

Министерство сельского хозяйства РФ
ФГБОУ ВПО «Кубанский государственный
аграрный университет»

Т.В. Князева

РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ
В КРАСНОДАРСКОМ КРАЕ

Монография

Краснодар
2013

УДК 631.811.98 (470.620)

ББК 40.40

К 54

Р е ц е н з е н т ы:

А.С. Найденов – доктор сельскохозяйственных наук, профессор (Кубанский государственный аграрный университет)

С.И. Лучинский – кандидат сельскохозяйственных наук, доцент (Кубанский государственный аграрный университет)

Князева Т.В.

К 54 Регуляторы роста растений в Краснодарском крае: монография / Т.В. Князева.- Краснодар: ЭДВИ, 2013.- 128 с.

ISBN 978-5-901957-94-3

В монографии изложены характеристика основных групп фитогормонов: ауксинов, гиббереллинов, цитокининов, абсцизовой кислоты, этилена, brassinosteroidов и их химический состав, влияние их на биохимические процессы растения, рост, развитие, дыхательную активность. Их активность в зависимости от факторов внешней среды. Влияние регуляторов роста на урожайность культур и формирование качества продукции растениеводства в условиях Краснодарского края.

Монография предназначена для руководителей хозяйств, главных агрономов, а также студентов высших учебных заведений, обучающихся на агрономических специальностях.

УДК 631.811.98 (470.620)

ББК 40.40

@Князева Т.В., 2013

@ФГБОУ ВПО «Кубанский

государственный аграрный

университет», 2013

ISBN 978-5-901957-94-3

Введение

Без применения современных средств химизации сельского хозяйства невозможно получение высокого урожая самых различных культур. Наряду с использованием минеральных и органических удобрений, гербицидов и пестицидов, средств защиты растений, большое значение имеет и применение регуляторов роста растений.

Современные регуляторы роста растений незаменимы для повышения всхожести и энергии прорастания семян, они способны повышать иммунитет растений, устойчивость к неблагоприятным условиям роста и стрессовым ситуациям, ускорять цветение, плодоношение, повышать урожайность, обеспечивать экологическую чистоту урожая. Всё это делает регуляторы роста растений просто незаменимыми при выращивании сельскохозяйственных культур, как в крупных сельскохозяйственных предприятиях, так и в личной практике садоводов - любителей, на личных приусадебных участках.

В последнее время появилось столько препаратов, называемых иммуномодуляторами, или фитогормонами, что может сложиться мнение, что эти препараты спасают от всех болезней, вредителей и других напастей. Что же это за препараты, так ли они эффективны, чем отличаются и для чего нужны?

Начнем с того, что все это регуляторы роста. Они не уничтожают ни вредителей, не действуют на возбудителей болезней - грибы, бактерии и вирусы. Они являются сильными биостимуляторами, т.е. повышают иммунитет, укоренение черенков, увеличивают всхожесть и ускоряют прорастание семян, снижают отрицательное воздействие неблагоприятных внешних фак-

торов как похолодание или засуха, стимулируют образование завязей, ускоряют созревание плодов. Все это действительно имеет место только в том случае, если не нарушаются общие принципы ухода.

Так, если нарушается технология возделывания культур, не проводится борьба с сорняками, вредителями и болезнями, если растения испытывают недостаток в макро и микроэлементах минерального питания, то ни какие препараты, в том числе и фитогормоны (регуляторы роста) не помогут получить достойный урожай.

Регуляторами роста растений называют физиологически активные соединения природного или синтетического происхождения, способные в малых количествах вызывать различные изменения в процессе роста и развития растений.

Под действием препаратов происходят направленные изменения к интенсивному наращиванию зеленой массы, стимулируются процессы регенерации клеток, улучшается и лучше усваивается витаминный обмен.

Стимулирование собственного иммунитета растений (фитоиммунокоррекция), позволяет индуцировать у растений комплексную неспецифическую устойчивость ко многим болезням грибного, бактериального и вирусного происхождений, а также к другим неблагоприятным факторам среды (засуха, низко- и высокотемпературные стрессы).

По характеру действия на растительные ткани регуляторы роста делят на стимуляторы и ингибиторы.

К настоящему времени регуляторы роста растений нашли практическое применение в следующих основных областях:

- возрождение ослабленных и омолаживание старых растений, за счёт стимуляции побегообразования и корневой системы;

- восстановление повреждённых растений после перенесённых стрессов (посадка, пересадка, хранение, длительная транспортировка, неоптимальная освещённость и температура, обработка пестицидами, засоленность почвы и др.);
- вызов раннего и обильного цветения, интенсивного окрашивания листьев и сочную окраску цветов за счёт усиления синтеза хлорофилла и других пигментов;
- индуцирование повышенной сопротивляемости к фитопатогенам (особенно корневым гнилям), вредителям, неблагоприятным условиям выращивания;
- вызов активного нарастания вегетативной массы;
- активация ферментативной и гормональной системы растения и т.д.

При применении рост регулирующих препаратов необходимо учитывать то, что каждый из них создан для стимулирования роста, развития и повышения продуктивности определенных культур при соответствующих дозах, сроках и способах применения.

Почти за 100 лет, прошедших с момента открытия действия регуляторов роста на растения, исследования в этой области прошли через несколько пиков. Первый был связан с выяснением всей полноты эффектов этилена на растения и с его практическим применением в сельском хозяйстве. Второй определился успехами в области изучения биосинтеза этилена в самом растении и выяснении роли этого процесса в ответе растений на внешние воздействия. Третий проходит в наши дни. Он связан с изучением генетики и молекулярной биологии восприятия и передачи гормонального сигнала в растениях. Этот этап обещает дать в руки исследователей принципиально новые пути управления жизнью растений через получение генноинженерным пу-

тем трансформантов с заданными параметрами роста, плодоношения и скорости созревания плодов

На сегодняшний день создание эффективных химических и биологических регуляторов роста растений относится к актуальному современному направлению научного поиска - нанотехнологиям, так как применение их в мизерных дозах (мг, г на гектар) может быть весьма эффективным для стимулирования ростовых процессов и защиты растений от абиотических стрессов. К настоящему времени синтезированы сотни росторегуляторов различной химической природы, обладающих широким спектром действия на культурные растения. Многие из них уже используются в растениеводстве. Известно 6 групп фитогормонов: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен и брассиностероиды. Они различаются химической природой и действием на физиологические процессы растений. В данной монографии мы постараемся раскрыть влияние регуляторов роста растений относящимся к данным группам на полевые культуры, возделываемые хозяйствами Краснодарского края.

Понятие о фитогормонах

Гормональной регуляции живого организма принадлежит важная роль в реализации наследственной программы и адаптации к меняющимся условиям среды.

Впервые мысль о наличии у растений веществ регуляторной природы высказана Чарльзом Дарвиным в 1880 году в работе «Способность к движению у растений» на основании экспериментов с изгибами проростков по направлению к источнику све-

та. Одновременно с Ч. Дарвиным выдающийся немецкий ботаник и физиолог растений Ю. Сакс постулировал присутствие в растении веществ, ответственных за формирование и развитие стебля, листа и корня. Однако эти предположения не получили признания ученых того времени.

Интенсивные исследования по изучению и выделению регуляторных веществ растений начались в начале 20 века. В 1909-1910 гг. Г. Фиттингом было обнаружено вещество, вызывающее разрастание завязи и образование бессемянных плодов орхидей, названное им, по аналогии с регуляторными веществами животных, гормоном. За несколько лет до этого была установлена высочайшая рострегулирующая активность этилена, а в конце 20-х годов - выделен из растений ауксин. В это же время Н.Г. Холодным и Ф. Вентом была разработана теория тропизмов растений, названная по именам ее создателей, а в конце 30-х годов М.Х. Чайлахян выступил с гипотезой флоригена - гипотетического фиторегулятора, обуславливающего переход растения к формированию генеративных органов и цветению.

Продуктивными в изучении гормонов растений оказались 50-60-е годы, когда были выделены гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота и описаны их свойства. В наше время выделено еще несколько эндогенных регуляторных веществ - брассиностероиды, жасминовая и салициловая кислоты, некоторые олигосахариды, а также активно изучаются негормональные регуляторы роста - полиамины, ряд фенольных соединений, другие вещества.

Одновременно предпринимались попытки поиска, создания и использования регуляторных веществ в растениеводстве. Вначале это были синтетические аналоги ауксина для индукции корнеобразования при вегетативном размножении растений. На

рубеже 60-х годов были открыты ретарданты - вещества, замедляющие осевой вегетативный рост. Они являлись наиболее распространенными в сельском хозяйстве. В настоящее время ведется активный поиск фиторегуляторов с другими ценными свойствами. Особенно препаратов с антистрессовым и репаративным действиями.

Согласно современным представлениям о регуляторах роста и развития растений фитогормонами называют вещества, которые синтезируются в растениях, транспортируются по ним и в малых концентрациях способны вызывать ростовые или формативные эффекты.

Таким образом, первая особенность фитогормонов - эндогенное происхождение. Большинство фитогормонов образуется из органических кислот, в частности - аминокислот. Изменения в интенсивности синтеза того или иного фитогормона, вызванные внутренними или внешними причинами, приводят и к ответной реакции растения - переходу к другому характеру ростовых или формативных процессов.

Вторая особенность фитогормонов - возможность транспортировки их по растению. Биологический смысл этого условия заключается в том, что фитогормон, образовавшийся в одном органе, например в апикальной меристеме стебля, должен обладать свойством регуляции ростовых процессов в других органах, например в корне. Именно таким образом достигается взаимодействие органов, целостность растения. Ряд веществ, обладающих высокой регуляторной способностью, например некоторые фенольные соединения, не могут быть признаны фитогормонами, так как не способны к транспортировке и воздействуют лишь в месте своего синтеза.

Третья особенность - способность в малых концентрациях вызывать заметные ростовые или формативные эффекты. Фитогормоны действуют на растение в малых концентрациях порядка 10^{-13} - 10^{-7} М. Примером ростового эффекта может служить ускорение или замедление роста стебля, а формативного - дефолиация.

Фитогормоны синтезируются в растении из органических кислот, причем у нескольких фитогормонов может быть один и тот же предшественник. Так, мевалоновая кислота является исходным веществом для синтеза четырех классов фитогормонов: стимуляторов - гиббереллинов, цитокининов, brassinosteroidов и ингибитора - абсцизовой кислоты.

При изменении условий внешней среды в растении происходят изменения в синтезе того или иного фитогормона. Ключевые ферменты, действующие на развилках путей биосинтеза фитогормонов, проявляют высокую чувствительность к изменению факторов среды (освещенности, температуры и т.д.), что приводит к преимущественному синтезу определенного фитогормона. Примером такого воздействия внешних условий может служить повышенный синтез гиббереллинов при увеличении продолжительности освещения и наоборот, снижение содержания ауксина, и увеличение уровня фенольных ингибиторов роста при избыточной инсоляции.

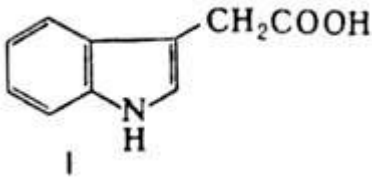
Образовавшаяся молекула фитогормона в дальнейшем транспортируется по растению от места своего синтеза к клеткам-мишеням - клеткам, чувствительным к данному фитогормону. Транспорт фитогормонов происходит по проводящей системе растения, с током пасоки и ассимилятов, а также по межклеточному пространству.

Фитогормоны ауксины

История открытия ауксинов. В 1880 году Чарльз Дарвин и его сын Френсис Дарвин поставили перед собой проблему, каким органом растения воспринимают свет. Растения, стоящие на подоконнике, поворачиваются к солнцу, побеги и листья изгибаются в сторону наибольшего освещения. Причем изгиб происходит в зоне чуть, пониже верхушки. Дарвины с помощью светонепроницаемой ширмы изолировали от света субапикальную область, в которой обычно происходит изгиб. При боковом освещении они обнаружили, что растения изгибаются к свету, хотя зона изгиба не доступна солнечным лучам. Незакрытой оставалась только верхушка (стеблевой апекс) проростка, и логично было ее накрыть черным колпачком. Действительно, после этого изгиба в сторону света не наблюдается, хотя зона изгиба освещена солнцем с одной стороны. Результаты наблюдений Дарвинов неоспоримо говорили о том, что направление света воспринимает верхушка проростка (апекс) и передает информацию о направлении света в нижележащую зону. Дарвины предположили, что верхушка вырабатывает химическое соединение, которое транспортируется вниз и вызывает неравномерный рост. Гипотетическое вещество Дарвины назвали ауксином (от греч. *αυξω* - *расту*).

Ауксины

Влияют на рост, деление и дифференциацию клеток; играют важную роль в явлениях гео- и фототропизма.



Природные ауксины - производные индола, например: 3-(3-индолил) пропионовая кислота, 4-(3-индолил) масляная кислота (ИМК), (4-хлор-3-индолил) уксусная кислота; известен также неиндольный ауксин - фенилуксусная кислота.

Наиболее распространен гетероауксин - (3-индолил) уксусная кислота, (ИУК) - белое кристаллическое вещество; температура плавления 168-169 °С, хорошо растворяется в эфире и метаноле, а также в этаноле, этилацетате, плохо - в воде, CHCl_3 , бензоле, его извлекают из растительных тканей. ИУК быстро разлагается в кислой среде, на свету темнеет. В растениях синтезируется из триптофана.

Гипотеза Дарвинов была не единственным объяснением наблюдавшихся явлений. Так, сигнал мог передаваться в виде электрических импульсов и приводить к тому же результату. Выдвинутое Дарвинами предположение нуждалось в экспериментальной проверке.

Через 50 лет после опытов Дарвинов, наш соотечественник Н.Г. Холодный и его немецкий коллега Ф. Вент независимо поставили новую серию экспериментов, чтобы изучить природу сигнала, передающего информацию из апекса побега в суб-апикальную зону изгиба.

Вещество, передающее сигнал из одной части растения в другую, должно быть хорошо растворимым в воде. Значит, если отрезать много побеговых апексов и поместить их в воду, то в

раствор вместе с другими веществами перейдет и гипотетический ауксин. Затем нужно сделать так, чтобы с одной стороны в проростке оказалось больше «ауксина», а с другой - меньше. Для этого верхушку с собственными ауксинами нужно удалить, а на срез с какого-нибудь края нанести водный экстракт.

Однако работать с водным раствором было трудно - экстракт растекается по срезу. Тогда опыт видоизменили. Апексы располагали на поверхности тонкого слоя агарового геля. У подопытного растения удаляли верхушку и сбоку накладывали на срез кубик агара, в котором предположительно содержался ауксин. Растения всегда изгибались в сторону, противоположную наложенному агаровому блоку. В качестве контроля использовали агаровый блок, не пропитанный экстрактом побеговых апексов. В этом случае изгиба не происходило.

Н.Г. Холодный и Ф. Вент сделали вывод, что гипотетический ауксин действительно существует и вызывает растяжение клеток. Можно было предположить, что при одностороннем освещении, ауксин перетекает на затененную сторону и вызывает изгиб к свету.

Не имея в руках выделенного препарата чистого ауксина, Ф. Вент и Н.Г. Холодный изучили основные свойства этого сигнального вещества. Так, если вырезать зону изгиба и накладывать агаровый кубик снизу (с базальной стороны), то изгиба не будет. Это означает, что ауксин движется по растению полярно (т.е. в строго заданном направлении) - от апекса побега к его основанию, а затем - к кончику корня. Была измерена скорость транспорта ауксинов. Для этого на участок заданной длины помещали сверху агар с ауксином, а снизу - агаровый блок без ауксина. Верхний агаровый блок служил донором ауксинов, а нижний - своеобразным коллектором. Нижний блок через рав-

ные промежутки времени заменяли новым. Всю полученную серию нижних блоков анализировали на проростках на предмет наличия ауксинов. Скорость транспорта ауксинов обычно составляет от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров в час.

Однако необходимо было выделить ауксин в чистом виде. Немецкий химик Ф. Кёгль в 1939 году исследовал химический состав мочи вегетарианцев. Он отметил, что в отличие от мочи других людей, она содержит новое вещество, которое удалось выделить и расшифровать его формулу. Это была индолилуксусная кислота (ИУК). Чтобы научиться определять ее в малых количествах и изучить ее физиологические свойства, Ф. Кёгль испробовал ИУК в разных живых системах. Выяснилось, что ИУК способна усиливать рост проростков с отрезанной верхушкой, как и ауксин. Если наложить агаровый блок с ИУК асимметрично, то происходит характерный изгиб субапикальной зоны.

Лишь через 6 лет из верхушек побегов было выделено такое же соединение - индолилуксусная кислота - и стало ясно, что она и является одним из ауксинов. К настоящему времени вопрос о других соединениях ауксиновой природы окончательно не решен. Известен ряд веществ, обладающих ауксиновой активностью (фенилуксусная кислота, индолилпировиноградная кислота), но их активность ниже, чем у ИУК и они менее распространены.

Кроме них химикам удалось синтезировать вещества, вызывающие такой же физиологический эффект, как и природные ауксины. Поскольку они не встречаются в растениях, их называют синтетическими аналогами ауксинов. Среди них упомянем лишь 2,4 – Дихлорфеноксиуксусную кислоту (2,4-Д) и а-

нафтилуксусную кислоту (НУК). Синтетические аналоги эффективно связываются с рецепторами ауксина, однако слабо взаимодействуют с системой транспорта или окислительной деградации естественных ауксинов.

Использование их чрезвычайно многообразно. Их применяют в садоводстве и лесоводстве, овощеводстве, полеводстве и луговодстве.

Использование ауксинов для вегетативного размножения. В садоводстве и лесоводстве активно используют размножение черенками. С помощью этого способа можно быстро и без потерь сортовых особенностей размножить ценные древесные культуры. Однако проблема в том, что далеко не все культуры укореняются хорошо: яблоня, груша, слива, большинство хвойных пород в этом случае корни образуют плохо или совсем не образуют. Открытие ауксина и его способности стимулировать корнеобразование быстро нашло широкое применение в практике сельского хозяйства. Обычно используют не саму ИУК, так как она быстро разрушается, а ее синтетические заменители: 2,4-Д, 2,4-ДМ, 1-НУК, ИМК. Особенно часто используют 1-НУК, ИМК, и калиевую соль 1-НУК, выпускаемую под названием КАНУ, которая хорошо растворяется в воде. Эти соединения наиболее стабильны и нефитотоксичны. Их применяют для замачивания зеленых и одревесневших черенков, взятых с 2-3-летних побегов. Черенки замачивают на 8-24 часа, погружая в раствор на 1/3 или на 1/2 их длины. Раствор готовят из расчета 25-70 мг препарата на 1 литр воды. Можно использовать и кратковременную (5 сек.) обработку нижней части черенков в водно-спиртовом (1:1) растворе ИМК. Концентрация ИМК в этом растворе 2,5-5 г на 1 литр водно-спиртовой смеси. Для зеленых черенков, а также для черенков травянистых декоратив-

ных растений требуется меньшая концентрация ростовых веществ. Обработанные таким образом черенки высаживают в парники до полного укоренения. Конечно, при этом необходимо поддерживать оптимальную влажность почвы и воздуха, обеспечивать черенки достаточным количеством света.

Использование ауксинов при пересадке. Пересадка древесных и кустарниковых пород представляет немалый стресс для растений. Обусловлено это тем, что значительная часть корней при выкапывании саженца обрывается, особенно страдают их всасывающие окончания. Приживаемость растений на новом месте зависит от скорости восстановления корневой системы. Снятие стрессовой ситуации возможно на фоне применения регуляторов роста, в частности, ауксинов. Для этого срезы корней смазывают пастой из глины и торфа, приготовленной с добавлением растворов ИМК или 1-НУК. Можно помещать корни растений на сутки в растворы стимуляторов. После посадки дерево полезно полить водой с раствором ИМК или 1-НУК из расчета 5-10 мг препарата на 1 литр воды. Приживаемость на новом месте обработанных таким образом деревьев значительно выше.

В настоящее время применяется аналог гетероауксина - корневин, действующим веществом которого является ИУК. Чтобы деревья лучше приживались на новом месте, перед посадкой корневую систему саженца опудривают корневином. После высадки растения в корнеобитаемый слой почвы устанавливают корнепитатель «КП-100» (необходимо вылить на место установки не менее 1 литра воды) и выливают в приствольный круг 2-3 литра рабочего раствора удобрения «Корневая смесь» (его готовят из расчета 70 г удобрения на 10 литров воды). Опудривать не надо, если корни выкопаны с комом земли. В этом случае поступают следующим образом. На месте новой по-

садки присыпают корневую систему дерева почвой, устанавливают корнепитатель «КП-100» и поливают под корень рабочим раствором корневина и удобрения «Корневая смесь» - 3-5 литров в приствольный круг. Рабочий раствор готовят так: в 10 литрах воды растворяют 70 г удобрения и настаивают в течение 3-5 дней. Сливают раствор с нерастворившегося остатка в другую емкость и добавляют 1 пакетик (10 г) корневина.

Использование ауксинов для стимуляции плодообразования. Ауксины используют для стимуляции плодообразования и получения бессемянных плодов. Чаще всего с этой целью применяют регуляторы роста при выращивании томатов, огурцов, баклажанов, перцев и некоторых других культур в теплицах, но возможно использование этого метода и на плантациях, особенно при неблагоприятных погодных условиях. Для этого в начале цветения растения опрыскивают растворами 2,4-Д или 2,4,5-Т, 2-НОУК или 4Х, используя для получения раствора 40-50 мг препарата на 1 л воды. 2-НОУК эффективен и для опрыскивания грядок земляники.

Для обработки овощных культур чаще используют гетероауксин. Концентрация гетероауксина для обработки семян моркови - 600 мг на 1 литр раствора, столовой свеклы - 800 мг, томатов, огурцов - 500 мг/л. Усиливает действие гетероауксина совместное применение с витаминами. Кстати, и другие стимуляторы (например, янтарная кислота) рекомендуют применять совместно с витаминами. Стимуляторы смешивают с витаминами в соотношении 600 мг/л гетероауксина + 100 мг витамина В₁ или такое же количество никотиновой кислоты, или же все три компонента. Семена моркови, свеклы, лука обрабатывают таким раствором 10-12 часов.

