

БИОЛОГИЯ

ПОДПИСНАЯ НАУЧНО-ПОПУЛЯРНАЯ СЕРИЯ



1985/7

**В.И.Кефели
Л.Д.Прусакова**

ХИМИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРЫ РАСТЕНИЙ



ЗНАНИЕ

НОВОЕ В ЖИЗНИ, НАУКЕ, ТЕХНИКЕ

НОВОЕ В ЖИЗНИ, НАУКЕ, ТЕХНИКЕ

ПОДПИСНАЯ НАУЧНО-ПОПУЛЯРНАЯ СЕРИЯ

БИОЛОГИЯ

7/1985

Издается ежемесячно с 1967 г.

В. И. Кефели,

доктор биологических наук

Л. Д. Прусакова,

доктор биологических наук

ХИМИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРЫ РАСТЕНИЙ

Издательство «Знание» Москва 1985

ББК 28.55
К 37

КЕФЕЛИ Валентин Ильич — доктор биологических наук, специалист в области физиологии роста и развития растений, руководитель группы первичных механизмов роста Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева (ИФР) АН СССР. Уделяет много внимания проблемам химической регуляции жизнедеятельности растений и продукционному процессу. Автор более 100 работ, учебника «Рост растений» и монографии «Природные ингибиторы и фитогормоны».

ПРУСАКОВА Лидия Дмитриевна — доктор биологических наук, специалист в области химической регуляции роста, руководитель группы ретардантов ИФР АН СССР. Автор 130 научных работ, инициатор исследования ретардантов в СССР. Основная научная концепция автора связана с влиянием химических регуляторов и в частности ретардантов, на уровень гормонов растений.

Рецензенты: Прокофьев А. А. — доктор биологических наук, профессор; Якушкина Н. И. — доктор биологических наук, профессор.

Кефели В. И., Прусакова Л. Д.

К 37 Химические регуляторы растений. — М.: Знание, 1985. — 64 с. — (Новое в жизни, науке, технике. Сер. «Биология»; № 7).
11 к.

В брошюре излагаются новейшие данные о природных и синтетических регуляторах роста. Описаны способы применения химических регуляторов растений в народном хозяйстве. Особое внимание уделено таким веществам, как стимуляторы роста и корнеобразования, факторы плодообразования, ингибиторы роста (ретарданты, парализаторы, дефолианты).

2001040000

ББК 28.55
581.4



Предисловие

Брошюра «Химические регуляторы растений» написана известными специалистами в области исследования природных и синтетических регуляторов роста и развития растений. Начиная с 60-х годов они изучают механизмы стимуляции и торможения физиологических процессов с помощью фенольных ингибиторов, абсцизовой кислоты, фитогормонов стимуляторного типа (ауксинов, гиббереллинов, цитокининов), а также химических препаратов — стимуляторов корнеобразования, ретардантов, этиленпродуцентов.

Их научные исследования продолжают те традиции, которые были заложены в Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, где они работают, такими выдающимися учеными, как Н. А. Максимов, Ю. В. Ракитин, Р. Х. Турецкая. Работы В. И. Кефели и Л. Д. Прусаковой представляют собой только часть того широкого фронта исследований по химической регуляции роста и развития растений, которые проводятся у нас в стране под руководством академиков А. Л. Курсанова и М. Х. Чайлахяна.

Авторам удалось в популярной форме изложить современное состояние проблемы химической регуляции жизнедеятельности растений, достаточно полно описать функции природных регуляторов — фитогормонов и ингибиторов. Надо отметить попытку авторов по-новому представить всю систему гормональной регуляции — как своеобразное регуляторное поле, контуры которого меняются в онтогенезе растений. Развивая идею М. Х. Чайлахяна о фитотехнике, комплексе приемов обработки растения химическими регуляторами, авторы описывают ряд перспективных препаратов для управления такими важными физиологическими процессами, как прорастание, рост стебля, заложение и рост корней, переход

к цветению, плодоношение, созревание семян, опадение листьев и плодов, покой.

Основные принципы повышения продуктивности растений с помощью химических регуляторов — это существенное звено в комплексе мероприятий, связанных с выполнением Продовольственной программы. Именно поэтому особое внимание авторы уделяют использованию новых классов регуляторов, обладающих высокой специфичностью действия и малой токсичностью. К их числу относятся аналоги природных гормонов, такие, как синтетические ауксины и этиленпродуценты.

В небольшом объеме брошюры авторам удалось дать довольно полную характеристику синтетических регуляторов роста, применяемых в нашей стране, и прежде всего ретардантов — веществ, подавляющих рост стеблей и предотвращающих полегание у растений. Некоторые из новых регуляторов, как, например, морфонол, способны в корне изменить комплекс агроприемов, используемых на хлопчатнике. Благодаря этому препарату удастся ускорить созревание коробочек хлопчатника и тем самым сократить срок пребывания на полях этой ценной культуры. После ее уборки на поля высеваются травы на зеленый корм, что в условиях Средней Азии способствует улучшению структуры почвы и повышению урожайности следующего поколения хлопчатника.

Читатели познакомятся с некоторыми интересными сведениями из истории открытия природных и синтетических регуляторов роста, а также с практическими рекомендациями по черенкованию растений.

Предназначенная для широкого круга читателей брошюра несомненно будет полезна прежде всего педагогам, студентам, работникам сельского хозяйства.

А. А. Прокофьев,
доктор биологических наук, профессор



Химические регуляторы

Если прислушаться к разговору физиологов растений, то покажется, что говорят между собою врачи, которые ставят диагноз больному. Мелькают чисто медицинские термины: «антибиотики», «гормоны», «депрессия», «возбуждение», «ритмика», «пульсация». Действительно, речь идет о больном организме, иногда опасно больном. И не сразу догадаешься, что заболело растение, а физиолог выступает в роли врача, прописывающего лекарство.

Арсенал лекарств для растений сейчас велик — от веществ, стимулирующих рост побегов или корней, до ингибиторов роста, фотосинтеза и транспирации. Физиологи шли долгим путем к познанию механизмов роста и развития растений, к выяснению тех природных веществ, которые управляют основными процессами жизнедеятельности растений.

В конце прошлого века Ч. Дарвин, изучая движение растений, обнаружил, что верхушка побега обладает уникальными свойствами — она реагирует на свет. Причем зрение верхушки, например злака, цветное. Предпочитает она синий цвет. При его наличии она изгибается в сторону источника света. Вместе с ней изгибается и весь проросток. Лишь через полвека выяснилось, что в верхушке в малых количествах синтезируется вещество роста, которое передвигается вдоль по стеблю.

В середине 20-х годов академик Н. Г. Холодный опубликовал в Германии первую работу о гормональной регуляции роста. Это открытие принесло замечательному украинскому ученому мировую известность. Вместе с голландским ученым Ф. Вентом Н. Г. Холодный считается автором открытия *гормона роста ауксина*. А двадцатью годами раньше в Петербурге ассистент профессора университета Д. Нелюбов открыл ингибитор

с отрицательным знаком действия, антагонист ауксина (гормона роста), который называли *этилен*. Итак, ауксин и этилен стали первыми известными регуляторами роста.

Ауксин и этилен химики использовали для создания химических препаратов со сходными свойствами. В середине 30-х годов были получены синтетические ауксины, в середине 60-х годов создан первый этиленпродуцент, т. е. препарат, который после контакта с растительными тканями выделял этилен. Так было положено начало химической индустрии пестицидов и регуляторов роста (*фитогормонов*). Путь от первого гормона до первого синтетического регулятора был пройден за 30 лет. Сейчас термины «гербицид», «стимулятор», «ретардант» стали так же обыденны для агронома, как калийное или азотное удобрение.

Действие химических регуляторов в корне отличается от действия удобрений. Регуляторы — не питательные вещества, а факторы управления ростом и развитием растений. Используя удобрения и создавая высокую агротехнику, мы тем самым повышаем эффективность применения синтетических регуляторов роста и улучшаем образование природных ростовых веществ.

Растение постепенно отдавало свои тайны человеку. Лишь путем кропотливых исследований ученым удалось раскрыть внутренние механизмы управления жизнедеятельностью растительного организма. Сначала удалось познакомиться как бы с верхним слоем фактов о росте растений. Были выявлены такие свойства, как ритмичность и поляризация процесса роста, корреляционные взаимодействия органов, регенерация растительного организма. Затем ученым удалось увидеть область причин, определяющих развитие этих элементов ростового процесса. Оказалось, что корреляция, ритмичность, тропизмы и другие составляющие ростового процесса управляются системой стимуляторов и ингибиторов роста, которые образуются в самом растении.

Вмешиваясь в жизнь растения с помощью синтетических препаратов, человек может менять соотношение между природными стимуляторами и ингибиторами, что ведет к усилению или ослаблению таких процессов, как корнеобразование и заложение почек, пробуждение от покоя или торможение ростовых реакций, заложение клубней или образование цветков. Значит,

для того чтобы управлять ростом и развитием растений, специалистам следует прежде всего познать внутренний механизм физиологических процессов и раскрыть все тонкости системы гормонально-ингибиторной регуляции.

Логика первых экспериментаторов была простой. Надо выяснить состав гормонов, управляющих ростом или развитием растения. А затем, синтезировав аналоги природных гормонов, попытаться создать повышенную концентрацию того или другого гормона, тем самым вызвав или рост стеблей в ускоренном темпе, или повысив интенсивность корнеобразования. Однако все оказалось не так просто. Синтетический аналог часто не срабатывал так, как хотелось экспериментатору. Оказалось, что причина неудач связана с нашим незнанием глубинных процессов клеточного и молекулярного уровня, своеобразного третьего, самого скрытого уровня системы гормональной регуляции. Ситуация уподоблялась сцене из пьесы «Синяя птица», когда царица Ночи отдавала Человеку ключи только от части Тайн, но этого было недостаточно, чтобы поймать истину — настоящую Синюю птицу.

Что же скрыто в третьем, самом глубинном эшелоне гормональной регуляции? Система рецепторов, специфических центров восприятия гормонов. Рецепторы в клетке играют своеобразную роль ключей, с помощью которых гормон открывает, а ингибитор закрывает биохимические кладовые, откуда черпается строительный и энергетический материал для процессов роста. Гормоны и ингибиторы создают в растении отличную от животных регуляторную систему, которую мы условно назовем гормональным полем растения.



Структура гормонального поля

Из чего состоит гормональное поле растительного организма? Из отдельных фитогормонов и их антагани-

стов, или ингибиторов роста. *Чем отличаются гормоны от других продуктов, образующихся в растении?* Прежде всего тем, что они синтезируются в микроколичествах, транспортируются по растению и оказывают ростовой или формативный эффект. Конечно, различные гормоны образуются в разных местах. Так, мы уже знаем, что ауксины образуются в верхушках стеблей и корней. Основная функция этих гормонов — ускорять растяжение клеток и усиливать процесс корнеобразования. Другой класс гормонов — гиббереллины формируются в основном в листьях и усиливают растяжение стебля и все реакции, сопутствующие этому процессу. Гормон *цитокинин* возникает в корнях и усиливает процесс клеточного деления и зеленения листьев.

Если бы эти гормоны-стимуляторы синтезировались и работали в растении без ограничения, то гармония роста была бы нарушена. Гиббереллин все усиливал бы и усиливал рост стебля, а ауксин гнал бы в рост корни, кинин с упрямым постоянством стимулировал бы клеточное деление. Нарушился бы согласованный ход коррелятивных взаимоотношений в растении, сбились бы ритмы, и растение, истратив все свои питательные запасы на этот неконтролируемый рост, неминуемо бы погибло. К счастью, этого в природе не происходит, потому что, кроме гормонов-стимуляторов, в растении присутствуют гормоны ингибиторного типа: известный нам этилен и абсцизовая кислота. Локальные центры синтеза этилена не выяснены: он образуется в любом растительном органе. *Абсцизовая кислота*, или АБК, возникает в старых листьях или в корнях растений.

Возникнув, каждый гормон передвигается к месту действия. Каждый, но не этилен. Вместо него к месту действия передвигается предшественник АЦПК (аминоциклопропан-карбоновая кислота). Передвигаются гормоны медленно, раз в 10 медленнее, чем, скажем, сахара. Поэтому в транспортных сосудах, где поток веществ направлен вниз, к корню, или вверх из корня в стебель, часто обнаруживают не сами гормоны, а их комплексы с сахарами и аминокислотами. Как будто гормоны используют эти подвижные метаболиты для ускоренного транспортирования к месту действия. Может быть, в таком комплексировании кроется и другая причина; связавшись с сахарами и аминокислотами, гормоны становятся неуязвимыми перед комплексом окислительных

и других ферментов, легко разрушающих (инактивирующих) природные гормоны. При передвижении по растению концентрация гормона разбавляется. Так, в зоне клеточного деления в верхушке стебля содержится самое высокое количество ауксина, а в зоне растяжения стебля (в более низком ярусе) уровень ауксинов снижен, и здесь происходит растяжение клеток. В зоне же дифференциации, одревеснения тканей количество ауксина еще меньше.

Для передвижения по растению гормонов требуется энергия. Существуют химические вещества, выполняющие роль ингибиторов транспорта гормонов: морфактины, трийодбензойная кислота, нафтилфталамовая кислота. Действие этих ингибиторов чрезвычайно специфично и сохраняется даже тогда, когда они действуют не в целом растении, а в изолированной отрезке стебля или корня.

Итак, биосинтез и транспорт регуляторов по растению — это первичные элементы гормонального поля. Распространяясь по тканям, гормоны проникают в клетки-мишени, что ведет к стимуляции ростового и формообразовательного процесса. Конечно, не все клетки растения проявляют чувствительность к гормонам, существуют лишь некоторые наиболее чувствительные зоны, где локализованы эти клетки-мишени. К числу таких зон относятся клетки стебля, растягивающиеся под действием ауксина, клетки стеблевой меристемы, чувствительные к гиббереллину, клетки листовой паренхимы, отзывчивые к цитокининам. Зона отделительного слоя листа содержит клетки-мишени для АБК и этилена. Часто чувствительность клеток-мишеней возрастает, если их изолировать, тем самым освободив от влияния окружающих тканей и органов. При этом помещенные в питательную среду изолированные клетки становятся настолько чувствительными к гормонам, что с их помощью можно мерить микроколичества природных регуляторов.

Проникнув внутрь, гормон связывается с белками-рецепторами, т. е. своеобразными проводниками гормонального действия в клетке. Свойства этих белков в настоящее время активно изучают во многих лабораториях мира. Если будет вскрыт молекулярный механизм действия гормонов, то это сулит широкие перспективы их применения, а также использования их синтетических аналогов. Однако до этого пока далеко.

Вернемся к описанию гормонального поля. Мы уже выяснили, что при транспорте гормона по растению создается своеобразный градиент, неравномерное распределение концентраций. Если представить себе, что в растении существуют такие градиенты не только для гормонов-стимуляторов, но и для ингибиторов роста, то легко понять, что, взаимодействуя друг с другом, эти регуляторы создают своеобразные балансы, столь необходимые для регуляции роста. Так, ауксин индуцирует процесс образования корней, а гиббереллин приостанавливает этот процесс; зеленение листа запускает цитокинин, а останавливает абсцизовая кислота; цитокинин способствует росту боковой почки, а ауксин, наоборот, приостанавливает, и т. д. Отметим, что гормон-стимулятор в целом растении может иногда тормозить физиологический процесс, гормон же ингибитор в основном всегда его тормозит.

