



**МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО  
ОБРАЗОВАНИЯ РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН**

**ТАШКЕНТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ НИЗАМИ**

**ФАКУЛЬТЕТ “ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК”**



Кафедра Ботаники

направление методика

преподавания биологии

студентка 3-курса бакалавриата 303-группы

Рахимулиной Альфинур

**КУРСОВАЯ РАБОТА**

по предмету "Физиология растений "

На тему: "ОБЩЕЕ ПОНЯТИЕ О ФИТОГОРМОНАХ."

“Допущено к защите”

Заведующий кафедрой “Ботаника”

\_\_\_\_\_ доц. Турсунбаева Г.С.

“ ” \_\_\_\_\_ 2015у.

Научный руководитель:

Доц. Кафедры “Ботаника”

О.Мамарахимов \_\_\_\_\_

М.Исабекова \_\_\_\_\_

Ташкент – 2015

**План:**

**I. Введение.**

Слова И. А. Каримова.

1.1. Вещества управляющие ростом растений.

**II. Основная часть**

2.1. Ауксины. Их химический состав, образование, механизмы воздействия.

2.2. Строение гиббереллинов и их химический состав.

2.3. Образование гиббереллинов и их физиологическое воздействие,

2.4. Цитокины, состав и свойства, физиологическое воздействие.

2.5. Естественные ингибиторы влияющие на рост.

2.6. Использование фитогормонов в сельском хозяйстве для управления роста и развития растений.

2.7. Значение фитогормонов в образовании плодов.

2.8. Синтетические вещества управляющие ростом.

**III. Заключение.**

**IV. Используемая литература:**

## ВВЕДЕНИЕ

«После обретения независимости мы, отказавшись от старых стереотипов, **разработали и внедрили в жизнь собственную систему образования, основанную на совершенно новых принципах**, прежде всего на национальных традициях, идеях и передовых мировых стандартах, которая, полностью оправдав себя, получила признание не только нашей, но и широкой международной общественности. Эта система с неуклонно растущим масштабом сегодня играет решающую роль в строительстве великого будущего нашей страны, имеет долгосрочную перспективу, а ее дальнейшее развитие приведет в конечном итоге к «взрывному эффекту» во всех сферах жизни общества»

И. А. Каримов.

1.1. Растительные организмы построены из большого числа различных клеток, тканей и органов, и поэтому им необходима система, которая обеспечивала бы координацию функционирования его отдельных частей, а также регулирование на уровне целого растения. Клетка должна не только поддерживать собственную целостность, но функционировать согласованно с другими клетками организма растения, этому между клетками происходит обмен информацией. Одна группа клеток при этом становится «отправителями» сигнала, а другая воспринимает его. Сигнал химической природы, молекулу с сигнальной функцией называют *первичным мессенджером*.

Растительная клетка воспринимает разнообразные химические стимулы, реагирует на них. Физиологический ответ вызывает изменение концентрации сахаров во флоэмном токе, олигомерные сахара и фрагменты хитина, индолилуксусная кислота, брассиностероиды и др. Среди обширного списка первичных мессенджеров можно выделить *гормоны растений*.

Вещество можно отнести к гормонам, если оно обладает следующими свойствами:

- вызывает специфический физиологический ответ; особенность растительных гормонов в том, что они запускают крупные программы развития не только на уровне клеток, но и на уровне тканей, органов, целого растения;
- синтезируется в растении одной группой клеток, а отвечает на него другая группа (разобщено место синтеза и место действия, т.е. сигнальное вещество транспортируется). К синтезу гормонов потенциально способна любая клетка растений; как правило, фитогормоны являются низкомолекулярными соединениями.
- практически не играет роли в основном метаболизме клетки, а используется лишь для сигнальных целей.

Иногда эти свойства расширяют:

- вещество действует в низкой концентрации — не более  $10^{-5}$  моль/л.

Перечисленные свойства позволяют ограничить круг веществ, традиционно считающихся растительными гормонами (в научной литературе их принято называть фитогормонами): *ауксины, цитокинины, гиббереллины, абсцизовую кислоту, этилен, брассиностероиды, жасмоновую и салициловую кислоты, а также полипептид системин*.

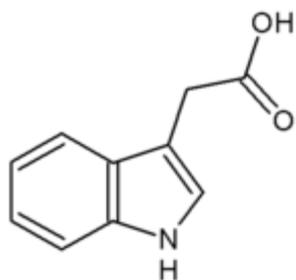
## 2.1. Вещества управляющие ростом растений.

Рост растений регулируют разные вещества: гормоны и соединения негормональной природы (некоторые фенолы, производные мочевины, витамины и др.). Регуляторами роста являются также синтетические препараты, применяемые при обработке сельскохозяйственных культур. Открытие гормонов у растений принадлежит Ч. Дарвину и его сыну Фрэнсису. Заинтересовавшись в последние годы жизни движениями растений, Ч. Дарвин в ходе исследований обнаружил у растений вещества, напоминающие по своей физиологической роли гормоны животных. В настоящее время доказано существование в растительном организме *гормональной регуляторной системы*.

*Гормоны растений*, или фитогормоны (греч. *hormon*— побуждающий, вызывающий), — вещества, образующиеся в очень малых количествах в одной части растения, транспортирующиеся в другую его часть, вызывающие там специфическую ростовую или формообразовательную реакцию. В настоящее время у растений обнаружены: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен и brassinosteroids. Сначала их делили на гормоны-стимуляторы и гормоны-ингибиторы роста. Однако дальнейшие исследования показали, что один и тот же гормон может стимулировать один процесс и ингибировать другой. Гормоны *полифункциональны* и включают (индуцируют) не одну какую-нибудь реакцию, а целую физиологическую программу. После включения ответной реакции гормон должен быть разрушен или инактивирован. В настоящее время ученые приходят к выводу, что на каждом этапе развития того или иного органа (ткани) в нем должна поддерживаться определенная концентрация каждого гормона. Даже вводится специальное понятие «гормональный гомеостаз» (Д. Мок, США). Это состояние достигается благодаря регуляции биосинтеза гормона, его метаболизма, транспорта и компартментации. Гормоны, образующиеся в клетках растения, называют *эндогенными*, а используемые человеком для обработки растения или его органов — *экзогенными*.

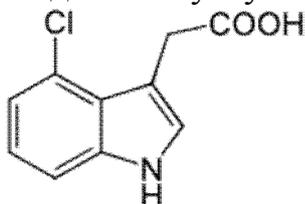
Фитогормоны принимают участие в процессах

- формирования пола;
- старения и перехода;
- к стадии покоя;
- в транспорте веществ;
- в передаче сигналов об изменении внешней среды;
- адаптации к стрессовым воздействиям;
- в регуляции процессов синтеза органических соединений и их распада.

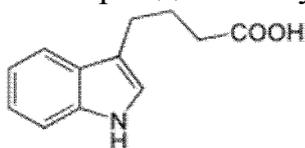


## 2.2. Ауксины.

Индолил-3-уксусная кислота ([гетероауксин](#))