Сходное действие на растения оказывает и янтарная кислота. Опрыскивание растений картофеля 0,01 %-ным раствором янтарной кислоты ускоряет зацветание, картофель меньше поражается фитофторозом, урожай увеличивается на 35-50 кг с сотки. Используют янтарную кислоту и для обработок плантаций томатов. Опрыскивание растений для повышения продуктивности проводят в период бутонизации (40-60 мг/л) и повторяют трижды. Интервал между обработками - 7 дней. Расход раствора 2 литра на сотку.

Использование ауксинов для уменьшения опадения плодов. У многих садовых растений (и прежде всего у яблонь и груш) начинается предуборочное опадение плодов. Падалица плохо хранится, имеет нетоварный вид, иногда по этой причине пропадает большая часть урожая. Обработка кроны в этот период ауксинами значительно снижает потери. С этой целью используют обычно растворы 1-НУК или 2,4-Д в концентрации 0,0001-0,001% (1-10 мг препарата на 1 литр воды). Действие препарата сохраняется в течение 2-х недель со дня обработки. Предуборочное опрыскивание лимонов и апельсинов растворами 2,4-Д (8 мг/л) или 1-НУК (20 мг/л) не только уменьшает падалицу, но и замедляет созревание плодов. Такие плоды лучше хранятся, в меньшей степени подвергаются заболеваниям.

Обработка растений регуляторами роста ослабляет и отрицательное влияние заморозков на созревающий урожай, концентрацию препаратов при этом надо повысить до 30-40 мг на 1 литр раствора.

Использование ауксинов для прорезживания цветков и завязей плодовых растений. Садовые растения характеризуются, как известно, периодичностью плодоношения. Обычно обильное плодоношение сменяется низкоурожайным годом, и

это очень неудобно для промышленного садоводства. Для регулирования урожайности можно применять ручное прореживание цветков и завязей при избыточном цветении, но это очень трудоемкая операция. Поэтому и в этом случае прибегают к синтетическим регуляторам роста - ауксинам. Для прореживания цветков и завязей у груш, яблонь, абрикосов, персиков обычно используют раствор 1-НУК в концентрации 15-50 мг/л. Кроны деревьев обрабатывают во второй половине периода цветения. Часть цветков при этом опадает, а оставшаяся часть получает лучшие условия для развития и в последующем из этих завязей формируются более крупные плоды. К тому же закладывается больше цветочных почек, и это обеспечивает урожай будущего года.

Использование ауксинов для задержки цветения плодовых деревьев. Большая часть территории нашей страны периодически испытывает нашествие поздних весенних заморозков, что наносит значительный ущерб садам. Для того, чтобы предотвратить повреждение цветущих деревьев заморозками, прибегают к дымлению, используют локальный обогрев. Но эти способы борьбы далеко не всегда дают желаемый эффект. Ауксины и здесь могут прийти на помощь. Опрыскивание деревьев раствором 1-НУК (25-50 мг/л) осенью в период окончания роста побегов и начала закладки плодовых почек задерживает наступление периода цветения весной следующего года у яблонь и груш на 5-7 дней, абрикосов и персиков - на 10 дней. К тому же этот прием в год обработки ускоряет на несколько дней созревание плодов.

Использование ауксинов при хранении клубней, корнеплодов и луковиц. Наиболее сложная часть проблемы хранения урожая - продление периода покоя у картофеля и овощей, ведь

по причине преждевременного пробуждения точек роста и израстания теряется до 1/3 урожая. Прибавьте к этому ухудшение качества продукции. Картофель в средней полосе России даже при благоприятных условиях хранения начинает прорастать в марте-апреле, а в южных регионах - в январе-феврале. Удаление ростков приходится проводить вручную.

Между тем, продление периода покоя вполне реально с применением все тех же ауксинов. Для этой цели используют метиловый эфир 1-НУК (препарат называется М-1) в смеси с растертой в порошок глиной. Слои картофеля при переборке обрабатывают порошком глины, содержащим 2,0-3,5 % препарата М-1. На 1 тонну картофеля требуется 50-100 г препарата. М-1 резко тормозит прорастание глазков и потерю веса клубнями.

Другой эффективный способ задержки прорастания клубней картофеля - опрыскивание ботвы за 2-3 недели до уборки 0,2 % -ным раствором ГМК (гидразид малеиновой кислоты). ГМК проникает в клубни и задерживает прорастание глазков в течение 8 месяцев при температуре +10-15°C. ГМК также способствует сохранению сахарозы в корнеплодах свеклы, ингибирует прорастание моркови, лука и других овощей при длительном хранении.

Использование ауксинов для уничтожения сорняков. В 1942 году было установлено, что в высоких дозах препарат 2,4-Д действует как гербицид избирательного действия. Он угнетает или уничтожает широколиственные сорняки и не оказывает вредного влияния на злаки. В настоящее время в практику сельского хозяйства внедрено множество гербицидов избирательного действия, наиболее широко известны 2,4-Д и 2М-4Х. Так, водным раствором 2,4-Д (0,6-1,5 кг/га) обрабатывают посевы пшеницы, ржи, кукурузы и других зерновых культур. Успех об-

работки в значительной степени зависит от правильно выбранной дозы с учетом видового состава и состояния растений, а также погодных условий.

Злаки проявляют наибольшую устойчивость к 2,4-Д в период кущения. Широколиственные сорняки, находящиеся в это время в начале развития, наоборот, особенно чувствительны к действию гербицида. Поэтому и проводить обработку рекомендуют именно в этот период. Однако надо иметь в виду, что 2,4-Д в почве сохраняет активность довольно длительное время. В последнее время ученые нашли способы повышения устойчивости культурных растений к высоким дозам 2,4-Д, и предупреждения у них возможных негативных реакций. С этой целью проводят предпосевную обработку семян зерновых культур гуминовыми препаратами.

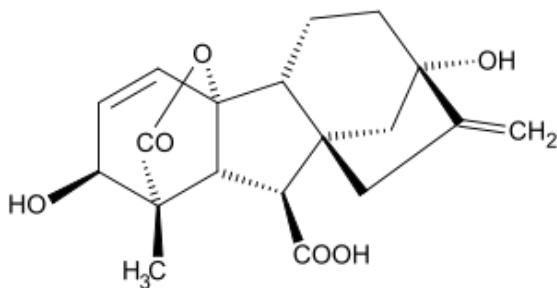
Фитогормоны гиббереллины

История открытия. В Японии распространено заболевание риса, которое местные жители называют «баканоэ» - «бешеный рис», «дурные проростки». Рассада пораженных болезнью растений опережает в росте здоровый рис, но колосья вырастают уродливыми и зерна не бывает. В 1926 году японский ботаник Е. Куросава выделил и описал возбудителя болезни - гриб *Gibberella fujikuroi* (сейчас этот гриб перенесли в род *Fusarium*). Вскоре выяснилось, что многие симптомы «бешеного риса» можно вызвать культуральной жидкостью, в которой рос гриб. Это значит, что гриб выделяет некоторое растворимое в воде

вещество, усиливающее рост риса. По родовому названию гриба вещество было названо гиббереллином.

В 1935 году японский ученый Т. Ябута выделил гиббереллины в кристаллическом виде и дал им существующее название. Но эту работу прервала война и до 1950 года о гиббереллине почти никто не знал. Исследования возобновили несколько групп исследователей в Англии и США, и к 1955 году структура первого из гиббереллинов была окончательно установлена. Англичанин Б. Кросс расшифровал формулу этого соединения и изучил его свойства.

Обнаружилось, что растения и сами способны вырабатывать похожие вещества, за которыми сохранилось название гиббереллинов. Это - самый обширный класс растительных гормонов, на сегодня их известно более 100. Поскольку большинство из гиббереллинов - кислоты, их принято обозначать как ГК (гибберелловая кислота) с соответствующим индексом. Например: ГК₂₄, ГК₅₃ и т.д. Наиболее часто в экспериментах используют ГК₃.



Биосинтез гиббереллинов. В растениях биосинтез гиббереллинов начинается в пластидном компартменте. Из дезоксилилозо-5-фосфата образуется изопентенилпирофосфат и далее (путем конденсации) геранилпирофосфат и геранилгера-

ниолпирофосфат. Ключевым моментом биосинтеза гиббереллинов является циклизация последнего продукта с образованием энткопалилдифосфата и энт-каурена, который считается предшественником всех гиббереллинов.

Энт-каурен покидает пластиду, и дальнейший синтез идет в цитоплазме. Последовательными реакциями окисления образуются энт-кауреновая кислота, энт-гидроксикауреновая кислота ГК₁₂-альдегид и ГК₁₂-кислота. После этого биосинтез гиббереллинов разветвляется на параллельные ветви, которые путем модификации радикалов и замыканием дополнительных циклов внутри молекул приводят ко всему разнообразию гиббереллинов. Физиологически активными являются далеко не все гиббереллины. Физиологической активностью обладают в частности ГК₁, ГК₃, ГК₄, ГК₇ и др., причем физиологическая активность зависит от видовой принадлежности растения. Одно и то же соединение может быть активно в одном виде растений, но не проявлять физиологической активности в другом.

Биосинтез гиббереллинов контролируется многими факторами. Например, начальные стадии биосинтеза находятся под контролем развития (т.е. включаются на определенных стадиях развития и дифференцировки). Переход от ГК₁₂ или ГК₅₃ к ГК₉ или ГК₂₀ зависит от длины дня и от уровня ауксинов. В этой точке метаболизма регулируется переход к цветению под действием гиббереллинов.

На переход от ГК_{9/20} к активным ГК_{4/1} влияют как ауксины, так и красный свет. Эта стадия биосинтеза находится под контролем при прорастании семян.

Рецепция гиббереллинового сигнала приводит к замедлению указанных выше переходов, и одновременно усиливается превращение активных ГК_{4/1} в неактивные ГК_{34/8}. Как и боль-

шинство растительных гормонов, гиббереллины могут конъюгировать с сахарами, образуя неактивные гликозиды (запасные формы гиббереллинов). Кроме того, в растениях существуют специфические оксидазы, которые необратимо переводят гиббереллины в неактивные соединения.

О путях передачи гиббереллинового сигнала известно достаточно мало. Рецепторы, связывающиеся с гиббереллинами, пока еще не охарактеризованы. Показано, что в трансдукции сигнала участвует цГМФ.

Был выделен мутант арабидопсис *spy (spindly)* с конститутивным ответом на гиббереллин: растения сильно вытягивались в длину, семена преждевременно прорастали и т.п. Последовательность гена *SPY* позволяет сделать вывод, что белок работает как N-ацетилглюкозаминтрансфераза. По-видимому, гликозилирование является важным событием в репрессии ответа на гиббереллин. При повреждении белка репрессия снимается, и можно наблюдать постоянный ответ на гиббереллин, который не зависит от добавления гормона.

Еще один белок гиббереллинового ответа был выделен благодаря мутации *gai (GA-insensitive)*. Он оказался транскрипционным регулятором. При повреждении генного локуса *GAI* растения становились нечувствительными к гиббереллинам.

Гиббереллины способны вызывать синтез специфических транскрипционных факторов, которые обозначены как GAMyb. Эти регуляторы узнают последовательности в промоторных участках многих генов (например, у гена α -амилазы ячменя).

При рассмотрении гиббереллина, так же как и ауксина, мы сталкиваемся с одной и той же проблемой: как можно объяснить, что очень малые количества данного вещества способны контролировать многочисленные и разнообразные морфогене-

тические реакции, включающие прорастание семян, деление и растяжение клеток, закладку цветков. Лишь один феномен был проанализирован подробно - индукция гидролиза крахмала в беззародышевых семенах ячменя.

Мы теперь знаем, что контроль расщепления крахмала гиббереллином сводится к регуляции образования и высвобождения ферментов. Нанесение гиббереллина на беззародышевые семена ячменя приводит к появлению и выделению амилазы, а также других ферментов. Амилаза вызывает гидролиз крахмала (по латыни *amylum*), содержащегося в эндосперме зерна ячменя.

Если удалить алейроновый слой, то можно показать, что образование фермента происходит именно в этой ткани. Следовательно, алейрон продуцирует и выделяет гидролитические ферменты, расщепляющие запасные питательные вещества в эндосперме. Именно эти алейроновые клетки, являющиеся клетками-мишенями, и реагируют на гиббереллин. Данная система может служить примером органоспецифической регуляции роста, так как гиббереллин - своего рода ключ к запасным питательным веществам - образуется в зародыше, содержащем единственные в семени способные к росту ткани.

Каким образом гиббереллин вызывает проявление α -амилазной активности? Во-первых, очевидно, что фермент представляет собой не просто активированную форму предварительно синтезированного неактивного запасного белка, а образуется заново из составляющих его аминокислот. Это было показано путем добавления меченых аминокислот к зернам ячменя или алейроновым слоям, инкубированным с гиббереллином. В результате происходило включение радиоактивности в белок. Это включение предотвращалось ингибиторами синтеза белка, такими, как циклогексимид. На место действия гиббереллина в

процессе синтеза белка указывает тот факт, что ингибиторы ДНК-зависимого синтеза РНК (например, актиномицин D) препятствуют также и синтезу амилазы. Отсюда можно заключить, что гиббереллин должен участвовать в образовании молекул мРНК на ДНК-матрице в качестве дерепрессора генов, кодирующих гидролитические ферменты; он как бы дает разрешение на выработку этих ферментов.

Попытки доказать существование такой специфической мРНК наталкиваются на трудности, связанные с очень малым количеством образующейся мРНК и отсутствием методов, позволяющих отличить ее от других мРНК. Последняя проблема была недавно решена благодаря обнаружению на одном конце молекул мРНК цепи адениновых остатков. Поскольку аденин соединяется водородными связями с уридином, это свойство позволяет отделять мРНК, с помощью колонки со связанным полиуридином, к которому может присоединяться аденин. Информационная РНК сорбируется колонкой, тогда, как другие РНК свободно проходят через нее. Затем, заменив раствор в колонке, можно элюировать и определить мРНК. Этот метод показал, что примерно через 4 часа после добавления гиббереллина меченые нуклеозиды включаются в мРНК с помощью ядер алейроновых клеток. Это происходит за несколько часов до появления α -амилазы. Кроме того, появление α -амилазы тормозится при добавлении на ранних этапах ингибитора кордицепина, который, как считается, специфически предотвращает завершение синтеза мРНК. Чем позже добавляется кордицепин, тем меньше его эффект. Если его добавить примерно через 12 часов после нанесения гиббереллина, то никакого ингибирующего влияния он уже не будет оказывать. Следовательно, индуциро-

ванный гиббереллином синтез мРНК для α -амилазы к этому времени должен был завершиться.

Специфическая природа вновь синтезированной мРНК была окончательно установлена. После того, как выделенную мРНК внесли в белок синтезирующую систему *in vitro*, содержащую рибосомы, тРНК, необходимые ферменты и аминокислоты, путем сочетания иммунохимических и электрофоретических методов было показано, что образовавшийся белок идентичен настоящей α -амилазе.

Примерно в то же время, когда появляется мРНК, наблюдается и резкое увеличение числа полисом и шероховатого эндоплазматического ретикула в алейроновых клетках. Такие изменения типичны для клеток, производящих секреторируемые ферменты. Действительно, гиббереллин, по-видимому, способствует как секреции, так и синтезу ферментов. Было показано, что гиббереллин инициирует образование не только α -амилазы, но и других гидролаз, особенно протеазы и рибонуклеазы. Таким образом, один гормон, очевидно, вызывает ряд событий, приводящих к быстрому преобразованию всех запасных питательных веществ семени в вещества, доступные для молодого растения. Гиббереллин способствует также выделению всех этих ферментов из алейроновых клеток в эндосперм. Синтез и высвобождение α -амилазы начинается примерно через 9 часов после добавления гиббереллина.

Рибонуклеаза синтезируется одновременно с α -амилазой, но до ее выделения из клеток должно пройти более 24 часов с момента добавления гиббереллина. Ферменты расщепляют запасные питательные вещества на растворимые продукты, которые затем транспортируются к растущим апексам растения и ис-

пользуются в качестве источников энергии и материалов, необходимых для образования новых клеток.

Если гиббереллин может дерепрессировать определенные гены в клетках алейронового слоя, не удивительно, что он может также оказывать влияние на деление и дифференциацию клеток в других частях растения путем включения других генов. Какие гены при этом включаются, почти наверняка зависит от природы клеток. Сделано немного работ, посвященных роли гиббереллина в инициации или контроле растяжения клеток. У совсем взрослых растений овса гиббереллин отвечает за значительное удлинение междоузлий стебля до цветения. Было установлено, что в отсутствие ауксина такое удлинение полностью обусловлено растяжением клеток, хотя в природных условиях при наличии определенного количества ауксина в узле происходит также и деление клеток. Первоначальные результаты показывают, что гиббереллин индуцирует растяжение клеток благодаря подкислению клеточных стенок примерно таким же образом, как было описано ранее для ауксина. Однако чувствительные к гиббереллину клетки не реагируют на ауксин. Различия между клетками этих двух типов объясняются, вероятно, наличием у них разных рецепторов гормонов.

Образно гиббереллины можно назвать «гормонами благополучия зеленого листа».

Гиббереллины вырабатываются в основном в фотосинтезирующих листьях (однако, могут синтезироваться и в корнях). Действуют гиббереллины, прежде всего на интеркалярные меристемы, расположенные в непосредственной близости от узлов, к которым прикреплены листья.

Наиболее яркий эффект наблюдается при обработке гиббереллинами интеркалярных меристем злаков: растения сильно

вытягиваются, механическая прочность соломины понижается и стебель полегает. Кроме того, при действии гиббереллинов у риса и кукурузы не может образоваться фертильная пыльца. Именно поэтому при болезни баканеэ рис практически не давал урожая.

Если пронаблюдать за ростом ветки яблони, липы или других деревьев, выяснится, что апикальная меристема активна только во второй половине лета, когда закладываются почки с листьями и цветками на следующий сезон. Часто апикальная меристема останавливает рост в еще закрытой почке. Рост ветки начинается весной: почка набухает и из нее образуется длинный побег. Весенний рост целиком происходит за счет интеркалярных меристем.

Почки растений не одинаковы. Так, почки каштана, тополя, яблони, березы покрыты почечными чешуями (или катафиллами). Эти чешуи - видоизмененные листья, которые не занимаются фотосинтезом. Междоузлия между почечными чешуями остаются короткими, и в основании побега остается так называемое почечное кольцо (близко расположенные рубцы от почечных чешуй). Затем начинаются фотосинтезирующие листья, и чем больше площадь листа, тем длиннее междоузлие под ним. Это означает, что крупный зеленый лист производит гиббереллина больше, чем меньший по площади, и подает более мощный сигнал в интеркалярную меристему. Клетки активнее делятся и растягиваются там, где больше гиббереллина, и междоузлие под крупным листом оказывается длиннее.

Нефотосинтезирующие почечные чешуи практически не вырабатывают гиббереллина. Поэтому их незачем разделять в пространстве и нет необходимости создавать листовую мозаику.

Интеркалярная меристема не работает, образуется почечное кольцо из сближенных рубцов от почечных чешуй.

У крушины, дёрена, облепихи почечных колец не бывает. Их почки прикрыты листьями, которые весной становятся хорошо развитыми зелеными листьями. Они передают гиббереллиновый сигнал вставочным меристемам, за счет растяжения междоузлий возникает листовая мозаика.

Ясень укрывает свои почки катафиллами, однако весной катафиллы зеленеют. (По форме они сильно отличаются от типичных фотосинтезирующих листьев). Вставочные меристемы получают от них слабый сигнал, и расстояние между рубцами несколько увеличивается.

Несколько сложнее физиологический ответ на гиббереллин у розеточных растений. В начале сезона они образуют прикорневую розетку листьев. Несмотря на крупные размеры листьев, междоузлия между ними не увеличиваются. Гиббереллиновый сигнал направляется к верхушке побега, и когда он превышает некоторый порог, эта меристема начинает образование соцветий. В соцветиях розеточных растений листья уступают в размерах прикорневым, но междоузлия на цветущем побеге гораздо длиннее. Это обусловлено гибберелиновыми сигналами, поступающими в интеркалярные меристемы из ниже лежащих листьев розетки.

Биосинтез гиббереллинов можно подавить с помощью некоторых ретардантов (один из таких агентов - паклобутразол). Паклобутразол широко используется при выращивании растений. Слишком большая высота иногда бывает нежелательной. Например, крупные цветки на коротких цветоножках (т.е. в плотных соцветиях) смотрятся более эффектно, чем на длинных. Если при выращивании высокорослых сортов вовремя провести

обработку ретардантом, то получатся «искусственные карлики». Так, из Голландии часто поставляют «карликовые» хризантемы, каланхоэ, горечавки и другие растения. Они пользуются большим спросом, однако после продажи ретарданты перестают действовать и рост растений нормализуется.

Гиббереллины и прорастание зерна. Один из самых ранних эффектов, вызываемых гиббереллинами - это мобилизация запасных питательных веществ при прорастании семян. Лучше всего этот процесс изучен у злаков (ячменя, ржи, пшеницы), поскольку имеет важное практическое значение для производителей пива.

Зерновка злаков состоит из зародыша, эндосперма и семенной кожуры. Запас питательных веществ сосредоточен в эндосперме в виде крахмала. К моменту созревания зерна крахмалистый слой уже не содержит живых клеток. На периферии эндосперма остается лишь тонкий слой живых клеток, богатых запасными белками - алейроновый слой. Зародыш злаков контактирует с эндоспермом щитком. При прорастании щиток выделяет гиббереллин. Он означает, что зародыш «проснулся», ему нужны питательные вещества. Гиббереллины диффундируют через зону с крахмальными зёрнами к алейроновому слою эндосперма. В живых клетках алейронового слоя начинается синтез матричных РНК для ферментов, разрушающих крахмал - амилаз. (Промоторы генов амилаз содержат консенсус, который узнают специфические транскрипционные факторы GAMyb, индуцированные гиббереллинами).

