

104653 – Регуляторы и стимуляторы роста растений
Образовательная программа: «7М05121 – Агробиотехнология»

Конспект лекций по дисциплине
«Регуляторы и стимуляторы роста растений»

Лекция 1. Введение. История открытия регуляторов роста растений и их значение в агробиотехнологии

Введение. Жизнь растений — это непрерывный процесс роста и развития, который строго регулируется. От прорастания семени до цветения, плодоношения и старения — все эти процессы контролируются особыми внутренними сигналами, которые мы называем фитогормонами, или регуляторами роста. Эта лекция посвящена увлекательной истории их открытия, их роли в физиологии растений и огромному значению в современной агробиотехнологии.

Исторические этапы становления учения о фитогормонах

История учения о фитогормонах началась с фундаментальных наблюдений, сделанных в 19 веке, задолго до того, как ученые смогли выделить эти вещества.

Чарльз Дарвин (1880): В своей книге «Способность к движению у растений», написанной совместно с сыном Фрэнсисом, Чарльз Дарвин описал феномен фототропизма — изгиб проростков растений по направлению к источнику света. Он провел серию классических экспериментов с проростками злаков, показав, что световой сигнал воспринимается только верхушкой побега, но изгиб происходит в нижележащей зоне роста. Дарвин пришел к выводу, что от верхушки к зоне изгиба передается некая «подвижная субстанция». Это была первая гипотеза о существовании химических регуляторов роста.

Петер Бойсен-Йенсен (1913): Датский физиолог продолжил исследования Дарвина и экспериментально доказал, что сигнал имеет химическую природу. Он помещал на срезанные верхушки проростков злаков слои желатина или слюды. Сигнал проходил через желатин, но блокировался непроницаемой для химических веществ слюдой. Это подтвердило, что сигнал передается не электрическим импульсом, а неким химическим соединением.

Фриц Вент (1926): Голландский ученый провел решающий эксперимент, который позволил выделить и идентифицировать эту «подвижную субстанцию». Он срезал верхушки проростков овса и поместил их на маленькие кусочки агар. После того как «субстанция» диффундировала в агар, он поместил агаровые блоки на срезанные проростки. Если блок располагался по центру, стебель рос прямо. Если же блок смещали на одну сторону, стебель изгибался в противоположную. Вент доказал, что чем больше вещества диффундировало в агар, тем сильнее был изгиб. Он назвал это вещество ауксином (от греч. *auxein* —

«расти»). Это событие стало отправной точкой для современной эндокринологии растений.

В последующие десятилетия были открыты и другие классы фитогормонов, что сформировало целостную картину гормональной регуляции: цитокинины, гиббереллины, этилен и абсцизовая кислота.

Роль регуляторов роста в управлении физиологическими процессами

Фитогормоны — это низкомолекулярные органические соединения, вырабатываемые растениями в ничтожно малых концентрациях (от 10^{-6} до 10^{-9} моль/л). Несмотря на это, они оказывают мощное регулирующее воздействие на все этапы жизненного цикла растения, действуя как внутренние сигналы, координирующие рост, развитие и адаптацию к окружающей среде.

Комплексная система: Фитогормоны работают не изолированно, а в сложной, интегрированной системе. Их баланс и соотношение имеют большее значение, чем абсолютная концентрация. Например, соотношение ауксинов и цитокининов определяет, будет ли клетка делиться, а растение — формировать корни или побеги.

Многофункциональность: Каждый класс гормонов имеет свою основную функцию, но также влияет на множество других процессов:

Ауксины: Стимулируют удлинение побегов и корней, формирование боковых корней и апикальное доминирование.

Цитокинины: Стимулируют клеточное деление и рост боковых почек, задерживают старение листьев.

Гиббереллины: Отвечают за удлинение стеблей, прорастание семян и цветение.

Абсцизовая кислота: Является основным гормоном покоя, ингибирует прорастание семян и закрывает устьица в ответ на засуху.

Этилен: Газообразный гормон, ускоряющий созревание плодов и старение.

Значение для сельского хозяйства и биотехнологии

Открытие фитогормонов открыло широкие возможности для управления ростом и развитием культурных растений, что имеет огромное практическое значение.

Применение в агрономии: Синтетические регуляторы роста используются для:

Повышения урожайности: Обработка гиббереллинами увеличивает размер плодов винограда, а цитокинины продлевают период фотосинтеза, что в конечном итоге повышает урожай.

Улучшения качества продукции: Ингибиторы этилена задерживают созревание плодов, что позволяет увеличить срок их хранения и транспортировки.

Регулирования роста: Ретарданты, такие как паклобутразол, блокируют синтез гиббереллинов, делая стебли злаковых культур более короткими и прочными, что предотвращает их полегание от ветра или дождя.

Вегетативного размножения: Синтетические ауксины, такие как гетероауксин, широко используются для стимуляции корнеобразования у черенков, что является основой для размножения многих ценных сортов.

Применение в биотехнологии: Фитогормоны являются незаменимыми компонентами питательных сред для культуры клеток и тканей *in vitro*, что позволяет:

Микроклонировать ценные сорта растений, которые трудно размножить традиционными методами.

Получать безвирусный посадочный материал, что особенно важно для картофеля, ягодных и плодовых культур.

Регенерировать растения из отдельных клеток, что является основой для создания генетически модифицированных организмов (ГМО). В этом процессе фитогормоны позволяют направить развитие трансформированных клеток в полноценное растение.

Заключение. Таким образом, фитогормоны — это не просто научный интерес, а мощный инструмент для решения глобальных задач, связанных с продовольственной безопасностью и устойчивостью сельского хозяйства. Понимание их механизмов действия и применение в агробиотехнологии позволяет нам не только повышать урожайность, но и создавать более устойчивые и качественные растения.

Лекция 2. Ауксины: биосинтез, транспорт, физиологическая роль, применение

Введение. Ауксины — это первый класс фитогормонов, который был открыт, и их изучение положило начало современной эндокринологии растений. Изучение их механизмов позволило понять, как растения воспринимают свет и силу тяжести, а также как они координируют свой рост. Сегодня ауксины и их синтетические аналоги являются одними из наиболее широко используемых регуляторов роста в сельском хозяйстве и биотехнологии.

Пути биосинтеза ауксинов

Основным и наиболее распространенным ауксином является индолил-3-уксусная кислота (ИУК). Ее биосинтез у растений происходит преимущественно из аминокислоты триптофана. Существует несколько метаболических путей, ведущих к синтезу ИУК.

1. Индолил-3-пируватный путь (IPA): Это наиболее изученный и широко распространенный путь. Триптофан сначала превращается в индолил-3-пируват, затем — в индолил-3-ацетальдегид, и, наконец, в индолил-3-уксусную кислоту (ИУК). Этот путь контролируется множеством ферментов и является основным источником ИУК в молодых тканях.

2. Триптаминовый путь: Триптофан превращается в триптамиин, который затем окисляется до индолил-3-ацетальдегида и, в конечном итоге, до ИУК. Этот путь менее распространен, но также играет роль в синтезе ауксинов.

Синтез ауксинов происходит в активно делящихся и растущих тканях, таких как апикальные меристемы побегов, молодые листья и развивающиеся семена. Оттуда они транспортируются к другим частям растения для регуляции роста.

Полярный транспорт и его механизмы

Ауксины — единственный класс фитогормонов, которые обладают полярным транспортом, то есть их движение является строго направленным и односторонним. Оно осуществляется преимущественно от верхушки побега к корням, против градиента концентрации. Этот процесс является активным и энергозависимым, а не простой диффузией.

- Механизмы транспорта: Транспорт ауксинов опосредуется специализированными белками-транспортерами, расположенными на плазматической мембране клеток. На апикальной стороне клетки находятся белки-импортеры (например, белки семейства AUX1/LAX), которые обеспечивают поступление ауксина внутрь клетки. На базальной стороне клетки расположены белки-экспортеры, такие как PIN-белки, которые обеспечивают односторонний выход ауксинов из клетки. Поляризованное расположение PIN-белков на мембране и обеспечивает односторонний транспорт ауксинов.

- Функциональное значение: Полярный транспорт ИУК лежит в основе многих важных физиологических явлений, таких как:

Апикальное доминирование: Верхушечная почка, синтезирующая ауксины, подавляет рост боковых почек, что приводит к росту растения в высоту.

Фототропизм: Неравномерное освещение стебля вызывает перераспределение ауксина: он мигрирует на теневую сторону, где стимулирует рост клеток. В результате стебель изгибается в сторону света.

Гравитропизм: Ауксины также играют ключевую роль в реакции на силу тяжести, обеспечивая рост корней вниз и побегов — вверх.

Роль в делении и растяжении клеток

На клеточном уровне ауксины оказывают ключевое влияние на рост растений. Они способствуют клеточному делению (вместе с цитокининами) и стимулируют растяжение клеток.

- Механизм «кислотного роста»: Это основной механизм, посредством которого ауксины стимулируют растяжение клеток.

1. Ауксины связываются с рецепторами на клеточной мембране, что активирует АТФ-зависимые протонные насосы.

2. Эти насосы выкачивают ионы водорода (H^+) из цитоплазмы в клеточную стенку, снижая ее pH.