4-Хлориндолил-3-уксусная кислота

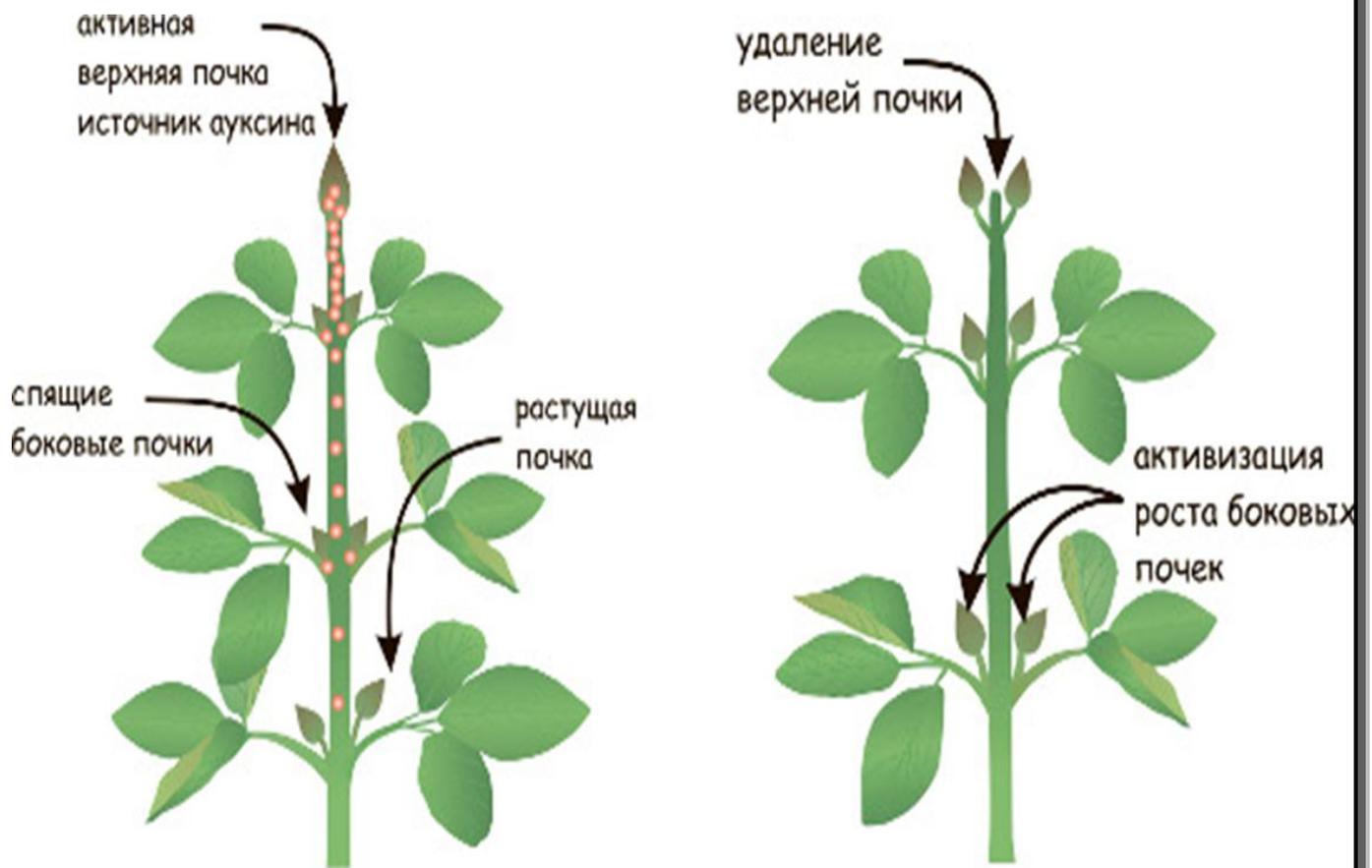


Индолил-3-масляная кислота

Природные ауксины являются производными индола — 3-(3-индолил)пропионовая, индолил-3-масляная, 4-хлориндолил-3-уксусная и 3-индолилуксусная кислоты. Наиболее распространенным ауксином, широко применяющимся в растениеводстве, является [гетероауксин](#) - индолил-3-уксусная кислота. В 1913 г. П. Бойсен-Иенсен (Дания), продолжив опыты Ч. Дарвина, доказал наличие в растении гормона роста. Выделить это вещество из верхушек coleoptилей овса удалось в 1928 г. Ф.В. Венту (Нидерланды). Он назвал его *ауксином* (греч. *αἰχμη* — расти). Впоследствии ауксин был обнаружен и в других частях растения. Обнаружение этого вещества в больших количествах в моче животных позволило Ф. Кеглю (Германия) в 1934 г. получить его в кристаллическом виде и определить его химическую природу.

**Ауксин** — это р-индолилуксусная кислота (ИУК), являющаяся производным индола ( $C_9H_7N$ ). Она синтезируется в растении из аминокислоты *триптофана*, который дезаминируется, декарбоксилируется, а остаток его окисляется. Три этапа синтеза ИУК катализируются тремя ферментами: трансаминазой, декарбоксилазой-кетокислоты и альдегиддегидрогеназой. Сам триптофан может образоваться из *шикимовой кислоты* в результате ряда реакций или *при распаде белков*, в частности, вызванном условиями, неблагоприятными для роста. Таким образом, продукты распада белков могут стать материалом для синтеза гормона, который, в свою очередь, вызывает усиление синтеза аминокислот и белков. Образование ИУК зависит от снабжения растения питательными веществами, особенно азотом и водой. Растения, получающие достаточное количество этих веществ, богаты ауксином.

ИУК образуется в очень малых количествах. Так, из 10 000 верхушек coleoptилей овса можно получить лишь 1 мкг ИУК. Количество ИУК в растениях колеблется от 1 до 100 мг/кг сырой массы.



У высших растений ИУК синтезируется, прежде всего, в верхушечной меристеме и в прилегающих к ней молодых листочках, в растущих зародышах, семязачках и семядолях. Меристемы верхушек корней образуют мало ауксина, а запасующие ткани семян и пыльца богаты ею. ИУК синтезируется также у бактерий и грибов. Из мест синтеза ИУК передвигается в другие ткани и органы. Движение ауксина в стебле и корне *полярно*, т. е. он передвигается быстрее в одном направлении, чем в другом. Из верхушки стебля ИУК передвигается по ситовидным трубкам вниз в побеги, листья и почки, а из меристемы корня — вверх. Скорость его движения 1 см/ч. Латеральное передвижение ауксина происходит в верхушках стеблей, корней, coleoptилей по паренхимным клеткам в ответ на действие силы тяжести, одностороннее освещение. Только в необычных условиях, например при погружении конца черенка в раствор ИУК, ауксин транспортируется по сосудам. Транспорт ИУК происходит как пассивно, так и активно, против градиента концентрации. Он нарушается при недостатке кислорода, торможении дыхания. После окончания реакции гормон должен быть разрушен или инактивирован. В растении имеется специальный фермент *ИУК-оксидаза*, окисляющая гормон с образованием метилен-окси-индола. В результате содержание ИУК в тканях непостоянно. Оно изменяется в зависимости от скорости ее синтеза и разрушения. В корнях активность ИУК-оксидазы высокая, в стебле — низкая, поэтому в стебле высокое содержание гормона. Фермент активируется на свету, в результате освещение уменьшает концентрацию ауксина. Возможно, что это одна из причин торможения роста растений днем, замеченного еще Ю. Саксом. По мере старения органа или всего организма активность ИУК-оксидазы увеличивается, поэтому в стареющем органе гормона мало. Кроме того, ИУК может переходить в

*неактивное состояние*, образуя комплексы с сахарами, аминокислотами и другими веществами. Такие комплексы могут распадаться, и тогда активность гормона быстро восстанавливается. С помощью комплексов в органе образуется запас гормона. ИУК может разрушаться под влиянием ультрафиолетовых лучей (280 нм).

**Физиологическое действие.** Индолилуксусная кислота стимулирует растяжение клеток. Под ее влиянием происходит вытягивание стеблей и колеоптилей — это наиболее известный тип стимуляции. Однако ИУК влияет и на другие *фазы роста клетки*. Если пасту с гормоном нанести на покоящуюся луковицу, то уже через несколько дней можно увидеть под микроскопом в чешуе митозы во многих клетках. Ауксин стимулирует синтез ДНК, РНК, белка, образование микротрубочек и митотического веретена, участвует в дифференцировке сосудов в верхушке стебля и способствует образованию проводящей ткани при возобновлении роста весной. Обработка ауксином повышает содержание целлюлозы и гемицеллюлозы, например в стеблях гороха. Ускоряя деление клеток, ауксин стимулирует образование придаточных корней у черенков и листьев, а также боковых корней, возникающих из клеток перикарпа главного корня, но тормозит образование клубней. Пыльца, попадающая на рыльце цветка при опылении, вызывает синтез ауксина в завязи, под влиянием которого начинает быстро расти околоплодник. Рост околоплодника стимулирует и ауксин, вырабатываемый семенами, развивающимися после оплодотворения. ИУК влияет на *поступление* в клетки воды. При погружении молодых тканей в очень слабые растворы гормона (0,001—0,01 %) вода поступает в них в 2—3 раза быстрее, чем при их погружении в чистую воду. Вызванное ауксином увеличение поступления воды приводит к быстрому растяжению клетки, уменьшению *вязкости* цитоплазмы и изменению скорости ее движения, что влияет на скорость химических реакций. Гормон влияет на *энергетический обмен*. У растений, получавших экзогенную ИУК, почти в 2 раза увеличивается интенсивность фотосинтеза. Под влиянием ауксина в клетке активируются дыхательные ферменты, в частности аскорбиноксидаза, что приводит к повышению интенсивности дыхания. Кроме того, под влиянием гормона увеличивается количество АТФ в клетке, так как ауксин усиливает сопряжение окисления и фосфорилирования. В присутствии ауксина увеличивается активность не только дыхательных, но и *гидролитических ферментов* (карбогидраз, пептидаз, эстераз), что приводит к превращению запасных веществ семени в водорастворимые и легко транспортируемые вещества, поступающие в зародыш. Результатом этого, в частности, является увеличение количества дыхательного субстрата (глюкозы и других веществ), что также усиливает дыхание зародыша и его рост, поэтому ИУК стимулирует прорастание семян. Под влиянием ауксина активируются кальциевые каналы, находящиеся на плазмалемме, что способствует транспорту воды и питательных веществ к месту действия гормона. В этом заключается *аттрагирующее действие* ИУК: клетки и ткани, обогащенные ауксином, становятся как бы центрами притяжения этих веществ. Это приводит к усиленному росту органов. Таким образом, ауксины определяют *направление*

*транспорта веществ* в растении. Регулируя распределение и транспорт веществ, ауксины определяют *полярность* растения. Разными авторами показано, что у обработанных ауксином черенков можно вызвать образование корней на морфологически верхнем конце. Следовательно, ауксины способствуют преодолению полярности. Асимметричное распределение ИУК вызывает неравномерный рост стеблей, корней, результатом которого являются *движения органов* растения. ИУК обеспечивает взаимодействие между разными органами — *корреляции*. Например, ауксин из верхушки стебля перемещается вниз и подавляет рост пазушных почек (апикальное доминирование). Чем ближе расположены почки к верхушке, тем сильнее ингибирование. С удалением верхушки ток ауксина из нее прекращается и побег начинает ветвиться.

- Уменьшение синтеза ИУК в клетках листьев, цветков и плодов приводит к образованию отделительного слоя в черешке листа или в цветоножке и к о влияют на [ростклетки](#) в фазах растяжения
- стимулируют рост клеток [камбия](#)
- обуславливают взаимодействие отдельных [органов](#)
- регулируют [коррелятивный рост](#)
- перемещается со скоростью 10 мм в час
- уменьшение концентрации ауксина в растении приводит к увяданию листьев
- дифференцирует клетки
- помогает при росте придаточных корней
- падению этих органов

Механизм действия ауксинов:

Несмотря на множественность эффектов ИУК, первичные реакции, которые этот гормон вызывает при взаимодействии с клетками- мишенями, практически во всех случаях одинаковы и начинаются со связывания ауксина с рецептором. Последующий ответ зависит от двух факторов: от специализации клетки, определяемой набором генов, которые экспрессируются в момент воздействия гормона, и, во-вторых, от концентрации других сигнальных молекул. Одни клетки в ответ на ауксин начнут расти растяжением, другие станут дифференцироваться и формировать сосуды, третья делиться и образовывать примордии боковых корней.