Белковые гранулы (алеиرون) растворяются: запасной белок разрушается до отдельных аминокислот. Аминокислоты служат строительным материалом для синтеза амилаз. Эти ферменты поступают из алейронового слоя к крахмальным зёрнам. Крах-

мал разрушается до мальтозы и глюкозы, а эти сахара впитывает циток и передает остальным тканям зародыша. Вот таким длинным путем осуществляется аттрагирующий эффект гиббереллинов.

Процесс разрушения крахмала в семенах злаков очень важен для пивоварения. Чтобы получить пиво, семена ячменя проращивают, выжидают, когда крахмал разрушится, а затем вываривают проростки в кипящей воде. Экстракт упаривают и получают темную сладкую массу - солод. Качество солода зависит от жизнеспособности зародышей и от того, насколько хорошо они вырабатывают гиббереллины. Чем ниже всхожесть семян, тем хуже солод.

Теперь благодаря открытию гиббереллинов можно получать качественный солод из плохо прорастающих семян - достаточно их обработать слабым раствором гиббереллинов, как начнется разрушение крахмала. Причем даже наличие зародыша оказывается не обязательным: обломки семян также пригодны для производства солода. Сильно ускорился и сам процесс получения солода. Если в старину на это уходило более недели, то сейчас достаточно двух-трех дней.

Еще один пример аттрагирующего действия гиббереллинов - стимуляция развития бессемянных плодов. Особенно это важно при выращивании бескосточковых сортов винограда. Если применить гиббереллин, ягоды получаются более крупными и урожай возрастает.

Гиббереллины стимулируют прорастание не только семян злаков, но и других растений. У подсолнечника и тыквы эти гормоны запускают разрушение запасных жиров и их окисление до сахаров, у бобовых мобилизуют гранулы запасных белков и т.д. Именно поэтому рекомендуют обрабатывать гиббереллином

семена, клубни и луковицы перед посадкой: увеличивается процент прорастания, рост становится более активным.

Гиббереллин и проявление пола у растений. С помощью гиббереллина можно вызвать изменение пола у растений. В 1970-х годах под руководством М.Х. Чайлахяна были проведены исследования на огурцах и конопле. Огурцы образуют как мужские, так и женские цветки на одном растении, а конопля относится к типично двудомным растениям (мужские и женские цветки на разных экземплярах). Обработка гиббереллинами вызывала увеличение процента мужских растений у конопли и усиливала закладку мужских цветков на огурцах. Гормоноантагонистом в этих экспериментах выступал цитокинин, который вызывал образование женских цветков.

Однако, опыты, проведенные в США на кукурузе, показали обратный эффект: при обработке ГК₃ за 8-9 дней до мейоза в мужской метелке образовались женские цветки и семена, а обработка за 3 дня до мейоза приводила к мужской стерильности у кукурузы. Мужскую стерильность можно вызывать гиббереллином также у риса (при болезни «баканое» - см. выше).

Иногда проявление пола зависит не только от вида, но и от генетической линии, к которой принадлежит растение. Например, обработка гиббереллинами томатов дикого типа вызывала образование избыточного числа гнезд в завязях (стимулировала женское развитие). У мутантов томата *stamenless*, лишенных тычинок, гиббереллин вызывал нормализацию андроеца, т.е. стимулировал развитие мужской сферы в цветке.

Несомненно, уровень гиббереллинов влияет на проявление пола у растений. Однако, результат зависит от вида, линии и внешних обстоятельств, при которых проводится обработка.

Гиббереллин и цветение растений. Один из ярких эффектов гиббереллинов - стимуляция цветения ряда растений. Как правило, уровень эндогенных гиббереллинов повышается при увеличении длины дня. У многих растений умеренных широт цветение контролируется фотопериодом. Виды, цветущие при длинном дне, можно заставить цвести с помощью гиббереллинов. В опытах М.Х.Чайлахяна к гиббереллину оказались чувствительными рудбекия, каланхоэ, морковь. Однако, другие виды (например, озимая пшеница) не цвели после обработки гиббереллинами, хотя для всех перечисленных видов важным индуктором цветения является длинный день. Таким образом, участие гиббереллина в регуляции цветения очевидно, хотя результат во многом зависит от частной физиологии того или иного растения.

Препараты этой группы также нашли широкое применение в сельском хозяйстве, хотя и не так хорошо известны практикам как ауксины.

Использование гиббереллинов для повышения урожайности. Гибберелловую кислоту (ГА) используют для повышения урожайности кишмишных (бессемянных) сортов винограда, характеризующихся сравнительно мелкими ягодами. Опрыскивание виноградной лозы раствором ГА (30 г/га или 30 мг на 10 м²) во время цветения или через 5-7 дней после окончания способствует увеличению размера ягод в полтора - два с половиной раза и повышению урожайности на 50-100 %. К тому же на несколько дней ускоряется созревание винограда. Положительно действует ГА и на некоторые семенные сорта винограда: увеличивается количество ягод, возрастает малосемянность и бессемянность, разрыхляется кисть (что снижает поражаемость ягод фитопатогенами), ускоряется созревание.

Применяют ГА и при выращивании цитрусовых. Обработка этим фитогормоном апельсиновых деревьев перед цветением выравнивает интенсивность плодоношения по годам, что в ко-

нечном итоге ведет к повышению урожайности. Опрыскивание апельсиновых деревьев в период, когда плоды еще зеленые, задерживает их созревание и улучшает механические свойства кожицы.

С целью повышения урожайности ГА используют и для обработки плантаций земляники.

Использование гиббереллинов для выведения из состояния покоя. Этот прием получил широкое распространение в картофелеводстве, там, где практикуются вторичные (летние) посадки картофеля. Свежеубранные, разрезанные на несколько частей клубни погружают в раствор ГА (1-2 мг/л) и тиомочевины (20 мг/л). Выдерживают посадочный материал в этом растворе 30-60 минут. Концентрация фитогормона и продолжительность обработки зависят от сортовых особенностей картофеля. Расход гибберелина составляет от 0,5 до 10 г на гектар.

Предпосадочная обработка клубней ГА может ускорять появление всходов и увеличивать количество проросших глазков и при обычных весенних посадках.

Использование гиббереллина для увеличения вегетативной массы в луговодстве. Обработка растений гиббереллином сопровождается нарастанием вегетативной массы. Это связано с удлинением междоузлий, ускорением их формирования и развития. Двух- или трехкратная обработка сенокосных лугов и пастбищ гиббереллином приводит к повышению урожайности кормовых трав. Эффективность этого приема зависит от внесения минеральных удобрений, так как усиленный рост вегетативной массы требует и усиленного питания. Повышение урожая наблюдается только при первом укосе, обработка гиббереллином во второй половине лета на рост растений не влияет. Ис-

пользуют гиббереллин и для ускорения роста зеленой подкормки при птицефабриках и на прифермских севооборотах. Фитогормон способствует повышению сочности зеленых кормов.

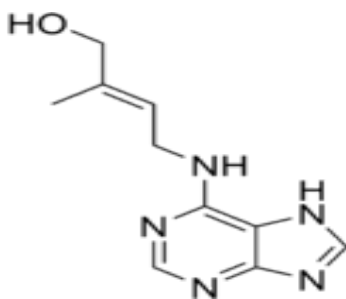
Обработка гиббереллином стимулирует рост побегов чайного куста и повышает в листьях содержание танина.

Фитогормоны цитокинины

В 1913-1923 гг. Г. Габерландт обнаружил в проводящих пучках растений гормоны, вызывающие деление клеток. Однако по причине очень низкого содержания этих гормонов в биологических объектах их долго не удавалось выделить в чистом виде и определить структурные формулы. Открытие цитокининов связано с обширными исследованиями по выращиванию каллуса, образовавшегося из изолированной ткани сердцевины стебля табака на питательной среде (Ф. Скуг и К. Миллер). Было показано, что клетки каллуса в стерильной культуре через определенный промежуток времени прекращают деление. Однако при добавлении к питательной среде производных ДНК, получающихся после ее автоклавирования, деление клеток возобновляется. Впервые в чистом виде вещество, вызывающее в культуре ткани деление клеток, было выделено в 1955 году из спермы сельди К. Миллером, Ф. Скугом, М. фон Залтцом и Ф. Стронгом. Это оказался 6-фурфуриламинопурин. За способность индуцировать и поддерживать процесс деления клеток его назвали «кинетин». Процесс деления клеток в биологии именуется цитокинезом, отсюда и название этой группы соединений - цитокинины. К группе цитокининов были отнесены обнаруженная в 1952 году в кокосовом молоке N,N' -

дифенилмочевина и выделенный в 1963 году Д. Летамом из незрелых зерновок кукурузы зеатин. В настоящее время цитокинины обнаружены в микроорганизмах, водорослях, папоротниках, мхах и во многих высших растениях. Все естественно присутствующие в растениях цитокинины являются производными изопентениладенина. Однако содержание их в тканях растений очень мало. Так, для получения 1 миллиграмма зеатина необходимо переработать 70 кг незрелых семян кукурузы.

Все известные цитокинины - это производные пуриновых азотистых оснований, а именно аденина, в котором аминогруппа в шестом положении замещена различными радикалами.



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. Вместе с тем имеются данные об образовании цитокининов в семенах (зрелые зародыши) и развивающихся плодах. Нанесенные на лист синтетиче-

ские 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. Фермент является нестабильным, что затрудняет его изучение. Поэтому исследования ведутся путем трансформации растений *ipt*-геном с использованием T-ДНК Ti-плазмид. Изопентениловый остаток может образовываться из мевалоновой кислоты. Высказывается предположение, что цитокинины могут также образовываться при расщеплении тРНК. Содержание цитокининов определяется скоростью их синтеза и разложения. Распад цитокининов регулируется ферментом цитокиноксидазой.

В литературе мало данных о влиянии условий среды на образование цитокининов. Имеются сведения, что улучшение питания растений азотом усиливает образование цитокининов. Вместе с тем и для проявления действия цитокининов необходимо достаточное снабжение растения питательными веществами, особенно азотом.

Цитокинины - «великие организаторы», регулирующие рост растений и обеспечивающие у высших растений нормальное развитие их формы и структур. В стерильных тканевых культурах добавление цитокининов в надлежащей концентрации вызывает дифференцировку; появляются примордии - нерасчле-

ненные зачатки органов, т.е. группы клеток, из которых со временем развиваются различные части растения. Обнаружение этого факта в 1940 году послужило основой для последующих успешных экспериментов. В начале 1960-х годов научились уже выращивать целые растения из одной недифференцированной клетки, помещенной в искусственную питательную среду.

Еще одно важное свойство цитокининов - их способность замедлять старение, что особенно ценно для зеленых листовых овощей. Цитокинины способствуют удержанию в клетках ряда веществ, в частности аминокислот, которые могут быть направлены на ресинтез белков, необходимых для роста растений и обновления его тканей. Благодаря этому замедляются старение и пожелтение, т.е. листовые овощи не так быстро теряют товарный вид. В настоящее время предпринимаются попытки использовать один из синтетических цитокининов, а именно бензиладенин, в качестве ингибитора старения многих зеленых овощей, например салата, брокколи и сельдерея.

Биосинтез и инактивация цитокининов. В клетке цитокинины образуются из азотистого основания аденина. К аденину присоединяется боковая изопентильная группа, что приводит к образованию цитокининового скелета. Далее происходит последовательное удаление фосфатной группы и рибозы. Самый простой из цитокининов - изопентениладенин. Изопентениладенин проявляет большую физиологическую активность, чем изопентениладенинрибозид или изопентенил - АМФ. Другие цитокинины образуются за счет модификации изопентильного фрагмента (гидроксिलирование, окисление, восстановление).

Цитокинины в клетке присутствуют в активной и неактивной форме. Неактивными формами цитокининов обычно являются N₇- и N₉-гликозиды, а также гликозиды по гидроксилу

изопентильного фрагмента. Присоединяя или отсоединяя сахара, клетка регулирует концентрацию активных цитокининов. Возможно и необратимое разрушение цитокининов, поэтому по мере удаления от апекса корня концентрация цитокининов падает.

Из арабидопсис (резуховидка Таля) и кукурузы выделены гены, белковые продукты которых связываются с цитокинином и имеют характерную для рецепторов структуру. Так, у белка CRE 1 (от cytokinine receptor) есть фрагмент, выступающий на наружную поверхность плазмалеммы, который связывается с молекулой цитокинина. Далее в белке расположен гистидинкиназный домен и два домена, участвующие в переносе фосфатной группы (REC -Receiver domains). Предполагают, что рецептор цитокинина взаимодействует с MAP-киназной системой трансдукции сигнала.

Цитокинины способствуют синтезу новой ДНК в клетке и контролируют S-фазу клеточного цикла у растительных клеток. Интересно, что аденин с заместителями, похожими на радикал цитокининов, входят в состав некоторых РНК. Более того, если брать синтетические аналоги цитокининов (например, бензиламинопурин), то необычный радикал (бензил) появляется в тех же самых РНК у того же самого аденина. Эксперименты с мечеными атомами показывают, что цитокинин непосредственно не встраивается в молекулу РНК целиком. Происходит лишь «переброска» радикала с молекулы цитокинина на молекулу РНК.

Эффекты цитокининов от апекса корня до апекса побега. Цитокинины оказались во многом похожими на первую из известных групп растительных гормонов - на ауксины, однако были и существенные отличия. Главное - у цитокининов совершенно иная точка синтеза. Если ауксины синтезируются в апексе побега, то цитокинины - биохимический «маркер» кончика

корня. Ауксин транспортируется по растению сверху вниз и активно, а цитокинин - снизу вверх и пассивно.

Образно цитокинины можно назвать «гормонами благополучия апекса корня». **Аттрагирующий эффект.** Кончик корня для своего роста нуждается в питательных веществах. Минеральных солей и воды у корня в недостатке, поэтому необходимо «притягивать» продукты фотосинтеза: сахара, аминокислоты и др. Этот эффект проявляется в зоне деления (т.е. в апикальной меристеме) корня.

Иногда цитокинины называют гормонами «омоложения» растительных тканей. Если обработать цитокинином лист, готовящийся к листопаду, он еще долго будет оставаться зеленым. Этот эффект был настолько впечатляющим, что физиологи растений считали «омоложение» - главным эффектом цитокининов. Однако при более внимательном рассмотрении окажется, что это - всего лишь аттрагирующий эффект. В норме перед листопадом все белковые молекулы листа разрушаются и в виде аминокислот отправляются на зимнее хранение в корень. К моменту листопада в тканях листа почти не остается азота, который был бы доступен метаболизму. Оттекают из осеннего листа и другие органические вещества, следовательно, мы имеем дело не столько со старением, сколько с запрограммированной гибелью листа от истощения (заметим, что вечнозеленые листья тропических растений обычно остаются живыми в 3 - 5 раз дольше, чем листья растений умеренных широт). Зимой большая листовая поверхность опасна, поэтому происходит листопад, а питательные вещества депонируются в корне.

Если ввести в лист радиоактивный глицин и обработать одну из частей листа цитокинином, метка быстро соберется в обработанной половине листа. Нормальная физиологическая реак-

ция состоит в том, чтобы передать питательные вещества ближе к корню (т.е. источнику цитокининов). Так как в эксперименте источником цитокининов оказалась соседняя половина листа, метка переместилась именно туда.

Таким образом, цитокинин не омолаживает лист, а просто не дает ему погибнуть от истощения, притягивая и удерживая в тканях питательные вещества.

Цитокинин и дифференцировка клеток. В зоне дифференцировки корня цитокинины способствуют образованию проводящей системы. Поскольку корень нуждается в продуктах фотосинтеза, которые по растению разносит флоэма, цитокинины (гормоны корневого благополучия) вызывают образование преимущественно элементов флоэмы.

Цитокинин рассматривается тканями как запрос на фотоассимиляты. Если ткань в принципе способна образовать хлоропласты, то даже в темноте под действием цитокинина можно добиться синтеза хлорофилла. Так, в семялодях тыквы происходит дифференцировка фотосинтезирующих тканей, в клетках пластиды превращаются в хлоропласты.

Распространяется цитокинин вверх с ксилемным током. Поскольку ксилема - мертвая ткань, она не может обеспечить ни активного транспорта, ни полярности: для этого нужны живые мембраны. В отличие от ауксинов, цитокинины транспортируются пассивно и неполярно.

О том, что цитокинины содержатся в ксилеме, догадывался еще Ф. Скуг. Если сердцевинную паренхиму стебля не отделять от слоя ксилемы, то некоторое время клетки паренхимы могли делиться (это наблюдение было сделано еще до открытия цитокининов).

В зоне вторичного утолщения цитокинины стимулируют работу камбия и образование новых флоэмных элементов. Повышенная концентрация цитокининов говорит растению о благополучном развитии корневой системы. Это означает, что нет необходимости в новых корнях. Т.е. цитокинины подавляют рост боковых корней. С другой стороны, нужны побеги, которые образуют новые листья и позволят лучше снабжать растущие корни. Под действием цитокининов начинают расти боковые почки на побегах. Таким образом, цитокинины снимают апикальное доминирование, вызванное ауксинами. Заметим, что ауксины и цитокинины - антагонисты в процессе регуляции развития боковых почек. Однако, в другом процессе - клеточных делений - они синергисты (т.е. их совместное действие усиливается). Традиционно упоминается реакция устьичных клеток на цитокинин: если вода поступает в лист из корня (т.е. обогащена цитокининами), устьица открываются. Если вода поступает из других органов, она бедна цитокининами (богата абсцизовой кислотой) и происходит закрытие.

Цитокинины способствуют росту бессемянных плодов. Ситуация очень напоминает соответствующий эффект ауксина. В молодом зародыше очень рано появляется корневой полюс, который начинает синтезировать цитокинины. Плод с семенами, естественно, содержит больше цитокининов, чем бессемянный. При добавлении цитокининов извне, растение считает, что в бессемянном плоде зародыши есть и проявляется аттрагирующий эффект.

Наиболее высока концентрация цитокининов в развивающихся семенах и плодах растений, причем именно в тех местах, где наблюдается активное деление клеток. У сочных плодов в семенах содержание цитокининов выше, чем в мякоти.

Более или менее значительные количества цитокининов обнаружены также в меристематических зонах корней и камбии. Существует четкая зависимость между интенсивностью роста и содержанием цитокинина в органах. Например, в покоящихся луковицах содержание цитокининов очень низкое, но оно значительно возрастает к моменту прорастания.

Основным местом синтеза цитокининов в растениях считают меристему кончиков корней. Они были обнаружены в пасоке (ксилемный сок растений), что позволило предположить возможность перемещения цитокининов по сосудам ксилемы к растущим частям растений: развивающимся почкам, семенам, плодам, междоузлиям и молодым листьям.

В настоящее время синтезировано большое количество соединений, обладающих цитокининовой активностью. В основном это производные аденина.

Цитокинины участвуют в регуляции физиологических процессов у высших растений, причем, как и другие фитогормоны, они обладают полифункциональностью действия. Однако наиболее типичный эффект от применения цитокининов - стимуляция деления клеток. Интересно, что этот процесс не индуцируется одним цитокинином или одним ауксином: лишь определенное сочетание этих гормонов приводит к активному делению клеток.

Влияют цитокинины и на закладку и развитие генеративных органов. При обработке цитокининами ускоряется зацветание многих растений, причем в этих процессах цитокинины действуют совместно с гиббереллинами. Важную роль играют цитокинины и в формировании пола у цветка. Они способствуют закладке женских цветков у огурца, шпината, кукурузы, конопля.

Цитокинины способствуют прерыванию покоя спящих почек древесных культур, клубней, семян некоторых растений. Именно на этом свойстве основано применение цитокининов для повышения всхожести долго хранившихся семян.

Участвуют цитокинины в регуляции обмена веществ уже закончивших рост органов. Кинетин, например, задерживает процессы старения и распада.

Неблагоприятные факторы среды - засуха, затопление, низкие температуры, засоление - резко замедляют поступление цитокининов с пасокой в надземные органы. Побеги в результате замедляют рост, листья быстро стареют. Обработка цитокининами растений, находящихся в стрессовой обстановке, значительно улучшает их состояние, а в случае затопления - полностью устраняет неблагоприятные последствия.

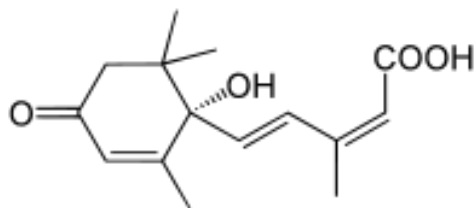
В настоящее время цитокинины мало используются в практике сельского хозяйства. Однако есть целый ряд перспективных направлений, где их применение может принести большую пользу. Так, при размножении генетически ценных сортов сельскохозяйственных и древесных растений используют культуру каллусных тканей. Разрабатываются методы выращивания больших масс каллусных тканей лекарственных растений и для получения препаратов, необходимых в медицине. Другой пример: для оздоровления пораженных вирусной инфекцией культур (картофеля, земляники, гвоздики и т.д.) целые растения выращивают из меристем стеблевого конуса нарастания, клетки которого не содержат вирусов. Как при получении дифференцированной каллусной ткани, так и для поддержания функциональной активности изолированных тканей и органов обязательным используется цитокинин наряду с ауксином.

Синтетические цитокинины могут использоваться для получения более кустистых форм растений, для торможения старения, для повышения устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды, для сдвига выраженности пола в женскую сторону.

Фитогормоны абсцизовой кислоты

Абсцизовая кислота, гормон растений, регулирующий процессы увядания, опадения листьев, покоя. Тормозит рост растений. По химической природе изопреноид абсцизовая кислота (от англ. *Abscission* - отделение, опадение), гормон растений. Тормозит ростовые и метаболические процессы, подавляет транспирацию в условиях засухи, способствует формированию и покою семян, клубней и корнеплодов, а также облегчает опадение цветков и плодов многих растений.