В течение жизненного цикла структура гормонального поля может меняться: появляются новые гормоны, скажем, гормоны цветения или факторы старения. Один и тот же гормон, например гиббереллин, может функционировать как регулятор роста, так и гормон цветения. В процессе онтогенеза меняется и место синтеза гормонов. При развитии семян, например, они становятся центрами образования ауксинов, цитокининов, а затем абсцизовой кислоты. В результате меняется характер градиентного распределения этих веществ и соответственно перестраивается организация гормонального поля.

Итак, гормональное поле состоит из веществ стимуляторов и ингибиторов. Однако, как мы видели, эти гормональные соединения с дальнедистанционным типом действия. Возникает вопрос: *а как клетки и клеточные включения общаются друг с другом? Достаточно ли для этого языка гормонов, или, кроме того, существуют регуляторы близкодистанционного типа действия?*

Пока однозначно ответить на эти вопросы трудно. Ведь существуют фенольные и терпеноидные регуляторы, которые не двигаются по сосудам коры и древесины, однако при испытании их на биотестах проявляют высокую физиологическую активность. Эти вещества могут регулировать последние этапы гормонального воздействия: усиливая, ослабляя или просто продлевая действие

гормона. Наиболее хорошо изучены в этом отношении свойства некоторых фенольных соединений.

Не следует думать, что только гормональное поле определяет ход роста и морфогенеза. В растении существуют и другие системы регуляции: геномная и электрофизиологическая. Все три типа регуляции позволяют согласованно реализовать процесс заложения морфогенных структур. Взаимосвязи регуляторных систем в настоящее время активно изучают.

Гормоны, как известно, влияют на все этапы реализации генетической информации: от репликации (удвоения) ДНК до синтеза белка. Действие гормонов на функцию ядра в клетке — один из наиболее ярких, хотя еще недостаточно понятых, фактов взаимодействия систем регуляции гормональной и ядерной. А вот взаимодействие электрофизиологической и гормональной систем хорошо прослежено на примере воздействия *индолилуксусной кислоты* (ИУК) на функцию водородного насоса, работающего в клетке в период ее растяжения. Ингибиторы роста типа абсцизовой кислоты способны также регулировать функцию электрофизиологической системы, управляющей закрыванием устьиц. АБК влияет на выход ионов калия из замыкающих клеток устьиц, в результате чего они закрываются. Оба эти примера иллюстрируют первичное действие гормонов на функцию электрофизиологических систем клетки.

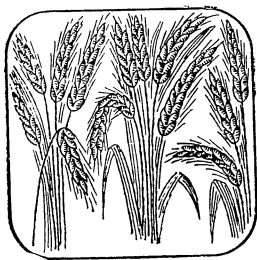
Может создаться впечатление, что гормональная система регуляции главнее других систем или выступает застрельщиком в процессе управления ростовыми процессами. Это не так, без программы развития, закодированной в ядре, реализация гормональной системы регуляции была бы невозможной, да и образование самих гормонов находится под постоянным контролем генома.

Обсуждая структуру гормонального поля, нельзя обойти молчанием те вопросы, которые еще ждут своего решения. Прежде всего до конца не выяснен *характер взаимодействия регуляторных полей в растении*. Из-за этого не ясно, почему в той или другой ткани возникают чувствительные к гормонам клетки, так называемые клетки-инициали. Можно думать, что совпадение «зон напряженности» каждого поля создает такие центры инициации. Причем каждое из полей — генетическое (ядерное), гормональное или электрофизиологическое может быть ведущим в формировании новой органоген-

ной структуры или центра морфогенеза. Другой вопрос, *почему в той или иной зоне гормонального поля формируется определенный, строго запрограммированный центр морфогенеза — или инициаль корня, или инициаль стебля?* Наконец, третья проблема, *как в целом растении осуществляется связь между синтезом фитогормона и его функцией?*

Отсутствие ответов на эти вопросы объясняется отчасти тем, что чрезвычайно редко исследовали гормональный аппарат целого растения, а чаще изучали изолированные системы, такие, как биосинтез гормонов, их действие на клеточное деление и растяжение и т. д. Не следует забывать, что гормоны — особый тип метаболитов в растении. В его функцию входит управление комплексом физиологических процессов целого растения, а, нарушая целостность, мы тем самым разрушаем единство гормональной системы растения.

У читателя может сложиться ошибочное впечатление, что в руках современного исследователя мало достоверных сведений о гормонах. Отнюдь. Ведь мы разбираем особенности регуляции роста и морфогенеза на самом глубоком, молекулярном уровне, уровне, который был неведом исследователям еще 20—25 лет назад. Поэтому не удивительно, что значительно больше нам известно о действии гормонов на уровне тканей, органов и, наконец, на уровне целого растения. Перейдем к рассмотрению этих этапов функционирования гормонов.



Гормоны и ингибиторы роста в жизни растений

Проследим последовательно за становлением гормональной системы в формирующемся и растущем растении. Начнем с процесса прорастания семян. В семени, готовом к прорастанию, центром образования гормонов или высвобождения их из связанного состояния яв-

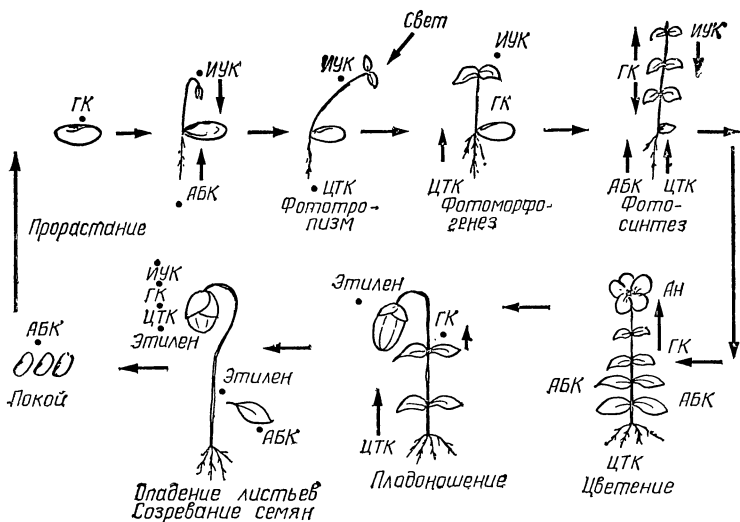


Рис. 1. Фитогормоны и ингибиторы в онтогенезе растений: ГК — гибберелловая кислота; ИУК — индилилуksусная кислота; АБК — абсцизовая кислота; ЦТК — цитокинин; АН — антезин

ляется зародыш. Из зародыша первые порции гормона проникают в зону эндосперма и включают процесс расщепления запасных белков и углеводов. При этом возникают такие важные для роста вещества, как простые сахара и аминокислоты. Первичные корешки и затем стебли проростка формируются именно из этих веществ.

Запуск ростового процесса у молодого растеньица начинается, таким образом, с подготовки метаболитов общего типа. Этот этап подготовки осуществляют гормоны и прежде всего гиббереллин. Именно этот гормон способен проникать в эндосперм семени из зародыша и вызывать синтез новых порций гидролитических ферментов, расщепляющих запасные вещества. Не исключено, что возникшие гидролазы могут расщеплять и связанные гормонально-белковые комплексы ауксинов и цитокининов, что ведет к запуску других физиологических процессов (рис. 1).

Происходит как бы каскадная индукция образования свободных гормонов. Первый гормон запускает образование (синтез или высвобождение) второго гормона, второй стимулирует синтез третьего и т. д. Не следует

забывать, что все эти реакции развиваются на базе предшественников, которые в свою очередь образовались при гидролизе запасных метаболитов.

Предшественники гормонов — это такие вещества, как amino- и органические кислоты. В этом прослеживается связь между общим и гормональным обменом у растения. Первые порции гормонов, возникшие из предшественников, уже через несколько часов после появления начинают стимулировать рост побегов и корней. В это время преимущественно происходят процессы растяжения клеток, ибо в зародыше еще в материнском организме произошли первые деления и сформировались инициальные структуры. Сила земного тяготения ориентирует направленный рост корня вниз, а стебля вверх, в сторону света. На этом начальном этапе в процессе ориентации существенную роль играют два гормона — ауксин и абсцизовая кислота (АБК). Первый образуется преимущественно в верхушке побега, а вторая — в верхушке корня. Гормоны действуют на растягивающиеся клетки очень согласованно. Ауксин стимулирует, а АБК подавляет их растяжение. При этом одна часть клеток растет интенсивно, а другая слабо, что ведет к изгибу органа: корня вниз, а стебля вверх от центра земли.

Н. Г. Холодный, не знавший о существовании АБК, пытался представить весь процесс ориентации побега и корня (геотропизма) с помощью концепции «ауксиновой» регуляции. Он правильно полагал, что клетки корня более чувствительны к ауксинам и потому у горизонтально расположенного корня ауксин, накапливающийся в избытке в нижних клетках, тормозит их рост по сравнению с верхними. В результате неравномерного роста корень изгибается вниз. У горизонтально лежащего побега ауксин тоже накапливается на нижней, обращенной к земле стороне. Однако клетки стебля менее чувствительны к действию ауксина и поэтому та же самая концентрация стимулирует их — они начинают интенсивно растягиваться, в результате чего побег изгибается вверх. Эта концепция Холодного верна лишь отчасти — в корне активно работает гормональный ингибитор АБК, который берет на себя функцию торможения роста, в то время как ауксин сохраняет свойства стимулятора. По-видимому, сходная ситуация наблюдается и в побеге.

Направляясь вверх, побег ориентируется в сторону света (положительный фототропизм). В этой реакции ему также помогает ауксин, который, передвигаясь вниз по стеблю, накапливается на теневой, а не на освещенной стороне проростка, что ведет к усилению растяжения клеток теневой стороны (при этом происходит изгиб клеток в сторону света). Все это происходит в молодом, еще не зеленом проростке, который пока существует за счет питательных запасов семени. Пробившись за счет ориентированных движений к свету, проросток начинает разворачивать листья, рост его стебля затормаживается и он начинает утолщаться. Эти развивающиеся на свету реакции получили название *фотоморфогенеза*.

Этап фотоморфогенеза чрезвычайно важен в жизни проростка. В это время в нем формируются органеллы автотрофного питания — хлоропласты. Проросток становится все менее зависимым от запасов семени, в нем начинается собственный процесс ассимиляции углекислоты — фотосинтез. Хлоропласты становятся не только центром образования первичных продуктов фотосинтеза, но также и местом, где образуются или накапливаются такие гормоны, как гиббереллины, АБК, а также некоторые полифенолы. Сами хлоропласты могут испытывать на себе влияние цитокининов, которые поступают в лист из корней.

При развитии автотрофии, т. е. процесса фотосинтеза, у проростка начинают активно расти листья, причем рост идет обычно от основания листа к верхушке, лист несколько утолщается. За счет активного фотосинтеза лист, будучи изолированным от растения, может довольно долго существовать самостоятельно, особенно если его поместить на свет и во влажные условия. Такой изолированный лист способен образовывать корни. В этом случае налаживается его снабжение цитокининами. Появление цитокининов в изолированном листе может вызвать заложение почки, тогда лист дает начало новому растению.

Принцип автотрофии, таким образом, чрезвычайно важен не только для нормального роста, но и для регенерации растений — восстановления их целостности. Итак, свет на самом начальном, ювенильном этапе онтогенеза становится существенным, ведущим внешним фактором, определяющим развитие. Именно благодаря

свету проросток выходит на поверхность земли (*фототропизм*), разворачивает листья (*фотоморфогенез*) и начинает фиксировать углекислоту (*фотосинтез*). Листья располагаются на стебле таким образом, чтобы фотосинтез их был максимальным. Это достигается благодаря движению черешков (*филотаксис*). Как мы теперь знаем, реакции движения, особенно связанные с ростом, определяются функцией ауксинов.

Для обеспечения нормальной жизнедеятельности проростка вверх и вниз по растению устанавливаются транспортные токи гормонов, формируется гормональное поле. Гормоны в зоны роста подаются неравномерно, что может служить одной из причин ритмичности ростового процесса. Другая причина, по мнению Д. А. Сабинина, — неравномерный синтез нуклеопротеидов в клеточном ядре. Поэтому внутренние ритмы роста генетически предопределены. Ритмической подаче гормона соответствует и ритмический характер роста. Существенно, что введенный в отрезок колеоптиля (бесцветного чехла, покрывающего первый лист злаков) ауксин способен только усилить размах колебания, но не нарушить ритм самого ростового процесса.

Возникая с установленной периодичностью, листья располагаются ярусами на стебле или образуют розетку. В любом случае молодой лист, кроме автотрофного типа питания, способен частично притягивать ассимилянты из более старых листьев. Такой лист условно называют импортером, а старые листья экспортерами. *За счет каких сил устанавливается такой канал односторонней связи между экспортером и импортером?* Прежде всего за счет образования или накопления в молодом листе фитогормонов, которые становятся центрами притяжения питательных веществ. Питательные вещества, поступившие в молодой лист, в основном используются на его рост.

Лист, закончив рост, становится полноценным ассимилирующим органом. В это время в нем резко снижается содержание гормонов-стимуляторов и увеличивается концентрация гормонов — ингибиторов роста, прежде всего абсцизовой кислоты. Раньше думали, что АБК (абсцизовая кислота) только тормозит рост. Однако она оказалась гормоном с поливалентным типом действия. Опрыснув лист раствором АБК, можно одновременно подавить фотосинтез, дыхание и транспирацию (выделе-

ние водяных паров), так как АБК активирует закрывание устьиц.

Экспериментаторам Института физиологии растений АН СССР П. А. Генкелю и Т. Н. Пустовойтовой удалось вызвать аналогичный процесс закрывания устьиц листа, помещенного в условия засухи. В нем резко возрастало количество ингибитора роста (АБК). Значит, попадая в условия засухи, автотрофно развивающийся проросток мобилизует имеющиеся и создает новые запасы АБК. Все они эвакуируются из хлоропласта и поступают в замыкающие клетки устьиц. Благодаря закрытым устьицам сохраняются имеющиеся запасы влаги и предотвращается процесс фотосинтеза. Когда проходит период неблагоприятного воздействия, АБК связывается в неактивные комплексы, или окисляется, и устьица открываются. Физиологические процессы нормализуются.

Как долго растет молодое растение? Когда прекращается или замедляется рост, уступая место формированию бутонов, а затем цветков и плодов? Это во многом зависит от той программы развития, которая закодирована, записана в ядре. Известны позднеспелые сорта с продолжительным периодом роста и, наоборот, скороспелые с кратковременным периодом роста. Наконец, существуют растения с карликовым типом роста, нормальные и высокорослые. Заметим, именно карликовые растения помогли создать селекционерам устойчивые к полеганию пшеницы с ускоренным типом развития. *Как растение готовится к переходу от роста к размножению?* Во многом этот вопрос еще не решен. Однако обнаружено, что перед всуплением в фазу цветения некоторые растения начинают синтезировать большое количество АБК и других ингибиторов. При этом активность гормонов-стимуляторов типа ауксинов уменьшается. Уровень гиббереллинов у некоторых типов растений, например требующих для своего цветения длинный день, как показал М. Х. Чайлахян и сотрудники, резко возрастает.

В настоящее время детально изучают карликовость растений как способ ограничения роста. Действительно, если можно высокую урожайность сформировать с помощью низкого стебля и ограниченного набора продуктивных листьев, то зачем разгонять интенсивный листовой аппарат и выращивать мощные стебли? Ведь тогда доля хозяйственно полезных органов (плодов, семян,

клубней) будет резко снижаться в расчете на общую биомассу. Важно только вовремя остановить рост.

