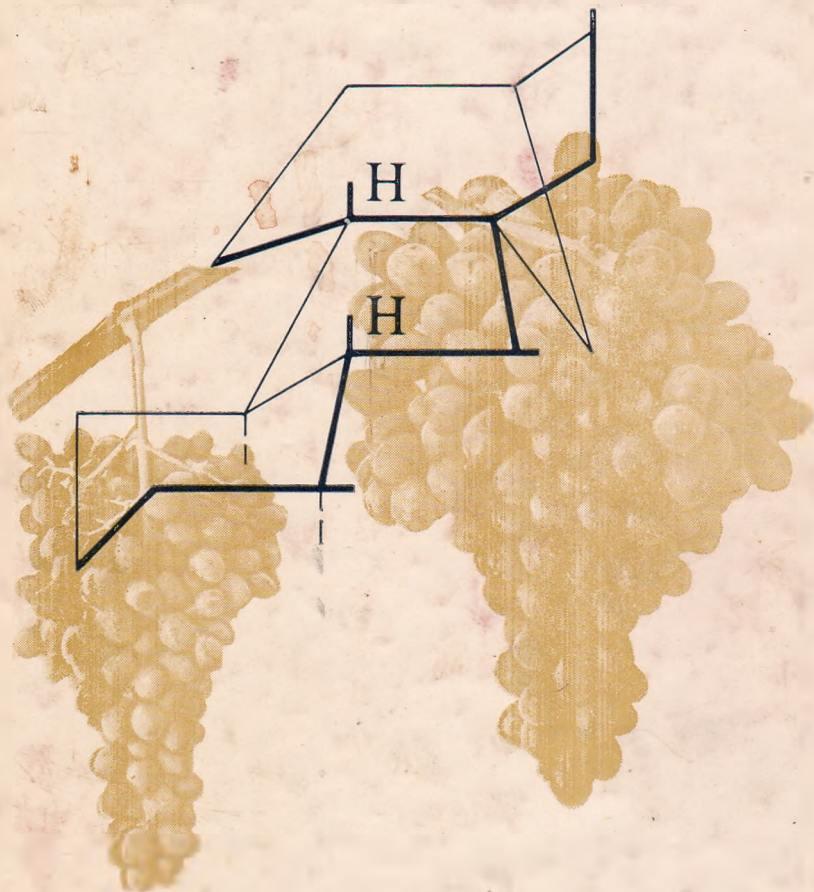


Г. С. Муромцев  
В. Н. Агнестикова

# ГИББЕРЕЛЛИНЫ



ИЗДАТЕЛЬСТВО « НАУКА »

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Комиссия по научным основам сельского хозяйства  
при Президиуме АН СССР

ВСЕСОЮЗНАЯ АКАДЕМИЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК им. В. И. ЛЕНИНА

Всесоюзный научно-исследовательский институт  
прикладной молекулярной биологии и генетики

Г. С. Муромцев

В. Н. Агнистикова

# ГИББЕРЕЛЛИНЫ

Ответственный редактор

доктор биологических наук С. В. ЛЕТУНОВА



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1984

Муромцев Г. С., Агнестикова В. Н. Гиббереллины. М.: Наука, 1984. 208 с.

В монографии обобщены данные о химической структуре, методах определения и идентификации, физиологической активности, механизме действия, микробном синтезе и практическом применении обширной группы фитогормонов — гиббереллинах. Большое внимание уделено гиббереллинам высших растений. Изложены представления о приспособительном значении образования гиббереллинов фитопатогенным грибом *Fusarium moniliforme* и предложена гипотеза о регуляции онтогенеза растений различными гиббереллинами, объясняющая наличие в растениях большого набора этих веществ.

Книга предназначена для физиологов и биохимиков растений, микробиологов, химиков растениеводов.

Табл. 11, ил. 17, библиогр. 922 назв.

Георгий Сергеевич Муромцев, Вера Николаевна Агнестикова  
ГИББЕРЕЛЛИНЫ

Утверждено к печати

Комиссией по научным основам сельского хозяйства при Президиуме АН СССР  
и Всесоюзным научно-исследовательским институтом  
прикладной молекулярной биологии и генетики ВАСХНИЛ

Редактор издательства Е. М. Пушкина  
Художник Л. А. Григорян. Художественный редактор М. В. Версоцкая  
Технический редактор Т. В. Калинин. Корректор Л. В. Лукичева

ИБ № 28035

Сдано в набор 13.02.84. Подписано к печати 25.05.84. Т-13101. Формат 84×108<sup>1</sup>/<sub>32</sub>

Бумага типографская № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая

Усл. печ. л. 10,92. Уч.-изд. л. 13,9. Усл. кр. отт. 5,67. Тираж 1600 экз.

Тип. зак. 4875. Цена 2 р. 20 к.

Издательство «Наука», 117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90  
2-я типография издательства «Наука», 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

## ПРЕДИСЛОВИЕ

В этой книге мы постарались изложить сведения, накопленные по гиббереллинам к настоящему времени (по 1982 г.). За 10 лет, которые прошли со времени выхода в свет нашей предыдущей книги («Гормоны растений гиббереллины». М.: Наука, 1973. 272 с.), объем знаний о гиббереллинах существенно увеличился. Число открытых гиббереллинов возросло с 32 до 62, практически завершено химическое описание этой крупной группы дитерпеноидов и всесторонне охарактеризована зависимость их физиологической активности от строения молекулы. Более четкими стали представления о возможностях практического применения гиббереллина, появились более конкретные и дифференцированные рекомендации по его использованию.

Как и ранее, проблема гиббереллинов привлекает внимание специалистов различного профиля — физиологов, биохимиков, специалистов в области молекулярной биологии, химиков, микробиологов, фитопатологов, растениеводов и др. Ежегодно появляются сотни публикаций о гиббереллинах. Естественно, что в книге отражена лишь сравнительно небольшая их часть.

В последнее десятилетие особенно много внимания уделялось всестороннему и углубленному изучению эндогенных гиббереллинов. Особую актуальность приобрела разработка методов идентификации индивидуальных природных гиббереллинов. Предметом активного экспериментального исследования стал первичный механизм физиологической активности гиббереллинов. Появились и уже были использованы новые возможности для изучения метаболизма гиббереллинов в растениях, больше исследований стало проводиться на молекулярном, клеточном и субклеточном уровнях. Не случайно поэтому разделы книги, посвященные перечисленным вопросам, содержат больше всего новейших данных.

Вместе с тем мы привлекли результаты многих исследований, выполненных ранее, в течение почти полувековой работы с гиббереллинами. Это позволило не только осветить проблему в историческом аспекте, но и затронуть такие ее стороны, исследование которых отошло в настоящее время на второй план.



При работе над этой книгой мы пользовались ценными советами и замечаниями коллег, в первую очередь профессора О. Н. Кулаевой, доктора биологических наук С. В. Летуновой, доктора химических наук Э. П. Серебрякова, профессора Д. И. Чканикова, которым приносим глубокую благодарность. Мы благодарим также сотрудников лаборатории микробного синтеза регуляторов роста растений ВНИИ прикладной молекулярной биологии и генетики ВАСХНИЛ за помощь в работе над рукописью и при подготовке ее к печати.

## ВВЕДЕНИЕ

Идея гормональной (химической) регуляции онтогенеза растений не новая. Веские соображения на этот счет высказывал еще Чарльз Дарвин.

В дальнейшем учение о гормональной регуляции роста и развития растений было развито в трудах выдающихся отечественных и зарубежных биологов Ф. Вента, Н. Г. Холодного, Ф. Кегля, К. Тиманна, М. Х. Чайлахяна и других. С 50-х годов нашего столетия представление о гормональной системе растительного организма становится общепринятым и выделяется в самостоятельную и важную ветвь физиологии.

В настоящее время известно громадное количество (около 5000) синтетических соединений, с помощью которых можно активно влиять на морфофизиологические процессы у высших растений. Много подобных веществ выявлено также среди продуктов жизнедеятельности микроорганизмов или самих растений. В последнем случае регуляторы роста называют эндогенными.

Важнейшими представителями эндогенных регуляторов роста растений являются фитогормоны. Это — нормальные продукты жизнедеятельности самого растения, участвующие в регуляции обмена веществ и формообразовательных процессов на всех этапах онтогенеза. Наиболее известными фитогормонами являются ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота и этилен.

Существенными чертами этих физиологически активных веществ считаются их способность действовать в очень малых дозах, вызывать характерные морфофизиологические изменения у растений и передвигаться по растению, что позволяет осуществлять химическую регуляцию. Каждый из этих признаков в отдельности может быть свойствен и другим эндогенным регуляторам роста, но совокупность их характеризует именно фитогормоны.

По современным представлениям, гормональная система растений играет ключевую роль в реализации генетического кода, ответственного за закономерную последовательность морфофизиологических процессов в ходе онтогенеза. Здесь напрашиваются определенные аналогии с гор-

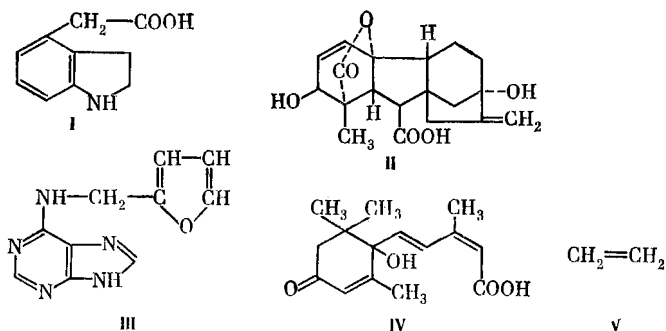


Рис. 1. Пять групп фитогормонов

*I* — ауксины (индолилуксусная кислота); *II* — гиббереллины (гибберелловая кислота); *III* — цитокинины (кинтин); *IV* — абсцизовая кислота; *V* — этилен

мональной (эндокринной) системой животных, у которых она изучена гораздо лучше.

Следует отметить и целый ряд существенных различий между гормонами растений и животных. Одно из главных — узкая специализация гормонов животных и полифункциональность (широкий спектр активности) гормонов растений. Совершенно ясно, например, что в животном организме инсулин никак не может заменить гонадотропный гормон. В то же время у растений ускорение созревания в тех или иных случаях может быть вызвано ауксином, этиленом, а иногда и гиббереллином; сдвиг пола (в мужскую или женскую сторону) — этиленом, ауксином или гиббереллином и т. д. Видимо, поэтому фитогормонов гораздо меньше (основных — пять), чем гормонов животных (более двадцати). Другое отличие — гормоны растений, как видно из рис. 1, по химическому строению не имеют между собой ничего общего (это тем более удивительно, что они могут давать сходные эффекты). Только гиббереллины и абсцизовая кислота относятся к одному классу соединений — терпеноидам, хотя и их структуры весьма различны; цитокинины — производные пуриновых оснований, индолилуксусная кислота и этилен химически не имеют почти ничего общего ни между собой, ни с другими тремя фитогормонами. В то же время гормоны животных преимущественно представлены двумя классами соединений — стероидами и пептидами.

Существенным различием является также то, что гормоны животных образуются в четко специализированных

органах — эндокринных железах. Растения подобного рода специализированных органов не имеют, хотя синтез фитогормонов нередко активнее происходит в определенных органах и тканях — формирующихся семенах, меристемах.

Нужно добавить, что представления о гормональной системе цветковых растений формировались на фоне бурного развития учения об эндокринной системе животных (млекопитающих). При этом были неизбежны аналогии между гормонами растений и животных, перенесение в большей или меньшей степени представлений о гормональной системе животных на гормональную систему растений, что, возможно, внесло немалую путаницу в формирование учения о последней. Следует четко представлять, что между гормонами растений и животных лежат глубокие различия, а реальная аналогия заключается в их функции — регуляции малыми дозами ведущих метаболических процессов.

Гиббереллины представляют собой наиболее обширную и очень важную группу фитогормонов. Приоритет открытия этих физиологически активных веществ принадлежит японским ученым. В начале нашего века японский фитопатолог Савада изучал болезнь риса бакане, характерным симптомом которой является чрезмерное (по сравнению со здоровыми) вытягивание пораженных растений. Обнаружив в стеблях больных растений мицелий, этот исследователь в 1912 г. впервые высказал мысль о том, что стимуляция роста может быть связана с жизнедеятельностью фитопатогенного грибка — возбудителя болезни (цит. по [829]). Догадка Савады нашла блестящее подтверждение в работе Куросава [590]. Этот исследователь предположил, что усиленное вытягивание больных растений вызывается физиологически активными веществами, которые выделяет в ткани растения возбудитель заболевания — микроскопический грибок *Gibberella*. Куросава обработал молодые здоровые растения риса стерильными фильтратами жидкой культуры гриба — возбудителя заболевания, и растения, несмотря на отсутствие возбудителя, начали быстро вытягиваться. Стало ясно, что этот эффект обусловлен действием физиологически активных веществ, выделяемых грибом в культуральную среду.

В конце 30-х годов японские химики выделили это вещество в чистом виде, назвав его гиббереллином — по латинскому названию гриба-продуцента (*Gibberella*). Они же описали методы выделения этого вещества, его основные физико-химические свойства, провели ряд важных работ по установлению его структуры [124].

Второй, и наиболее важный, этап исследования гиббереллинов начинается с середины 50-х годов. К этому времени японские ученые неплохо изучили гиббереллины, и эти вещества, возможно, просто остались бы еще одной, хотя и весьма любопытной, группой физиологически активных микробных метаболитов, если бы не открытие во второй половине 50-х годов их уникальных свойств как гормональных регуляторов роста растений.

Широкое изучение физиологической активности гиббереллинов стало возможным благодаря освоению их промышленного производства в Англии и США в 50-х годах. В 1954 г. английские химики Кросс и Кертис [347, 362] устанавливают структурную формулу гибберелловой кислоты. В 1956 г. Рэдли [738] в Англии и Уэст и Финни [885] в США сообщили об обнаружении веществ со свойствами гиббереллинов в семенах высших растений, а через два года Мак-Миллан и Сьютер [632] сообщили о выделении из семян бобовых растений гиббереллина  $A_1$ . С этого момента в изучении гиббереллинов наступает качественно новый этап — они начинают исследоваться как гормоны цветковых растений.

В 1956 г. американский физиолог Ланг [595—597] сделал два важных открытия. Он установил, что некоторые розеточные растения, которые нуждаются для стрелкования и цветения в определенном воздействии пониженных температур и длинного дня, могут выбросить стрелку и зацвести и без этих условий, если их обработать гиббереллином. Дальнейшее развитие этих исследований сыграло выдающуюся роль в учении об онтогенезе цветковых растений. Выяснилось, что гиббереллины присутствуют во всех высших растениях и являются важной составной частью их гормонального комплекса.

В разработку гормональной теории онтогенеза цветковых растений внес большой вклад академик М. Х. Чайлахян. Еще в 30-х годах [204] он выдвинул гипотезу, согласно которой растения обладают особым гормоном цветения — флоригеном, который формируется в них при наличии соответствующих внешних условий (длинный или короткий день). Отсюда следовало, в частности, что если растениям дать извне флориген, то они перейдут к цветению и в отсутствие этих факторов внешней среды. Однако выделить флориген из растений не удавалось — для превращения гипотезы в теорию не хватало фактов. Открытие уникальных свойств гиббереллинов и непереносимого наличия их в цветковых растениях явилось мощным аргументом в под-

держку гормональной теории. Согласно воззрениям М. Х. Чайлахяна, гиббереллины — важная составная часть гормонального комплекса цветения растений — флоригена.

В СССР исследования гиббереллинов приобрели широкий размах. Уже в 60-х годах в них участвовало более 100 научно-исследовательских учреждений. В 1961 г. было проведено Всесоюзное совещание по проблеме гиббереллинов, а в 1981 г. — Всесоюзная конференция по регуляторам роста растений, в тематике которой гиббереллины заняли большое место.

Выпускаемый нашей промышленностью кристаллический гиббереллин используется в основном для обработки бессемянных сортов винограда в Узбекистане. Предусматривается значительное расширение исследовательских работ по гиббереллинам и масштабов их применения в растениеводстве.

# ХИМИЯ, ИДЕНТИФИКАЦИЯ И МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ГИББЕРЕЛЛИНОВ

## ХИМИЯ ГИББЕРЕЛЛИНОВ

Гиббереллины представляют собой группу весьма близких по строению тетрациклических (кольца *A*, *B*, *C* и *D*, рис. 2) карбоновых кислот, относящихся к классу дитерпенов. Эти вещества образуют одну из самых обширных групп дитерпеноидов. К 1981 г. из высших растений и культуры гриба *Gibberella fujikuroi* было выделено 62 гиббереллина: *A*<sub>2</sub>, *A*<sub>10</sub>, *A*<sub>11</sub>, *A*<sub>14</sub>, *A*<sub>36</sub>, *A*<sub>40</sub>, *A*<sub>41</sub>, *A*<sub>42</sub>, *A*<sub>47</sub>, *A*<sub>56</sub>, *A*<sub>57</sub> — грибного происхождения, *A*<sub>5</sub>, *A*<sub>6</sub>, *A*<sub>8</sub>, *A*<sub>17</sub>, *A*<sub>18</sub>, *A*<sub>19</sub>, *A*<sub>20</sub>, *A*<sub>21</sub>, *A*<sub>22</sub>, *A*<sub>23</sub>, *A*<sub>26</sub>, *A*<sub>27</sub>, *A*<sub>28</sub>, *A*<sub>29</sub>, *A*<sub>30</sub>, *A*<sub>31</sub>, *A*<sub>32</sub>, *A*<sub>33</sub>, *A*<sub>34</sub>, *A*<sub>35</sub>, *A*<sub>38</sub>, *A*<sub>39</sub>, *A*<sub>43</sub>, *A*<sub>44</sub>, *A*<sub>45</sub>, *A*<sub>46</sub>, *A*<sub>48</sub>, *A*<sub>49</sub>, *A*<sub>50</sub>, *A*<sub>51</sub>, *A*<sub>52</sub>, *A*<sub>53</sub>, *A*<sub>58</sub>, *A*<sub>59</sub>, *A*<sub>60</sub>, *A*<sub>61</sub>, *A*<sub>62</sub> — обнаружены только в высших растениях и *A*<sub>1</sub>, *A*<sub>3</sub>, *A*<sub>4</sub>, *A*<sub>7</sub>, *A*<sub>8</sub>, *A*<sub>12</sub>, *A*<sub>13</sub>, *A*<sub>15</sub>, *A*<sub>16</sub>, *A*<sub>24</sub>, *A*<sub>25</sub>, *A*<sub>37</sub>, *A*<sub>54</sub>, *A*<sub>55</sub> — как в культуре гриба, так и в высших растениях. Гиббереллины обнаружены в растениях 26 видов, представляющих 12 семейств. Наличие этих фитогормонов у представителей семейств, филогенетически весьма удаленных друг от друга, свидетельствует о том, что гиббереллины должны присутствовать во всех цветковых растениях.

Первоначально [453, 656] номенклатура гиббереллинов была основана на полностью насыщенной гиббановой системе. Эта номенклатура не учитывала стереохимию молекулы и ее биогенез. К настоящему времени она претерпела существенные изменения. Гиббереллины стали рассматривать как производные гипотетического углеводорода энт-гиббереллана (рис. 2), нумерация углеродных атомов в котором соответствует правилам для тетрациклических дитерпеноидов [648, 774].

Индивидуальные гиббереллины обозначают символом ГА или просто А с цифрой справа внизу — порядковым номером, который присваивается каждому новому соединению по мере открытия и идентификации.

По предложению Мак-Миллана и Такахаши [633], символ гиббереллина (А с номером) присваивается соединениям природного происхождения, если они имеют энт-гиббе-

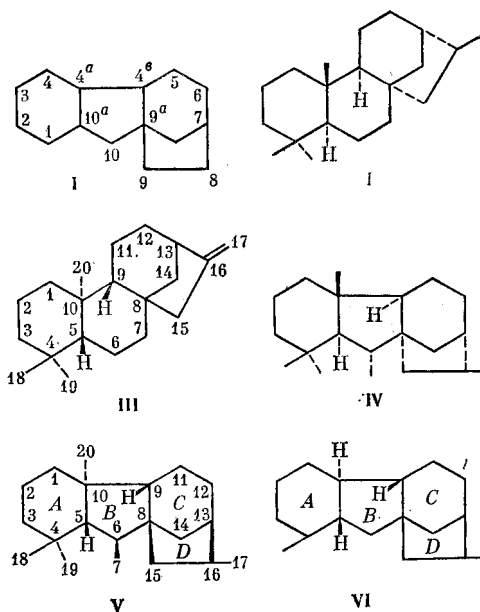


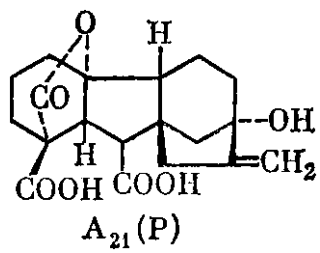
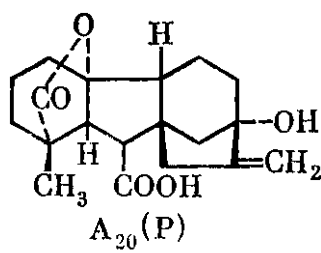
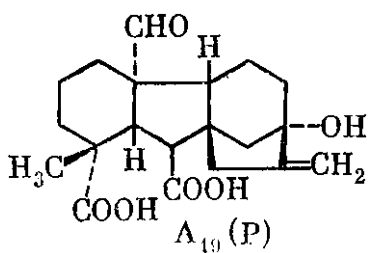
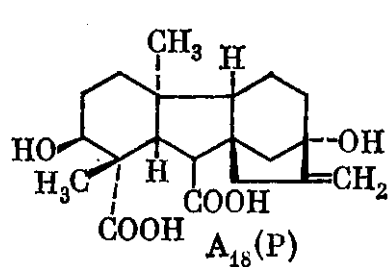
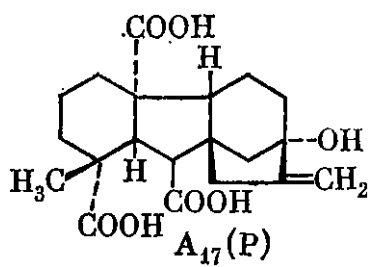
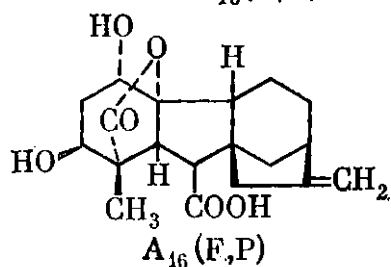
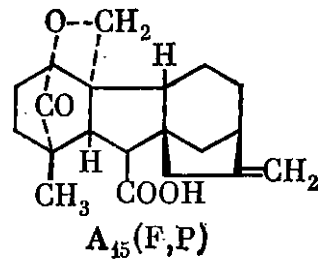
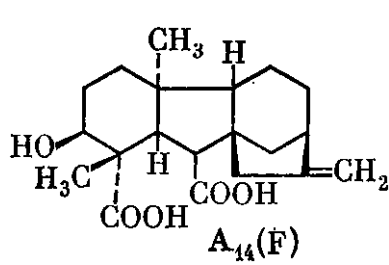
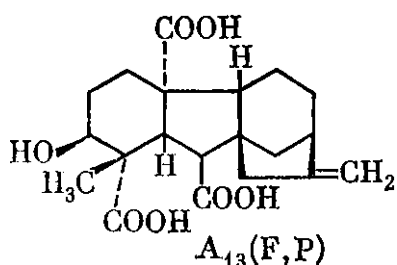
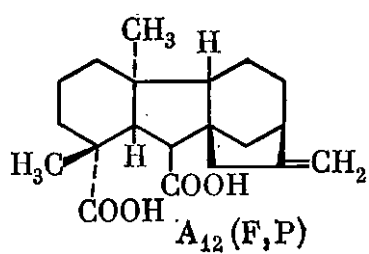
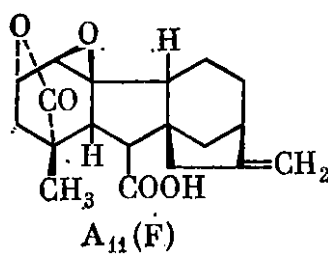
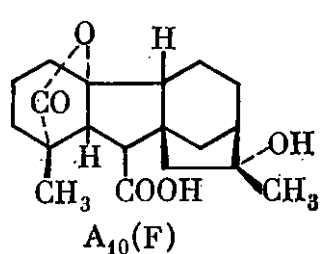
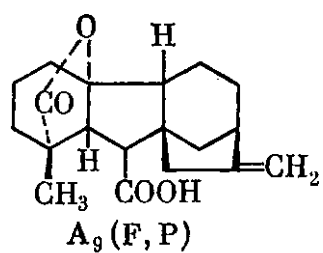
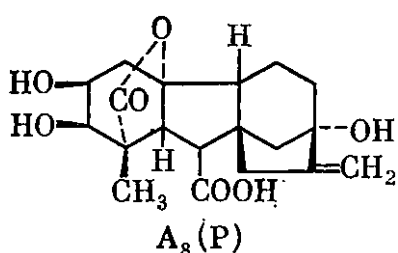
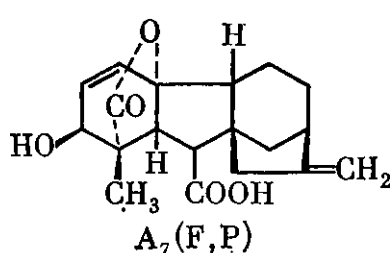
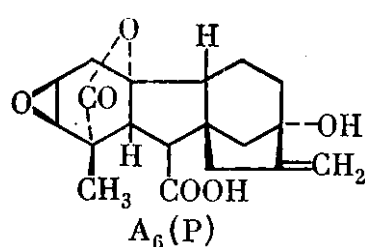
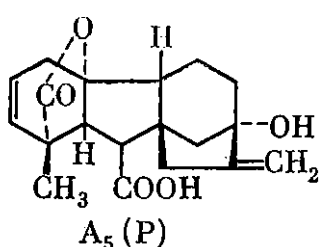
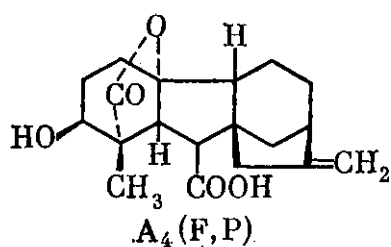
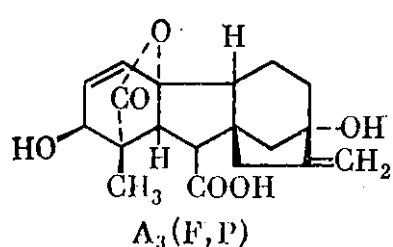
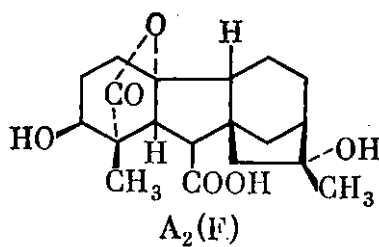
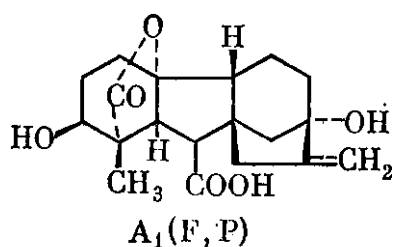
Рис. 2. Структуры гиббана (I), каурана (II), энт-каурана или (—)-каурана (III), гиббереллана (IV), энт-гиббереллана или  $C_{20}$ -гиббереллинов (V), энт-20-норгиббереллана или  $C_{19}$ -гиббереллинов (VI)