По химической природе - изопреноид (сесквитерпеноид). Первые препараты абсцизовой кислоты независимо выделены в 1963 Ф. Эддикоттом с сотрудниками (США) и Ф. Уорингом с сотрудниками (Великобритания). В растениях обнаружен также близкий к абсцизовой кислоте по структуре и физиологической активности ксантоксин. У водорослей и печеночных мхов функции ингибитора роста выполняет лунуларовая кислота. Биосинтез абсцизовой кислоты происходит путем специфического расщепления каротиноидов типа виолаксантина. В природе абсцизовая кислота может образовывать конъюгаты, в первую очередь с углеводами, что ведет к инактивации этого фитогормона.



Абсцизовая кислота обнаруживается во всех органах и тканях растения и может синтезироваться, по крайней мере, во многих из них: листьях, корнях, семенах и плодах. В клетках листа абсцизовая кислота накапливается в хлоропластах. Транспорт абсцизовой кислоты на дальние расстояния происходит по ксилеме и флоэме, на ближние - по апопласту (клеточным оболочкам и межклетникам) и симпласту (протопластам клеток, сообщающимся между собой при помощи плазмодесм). Абсцизовая кислота обладает многообразным физиологическим действием, хотя получены «увядающие» мутанты растений, не образующие абсцизовой кислоты или не чувствительные к ней.

Большие успехи были достигнуты в исследовании роли абсцизовой кислоты при водном дефиците и иных стрессовых воздействиях: низкой и высокой температуре, солевом стрессе и т. д. Абсцизовую кислоту рассматривают как антистрессорный фактор, усиливающий адаптацию растений к различным неблагоприятным воздействиям. Абсцизовая кислота особенно важна для поддержания водного баланса в условиях засухи. Недостаток влаги ведет к резкой активации синтеза абсцизовой кислоты и ее выходу из мест депонирования во внеклеточное пространство. В устьичных клетках абсцизовая кислота вызывает быстрый выход калия, что ведет к падению тургора этих клеток и закрытию устьичной щели. Одновременно абсцизовая кислота активировывает всасывание воды корнями. Во многих физиологиче-

ских процессах абсцизовая кислота является антагонистом ауксина, гиббереллина или цитокинина.

Обработка абсцизовой кислотой способствует повышению устойчивости не только к засухе, но и к другим неблагоприятным условиям: затоплению, высоким и низким температурам, морозу, солям и др. Это связано с действием абсцизовой кислоты на фотосинтез и дыхание, обмен липидов, стабилизацией цитоскелетных структур, модификацией проницаемости клеточных мембран, торможением роста.

Абсцизовая кислота препятствует преждевременному прорастанию семян при их созревании и усиливает состояние покоя зрелых семян, спящих почек, клубней и корнеплодов. Она тормозит стимулируемый ауксинами рост coleoptилей. Совместно с этиленом абсцизовая кислота усиливает процессы старения и опадения, особенно увядших цветков и плодов.

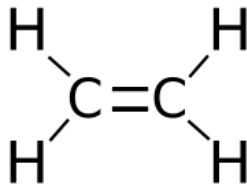
На биохимическом уровне различают быстрые и медленные эффекты абсцизовой кислоты. Быстрые эффекты происходят за считанные минуты на уровне плазматической мембраны (устыичных клеток) и связаны асимметричным транспортом ионов калия, кальция и анионов через мембрану, в результате чего замедляется поступление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

Абсцизовая кислота способствует образованию запасных белков, выступает антагонистом в индукции гиббереллином

синтеза α -амилазы, а также вызванного цитокинином роста активности нитратредуктазы. Действие абсцизовой кислоты показано на уровне регуляции экспрессии генов. Подавление ею роста связано с репрограммированием генома и синтезом большого числа абсцизовой кислотой индуцируемых полипептидов.

Фитогормон этилен

В 1901 году Д. Нелюбов обнаружил влияние этилена на рост растений. В ничтожно малых концентрациях этот газ оказывал на растения тройную реакцию: тормозил растяжение, 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. В образовании этилена участвует ряд ферментов, из которых особое значение имеет аминоклопропанкарбосинтаза (АЦК-синтаза), катализирующая образование 1-аминоклопропан-1-карбоновой кислоты (АЦК) - непосредственного предшественника этилена. Активность этого фермента возрастает в процессе созревания плодов, при поранении и, что самое главное, регулируется ауксином. Показано, что высокие концентрации ауксина вызывают синтез этилена. Предполагают, что это происходит на уровне индукции генов АЦК-синтазы. Этилен образуется в созревающих плодах, стареющих листьях, в проростках до того, как они выходят на поверхность почвы. В растениях этилен определяют с помощью биотестов или газовой хроматографии.



Этилен ($\text{CH}_2=\text{CH}_2$) - 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.

Ряд соединений оказывают 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.

Для использования в сельском хозяйстве удобны соединения, которые освобождают связанный этилен. Наиболее активен в этом отношении этрел (этефон, 2-хлорэтилфосфониевая кислота). 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.

Существуют соединения, которые, напротив, нарушают синтез этилена в тканях растений. Например, азотнокислое серебро, пропилгаллат, ризобитоксин и другие.

Этилен характеризуется широким спектром действия на растения. Он вызывает остановку клеточного деления, что обусловлено снижением синтеза ДНК в делящихся клетках. Этилен также тормозит удлинение проростков и останавливает процессы роста у листьев. 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 (Полевой, 1982).

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.

Еще одним эффектом этилена является его влияние на цветение растений. Особенно широко используется это его свойство 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).

Широко используется в практике сельского хозяйства и способность этилена вызывать преимущественное образование женских цветков у тыквенных (Cucurbitaceae), молочайных (Euforbiaceae), коноплевых (Cannabaceae). Окуривание растений огурцов дымом применяется испокон веков именно в этих целях, так как окись углерода оказывает сходный с этиленом эффект.

Этилен блокирует транспорт ауксина в растении, в результате развиваются такие процессы, как опадение листьев, цветков и плодов, старение органов. Ускорение созревания плодов - один из самых известных эффектов этилена. Причем, при старении организма увеличивается не только количество этилена, образуемое плодами, но и возрастает чувствительность к этилену. У разных видов растений влияние этилена на ускорение созревания протекает по-разному. У яблок синтез этилена, вероятно, блокируется каким-то продуктом, вырабатываемым родительским деревом. Однако при снятии плодов с дерева ингибитор исчезает, и скорость образования этилена возрастает. У бананов в незрелых плодах может присутствовать довольно высокая концентрация этилена, но плоды не проявляют чувствительности к нему. При созревании чувствительность возрастает. У томатов, дынь образование этилена, созревание и старение примерно совпадают по времени, но когда растение достигает физиологически критического возраста, синтез этилена резко возрастает.

Таким образом, этилен иногда рассматривают как гормон старения. Очень характерный эффект этилена - пожелтение листьев. Обусловлено это распадом хлорофилла и снижением ко-

личества 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 выполняет роль адаптивного (приспособительного) фактора.

Применение этилена. Этилен используют для ускорения созревания овощей и фруктов, прорезживания цветков, ускорения опадения плодов и листьев. Применяют его и для регулирования процесса дифференциации пола у некоторых овощных культур.

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.

Этилен как гормон механического стресса. Выделение этилена тесно связано с механическим воздействием на клетки растений. Возьмем пример ответа проростка гороха, который наблюдал Д.Н. Нелюбов. Пока росток не достиг поверхности, нужно защищать нежные клетки верхушечной меристемы от повреждения. Поэтому происходит изгиб и образование апикальной петельки. Сквозь почву растет не меристема, а более прочный нижележащий участок.

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 огибает камешек.

В воздушной среде концентрация этилена падает, проростки разгибают апикальную меристему и начинается развитие листьев.

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 поднимался 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 стеклянной палочкой, заметно отстают в росте от тех, к которым не прикасались, однако оказываются механически более прочными, закаленными.

Этилен и заживление ран. 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 затвердение 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).

Таким образом, у растений-каучуконосов этилен способствует заживлению механических повреждений.

Кроме того, под действием этилена активизируется особая ткань раневая перидерма. Образуется пробковый камбий, который образует слой суберинизированной пробки, отделяющей здоровую (живую) ткань от больной (мертвой). Пробка высоко гидрофобна, что позволяет эффективно пресечь распространение грибов и бактерий, попавших в рану, предохраняет здоровую ткань от чрезмерного испарения.

Размеры и место образования раневой перидермы отличаются у разных растений. Так медуница образует раневую перидерму в нескольких миллиметрах от зоны повреждения (например, грибами). Участок листа, окруженный раневой перидермой, выпадает.

У фасоли активизируется раневая перидерма в основании листовой пластинки, и растение жертвует поврежденной частью сложного листа во имя безопасности целого растения.

Казалось бы, раневая перидерма может быть полезна лишь при нападении бактерий и грибов. Однако и при нападении насекомых и клещей она играет немаловажную роль. 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.

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 боль-

ше). 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, выше лежащая 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 опадают пыльцевые зерна, они начинают прорасти и механически давят на проводниковую ткань столбика, что бы 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 ипомеи теряют тургор и увядают. У листочков околоцветника лилии в основании активизируется отдельный слой, и они опадают (сравните с явлением листопада). У медуницы меняется рН (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 отдельный слой и образуется раневая перидерма (как при листопаде), меняется рН - 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 этилена 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 удается 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. Не-

задолго до продажи их обрабатывают этиленом, и плоды быстро созревают. Однако, такая технология заметно снижает вкусовые качества плодов.

Существует поговорка, что одно гнилое яблоко портит целую бочку. Это действительно так. Гнилое яблоко служит источником этилена, который вызывает размягчение тканей у остальных яблок. Более того, каждый плод начинает вырабатывать свой этилен по мере созревания и в бочке начинается «цепная реакция» производства этилена.

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 танины накапливаются, антилопы уже пасутся на другом месте.

К другому классу защитных соединений принадлежат ингибиторы протеиназ. Для переваривания белковой пищи необходимы ферменты, разрушающие белки. Наиболее известен компонент желудочного сока - трипсин. Некоторые растения вырабатывают вещества, инактивирующие трипсин и похожие на него ферменты. 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 фитогемаглютины. Это название вещества получили за свойство склеивать эритроциты крови. При поедании биомассы фитогемаглютины попадают в желудок и кишечник, а оттуда всасываются в кровь. Эритроциты склеиваются, образуются тромбы, и происходит закупорка кровеносных сосудов. В высокой дозе фитогемаглютины смертельны.

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. Напомним, что хитин содержится в насекомых и грибах, а глюкан - компонент растительной клеточной стенки. Ферменты способны до некоторой степени разрушать хитин. Казалось бы, полное раз-

рушение хитина может спасти растение от нападения. К сожалению, хитиназы вырабатывается очень мало.

Перечисленные ферменты образуют олигомерные водорастворимые фрагменты хитина и глюкана (олигосахарины). 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 на сверхчувствительность важную роль играют салициловая и жасминовая кислоты, которые синтезируются, в том числе и при действии этилена.

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.

К высокомолекулярным защитным веществам растений можно отнести лектины. Так называются белки и гликопротеиды, которые обладают способностью связываться с полисахаридами и родственными им соединениями. Определенные группы лектинов способны связываться с хитином в клеточных

стенках грибов. Для роста гиф грибов необходимо ослабить связи между хитиновыми волокнами. Но эти волокна оказываются прочно склеенными с помощью растительных лектинов и грибная клеточная стенка не сможет растягиваться. То же самое происходит и с бактериями, которые оказываются склеенными другой группой лектинов.

Кроме перекисей, фитоалексинов и лектинов к месту инфекции транспортируются и ингибиторы протеиназ. Это позволяет остановить разрушение белков растительных клеток в месте инфекции.

Немаловажную роль в защите играет непосредственно этилен. Так, грибы, вызывающие ржавчину, для своего роста нуждаются в полиаминах - путресцине и спермидине (эти вещества продуцируют растения). Полиамины имеют общее звено биосинтеза с этиленом: S-аденозилметионин. Продукция этилена вызывает остановку синтеза полиаминов. Грибы оказываются лишенными фактора роста и гораздо хуже инфицируют растения. Подавление биосинтеза этилена ведет к усилению инфекции, а если ингибируют синтез полиаминов, ржавчина почти не развивается.

Этилен и цветение ананасов. Цветение ананасов (как и других растений из семейства бромелиевых) можно вызвать обработкой этиленом. В природе бромелиевые цветут, когда им удается набрать некоторый «критический» размер. Но в промышленной культуре это свойство не очень полезно: растения цветут и плодоносят не одновременно.

К счастью, цветение ананасов можно регулировать. В оранжереях Санкт-Петербурга царские садовники применяли такой прием: ананасы вынимали из горшка и несколько дней подвешивали корнями кверху. Механический стресс (подвешивание)

вызывает синтез этилена, и именно этот газ вызывает цветение ананасов. Вопрос лишь в том, как добыть этилен и массово обработать им ананасы на плантациях, что бы все они одновременно зацвели.

На Гавайских островах среди ананасов расставляли доски с нефтепродуктами и поджигали. При неполном сгорании получаются небольшие порции этилена (которых, впрочем, вполне достаточно для стимуляции цветения). 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. Можно рекомендовать поместить горшок с ананасом в полиэтиленовый пакет вместе со спелым бананом и плотно завязать его.

Но в современном сельском хозяйстве эти методы практически не применяют. Существуют химические агенты (например, этрел), которые сами разрушаются в организме растения с образованием этилена. Именно этими препаратами обрабатывают ананасы.

Представители этого семейства распространены в тропиках и субтропиках обеих Америк. Подавляющее большинство бромелиевых обитает на деревьях. Эпифитные бромелиевые ведут необычный образ жизни. Главный поглощающий орган у них не корень, а лист. Из листьев бромелиевые образуют плотную воронку, в которой скапливается дождевая вода, пыль и листовая опад, выводят свое потомство комары и лягушки, обитающие в десятках метров от поверхности почвы. Бромелиевые создают резервуары воды на большой высоте с уникальной биотой, развивающейся в них. Из резервуара листья впитывают минеральные соли, отсюда же растения «пьют», когда наступает засуш-

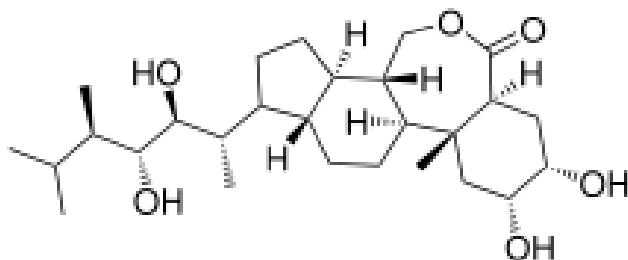
ливое время. Без воды в розетке листьев бромелиевые существовать не могут.

Когда растения вырастают достаточно крупными, они образуют цветонос в самом центре розетки. Разумеется, это происходит в сухой сезон. Розетки, в которых развился цветонос и плоды с семенами, быстро отмирают и вокруг них через некоторое время появляются вегетативные потомки - детки.

У всех бромелиевых этилен вызывает цветение в нехарактерное время года. Такой уникальный механизм регуляции цветения можно объяснить исходя из следующей схемы событий. Если по какой-то причине растение потеряло вертикальную ориентацию розетки (ее наклонило животное или растение упало вместе с веткой) это событие может стать фатальным для растения: листья больше не могут быть резервуаром для воды. Механическое воздействие параллельно вызывает образование этилена. При угрозе гибели обычно интенсифицируются процессы размножения. Таким образом, процесс образования этилена и необходимость размножения совпадают по времени. В этой ситуации этилен может служить сигналом к ускоренному зацветанию. Представители бромелиевых цветут и образуют одновременно боковые побеги (молодые розетки будут правильно ориентированы).

Хотя у ананасов вода не задерживается в розетках, и они освоили наземный образ жизни, этилен все еще вызывает такой же ответ, какой был у эпифитных предков ананаса.

Брассиностероиды



Известно, что малые количества брассиностероидов содержат ткани цветка, листья и молодые стебли растений. Максимальная концентрация брассиностероидов отмечена в пыльце, из которой они и были впервые выделены в 1979 году.

Физиологическое действие брассиностероидов близко к действию других фитогормонов. Подобно ауксину, брассиностероиды стимулируют растяжение клеток, подобно гиббереллину - усиливают ростовые процессы целого растения, подобно цитокинину - стимулируют рост изолированных семядолей огурца. Брассиностероиды обладают также некоторыми факторами, сходными с этиленом.

Специфичным действием этих фитогормонов можно считать регуляцию роста семяпочки. Микроколичества брассиностероида, попадая с пыльцой в семяпочку, стимулируют ее развитие и образование семян. Большой интерес вызывает эффект стимулирования брассиностероидами устойчивости растений к стрессам и грибным заболеваниям.

В настоящее время известно 28 стероидных соединений, обладающих гормональным действием. Основными их представителями являются эпибрассинолид, брассинолид, кастастерон, холестеран, эргостан, стигмастан. Передвижение брассиностерои-

дов происходит по проводящей системе растений с током пасоки и ассимилятов, а также по межклеточному пространству.

Они характеризуются полифункциональностью действия, оказывают влияние на процессы репродукции, созревания и старения, управляют функциями других фитогормонов. Между брассиностероидами и ауксинами отмечен сильный эффект синергизма.

Зависимость эндогенного содержания фитогормонов от факторов внешней среды

Понятие фитогормонального баланса (равновесия) включает динамику изменения состава и соотношения фитогормонов в онтогенезе. Содержание эндогенных фитогормонов постоянно меняется, они находятся в динамическом равновесии, поддерживаемом за счет синтеза, распада и их транспорта.

Характерной особенностью этого «равновесия» является его чрезвычайная подвижность и чувствительность к внешним воздействиям. Анализ литературных данных показывает, что на содержание фитогормонов, их «равновесие» в значительной степени влияют такие внешние факторы как температура окружающей среды, влажность воздуха и почвы, освещенность, промышленные загрязнения, тяжелые металлы, пестициды, электромагнитные излучения, повреждения вредителями и болезнями. Таким образом, практически любое внешнее воздействие приводит к той или иной степени изменения соотношения эндогенных фитогормонов, т.е. растение адаптируется к конкретному экологическому фактору.

Многообразие ответных реакций растения на внешние воздействия определяется изменением фитогормонального комплекса, компоненты которого активно взаимодействуют. Молекулярные механизмы этих взаимодействий в настоящее время недостаточно ясны, за исключением исследований на модельных системах. Сущностью происходящих изменений является опосредованное регуляторное действие фитогормонов на передачу генетической информации в клетках, индуцирование биосинтеза белков и тем самым ускорение развития растений, активация роста, перераспределения питательных веществ и, как следствие, обеспечение качества и урожайности сельскохозяйственных культур.

Содержание эндогенных фитогормонов изменяется в онтогенезе растений, например, в сухих семенах пшеницы цитокинины концентрируются, в основном, в эндосперме и активизируются при замачивании семян.

Цитокинины образуются в кончиках молодых корней, а затем транспортируются в листья и стебли.

Наибольшая активность цитокинина, а также гиббереллина и ауксина у растений ячменя и пшеницы наблюдается в межфазный период кущение - трубкование в период интенсивного роста листьев, а затем в фазе цветения и формирования колоса.

Увеличение содержания цитокинина в зерновках в фазе налива зерна определяет повышение крупности семян и массы 1000 зерен.

Содержание эндогенных фитогормонов в значительной степени зависит от изменения факторов внешней среды (температура, влажность воздуха и почвы, минеральное питание и др.), и в свою очередь, определяет направленность физиологических

процессов. Колебания параметров внешней среды зачастую являются стрессовыми для растений.

Известно, в частности, что при водном дефиците резко снижается активность цитокининов в растении сахарной свеклы, корнях кукурузы, подсолнечника, листьях табака. При этом степень снижения активности цитокининов зависит от продолжительности действия стресса. Параллельно с этим в условиях водного дефицита в растениях происходит накопление ингибиторов роста, в частности, абсцизовой кислоты (АБК).

В лабораторных опытах с искусственным засушиванием растений скорость накопления абсцизовой кислоты в листьях определялась видовой принадлежностью растений и была выше у ячменя и бобов, чем у пшеницы и подсолнечника. Некоторые авторы связывают интенсивность накопления абсцизовой кислоты при водном дефиците с засухоустойчивостью сорта. При одинаковой глубине стресса неустойчивые сорта пшеницы характеризовались ускоренным накоплением абсцизовой кислоты в листьях, устойчивые - незначительным изменением. Другие авторы, наоборот, рассматривают способность сорта к накоплению абсцизовой кислоты в условиях засухи как адаптационное приспособление, характеризующее засухоустойчивость.

Значение абсцизовой кислоты в засухоустойчивости пшеницы определяется ее ролью в регуляции устьичных движений и уменьшении транспирационных потерь воды, уменьшением листовой поверхности, а также уменьшением осмотического потенциала корня, количества воды, нагнетаемой в надземную часть и транспорта цитокинина в листья. Обнаруженное изменение гормонального баланса растений в стрессовых условиях послужило основой для изучения возможности поддержания гормонального статуса и повышения устойчивости растений с ис-

пользованием экзогенных обработок природными регуляторами роста. Выявлено, например, защитное действие экзогенных цитокининов на продуктивность растений при низкой облученности, высоких температурах. Использование до стрессовых экзогенных обработок цитокининами в условиях засухи показало, что под их влиянием происходит нарушение естественной адаптационной перестройки гормонального баланса растений, увеличение транспирационных потерь воды, снижение защищенности конуса нарастания главного побега пшеницы.

Вместе с тем, показана эффективность экзогенных обработок кинетином (цитокинином) в репарационный период, что положительно сказалось на озерненности и продуктивности боковых побегов.