3. Понижение pH активирует ферменты, называемые экспансинами, которые ослабляют водородные связи между полисахаридными волокнами клеточной стенки, делая ее более податливой и растяжимой.

4. Под действием высокого тургорного давления, создаваемого водой внутри клетки, клеточная стенка растягивается, и объем клетки увеличивается, что приводит к росту органа.

Применение в агробиотехнологии

Способность ауксинов влиять на рост и развитие растений сделала их незаменимыми в сельском хозяйстве.

- **Стимуляция корнеобразования:** Природные ауксины (ИУК) и их более стабильные синтетические аналоги, такие как гетероауксин (индолил-3-масляная кислота), широко используются для стимуляции корнеобразования у черенков. Это является основой вегетативного размножения многих ценных культур.

- **Гербицидные свойства:** Синтетические ауксины, такие как 2,4-Д (2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота), в высоких концентрациях оказывают гербицидный эффект. У двудольных сорных растений они вызывают неконтролируемый, избыточный рост, что приводит к нарушению метаболизма и их гибели. Это свойство 2,4-Д активно используется для борьбы с сорняками на полях с злаковыми культурами, которые, как правило, имеют механизмы детоксикации и менее чувствительны к препарату.

- **Партенокарпия:** Ауксины также используются для получения бессемянных плодов (партенокарпия) у томатов, баклажанов и других культур, что повышает их товарную ценность.

Заключение. Ауксины — это фундаментальные регуляторы роста растений, чье открытие открыло новую эру в изучении растительной физиологии. Их уникальная способность к полярному транспорту и ключевая роль в регуляции клеточного растяжения делают их незаменимыми для роста и развития растений. Практическое использование ауксинов в агрономии и биотехнологии — от стимуляции корнеобразования до борьбы с сорняками — демонстрирует, как глубокое понимание биологии может быть успешно применено для решения прикладных задач.

Лекция 3. Цитокинины: молекулярные механизмы действия и роль в клеточном делении

Введение. В 1950-х годах ученые столкнулись с проблемой: как заставить клетки растений делиться в лабораторных условиях? Этот вопрос привел к открытию нового класса фитогормонов, названных цитокининами. Их название происходит от процесса цитокинеза — деления клетки. Цитокинины являются ключевыми регуляторами клеточного деления и играют фундаментальную роль в развитии растений, действуя в тесном сотрудничестве с ауксинами.

Биосинтез и транспорт цитокининов

Цитокинины представляют собой класс органических соединений, производных аденина.

- **Открытие:** Первым открытым цитокинином был кинетин, выделенный из автоклавированной ДНК сельди. Однако вскоре было установлено, что кинетин не является природным соединением, а образуется в процессе обработки ДНК. Первый природный цитокинин, зеатин, был выделен из незрелых зерен кукурузы

(*Zea mays*), что и дало ему название. Зеатин и сегодня является одним из самых активных природных цитокининов.

- **Биосинтез:** Синтез цитокининов начинается с аденозинтрифосфата (АТФ) или аденозинмонофосфата (АМФ). Ключевой этап — присоединение изопреновой боковой цепи с помощью фермента аденозинфосфат-изопентенил-трансферазы (IPT). Этот процесс происходит преимущественно в меристемах корней, где цитокинины вырабатываются в больших количествах.

- **Транспорт:** В отличие от ауксинов, которые транспортируются в основном полярно вниз, цитокинины перемещаются по растению преимущественно вверх по сосудам ксилемы. Этот механизм транспорта обеспечивает координацию между ростом корней и побегов: мощная корневая система, синтезирующая много цитокининов, стимулирует рост надземной части, и наоборот.

Влияние на клеточный цикл

Главная и самая известная функция цитокининов — стимуляция деления клеток. Они не могут работать в одиночку; их действие тесно связано с ауксинами. Соотношение ауксинов и цитокининов в тканях определяет направление развития:

- Высокое соотношение цитокининов к ауксинам стимулирует образование побегов.

- Высокое соотношение ауксинов к цитокининам способствует образованию корней.

- Примерно равные концентрации поддерживают рост каллуса — недифференцированной клеточной массы.

На молекулярном уровне цитокинины регулируют клеточный цикл, который состоит из нескольких фаз (G1, S, G2, M). Цитокинины действуют как положительные регуляторы, активируя ключевые ферменты, называемые циклин-зависимыми киназами (CDK). Эти киназы, в свою очередь, активируют другие белки, необходимые для перехода клетки из фазы покоя (G0) в фазу деления (S) и митоза (M). Таким образом, цитокинины буквально дают клеткам «зеленый свет» для размножения.

Применение в регенерации тканей и микроразмножении

Благодаря своей способности стимулировать клеточное деление и контролировать дифференциацию, цитокинины стали краеугольным камнем биотехнологии растений.

- **Культура тканей *in vitro*:** Цитокинины являются обязательным компонентом питательных сред для выращивания растительных клеток и тканей в пробирке. Регулируя их концентрацию и соотношение с ауксинами, биотехнологи могут управлять морфогенезом — процессом формирования органов. Например, для получения каллуса используют среду с высокими концентрациями обоих гормонов, а для регенерации побегов — среду с высоким содержанием цитокининов.

• Микрклональное размножение: Этот метод позволяет получать тысячи генетически идентичных растений из одного исходного фрагмента ткани. Процесс основан на использовании цитокининов:

1. На первом этапе индукции эксплант помещают на среду с цитокининами для образования множественных побегов.

2. Затем эти побеги размножают, разделяя и пересаживая на свежую среду с тем же гормональным составом.

3. Наконец, для укоренения побеги переносят на среду с высоким содержанием ауксинов и низким — цитокининов.

Это позволяет быстро размножать ценные сорта растений, которые трудно размножить традиционными методами, а также получать безвирусный посадочный материал, что особенно важно для картофеля, плодовых и ягодных культур.

Закключение. Цитокинины — это ключевые регуляторы клеточного деления и развития побегов. Их взаимодействие с ауксинами лежит в основе большинства процессов, связанных с ростом и формированием у растений. Понимание молекулярных механизмов действия этих гормонов позволило создать мощные биотехнологические инструменты, которые сегодня широко используются в сельском хозяйстве, селекции и сохранении редких видов растений.

Лекция 4. Гиббереллины: структура, биосинтез и физиологические функции

Введение. После открытия ауксинов и цитокининов ученые столкнулись с феноменом, который не мог быть объяснен их действием. Это были аномально высокие растения, пораженные грибом. Исследования этого явления привели к открытию нового, обширного класса фитогормонов — гиббереллинов (ГК). Эти гормоны играют ключевую роль в удлинении стеблей, прорастании семян и развитии плодов. Эта лекция посвящена их химической природе, биосинтезу и многогранным функциям в жизни растений.

Химическая природа гиббереллинов

Гиббереллины (ГК) — это большая и разнообразная группа фитогормонов, химически представляющих собой дитерпеноидные кислоты с общим тетрациклическим углеродным скелетом.

• История открытия: В 1920-х годах японские ученые, в частности Эичи Куросава, исследовали «болезнь глупого сеянца» риса, вызванную грибом *Gibberella fujikuroi*. Больные растения были аномально высокими, имели бледные листья и слабые стебли. Куросава обнаружил, что экстракт из грибка может вызывать те же симптомы у здоровых растений. В 1930-х годах был выделен активный компонент, названный гиббереллином. Позднее, в 1950-х, было установлено, что растения также синтезируют свои собственные, эндогенные гиббереллины.

• **Множество форм:** На сегодняшний день идентифицировано более 130 различных типов гиббереллинов (GA1, GA2, GA3 и т. д.), но лишь некоторые из них являются биологически активными. Наиболее изученным и широко используемым является гибберелловая кислота (GA3). Биологически неактивные формы служат либо предшественниками активных, либо продуктами их деактивации.

Функции в прорастании семян и росте растений

Гиббереллины являются мощными стимуляторами роста, особенно в начальный период жизни растения.

• **Прорастание семян:** Гиббереллины играют критическую роль в прерывании покоя семян, вызванного абсцизовой кислотой (АБК). После поглощения воды зародыш начинает синтезировать ГК, которые мигрируют в алейроновый слой семени (оболочку эндосперма). Там они стимулируют синтез гидролитических ферментов, таких как α -амилаза. Эти ферменты расщепляют запасной крахмал в эндосперме до простых сахаров, которые служат источником энергии и строительного материала для растущего зародыша. Этот механизм является ключевым для успешного начала развития растения.

• **Удлинение стеблей:** ГК — главные регуляторы удлинения стеблей и черешков листьев. Они стимулируют рост путем активации как деления клеток (способствуют переходу из фазы G1 в фазу S клеточного цикла), так и, в большей степени, растяжения клеток. Гиббереллины способствуют расслаблению клеточной стенки, что позволяет клетке увеличиваться в объеме под действием тургорного давления. Дефицит гиббереллинов приводит к карликовости, что хорошо видно на примере генетически карликовых сортов риса.

Роль в индуцированном цветении и плодоношении

• **Индукция цветения:** У многих двулетних и многолетних растений, которые цветут только после холодной зимы (вернализация), а также у растений «длинного дня», гиббереллины могут вызвать цветение без воздействия холода или длинного светового дня. Это явление используется в растениеводстве для ускорения цветения и получения семян у таких культур.