Рецептором ИУК является полипептид с молекулярной массой 22 кДа, локализованный на эндоплазматическом ретикулуме и формирующий димер. Часто, особенно в англоязычной литературе, этот рецептор называют- ауксиносвязывающим белком 1 или АВР-1. Дальнейшая передача и усиление сигнала, рецептируемого АВР-1, осуществляется с помощью таких вторичных посредников, как ионы Са, MAP-киназный каскад, G-белки, система инозитолтрифосфаной сигнализации. Конечным пунктом ауксинового сигнала является ген. Установлено, что ИУК может оказывать влияние на экспрессию ряда генов уже через 2-3 мин. Такая высокая скорость активации генов возможна только в том случае, когда имеются соответствующие

транскрипционные факторы. Гены, экспрессия которых стимулируется предсуществующими факторами транскрипции, называют -генами первичного ответа, или ранними генами. Такое определение подразумевает, что весь набор белков, необходимый для ИУК-индуцируемой экспрессии генов, присутствует в клетке в момент воздействия гормона.

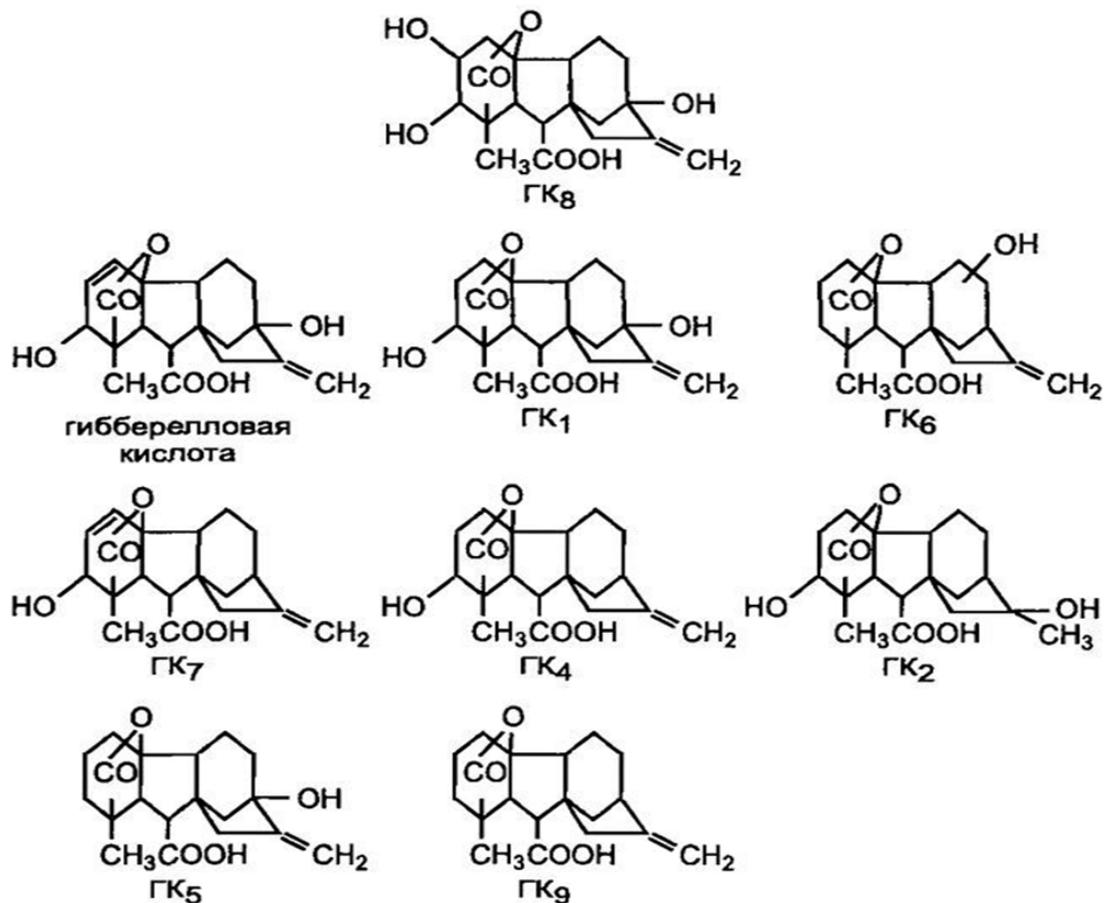
Гены первичного ответа на гормоны выполняют как минимум три функции:

- они кодируют белки, регулирующие транскрипцию генов вторичного ответа, необходимых для формирования длительных ответных реакций на гормон.
- ранние гены вовлекаются в процессы межклеточных взаимодействий (сигнализации).
- Обнаружена группа генов первичного ответа, которая связана с процессами адаптации к стрессовым воздействиям.

В промоторной зоне генов первичного ответа найдены специфические участки, называемые –ауксиноотвечающими элементами, которые обеспечивают ответную реакцию на ИУК. Специфичность к гормону зависит от консервативной последовательности нуклеотидов, которая определяет индуцибельность гена ауксином. В промоторной зоне гена GH3 например, идентифицирован консервативный ауксиноиндуцируемый элемент, состоящий из шести нуклеотидов (TGTCTC), который отвечает за чувствительность (специфичность) промотора к ауксину.

2.3. Гиббереллины — это большая группа соединений, открытие которых связано с изучением заболевания риса. Было замечено, что у некоторых растений стебель начинал очень быстро расти, и такие растения погибали. Отсюда и название болезни «баканаэ» — бешеные побеги. В 1926 г. Е. Куросава (Япония) доказал, что эту болезнь вызывает аскомицет *Gibberellafujikuroi*, поражающий проростки. Когда через 12 лет выделили вещество, накапливающееся в больных растениях и вызывающее быстрый рост побегов, его назвали *гиббереллином* (ГК<sub>3</sub>). В 1958 г. гиббереллины были обнаружены и у высших растений. Сейчас известно 110 гиббереллинов, причем более 20 из них — естественные гормоны высших растений, а остальные встречаются только у грибов. Чтобы различать их, им присвоили определенные номера: ГК<sub>1</sub>, ГК<sub>2</sub>, ГК<sub>3</sub> и т. д. Наиболее распространен гиббереллин ГК<sub>3</sub> — гибберелловая кислота Q9H22O6 (рис. 7.11). Однако некоторые авторы считают, что он скорее является грибным токсином, чем эндогенным гормоном высших растений. Остальные гиббереллины отличаются от гибберелловой кислоты в основном структурой боковых

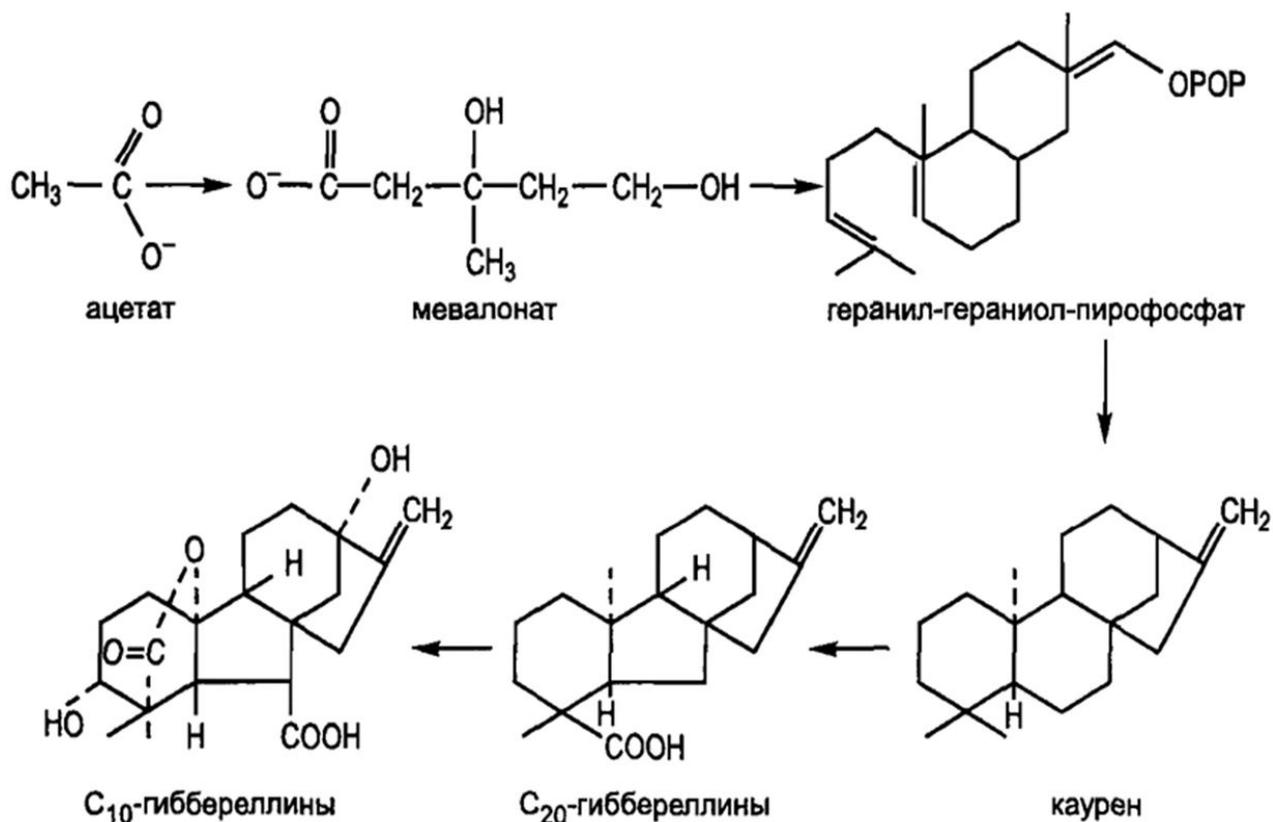
цепочек.