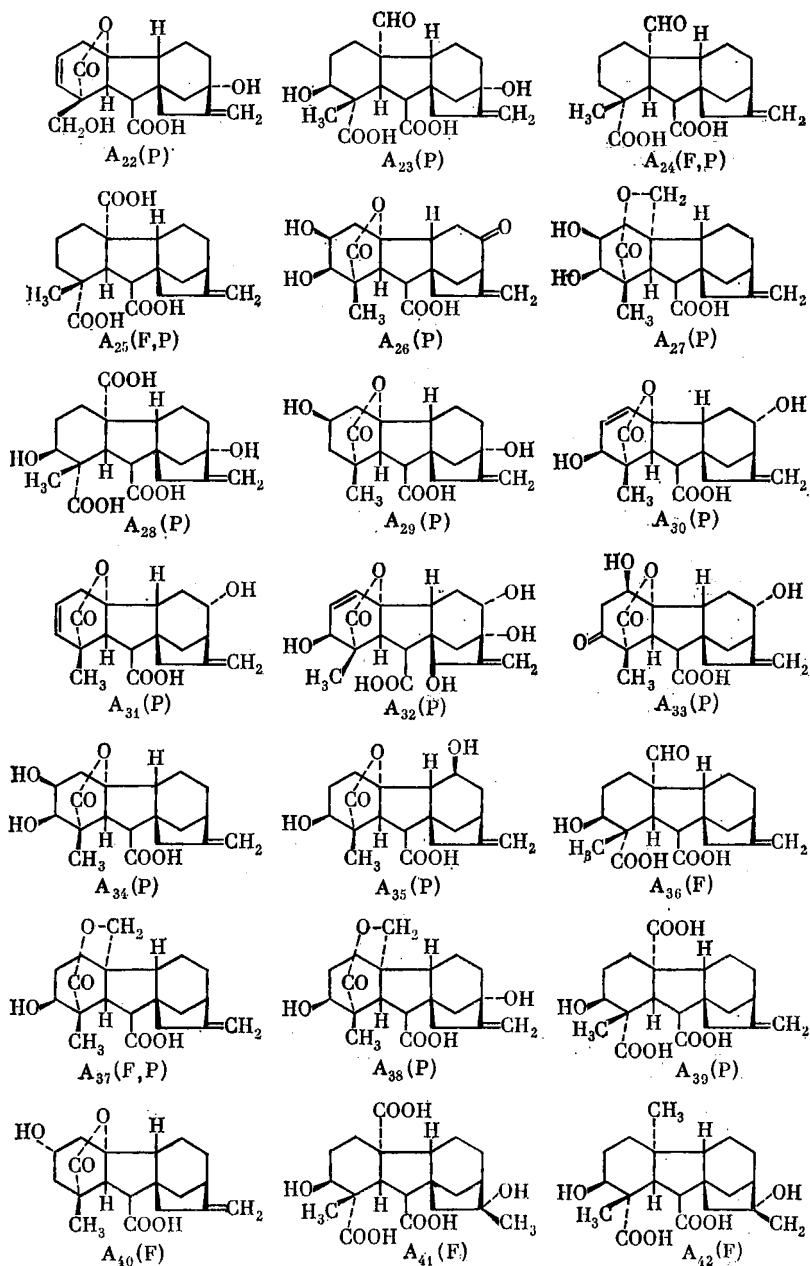
селлановый скелет и проявляют активность в специфических для гиббереллинов биотестах. Структуры известных в настоящее время 62 гиббереллинов представлены на рис. 3; в табл. 1 даны некоторые физико-химические характеристики.

По количеству углеродных атомов в молекуле гиббереллины разделяются на две группы. Приблизительно половина из них сохраняет 20 углеродных атомов, что свойственно дитерпенам, и относится к  $C_{20}$ -гиббереллинам (энт-гибберелланам). Другая половина потеряла один атом углерода своего биогенетического предшественника и относится к  $C_{19}$ -гиббереллинам (энт-20-нор-гибберелланам) (см. рис. 2).

У большинства гиббереллинов тетрациклическое ядро имеет несколько постоянных заместителей: в положении С-7 — карбоксильная группа, С-17 — обычно экзометиленовая двойная связь, С-18 —  $CH_3$ -группа (за исключением  $A_{21}$ ,  $A_{22}$ ), С-19 —  $\gamma$ - или 19  $\rightarrow$  10- $\delta$  лактоны или карбоксильная группа. Присутствие гидроксильных групп в положениях 1,







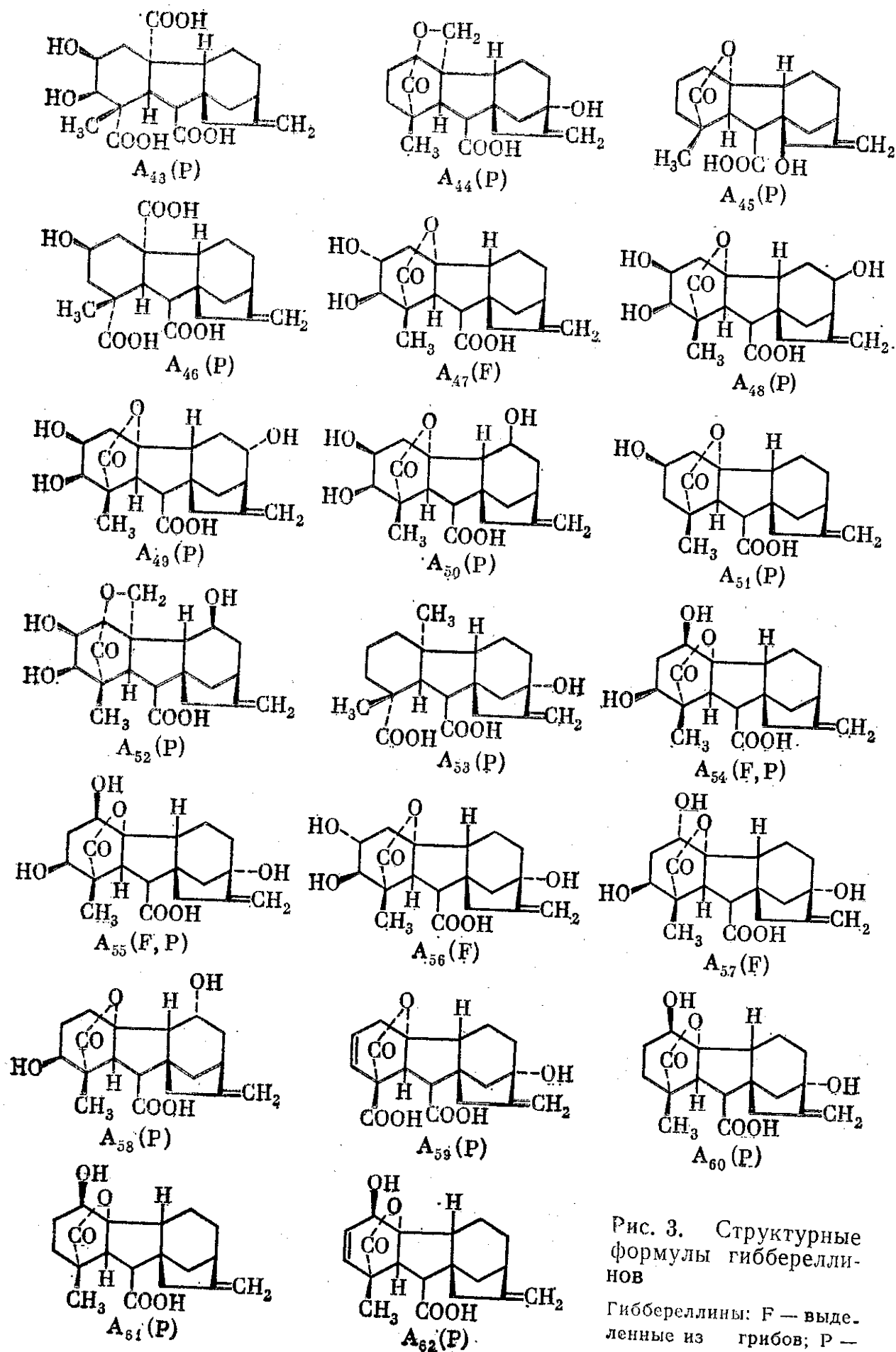


Рис. 3. Структурные формулы гиббереллинов

Гиббереллины: F — выделенные из грибов; P — выделенные из растений

Таблица 1  
Физико-химические характеристики гиббереллинов

Гиббереллин	Брутто формула	Молекулярная	Температура плавления	$[\alpha]_D^{25}$	Литературный источник
A <sub>1</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>6</sub>	348	255—258 232—235 235—240 256—260 255 (разлагается) 235—237 233—237 (разлагается) 232—234 233—235	+38 <sub>21</sub> (4,74) +35 +36,5 +42,3 +44,7	[137, 452, 630, 832, 837, 841]
A <sub>2</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>20</sub> O <sub>6</sub>	350			[137, 451, 452, 837, 841]
A <sub>3</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>22</sub> O <sub>6</sub>	346		+86 <sub>19</sub> (2,12) +82 +92 +98	[132, 346, 362, 452, 832, 837, 841]
A <sub>4</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>5</sub>	332	216 и 255 (разлагается) 222 (разлагается) 211—214 214—215	—3—20 (0,4) —20,4 <sub>20</sub> (0,34) —3	[137, 452, 454, 832, 837, 840, 841]
A <sub>5</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>22</sub> O <sub>5</sub>	330	260—261	—77 <sub>27</sub> (0,5)	[137, 452, 630, 832]
A <sub>6</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>22</sub> O <sub>6</sub>	346	206—209 222—225	—22 —20 <sub>26</sub> (0,2)	452, 631, 832]
A <sub>7</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>22</sub> O <sub>5</sub>	330	169—172, 202	+20 <sub>24</sub> (0,5)	338, 350, 35 2, 452, 832]
A <sub>8</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>7</sub>	364	210—215	+13 <sub>32</sub> (2,05)	[452, 631]
A <sub>9</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>4</sub>	346	208—211	—22 <sub>17</sub> (0,25)	[351, 352]

Таблица 1 (продолжение)

Гибберелин	Брутто формула	Молекулярная масса	Температура плавления	$[\alpha]_D^{25}$ (C)	Литературный источник
A <sub>10</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>26</sub> O <sub>5</sub>	334	245—246	+3	[353, 462]
A <sub>11</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>22</sub> O <sub>5</sub>	330	242—244	+11 (0,3)	[305, 353]
A <sub>12</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>28</sub> O <sub>4</sub>	332	245—248		[356, 357]
A <sub>13</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>7</sub>	378	194—195, 5	—48 <sub>17</sub> (0,25)	[356, 421]
A <sub>14</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>28</sub> O <sub>5</sub>	348	232—233	—73 <sub>17</sub> (0,4)	[338, 348, 522]
A <sub>15</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>4</sub>	330	242—243	+5	[463]
A <sub>16</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>6</sub>	348	274—276	—	
A <sub>17</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>7</sub>	378	157—165	—	[264, 422, 870]
A <sub>18</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>28</sub> O <sub>6</sub>	364	137—140	—	[734]
A <sub>19</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>8</sub>	362	140—150	—	[576—578]
A <sub>20</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>5</sub>	332	235—293	—28	
A <sub>21</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>22</sub> O <sub>7</sub>	362	240—242	—	[677, 843, 844]
A <sub>22</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>22</sub> O <sub>6</sub>	346	124—126	—	
A <sub>23</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>7</sub>	378	236—237	—	[627, 681, 839]
A <sub>24</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>5</sub>	346	232—233	—	[680, 838, 845]
A <sub>25</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>6</sub>	362	244—246	—	[680, 845]
			213—214	—	[578, 579]
			185—189	—	
			179—181	—	
			193—213	—88 <sub>23</sub> (0,6)	[470, 471]
			248—252	—69 <sub>27</sub> (0,7)	[470, 471, 497]

Таблица 1 (продолжение)

Гибберелин	Брутто формула	Молекулярная масса	Температура плавления	$[\alpha]_D^{25}$ (C)	Литературный источник
A <sub>26</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>22</sub> O <sub>7</sub>	362	254—257	—	[842, 913]
A <sub>27</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>6</sub>	362	163—165	—	[842, 913]
A <sub>28</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>8</sub>	394	224—225	—6, 8 <sub>12</sub> (1, 18)	[413]
A <sub>29</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>6</sub>	348	Монометиловый эфир, 197—200	—	[909, 911]
A <sub>30</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>22</sub> O <sub>6</sub>	346	188—191	—	[682]
A <sub>31</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>22</sub> O <sub>5</sub>	330	227—231	—	[682]
A <sub>32</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>22</sub> O <sub>8</sub>	378	193—195, монометиловый эфир	—	[898]
A <sub>33</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>22</sub> O <sub>7</sub>	362	219—221	—	[683]
A <sub>34</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>6</sub>	348	218—219	—	[683]
A <sub>35</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>6</sub>	348	248—252	—	[904]
A <sub>36</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>6</sub>	362	205—208	—	[263]
A <sub>37</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>5</sub>	346	228—232	—	[263]
A <sub>38</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>6</sub>	362	237—239	+29, 5 <sub>30</sub> (0, 57)	[485]
A <sub>39</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>8</sub>	394	Твердое масло	—18 <sub>19</sub> (1, 3)	[416]
A <sub>40</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>5</sub>	332	212—213	—	[898]
A <sub>41</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>28</sub> O <sub>8</sub>	396	Триметиловый эфир, бистриметилсилильное производное	—	[264]
A <sub>42</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>30</sub> O <sub>6</sub>	366	174—182	—	[264]
A <sub>43</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>8</sub>	394	Метиловый эфир, триметилсилильное производное	—	[269]
A <sub>44</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>5</sub>	346	То же	—	[407]
A <sub>45</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>5</sub>	332		—	[260]

Таблица 1 (окончание)

Гидробер- лин	Брутто формула	Молекуляр- ная масса	Температура плавления	$[\alpha]_D^t$ (C)	Литературный источник
A <sub>46</sub>	C <sub>30</sub> H <sub>26</sub> O <sub>7</sub>	378	Триметиловый эфир, 138—140	—	[270]
A <sub>47</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>6</sub>	348	Метиловый эфир, 242—245	—	[270]
A <sub>48</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>7</sub>	364	Твердое масло	—17 <sub>13</sub> (0, 3)	[416]
A <sub>49</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>7</sub>	364	То же	+11 <sub>22</sub> (0, 15)	[416]
A <sub>50</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>7</sub>	364	Стеклянная масса	—7 <sub>18</sub> (0, 158)	[414]
A <sub>51</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>5</sub>	332	—	—	[816]
A <sub>52</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>26</sub> O <sub>7</sub>	378	273—274	—10 <sub>24</sub> (0, 6)	[414]
A <sub>53</sub>	C <sub>20</sub> H <sub>28</sub> O <sub>5</sub>	348	—	—	[815]
A <sub>54</sub>	C <sub>18</sub> H <sub>24</sub> O <sub>6</sub>	348	243—246	—	[678]
A <sub>55</sub>	C <sub>14</sub> H <sub>24</sub> O <sub>7</sub>	364	Аморфное масло	—	[678]
A <sub>56</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>24</sub> O <sub>7</sub>	364	То же	—	[679]
A <sub>57</sub>	C <sub>18</sub> H <sub>24</sub> O <sub>7</sub>	364	Метиловый эфир, триметил- лильное производное	—	[679]
A <sub>58</sub>	C <sub>11</sub> H <sub>24</sub> O <sub>6</sub>	348	—	—	[267]
A <sub>59</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>20</sub> O <sub>7</sub>	360	248 (разлагается)	—	[912]
A <sub>60</sub>	C <sub>18</sub> H <sub>24</sub> O <sub>6</sub>	348	245—247	—	[570]
A <sub>61</sub>	C <sub>18</sub> H <sub>24</sub> O <sub>5</sub>	332	257—259	—	[570]
A <sub>62</sub>	C <sub>19</sub> H <sub>22</sub> O <sub>5</sub>	330	Твердое масло	—	[570]

2, 3, 11, 12, 13, 15, 16, а также кето- и эпоксигрупп, их отсутствие или различное сочетание обуславливают все многообразие гиббереллинов.

Следует отметить что гиббереллины высших растений в отличие от гиббереллинов *G. fujikuroi* чаще имеют более разнообразный состав гидроксильных заместителей.

Гиббереллины можно систематизировать как по степени окисленности кольца А, так и по степени гидроксирования молекулы. Так,  $C_{20}$ -гиббереллины группируются по степени окисленности  $C_{20}$ -атома кольца А: от  $CH_3$ -группы до карбоксильной,  $C_{19}$ -гиббереллины — по степени ненасыщенности кольца А при одинаковых гидроксильных заместителях. Ниже приведены источники выделения гиббереллинов [501, 737].

- |   |  |
|---|--|
| <p>A<sub>1</sub> <i>G. fujikuroi</i>, мицеллярный<br/>фильтрат<br/><i>Citrus unshiu</i> Water Sprouts<br/><i>Phaseolus vulgaris</i>, незрелые и зрелые семена<br/><i>Phaseolus coccineus</i>, незрелые семена и выращенные на свету проростки<br/><i>Althaea rosea</i>, верхушки корней<br/><i>Cucumis sativus</i>, семена<br/><i>Cucumis melo</i>, семена<br/><i>Corylus avellana</i>, семена<br/><i>Sonneratia apelata</i>, листья<br/><i>Gossypium hirsutum</i>, семяпочки<br/><i>Vigna unguiculata</i>, семена<br/><i>Triticum aestivum</i>, семена и прорастающие семена<br/><i>Secale cereale</i>, семена</p> | <p><i>Gossypium hirsutum</i>, семяпочки<br/><i>Avena sativa</i>, соцветие<br/><i>Pinus attenuata</i>, пыльца</p>   |
| <p>A<sub>2</sub> <i>G. fujikuroi</i></p>  | <p>A<sub>3</sub> <i>Triticum aestivum</i>, семена<br/><i>Secale cereale</i>, семена</p>  |
| <p>A<sub>3</sub> <i>G. fujikuroi</i><br/><i>Althaea rosea</i>, верхушки побегов<br/><i>Cassia fistula</i>, цветы<br/><i>Phaseolus coccineus</i> *, семена<br/><i>Cucumis sativus</i>, семена<br/><i>Cucumis melo</i>, семена<br/><i>Sonneratia apelata</i>, листья<br/><i>Rhizophora mucronata</i>, листья</p>  | <p>A<sub>4</sub> <i>G. fujikuroi</i><br/><i>Sphaceloma manihoticola</i><br/><i>Phaseolus coccineus</i> *, семена и проростки, выращенные в темноте и на свету<br/><i>Phaseolus vulgaris</i>, незрелые семена<br/><i>Cucumis sativus</i>, семена<br/><i>Pyrus malus</i>, семена<br/><i>Gossypium hirsutum</i>, семяпочки<br/><i>Marah macrocarpus</i> **, незрелые семена<br/><i>Pinus attenuata</i>, пыльца<br/><i>Triticum aestivum</i>, хлоропласты<br/><i>Vigna unguiculata</i>, семена<br/><i>Cucurbita maxima</i>, семядоли<br/><i>Phaseolus vulgaris</i>, незрелые семена<br/><i>Phaseolus coccineus</i>, незрелые семена и проростки, выращенные на свету<br/><i>Cucumis melo</i>, семена<br/><i>Rhizophora mucronata</i>, листья</p> |



- Prunus persica*, незрелые семена  
*Vigna unguiculata*, семена  
*Vicia faba*, семена  
A<sub>6</sub> *Phaseolus coccineus* \*, незрелые семена  
*Phaseolus vulgaris*, незрелые семена  
*Vigna unguiculata*, семена  
A<sub>7</sub> *G. fujikuroi*  
*Cucumis sativus*, семена  
*Pyrus malus*, семена  
*Gossypium hirsutum*  
*Marah macrocarpus* \*\*, незрелые семена  
*Pinus attenuata*, пыльца  
A<sub>8</sub> *Phaseolus coccineus* \*, незрелые семена  
*Phaseolus vulgaris*, незрелые и зрелые семена  
*Pharbitis nil*, незрелые семена  
*Calonyction aculeatum*, незрелые семена  
*Vigna unguiculata*, семена  
*Secale cereale*, незрелые семена  
A<sub>9</sub> *G. fujikuroi*  
*S. manihoticola*  
*Althaea rosea*, верхушки побегов  
*Enhydra fluctuans*  
*Pyrus malus*, семена  
*Pisum sativum*, семена  
*Rhizophora mucronata*, листья  
*Corylus avellana*, семена  
*Gossypium hirsutum*, семена-почки  
*Triticum aestivum*, хлоропласты  
*Picea sitchensis*, хвоя  
A<sub>10</sub> *G. fujikuroi*  
A<sub>11</sub> *G. fujikuroi*  
A<sub>12</sub> *G. fujikuroi*  
*Pyrus malus*, семена  
*Cucurbita maxima*, семена  
A<sub>13</sub> *G. fujikuroi*  
*S. manihoticola*  
A<sub>13</sub> *Enhydra fluctuans*  
*Gossypium hirsutum*, семена-почки  
Cucurbita maxima, семена  
A<sub>14</sub> *G. fujikuroi*  
A<sub>15</sub> *G. fujikuroi*  
*Pyrus malus*, семена  
*Triticum aestivum*, развивающиеся семена  
A<sub>16</sub> *G. fujikuroi*  
*Secale cereale*, незрелые семена  
A<sub>17</sub> *Phaseolus coccineus* \*, незрелые семена  
*Phaseolus vulgaris*, незрелые семена  
*Calonyction aculeatum*, незрелые семена  
*Pharbitis nil*  
*Pisum sativum*, семена  
*Vigna unguiculata*, семена  
*Pyrus communis*, семена  
*Pyrus malus*, семена  
*Triticum aestivum*, развивающиеся семена  
*Vicia faba*, семена  
*Spinicia oleracea*, побеги  
A<sub>18</sub> *Lupinus luteus*, незрелые семена  
*Wisteria floribunda*, незрелые семена  
A<sub>19</sub> *Phyllostachys edulis*, побеги  
*Phaseolus coccineus* \*, незрелые семена  
*Lupinus luteus*, незрелые семена  
*Calonyction aculeatum*, незрелые семена  
*Vigna unguiculata*, семена  
*Oryza sativa*, побеги  
A<sub>19</sub> *Humulus lupulus*  
*Triticum aestivum*, развивающиеся и созревшие семена  
*Vicia faba*, семена  
*Beta vulgaris*, кончики листьев

- Spinacia oleracea, побеги
- А<sub>20</sub> *Pharbitis nil*, незрелые семена
- Phaseolus coccineus* \*, незрелые семена и проростки, выращенные на свету
- Phaseolus vulgaris*, незрелые семена
- Bryophyllum daigremontianum*, верхушки побегов и верхние листья
- Pisum sativum*, стручки
- Vigna unguiculata*, семена
- Pyrus malus*, семена
- Stevia rebandiana*, побеги
- Spinacia oleracea*, побеги
- Vicia faba*, семена
- Beta vulgaris*, верхушки листьев
- А<sub>21</sub> *Canavalia gladiata*, незрелые семена
- А<sub>22</sub> *Canavalia gladiata*, незрелые семена
- А<sub>23</sub> *Lupinus luteus*, незрелые семена
- Wisteria floribunda*, незрелые семена
- А<sub>24</sub> *G. fujikuroi*
- S. manihoticola*
- Marah macrocarpus* \*\*, незрелые семена
- Secale cereale*, незрелые семена
- Triticum aestivum*, развивающиеся семена
- А<sub>25</sub> *G. fujikuroi*
- S. manihoticola*
- Marah macrocarpus* \*\*, незрелые семена
- Pyrus complanis*, семена
- Cucurbita maxima*, семена
- А<sub>26</sub> *Pharbitis nil*, незрелые семена
- А<sub>27</sub> *Pharbitis nil*, незрелые семена
- Calonyction aculeatum*, незрелые семена
- А<sub>28</sub> *Lupinus luteus*, незрелые семена
- Phaseolus coccineus*, семена
- А<sub>29</sub> *Calonyction aculeatum*, незрелые семена
- Pisum sativum*, семена
- Prunus domestica*, плоды
- Phaseolus vulgaris*, незрелые семена
- Vigna unguiculata*, семена
- Vicia faba*, семена
- Bryophyllum daigremontianum*, верхушки побегов и верхние листья
- А<sub>30</sub> *Calonyction aculeatum*, незрелые семена
- А<sub>31</sub> *Calonyction aculeatum*, незрелые семена
- А<sub>32</sub> *Prunus argemica*, незрелые семена
- Prunus persica*, незрелые семена
- Prunus cerasus*, развивающиеся плоды
- А<sub>33</sub> *Calonyction aculeatum*, незрелые семена
- А<sub>34</sub> *Calonyction aculeatum*, незрелые семена
- Phaseolus coccineus*, семена
- А<sub>35</sub> *Cytisus scorpiarius*, незрелые семена
- А<sub>36</sub> *G. fujikuroi*
- S. manihoticola*
- А<sub>37</sub> *G. fujikuroi*
- S. manihoticola*
- Phaseolus vulgaris*, незрелые семена
- А<sub>38</sub> *Pisum sativum*, семена
- Phaseolus vulgaris*, незрелые семена
- Phaseolus coccineus*, семена
- А<sub>39</sub> *Cucurbita pepo*, незрелые семена
- Cucurbita maxima*, семена
- А<sub>40</sub> *G. fujikuroi*
- А<sub>41</sub> *G. fujikuroi*
- А<sub>42</sub> *G. fujikuroi*
- А<sub>43</sub> *Cucurbita maxima*, семена
- Marah macrocarpus* \*\*, незрелые семена

A <sub>44</sub>	<i>Pisum sativum</i> , семена	A <sub>50</sub>	<i>Lagenaria leucantha</i> , незрелые семена
	<i>Phaseolus vulgaris</i> , незрелые семена	A <sub>51</sub>	<i>Pisum sativum</i> , незрелые семена
	<i>Phaseolus coccineus</i> , семена	A <sub>52</sub>	<i>Lagenaria leucantha</i> , незрелые семена
	<i>Pyrus malus</i> , семена	A <sub>53</sub>	<i>Vicia faba</i> , семена
	<i>Triticum aestivum</i> , зародыши		<i>Spinacia oleracea</i>
	<i>Vicia faba</i> , семена	A <sub>54</sub>	<i>G. fujikuroi</i>
	<i>Beta vulgaris</i> , верхушки листьев		<i>Triticum aestivum</i> , развивающиеся семена
	<i>Spinacia oleracea</i> , побеги	A <sub>55</sub>	<i>G. fujikuroi</i>
	<i>Triticum aestivum</i> , развивающиеся семена		<i>Triticum aestivum</i> , развивающиеся семена
A <sub>45</sub>	<i>Pyrus communis</i> , незрелые семена	A <sub>56</sub>	<i>G. fujikuroi</i>
A <sub>46</sub>	<i>Marah macrocarpus</i> **, незрелые семена	A <sub>57</sub>	<i>G. fujikuroi</i>
A <sub>47</sub>	<i>G. fujikuroi</i>	A <sub>58</sub> ***	<i>Cucurbita maxima</i> [267]
A <sub>48</sub>	<i>Cucurbita</i> перо, незрелые семена	A <sub>59</sub>	<i>Canavalia gladiata</i> [912]
A <sub>49</sub>	<i>Cucurbita</i> перо, незрелые семена	A <sub>60</sub>	<i>Triticum aestivum</i> [427]
	<i>Cucurbita maxima</i> , семена	A <sub>61</sub>	<i>Triticum aestivum</i> [800]
		A <sub>62</sub>	<i>Pyrus malus</i> [570]

\* Фактически *Phaseolus multiflorus*.