В коллекциях селекционеров существуют мутанты с разной интенсивностью роста, более того, с разным периодом включения гена «карликовости». Иногда карликовость проявляется в фазе проростка, иногда в конце ювенильной фазы, даже в фазе зрелости. Селекционер определяет, когда ему выгоднее затормозить рост и вызвать переход к цветению. Пока что селекционеры действуют самостоятельно, без помощи специалистов по химической регуляции. Однако физиологи внимательно присматриваются к работе селекционеров и, более того, исследуют на гормональный состав карликовые и высокорослые растения.

Оказалось, что карликовые сорта гороха изначально содержат мало гиббереллинов и много ингибиторов роста. У кукурузы рост может быть замедлен на более позднем этапе развития. В этом случае включается другой механизм ограничения: замедляется перемещение регуляторов роста из корней в стебли. Пока получены лишь единичные факты о соотношении гормонов в карликах и высокорослах. Но, учитывая темпы развития науки, можно надеяться, что скоро специалисты по гормонам смогут принять участие в конструировании новых сортов сельскохозяйственных растений.

Однако мы отвлеклись от проблемы гормонов в онтогенезе. Растение цветет. Продолжительность жизни цветка от нескольких часов до нескольких недель. На короткоживущих цветках удалось изучить механизм образования и функции гормона с отрицательным знаком действия — этилена.

Перед завяданием цветка ипомеи в нем резко возрастает количество этилена. Если цветок ипомеи подержать в атмосфере этилена, то он начнет быстро вянуть. После оплодотворения из семязпочки начинает формироваться семя. Сам акт оплодотворения семязпочки сопровождается активным гормональным процессом: в растущей пылевой трубке накапливается большое количество ауксинов. После оплодотворения в семязпочке возрастает уровень цитокининов. Вначале думали, что цитокинины развивающегося семени имеют корневое происхождение, однако специальными опытами было продемонстрировано, что такое семя синтезирует собственные цитокинины, причем их образование совпадает

с интенсивным процессом клеточного деления, протекающим в семени. Волна активного синтеза цитокининов сменяется волной образования ауксинов. В этот период к семени из листьев притекают питательные вещества. Семя становится активным центром притяжения (*аттрагирующим центром*). В семени накапливаются не только питательные, но и гормональные соединения, причем в свободной форме их может быть значительно меньше, чем в связанной.

В период активного роста семя обычно сильно оводнено, ведь ауксины, как известно, интенсивно притягивают воду. Однако на определенном этапе развития семени количество ауксинов и гиббереллинов в нем резко снижается, а возрастает количество АБК. Зародыш семени уходит на покой, а в эндосперме накапливаются запасные вещества. Пока не совсем ясно, почему происходит смена гормонов в семени и как ускорить его созревание. На все эти вопросы ответят будущие исследования. В сочных плодах в период созревания семян также происходят активные процессы завершения онтогенеза. Количество стимуляторов в мякоти плодов снижается, зато резко возрастает количество этилена (так называемый климактерический пик).

Отдавая питательные вещества органам размножения, листья и стебли выполняют роль своеобразных доноров. В них накапливаются ингибиторы роста, которые к тому же способствуют и экспорту питательных веществ. Растение быстро стареет независимо от того, однолетнее оно или многолетнее. Некоторые исследователи предполагают, что в это время в листьях формируются своеобразные факторы старения, которые передвигаются по растению и активируют этот процесс вдоль по стеблю. В зимующих органах в это время активно формируются зародышевые структуры: почка с зачаточным стеблем, семена с формирующимся зародышем, клубни с глазками и т. д.

Теперь достаточно нарушить покой, и сформированные зародышевые структуры тронутся в рост — начнется новый этап онтогенеза. На этом этапе чрезвычайно важно сохранить семена и другие покоящиеся органы в целостности. Предотвратить их израстание и поражение инфекциями. Если гормоны-стимуляторы (ауксины, гиббереллины, цитокинины) почему-либо находятся в свободной форме, то это пагубно скажется на растении.

Вот почему осенью в нашем полушарии и весной в Южном периоде покоя сопутствуют природные ингибиторы роста, которые, накапливаясь, тормозят неожиданное развитие ростовых процессов. Одновременно природные ингибиторы защищают ткани от инфекции, поскольку в глубоком покое растения реже поражаются патогенами, чем при интенсивном росте.

Всегда ли природные ингибиторы соблюдают календарные сроки и накапливаются осенью? В условиях субтропиков, в Грузии, был поставлен такой эксперимент. Зимующие растения, у которых покой наступает летом, и летнецветущие, имеющие покой зимой, анализировали на содержание ауксинов и ингибиторов. Оказалось, что ингибиторы роста не «чувствуют календаря», а появляются в результате генетически закодированного внутреннего (эндогенного) ритма, состоящего из активации и торможения ростового процесса.

Ритмичность роста и покоя — процессы, закодированные в геноме и передающиеся по наследству так же, как и свойство скороспелости. В селекционной работе нередко требуется изменить характер роста: вывести карликовые или высокорослые сорта хозяйственно-полезных культур, устойчивые к полеганию и легко размножающиеся вегетативно. Иногда необходимо получать листопадные формы, например хлопчатника. Специальные приемы работы помогают селекционерам добиться успеха и в этом деле. Возникает вопрос: зачем же тогда подвергать растения трудоемкой и не всегда безопасной для человека химической обработке стимуляторами, ретардантами, парализаторами и дефолиантами, если с помощью селекции можно добиться сходных, а главное, генетически закрепленных результатов?

К сожалению, селекционный процесс чрезвычайно длителен и не всегда приводит к созданию сорта с высокими продукционными качествами. Так, карликовый сорт может быть достаточно стойким к полеганию и обладать толстым стеблем, его не надо обрабатывать ретардантами, но при этом он будет давать низкий урожай. Или, например, созданные легко укореняемые формы могут прекрасно размножаться вегетативным путем и без применения стимуляторов корнеобразования, но они будут малоустойчивы к инфекции. Применение регуляторов роста наряду с огромной селекционной работой — это необходимый сегодняшнему земледелию аг-

роприем. Можно думать, что благодаря селекции со временем будет сокращаться сфера применения химических регуляторов роста и жизнедеятельности растений. Однако в ближайшие десятилетия они останутся одним из ведущих приемов фитотехники,



Химические факторы урожа

Часто на практике требуется ускорить те или иные физиологические процессы или, наоборот, затормозить их. Тогда на помощь внутренней системе регуляции приходит химическая обработка растения или его частей. Разнообразными подходами удается достичь конечной цели: повысить урожайность сельскохозяйственного растения.

Рассмотрим систему химической регуляции жизнедеятельности растений на разных этапах онтогенеза, начиная с регуляции покоя (рис. 2).

Покой. В покоящемся состоянии могут находиться почки, клубни, луковицы, семена. Покой развивается из-за физиологического недоразвития или незрелости зародыша, механической устойчивости кожуры, непроницаемости семенных покровов или присутствия ингибиторов роста. Установлено, что обработка гиббереллинами снимает потребность в низких температурах у одних видов растений и снижает продолжительность послеуборочного дозревания у других видов. Гиббереллин может прерывать покой клубней картофеля, вызывать прорастание семян у таких культур, как персик, апельсин, сельдерей, сорго, хлопчатник, бобы, горох, салат, китайская капуста, многие тыквенные. Цитокинины менее эффективны в стимуляции прорастания. Достоверно они стимулируют прорастание семян некоторых светочувствительных сортов салата. Ауксины и этилен почти не влияют на процесс прорастания.

тая корневая система и тормозится рост надземной части. Если с помощью какого-нибудь регулятора подавить рост надземной части черенка, то удастся усилить процесс корнеобразования, но, конечно, не так сильно, как с помощью ИМК. Наоборот, стимулируя рост надземной части, всегда подавляешь процесс корнеобразования. Таким стимулятором с опосредованным типом действия могут быть ингибитор АБК и ретардант ССС. Однако их действие значительно слабее, чем ИМК, и на практике их не применяют. Гиббереллин, усиливая рост надземной части черенка, резко тормозит заложение и рост корней.

Начиная с 30-х годов метод ускоренного вегетативного размножения с помощью стимуляторов прочно вошел в практику. Этим методом стимулируют рост корней у взрослых деревьев при их пересадке, а также при пересадке рассады овощных и цветочных культур. При вегетативном размножении генотип растения, как известно, сохраняется.

Клональное микроразмножение растений. К сожалению, при вегетативном размножении растений с помощью черенков наблюдается низкий коэффициент воспроизведения. Новый прием — клональное микроразмножение при помощи культуры тканей — позволяет из одного растения получить в год свыше 1 млн. растений. Микроразмножение основано на способности растительной клетки под влиянием регуляторов роста давать начало целому растительному организму.

Цитокинины и ИУК индуцируют каллусогенез, рост каллуса (ткани, образующейся у растений на поверхности поражения) и заложение почек в культуре тканей. Цитокинины вызывают развитие пазушных почек у микрочеренков, регулируют рост соматических зародышей, возникающих из изолированных клеток, и стимулируют формирование целых растений. Кроме того, цитокинины стимулируют регенерацию побегов из клеток эксплантатов.

Ауксины вызывают активное укоренение образовавшихся почек и маленьких побегов. Р. Г. Бутенко и Н. В. Катаева установили, что дефолиант тиадиазурон, препарат картолин и производное симм-триазинил-2-мочевины, кроме своих основных пестицидных свойств, обладали сопутствующими цитокининовыми эффектами.

Все три соединения стимулировали морфогенетические реакции в культуре тканей герберы и фрезии. Среди этих препаратов только картолин обладал способностью нарушать покой пазушных почек клубнелуковицы фрезии. Заметим, цитокинины несравненно дороже пестицидов, что приводит к повышению рентабельности применяющихся питательных сред, где цитокинины заменены пестицидами.

Автоматизация трудоемких приемов микроразмножения превратит этот метод в один из рентабельных практически ценных разделов биотехнологии, что позволит широко внедрить его в практику сельского хозяйства.

Регуляция роста целых растений и отдельных органов. Гиббереллины используют для стимуляции роста побегов сахарного тростника, что повышает выход сахара на 1—2 т/га. Из пыльников рапса выделен брассинолид, который стимулирует рост стебля в толщину. Сейчас синтезированы его химические аналоги. Кроме этих двух стимуляторов роста стебля иногда используют, правда с переменным успехом, полиатомный спирт триаконтанол.

С целью подавления роста злаков, как меру борьбы с полеганием, во всем мире используют ретарданты, о чем подробно будет изложено ниже. Гидразид малеиновой кислоты, начиная с 50-х годов, широко применяют для подавления роста трав на газонах. Однако ГМК и морфактины для торможения роста сельскохозяйственных культур не применяют, ибо они вызывают нежелательные уродства и морфозы у этих растений. Для ограничения роста побегов хлопчатника используют хлористый диметилпиперидиний. Этот ретардант подавляет рост стеблей хлопчатника как в длину, так и в ширину. Обработанные растения хлопчатника имеют более компактную, коническую форму, что позволяет гуще сажать растения. При этом завязываются более крупные коробочки. Этефон эффективно тормозит рост в длину побега виноградной лозы.

Регуляция развития боковых почек. При культивировании табака в промышленных условиях проводят вершкование, или декапитацию, верхушки основного побега с целью улучшения качества листьев. Однако, к сожалению, это приводит к росту боковых почек. Чтобы предотвратить их распускание, растения обрабатывают гидразидом малеиновой кислоты. Правда,

нет единого мнения о безопасности ГМК. В связи с этим нашли новые менее токсичные препараты, например метиловые эфиры некоторых жирных кислот, которые, кроме того, эффективно подавляют рост боковых побегов (волчков).

Поиск синтетических ингибиторов продолжается. Химики синтезируют новые сильно действующие препараты: пиридазины, дифениловые эфиры, ацетофеноны, производные имидазолов. Микробиологи предлагают продукты жизнедеятельности низших организмов.

Химическая обрезка. Прием основан на избирательной задержке роста междоузлий без вмешательства в функционирование верхушечной меристемы, подавления функции апикальной меристемы и индукции роста боковых побегов. Раньше для этой цели при промышленном выращивании томатов, подсолнечника, хризантем использовали ГМК и метилдеканонат, а теперь применяют дикегулак. Эта операция позволяет избежать ручной процедуры (удаления боковых побегов, пасынкования), которая сама по себе достаточно дорога и ведет к нежелательным эффектам: поломке растений и распространению инфекции.

Формовка плодовых и усиление ветвления. Для получения в питомнике ветвящегося посадочного материала подавляют деятельность верхушечных меристем. Для этих целей используют препараты производные бутилфеноксиацетата и хлорфенол-тетразол-ацетата. Естественно, что для каждого типа плодового подбирают соответствующий препарат.

Кущение. У многих злаков интенсивность кушения и процесс формирования здоровых стеблей определяют повышение урожайности. ТИБК (трийодбензойная кислота), подавляя транспорт ауксина, тем самым стимулирует кущение у ячменя и пшеницы. Морфактины способны активировать кущение риса. Этефон стимулирует кущение у тростника и зерновых злаков.

Таким образом, подавление апикальной (верхушечной) меристемы ведет к развитию боковых побегов и активации кушения. ГК-стимулятор роста побегов тормозит процесс кушения. Обычно ретарданты, способствующие торможению роста побегов, ускоряют процесс зацветания растений.

Цветение. Цветение яблони вызывают некоторые ретарданты, например даминозид (В-9). Считают, что

эффект стимуляции цветения есть результат типичного торможения роста побегов. Так, гиббереллин — фактор роста стебля тормозит цветение у яблони. Иногда во избежание неблагоприятных условий погоды бывает целесообразно затормозить раннее цветение. Для этого побеги миндаля, персика обрабатывают раствором ГК. Время цветения зависит и от светового дня, его продолжительности. ГК у ряда длиннодневных растений, находящихся на коротком дне (неблагоприятный фотопериод), ускоряет этот процесс. Синтетические ауксины — нафтилуксусная кислота и этиленпродуцент этефон усиливают цветение ананасов.

Ретарданты воздействуют на хлопчатник неоднозначно. ССС и морфактин ускоряют завязывание коробочек, но одновременно тормозят развитие завязавшихся коробочек.

Гаметоциды — вещества, вызывающие цитоплазматическую мужскую стерильность, также регулируют цветение. К числу гаметоцидов относят производные оксиникотиновой и метилпропионовой кислот, а также ТИБК, ГМК, ССС и этефон.

Плодоношение. Один из первичных этапов управления плодоношением — регуляция пола у растений — имеет практическое значение для образования семян и повышения урожая. Ведь чем больше женских цветков появилось на растении, тем выше урожай. Обработка гиббереллином вызывает у некоторых растений, например у корнишонов, образование мужских, а ауксином или цитокинином — женских цветков. Так же действует и этиленпродуцент этефон.

Ретарданты, подавляя синтез гиббереллина, вызывают образование преимущественно женских цветков. Кроме того, некоторые препараты, например этефон, продлевают цветение пестичных цветков дыни. Аминоэтоксивинил-глицин, подавляя синтез этилена, стимулирует образование мужских цветков у тыквенных. Аналогичным образом действует смесь гиббереллинов. Считается, что в основе регуляции пола лежит эндогенный механизм соотношения, или баланса, между ауксином и гиббереллином. Остальные препараты только смещают это соотношение, вызывая доминирование мужского (эффект гиббереллина) или женского (эффект ауксина) пола.