По химической природе гиббереллины — это тетрациклические дитерпеноиды, состоящие из четырех остатков изопрена.

2.4. Синтез гиббереллина происходит одинаково у высших растений и грибов путем превращения *мевалоновой кислоты* в геранил-гераниол и через каурен в гибберелловую кислоту (рис. 7.12). Мевалоновая кислота является предшественником и других гормонов. Как вещества гормональной природы гиббереллины синтезируются в очень

малых количествах.



Хотя основное место синтеза гиббереллинов — *молодые листья*, а в клетке, по-видимому, — *пластиды*, они обнаружены во всех частях растения: побегах, корнях, листьях, бутонах, пестиках, тычинках, семенах.

Транспорт гиббереллинов в растении не является полярным. Гиббереллины свободно передвигаются из листьев вверх и вниз. Главный путь оттока гиббереллинов из листьев — ситовидные трубки, причем скорость оттока равна скорости передвижения продуктов фотосинтеза. Радиальный транспорт происходит по паренхимным клеткам со скоростью — 5—20 мм/ч. По сосудам вместе с пасоккой гиббереллины транспортируются в связанной форме — гиббереллин-гликозиды. В прорастающем семени гиббереллины передвигаются из щитка в клетки алейронового слоя.

Инактивация гиббереллинов происходит в результате их превращения в гиббереллин-гликозиды и сложные эфиры, которые образуются, например, при созревании семян. При прорастании семян эти эфиры гидролизуются с образованием свободных гиббереллинов. Гиббереллины разрушаются с помощью ферментов, образующиеся при этом продукты неизвестны.

**Физиологическое действие гиббереллинов.** Наиболее типичное действие гиббереллинов — это стимуляция роста стебля у карликовых сортов гороха, кукурузы и у розеточных растений. После обработки гормоном такие растения достигают высоты нормальных сортов. У злаков после обработки гиббереллином вытягиваются как стебли, так и листья; у широколиственных растений резко усиливается рост стеблей; растение капусты может достичь двухметровой высоты, а кустовая форма фасоли превращается во вьющуюся. Рост стеблей вызван только *растяжением* клеток. Гиббереллин действует и

наэмбриональную фазу роста клетки, а также стимулирует рост столонов и задерживает образование клубней.

Гиббереллины ингибируют образование и рост корней, но стимулируют разрастание завязей, что приводит к образованию *парте-нокарпических плодов*. *Партенокарпия* представляет собой процесс, при котором околоплодник начинает расти, хотя оплодотворения не произошло; семена при этом не образуются. Ауксин тоже вызывает образование партенокарпических плодов у некоторых растений. Например, гиббереллин способен вызвать партенокарпию у косточковых, которые не чувствительны в данном случае к ауксину. Под влиянием гиббереллинов у растений с разнополыми цветками увеличивается количество тычиночных цветков.

Обработка этим гормоном может нарушить состояние покоя. Перед выходом из состояния покоя гиббереллины накапливаются в семенах, луковицах, почках, клубнях. Они активизируют гидролитические ферменты (например,  $\alpha$ -амилазу) и их синтез в зерновках злаков, что вызывает более быстрые превращения запасных веществ и прорастание семян. Гиббереллины ускоряют прорастание свежесобранных клубней картофеля. Нанесение экзогенного гиббереллина индуцирует формирование ювенильных листьев у плюща.

Гиббереллины усиливают нециклическое фотосинтетическое фосфорилирование, стимулируют работу нижнего концевое двигателя водного тока, что подтверждается увеличением количества выделяемой пасоки у растений, обработанных гиббереллинами. Образно гиббереллины можно назвать «*гормонами благополучия зеленого листа*». Гиббереллины вырабатываются в основном в фотосинтезирующих листьях, но могут синтезироваться и в корнях. Действуют гиббереллины прежде всего на *интеркалярные меристемы*, расположенные в непосредственной близости от узлов, к которым прикреплены листья. Это можно наблюдать при обработке гиббереллинами злаков: растения сильно вытягиваются, механическая прочность соломины понижается, стебель полегает. В настоящее время известно около 110 гиббереллинов, многие из которых не обладают физиологической активностью в растениях. В связи с их большим количеством, гиббереллины стали обозначать символом – ГА.

Гиббереллины представляют собой тетрациклические дитерпеновые кислоты и по количеству углеродных атомов в молекуле разделяются на две группы:

1. C<sub>20</sub> – гиббереллины, содержат 20 углеродных атомов;
2. C<sub>19</sub> – вторая половина гиббереллинов, утрачивает один атом.

Наиболее характерный эффект, который гиббереллины вызывают в растениях, – это удлинение их стебля; а также :

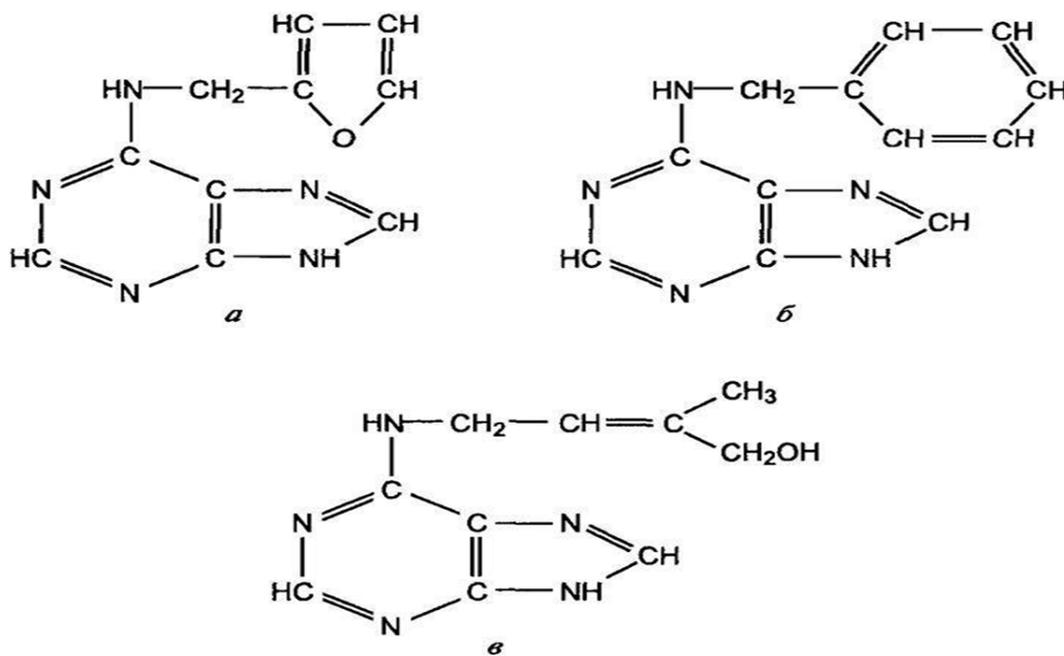
- Увеличивают количество междоузлий
- Индуцируют цветение и образование бессемянных ягод

- Регулируют пол растений, активизируют завязывание и развитие плодов
- Стимулируют прорастание семян.

Механизм действия гиббереллинов: Основным объектом в физиологических и молекулярно-генетических исследованиях механизма действия гиббереллинов служит изолированный алейроновый слой клеток эндосперма злаков. Главной моделью, которую используют для выяснения молекулярного действия гиббереллинов, является процесс синтеза и секреции алейроновым слоем L-амилазы фермента, расщепляющего крахмал. ГК стимулирует синтез и секрецию только L-амилазы. Другие гидролазы синтезируются в алейроновом слое независимо от гиббереллина. Гиббереллины контролируют только процесс их секреции клетками алейронового слоя в крахмалистый эндосперм. Получены убедительные доказательства того, что именно ГК обеспечивает регуляцию экспрессии гена L-амилазы. В промоторной зоне гена L-амилазы ряда злаков выделена высококонсервативная последовательность из 200-300 пар нуклеотидов, которая необходима для регулирования экспрессии гена ГК и которая обеспечивает специфичность именно к этому фитогормону. Этот участок называют *GARC – гиббереллинрегулируемым комплексом*. В этот комплекс входят три специфические нуклеотидные последовательности (боксы), необходимые для гиббереллинового ответа – пиримидиновый бокс, ТААСААА- и ТАТССАС – последовательности. За чувствительность гена L-амилазы и ГК отвечает ТААСААА – бокс, который получил название *GARE – гиббереллиноотвечающий элемент*. Он самостоятельно может обеспечивать чувствительность гена L – амилазы к ГК. Два других бокса – пиримидиновый и ТАТССАС – также необходимы для полноценного ответа на гиббереллин. Эти три бокса, объединенные в GARC (гиббереллинрегулируемый комплекс), и является мишенью соответствующих факторов транскрипции, образующихся в ответ на гиббереллин. Установлено, что одним из ранних генов, активируемых гиббереллинами, является ген –MYB, продуктами которого являются ДНК – связывающие белки, относящиеся к семейству MYB – белков, они являются транскрипционными факторами, регулирующие процессы роста и развития. Наиболее эффективным способом выявления возможных рецепторов ГК и механизма передачи гиббереллинового сигнала является изучение мутантов, у которых повреждена система ответных реакций на обработку этим гормоном. Получен ряд карликовых мутантов например на кукурузе (d8), на арабидопсисе (GAI), которые нечувствительны к обработке ГК. Когда ген GAI был клонирован, оказалось, что его продуктом является фактор транскрипции, который в отсутствие гормона функционирует как репрессор на пути трансдукции гиббереллинового сигнала. ГК снимает эту репрессию. Еще одним важным элементом проведения гиббереллинового сигнала являются ионы  $Ca^{2+}$ . Через 1-4 ч. после обработки ГК концентрация ионов Са в цитоплазме клеток алейронового слоя возрастает. Полагают, что ионы Са и кальций связывающий белок кальмодулин участвуют в гиббереллиноиндуцируемой секреции L – амилазы и других гидролаз.

