=1$; $R^1=R^2=R^5=H$; $R^3=CH_2OH$, $R^4=Et$; б – $n=0$; $R^1=R^2=R^5=H$; в – $n=1$; $R^1=R^2=Me$; $R^3=R^4=R^5=H$; г – $n=1$; $R^1=Me$; $R^2=R^3=R^4=R^5=H$; д – $n=1$; $R^1=R^2=R^3=R^4=R^5=H$; ж – $R^1=R^2=R^5=H$, $R^3=R^4=Me$

Соединение (69а) проявляет наибольшую рострегулирующие свойства на редисе и пшенице.

При скрининге биологической активности выявлены соединения этого ряда, которые обладают высокой активностью по отношению к патогенам, вызывающих болезни хлопчатника, овощных и бахчевых культур (бактериозы, фузариозы, ризоктониозы) и стимулируют рост однодольных и двудольных растений []

1,3-Диоксацикланы формулы (70):

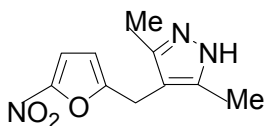


(70)

$R=Me, Et$, $C\equiv CPh$, $C\equiv CSiMe_3$, $HC\equiv CSiMe_3$, $C\equiv C$; $R^1=H$, $R^2=H, Me$, CH_2OH ; $R^3=H, Me, Et$; $R^4=Me$; $R^5=H, Me$

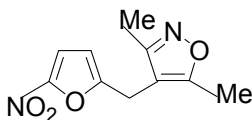
Получают взаимодействием фурановых альдегидов с диолами. Из этого ряда наиболее эффективными регуляторами роста растений являются 5-этил-5-гидроксиметил-2-(2-фурил)-1,3-диоксан (препарат «Краснодар-1») и 2-(2-фурил)-1,3-диоксалан (препарат фуrolан).

2,4-Диметил-3-(5-нитрофурурил)-пиразол (71) обладает способностью активировать прорастание семян пшеницы, увеличивает всхожесть семян на 9%, высоту проростков на 11%, оказывает на семена пшеницы воздействие аналогичное гиббериллину, и превосходит его по своей эффективности.



(71)

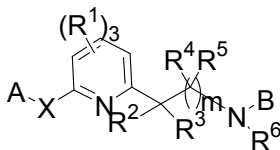
2,4-Диметил-3-(5-нитрофурурил)-изоксазол (72) также и на озимой пшенице активирует рост семян



(72)

3.5.2 Производные пиридина и пиперидина

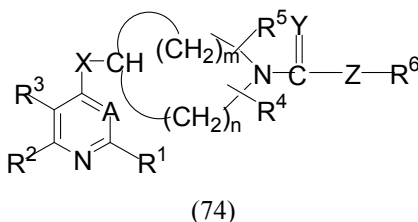
Возможности получения пестицидов на основе пиридина практически неисчерпаемы. Предлагаются значения радикалов для 2072 соединений формулы (73) для применения в качестве гербицидов и регуляторов роста растений:



(73)

$X=O, S$; A =замещенные арил, гетероцикл; B =ацил; $m=0-1$; $R^1=H$, галоген, CN , NO_2 , SF_5 , алкил, алкенил, алкинил, алкокси, алкилсульфонил и др.; $R^2, R^3, R^4, R^5=H$, галоген, CN , алкокси, алкил; $R^6=H$ алкенил, алкинил, алкокси, которые могут быть замещены.

Замещенные пиперидины формулы (74):



[$R=H$, галоген, алкил, алкокси, циклоалкил; $R^2, R^3=H$, алкил, алкенил, алкинил, галоген, OH , CN , NO_2 , NH_2 , тиоциано, алканойл, алкоксикарбонил, алкилтио, алкилсульфинил, алкилсульфонил, алкиламино, диалкиламино, циклоалкил и др.; или R^2+R^3 вместе с атомами C образуют 5-6-членные циклические VB ; $A=CH, N$; $X=NH, O, S(O)_q, q=0-2$; $Y, Z=O, S, NR^6$; $m, n=1-4$; $R^4, R^5=H$, алкил, алкенил, алкинил, галогеналкил, галоген, алкокси; $R^6=$ алкил, алкенил, гетероцикл] рекомендуются для применения в качестве фунгицидов и средств борьбы с вредителями.

[Аква-(N-оксид-2-метилпирдин)марганец (II)хлорид]-триман-1-регулятор роста растений, стимулирует рост и развитие озимой пшеницы. ЛД₅₀ для крыс 3000мг/кг, ДСД для человека 0,003 мг/кг].

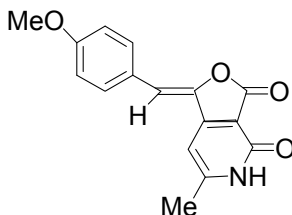
N-окись 2,6-лутидина – ивинП для повышения всхожести томатов, моркови добавляют к нему пиколиновую кислоту.

Акпинол – 95% кристаллический порошок гидрохлорида 1,4 – ди(1,2,5-триметил-4-гидрокси-пиперидил-4)-бутадиена-1,3 рекомендован для ускорения прорастания и начала цветения гладиолусов, увеличивает размер луковиц. Норма расхода этого препарата 0,002 г/кг применение путем замачивания клубней луковиц в 0,001% растворе с добавлением твина 65 0,01%.

Фоспинол – 1,2,5-триметил-4-диметилфосфонпиперидол-4. Рекомендован для повышения урожайности картофеля обработ-

кой 0,0001% раствора препарата в фазе бутонизации. Однократный расход раствора 800 л/га.

N-Бензил-3-замещенные-2-пиперидоны (75) вызывают рост боковых корней. Эффективна композиция (масс.%) для регулирования роста подсолнечника, состоящая из активного ингредиента производного пиридолактона формулы (75) 0,001-00,05;

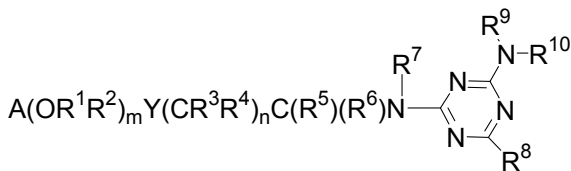


(75)

фосфатидного концентрата 9,0-11,0; целевых добавок 0,25 – 0,40; вода – остальное. Норма расхода – 10 л композиции на 1 т семян.

3.5.2 Производные триазола

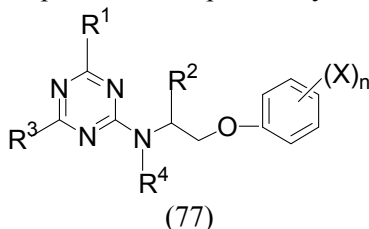
2,4-Диамино-1,3,5-триазины и их производные представляют объект масштабного, тщательного исследования для поиска эффективных регуляторов роста растений. Запатентовано 512 производных формулы (76):



(76)

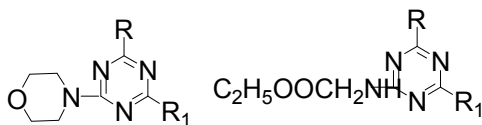
[A=замещ.моно- или бициклические гетероциклы, содержащие атомы O, S,N; Y=O,S,NR¹¹, NR¹²CONR¹³, CO₂, OCO₂, OCONR¹⁴, SO,SO₂, SO₂O, OSO₂O,SO₂NR¹⁴; m= 0-3; n=1-4; R¹, R²=H, алкил, алкенил, алкинил, алкокси, циклоалкил, циклоалкокси и др.; R³, R⁴ =H, алкил, алкенил, алкинил, алкокси, алкилтио, алкилсульфоалкил и.др.; R⁵, R⁶= R³,R⁴, замещ.гетероциклы,

содерж. в качестве заместителей: галоген, NO_2 , CN , SCN ; $\text{R}^7=\text{H}$, NH_2 , алкилкарбонил, алкиламино, диалкиламино, циклич.углеводороды, гетероциклы и др.; $\text{R}^8=\text{замещ.алкил}$; $\text{R}^9, \text{R}^{10}=\text{H}, \text{NH}_2$, алкилкарбонил, алкиламино, диалкиламино, алкил, циклоалкил, гетероцикл и др.; $\text{R}^{11}=\text{H}, \text{NH}_2$, алкил, циклоалкил и др.; $\text{R}^{12}, \text{R}^{13} + \text{NCON}$ – группа образуют 5-8-членное кольцо, содержащее в качестве заместителей $\text{O}, \text{S}, \text{N}$, $\text{R}^{14}=\text{H}$, замещ. алкил, циклоалкил] способ их получения и применения в качестве гербицидов и регуляторов роста растений и еще 316 производных способны проявлять регулируемую рост растений и гербицидную активность



[R^1 = замещ.алкил, алкенил, алкинил, циклоалкил, арил, гетероцикл; R^2 =замещ.карбоцикл,гетероцикл, содержащий. От 1 до 4 гетероатомов, которыми может быть $\text{N}, \text{O}, \text{S}$, A-Z , A =замещ. алилен, алкенилен, алкинилен; Z =3-6-членный карбоцикл, замещ. Гетероцикл, содержащий. Атомы $\text{N}, \text{O}, \text{S}$; $\text{R}^3=\text{H}$, замещ.алкил, арил, арилалкил, циклоалкил, циклоалкилалкил; $\text{R}^4=\text{B-D}$, где B = связь, $\text{C}(=\text{Z}^1)$, $\text{C}(=\text{Z}^2)$, NH , $\text{C}(=\text{Z}^1)\text{NR}^5$, где $\text{Z}^1, \text{Z}^2=\text{O}, \text{S}$; R^5 =алкил, арил, циклоалкил и др.; D =алкил, арил, арилалкил, циклоалкил, циклоалкилалкил; X =галоген, HO , NH_2, NO_2 , формил, карбокси, CN , SCN , аминокарбонил, алкилтио, алкиламино, диалкиламино и др.; $n=0-5$].

Азотсодержащие производные сим-триазинового ряда (78):

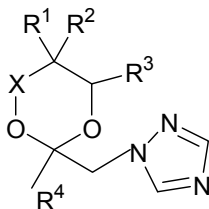


$\text{R} = \text{N}(\text{CH}_3)_2, \text{NHCH}_2\text{CH}=\text{CH}_2, \text{N}(\text{CH}_3)\text{Cl}$,
 $\text{O}-\text{CH}_3$; R_1 -морфолил, $\text{NHCH}_2\text{COOC}_2\text{H}_5$,
 $\text{NHCH}_2\text{CH}=\text{CH}_2$, одинаковые или разные

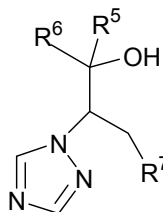
проявляют ростстимулирующую и антидотную активности.

Получены данные о том, что гербициды триазинового ряда оказывают влияние на азотный метаболизм, повышая содержание протеина у вегетирующих растений кукурузы, а также повышают активность нитраредуктазы.

Предлагаются средства, ингибирующие метаболизм brassinosteroidов – нового класса гормонов растений на основе триазолов (78-79):



(78)



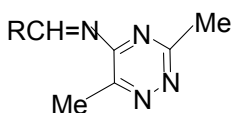
(79)

$R^1, R^2 = H$, алкил; $R^3 = H$, алкил, алкоксил; $R^4 =$ (не)замещенный фенил; $X =$ связь, CH_2 ; $R^5 =$ алкил, алкенил(не)замещенный фенил; $R^6 =$ алкил(не)замещенный фенил; $R^7 =$ (не)замещенный фенил или их соли.

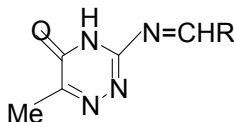
Существенно снижают угнетающее фитотоксическое действие гербицидов типа галогенарилоксикарбоновых кислот на культурные растения.

Азотсодержащие соединения, с близким к указанным структурам строением, известны как рострегуляторы и антидоты.

Азометины 1,2,4-триазинов формулы (80-81):



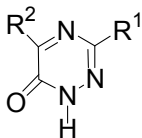
(80)



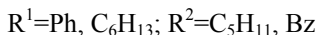
(81)

$R = Ph, 4-Cl-C_6H_4$, фурил, Bu

и 3,5-дизамещенные 1,2,4-триазинов (82) также обладают рострегулирующей и гербицидной активностью.

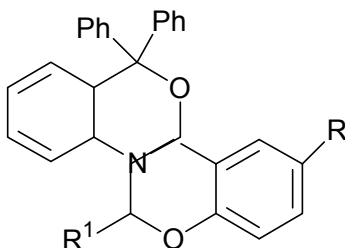


(82)



Кубаксин-1 (2,4,6-трис(п-карбоксифенокси)-симм-триазина калиевая соль – при предпосевной обработке семян сои и вегетирующих растений приводит к увеличению энергии прорастания и всхожести семян, длины и массы проростков и улучшению параметров структуры урожая.

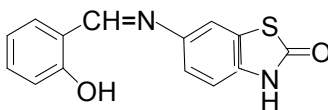
Замещенные 3,1-бензоксазино(1,2-С)(1,3)бензоксазины (83)



(83)

$R = \text{H}, \text{NO}_2; R^1 = \text{H}, \text{Me}, i\text{-Bu}$ обладают свойствами активаторов прорастания семян пшеницы.

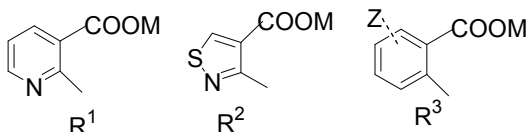
6-Салицилиденанино-2-бензотифзолинон (84)



(84)

Является не только стимулятором роста растений, но и проявляет антитгельминтную активность.

Для усиления действия гербицидных препаратов применяют ингибиторы транспорта ауксинов и глифосфата формулы 3-X-5-Y-C₅H₃NHCONHN=C(Me)R (I, X и Y=H,F,Cl; R=R¹, R² или R³; Z=H,F,Cl; M=H, солеобразующая группа), которые входят в состав препаратов, содержащих глифосфат (II) или бипиридиновые гербициды для усиления их действия. Препараты эффективны против широколиственных и травянистых сорняков при после всходовой обработке.



3.6 Ониевые соединения

Четвертичные аммонийные соединения формулы



$R=H, CH_2CH_2CN, CH_2CH_2COOH, R^1-R^3=H, Me, Et, (C_iH_{2i}O)_jCOR^5, i=2-6, j=1-10, R^4=$ алкил, алкенил $R^1=R^3, X^-$ = противоион; $R^5=$ заместители являются усилителями проницаемости в растения фунгицидных, бактерицидных, гербицидных, акарицидных веществ, регуляторов роста растений.

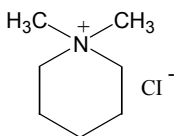
В качестве синергистов действия регуляторов роста растений и гербицидов, фунгицидов и инсектицидов рекомендуется применять четвертичные соли аминов формулы $R^1X(AO)_nR^2COO^- (HNR^3R^4R^5)^+$, в которых $X=O$; $R^1=C_6-C_{20}$ -алкил; $R^2=$ алкилен; $R^3, R^4, R^5=$ алкил, алкенил, бензил $(A^1O)_mH$; $A, A^1=$; $n=1-30; m=1-15$.