\*\* Фактически *Ehynocystis macrocarpa*.

\*\* Гиббереллины, начиная с A<sub>58</sub>, представлены по данным 1979—1982 гг. и не входят в приведенные выше ссылки.

Наиболее распространен и преимущественно применяется гиббереллин A<sub>3</sub> (гибберелловая кислота, ГК). Это объясняется тем, что *G. fujikuroi* синтезирует в основном именно этот гиббереллин, который является главным компонентом коммерческих препаратов.

Гибберелловая кислота (A<sub>3</sub>) послужила ключевым соединением в исследованиях, связанных с установлением строения и стереохимии гиббереллинов. Окончательное установление структуры гибберелловой кислоты позволило приписать ей формулу, приведенную на рис. 3 [347, 362, 452, 633, 794]. Данные, относящиеся к установлению структуры и стерической конфигурации гиббереллинов, систематизированы в ряде обзоров [42, 349, 599, 628, 835].

Гиббереллины — очень напряженные соединения, склонные к реакциям дегградации и перегруппировкам, нестабильные в водных растворах. Наиболее чувствительные элементы молекулы ГК — лактонный цикл и гидроксильная группа в кольце A, асимметрический центр C<sub>9</sub> и фрагмент C<sub>13</sub>-C<sub>16</sub>-C<sub>17</sub> с входящими в него концевой двойной связью

( $\Delta^{16}$ ) и третичным аллильным гидроксилом. Уже при комнатной температуре ГК разлагается в водном растворе с образованием продуктов деградации, основной из которых — гибберелленовая кислота [354, 733]. Разложение гибберелловой кислоты значительно усиливается кислотами и щелочами. При обработке ГК разбавленной минеральной кислотой происходит ароматизация кольца А и инверсия водорода при С-9 [454]. Ароматизация кольца А типична для 1,2-ненасыщенных гиббереллинов (например,  $A_3$ ,  $A_7$ ) и не происходит у гиббереллинов с насыщенным кольцом А. В кислом водном растворе у них гидратируется  $\Delta^{16}$  двойная связь, например, гиббереллин  $A_4$  переходит в гиббереллин  $A_2$  [451],  $A_9$  — в  $A_{10}$  [462].

В отличие от разбавленных кислот концентрированные спиртовые растворы серной кислоты вызывают образование триеновой дикислоты [814]. Образование окрашенных и флуоресцирующих полиеновых кислот служит общей качественной реакцией на гиббереллины, причем различные гиббереллины характеризуются различными максимумами флуоресценции [387].

Гидролитические превращения гибберелловой кислоты происходят не только в слабокислых, но и в слабощелочных условиях. В последнем случае при комнатной температуре у ГК происходит изомеризация лактонного цикла с образованием изо- $A_3$  [354].

Изомеризация лактонного кольца, катализируемая щелочами, характерна для 1,2-насыщенных гиббереллинов, но не для гиббереллинов с ненасыщенным кольцом А, у которых происходит эпимеризация гидроксила при С-3 [354, 625].

Из приведенных примеров видно, насколько чувствительны гиббереллины, и в частности ГК, к действию кислот и оснований. Это обстоятельство необходимо учитывать при экстракции и выделении гиббереллинов, при оценке экспериментальных результатов, в частности отсутствии (потере) физиологической активности.

**Биогенез.** Совокупность многочисленных данных по метаболизму гиббереллинов [347, 444, 479] позволяет построить основную схему биосинтеза  $C_{19}$ -гиббереллинов (рис. 4).

Ранние этапы биосинтеза гиббереллинов являются общими для терпеноидов и могут считаться твердо установленными [345, 462]. Исходными фрагментами являются молекулы ацетата, которые через стадию мевалоновой кислоты, претерпевая фосфорилирование, превращаются в ключевой промежуточный продукт — изопентилпирофосфат.

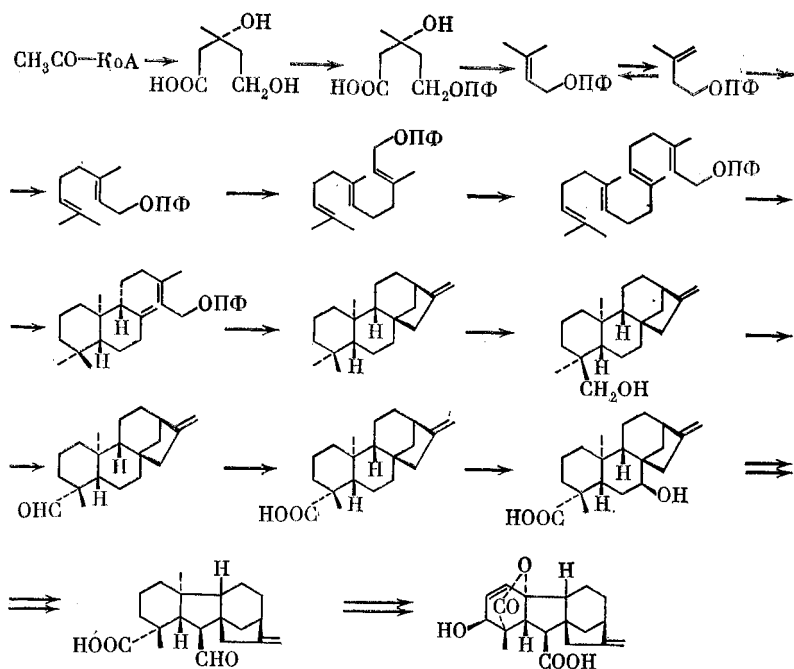


Рис. 4. Схема биосинтеза гиббереллинов

*I* — ацетил-кофермент А; *II* — R-мевалоновая кислота; *III* — 5-фосфомевалоновая кислота; *IV* — изоентилпирофосфат; *V* — геранилпирофосфат; *VI* — фарнезилпирофосфат; *VII* — геранилгеранилпирофосфат; *VIII* — копалилпирофосфат; *IX* — энт-каурен; *X* — энт-кауренол; *XI* — энт-кауреналь; *XII* — энт-кауреновая кислота; *XIII* — энт-7 $\alpha$ -оксикауреновая кислота; *XIV* — A<sub>12</sub>-альдегид; *XV* — гиббереллин A<sub>3</sub>

Дальнейшая конденсация изоентилфосфатных фрагментов протекает до образования геранил-геранил-пирофосфата.

Один из важнейших вопросов — установление ферментов, ответственных за биосинтез. Пока их выявлено немного. Так, выделен и очищен фермент геранил-геранил-пирофосфат-синтетаза [703], который, вероятно, катализирует последовательное удлинение терпеновой цепи  $\text{C}_5 \rightarrow \text{C}_{10} \rightarrow \text{C}_{15} \rightarrow \text{C}_{20}$  [256]. На этих стадиях происходит разветвление общего метаболизма на метаболизм сесквитерпенов, стеринов (на стадии образования фарнезил-пирофосфата) и дитерпенов (на стадии образования геранил-геранил-пирофосфата). На стадии циклизации последнего метаболизм дитерпеноидов разветвляется на метаболизм бициклических и тетрациклических дитерпеноидов.

Общим тетрациклическим предшественником всех гиббереллинов является энт-каурен. Переход от энт-каурена к системе  $C_{20}$ -гиббереллина сводится к сужению шестичленного кольца В до пятичленного с высвобождением свободного карбоксила.

Значительные успехи на пути выяснения поздних этапов биосинтеза гиббереллинов были сделаны после того, как в качестве биосинтезирующей системы были использованы бесклеточные препараты из дикого огурца *Echinocystis mac-gosaгра* [374, 443, 444, 447]. Превращение энт-каурена этими ферментными системами сводится к последовательному окислению  $C_{19}$ -метильной группы и кольца В: каурен  $\rightarrow$  кауренол  $\rightarrow$  кауреналь  $\rightarrow$  кауреновая кислота  $\rightarrow$  7 $\alpha$ -окси-кауреновая кислота. Аналогичные данные получены на культуре *G. fujikuroi*. Дальнейшее превращение 7 $\alpha$ -окси-кауреновой кислоты завершается окислительной перегруппировкой ее с сужением кольца В [390, 391, 464, 465]. Последняя стадия этого этапа одновременно является исходным пунктом разветвления метаболизма тетрациклических дитерпеноидов на метаболизм гиббереллинов [265, 389] и метаболизм других окисленных производных каурена [467].  $A_{12}$ -альдегид оказался общим предшественником всех гиббереллинов, образуемых *G. fujikuroi* [265, 389]. Этот  $C_{20}$ -альдегид — первый и наименее окисленный метаболит *G. fujikuroi* с энт-гиббереллановым скелетом.

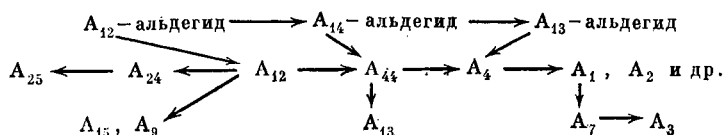
Заключительные этапы биосинтеза сводятся к окислению  $A_{12}$ -альдегида до различных гиббереллинов. В начале этой стадии происходит разделение метаболизма гиббереллинов на метаболизм 3-оксигиббереллинов и 3-дезоксигиббереллинов [177]. Механизм перехода от  $C_{20}$  к  $C_{19}$ -гиббереллинам пока твердо не установлен, но результаты работ [375, 376, 391, 466, 467] показывают, что элиминирование  $C_{20}$ -атома происходит в виде  $CO_2$ , причем не образуются промежуточных соединений с двойными связями. Лактонный цикл образуется за счет  $C_{19}$ -карбоксильной группы.

Продуцируемые *G. fujikuroi* гиббереллины по структурно-биогенетическому признаку можно разделить на подгруппы [177]:

$C_{20}$ -Гиббереллины		$C_{19}$ -Гиббереллины	
3-дезоксн	3-оксн	3-дезоксн	3-оксн
$A_{12}, A_{15}, A_{24}, A_{25},$ $A_{12}$ -альдегид	$A_{13}, A_{14}, A_{35}, A_{41},$ $A_{37}, A_{42}, A_{13}$ и $A_{14}$ -альдегиды	$A_9, A_{10}, A_{11},$ $A_{20}, A_{40}$	$A_1, A_2, A_3, A_4,$ $A_7, A_{16}, A_{17}$

$A_{12}$ -альдегид — первая стадия биогенеза 3-дезоксигиббереллинов — превращается в гиббереллин  $A_{12}$ , который можно

считать предшественником всех гиббереллинов этой группы [260—262, 266].  $A_{12}$  эффективно превращается в  $A_{15}$ ,  $A_{24}$ ,  $A_{25}$  и особенно в  $A_9$ .  $A_{14}$ -альдегид — основной предшественник 3-оксигиббереллинов, образуется *G. fujikuroi* из  $A_{12}$ -альдегида [478]. Очевидно, гидроксирование по С-3 — первая стадия на пути к  $A_3$ . Дальнейший переход к 3- $\beta$ -окси- $C_{19}$ -гиббереллинам, по-видимому, связан с окислением  $C_{20}$ -атома при сохранении альдегидной группы.  $A_{12}$ -альдегид превращается бесклеточной системой гриба в  $A_{13}$ -альдегид, а последний в культуре гриба превращается в  $A_4$ ,  $A_7$  и  $A_3$  гораздо эффективнее, чем  $A_{14}$ -альдегид.



Первым предшественником  $C_{19}$ -3-оксигиббереллинов является  $A_4$ . Основное направление метаболизма  $A_4$  у большинства обследованных штаммов продуцента — образование  $A_3$ , как наиболее окисленного из основных дитерпеноидных метаболитов. Образование  $A_3$  из  $A_4$  протекает почти целиком через  $A_7$  [871]. Образование ГК и некоторых других гиббереллинов по «альдегидному пути» можно представить экспериментально проверенной схемой [5, 260—262, 266, 478, 871].

Вероятно, большинство природных гиббереллинов являются промежуточными продуктами синтеза небольшого числа высокоактивных гиббереллинов или продуктами тупиковых ветвей их метаболизма [295].

Большой научный и практический интерес представляют работы, которыми было показано, что антигиббереллиновая активность некоторых ретардантов связана с нарушением ими синтеза каурена [355, 789]. На основе такого механизма действия ретардантов разработан микробиологический экспресс-метод скрининга этой важной группы соединений, основанный на подавлении способности *G. fujikuroi* к синтезу гиббереллинов [684].

В опытах с препаратами каурен-синтетазы из мицелия *G. fujikuroi* было показано [789], что ретарданты хлорхонлинхлорид (ССС), АМО-1618 и фосфон Д препятствуют именно превращению геранил-геранил-пирофосфата в каурен, причем первые два блокируют образование копалил-пирофосфата, а последний — стадию циклизации его в

каурен [373]. Эти же ретарданты ингибируют биосинтез энт-каурена во внесклеточной системе *Echinocystis macrocarpa* [374].

## ИДЕНТИФИКАЦИЯ

Для идентификации гиббереллинов используют разнообразные физико-химические методы. Широкое применение находит распределительная хроматография — бумажная и особенно тонкослойная, отличающиеся сравнительной простотой и доступностью. Однако применение этих методов в целях идентификации индивидуальных гиббереллинов не очень эффективно в связи с вариабельностью величины  $R_f$ . Несколько стабильнее величины  $R_s$  — отношение  $R_{f_{A_i}}$  (эталона) к  $R_f$  других гиббереллинов на конкретных хроматограммах. При использовании этих видов хроматографии в целях идентификации желательно иметь заведомые эталонные образцы гиббереллинов.

Хроматография в тонком слое сорбента имеет ряд преимуществ перед бумажной: возможность применения агрессивных реагентов и высоких температур для проявления, гораздо более высокую чувствительность. Некоторые гиббереллины, очень близкие по полярности, например  $A_1$  и  $A_3$  или  $A_4$  и  $A_7$ , разделяются особенно трудно. Однако и для их разделения описаны соответствующие условия [779].

В качестве сорбентов рекомендуют нейтральные силикатные материалы (силикагель, кизельгур, цеолит и др.), а в качестве проявителей — чаще всего серную кислоту, после обработки которой гиббереллины флуоресцируют в ультрафиолете. Применяют 5%-ный раствор серной кислоты в этаноле или 85%-ную серную кислоту с последующим нагреванием при 100—120°. Чувствительность реакции — примерно 0,1 мкг гибберелловой кислоты. Ниже приведены цвета флуоресценции некоторых гиббереллинов после проявления  $H_2SO_4$ :

Гиббереллин	Окраска	Гиббереллин	Окраска
$A_3$	Голубовато-желтая	$A_9$	Пурпурная
$A_1$	Голубая	$A_{17}$	Бледно-голубая
$A_4$	Пурпурная	$A_{19}$	Бледно-красная
$A_5$	Голубая	$A_{29}$	Голубая
$A_6$	»	$A_{30}$	Желто-белая
$A_7$	Ярко-желтая	$A_{31}$	Голубая
$A_8$	Голубая	$A_{33}$	»
		$A_{34}$	Буро-коричневая



Этот метод особенно эффективен для обнаружения гиббереллинов  $A_3$  и  $A_7$ , дающих после обработки серной кислотой желто-зеленую флюоресценцию в ультрафиолете без нагревания. По-видимому, это связано со строением колец  $A$  их молекул (наличие  $C-3-OH$  и  $\Delta^{1,2}$ ).

Значительный шаг вперед в методах идентификации гиббереллинов был сделан после того, как в 1963 г. японские исследователи описали применение газожидкостной хроматографии (ГЖХ) для разделения и идентификации этих веществ, используя их метиловые эфиры [505, 506]. Еще более перспективным оказалось применение триметилсилильных производных метиловых эфиров, которые хроматографируются в сравнительно мягких условиях без разложения [283, 629]. Продолжительность удерживания их на колонках хорошо воспроизводима, что дает возможность стандартизировать колонки для всех гиббереллинов, используя в качестве стандартов лишь некоторые из числа легкодоступных. С помощью этой методики было идентифицировано 17 гиббереллинов в смеси, причем в качестве стандартов использовались всего три гиббереллина:  $A_3$ ,  $A_7$  и  $A_9$  [317].

С целью уменьшения опасности разложения гиббереллинов и повышения эффективности их разделения как в виде метиловых эфиров, так и в виде их триметилсилильных производных для ГЖХ-анализа используют стеклянные капиллярные колонки. Этот метод позволил полностью разделить гиббереллины  $A_3$ ,  $A_1$  и изо- $A_1$  и количественно определить их содержание в препарате кристаллического гиббереллина [188].

Вульфсон с соавт. [894] описали применение масс-спектрометрии в целях идентификации гиббереллинов. Они показали возможность идентификации этим методом гиббереллинов в смеси, используя их метиловые и этиловые эфиры. Бинкс с соавт. [283] показали преимущество триметилсилильных производных метиловых эфиров для идентификации гиббереллинов этим методом. В виде триметилсилильных производных возможно идентифицировать и гликозидовые эфиры гиббереллинов [907]. Используются также бензиловые эфиры гиббереллинов для их идентификации методом масс-спектрометрии [760].

Но особенно эффективным оказалось сочетание ГЖХ с масс-спектрометрией ГЖХ-МС [625, 627, 629]. Этот метод позволил использовать для анализа неочищенные экстракты растительных материалов, идентифицируя в них как известные, так и новые гиббереллины, находящиеся в малых

количествах. Метод комбинирования ГЖХ-МС сильно продвинул вперед изучение распространения этих веществ в природе и в настоящее время является основным методом идентификации гиббереллинов различного происхождения [429].

В последнее время для улучшения разделения и идентификации гиббереллинов, особенно конъюгированных, применяют газожидкостную хроматографию высокого давления в сочетании с МС [760, 899].

Другим перспективным методом анализа гиббереллинов в растительном материале и в культуре гриба *G. fujikuroi* является сочетание ГЖХ с радиоизотопным анализом. Этот метод удобен для выяснения путей метаболизма гиббереллинов [382, 443, 746, 747]. Метод определения удельной радиоактивности  $^{14}\text{C}$ -производных гиббереллинов с помощью МС [291] в сочетании с ГЖХ открывает новые возможности для изучения метаболизма гиббереллинов.

Описано применение протонно-магнитно-резонансной (ПМР) спектроскопии [461] и ядерно-магнитно-резонансной (ЯМР) спектроскопии на ядрах  $^{13}\text{C}$  в целях установления структуры гиббереллинов.

Для разделения сложных смесей природных веществ используют недавно разработанный метод капельной противоточной хроматографии. Этим методом были разделены смеси гиббереллинов  $A_3$  и  $A_{13}$ ;  $A_4$ , изо- $A_7$  и  $A_{14}$ ;  $A_{57}$ -метил-овый эфир и его С-3-эпимер, а также выделен из очищенного экстракта эндосперма *Cucurbita maxima* гиббереллин  $A_{58}$  [267].

В целях идентификации индивидуальных гиббереллинов могут быть использованы и биологические методы. Применение последних носит вспомогательный характер и основано на специфичности их физиологической активности.

## МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Методы количественного определения гиббереллинов, как и других физиологически активных веществ, делятся на биологические и физико-химические. Определение концентрации гиббереллинов в растении — сложная задача. Содержание этих веществ здесь очень мало (обычно  $10^{-8}$ — $10^{-6}\%$  массы сухого растительного материала). Кроме того, применение биологических методов затрудняется большой специфичностью физиологической активности разных гиб-

береллинов и возможным наличием ингибиторов. Вопросы количественного определения гиббереллинов разбираются в ряде работ, где детально изложены наиболее рациональные методики [124, 256, 492].

Основой биологических методов являются разнообразные физиологические эффекты гиббереллинов: стимуляция прорастания семян, рост интактных растений или их изолированных частей, а также гидролитическая ферментативная активность. Наиболее распространены методы, основанные на ростовой реакции проростков и стимуляции амилолитической активности эндосперма ячменя, всего же в настоящее время известно более 40 биологических тестов на гиббереллины.

Первые биологические методы количественного определения гиббереллинов были основаны на ростовой реакции проростков риса [590, 591].

В настоящее время для этого используют высокочувствительные карликовые растения. Семена предварительно проращивают, а затем помещают в пробирки с испытуемым раствором. При необходимости соскоб с тонкослойной хроматограммы можно внести прямо в пробирку. Рост растений происходит на свету, в течение 6—9 дней (по разным методам). Чувствительность метода — до 0,001 мкг/мл  $A_3$ . В логарифмическом масштабе наблюдается линейная зависимость прироста от концентрации  $A_3$  в диапазоне 0,001 — 1 мкг/мл [124].

Очень прост метод определения концентрации гиббереллинов по ростовой реакции проростков карликового гороха [77, 99, 141]. Из отечественных сортов чаще других используют 'Пионер' и 'Алтайский мозговой'. Проросшие семена разрезают пополам поперек семядолей и половинки горошин (с корешком и ростком) устанавливают на дне химического стакана с испытуемым раствором. Стаканы накрывают часовыми стеклами и помещают на 4—5 сут (в зависимости от энергии роста растений) в темный термостат при температуре 24°. Затем растения вынимают, обрезают стебельки и измеряют их длину. Установлена линейная зависимость прироста от логарифма концентрации.

Одна из модификаций метода — проростки раскладывают (плоскостью среза горошины) на водный агар в чашках Петри или Коха и на эпикотили наносят по одной капле (5 мкл) испытуемого раствора. Учет производят через 2 сут, благодаря чему сокращается общая продолжительность опыта и снижается возможность загнивания проростков. Чувствительность метода — 0,0001 ( $10^{-4}$ ) мкг  $A_3$  на расте-

ние. В диапазоне доз  $10^{-3}$ — $10^{-1}$  мкг  $A_3$  (на растение) наблюдается линейная зависимость между приростом длины эпикотилия и логарифмом дозы [3, 4, 124, 128].

Особенность метода, основанного на ростовой реакции гипокотилей проростков огурца, заключается в его высокой избирательной чувствительности к гиббереллинам, не имеющим ОН-группы при С-13 ( $A_4$ ,  $A_7$ ,  $A_9$ ,  $A_{24}$  и др.). На гипокотили наносят по одной капле (5 мкл) испытуемого раствора и проростки выдерживают на агаре в чашках Петри или Коха в течение 2 сут при комнатной температуре и круглосуточном освещении люминесцентными лампами. Чувствительность метода: для  $A_4$ —0,001 ( $10^{-3}$ ) мкг на растение,  $A_7$ —0,0001 ( $10^{-4}$ ),  $A_9$ —0,0015 и для  $A_3$ —1 мкг на растение.

Тест мало пригоден для обнаружения  $A_3$ , так как чувствительность огурца к ГК сравнительно невысока — 1 мкг на растение. Можно использовать огурцы разных сортов — Визниковские, Муромские, Нежинские, Неросимые, Подмосковные [3, 4, 124].

Широко распространенный тест на гиббереллины — стимуляция роста гипокотилей салата. Проростки помещают в испытуемый раствор либо наносят его каплями на гипокотили. Обработанные проростки выдерживают 2 сут при непрерывном освещении, затем измеряют длину гипокотилей. Чувствительность метода — 0,001 ( $10^{-3}$ ) мкг ГК на растение (салат сорта Майский).

При работе с салатом важное значение имеет выбор сорта. Из отечественных сортов Берлинский и Майский обладают высокой и практически одинаковой чувствительностью, салат 'Бетнера' менее чувствителен [3, 4, 124]. Салат 'Arctic' в 10 раз чувствительнее, чем 'Arctic King' и в 100 раз, чем 'Grand Rapids' [359].

Методика количественного определения гиббереллинов по стимуляции амилалитической активности эндосперма ячменя [99, 341] сводится к тому, что по 2—3 кусочка эндосперма помещают в маленькие стеклянные флаконы с 1 мл испытуемого раствора и инкубируют 24—48 ч при 30°. Затем измеряют концентрацию редуцирующих сахаров как показатель амилалитической активности, стимулируемой гиббереллинами. Чувствительность метода очень высокая — до  $10^{-5}$  мкг/мл  $A_3$ .

Основные физико-химические методы определения концентрации гиббереллинов — фотоколориметрические.

Их преимущество перед биологическими — высокая точность и быстрота анализа. Однако они менее чувствительны и гораздо менее специфичны, поэтому предназначаются

главным образом для количественного определения гиббереллинов в культуральной жидкости гриба-продуцента *Fusarium moniliforme*, где концентрация этих веществ обычно измеряется сотнями миллиграммов в литре при сравнительно малой нагрузке примесей.