• **Развитие плодов:** В плодоводстве гиббереллины широко применяются для управления развитием плодов.

○ **Партенокарпия:** ГК могут индуцировать развитие бессемянных плодов (партенокарпию), что особенно важно для таких культур, как виноград, цитрусовые и томаты. Это позволяет получать плоды без опыления и оплодотворения.

○ **Увеличение размера плодов:** Обработка гиббереллинами плодов винограда после цветения способствует удлинению плодоножки и увеличению меягодного пространства, что позволяет ягодам вырасти крупнее. В результате гроздь получается более крупной, рыхлой и товарной.

Заключение. Гиббереллины — это фундаментальные регуляторы роста и развития растений, ответственные за ключевые процессы, такие как прорастание,

удлинение стеблей, цветение и плодоношение. Их способность влиять на морфологию и физиологию растений делает их незаменимыми инструментами в современном сельском хозяйстве, позволяя повышать урожайность, улучшать качество продукции и адаптировать культуры к различным условиям. Понимание механизмов их действия — основа для разработки новых, более эффективных агротехнических приемов.

Лекция 5. Абсцизовая кислота и этилен: регуляция состояния покоя, старения и стрессовых реакций

Введение. В отличие от гормонов, стимулирующих рост (ауксины, цитокинины, гиббереллины), существуют также гормоны-ингибиторы, которые играют не менее важную роль в жизненном цикле растений. Они отвечают за остановку роста, подготовку к неблагоприятным условиям, старение и опадение органов. Ключевыми представителями этой группы являются абсцизовая кислота (АБК) и этилен. Их действие направлено на выживание растения, а не на его рост, что делает их незаменимыми в экосистеме.

Биосинтез АБК и этилена

Биосинтез этих гормонов регулируется внутренними и внешними факторами, особенно стрессом.

1. Абсцизовая кислота (АБК): Это сесквитерпеноидный гормон, биосинтез которого происходит в хлоропластах и других пластидах. Он синтезируется из каротиноидов, в частности из зеаксантина. Путь синтеза АБК включает несколько стадий, и его ключевым ферментом является 9-цис-эпоксикаротиноид диоксигеназа (NCED). Синтез АБК резко усиливается в ответ на стресс, вызванный засухой или засолением, что позволяет растению быстро адаптироваться к неблагоприятным условиям.

2. Этилен: Это простейший по структуре фитогормон, представляющий собой газ (C_2H_4). Он уникален тем, что является единственным газообразным гормоном. Его биосинтез происходит из аминокислоты метионина. Путь синтеза включает промежуточный продукт — аминокicloпропанкарбоновую кислоту (АЦК). Ключевым ферментом на последнем этапе является оксидаза АЦК, активность которой регулируется кислородом. Синтез этилена увеличивается в ответ на механические повреждения, созревание плодов, старение и стрессы.

Роль в регуляции покоя семян, старения и абсциссии

Абсцизовая кислота и этилен оказывают прямое влияние на ключевые этапы жизни растений, обеспечивая их переход к состоянию покоя и завершение жизненного цикла.

- **Покой семян и почек:** АБК — главный гормон, отвечающий за поддержание покоя. Она накапливается в семенах по мере их созревания, ингибируя прорастание и предотвращая его преждевременное начало, когда условия ещё неблагоприятны. Именно благодаря АБК семена не прорастают

прямо на растении. Точно так же АБК поддерживает покой почек в зимний период, предотвращая их распускание до наступления весны.

- Старение и созревание: Этилен заслуженно называют «гормоном старения» или «гормоном созревания».

- Созревание плодов: Этилен инициирует и ускоряет процесс созревания. Он активирует ферменты, которые расщепляют крахмал до сахаров, разрушают хлорофилл (что приводит к изменению цвета), а также размягчают клеточные стенки. Именно поэтому одно спелое яблоко, выделяющее этилен, может ускорить созревание других плодов, находящихся рядом.

- Абсциссия: Это процесс опадения листьев, плодов и цветов. Этилен играет в нем ключевую роль. Осенью, с уменьшением светового дня и понижением температуры, этилен начинает накапливаться в тканях, что приводит к формированию так называемой отделительной зоны у основания черешка листа. Клетки в этой зоне становятся более хрупкими, что в итоге приводит к опадению листа. Этот механизм является важной адаптацией для растений, позволяющей им снизить потерю воды в зимний период.

Участие в ответе растений на стресс

АБК и этилен являются ключевыми медиаторами реакции растений на абиотические (засуха, холод, засоление) и биотические (повреждения, патогены) стрессы.

- Ответ на засуху: Когда растение испытывает недостаток влаги, в корнях и листьях резко возрастает концентрация АБК. Этот гормон передается к устьицам на поверхности листьев и вызывает их закрытие. Закрытие устьиц значительно снижает транспирацию (испарение воды), что помогает растению сохранять влагу и выживать в условиях засухи. При этом рост и фотосинтез временно замедляются, но это является необходимой платой за выживание.

- Ответ на затопление и механические повреждения: При затоплении корней уровень кислорода снижается, что затрудняет нормальный метаболизм. В этих условиях в тканях накапливается этилен, который запускает процесс аэренхимогенеза — формирования воздушных полостей в стеблях и корнях, что улучшает поступление кислорода к затопленным частям. Кроме того, этилен участвует в реакции на повреждение, стимулируя заживление ран и синтез защитных соединений.

Заключение

Абсцизовая кислота и этилен, действуя как ингибиторы, являются незаменимыми для выживания растений в изменчивой среде. Они управляют такими жизненно важными процессами, как покой, старение и реакция на стрессы. Понимание механизмов их действия позволяет агрономам эффективно использовать синтетические аналоги (например, этефон) для регулирования созревания плодов, повышения урожайности и адаптации растений к неблагоприятным условиям.

Лекция 6. Синтетические стимуляторы роста: 2,4-Д, Эпин, Циркон, гетероауксин

Введение. Химическая промышленность не только научилась выделять и синтезировать природные гормоны растений, но и создала их аналоги — синтетические регуляторы роста. Эти вещества часто более стабильны, дольше сохраняют активность и могут иметь более выраженный, специфический эффект, что делает их незаменимыми в агрономии и садоводстве. Эта лекция посвящена основным представителям синтетических стимуляторов роста и их практическому применению.

Основные представители синтетических стимуляторов

Синтетические регуляторы роста можно разделить на несколько групп, имитирующих действие природных гормонов. Наиболее известными и широко используемыми являются синтетические ауксины и брассиностероиды.

Синтетические ауксины

1. Гетероауксин (индолил-3-масляная кислота, ИМК): Этот синтетический ауксин имеет схожую с природным индолил-3-уксусной кислотой (ИУК) структуру, но обладает большей химической стабильностью. Это делает его идеальным для использования в препаратах для укоренения. ИМК стимулирует формирование придаточных корней на стеблевых черенках, значительно повышая их приживаемость.

2. 2,4-Д (2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота): Этот синтетический ауксин имеет уникальное свойство. В низких концентрациях он действует как стимулятор роста, но в высоких — превращается в селективный гербицид. Его молекула не так быстро разлагается в тканях растений, как природная ИУК. Это приводит к передозировке ауксина у чувствительных растений.

Синтетические брассиностероиды и другие

1. Эпин (эпибрассинолид): Этот препарат является синтетическим аналогом брассиностероидов — класса стероидных фитогормонов, отвечающих за общий рост и устойчивость к стрессам. Эпин активирует внутренние защитные механизмы растения, повышая его сопротивляемость к неблагоприятным условиям, таким как засуха, заморозки, перепады температур и болезни.

2. Циркон (производное цикориевой кислоты): Препарат, выделенный из эхинацеи, который также является мощным стимулятором. Циркон в первую очередь влияет на формирование корневой системы, а также активизирует иммунитет растений, повышая их устойчивость к патогенам и стрессам.

Механизмы действия

Синтетические регуляторы роста действуют по тем же сигнальным путям, что и их природные аналоги, но с некоторыми важными отличиями.

• 2,4-Д как гербицид: Действие 2,4-Д основано на его способности имитировать действие природного ауксина. Однако из-за своей устойчивости к деградации он вызывает у двудольных сорных растений (например, одуванчик,

лопух) неконтролируемый, избыточный рост. Этот рост сопровождается нарушением метаболизма, истощением ресурсов и, в конечном итоге, гибелью. При этом злаковые культуры (пшеница, кукуруза, рис) имеют механизмы для нейтрализации 2,4-Д и, как правило, не страдают от него. Эта селективность делает 2,4-Д одним из самых эффективных и широко используемых гербицидов в мировом сельском хозяйстве.

- Эпин и Циркон как адаптогены: Эпин (брасиностероид) и Циркон (производное циклориевой кислоты) действуют как адаптогены — вещества, которые повышают общую устойчивость организма к стрессам. Они активируют гены, отвечающие за синтез антиоксидантов (для борьбы с окислительным стрессом), белков теплового шока (для защиты от высоких температур) и других защитных соединений. В результате растение не просто выживает в стрессовых условиях, а продолжает активно расти и развиваться.

Применение в растениеводстве

Практическое применение синтетических стимуляторов роста очень разнообразно и охватывает все этапы жизненного цикла растений.