Четвертичные соли диалкилпиперидиния проявляют рострегулирующую активность.

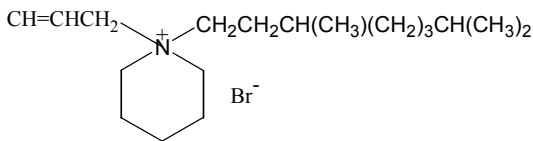
Четвертичные соли пиперидиния (ЛД₅₀ 1650 мг/кг) и пиперидиния умеренно токсичны для животных

N,N-Диметилпиперидиний хлорид – мепикват-хлорид (BAS-0830) – (86) предложен для ускорения созревания хлопчатника, в то же время тормозит развитие его избыточной массы, повышает устойчивость растений к условиям влажной пого-

ды и заражению вертициллезным вилтом, снижает предуборочное опадение коробочек.



(86)



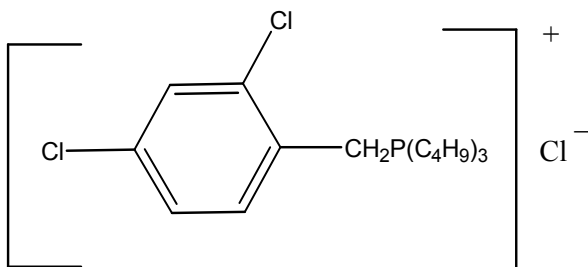
(87)

Применяется в качестве ретарданта на посевах ячменя. Быстро в течение месяца разлагается в почве. Нетоксичен для рыб, диких животных, пчел. Получают взаимодействием метилпиперидина с метилхлоридом в присутствии воды.

N-(3,7-диметилоктил-N-(пропен-2-ил)пиперидиний бромид-пипрооктанилбромид, алден, стемптрол) (87) является регулятором роста для цветов, ретардант для хризантем.

Соли замещенного пиперидиния предложены в качестве вирусоцидов и фунгицидов.

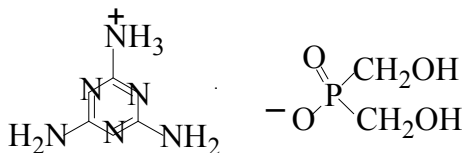
Одними из первых ретардантов являются хлорхолинхлорид (11) и фосфон-Д – хлорид трибутил-2,4-дихлорбензилфосфония (89), которые относятся к группе ониевых соединений, содержащих при атомах азота или фосфора алкильные заместители.



(89)

Гидрохлорид дигидрохинолина стимулирует рост и развитие черенков различных клонов тополей, способствует их высокой приживаемости, влияет на изменение фитомассы черенков.

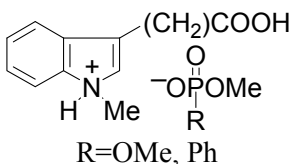
Меламиновая соль бис(оксиметилфосфиновой кислоты – мелафен (90):



(90)

является регулятором роста и развития растений. Предпосевная обработка семян широкого круга сельскохозяйственных культур водным раствором мелафена приводит к значительному повышению энергии прорастания и всхожести семян, повышению урожайности, улучшению качества и питательной ценности получаемой продукции.

Соль диметил(триметил)фосфоната индолил-3-масляной кислоты (91)

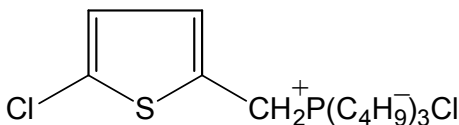


R=OMe, Ph

(91)

также эффективно регулирует рост и развитие растений.

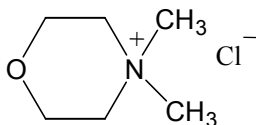
Che-8728 (92):



(92)

повышает урожай сои, гороха, фасоли, хлопчатника и сахарного тростника при опрыскивании зеленых частей растений (концентрация 25-30 мг/л).

Морфол-N,N-Диметилморфолинийхлорид (93):



(93)

ускоряет созревание, повышает за счет увеличения числа колосьев урожай зерновых культур, а также повышает урожай томатов и других агрокультур. По характеру действия близок к хлорхолинхлориду (11), адсорбируется в растениях через корни, но легче проникает через листья.

Дикват-6,7-дигидропиридо-(1,2-а: 2',1'-с) пиразидиний дибромистый применяется в качестве десиканта, ингибитора цветения, получают по реакции 2',2'-дипиридила с дибромэтаном:

Амбиол - 2-Метил-4-диметиламино метилбензимид азол-5 дигидрохлорид применяется для предпосевной обработки семян кукурузы, огурцов, риса, льна, пшеницы с целью повышения всхожести и засухоустойчивости.

3.7 Производные мочевины

Различные производные мочевины ароматического, алифатического, ациклического, гетероциклического ряда, содержащие сульфогруппы, галогены, проявляют высокую физиологическую активность по отношению к биологическим объектам: являются инсектицидами-, фунгицидами, наиболее широкое применение получили в качестве гербицидов.

Биурет при норме расхода 40-70 кг/га проявляет гербицидные свойства. Благодаря наличию широкого ассортимента производные мочевины используются при посевах свеклы, хлопчатника, зерновых (против одно- и двудольных растений), сои, гороха, картофеля, лука в качестве гербицидов, стерилизаторов почвы различных дозах от 0,5 до 30 кг/га. Производные мочевины отличаются различной избирательностью действия в зависимости от строения.

На основании найденной высокой корреляции между индексами молекулярной связности и коэффициента распределения в

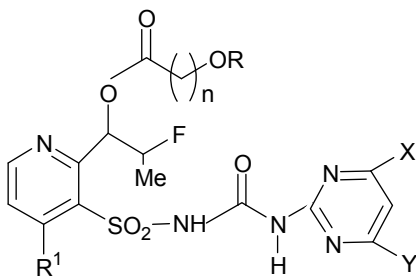
системе октанол- вода мочевиных гербицидов: изоптурон, диурон, монурон, хлортолурон, хлорбромурон,небурон, флуо- метурон, тидиазурон, линурон, монолирон, метабензтиазурон, сидурон, фенурон и метобромурон возможно предсказание этим методом молекулярно-весаого распределения новых мочевиных гербицидов.

Цитокининовую активность проявляют производные фенил- мочевины - N- фенил-N'-(4' - пиридил)мочевина (4ПМ) и ее производные N- фенил-N'-(2'- хлор -4'-пиридил)мочевина.

Ее оптимальная концентрация при активации роста каллуса табака была в 10 раз ниже, чем у БАП. Такую же высокую активность проявили аналоги 4 ПМ, в которых хлор, был заменен на Br, F, CF₃, CN, введение электроположительных групп не меняет или снижает активность.

Отмечено, что пиридилмочевины значительно более токсичны для млекопитающих, чем соответствующие арилмочевины. Высокой цитокининовой активностью обладает фенилмочевина (дропп), применяемая в качестве дефолианта на хлопчатнике.

Производные пиридилсульфонилмочевины (92), их соли или стереоизомеры применимы в качестве активного ингредиента в составе средств для борьбы с нежелательной растительностью.



(92)

R =H, C₁ – C₄ – алкил: R¹= R, галогеналкил, галоген, алкокси; n=1-3; X,Y =алкил, алкокси, галогеналкокси, галоген.

N,N-дифенилмочевина содержится в плодах некоторых тропических растениях, оказывает кинетиноподобное действие.

Под действием дифенилмочевины наблюдается значительное увеличение товарных плодов огурца, установлено повышение холодоустойчивости растений при охлаждении до 0- 1⁰ и ускорение прохождения фенологических фаз на всех этапах онтогенеза. Эффективным является тиадазурон, дропп-N-(1,2,3-тиадиазолил-5)- N'-фенилмочевина – дефолиант, применяемые в дозе 250-500 г/га, резко интенсифицируют выделение этилена.

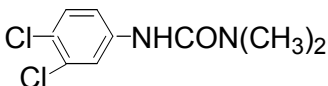
1,2,3-тиадиазолилмочевины (93)



(93)

По механизму действия производные также могут быть отнесены к цитокининам и использоваться в качестве дефолиантов.

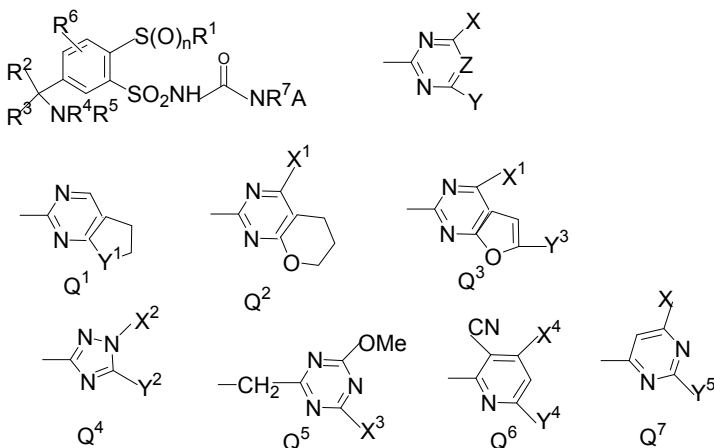
N-(3,4-Дихлорфенил)-N',N'-диметилмочевина()-диурон, кармех (94)



(94)

Применяется в качестве гербицида при посевах хлопчатника и дефолианта, сахарного тростника и также является ингибитором цветения.

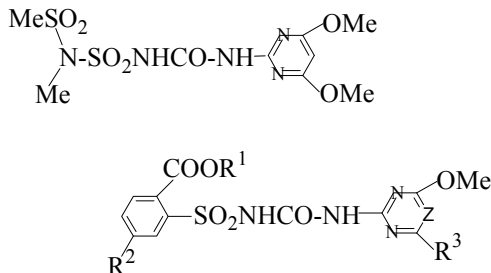
Аминофенилсульфонилмочевины, их производные активно исследуются для применения в качестве гербицидов и регуляторов роста растений (95)



(95)

$R^1 = NR^8R^9$; $R^8, R^9 = H$, алкил, алкокси, алкарбонил, алкилсульфонил; $n=0-2$; $R^2, R^3 = H$, алкил; $R^4 = H, OH, HCO$, алкокси, алкилкарбонил, алкилсульфонил; $R^5 =$ ацил или $NR^4R^5 =$ (не)замещ. гетероцикл; $W = O, S$; $R^6 = H$, алкил, алкокси, алкилтио, алкилкарбонил и др.; $R^7 = H$, алкил; $A = Q - Q^7$; $X, Y = H$, алкил, алкокси и др.; $X^1 = MeO, EtO, CF^2HO$; $Y^1 = CH_2, O$; $Z = CH_2, N$; $X^2 =$ алкил, трифторэтил; $X^3 = Me, MeO$; $X^4 = Me, MeO, EtO, MeOCH_2, Cl$; $Y^2 = MeO, EtO, SMe, SEt, Me, Et$; $Y^3 = H, Me$; $Y^4 = Me, MeO, EtO, Cl$.

Сульфонилмочевины (96) даже при очень низких концентрациях способны ингибировать ацетоллактат-синтетазу – первый специфический фермент в цепи биосинтеза изолейцина и валина, приводящего к блокированию деления клеток.

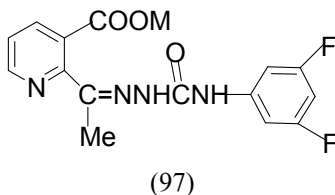


(96)

$R^1 =$ алкил, алкенил, алкинил, галогензамещенный алкокси;
 $R^2 = J, CH_2NHSO_2Me$; $R^3 = Me, MeO$; $Z = N, CH$

И различные специальные сульфонилмочевины в качестве активного ингредиента применяются в комбинации с гербицидами, такими, как флукарбазон, флоразулам, галосульфарон, метозтрион, метосулам, клопиралид, флеметсулам, флупоксан и другие.

Для контроля за ростом растений и для борьбы с сорняками предлагаются синергическая композиция, активным компонентом которой для борьбы с сорняками и /или за ростом растений является смесь ингибитора переноса ауксина формулы (97):



Me = H, катион Na или»-(гидроксиэтокси)этиламин с более чем 1 гербицидом из группы: дикамба, 2,4-Д, диметенамид, флуороксипир, клопиралид, паракват, этофумезат, хинлорак в соотношении 1:200 – 9:1. Препараты, усиливающие биологическое действие экзогенных химических веществ на растения добавляют для обработки листьев растений. В их состав входят пестициды и усиливающие экзогенное действие пестицидов соединения формулы:



$\text{R}^1, \text{R}^3, \text{R}^4 = \text{H}$, алкил, гидроксиалкил, алкенил, ацил и др. $\text{R}^2 = \text{H}$, или алкил; $p=1-5$; $q=0-9$.

Направление по синтезу новых регуляторов роста растений на основе производных мочевины, содержащих все возможные заместители различной структуры, активно разрабатывается.

Выполняется прогноз сгенерированных структур по комплексу моделей производных мочевины и выявляются группы потенциально активных нетоксичных соединений.

4 ПРОГНОЗИРОВАНИЕ РОСТРЕГУЛИРУЮЩЕЙ АКТИВНОСТИ ОРГАНИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ

Предсказание биологической активности любого органического соединения предполагает использование или создание новых научных знаний, концепций, гипотез.

Возможны два существенно различных случая, когда некое вещество обладает ростостимулирующей активностью:

1) в среде или в пище не хватает необходимого для нормального роста ингредиента (металла, кофермента, аминокислоты сахара и т.д.), который требуется для формирования жизненно важных компонент организма (фермента, структурных белков, других биополимеров или кофакторов) или для обеспечения его энергетических потребностей;

2) данный организм (или его часть) растет в нормальной среде и находится в нормальном состоянии (средняя скорость роста, стационарное состояние пролиферативного покоя и т.д.). Добавление вещества ускоряет рост или усиливает темп деления или как-либо еще интенсифицирует процессы увеличения массы, числа клеток и т.д. При этом добавленное вещество не является ни энергетическим, ни пластическим субстратом.

Ростостимулирующую активность можно дополнительно классифицировать по различным критериям: специфичности, детальному типу действия. Без общебиологических гипотез о механизме стимуляции роста и деления клеток нельзя даже сказать, реально ли понятие о ростостимулирующей активности.

По гипотезе Маленкова об управляющей роли ионного гомеостаза клетки в формировании ее поведения происходит стимуляция цепи синтезов ДНК-РНК – белок, приводящий к делению клетки в случае ее компетенции, осуществляется временным и обратимым нарушением ионного гомеостаза. Нарушение ионного гомеостаза может быть вызвано различными причинами, однако нарушение только определенной глубины и длительности может стимулировать синтезы и деление. В культуре фибропластов было показано, что разнообразные воздействия, нарушающие ионный гомеостаз (поверхностно-активные вещества, некоторые литические ферменты и т.д.), стимулируют

синтез ДНК и пролиферацию монослоя клеток. Эта гипотеза о роли ионного гомеостаза связывает ростостимулирующую активность со способностью вещества оказывать влияние на ионный гомеостаз клетки.