Из фотометрических методов наиболее распространен метод, основанный на цветной реакции  $A_3$  с фосфо-вольфрамо-молибденовым реактивом [135, 483]. Реакционная смесь состоит из 1 мл исследуемого раствора, 0,5 мл реактива Фолина—Чиокальто [405] и 2,5 мл дымящей соляной кислоты. Постепенно образуется зеленое окрашивание; максимум светопоглощения наблюдается при длине волны 730 нм. Чувствительность метода — 10 мг/л  $A_3$ . При использовании спектрофотометра простая линейная зависимость между концентрацией  $A_3$  и светопоглощением сохраняется до 90 мг/л  $A_3$ . Чтобы избавиться от конкурирующих (дающих окраску с реактивом) примесей, которые могут быть в культуральной жидкости, применяют предварительную очистку, которая заключается в экстракции гиббереллинов из культуральной жидкости бутанолом при pH 2,5 и переэкстрагировании их из бутанола в водную фазу при pH 7,0. Установлено, что в реакцию с образованием окрашенных продуктов вступают гиббереллины  $A_3$  и  $A_7$ , но не  $A_1$  и  $A_4$ . По-видимому, специфическое значение для прохождения цветной реакции имеет кольцо A с эндоциклической двойной связью и лактоном в положении 19→10.

Флуорометрический метод основан на флуоресценции гиббереллинов при обработке серной кислотой и имеет несколько модификаций, в том числе для количественного определения гиббереллинов в растительном материале [124]. При этом предусматриваются длительная предварительная очистка и концентрирование. Флуоресценцию реакционной смеси измеряют при 455 нм и длине волны возбуждения 410 нм [438].

Выбор того или иного метода зависит от поставленной задачи. Простейшим случаем является установление факта наличия гиббереллинов в исследуемом образце. Для этого очень удобны биологические методы — сравнительно простые, высокочувствительные и специфичные. Их недостаток — возможность присутствия в растительном образце ингибиторов, активность которых будет маскировать наличие гиббереллинов. В таких случаях применяют длительную предварительную химическую очистку, которая обычно включает хроматографию. При определении концентрации гиббереллинов в культуральной жидкости продуцента

Г. moniliforme нужды в такой длительной очистке не бывает.

Более сложный случай — идентификация индивидуальных гиббереллинов. Здесь особенно эффективно сочетание газожи́дкостной хроматографии с масс-спектрометрией.

Количественное определение гиббереллинов связано со специфическими особенностями и трудностями. Наиболее объективные данные, показывающие содержание индивидуальных гиббереллинов в исследуемом материале, получают при использовании таких сложных методов, как сочетание газожи́дкостной хроматографии с масс-спектрометрией. Однако в большинстве случаев при анализе растительного материала исследователи ограничиваются сочетанием распределительной хроматографии с биотестами. Интерпретация полученных в таких случаях данных — довольно сложная задача в связи со специфичностью физиологической активности индивидуальных гиббереллинов. Необходимо учитывать существенную разницу между понятиями «суммарное содержание гиббереллинов» и «суммарная физиологическая активность». Оценку первого можно дать теми или иными физико-химическими методами, а в некоторых случаях, например при исследовании культуральной жидкости гриба-продуцента, прямым выделением чистого препарата гиббереллинов. Однако физиологическая активность равных по массе, но имеющих разный состав смесей гиббереллинов может быть совершенно разной вследствие различий в физиологической активности этих веществ. По этой же причине применение разных биотестов для оценки активности одного и того же препарата тоже может дать совершенно различные результаты. А исследователя в большинстве случаев интересует именно общий, интегральный уровень гиббереллиновой активности. Поэтому нельзя признать удачным часто применяемое выражение содержания гиббереллинов в исследуемом материале в эквивалентах гибберелловой кислоты ( $A_3$ ).

В тех случаях, когда исследователь ограничивается измерением физиологической активности элюатов с хроматограмм, целесообразно для более объективной оценки пользоваться набором качественно разных биотестов.

Разработан комплексный метод определения природных регуляторов роста, предусматривающий использование для обнаружения гиббереллинов и ГПВ двух биотестов — роста эпикотилей карликового гороха и гипокотилей салата. Первый тест является основным, второй — вспомогательным. По данным авторов метода [31, 77], оба тест-объекта обладают

абсолютной специфичностью, т. е. реагируют только на гиббереллины и не чувствительны к другим фитогормонам и ингибиторам (ауксинам, цитокининам, абсцизовой кислоте, фенольным ингибиторам). В то же время проростки гороха и салата различаются по чувствительности к разным гиббереллинам, что оказывается полезным при исследовании с их помощью природных гиббереллинов растений.

## ГЛАВА ВТОРАЯ

# ЭНДОГЕННЫЕ ГИББЕРЕЛЛИНЫ РАСТЕНИЙ

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Из известных к 1981 г. 62 гиббереллинов в растениях обнаружено более 50, однако лишь немногие из них обладают высокой физиологической активностью; предполагается, что именно такие гиббереллины непосредственно участвуют в регуляции роста растений [626, 755].

Гиббереллины или вещества с гиббереллиноподобной активностью найдены у многих представителей голосемянных и покрытосемянных как однодольных, так и двудольных. Вещества с гиббереллиноподобной активностью обнаружены также в папоротниках и мхах [127], однако идентифицировать среди них гиббереллины до последнего времени не удавалось. Из ряда папоротников рода *Апетия* выделено вещество, стимулирующее образование антеридиев у многих, если не у всех, представителей семейства *Polypodiaceae*. Это вещество структурно очень сходно с гиббереллинами (рис. 5) [916].

Недавно Ямане с соавт. [902, 903] сообщили об идентификации в экстракте из ткани папоротника метилового эфира гиббереллина  $A_9$ . По данным упомянутых авторов, метиловый эфир  $A_9$  контролирует дифференциацию репродуктивных органов у папоротника *Ligodium japonicum*.

Строго достоверная идентификация гиббереллинов, осуществленная для высших растений, относящихся к 12 семействам, показала, что качественный состав гиббереллинов растений разных семейств различен. Характер этих различий отчетливо проявляется при сравнении эндогенных гиб-

береллинов двух наиболее изученных в этом отношении семейств — бобовых и тыквенных (табл. 2).

Как видно из табл. 2, подавляющее большинство гиббереллинов бобовых растений содержит гидроксил при С-13, а гиббереллины тыквенных не имеют гидроксила в этом положении.

Установлены структурные особенности эндогенных гиббереллинов у растений и некоторых других семейств. Так, отмечено [177], что для семейства вьюнковых характерны гиббереллины, окисленные при С-12 (у *Pharbitis nil* —  $A_{26}$ , у *Calonyction aculeatum* —  $A_{30, 31, 33}$ ). У растений семейства

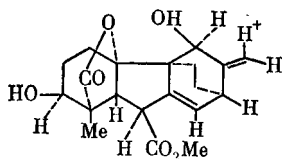


Рис. 5. Антеридиоген из папоротника *Anemia phillitidis* [916]

розоцветных обнаружены гиббереллины, гидроксильированные в 15- $\beta$ -положении:  $A_{32}$  у персика и  $A_{45}$  у груши. В последнем растении содержатся и другие 15 $\beta$ -гидроксильированные гиббереллины, структура которых пока не установлена; у растений других семейств таких гиббереллинов не обнаружено.

Природные гиббереллины присутствуют во всех органах растений, причем в ходе онтогенеза содержание их в разных органах существенно и закономерно изменяется [66, 94, 435, 460, 763, 795]. Наиболее богаты гиббереллинами проростки и интенсивно растущие молодые органы, созревающие и прорастающие семена. В начале изучения гиббереллинов сложилось представление об отсутствии их в зрелых сухих семенах, однако в дальнейшем вещества с гиббереллиноподобной активностью были найдены и в этих объектах.

Данных о распределении гиббереллинов на клеточном и субклеточном уровнях немного. Важным местом локализации их в клетках являются, по-видимому, хлоропласты и вакуоли [235, 306, 704]. Установлено, что в хлоропластах листьев пшеницы одна молекула  $A_1$  приходится на 10 молекул хлорофилла [306].

Установление количества гиббереллинов в растениях — далеко не простая задача. В тканях растений постоянно происходят потребление и передвижение гиббереллинов, их синтез и распад, связывание и высвобождение из связанно-



Таблица 2

Наличие гиббереллинов в незрелых семенах бобовых и тыквенных [268, 501, 815]

Растение	13-оксигиббереллины		13-дезоксигиббереллины	
	C <sub>19</sub> -A	C <sub>20</sub> -A	C <sub>19</sub> -A	C <sub>20</sub> -A
<b>Leguminosae</b>				
Canavalia gladiata	A <sub>21,22</sub>	—	—	—
Cytisus scoparis	—	—	A <sub>35</sub>	—
Dolichos lablab	A <sub>1</sub>	—	—	—
Lupinus luteus	—	A <sub>18,19,23,28</sub>	—	—
Phaseolus coccineus (multiflorus)	A <sub>1,3,5,6,8,20</sub>	A <sub>17,18,19,28,38,44</sub>	A <sub>4,24</sub>	A <sub>24,25</sub>
Ph. vulgaris	A <sub>1,5,6,8,20,29</sub>	A <sub>38,17,44</sub>	A <sub>4</sub>	A <sub>37</sub>
Pisum sativum	A <sub>20,29</sub>	A <sub>17,38,44</sub>	A <sub>9,51</sub>	—
Vicia faba	A <sub>5,20,29</sub>	A <sub>17,19,44,53</sub>	A <sub>4</sub>	—
Vigna unguiculata	A <sub>6,8,20,29</sub>	A <sub>17,19</sub>	A <sub>4</sub>	—
Wistaria floribunda	—	A <sub>18,23</sub>	—	A <sub>24</sub>
<b>Cucurbitaceae</b>				
Cucumis melo	A <sub>3,5</sub>	—	—	—
C. sativus	A <sub>3</sub>	—	A <sub>4,7</sub>	—
Cucurbita maxima	—	—	—	A <sub>12,13,25,39,40</sub>
C. pepo	—	—	A <sub>58</sub>	A <sub>39,48,49</sub>
Echinocystis macrocarpa	—	—	A <sub>4,7</sub>	A <sub>13,24,25,43</sub>
Lagenaria leucantha	—	—	A <sub>50</sub>	A <sub>52</sub>

го состояния. Содержание гиббереллинов и ГПВ в каждый данный момент определяется соотношением скоростей этих процессов. Кроме того, в отдельных случаях данные о содержании гиббереллинов могут оказаться заниженными вследствие недостаточно полного извлечения их из растительных тканей. Существенное значение имеют также методы количественного определения (различные биотесты, физико-химические методы) и способы выражения содержания гиббереллинов (в абсолютных весовых единицах, в пересчете на единицу сырой или сухой массы, активность в эквивалентах ГК и др.). В силу перечисленных причин оценка и интерпретация результатов определения количества гиббереллинов требуют большой осторожности.

Приводимые ниже величины дают представление о количественном содержании гиббереллинов в растениях. Обычно оно составляет  $10^{-9}$ — $10^{-8}$  г/в 1 кг сырой массы или  $10^{-8}$ — $10^{-6}\%$  массы сухого растительного материала [42, 524]. По определениям Сембднера с соавт. [803], в одной семядоле прорастающих в темноте семян фасоли *Phaseolus coccineus* содержится: около  $2 \cdot 10^{-10}$  г гиббереллинов  $A_1$  и (или)  $A_3$  (в эквивалентах ГК);  $2,5 \cdot 10^{-10}$  г гиббереллина  $A_5$ ;  $5 \cdot 10^{-10}$  г гиббереллина  $A_6$ ;  $1,2 \cdot 10^{-10}$  г гиббереллина  $A_8$  и  $1,8 \cdot 10^{-10}$  г глюкозида гиббереллина  $A_8$ . Среднее содержание гиббереллинов в одном соцветии и двух верхних узлах овса *Avena sativa* составляет соответственно  $1850 \cdot 10^{-9}$  и  $46 \cdot 10^{-9}$  г (в эквивалентах  $A_3$ ) [552].

Величины на 2—3 (!) порядка более высокие —  $7,7 \cdot 10^{-6}$  г  $A_9$  и  $2,4 \cdot 10^{-6}$  г  $A_4$  на 1 г сырой массы листьев пшеницы — получили Браунинг и Сандерс [306], изменившие общепринятые способы извлечения гиббереллинов. Подтверждение этих данных существенно изменило бы сложившиеся представления о содержании гиббереллинов в растениях.

В растениях (семенах) вещества со свойствами гиббереллинов были впервые обнаружены в 1956 г. [738, 885]. Через два года появились сообщения о выделении из семян гиббереллина  $A_1$  [632]; тогда же было высказано предположение о существовании малоактивных, возможно, связанных гиббереллинов [739]. Со временем это предположение полностью подтвердилось: было установлено, что природные гиббереллины находятся в растениях в основном не в виде свободных кислот, а в форме их различных производных, среди которых встречаются основные и нейтральные соединения. Последние обладают рядом общих свойств. Они более полярны, чем типичные кислые гиббереллины, при

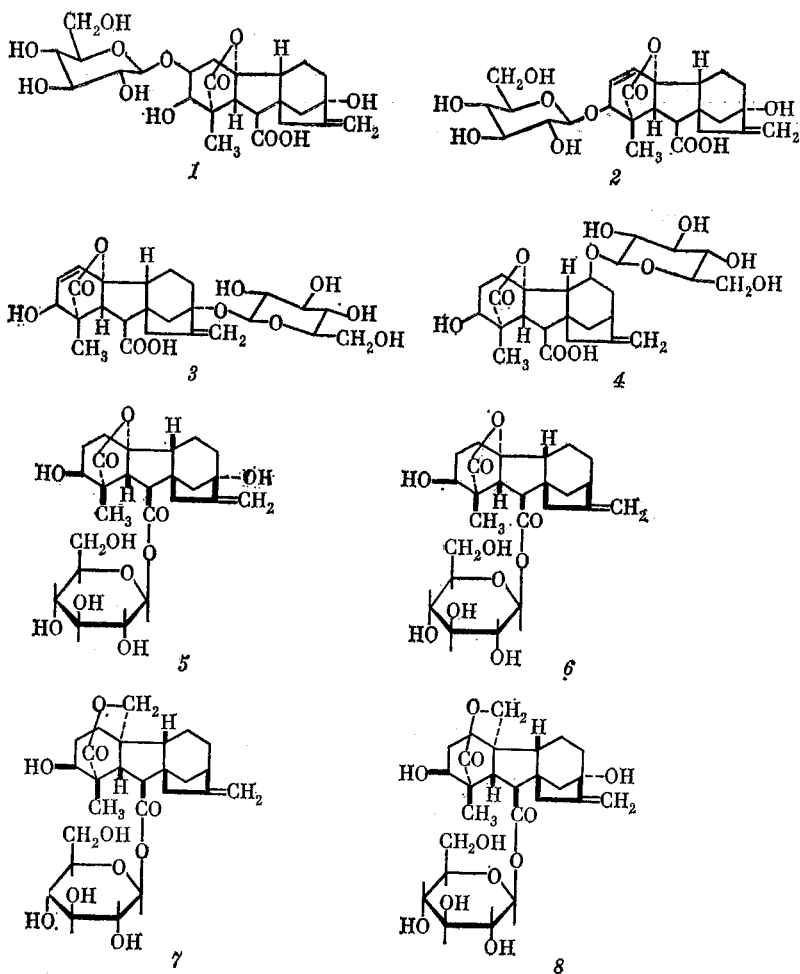


Рис. 6. Природные глюкопиранозиды (глюкозиды) (1—4) и сложные гликозидовые эфиры (5—8) [611] гиббереллинов

1 —  $A_8$ ,  $A_{26}$ ,  $A_{27}$ ,  $A_{29}$ -O(2)- $\beta$ -D-глюкопиранозиды; 2 —  $A_1$ ,  $A_3$ -O(3)- $\beta$ -D-глюкопиранозиды; 3 —  $A_1$ ,  $A_3$ -O(13)- $\beta$ -D-глюкопиранозиды; 4 —  $A_{35}$ -O-(11)- $\beta$ -D-глюкопиранозид; 5 —  $A_1$ ; 6 —  $A_4$ ; 7 —  $A_{37}$ ; 8 —  $A_{38}$

кислотном, щелочном или ферментативном гидролизе дают «нормальные» гиббереллины со свойствами кислот.

В настоящее время среди производных гиббереллинов предложено различать «связанные» (химически не идентифицированные) и «конъюгированные» (химически идентифицированные) гиббереллины. Последние представляют собой комплексы, в которых гиббереллины посредством ковалентной связи соединены с низкомолекулярными веществами [173, 599, 798, 803]. Существует, однако, мнение, что целесообразнее сохранить деление эндогенных гиббереллинов на свободные и связанные, а конъюгаты рассматривать как частный случай связанных гиббереллинов [134].

Присутствие в растениях связанных гиббереллинов (в виде конъюгатов и неидентифицированных соединений) отмечено многими авторами [259, 365, 428, 491, 493, 494, 616, 900, 901 и др.]. К началу 1980 г. выделены следующие типы конъюгированных гиббереллинов: — О-ацетаты, О-β-D-глюкопиранозиды (рис. 6), β-D-гликозиловые эфиры (рис. 6б), n-пропиловые сложные эфиры [177, 798]. Большой вклад в изучение конъюгатов гиббереллинов внесли Ссmbднер с соавт. [797, 798, 802, 803] и японские ученые [468, 491—494, 707, 900, 901, 904, 907, 910, 911].

Конъюгаты гиббереллинов образуются в растениях как продукты метаболизма эндогенных гиббереллинов и как производные экзогенных. Наиболее изучены О-β-D-глюкопиранозиды (глюкозиды).

По данным Ота [707], большинство растений (было изучено 122 вида из 50 родов и 8 семейств) обладает способностью образовывать глюкозиды гиббереллинов. Особенно активны в этом отношении бобовые и вьюнковые, тогда как в листьях злаковых, розоцветных и пасленовых глюкозиды гиббереллинов упомянутым автором не были обнаружены.

Представитель О-ацетатов — О(3)-ацетил- $A_3$  выделен как естественный продукт из культур *F. moniliforme*; является ли этот конъюгат также продуктом метаболизма гиббереллинов в высших растениях, пока не установлено [797]. β-D-Гликозиловые эфиры гиббереллинов  $A_1$ ,  $A_4$ ,  $A_{37}$  и  $A_{38}$  (рис. 7), в которых глюкоза связана с 7-СООН, выделены из незрелых семян *Ph. vulgaris* [491, 492], а сложные эфиры гиббереллинов  $A_8$  и  $A_1$  с n-пропанолом — из зрелых семян огурца [482].

Все идентифицированные природные комплексы гиббереллинов представляют собой продукты их соединения с низкомолекулярными веществами. Об образовании комплексов гиббереллинов с белковоподобными веществами

впервые сообщил в 1961 г. Мак-Комб [644], наблюдавший значительное повышение гиббереллиноподобной активности экстрактов из зрелых семян фасоли *Ph. multiflorus* (экстрагент — фосфорный буфер, pH 6,2) после обработки их фицином.

Связанные гиббереллины с молекулярной массой 700—800 получили Надо и Раппапорт [686] при инкубировании алейронового слоя ячменя с меченым тритием  $A_1$ . По мнению авторов, это были комплексы гиббереллинов с низкомолекулярными пептидами, в которых связь между компонентами осуществлялась через атомы C-3 и C-13 гиббереллинового скелета.

Работами последних лет подтверждена возможность связывания гиббереллинов с белками *in vitro* и *in vivo* [82, 556, 575, 825]. Коневич с соавт. [575] исследовали образование комплексов гиббереллинов с белками *in vitro*. Меченая ГК связывалась с растворимыми цитоплазматическими белками из стеблей гороха. В линейном градиенте сахарозы при ионной хроматографии на ДЕАЕ-сефадексе А-50 и электрофорезе на полиакриламидном геле комплекс разделялся соответственно на 3, 4 и 2 фракции. Инкубация полученных белковых фракций с разными гиббереллинами показала, что у  $A_3$  и  $A_7$  имеются общие места связывания с белком: В других экспериментах [ $^{14}C$ ]ГК инкубировали с гомогенатом стеблей гороха. Дифференциальное центрифугирование гомогената дало три фракции, две из которых хроматографировали на сефадексе; в обоих случаях радиоактивность была обнаружена в зонах, содержавших белки.

Стоддарт с соавт. [825] показали, что  $A_1$  специфически связывается с белками эпикотилей карликового гороха *in vivo*. Гомогенат из проростков, обработанных меченым  $A_1$ , разделяли на сефадексе на две белковые фракции. Обе фракции связывали [ $^3H$ ] $A_1$ . Было установлено, что для успешного взаимодействия гиббереллина с белком важна конфигурация гидроксила у атома C-3.

При образовании белково-гиббереллиновых комплексов их компоненты связываются, по-видимому, нековалентно, так как связь легко разрушается этанолом. Опыты с равновесным диализом показали, что в комплексах гиббереллина с белком меченый гиббереллин обменивается на немеченый [82].

В качестве представителей нового типа азотсодержащих производных гиббереллинов синтезированы соединения, в которых карбоксильная группа гиббереллина при C-7 соединена пептидной связью с аминогруппой аминокислот или

олигопептидов. В стандартных биотестах на гиббереллиновую активность эти комплексы были неактивны [799]. Существование природных конъюгатов такого типа пока не установлено, но на основании ряда экспериментальных данных и теоретических соображений образование их в растениях считается вполне возможным [173, 797].

Имеются сообщения о различной локализации свободных гиббереллинов и конъюгатов в органах растений. Так, в изолированных листьях ячменя, находившихся в течение часа в растворах с мечеными гиббереллинами, свободные  $A_1$  и  $A_3$ -альдегид локализовались в базальной, а эфир  $A_3$  и глюкозы,  $A_3$  ( $-O-$ )-3-глюкозид, и  $A_3$ -оил-глицин — в апикальной части листовой пластинки [612].

Характерная особенность конъюгированных гиббереллинов — полное или почти полное отсутствие биологической активности. О-глюкозиды гиббереллинов во многих биотестах неактивны, но в некоторых случаях обнаруживают активность, не отличающуюся от активности соответствующих свободных гиббереллинов. С помощью специфических ингибиторов  $\beta$ -глюкозидаз было показано, что биологическая активность этих конъюгатов обусловлена их ферментативным гидролизом. Однако сродство  $\beta$ -глюкозидов разных гиббереллинов к  $\beta$ -глюкозидазам неодинаково, что и может быть, по-видимому, причиной их различной активности в разных биотестах [275, 797].

Глюкозиловые эфиры гиббереллинов несколько активнее, чем О-глюкозиды, что связано с более легким их гидролизом в биологических системах. Либиш [611] установил четкую корреляцию между биологической активностью и уровнем ферментативного гидролиза гликозилового эфира  $A_3$  в различных растениях. По его данным, конъюгат в тканях растения гидролизуетс до свободной ГК, однако соответствующей ферментативной активностью обладают лишь молодые проростки. Поскольку установление биологической активности проводится обычно в нестерильных условиях, не исключена возможность гидролиза гликозиловых эфиров микроорганизмами.

Анализируя соответствующий экспериментальный материал, Сембднер [173] отметил, что биологическая активность конъюгированных гиббереллинов в значительной степени зависит от их структуры, особенностей растения и способа обработки. Так, А-О-глюкозиды, введенные в растения риса через корни, оказались более активными, чем введенные через листья. Объясняется это наличием гидролитических ферментов в корнях и отсутствием их в листьях.

Таким образом, активность конъюгатов гиббереллинов, обнаруживаемая различными биотестами, отражает способность ферментов растений и, возможно, микроорганизмов осуществлять гидролиз связей, участвующих в образовании конъюгатов гиббереллинов [797].

Образование глюкозидов, широко распространенное в растениях, рассматривается обычно как механизм снижения концентрации различных агликонов. Предположение о том, что путем соединения с сахарами обеспечивается инактивация гиббереллинов, впервые было высказано Мураками [672]; в настоящее время это представление разделяют многие исследователи [33, 626, 755, 797, 799].

Связанным гиббереллинам отводят также роль транспортных и запасных форм этого гормона. Оба представления основаны на достаточно убедительном экспериментальном материале, в частности, на данных о взаимопревращениях свободных и связанных гиббереллинов в прорастающих и созревающих семенах и о наличии связанных гиббереллинов в ксилемном соке деревьев [173, 797, 803]. Образование глюкозидов может быть также процессом, поддерживающим на определенном уровне содержание активных гиббереллинов, как это происходит в семенах некоторых растений в результате превращения  $A_1$  в неактивный глюкозид  $A_8$  [797].

## **ВЫДЕЛЕНИЕ, ОЧИСТКА И ИДЕНТИФИКАЦИЯ ЭНДОГЕННЫХ ГИББЕРЕЛЛИНОВ**

Общая схема изучения природных гиббереллинов высших растений включает операции, связанные с извлечением этих веществ, очисткой и концентрированием экстрактов, идентификацией. Основные способы извлечения гиббереллинов были разработаны в конце 50-х и в первой половине 60-х годов, т. е. в начальный период интенсивного изучения гиббереллинов. Тогда же было предложено и большинство биопроб на гиббереллины. Позднее большое внимание уделялось совершенствованию методов очистки и концентрирования экстрактов и особенно идентификации гиббереллинов. Это вполне понятно. Дело в том, что экстракты из растительных тканей, помимо гиббереллинов, содержат большое количество разнообразных веществ, среди которых встречаются и физиологически активные, способные влиять на реакции тест-объектов, а также вещества, искажающие результаты определения гиббереллинов физико-химическими методами. По мере совершенствования мето-

дов идентификации гиббереллинов возрастают требования и к степени чистоты испытуемых продуктов; тщательность подготовки материала к анализу становится нередко вопросом первостепенной важности [626, 760].

Если в начале 60-х годов сочетание хроматографии на бумаге с биотестами выглядело чуть ли не верхом экспериментаторского мастерства, то ныне для проведения исследований на должном уровне таких методов уже совершенно недостаточно.

Вначале для извлечения гиббереллинов из растительных тканей использовалась та же схема, которая применялась для аналогичных целей в работе с продуцентом гиббереллина (экстракция органическими растворителями при низких значениях pH с последующей переэкстракцией в воду при pH, близком к нейтральному). В основе этой схемы лежало представление о гиббереллинах как о свободных органических кислотах, хорошо растворимых в органических растворителях и значительно хуже — в воде. Но когда выяснилось, что в тканях высших растений в отличие от культуральной жидкости *G. moniliforme* гиббереллины находятся преимущественно не в виде свободных кислот, первоначальная классическая схема извлечения гиббереллинов претерпела существенные изменения: были разработаны методы, позволяющие извлекать гиббереллины и ГПВ с различными физико-химическими свойствами, включая и связанные неактивные формы.