Цитокинины открыты в 1955 г. Ф. Скугом (США) в результате интенсивной работы с культурой изолированных клеток. Оказалось, что если клетки выращивают на питательной среде, содержащей ауксин и кокосовое молоко (жидкий эндосперм), то они быстро делятся. Вещество, стимулирующее деление клеток, было обнаружено в автоклавированных препаратах ДНК, выделенных из спермы сельди; его назвали *кинетином*. Кинетин не был обнаружен у растений. Однако было установлено, что вещества со сходной физиологической активностью (зеатин, зеатинрибозид) широко распространены среди растений. Эти вещества получили название *цитокининов*.

2.5. Цитокинины обнаружены в самых различных растительных тканях. Особенно много их в верхушках корней, пасоке, созревающих плодах, например томатов, бананов, яблонь, слив, в опухолевых тканях и в прорастающих семенах, в клубнях картофеля. Они найдены у некоторых морских и пресноводных водорослей, бактерий. Некоторые цитокинины присутствуют в клетках животных. С возрастом концентрация цитокининов в листьях



Цитокинины:  
а — кинетин; б — 6-бензиламинопурин (БАП); в — зеатин

падает

фермента *цитокининоксидазы*. Цитокининоксидаза — это медьзависимый флавопротеид. Он обнаружен уже у большого числа видов растений. Фермент активируется при резком повышении концентрации эндогенного или экзогенного цитокинина. Цитокининоксидаза активна только в присутствии кислорода.

**Физиологическая роль.** Главные функции цитокининов — *стимуляция клеточного деления и дифференцировки*, а также *задержка процессов старения*. Цитокинины стимулируют деление клеток, усиливая синтез белка и нуклеиновых кислот, активируют рост клеток листьев у двудольных растений, образование клубней. Они нарушают апикальное доминирование, вызывая заложение и рост пазушных почек, стимулируют растяжение клеток у изолированных листьев и семядолей, отрезков стеблей или колеоптилей.

Цитокинины обладают огромной *аттрагирующей способностью*, т. е. притягивают ассимиляты (аминокислоты, углеводы) и регуляторные вещества к клеткам и тканям, содержащим большое количество этого гормона. Это было доказано в следующем опыте. На левую нижнюю часть листа табака нанесли раствор  $^{14}\text{C}$ -глюкозы, на правую верхнюю часть — раствор кинетина. Скоро радиоактивная метка была обнаружена в правой верхней части листа, следовательно, сюда поступила глюкоза.

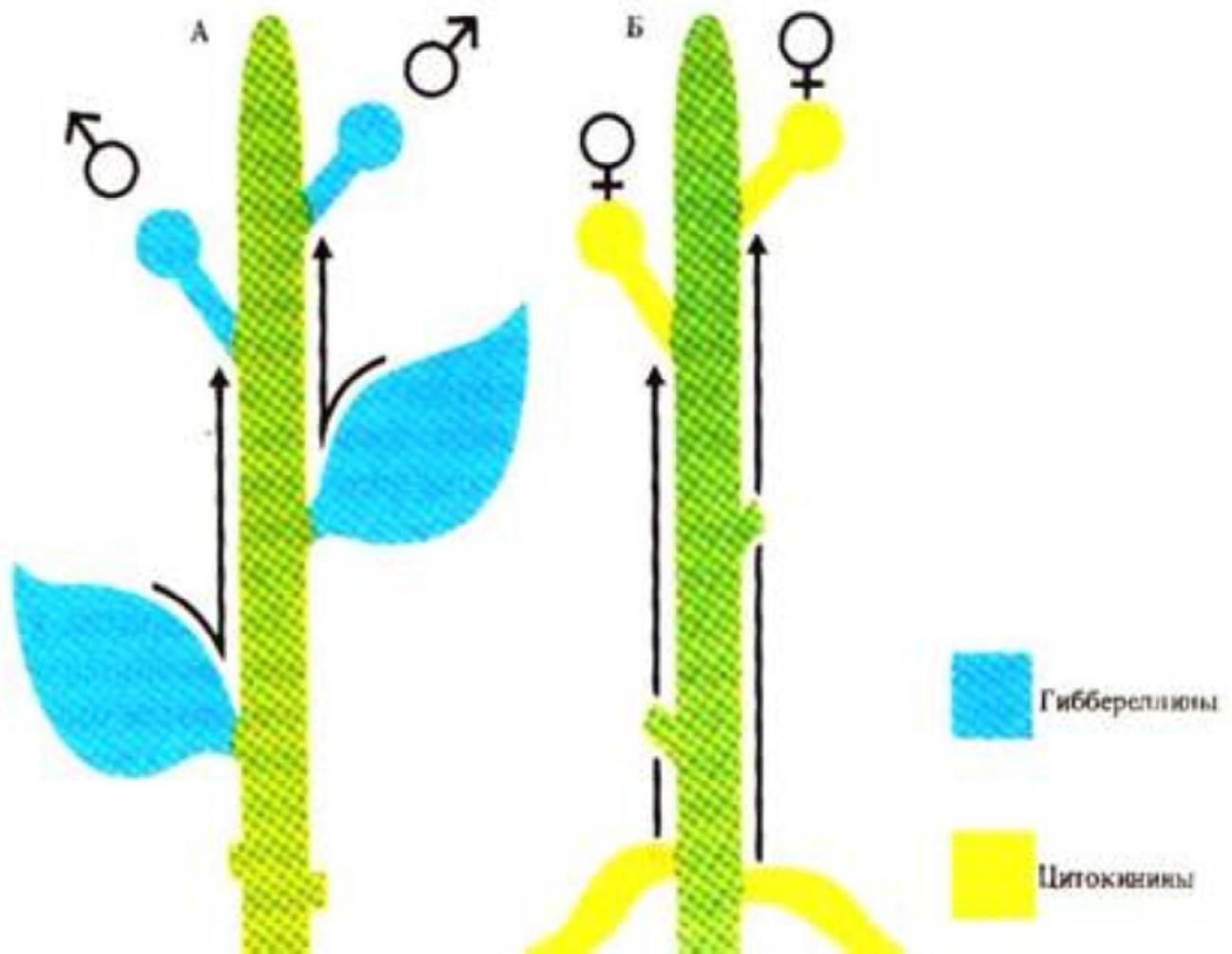
Эти гормоны задерживают старение листьев, что легче всего можно увидеть в опытах с изолированными листьями. Когда отрезанный лист ставят в воду, старение наступает быстро: хлорофилл разрушается, лист желтеет, в нем усиливается распад белка, РНК. Однако старение листа задерживается, если на черешке образуются придаточные корни, синтезирующие цитокинины. Задержка старения связана еще и с тем, что обработка листа, например кинетином, вызывает образование новых тилакоидов гран и стромы в хлоропластах, разрушившихся при старении, усиливает синтез хлорофилла. Цитокинины стимулируют синтез и других пигментов, например бетацианина у щиряцы. Недавно открытые японскими исследователями Какимото и Такеи у арабидопсиса гены биосинтеза цитокининов были использованы для получения трансгенных растений кормовых злаков, в частности плевела и петунии. У этих растений листья оставались зелеными на 1—2 недели дольше, чем в контроле.

У растений, имеющих однополые цветки, обработка экзогенным цитокинином (6-БАП) вызывает образование большого количества *пестичных* цветков (97 %). Подобно ауксинам и гиббереллинам цитокинины *нарушают покой*, например свежесобранных клубней картофеля, активируют прорастание семян.

Цитокинины активируют открывание устьиц, а также работу *нижнего концевоего двигателя водного тока*, что было установлено по увеличению количества пасоки, выделяемой растениями, обработанными экзогенным гормоном.

Усиливают циклическое фотосинтетическое фосфорилирование.

В *культуре ткани*, которая растет на питательной среде, содержащей все необходимые органические и минеральные вещества, в том числе экзогенный ауксин, цитокинины стимулируют деления клеток, вызывают образование лигнифицированных клеток. Влияние цитокининов на дифференцировку зависит от соотношения их концентрации с концентрацией ИУК и гиббереллина.



Цитокинины получили свое название из-за своей способности стимулировать цитокинез (клеточное деление). Первый природный цитокинин – заетин – был выделен в 1963 году Д.Летамом и его сотрудниками из незрелых зерновок кукурузы. Цитокинины в присутствии ауксинов-

- индуцируют деление клеток
- активируют рост растяжением у семядолей двудольных растений
- при повышенной концентрации вызывают образование побегов в культуре каллусной ткани.