Действие экзогенной абсцизовой кислоты коррелировало с адаптационной перестройкой метаболизма, способствуя регуляции водного баланса в сторону повышения засухоустойчивости и сохранности элементов продуктивности колоса в условиях засухи.

В целом, экзогенные природные фитогормоны не нашли широкого практического применения в сельском хозяйстве в связи с высокой стоимостью их выделения и идентификации. Это привело к массовому поиску и синтезу аналогов природных фитогормонов и изучению перспективы использования синтетических регуляторов роста растений в растениеводстве.

Наиболее распространенные регуляторы роста растений, применяемые в сельском хозяйстве

В группу синтетических аналогов фитогормонов входят:

- аналоги ауксинов – (индолил-3) уксусная кислота, на ее основе разработан препарат гетероауксин;
- 4(индол-3ил) масляная кислота, в настоящее время на ее основе выпускаются препараты корневин и укоренить;
- 4-хлорфеноксиуксусная кислота - действующее вещество препарата томатон;
- аналоги гиббереллинов - гиббереллиновых кислот натриевые соли, в настоящее время на их основе созданы препараты гиббор-М, гибберросс, гибберсиб, а также завязь, бутон, цветень, которые помимо гиббереллинов содержат комплекс макро- и микроэлементов;
- аналоги цитокининов - N-(1,2,4-триазол-4-ил)-N-фенилмочевина. Это соединение является основой препарата цитодеф*;
- аналоги brassinosteroidов - эпибрасинолид. На его основе производится препарат эпин-экстра.

Среди применяемых в сельскохозяйственном производстве регуляторов роста большая роль принадлежит препаратам с комплексным воздействием, которые в ряде случаев превосходят эффективность природных гормонов или их синтетических аналогов, что определяет сроки обработки (фазы развития культуры) и нормы расхода. Так, препараты на основе тритерпеновых кислот, примененные для обработки семян, в большей степени проявляют свойства ауксинов, а в фазе цветения - начала

образования плодов - гиббереллинов, или амбиол - при обработке семян проявляет свойства цитокининов, а в дальнейшем - ауксинов. В ряде случаев разные свойства препарата работают одновременно, обеспечивая его максимальный эффект.

В группу регуляторов роста, обладающих комплексным воздействием на растения входят препараты содержащие действующее вещество: α -аминоглутаровая и α -аминоуксусная кислота - люрастим, 1-хлорметилсилатран - мивал, 2-(1,3-диоксоланин-2)фуран - фуrolан, ацетиленовый спирт - карвитол, меламинавая соль бис(оксиметил) фосфиновой кислоты - мелафен, 2-метил-4-диметиламинометилбензимидазол-5-олдигидрохлорид - амбиол, аммоний диметилфосфорнокислый диметилди (2-гидроксиэтил) - этамон, арахионовая кислота - иммуноцитифит, эль-1, проросток, оберегъ, гидроксикоричные кислоты (смесь) - циркон, домоцвет, дигидрокверцетин - лариксин, соли гуминовых кислот - бигус, триэр-универсал, ортокрезоксиуксусной кислоты триэтаноламмониевая соль - крезацин, ортокрезоксиуксусной кислоты триэтаноламмониевая соль + хлорметилсилатран - мивал-агро, поли-бета-гидроксимасляная кислота + магний сернокислый + калий фосфорнокислый + калий азотнокислый + карбамид - альбит, тритерпеновые кислоты - новосил, биосил, силк, 4-хлорфеноксиуксусная кислота - томаты, а также продукты жизнедеятельности грибов-эндофитов женьшеня - симбионта, *Acremonium lichenicola* - эмистим, *Pseudomonas aureofaciens*, *Pseudomonas fluorescens* - агат-25К, *Cylindrocarpum magnusianum* - агропон С.

Перед применением рострегуляторов в различных регионах не проводится тщательное изучение их эффективности в лабораторных условиях. Как показывает практика, использование ре-

гуляторов вслепую, без предварительного проведения указанных фундаментальных исследований, может привести к получению противоположного ожидаемому результату: несбалансированному развитию под влиянием искусственных регуляторов роста вегетативных и генеративных органов, ухудшению качества семенного материала и, в целом, к вырождению сорта растения. Показана возможность использования в практике растениеводства и биотехнологии растений *in vitro* синтетических соединений вместо фитогормонов. Однако, чтобы понять, тождественно ли биологическое действие синтетических соединений действию фитогормонов, необходима длительная работа по выяснению их действия на генетическом уровне на всех стадиях онтогенеза.

Результаты исследований, показывающие значительные колебания гормонального баланса растения под влиянием экзогенных обработок регуляторами роста растений и приводящие к резким скачкам конечной продуктивности, доказывают возможное проявление этими препаратами мутагенного эффекта. Эти соображения служат существенным препятствием при выборе синтетических регуляторов роста для использования в практике растениеводства.

Мало того, представляется опасным в генетическом отношении резкое нарушение баланса фитогормонов в растениях, в том числе вследствие необоснованного применения синтетических регуляторов роста, многие из которых оказывают физическое действие путем изменения гормонального статуса растений. Следовательно, в зависимости от доз применяемого регулятора роста, возраста растений и клеток, одно и то же вещество может оказать как положительное, так и отрицательное действие.

Регуляторы роста растений природного происхождения представляют собой немногочисленную, но чрезвычайно важную и интересную группы регуляторов роста, применяемых в растениеводстве.

В этой связи целесообразно рассмотреть информацию, сделанную ведущими специалистами в отрасли применения регуляторов роста в растениеводстве.

Агат-25К. Во многих литературных источниках достаточно внимания уделено препарату агат - 25К, являющегося продуктом метаболизма почвенных бактерий *Pseudomonas fluoresceus*. Выявлено, что предпосевная обработка семян препаратом способствует увеличению всхожести семян озимой пшеницы, а также подавлению почвенных патогенов, в том числе корневых гнилей.

Результаты проведенных экспериментов в разных регионах показали, что предпосевная обработка семян яровой пшеницы агатом-25К способствовала увеличению длины и озерненности колоса, а также массы 1000 зерен.

Лучшие результаты получены при комплексном применении препарата, как для обработки семян, так и вегетирующих растений в фазе кущения, что обеспечивает прибавку урожая до 3,4 ц/га.

Вместе с тем, авторы указывают, что обработку посевов озимых культур агатом-25К лучше проводить осенью, за 2 - 3 недели до устойчивых морозов, что приводит к увеличению продуктивной кустистости, числа колосков в колосе и массы 1000 зерен. Этот вывод вызывает недоумение, поскольку обработка вегетирующих посевов озимой пшеницы регуляторами роста в производственных условиях проводится весной, при завершении фазы кущения и обычно совмещается с обработкой

посевов гербицидами. В это же время наиболее целесообразно анализировать и влияние регуляторов роста на процесс кущения, стартовый импульс которому должна давать предпосевная обработка семян регуляторами роста осенью, совмещенная с протравливанием.

Агропон С (эмистим) - высоко эффективный биостимулятор роста растений широкого спектра действия - продукт биотехнологического выращивания грибов-эпифитов из корневой системы женьшеня и облепихи. Прозрачный бесцветный водно-спиртовой раствор. Действующим веществом препарата агропон С является многокомпонентный комплекс ростовых веществ - продуктов метаболизма микромицета *Cylindrocarpum magnusi-anum*, взятого с корневой системы женьшеня и облепихи: насыщенные и ненасыщенные жирные кислоты и их эфиры, полисахариды, аминокислоты, фитогормоны цитокининовой и ауксиновой природы, биогенные микроэлементы: борная кислота, серноокислая медь, йодистый калий, марганец хлористый, алюминий молибденовокислый.

Состав препарата, содержащий такой сбалансированный комплекс фиторегуляторов, биологически активных веществ и микроэлементов, обуславливает возможность целенаправленного регулирования с его помощью важнейших процессов роста и развития растений, эффективно реализовать потенциальные возможности сорта, заложенные вначале природным или селекционным процессом.

Является регулятором роста широкого спектра действия, используется для обработки семян защитно-стимулирующими композициями и опрыскивания посевов. Увеличивает энергию прорастания и полевую всхожесть семян, устойчивость растений к болезням (бурой ржавчине, корневым гнилям и др.) и стрессо-

вым факторам (высокой и низкой температуре, засухе, фитотоксическому действию пестицидов), повышает урожай и улучшает качество растительной продукции. Препарат применяется на зерновых, зернобобовых, технических, кормовых, овощных, бахчевых, плодово-ягодных культурах, декоративных и лесных деревьях, кустарниках и цветах.

В отчетах о научных и производственных испытаниях регулятора роста агропон С в более, чем 30 научно-исследовательских учреждениях и 70 сельскохозяйственных предприятиях Украины, России, Беларуси, Казахстана, Германии, Китая показано положительное действие препарата на продуктивность растений и высокая эффективность его применения на 24 зерновых, зернобобовых, бахчевых, овощных культурах, винограде, многолетних бобовых травах.

В течение 1996 - 2002 гг. на 10 государственных областных опытных сельскохозяйственных станциях Украины по утвержденной программе была проведена научно-производственная проверка и отработка технологий применения регулятора роста эмистим (агропон С) при выращивании основных сельскохозяйственных культур в различных почвенно - климатических зонах Украины с участием ряда научно - исследовательских организаций и институтов НАН Украины.

В результате фундаментальной работы выявлено, что этот препарат обладает высокой эффективностью и экологической безопасностью, активизирует основные процессы жизнедеятельности растений: мембранные процессы, деление клеток, ферментные системы, фотосинтез, процессы дыхания и питания, способствует повышению биологической и хозяйственной эффективности растениеводства, снижению содержания нитритов, ионов тяжелых металлов и радионуклидов в продукции.

Доказано, что совместное применение регулятора роста эмистим, современных гербицидов и инсектофунгицидов дает возможность снизить на 20 - 25 % норму используемых пестицидов на 1 гектар посевов, без снижения защитного эффекта. Важным аспектом применения является стимуляция под его влиянием развития сообществ почвенных микроорганизмов, выполняющих функции минерализации органических веществ, фиксации атмосферного азота, перевода калия и фосфора в доступные для растений формы, увеличивающих устойчивость растений к ряду заболеваний, т.е. факторов увеличения почвенного плодородия и экологизации системы земледелия.

Многолетние производственные опыты в Украине показали, что средняя прибавка урожая озимой пшеницы под влиянием агропона С может составлять 4,0 - 6,5 ц/га, при увеличении содержания сырой клейковины в зерне на 3 - 4 %; подсолнечника - 2,0 - 3,2 ц/га при увеличении содержания масла в семенах на 0,5 - 1,0 %; сои на 2,3 - 2,9 ц/га; сахарной свёклы - на 42 - 50 ц/га с дополнительным выходом сахара до 14,0 - 16,5 %; картофеля - на 40 - 53 ц/га и т.д.

Совокупность приведенных данных дала возможность широкомасштабного применения препарата эмистим в аграрном секторе Украины в качестве необходимого технологического приема, а также регистрации препарата в Беларуси, России, Казахстане, Германии, Китае (17 провинций).

Апробация препарата эмистим проводилась также в ряде научно - исследовательских институтов Краснодарского края.

В отчете ВНИИ БЗР (2001 г.) на основе деляночных опытов показано положительное влияние эмистима на урожайность озимой пшеницы сортов Крошка и Победа 50, а также качество зерна по показателю сырой клейковины.

Только предпосевная обработка семян эмистимом (10 мл/т) или в сочетании с обработкой в фазе кущения (5 мл/га) совместно с гербицидом ковбой и обработки в фазе восковой спелости показана прибавка урожая зерна 5,6 - 6,0 ц/га в зависимости от сорта. Отмечено, что основная прибавка урожая при применении препарата получена за счет увеличения числа выполненных зерен в колосе и их массы (массы 1000 зерен).

При оценке качественных показателей урожая было выявлено достоверное увеличение содержания сырой клейковины в зерне до 2,5 % при предпосевной обработке семян и до 4,5 % при комплексной обработке растений (семена + фаза кущения + фаза восковой спелости).

Оценка фунгицидных свойств препарата не выявила какого-либо его действия на развитие и распространение болезней. Резюмировалось, что комплексное применение препарата эмистим может найти широкое применение в зональных технологиях возделывания озимой пшеницы в условиях Краснодарского края.

По данным многофакторных деляночных опытов КНИИС-Ха, обработка семян эмистимом препятствовала распространению грибов рода фузариум.

Опыты по изучению действия эмистима на урожайность и физиологические параметры озимой пшеницы, проводившиеся в Кубанском аграрном университете, показали положительное влияние препарата на продуктивность растений.

В 1998 - 2000 гг. эффективность предпосевной обработки семян препаратом эмистим изучалась во ВНИИМЖе на подсолнечнике и льне масличном. На подсолнечнике прибавка урожая семян под влиянием эмистима составляла в разные годы 1,6 - 3,3 ц/га при увеличении масличности семян на 1,1 - 1,3 %. На льне

масличном прибавка урожая семян колебалась в пределах 1,9 - 2,6 ц/га при увеличении масличности на 0,2 - 0,4 %. При этом отмечено, что предпосевная обработка льна более эффективна, чем опрыскивание растений в фазе бутонизации.

В Украине эмистимом обрабатывают посеvy льна-долгунца в разные фазы вегетации культуры. При этом продуктивность льна под действием эмистима возростала за счет увеличения плотности всходов и стеблестоя, высоты растений, технической длины стеблей, количества и массы семян. Максимальное значение длины волокна и массы семян льна получено при применении эмистима в дозе 15 - 20 мл на тонну семян.

Регулятор роста растений эмистим производится на Украине, в Институте биоорганической и нефтехимии НАН Украины (Киев).

В институте проводятся исследования в области высоких и критических технологий для растениеводства, разработана научно-обоснованная стратегия исследований по поиску биорегуляторов роста растений - от создания и всестороннего изучения до отработки энергосберегающих технологий их применения в сельскохозяйственном производстве, лесоводстве, дендрологии, биотехнологии, аквакультуре.

В настоящее время этот препарат зарегистрирован в Российской Федерации под торговым названием агропон С.

Суммируя немногочисленные сведения по применению препарата эмистим (агропон С), можно заключить, что существуют все предпосылки для дальнейшей опытно-производственной проверки эффективности этого интересного препарата и исследования механизма биологической активности в традиционных и интенсивных технологиях возделывания сельскохозяйственных культур в условиях Краснодарского края.

Из современных регуляторов роста растений лишь несколько являются веществами действительно природного происхождения. Один из них - **Агростимулин**. Это бесцветная жидкость, включающая N-оксид-2,6, диметилпиридина и комплекс биологически активных веществ. Экологически безопасный комплекс регуляторов роста природного происхождения и синтетического аналога фитогормона ауксиновой природы. Имеет широкий спектр действия. Эффективно стимулирует рост и развитие колосовых зерновых, зернобобовых, гречихи, многолетних бобовых трав и технических культур. Регулятор способствует повышению полевой всхожести семян, формированию мощной корневой системы и листовой поверхности, увеличению устойчивости растений к критическим перепадам температур, засухе, поражению болезнями и вредителями. На сое рекомендован для предпосевной обработки семян одновременно с инкрустацией и протравливанием - 10 мл в 10 л рабочего раствора на 1 тонну семян.

Альбит. Препарат разработан в Институте биохимии и физиологии микроорганизмов им. Скрябина и является продуктом дальнейшего совершенствования регулятора роста агат-25К. Он содержит поли-бета-гидроксимасляную кислоту, ГПС, магний сернокислый + калий фосфорнокислый + калий азотнокислый + карбамид (6,2+29,8+91,1+91,2+181,5 г/кг) - это комплексный биопрепарат, содержащий очищенные действующие вещества из почвенных бактерий *Bacillus megaterium* и *Pseudomonas aureofaciens*. В естественных природных условиях данные бактерии обитают на корнях растений, стимулируют их рост, защищают от болезней и неблагоприятных условий внешней среды. В состав препарата также входят хвойный экстракт (терпеновой кислоты), сбалансированный стартовый набор макро- и микроэле-

ментов (N, P, K, Mg, S, Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Na, B, Co, Ni, Cl, C, I, Se, Si). В отличие от биопрепаратов, содержащих живые микроорганизмы, действие альбита стабильнее, менее подвержено влиянию условий внешней среды. Характеризуется низкой стоимостью и экономичностью, в то же время по эффективности и срокам хранения приближается к химическим препаратам. Применяется для предпосевной обработки семян и по вегетации (можно совмещать в баковых смесях с пестицидами).

Выявлена эффективность применения альбита на посевах пшеницы, ячменя, гречихи, капусты, картофеля, сахарной свеклы и других культур.

Действие препарата проявляется в стимулировании прорастания семян, а также в усилении роста вегетативной массы и листовой поверхности растений.

Альбит стабильно повышает урожай всех основных сельскохозяйственных культур на 10 - 35 % (зерновых, зернобобовых, сахарной свеклы, подсолнечника, овощей, плодовых культур, кормовых трав). Обладает выраженным ростостимулирующим действием; способствует формированию и успешному росту мощной корневой системы, образованию дополнительных продуктивных стеблей; увеличивает массу 1000 зерен в среднем на 7 %, полевою всхожесть на 10 - 15 %.

Препарат обладает защитным действием, сдерживая развитие широкого круга основных болезней сельскохозяйственных культур путем повышения естественной устойчивости (иммунитета) растений к заболеваниям. Средняя эффективность препарата против болезней составляет 50 - 80 %. Против болезней альбит целесообразно применять при пораженности растений комплексом инфекций не более 30 % (при отсутствии внутренних инфекций). При более высоком уровне инфекций препарат

рекомендуется сочетать в баковых смесях с химическими фунгицидами.

Альбит снимает стресс, оказываемый на растения фунгицидами, перепадами температур и засухой; увеличивает эффективность использования элементов минерального питания растений за счет размножения в почве азотфиксаторов. На сое альбит рекомендуется применять для предпосевной обработки (норма 50 г/т).

Под действием альбита повышается устойчивость гречихи к засухе и получение прибавки урожая этой культуры до 50 %. Привлекательной стороной этого препарата является возможность его использования в качестве иммуностимулятора. Под действием альбита повышается устойчивость картофеля к фитофторозу, сахарной свёклы к церкоспорозу, капусты и лука к бактериозам, озимой пшеницы к фузариозным поражениям, гнилям, септориозу, бурой ржавчине и др.

Эти исследования указывают на то, что альбит сам по себе не обладает искореняющим действием на патоген, но благодаря повышению иммунитета растений, способствует подавлению развития инфекции. Об этом также свидетельствуют данные о том, что применение альбита при протравливании семян зерновых культур (озимой пшеницы) требует внесения основного химического протравителя. Тем более авторы подчеркивают, что при высоком инфекционном фоне пораженность комплексом инфекций более 50 % (в том числе внутренними - более 10 %) фунгицидная активность препарата снижается.

Опытные данные свидетельствуют о том, что использование препарата при предпосевной обработке позволяет повысить всхожесть, энергию прорастания семян, усилить кущение расте-

ний; влияет на проницаемость мембран, включает и регулирует обширные программы жизнедеятельности растения.

Бишофит представляет собой смесь водного хлорида магния $MgCl_2 \cdot 6H_2O$, раствор солей калия, кальция, натрия и микроэлементов: меди, железа, кремния, титана, молибдена, лития, бора, брома, йода и др.

В растениеводстве наиболее отработаны такие направления применения бишофита: как инкрустирование семян зерновых, зернобобовых, овощных, масличных; вегетационная (некорневая) подкормка поздних культур; обработка и подкормка садов.

Препарат стимулирует мощное развитие корневой системы растений, что подавляет рост близко расположенных семян сорняков и является основой повышения урожайности культуры, микроэлементы комплекса способствуют повышению качества культур. Бишофит обладает антисептическим действием на гнилостные бактерии, повышает продуктивность и устойчивость растений к болезням и вредителям.

Предпосевная обработка семян (которая применяется и на сое) бишофитом увеличивает всхожесть семян на 2,0 - 4,6 %; количество продуктивных стеблей в агроценозе на 13,8 - 22,1 %; высоту растений на 1,4 - 11,1 %; способствует усиленному разрастанию и ветвлению корней, количества вторичных корней в среднем на одном растении на 32,2 - 65,6 %; снижает пораженность растений болезнями на 23,3 - 60,2 % (лишь немного уступая химическим средствам защиты растений).

Гуматы. По данным авторов, гуматы, в сравнении с другими ростовыми веществами, используются на лидирующей по размеру площади посевов в 3 - 4 млн. гектаров. В определенной степени это связано с легкодоступностью и большими природными запасами сырья, используемого для производства гуматов

(например, сапропеля - донных отложений Галичского озера в Костромской области).

Гуматы представляют собой препараты на основе гуминовых кислот, их биохимическая активность непосредственно связана с химической структурой молекул и наличием радикалов, амидных, гидроксильных и карбоксильных групп, а также микроэлементов. Содержащиеся в гуматах микроэлементы активируют определенные каталитические ферментативные системы растений. В ряде работ показана эффективность применения гуматов и гуминовых препаратов (лигногумата, гуми, бигус или гумат-Плодородие) на зерновых, зернобобовых, овощных и технических культурах.

В опытах Шаповал О.А., предпосевная обработка семян озимой пшеницы, а также посевов гуматом калия способствовала увеличению всхожести семян, густоты стеблестоя, содержания сахаров в листьях, зимостойкости растений, а также зерновой продуктивности и ее элементов. При этом гумат калия был даже более эффективен, чем такие препараты, как крезацин, силк и Краснодар-1.

Гумат-Плодородие благодаря наличию в своем составе гуминовых кислот и фульвокислот при использовании в качестве удобрения успешно решает задачи улучшения структуры почвы, ее раскисления, накопления гумуса.

Вместе с тем, авторы считают, что препарат дает возможность решения проблемы внесения в почву всего комплекса питательных веществ, включая ферменты и гормоны, хотя в показанном составе гумата нет даже упоминания о ферментах и гормонах.

Отсутствие в составе препарата веществ гормональной природы, по-видимому, существенно ограничивает проявление им свойств, характерных для регуляторов роста растений.