Таким образом, рострегулирующая активность органических веществ зависит не только от наличия биофорных групп в молекуле, но и от физико-химических свойств молекулы.

Вопросы:

1. Перечислите преимущества применения синтетических регуляторов роста растений.

2. При каких условиях в растениях от синтетических продуцентов происходит их разложение с его выделением этилена?

3. Напишите структурную формулу следующих регуляторов роста растений:

1) гидрел-бис(2-хлорэтилфосфонат) гидразиния,

2) 2-*втор*-Бутил-4,6-динитрофенол-(диносеба),

3) 2-Нитро(бром)-2-ариллиндандионы-1,3,

4) N-окись 2,6-лутидина – ивина П,

5) Акпинола,

6) (2,4,6-трис(п-карбоксифнокси)-симм-триазина калиевой соли,

7) 3-Фенил-1,2,4-тиадиазол-5-ил-тиоуксусной кислоты этил -5(4-хлорфенол)2Н-тетразол-2-илацетат.

4. Как получают регуляторы роста растений на основе высших н-алканолов с четным числом атомов углерода?

5. Каким способом получают хломекват?

6. Какова структура послевсходного гербицида - суффикс?

7. Покажите, каким способом получают регуляторы роста растений:

1) производные фенокиуксусной кислоты,

2) дикват,

3) биурет.

5 ПРАКТИЧЕСКОЕ ПРИМЕНЕНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА РАСТЕНИЙ

5.1 Применение этилена

Свойства этилена как регуляторы роста растений активно изучаются и на практике показывают все новые области и аспекты его применения на всевозможных культурах, раскрывая влияние этилена на различных уровнях развития и условиях произрастания растений. И многие физиологические изменения в «поведении» растения объясняют образованием этилена в растении в ответ на внешние воздействия.

Известно, что одно гнилое яблоко в бочке вызывает порчу всех остальных. Это наблюдение получило простое научное объяснение. В гнилом яблоке вырабатывается летучее вещество – этилен, вызывающий разрушительные изменения в соседних здоровых плодах. Это приводит к их порче, и они, в свою очередь, начинают выделять этилен, который действует на другие плоды. Таким образом, происходит цепная реакция, и в результате незначительное количество этилена производит очень большой эффект. Обычная практика хранения яблок при повышенной концентрации CO_2 основана на том, что двуокись углерода подавляет действие этилена. Он действует, начиная с концентрации 0,01 мкл/л. Угнетение деления и роста под влиянием этилена прекращается в присутствии CO_2 . Для проявления эффекта углекислого газа требуется присутствие 10% CO_2 при концентрации этилена 1 мкл/л. Этилен значительно активизирует образование корневых волосков. Кроме того, в его присутствии инициируется корнеобразование на стеблях и листьях. Для этого требуется обработка 10 мкл/л этилена в течение 1-3 дней. Широко используется в практике сельского хозяйства и способность этилена вызывать преимущественное образование женских цветков у тыквенных (Cucurbitaceae), молочайных (Euphorbiaceae), коноплевых (Cannabinaceae). Окуривание растений огурцов дымом применяется испокон веков именно в этих целях, так как СО оказывает сходный с этиленом эффект.

Регуляция листопада в умеренных широтах. Этилен регулирует явление листопада. Эта реакция настолько впечатлила

физиологов растений, что этилен иногда считают гормоном старения растений. Явление листопада – это не просто старение. Так, в тропиках отдельные листья живут 3-4 года (часто больше). Сокращение сроков жизни листа связано с защитной реакцией на механический стресс. При опадании листьев образуется очень много открытых ранок в местах прикрепления. Чтобы лист отделился без вреда для целого растения, в его основании формируется отделительный слой. Его работа практически идентична работе раневой перидермы. Место будущего повреждения закрывается пробкой, вышележащая ткань разрыхляется и становится непрочной, лист опадает. Что бы разрыхлить клеточную стенку, в нее выделяются пектиназы. При расщеплении пектина высвобождаются физиологически активные вещества – олигосахарины, которые стимулируют дальнейшее размягчение клеточных стенок. Листья, которые готовятся к листопаду, передают соединения азота и углеводы другим частям растения. Хлорофилл разрушается, и лист желтеет. В тканях накапливаются вредные вещества, которые будут удалены из растения листопадом. Таким образом, явления листопада и защиты от повреждений тесно связаны. В случае листопада в умеренных широтах мы видим опережающую физиологическую реакцию. Зимой листья повреждаются морозом, на них падает снег, вызывая усиление механической нагрузки на ветки. Растение как бы «предусматривает» будущий механический стресс и заранее освобождается от листьев. Поэтому не удивительно, что все процессы, связанные с потерей листьев в районах с холодной и снежной зимой, находятся под контролем этилена.

Формирование и созревание плодов. Начало жизни плода лежит еще в цветке, точнее в завязи. На поверхности рыльца попадают пыльцевые зерна, они начинают прорастать и механически давят на проводниковую ткань столбика, чтобы достичь семязачатков, спрятанных в глубине пестика. Естественно, что при прорастании пыльцы ткани столбика начинают выделять этилен. Разные части цветка по-разному отвечают на сигнал этилена. Так, все органы, привлекавшие насекомых-опылителей, либо отмирают, либо меняют окраску. В считанные часы после опыления лепестки ипоеи теряют тургор и увядают. У листоч-

ков околоцветника лилии в основании активизируется отделительный слой, и они опадают (сравните с явлением листопада). У медуницы меняется pH (кислотность) вакуолярного сока и цветки из розовых превращаются в синие. У белокрыльника (*Calla palustris*) этилен вызывает изменение цвета покрывала соцветия с белого на зеленый. В дальнейшем растение использует покрывало как дополнительный источник фотоассимилятов для развивающихся плодов. (Заметим, что в одних случаях этилен вызывает разрушение хлорофилла, пожелтение и опадание листьев, тогда как в других способствует усилению фотосинтеза). Тычинки при действии этилена увядают, а завязи начинают активно расти, привлекая новые питательные вещества. Особенно важен этилен на последнем этапе созревания сочных плодов. Здесь «играют» практически все рассмотренные эффекты. Плод останавливается в росте (как и проросток наткнувшийся на препятствие), клетки плода начинают выделять в апопласт пектиназы – плоды становятся мягкими. Кроме того, образуются физиологически активные фрагменты пектина – олигосахарины. В ножках плодов активизируется отделительный слой и образуется раневая перидерма (как при листопаде), меняется pH – плоды становятся менее кислыми, а так же меняется их окраска с зеленой на более желтую или красную (как у лепестков некоторых растений). Заметим, что раньше других созревают и опадают поврежденные плоды. Механический стресс вызывают птицы, личинки насекомых или фитопатогенные грибы. Как в случае листьев, растение стремится отбросить некачественный плод, чтобы остальные плоды оказались по возможности здоровыми.

Созревание плодов под действием этилена – это такая же упреждающая физиологическая реакция, как листопад. Сочные плоды распространяются птицами и млекопитающими, которые повреждают плоды при поедании, и растение заранее продуцирует этилен. Свойство ускорять созревание плодов было обнаружено у этилена давно, еще в 20-е годы, и с тех пор его широко используют. При транспортировке важно, чтобы плоды оставались прочными и зелеными. Для этого их перевозят в проветриваемой таре, оберегая плоды от механических повреждений, вызывающих синтез этилена. Кроме того, биосинтез эти-

лена замедляется при пониженной температуре и при высокой концентрации углекислоты в воздухе. В принципе *можно было бы применять и ингибиторы биосинтеза этилена*, если бы не их токсичность для человека. Единственное место применения ингибиторов – хранение срезанных цветов. В Голландии цветы ставят не в обычную воду, а в специальный раствор, который, помимо минеральных солей, продуктов фотосинтеза и антисептиков, содержит ингибиторы синтеза этилена. С помощью таких добавок торговцам удастся сохранять букеты свежими в течение многих дней. Чтобы этилен не образовывался в плодах, *получают мутанты с нарушенным биосинтезом этилена*. Уже получены сорта томатов, созданные на основе таких мутантов. Эти томаты можно очень долго хранить и перевозить на далекие расстояния. Незадолго до продажи их обрабатывают этиленом и плоды быстро созревают. Однако такая технология заметно снижает вкусовые качества плодов. В северных районах страны за короткий вегетационный период у многих культур плоды не успевают вызревать до полной зрелости. Еще в 20-х годах нашего столетия этилен был испытан в качестве вещества, ускоряющего созревание. Его ценность в том, что это естественный фактор созревания, ведь растения сами на стадии созревания плодов продуцируют этилен. Закончившие рост, но еще зеленые плоды, помещали в герметические камеры при температуре 20-22°C. В эти камеры периодически подается этилен из расчета 0,2-1 литр на 1 м³. Конкретное количество этилена зависит от вида плодов. В этих условиях помидоры созревают за 5-6 суток (вместо 10-12), лимоны и апельсины – за 4-5 суток (вместо 20-25).

Биотический стресс. Самый распространенный из механических стрессов вызывают травоядные животные. В ответ на обработку этиленом в листьях многих растений начинается синтез веществ, препятствующих поеданию биомассы. На Африканском континенте люди решили приручить антилоп, поскольку они более приспособлены к местным условиям, чем европейский скот. Для этого построили загоны вокруг зарослей акации (природный корм антилоп). Однако животные стали погибать в загонах, хотя корма явно хватало. Оказалось, что антилопы гибнут от отравления. Анализ химического состава

листьев акации в загоне показал, что они богаты полимерными фенольными соединениями – таннинами. Таннины ядовиты для антилоп. Акации в естественном месте обитания содержат мало таннинов. Выяснилось, что *образование таннинов можно вызвать этиленом*. Антилопы повреждают акации, при этом деревья выделяют этилен, а затем происходит синтез ядовитых веществ. Интересно, что этиленовый сигнал передается по воздуху (это и не удивительно – этилен – газообразное вещество). У акаций, которые росли рядом с загонем, также повышалась концентрация этилена «на всякий случай»: если соседнее растение повреждено, нужно о себе позаботиться заранее. В природе антилопы часто перемещаются от заросли к заросли, когда таннины накапливаются, антилопы уже пасутся на другом месте.

Этилен как гормон механического стресса. Механические повреждения могут быть вызваны самыми различными причинами. Так растение может оказаться сломленным ветром. Растение должно точно знать, что механическое повреждение – это не специальное нападение извне. Именно для этих целей под действием этилена клетки выбрасывают в окружающую среду ферменты – хитиназу и β -глюканазу. Казалось бы, полное разрушение хитина может спасти растение от нападения. К сожалению, хитиназы вырабатывается очень мало. Перечисленные ферменты образуют олигомерные водорастворимые фрагменты хитина и гликана. Эти фрагменты воспринимаются клеткой как сигнал опасности. Тогда начинается второй этап ответа на повреждение. Если хитиназа и β -глюканаза не обнаруживают в зоне повреждения грибов, то токсичные вещества перестают вырабатываться (растение экономит силы). В случае инфекции самый сильный ответ – реакция сверхчувствительности. Пораженная клетка «отключает» систему защиты от активных форм кислорода, образуется очень много перекисей, супероксид-анионов и других свободных радикалов, в результате чего клетка гибнет. Но вместе с ней гибнет и попавший в растение паразит. В развитии реакции сверхчувствительность важную роль играют салициловая и жасминовая кислоты, которые синтезируются, в том числе и при действии этилена. *Под действием механического стресса растения вырабатывают этилен*. Этилен вызывает синтез ингибиторов протеиназ, эти

вещества попадают в желудок теплокровных или насекомых и вызывают сильные нарушения пищеварения. Под действием этилена растения могут вырабатывать фитогемагглютины. Это название вещества получили за свойство склеивать эритроциты крови. При поедании биомассы фитогемагглютины попадают в желудок и кишечник, а оттуда всасываются в кровь. Эритроциты склеиваются, образуются тромбы и происходит закупорка кровеносных сосудов. В высокой дозе фитогемагглютины смертельны. Выделение этилена тесно связано с механическим воздействием на клетки растений. Когда на пути проростка появляется механическое препятствие (камень), проросток выделяет больше этилена, рост в длину приостанавливается и начинается утолщение. Проросток стремится преодолеть препятствие, усилив давление. Если это удалось, концентрация этилена падает и рост в длину восстанавливается. Но если препятствие слишком крупное, то продукция этилена еще больше усиливается. Проросток отклоняется от вертикали и погибает камешек.

Этилен и прикосновение. Вплоть до 1991 года у физиологов растений были достаточно отрывочные представления о том, как именно растения чувствуют прикосновение. Методом вычитания с-ДНК-библиотек было установлено, что опрыскивание растений *Arabidopsis thaliana* водой вызывает синтез новых матричных РНК – через 10-15 минут их уровень поднялся в сотни раз. Опрыскивание является комплексным фактором: изменяется влажность воздуха, создается тень от водяных паров, и, наконец, листья подвергаются механической нагрузке. Каждый из факторов был исследован по отдельности. Выяснилось, что влажность не играет никакой роли, но если растение потереть стеклянной палочкой, оно почувствует это и через 10-15 минут ответит экспрессией новых м-РНК. Обнаруженные гены были обозначены как ТСН1, ТСН2, ТСН3, ТСН4, ТСН5 (от английского touch – прикосновение). Если, не прикасаясь к растению, внезапно накрыть его черным колпаком, то в нем также повышается уровень ТСН-матриц. Создание достаточно мощных звуковых эффектов не привело к желаемому результату: матричные РНК ТСН в составе клеток не появились. За что же отвечают гены, продукты которых появляются в клетках при прикосновении? Они оказались очень похожи на

известные кальций-связывающие белки – кальмодулины. Эти белки вместе с Ca^{2+} активизируют работу цитоскелета и способствуют переходу из золя в гель многих структур в растительной клетке. Растения, которые часто беспокоили стеклянкой палочкой, заметно отстают в росте от тех, к которым не прикасались, однако оказываются механически более прочными, закаленными. Белковый продукт гена ТСН 4 оказался ксилан-глюкан-эндотрансгликозилазой. Синтез этого белка можно вызвать также брассиностероидами. Те же эффекты можно вызвать добавлением этилена. При этом также происходит синтез Са-связывающих ТСН-белков.