- Для укоренения: Гетероауксин (ИМК) является стандартным компонентом укоренительных порошков и гелей. Его используют для обработки черенков декоративных растений, винограда, ягодных кустарников и других культур, что позволяет значительно повысить процент приживаемости.

- Для защиты от стрессов: Эпин и Циркон применяются для предпосевной обработки семян (замачивания) и для опрыскивания уже вегетирующих растений. Эта обработка значительно повышает устойчивость к засухе, заморозкам, засолению почвы и другим неблагоприятным факторам, что в итоге приводит к повышению урожайности и качества продукции.

- Для борьбы с сорняками: 2,4-Д используется для очистки полей злаковых культур от двудольных сорняков, что снижает конкуренцию за питательные вещества и воду. Это позволяет получить более высокий и качественный урожай.

Заключение. Синтетические стимуляторы роста являются мощными инструментами для управления ростом и развитием растений. Они предлагают более эффективные и целенаправленные решения для широкого круга агрономических задач — от укоренения до защиты от стрессов и борьбы с сорняками. Их правильное и ответственное использование, с учетом дозировки и экологической безопасности, является залогом успешного и устойчивого растениеводства.

Лекция 7. Ингибиторы роста растений: паклобутразол, этифон и их применение

Введение. В то время как стимуляторы роста, такие как ауксины и гиббереллины, направлены на увеличение биомассы и ускорение развития, существует и противоположная группа соединений — ингибиторы роста (или ретарданты). Эти вещества замедляют или полностью останавливают рост

растений, но не наносят им вреда. Их использование позволяет контролировать форму, размер и сроки развития культур, что является мощным инструментом в руках агрономов и садоводов. Эта лекция посвящена ключевым представителям ингибиторов роста и их практическому применению.

Химическая природа ингибиторов

Ингибиторы роста — это разнообразная группа химических соединений, которые вмешиваются в гормональный баланс растения, снижая концентрацию или активность стимулирующих гормонов.

1. Паклобутразол: Это один из самых известных ретардантов. Его механизм действия основан на ингибировании биосинтеза гиббереллинов. Паклобутразол блокирует ферменты, участвующие в начальных этапах этого процесса. Поскольку гиббереллины ответственны за удлинение междоузлий (участков стебля между узлами), их недостаток приводит к значительному укорочению стебля, делая растение более компактным и коренастым. При этом другие физиологические процессы, такие как фотосинтез и формирование корневой системы, не страдают.

2. Этефон (2-хлорэтилфосфоновая кислота): Это не гормон сам по себе, а его предшественник. Попадая в ткани растения, этефон распадается, выделяя этилен — единственный газообразный фитогормон, который является мощным ингибитором роста и стимулятором созревания и старения. Этефон применяется в жидкой форме, а уже внутри растения превращается в активный гормон. Он вызывает такие эффекты, как укорочение стеблей, ускорение созревания плодов и опадение листьев (абсциссию).

Роль в регуляции морфогенеза и цветения

Использование ингибиторов роста позволяет агрономам и садоводам точно управлять архитектурой растений, что имеет большое значение как для декоративных, так и для сельскохозяйственных культур.

- **Контроль формы и размера:** В цветоводстве паклобутразол широко используется для получения компактных растений. Например, его применяют для выращивания пуансеттии или хризантем, чтобы сделать их более низкими и кустистыми. Это особенно важно для комнатных и горшечных растений, где компактный внешний вид является ключевым требованием. Применение паклобутразола позволяет также снизить частоту обрезки.

- **Регулирование цветения:** Этефон имеет уникальное свойство, влияющее на цветение. У некоторых культур, например, у ананаса, обработка этефоном вызывает индукцию цветения. Это позволяет фермерам синхронизировать цветение и созревание урожая, что упрощает сбор. С другой стороны, у некоторых растений этефон может подавлять цветение или вызывать опадение цветков, что используется, например, для прореживания плодовых завязей, чтобы оставшиеся плоды выросли крупнее и сочнее.

Использование для контроля роста и созревания

Основное и наиболее важное применение ингибиторов роста в крупномасштабном сельском хозяйстве — это предотвращение полегания зерновых культур.

- **Предотвращение полегания:** Такие культуры, как пшеница, рожь и ячмень, при внесении высоких доз азотных удобрений образуют длинные и тонкие стебли. Это делает их уязвимыми к ветру и дождю, что приводит к полеганию — наклону или изгибанию стеблей. Полегание может привести к значительным потерям урожая. Обработка этифоном или паклобутразолом делает стебли более короткими и прочными, что повышает их устойчивость к неблагоприятным условиям и гарантирует, что урожай будет собран.

- **Ускорение созревания:** Этифон широко используется для ускорения созревания плодов. Например, его применяют для ускорения созревания хлопка, что позволяет провести сбор урожая раньше, а также для томатов, выращенных в теплицах, чтобы обеспечить их равномерное созревание и упростить процесс сбора.

Заключение. Ингибиторы роста, хотя и не столь широко известны, как стимуляторы, являются незаменимыми инструментами в современном сельском хозяйстве. Их применение позволяет не только контролировать внешний вид растений, но и решать серьезные агрономические проблемы, такие как полегание, а также оптимизировать сроки созревания и сбора урожая. Понимание механизмов их действия и правильное применение являются залогом высокой эффективности и экологической безопасности в растениеводстве.

Лекция 8. Сигнальные пути и взаимодействие природных и синтетических регуляторов роста растений

Введение. Фитогормоны — это не просто химические вещества, которые напрямую вызывают тот или иной физиологический эффект. Их действие опосредовано сложными и высокоорганизованными системами передачи сигнала внутри клетки. Подобно тому, как нервная система передает сигналы в организме животных, растения используют сигнальные каскады для расшифровки гормональных сообщений. Понимание этих путей, а также сложного взаимодействия между различными гормонами, является ключом к управлению ростом и развитием растений.

Гормональные каскады и их компоненты

Действие фитогормонов начинается с их распознавания. Гормон, как «ключ», должен найти свой специфический «замок» — белок-рецептор. Эти рецепторы могут располагаться как на поверхности клетки (на плазматической мембране), так и внутри нее (в цитоплазме или ядре). Связывание гормона с рецептором запускает цепь внутриклеточных событий, называемую сигнальным каскадом или трансдукцией сигнала. Этот процесс состоит из нескольких ключевых этапов:

1. Распознавание: Гормон (первичный мессенджер) связывается с рецептором. Например, ауксин связывается с белком-рецептором TIR1/AFB, а этилен — с рецептором ETR1, расположенным в эндоплазматическом ретикулуме.

2. Активация: Связывание гормона с рецептором вызывает изменение его конформации, что приводит к активации других белков. В случае с ауксинами, это приводит к деградации белков-репрессоров (AUX/IAA), которые в норме подавляют экспрессию генов.

3. Вторичные мессенджеры: Активация рецепторов часто приводит к изменению концентрации низкомолекулярных соединений, называемых вторичными мессенджерами. К ним относятся ионы кальция (Ca^{2+}), циклический АМФ, инозитолтрифосфат (IP3). Эти молекулы быстро распространяют сигнал по всей клетке. Например, закрытие устьиц под действием абсцизовой кислоты сопровождается быстрым увеличением концентрации Ca^{2+} в цитоплазме.

4. Фосфорилирование: Одним из самых распространенных механизмов в сигнальных каскадах является фосфорилирование — присоединение фосфатной группы к белкам. Этим занимаются ферменты протеинкиназы. Этот процесс может активировать или инактивировать белки, тем самым регулируя их функцию.

5. Изменение экспрессии генов: Конечная цель большинства сигнальных каскадов — изменение активности транскрипционных факторов. Это белки, которые контролируют считывание генетической информации. Когда транскрипционные факторы активируются, они связываются с ДНК, запуская или подавляя синтез определенных белков. В результате изменяется физиологическое состояние клетки, что приводит к наблюдаемому эффекту роста, развития или адаптации.

Взаимодействие фитогормонов

В живом растении гормоны редко действуют изолированно. Их физиологический эффект — это результат сложного и динамичного взаимодействия, которое может быть как синергичным (взаимное усиление), так и антагонистическим (взаимное ослабление).

- Ауксины и цитокинины: Это классический пример синергизма и антагонизма.

- Антагонизм: Ауксины, синтезируемые в верхушке побега, подавляют рост боковых почек (явление апикального доминирования). Цитокинины, наоборот, стимулируют развитие боковых почек, снимая это подавление. Их соотношение определяет архитектуру растения.

- Синергизм: В культуре тканей ауксины и цитокинины являются синергистами в стимуляции клеточного деления. Каждая из этих групп гормонов по отдельности стимулирует деление клеток лишь в незначительной степени, но их совместное присутствие вызывает экспоненциальный рост каллуса.

- Гиббереллины и абсцизовая кислота: Эти гормоны являются основными антагонистами в регуляции покоя и прорастания семян.

- Антагонизм: Абсцизовая кислота (АБК) является главным гормоном, поддерживающим покой семян, предотвращая их преждевременное прорастание в неблагоприятных условиях. Гиббереллины (ГК), наоборот, разрушают этот покой и запускают процесс прорастания. Баланс между АБК и ГК определяет, будет ли семя прорасти.