Обработка цитокининами предотвращает распад хлорофилла и клеточных органелл у изолированных листьев, задерживает процессы старения, способствует образованию и функционированию апикальных меристем и развитию цветков, снимает эффект апикального доминирования. Цитокинины обладают аттрагирующим (притягивающим эффектом), регулируют выход семян некоторых растений из состояния физиологического покоя и их прорастание. Несмотря на то, что цитокинины способны влиять на многие процессы в растении, наиболее существенным для роста и развития является тот факт, что эта группа фитогормонов вместе с ауксинами контролирует

процессы деления клеток. Установлено, что цитокинины стимулируют репликацию ДНК и активируют деление клеток, регулируя переходы : из фаз  $G_1$  в  $S$  и из  $G_2$  в фазу митоза.

Механизм действия циклокининов: Хорошим инструментом для анализа молекулярных процессов, контролируемых фитогормонами, являются мутации в генах, продукты которых необходимы для их синтеза, метаболизма или механизма действия. Описано более 40 генов, экспрессия которых контролируется цитокининами. Часть из них относится к генам первичного ответа, другая экспрессируется позже. Различают два основных типа цитокининовых мутаций:

1. Мутанты с низким содержанием гормона и соответственно с ослабленной функцией, за которую он отвечает. Обработка цитокининами этих мутантов может восстановить нормальный фенотип растения. Такие мутации связаны с нарушениями в генетическом контроле процессов синтеза цитокининов, а также их распада и инактивации.
2. У мутантов второго типа нарушены процессы рецепции и передачи гормонального сигнала, поэтому обработка экзогенным гормоном не оказывает на них влияния.

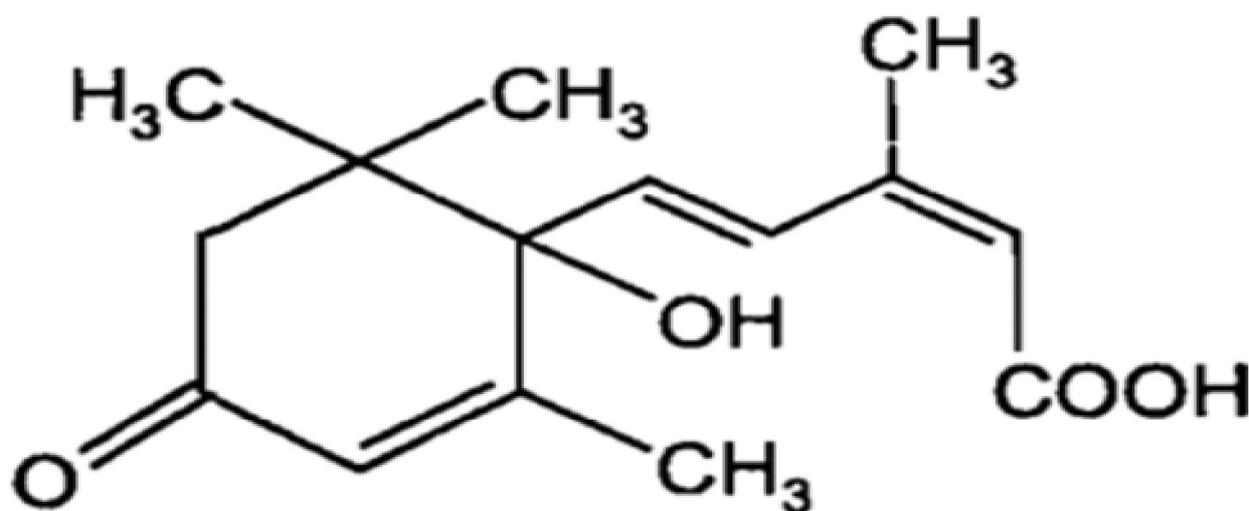
Группа японских исследователей получила мутант арабидопсиса (*cre1*), который не реагировал на цитокинины. Оказалось, что расположенный во второй хромосоме мутантный ген *CRE 1* кодирует рецептор цитокининов – двухкомпонентную гистидиновую киназу. Этот белок – рецептор локализован в плазмалемме и имеет гистидинкиназный домен и домен связывания с гормоном. Взаимодействие цитокининов с рецептором инициирует гистидинкиназную активность *CRE 1*. Далее гормональный сигнал передается путем последовательного фосфорилирования продуктов генов *YPD 1*, а затем *SSK 1*. Предполагается, что последний *SSR 1* белок функционирует как репрессор, который в отсутствие цитокининов подавляет процессы, регулируемые этим гормоном. Повышение концентрации цитокининов и фосфорилирование *SSK 1*, снимают эту репрессию. Вскоре было выявлено еще два гена: *АНК2* и *АНК3*, которые кодируют гистидинкиназы – рецепторы цитокининов. То есть у арабидопсиса функции рецепторов цитокининов выполняют, как минимум, три белка – *CRE1* (*АНК4*), *АНК2*, *АНК3*

#### 2.6. Естественные ингибиторы влияющие на рост

**Абсцизовая кислота** была открыта в 1963 г. в результате двух независимых исследований. Одна группа ученых во главе с Эдди-коттом (США) изучала соединения, которые усиливают опадение (англ. *abscission*) листьев, а другая под руководством Уоринга (Англия) — покой древесных растений. В результате обоих исследований было получено вещество, индуцирующее листопад и переход к покою. Его назвали абсцизовой кислотой, или сокращенно АБК (рис. 7.14). Абсцизовая кислота обнаружена у покрытосеменных, а также у некоторых голосеменных, папоротнико- и моховидных. Ее нет у водорослей.

АБК содержится в корнях, стеблях, почках, листьях, плодах, во флоэмном и ксилемном соке; в нектаре, но особенно много ее в покоящихся почках, семенах, клубнях. У многих растений установлена количественная связь между концентрацией АБК в семенах или плодах и покоем семян. Большинство тканей содержит АБК от 20 до 100 мг/г сырой массы, но в мякоти плодов авокадо концентрация ее составляет 10, а в покоящихся почках дурнишника — 20 мкг/г сырой массы. Количество АБК быстро увеличивается во время засухи, в условиях засоления и при недостатке азота.

Абсцизовая кислота — соединение терпеноидной природы. Как и гиббереллины, она синтезируется из мевалоновой кислоты, а также из продуктов распада ксантофиллов. Основными органами ее синтеза являются стареющие листья. Она накапливается в хлоропластах, хотя



синтезируется в цитозоле. Абсцизовая кислота может синтезироваться и в других органах, например в корнях, плодах.

Транспортируется АБК по сосудам и ситовидным трубкам вверх и вниз во все органы. АБК, синтезируемая в корневом чехлике, передвигается ба-зипетально по проводящим тканям центрального цилиндра. Она может передвигаться и латерально по паренхимным клеткам под действием силы тяжести. Экзогенная АБК быстро проникает в ткани и свободно распространяется по растению во всех направлениях. Инактивация АБК происходит в результате ее превращения в фазеевую кислоту.

**Физиологическая роль.** АБК *тормозит все процессы роста*: задерживает растяжение и деление клеток у молодых проростков и в культуре ткани (антикининовое действие); ингибирует распускание почек (антигиббереллиновое действие); тормозит вызванный ИУК рост колеоптилей овса, прорастание этиолированных зародышей пшеницы, рост различных видов ряски; подавляет индуцированный гиббереллином синтез  $\alpha$ -амилазы в алейроновом слое ячменя. Накопление АБК *вызывает покой* у семян некоторых растений. Под влиянием короткого дня в листьях, например березы или клена, синтезируется больше АБК, которая транспортируется в почки и вызывает переход их в покой.

АБК играет роль *антитранспиранта*. Во время засухи уменьшение величины водного потенциала клеток листа вызывает значительное увеличение проницаемости мембран хлоропластов для запасенной в них АБК. Она диффундирует в цитозоль и по симпласту перемещается к замыкающим клеткам устьиц. Уменьшение количества АБК в хлоропластах вызывает новый синтез ее и транспорт к замыкающим клеткам. АБК продолжает поступать в замыкающие клетки до тех пор, пока водный потенциал остается низким. Накопление абсцизовой кислоты в замыкающих клетках приводит к немедленному закрыванию устьиц, особенно в условиях засухи, что уменьшает транспирацию. В этих условиях содержание АБК в среднем увеличивается на порядок со скоростью 0,15 мкг/г сырой массы в час. Под влиянием высоких концентраций АБК происходит перенос ионов калия из замыкающих в примыкающие клетки эпидермы. В результате в замыкающих клетках падает водный потенциал и устьичная щель закрывается. Освобождение АБК из хлоропластов клеток мезофилла останавливается, когда водный потенциал достигает нормы; уровень синтеза АБК тогда снижается.