Этилен и заживление ран растений. Многие растения образуют млечники, которые содержат латекс (натуральный каучук). Однако каучук не «застывает» внутри млечников (как и не сворачивается кровь в сосудах). Но стоит растение повредить, на поверхность выступает латекс, который быстро твердеет и закупоривает место повреждения. Латекс склеивает споры грибов и бактерий, застывает в ротовом аппарате насекомых или приклеивает их к капельке выступившего каучука. О том, что заставляет латекс быстро твердеть при повреждении растения, долгое время ничего не знали бы, если бы не запросы сельского хозяйства. На плантациях гевеи затверждение латекса – вредный процесс: приходится заново делать насечки на стволах деревьев, подставлять сосуды для сбора каучука в новые места, что создает массу лишней работы. Оказалось, что латекс застывает под действием этилена. Важную роль при этом играет минорный белок латекса – гевеин. С застыванием латекса можно до некоторой степени бороться, обрабатывая растения ингибиторами синтеза этилена. (Наиболее известный ингибитор – ионы серебра, но есть и более дешевые). Под действием этилена происходит локальный «листопад» – поврежденный лист опадает на землю вместе с вредителем. Шансов вновь добраться до кроны у вредителей меньше. Защитный «листопад» наблюдается, например, у роз при нападении паутинного клеща.

На Кубе ананасы поливали карбидной водой. Карбид кальция при взаимодействии с водой дает ацетилен, микрофлора почвы восстанавливает его до этилена, что и нужно для

цветения ананасов. Для ускорения цветения растений семейства бромелиевых (Bromeliaceae), к которым относятся ананасы, манго и др. Для активации цветения проводят 6-часовую обработку этиленом (1600 мкл/л). Но в современном сельском хозяйстве эти методы практически не применяют. Существуют химические агенты (например, этрел), которые сами разрушаются в организме растения с образованием этилена.

5.2. Применение этрела

Недостаток этилена – его летучесть. Использование этрела позволяет избежать неудобства, связанные с применением этилена. Недозрелые плоды помещают на 0,5-10 минут в раствор этрела (0,25-4 г/л), затем плоды выдерживают несколько дней в теплом помещении. Этрел, попадая в растительные ткани, высвобождает связанный этилен, и в результате получается такой же эффект, как и при обработке плодов в камере с этиленом. Можно опрыскивать раствором этрела плоды и прямо на деревьях – это также сопровождается ускорением созревания. Концентрация этрела в растворе для опрыскивания 0,25-0,5 г/л. Опрыскивание проводят примерно за 2 недели до начала уборки. Еще в большей степени ускоряет созревание добавка к этрелу препарата 1-НУК. Применяют этрел и для обработки хлопчатника с целью его дефолиации (обезлиствливания), что также существенно облегчает машинный сбор хлопка. Одновременно ускоряется дозревание и раскрытие коробочек. Этот мягкий способ дефолиации применяют и других случаях, когда необходимо избавиться от листвы: перед укрытием кустов на зиму, для длительной транспортировки саженцев древесных и кустарниковых пород и т.д.

Использование этрела для воздействия на дифференциацию пола. Для повышения урожая огурцов в теплицах издавна применяют окуривание дымом. Этот прием резко повышает количество женских цветков на растениях. Обработка этрелом позволяет проводить этот прием не только в теплицах, но и в открытом грунте. Опрыскивание растений раствором этрела (125 – 500 мг/л) в фазу 1 – 5 листьев может привести к образованию только женских цветков. Это значительно повышает

урожайность, отпадает необходимость удаления мужских цветков вручную, появляется возможность машинной уборки.

5.3. Применение цитокинина

Клональное размножение, когда в стерильных условиях на питательной среде под действием цитокинина на одной изолированной стеблевой почке образуются десятки новых. Это позволяет размножать ценные сорта без изменения их генотипа. Цитокинин сдвигает процесс в сторону формирования женских цветков. Вместе с АБК цитокинин участвует в клубнеобразовании.

Опрыскивание раствором цитокинина индуцирует развитие боковых стеблей у растений, что находит применение в плодководстве и цветоводстве.

Цитокинин способствует прерыванию покоя, стимулирует прорастание семян, активизирует синтез белка в срезанных листьях и задерживает их старение, усиливает транспирацию срезанных листьев, регулирует передвижение в растениях веществ, оказывает защитное действие против неблагоприятных факторов.

Использование цитокинина паразитами растений.

Паразиты растений самого различного происхождения в ходе эволюции приспособились использовать цитокинин для получения для получения питательных веществ из растительных организмов. Паразитические организмы синтезируют цитокинин, обогащают ими зараженные клетки и тем самым обеспечивают приток его к месту своего развития. Осуществляют синтез цитокинина бактерии *Corynebacterium facians* *Agrobacterium tumefaciens*. Происходит изменение в составе жирных кислот в липидах мембран стареющих листьев.

5.4 Применение синтетических регуляторов роста растений

Для корнеобразования и размножения растений. Ускорение корнеобразования при черенковании для вегетативного размножения растений является одной из старых областей применения регуляторов роста растений. Обычные методы вегетативного размножения не могут удовлетворить потребность в

посадочном материале, кроме того, черенкование многих древесных и кустарниковых пород совсем не удается или дает очень небольшой процент приживаемости. За последние годы накоплено огромное количество информации, посвященной влиянию различных химических соединений на корнеобразование. Анализ этой информации позволил отобрать 55 соединений, обладающих данным видом активности, в том числе производные β -индолилуксусной, бензтиазолуксусной, феноксиуксусной, нафтилуксусной, фумаровой, индолил-3-пировиноградной кислот.

Установлено, что регуляторы роста такие как гетероауксин-бета-индолилуксусная (ИУК), бета-индолилмасляная (ИМК), альфа-нафтилуксусная (НУК) и 2,4-дихлорфеноксиуксусная (2,4Д) кислоты эффективно повышают процент укоренившихся черенков. Чаще всего употребляют следующие концентрации этих веществ: гетероауксин – от 0,005% до 0,02%; ИМК, НУК – 0,002 – 0,01%; 2,4Д – 0,0001-0,0005%.

ИМК считается наилучшим и наиболее широко применяемым для этой цели соединением, так как сравнительно медленно разлагается в растении ферментными системами и очень медленно передвигается по растению, большей частью локализуется вблизи места нанесения. ИМК эффективна на розе, чае, спаржевой фасоли, родендроне, виноградной лозе, бугенвиллии, гардении, жасмине, баклажане, гибискусе, яблоне, персике, сливе, рожковом дереве, тополе, каучуковом дереве, туе, эвкалипте, йемане, тюльпановом дереве.

НУК – высокоактивный ауксин, но и более токсичный, чем ИМК.

Существуют три основных способа обработки стеблевых черенков:

1) быстрое погружение, 2) длительное замачивание и 3) опудривание. При обработке первым способом базальные концы черенков погружают на несколько секунд в концентрированный спиртовый раствор регулятора роста (до 10 г/л). При продолжительном замачивании базальные концы черенков выдерживают в разбавленных растворах (от 10 до 500 мг/л) до 24 часов. При опудривании черенки обрабатывают регулятором роста с

наполнителем – глиной или тальком в концентрации активного вещества от 500 до 1000 мг/кг инертного наполнителя.

Показано, что использование гербицидов бурацил в дозе 1 кг/га и девринола в дозе 3 гк/га эффективно стимулирует рост саженцев. Применение этих же гербицидов в более высокой дозе бурацил – 2 кг/га и девринол – 5 кг/га замедляет рост саженцев.

Дополнительные затраты, связанные с применением регуляторов роста растений при пересадке сводятся к стоимости этих веществ. 1 г регулятора роста можно обработать 5000 штук 1-2-летних сеянцев, 10 штук 5-10-летних саженцев или два взрослых дерева, пересаживаемых с комом земли.

Процесс размножения луковиц тюльпана под действием цитокининовых препаратов цитодеф-к и альтица происходит в 1,3-1,4 раза эффективнее, чем п-аминобензойная кислота.

Получение бессемянных плодов. Существуют растения, склонные к образованию бессемянных, так называемых партенокарпических плодов некоторых сортов яблонь, груш, винограда, бананов, японской хурмы, баклажан и т.д. В бессемянных плодах регуляторов еще больше, чем в плодах с семенами. Высокое содержание ауксинов обуславливает возможность развития завязей и образования плодов без оплодотворения. При обработке инжира 0,0025%-0,001% раствором гиббериллина почти все плоды оказались партенокарпическими.

Применяя регулятор роста путем введения их в ткани завязи, можно получить партенокарпические плоды у таких растений, как баклажаны, стручковый перец, томаты, огурцы, инжир, даже арбузы. Для этого в самом начале цветения до наступления массового оплодотворения цветки опрыскиваются раствором регулятора роста, следствием этого является завязывание плодов без оплодотворения. Такие плоды обычно бывают более высокого качества, с сочной мясистой мякотью.

Получение партенокарпических плодов имеет большое хозяйственное значение. Семена многих плодов при переработке не используются и идут в отброс и мешают технологическому процессу. Применение регулятора роста с целью получения партенокарпических плодов помогает добиться устойчивых

урожаев, несмотря на неблагоприятные условия опыления и завязывания плодов.

Завязывание и развитие плодов. Для тех культур, у которых фактором, ограничивающим урожай, является способность к завязыванию, увеличение числа завязывавшихся плодов приводит к повышению урожайности. Чрезмерное образование завязей для других культур требует разработки эффективных методов прореживания. Применение регуляторов роста для контроля числа завязей является эффективным методом при производстве многих сельскохозяйственных культур.

Стимуляция плодообразования. В основе плодообразования, как правило, лежит оплодотворение и формирование семян. Нарушение репродуктивного процесса приводит к снижению количества образовавшихся плодов, к снижению урожая. Опрыскивание цитрусовых в период их цветения и завязывания плодов раствором гиббериллина в концентрации 0,025-0,1% способствует увеличению числа завязавшихся плодов и улучшения их качества и увеличению урожая – 100-150%. Трехкратная обработка яблони 0,01% раствором гиббериллина привела к ускорению созревания плодов. Увеличение числа плодов груш наблюдалось при опрыскивании цветков и завязей. Кроме того, обработка гиббериллином приводит к завязыванию плодов у тех видов, которые не реагируют на другие вещества. И для которых характерно завязывание плодов под действием гормонов.

Опрыскивание растений винограда гибберелловой кислотой после цветения приводит к увеличению числа завязавшихся плодов и снижению кислотности ягод. При обработке растений во время цветения завязываемость не улучшалась. Применение определенных регуляторов роста зависит от сорта. Также для увеличения числа завязей у винограда применяют даминозид, хлормекват, цитокинины. Хлормекват, даминозид и гибберелловую кислоту применяют также для завязывания плодов груши, яблони.

Использование регулятора роста для управления процессом плодообразования показало хорошие результаты на томатах. Установлено, что 2,4,5-трихлорфеноксиуксусная (2,4,5-Т), 2,4-дихлорфеноксиуксусная, и бета-нафтилуксусная кислоты

повышают плодообразование томатов). 2,4- Дихлорфеноксиуксусная кислота обладает высокой эффективностью и употребляется в сравнительно низкой концентрации – 0,0005-0,001%, а (2,4,5-Т) в концентрации 0,0025-0,005%, бета-нафтилуксусная кислота не столь эффективна и ее применяют в концентрации 0,015%-ном растворе.

4-Хлорфенокси-, 2-нафтоксиуксусные кислоты особенно эффективны на культурах с многосеменными плодами, таких, как томат, баклажан и инжир.

Кроме снижения опадания цветков и увеличения количества завязавшихся плодов, применение регуляторов роста ускоряет рост и созревание плодов томата. Под влиянием обработки регуляторами роста плоды томатов становятся более крупными, повышаются их пищевые и вкусовые качества, увеличивается содержание сахаров и витамина С. Они менее водянисты, содержат больше сухого вещества. Увеличение урожая происходит вследствие того, что под воздействием обработки в растениях резко повышается активность окислительных ферментов, повышающих интенсивность дыхания, происходит усиление притока питательных веществ и воды к обработанным завязям.

Прорастание и покой. На практике возникает необходимость продления покоя растений и выведение их из этого состояния: ранняя выгонка цветов, получения двух урожаев картофеля... Покой вызван внутренними факторами – повышением содержания в тканях ингибиторов роста. В конце зимы задолго до распускания наступает вынужденный покой, связанный со все еще продолжающимися холодами, хотя растение уже готово к росту. Для выведения растений из состояния покоя и его продления успешно применяют регуляторы роста. Во многих случаях прорастание семян может быть ускорено или подавлено с помощью природных регуляторов роста. Из природных фитогормонов гибберелловая кислота является наиболее мощным стимулятором роста: нарушает покой семян персика, дикой горчицы, двурядки стеновой, овсюга, апельсина, сельдерея, сорго, хлопчатника, бобов, гороха, салата, китайской капусты, огурца, тыквенных. Под влиянием гиббериллина происходит увеличение числа завязавшихся плодов у томатов, ускоряется их созревание, при этом важно, чтобы концентрация

урожая не превышала 0,005%, иначе могут возникнуть уродливые плоды. С другой стороны, как только гиббериллин в растениях накапливается в больших количествах, проявляется его способность прерывать покой клубня картофеля. Цитокинины и этилен также стимулируют прорастание, но у значительно меньшего числа видов. Ауксины еще менее эффективны в своей способности стимулировать прорастание. Продукт метаболизма грибов – фузикокцин также является мощным стимулятором прорастания.

Для ранней выгонка цветов – гиацинтов, тюльпанов, ландышей, сирени, азалии, гладиолусов применяют, кроме воздействия повышенных температур, дополнительного освещения, и такие вещества, как этиленхлоргидрин, тиомочевина, бромистый этилен, дихлорэтилен. Для получения двух урожаев картофеля за один вегетационный период с помощью выведения из состояния покоя клубней картофеля сразу же после уборки урожая применяют обработку их 1- 2% раствором тиомочевины. Но тиомочевина не столь эффективна, а этиленхлоргидрин токсичен. Значительно лучшие результаты получены при применении гиббериллина, наибольшее увеличение урожая наблюдается у трудно прорастающих сортов картофеля в три и более раза. Ускорение прорастания свежесобранных клубней картофеля проводится в широких масштабах во Франции, Голландии, Южной Америке и других странах.

Такие ингибиторы, как абсцизовая кислота, задерживают прорастание у большинства видов. В случаях длительного хранения картофеля и овощей необходимо продлить период покоя.

Регуляторы роста, проникая в периферийные слои клубня, оказывают тормозящее действие, скопясь в достаточном количестве в меристемных тканях почек, присутствие в крахмальных тканях клубня незначительно. Альфа-нафтилуксусная кислота для обработки продовольственного картофеля опыливается дустом, содержащим 1,7-3,5% препарата. Инертным наполнителем обычно является тальк или растертая глина. При такой обработке на 1 т картофеля требуется 50-100 г этого препарата. Ингибиторами в поддержании состояния покоя

картофеля, лука, редиса являются также гидразид малеиновой кислоты.

Синтетические ретарданты – хлормекват (ССС), даминозид (В-9) и фосфон-Д, подавляют прорастание семян салата.

После обработки листы деревьев яблони и груши, персика водным раствором альфа-нафтилуксусной кислоты произошла задержка сроков их цветения от 5 до 10 дней. В этом случае используется способность регуляторов роста растений в зависимости от концентрации проявлять не только стимулирующее, но и тормозящее действие. Это тормозящее действие регуляторов роста способствует повышению урожая хлопка, табака, редиса.