В общем виде эти схемы включают первичное извлечение веществ смешивающимися с водой растворителями, концентрирование и очистку первичных экстрактов с использованием гидрофобных растворителей, фракционирование полученного продукта и установление физиологической активности фракций с помощью биотестов. В необходимых случаях производятся операции по подготовке образцов для идентификации гиббереллинов физико-химическими методами. Однако отдельные этапы процессов извлечения и очистки гиббереллинов в разных схемах сильно различаются. Прежде всего это относится к подготовке растительного материала и используемым первичным экстрагентам. Одни авторы рекомендуют фиксировать растительный материал жидким азотом, затем измельчать его и экстрагировать [191, 552], другие предпочитают подвергать фиксированный материал предварительной лиофилизации [157, 382]. Можно также применять фиксацию парами этанола или воды или же экстрагировать нефиксированный материал [378, 743, 826].



В качестве первичного экстрагента чаще всего используют метиловый спирт [365, 378, 415, 588], употребляют также этанол [743], ацетон [125—127, 493, 494], водные буферные растворы и воду [690]. Пригоден и хлористый метилен, которым обрабатывают мелкоизмельченный лиофилизированный материал после насыщения его фосфатным буферным раствором (рН 4) [67].

Как экстрагент гиббереллинов и ГПВ каждое из упомянутых веществ имеет свои достоинства и недостатки. Так, водный буферный раствор (0,2 М трис-буфер, рН 7,2) выгодно отличается от органических экстрагентов тем, что позволяет получать экстракты, свободные от пигментов и других сравнительно малополярных веществ; кроме того, буферный раствор в отличие от метанола или ацетона способен извлекать некоторые формы связанных гиббереллинов. Использование ацетона может привести к образованию производных гиббереллинов, содержащих *цис*-1,2-диольную группировку [626].

Исследований, в которых бы сравнивалась пригодность различных экстрагентов для извлечения гиббереллинов, почти не проводилось. По данным Джонса [528], 0,2 М трис-буфер оказался более пригодным, чем метанол, для извлечения гиббереллинов из десятидневных зеленых проростков гороха: трис-буфер извлекал значительно больше гиббереллинов, хроматографически сходных с  $A_1$  и  $A_5$ ; кроме того, кислая этилацетатная фракция буферного экстракта содержала четыре ГПВ, тогда как аналогичная фракция метанола — только два.

Браунинг и Сандерс [306] сравнили экстрагирующую способность 2% забуференного раствора тритона X-100 (неионный детергент, обладающий способностью диспергировать мембраны) и 80% метанола. Объектом служили осажденные хлоропласты листьев пшеницы. По данным биотестов, раствор тритона X-100 извлекал из хлоропластов в 500 раз больше гиббереллинов, чем метанол (гиббереллина  $A_9$  — 7,7 и 0,013, гиббереллина  $A_4$  — 2,4 и 0,004 мкг/г сырой массы соответственно). Этот пример показывает, насколько существенным может быть влияние экстрагента на степень извлечения гиббереллинов. Следует отметить, однако, что возможность использования тритона X-100 для извлечения гиббереллинов из других растительных тканей пока еще слабо исследована [755] и что попытка применить его для извлечения гиббереллинов из хлоропластов гороха оказалась неудачной [749].

Концентрирование и очистка первичного экстракта включают прежде всего освобождение от твердых остатков растительных тканей центрифугированием или фильтрованием и удаление первичного экстрагента при пониженном давлении. Полученный водный остаток обрабатывают несмешивающимся с водой растворителем, чаще всего этилацетатом или бутанолом; в необходимых случаях этой операции предшествует промывание водного остатка толуолом, петролейным или серным эфиром для удаления хлорофиллов, каротиноидов, липидов и других балластных веществ неполярной природы [42, 332, 382].

Перевод гиббереллинов в ГПВ в этилацетат или бутанол возможен при различных значениях рН. Чаще всего эту операцию проводят в сильно кислой среде (рН 2,5—3,0), используя для подкисления водного остатка соляную или серную кислоты. В указанных условиях в органический растворитель переходят кислые гиббереллины и ГПВ, а ГПВ нейтральной и основной природы остаются в водной фазе. Поэтому нередко проводят также экстракцию и при более высоких значениях рН, используя, помимо этилацетата, и другие растворители, например, н-бутанол, хлороформ [125, 509, 746, 747]. Обычно последовательно проводят экстракцию при кислой, нейтральной и слабо щелочной реакции среды, иногда изменение рН производят в обратном порядке — от высокого к низкому [125, 482, 746—748]. В качестве примера можно привести следующую схему извлечения гиббереллинов из семян фасоли. Водный остаток первичного ацетонового или метанольного экстракта последовательно обрабатывали: 1) бензолом, рН 7,0; 2) этилацетатом, рН 7,0; 3) этилацетатом, рН 2,5; 4) н-бутанолом, рН 7,0; 5) бутанолом, рН 2,5. В результате были получены четыре содержащие гиббереллины фракции; кислая и нейтральная этилацетатные, кислая и нейтральная бутанольные [491, 493].

Извлечением различными растворителями при различных значениях рН достигается групповое фракционирование на свободные гиббереллины и различные формы связанных [34, 164, 243, 381, 458, 493, 808, 836].

Большая часть свободных гиббереллинов извлекается этилацетатом в кислой среде, гликозидовые сложные эфиры — этилацетатом и бутанолом в нейтральной, а глюкозиды — кислым бутанолом; в последнюю фракцию могут переходить и некоторые высокополярные свободные гиббереллины, например  $A_{28}$ ,  $A_{32}$  и  $A_{39}$  [592, 593, 836].

Полученные в результате обработки водного остатка этилацетатные, бутанольные и другие экстракты концентрируют и хроматографируют.

Для высвобождения гиббереллинов из связанного состояния различные продукты, полученные в ходе извлечения ГПВ из растений, подвергают ферментативному, кислотному или щелочному гидролизу [482, 521, 528, 674, 803]; применяют также осаждение растворимых связанных гиббереллинов серноокислым аммонием с последующим гидролизом преципитатов [527]. Гидролизаты обрабатывают этилацетатом или другими экстрагентами при низком pH; в дальнейшем эти экстракты хроматографируют, как и полученные без применения гидролиза.

При изучении природных гиббереллинов растений с успехом применяют различные виды хроматографии. Наиболее доступны и распространены хроматография на бумаге и в тонком слое сорбента, дающие возможность хотя бы частично отделить гиббереллины от содержащихся в экстрактах примесей и разделить их на группы, сильно различающиеся по полярности [34, 170]. Для тонкослойной хроматографии природных гиббереллинов используют различных марок силикагель [126, 407, 521], кизельгур [277], импрегнированную силикагелем стеклянную бумагу [523], окись алюминия [610] и другие сорбенты. Предложено много хроматографических систем растворителей, среди них и такие, в которых гиббереллины, в частности ГК, хорошо отделяются от других фитогормонов и ингибиторов: ИУК, АБК, фенольных ингибиторов (н-кумаровой кислоты, флоридзина) [4, 30].

Местонахождение гиббереллинов на хроматограммах определяют, пользуясь образцами чистых гиббереллинов; в качестве эталона чаще всего используют ГК, значительно реже, вследствие малой их доступности, другие гиббереллины. Для проявления хроматограмм применяют различные физико-химические методы, при этом полезными могут оказаться данные литературы об  $R_f$  разных гиббереллинов в разных системах растворителей. Значения  $R_f$ , однако, не могут служить надежными константами при идентификации гиббереллинов, так как сильно зависят от условий опытов. Более полное представление о комплексе ГПВ изучаемого экстракта дает биотестирование, которому подвергают элюаты различных зон хроматограмм.

Наряду с хроматографией на бумаге и в тонком слое сорбента для очистки экстрактов применяют другие виды хроматографии и иные методы разделения веществ. Тут

возможны самые разнообразные варианты: многоступенчатая очистка с использованием адсорбционной и разделительной хроматографии в колонках [430], последовательная очистка методом противоточного распределения, разделение в колонке с сефадексом [358, 482, 634, 886], применение препаративной и аналитической высокоразрешающей жидкостной хроматографии под давлением (high performance liquid chromatography) [360, 524]. Очистка первичного экстракта и его фракций с успехом проводится на поливинилпирролидоне [378, 381, 432, 498, 552, 592, 593, 615, 642, 689].

Для группового разделения гиббереллинов рекомендуется хроматография на ДЕАЕ-сефадексе А-25; метод позволяет получить хорошо очищенные фракции гиббереллинов, конъюгатов гиббереллинов и других фитогормонов [441].

Эффективным методом разделения гиббереллинов является градиентная элюция с колонок [415, 538, 588, 761].

Ямане с соавт. [900], например, хроматографировали кислые этилацетатные фракции метанольного экстракта семян фасоли на колонке с древесным углем. Элюцию производили водным ацетоном в возрастающих концентрациях с последующей очисткой элюатов на жидкостном хроматографе высокого давления. Из фракции 50%-ного ацетона были изолированы  $A_1$ ,  $A_{29}$  и  $A_8$ ; фракции 55, 60, 65 и 70%-ного ацетона содержали соответственно  $A_1$  и  $A_{38}$ ;  $A_8$  и  $A_{20}$ ;  $A_5$  и  $A_{20}$ ;  $A_{17}$ .

Для очистки кислой этилацетатной фракции метанольного экстракта *Bryophyllum daigremontianum* Гаскин с соавт. [430] применили четырехступенчатую схему, включающую: 1) хроматографию в колонке с активированным углем (элюция 80%-ным ацетоном); 2) адсорбционную хроматографию в колонке с кремниевой кислотой и целитом 535 (элюция смесью этилацетат : хлороформ, 1 : 1); 3) хроматографию в колонке с поливинилпирролидоном (элюция этилацетатом); 4) распределительную хроматографию на кремниевой кислоте (градиентная элюция этилацетатом в н-гексане). В результате очистки по приведенной схеме основная часть ГПВ оказалась сосредоточенной во фракциях, элюированных 25%-ным и 30%-ным этилацетатом в н-гексане. Тонкослойная хроматография этих фракций с последующей газовой хроматографией в сочетании с масс-спектрометрией позволили обнаружить в исследуемом материале  $A_2$  в концентрации 0,8 мкг на 1 кг сухой массы.

Сложные схемы очистки и разделения гиббереллинов использованы и другими авторами [494, 525, 588, 616, 650, 690, 746, 747, 759, 896], причем все они, как правило, включают неоднократное проведение таких операций, как экстрагирование, промывание осадков и т. п. Разработка разнообразных методов очистки, конечно, не является самоцелью: применение таких сложных схем обеспечивает получение образцов, пригодных для идентификации и количественного определения гиббереллинов.

Как уже упоминалось, обнаружение гиббереллинов и ГПВ осуществляется биологическими методами. При этом исследуются не только конечные, но и промежуточные продукты очистки и концентрирования экстрактов. Это позволяет на протяжении всего процесса контролировать полноту извлечения гиббереллинов, наличие гиббереллиновой активности в различных фракциях и т. д. Для такого рода определений обычно используют две-три биопробы, чаще всего ростовые реакции карликового гороха, гипокотилей салата и огурца, стимуляцию ферментативной активности эндосперма семян злаков. Нередко, однако, ограничиваются одним тест-объектом, а иногда, наоборот, значительно расширяют набор проб [275, 358, 424, 434, 888].

Однако для идентификации и количественного определения гиббереллинов биологических проб недостаточно: решающее слово здесь принадлежит физико-химическим методам, среди которых особенно успешно применяются газовая и газожидкостная хроматография в сочетании с масс-спектрометрией [176]. С помощью упомянутых методов были идентифицированы  $A_4$  и  $A_7$  в семенах яблони [622],  $A_1$ ,  $A_5$ ,  $A_8$ ,  $A_9$  и  $A_{13}$  в луковицах тюльпана [252],  $A_1$ ,  $A_3$ ,  $A_4$ ,  $A_7$ ,  $A_9$  и  $A_{13}$  в семяпочках хлопчатника [807],  $A_1$ ,  $A_3$ ,  $A_8$ ,  $A_{17}$ ,  $A_{19}$  и  $A_{20}$  в незрелых семенах *Ph. coccineus* (multiflorus). [629, 734, 735],  $A_{20}$  и  $A_{29}$  в семенах гороха [408],  $A_8$ ,  $A_{17}$ ,  $A_{20}$ ,  $A_{22}$  и конъюгаты этих гиббереллинов в семенах *Uh. coccineus* [428],  $A_{32}$  в незрелых семенах вишни *Prunus cerasus* [308]. Большим преимуществом методов, основанных на ГЖХ, является возможность анализировать гиббереллины в неочищенных экстрактах, однако использование этих методов для количественных определений сопряжено с рядом трудностей. Очень эффективна высокоразрешающая жидкостная хроматография под давлением в сочетании с масс-спектрометрией [360, 480]. Широкому распространению последних методов препятствуют сложность и дороговизна аппаратуры.

В заключение следует подчеркнуть, что, несмотря на совершенство и широкие возможности физико-химических методов (газовой, газожидкостной хроматографии, масс-спектрометрии и др.), для успешного изучения природных гиббереллинов растений их следует сочетать с биологическими. Последние незаменимы при качественных определениях и при работе с химически неидентифицированными ГПВ [294, 589].

Для идентификации и количественного определения некоторых гиббереллинов растений пригоден также иммунологический метод, основанный на образовании антител к гиббереллину [294, 411, 412]. В принципе метод не отличается от применяемого при работе с гормонами животных. Но молекулы фитогормонов, включая и гиббереллины, слишком малы, чтобы вызвать образование антител, поэтому предварительно получают их комплексы (конъюгаты) с макромолекулами (человеческим или бычьим сывороточным альбумином). Преимуществами метода являются высокая чувствительность и возможность анализировать пробы сравнительно слабой степени очистки, но с его помощью пока удается определять лишь немногие гиббереллины ( $A_3$ ,  $A_7$ ) [250].

Особенно высока чувствительность метода — до  $10^{-15}$  М  $A_3$  (5 пикограмм) при использовании радиоактивных производных гиббереллина. С помощью радиоиммунологического метода исследовано наличие  $A_3$  и  $A_7$  в культуре тканей растений 35 видов; 22 культуры содержали оба или один из упомянутых гиббереллинов [883, 884].

Для извлечения гиббереллинов из растений применяют также диффузионный метод, кроме экстракционного [237, 257, 439, 530, 748, 895]. Изолированную часть растения накладывают на агаровый блок-рецептор, в который диффундируют эндогенные гиббереллины. После экспозиции во влажной камере (18—24 ч) из органа-донора и блока-рецептора экстрагируют гиббереллины; контрольным служит аналогичный орган, не находившийся в контакте с агаром. Согласно существующим представлениям, количество гиббереллинов, поступивших в агар, характеризует интенсивность синтеза гиббереллинов, поэтому диффузионный метод обычно применяют при изучении места синтеза гиббереллинов в растениях [531]. С помощью диффузионного метода показано, что местом образования гиббереллинов в 9—10-недельных зеленых растениях подсолнечника являются апикальные почки [532], а в прорастающих семенах ячменя — зародыш [741].

По-видимому, из одного и того же объекта путем экстракции и диффузии могут извлекаться различные гиббереллины. Так, из апикальных почек проростков гороха экстракционным методом были извлечены ГПВ, сходные с  $A_1$  и  $A_5$ , а диффузионным — только сходные с  $A_1$  [530]. Различными были и гистограммы ГПВ, извлеченных этими методами из побегов персика [895]. Описано извлечение гиббереллинов с использованием диализа [558]. Из тканей клюквы путем диализа против 0,04 NaOH при  $4,5^\circ$  было извлечено значительно больше ГПВ, чем экстракцией водой или органическими растворителями [623].

## МЕСТО СИНТЕЗА И ТРАНСПОРТ В РАСТЕНИЯХ

Изучение места синтеза гиббереллинов и интерпретация получаемых при этом данных оказываются значительно более сложным делом, чем это может показаться с первого взгляда. Важно не только правильно подобрать способ извлечения и обнаружения гиббереллинов, но и иметь уверенность, что обнаруживаемое изменение содержания гиббереллинов действительно является следствием их новообразования. В растениях постоянно происходит передвижение гиббереллинов и накопление их в некоторых органах, вследствие чего в местах синтеза содержание гиббереллинов может оказываться даже более низким, чем в органах, где они аккумулируются. За синтез гиббереллинов *de novo* может быть принято повышение содержания активных гиббереллинов в результате перехода их из связанного состояния в свободное; возможность такой ошибки особенно велика при работе с прорастающими семенами и проростками.

В исследованиях по определению места синтеза гиббереллинов часто используют классический метод — удаление органа с заменой его влиянием экзогенного гиббереллина [532]; ценные результаты дает применение культуры тканей и изолированных органов [253, 311], а также использование меченых предшественников гиббереллинов [811].

Эти методы успешно сочетаются с применением ингибиторов биосинтеза гиббереллинов [599], причем в некоторых случаях один только этот способ уже позволяет получить ценную информацию [741, 914].

Накопленные к настоящему времени данные позволяют заключить, что гиббереллины синтезируются многими органами, особенно — интенсивно растущими. Убедительно доказано новообразование гиббереллинов в прицветниках, молодых листьях, частях цветков и формирующихся семенах [532, 709], в апикальных стеблевых почках и зрелых листьях [343, 619, 751].

В фотосинтезирующих тканях гиббереллины образуются в хлоропластах. Из изолированных хлоропластов выделен комплекс ферментов, осуществляющий образование каурена из мевалоновой кислоты. По предварительным данным, местом синтеза каурена является оболочка хлоропластов; этот процесс происходит и в этиопластах [91, 343]. Интенсивный синтез гиббереллинов происходит в зародыше прорастающего семени злаков [741].

Спорным остается новообразование гиббереллинов в корнях [855]. Опытами с изолированными корнями показано, что в условиях культивирования *in vitro* в кончиках корней томата накапливается заметное количество гиббереллинов: в течение четырех—пяти недель — до 2 мкг (в эквивалентах ГК) на 1 кг сырой массы [311]. Хотя синтез гиббереллинов кончиками корней в этих опытах и не вызывает сомнений, полученные данные все же не являются бесспорным доказательством их синтеза в корнях интактных растений, так как корни, адаптированные к культивированию *in vitro*, физиологически отличаются от нормальных корней.

Заключения о синтезе гиббереллинов в корнях часто основываются на наличии этих веществ в пасоке, ксилемном соке и корневых экссудатах, хотя косвенный характер такого рода доказательств очевиден [855]. Обстоятельная работа в этом плане принадлежит Филлипсу и Джонсу [725], впервые обнаружившим ГПВ в пасоке трехмесячных растений подсолнечника. По расчетам авторов, в течение суток после удаления надземной части с пасокой выделилось 0,05 мкг гиббереллинов (в эквивалентах ГК). Количество ГПВ в пасоке быстро снижалось, если корни подвергали действию ретардантов. Последнее обстоятельство является веским аргументом в пользу синтеза ГПВ в корнях *de novo*. Познее о наличии гиббереллинов в корневых выделениях сообщалось неоднократно; гиббереллиновая активность обнаруживалась также в ксилемном соке винограда и весеннем соке деревьев, причем в последнем найдены и неактивные гиббереллины в форме глюкозидов  $A_2$  и  $A_3$  [365, 803]. Поскольку в корни деревьев, кустарников и взрослых травянистых растений гиббереллины могут поступать из над-



земной части, упомянутые и другие аналогичные данные не могут служить убедительным доказательством синтеза гиббереллинов в корнях.

По некоторым данным, в кончиках корней *Ph. soccineus* происходит не первичный синтез гиббереллинов, а их превращение из неактивных форм в активные [361].

На основе всестороннего анализа экспериментальных данных Торрей [855] делает вывод об отсутствии в настоящее время достаточно убедительных доказательств того, что корни интактных растений являются важным местом первичного синтеза гиббереллинов, хотя образование гиббереллинов изолированными корнями и не вызывает сомнений.

Еще в 1966 г. факт передвижения эндогенных гиббереллинов в растениях оставался спорным [647]. К настоящему времени получены убедительные доказательства перемещения в растениях не только экзогенных, но и природных гиббереллинов. Транспорт гиббереллинов изучают в опытах с изолированными частями растений и с неповрежденными растениями; много исследований выполнено с экзогенными гиббереллинами. В последнем случае о передвижении гиббереллина обычно судят по локализации вызываемого им физиологического эффекта, а при использовании меченых гиббереллинов — по перемещению радиоактивности. Использование меченых гиббереллинов является, по-видимому, наиболее информативным, хотя этот метод и не лишен недостатков. Так, фактически наблюдают за перемещением не гиббереллина, а метки, которая в результате метаболических процессов может стать не адекватной гиббереллину. Во избежание ошибочных выводов применение меченых гиббереллинов целесообразно сочетать с хроматографией и биотестированием.

Многочисленные данные свидетельствуют о неполярном транспорте гиббереллина в целом растении, однако преимущественно он перемещается акропетально [107, 220, 366].

При изучении передвижения гиббереллина в зеленых растениях карликового гороха Мак-Комб [645] использовали [ $^{14}\text{C}$ ]ГК, которую наносили на листья. Учитывали физиологический эффект (усиление роста) и локализацию метки. Через 45 мин после нанесения на лист ГК уже обнаруживалась в стеблях, куда продолжала поступать из листа в течение 24 ч. Из зрелых листьев экзогенная ГК передвигалась к растущим частям растения. При обработке молодых листочков ГК оставалась в месте нанесения до тех пор, пока листья продолжали расти; только по окончании их роста начиналось перемещение радиоактивности в рас-

тущие части стебля и молодые листочки. Основываясь на своих наблюдениях, Мак-Комб пришел к выводу, что в растениях постоянно происходит перераспределение гиббереллина, перемещающегося из закончивших рост органов в молодые, интенсивно растущие.

Передвижение экзогенного гиббереллина к интенсивно растущим органам — молодым листочкам, плодам — отмечено при введении [ $^3\text{H}$ ]ГК в корни и семядольный узел фасоли (*Ph. vulgaris*) [249] и [ $^3\text{H}$ ] А<sub>1</sub> в корни томата (*Lycopersicon esculentum*) [341]. В ряде случаев, однако, транспорт гиббереллина от места нанесения к молодым листьям был незначительным [689].

Ценные результаты позволяет получить сочетание обработки гиббереллином с кольцеванием [220, 540]. М. Х. Чайлахян с соавт. [220] использовали этот оригинальный прием при изучении передвижения гиббереллина в декапитированных растениях периллы. На растениях оставляли по две пары верхних или нижних листьев и соответственно по два супротивных нижних или верхних побега; стебель кольцевали в средней части, между листьями и побегами. ГК наносили на листья, о передвижении ее судили по росту побегов и по утолщению стебля. Нанесение ГК на нижние листья приводило к резкому усилению роста расположенных выше побегов, кольцевание ослабляло этот эффект. Кроме того, у всех растений было отмечено утолщение нижней части стебля (над обработанными листьями). Совершенно иным оказался эффект при обработке верхних листьев: рост нижних побегов не только не усиливался, но даже подавлялся; у интактных растений заметно утолщался стебель по всей длине, у кольцованных — выше места кольцевания (в этой части стебля также повышалось содержание ауксина). На основании результатов описанных опытов авторы пришли к заключению, что в акропетальном направлении гиббереллин передвигается не только по флоэме, но и по ксилеме, куда поступает, вероятно, по клеткам радиальных лучей. Большая часть гиббереллина в свободном состоянии доходит до верхних побегов и значительно усиливает их рост, и лишь незначительная часть вовлекается в реакции, приводящие к утолщению стебля (на утолщение стебля гиббереллины влияют в комплексе с другими фитогормонами). Транспорт гиббереллина в базипетальном направлении осуществляется, по мнению авторов, более сложным путем, по-видимому, через вовлечение его в метаболизм других физиологически активных соединений, влияющих на утолщение стебля; и в этом случае гиббереллин пе-

редвигается главным образом по флоэме и частично по ксилеме.

Обнаружены существенные различия в перемещении и локализации свободных и конъюгированных гиббереллинов в изолированных листьях ячменя (*Hordeum distichon*). Поглощенные через поверхность среза радиоактивные  $A_3$ -глюкозидовый эфир,  $A_3$ -О(3)-глюкозид и  $A_3$ -оил-глицин локализовались преимущественно в апикальной части листа, а свободные гиббереллины  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_4$  и  $A_3$ -альдегид — в базальной. Однако при поступлении в интактные растения ячменя через корни все перечисленные вещества распределялись вдоль оси листа примерно одинаково [613].

Наряду с многочисленными данными о передвижении гиббереллинов, есть сообщения и о том, что экзогенный гиббереллин может оставаться в месте нанесения, где и проявляется его действие. Так, при воздействии гиббереллином на отдельные участки соцветия гортензии ускорялось цветение именно этих участков; опрыскивание листьев виноградной лозы не оказывает влияния на рост ягод, а обработка гроздей вызывает увеличение размеров ягод только той части грозди, которая была обработана гиббереллином [24, 124, 153].

Как и другие нелетучие соединения, гиббереллин проникает в листья в растворенном состоянии через кутикулу; участие устьиц в этом процессе незначительно. Гиббереллин легче проникает в растущие листья, чем в зрелые; имеются сведения, что значительная часть нанесенного гиббереллина остается на поверхности листьев [645].

Предполагается, что между двумя потоками гиббереллина (по флоэме и ксилеме) существует взаимодействие, которое хотя бы частично осуществляется непосредственно через ряды клеток флоэмы и ксилемы путем латерального транспорта гиббереллина. Существование последнего убедительно доказано рядом исследований [887]. Так, меченая ГК, введенная в кору ивы (*Salix viminalis*), проникает в ксилему, и наоборот, введенная в ксилему обнаруживается в коре. Отмечено также повышение содержания гиббереллинов в нижней части геоиндуцированных (помещенных в горизонтальное положение) верхушек побегов подсолнечника, колеоптилей кукурузы и побегов хвойных [119, 292, 748].

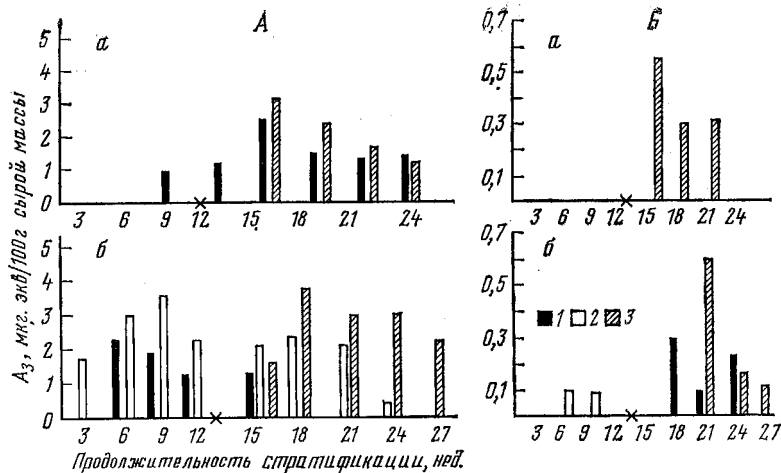
Механизмы, обеспечивающие передвижение гиббереллина, изучены недостаточно. Транспорт гормона в интактных растениях по сосудистой системе происходит, по-видимому, с током раствора с той же скоростью, с какой передви-

гаются растворенные вещества (в зеленых растениях гороха, например, со скоростью около 5 см/ч) [645]. Передвижение гиббереллинов на короткие расстояния, в частности латеральное, происходит, по всей вероятности, в силу диффузии; так же оно осуществляется и в изолированных частях растений — отрезках стеблей, черешков, колеоптилей [220, 599].