Эффекты синергизма и антагонизма

Понимание этих взаимодействий имеет огромное значение для практики, так как оно позволяет более точно и эффективно управлять ростом растений.

- Синергизм — это явление, при котором комбинированное действие двух или более веществ превосходит сумму их индивидуальных эффектов. В сельском хозяйстве это используется для создания комбинированных препаратов, которые дают более сильный эффект. Например, применение смесей синтетических ауксинов и цитокининов в микроклональном размножении позволяет получать намного больше побегов, чем при использовании каждого гормона в отдельности.

- Антагонизм — это явление, при котором эффект одного вещества ослабляется или подавляется другим. Этот принцип также находит применение в агрономии. Например, для предотвращения полегания зерновых культур используются ретарданты, которые ингибируют биосинтез гиббереллинов. Это приводит к укорочению и утолщению стебля, что делает его более устойчивым к ветру и дождю. Другой пример — использование АБК для индукции засухоустойчивости, что является антагонизмом по отношению к гормонам, стимулирующим рост.

Закключение. Фитогормоны действуют не изолированно, а в рамках сложной, взаимосвязанной сети. Сигнальные каскады, включающие рецепторы, вторичные мессенджеры и транскрипционные факторы, переводят гормональные сообщения в конкретные физиологические реакции. Взаимодействие между различными гормонами, основанное на синергизме и антагонизме, позволяет растению точно настраивать свой рост и развитие в ответ на постоянно меняющиеся внутренние и внешние условия. Понимание этих принципов критически важно для разработки эффективных и безопасных препаратов, которые помогут решать задачи современного растениеводства.

Лекция 9. Регуляторы роста в культуре клеток, тканей и органов *in vitro*

Введение. Развитие биотехнологии растений стало возможным благодаря открытию, что практически любая живая клетка растения обладает тотипотентностью — способностью к дедифференциации, а затем к регенерации в полноценный организм. Однако для реализации этого потенциала клетки

нуждаются в определенных внешних сигналах, которые в природе обеспечиваются балансом гормонов. В лабораторных условиях эту роль выполняют регуляторы роста, добавляемые в питательную среду. Эта лекция посвящена их ключевой роли в управлении развитием растительных клеток и тканей в культуре *in vitro*.

Применение регуляторов в культуре тканей

Культура клеток, тканей и органов *in vitro* (в пробирке) — это мощный инструмент для размножения растений, создания генетически модифицированных организмов и получения ценных метаболитов. Основой этого метода является использование искусственных питательных сред, которые содержат все необходимые для роста и развития растительных клеток компоненты:

- Минеральные соли (макро- и микроэлементы): обеспечивают клетки строительными материалами.
- Сахароза: служит источником энергии, поскольку в пробирке нет фотосинтеза.
- Витамины и аминокислоты: являются кофакторами ферментов и дополнительными источниками азота.
- Регуляторы роста: ауксины, цитокинины, а иногда и гиббереллины или брассиностероиды. Они играют роль гормональных сигналов, которые направляют развитие клетки.

Наиболее распространенной средой является среда Мурасиге и Скуга (MS), которая служит базовым шаблоном, в который затем добавляют специфические регуляторы роста в зависимости от целей эксперимента.

Роль в индукции морфогенеза

Ключевая роль регуляторов роста *in vitro* заключается в управлении морфогенезом — процессом формирования тканей и органов. Это управление базируется на классическом принципе, сформулированном Скугом и Миллером в 1957 году: соотношение ауксинов и цитокининов в питательной среде определяет характер морфогенеза.

1. Высокое соотношение цитокинина к ауксину: Если в среде преобладает цитокинин, это стимулирует клетки к формированию побегов. Этот процесс называется каулогенезом. Цитокинины ослабляют апикальное доминирование и способствуют развитию латеральных (боковых) почек.

2. Высокое соотношение ауксина к цитокинину: Если в среде преобладает ауксин, это стимулирует клетки к формированию корней. Этот процесс называется ризогенезом. Ауксины (особенно синтетические, такие как ИМК или НУК) являются мощными индукторами корнеобразования.

3. Приблизительно равные концентрации: Поддержание сбалансированного соотношения ауксинов и цитокининов приводит к недифференцированному росту, то есть к формированию каллуса. Каллус — это

аморфная масса клеток, которая является промежуточным этапом во многих биотехнологических протоколах.

Понимание и точное манипулирование этим соотношением позволяет биотехнологам направленно получать нужную структуру: будь то множество побегов для микроклонирования или каллус для генетической трансформации.

Использование в биотехнологических протоколах

Регуляторы роста используются на каждом из этапов стандартного биотехнологического протокола, такого как микроклональное размножение — получение большого количества генетически идентичных растений из одной родительской особи.

Этап 1: Инициация культуры

На этом этапе стерильный эксплант (например, фрагмент листа или побега) помещают на питательную среду, содержащую сбалансированные концентрации ауксинов и цитокининов. Цель — стимулировать деление клеток и получить стерильную, активно делящуюся культуру. Для этой цели часто используют синтетические гормоны, которые более стабильны.

Этап 2: Размножение побегов

Как только культура прижилась, ее переносят на новую среду, специально предназначенную для формирования множественных побегов. Эта среда содержит высокую концентрацию цитокининов и низкую ауксинов. Под таким гормональным давлением каждая клетка или группа клеток экспланта способна образовать новый побег. Полученные побеги затем разделяют и пересаживают на такую же среду, что позволяет проводить массовое размножение.

Этап 3: Укоренение

После получения достаточного количества побегов их необходимо укоренить. Побеги переносят на среду с высокой концентрацией ауксинов (особенно ИМК, которая является мощным укоренителем) и очень низкой или нулевой концентрацией цитокининов. Ауксин стимулирует образование корневой системы, что делает побег полноценным саженцем, способным к выживанию в почве.

Этап 4: Адаптация (акклиматизация)

Укорененные саженцы, привыкшие к стерильным условиям и высокой влажности, постепенно адаптируют к внешней среде. Их пересаживают в субстрат (например, торф или перлит) и постепенно снижают влажность, приучая к нормальным условиям.

Заключение. Применение регуляторов роста в культуре *in vitro* — это искусство и наука одновременно. Точное понимание их функций и взаимодействия позволяет биотехнологам не только размножать растения, но и управлять их развитием на клеточном уровне, что открывает путь для создания безвирусного посадочного материала, получения новых сортов и решения глобальных задач, таких как продовольственная безопасность.

Лекция 10. Ауксины и цитокинины в микроклональном размножении растений

Введение. Микроклональное размножение, или культура тканей, — это один из самых революционных методов в современной биотехнологии растений. Он позволяет получить большое количество генетически идентичных растений (клонов) из одного небольшого фрагмента ткани (экспланта) в контролируемых лабораторных условиях. В отличие от традиционных методов размножения, которые часто медленные и малоэффективные, микроклонирование обеспечивает высокую скорость, массовость и однородность материала. Основой этого метода является точное управление гормональным балансом, в котором главную роль играют ауксины и цитокинины.

Гормональное регулирование процессов микроразмножения

Центральным принципом микроклонального размножения является тотипотентность растительных клеток — их способность дедифференцироваться и регенерировать в полноценное растение. Эта способность реализуется под влиянием внешних факторов, в первую очередь, гормонов. Гормональный "диалог" между ауксинами и цитокининами определяет, будет ли клетка делиться, формировать побеги или корни.

1. **Ауксины:** В целом, ауксины (такие как ИУК, ИМК, НУК) стимулируют деление клеток и, что особенно важно, образование корней. В высоких концентрациях они могут вызывать недифференцированный рост (формирование каллуса), а также подавлять рост боковых почек.

2. **Цитокинины:** Эти гормоны (например, кинетин, БАП, зеатин) в первую очередь стимулируют клеточное деление и образование побегов. Они ослабляют апикальное доминирование и способствуют развитию боковых почек.

Соотношение этих двух гормонов является ключевым фактором, определяющим исход культуры:

- Высокое соотношение цитокинина к ауксину приводит к формированию побегов.
- Высокое соотношение ауксина к цитокинину приводит к формированию корней.
- Примерно равные концентрации могут стимулировать образование каллуса.

Формирование побегов и корней: этапы микроразмножения

Процесс микроклонального размножения обычно делится на несколько последовательных стадий, каждая из которых имеет свои гормональные требования:

Стадия I. Индукция побегов

На этой начальной стадии цель — заставить эксплант (например, фрагмент стебля или почки) начать формировать множественные побеги. Для этого его помещают на питательную среду с высоким содержанием цитокининов и низким или умеренным содержанием ауксинов. Именно цитокинины запускают активное

деление клеток в пазушных почках, что приводит к появлению нескольких новых побегов из одного экспланта.

Стадия II. Размножение

Когда новые побеги сформировались, их отделяют от исходного экспланта и переносят на свежую питательную среду, где они будут размножаться. Гормональный состав на этой стадии должен быть похож на состав первой стадии — высокое соотношение цитокининов к ауксинам. Это позволяет поддерживать высокую скорость деления и формирования новых побегов, не допуская их преждевременного укоренения. Этот процесс можно повторять многократно, что позволяет получить тысячи и даже миллионы побегов из одного растения.