Регуляция цветения. Умение управлять цветением является залогом экономической эффективности производства фруктово-ягодных культур. Ускорению фазы цветения способствует этилен, ацетилен, ауксины, β -оксиэтилгидразин, галозтанфосфоновые кислоты. Предполагается, что способностью стимулировать цветение обладают этиленпродуценты или его аналоги, или вещества, которые вызывают у растений выделение дополнительных количеств этилена (НУК и 2,4-Д). Этефон в дозе 1,1-2,2 кг/га вызывает полное цветение.

Инициаторами образования цветков, стимулирования образования бутонов являются алифатические кислоты $C_{16} - C_{24}$, содержащие оксо-, гидроксид- и/или гидропероксид-группы в форме α - или γ - кетона, а также 0-6 двойных связей: 9-гидроксид-10-оксо-12(Z)-15(Z)-октадекадиеновая кислота (Фактор-С), 2-оксо-13-гидроксид-9(Z)-15(Z)-октадекадиеновая кислота, 10-оксо-13-гидроксид-11(E)-15-(Z)-октадекадиеновая кислота, 9-гидроксид-12-оксо-10-(E)-15-(Z)-октадекадиеновая кислота, 9-гидропероксид-10-оксо-13-гидроксид-11(E)-15-(Z)-октадекадиеновая кислота, 9-гидропероксид-10(E)-12(Z)-15(Z)-октадекатриеновая кислота и 13-гидропероксид-9-(Z), 11(E), 15(Z)-октадекатриеновая кислота.

Вегетативная фаза развития почек, предшествующая инициации цветения, является критической, так как определяет число цветков. Химические вещества, задерживающие раскрытие почек, способствуют снижению повреждений у древесных при весенних заморозках.

Осенние опрыскивания гибберелловой кислотой задерживали цветение у винограда, косточковых и миндаля; даминозидом-2,2-диметилгидразидом янтарной кислоты тормозили цветение у груши, яблони и винограда.

Обработка цитрусовых гибберелловой кислотой во время дифференциации цветков снижает их число на единицу площади, но увеличивает число облиственных соцветий и процент заложения плодов. Осеннее опрыскивание розы Монтезумы гибберелловой кислотой приводило к увеличению весной числа цветков, а также длины. Толщины и сырой массы цветоносов.

Первым химическим соединением, используемым в промышленных масштабах, был гидразид малеиновой кислоты (ГМК), который подавлял цветение в лучшем у 60% растений. Затем в практику были введены монурон – 3-(п-хлорфенил) 1,1-диметилмочевина – Telvar, Monurex и диурон-3(3,4-дихлорфенил)-1,1-диметилмочевина – Karmex, Kvolar, Urox, Dynex. При надлежащем способе обработки как первое, так и второе вещество в дозе 4,5 кг/га полностью контролируют цветение. Дикват – 6,7-дигидропиридо(1,2-а: 2',1'-с)пиразидиний дибромистый-Reglon, Reglox, Dexstron, в низкой концентрации 0,14 кг активного вещества на га, более активен, чем монурон.

Цветение многих однолетних овощных культур, таких, как салат, редис, горчица и укроп, которое обычно происходит только в условиях длинного дня, можно ускорить обработкой гиббереллинами. После аналогичной обработки цветут и многие двулетние овощные культуры: морковь, свекла и капуста, которые в норме переходят к цветению только после воздействия низких температур.

С целью улучшения цветения, роста побегов и внешнего вида листьев у орхидных растений проводят обработку их корневой системы водным раствором, содержащим метанол совместно с удобрениями.

Гаметоциды. Для предотвращения нежелательного опыления важна цитоплазматическая мужская стерильность. Использование химических гаметоцидов могло бы дать больше преимуществ, чем применение цитоплазматической мужской стерильности. Наиболее важными из этих преимуществ являются следующие:

а) мужскую стерильность можно было бы вызвать по желанию;

б) не пришлось бы надеяться только на цитоплазму с мужской стерильностью, использование которой чревато опасными последствиями. Эти и другие преимущества и потенциальные возможности послужили толчком к широкому изучению гаметоцидов в ряде стран.

Различная реакция растений, приводящая к образованию мужских и женских цветков в соответствии с используемым регулятором роста, и различная чувствительность к этим веществам уже заложившихся мужских и женских цветков привели к поиску соединений, вызывающих абортацию мужских структур. Нейлор один из первых использовал гидразид малеиновой кислоты для индукции мужской стерильности у растений кукурузы. Такая обработка заменяет ручное удаление мужских соцветий, необходимых для производства гибридных семян кукурузы.

Этот метод был распространен на тыквенные, пасленовые. В исследованиях на зерновых было показано, что этефон вызывает у них мужскую стерильность, так же, как и у сопутствующих им сорняков: амброзии высокой, ширицы, мари белой, куриного проса и росички кровяной.

Использование химических гаметоцидов представляется перспективным, так как предотвращает опасность снижения устойчивости к заболеваниям, как при использовании цитоплазмы с мужской стерильностью. Наиболее изученными гаметоцидами растений являются: этефон (этрел), RH-531- 1-(п-хлорфенил)-1,2-дигидро-4,6-диметил-2-оксоникотиновая кислоты натриевая соль, DPX3778-3-(п-хлорфенил)-6-метокси-*сис*-триазин-2,4-(1H,3H)-дион, триэтаноламинная соль; 2-хлор-4-холинкарбоновая кислота, 2,4,-дихлор-5-фторфеноксиуксусная кислота, Mendok (FW 450) – 2,3-дихлор-2-метилпропионовой кислоты натриевая соль, ГМК – гидразид малеиновой кислоты, N-(мфторбензил) фталимид, 4-фтор-2,6-дихлофеноксиуксусная кислота, 1-метил-3-карбокси-4,6-диметилпирид-2-он, ГА₃-гибберелловая кислота, ТИБК – 2,3,5-трийодбензойная кислота. Все эти соединения являются в основном производными галогенсодержащих кислот.

Изменение проявление пола. Способность управлять проявлением пола имеет практическое значение для увеличения образования семян и повышения урожая, играет важную роль в селекции. Регуляторы роста, такие, как ауксины, этефон вызывают у корншона, семейства тыквенных растений сдвиг в проявлении пола в женскую сторону, а обработка гиббериллином у некоторых растений индуцирует образование женских цветков.

Физиологической основой проявления пола у тыквенных является соотношение в них ауксинов и гиббериллинов.

Стимуляция созревания пыльцы. Углеводные производные (моно- или олигосахариды) в концентрации 1-20% (по весу) в составе различных препаратов, содержащих сульфаты магния марганца, цинка, «Твин-80» применяются в на стадии цветения плодовых деревьев.

Для ускорения созревания плодов на растении и в хранилище применяют в качестве регуляторов роста: альфа-нафтилуксусную, 2,4,5 – трихлорфеноксиксусная, 2,4,5 – трихлорфенокси –альфа-пропионовую кислоты, этилен. На фоне различных методов стимулирования созревания плодов этилен оказывается наиболее приемлимым, так как под его воздействием биохимические превращения в организме нарушаются незначительно и плоды сохраняют присущие им качества. Этилен получают путем контактного расщепления спирта при температуре 450°C в присутствии катализатора шамотной глины: из одного литра 96% спирта получают 350 л этилена. Это количество достаточно для дозревания 5 тонн томатов или около 10 тонн цитрусовых. Обработка этиленом способствует значительному ускорению созреванию плодов: томаты созревают за 5-6 дней вместо 10-12 без применения этилена; цитрусовые за 4-5 дней вместо 20-25; хурма – за 2-3 дня вместо 20-30.

Использование регуляторов роста растений для контроля процесса старения способствует сохранению товарного вида плодов. Считается, что сигналом старения служит образование гормоноподобного вещества, которое передвигается из плодов в листья и другие вегетативные органы и запускает в них процесс старения. Абсцизовая кислота ускоряет старение, цитокинины задерживают старение. Но у некоторых видов, например у

апельсинов, старение можно задержать обработкой ауксинами или гиббереллинами, 2.4-Д. Даминозид и циклогексимид увеличивают продолжительность стояния срезанных цветов.

В конечном итоге, применение регуляторов роста для выше-названных целей способствует повышению урожая. При опрыскивании так называемых зеленых культур: сельдерея петрушки, укропа 0,005-0,01% раствором гиббериллина урожай зеленой массы и корнеплодов повышается в полтора-два раза. Обработка 0,01-0,02% гиббериллином в осенний период чайных кустов приводит к увеличению урожая листа почти в два раза.

Опадение. Опадение – это результат комплексного воздействия факторов внешней среды, гормонов и физиологического состояния растений. Воздействие на ферменты: пектиназу и целлюлазу, необходимые для растворения срединной пластинки и ослабления первичных клеточных стенок, по-видимому приводит к опадению. Ауксины, этилен и абсцизовая кислота могут участвовать в этом процессе и контролировать его, а другие вещества, оказывая влияние на гормоны, косвенно способствуют опадению. Регуляция опадения (отделения или сбрасывания частей или органов растений, таких, как листья, плоды или стебли, с родительского растения чрезвычайно важна в сельском хозяйстве.

Дефолиация – сбрасывание листьев без их подсушивания с помощью регуляторов роста, особенно, широко применяется в хлопководстве для эффективной работы хлопкоуборочных машин.

В качестве средств для удаления листьев хлопчатника предлагаются средства в состав, которых входят: тидиазурон или смесь тидиазулона и диулона, а также цикланилид, смесь цикланилида и этефона, флутиацетметил, пирафлуфенэтил и /или карфентразонэтил. Рекомендуются дозы: тиазурон 80г/га, цикланилид 160 г/га.

Бутифос является наиболее эффективным, вызывает опадение листьев на 75-80% и интенсивно применялся долгое время. Однако бутифос является высокотоксичным соединением: поражает центральную нервную и эндокринную системы, печень, почки, кишечник. Применение этого дефолианта требует осторожности. В целях предотвращения загрязнения Узбекистан

ввел ограничение на применение бутифоса в санитарно-защитной зоне вокруг населенных пунктов, животноводческих ферм, хозяйственных водоемов, запретил применять авиаметоды.

В вещества, облегчающие уборку, обычно вводят добавки, повышающие их эффективность: поверхностно-активные вещества, обволакиватели, прилипатели, смачивающие вещества, добавки.

У древесных культур, образовавших много завязей, иногда желательно проредить их с помощью веществ, вызывающих опадение для увеличения размера оставшихся плодов и улучшения их качества. При этом важно, чтоб оставшиеся плоды дозрели. Однако при уборке многих культур, особенно цитрусовых выгодно вызвать одновременное опадение плодов для снижения потребности дорогостоящего ручного труда. Известно, много веществ, влияющих на опадение амид 3-хлорфеноксиуксусной кислоты, нафтилуксусная кислота, N-1-нафтилфталева кислота, β -хлорэтилметил-бис-бензилоксисилан, 1,1,5,5-тетраметил-3,3-диметиламинодитиобиурет, 3-хлоризопропил-N-фенилкарбамат.

Наиболее активным при уборке маслин оказался этефон, который вызывал опадение маслин без стимуляции опадения листьев, а на косточковые и персик оказывает фитотоксическое действие. Одновременное применение гибберелловой кислоты устраняет нежелательные эффекты этефона или значительно их уменьшает. Более удачные результаты по прореживанию при обработке этефоном, НУК и 2,4,5-Т были получены на сливе и вишне. Удаление избытка плодов с яблонь – важный агротехнический прием, способствующий уменьшению периодичности плодоношения, улучшению качества плодов и их окраски. Первоначально для этих целей использовали сульфаты меди и цинка, полисульфиды кальция или натрия и нефтяные эмульсии, 4,6-динитроортокрезол (ДНОК), НУК, 1-нафтилкарбамат – карбарил (Сивин). Для прореживания яблони наиболее широко применяются: этефон, НУК, нафтилацетамид (амНУК, NAD), 1-нафтил-N-метилкарбамат (карбарил), ДНОК, β -хлорэтилметил-бис-бензилоксисилан (CGA 15281).

Десикация. Для практических целей десикацию применяют при механизированной уборке хлопчатника, быстрого

созревания семян бобовых, подсолнечника, для уменьшения надземной части картофеля, одновременно происходит и десикация сорняков. Десикацию можно с успехом применять ко многим культурам: ржи, ячменя, риса, созревание которых происходит не одновременно или затруднительна механизированная уборка.

Для предуборочного подсушивания листьев – десикации используются дефолианты в концентрациях достаточно высоких, чтобы убить клетки вегетирующих частей растений.

Дефолианты, вещества и препараты, вызывающие опадение листьев у растений, обладающих от природы листопадными свойствами: бутифос, этефон, N-(1,2,3-тиадиазолил-5)-N'-фенилмочевина (тиадиазоурон, дропп). Состав на основе дроппа содержит в качестве синергиста N-(1,2,4-тиадиазолил-4)-N'-фенилмочевину или натриевую соль N-(1,2,4-тиадиазолил-4)-N'-фенилмочевины при массовом соотношении 1:2,5- 40. Дефолирующий эффект – 85-97% у этого состава достигается при дозе 0,7-2,0 кг/га. При использовании смеси дроппа с бутилкаптаксом доза препарата составляет 2,86 кг/га (действующему веществу). Выход дроппа в предложенном препарате 0,05- 0,2 кг/га, что в 1,5- 7 раз ниже дозы, в которой дропп применяется без синергиста. Такой состав менее токсичен для теплокровных, чем препарат дроппа с бутилкаптаксом.

Бутилкаптакс, Na-соль 3,6-эндоксогексагидрофталевой кислоты (эндотал), 4-тиоцианато-N, N-диметиланилин, Дропп – в высоких дозах, а также на растения, не способные к листопаду дефолианты обычно действуют как десиканты или гербициды.

На хлопчатнике наблюдается наложение дефолиации и десикации при использовании соединений, вызывающих либо оба эти эффекта, или частично совпадающие эффекты. В тех случаях, когда обработка дефолиантами не приводит к полному удалению листьев, широко применяют десикацию. Паракват применяют для десикации хлопчатника, сои, риса, картофеля, подсолнечника. Дикват, реглон, этефон, глифосфат-N-фосфометилглицин, S,S,S-трибутилтиофосфат, хлорат натрия – на хлопчатнике, рисе; 2,5-дихлор-4-нитрофенол – на картофеле, 2-(этиламино)-4-изопропиламино-6-метилтио-симм-триазин – аметрин – на сое, диносеб – рисе, чечевице.

Уменьшение предуборочного опадения плодов достигается путем опрыскивания регуляторами роста, которые восполняют недостаток ауксинов в отделительном слое у основания плодоножки.

Увеличение производства зерна и повышение его качества – важнейшая задача в продовольственном обеспечении. Одним из резервов ее решения является ускорение предуборочного созревания злаковых культур посредством химического подсушивания десикации.

Прием десикации культурных растений с целью стимуляции обезвоживания вегетативных и репродуктивных тканей влечет сдвиги в перераспределении между органами имеющихся в растении пластических веществ.