## **ИЗМЕНЕНИЯ КОМПЛЕКСА ЭНДОГЕННЫХ ГИББЕРЕЛЛИНОВ И ИХ МЕТАБОЛИЗМ В РАСТЕНИЯХ**

Многочисленными исследованиями показана высокая лабильность эндогенных гиббереллинов в растениях [215, 271, 280, 474, 475, 507, 508, 526, 552, 615, 619, 639, 651, 693, 700, 722, 791, 897]. Дать сколько-нибудь полный обзор экспериментального материала, отражающего изменения в содержании (активности) эндогенных гиббереллинов и ГПВ, связанные с ростом и развитием растений и влиянием на них различных факторов, практически невозможно. Поэтому мы ограничимся рассмотрением лишь некоторых работ.

Описаны изменения содержания эндогенных ГПВ в зародыше и эндосперме семян ясеня при стратификации в различных условиях [124]. Семена, хранившиеся при 8—10° в сухом состоянии (неспособные к прорастанию), не содержали активных ГПВ. При стратификации ГПВ появлялись и в зародыше и в эндосперме. Их содержание и качественный состав были различными в зависимости от условий и длительности стратификации. Так, при стратификации в оптимальных температурных условиях (12 нед при 20°, затем 15 нед при 5°), приводившей к выходу семян из состояния покоя и прорастанию, в них накапливались ГПВ и с низким (0,0—0,3) и с высоким (0,8—1,0) значениями  $R_f$  (хроматография на бумаге в системе растворителей н-бутанол — уксусная кислота — вода, 19:1:6). В семенах, стратифицированных только при 20° С, не содержалось ГПВ с низким  $R_f$ , а в стратифицированных при 3° — веществ с высоким  $R_f$ . Была обнаружена определенная связь между содержанием отдельных групп ГПВ. В зародышах при холодной стратификации постепенно уменьшалось содержание сильно полярных ГПВ и возрастало количество менее полярных, причем полное исчезновение первых совпадало с максимальным содержанием вторых (рис. 7).



**Рис. 7.** Изменения комплекса эндогенных ГПВ семян ясеня при стратификации и прорастании [124]

А — ГПВ зародышей; Б — ГПВ эндосперма

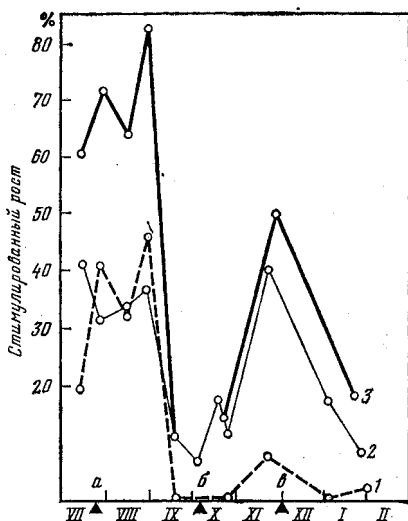
а — Rf 0—0,3; б — Rf 0,8—1,0. Хроматография на бумаге в системе: н-бутанол — уксусная кислота — вода (19 : 1 : 6); биотест — рост первого листа овса

Стратификация при температуре: 1 — 3°; 2 — 20°; 3 — 20°, затем 5°, X — момент изменения температуры. Последний срок анализа совпадает с началом прорастания семян, стратифицированных при переменной температуре

**Рис. 8.** Изменение активности ГПВ во время роста, хранения и прорастания клубней картофеля [278]

1 — нейтральные ГПВ; 2 — кислые ГПВ; 3 — сумма ГПВ; а — начало интенсивного роста клубней; б — уборка; в — начало прорастания. Хранение при 8°. Экстрагирование и фракционирование по Хаяси и Раппапорту [476], биотест — карликовый горох

Показателем активности ГПВ служит стимуляция роста (стимулированный рост в процентах к приросту контрольных растений)



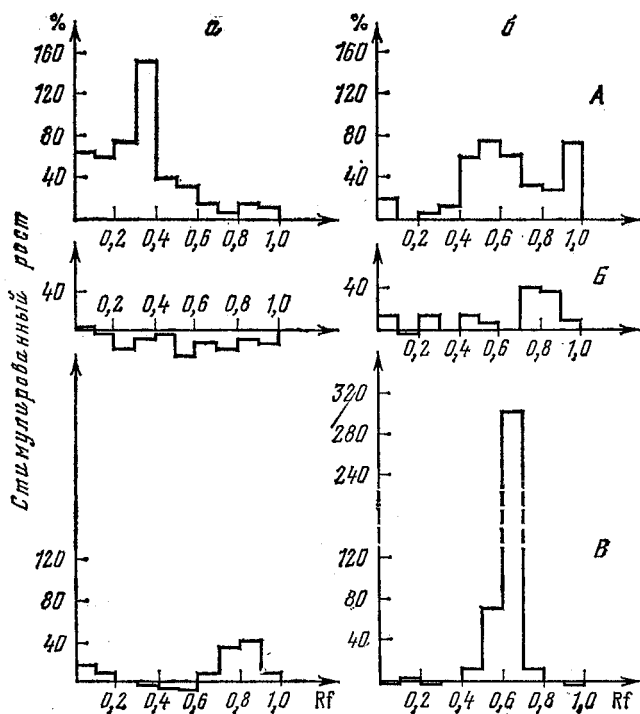
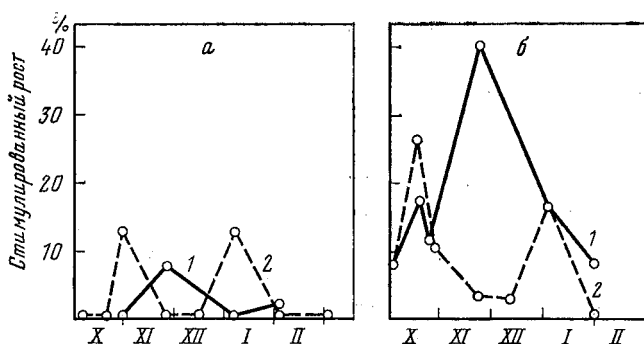


Рис. 9. Активность нейтральных и кислых ГПВ в различные периоды развития клубней картофеля [278]

*a* — нейтральные ГПВ; *б* — кислые ГПВ

*A* — 27 июля (период быстрого роста и высокой ГП активности); *Б* — 3 октября (период глубокого покоя и минимальной ГП активности); *В* — 27 ноября (период окончания покоя и высокой ГП активности перед прорастанием (см. рис. 8). Хроматография на бумаге в системе изопропанол — аммиак — вода (10 : 1 : 1); биотест и выражение активности ГПВ см. подпись к рис. 8

При росте, хранении и прорастании клубней картофеля существенно изменяется активность кислых и нейтральных ГПВ, причем по времени эти изменения совпадают с изменениями физиологического состояния клубней (рис. 8, 9). Активность ГПВ сильно изменяется под влиянием некоторых внешних факторов, в частности температуры. Так, в клубнях, хранившихся при 2° и не прораставших по май включительно, активность кислых и нейтральных ГПВ была низкой в течение всего периода хранения; после повышения температуры в конце апреля до 15° начинался рост, при этом резко повышалась активность кислых (но не ней-



**Рис. 10.** Влияние температуры хранения на активность ГПВ клубней картофеля [278]

*a* — нейтральные ГПВ; *б* — кислые ГПВ

1—8°; 2—2°. Подготовка материала, биотест и выражение активности ГПВ (см. подпись к рис. 8)

тральных!) ГПВ. На уровень ГПВ оказывала влияние и температура во время хранения клубней (рис. 10).

В зрелых сухих семенах фасоли содержатся нейтральные (растворимые в этилацетате) и кислые (растворимые в бутаноле) ГПВ. В незрелых семенах наиболее активны ГПВ кислой этилацетатной фракции; по мере созревания активность этих ГПВ снижается — до минимума в зрелых сухих семенах. ГПВ кислой бутанольной фракции, содержащиеся в незрелых, зрелых зеленых и зрелых сухих семенах, представлены несколькими компонентами различной полярности. Во время созревания общая активность этой фракции заметно снижается, при этом активность малополярных ГПВ меняется незначительно [472, 473].

Результаты исследований, подобных рассмотренным, трудно поддаются сравнительному анализу, тем не менее некоторые выводы, характеризующие комплекс эндогенных ГПВ растений, могут быть сделаны. Очевидно, что содержание и качественный состав эндогенных гиббереллинов и ГПВ непостоянны и зависят от физиологического состояния растений (или их органов) и влияния факторов окружающей среды. Наибольшая активность эндогенных гиббереллинов обычно совпадает с периодом активной жизнедеятельности растений (начало роста и интенсивный рост побегов, прорастание семян, выход из состояния покоя). Существует определенная связь между содержанием кислых и нейтральных ГПВ, свидетельствующая о способности их к

взаимопревращениям. Активные гиббереллины, присутствующие в тканях растений в период интенсивного роста, могут трансформироваться в относительно неактивные (резервные), когда рост прекращается.

Разработка методов идентификации эндогенных гиббереллинов позволила вплотную подойти к изучению динамики содержания отдельных гиббереллинов в растениях. В последние годы появились сообщения о том, что при изменении температуры и условий освещения содержание разных гиббереллинов в растениях может изменяться неодинаково [280, 527]. Так, при увеличении числа длинных дней содержание  $A_9$  в стеблях шпината (*Spinacea oleracea*) снижается, а содержание  $A_{20}$ , наоборот, возрастает [652]. Облучение семян салата сорта Grand Rapids люминесцентными лампами или красным светом приводит к повышению уровня  $A_9$ , но не влияет на содержание  $A_4$  и  $A_7$  [281].

Первые работы, посвященные изучению метаболизма гиббереллинов в высших растениях, появились во второй половине 1960-х годов [258, 557, 803]. К настоящему времени достигнуты значительные успехи в области разработки методов идентификации гиббереллинов и их метаболитов, а также в получении необходимых для этих исследований меченых гиббереллинов. Тем не менее изучение метаболизма гиббереллинов все еще сопряжено с большими трудностями и проведение его на современном уровне доступно далеко не каждой лаборатории.

Дэвис и Раппапорт [369, 370] исследовали превращение меченного тритием  $A_1$  в отрезках листьев и интактных проростках карликовой кукурузы. После 30 мин инкубации отрезков листьев с  $[1, 2\text{-}^3\text{H}]A_1$  в тканях были обнаружены  $[^3\text{H}]A_8$  и его глюкозид. Через час после инкубации  $[^3\text{H}]A_1$  частично превращался в конъюгат  $A_1$ . Спустя 12—15 ч после введения меченого  $A_1$  в проростки через корни 70% введенного гиббереллина превращалось в глюкозид  $[^3\text{H}]A_1$  и неидентифицированное соединение. Различий в метаболизме  $[^3\text{H}]A_1$  в карликовом мутанте  $\alpha$ -5 и нормальных растениях не было обнаружено.

По данным Барендзе и Клерк [259], в проростках *Pharbitis nil* экзогенный  $[^{14}\text{C}]A_8$  превращается в глюкозид  $A_8$ . При введении глюкозида в набухающие семена происходит его частичный гидролиз, а при последующем прорастании вновь образуется глюкозид. Глюкозид, введенный в проростки, накапливался в семядолях, а  $[^{14}\text{C}]A_8$  — в апикальной части проростков.



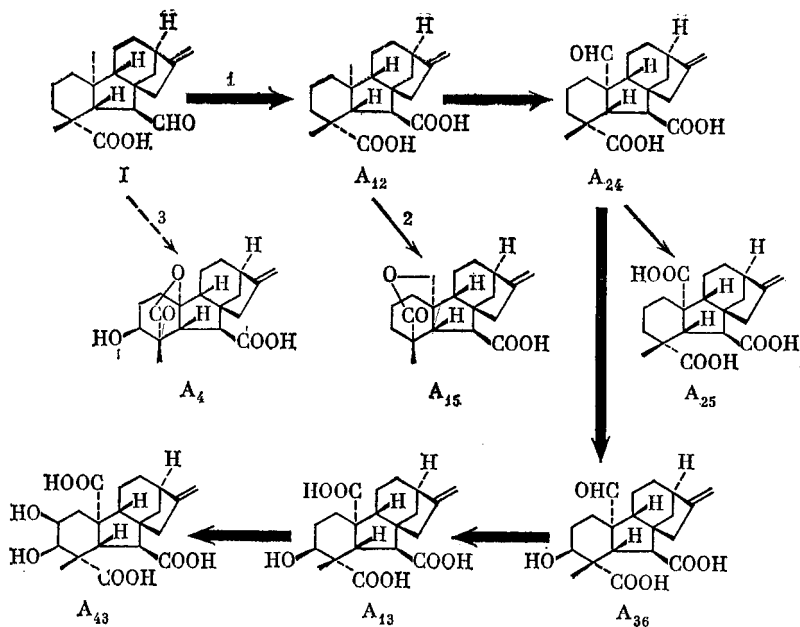


Рис. 11. Метаболизм эндогенных гиббереллинов тыквенных [177]

1 — основной,  
2 — побочный,  
3 — предполагаемый пути метаболизма

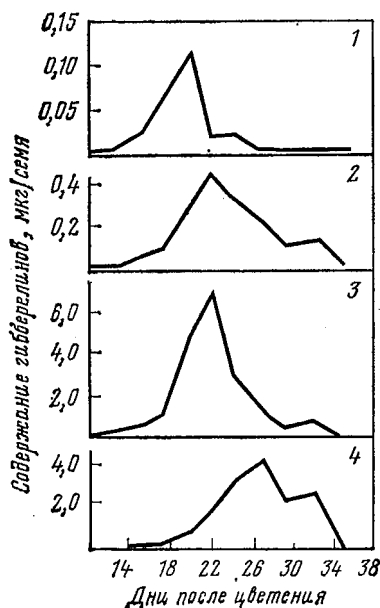


Рис. 12. Содержание A<sub>9</sub> (1), A<sub>17</sub> (2), A<sub>20</sub> (3) и A<sub>29</sub> (4) в семенах гороха во время созревания [407]

Метаболизм [ $^3\text{H}$ ] гиббереллинов  $A_1$ ,  $A_4$ ,  $A_5$  и  $A_{20}$ , инъецированных в растущие на свету проростки *Ph. coccineus*, протекал в гипокотилиях значительно интенсивнее, чем в апикальных почках [689].

Сравнительно детально метаболизм гиббереллинов изучен у тыквенных, бобовых и сосновых. Установлено, что *in vitro* в бесклеточной системе из семян *Cucurbita maxima*  $A_{12}$ -альдегид в основном превращается в  $A_{43}$  и в меньшей степени — в  $A_{25}$  и  $A_4$  (рис. 11).  $A_{43}$ , конечный продукт метаболизма  $A_{12}$ -альдегида, является эндогенным гиббереллином *C. maxima*, поэтому можно предполагать, что по приведенной схеме осуществляется метаболизм эндогенных гиббереллинов и *in vivo*. С другой стороны, образующиеся в гомогенате семян *C. maxima*  $A_4$ ,  $A_{24}$ ,  $A_{25}$  и  $A_{43}$  — это эндогенные гиббереллины другого тыквенного растения *Echinocystis mascosagra*, и вполне возможно, что метаболизм гиббереллинов различных представителей семейства тыквенных однотипен [177, 445].

Среди бобовых метаболизм гиббереллинов лучше всего изучен у представителей родов *Pisum* и *Phaseolus*. Фридман и соавт. [407] исследовали динамику природных гиббереллинов семян гороха (*P. sativum*, сорт Прогресс № 9) во время их созревания. Было обнаружено три  $C_{20}$ -гиббереллина ( $A_{17}$ ,  $A_{38}$  и  $A_{44}$ ) три  $C_{19}$ -гиббереллина ( $A_9$ ,  $A_{20}$ ,  $A_{29}$ ). Содержание  $A_{38}$  и  $A_{44}$  было очень низким и не поддавалось количественному определению. Содержание остальных гиббереллинов по мере созревания семян изменялось в сторону преобладания гидроксилированных гиббереллинов: быстро достигало максимума и затем резко падало содержание негидроксилированного  $A_9$ , несколько позднее отмечался максимальный уровень  $A_{17}$  и  $A_{20}$  (оба с гидроксильной группой у С-13) и еще позднее —  $A_{20}$  (2 $\beta$ , 13-дигидрогиббереллин) (рис. 12). Дальнейшие наблюдения за превращениями и концентрацией  $A_9$  в семенах гороха показали, что пути метаболизма этого гиббереллина на разных стадиях развития семян различны. Для ранних стадий характерно незначительное превращение  $A_9$  в  $A_{20}$ . В зрелых семенах основное превращение  $A_9$  осуществляется путем гидроксилирования в 2- $\beta$ -положении, приводящего к  $A_{51}$  [409, 816]. Аналогичное 2- $\beta$ -гидроксилирование  $A_{20}$  приводит к  $A_{29}$ . Оба эти гиббереллина —  $A_{29}$  и  $A_{51}$  — почти не обладают рост-стимулирующей активностью.  $GA_{29}$  претерпевает дальнейшие превращения: меньшая часть его дает физиологически неактивный конъюгат, а большая — полностью лишенный гормональной активности ненасыщенный кетон [817].

Радиоактивный  $A_{14}$  при нанесении на проростки гороха последовательно превращается в  $A_{18}$ ,  $A_{38}$ ,  $A_{23}$ ,  $A_1$  и  $A_8$ , и образовавшийся  $A_{23}$ , кроме того, и в  $A_{28}$  [384].  $A_{14}$  в растениях пока не обнаружен, но все упомянутые продукты превращения этого гиббереллина — эндогенные гиббереллины бобовых, поэтому весьма вероятно, что метаболизм их в растениях происходит в такой же последовательности ( $A_{18} \rightarrow A_{38} \rightarrow A_{23} \rightarrow A_1 \rightarrow A_8$ ).

Ямане с соавт. [901] исследовали метаболизм меченных тритием  $A_1$ ,  $A_4$ ,  $A_5$ ,  $A_8$  и  $A_{20}$  в созревающих и прорастающих семенах фасоли *Ph. vulgaris*. Гиббереллины вводили в семена, находившиеся в бобах. Основным продуктом превращения всех использованных гиббереллинов оказался [ $^3H$ ] $A_8$ -глюкозид. [ $^3H$ ] $A_4$  и [ $^3H$ ] $A_{20}$  превращались в этот глюкозид через [ $^3H$ ] $A_1$ , а [ $^3H$ ] $A_5$  — через [ $^3H$ ] $A_8$ .

У рода *Phaseolus* большинство эндогенных гиббереллинов являются 3- $\beta$ -оксизамещенными аналогами гиббереллинов *P. sativum* ( $A_{38}$  вместо  $A_{44}$ ,  $A_{28}$  вместо  $A_{17}$ ,  $A_1$  вместо  $A_{20}$ ,  $A_8$  вместо  $A_{29}$ ,  $A_4$  вместо  $A_9$ ), а неидентифицированному конъюгату  $A_{29}$ , образуемому в семенах гороха, в семенах фасоли соответствует 2- $\beta$ -D-глюкопиранозид гиббереллина  $A_8$ .

С учетом того, что в семенах гороха и других бобовых содержится  $A_{17}$ , предложена следующая общая схема метаболизма гиббереллинов у растений этого семейства (рис. 13).

У ряда представителей сем. Pinaceae также обнаружены сходные пути превращения эндогенных гиббереллинов. В вегетативных побегах *Pseudotsuga menziensis*  $A_4$  быстро превращается в  $A_{34}$  и в меньшей степени — в  $A_2$ ; образование  $A_{34}$  особенно быстро происходит в период заложения и разворачивания листовых почек [874]. У сосны *Pinus attenuata*  $A_4$  является эндогенным метаболитом, в прорастающей пыльце он превращается преимущественно в  $A_{34}$ , в меньшей степени — в  $A_2$  и  $A_1$  [538, 539].

В одномесячных сеянцах ели (*Picea abies*) [1, 2  $^3H$ ]  $A_1$  превращался в соединение, близкое по свойствам к  $A_8$ ; за 24 ч метаболизировалось 10% введенного меченого  $A_1$  [379].

Несмотря на различия в качественном составе эндогенных гиббереллинов, у растений всех трех семейств (Cucurbitaceae, Leguminosae, Pinaceae) отчетливо обнаруживается тенденция к образованию в качестве поздних продуктов метаболизма малоактивных 2- $\beta$ -оксизамещенных гиббереллинов ( $A_{43}$  — у Cucurbitaceae,  $A_8$ ,  $A_{29}$  и  $A_{51}$  — у Leguminosae,  $A_{34}$  — у Pinaceae) [177].

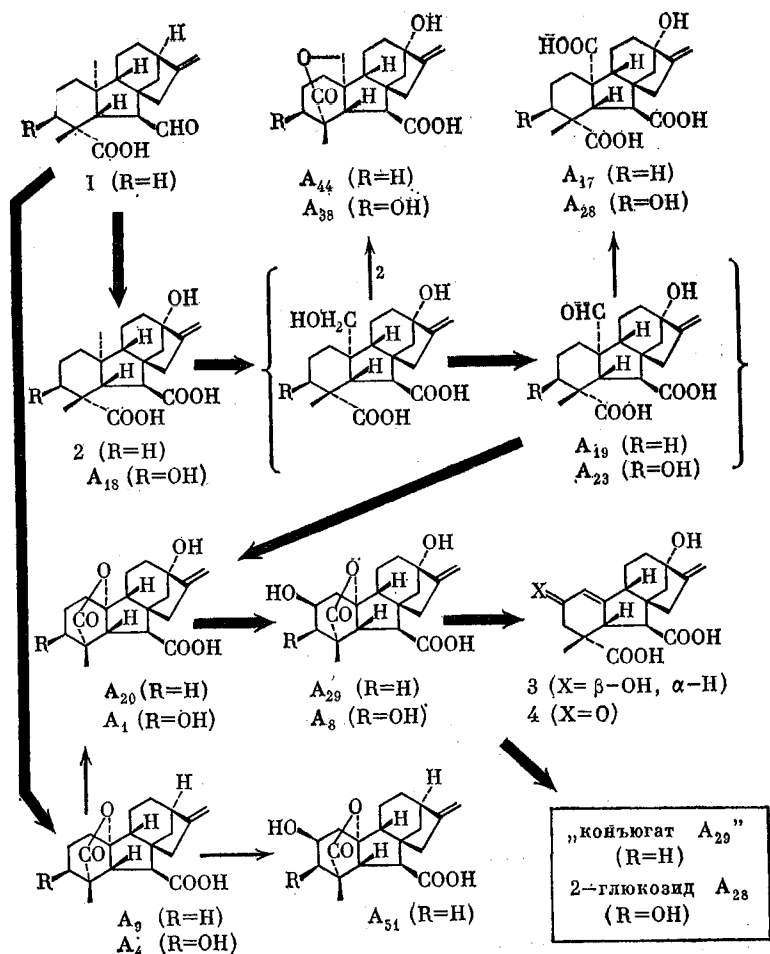


Рис. 13. Метаболизм эндогенных гиббереллинов бобовых [177]

Метаболические превращения, приводящие к образованию малоактивных гиббереллинов или их неактивных производных, обнаружены у представителей и других семейств. Так, меченный тритием A<sub>1</sub> в суспензионной культуре клеток и в интактных растениях томата (*L. esculentum*) превращался в A<sub>8</sub> и в глюкозид A<sub>8</sub> [612]. Метаболизм шести эндогенных гиббереллинов, идентифицированных в побегах шпината (*S. oleracea*), предположительно представля-

ется следующим:  $A_{53} \rightarrow A_{44} \rightarrow A_{19} \rightarrow A_{17} \rightarrow A_{20} \rightarrow A_{29}$ , кроме перечисленных, в побегах шпината обнаружен также  $A_{29}$ , гидроксированный в 2 $\beta$ -положении [651].

В культуре ткани моркови *Daucus carrota* [ $^3H$ ] $A_4$  ( $A_4$  — нативный гиббереллин этого растения) превращался в [ $^3H$ ] $A_1$ , [ $^3H$ ] $A_3$  и несколько конъюгатов этих трех гиббереллинов [580].

Образование мало- или неактивных гиббереллинов является необратимым процессом и расценивается как один из способов их инактивации [499, 626, 755].

Второй экспериментально хорошо подтвержденный путь инактивации гиббереллинов — образование глюкозидов, глюкозиловых эфиров и других соединений, не обладающих гормональной активностью.

По мнению Мак-Миллана [626], конъюгация представляет собой конечный этап метаболизма гиббереллинов в процессе созревания семян; образовавшиеся биологически неактивные конъюгаты при прорастании гидролизуются до свободных кислот (гиббереллинов).

Грабе и Роперс [448], однако, считают экспериментальные доказательства перехода конъюгатов в свободные гиббереллины недостаточно убедительными.

Предполагается, что путем образования и накопления неактивных гиббереллинов может обеспечиваться пул эндогенных гиббереллинов. В растениях риса, например, такую роль отводят гиббереллину  $A_{19}$ , скорость биосинтеза и метаболические превращения которого регулируют уровень  $A_1$ -активного природного гиббереллина риса [589].

Обработка растений чрезмерно высокими дозами экзогенных гиббереллинов может индуцировать необычные метаболические реакции. Известно несколько примеров такого рода. Так, обработка *P. sativum* сверхвысокими дозами  $A_9$  и *Ph. vulgaris* —  $A_3$  приводила к образованию несвойственных этим растениям неактивных производных упомянутых гиббереллинов [177, 746].

В последнее десятилетие все большее внимание привлекают ферменты, участвующие в биосинтезе и метаболизме гиббереллинов [91, 438, 445, 446, 541, 571, 671, 676, 792, 797].

Серия интересных работ проведена с бесклеточными системами, в частности, с системой из семян тыквы *C. maxima*. Эта система способна осуществлять до 30 различных реакций метаболизма гиббереллинов, с ее помощью Грабе [91] удалось выделить 17 индивидуальных продуктов метаболизма гиббереллинов. Показано, что все эндогенные

гиббереллины интактных семян гороха *P. sativum* и тыквы *C. maxima* являются продуктами превращения  $A_{12}$  или  $A_{12}$ -альдегида, осуществляемого ферментными системами из семян этих растений. Для системы из семян гороха типично 13-гидроксилирование, для системы из семян тыквы — 3 $\beta$ - и 12 $\alpha$ -гидроксилирование; 2 $\beta$ -гидроксилирование осуществляют обе системы. Ферменты, осуществляющие 13 $\alpha$ - и 12 $\alpha$ -гидроксилирование, локализованы в микросомальной фракции [442].