Стадия III. Укоренение

После получения достаточного количества побегов их нужно укоренить, чтобы получить полноценные, способные к выживанию растения. На этом этапе микропобеги переносят на новую среду, где гормональный баланс кардинально меняется: содержание ауксинов значительно повышается, а цитокининов — понижается. Ауксины стимулируют образование корней, и через несколько недель микропобеги превращаются в самостоятельные саженцы. После укоренения растения готовы к следующему этапу — адаптации к нестерильным условиям.

Практическое значение

Микроклональное размножение имеет огромное практическое значение для сельского хозяйства и биотехнологии.

1. Быстрое размножение ценных сортов: Метод позволяет быстро размножать редкие, трудно размножаемые или ценные сорта растений (орхидеи, плодовые деревья, ягодные культуры), что невозможно достичь традиционными методами.

2. Получение безвирусного посадочного материала: Многие сельскохозяйственные культуры, такие как картофель и виноград, часто поражаются вирусными заболеваниями, которые передаются при вегетативном размножении. Поскольку верхушечная меристема растения обычно свободна от вирусов, ее используют для получения безвирусного посадочного материала. Это значительно повышает урожайность и качество продукции.

3. Круглогодичное производство: Процесс микроклонирования не зависит от сезона, что позволяет получать посадочный материал круглый год, что особенно важно для тепличных хозяйств.

4. Сохранение генофонда: Метод используется для сохранения редких и исчезающих видов растений, а также для создания банков генетических ресурсов.

Заключение. Микроклональное размножение является мощным инструментом, основанным на фундаментальных принципах гормональной регуляции. Точное управление соотношением ауксинов и цитокининов на каждой стадии позволяет биотехнологам направленно управлять развитием

растительной клетки, что обеспечивает высокую эффективность и широкий спектр применения — от массового производства сельскохозяйственных культур до сохранения биоразнообразия.

Лекция 11. Каллусогенез, органогенез и соматический эмбриогенез: гормональная регуляция

Введение. Развитие биотехнологии растений стало возможным благодаря глубокому пониманию того, как гормоны управляют судьбой растительной клетки. основополагающий принцип, лежащий в основе всех методов культуры клеток и тканей *in vitro*, заключается в том, что практически любая живая клетка растения обладает тотипотентностью — способностью к дедифференциации и последующей регенерации в полноценное растение. Именно гормональные регуляторы роста, в первую очередь ауксины и цитокинины, служат ключом к управлению этим удивительным процессом.

Роль гормонов в индукции каллуса

Каллус — это недифференцированная, аморфная масса клеток, которая образуется из специализированного фрагмента растительной ткани, называемого эксплантом. Индукция каллуса является первым шагом во многих биотехнологических протоколах.

Процесс каллусогенеза строго контролируется соотношением двух ключевых гормонов в питательной среде: ауксинов и цитокининов.

- **Ауксины:** В частности, сильные синтетические ауксины, такие как 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота (2,4-Д), играют решающую роль в индукции клеточного деления. Они стимулируют клетки к вступлению в митотический цикл и потере своей специализированной функции (дедифференциация).

- **Цитокинины:** Эти гормоны работают в синергизме с ауксинами, также активно способствуя клеточному делению. Кроме того, они предотвращают преждевременную дифференциацию клеток в побеги или корни, поддерживая их в состоянии каллуса.

Для успешной индукции каллуса требуется сбалансированная среда, содержащая как ауксины, так и цитокинины, обычно в примерно равных или слегка повышенных концентрациях ауксинов. Эта гормональная комбинация обеспечивает взрывной, но неорганизованный рост клеток.

Регуляция органогенеза и соматического эмбриогенеза

После получения каллуса биотехнологам необходимо направить его развитие в желаемое русло. Это достигается путем изменения гормонального состава среды.

Органогенез

Органогенез — это процесс, при котором из недифференцированных клеток каллуса формируются организованные структуры, то есть органы. Этот процесс был впервые описан Скугом и Миллером в 1957 году и является классическим

примером гормонального контроля развития. Судьба каллуса полностью зависит от соотношения ауксина и цитокинина:

- **Высокое соотношение цитокинина к ауксину:** Если каллус перенести на среду с повышенным содержанием цитокинина и пониженным содержанием ауксина, он начнет формировать побеги. Это явление называется каулогенезом.

- **Высокое соотношение ауксина к цитокинину:** И наоборот, если каллус поместить на среду с высоким содержанием ауксина (например, индолил-3-масляной кислоты), он будет формировать корни. Этот процесс известен как ризогенез.

- **Сбалансированное соотношение:** Поддержание равных концентраций ауксинов и цитокининов позволяет сохранить каллус в недифференцированном состоянии для дальнейшего размножения.

Соматический эмбриогенез

Соматический эмбриогенез — более сложный и элегантный процесс, при котором из одной или нескольких соматических клеток образуются структуры, похожие на зародыши, развивающиеся из зиготы. Эти эмбриониды способны развиваться в полноценное растение без стадии каллуса и органогенеза.

Этот процесс также проходит в две основные фазы, каждая из которых имеет свою гормональную регуляцию:

1. **Индукция:** Начальный этап требует высоких концентраций ауксинов (часто 2,4-Д). Гормон стрессирует клетки, заставляя их вступить в эмбриогенный путь.

2. **Созревание и прорастание:** После индукции клетки переносят на среду без ауксинов. На этом этапе может добавляться абсцизовая кислота (АБК). АБК играет роль, аналогичную ее функции в семенах: она предотвращает преждевременное прорастание эмбрионидов и способствует их созреванию. После созревания эмбриониды помещают на среду, которая способствует их прорастанию в полноценные саженцы.

Применение в селекции и трансформации растений

Техники каллусогенеза, органогенеза и соматического эмбриогенеза являются основополагающими в современной биотехнологии растений.

- **Селекция *in vitro*:** Эти методы позволяют проводить селекцию на клеточном уровне. Например, можно индуцировать каллус из клеток растения и культивировать его на среде, содержащей гербицид или высокую концентрацию соли. Те немногие клетки, которые выживут, будут генетически устойчивы к стрессу. После этого из них можно регенерировать полноценное растение, которое унаследует эту устойчивость.

- **Генетическая трансформация:** Каллусы и эмбриогенные культуры являются идеальными мишенями для генетической трансформации. Бактерии *Agrobacterium tumefaciens*, используемые для введения чужеродных генов в растительные клетки, легко инфицируют недифференцированные клетки каллуса. После успешной трансформации из каллуса можно регенерировать

полноценное трансгенное растение через органогенез или соматический эмбриогенез. Это значительно упрощает и ускоряет процесс создания генетически модифицированных культур.

- **Массовое размножение:** Соматический эмбриогенез особенно ценен для массового производства растений, поскольку позволяет получать тысячи эмбриоидов из одной клетки. Этот метод применяется для размножения лесных пород, пальм и других ценных культур.

Заключение

Гормональная регуляция процессов каллусогенеза, органогенеза и соматического эмбриогенеза является краеугольным камнем растительной биотехнологии. Понимание принципов, согласно которым ауксины, цитокинины и другие гормоны управляют клеточным делением и дифференциацией, позволяет биотехнологам не только регенерировать растения *in vitro*, но и целенаправленно создавать новые, улучшенные сорта, способные выдерживать вызовы современного сельского хозяйства.

Лекция 12. Использование регуляторов роста для повышения урожайности и стрессоустойчивости культур

Введение. В условиях растущего мирового населения и изменения климата, повышение урожайности и обеспечение устойчивости сельскохозяйственных культур к неблагоприятным факторам становится одной из ключевых задач. Регуляторы роста растений, действующие в ничтожно малых концентрациях, являются мощным инструментом для решения этих проблем. Эта лекция посвящена практическим аспектам их применения в агрономии — от увеличения размера плодов до защиты растений от засухи и экстремальных температур.

Применение стимуляторов роста для повышения урожайности и качества продукции

Регуляторы роста, такие как ауксины, гиббереллины и цитокинины, напрямую влияют на процессы, определяющие урожайность: клеточное деление, растяжение и формирование органов.

1. Гиббереллины (ГК): Они являются одними из наиболее широко используемых стимуляторов роста для повышения качества плодов.

- **Увеличение размера плодов:** Обработка винограда гиббереллинами вызывает удлинение плодоножки и увеличивает размер ягод, что повышает товарность и урожайность. У citrusовых и яблонь опрыскивание ГК после цветения способствует увеличению размера плодов, особенно у сортов, склонных к мелкоплодности.

- **Получение бессемянных плодов:** У некоторых сортов винограда, а также у citrusовых и других культур, обработка гиббереллинами может привести к формированию бессемянных плодов.

- Улучшение качества: Применение ГК способствует более равномерному созреванию плодов и улучшает их внешний вид.

2. Цитокинины: Эти гормоны играют ключевую роль в замедлении старения (старении) листьев и продлении периода активного фотосинтеза.

- Продление жизни листа: Цитокинины предотвращают разрушение хлорофилла и белков, что позволяет листьям оставаться зелеными и функциональными дольше. Это особенно важно в период налива зерна у злаковых или формирования плодов, когда растению требуется максимум энергии.

- Повышение урожайности: Замедление старения листьев приводит к более длительному и эффективному фотосинтезу, что в конечном итоге увеличивает накопление биомассы и урожайность. В овощеводстве цитокинины используют для увеличения размера и веса листовых овощей.