Размеры растений и органов. Если максимальная масса, длина или диаметр влияют на конечный урожай, увеличение размеров желательно. В других случаях выгоднее и полезнее иметь возможность уменьшить желаемые параметры растения.

Для ускорения роста растений применяют гиббериллины, которые оказывают существенное воздействие карликовые растения, горох, кукурузу и фасоль, увеличивают размер плодов.

Применяют ретарданты – синтетические вещества, ограничивающие рост стебля без снижения числа листьев и без уменьшения их поверхности, влияющие на соотношение количества корней и побегов. В качестве ретардантов используют производные фосфоновых кислот, 3-амино-1,2,4-триазол и его производные – клипер, униконазол, азовит, производные пиперидина, соли аминокислот и галогензамещенных кислот.

Для уменьшения длины стебля злаков применяют хломекват, уменьшающий полегание, увеличивающий урожайность пшеницы. Мепикват и этефон повышают устойчивость к полеганию. Даминозид действует на горох как ингибитор роста и нашел широкое применение при выращивании цветочных культур. ГМК, хлорфлюренол-, флюоридамид-3-фторметил-сульфамид-*n*-ацеттолуидид, мефлюидид-N-2.4-диметил-5-(трифторметил)сульфониламинофенилацетамид, анцимидол- α -циклопропил- α -(*n*-метоксифенил)-5-пиридинметанол, эндотал-7-оксабицкло(2,2,1)гептан-2,3-дикарбоновая кислота эффективно подавляют вегетативный рост трав.

Ограничение высоты растений с помощью регуляторов роста можно отнести к методу химической обрезки, которую проводят тремя основными способами ограничения высоты растений с помощью веществ, видоизменяющих рост стебля:

а) избирательная задержка удлинения междоузлий без вмешательства в функционирование апикальной меристемы;

б) избирательное уменьшение активности или необратимая инактивация либо апикальной меристемы, либо верхушечной меристемы боковых побегов;

в) временное уменьшение апикальной доминантности, способствующее одновременному росту боковых побегов.

Химическую обрезку-пинцировку или чеканку проводят двумя последними способами с помощью метилдеcanoата, морфактина и гидразида малеиновой кислоты, натриевой соли дикегулака, ундеканолла и некоторыми поверхностно-активными веществами на цветочных и древесных культурах. Метилловые эфиры жирных кислот и высших алифатических спиртов эффективно способствуют гибели пасынков томатов и тормозят их отрастание от двух месяцев и больше предотвращают избыточный рост растений в высоту.

Ретарданты роста применяются при выращивании хлопчатника: мепикват хлорид... Это позволяет размещать растения компактно.

Опрыскивание диносебом – 4,6-динитро-*втор.*-бутилфенолом для подавления роста отрастающих побегов малины приводит к увеличению урожая.

Изменение окраски растений. Известно, что гормоны могут изменять окраску кожуры у цитрусовых, обусловленных общим содержанием каротиноидов. Однако более глубокая окраска красных и оранжевых фруктов и овощей обусловлена содержанием каротиноидного пигмента ликопина. Солянокислый 2-(4-хлорфенилтио)триэтиламин (ХФТА) и другие его производные могут вызывать образование и накопление в растениях, особенно в плодах цитрусовых ликопина.

Окончательная окраска плодов у большинства сортов апельсина и других растений обусловлена снижением содержания хлорофилла и накоплением каротиноидов. Гибберелловая кислота существенно замедляет снижение содержания хлорофилла

и значительно уменьшает скорость накопления каротиноидов, 2,4-Д и бензиладенин ингибирует убыль хлорофилла и почти не влияет на каротиноиды. Другие регуляторы роста: 2',4'-дихлор-1-цианэтансульфонанилид, этефон, даминозид увеличивают красную окраску плодов, цитрусовых, томатов, сладкого стручкового перца, душистого перца, клюквы, винограда и у многих сортов яблони, черешни.

Применение антитранспирантов – средств противовоздействующих физиологическому испарению воды растением увеличивает выживание растений в условиях водного дефицита.

Выделяют три способа снижения транспирации растений: а) физиологическое закрывание устьиц; б) использование веществ, которые вызывают закрывание устьиц и в) обработка такими веществами, которые уменьшают водный стресс, снижая скорость роста растений.

В качестве антитранспирантов, влияющих на метаболизм растения приводящих к закрыванию устьиц применяют фенилмеркурацетат (Das), абсцизовую, индолилуксусная алкенилтантарная кислоты алахлор, хлормекват, 2-хлормеркур-4,6-динитрофенол, 2,4-динитрофенол, 8-оксихинолин, салицилальдоксим, даминозид. Антитранспиранты метаболического типа применялись при обработке деревьев: ясени, сосны, березы, цитрусовых; огурцов, томатов, перца, табака, хлопчатника.

Фитогормоны в разной степени влияют на водный баланс в растениях. Установлено, что обработка цитокининами приводит к увеличению транспирации, в то время как абсцизовая кислота вызывает обратный эффект – снижает транспирацию.

Препарат «Фэтил»-5-этил-5гидроксиметил-2-(фурил-2)-1,3-диоксан – действующее вещество, повышает устойчивость растений к стрессовым условиям (недостаток влаги, засоленность), что выражается в изменении гормонального уровня индолилуксусной кислоты и цитокининов при одновременном снижении уровня абсцизовой кислоты.

Растения, обработанные ретардантами роста, как правило, менее восприимчивы к водному дефициту, перепадам температуры, засоленности почвы, болезням, сельскохозяйственным вредителям. Хлормекват, фосфон, фосфон S и даминозид вызывают увеличение сухой массы корней растений.

Предпосевное внесение хлормеквата в почву увеличивает засухоустойчивость растений гороха и их урожай и повышает устойчивость растений к токсическим уровням засоления. Такие вещества, как латекс, силикон и другие, покрывают листовую поверхность и действуют как инертные водонепроницаемые пленки и снижают транспирацию растений.

Хлормекват также повышают устойчивость капусты, томата, пшеницы к заморозкам. Даминозид способствует устойчивости как клена, так и малины растений к повреждению морозом.

Стимуляция природных защитных механизмов агрономически важных растений сои кукурузы, моркови и других агрокультур предполагает использование препаратов, содержащих один или несколько олиго-1-3 β -глюканов-гидролизата.

Сохранение срезанных цветов, свежести срезанных цветов, в том числе и роз достигают применением композиции, в состав которой входят фруктоза, в количестве 0,8-0,2 вес%, KCl – 100-1 ppm, Al₂(SO₄)₃ – 15ppm, натриевая соль пиридин-2-тиол-1-оксида – 10ppm и вода. Применяют и неорганические составы компонентов, масс%: пероксид кальция – 40-99,9, борная кислота – 0,1 – 60.

Борьба с сорняками. По мере развития учения о регуляторах роста стало известно, что вещества, в малых дозах стимулирующие рост и развитие растений, в повышенных дозах ингибируют рост и даже приводят к гибели растений. Средства борьбы с сорняками относят к гербицидам. Химическая прополка – эффективное средство борьбы с сорной растительностью. В настоящее время гербициды широко применяются во многих странах мира для борьбы с сорняками при посевах зерновых культур, кукурузы, овощей, гороха, на лугах и пастбищах и т. д. В отличие от гербицидов избирательного действия, гербициды общего действия уничтожают всякую растительность и применяются для обработки железнодорожного полотна, аэродромах, шоссе, дорогах. Действие гербицидов сильнее, если они применяются в период интенсивного роста растения.

Фитотоксическое действие гербицидов на культурные и сорные растения определяется, с одной стороны, закономерностями поступления и передвижения токсикантов по растению,

закономерностями поступления и их передвижения, с другой – быстротой их метаболизации в устойчивых видах и меньшей скоростью инактивации в чувствительных видах, что связано с генетическими особенностями, характером обмена веществ, а также в определенной степени с внешними условиями.

Подобно другим ксенобиотикам гербициды в растительных организмах подвергаются метаболизму. Важнейшими реакциями, происходящими при этом являются окисление, восстановление, гидролиз, алкилирование, деалкилирование, деалогенирование, а также конъюгирование с низкомолекулярными и высокомолекулярными соединениями. Способность растений разрушать те или иные соединения, входящие в состав современных гербицидов, выработалась у них в процессе эволюции под влиянием факторов внешней среды. Некоторые токсические метаболиты, образующиеся в растениях в результате нормально протекающего обмена веществ, аналогичны соединениям, являющимися составными частями современных гербицидов. Например, пропионовая кислота входит в состав далафона, индолилуксусная – 2,4-Д, бензойная – амибена.

Избирательность действия гербицидов в значительной степени зависит от различий в ферментативных системах, участвующих в метаболических превращениях.

Нерациональное применение гербицидных средств приводит к химическому стрессу культурных растений. Для повышения устойчивости такого стресса предлагается растения обрабатывать прогексадионом или его используемыми в сельском хозяйстве солями (особенно Ca^{2+}) (I) или тринексапакэтилом (II), или ацилбензолар-S-метилом(бензотиадиазолом), или пробеназолом. Ацилгексадионы I-II известны в качестве ретардантов ростовых процессов, как особой группы биорегуляторов, приостанавливающих биосинтез гиббереллинов. Дозы препаратов для обработок составляют 50-100 г/га, а расход при обработке посевного материала на примере риса – от до 300 мг/кг.

Для повышения устойчивости культурных растений к химическому стрессу, особенно вызываемому нерациональным применением гербицидов, предлагается применение молекулярно-генетического метода. В итоге у полученных трансгенных растений понижена активность фермента флавонон-3-

гидрокислазы. Что приводит к повышению содержания фенолов, и вместе с этим устойчивости к химическому стрессу, особенно, вызываемому гербицидами глифосат, глюфосинатаммоний, а также циклогексеновыми гербицидами типа сетоксидима, циклосидима, тепралоксидима и клефоксидима, а также бромоксинилом. Гербицидоустойчивые трансгенные томаты получают методом клонирования гена флавонон-3-гидроксилазы.

Условия питания оказывают существенное влияние на накопление и метаболизм гербицидов.

Эффективность действия ряда гербицидов, таких, как атразин, симазин, линурон, пирамин, трихлорацетат натрия и их комплексов на сорняки усиливается при применении токсикантов. А культурные растения, в частности, кукуруза, картофель, сахарная свекла, в значительной степени противостоят токсическому действию этих гербицидов при создании оптимального уровня питания по сравнению с недостаточным. Удобрения способствуют повышению эффективности таких гербицидов, как 2,4-Д, 2М-4Х. Повышение устойчивости к химическим реагентам культур объясняется защитной функцией фосфора.

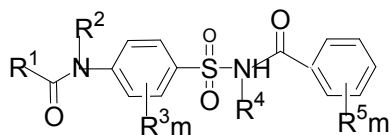
Для уничтожения древесно-кустарниковой растительности применяются регуляторы роста, которые по существу действия сходны с гербицидами, но их называют арборицидами. В соответствии с характером воздействия на растения выделяют арборициды внутреннего и контактного действия. Первые, попадая на растения, проникают внутрь и действуют на определенные участки и ткани растительного организма. Их называют также передвигающимися или транслокационными арборицидами, к ним относятся и арборициды избирательного действия. Арборициды группы контактного действия, попадая на растение, поражают только места соприкосновения, которые были ими обработаны. Для предупреждения появления поросли на вырубках кору оставшихся пней обрабатывают арборицидами. После уничтожения древесной и кустарниковой растительности улучшаются условия для произрастания трав на лугах и пастбищах благодаря улучшения состава почвы. Химическая обработка лесных участков изменяет состав древесных пород и ускоряет рост хвойных деревьев, накопление смолы у сосны.

Обработка паракватом зрелой древесины вызывает накопление смолы у нескольких видов сосны. Паракват, проникая в живые клетки ксилемы вызывает в них синтез больших количеств смолы.

Повышение поглощения и транспорта гербицидов. В некоторых случаях гербицид не передвигается к корням в количествах, достаточных для гибели корневых почек и это затрудняет борьбу сорняками. Для повышения эффективности гербицидов проводится дополнительная обработка регуляторами, увеличивающими базипитальный транспорт гербицида. Этефон повышает эффективность гербицидов для борьбы с осотом дикамбы, так и 2,4-Д.

Устойчивость к повреждающему действию гербицидов. Для того чтобы защитить культуры от повреждающего действия гербицидов, применяют antidotes, такие, как ЭПТК-эптам. Представление об antidotes гербицидов было ведено Хоффманом в 1962 году.

Протекторы для защиты культурных растений от побочного действия гербицидов предлагают N-ацилсульфонамиды (98) или их соли:



(98)

$R^1 = \text{H, CN, NO}_2, \text{NH}_2, \text{OH, HCO}; R^2 = \text{H, R}^1, R^2 + \text{C(O)N}; n = 1-4; M = 0-5;$
 $R^3 R^5 = \text{,CN, NO}_2, \text{NH}_2, \text{OH, COOH, HCO; CONH}_2, \text{SONH}_2; R^4 = \text{H}$

Совместное использование химических веществ, для усиления активности экзогенных веществ. Для повышения биологической эффективности экзогенных химических соединений предлагается применение путем опрыскивания листьев растений фенилзамещенными олефиновыми (молекулярной массы 100-300 ФС) одновременно с химическими соединениями. В соответствующих дозах ФС в чистом виде не вызывает

заметного повреждения или ослабления роста растений или гербицидного действия.

Для стимулирования роста сельскохозяйственных культур при предпосевной обработки семян и внекорневой подкормки рекомендуется состав (масс.%): алканоламин 0,002 – 80; соль меди 0,001 – 40; молибденовая кислота или ее соли, или смесь со щелочью 0,001 – 40; вода – остальное.

Эффективным активатором развития растений является смесь, содержащая органические соединения и микроэлементы (мас.%): N,N-(диметил-2-гидроксиэтил) аммониевая соль *n*-хлорфенилтиоуксусной кислоты – 0,1; Na-соль гиббериллиновой кислоты – 001-0,1; водорастворимую соли молибдена (в пересчете на молибден) – 10-50; водорастворимая соль бора (в пересчете на бор) – 10-40; наполнитель – остальное. В качестве наполнителя используются источники азота, и или фосфора, и или калия.

Применение регуляторов роста растений как способ повышения устойчивости растений к болезням. Некоторые регуляторы путем изменения обмена веществ растения – хозяина снижают заболеваемость растений. Дэвис и Даймонд показали, что 2,4-дихлофеноксиуксусная кислота (2,4-Д), нафтилуксусная кислота (НУК), трииодбензойная (ТИБК), нафтоксуксусная и индолилуксусная кислоты снижают заболевания томатов фузариозом. Однако гибберелловая кислота способствует распространению заболевания как в закрытом грунте, так и в полевых условиях.

Цитокинины на размножение вируса в инфицированных тканях растений оказывают различное действие в зависимости от сроков обработки, концентрации, возраста и условий выращивания растения-хозяина.

Хлормекват, ССС, Тур 60% – препарат, широко применяемый в качестве регулятора роста растений, на картофеле в 0,8% – 0,08%, томате путем обработки семян, рассады 0,15% не только повышает урожайность, но снижает зараженность ВТМ с 27,6 до 13,0% .