Рост плодов активируется, по-видимому, комплексом эндогенных регуляторов. Однако доминирует при этом или гиббереллин, или пара ауксин-цитокинин. Так, оказалось, что у бессемянных сортов винограда наиболее активно стимулирует рост плода гиббереллин, а у томатов с удаленными семенами — ауксины типа нафтилуксусной кислоты (НУК).

Существует большая группа веществ, ускоряющих созревание сельскохозяйственных культур. Выход сахара после обработки тростника глифосатом и этефоном возрастает в зависимости от сорта до 20%. У каучуконосов этефон ускоряет истечение млечного сока и продлевает пребывание среза в открытой форме. Этефон способствует быстрому превращению зеленых плодз яблони в красные. Аналогично действует этефон: ускоряет созревание красной малины, голубики, вишни и черешни, персика, бананов, эффективно воздействует на листья табака.

Старение. Внутренние механизмы старения обусловлены наличием двух веществ: абсцизовой кислоты и цитокининов. Первые ускоряют, а вторые задерживают старение. Иногда старение плодов (например, апельсина) задерживается после обработки их ауксином и гиббереллином. Чтобы задержать старение лимона на дереве, используют ретардант ССС.

Тесно связан с процессом старения комплекс агроприемов — десикация и дефолиация. *Десикацию*, или подсушивание, с успехом проводят на рисе, сое, хлопчатнике, картофеле, сорго, подсолнечнике. Наиболее известные десиканты широкого спектра действия: паракват (производный бипиридиния) и дикват (производное пиразидиния).

Дефолиация — ускорение опадения листьев. В последнее время этот прием используют для ускорения опадения плодов цитрусовых, что резко снижает затраты на ручной труд и создает условия для машинной уборки. Природные гормоны тормозят этот процесс, а АБК, этилен, наоборот, усиливают. Установлено, что они регулируют активность двух ферментов: пектиназы и целлулазы, участвующих в растворении клеточных стенок в отделительном слое, в результате плоды или листья опадают.

Широко применяют синтетические дефолианты фос-

форорганические соединения — трибутилфосфат в посевах хлопчатника. Кроме чистых дефолиантов существуют вещества смешанного действия. В условиях Таджикистана на средневолокнистых сортах хлопчатника применяют отечественный препарат морфонол, соединение с мягким типом действия. Он подавляет рост вегетативных органов, предотвращает появление поздних плодозлементов, производит химическую чеканку, ускоряет созревание коробочек и увеличивает урожай. Это позволяет быстрее завершить процесс культивирования хлопчатника и освободить поле для трав, а значит, рациональнее использовать пашню для круглогодичной вегетации.

В последние годы идет поиск наименее токсичных дефолиантов со специфическим, антиметаболитным типом действия. Так, было установлено, что циклогексими́д в дозах менее 100 г/га вызывает усиление опадения плодов цитрусовых. Этот прием активно используют при сборе апельсинов в США. К числу гормональных аналогов относится этиленпродуцент этефон. Он усиливает опадение зрелых плодов маслин, не влияя на опадение листьев. В ряде случаев целесообразно применять смесь дефолиантов, которая действует эффективнее, чем отдельные компоненты. Иногда, особенно при высоких потенциальных урожаях плодовых, требуется удалить избыток завязей, проредить их. В этом случае применяют специальную группу веществ-прореживателей, например карбонил и ДНОК-производное нитроортокрезола.

Таким образом, использование регуляторов роста на различных этапах онтогенеза сельскохозяйственных растений позволяет повысить их урожайность и обеспечить успешную уборку. В последнее время благодаря интенсивному синтезу аналогов гормонов и ингибиторов появилась возможность уберечь корнеплоды, луковицы от прорастания и снизить заболеваемость собранной продукции при хранении.

Ретарданты. Ауксины послужили своего рода импульсом к поиску новых регуляторов роста. Эстафету продолжили гиббереллины. И как ни парадоксально, пальму первенства завоевали не стимуляторы, а ингибиторы роста растений. Оказалось, что своевременное торможение роста вегетативных органов растений может способствовать развитию у них полезных хозяйственных признаков. По сути дела, создание ретардантов (от ла-

тинского *gerare* — задерживать, замедлять) знаменовало собой начало новой эпохи в области практического использования регуляторов роста. Их стали широко применять во всем мире прежде всего на зерновых культурах для борьбы с полеганием.

В 1983 г. академик М. Х. Чайлахян предложил новое направление в растениеводстве — *фитотехнику*, заключающуюся в обработке растений регуляторами роста. Таким образом, осуществляется интенсивная технология их выращивания, приносящая дополнительно миллионы рублей ежегодно. В этом удивительном резерве повышения урожая нет ничего необъяснимого, если учесть, что недоборы урожаев зерновых культур в связи с полеганием составляют до 25% и зерно получают при этом невысокого качества.

Еще К. А. Тимирязев сделал важное заключение с физиологических позиций о причине явления полегания. Хлеба полегают, когда слишком быстро вытягивается соломина и недостаточно утолщаются клеточные стенки в результате взаимного затенения густостоящих стеблей. Вследствие применения азотных удобрений значительно возрастает урожай, а вместе с тем и нагрузка на основание стебля, что и приводит к полеганию. «Тощие» же хлеба не полегают. Селекция короткостебельных, неполегающих высокоурожайных сортов — радикальный способ борьбы с полеганием. Однако приходится констатировать, что для разнообразных почвенно-климатических условий таких сортов на сегодняшний день далеко еще не достаточно. Разработка специальных агротехнических мероприятий лишь уменьшает возможность полегания, но не всегда оказывается эффективной, чтобы предупредить это явление.

С открытием в середине XX в. ретардантов и, в частности, четвертичных соединений аммония постоянно разрабатываются новые химические способы борьбы с полеганием зерновых культур, которые стали неотъемлемыми элементами интенсивных технологий во многих странах мира. Усилиями науки удалось сжать шкалу времени на пути соединений представителей класса ретардантов к полю, сократив расстояние между синтезом и практическим применением до 5—6 лет.

На чем основана разработка химических способов борьбы с полеганием? Ретарданты, попадая в растение, вызывают резкое торможение роста стебля, что при-

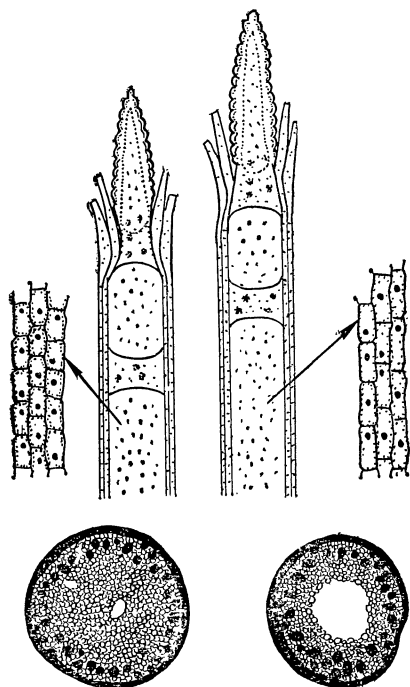


Рис. 3. Влияние ССС на растяжение и дифференциацию клеток стебля пшеницы. Слева — обработка ССС; справа — контроль

водит к его укорачиванию и утолщению. Кроме того, расширяются пластинки листьев, усиливается интенсивность их зеленой окраски, увеличивается корневая система. Вместе с тем они не влияют на органы плодоношения и, что особенно ценно, повышают продуктивность растений. Очень важно, что ход физиологических процессов, определяющих продукционную способность у обработанных ретардантами растений, остается без существенных изменений. Они не оказывают отрицательного влияния на фотосинтез, дыхание, ограничивая чрезмерный расход воды и обеспечивая

более благоприятный водный режим.

С середины 60-х годов в Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР проводятся исследования по механизму действия ретардантов, позволившие вскрыть причины его специфичности: замедление процессов деления и растяжения клеток субапикальной меристемы, увеличение деления клеток в поперечном направлении и элементов механической ткани стебля (рис. 3).

Ретардант хлорхолинхлорид (хлористый (2-хлор-этил)-триметиламмоний) — сокращенное международное название на основе латинского языка ССС, открытый американским ученым Н. Тольбертом в 1960 г., — один из

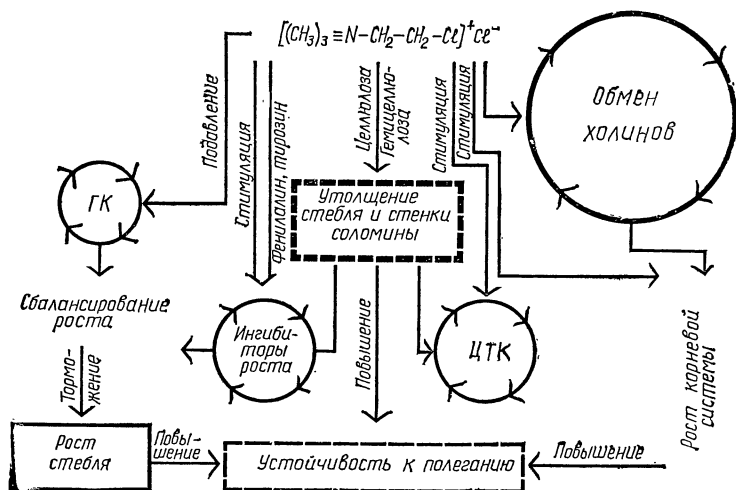


Рис. 4. Схематическое изображение механизма действия хлорхолинхлорида (ССС): ЦТК — цитокинин; вверху рисунка изображена структурная формула СССР

наиболее широко применяемых регуляторов роста в растениеводстве. Он тормозит рост стебля за счет подавления биосинтеза гормонов роста стебля гиббереллинов. Поэтому растения вырастают короткостебельными.

У обработанных хлорхолинхлоридом растений пшеницы, ячменя, картофеля, томатов, хлопчатника увеличивается содержание хлорофилла, что связано как с повышением его синтеза на 5—6-й день после обработки, так и с задержкой его разрушения. Попадая в растение, хлорхолинхлорид превращается в естественные метаболиты — холин и бетаин. Попытки найти эндогенный хлорхолинхлорид не увенчались успехом. Он не имеет природных аналогов и синтезируется одностадийно путем взаимодействия дихлорэтана с триметиламином.

Анализируя имеющиеся в литературе и полученные нами данные, приходим к выводу, что в присутствии хлорхолинхлорида уменьшаются компоненты гормональной системы, ответственные за растяжение клетки, и увеличиваются ингибиторы роста фенольной природы и абсцизовая кислота. Активируется холиновый обмен. Создается своеобразный идеатип коротко- и толстосте-

бельного растения с мощной корневой системой, исключительно устойчивого к полеганию (рис. 4).

В условиях орошения и применения высоких доз азотных удобрений у полегающих сортов происходит интенсивный рост наземной массы и стебля в длину. Исправление негармоничного роста склонных к полеганию сортов зерновых культур достигается введением извне ретардантов: хлорхолинхлорида — для озимой пшеницы и яровой пшеницы; этефона, кампозана, дигидрела — для озимой ржи; дигидрела, финазола, терпала, пикса — для ярового ячменя. На основе описанных свойств ретардантов, в частности хлорхолинхлорида, разработан ряд новых приемов управления ростом, обеспечивающих повышение устойчивости к полеганию и продуктивности зерновых злаковых культур.

Будучи высокоэффективным средством предупреждения полегания, хлорхолинхлорид оказывает непосредственно положительное влияние на элементы структуры урожая. Он увеличивает число боковых продуктивных побегов, зерен в колосе (при некотором уменьшении массы 1000 зерен), индекс урожая — отношение между урожаем зерна и сухой массой растения. Чем сильнее полегание на необработанных участках, тем ощутимее экономический эффект. Очень важно, что обработка растений пшеницы не ухудшает качества зерна, полученной из него муки и хлеба, а на фоне высоких доз азота наблюдалось повышение содержания белка и клейковины, улучшение ее упругости, что способствует получению пышного хлеба.

При совместном применении ретардантов и азотных удобрений необходимо учитывать реакцию вида и сорта растений. Накопленные данные свидетельствуют о различной видовой и сортовой отзывчивости зерновых культур на обработку ССС. Наиболее высокую чувствительность к ретарданту проявляет озимая пшеница, затем яровая, несколько меньшую озимая рожь; ячмень и овес наименее чувствительны к ССС, ибо вызываемое вскоре после обработки растений торможение роста стебля сменяется стимуляцией. Самые хорошие результаты получены для высокостебельных полегающих сортов, что объясняется генетической природой растения. Короткостебельные же сорта содержат больше природных ингибиторов, способных своевременно ограничить рост стебля. Так, среди сортов отечественной селекции озимой

пшеницы наиболее отзывчивы на обработку хлорхолинхлоридом Мироновская 808, Краснодарская 46, Одесская 51; среди сортов яровой пшеницы Уральская 42, Безенчукская 98, Мелянопус 26, Харьковская 46 и многие другие.

Однако и в условиях, когда не наблюдается полегания, препарат ССС повышает урожай, что обусловлено его положительным воздействием на число зерен в колосе, продуктивные побеги. На засоренных и изреженных полях и ожидаемой урожайности ниже 20 ц/га применение препарата может принести вред. На эффективность обработки препаратом посевов влияет температура. Наилучшие результаты достигаются при 18—20°С, повышение температуры до 30°С может вызвать ожоги и нанести вред урожаю.

Именно по совокупности внешних факторов, о которых шла речь, ССС наиболее полно реализует потенциальные возможности в северо-западных районах нашей страны, а также в зонах орошаемого земледелия при внесении высоких доз азотных удобрений, где часто наблюдаемое полегание приводит к значительному недобору зерна. Благодаря ССС удается собрать урожай озимой пшеницы на 3,3—8,7 ц/га больше, а яровой пшеницы — на 3—4 ц/га по сравнению с необработанным полем.

Улучшается и качество зерна — повышается содержание белка. Поскольку сроки обработки посевов пшеницы гербицидами и ретардантами совпадают, целесообразно совместное применение таких смесей, как, например, ССС и 2,4 Д. Высокая эффективность действия ретарданта достигается при одновременном опрыскивании посевов пшеницы хлорхолинхлоридом и мочевиной. Хлорхолинхлорид, увеличивая общий потенциал жизнеспособности, повышает устойчивость сельскохозяйственных культур к недостатку воды, избытку солей, низким и высоким температурам и заболеваниям корневыми гнилями и способствует более экономному расходованию растениями влаги из почвы.

За последние 5 лет широкое распространение получили комплексные препараты, так называемые «агрохимические коктейли», в состав которых входят регуляторы с различными механизмами действия, химические средства защиты растений от болезней, вредителей, сорняков, поверхностно-активные вещества, облегчающие

проникновение препаратов в растения. Ретардантный эффект таких смесей намного выше, чем одного хлорхлинхлорида. Так, обработка растений озимой пшеницы, ячменя смесью ССС и этефона приводила к снижению высоты стебля, повышению устойчивости к полеганию и увеличению урожая в большей мере, чем каждым препаратом в отдельности. До конца остается не ясным вопрос, почему одно вещество усиливает активность другого, проявляя синергизм, или уменьшает его активность, обнаруживая антагонизм. Видимо, необходимы специальные исследования в этой области.

Этиленпродуценты. Мы уже ознакомились с этиленом — гормоном, осуществляющим многие функции в растениях. Оказалось, что созданные донорно-этиленовые соединения значительно упрощают использование этилена в практике сельского хозяйства. Отпадает необходимость в громоздких камерах, наполненных этиленом, куда помещали зеленые плоды цитрусовых, бананов, томатов для дозревания. Препаратами, выделяющими этилен, опрыскивают растения, плоды.