Из прорастающих семян *Ph. vulgaris* получена ферментная система, катализирующая превращение  $A_{12}$ -альдегида через  $A_{12}$  в  $A_{46}$ ; система активна только в присутствии  $Fe^{2+/3+}$  [711].

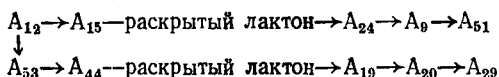
В плодах *Ph. coccineus* по мере их созревания накапливается глюкозид  $A_8$  ( $A_8$ -O(2)- $\beta$ -D-глюкопиранозид), а экзогенный меченый  $A_3$  в созревающих плодах этого растения превращается в  $A_3$ -глюкозид. Предполагается, что в образовании этих конъюгатов участвуют O-глюкозил трансферазы [671]. По данным Мюллера с соавт. [671], препараты из семян *Ph. coccineus* (особенно зрелых) обладают соответствующей ферментативной активностью. Упомянутыми исследователями обнаружена высокая специфичность глюкозил-трансферазы, участвующей в образовании  $A_3$ -глюкозида из экзогенной ГК. В опытах с уридин-фосфат-D-глюкозой фермент осуществлял присоединение глюкозы только к  $A_3$ , но не к другим гиббереллинам (были испытаны  $A_1$ ,  $A_8$ ,  $A_4/A_7$ , изо- $A_3$ , гибберелленовая кислота) и не к органическим кислотам иного строения (например, феруловой). Эта трансфераза локализована во фракции растворимых ферментов перикарпа.

Кнефель с соавт. [571] исследовали ферментативный гидролиз различных глюкозидов гиббереллинов:  $A_3$ -O-(3)-D-глюкопиранозида из созревающих семян *Ph. vulgaris*,  $A_8$ -O-(2)- $\beta$ -D-глюкопиранозида из плодов *Ph. coccineus*, полусинтетического  $A_1$ -O(3)- $\beta$ -D-глюкопиранозида. Были использованы различные препараты  $\beta$ -глюкозидаз. Оказалось, что *in vitro* действие  $\beta$ -глюкозидаз на различные глюкозиды неодинаково и зависит от источника получения фермента, типа глюкозида и структуры агликона. Препараты глюкозидаз из различных растительных источников (побегов гороха, плодов *Ph. coccineus*) были наиболее активны по отношению к глюкозиду  $A_8$  и в меньшей степени — к глюкозиду  $A_1$ ; наименее доступным для всех изученных препаратов оказался глюкозид  $A_3$ . Обнаружена хорошая корреляция между активностью глюкозидов гиббереллинов в разных

биопробах и способностью гидролитических ферментов из соответствующих растений гидролизовать эти глюкозиды [797].

По данным Мураками [676],  $\beta$ -глюкозидазы из высших растений неспособны осуществлять гидролиз эфирных связей С-3-гидроксигиббереллинов в положении 3, а продажные препараты грибных ферментов высвобождают из водной фракции семян *Pharbitis nil* не только С-3-деокси-, но и С-3-гидроксигиббереллины. После ферментативного гидролиза на хроматограммах гидролизата обнаруживается больше зон, чем после кислотного.

Показано, что две фракции бесклеточной системы из незрелых семян *P. sativum* осуществляют метаболизм [ $^{14}\text{C}$ ]A<sub>12</sub> различно. Фракция 200 000 превращала этот субстрат в негидроксированные A<sub>15</sub>, A<sub>24</sub>, A<sub>9</sub> и A<sub>51</sub>, а микросомальная — в A<sub>53</sub>, который затем превращался первой фракцией в серию гидроксированных гиббереллинов A<sub>44</sub>, A<sub>19</sub>, A<sub>20</sub> и A<sub>29</sub> [541]. По мнению авторов цитируемой работы, пути метаболизма гиббереллинов у гороха таковы:



Чтобы получить более полное представление о факторах, влияющих на содержание и превращения эндогенных гиббереллинов, необходимо изучить место синтеза, метаболизм и локализацию гиббереллинов в клетке. Методически это достаточно сложная задача, требующая получения чистых изолированных органелл, характеристики и испытания активности выделенных продуктов метаболизма. В последние годы в этом плане проведен ряд исследований, результаты которых изложены далее в основном по обзору Раппапорта и Адамса [755].

**Эндоплазматический ретикулум.** Окисление от энм каурена до энм-7-гидроксикауреновой кислоты осуществляется оксидазами, обычно связанными с эндоплазматическим ретикуломом. Данных о связи с эндоплазматическим ретикуломом ферментов, осуществляющих гидроксирование на стадии позднее A<sub>12</sub>-альдегида, нет; при сверхскоростном центрифугировании эти ферменты остаются в надосадочной жидкости.

**Пластиды.** Известно, что хлоропласты играют важную роль в синтезе терпенов и являются одним из основных мест локализации гиббереллинов. Имеются данные об участии пластид в ранних стадиях биосинтеза гиббереллинов.

Выделение гормона из хлоропластов регулируется оболочкой последних; в этом процессе, возможно, участвует фитохром. Экспериментами с интактными и разрушенными ультразвуком этиопластами показано, что выделение гиббереллина из этиопластов после облучения их красным светом связано с действием фитохрома, изменяющего проницаемость оболочки [343]. Вопрос о возможности синтеза гиббереллинов в пластидах, где они локализованы, остается пока открытым.

**Вакуоли.** Изучение роли вакуолей в гормональной регуляции стало возможным лишь недавно — после разработки метода изоляции интактных вакуолей из лепестков и листьев [873]. Была предпринята попытка определить, способны ли изолированные вакуоли метаболизировать гиббереллин и играют ли они роль в компартментации гиббереллинов или их дериватов. Эксперименты проводились с протопластами и изолированными вакуолями ячменя, которые инкубировали с меченным тритием  $A_1$  ( $A_1$  — возможный эндогенный гиббереллин *Hordeum vulgare*). Изолированные вакуоли превращали  $A_1$  в  $A_8$ , а протопласты — в  $A_8$ , глюкозид  $A_8$  и два других неидентифицированных вещества [755].

При введении меченного тритием  $A_1$  в проростки овса *A. sativa* основное количество гиббереллина локализуется в цитоплазме и вакуолях, причем распределение его между этими частями клетки происходит на основе пассивного равновесия. В вакуолях обнаруживается также  $A_8$  — метаболит экзогенного  $A_1$  [377]. От 50 до 90% [ $^3H$ ]  $A_1$ , введенного в изолированные листья ячменя и вигны (*Vigna sinensis*), обнаруживалось в вакуолях, где накапливались и продукты метаболизма этого гиббереллина —  $A_8$  и  $A_8$ -глюкозид. Предполагается, что гиббереллин связывается с компонентами вакуолярного сока, но не с тонопластом [572, 704].



## ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ГИББЕРЕЛЛИНОВ

Действие гиббереллинов на высшие растения отличается высокой физиологической активностью этих веществ и широким спектром вызываемых ими реакций. При изучении эффектов экзогенных гиббереллинов воздействуют как на неповрежденные растения, так и на изолированные органы (части) растений. Для обработки обычно используют гибберелловую кислоту (ГК,  $A_3$ ) — наиболее доступный из гиббереллинов. Обычно применяемые препараты наряду с ГК содержат биологически неактивные примеси и в очень незначительном количестве другие гиббереллины. Таким образом, в большинстве случаев исследуется активность именно гибберелловой кислоты, поэтому в этой главе термины ГК,  $A_3$  и «гиббереллин» употребляются как синонимы; если же речь идет о действии других гиббереллинов, это специально оговаривается.

Хотя ГК в большинстве случаев, по-видимому, не является эндогенным гиббереллином обрабатываемых растений, все же предполагается, что она имитирует действие природных гиббереллинов [784].

### ВЛИЯНИЕ ГИББЕРЕЛЛИНА НА РОСТОВЫЕ ПРОЦЕССЫ

#### ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДЕЙСТВИЯ

Стимуляция роста растений — первый из замеченных, наиболее очевидный и самый известный эффект экзогенного гиббереллина. Эта реакция наблюдается как у травянистых, так и у древесных растений, но у первых она выражена значительно сильнее. Отличительное свойство гиббереллина — сильная стимуляция роста интактных растений. На изолированные части (например, отрезки стебля) гиббереллин действует при наличии активной (или потенциально активной) меристематической зоны. Усиление роста стебля под действием гиббереллина может быть очень значительным; например, описано получение пятиметровых растений конопли и шестиметровых растений табака [206]. Наиболее эффективна многократная обработка; однократ-

ная также стимулирует рост, однако при таком воздействии разница в высоте опытных и контрольных растений обычно постепенно сглаживается.

Вызываемая гиббереллином стимуляция роста может выражаться не только в вытягивании междоузлий, но и в увеличении их количества, усилении образования и роста боковых побегов, возрастании количества цветоносов, увеличении длины соцветий и т. д. В результате общий габитус обработанных гиббереллином растений обычно заметно отличается от габитуса необработанных. Анализ обширного экспериментального материала показывает, что стимуляция роста стебля, как и другие проявления влияния гиббереллина на рост, зависит от физиологического состояния и систематического положения растений, условий роста и воздействия гиббереллином и ряда других факторов [23, 25, 26, 134, 367, 368, 753].

С повышением дозировки гиббереллина до оптимального уровня стимулирующий эффект обычно возрастает, однако относительно наиболее активными являются низкие дозировки, о чем свидетельствует часто наблюдаемая линейная зависимость между логарифмом дозы гиббереллина и ростовой реакцией растения [558]. Низкие дозы часто могут быть достаточными для максимального эффекта, но стимуляция оказывается при этом кратковременной; более высокие дозы повышают продолжительность реакции, благодаря чему высота стебля увеличивается сильнее [435]. Супероптимальные дозировки, как правило, вызывают такую же ростовую реакцию, как и оптимальные, однако влияние таких дозировок на общее состояние растений может быть неблагоприятным (хлороз, ослабление механических тканей); иногда чрезмерно высокие дозы гиббереллина даже угнетают рост. Являясь стимулятором роста стебля, гиббереллин, однако, может угнетать рост некоторых гомологичных стеблевым органам. Так, экзогенная ГК тормозила зачатие и рост клубней у картофеля [289, 581, 640] и топинамбура [197]; у последнего растения ГК одновременно стимулировала образование столонов.

Сведения о влиянии гиббереллина на продолжительность периода интенсивного роста противоречивы: отмечено как удлинение, так и сокращение его. По-видимому, эффект в значительной степени определяется состоянием растений и условиями обработки. Однако в некоторых случаях, например при действии ГК в определенных условиях на карликовый горох, продолжительность проявления ростового эффекта и характер роста обработанных растений

настолько стабильны, что легко описываются математически с помощью дифференциальных уравнений [804, 805].

Большинство травянистых растений реагирует на обработку гиббереллином усилением роста стебля, однако некоторые отзываются на такое воздействие слабо или же совершенно на него не реагируют. Это может объясняться наличием воскового слоя или плотной кутикулы, препятствующих проникновению гиббереллина в растение, либо особенностями ингибиторно-гормонального баланса растений, либо тем, что использованный гиббереллин (ГК), не тот, который «нужен» данному растению. Прекрасным примером последнего случая являются тыквенные, слабо реагирующие на воздействие  $A_3$  и очень чувствительные к гиббереллинам  $A_4$  и  $A_7$ ; для проростков огурца, например, минимальные дозы упомянутых гиббереллинов, вызывающие достоверное усиление роста, составляют соответственно  $10^0$ ,  $10^{-3}$  и  $10^{-4}$  мкг на растение [6].

Уже с самого начала изучения влияния гиббереллина на рост появилось стремление раскрыть физиологические основы этого явления. Было выполнено немало исследований, некоторые из которых с полным правом можно отнести к ряду классических [547, 595, 596, 780]. Интерес к проблеме сохраняется и поныне, хотя сейчас уже не подлежит сомнению, что вызываемая гиббереллином стимуляция роста является следствием как усиления растяжения клеток, так и повышения митотической активности соответствующих меристематических тканей [26, 435, 620, 621, 636—638, 646, 788, 819].

Вызываемое гиббереллином усиление растяжения клеток отчетливо продемонстрировано Кауфманом [547] в опытах с отрезками верхнего междоузлия овса; под влиянием оптимальных дозировок ГК длина клеток увеличивалась в 3 раза и более. Еще сильнее — в 4—5 раз — вытягивались в длину клетки обработанных ГК гипокотилей салата [819]. Ускорение роста исключительно благодаря усилению растяжения клеток гиббереллин вызывал также у проростков пшеницы, облученных  $\gamma$ -лучами [790]. По данным Сибаока с соавт. [75], действие гиббереллина на растяжение клеток связано с его способностью ориентировать микротрубочки цитоплазмы. Опытами с изолированными сегментами стебля овса показано, что существенную роль в механизме стимулирующего влияния ГК на рост играет стимуляция образования клеточных стенок [662].

Ярким примером стимуляции роста благодаря усилению митотической деятельности может служить индукция

гиббереллином роста стебля у розеточных растений. Митотическая активность этих растений ограничена апикальной меристемой, образующей зачатки листьев. Все ткани безлистной цветочной стрелки или облиственного стебля развиваются благодаря деятельности субапикальной меристемы, возможной при благоприятных условиях внешней среды (яровизация, индуктивный фотопериод). Многие розеточные растения способны образовывать стебель и при неиндуктивных внешних условиях, но под влиянием гиббереллина. При этом вскоре после обработки гиббереллином усиливается митотическая активность всех нелигнифицированных тканей ниже эумеристемы. Возникает субапикальная меристематическая зона, увеличивающаяся в размерах в течение нескольких дней и дающая начало тканям стебля. На эумеристему гиббереллин такого влияния не оказывает. Таким образом, у розеточных растений при неиндуктивных условиях экзогенный гиббереллин вызывает образование новой меристемы, которая ответственна за возникновение и рост стебля (цветочной стрелки) [780].

У растений с облиственным стеблем деятельность субапикальной меристемы также находится под контролем гиббереллина; для демонстрации этого потребовались опыты, в которых обработка гиббереллином сочеталась с применением ретардантов [316, 780].

Гиббереллин способен стимулировать активность и других меристем — апикальной, камбия, кончиков корней, интеркалярной меристемы злаков [614]. О влиянии гиббереллина на клеточное деление свидетельствует также повышение митотического индекса в меристеме обработанных растений [172, 614], хотя этот эффект наблюдается не всегда [82]. Показано, что увеличение числа делений связано с сокращением S-периода митотического цикла [614].

Особенность индуцированных гиббереллином митозов — их определенная ориентация. В стебле, например, почти все митозы ориентированы вдоль продольной оси; это определяет растяжение и рост органа преимущественно в одном направлении.

Сведений о влиянии гиббереллина на активность камбия сравнительно немного, и они неоднозначны; наряду со стимуляцией деятельности этой ткани отмечен и противоположный эффект [114, 124].

Кроме усиления роста, обработка гиббереллином вызывает и анатомические изменения в стеблях растений. Характерно, в частности, усиление развития луба в стеблях конопли, выражающееся в увеличении числа волокнистых

клеток, их длины и толщины стенок. По данным Стэнт [820], в результате многократной еженедельной обработки конопля гиббереллином увеличение длины волокнистых клеток может достигать 425%, а толщины — 169%.

У интактных растений экзогенный гиббереллин часто вызывает ускоренное развитие ксилемы; отмечено также усиление лигнификации клеток этой ткани. С другой стороны, сильное вытягивание стебля может сопровождаться значительным ослаблением его механической прочности, приводящим к полеганию растений. Этот эффект обычно проявляется при употреблении слишком высоких доз гиббереллина и при обработке растений, испытывающих недостаток в питательных веществах и воде [124].

Влияние экзогенного гиббереллина на величину, форму и анатомическое строение листьев не так четко выражено, как на стебель. Наиболее определенна реакция злаков: увеличивается длина листовой пластинки и влагалища листа, листья становятся уже, вследствие чего значительно возрастает отношение длины к ширине; площадь листьев обычно несколько увеличивается. Именно такие изменения были отмечены японскими учеными уже в первых работах, посвященных изучению болезни риса баканэ; наряду с сильным вытягиванием стебля они представляют собой одно из самых характерных и наиболее ранних проявлений этого заболевания.

Двудольные на воздействие гиббереллином обычно реагируют вытягиванием черешков и изменением формы листьев [299, 368]. Площадь листьев часто уменьшается, хотя при оптимальных условиях обработки может и увеличиваться [368, 599]. Характерно образование более простых по форме листьев, вытягивание их в длину. На побегах взрослых растений могут появляться ювенильные листья, но известны также случаи, когда на сеянцах формировались листья, свойственные взрослым формам [435, 768]. Обработка гиббереллином иногда вызывает изменение расположения листьев [657].

Сравнительно немногочисленные сведения о влиянии гиббереллина на анатомическое строение листьев довольно противоречивы. Сообщалось, например, как об уменьшении, так и об увеличении размеров клеток эпидермиса, губчатой и палисадной паренхимы, межклетников в листьях разных растений [124].

Противоречивы сведения о влиянии гиббереллина на рост корней. Хотя соответствующих экспериментальных данных немного, создается впечатление, что на рост изо-

лированных корней гиббереллин может оказывать положительное влияние, обычно не являясь, однако, обязательным компонентом питательных сред. При росте растений в питательном растворе корневые волоски обычно отсутствуют, однако, у культивируемых в жидкой среде корней гороха гиббереллин индуцировал их образование. Известны случаи, когда экзогенный гиббереллин был совершенно необходим для роста изолированных корней [855].

Обработка гиббереллином обычно подавляет корнеобразование у черенков и других изолированных частей растений, но иногда эффект бывает и положительным [435, 534, 620, 688]. Так, ГК и смесь  $A_4$  и  $A_7$  стимулировали инициацию корней на дисках из листьев *L. esculentum*, культивируемых на питательной среде в темноте [338].

Данные о влиянии экзогенного гиббереллина на корневую систему интактных растений противоречивы; отмечено как усиление (*Pseudotsuga menziensis*, *Cymbidium*, *Vicia faba*), так и торможение (*Pisum*, *Triticum*, *Ph. vulgaris* и многие другие) роста корней. Известны случаи, когда положительный эффект обнаруживался лишь в определенных условиях, например при освещении или в присутствии АБК, или же выражался не в стимуляции роста главного корня, а в ускорении появления корешков. Вызываемое гиббереллином торможение роста корней может быть связано с ослаблением митотической активности [175, 435, 697].

По данным Г. М. Живухиной и М. А. Балыковой [53], обработка ГК кормовых бобов усиливала рост корней лишь в начале вегетации, а во второй половине вегетации была неэффективной или даже подавляла рост корней.

Наиболее характерным проявлением действия гиббереллина на корневую систему интактных растений является относительное уменьшение массы корней. Даже в тех случаях, когда в результате обработки рост корневой системы усиливается, стимуляция роста надземной части оказывается большей и доля корневой системы в общей массе растений снижается. Существует мнение, что торможение корнеобразования и ослабление роста корней по сравнению с ростом надземной части связаны с увеличением (под влиянием гиббереллина) потребления питательных веществ надземной частью и уменьшением их притока в корни [36, 646]. Недавними исследованиями Патрик с соавт. [710] показано, что гормоны (гиббереллин и кинетин) действительно являются основными агентами, фор-

мирующими аттрагирующие свойства апикальной меристемы.

Реакция корней, как и любых других органов растений, на экзогенный гиббереллин в значительной степени зависит от физиологического состояния растений, времени и других условий обработки. Известно много примеров такого рода [435, 813, 862]. Так, опытами с черенками *Pinus radiata* показано, что в преинициальной фазе ГК ингибирует образование корней, сильно стимулирует этот процесс, если применяется во время первой видимой стадии корневой инициации, и, наоборот, подавляет при обработке после образования клеток меристематического типа [862]. Особенно сильно ингибирующее действие гиббереллина на образование придаточных корней проявляется в тех случаях, когда обработка совпадает с периодом наибольшей чувствительности объекта к ауксином [435].

Чувствительность корней к экзогенному гиббереллину не вызывает сомнений, однако в связи с противоречивостью экспериментальных данных характер влияния гиббереллина на корневую систему пока остается дискуссионным. Исследования в рассматриваемой области осложняются некоторыми специфическими особенностями корней. Это прежде всего высокая чувствительность к химическому составу среды, как качественному, так и количественному, следствием которой может быть различная реакция на воздействие гиббереллином в зависимости от дозировки последнего (именно этим можно объяснить случаи, когда в низких концентрациях ГК стимулировала, а в высоких — угнетала рост корней) [620]. В отличие от надземных органов корень приспособлен к существованию в темноте, что при изучении действия гиббереллина на этот орган не всегда учитывается. Как известно, физиологическая активность гиббереллина зависит от условий освещения, в частности, растяжение клеток стебля под влиянием гиббереллина обычно значительно сильнее выражено на свету, чем в темноте. При действии ГК на изолированные корни в темноте отмечалось даже торможение роста [165].

Экзогенный гиббереллин часто вызывает удлинение цветоножек, увеличение размеров цветков и соцветий [22, 27, 170, 435]. Изменение величины и формы цветков в очень большой степени зависит от сроков воздействия гиббереллином. Так, в результате обработки в период формирования цветочных зачатков задерживается цветение и изменяется строение цветков. У львиного зева, например, вме-

сто нормальных двугубых появлялись фасцированные, полумахровые и трубчатые цветки. Обработка в период бутонизации, когда цветочные зачатки уже сформированы, наоборот, способствует образованию более крупных соцветий и цветков. При этом отчетливо обнаруживается локальный характер действия гиббереллина: увеличиваются в размерах лишь те цветки или части соцветий, на которые он был нанесен [22]. У многих семенных сортов винограда благодаря разрастанию цветоножек формируются более крупные рыхлые грозди [107, 124].

Одно из характерных проявлений действия экзогенного гиббереллина на плоды — неравномерное разрастание их тканей. Локальное нанесение А<sub>1</sub> на поверхность плодов яблони (сорт Уэлси) и японской груши (*Pyrus serotina*) приводило к формированию асимметричных плодов [307]. У винограда, цитрусовых и некоторых сортов яблони под влиянием гиббереллина нередко образуются продолговатые плоды правильной формы, а у томата и груши, напротив, плоды часто приобретают уродливую форму с характерными выростами [124].

На величину плодов экзогенный гиббереллин не оказывает однозначного влияния; эффект зависит как от особенностей растений, так и от условий обработки, но во многих случаях действие гиббереллина как стимулятора роста проявляется достаточно отчетливо. Значительным увеличением размеров ягод реагируют на обработку гиббереллином многие сорта винограда, в первую очередь бессемянные; увеличивался размер плодов также у черешни, черной смородины, клюквы, земляники. В то же время у томатов вес отдельного плода обычно уменьшается [124].

### ЭНДОГЕННЫЕ ГИББЕРЕЛЛИНЫ И РОСТ РАСТЕНИЙ

Косвенным свидетельством участия эндогенных гиббереллинов в ростовых процессах служит часто наблюдаемая положительная связь между интенсивностью роста растений (или отдельных органов) и содержанием в них гиббереллинов. Соответствующих данных очень много [94, 106, 117, 164, 196, 378, 435], и в качестве иллюстрации можно ограничиться лишь несколькими примерами.

Неоднократно отмечалось, что высоким содержанием эндогенных гиббереллинов обычно отличаются быстрорастущие растения, в частности многие вьющиеся — *Pueraria thunbergiana*, *Pharbitis nil*, *Cuscuta japonica* [295].



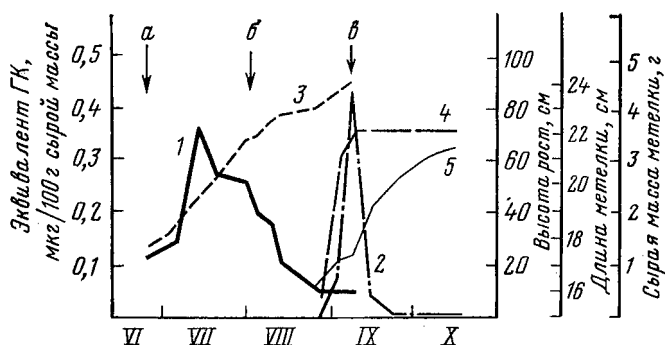


Рис. 14. Изменения содержания экстрагируемых гиббереллинов, высоты растений, длины и сырой массы метелок *Oryzae sativa* от посева до спелости [706]

а — посадка рассады; б — максимум кушения; в — выметывание

1 — гиббереллины побегов; 2 — гиббереллины метелок; 3 — высота растений; 4 — длина метелки; 5 — сырая масса метелки

Отмечена тесная корреляция между интенсивностью ростовых процессов и активностью гиббереллинов, извлекаемых из побегов и метелок риса на разных фазах развития растения [706] (рис. 14).

Закономерны и характерны сезонные изменения содержания эндогенных гиббереллинов в почках и побегах древесных пород. Так, в спящих почках сосны (*Pinus silvestris*) и лиственницы (*Larix decidua*) ГПВ не обнаруживаются; они появляются в набухающих почках. Затем содержание ГПВ постепенно увеличивается, достигая максимума в период наиболее интенсивного роста побегов, а по мере ослабления меристематической активности постепенно снижается. В тканях лиственницы, раньше вступающей в период интенсивного роста и растущей быстрее, абсолютное содержание ГПВ выше, а гиббереллиновая активность достигает максимума раньше, чем в тканях сосны [124].

Необходимо, однако, отметить, что известно много случаев отсутствия положительной корреляции между активностью экстрагируемых гиббереллинов и интенсивностью ростовых процессов [435].

За последнее десятилетие получены экспериментальные данные, позволяющие предполагать участие эндогенных гиббереллинов в тропизмах растений [76, 531, 549, 722, 762, 887] и в апикальном доминировании [667, 724].

Установлено, что в горизонтально расположенных органах растений эндогенные гиббереллины распределены неравномерно. Так, в побегах сосны [122], горизонтальной части ветвей плакучей шелковицы [757], горизонтально ориентированных колеоптилях *Zea mays* [748] гиббереллинами богаче нижняя сторона. В корнях гиббереллины также распределены асимметрично, но данные об их локализации противоречивы: в одних случаях больше гиббереллинов было обнаружено в верхней части горизонтально ориентированных корней [386, 882], в других — в нижней [76, 485]. Неравномерно распределены в горизонтально ориентированных органах и природные ингибиторы [76, 122, 386].