Обработка растений гуминовыми соединениями и многокомпонентными регуляторами роста растений хорошо защищает растения от болезней и регулирует их рост. Непосредственно перед нанесением на растения, их органы, семена, в рабочую

жидкость, наряду с гуминовыми соединениями, вводят защитно-стимулирующий комплекс «Полиазофос – К» в соотношении 1:1 – 1:210. Состав «Полиазофос – К» (масс.%): аммофос 0,08-0,5; мочевины 0,08-0,4; аммиак или натрий углекислый 0,001-0,48; сернокислая медь 0,0002-0,08; железо 0,001-0,08; бор 0,0001-0,08; марганец 0,00015- 0,2; цинк 0,0004-0,08; молибден 0,000001-0,04; кобальт 0,000001-0,04; сера 0,0012-0,3; калий 0,0004-0,3; магний 0,0002-0,25; вода остальное.

Токсикология, защита окружающей среды и человека

Регуляторы роста должны быть безопасны в применении. Для оценки их проводят различные тесты:

- способность вызывать точковые мутации у микроорганизмов;
- микробиологическая проба Нортропа, которая использует индукцию образования вируса;
- канцерогенность, способность вызывать разрыв хромосом у мышей, хромосомные aberrации у растений;
- снижение плодовитости у крыс в результате влияния остаточных количеств после обработки культур;
- токсичность и задержка роста земноводных.

По этим параметрам, признакам токсичными являются гидразид малеиновой кислоты, 2,4-Д обладает среднесильной токсичностью.

Этефон не представляет опасности для человека как канцероген и даже тормозит развитие опухолей, вызванное канцерогеном уретаном.

Паракват не оказывает мутагенного, канцерогенного и тератогенного действия на животных. Однако, это относительно безопасное соединение требует следования инструкции, так как паракват оказывает раздражающее действие на легкие.

В Канаде запрещают использование таких пестицидов, как линдан, малатион, перметрин, беномил, каптан.

В Китае в связи с ростом производства пестицидов Министерство сельского хозяйства принимает меры для налаживания системы контроля за остатками пестицидов по международным стандартам и сокращает производство «старых наиболее токсичных» пестицидов.

С участием Центров США по контролю и профилактике проверено наличие 283 химических веществ в крови.

Солевой стресс является одним из наиболее тяжелых экологических факторов для растений. Существует возможность повышения стойкости растений к засолению с помощью синтетических препаратов, способных усилить процессы адаптации. Для исследования такой возможности Т.А. Палладина и др. (Украина) использовали препарат Метиур. **Метиур** является нетоксичным и дешевым синтетическим препаратом, предложенным ранее в качестве стимулятора роста растений. Согласно результатам экспериментов Т.А. Палладиной и др., свойства этого соединения, как адаптогена, проявляются при его применении в гораздо более низких концентрациях, чем для стимулирования процессов роста. Защитный эффект Метиура для обработанных NaCl проростков кукурузы был более существенным по сравнению с известным соединением Ивином, и его действие проявлялось преимущественно через корни, тогда как Ивин действовал на побеги.

Регуляция поступления азота и фосфора в растения органическими соединениями.

Стимуляция роста растений, повышение урожайности агрокультур предполагают увеличение поглощения питательных веществ. В то же время поглотительная деятельность корня связана с его ростом. Рост клеток стимулируется синтезируемыми кончиком корня ауксинами, а также синтетическими ростовыми веществами типа ауксина, феноксисоединениями, гиббереллинами, некоторыми органическими кислотами, которые получили широкое распространение.

Способы применения регуляторов роста растений в практике сельского хозяйства могут быть различны. Разработаны методы совместного применения пестицидов с минеральными удобрениями для внесения в почву и для опрыскивания. Регуляторы роста растений типа ауксинов, гиббереллины, кинины, витамины применяют для предпосевной обработки семян перед посевом и при дражировании.

Изучение влияния гибберелловой кислоты, 2,4-Д и даминозида на поглощение азота, фосфора и калия растениями пшеницы и сои показало, что гибберелловая кислота ускоряет поглощение пшеницей калия, а 2,4-Д увеличивает поглощение азота и фосфора растениями пшеницы и сои. Гибберелловая и 2,4-Д

влияют на транспорт всех трех элементов. Даминозид не влияет на поглощение ни одного из этих элементов и не стимулирует передвижение фосфора и калия по растению.

Обработка хлормекватом озимой пшеницы снижает содержание азота и стимулирует накопление белков. С другой стороны, опрыскивание растений смесью хлормеквата и аминной соли 2,4-Д увеличивает содержание азота и стимулирует накопление белков

Многочисленные исследования показывают, что обработка ССС вызывает уменьшение высоты В результате применения хлорхолинхлорида у сортов яблонь Джонатан и Делишес груши содержание суммы сахаров увеличивается, с повышением концентрации препарата и количества обработок происходит накопление сахара с 0,3 до 0,9% растения, в плодах усиливается на 0,49-0,91% на сырую массу.

Выявлено, что независимо от погодных условий и сортовых особенностей сочетание совместного внесения в почву хлорхолинхлорида, макро- и микроэлементов способствует уменьшению степени опадения плодов обработкой деревьев у сорта Старкримсон в период вегетации и повышению урожайности, однако у сорта Голденспур урожай был ниже.

Использование хлорхолинхлорида в сочетании с комплексо-натами микроэлементов (Zn, Cu, Fe, Mn, Co) оксиэтилендифосфорной кислоты и этилендиаминотартарной кислоты на культуре томата показало, что применение росторегулирующих препаратов при совместном использовании с комплексо-натами микроэлементов открывает новые подходы к управлению процессами метаболизма у растений, развития уровня адаптивных реакций при неблагоприятных условиях среды. Снижению содержания нитратов товарной продукции, повышению продуктивности культур способствует комплексное использование углеаммонийных солей и препарата триман-1 при выращивании огурцов в условиях пленочных теплиц. Определили, что гербицид прометрин и витамин – никотиновая кислота совместно с минеральными удобрениями оказывают влияние на проницаемость клеточных мембран для воды, элементов питания, а также оказывают воздействие на метаболизм растений сахарной свеклы и картофеля.

Для повышения роста овощных культур, плодовых, лекарственных, технических, красильных, ароматических, декоративных применяют обработку растений, препаратами, содержащими в качестве активных ингредиентов 0,05-0,25% алкилгликозидов, для усиления их действия вводят анионные, катионные, неионные, амфотерные ПАВ, удобрения, содержащие N, P, K и другие, соединения Ca, Mg, Mn, B, Co, Zn, Ni, пестициды, фунгициды, антибиотики, регуляторы роста растений, ауксины, цитокинины, гиббереллины, аминокислоты, витамины, гербициды и другие полезные добавки.

Применение металлокомплексных соединений органических соединений повышает их стимулирующее действие на развитие растений. Эффективными регуляторы роста пшеницы и риса являются металлокомплексные соединения на основе уротропина формулы $C_6H_{12}N_4 MCl_2L_2$ ($M=Co, Mg, Mn, Ba$; $L=Me_2SO$) и превышают по действию известный стимулятор – эмистим. Росторегулирующая активность зависит от природы металла: наибольшей активностью обладают комплексные соединения бария, наименьшей кобальта.

Роль мочевины в поступлении питательных веществ, формирования урожая и качества зерна озимой пшеницы.

Синтетическая мочевина по эффективности в ряде случаев превосходит азотные удобрения. Азот мочевины меньше расходуется при вымывании. Образующийся при уреазном распаде мочевины аммиак лучше поглощается и включается в обмен растений по сравнению с сульфатом аммония или селитрой, скорее нитрифицируется микроорганизмами.

Поступившая в растение эндогенная мочевина, особенно у неуреазных растений, проявляет присущие ей свойства облигатного вещества в тканях животных и микроорганизмов, т.е. взаимодействует с белками, принимает участие в регуляции осмотического давления. Эндогенная мочевина оказывает большое влияние на структурное состояние белков и активность ферментов, особенно гидролаз. Мочевина также повышает активный синтез и способность оттока ассимилянтов из их мест накопления, повышает качество и продуктивность озимой пшеницы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, разработанные эмпирическим путем методы применения фав для воздействия на растения в самых различных целях уже с успехом используются во многих отраслях растениеводства. Вместе с тем активно проводятся работы по изысканию новых путей применения уже известных и открытия новых регуляторов роста.

Роль регуляторов роста растений будет непрерывно возрастать. Увеличение продуктивности сельскохозяйственного производства не может быть достигнуто без широкого использования регуляторов роста растений.

Многие регуляторы роста оказывают разностороннее действие как на одну культуру, так и на несколько видов, поэтому особенно важно знать механизм их воздействия. Разнообразие эффектов, вызываемых регуляторами роста растений, усложняет их использование и в тоже время дает широкие возможности для более тонкого использования этих эффектов на различных культурах в различных условиях.

Возможность регулировать с помощью этих веществ процессы, происходящие в растительном организме, привлекает все большее внимание ученых, стремящихся понять сущность их действия, и практиков, заинтересованных в их применении для повышения продуктивности различных областей сельского хозяйства. Программирование продуктивности возделываемых культур с помощью химических веществ обуславливает целесообразность применения регуляторов роста растений, сокращает время, затрачиваемое на селекционные работы.

По мере развития и углубления знаний о механизмах регуляции роста растений появятся новые типы регуляторов развития растений, и поэтому можно быть уверенным, что синтез новых эффективных регуляторов роста растений остается перспективным и заманчивым.

Вопросы:

1. Какими соединениями можно влиять на биосинтез этилена?
2. В ответ на какие внешние воздействия в растениях начинает вырабатываться этилен? Какие физиологические и биохимические изменения происходят при образовании этилена в растениях?

3. Практическое применение цитокинина в растениеводстве и плодоводстве.
4. Перечислите новые аспекты применения регуляторов роста растений для получения товарного вида агропродукции.
5. Назовите синтетические регуляторы роста растений, которые способствуют цветению растений.
6. Какие соединения являются гаметоцидами?
7. Какие регуляторы роста растений используют для ускорения созревания плодов?
8. Назовите широко используемые дефолианты.
9. Какие вещества применяют в качестве антитранспирантов?
10. Как называют соединения, применяемые для борьбы с сорняками? Приведите их структурные формулы.
11. Какие вещества используют для усиления активности экзогенных веществ?

СОКРАЩЕНИЯ И ОБОЗНАЧЕНИЯ

- АБК – абсцизовая кислота
6-БАП – 6-бензиламинопурин
ГА – гиббериллины
ГАБК – витамин Н₁
ГМ-2-дигидро-3,6-пиридазиндион (гидразид малеиновой кислоты)
ДНФ – 2,4-динитрофенол
2,4-Д – 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота
ДНОК – динитроортокрезол натриевая соль
ДХИБ – 2,3-дихлоризобутират натрия
ИМК – индолил-3-масляная кислота
ИУК – индолилуksусная кислота
ИФК – изопропил-N-фенилкарбамат
(НААм) – нафтилацетамид
НОУК – 2-нафтоксиуксусная кислота
НУК – нафтиуксусная кислота
2М-4Х – 2-метил-4-хлорфеноксиуксусной кислоты
ССС – 2-хлорэтил-триметиламмоний хлорид
2,4,5-Т и 2,4,5-ТП – 2,4,5-трихлорфен-оксиуксусная (пропионовая) кислоты
ТИБК – 2,3,5-трийодбензойная кислота
4Х – 4-хлорфеноксиуксусная кислота
2-ХЭФК – 2-хлорэтилфосфовая кислота
ЭПТК – S-этил-N,N-ди(пропил)тиокарбамат

УКАЗАТЕЛЬ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА РАСТЕНИЙ

Ауксин 14-16, 18, 20, 24, 25, 42, 110
Абсцизины 24
АБК-Абсцизовая кислота 37 – 46, 118, 124
Акваклин 69
Акпинол 86
Алден 92,
Алсол 66
Альцит 110
Аметрин 121
Амбиол 94
Амибен 125
п-Аминобензойная кислота 60, 104
Амхен 63
1-аминоциклопропан-1-карбоновая кислота 37
Аспарагусовая кислота 56
АСС 37
Атразин 13, 126
6-БАП 39
Бензиладенин 33,81,123
6-Бензиламинопурин 13, 39
Бататасины 54
Брассинолид 50, 51
Брассиностероиды 50, 51
Бромксинил 126
Бурацил 110
Бутилкаптакс 120
Бутифос 119
Вернолепин 56
Галосульфарон 101
Гедонал 69
Гетероауксин 15, 25, 27, 28, 50
Гиббериллины 9, 14-17, 31-34, 41, 42, 46
Гибберелловая кислота 32, 33, 37, 123, 131
Гидразид малеиновой кислоты 73, 115, 122
Гидрел 64
Гидроксизеатин 16

Глиоксим 70
Глифосат 126
Глуфосинат аммоний 110
Гуминовые препараты 63
2,4-Д 69
Далапон 13, 125
Даминозид 114, 118, 122 - 124, 131
Девринол 110
н-Дециловый спирт 67
Дигидроконифероловый спирт 54
6,7-Дигидропиrido-(1,2-а: 2',1'-с)пиразидиний дибромистый 94
Дикват 94, 100, 115, 121
N- (3,7-Диметилоктил-N-(пропен-2-ил)пиперидиний бромид 95
N,N-Диметилпиперидиний хлорид 95
Диносеб 69, 121,123
2.4-Динитрофенол 68
Диопен 69
Диурон 94, 96, 115, 119
ДНОК 68,120
ДНФ 68
Дропп , 120,121
ДХИБ 74
2,3- Дихлоризобутират натрия 78
4,6-Динитроортокрезол натриевая соль 68
2,5-Дихлор-4-нитрофенол 69, 121
Дихлофеноксиксусная кислота 11, 128
Дормин 44
Жасминовая кислота 105
Зеатинрибозид 16, 36
Ивин 90
Изоптурон 94
Индолил-3-масляная кислота 28, 76, 107
ИУК 17, 18, 20, 25-30, 50
Индолилиуксусная кислота 19, 21, 27, 28, 33, 109, 116, 117
ИФК 11
Кампозан 63, 64
Карбарил 120
Кармех 96

Картолин 63
Карфентразонэтил 119
Кинетин 13, 16, 17, 35, 40, 42, 81, 82, 95
Клефоксидим 126
Клопиралид 97, 98
Кофейная кислота 57
Краснодар-1 88
Крезацин 69, 76
о-Крезоксиуксусной кислоты триэтаноламиновая соль 69
Ксантоксин 45
Кубаксин-1 90
Кукурбиновая кислота 59
Кумарины 53, 54
Лайма 66
Ликопин 123
Линурон 98
Мезотрион 97
Меламиновая соль бис (оксиметилфосфиновой кислоты 96
Мелафен 92
Мендок 73
Мепикват-хлорид 95
Метабензтиазурон 94
2-Метил-4-диметиламино метилбензимидазол-5 дигидрохлорид 97
Метиур 130
Метобромурон 94
Метосулам 94
Монолирон 94
Монурон 94, 115
Морфол- N,N-Диметилморфолинийхлорид 97
Нафтилуксусная кислота 18, 74, 108 - 114, 120, 128
Небурон 94,
Никотиновая кислота 17, 132
НУК 18, 74, 108 - 114, 120, 128
Офф-шут-Т 71
Паракват 121, 130
Пентахлорфенол натриевая соль 73
Пипрооктанилийбромид 92
Пик -офф 71