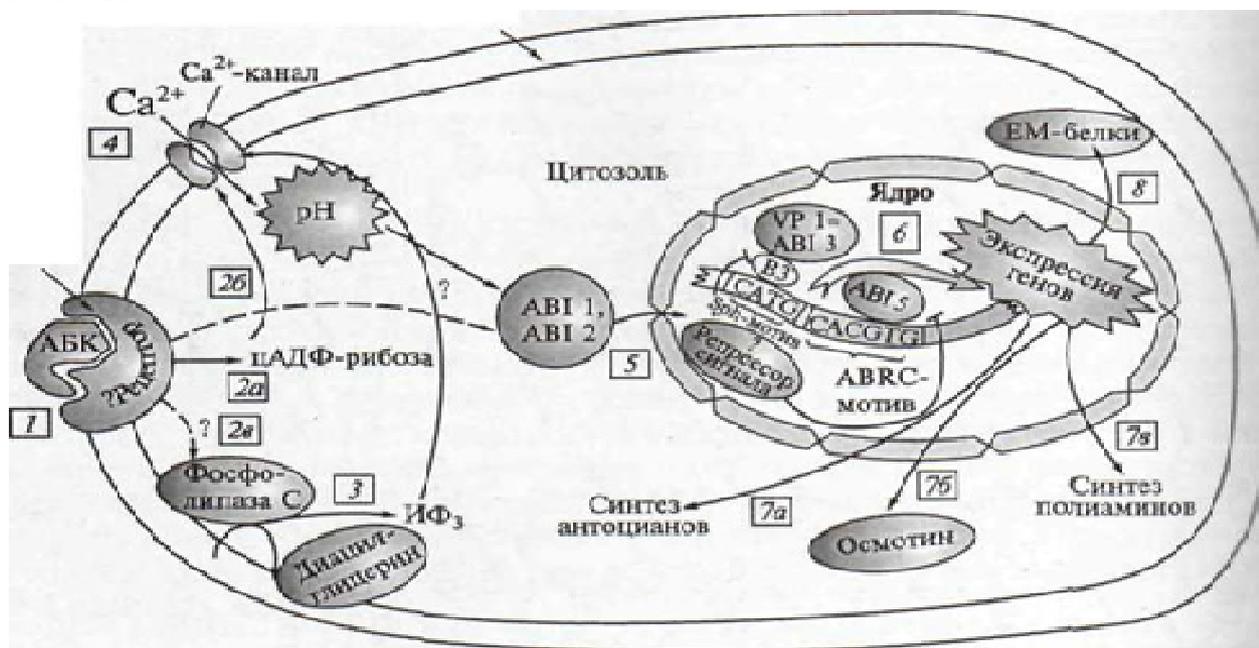
АБК также способствует запасанию гидратной воды в клетке, так как активирует синтез пролина, увеличивающего осмотическую способность белков в условиях засухи. Под влиянием высоких концентраций АБК увеличивается проницаемость клеток корня для воды. Следовательно, АБК улучшает поступление воды в корни и затрудняет расход воды листьями, что приводит к улучшению водного баланса в условиях засухи. С другой стороны, погружение корней в раствор АБК увеличивает в 2—4 раза скорость выделения пасоки. Другими словами, абсцизовая кислота уменьшает работу верхнего и стимулирует работу нижнего концевых двигателя водного тока. Закрывание устьиц под действием абсцизовой кислоты вызывает уменьшение интенсивности фотосинтеза в 2—4 раза. Кроме того, АБК разобщает окисление и фосфорилирование, т. е. является антагонистом гиббереллинов и цитокининов. Разобщение окисления и фосфорилирования приводит к уменьшению синтеза АТФ, а следовательно, к уменьшению интенсивности темновой фазы фотосинтеза, что и является в конечном счете причиной торможения ростовых процессов. Торможение роста может быть также следствием ингибирования синтеза РНК и уменьшения проницаемости мембран для веществ под влиянием АБК. От концентрации АБК зависит изгибание корней вниз у горизонтально расположенных растений (положительный геотропизм; см. гл. 7.4). Она участвует в клубнеобразовании, стимулирует опадение семядолей, листьев у хлопчатника, а также опадение цветков и зрелых плодов у винограда, маслин, цитрусовых и яблок (анти-ауксиновое действие). АБК стимулирует созревание молодых плодов, увеличивает устойчивость растений умеренного климата к морозам, например яблонь, люцерны, ясенелистного клена

Механизм действия Абсцизовой кислоты:

Вероятным рецептором АБК является белок, кодируемый геном RPK1. Этот ген начинает экспрессироваться в ответ на обработку АБК, а также под влиянием таких стрессовых воздействий как: засоление, водный дефицит, понижение температуры. Белки-рецепторы АБК еще недостаточно

охарактеризованы. Белок RPK 1 - является трансмембранным, связывается с АБК и содержит протеинкиназный цитоплазматический домен.

Известны некоторые компоненты системы трансдукции АБК -сигнала. Так, сразу после действия АБК в замыкающих клетках устьиц из НАД<sup>+</sup> синтезируется циклическая АДФ -рибоза, которая может активизировать Ca<sup>+</sup>-каналы



/ — взаимодействие АБК с мембранным рецептором; 2а, 2б, 2в — возможные пути передачи сигнала по системе вторичных мессенджеров; 3 — активизация фосфатидилинозитольной системы, ИФ — и инозитол три фосфат; 4 — открывание Ca<sup>+</sup>-каналов; 5 — белки-продукты генов АВ1 1 и АВ1 2 передают сигнал в ядро; 6 — взаимодействие транскрипционных факторов с промоторами и экспрессия АБК-зависимых генов; 7а, 7б, 7в — синтез веществ-протекторов, защищающих клетку от стресса; 8 — синтез запасных белков при переходящих в состояние покоя.

Ca<sup>+</sup> поступает в цитоплазму из внутриклеточных депо, цитозоль подщелачивается. Высокий рН активизирует протеинфосфатазы АВ1 1 и АВ1 2, дефосфорилирующие гипотетический белок-репрессор АБК-сигнала. Пока репрессор фосфорилирован, он не дает проявляться ответам на АБК. Потеря фосфата инактивирует репрессор, и клетка отвечает на АБК. Если протеинфосфатазы не активны, репрессор постоянно подавляет ответ на АБК, растение теряет чувствительность. Мутации по этим фосфатазам идентифицированы как нечувствительные к АБК, а соответствующие гены названы АВ1 1 и АВ1 2.

Предполагают, что в развитии ответа на АБК играют роль Ca<sup>+</sup>-волны, распространяющиеся с интервалом около 1—2 мин. В ответ на АБК у замыкающих клеток устьиц на плазмалемме открываются быстрые K<sup>+</sup>-каналы и медленные анионные каналы, через которые K<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup> и малат выходят из клетки. Осмотическое давление понижается, выходит вода и теряется тургор, устьичная щель закрывается. Закрывание устьиц — очень быстрый ответ на АБК, и геномная регуляция не успевает включиться.

Для активизации/инактивации генов в ядре важен белок AB1 3 у арабидопсис содержащий домены, характерные для активаторов транскрипции. Без AB1 3 или T 1 не экспрессируются *EM-гены*), не идет синтез антоцианов, не накапливаются запасные белки в семенах и т.д. В соответствующих промоторах найден достаточно консервативный мотив — АБК- регулируемый консенсус (ABRC). Впрочем, одного белка AB1 3 или UP I недостаточно для активации транскрипции через ABRC -мотив. Необходим довольно сложный транскрипционный комплекс, в который могут входить EMB -белки (димерные транскрипционные факторы типа «лейциновой застёжки»). Повреждение белков AB1 3 или UP 1 в результате мутации ведет к нарушению процессов формирования зрелого семени и преждевременному прорастанию.

2.7.Использование фитогормонов в сельском хозяйстве для управления роста и развития растений.

Начиная изучение движения растений, Ч. Дарвин не подозревал, какую пользу принесут его исследования. Он хотел только узнать, как растения регулируют рост и движения, и тем самым еще раз подтвердить единство растительных и животных организмов. Эта чисто теоретическая идея вызвала интерес к изучению фитогормонов, исследование которых привело к созданию синтетических стимуляторов и ингибиторов роста. Использование их в сельском хозяйстве помогает человеку управлять ростом растений и благодаря этому получать более высокие урожаи.

Для обработки растения экзогенными гормонами используют разные способы. Очень часто применяют *пасту*, приготовленную путем растирания небольшого количества гормона с ланолином. Ею смазывают, например, поверхность стебля или его срез. Применяют *водные растворы* гормона очень слабой концентрации: срезанные побеги растений помещают нижним концом на некоторое время (от 3 до 18—24 ч) в эти растворы или опрыскивают ими отдельные органы. Для успешного применения гормонов необходимо помнить: во-первых, экзогенные гормоны оказывают действие лишь тогда, когда в растении недостает эндогенных гормонов. В некоторых случаях условия внешней среды неблагоприятны для синтеза гормонов в тканях, тогда их дефицит можно компенсировать экзогенными гормонами. Если в клетках растения много эндогенных ауксинов, то обработка экзогенным гормоном может не дать результата или, наоборот, привести к обратному действию. Во-вторых, клетки должны быть *компетентны* к гормонам. Восприимчивость связана с общим состоянием клетки. На одной фазе роста клетка может быть восприимчива к введению данного гормона, а на другой — нет. Компетентность клетки определяется наличием в ней соответствующих рецепторов. Скорость роста наследственно детерминирована. В зависимости от наследственности образуется определенное количество гормона. Если подействовать ауксинами в период интенсивного роста, обработка даст результат; если обработать растение в период медленного роста, положительного результата не будет. Практическое применение ауксина и его синтетических аналогов. *Метод искусственного укоренения черенков*. Ауксины используют при вегетативном размножении трудноукореняемых видов деревьев. У таких деревьев черенки содержат мало эндогенных ауксинов, поэтому погружение черенков на 3—24 ч в

водный раствор ИУК (50—200 мг/л) ускоряет корнеобразование. Для этой цели используют также ИМК (20—100 мг/л), 2,4-Д (3—5 мг/л); при использовании ИУК укореняются даже листья. Исходя из закона количества раздражения, можно или увеличить концентрацию раствора, сокращая время обработки, или наоборот. В большинстве случаев лучше удлинить время обработки, уменьшая концентрацию гормона. Метод искусственного укоренения имеет огромное значение в мировой практике: созданы современные высокодоходные плантации деревьев кофе, какао, гевеи, цитрусовых.