Гумат-Плодородие рекомендуется к применению в самых различных формах: инкрустации семян, при основном внесении в почву, в виде некорневой подкормки растений, опрыскивании посевов и др. Вместе с тем, многочисленные данные свидетельствуют о том, что при применении на озимой пшенице, ячмене и других культурах обработка вегетирующих посевов гуматами более эффективна, чем предпосевная обработка семян.

В некоторых работах отмечается, что гумат при опрыскивании растений в фазе кущения способствовал развитию корневой системы ячменя, но этот эффект наблюдался на фоне применения достаточного количества органики.

Разработка защитно-стимулирующих составов, содержащих гуматы, является широко перспективной для защиты растений от патогенов, стимуляции их роста и продуктивности.

Препараты гумат натрия, гуми-М, бигус, лигногумат рекомендованы для предпосевной обработки семян озимой пшеницы, а также посевов - совместно с гербицидами, также комплекса макро - и микроэлементов. Наряду с нерастворимыми гуминовыми кислотами в теллура-М имеются водорастворимые соли гуминовых кислот, которые в комплексе с другими соединениями повышают устойчивость к гербицидам и другим стрессовым факторам внешней среды, а гуматы калия и натрия уменьшают количество молекулярных и клеточных патологий, нормализуют интенсивность клеточного деления.

Установлено, что комплексный препарат теллура-М может использоваться на зерновых и других культурах, способствуя повышению продуктивности растений и качества продукции.

Исследованиями А.И. Радионова, проводимыми в Краснодарском крае, установлено, что при оптимальных сроках обработки посевов и концентрациях препаратов симбионт-1 и теллура-М урожайность озимой пшеницы повышалась в среднем на 2,2 - 3,7 ц/га, а содержание клейковины в зерне до 1,8 - 2,3 %.

Вместе с тем, для успешного подавления патогенного комплекса возбудителей гнилей озимой пшеницы требовалась полная норма протравителя. Прибавка урожая в 2,5 - 4,0 ц/га была получена авторами лишь при двукратной обработке растений лигногуматом, при предпосевной обработке семян и обработке растений в фазе кущения при добавлении в смесь препарата альбит (соответственно в норме 0,04 л/т и 0,03 л/га).

Суммируя приведенные данные, можно заключить, что гуминовые препараты оказывают заметное действие на продукционный процесс растений только при применении в комплексе с другими ростактивирующими веществами. С другой стороны, гуминовые препараты, по-видимому, не обладают достаточным ростактивирующим эффектом в стадии развития корневой системы растений, рост которой является результирующей комплекса факторов: энергии прорастания семян, преодоления ингибирующего действия протравителя и развития патогенной инфекции.

Силк. На основе экстрактов из хвои пихты сибирской был получен препарат силк (новосил), обладающий высокой биологической активностью. В условиях Кубани обработка посевов озимой пшеницы и озимого ячменя препаратом силк за счет одновременного ростстимулирующего и фунгицидного действия его дала достоверные прибавки урожайности от 3,5 до 5,6 ц/га.

В.В. Вакуленко рекомендует силк для предпосевной обработки семян сельскохозяйственных культур для увеличения

всхожести семян, энергии прорастания и продуктивности растений.

Применение силка в фазе колошения на озимой пшенице сортов Дар Зернограда и Купава способствовало увеличению содержания хлорофилла в листьях и их водоудерживающей способности и, как следствие, увеличению зерновой продуктивности на 2,2 - 3,7 ц/га.

М.И. Зазимко выявил эффективность силка среди других препаратов при предпосевной обработке семян для подавления на 30 - 50 % фузариозных и фузариозно-гельминтоспоровых гнилей на посевах озимой пшеницы.

Помимо этого выявлено, что препарат оказывает положительное действие на всхожесть семян, перезимовку и сохранность растений озимой пшеницы.

Однако в указанных работах не исследовалось действие препарата на развитие корневой системы растений.

Симбионта. Относится к препаратам природного происхождения, он создан на основе продуктов метаболизма грибов-эндофитов. Оказывает влияние на рост и увеличение массы корней, увеличение суммарного количества цитокининов, синтезируемых в корнях, стимуляцию роста побегов кушения, увеличение продуктивности.

Для решения поставленной задачи, по нашему представлению, целесообразно использование ростактивирующих веществ, образующихся в результате симбиоза высших растений и микроорганизмов, развивающихся в корнеобитаемом слое почвы.

Опрыскивание посевов озимых культур, протравливание семян с использованием препарата симбиота с целью повышения ускорения роста и развития растений, снижения поражения

болезнями, способствует повышению урожайности культур от 10 до 33 %.

Как было сказано выше, для прорастания семени в присутствии ингибиторов (такowymi являются и протравители) требуется наличие двух фитогормонов - гиббереллина и цитокинина. Именно присутствие таких ростактивирующих веществ в числе других компонентов определило эффективность препарата симбионта.

Многокомпонентность подобных продуктов хотя и несколько затрудняет выделение действующего начала, но и одновременно определяет сбалансированность ростовых веществ, находящихся в постоянном взаимодействии

При контакте с такой сбалансированной системой растение получает возможность выбора в этом «питательном бульоне» в первую очередь веществ, необходимых ему на данной стадии развития и комплементарных структурным элементам растительной клетки.

Этим определяется высокая эффективность и скорость включения таких препаратов во внутриклеточный метаболизм и связанный с ним синтез белка, определяющий дальнейший рост. В настоящее время препаратом, сходным по природе с симбионтом, является эмистим.

Эпин. Относится к препаратам природного происхождения, он создан на основе брассиностероидов.

Данные относительно возможности применения эпина для обработки растений пшеницы противоречивы. Результаты лабораторных экспериментов свидетельствуют как о положительном эффекте предпосевной обработки семян яровой пшеницы эпином, способствовавшей увеличению зерновой продуктивности,

так и об отрицательном действии препарата, определившим гибель проростков.

А.А. Ямалеева отмечает возможность использования эпина в качестве антистрессового индуктора при обработке посевов пшеницы гербицидами.

В целом, возможность использования эпина для обработки производственных посевов зерновых культур недостаточно подтверждена экспериментальными данными.

Лазерная обработка. Применение новых экологически безопасных технологий в сельскохозяйственной практике имеет решающее значение по оздоровлению экологической обстановки и повышению урожайности. Это относится и к лазерной предпосевной обработке семян и вегетирующих растений сельскохозяйственных культур на полях без применения пестицидов для борьбы с болезнями, стимуляции роста и повышения урожайности. Лазерное устройство для предпосевной обработки семян и посевов отличается тем, что оно адаптировано к производственным условиям выращивания сельскохозяйственных культур, за счет расширения границ облучаемого пространства и значительного упрощения эксплуатации. Более того, данная установка, в отличие от других аналогичных устройств, универсальна - позволяет производить обработку не только семян, но и растений на полях, что дает возможность не только улучшать посевные качества семян, но и получить значительные результаты по защите сельскохозяйственных культур от болезней.

Предлагаемая лазерная технология позволяет получить:

- устойчивое повышение урожайности культур до 10 ц/га за счет повышения полевой всхожести и энергии прорастания до 10 - 15 %;

- увеличение корневой массы и глубины залегания корней;

- улучшение качества продукции.

Лазерную обработку посевного материала проводят в течение 10 дней на установке фирмы «Биолазер» за 20 - 25 дней до начала сева. Эффект биорезонансного состояния семян (активации) продолжается примерно 100 - 110 дней после окончания обработки.

Комплексный препарат для инкрустирования семян (КПИС) - пленкообразователь, который включает в себя компоненты, активизирующие жизнедеятельность клубеньковых бактерий и усвоение соей атмосферного азота, стимуляторы роста, микроэлементы, что позволяет сохранять ризобий до 20 дней на семенах. КПИС является уникальным и высокоэффективным препаратом. Он включает в себя компоненты, активизирующие жизнедеятельность клубеньковых бактерий и усвоение соей атмосферного азота.

В целом, приведенные сведения по регуляторам роста растений, применяемым в настоящее время в сельскохозяйственном производстве, свидетельствуют о том, что все они в той или иной степени способствуют улучшению сходного спектра характеристик растений: энергии прорастания и всхожести семян, увеличению продуктивной кустистости, урожайности растений и её элементов. Некоторые из препаратов способствуют повышению иммунитета растений к патогенной инфекции. Вместе с тем, практически не проводилось сравнения эффективности применяемых препаратов по влиянию на развитие корневой системы озимой пшеницы, определяющей всё дальнейшее развитие растений и формирование их продуктивности.

Влияние регуляторов роста на дыхательную активность растений в стрессовых условиях

Процесс дыхания представляет собой комплекс сопряженных окислительно-восстановительных реакций, катализируемых ферментами и поставляющих энергию для всех протекающих в растительном организме синтетических процессов. Образующиеся при дыхании промежуточные вещества играют важную роль в метаболизме клетки. Объединяя белковый, липидный и углеводный обмены процесс дыхания определяет активность других физиологических процессов в растении.

Прежде всего, дыхание тесным образом связано с процессом фотосинтеза, поставляющим для него органические вещества (субстраты). Практически доказано, что АТФ, образующаяся в процессе дыхания, может быть использована в цикле Кальвина. Взаимосвязи дыхания с другими метаболическими процессами клетки постоянно изменяются в ходе роста и развития растений и действия внешних факторов среды.

Процесс дыхания, связанный с постоянным потреблением кислорода, в значительной степени зависит от содержания последнего в воздухе. С другой стороны, содержание кислорода в дыхательном субстрате определяет величину дыхательного коэффициента, который при дыхательном окислении сахаров равен единице.

Среди других факторов, влияющих на интенсивность дыхания растительных тканей, следует назвать температуру, содержание CO_2 , световые условия, минеральное питание, обеспечение растений влагой.

Повышение в воздухе концентрации CO_2 приводит к снижению интенсивности дыхания, вследствие торможения реакций декарбоксилирования, уменьшения выделения CO_2 и дыхательного коэффициента. При повышении температуры дыхательная активность растительных тканей, как правило, возрастает. Вместе с тем, существует определенный температурный оптимум дыхания, который для большинства видов растений лежит в интервале 35 - 40 °С.

Характер изменения дыхательной активности растений в стрессовых условиях изучен достаточно полно, особенно применительно к дефициту влаги. В начале обезвоживания наблюдается кратковременная активация дыхания растений, которая рассматривается как адаптивная реакция, направленная на сохранение оводненности коллоидов протоплазмы, запасания энергии и сохранения жизнеспособности растений в стрессовых условиях. При продолжительном обезвоживании интенсивность дыхания снижается.

По некоторым данным, активирование дыхания в начале водного стресса свойственно, в основном, мезофитам, растениям, чувствительным даже к небольшой потере воды.

Низкая устойчивость сортов озимой пшеницы к почвенной засухе также может обуславливать первоначальную активацию процесса дыхания.

По мнению О.А. Семихатовой, энергия дыхания, генерируемая при воздействии стрессовых факторов при параллельном снижении интенсивности роста и метаболизма, затрачивается на репарацию повреждений, вызванных неблагоприятными условиями среды. К аналогичному выводу приходит П.А. Генкель, подчеркивая важность сохранения при обезвоживании энергетической эффективности дыхания, определяющей активность

последующих восстановительных процессов. Вместе с тем, связь устойчивости сорта с изменением дыхательной активности растений в стрессовых условиях оценивается различными авторами неоднозначно. Ряд авторов считает, что устойчивым сортам свойственно более сильное снижение интенсивности дыхания при водном дефиците. Л.Д. Прусакова, оценивая роль препарата циркон в адаптации яровой пшеницы к засухе, указывает на то, что в условиях водного стресса препарат способствовал активизации фотосинтеза, роста и ингибированию дыхания.

В отличие от этого, П.А. Генкель, рассматривая возрастание засухоустойчивости вследствие предпосевной обработки семян, отмечал, что во время засухи закаленные растения сохраняют большую метаболическую активность, повышенную интенсивность дыхания и ферментативную активность. Это согласуется с данными, полученными при разделении дыхания на составляющие и показывающими, что при засухе увеличивается доля затрат, связанных с поддержанием структуры.

Усиление минерального питания растений определяет интенсификацию роста и связанную с ней активацию дыхания, в то время как дефицит минерального питания или отдельных его элементов, действуя как стрессовый фактор, вызывает подавление дыхательной активности.

На проростках озимой пшеницы выявлено, что на 15-е сутки после обработки семян агростимулином наблюдалось усиление дыхательной активности, которое происходило на фоне увеличения интенсивности фотосинтеза растений.

Усиление дыхательной активности листьев сахарной свеклы под действием обработки эмистиком наблюдается в начале вегетации, а затем ингибируется под влиянием регулятора роста во второй половине вегетации, вплоть до ее окончания. По всей

вероятности, полученные авторами результаты, свидетельствуют о том, что регулятор роста воздействует на дыхательную активность в течение определенного отрезка времени после непосредственной обработки листьев. Затухание дыхательной активности листьев во второй половине вегетации связано, скорее, с их старением и характеризует естественные онтогенетические изменения, а не влияние регулятора роста.

Снижение дыхательной активности растений яровой пшеницы после предпосевной обработки семян цирконом рассматривается как проявление повышения адаптивной способности растений в стрессовых условиях.

В последние годы большое внимание исследователей уделяется возможности использования регуляторов роста для смягчения воздействия на растения средств их защиты, поскольку известно, например, что фунгициды при предпосевной обработке семян оказывают угнетающее действие на проростки и почвенные микроорганизмы. При изучении совместных обработок семян регуляторами роста и фунгицидами оценивались такие показатели растений, как состояние хлорофилл-белкового комплекса листьев, их водоудерживающая способность, продуктивность фотосинтеза. Показано, что для снятия фитотоксического действия фунгицидов перспективно использование регуляторов роста растений нового поколения.

При применении для предпосевной обработки семян пшеницы совместно с фунгицидами препарата эмистим выявлено, что под действием регулятора роста в растениях происходит усиление обменных процессов, активности ферментативных систем (пероксидазы, каталазы) с параллельной активизацией жизнедеятельности почвенных микроорганизмов. Полученные

результаты свидетельствуют об усилении под действием регулятора роста энергетического обмена в растительных тканях.

Влияние регуляторов роста на прорастание семян

По Э.М. Кофу (1978 г.) ювенильный этап онтогенеза включает в себя прорастание семян и рост вегетативных органов (стеблей, листьев, корней). Подразделяется он на две фазы: развитие проростка и накопление вегетативной массы. В свою очередь прорастание семян состоит из 4-х фаз: набухание, проклевывание, гетеротрофный рост в темноте (в почве), переход к автотрофному способу питания - всходы. В этот период в семенах и растениях проходят сложные биохимические процессы. Семена при набухании поглощают до 250 % воды к абсолютно - сухой массе, а затем кожица их лопается и проклевывается первичный корешок. Ткани и органы ювенильных растений имеют относительно высокое содержание фитогормонов, участвующих во всех физиологических процессах. Сложные химические соединения (крахмал, белки, жиры, углеводы и др.) гидролизуются и переходят в растворимое состояние, в результате чего зародыш семени, получив пищу, из состояния покоя переходит к активной жизнедеятельности и семена начинают прорастать, начиная с первичного корешка, а затем побега.

Известно, что прорастание семян, как и жизнедеятельность растений в целом, регулируется многокомпонентной гормональной системой, в которой отдельные фитогормоны проявляют свое действие в неразрывной связи с другими. Так, при набухании семян гиббереллины и другие гормоны переходят из свя-

занной в свободную форму и оказывают влияние на активацию метаболизма в зародышах, в первую очередь на энергетический обмен, синтез нуклеиновых кислот и белка. Одна из важных ролей фитогормонов заключается в установлении и поддержании тесного взаимодействия между отдельными органами и частями зерновки и, особенно между зародышем и эндоспермом, так как интенсивный рост проростка должен быть обеспечен соответствующим уровнем притока питательных веществ из запасящего органа.

В ростовых процессах регуляторами обмена веществ являются фитогормоны (ауксины, гиббереллины, цитокинины), которые образуются в самом растении и относятся к природным (эндогенным) росторегуляторам. Синтетические (экзогенные) росторегуляторы, как аналоги эндогенных, часто обладают более высокой активностью, ускоряя ростовые процессы, начиная с прорастания семян.

Исходя из этой теоретической предпосылки, мы проследили влияние изучаемых росторегуляторов на энергию прорастания семян, лабораторную и полевую их всхожесть.

Результаты проведенных лабораторных опытов, показали, что все испытуемые препараты в той или иной степени стимулируют процесс прорастания семян. Однако, абсолютная величина рассматриваемых показателей (энергия прорастания, всхожесть семян, длина ростков и корешков и их масса - сырая и сухая) в значительной степени зависит от вида и концентрации стимуляторов.

Наиболее высокие значения энергии прорастания и всхожести отмечены при применении агростимулина - 94 % и 99 %, альбита - 95 % и 98 %; эмистима - 93 % и 98 %, (в контроле - 80 % и 92 %). В меньшей степени обработка семян сои на рассмат-

риваемые показатели сказывается при применении бишофита - 84 % и 92 %.

Все испытываемые препараты повышают энергию и всхожесть семян. Наиболее высокое стимулирующее воздействие на посевные качества семян показал агростимулин в дозе 30 мл/т. Альбит и эмистим в малых дозах повышают всхожесть семян до 90 - 92 %.

Величина полевой всхожести зависит от качества семян, агротехники и экологических условий в период посев - всходы. Стимуляторы роста растений, главным образом, оказывают влияние на густоту стеблестоя растений в посевах (которая также зависит от полевой всхожести семян) и сохранность их к уборке.

Наибольшая полевая всхожесть (87 %) отмечена при применении стимулятора альбита и лазерной обработки, она составила 86 %, бишофита - 86,3 %. На всех опытных вариантах она выше контроля на 4,1 - 12,4 % в зависимости от препарата, а по отношению к фоновому варианту комплексному препарату для инкрустирования семян (КПИС) выше на 1,3 - 6,0 %.

Учитывая, что энергия прорастания характеризует способность семян давать в полевых условиях дружные и ровные всходы, становится очевидным, что регуляторы роста, повышая этот показатель, гарантируют хорошую выравненность и выживаемость всходов.

Значительное влияние оказывают испытываемые препараты и на интенсивность прорастания, которая характеризуется длиной корешков, ростков и их массой (сырой и сухой).

Наибольший по сравнению с контролем эффект на длину ростков оказывает альбит, где длина корешка больше - 17,60 см, а ростка - 19,96 см, (в контрольном варианте эти показатели составили 13,76 см и 14,70 см соответственно). Длина корешка и

ростка увеличилась на 1,18 - 3,75 см соответственно. Близким к альбиту по действию на корешки и проростки является эместим.

Это важно в связи с тем, что интенсивность начального роста предопределяет возможность растения пробиться на поверхность почвы и раньше перейти к автотрофному способу питания. И в конечном итоге обработка семян регуляторами роста усиливает процесс накопления сырой и сухой биомассы проростками.

Наиболее высокий прирост массы (сырой и сухой) проростков отмечен при обработке семян лазером - 14,95 г/10 шт. (сырая масса) и 1,30 г/10 шт. сухая масса; альбитом - 14,85 и 1,32 соответственно, тогда как сырая и сухая массы растений сои, где регуляторы роста не применялись, составили 11,45 и 1,18 г/10 шт. В целом, значения этих показателей на всех исследованных препаратах выше контрольных по сырой и сухой массе.

Таким образом, наши лабораторные опыты и полевые наблюдения за всхожестью семян показали, что обработка семян сои сорта Вилана изучаемыми росторегуляторами, перед посевом повышает энергию прорастания (на 3,8 - 18,8 %) и лабораторную всхожесть семян (на 4,4 - 7,6 %) ускоряет процесс прорастания, стимулирует накопление проростками сырой и сухой биомассы и повышает полевую всхожесть семян на 3 - 5 %.

Полученные данные лабораторных экспериментов позволяют дать оценку влияния агропона в сравнении с наиболее широко применяемыми современными регуляторами роста растений на посевные качества семян озимой пшеницы. Регуляторы роста агропон и альбит на сорте Кума обеспечивали повышение энергии прорастания семян по сравнению с контролем в 1,17 - 1,18 раз, а всхожесть - в 1,03 - 1,04 раза

Одновременно, по сравнению с контролем, увеличивается длина надземной части и корней проростков на 13,3 - 25,3 % и 14,3 - 31,4 % соответственно, а сухая масса проростков - на 6,1 - 10,4 %. Более высокие показатели получены при обработке семян препаратом агропон. Воздействие гумата калия на посевные качества семян и проростки озимой пшеницы сорта Кума слабее - по сравнению с контролем лабораторная всхожесть семян повышается в 1,01, а энергия прорастания - в 1,04 раза, длина надземной части и корней - на 1,6 - 11,1 %, а масса проростка - на 5,4 %.

Анализируя влияние регуляторов роста на посевные качества семян и параметры проростков озимой пшеницы сорта Коллега можно сделать заключение, что они аналогичны показателям, полученным на сорте Кума.

Наиболее эффективный здесь так же рострегулятор агропон, обеспечивающий повышение по сравнению с контролем энергии прорастания семян в 1,20 раза, лабораторной всхожести - в 1,06 раза и сухой массы проростков - на 10,7 %. Регуляторы роста альбит и гумат калия на эти показатели оказывали заметно меньшее влияние по сравнению с агропоном.

Таким образом, выявлена определенная сортовая специфика озимой пшеницы по отношению к различным регуляторам роста растений. На обоих сортах препарат агропон существенно (в 1,18 - 1,20 раза) повышает энергию прорастания семян, в 1,04 - 1,06 раза - лабораторную всхожесть и в 1,07 - 1,10 раз массу проростка на 7-е сутки проращивания по сравнению с контролем. Регулятор роста альбит у сорта Кума повышает энергию прорастания в 1,17 раза, а у Коллеги - только в 1,09 раза, а массу проростка на седьмые сутки проращивания - соответственно на 6,1 и 7,1 %.