Интересна история создания одного из этиленпродуцентов 2-хлорэтилфосфоновой кислоты. Его синтезировали советские химики М. И. Кабачник и А. А. Российская еще в 1946 г., не предполагавшие, что в их руках находится новый регулятор роста с исключительно разнообразными свойствами, полезными для практического использования в сельском хозяйстве. Секрет активности, регулирующей рост растений и заключающейся в выделении этилена, был открыт в 60-е годы в США. Это открытие было запатентовано и вскоре нашло исключительно широкое применение.

За прошедший период быстро накапливались экспериментальные данные, показывающие высокую активность 2-хлорэтилфосфоновой кислоты и многочисленных препаратов, созданных на ее основе (этефон, этрель, кампозан, флордимекс и др.). Оказалось, что этефон свободно передвигается по растению и его превращение с выделением этилена, хлорида и иона фосфата происходит постепенно, в течение трех недель. Этиленпродуценты оказывают влияние на формирование пола цветка, ускорение цветения и созревания плодов, вызывают опадение черешков листьев, плодов, подавляют рост стебля, увеличивают число боковых побегов у целого ряда зерновых, бобовых и овощных культур — ячмень,

овес, рис, пшеница, бобы, соя, фасоль, свекла, картофель, сахарная свекла и др.

Если опрыскивать зерновые культуры в конце фазы кущения — начала трубкования, то замедляется линейный рост стебля, получают короткостебельные растения. Эксперименты с помощью сложных методов, таких, как газожидкостная хроматография, меченые соединения, свидетельствуют об антагонизме между ауксином и этиленом, что, в свою очередь, сказывается на обмене веществ в клетке. В отличие от хлорхолинхлорида этиленпродуценты не подавляют биосинтез гиббереллина. Очевидно, многочисленные исследования механизма действия этиленпродуцентов как у нас, так и за рубежом позволят уже в обозримом будущем создать научно обоснованную концепцию, объясняющую роль этих соединений в метаболизме растений.

Там, где ретардантный эффект хлорхолинхлорида оказывался недостаточным, чтобы предупредить полегание, например озимой ржи, на помощь пришли этиленпродуценты. На основе этефона в Советском Союзе были синтезированы еще более активные, чем этефон, этиленпродуценты, такие, как гидрел и дигидрел (Н. Н. Мельников).

Испытания препаратов на основе этефона на различных сортах ржи, проводимые в конце 70-х годов в Нидерландах, Дании, Швеции, Англии, показали, что при опрыскивании этефоном растений в фазе кущения в дозе 1—2 кг/га значительно уменьшается высота стебля (на 35—40 см), повышается устойчивость к полеганию и урожай. Одна из удачных препаративных форм этефона — кампозан производства фирмы «Битерфельд» химкомбината ГДР. Уже первые испытания препарата кампозана М в Центральных районах Нечерноземной зоны РСФСР, Латвии, Литвы и Эстонии на посевах озимой ржи показали, что опрыскивание посевов слабым раствором препарата в фазе начала выхода растений в трубку способствует развитию коротко- и толстостебельных неполегающих растений.

Урожай ржи от применения кампозана М возрастает в результате появления большого количества продуктивных боковых побегов на единицу площади, улучшения условий налива зерна и уменьшения потерь при уборке. Наибольший эффект от кампозана М достигается на озимой ржи в условиях высокой культуры земле-

делия и внесения достаточного количества органических и минеральных удобрений.

Наиболее чувствительны к действию кампозана сорта озимой ржи Харьковская 60, Восход 2, Уральская. Применяя этиленпродуценты, нельзя забывать о различной чувствительности растений к их действию в течение онтогенеза, определяемой особенностями структуры гормонального поля. Например, позднее опрыскивание растений может вызвать уменьшение величины колоса, частичную стерильность пыльцы и уменьшение урожая.

Действие этиленпродуцентов, реализуемое через этилен, существенно зависит от температуры воздуха. Когда посевы зерновых обрабатывают в холодную погоду, ретардантный эффект этефона снижается. В оранжереи при температуре воздуха выше 40°С мы не обнаружили ретардантного действия этефона на рост стебля зерновых. Эти опыты свидетельствуют о необходимости учитывать факторы окружающей среды при применении регуляторов роста в растениеводстве.

Если проблема повышения устойчивости озимой и яровой пшеницы и ржи к полеганию с помощью ретардантов и этиленпродуцирующих препаратов практически решена, то зернофуражные культуры — ячмень и овес неоднозначно реагируют на обработку этими препаратами. При высоких дозах азотных удобрений и оптимальной влагообеспеченности яровой ячмень интенсивных сортов в производственных условиях дает урожай 40 ц/га и выше. Однако из-за склонности к полеганию, определяемой не только усиленным ростом стебля в длину, но и недостаточно прочной соломиной, потенциальные возможности этой высокоурожайной культуры не всегда удается реализовать.

Изучая влияние различных этиленпродуцирующих ретардантов на биометрические показатели: устойчивость к полеганию, структуру урожая ярового ячменя сортов Московский 121, Майя, Стендес, Надя, Дана, Комбайнер, Винер и Вальтицкий, обладающих различной склонностью к полеганию, мы выявили, что наиболее эффективное действие на торможение роста стебля происходит при обработке посевов в фазе конец кущения — начало трубкования.

Обобщение зарубежного и отечественного опыта применения регуляторов роста с разным механизмом действия на растения свидетельствует об особенно перспек-

тивном использовании «агрохимических коктейлей» на ячмене. Так, опрыскивание посевов ячменя (сорт Московский 121) смесью хлорхолинхлорида и этефона полностью предупреждало полегание, вызывая значительное увеличение урожая.

Остается нерешенной загадкой, почему эффективное ретардантное действие этиленпродуцентов, не вызывающее депрессии развития растения и снижения урожая, достигается при опрыскивании в столь узкий временной период, а именно в течение шести дней. И не менее важно выяснить причины различной сортовой отзывчивости растений ярового ячменя на обработку этиленпродуцентами этефона, кампозана, дигидрела. Потребуется немалые усилия физиологов растений, генетиков и других специалистов для практического решения проблемы предупреждения полегания ярового ячменя.

Роль донорно-этиленовых соединений в регуляции пола цветка, покоя и процессов созревания и старения растений была рассмотрена ранее при анализе явлений плодоношения и старения.

Третью веку назад трудно было оценить в полной мере значение открытия нового класса синтетических регуляторов роста растений-ретардантов. В настоящее время анализ накопленного мирового и отечественного опыта изучения и применения ретардантов показывает, что значение их в химизации сельского хозяйства с каждым годом возрастает. Несомненна их роль в повышении устойчивости зерновых культур к полеганию, что обеспечивает стабилизацию урожая зерна и в перспективе остается одним из факторов успешной реализации Продовольственной программы СССР.

Ретарданты представляют неоднородную группу синтетических регуляторов роста, различающихся по строению, физико-химическим свойствам и по характеру физиологической активности. Кроме четвертичных соединений аммония и этиленпродуцентов, известны и другие органические соединения, обладающие ретардантными свойствами. Некоторые из них еще не нашли применения в сельском хозяйстве нашей страны, однако о них следует также сказать несколько слов.

Так, еще в 1955 г. была обнаружена ретардантная активность у фосфонов S и D. Однако при всестороннем изучении выяснилось, что для многих растений они фитотоксичны, что и ограничило их применение. Не по-

вреждаются фосфоном D лишь хризантемы и лилии. Обработка фосфоном D уменьшает длину стебля растений и придает особую экзотичность форме и окраске цветка.

Хлористый N, N-диметил пипиридиний (производство фирмы BASF) влияет на рост стебля ячменя, заметно ускоряет (на 8—10 дней) развитие коробочек хлопчатника, его используют также для химической чечанки.

Один из популярных в садоводстве ретардантов — алар — аминная соль N, N-диметилгидразида янтарной кислоты. Отечественный аналог препарата дяк, синтезированный в Институте органического синтеза АН Латвийской ССР, успешно используют для увеличения числа цветковых почек яблони и других плодовых, что позволяет ослабить периодичность плодоношения. Обработанные препаратом молодые деревья раньше вступают в пору плодоношения. Алар обеспечивает формирование более компактной кроны, что позволяет избежать затрат на ручную обрезку.

Новые исключительно активные ретарданты, такие, как анцимидол (производство США), широко применяют для получения компактных форм в декоративном цветоводстве (например, поинсеттии), натриевую соль дикегулака — на можжевельнике. Эффективна обработка многих древесных и травянистых культур анцимидолом, причем спектр его применения с каждым годом расширяется.

Устойчивость к неблагоприятным факторам и инфекции. Эндогенные механизмы устойчивости основаны на функционировании регуляторов общего типа: гормонов и ингибиторов, с одной стороны, и специфических регуляторов устойчивости типа фитоалексинов — с другой.

Экзогенное внесение гормонов может повысить или ослабить устойчивость: обработка листьев абсцизовой кислотой вызывает закрытие устьиц и уменьшение транспирации, обработка цитокинином стимулирует процесс обратного типа. Таким образом, АБК можно рассматривать как природный антитранспират. Существуют и синтетические антитранспираты — хлорхолинхлорид, салицилальдоксим и др.

Регулируя процессы роста, вмешиваясь в процессы метаболизма, ретарданты делают растения менее требо-

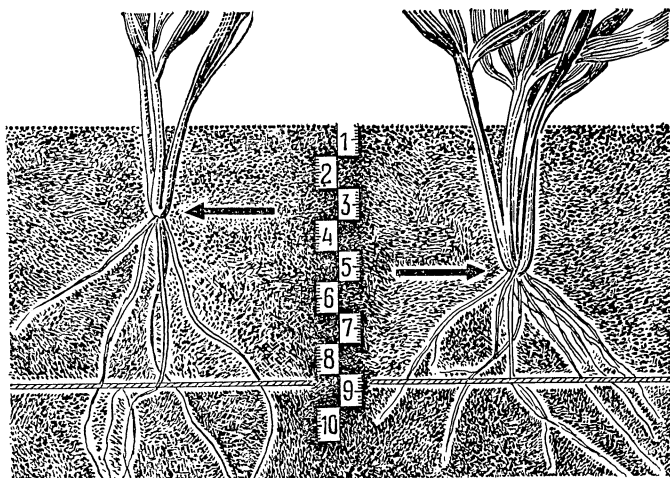


Рис. 5. Заглубление узла кушения у озимой пшеницы при допосевной обработке семян хлорхолинхлоридом (ССС).

Слева — контроль; справа — обработка ретардантом

вательными к воде, сокращая интенсивность транспирации и обеспечивая, таким образом, повышение засухо- и жароустойчивости. Этот путь не связан с развитием каких-то специфических свойств в растениях. Обработанные хлорхолинхлоридом зерновые злаки приобретают ряд свойств, характерных для засухоустойчивых растений: мощно развитая, глубоко проникающая корневая система, низкорослость, повышение оводненности тканей, уменьшение проницаемости протоплазмы для электролитов и др.

Мы заметили, что закаливание семян к засухе по методу П. А. Генкеля позволяла усилить эффективность действия ретардантов в этом направлении. Возникал вопрос: можно ли с помощью ретардантов смягчить воздействие неблагоприятных погодных условий на посевы пшеницы? Оказалось, что повышение засухоустойчивости растений достигается как при опрыскивании посевов, так и при полусухой, допосевной обработке семян (рис. 5). Последний способ, разработанный украинскими учеными академиком А. И. Задонцевым, Г. Р. Пикущем и другими, оказался удобным для практики.

Обработка семян до посева слабым раствором хлорхолинхлорида (5—10%) задерживает вытягивание под-

земного междоузлия. Узел кушения при этом оказывается в почве на большой глубине, и для корневой системы создаются благоприятные условия — своеобразный мягкий микроклимат. Развитие мощной корневой системы повышает морозоустойчивость в процессе перезимовки и последующей вегетации. Обработка семян хлорхлинхлоридом — наиболее простой способ применения ретарданта, и ее можно совмещать с протравливанием семян. Однако общая высота растений при этом способе обработки препаратом и устойчивость к полеганию практически не меняются. Новый агроприем позволяет достичь углубления узла кушения на 0,5—2 см, что имеет значение не только для повышения засухоустойчивости, но и повышения морозоустойчивости растений.

Предпосевная обработка семян озимой пшеницы ССС заметно повышает ее устойчивость к морозам, что при определенных условиях способствует существенному увеличению урожая зерна. Новый агроприем нашел широкое применение на яровых культурах в условиях Сибири, Урала и на озимой пшенице на Украине, где малоснежные зимы часто приводят к вымерзанию посевов. Кроме зерновых культур повышение устойчивости к низким температурам под действием ССС зарегистрировано у картофеля, овощных культур. Мы наблюдали в суровых условиях Карельской АССР, как опрыскивание слабым раствором ССС посадок картофеля повышало устойчивость растений к холоду и обеспечивало большую выживаемость во время июньских заморозков. Это явление можно объяснить не криогенными свойствами препарата, а опять-таки задержкой роста надземных органов растений, что приводило к созданию компактных форм куста, имеющих существенное значение для повышения холодоустойчивости. Завершение токсикологических исследований картофеля, обработанного ССС, позволит в ближайшем будущем этот способ сделать достоянием сельскохозяйственной практики.

В нашем овощеводстве хлорхлинхлорид пока применяют лишь на томатах. Обработка рассады томатов при выращивании этой культуры как в открытом, так и в защищенном грунте позволяет улучшить ее качество за счет торможения роста стебля и увеличения массы корней. Особенно эффективен этот прием в условиях Сибири и северных районов, характеризующихся прохладным и коротким летом, где растения, выращенные

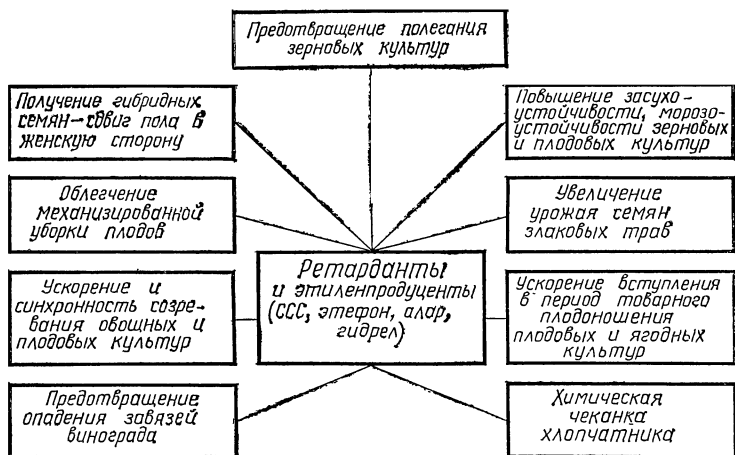


Рис. 6. Схема применения ретардантов и этиленпродуцентов в сельском хозяйстве

из такой коротко- и толстостебельной рассады, значительно увеличивают урожай. Обработка хлорхолинхлоридом рассады томатов улучшает водообмен растений, повышает количество завязей и холодо- и морозоустойчивость. Нельзя не отметить, что при этом возрастает устойчивость растений к поражаемости болезнями и вредителями (рис. 6).

В настоящее время для получения сбора урожая ранних томатов с успехом применяют отечественный этиленпродуцент гидрел. Сокращение периода вегетации обработанных гидрелом растений позволяет им уйти от наступления холодов, что может играть важную роль в овощеводстве северных и восточных районов страны. Хлорхолинхлорид тормозит рост побегов в длину, способствует формированию компактной кроны и повышает морозостойкость молодых деревьев яблонь сорта Антоновка.