3. Синтетические брассиностероиды (например, Эпин): Это класс гормонов, который в последние годы получил широкое распространение.

- Улучшение всхожести и раннего роста: Предпосевная обработка семян раствором Эпина значительно повышает их всхожесть, а также стимулирует развитие сильной корневой системы в начальный период.

- Повышение общей продуктивности: Брассиностероиды способствуют более активному росту, усиливают клеточное деление и растяжение, что приводит к формированию более мощных и продуктивных растений.

Повышение стрессоустойчивости культур

Регуляторы роста являются мощными адаптогенами, которые помогают растениям справляться с неблагоприятными условиями окружающей среды.

1. Абсцизовая кислота (АБК): Этот гормон является главным медиатором ответа растения на засуху.

- Регуляция водного режима: При недостатке влаги в почве растение начинает активно синтезировать АБК. Гормон распространяется по всему растению и вызывает закрытие устьиц — микроскопических пор на листьях. Это резко снижает транспирацию (испарение воды), предотвращая обезвоживание.

- Индукция покоя: АБК также играет важную роль в подготовке растений к зимнему периоду, вызывая покой почек.

2. Брассиностероиды и цитокинины: Эти гормоны помогают растениям противостоять температурным стрессам и засолению.

- Термоустойчивость: Брассиностероиды активируют синтез белков теплового шока (HSPs), которые защищают другие белки клетки от денатурации при высоких температурах. Цитокинины также повышают устойчивость к холоду.

- Солеустойчивость: В засоленных почвах растения испытывают осмотический стресс. Цитокинины и брассиностероиды помогают регулировать осмотическое давление в клетках, позволяя им поглощать воду и питательные вещества даже в условиях высокой концентрации солей.

- **Антиоксидантная защита:** При стрессах в клетках накапливаются активные формы кислорода. Эти гормоны активируют гены, отвечающие за синтез антиоксидантов, которые нейтрализуют свободные радикалы и защищают клетки от повреждений.

Заключение. Использование регуляторов роста — это современный и эффективный способ управления ростом растений. Они позволяют не только увеличить урожайность и улучшить качество продукции, но и обеспечить устойчивость культур к таким критическим факторам, как засуха, засоление и перепады температур. Оптимальное применение этих веществ, основанное на научном понимании их механизмов действия, является ключом к развитию устойчивого и высокопродуктивного сельского хозяйства.

Лекция 13. Фитогормоны и вторичный метаболизм: регуляция синтеза биологически активных веществ

Введение. Растения — настоящие химические лаборатории, способные синтезировать огромное разнообразие органических соединений. Помимо первичных метаболитов, таких как углеводы, белки и жиры, которые необходимы для их роста и выживания, растения производят так называемые **вторичные метаболиты**. Эти соединения не участвуют напрямую в основных процессах обмена веществ, но играют критическую роль в выживании и адаптации растений, выполняя защитные, сигнальные и аттрактивные функции. Эта лекция посвящена тому, как фитогормоны — основные регуляторы роста — управляют синтезом этих ценных веществ.

Роль фитогормонов в синтезе алкалоидов, флавоноидов и фенольных соединений

Синтез вторичных метаболитов, таких как алкалоиды, флавоноиды и фенольные соединения, является сложным процессом, который находится под контролем как генетических, так и внешних факторов, включая стрессы и гормональные сигналы. Фитогормоны действуют как "дирижеры", направляя метаболические пути в сторону синтеза тех или иных соединений.

1. **Ауксины:** Эти гормоны часто оказывают ингибирующее воздействие на синтез вторичных метаболитов. В высоких концентрациях ауксины стимулируют вегетативный рост, отвлекая ресурсы от путей, ведущих к синтезу защитных соединений. Однако в некоторых случаях, например, при культивировании клеток в пробирке, ауксины могут способствовать накоплению определенных алкалоидов.

2. **Цитокинины:** Их роль в синтезе вторичных метаболитов очень многогранна. Цитокинины способствуют клеточному делению и дифференциации, что может влиять на активность ферментов, участвующих в

биосинтезе. Например, в культуре клеток цитокинины могут стимулировать образование фенольных соединений и флавоноидов.

3. Гиббереллины: Эти гормоны стимулируют рост стеблей и могут подавлять синтез вторичных метаболитов, особенно тех, которые связаны с защитными реакциями. Это связано с тем, что гиббереллины перенаправляют метаболические потоки на обеспечение быстрого роста.

4. Абсцизовая кислота (АБК) и этилен: Эти гормоны, напротив, часто активируют синтез вторичных метаболитов. Поскольку они связаны со стрессовыми реакциями, они запускают защитные механизмы, включая производство алкалоидов, которые могут служить защитой от вредителей. Например, в условиях засухи или поражения вредителями растения активируют биосинтез фенольных соединений, которые являются мощными антиоксидантами.

Таким образом, гормональный баланс и соотношение между стимулирующими и ингибирующими гормонами определяют, какие метаболические пути будут активированы, и в конечном итоге влияют на количество и качество вторичных метаболитов.

Применение в фармацевтической и пищевой биотехнологии

Способность фитогормонов управлять синтезом вторичных метаболитов открыла огромные возможности для промышленности. **Культура клеток и тканей *in vitro*** стала мощным инструментом для производства ценных соединений в контролируемых условиях.

- **Фармацевтика:** Многие вторичные метаболиты являются основой для лекарственных препаратов. Например:

- **Таксол:** Противораковый препарат, получаемый из коры тихоокеанского тиса (*Taxus brevifolia*). В дикой природе таксол накапливается в очень малых количествах, а дерево растет медленно. С помощью культуры клеток и регулирования гормонального состава среды биотехнологи могут значительно увеличить выход таксола, обеспечивая его промышленное производство.

- **Хинин:** Алкалоид, используемый для лечения малярии, получаемый из коры хинного дерева.

- **Морфин:** Обезболивающее средство, получаемое из опийного мака. Регулируя концентрацию ауксинов и цитокининов в питательной среде, можно оптимизировать производство этих веществ.

- **Пищевая промышленность:** Вторичные метаболиты также имеют большое значение в пищевой промышленности, так как они отвечают за вкус, цвет и аромат.

- **Флавоноиды:** Эти соединения придают фруктам и овощам яркие цвета и обладают антиоксидантными свойствами. Их синтез можно усилить с помощью гормональных регуляторов в культуре клеток.

- **Терпеноиды:** Отвечают за аромат эфирных масел. Их производство также можно контролировать с помощью фитогормонов.

Заключение. Исследования взаимодействия фитогормонов и вторичного метаболизма открывают новые перспективы для получения ценных соединений в промышленных масштабах. Это позволяет получать биологически активные вещества в контролируемых условиях, не завися от сезона, климатических условий или урожайности в дикой природе. Эта область науки является ключевым звеном между биотехнологией, сельским хозяйством и медициной, способствуя созданию более эффективных лекарств и более качественных продуктов.

Лекция 14. Экологическая безопасность и токсикологические аспекты применения регуляторов роста растений

Введение. Использование регуляторов роста растений в современном сельском хозяйстве стало обыденной практикой, позволяющей повысить урожайность, улучшить качество продукции и сделать растения более устойчивыми к стрессам. Однако, как и в случае с любыми химическими веществами, их применение сопряжено с определенными экологическими и токсикологическими рисками. Эта лекция посвящена самым актуальным вопросам безопасности, связанным с использованием регуляторов роста, и мерам, направленным на минимизацию их негативного воздействия.

Нормативное регулирование и контроль

Обеспечение экологической безопасности начинается с жесткого нормативного регулирования. Государственные и международные организации, такие как Агентство по охране окружающей среды США (EPA) и Европейское агентство по безопасности продуктов питания (EFSA), играют ключевую роль в этом процессе.

Основные этапы регулирования:

1. Токсикологические и экотоксикологические исследования: Перед тем как новый препарат будет допущен к использованию, он проходит серию строгих тестов. Токсикологические исследования оценивают его безопасность для человека и животных, а экотоксикологические — для окружающей среды. Изучается острая и хроническая токсичность, канцерогенность, мутагенность, тератогенность и другие потенциальные риски.

2. Установление максимальных остаточных уровней (MRLs): Для каждого препарата и каждой культуры устанавливается максимальное допустимое количество остатков (MRL), которое может присутствовать в готовой продукции.

Эти уровни гарантируют, что потребление продукта будет безопасным для здоровья человека.

3. Регламентация способов и сроков применения: Регулирующие органы определяют, в какой дозировке, каким способом и в какое время (например, за сколько дней до сбора урожая) должен использоваться препарат. Соблюдение этих правил критически важно для предотвращения накопления остатков.

4. Регистрация и сертификация: Все препараты должны пройти процедуру государственной регистрации и получить соответствующий сертификат, подтверждающий их безопасность и эффективность.

Влияние на экосистему

Неконтролируемое или неправильное использование регуляторов роста может иметь негативные последствия для окружающей среды.

1. Загрязнение почвы и воды: Некоторые синтетические регуляторы роста, особенно те, которые плохо разлагаются, могут накапливаться в почве. При обильных осадках они могут вымываться в водоемы, загрязняя их и нанося вред водным организмам. Например, накопление некоторых синтетических ауксинов может оказывать негативное влияние на рост водорослей.