Пирафлуфенэтил 119
(4ПМ) 94
Пробеназол 116
Реглон 121
Ризопон 28, 29
Ришитин 57
Ройалтак 67
2-СЕРА 67
Серон 67
Сивин 120
Сидурон 94
Сетоксидим 126
Скополетин 53
Симазин 13, 126
ССС 77, 111, 114
Стемпрол 92
Сутан 69
2,4,5-Т 110, 20
Твин-80 112
Тебенас 78
Тепралоксидим 121
ТИБК 77, 117, 128
Тидиазурон 94, 95, 119
Тиомочевина 113
Томакон 70, 80
Триаконтанол 54, 67
Трибутил-2,4-дихлорбензилфосфония хлорид 96
2,3,5-Трииодбензойная кислота 77
2,4,6-Трис(п-карбоксифенокси)-симм-триазина калиевая соль 112
Трихлорацетат натрия 126
Трихлорфеноксиуксусная кислота 20, 110
Тургорины 57
Трихлорацетат натрия 15
N- Фенил-N'-(4' - пиридил)мочевина 98
Фенурон 94
Флеметсулам 97
Флордимекс 67
Флукарбазон 97

Флупоксан 97
Флоразулам 97
Флуометурон 94
Флутиацетметил 113
Фоспинол 86
Фосфон -Д 92,114
Фузикоцин 52, 53, 113
Фуrolан 84
Фэтил 83, 124
Хинлорак 98
Хлорбромурон 94
Хлор-ИФК 12
Хлортолурун 94
Хлорхолинхлорид 64, 65, 78, 92, 1131, 132
Хлормекват 64, 65, 114, 123, 124, 129, 131
2-Хлорэтилфосфоновая кислота 63
1-(2-Хлорэтаноксикарбонилметил) нафталин сульфокислоты
кальциевая соль 69
2-Хлорэтилтрис(2-метоксиэтокси) силан 70
2-(4-Хлорфенилтио)триэтиламин солянокислый 114
ХФТА 114
ХЭФК 63, 64
Циклодекстриновые комплексы 64
Цикланилид 119
Циклосидим 126
Цитодеф 110
Цитокинины 9, 10, 16, 24, 35 -46, 81, 112, 118, 129, 132
Эндотал 76, 121, 122
ЭПТК-эптам 82, 127, 136
Этандиаль диоксим 66
Этацеласил 70
Этефон 66,114 – 117, 122, 127, 130
Этилен 9, 14, 46-50, 106, 113, 117, 118
Этофумезат 98
Этрел 63, 64, 107, 108
BAS-0830 91
Che-8728 93
CGA-22911 71, 120

ЛИТЕРАТУРА

Основная литература

1. Мельников Н.Н. Пестициды. Химия, технология и применение. – М.: Химия, 1987.
2. Ганиев М. М., Недорезков В. Д. Химические средства защиты растений – М.: Колос, 2006.
3. Федоров, Л. А. Пестициды – токсический удар по биосфере и человеку / Л. А. Федоров, А. В. Яблоков – М.: Наука, 1999.
4. Белан, С.Р. Новые пестициды. Справочник / С.Р. Белан, А.Ф. Грапов, Г.М. Мельникова – М.: Грааль, 2001.
5. Никелл Л.Дж. Регуляторы роста растений. Применение в сельском хозяйстве / пер. с англ. В.Г. Кочанова; под ред. В.И. Кефели. – М.: Колос, 1984.
6. В.Ф. Верзилов. Регуляторы роста и их применение в растениеводстве. – М.:Наука, 1971.
7. Кулаева О.Н. Гормональная регуляция физиологических процессов у растений на уровне РНК и белка. – М.: Наука, 1982.
8. Пузина Т.И. Природные и синтетические регуляторы роста развития растений. – Орел: ОГУ, 2000.
9. Муромцев Г.С., Чкаников Д.И., Кулаева О.Н., Гамбург О.З. Основы химической регуляции роста и продуктивности растений. – М.: Агропромиздат, 1987.
10. Яковлев А.Ф. Регуляторы роста растений и эффективность их применения. – М.: МСХА, 1990.
11. Баренбойм Г.М., Маленков А.Г. Биологически активные вещества. Новые принципы поиска. – М.: Наука, 1986.
12. Регуляторы роста растений / под ред. Шевелухи В.С. – М.: Агропромиздат, 1990.
13. Овчинников Ю.А. Биоорганическая химия. – М.: Просвещение, 1987.
14. Теддер Дж., Нехватал А., Джуб А. Промышленная органическая химия. – М.: Мир, 1977.

Дополнительная литература

1. Долженко В.И. На пути совершенствования ассортимента средств защиты растений // Защита и карантин растений. – 2004. – № 8. – С. 20-22
2. Баскаков Ю.А. и др. Карбоновые кислоты и их производные в качестве регуляторов роста растений.: НИИТЭХИМ, 1981.

3. Александрова В.С., Плотников И.В. Гиббериллины в регуляции коорелативных отношений у побегов яблони. В кн. Стимуляторы и ингибиторы ростовых процессов у растений /отв.ред. В.Ф. Верзилов. – М.: Наука.
4. Пат. 6057296 США Plant growth factor./Kyowa Hakko Kogyo Co., Sakagami Y., Matsubayashi y., 02.05.2000
5. Заявка 10130397 Германия,С 07 D 213/64. С 07 D 213/643Herbizide substituierte Pyridine, Verfahren zu ihrer Herstellung und ihre Verwendung als herbizide und Pflanzewachstumsregulatoren/BayerCropScience GmbH 09.01.2003
6. Михайличенко С.Н.,Суслов В.И., Чеснюк А.А., Стрелков В.Д., Котляров Н.С., Заплишний В.Н. Ростстимулирующая и антидотная активность азотсодержащих производных сим-триазина // Агрохимия, 2003. – №6. – С.47-53.
7. Регуляция адаптивных реакций сельскохозяйственных растений / под ред Г.В. Шашкану.– Кишинев: Штиинца, 1987.
8. Похлебаев С.М., Симонова М.Ж., Новикова Е.Г.// Гормональная регуляция ростовых процессов. 1985.
9. Полевой В.В. Роль ауксина в системах регуляции у растений. – Л.: Наука, 1986. –79 С.
10. Кулаева О.Н. Гормональная регуляция физиологических процессов у растений на уровне РНК и белка.– М.: Наука, 1982.
11. Воронина Л.Г., Павлов К.В. Действие гиббериллина на накопление биогенных элементов райграсом при разных уровнях минерального питания.// Агрохимия, 2004. – № 11. – С.50-53.
12. Волюнец А.П. Взаимодействие эндогенных регуляторов роста и гербицидов / науч.ред.Ю.В. Ракитин. – Минск: Наука и техника, 1980.
13. Калинин Ф.А. Биологические активные вещества в растениеводстве (теория и практика применения). – Киев: Наукова думка, 1984.
14. Чайлахян М.Х. Хрянинин В.Н. Пол растений и его гормональная регуляция. – М.: Наука, 1982.
15. Уэринг Ф.Ф. Физиология клубнеобразованияи роль фитогормонов // Гормональная регуляция онтогенеза растений. – М.: Наука, 1981.
16. Пат. 2207754 Россия,МПК⁷ А 01 N43/40. АО «Высокий урожай» Пономаренко С.П., Борейко В.П., Боровикова Г.С., Герасименко С.М. Оpubл. 10.07.2003
17. Рапопорт И.А., Шигаева М.Х., Ахматуллина Н.Г. Химический мутагенез. – Алма-Ата: Наука, 1980.

18. Природный ингибитор роста – абсцизовая кислота./ В.И. Кефели, Э.М. Коф, П.В. Власов, Е.Н. Кислин,/ отв. ред. Н.П. Кораблева. – М.: Наука.

19. Шерер В.А., Гадиев Р.Ш. Применение регуляторов роста в виноградарстве и питомниководстве. – Киев: Урожай, 1991.

20. Этилен продуценты в растениеводстве. Физиологическое действие и применение / О.И. Романовская, М.П. Селга, О.А. Крейберг и др. – Рига: Зинатне, 1989. – 155 С.

21. Баскаков Ю.А. Новые гербициды и регуляторы роста растений //Журн. ВХО им. Д.И. Менделеева. 1984. – Т. 29. – № 1. – С.9.

22. Деева В.П., Шелег З.И., Санько Н.В. Избирательное действие химических регуляторов роста растений. Физиологические основы. – Минск: Наука и техника, 1988.

23. Безуглова О.С. Новый справочник по удобрениям и стимуляторам роста. – Ростов н/Д: Феникс. 2003.

24. Этилен продуценты в растениеводстве. Физиологическое действие и применение / О.И. Романовская, М.П. Селга, О.А. Крейберг и др. – Рига: Зинатне, 1989.

25. Полевой В.В. Роль ауксина в системах регуляции у растений. – Л.: Наука, 1986.

26. Романов Г.А., Медведев С.С. Ауксины и цитокинины в развитии растений. Последние достижения в исследовании фитогормонов // Физиология растений. 2006. – Т. 53. – С. 309-319.

27. Пат. 6093683 США. Plant growth promoter./Nippon Zeon Co, Kamuro Y., Hirakawa S., Fujisawa H. 25.07.2000

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Введение. Понятие «регуляторы роста растений» и его классификация	7
1. Механизм действия регуляторов роста растений	11
1.1. Влияние регуляторов роста растений на ауксины	14
1.2. Влияние регуляторов роста растений на гиббериллины	15
2. Природные регуляторы роста растений	23
2.1 Фитогормоны	23
2.1.1 Ауксины	25
2.1.2 Гибберилины	31
2.1.3 Цитокинины	35
2.1.4 Абсцизовая кислота	44
2.1.5 Этилен	46
2.2 Природные метаболиты – экзогенные регуляторы роста развития растений	50
2.3 Биостимуляторы широкого спектра действия	58
3. Синтетические регуляторы роста растений	62
3.1 Продуценты этилена	64
3.2 Производные спиртов	67
3.3 Производные кетонов	72
3.4 Карбоновые кислоты и их производные	72
3.5 Гетероциклические соединения	83
3.5.1 Производные фурфурола	83
3.5.2 Производные пиридина и пиперидина	85
3.5.3 Производные триазола	87
3.6 Ониеые соединения	91
3.7 Производные мочевины	94
4. Прогнозирование рострегулирующей активности органических соединений	99
5. Практическое применение регуляторов роста растений	101
5.1 Применение этилена	101
5.2 Применение этрела	108
5.3 Применение цитокинина	109
5.4 Применение синтетических регуляторов роста растений	109
Заключение	134
Сокращения и обозначения	136
Указатель регуляторов роста растений	137
Литература	142

Учебное издание

Мамутова Алуа Асабаевна

**ХИМИЯ
И ДЕЙСТВИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА
И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ**

Учебное пособие

Редактор *Г.С. Бекбердиева*
Компьютерная верстка *С. Сарпековой*
Дизайнер обложки *Р. Скаков*

ИБ №6542

Подписано в печать 22.08.2013. Формат 60x84 $\frac{1}{16}$. Бумага офсетная.

Печать цифровая. Объем 9,12. Тираж 70 экз. Заказ №783

Издательство «Қазақ университеті» Казахского национального
университета им. аль-Фараби. 050040, г. Алматы, пр. аль-Фараби, 71. КазНУ.

Отпечатано в типографии издательства «Қазақ университеті».

НОВЫЕ КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА «ҚАЗАҚ УНИВЕРСИТЕТІ»

Балғышева Б.Д. Қазақстан фосфориттерінің меxанохимиясы. – Алматы: Қазақ университеті, 2013. – 231 бет.

ISBN 978-601-247-878-5

Монографияда Mg, Al-силикатты сапасы төмен Шилісай және қиын байытылатын Қаратау фосфориттерін және полиминералды шикізаттарды реагенттер қатысында меxанохимиялық активтендіру жағдайында түзілетін тыңайтқыштық, сорбциялық қасиеттері бар бейорганикалық материалдарды синтездеу процесінің физика – химиялық заңдылықтарын, түрлену химизмдерін және қолдану мүмкіншілігінің қолданбалы аспектілері келтіріледі.

Ескалиева Б.Қ. Фитопрепараттар және табиғи биологиялық белсенді заттардың химиясы: (лабораториялық жұмыстарға арналған) оқу-әдістемелік нұсқау. – Алматы: Қазақ университеті, 2013. – 94 б.

ISBN 978-601-247-

Бұл оқу-әдістемелік нұсқауында өсімдікте бірінші және екінші ретте синтезделетін заттардың жіктелуі, таралуы, алынуы, сапалық және сандық анықтау жолдары берілген. Сонымен қатар күнделікті пайдаланатын көкөніс, жеміс тағамдарының құрамынан биологиялық белсенді заттарды лабораториялық жағдайда алу келтірілген.

Аргимбаева А. М. Талдаудың физика-химиялық әдістері: оқу құралы. – Алматы: Қазақ университеті, 2013 ж. – 204 б.

ISBN 978-601-04-0004-7

Оқу құралында талдаудың физика-химиялық әдістерінің (құралдық) теориялық негіздері: спектралді, электрохимиялық, хроматографиялық және т.б. баяндалған. Әдістердің мүмкіндіктері, тәжірибелік қолдану аймағы, олардың мағыналары мен шектеулері келтірілген. Әрбір тараудың соңында шығарылған есептердің мысалдары, сонымен қатар өзіндік жұмысқа арналған есептер мен бақылау сұрақтары берілген.

Ашкеева Р.К. и др. Общая химия: учебно-методическое пособие / Р.К. Ашкеева, Л.М. Тугелбаева, Р.Г. Рыскалиева. – Алматы: Қазақ университеті, 2013. – 157 с.

ISBN 978–601–247–863–1

Пособие включает основные разделы общей и неорганической химии, в каждом из которых приведены краткие теоретические положения, содержит описание лабораторных работ, задачи, упражнения и тесты для самостоятельной работы, вопросы для повторения.

Практикум по общей химической технологии: учебное пособие / Ж.К. Каирбеков, Р.М. Мойса, Е.А. Аубакиров, Ж.Х. Ташмухамбетова, Г.К. Василина, Ж.К. Мылтыкбаева. – Алматы: Қазақ университеті, 2013. – 108 с.

ISBN 978–601–04–0093–1

Учебное пособие содержит необходимые для практического освоения студентами теоретические и учебно-методические материалы по важнейшим технологиям производства органических веществ.

Предназначено для студентов, обучающихся по специальностям «05060600-Химия» и «05072100-Химическая технология органических веществ».