Повышение устойчивости к стрессовым условиям произрастания обнаружено у обработанных производными цитокининов — картолином зерновых культур. В Институте физиологии растений АН СССР О. Н. Кулаевой разработан способ повышения засухоустойчивости растений ячменя. Заслуживают внимания работы Т. И. Трушковой по повышению морозоустойчивости озимой пше-

ницы с помощью картолина. В лаборатории зимостойкости этого института ретарданты ССС, алар и этрель способствовали быстрому и полному вхождению в глубокий покой черной смородины, березы, белой акации, повышая морозостойкость до -196°C , в то время как необработанные растения выносили без повреждений -40°C . Свойства картолина усиливать репарационную способность растений, несомненно, интересны. Особенно важны для нашей огромной страны с зонами резко континентального климата работы по повышению засухо- и морозоустойчивости растений с помощью регуляторов роста.

Регуляторы роста сейчас активно используют и в борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур. К их числу относятся гербицид 2,4 Д, ГМК, ТИБК, ССС. В значительной степени эффект связан с повышением общей устойчивости самого растения, однако возможен и непосредственный эффект регуляторов растений на фазы развития насекомых. 2,4 Д и ССС подавляли рост личинок озимой совки, а амитрол нарушал процесс ее питания. Дефолианты снижают на 95% численность зимующей хлопковой моли. Известно, что синтетические ауксины подавляют развитие некоторых грибковых болезней, например фузариоза. Некоторые ретарданты оказались эффективными в борьбе с фузариозом хлопчатника. Даминозид подавлял развитие парши картофеля. ССС тормозит развитие вируса табачной мозаики и был эффективен в борьбе с гороховой тлей и корневыми гнилями злаков.

К сожалению, из приведенных данных трудно построить целостную картину и они нуждаются в теоретическом обобщении. Однако перспективность таких исследований несомненна.

Приведенные здесь примеры не исчерпывают возможности применения других препаратов для повышения устойчивости растений, о чем сообщает американский ученый Л. Дж. Никкел в своей монографии (см. литературу).



Экономическая эффективность регуляторов

Краткий рассказ о синтетических регуляторах роста не дает полного представления о всех ведущихся работах по созданию, изучению и применению этого класса регуляторов. На самом же деле в результате большой комплексной работы в рамках целевой научной программы список разрешенных к применению в сельском хозяйстве регуляторов роста постоянно расширяется (см. табл. 1).

Экономический эффект от применяемых регуляторов роста растений не всегда легко определить, однако несомненно, что увеличение устойчивости к полеганию зерновых культур не только дает нам «спасенную ниву» высококачественного зерна ежегодно, но и сокращает расход ручного труда. Так, в дождливом 1982 г. при опрыскивании хлорхолинхлоридом посевов озимой пшеницы было собрано дополнительно 0,5 млн. т зерна, что принесло прибыль 25 млн. руб., позволив избежать больших трудностей и дополнительных затрат, связанных с уборкой полегающих хлебов. И прием допосевной обработки семян хлорхолинхлоридом обеспечивает достаточно высокий хозяйственно-экономический эффект, сберегая многие тысячи гектаров посевов от гибели.

Экономически эффективно применение хлорхолинхлорида при выращивании семенников многолетних злаковых трав. Полегание их в условиях высоких доз азотных удобрений, сильно увлажненных пойменных земель, наступающее как раз во время цветения, губительно сказывается на образовании семян. Ретарданты снимают эти отрицательные эффекты.

Во ВНИИК им. В. Р. Вильямса увеличение урожая семян тимopheевки луговой, костра безостого, ежи сборной и лисохвоста лугового приносило чистый доход от применения хлорхолинхлорида 120—150 руб/га. Надо

Эффективность применения некоторых регуляторов роста в сельском хозяйстве *

Препарат	Назначение	Культура	Чистый доход, руб./га
Хлорхлорид	Для предотвращения полегания Для предотвращения полегания и увеличения урожайности Для предотвращения перерастания рассады Для повышения урожайности, ограничения роста лозы Для химической чеканки Для ограничения роста усов и повышения урожайности	Озимая пшеница Семенники злаковых трав Томаты Виноград	10—20 120—150 2000 1000
Кампозан	Для ускорения начала плодоношения	Хлопчатник	80
Гидразид малеиновой кислоты	Для предотвращения полегания Для уменьшения потерь сахара при хранении	Земляника	1000—1500
ДЯК **	Для регуляции роста боковых побегов	Яблоня	800
Гиббереллин	Для ускорения плодоношения	Озимая рожь	30—100
Гидрес	Для увеличения размера ягод и гроздей Для повышения дружности созревания плодов	Сахарная свекла	80
		Табак	1000
		Яблоня, груша	1344
		Виноград	872
		Томаты	1100—1500
Гумат натрия	Ускоряет плодоношение	Огурцы	200
Ивин	Ускоряет рост и развитие растений Улучшение качества рассады, повышение урожайности	Зерновые культуры Огурцы, томаты	9—15 10 000

* Вяткин Ю. А., Рябченко И. К., Казакова В. Н. Регуляторы роста растений в сельскохозяйственном производстве. М., 1983.

** Для опытно-производственного применения.

ли говорить, как необходим каждый лишний килограмм семян при промышленном семеноводстве многолетних трав в нашей стране. Отметим, что предупреждение полегания злаковых кормовых трав возможно только за счет ретардантов.

Применение хлорхолинхлорида на томатах позволяет экономить 1500—2000 руб/га благодаря улучшению качества рассады, ее приживаемости, предотвращению ее перерастания, что после высадки в открытый грунт обеспечивает прибавку урожая до 30%. Немаловажно и то, что такая рассада пригодна к машинной высадке, а значит, сокращаются затраты труда при выращивании томатов.

Производственные испытания хлорхолинхлорида на яблоне, проведенные учеными Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева в ряде передовых плодородческих хозяйств, показали, что увеличение урожая на молодых насаждениях яблони достигает 30—50%. Чистый доход от применения хлорхолинхлорида составил около 800 руб., а на груше—до 2000 руб/га.

При выращивании земляники хлорхолинхлорид помогает справиться с излишним количеством усов, задерживая их ветвление, что избавляет от трудоемкой работы удаления усов и розеток, затеняющих и истощающих материнское растение. Эти полезные свойства хлорхолинхлорида помогают получить стандартный посадочный материал, значительное увеличение урожая ягод, что дает дополнительный доход 1000—1500 руб/га.

При опрыскивании виноградников слабым раствором хлорхолинхлорида уменьшается длина побегов, что также способствует увеличению соцветий на кусте. В результате повышается урожай ягод и развиваются компактные красивые гроздья, чистый доход увеличивается до 1000 руб. с каждого обработанного гектара.

По предварительным подсчетам мы получаем от применения регуляторов роста миллионы рублей ежегодно. И все-таки масштабы применения регуляторов роста растений в сельском хозяйстве еще сильно отстают от потребностей.

Пройдет еще пятилетие, и регуляторы роста займут свое неотъемлемое место как элементы агрохимического комплекса, помогая земледельцу полнее реализовать потенциальные возможности культурных растений и сократить расходы на их выращивание и уборку.



Защита окружающей среды

Как бы ни были неожиданными полученные в сельском хозяйстве эффекты от применения «волшебников зеленого мира», человечество интересуется вопросы: как они влияют на окружающую среду, каков путь их превращений в растениях, почве, водоемах, животных, микроорганизмах, рыбах? Естественно, что с возрастанием ассортимента регуляторов роста растений и расширением масштабов их применения актуальность вопроса о защите окружающей среды не уменьшается.

К регуляторам роста растений, применяемых для тех же целей, что и другие химические средства защиты растений — гербициды, инсектициды, фунгициды, десиканты и пр., — предъявляются такие же требования токсиколого-гигиенической оценки препаратов, определения их остаточных количеств, нормирования предельно допустимых количеств (ПДК) и пр. На проведение исследований, связанных с защитой здоровья, природы в целом и здоровья человека от загрязнений, и прежде всего химическими веществами, затрачиваются большие средства. И это вполне оправдано, так как чистота воздуха и водоемов, продуктов питания определяют будущее человечества, продолжительность жизни и работоспособность каждого из нас.

Биологически активные соединения, служа человеку и облегчая его труд при выращивании растений и уборке урожая, вместе с тем являются одним из источников возможного загрязнения окружающей среды. *Как же обеспечить наибольшую эффективность их применения и наименьшую вредность для человека, животных и растений?*

Вопрос о безопасности применения регуляторов роста растений изучают во всех странах мира. К настоящему времени известно, что в результате бурного развития промышленности ее отходы привели к нарушениям био-

логического равновесия, а в ряде районов земного шара к гибели многих ценных растений и животных. Положение усугубляется еще и тем обстоятельством, что из 55 000 химических соединений, обнаруженных в окружающей среде как продукты хозяйственной деятельности человека, большая часть из них опасна для многих видов живых организмов не только при непосредственном соприкосновении, но и путем длительного воздействия.

Регуляторы роста растений представлены средне- и слаботоксичными химическими соединениями, входящими в группу пестицидов, на долю которых приходится 0,9% загрязнителей окружающей среды. Еще свежи в памяти читателя картины загрязнения окружающей среды пестицидом ДДТ — эффективного средства борьбы с насекомыми. Пагубные и длительные последствия его применения на животный мир привели к его запрещению в сельском хозяйстве.

В нашей стране ни один агроприем с использованием регуляторов роста не разрешается к применению без согласия Министерства здравоохранения СССР. Прежде чем стать достоянием практики, тщательно и не один год изучают токсиколого-гигиенические свойства препаратов, включая отдаленные последствия, возможности вызвать мутации у животных и растений, развитие раковых заболеваний. Препарат хлорхолинхлорид относится к среднетоксичным веществам, так называемая летальная доза ЛД₅₀ составляет у него 640 мг/кг для крыс.

Длительные опыты по влиянию действия хлорхолинхлорида на подопытных животных показали, что в дозе, примерно равной минимально действующей (МНД), препарат не оказывает вредного действия на развитие эмбриона, не вызывает мутации, не накапливается в организме, так как его кумулятивные свойства выражены слабо. Хлорхолинхлорид выделялся из организма животного сразу же после введения. В течение четырех часов препарат более чем на 60% выводится из организма. Подробные сведения о токсичности, предельно допустимых дозах регуляторов роста растений, разрешенных к применению как у нас, так и за рубежом, можно найти в справочниках Н. Н. Мельникова, 1985 и др., монографии Л. Дж. Никелла (см. список литературы).

На поверхности почвы препарат разлагается в течение 15—20 дней, в донных отложениях водоемов за

20 дней, поэтому препарат не накапливается в почве и, что очень важно, не нарушает микробиологические процессы в ней. Предельно допустимые количества для водоемов составляют 0,2 мг/л воды.

Мы так детально ознакомили читателя с токсиколого-гигиеническими свойствами препарата хлорхолинхлорида потому, что его применение стало обязательным агроприемом при интенсивных технологиях выращивания озимой пшеницы, семенников луговых трав, томатов. Специалисты различного профиля затрачивают много труда, чтобы сделать применение регуляторов роста в сельском хозяйстве безопасным. Аналогичные исследования проведены со всеми препаратами, разрешенными к применению.

В перспективе намечается создать группы регуляторов роста с высокой функциональной активностью, обладающие слабой токсичностью, и разработать способы, полностью обеспечивающие безопасность для человека и окружающей среды. Все это позволит резко сократить дозы препаратов, снизить расход на гектар с килограммов до граммов.

Присутствие остаточных количеств ретардантов в растениях, поскольку ими обрабатываются сельскохозяйственные растения, идущие в пищу человеку и животным, должно быть строго регламентировано не только в пищевых продуктах, но и в атмосфере, почве, водоемах. В атмосферу регуляторы роста, как и другие пестициды, попадают непосредственно при опрыскивании полей как наземными опрыскивателями, так и авиацией. Попадая на растения и почву, естественно, что часть их испаряется. Воздушными течениями они разносятся на значительные расстояния. Поэтому, проводя опрыскивание больших массивов посевов или насаждений, особенно с помощью авиации, учитывается скорость и направление ветра. Все эти требования занесены в инструкции по применению регуляторов роста и утверждены Министерством здравоохранения СССР.

Химические соединения, попадая в атмосферу, частично конденсируются в виде паров и попадают в почву и водоемы, а частично разрушаются благодаря окислению кислородом воздуха. В связи с этим химики разрабатывают такие препаративные формы препаратов, которые позволяют снизить их испарение в атмосферу. Добавляются смачиватели, обеспечивающие их лучшее

прилипание к растениям, а также создаются гранулированные и капсулированные формы, которые вносят в почву.

Не менее важно обеспечить чистоту гидросферы (океаны, моря, реки, озера, пруды) — среду обитания беспозвоночных животных, рыб, водорослей, микроорганизмов. Ведь вода — необходимый компонент, обеспечивающий жизнь на земле всех представителей растений и животных. Регуляторы роста, как и другие пестициды, могут попадать вместе с осадками из атмосферы и путем вымывания из верхних слоев почвы в подземные воды. Трудно разграничить вред, приносимый регуляторами роста от прочих, более токсичных пестицидов, однако в целом эти соединения в 2,2% случаев обуславливают гибель рыбы. Известно, например, что «устричный кризис» во Франции, наблюдаемый в последние годы, объясняется загрязнением водоемов в основном за счет использования химикатов в сельском хозяйстве.

В водоемах происходит разложение химических препаратов, скорость которого зависит от химической природы вещества, температуры и других факторов. Известно, что хлорхолинхлорид разлагается в водоемах спустя 4 недели. И если не превышать максимально разрешенные для применения дозы препарата — 4 кг/га, то его остаточные количества в водоемах либо не обнаруживаются, либо не превышают предельно допустимые количества.

Обсуждение безопасности применения хлорхолинхлорида на сельскохозяйственных культурах происходило в 60-х годах, когда его начали внедрять во всех странах мира, в том числе и в СССР. Было доказано, что в применяемых дозах препарат не представляет опасности для человека и теплокровных животных. Препарат может проникать в организм животного как через слизистые оболочки дыхательных путей, так и через кожу. В организме он не аккумулируется и через 48 ч полностью выводится. Он не обладает канцерогенным и тератогенным свойствами (изменение нормального хода формирования зародыша).

Продукт деградации хлорхолинхлорида в растениях — природное соединение холин — в дальнейшем включается в нормальный метаболизм растений. Напомним, что холин — один из основных метаболитов у человека и животных, и его недостаток ведет к нарушению холино-

вого обмена в организме и заболеванию печени. Добавление холинхлорида в корм птиц повышало их яйценоскость.

Горький вкус и неприятный запах препарата хлорхолинхлорида исключает возможность отравления им. Рассчитанный фактор безопасности для него оказался намного выше, чем это допустимо международными нормами для веществ, не обладающих кумулятивными свойствами. Допустимый уровень хлорхолинхлорида колеблется в различных странах от 0,1 до 1,5 мг/кг — зерно; от 1 до 5 мг/кг — солома. В СССР предъявляют самые высокие требования (по сравнению с другими странами) к нормированию препаратов роста — зерно с обработанных хлорхолинхлоридом растений пшеницы не должно превышать остатков препарата — 0,1 мг/кг. Областные эпидемстанции нашей страны имеют право контроля за правильностью обработки растений химическими препаратами.