*Борьба с сорняками.* Все синтетические аналоги ауксина сильно-действующие. При использовании их в более высоких концентрациях (например, 0,1 %) они вызывают повреждения и даже гибель растений. Причем разные растения обладают различной чувствительностью к действию этих веществ. В частности, злаки почти не страдают при опрыскивании их растворами такой концентрации, которая убивает двудольные растения, на чем и основано их применение для борьбы с сорняками. С этой целью часто используют 2,4-Д. Под его влиянием у двудольных растений нарушается гео- и фототропизм: вертикальные стебли наклоняются, растение не поворачивается к свету, появляются гипонастии и эпинастии, изменяется соотношение процессов распада и синтеза веществ (в листьях и стеблях накапливаются сахара, а синтез азотистых веществ подавляется).

*Предупреждение преждевременного опадания плодов.* При большом количестве завязавшихся плодов часть их опадает до созревания. При созревании плодов в них уменьшается содержание ауксина, что является причиной образования отделительного слоя в плодоножке. Обработка деревьев НУК (α-нафтилуксусной кислотой, 10 мг/л) за две недели до уборки предупреждает обеднение плодов ауксинами, вызывает дополнительный приток к ним питательных веществ и препятствует образованию отделительного слоя.

*Дефолиация растений.* Уменьшение количества ауксина приводит к более быстрому старению листьев и образованию в черешках отделительного слоя. Обработка растений перхлоратом магния  $Mg(ClO_3)_2 \cdot 6H_2O$  снижает содержание ауксинов в листьях, поэтому последние быстрее желтеют и опадают. В результате на растениях, например хлопчатника, остаются одни коробочки, что облегчает машинную уборку хлопка.

*Получение партенокарпических плодов.* Опрыскивая ауксином цветки, получают партенокарпические плоды, которые не содержат семян, растут быстрее, содержат больше сахаров, но подвержены заболеваниям. В этом случае экзогенный гормон заменяет ауксин, вырабатываемый пылью и развивающимися семенами.

*Регуляция плодоношения.* У томатов первое соцветие обычно дает мелкие плоды. Если его опрыскать раствором ауксина, развиваются хорошие крупные плоды, что дает прибавку урожая. В этом случае обработка ауксином заменяет влияние эндогенного ауксина семян. Ван-Обьерник разработал методику сокращения времени цветения и плодоношения ананаса. Если в розетку листьев

вливать 50 мл раствора НУК, то цветение и плодоношение ускоряется на несколько месяцев.

**Защита от весенних заморозков.** В некоторых районах плодовые деревья, особенно абрикосы, часто страдают от весенних заморозков. Если в конце лета деревья опрыскать раствором ИУК, то рост почек и распускание цветков задержится и начнется, когда установятся стабильные положительные температуры.

**Увеличение периода покоя клубней**♦ Один и тот же препарат в зависимости от концентрации может удлинить или прервать покой. Если клубни картофеля обработать метиловым эфиром НУК, то они в течение двух лет не прорастают и сохраняют свои пищевые качества. После такой обработки клубни слабо дышат, следовательно, и запасные вещества расходуются медленно, поэтому почки не могут начать расти.

**Практическое применение гиббереллинов.** При обработке гибберелловой кислотой волокнистых культур резко возрастает урожай и качество волокна, так как длина стеблей, например у конопли, может достигнуть 6 м.

С помощью гиббереллинов можно прервать покой клубней картофеля и семян некоторых растений. Обработка гиббереллином может заменить стратификацию у тех семян, которые в ней нуждаются.

Опрыскивание гибберелловой кислотой цветков винограда (50 мг/л) позволяет получать бессемянные, более сладкие плоды.

Свойство гиббереллинов активизировать гидролитические ферменты используется в пивоваренной промышленности при получении солода. Обработка гиббереллином наклюнувшихся семян ячменя улучшает качество солода.

Обработка плодов апельсинов гиббереллинами предотвращает старение кожуры, удлиняет сроки сбора урожая, а следовательно, увеличивает период продажи плодов.

**Практическое использование цитокининов.** Подобно ауксинам и гиббереллинам цитокинины нарушают период покоя. Например, обработка ими способствует нарушению послеуборочного покоя клубней картофеля. Цитокинины активизируют прорастание семян.

Цитокинины вызывают рост пазушных почек, заторможенных ауксинами, т. е. возможно их применение для нарушения апикального доминирования.

Используя кинетин, можно регулировать рост и образование органов в культуре изолированных тканей. Это приобретает все большее значение, поскольку таким путем удастся получить большое количество тканей, содержащих лекарственные вещества, а также чистые линии в селекции.

**Практическое использование абсцизовой кислоты.** Благодаря способности вызывать закрытие устьиц, АБК используют как анти-транспират при пересадке деревьев и кустарников и для увеличения устойчивости к засухе. Кроме того, обработка АБК вызывает увеличение образования клубней у топинамбура и георгин.

**Практическое использование этилена.** Этилен используют для ускорения созревания плодов: закончившие рост плоды помещают в специальные камеры, куда периодически подается этилен.

Все гормоны широко используются для получения растений из изолированных клеток или протопластов, а также при клональном микроразмножении. Итак, в растительном организме есть *система* гормонов, регулирующая рост. Ауксины, гиббереллины, цитокинины, АБК, этилен, brassinosteroids — компоненты этой системы. Рост *многоклеточного* организма невозможен без гормонов. Без них эволюция должна была бы остановиться на уровне колонии клеток, на уровне каллуса. Гормональная система — необходимое условие жизни многоклеточного организма. Нормальный рост и формирование всех органов возможны только при сбалансированном действии соединений стимулирующих и ингибирующих эти процессы.

## 2.8. Синтетические вещества управляющие ростом.

Регуляторами роста растений являются как природные вещества, так и синтетические препараты, применяемые при обработке сельскохозяйственных культур. После открытия первого гормона — ауксина — большое внимание уделяли изучению связи между его химической структурой и физиологической активностью. Это позволило синтезировать искусственные аналоги ИУК: *индолилмасляную кислоту* (ИМК), *дихлорфе-ноксиуксусную кислоту* (2,4-Д), *нафтилуксусную кислоту* (НУК) и др. Некоторые синтетические соединения имеют большую физиологическую активность, чем природный ауксин. К синтетическим ингибиторам, используемым для обработки растений, относятся уничтожающие сорняки *гербициды*, задерживающие передвижение ИУК по растению *антиауксины* (триодбен-зойная кислота, дихлоранизол, нафтилметилпропионовая кислота); *ретарданты*, уменьшающие длину и увеличивающие толщину стеблей (ССС, АМО-1618, В-9); *морфактины* (флуоренол, хлорфруоре-нол), нарушающие процессы в точках роста и вызывающие таким способом появление уродливых органов; гидразид малеиновой кислоты, приостанавливающий рост всех органов. В отличие от природных синтетические ингибиторы более резко подавляют рост, медленнее инактивируются в тканях.

## III. Заключение.

Итак, в растительном организме есть система гормонов, регулирующая все обменные процессы происходящие в нем. Ауксины, гиббереллины, цитокинины, АБК, этилен –компоненты этой системы. Рост многоклеточного организма невозможен без гормонов. Без них эволюция должна была бы остановиться на уровне колонии клеток, на уровне каллуса.

В заключение, сравнивая гормональную систему растений и животных, нужно отметить, что у растений нет еще обособленных эндокринных желез, места действия и функции гормонов растений менее узко специализированны, чем у высокоорганизованных животных. В растительных организмах для включения и выключения морфогенетических и физиологических программ используются одни и те же фитогормоны в разных соотношениях. Однако в процессе эволюции специализация фитогормонов, очевидно возрастает. Так, ауксин является сигналом доминирующих центров побега, оказывающим влияние на корень, а цитокинин–сигналом корня, предназначенным для побега; гиббереллины используются листом для регуляции удлинения междоузлий стебля. Одновременно с этим каждый из фитогормонов выполняет и другие функции.

Гормональная система –необходимое условие жизни многоклеточного организма. Нормальный рост и формирование всех органов возможны только при сбалансированном действии соединений стимулирующих и ингибирующих эти процессы.

#### IV.Использованная литература:

*Полевой В.В.* Физиология растений. — М.: Высш. шк., 1989. — 464 с.

*Гэлстон А., Дэвис Я., Сэттер Р.* Жизнь зеленого растения. — М.: Мир, 1983. — 549 с.

*Taiz L., Zeiger E.* End. Plant Physiology. 2-nd Edition, «Sinauer Associates, Inc., Publishers», Sunderland, 1998. — 792 p.

*Хочанка П., Сомеро Дж.* Биохимическая адаптация. — М.: Мир, 1988. — 568 с.

*Жолкевич В.Н., Гусев НА., Катя АВ.* и др. Водный обмен растений. — М.: Наука, 1989. — 256 с. <sub>4</sub>

*Кретович В.Л.* Биохимия растений. — М.: Высш. шк., 1986. — 503 с.

*Гудвин Г., Мерсер Э.* Введение в биохимию растений (в 2 томах). — М.: Мир, 1986.

*Спирин А.С.* Молекулярная биология. Структура и биосинтез нуклеиновых кислот. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.

*Алберте ББрей Д, Льюис Дж.* и др. Молекулярная биология клетки (в 3 томах). — М.: Мир, 1994.

*Ермаков //77.* Физиология растений. — Академия, 2005. — 635 с.