Эффективность гумата калия на обоих сортах заметно ниже агропона и альбита.

В литературе редко приводятся опытные данные о влиянии регуляторов роста растений на массу надземной части и, особенно, корневой системы проростков озимой пшеницы, которая, наряду с ее линейными размерами, отображает плотность и толщину корней, а также и степень развития корневых волосков. Еще Н.И. Якушкина указывала, что регуляторы роста растений стимулируют генетическую предрасположенность проростков к формированию более мощной корневой системы.

Известно, что протравители семян, помимо защитного эффекта, оказывают ингибирующее действие на процессы прорастания семян. Для снятия подавляющего действия фунгицида на ростовые процессы семян могут быть использованы экзогенные регуляторы роста.

По многочисленным литературным данным при воздействии на семена растений различных стрессовых факторов (высокая температура, тяжелые металлы, патогенная инфекция и др.) экзогенные регуляторы роста действуют сходным образом и способствуют сглаживанию влияния стрессового воздействия и нормализацию состояния растений.

При этом в растениях происходят процессы физиологической адаптации - усиление ферментативной активности и перекисного окисления, определяющие стабилизацию ростовой функции.

В лабораторном опыте на сортах озимой пшеницы Кума и Коллега выявлено заметное угнетение ростовых процессов в проростках, при обработке семян универсальным протравителем Дивиденд Стар (ДС). У сорта Кума в среднем за три года масса надземной части проростка на третьи сутки проращивания снижается по сравнению с контролем (семена обрабатывались во-

дой) на 20 %, на пятые сутки - на 34 и на седьмые сутки - на 22 %.

В это время масса корней в контроле выше, чем в варианте с обработкой семян Дивиденд Стар соответственно на 28; 4 и 16 %, а целого проростка - на 22; 20 и 20 %. Из этих данных видно, что протравитель семян оказывает ингибирующее воздействие на рост надземной и подземной частей проростков озимой пшеницы сорта Кума примерно в одинаковой степени, с некоторым сдвигом в сторону надземной части - на седьмые сутки масса надземной части проростка ниже контроля на 22 %, а корней - на 16 %.

Регуляторы роста растений агропон и альбит проявляют себя как антидепрессанты и стимулируют рост растений. В случае их применения масса надземной части и корней, а также целого проростка выше по сравнению с обработкой семян Дивиденд Стар соответственно: на третьи сутки проращивания на 32; 44 и 39 %, на пятые сутки - на 59; 41 и 50 % и на седьмые сутки - на 61; 78 и 69 %. Одновременно масса целого проростка при обработке агропоном выше по сравнению с контролем (семена обработаны водой) соответственно: на третьи сутки - на 11 %, пятые сутки - на 26 и седьмые сутки - на 41 %. При применении регулятора роста альбит эти показатели несколько меньше: на третьи и пятые сутки - в 1,05 и на седьмые сутки - в 1,09 раза.

В связи с тем, что эффективность физико-химических методов воздействия на семена наиболее высока при их переходе из состояния покоя к активному росту и дифференциации для обработки семян риса сорта Гарант применяли регулятор роста рибав-экстра в дозах 1, 3, 5, 7 и 10 мл/т.

В результате, в связи с высокими значениями в контроле, энергия прорастания и всхожесть семян отличались незначи-

тельно. Значение показателей силы роста семян, напротив, было подвержено большому варьированию. Так, длина ростка под действием рибави-экстра возросла на 11,4 - 26,8 %, а длина корешка - на 1,0 - 8,1 %. По изменению массы проростка можно судить об интенсивности мобилизации запасных веществ в процессе прорастания семени. При обработке семян препаратом она возросла на 1,0 - 10,1 %. Установлено, что оптимальной дозой рибави-экстра для повышения посевных качеств риса и увеличения роста проростков является 7 мл/г.

Также, на основании того, что в период от начала набухания до наклевывания семян (30 - 39 час. прорастания) наблюдается резкое уменьшение запасов сахарозы, связанное с ее расходом в процессе дыхания, выявлено увеличение интенсивности дыхания семян риса при обработке их рибави-экстра.

При изучении морфологии корней риса в фазе 2 - 3 листьев установлено положительное влияние регулятора роста на такие показатели как - длина, площадь поверхности, площадь проекции, объем, число веточек и ответвлений.

Наиболее высокие значения энергии прорастания и всхожести семян люцерны сорта Славянская местная отмечены при обработке семян Т-1 (Тиоауксин-1) + СПАА (сополимер акриламида и триакрилоилгексогидро-1,3,5-сим-триазин) в концентрации 0,0005 % - 94 и 96 % и Т-1 (Тиоауксин-1) + СПАК (сополимер акриламида, акриловой кислоты и триакрилоилгексагидро-1,3,5-сим-триазин) (0,0005 %) - 92 и 97 %.

Значительное влияние оказывают регуляторы роста и на силу роста семян люцерны, которая характеризуется высотой проростка (см), длиной корешка (см) и сухой массой растений (г). Наибольшее влияние здесь также оказали Т-1 + СПАА - 4,74;

3,04 и 1,27; T-1 + СПАК – 4,31; 2,94 и 1,37. На контроле эти показатели были равны 3,65; 2,20; 0,87 соответственно

Влияние регуляторов роста на накопление надземной биомассы растений

Рост - важнейший интегральный процесс в жизни растения, являющийся результатом согласованного взаимодействия многих физиологобиохимических функций и биологических состояний, заключающийся в необходимом увеличении размера и массы растения, обусловленном делением, дифференцированием клеток и интенсификацией обмена веществ. С физиологической точки зрения важную роль в этом процессе имеет наличие и соотношение в клетках фитогормонов, регулирующих обмен веществ. На интенсивность роста растений влияет не только их наличие, но также условия обеспеченности растений факторами жизни. Прямым показателем роста растений является их высота. По темпам её прироста можно судить об интенсивности ростовых процессов. Этот показатель является генетически обусловленным признаком любого сорта, но под влиянием погодных условий, технологий выращивания культуры, она может несколько изменяться.

Одним из основных способов активизации ростовых процессов, как по высоте, так и по биомассе растений является применение росторегуляторов. Это подтверждается и результатами наших исследований.

В фазу ветвления сои все испытываемые росторегуляторы достоверно способствовали увеличению высоты растений на 1,7

- 3,1 см в сравнении с контролем, а по сравнению с фоном (КПИС) выделился эмистим (+1,0 см). К фазе цветения, когда уже формируются репродуктивные органы, высота растений увеличилась в два раза и между изучаемыми вариантами и контролем наблюдается также достоверная разница. Все опытные варианты превышали контроль на 4,8 - 8,3 см.

Максимальная высота растений отмечена в вариантах с применением стимуляторов роста альбит - 65,0 см, эмистим - 64,6 см, агростимулин - 64,0 см, что на 7,3 - 8,3 см выше растений контрольного варианта.

В фазе бобообразования разница между изучаемыми вариантами и контрольным составляет от 5,4 см до 10,3 см, при этом максимальную высоту имеют растения, где применялся регулятор роста растений агростимулин - 110,4 см и бишофит (109,8 см) на 3,5 и 2,9 см выше фонового контроля. В фазе налива семян сохраняется разница по высоте растений во всех изучаемых вариантах по сравнению с контролем. В этой фазе наиболее высокие растения сои отмечены, для стимуляции которых использовался эмистим, а также альбит и лазерная обработка семян. Если соя опрыскивается альбитом и кристаллоном с кальциевой селитрой также высота растений в налив семян увеличивается на 10,2-10,9 см.

Накопление посевами достаточно большой надземной биомассы является необходимым условием формирования урожая семян у однолетних растений.

Однако, очень большое накопление сухого вещества не всегда обеспечивает высокие урожаи семян сои. Чрезмерное образование вегетативной массы может отрицательно сказаться на величине и качестве урожая зернобобовых культур, то есть ре-

шающее значение имеет не ее количество, а динамика накопления и расходования.

Известно, что быстрые начальные темпы прироста сухого вещества, особенно в фазу ветвления, не всегда приводят к высоким урожаям семян; наибольшее значение имеет образование сухого вещества в период после цветения. Наши данные по биомассе сырого и сухого вещества в надземных органах растений сои показывают, что испытываемые препараты достоверно влияют на ее нарастание. Во все фазы вегетации применение выше названных регуляторов роста растений способствует накоплению сырой и сухой биомассы. При этом характерно, что их нарастание в значительной степени зависит от вида препарата. Накопление биомассы происходит в течение всей вегетации, достигая максимума в фазу налива семян.

Наиболее высокие темпы накопления биомассы надземными органами отмечены при применении эмистина С, агростимулина и бишофита. Так, если без применения регуляторов роста биомасса надземных органов составила в фазу ветвления 16,0 г/растение, цветения - 44,6, бобообразования - 68,2, в фазу налива семян - 93,9, то с применением регуляторов роста растений масса растений увеличивается до 18,5 - 20,5, 48,1 - 60,4, 77,1 - 109,7 и 102,3 - 120,5 г/растение. Эти величины биомассы выше и по отношению к фону при использовании всех исследованных регуляторов роста. По величине накопленной растением сои биомассы во все фазы лидирует бишофит и эмистим С.

Что же касается массы сухого вещества, то закономерность изменения величины этого показателя в зависимости от испытываемых препаратов сохраняется та же, что и при анализе сырой биомассы растений. В фазу бобообразования наиболее высокие

темпы накопления биомассы наблюдаются при применении эмистима С и бишофита. А в последнюю фазу вегетации - налива семян, когда величина биомассы максимальная, выделяются регуляторы роста растений бишофит, эмистим С и агростимулин.

Накопленная растениями сои сухая биомасса тесно коррелирует с урожаем семян ($r = 0,60-0,77$).

Таким образом, полученные нами данные позволяют заключить, что все испытанные стимуляторы усиливают рост растений в высоту, активизируют нарастание биомассы и образование сухого вещества. По степени воздействия на растения из изученных препаратов наиболее активными по действию на накопление сырой биомассы и сухого вещества является эмистим С, бишофит и агростимулин.

Распределение пластических веществ между вегетативными и генеративными органами растений во все фазы дифференцируются в зависимости от действия регуляторов роста растений. В фазу ветвления больше сухого вещества в листьях, а с наступлением цветения это соотношение изменяется в пользу стеблей. В фазах бобообразования и налива семян доля сухого вещества в листьях и стеблях значительно уменьшается из-за активизации оттока его из этих органов в бобы.

Это может свидетельствовать о том, что под воздействием регуляторов роста растений распределение сухого вещества в отдельных органах растения сои происходит более эффективно: большая их часть поступает из листьев в бобы, а увеличение доли стеблей в общей сухой массе растения объясняется увеличением высоты осевого побега.

При анализе динамики накопления сухого вещества у сои можно отметить, что общая масса целых растений, равно как и

масса отдельных их органов возрастает под действием испытанных росторегуляторов, но доля бобов остается неизменной.

В проведенных исследованиях выявлены определенные закономерности процесса формирования роста растений озимой пшеницы.

Исследования показали, что регуляторы роста способствуют увеличению высоты растений изучаемой культуры в фазу выхода в трубку.

Так, у озимой пшеницы сорта Кума на контроле при высоте растений 52,4 см, а при обработке семян перед посевом регуляторами роста она увеличивается от 53,1 до 55,3 см. Наиболее существенная прибавка в росте дает совместное применение протравителя семян дивиденд стар + регулятор роста агропон С - 2,9 см или 5,5 % к контролю.

Применение регулятора роста альбит также увеличивает высоту растения на 1,8 см или 3,4 % по сравнению с контролем. Наименее существенные прибавки в высоте растения способствует использование регулятора роста гумат калия.

При двукратной обработке посевов отмечается дальнейшее увеличение высоты растений озимой пшеницы. По изучаемым стимуляторам роста прибавка в высоте растений озимой пшеницы достигает 3,0 - 4,9 см или 5,7 - 9,4 % по сравнению с контролем. Наибольшую прибавку по высоте растений вызывает протравитель семян дивиденд стар + регулятор роста агропон С при опрыскивании в фазу весеннего кущения - 4,9 см или 9,4 % по сравнению с контролем.

При дальнейшей вегетации озимой пшеницы темпы прироста высоты растений под действием стимуляторов роста еще более возрастают. Так, в фазу колошения высота растения озимой пшеницы при обработке семян перед посевом находится в пре-

делах 85,1 - 86,2 см, при том что в контроле она составляет 82,3 см. Наибольшая высота растений отмечена при применении протравителя семян дивиденд стар + регулятор роста агропон С - 86,2 см. При двукратной обработке посевов высота растений озимой пшеницы увеличивается до 86,8 - 88,2 см.

Динамика высоты растений озимой пшеницы у сорта Коллега, аналогична сорту Кума.

Таким образом, установлено, что на высоту растений озимой пшеницы сортов Кума и Коллега наибольшее влияние оказывает регулятор роста агропон С при обработке семян перед посевом, а также двукратное применение близким по эффективности регулятора роста растений альбит.

При обработке семян люцерны регуляторами роста Т-1 (Тиоауксин-1), СПАА (сополимер акриламида и триакрилоилгексогидро-1,3,5-сим-триазин), СПАК (сополимер акриламида, акриловой кислоты и триакрилоилгексагидро-1,3,5-сим-триазин) высота растений люцерны на 7-е сутки превышала контроль (17,3 см) соответственно на 1,2; 3,4 и 4,6 %. Эти различия сохранялись и в более поздние фазы вегетации.

При обработке растений люцерны регуляторами роста их высота на 7-е сутки превысила контроль на 2,6 - 15,5 %. Максимальное увеличение оказала обработка в сочетании Т-1 с СПАА, на 14-е сутки превышение контроля составило 20,3 %.

Процесс ветвления растений люцерны повышался на 12,1 - 25,7 % (боковые ветви 1-го порядка) и на 15,1 - 1,8 % (боковые ветви 2-го порядка).

Увеличение массы растений кукурузы и сои как компонентов смешанных посевов позволило на вариантах, обработанных регулятором роста новосил, получить более высокий сбор зеленой массы, кормовых единиц, переваримого протеина и кормо-

протеиновых единиц с 1 га посева. Масса растений кукурузы в укосную спелость увеличилась на 32 - 42 г, сои - на 1,3 - 2,9 г.

Сбор зеленой массы на обработанных делянках увеличился на 17 - 24 ц/га, кормовых единиц - на 3,8 - 5,2, переваримого протеина - на 0,27 - 0,43 ц/га и на 3,1 - 4,7 ц/га кормопротеиновых единиц. Существенно увеличился и сбор кормопротеиновых единиц - на 3,1 - 4,7 ц/га.

Среди обработанных вариантов регулятором роста наиболее продуктивной была смесь кукурузы с соей, с нормой высева 300 тыс. семян на 1 га. Здесь было получено 409,5 ц/га зеленой массы, 90,1 ц/га кормовых единиц, 7,36 ц/га переваримого протеина и 81,9 ц/га кормопротеиновых единиц и соответственно - 395,2; 87,04 7,12; и 79,2 ц/га в вариантах без обработки.

Таким образом, для повышения питательной ценности зеленой массы целесообразно выращивать кукурузу и сою в смешанных посевах с применением препарата новосил.

Влияние регуляторов роста на элементы структуры урожая

Структура урожая является важным показателем при оценке урожайности культуры. Именно в ней отражено влияние всех факторов на элементы продуктивности одного растения.

Уровень урожайности сои зависит от количества растений на гектаре и индивидуальной продуктивности каждого из них. Гармонизация взаимосвязи этих показателей достигается при максимальном сборе семян с единицы площади. Индивидуальная продуктивность растений, обратно пропорционально зави-

симая плотности агроценоза, связана также с высотой растений, их ветвистостью, числом бобов и семян на стебле и ветвях.

Анализ структуры урожая показал, что изучаемые регуляторы роста по-разному влияли на растения культуры. Высота растений, количество ветвей, бобов и семян на участках, где применяются регуляторы роста растений, превышают значения на участках, где они не применяются, или применяется комплексный препарат для инкрустирования семян (КПИС).

Самые высокорослые растения сои (123 - 126 см) формируются при применении регулятора роста эмистим С, агростимулина и альбита, высота культуры на 6 - 9 см превышает контроль и на 4 - 7 см выше растений, где применяется комплексный препарат для инкрустирования семян. Все изучаемые нами препараты стимулируют ветвление, бобообразование, формирование семян и увеличение их массы на растении. Наблюдается и лучший налив семян, ибо масса 1000 семян на 2 - 5 г выше, чем в контрольном варианте.

При довольно близких густотах стеблестоя сои (в пределах оптимального уровня) наблюдается явное превышение индивидуальной продуктивности растений сои от испытанных препаратов по сравнению с контрольным вариантом.

Наиболее высокой - 13,1 г масса семян с 1 растения, в наших опытах, получена при применении эмистима С, она на 4,2 г выше контроля и на 2,4 г выше фонового варианта. Превышает контроль также агростимулин (12,7 г) и альбит (12,3 г). Опрыскивание посевов в фазу цветения кристаллоном в смеси с кальциевой селитрой способствует большему формированию семян на растениях (12,3 г). Опрыскивание раствором альбита по этому показателю уступает обработке семян этим же препаратом.

Сравнение низкой, средней и высокой дозы изученных препаратов свидетельствует, что по числу бобов, семян и их массе с одного растения у эмистима С более эффективная низкая доза (7,5 мл/т), у бишофита (7,0 л/т), альбита (50 мл/т) и агростимулина (15 мл/т) - средняя. Эти показатели структуры урожая согласуются с уровнями урожая.

Таким образом, предпосевная обработка семян и обработка вегетирующих растений сои путем опрыскивания в фазу цветения положительно сказывается на тех показателях, которые в основном определяют продуктивность растений и агроценоза в целом.

Структура урожая озимой пшеницы обычно состоит из следующих показателей: количество продуктивных стеблей, масса зерна с одного колоса, масса 1000 зерен.

Одним из важнейших элементов продуктивности озимой пшеницы является густота продуктивного стеблестоя. Недостаточная густота продуктивного стеблестоя не может быть компенсирована за счет повышенной продуктивности отдельного колоса, поэтому создание оптимального стеблестоя является важным условием получения высокого урожая. Считается, что урожайность на 50 % определяется густотой продуктивного стеблестоя, на 25 % озерненностью колоса и на 25 % массой 1000 зерен.

Из-за более высокой полевой всхожести семян густота посевов сорта Коллега во всех вариантах опыта в фазе полных всходов оказалась выше, чем у сорта Кума при одинаковой норме высева обоих сортов на 6,2 % (5 млн. всхожих семян на 1 га, или 500 шт. на 1 м²).

Препараты агропон С и альбит обеспечивают как более высокую полевую всхожесть семян по сравнению с контролем (в

1,08 и 1,06 раза соответственно), так и более высокую выживаемость растений во время перезимовки (в 1,07 и 1,03 раза соответственно). Обработка семян регулятором роста гумат калия не оказывает заметного влияния на эти показатели.

Таким образом, можно сделать вывод о том, что регулятор роста агропон С показывает наибольшую эффективность в повышении полевой всхожести семян и устойчивости растений озимой пшеницы сортов Кума и Коллега к неблагоприятным условиям зимнего периода. Густота стояния растений осенью и процент перезимовавших растений в этом варианте выше контрольных показателей соответственно на 8,4 - 15,6 % и в 1,07 - 1,10 раз.

Исследованиями установлено, что регуляторы роста растений оказывают влияние на густоту продуктивного стеблестоя. Так, на примере сорта Кума стимулятор роста агропон С в варианте дивиденд стар + регулятор роста агропон С + опрыскивание в фазу весеннего кущения обеспечивает увеличение продуктивных стеблей на 43 шт./м или на 9,1 % по сравнению с контролем. Рассматривая густоту продуктивного стеблестоя озимой пшеницы в зависимости от обработок, мы отмечаем, что при обработке семян перед посевом заметно увеличение стеблестоя при применении регуляторов роста агропон С и альбит. На вариантах, где они применяются, число продуктивных стеблей превышает контрольный на 11-12 шт./м² - соответственно на 2,3 - 2,5 %. Применение росторегулятора гумат калия практически не стимулирует развитие стеблей озимой пшеницы.

При двойной обработке посевов озимой пшеницы стимулятором роста (обработка семян перед посевом и опрыскивание в фазу весеннего кущения) наблюдается увеличение стеблестоя по сравнению с однократным применением. Так, с двойной обра-

боткой стеблестой увеличивается на 29 - 43 шт./м² или на 6,1 - 9,1 %.

Таким образом, существенное влияние на формирование стеблей озимой пшеницы сорта Кума оказывает применение стимулятора роста агропон С по схеме: обработка семян до посева плюс опрыскивание посевов в фазу кущения весной. Также заметное влияние на формирование стеблестоя озимой пшеницы способствует использование альбита. В меньшей степени влияет на этот показатель препарат гумат калия.

Анализ густоты стеблестоя озимой пшеницы сорта Коллега показал, что применение регуляторов роста растений перед посевом и дополнительном опрыскивании в фазу весеннего кущения способствует росту продуктивного стеблестоя. Так, там, где семена обрабатывались только перед посевом, стеблестой увеличивался на 10 - 21 стеблей на м² или на 2,1 - 4,4 % по сравнению с контролем.

Наибольшее количество продуктивных стеблей обеспечивает обработка семян перед посевом дивиденд стар + регулятор роста альбит - 499 шт./м², меньше на варианте дивиденд стар + регулятор роста агропон С - 493 шт./м и наименьшее их число на варианте дивиденд стар + регулятор роста гумат калия - 488 шт./м².

Если посева обрабатываются в фазу кущения весной регуляторами роста, то увеличивается густота продуктивного стеблестоя на 17 - 20 шт./м² или на 3,6 - 5,9 % по сравнению с необработанными участками. Наиболее существенное увеличение густоты стеблестоя отмечается на посевах озимой пшеницы при обработке семян перед посевом + опрыскивание в фазу кущения весной агропоном С - 28 шт./м² или 5,9 %. Немного ниже

этот показатель при использовании ростового препарата альбит. Менее эффективно применение регулятора роста гумат калия.