Для определения остаточных количеств хлорхолинхлорида в продуктах урожая, водоемах, почвах СССР (как и в других странах) разработаны чувствительные методы, включающие хроматографирование, использование меченого препарата. Существующее нормирование разрешенных к применению в сельском хозяйстве препаратов — хлорхолинхлорида на зерновых, семенниках многолетних трав, томатах, яблонях, груше исключает наличие остаточных количеств, превышающих предельно допустимые (ПДК). Сказанное относится и к другим препаратам, таким, как дьяк, гидрел, кампозан М, гумат натрия, гиббереллин, ивин, применяемым в растениеводстве. Так, пороговая доза для дьяка — 0,6 мг/кг.

Известно, что гидразид малеиновой кислоты был допущен к применению на сахарной свекле и табаке в 60-х годах. Однако вопрос о безопасности гидразида малеиновой кислоты был снова поднят в начале 70-х годов, когда возникли сомнения в безопасности его применения. Применение ГМК, в частности его калиевой и натриевой соли в дозе 6 кг/га, разрешено в нашей стране на сахарной свекле с целью уменьшения потерь сахара во время хранения и на табаке для остановки роста верхушки — «вершкования». Дополнительно проведенные токсиколого-гигиенические исследования рассеяли сомнения о невозможности использования низких доз этого препарата.

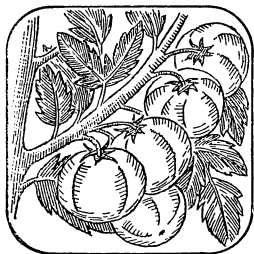
Токсиколого-гигиеническая оценка регуляторов роста растений проводится в нашей стране по единой программе Ереванским филиалом ВНИИгигиены и токсикологии, пестицидов, полимеров и пластмасс. Подход к определению гигиенических и токсикологических нормативов хорошо отработан, ибо при этом используется уже накопленный опыт оценки других групп пестицидов. Наиболее трудны методы определения отдаленных эффектов фиторегуляторов. Ибо требуется длительное время, чтобы дать точный ответ на вопрос, в каких дозах препараты проявляют отдаленные эффекты, такие, как мутагенез — нарушение механизмов наследственности человека, животных и растений.

Поскольку этиленпродуценты одни из самых широко применяемых в мире регуляторов роста, они были подвергнуты тщательному токсикологическому исследованию. Было доказано, что препараты на основе этифона — кампозан, гидрел — относятся к веществам, обладающим слабой токсичностью, и не представляют опасности для человека и животных как канцерогены. Они даже оказывают защитное действие против канцерогенов окружающей среды. Попадая в растения, этифон выделяет этилен, что свойственно его метаболизму. В исследованиях, проведенных в США в 80-е годы, было прямо показано, что этифон подавляет самопроизвольное развитие новообразований в легких мышей и тормозит развитие опухолей.

В периодической печати разных стран, в том числе и у нас, часто появляются обвинения в адрес работников сельского хозяйства, якобы повинных в уменьшении количества рыбы в водоемах, животных и птиц в лесах, насекомых в результате применения химических препаратов. Однако тщательный анализ показывает, что пестициды крайне редко являются причиной гибели животных в лесах. Чаще всего это происходит в результате несоблюдения инструкций, выброса в водоемы больших количеств препаратов, возникающих либо при их производстве, либо при применении. При соблюдении рекомендаций, обеспечивающих правильное применение регуляторов роста, таких случаев, как правило, не бывает.

Однако несмотря на это применение регуляторов роста (которое из года в год будет возрастать) требует углубления наших знаний в области защиты окружаю-

щей среды, непрерывного поиска новых препаратов — еще менее токсичных и безопасных для здоровья нашей планеты.



Взгляд в будущее

Мы познакомились с природными и синтетическими регуляторами роста, от которых во многом зависит урожайность растений. *В каком направлении будет развиваться эта отрасль физиологии растений в будущем?* Наметились два пути: селекционное усовершенствование сортов и создание регуляторов нового типа: с высокой активностью, малотоксичных, точно действующих, расход которых исчисляется граммами на гектар. Специалисты настойчиво ищут аналоги природных регуляторов.

Уже созданы аналоги ауксинов (индолилмасляная и нафтилуксусная кислоты), этилена (этефон, кампозан, гидрел и дигидрел, декстрел и др.), цитокининов (картолин, друп и др.). Эти регуляторы — оружие фитотехники, которая активно вмешивается в ход жизненного процесса растения. Ведь нередко селекционер путем многолетних усилий создает высокопродуктивный, но, к сожалению, малоустойчивый к неблагоприятным условиям сорт. Конечно, такой сорт мало перспективен в условиях «критического» земледелия. Уже в ближайшее время с помощью фитотехнических приемов мы сможем преодолевать недостатки сортов, вводя оперативными методами регуляторы-антитранспиранты или протекторы, повышающие их морозоустойчивость. В будущем физиолог растений будет располагать набором смесей регуляторов, своеобразных коктейлей, при помощи которых сможет улучшать свойства сорта и восстанавливать потерянные прекрасные свойства некогда удачных сортов.

Надо сказать, что селекционеры пока не работают

над улучшением гормонального аппарата растений. Они в основном делают ставку на комплексный процесс — модифицируют рост. Однако не следует забывать, что рост — процесс, управляемый балансом гормонально-ингибиторных соединений. Меняя интенсивность роста, селекционер невольно вмешивается в соотношение между уровнем фитогормонов и ингибиторов. Может быть, и можно направленно менять уровень некоторых гормонов, не затрагивая такой комплексный процесс, как рост. Видимо, такие изменения могут повысить устойчивость растения, не затрагивая других процессов. Но пока это лишь фантазия, хотя и основанная на реальной идее.

Итак, оперативно вмешиваясь в баланс регуляторов роста, удастся создать сорта с повышенной устойчивостью. Однако пока физиологи растений не могут предложить оперативных, экспрессных методов определения фитогормонов, что тормозит плодотворное содружество селекционера и физиолога-фитотехника.

В настоящее время растение нагружают большим количеством химических препаратов. Хорошо ли это? Вряд ли. Число вносимых препаратов можно было бы уменьшить, если бы удалось создать регуляторы комплексного типа. Скажем, одно и то же вещество выполняло бы одновременно роль гербицида и стимулятора для культурного растения, в посевах которого применяли этот препарат. Другой вариант — одно и то же вещество может быть дефолиантом и ингибитором прорастания семян. Все это дело будущего, но основы его закладываются сегодня. В лабораториях мира создаются экспресс-методы анализа гормонов, комплексные регуляторы, аналоги природных гормонов, исследуются механизмы действия эндогенных гормонов.

Общая цель таких поисков — повышение продуктивности растений. Ведь численность населения планеты увеличивается, а размеры посевных площадей уменьшаются. Кооперация селекционеров с физиологами позволит сделать новый скачок в повышении продуктивности растений. Физиологи, располагающие арсеналом фитотехники, смогут принять участие в разных этапах селекционного процесса, начиная от первичного отбора на устойчивость и интенсивность роста и кончая применением регуляторов аналогового и комплексного типа действия.

В ряде случаев селекционер оперирует морфологи-

ческими признаками или продукционным процессом, обеспечивающим выход итогового продукта (урожайность) при отборе нового сорта. Однако в систему первичного отбора (скрининга) можно включать такие показатели, как уровень АБК и ИУК в тканях проростка, скорость смены стимуляторной активности на ингибиторную, соотношение стимуляторов и ингибиторов в корнях и побегах. Важно выявить систему гормональных признаков для оценки создаваемого сорта на продуктивность, устойчивость, степень скороспелости. Конечно, не только гормоны определяют характер и шкалу физиологических признаков, по которым следует вести отбор, но они могут быть решающими на уровне начального отбора, т. е. на ранних этапах онтогенеза.

Кроме определения уровня гормонов и ингибиторов, видимо, следовало бы включить в систему гормонально-селекционного скрининга и реакцию проростков селективируемых линий на систему стимуляторов и ингибиторов синтетического и природного типа, например, таких, как АБК, ИУК, гиббереллин, ССС, этефон. По степени чувствительности прорастающих семян, проростков или молодых растений к этим регуляторам можно оценивать скорость роста проростка, способность его разгоняться и тормозиться в присутствии стимуляторов и ингибиторов. Наконец, важный показатель — реакция создаваемого сорта на аналоговые регуляторы, т. е. регуляторы, которые по своим химическим и физиологическим свойствам имеют аналоги среди природных регуляторов роста.

Конечно, этим не ограничивается кооперация между селекционерами и фитотехниками. Специалисты по регуляторам роста могут участвовать в выведении сортов, обладающих повышенной устойчивостью к гербицидам, фунгицидам и акарицидам. Наконец, фитотехники продолжают работу по поиску новых фитогормонов и ингибиторов роста, которые управляют эндогенными процессами роста и развития. Возможно, будут получены в кристаллическом виде гормоны цветения, луковице- и клубнеобразования, гормоны роста листа и плода. Не исключено, однако, что фитотехников на этом пути постигнет частичная неудача, ибо некоторые процессы могут регулироваться балансом известных гормонов и ингибиторов. Выявив некоторые из таких новых регуля-

торов, фитотехники могут пойти по пути создания их синтетических аналогов.

Существуют данные о том, что растения привыкают к применяемым препаратам. Поэтому будет продолжена работа по созданию аналоговых препаратов уже известных гормонов. Использование мягко действующих регуляторов позволит удлинить жизнь сорта на полях, расширить ареал его распространения, продвинуть его в зону с критическими погодными условиями. Кое-что в этом направлении уже делается. Однако пока селекционеры и фитотехники говорят как бы на разных языках и не понимают друг друга. Требуется время для адаптации специалистов разного профиля друг к другу, но она необходима, так как им решать в конечном счете общие задачи, связанные с получением высоких и гарантированных урожаев.

Физиологи растений, осведомленные об интенсивности роста, скорости перехода к цветению и плодоношению, могли бы быть полезны селекционерам при подборе исходных пар для селекционного процесса. Физиолог может дать селекционеру сведения о минимальном числе развитых листьев, определяющих высокую продуктивность хозяйственно полезных органов. Тогда избыток листьев на растении и корней в почве не будет формироваться за счет и в ущерб хозяйственной продуктивности. Вопросы морфогенеза листьев и генеративных органов тесно связаны с уровнем гормонов и ингибиторов в растении.

Пока физиолог-фитотехник ищет соединения внутри растения, однако существует большой источник регуляторов и вне зеленого растения, среди продуктов выделения корней и листьев, т. е. продуктов так называемого аллелопатического воздействия. Аллелопатия — наука о взаимодействии растений в природных и искусственно созданных ценозах. А. М. Гродзинский с сотрудниками (Киев) показал, что некоторые растения выделяют ингибиторные, токсические и стимуляторные соединения. Может быть, эти вещества смогут стать активными регуляторами роста и развития растений? А если не они сами, то их синтетические аналоги. Некоторые из природных ингибиторов следует рассмотреть и с точки зрения их мутагенного воздействия на растение.

Другой подход — поиск среди природных ингибиторов своеобразных консервантов, пролонгаторов покоя,

т. е. веществ, достаточно долго продлевающих период покоя семян, что несомненно будет полезным на этапе хранения семян.

Не следует, однако, полет фантазии ограничивать жизнью сельскохозяйственного растения в поле. Все дальше шагает земледелие закрытого грунта. Норильск и Таймыр, Чукотка и Кольский полуостров стали центрами тепличного строительства. Снабженные фитолампами с оптимальным спектром, плодородной почвой или гидропоникой (гравием с питательным раствором), эти стеклянные огороды производят в условиях Заполярья зеленую продукцию. Химические регуляторы здесь будут функционировать в сочетании с формативным действием света. Для этих огородов потребуется специальная селекция и специальные режимы фитотехники.

Другой тип нетрадиционного земледелия — накопление биомассы растений при культивировании изолированных клеток и тканей. Селекционный процесс такого «огорода» может быть направлен на создание таких клонов, которые не требуют добавления в среду гормонов, а сами синтезируют регуляторы, необходимые для развития и роста клеток и тканей в условиях стерильного культивирования. С другой стороны, на уровне изолированных клеток можно вести селекцию на их обогащение витаминами и ценными в пищевом отношении веществами. Так может функционировать еще один метод создания пищи для человека.

Другой тип земледелия — космический огород, где земные растения или их изолированные клетки будут размножаться и снабжать космонавтов, а может быть, не только космонавтов, но в далеком будущем и землян продуктами питания. Весь свой жизненный цикл эти растения должны проводить в космосе. Химические регуляторы в условиях космоса должны будут повышать адаптацию растений к невесомости и продукционные процессы в таких необычных условиях культивирования.

Итак, в будущем регуляторы роста могут стать существенными факторами обеспечения рационального земледелия в условиях традиционного культивирования растений в поле, в закрытом грунте, в стерильных контейнерах-ферментерах и в космосе, на специализированных агрономических космических станциях.

Каковы же ближайшие задачи, которые предстоит решить совместными усилиями химикам, биологам, тео-

ретикам и практикам в направлении использования регуляторов роста в сельском хозяйстве? Это:

предупреждение полегания зерновых культур (пшеница, рожь, овес, рис, ячмень);

повышение устойчивости растений к неблагоприятным условиям произрастания — засуха, мороз, засоление, анаэробизм, а также к вредителям и болезням;

ускорение развития культурных растений (получение ранних урожаев картофеля, овощей);

прерывание покоя;

регулирование плодоношения путем химического прореживания цветков и завязей и ограничения периодичности плодоношения;

ускорение созревания плодов, технических культур и зерновых;

борьба с опадением завязей;

стимуляция плодообразования;

улучшение качества урожая (повышение содержания белка, сахара, алкалоидов, латекса и др.);

повышение посевных качеств семян (сахарная свекла, овощи, посевной картофель);

подготовка растений для механизированного ухода и уборки урожая (плодовые, косточковые, технические и другие культуры);

улучшение условий хранения и сокращение потерь при хранении и транспортировке плодов, овощей за счет продления периода покоя, повышения лежкости;

усиление оттока ассимилятов в хозяйственно ценные органы.



СОВЕТЫ НАЧИНАЮЩИМ САДОВОДАМ

Прежде чем применять стимуляторы или ингибиторы, накорми растение, удобрй его и напои водой.

Проверь состояние растения перед употреблением ростовых веществ. Если растение спит (находится в покое), оно на стимулятор будет реагировать слабо.

Помни, что регуляторы роста — не удобрения, не сыпь их много. Ведь и сам ты не ешь килограммами лекарства.

Давая растению стимулятор, подумай, в каком органе растения он будет действовать. Лучше его вводить в то место растения, где он будет непосредственно работать.

Если хочешь получить точный ответ от растения, спрашивай его интеллигентно: не тормози, не трогай зря руками, а относись к нему вежливо.

Регуляторы роста — химические вещества. Работая с ними, нельзя курить, есть, пить. Будь тщателен и внимателен. Помни! В твоих руках мощное орудие управления жизнью растения.

Не торопись применять синтетическое вещество — стимулятор. Иногда можно усилить рост растений путем подкормки, рыхлением почвы, наконец, простым опрыскиванием водой.

Хорошо сохраняют срезанные цветы ретарданты. Отечественной промышленностью для обработки срезанных гвоздик выпускается препарат «Нора», который содержит 0,07% алара и 0,04% оксихинолинсульфата, а также сахарозу. Хранившиеся цветы помещают вначале на 2—3 ч в воду, а потом в раствор «Норы», способный продлить жизнь срезанных гвоздик до 40 дней.

С помощью простых агротехнических мероприятий можно мобилизовать собственные гормоны растения, и тогда нет нужды использовать синтетические регуляторы.