2. Воздействие на почвенную микрофлору: Нарушение баланса почвенных микроорганизмов, которые отвечают за разложение органики и круговорот питательных веществ, может снизить плодородие почвы.

3. Влияние на нецелевые организмы: Хотя большинство регуляторов роста направлены на растения, некоторые из них могут оказывать влияние и на другие организмы. Например, они могут влиять на поведение насекомых-опылителей или на рост сорных растений, которые важны для биоразнообразия.

Токсикологические ограничения и меры безопасности

Применение регуляторов роста требует строгого соблюдения правил. Нарушение дозировки или сроков обработки может привести к серьезным проблемам.

1. Накопление в сельскохозяйственной продукции: Если препарат применяется с нарушениями (например, слишком большая доза или слишком поздно), его остатки могут превысить MRLs. Это делает продукцию непригодной для употребления и опасной для здоровья.

2. Опасность для здоровья человека: Длительное воздействие высоких доз некоторых синтетических регуляторов роста может быть вредным. Например, 2,4-Д в высоких концентрациях вызывает неконтролируемый рост у двудольных растений, а для человека его чрезмерное воздействие может быть токсичным. Поэтому при работе с такими препаратами необходимо использовать средства индивидуальной защиты (перчатки, респираторы).

3. Разработка безопасных альтернатив: Современные исследования направлены на создание препаратов с улучшенным экологическим профилем.

○ Биоразлагаемые соединения: Разработка регуляторов роста, которые быстро разлагаются в почве и не накапливаются в окружающей среде.

- **Натуральные аналоги:** Использование природных регуляторов роста, которые менее токсичны и лучше воспринимаются экосистемой.
- **Биостимуляторы микробного происхождения:** Использование микроорганизмов, которые синтезируют фитогормоны, что является полностью природным и безопасным методом.

Заключение

Экологическая безопасность и токсикология — неотъемлемые аспекты науки о регуляторах роста растений. Чтобы максимизировать пользу и минимизировать риски, необходимо строго соблюдать нормативные требования, использовать препараты ответственно и поддерживать исследования, направленные на создание более безопасных и устойчивых решений. Только такой подход позволит нам эффективно управлять ростом растений, не нанося вреда окружающей среде и здоровью человека.

Лекция 15. Современные технологии и перспективные направления исследований регуляторов роста растений

Введение. В современном мире, сталкиваемом с вызовами продовольственной безопасности и изменением климата, исследования в области регуляторов роста растений выходят на новый уровень. Наука не стоит на месте, и на смену традиционным методам приходят инновационные подходы, позволяющие более эффективно и экологично управлять ростом и развитием сельскохозяйственных культур. Эта лекция посвящена самым актуальным и перспективным направлениям в данной области.

Нанопрепараты регуляторов роста

Традиционные препараты регуляторов роста часто имеют низкую биодоступность, быстро разлагаются под воздействием ультрафиолета или микроорганизмов и требуют внесения в больших дозах, что может приводить к загрязнению окружающей среды. **Нанопрепараты** решают эти проблемы, инкапсулируя активное вещество в наноразмерные носители (от 1 до 100 нанометров).

Механизм действия и преимущества:

1. **Повышенная эффективность:** Благодаря наноразмерам, частицы могут легче проникать через кутикулу и клеточные стенки, обеспечивая более эффективную доставку фитогормона.

2. **Снижение дозировки:** Целенаправленная доставка позволяет использовать значительно меньшие дозы препарата. Например, нанокапсулированный ауксин может быть в 5–10 раз эффективнее, чем его свободная форма.

3. Контролируемое высвобождение: Носители могут быть разработаны таким образом, чтобы высвобождать активное вещество постепенно, в течение длительного периода. Это позволяет избежать необходимости многократных обработок.

4. Защита от деградации: Наночастицы защищают фитогормон от негативного воздействия внешних факторов, таких как свет, температура и микроорганизмы, продлевая его срок действия.

5. Экологическая безопасность: Уменьшение дозировки и возможность использования биоразлагаемых полимерных носителей снижают негативное воздействие на окружающую среду.

В качестве носителей для нанопрепаратов используют полимеры (**хитозан**, полимолочная кислота), липидные наночастицы и даже нанотрубки.

Микробные биостимуляторы. Это направление, основанное на принципах экологии и устойчивого сельского хозяйства, использует естественные микроорганизмы для стимуляции роста растений. Эти полезные микробы, обитающие в почве и ризосфере, производят собственные фитогормоны, улучшают доступность питательных веществ и повышают устойчивость растений к стрессам.

Основные типы и механизмы действия:

- **Азотфиксирующие бактерии:** Такие как бактерии рода *Azotobacter* или *Rhizobium*, которые фиксируют атмосферный азот и переводят его в доступную для растений форму. Они также могут синтезировать ауксины и цитокинины.

- **Фосфат-сольюбилизирующие бактерии:** Например, *Bacillus megaterium*, которые растворяют нерастворимые фосфаты в почве, делая фосфор доступным для поглощения корнями.

- **Грибы-эндифиты:** Эти грибы живут внутри тканей растений, не нанося им вреда, и синтезируют гиббереллины и другие гормоны, способствующие росту.

- **Грибы-микоризы:** Эти грибы формируют симбиотические отношения с корнями растений, увеличивая площадь поглощения воды и питательных веществ и защищая от патогенов.

Использование микробных биостимуляторов снижает зависимость от химических удобрений и синтетических регуляторов, улучшает структуру и плодородие почвы и способствует формированию здоровой экосистемы.

Индукторы устойчивости

Индукторы устойчивости, или **элиситоры**, — это соединения, которые не убивают патогены напрямую, а запускают в растении его собственные механизмы защиты. Это похоже на «прививку» для растения, которая готовит его к будущим атакам.

Механизм действия:

Индукторы устойчивости имитируют сигналы, которые растение получает при атаке патогена. В ответ растение активирует **системную приобретенную устойчивость (SAR)**, включая синтез:

- **Фитоалексинов:** Антимикробных соединений.
- **Патогенез-связанных белков (PR-белков):** Ферментов, которые разрушают клеточные стенки грибов и бактерий.
- **Лигнина и каллозы:** Веществ, которые укрепляют клеточные стенки и препятствуют проникновению патогенов.

Примеры индукторов: салициловая кислота и её аналоги, хитозан (из панцирей ракообразных), а также синтетические соединения, такие как **бенотиазол**. Применение индукторов устойчивости является ключевым элементом **интегрированной защиты растений** и позволяет снизить использование пестицидов.

Перспективы и направления будущих исследований

Будущие исследования в области регуляторов роста растений направлены на создание комплексных решений для устойчивого сельского хозяйства.

1. **Мультифункциональные препараты:** Разработка препаратов, которые не только регулируют рост, но и повышают устойчивость к нескольким типам стрессам одновременно, например к засухе и вредителям.

2. **Генная инженерия:** Создание генетически модифицированных растений с усиленной или ослабленной экспрессией генов, отвечающих за синтез и восприятие фитогормонов, что позволит регулировать их рост и развитие изнутри.

3. **Точное земледелие:** Интеграция данных с датчиков и дронов для точного мониторинга состояния растений и адресного применения регуляторов роста только там, где это необходимо, что оптимизирует расход препаратов и снижает затраты.

4. **Компьютерное моделирование:** Использование компьютерных моделей для предсказания эффектов различных гормональных комбинаций и разработки оптимальных стратегий их применения.

Эти направления помогут создать более безопасные и эффективные препараты, которые станут основой для решения глобальных проблем продовольственной безопасности и адаптации сельского хозяйства к изменяющимся условиям окружающей среды.

Литература

1. Турашева С.К. Основы биотехнологии высших и низших растений: учебник. - Алматы, Қазақ университеті, 2016. -270 с.
2. Калашникова Е.А., Карсункина Н.П., Чередничко М.Ю. Регуляторы роста растений с практикумом. - Кнорус, 2023. -470 с.
3. Киселева И. С., Малева М. Г., Борисова Г. Г., Чукина Н. В., Тугбаева А. С. Физиология растений : учеб.-метод. пособие. - Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2018. – 120 с.
4. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. - Москва: Издательство Юрайт, 2024. - 437 с.
5. Назаренко Л.В., Долгих Ю.И., Загоскина Н.В., Ралдугина Г.В. Биотехнология растений: учебник и практикум для вузов. – М.: Юрайт, 2023. – 161 с.
6. Головацкая И.Ф. Морфогенез растений и его регуляция. Часть 1: Фоторегуляция морфогенеза растений: учеб. пособие. – Томск: Издательский Дом Томского государственного университета, 2016. – 172 с.
7. Калашникова Е.А., Чередниченко М.Ю., Киракосян Р.Н., Зайцева С.М., Карсункина Н.П. Основы биотехнологии: практикум. – Москва, КноРус, 2023. – 160 с.

Интернет-ресурсы

1. <http://elibrary.kaznu.kz/ru>
2. <https://library.atu.edu.kz/files/85759.pdf>
3. <https://image.agriexpert.ru/storage/files/article/247/block/3883/1OwYeubHXQiB.pdf>
4. <https://ippras.ru/info/chailahyanovskie-chteniya/3.pdf>
5. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=44818693>