Таким образом, регулятор роста агропон С обеспечивает густоту продуктивного стеблестоя в пределах оптимального интервала 470 - 510 шт./м².

Одним из важных показателей структуры урожая озимой пшеницы является масса зерна с колоса.

В проведенных исследованиях масса зерна с колоса оказалась в зависимости от изучаемых стимуляторов роста. Так, при использовании регуляторов роста масса зерна с одного колоса у пшеницы сорта Кума увеличивалась на 0,02 - 0,07 г. Особенно выделился вариант дивиденд стар + регулятор роста агропон С и дивиденд стар + регулятор роста агропон С + опрыскивание в фазу кущения весной этим же стимулятором роста. Так, применение дивиденд стар + агропон С - дает прирост массы зерна с одного колоса 0,05 г или 4,0 %, а на варианте дивиденд стар + агропон С + опрыскивание в фазу кущения весной составляет - 0,07 г или 5,6 %.

Применение дивиденд стар + регулятор роста альбит и дивиденд стар + регулятор роста альбит + опрыскивание в фазу кущения весной имеет идентичный показатель по массе зерна с колоса - 1,27 г. При использовании регулятора роста гумат калия отмечено снижение массы зерна с одного колоса, как на посевах дивиденд стар + регулятор роста гумат калия, так и на посевах дивиденд стар + гумат калия + опрыскивание в фазу кущения весной. Масса зерна с одного колоса, как в первом, так и во втором случае оставалась на уровне 1,26 г. Этот показатель ниже по сравнению с другими стимуляторами роста на 0,01 - 0,03 г, но на 0,02 г или 1,6 % выше, чем в контроле.

У сорта озимой пшеницы Коллега масса зерна с одного колоса при применении этих стимуляторов роста ниже по сравнению с этим показателем у сорта озимой пшеницы Кума. Однако, где применяли стимуляторы роста, получена прибавка по массе зерна с одного колоса на 0,02 - 0,10 г или на 1,8 - 9,9 % больше, чем там, где стимуляторы роста растений отсутствовали.

Таким образом, продуктивность посевов озимой пшеницы при применении регуляторов роста определяется оптимальным сочетанием продуктивных стеблей и массы зерна с одного колоса.

Масса 1000 зерен - один из важнейших показателей, который характеризует физические свойства зерна и его технологическую ценность.

Предпосевная обработка семян регуляторами роста, особенно в сочетании с вегетационной обработкой в фазу кущения весной способствует росту массы 1000 зерен. Это влияние просматривается на изучаемых сортах озимой пшеницы.

Так, у озимой пшеницы сорта Кума исследуемые регуляторы роста оказали положительное влияние на массу 1000 зерен. При обработке семян до посева масса 1000 зерен колеблется от 37,0 до 39,3 г. Прибавка в массе 1000 зерен в зависимости от регулятора роста составляет 0,9 - 3,2 г или 2,5 - 8,8 % по сравнению с технологией возделывания озимой пшеницы без применения регуляторов роста. На участках, где применялся регулятор роста агропон С отмечено заметное повышение массы 1000 зерен - 3,2 г или 8,8 % в сравнении с полученной массой 1000 зерен с вариантов, где регуляторы роста растений не применялись. Немногом ниже показатель массы 1000 зерен при применении регулятора роста альбит - 1,7 г или 4,7 %. Применение

регулятора роста гумат калия для обработки семян перед посевом незначительно влияет на массу 1000 зерен.

Двукратная обработка (дивиденд стар + регулятор роста перед посевом + опрыскивание в фазу кущения весной регулятором роста растений) увеличивает массу 1000 зерен, однако она незначительная в сравнении с показателями массы 1000 зерен при обработке семян до посева. В целом в сравнении с технологией возделывания озимой пшеницы без применения регуляторов роста прибавка в массе 1000 зерен составила 1,0 - 4,6 г.

Наиболее эффективным в этом показателе является дивиденд стар + регулятор роста агропон С + опрыскивание в фазу кущения весной агропоном С, прибавка при этом была 4,6 г или 12,7 % по сравнению с контролем. Эффективность близкого к нему по происхождению препарата альбит была значительно ниже. Прибавка массы 1000 зерен при этом составила 2,3 г или 6,4 %.

У сорта озимой пшеницы Коллега применение стимуляторов роста способствует увеличению количества продуктивных стеблей на единице площади, массы зерна с одного колоса, массы 1000 зерен и в конечном итоге повышению биологической урожайности.

Влияние регуляторов роста на урожайность культур

Урожайность - основной агрономический показатель, отражающий эффективность того или иного приема и технологии возделывания сельскохозяйственных культур.

Урожайность семян сои сорта Вилана различается по годам из-за колебаний количества выпавших осадков и температурных условий. Летняя засуха, которая наблюдается во второй половине вегетации, негативно сказывается на уровне урожайности. Регуляторы роста, обладающие антистрессовыми свойствами, повышают устойчивость растений к высоким температурам и недостатку воды (засухе), тем самым уменьшают потери урожая сои. Если в благоприятные по увлажнению годы достоверных прибавок урожайности под действием рострегуляторов не наблюдается, то в более засушливые годы, достигается значительное увеличение их от применения альбита, бишофита и агростимулина.

Наибольшая урожайность семян сои получена с применением альбита при инкрустировании семян. В среднем она превышала контроль, где регуляторы роста растений не применялись, на 0,34 т/га (15,0 %) и на 0,18 т/га (8,0 %) выше фона (КПИС). Эффективно также применение эмистима С, повышающего урожайность по сравнению с фоном на 0,16 т/га (7,1 %), а с контролем на 0,32 (14,2 %). Бишофит и агростимулин обеспечивают прибавки урожайности 0,32 и 0,27 т/га. Лазерная обработка семян и опрыскивание семян альбитом, а также кристаллоном с кальциевой селитрой показывают близкие с фоновым контролем уровни урожайности с тенденцией к его возрастанию.

Опрыскивание посевов в фазу цветения сои альбитом, как на фоне обработки семян КПИС, так и без нее, является менее эффективным как по влиянию на урожайность семян, так и по дополнительным затратам по сравнению с использованием его при предпосевном инкрустировании семян.

Опрыскивание посевов сои кристаллоном с кальциевой селитрой также по уровню урожайности уступает лучшим препаратам для инкрустирования семян альбиту и эмистиму С.

Испытания разных доз препаратов, показали, что наибольшая урожайность получена в случае применения эмистима С в дозе 7,5 мл/т при инкрустировании семян. Она превышает контроль на 0,25 т/га и на 0,22 т/га фон (КПИС). Такая же прибавка получена при применении бишофита в дозе 9 л/т. Высокие прибавки урожая также отмечены при использовании альбита в дозе 50 мл/т и агростимулина 30 мл на тонну семян.

Изучение влияния регуляторов роста растений на урожайность озимой пшеницы показало, что урожайность сорта Кума заметно превосходит сорт Коллега на 6,1 ц/га или 6,5 %.

В неблагоприятные сельскохозяйственные годы прибавку урожайности сорта Кума можно получить только при двукратной обработке регулятором роста агропон С (обработка семян при протравливании + опрыскивание посевов в фазу кущения весной). У сорта Коллега в такие годы происходит снижение урожайности при однократным применением регулятора роста гумат калия, а также двукратным его использованием.

В благоприятные сельскохозяйственные годы прибавку урожайности зерна у обоих сортов обеспечивает использование регулятора роста агропон С.

Наибольшую урожайность озимой пшеницы сортов Кума (60,8 ц/га) и Коллега (53,6 ц/га) обеспечивает двукратная обработка регулятором роста агропон С, прибавка составляет 5,9 и 4,8 ц/га или 7,5 и 9,8 % соответственно. При двукратной обработке регулятором роста альбит прибавка урожайности составляет 2,9 ц/га или 5,3 %.

Обработка растений регуляторами роста сим-триазинового ряда оказала положительное влияние на урожайность зеленой массы люцерны. В зависимости от вида использованного регулятора и их сочетаний прибавка составила 0,8 - 2,4 т/га или 5,2 - 15,5 %. Наибольшие прибавки зеленой массы люцерны были получены на вариантах Т-1 (Тиоауксин-1) + СПАА (сополимер акриламида и триакрилоилгексогидро-1,3,5-сим-триазин) - 15,5 %, Т-1 (Тиоауксин-1) + СПАК (сополимер акриламида, акриловой кислоты и триакрилоилгексагидро-1,3,5-сим-триазин) - 13,5 % и Т-1 (Тиоауксин-1) - 12,3 %. Под влиянием регуляторов роста урожайность семян люцерны возросла на 0,19 - 0,42 ц/га или на 8,7 - 19,3 %. В наибольшей степени повышали семенную продуктивность люцерны сочетания регуляторов роста Т-1 + СПАА и Т-1 + СПАК.

Полученный урожай люцерны при проверке на всхожесть показал ее увеличение на 5,3 - 17,3 %. Наиболее эффективным оказался Т-1 в сочетании с СПАА.

Формирование качества продукции в зависимости от применения регуляторов роста растений

Одним из важных показателей продуктивности посевов сои является сбор с гектара белка и масла, уровень которого зависит не только от урожайности зерна, но и от содержания в нем этих ценных компонентов.

По результатам биохимического состава семян сои сорта Вилана отмечена незначительная тенденция к увеличению содержания масла и уменьшению содержания белка под воздей-

ствием ростостимулирующих препаратов, кроме вариантов с альбитом и лазерной обработкой. Несколько увеличивается от применения росторегуляторов трипсинингибирующая активность белка сои (ТИА).

Существенных же различий, как по содержанию масла, так и по содержанию белка и показателю его трипсинингибирующей активности, между вариантами опыта не наблюдалось.

Анализ соотношения урожайности и биохимических показателей зерна выявил, что содержание масла и уровень трипсинингибирующей активности коррелирует с урожайностью положительно (коэффициенты корреляции соответственно 0,55 - 0,60 и 0,60 - 0,88), а содержание белка отрицательно (r - 0,6 - 0,8).

Соотношение содержания белка с урожайностью характеризуется нелинейной связью, которую можно с высокой степенью достоверности описать квадратичным уравнением.

Наблюдаемую нами отрицательную корреляцию между урожайностью и содержанием белка можно объяснить тем, что синтез белка - в высшей степени энергоемкий процесс, и на увеличение содержания белка затрачивается дополнительная энергия, за счет которой могло бы синтезироваться значительное количество углеводов. Можно рассчитать, что повышение содержания белка на 0,5 % приводит к снижению урожая на 2,2 ц с 1 гектара.

Несмотря на то, что под действием регуляторов роста происходит снижение содержания белка, сбор белка, как и сбор масла, при обработке всеми изученными препаратами увеличивался, при этом повышение над контрольным и фоновым вариантами составляет 116 - 170 кг и 19 - 73 кг соответственно.

В сравнении с фоном (КПИС) дополнительный сбор белка с гектара составил при обработке семян: альбитом - 73 кг, эми-

стимом С - 64, бишофитом - 53 кг, а прибавка сбора с гектара масла под влиянием этих же препаратов соответственно составила 46, 41 и 38 кг.

По выходу белка и масла с гектара наиболее продуктивными были эмистим С в малой (7,5 мл/т) дозе, бишофит – в большой (9 л/т) и альбит в средней (50 мл/т) дозах. В среднем за 3 года сбор белка с гектара соответственно по этим вариантам составил 943, 946 и 934 кг; масла - 488, 431 и 489 кг при сборах их в контроле 847 и 424 кг.

По этим вариантам получены и достоверно более высокие прибавки (75 - 88 кг/га) сборов белка и масла (56 - 60 кг/га) в сравнении с фоновым вариантом.

Таким образом, по результатам наших исследований можно заключить, что испытанные стимуляторы роста растений не только активизируют ростовые процессы, но и значительно увеличивают урожай и сбор белка и масла с гектара. В среднем, по продуктивности лучше других проявили себя стимуляторы альбит в дозе 50 мл/т, эмистим С в дозе 7,5 мл/т, бишофит в дозе 9 литров на тонну семян.

Известно, что липидный комплекс сои содержит значительную долю полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), которые способствуют развитию такого недостатка соевого масла, как реверсия вкуса, запаха и цвета, что происходит вследствие процессов самоокисления и приводит к потере пищевой ценности и порче продукции. Улучшения качества соевого масла добиваются путем манипуляции жирно-кислотным составом селекционными методами, в частности, сокращая долю линолевой кислоты. Ранее отмечено, что тенденция к снижению количества ПНЖК наблюдается с повышением масличности сои. Это подтверждается и результатами биохимических анализов образцов

зерна сои, изученных вариантов нашего опыта. Отмечается под влиянием регуляторов роста некоторое увеличение содержания олеиновой кислоты в масле по сравнению с контрольным вариантом и уменьшение доли линолевой, а также тенденция к снижению суммарного содержания ПНЖК.

Но существенных различий по жирно-кислотному составу масла в зависимости от регуляторов роста не установлено.

Исследуемые регуляторы роста оказали положительное влияние на натуру зерна озимой пшеницы. Так, при обработке семян регуляторами роста агропон С, альбит и гумат калия этот показатель увеличился на 1 - 4 г/л. Наибольшее увеличение по натуре зерна в сравнении с контролем было отмечено при обработке семян регулятором роста агропон С - 4 г/л.

В вариантах, где в фазу кущения весной проводили опрыскивание посевов озимой пшеницы стимуляторами роста, объемная масса зерна увеличивалась на 1 - 7 г/л.

Практически все регуляторы роста способствовали повышению стекловидности зерна в сравнении с контролем в среднем от 5 до 11 %.

Регуляторы роста способствовали повышению содержания клейковины в муке. Заметное повышение этого показателя отмечено при обработке семян дивиденд стар + регулятор роста агропон С + опрыскивание в фазу кущения весной агропоном С - 28,2 %, что в 1,5 раза выше, чем в контроле.

Немного ниже содержание белка в зерне было в контроле и находилось на уровне 12,3 %. При обработке семян перед посевом регуляторами роста отмечено увеличение содержания белка в зерне на 1,02 - 1,14 %. Самым высоким этот показатель был в варианте с использованием агропона С при обработке семян и опрыскивании посевов в фазу кущения весной - 14,1 %. Только в

этом варианте было получено зерно по качеству, соответствующее требованиям к зерну сильной пшеницы (2 класс). Во всех остальных вариантах зерно соответствовало требованиям к ценному зерну (3 класс).

Суммируя результаты исследований, можно заключить, что препарат агропон С, по сравнению с другими регуляторами роста, показал наибольшую эффективность в повышении зерновой продуктивности озимой пшеницы исследуемых сортов. Этот результат получен, как при предпосевной обработке семян, так и при ее сочетании с обработкой вегетирующих растений в фазе кущения весной.

Содержание белка в вегетативной массе растений люцерны при их обработке Т-1 (Тиауксин-1) в сочетании с СПАА (сополимер акриламида и триакрилоилгексогидро-1,3,5-сим-триазин) увеличивалось по фазам вегетации - ветвление, бутонизация, цветение и созревание на 4,0; 3,7; 3,2 и 4,6 % соответственно.

Список использованной литературы

1. Ассаф Ибрагим. Влияние удобрений и регуляторов роста на урожайность и качество семян сои в условиях восточной лесостепи Украины: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук / Ибрагим Ассаф. - Днепропетровск, 1994. - 23 с.

2. Безуглова О.С. Удобрения, биодобавки и стимуляторы роста для вашего урожая: справочник / О.С. Безуглова.- Ростов н/Д: Феникс, 2007.- 254 с.

3. Будагов Г.В. Влияние микробиологических препаратов на активность азотфиксации и вирусоустойчивость сои: автореф. дисс. канд. с.-х. наук / Г.В. Будагов. – Краснодар, 1996. - 20 с.

4.Булдыкова И.А. Влияние рострегуляторов симтриазинового ряда на рост и продуктивность люцерны: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук / И.А. Булдыкова; КубГАУ.- Краснодар, 2006.- 20 с.

5. Вакуленко В.В. Новые регуляторы роста в сельскохозяйственном производстве / Вакуленко В.В., Шаповал О.А. // Научное обеспечение и совершенствование методологии агрохимического обслуживания земледелия России: сб. ст. – М., 2000. – С.71-89.

6. Ермаков Е.И. Изменение баланса эндогенных ИУК и АБК в корнях проростков кукурузы при прямом и опосредованном низкотемпературном стрессе / Е.И. Ермаков, А.А. Полевой: доклады РАСХН, 1993.- № 3. - С. 16-19.

7. Коф Э.М. Рост растений. Первичные механизмы / Э.М. Коф. – М.: Наука, 1978.– 37 с.

8. Кулаева О.Н. Цитокинины / О.Н. Кулаева // Регуляторы роста растений.- М.: Колос, 1979.- С. 86-114.

9. Ладатко М.А. Эффективность применения новых регуляторов роста эмистина и экоста на посевах риса: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук / М.А. Ладатко; ВНИИ риса.- Краснодар, 2006. – 25 с.

10. Муромцев Г.С. Основы химической регуляции роста и продуктивности растений / Г.С. Муромцев. – М.: Колос, 1987. – 383 с.

11. Муромцев Г.С. Регуляторы роста растений / Г.С. Муромцев. – М.: Колос, 1979. – 246 с.

12. Наумов А.Ю. Влияние приемов предпосевной обработки семян на симбиотическую активность и продуктивность сортов сои в лесостепи Поволжья: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук / А.Ю. Наумов.- Волгоград, 2004. – 21 с.

13. Никелл Л.Д. Регуляторы роста растений. Применение в сельском хозяйстве /Л.Д. Никелл.- М.: Колос, 1984. – 191 с.

14. Ничипорович А.А. Теория фотосинтетической продуктивности растений и рациональные направления селекции на повышение продуктивности. Физиолого-генетические повышения продуктивности зерновых культур / А.А. Ничипорович. – М.: Колос, 1975. – С. 5-14.

15. Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах / А.А. Ничипорович, Л.Е. Строганова, С.Н. Чмора, М.Н. Власов. – М.: Из-во АН СССР, 1961. – 135 с.

16. Овчаров К.Е. Физиологические основы всхожести семян / К.Е. Овчаров. – М.: Наука, 1969. – 280 с.

17. Полевой В.В. Фитогормоны / В.В. Полевой.- Л.: Изд-во ЛГУ, 1982.- 249 с.

18. Пальчун А.М. Повышение урожайности и посевных качеств семян сои путем усиления оттока пластических веществ из

листьев: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук / А.М. Пальчун; КубГАУ.- Краснодар, 2002. - 25 с.

19. Прусакова Л.Д. Регуляторы роста в растениеводстве (Обзор) / Л.Д. Прусакова // С.-х. биология.- 1984.- № 3.- С. 3-11.

20. Терентьева И.Н. Фотосинтез. Соя / под ред. Ю.П. Мякушко и В.Ф. Баранова. - М.: Колос, 1984. – С. 67-70.

21. Фролова Н.А. Влияние фузизокцина на строение стебля ячменя / Н.А. Фролова // Регуляторы роста и развития растений: тезисы докладов V Междунар. конф. / М., 1999. - С. 269.

22. Холодный Н.Г. Фитогормоны. Очерки по физиологии гормональных явлений в растительном организме / Н.Г. Холодный. – Киев: Изд-во АН СССР, 1939.- 263 с.

23. Цыбульник В.А. Продуктивность озимой пшеницы в связи с применением регуляторов роста растений на черноземах типичных Западного Предкавказья: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук / В.А. Цыбульник; КубГАУ.- Краснодар, 2009. - 23 с.

24. Шаповал О.А. Биологическое обоснование использования регуляторов роста растений в технологии выращивания озимой пшеницы / О.А. Шаповал.- М.: ВНИИА, 2005. - 350 с.

25. Шевелуха В.С. Рост растений и его регуляции в онтогенезе / В.С. Шевелуха. – М.: Колос, 1997. – 594 с.

26. Чернышов В.И. Влияние агротехнических приёмов и сортовых особенностей сои на урожай и его качество в условиях орошаемого земледелия Волгоградской области: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук / В.И. Чернышов.- Волгоград, 2005. – 23 с.

27. Zichtenthaler Н.К. Determinations of total carotinoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents / Н.К. Zichtenthaler, A.R. Wellburn // Biochem. Soc. Trans. – 1983. – Vol. 11. - № 5.- P. 591 – 592.

Содержание

Введение	3
Понятие о фитогормонах	6
Фитогормоны ауксины	10
Фитогормоны гиббереллины	20
Фитогормоны цитокинины	35
Фитогормоны абсцизовой кислоты	46
Фитогормон этилен	49
Брассиностероиды	66
Зависимость эндогенного содержания фитогормонов от факторов внешней среды	67
Наиболее распространенные регуляторы роста растений, применяемые в сельском хозяйстве	71
Влияние регуляторов роста на дыхательную активность растений в стрессовых условиях	91
Влияние регуляторов роста на прорастание семян	95
Влияние регуляторов роста на накопление надземной биомассы растений	103
Влияние регуляторов роста на элементы структуры урожая	110
Влияние регуляторов роста на урожайность культур	117
Формирование качества продукции в зависимости от применения регуляторов роста растений	120
Список использованной литературы	125

Научное издание

Князева Татьяна Викторовна

**РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ
В КРАСНОДАРСКОМ КРАЕ**

Монография

Авторская редакция

Подписано в печать 11.10.2013. Формат 62 × 94 ¹/₁₆.
Бумага мелованная 80 г/м². Офсетная печать. Усл. печ. л. – 7,9.

Уч.-изд. л. – 7,6.

Заказ № 13878. Тираж 500 экз.

Издательство «ЭДВИ».

Россия, 350012, г. Краснодар, ул. Лукьяненко, 95/3,

тел./факс: (861)222-01-02, 222-75-55, 220-12-56,

e-mail: info@edvi.ru