НАУЧНЫЕ ЦЕНТРЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА РАСТЕНИЙ

Киевский университет был первым научным центром изучения фитогормонов в нашей стране. В 1924—1928 гг. Н. Г. Холодный сформулировал учение о фитогормонах. В это же время в Ботанической лаборатории в Утрехте (Голландия) Ф. Вент описал свойства ауксина регуляторного вещества, выделяющегося из верхушки coleoptилей овса. В этой же лаборатории в 1934 г. Ф. Кёгель открыл, что ауксин — это индолил-3-уксусная кислота. Начиная с середины 30-х годов фитогормоны и их синтетические аналоги активно исследуются в США, в Бойс-Томпсоновском институте. В середине 30-х годов в нашей стране существовало по крайней мере три центра изучения гормонов — Киевский университет (Н. Г. Хо-

лодный), Институт физиологии растений АН СССР (Москва), где исследования по стимуляции корнеобразования вела Р. Х. Турецкая и Н. А. Максимов, а гормон цветения изучал М. Х. Чайлахян, и Ленинград, где над фактором цветения работал Б. С. Мошков. В эти же годы в Германии активно исследовал ростовые вещества Г. Зёдинг, которому наука обязана термином «ростовые вещества».

В середине 20-х годов в Токийском университете начинаются исследования гиббереллина. Под руководством Т. Ябута из культуральной жидкости гриба фузариум выделяют препарат гиббереллин, еще слабо очищенный. Конец 40-х — начало 50-х годов стало временем активного изучения природных и синтетических регуляторов. Один за другим открывают регуляторы: цитокинины (США, Висконсинский университет), гербициды (Овербик, США). В нашей стране, начиная с 60-х годов, исследования физиологии и биохимии фитогормонов проводятся в Сибири (Иркутск, лаборатории В. В. Полевого и К. З. Гамбурга). В середине 60-х годов развиваются в США исследования по ретардантам, а в ФРГ (фирма Мерк) по морфактинам. В это время резко возрастает объем публикаций по регуляторам роста. По данным библиографических центров, только за год по природным регуляторам выходит свыше 1000 работ.

СЛУЧАЙНЫЕ СОБЫТИЯ — БОЛЬШИЕ ОТКРЫТИЯ

Планируются научные исследования, регулярно пишутся научные отчеты. Вместе с тем научные открытия часто совершаются вне плана, в результате случайных событий. Важно, чтобы ученый не отвернулся от такого случайного факта, не прошел мимо. Например, рабочий теплицы сжег стружки. Стружки, сгорая, дымили. На стеллажах стояли ананасы. Вскоре они зацвели и образовали соплодия. В другой же теплице ананасы продолжали вегетировать. От этого факта до открытия этиленпродуцентов длинный путь. Однако случайность породила цель исследования.

Гуляя по улицам Петербурга, физиолог растений А. С. Фаминцын увидел, что около газовых фонарей листья деревьев опадают быстрее. Поручил доценту своей кафедры Д. Нелюбову проверить причину этого факта. В светильном газе находился этилен. Так был открыт этот гормон.

Еще факт — открытие цитокининов. Поиски факторов клеточного деления в культуре тканей подвели Ф. Скуга к идее, что препарат ДНК способен вызвать деление клеток в культуре тканей. Идея себя не оправдывала. Но ассистент нарушил режим стерилизации препарата ДНК из спермы сельди. Произошло расщепление молекулы этого полимера. В гидролизате присутствовало активное пуриновое производное. Там его обнаружили с помощью биотеста — каллуса, который начал быстро расти. Был открыт класс гормонов — цитокининов.

Не менее увлекателен путь открытия гормона гиббереллина. Он был найден вовсе не в растении, а в культуральной среде гриба фузариум, и только потом оказалось, что и в растении присутствует гиббереллин, в микроколичествах. Случайность? Да. Но важно, что мимо такой случайности исследователь не прошел и, как бы уцепившись за конец Ариадниной нити, ученый вышел из лабиринта случайностей на простор научных закономерностей.

Вспомним также об открытии хлорхлорхинолида (CCC), Аме-

риканский ученый Н. Толберт, изучая передвижение фосфора по растению, искал ингибиторы этого процесса. Обработав синтезированным им новым соединением пшеницу и томаты, он обнаружил доселе не встречавшиеся признаки короткостебельности. Вскоре австрийский ученый Майер получил от Толберта рукопись статьи об этом эффекте, Майер сразу понял, что хлорхолоинхлорид — долгожданный препарат для предупреждения полегания хлебов и продемонстрировал это свойство на практике. Сколько еще тайн хранят не изученные нами химические соединения!

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ ЧЕРЕНКАМИ

Не все растения обладают одинаковой способностью к образованию корней при черенковании. Черенки одних растений образуют корни очень быстро, черенки других укореняются с большим трудом. Обработка черенков стимуляторами роста способствует лучшей приживаемости черенков и благоприятствует их дальнейшему росту. Черенки, укоренившиеся после обработки их стимуляторами роста, идут в рост значительно быстрее, чем черенки необработанные, а растения, полученные из обработанных черенков, образуют более мощную корневую систему. Стимуляторы роста вызывают корнеобразование у многих трудноукореняющихся растений и ускоряют процесс образования корней у легкоукореняющихся видов.

Черенки бывают **стеблевые, корневые и листовые**. Чаще всего применяются стеблевые черенки, которые делятся на **деревянистые и зеленые**, или **зимние и летние**.

Деревянистые черенки представляют собой нарезанные части однолетних одревесневших побегов. Черенки, нарезанные с двухлетних и более старых побегов, образуют корни хуже. Деревянистые черенки заготавливают осенью после листопада, реже — зимой, еще реже — ранней весной до начала сокодвижения. После начала сокодвижения резать побеги на черенки не рекомендуется, так как в этот период запас питательных веществ, отложенный в побегах с осени, начинает расходоваться на процессы роста побегов, и черенки с таких побегов укореняются хуже.

Деревянистые черенки высаживают осенью и ранней весной в открытый грунт. Побеги, заготовленные с осени, хранят в подвале во влажном песке. Можно сохранять черенки и в открытом грунте в почве. Для этого выкапывают канавы или ямы, в которые черенки укладывают рядами и присыпают слоем земли толщиной 10—14 см. Черенки, заготовленные зимой, хранят в снегу или в холодном подвале. Длина черенка должна быть равна 15—30 см. У отдельных видов, например, у пустынных растений, черенки срезают длиной 50—60 см. Чем длиннее и толще черенок, тем большую корневую систему он развивает. Нижний косой срез делается под самой почкой, а верхний срез — на некотором расстоянии от почки, чтобы неизбежное отсыхание верхушки черенка не коснулось прорастающей почки. Брать на черенки жировые побеги не рекомендуется.

В отличие от деревянистых, зеленые черенки бедны питательными веществами, поэтому их берут обязательно с несколькими листьями, вырабатывающими питательные вещества, необходимые для образования корней. Успешное укоренение зеленых черенков во многом зависит от срока черенкования. Резку черенков нельзя приурочить к определенным календарным срокам, так как одни и те же расте-

ния растут и развиваются, в зависимости от метеорологических условий, в разные годы неодинаково. Зеленое черенкование нужно проводить в зависимости от состояния роста побегов. Черенки одних растений (например, вишни, сливы, липы, сирени, лоха) лучше всего укореняются, когда их режут с растущих побегов. Черенки других растений (лимона, розы, азалии, дуба, клена, жимолости, туи, тиса) лучше всего образуют корни, когда их берут с побегов, оканчивающих или только что закончивших рост.

Зеленые черенки берут с боковых хорошо развитых побегов, которые уже вышли из травянистого состояния, но еще имеют кору с зеленой окраской, т. е. являются черенками слабодревесневшими или полудревесневшими. Черенки, взятые с таких побегов, легко образуют корни. Из черенков, нарезанных от слабо развитых побегов, в дальнейшем образуются слабые растения. Некоторые декоративные растения (например, хризантема, гвоздика и др.) размножаются травянистыми черенками; их готовят и обрабатывают так же, как и зеленые черенки. Побеги срезают рано утром и сразу же режут на черенки в прохладном затененном месте. Для того чтобы уменьшить испарение, на черенках оставляют лишь по два-три верхних листа, а у растений с большими листьями удаляют половинки пластинок листьев. Срезают черенки остро отточенным ножом, чтобы не сдавливать ткань у среза и не повредить кору. Нижний, косой срез делается непосредственно под листом или боковой почкой.

Нарезанные черенки помещают в ведро с небольшим количеством воды или во влажный мох. Размер черенков определяется длиной междоузлий: при коротких междоузлиях черенки берутся с двумя—четырьмя междоузлиями, при длинных — с одним междоузлем. В зависимости от этого длина зеленых черенков колеблется от 4 до 10 см. Очень длинные зеленые черенки, в отличие от черенков деревянистых, укореняются плохо.

Для обработки черенков рекомендуются следующие стимуляторы роста: гетероауксин или калиевая соль гетероауксина, индолилмасляная и нафтилукусная кислоты. Эти вещества надо хранить в хорошо закрытой стеклянной посуде в темном и сухом месте. В продажу стимуляторы роста выпускаются в виде порошков.

Существует несколько способов обработки черенков стимуляторами роста. Наиболее удобный и эффективный способ — обработка черенков растворами стимуляторов. Иногда применяют ростовую пудру.

Приготовление растворов. Раствор стимуляторов роста готовят на питьевой воде, в концентрациях, указанных в табл. 2: Гетероауксин, или индолилуксусная кислота, индолилмасляная и нафтилукусная кислоты плохо растворяются в холодной воде и хорошо растворяются только в горячей воде. Навеску вещества на 1 л воды рекомендуется заливать кипящей водой в количестве 150—200 см³ (примерно объем чайного стакана) и тщательно размешивать палочкой; если порошок полностью не растворился, раствор надо дополнительно подогреть и затем долить полученный раствор водой до 1 л.

Калиевая соль гетероауксина или индолилуксусной кислоты, которая берется в тех же концентрациях, что и гетероауксин, хорошо растворяется в холодной воде, поэтому готовить ее растворы легче, чем растворы других веществ.

Растворы стимуляторов роста готовят в день обработки

черенков. В течение следующих 3—6 дней растворы могут быть использованы, если они хранятся в плотно закрытой посуде в темном и прохладном месте.

Зеленые черенки с листьями погружают в растворы стимуляторов роста на одну треть длины. Деревянистые черенки погружают в растворы наполовину, две трети и три четверти их длины. Черенки обрабатывают в стеклянных банках, чашках, стаканах или в другой стеклянной, фарфоровой или эмалированной посуде. После обработки зеленых черенков растворами стимуляторов роста или ростовой пудрой их переносят для укоренения в теплицы или в холодные парники.

Лучшее время для посадки черенков раннее утро или конец дня, когда спадет жара. После посадки черенки хорошо поливают из лейки с мелким ситом, и парники плотно закрывают рамами. Наиболее благоприятные температуры, при которых идет корнеобразование черенков, для большинства растений колеблются от 18 до 30° С. Черенки, высаженные для укоренения с листьями, очень нуждаются в свете, который необходим листьям для синтеза питательных веществ. Однако под прямыми лучами солнца содержать черенки нельзя.

Зеленые черенки, посаженные для укоренения в июне месяце,

Т а б л и ц а 2

Примерные концентрации и сроки обработки стимуляторами роста черенков различной степени одревеснения

Стимулятор роста	Для травянистых черенков		Для зеленых черенков		Для деревянистых черенков	
	Концентрация, мг на 1 л воды	Срок обработки черенков, ч	Концентрация, мг на 1 л воды	Срок обработки, ч	Концентрация, мг на 1 л воды	Срок обработки, ч
Гетероауксин или калиевая соль гетероауксина	50—70	6—8	150—200	8—12	200—250	18—24
Индолилмасляная кислота	20—25	6—8	30—50	8—12	50—70	18—24
Нафтилуксусная кислота	20	5—7	25—30	8—10	50	18—24

к концу августа обычно образуют хорошую корневую систему и дают сильный прирост. Для лучшего вызревания укоренившихся черенков необходимо примерно за 20 дней до наступления холодов произвести прищипку молодых побегов. Черенки, образовавшие хорошую корневую систему и давшие к концу лета значительный прирост надземной массы (например, черенки крыжовника, смородины, жимолости и вяза), можно осенью пересаживать в питомник. Посадку укоренившихся черенков рекомендуется проводить при пасмурной, дождливой погоде; почву около высаженных растений мульчируют листвой, соломой, опилками или другими подходящими материалами.

Деревянистые черенки после обработки их стимуляторами роста не держат в парниках и теплицах, а сразу высаживают в питомники, на участки с легкой, хорошо обработанной почвой. Высаживать деревянные черенки следует до распускания почек.

Из инструкции, составленной доктором биологических наук Р. Х. Турецкой

Литература

Гамбург К. З., Кулаева О. Н., Муромцев Г. С., Прусакова Л. Д., Чкаников Д. И. Регуляторы роста растений. М., Колос, 1979.

Калинин Ф. Л. Биологически активные вещества в растениеводстве. Киев, Наукова думка 1984.

Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М., 1974.

Мельников Н. Н., Новожилов К. В., Белан С. Р., Пылова Т. Н. Справочник по пестицидам, М., Химия, 1985.

Никелл Л. Дж. Регуляторы роста растений. Применение в сельском хозяйстве. М., Колос, 1984.

Прусакова Л. Д. Регуляторы роста в растениеводстве. — Сельскохозяйственная биология, 1984, № 3, с. 3—11.

Рункова Л. В. Действие регуляторов роста на декоративные растения. М., Наука, 1985.

Чайлахян М. Х. Роль регуляторов роста в жизни растений и в практике сельского хозяйства, — Изв. АН СССР, сер. биол., 1982, с. 5—25.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Химические регуляторы	5
Структура гормонального поля	7
Гормоны и ингибиторы роста в жизни растений	12
Химические факторы урожая	21
Экономическая эффективность регуляторов	43
Защита окружающей среды	46
Взгляд в будущее	52
В конце номера	58
Литература	63

Валентин Ильич Кефели
Лидия Дмитриевна Прусакова

ХИМИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРЫ РАСТЕНИЙ

Редактор *И. Тужилина*
Главный отраслевой редактор *А. Нелюбов*
Мл. редактор *Л. Щербакова*
Художник *Н. Константинова*
Худож. редактор *Т. Егорова*
Техн. редактор *Т. Луговская*
Корректор *В. Гуляева*

ИБ № 7350

Сдано в набор 23.04.85. Подписано к печати 27.06.85. А 11276. Формат бумаги 84×108¹/₃₂. Бумага тип. № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 3,36. Усл. кр.-отт. 2,57. Уч.-изд. л. 3,58. Тираж 48 570 экз. Заказ 947. Цена 11 коп. Издательство «Знание». 101835, ГСП, Москва, Центр, проезд Серова, д. 4. Индекс заказа 856107.
Типография Всесоюзного общества «Знание». Москва, Центр, Новая пл., д. 3/4.

ДОРОГОЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Брошюры этой серии в розничную продажу не поступают, поэтому своевременно оформляйте подписку. Подписка на брошюры издательства „Знание” ежеквартальная, принимается в любом отделении „Союзпечати”.

Напоминаем Вам, что сведения о подписке Вы можете найти в „Каталоге советских газет и журналов” в разделе „Центральные журналы”, рубрика „Брошюры издательства „Знание”.

Цена подписки на год 1 р. 32 к.



СЕРИЯ
БИОЛОГИЯ