В опытах с проростками карликового гороха 'Метеор' показано, что эндогенные гиббереллины не обуславливают различную скорость роста затемненной и освещенной половин стебля, но тем не менее все же необходимы для осуществления фототропической реакции на одностороннее освещение синим светом [76].

Согласно современным представлениям, гео- и фототропические реакции растений определяются балансом фитогормонов и ингибиторов, решающую роль в котором играют не только ауксины, но и гиббереллины. Приведенные и другие аналогичные данные можно рассматривать как косвенное подтверждение такой точки зрения.

Считается, что в явлении апикального доминирования основным компонентом фактора, подавляющего развитие боковых почек, являются ауксины. Ряд экспериментов с экзогенными гиббереллинами показывает, однако, что в коррелятивном торможении почек участвуют и гиббереллины, причем их действие в значительной степени определяется условиями обработки и состоянием растений [724]. Так, обработка гиббереллином декапитированных побегов обычно способствует пробуждению латеральных почек, тогда как интактные растения, наоборот, часто реагируют на такое же воздействие усилением апикального доминирования. Показано также, что гиббереллины наряду с этиленом и ауксином участвуют в апикальном контроле угла наклона ветвей у хвойных [284].

Участие гиббереллина в явлениях апикального доминирования обычно объясняют его влиянием на уровень эндогенных ауксинов; эффект от взаимодействия гиббереллина и ауксина может, по-видимому, быть различным в зависимости от физиологического состояния почек во время обработки [724].

## ГИББЕРЕЛЛИН И КАРЛИКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

В середине 50-х годов было обнаружено, что экзогенный гиббереллин особенно сильно стимулирует рост карликовых форм гороха и кукурузы, достигающих после обработки размеров нормальных растений [297, 726]. Позднее неоднократно сообщалось о сильной ростовой реакции на экзогенный гиббереллин и других карликовых растений — фасоли, риса, голубой ипомеи, шалфея, ели, красного клевера, бобов, персика и других [124, 435]. Было установлено, что рост обработанных гиббереллином карликовых растений (гороха, фасоли, риса) усиливается благодаря увеличению количества клеток (т. е. стимуляции деятельности меристемы) и более сильному их растяжению [37, 646, 780], хотя иногда эффект основывается только на стимуляции растяжения (например, при обработке ГК этиолированных проростков карликового гороха) [37].

Карликовые растения обычно обладают очень высокой чувствительностью к экзогенному гиббереллину. Так, достоверное усиление роста карликовых мутантов кукурузы достигается в результате однократного нанесения на растение 0,003 мкг ГК [728], карликового гороха 'Пионер' — 0,0001 мкг [3].

Именно благодаря высокой чувствительности к экзогенному гиббереллину и резко выраженной ростовой реакции на обработку карликовые растения оказались наиболее распространенными тест-объектами в биологических пробах на гиббереллин; обычно с этой целью используют карликовые горох, рис, мутанты кукурузы (см. гл. 1).

Карликовость растений может быть обусловлена различными причинами. Генетическая карликовость (например, моногенных мутантов кукурузы, моногенных и дигенных мутантов гороха) обычно легко преодолевается экзогенным гиббереллином [211, 435, 726]. Однако некоторые генетические карлики слабо чувствительны или совершенно нечувствительны к действию экзогенного гиббереллина; к растениям с таким типом реакции принадлежат, в частности, карликовые формы пшеницы.

Сеянцы некоторых растений, выращенные из зародышей недозрелых или нестратифицированных семян, дают карликовые растения (так называемая «физиологическая карликовость»), причиной карликовости могут быть и вирусные заболевания («патологическая карликовость»). Гиббереллин часто помогает преодолеть такие формы карликовости [124].

Резко выраженная реакция многих карликовых форм на экзогенный гиббереллин позволяла предполагать, что у них не хватает собственных гиббереллинов. Это оказалось справедливым в отношении некоторых карликовых мутантов кукурузы, томатов *L. esculentum*, красных бобов (мутант *Ph. vulgaris*), ипомеи *Pharbitis* и ряда других растений, которые действительно характеризуются низкой активностью природных гиббереллинов [124, 211].

В других случаях сравнение содержания природных гиббереллинов у карликовых и нормальных форм не дало таких четких результатов. У некоторых карликов, например у фасоли [398, 440], картофеля и других [211, 435], также оказавшихся беднее гиббереллинами, чем высокорослые формы, прямой связи между высотой растений и содержанием в них гиббереллинов не было [211]. Более того, некоторые чувствительные к гиббереллину карликовые растения (горох сорта Метеор, 8 из 9 карликовых мутантов риса и карликовые мутанты кукурузы  $d_1$  и  $d_2$ ) по содержанию эндогенных гиббереллинов не отличались от нормальных, а карликовые пшеницы 'Норин 10' и 'Pitic 62', не реагирующие на обработку гиббереллином, оказались богаче природными гиббереллинами, чем чувствительные к гиббереллину высокорослые формы.

Известны также карликовые пшеницы ('Dwarf S95/A5' и 'Olsen Dwarf' из Родезии), содержащие мало эндогенных гиббереллинов и не реагирующие, несмотря на это, на обработку экзогенным гиббереллином [169].

Таким образом, далеко не всегда карликовость является следствием недостатка природных гиббереллинов и преодолевается действием экзогенного гиббереллина.

Многочисленные эксперименты, проведенные с целью изучения и объяснения действия гиббереллина на карликовые растения, показали, что карликовость может быть связана с высоким уровнем ингибиторов, блокирующих активность эндогенных гиббереллинов, и с различиями в скоростях синтеза и инактивации активных гиббереллинов [435, 646]. Нормальные растения в процессе роста могут расходовать больше гиббереллинов, в результате чего равновесное содержание гормонов снижается и приближается к содержанию его в карликовых формах [295].

Большое внимание привлекает проблема взаимодействия генетической и гормональной регуляции роста у высокорослых и карликовых форм [75, 413, 419]. В последние годы серия экспериментов в этом направлении проведена в Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева

АН СССР под руководством академика М. Х. Чайлахяна [74, 211]; объектом исследования служили высокорослые и карликовые формы гороха и пшеницы. В отличие от более ранних работ изучали роль не только фитогормонов, но и ингибиторов, т. е. гормонально-ингибиторный баланс растений.

Мутантные формы гороха (карликовые и полукарликовые) содержали меньше гиббереллинов и ауксинов, чем исходный высокорослый сорт Торсдаг, однако прямой связи между высотой стебля и уровнем фитогормонов не было обнаружено. В то же время имели место четкая отрицательная корреляция между высотой стебля и содержанием природного ингибитора — кверцетин-гликозил-кумарата и, с другой стороны, не менее четкая положительная связь между высотой растений и количеством гиббереллинов в связанной форме. Авторами сделан вывод, что гормональная регуляция роста у высокорослых форм и карликовых мутантов гороха осуществляется через гормонально-ингибиторный баланс, в котором существенную роль играют связанные формы гиббереллинов и ингибиторы роста.

Реакция пшениц на воздействие гиббереллином оказалась зависящей от числа генов карликовости: пшеница с двумя рецессивными генами карликовости ('мексиканская Сонора-64') отзывалась слабо, с тремя доминантными ('мексиканская 50') — не реагировала вообще, тогда как высокорослая пшеница сорта Московка, не имеющая генов карликовости, была высоко чувствительной и обработка гиббереллином приводила к быстрому полеганию вытянувшихся стеблей [211].

Сопоставление данных, полученных в опытах с различными сортами гороха и пшеницы, позволило сделать вывод, что у исследованных карликовых пшениц гены карликовости обладают значительно более сильным задерживающим рост действием, чем у карликовых форм гороха и некоторых других растений. Это задерживающее действие, вероятно, связано с выработкой больших количеств ингибиторов роста, подавляющих действие как природных, так и экзогенных гиббереллинов [211].

Несмотря на большой интерес к проблеме и значительные достижения в этой области, в действии гиббереллина на карликовые растения еще многое не ясно. Совсем недавно Гудвин [435], анализируя соответствующий экспериментальный материал, отмечал, что объяснение стимуляции роста карликовых растений гиббереллином остается одной из наиболее трудных и интереснейших задач. Ска-

занное в полной мере относится и к карликовому гороху, хотя он и является наиболее изученным в этом отношении объектом; в опытах с горохом получено много противоречивых и трудно объяснимых фактов.

## ВЛИЯНИЕ ГИББЕРЕЛЛИНА НА ЦВЕТЕНИЕ

### ЭКЗОГЕННЫЙ ГИББЕРЕЛЛИН И ЦВЕТЕНИЕ

С помощью гиббереллинов удается осуществлять химическую регуляцию цветения; это первая группа фитогормонов, важная роль которых в переходе растений к цветению твердо установлена.

Влияние экзогенного гиббереллина на цветение растений, обнаруженное Лангом в середине 50-х годов, привлекло не меньше внимания, чем его действие как стимулятора роста. Известно, что, помимо гиббереллинов, некоторые физиологически активные вещества также заметно влияют на цветение растений [210, 211, 920]. Так,  $\alpha$ -нафтилуксусная кислота ускоряет цветение и плодоношение ананасов и побегов лимонного дерева, АБК ускоряет цветение ипомеи и черной смородины *Ribes nigrum*, а этилен — свинчатки *Plumbago indicum*. Перечисленные и некоторые другие соединения действуют лишь на отдельные виды растений и обычно ускоряют, но не индуцируют цветение. В отличие от этих веществ гиббереллины действуют на цветение многих видов, обнаруживая свойства не только стимуляторов, но и индукторов цветения. Они способны вызывать цветение в условиях неиндуктивных фотопериода и температуры, значительно ускорять цветение двухлетников, заметно сокращать продолжительность ювенильного периода у ряда хвойных древесных растений.

Температура и продолжительность светового дня (фотопериод) — основные факторы внешней среды, регулирующие переход растений к генеративному развитию. Помимо фотопериодически нейтральных, широко распространены длиннодневные и короткодневные виды; известны также менее обширные группы, включающие длинно-короткодневные растения, которые зацветают только после пребывания сначала на длинном, потом на коротком дне, и коротко-длиннодневные, зацветающие после смены короткого дня на длинный. Среди растений умеренных широт много видов, нуждающихся для перехода к цветению в действии пониженной температуры (яровизация). Эти растения являются одновременно и длиннодневными, причем

способность воспринимать фотопериодическое воздействие возникает у них после окончания процессов, связанных с яровизацией.

Влияние гиббереллина на цветение растений наиболее отчетливо обнаруживается при неиндуктивных условиях внешней среды и исследуется обычно в связи с явлениями фотопериодизма и яровизации.

В 1956 г. Ланг [595] впервые обнаружил, что обработка гиббереллином вызывает цветение длиннодневного растения *Samolus parviflorus* в условиях короткого дня. Позднее оказалось, что такая же реакция свойственна и другим облигатно длиннодневным видам (*Rudbeckia* spp, *Nicotiana silvestris*, *Spinaceae oleracea*, *Raphanus*). Большинство растений этой группы на коротком дне находятся в состоянии розетки, но под влиянием гиббереллина образуют стебель и зацветают. Длиннодневные растения с количественной реакцией на фотопериодическое воздействие способны цвести и на коротком дне, но в условиях длинного дня зацветают значительно быстрее. Под влиянием гиббереллина цветение таких растений на коротком дне ускоряется.

Вместе с тем многие длиннодневные виды не реагируют подобным образом на воздействие экзогенным гиббереллином при неиндуктивном фотопериоде. Так, у растений с облиственным стеблем, например *Urtica* spp, *Cirsaea luteiana*, *Calamintha grandiflora*, некоторые сорта гороха, экзогенный гиббереллин, как правило, не индуцирует и не ускоряет цветение; нечувствительны к гиббереллину и некоторые розеточные длиннодневные растения (*Tagetes*, *Plantago*). Известны и такие длиннодневные растения, которые под влиянием гиббереллина (ГК) образуют стебель, но не цветут (*Lactuca scariola*, *Blitum virgatum*, *Centaurea calcitrapa* и др.). У фуксии *Fuchsia hybrida* очень низкие дозы экзогенной ГК (0,085 мкг/раст.) полностью подавляют цветение, у ястребинки *Hieracium floribundum* ГК (100 мг/л) подавляли и рост стебля и образование цветков, а у *Petasites hybridis* ускоряла формирование уже заложившихся соцветий, но не индуцировала цветение вегетативных верхушек [124, 435, 719, 920].

Таким образом, данные о влиянии гиббереллина на цветение растений длинного дня не однозначны. Наряду с «типичной» реакцией — индукцией цветения в условиях короткого дня, когда гиббереллин как бы имитирует влияние длинного дня, нередки и другие эффекты, вплоть до подавления цветения [920].

Экзогенный гиббереллин обычно не индуцирует цветение облигатно короткодневных видов, однако известны исключения и из этого правила. Так, обработка гиббереллином вызывает заложение цветочных почек в условиях длинного дня у *Impatiens balsamina* и *Zinnia elegans* [586, 587, 786, 787, 920]; гиббереллины  $A_3$  и  $A_5$ , особенно в сочетании с N<sup>6</sup>-бензиладенином, ускоряли на длинном дне цветение и другого облигатно короткодневного вида — *Chrysanthemum morifolium* [720]. В условиях длинного дня гиббереллин может ускорять репродуктивное развитие некоторых короткодневных видов с количественной реакцией на фотопериодическое воздействие, но известны также виды этой группы, цветение которых экзогенный гиббереллин угнетает [869].

Судя по имеющимся данным, однозначно реагируют на обработку гиббереллином длинно-короткодневные виды. У растений этой группы, к которой принадлежат виды *Erythrum*, экзогенный гиббереллин полностью заменяет действие длинного дня, но не снимает потребности в коротком [919, 920].

Коротко-длиннодневные растения в условиях короткого дня находятся в розеточной или кустовой форме и зацветают только при последовательной смене короткого дня на длинный. Влияние гиббереллина на растения этой фотопериодической группы неоднозначно. *Scabiosa succisa* реагирует на обработку образованием цветков в условиях длинного дня (гиббереллин, следовательно, как бы заменяет этому растению действие короткого дня). При действии на *Campanula medium* ГК также более эффективна в условиях длинного дня, но вызывает только рост стебля, не индуцируя цветение. *Coreopsis grandiflora*, наоборот, реагирует на гиббереллин как розеточное длиннодневное растение — образует стебель и зацветает на коротком дне; на длинном дне гиббереллин не эффективен [209, 920].

На развитие растений нейтральных видов, индифферентных к фотопериодическому воздействию, гиббереллин может не оказывать влияния, ускорять или тормозить цветение [124].

Многочисленные попытки заменить влияние низких температур на развитие растений обработкой их различными веществами долгое время не давали желаемых результатов, приводя лишь к некоторому сокращению длительности яровизации. Эффективным в этом отношении оказался лишь гиббереллин, полностью заменяющий потребность некоторых растений в яровизации. Впервые этот эффект экзоген-



ного гиббереллина был обнаружен Лангом [596] в опытах с неярковизированным двухлетником беленой черной (*Hyoscyamus niger*) в условиях длинного дня. Позднее оказалось, что экзогенный гиббереллин влияет на развитие и многих других растений, нуждающихся в яровизации. С помощью ГК образование стеблей и формирование цветков в первый год жизни (без яровизации) было получено у двухлетников (белены, моркови, петрушки, репы, капусты и др.) и у неярковизированных озимых форм — *Arabidopsis thaliana*, *Brassica napus*, *Lactuca* и многих других. Как правило, гиббереллин был активен только в условиях длинного дня; на коротком дне эффект от обработки выражался лишь в образовании побегов, но не генеративных органов. Было, однако, обнаружено много требующих яровизации растений (*Geum urbanum*, *Saxifraga rotundifolia*, *Althaea rosea*), у которых гиббереллин не индуцировал цветение. Развитие некоторых растений этой группы все же ускорялось, если обработка гиббереллином производилась при температуре, близкой к температуре яровизации. У озимых злаков — ржи, пшеницы, ячменя — экзогенный гиббереллин при неиндуктивных температурных условиях вызывал образование и рост стеблей и незначительное ускорение роста зачаточных колосьев, но не обеспечивал колошения и цветения [208, 209, 598, 920].

У растений, развитие которых контролируется и температурой и фотопериодом, экзогенный гиббереллин может заменить потребность как в длинном дне, так и в определенной температуре, но редко — в обоих этих воздействиях [315, 333]. Результаты ряда исследований показывают, что действие упомянутых факторов и гиббереллина на растения не идентично, хотя конечный эффект одинаков — переход к цветению. Для перехода к репродуктивной фазе *Lolium temulentum*, например, достаточно одного длиннодневного фотопериодического цикла или инъекции 3 мкг ГК; однако в первом случае колоски закладываются в терминальной части колоса, а во втором — в базальной [388]. У длиннодневных розеточных растений в условиях длинного дня образование стебля и закладка цветков происходят почти одновременно, если же цветение этих растений индуцировано гиббереллином, рост стебля предшествует возникновению цветочных зачатков. Известны и другие примеры подобного рода [598, 920].

Анализируя обширный экспериментальный материал по рассматриваемому вопросу, необходимо отметить не вызывающую сомнений многократно продемонстрированную спо-

способность экзогенного гиббереллина индуцировать цветение и, с другой стороны, разнообразие и противоречивость вызываемых им эффектов, вплоть до подавления цветения.

Отсутствие эффекта или слабый эффект могут быть связаны со специфичностью действия разных гиббереллинов [920]. Так, из девяти гиббереллинов ( $A_1$ — $A_9$ ) только гиббереллин  $A_7$  (но не  $A_3$ !) легко вызывал цветение смолевки *Silene armeria* в условиях короткого дня, а обычно применяемый гиббереллин  $A_3$  был эффективен лишь после длительного применения в больших дозах [654]. В индукции цветения *Bryophyllum crenatum* наиболее активными оказались  $A_3$ ,  $A_4$  и  $A_7$ , а  $A_{20}$ , природный гиббереллин *B. daigremontianum*, был в 20 раз менее активен, чем ГК, по действию на рост стебля и цветение этого вида [430].

Сравнительно недавно обнаружен такой неожиданный эффект гиббереллина, как его способность частично заменять действие повышенной температуры. Именно такое влияние он оказывает на факультативно длиннодневное растение *Scrophularia marilandica*. Это травянистой многолетник, ранней весной находящийся в состоянии розетки; поздней весной у *S. marilandica* начинается рост стебля, продолжающийся несколько недель, затем наступают цветение и плодоношение, длящиеся все лето. Рост стебля регулируется прежде всего температурой (он возможен и на коротком дне, но при температуре выше 20°), а цветение — фотопериодом. ГК заменяет у этого растения потребность в повышенной температуре, вызывая рост стебля на коротком дне при относительно низкой температуре (15°), однако действие ГК и повышенной температуры не однозначно: высокая температура в сочетании с коротким днем индуцирует и рост стебля и цветение, а ГК и короткий день — только рост стебля [333].

По-видимому, при действии на некоторые растения повышенная температура выполняет такие же функции, что и пониженная при яровизации — контролирует синтез эндогенных гиббереллинов, этим может объясняться возможность замены гиббереллином действия повышенной температуры.

Причиной многих случаев «нетипичной» реакции на экзогенный гиббереллин может быть то, что этот гормон является фактором не цвето-, а стеблеобразования. Такого мнения придерживаются многие исследователи [210, 211, 455, 920]. Эффект экзогенного гиббереллина в значительной степени зависит и от баланса регуляторов роста, включая природные гиббереллины.

Многие голосеянные и некоторые покрытосеянные растения даже при индуктивных условиях внешней среды длительное время остаются в вегетативном состоянии, не переходя к образованию репродуктивных органов. Этот период вегетативного роста называется ювенильным. У видов *Bryophyllum*, например, способны зацветать только взрослые — старше года — растения, имеющие 10—12 пар крупных листьев. Обработка гиббереллином может сократить продолжительность ювенильного периода и вызвать переход в генеративную фазу молодых растений. Такое действие ГК оказывает на бриофиллум, индуцируя цветение не только молодых растений, но даже побегов из эпифитных почек, еще не отделившихся от укорененных листьев [211, 225, 918].

Значительное сокращение ювенильного периода экзогенные гиббереллины вызывают у голосеянных, обнаруживая при этом довольно отчетливо выраженную специфичность действия.  $A_3$  способствует более быстрому переходу к репродуктивной фазе растений из семейств *Cupressaceae* и *Taxodiaceae*, но оказывает лишь очень слабое влияние на *Pinaceae*; последние — *Pseudotsuga menziesii*, *Pinus taeda*, *P. sitchensis* — чувствительнее к менее полярным гиббереллинам  $A_4$ ,  $A_5$ ,  $A_7$  и  $A_9$  [721, 723, 772, 773, 854, 919].

У некоторых покрытосеянных, включая древесные, гиббереллин способен вызывать противоположный эффект — не только отчетливо выраженную морфологическую реверсию, но и возвращение в ювенильное физиологическое состояние [583]. Примером такого действия ГК могут служить зрелые формы *Nedera helix*. Через 10 недель после обработки гиббереллином они приобретают характерный габитус ювенильных растений и утрачивают способность к цветению [657, 767, 769].

У большинства двудомных древесных растений экзогенный гиббереллин подавляет заложение цветочных почек [920].

### ЦВЕТЕНИЕ И ЭНДОГЕННЫЕ ГИББЕРЕЛЛИНЫ

Способность экзогенного гиббереллина индуцировать и стимулировать цветение и многочисленные успешные опыты по индукции цветения путем обработки растений экстрактами из растительных тканей, содержащими ГПВ, дают основание предполагать, что эндогенные гиббереллины могут играть важную роль в переходе растений в репродуктивную фазу. Однако доказательство действительного участия эндогенных гиббереллинов в этом процессе — до-

статочно трудная задача. Для этого, по мнению Зеварта [920], необходимо установить наличие гиббереллинов в исследуемых растениях, изменение уровня эндогенных гиббереллинов при переходе к цветению, подавление цветения в результате блокирования синтеза гиббереллинов ретардантами и, если это так, — способность экзогенного гиббереллина снимать действие ретардантов.

Широкое распространение гиббереллинов в растениях сомнений не вызывает, и первое из перечисленных доказательств можно считать полученным.

Относительно второго условия данные менее определены. Установлено, что некоторые растения (*Bryophyllum*, *Samolus*) зацветают только при высоком содержании эндогенных гиббереллинов и что у хвойных в ювенильный период, когда растения неспособны к образованию стробилов, уровень эндогенных гиббереллинов очень низок [919, 920]. Но в целом изучение содержания эндогенных гиббереллинов в связи с переходом растений к цветению не дало однозначных результатов.

Обычно исследования в этой области проводятся с растениями, нуждающимися в фото- или термоиндукции. Способность экзогенного гиббереллина вызывать цветение длиннодневных и нуждающихся в яровизации растений в неиндуктивных условиях позволяет предполагать, что длинный день и пониженная температура благоприятны для синтеза гиббереллинов в соответствующих растениях и обеспечивают достижение необходимого для цветения уровня этих гормонов. Оказалось, что освещение действительно способствует накоплению гиббереллинов в растениях, причем у растений разных фотопериодических групп образование гиббереллинов происходит значительно интенсивнее на длинном 16—18-часовом дне, чем на коротком 9—10-часовом [527, 750, 751]. С увеличением числа длиннодневных циклов, полученных растениями, содержание гиббереллинов в листьях повышается; это происходит в листьях не только длиннодневных, но и короткодневных растений, которые в условиях длинного дня не цветут [98].

Однако экспозиция на длинном дне не всегда влечет за собой повышение уровня эндогенных гиббереллинов [583, 869, 919]. Возможно, что в таких случаях усиливается не только синтез, но и потребление гиббереллинов, поэтому содержание их в растении, как результирующая этих двух противоположно направленных процессов, не обязательно растет [165].

Как известно, по влиянию на генеративное развитие прерывание темноты в короткодневном цикле белым или красным светом приближается к действию длинного дня. В этих условиях уровень эндогенных гиббереллинов повышается как в длиннодневных, так и в короткодневных растениях. Первые при этом образуют стебель и цветут, а вторые не цветут, несмотря на сравнительно высокое содержание гиббереллинов; они зацветают на нормальном для них коротком дне при более низком содержании эндогенных гиббереллинов [98, 598, 750, 919, 920].

Существенно изменяется содержание эндогенных гиббереллинов и при яровизации [80, 385, 490, 920]. Как правило, озимые неярвизированные злаки характеризуются более низким уровнем эндогенных гиббереллинов в листьях, чем яровые; у прошедших яровизацию озимых содержание гиббереллинов приближается к уровню, свойственному яровым формам. Существует определенная связь между прохождением яровизации, фотопериодическим воздействием и изменением уровня эндогенных гиббереллинов: образование активных ГПВ происходит на длинном дне в листьях яровых и ярвизированных озимых форм; в листьях озимых неярвизированных растений на длинном дне, а также на коротком дне (независимо от прохождения яровизации) активные гиббереллины не обнаруживаются [98]. Согласно представлениям М. Х. Чайлахяна [208, 209], во время яровизации образуются специфические метаболиты — предшественники гиббереллинов, из которых последние образуются на длинном дне.

Более определенные результаты дали опыты с ретардантами, показавшие важную роль гиббереллинов в переходе растений к цветению [583, 653, 830, 834]. У *Samolus parviflorus* ретарданты АМО-1618 и ССС угнетают цветение, но их действие может быть снято экзогенной ГК или дополнительной экспозицией растений на длинном дне. Отчетливо показано участие эндогенных гиббереллинов в индукции цветения *Bryophyllum*. На длинном дне уровень эндогенных гиббереллинов в молодых побегах и зрелых листьях этого длинно-короткодневного растения в 10 раз выше, чем на коротком. В индуктивных фотопериодических условиях — при перемещении растений с длинного дня на короткий — содержание эндогенных гиббереллинов возрастает еще больше. Обработка ССС в условиях длинного дня полностью подавляет цветение, а экзогенная ГК снимает это ингибирующее влияние ретарданта [920].

Таким образом, получено немало данных, позволяющих говорить об участии гиббереллинов в переходе к цветению определенных групп растений. В целом результаты и этого направления исследований не свободны от противоречий: иногда ретарданты не угнетали цветение растений в индуктивных условиях, а в отдельных случаях действовали даже как синергисты гиббереллинов [455, 583, 920].

В конце 30-х годов М. Х. Чайлахяном [204] была предложена гормональная теория развития растений, центральное место в которой заняло представление о гормональном комплексе цветения — флоригене. Уязвимым местом теории была гипотетичность флоригена, но с открытием гиббереллинов ее позиции значительно укрепились. За 40 лет своего существования гормональная теория развития растений претерпела значительную эволюцию. Согласно этой теории в современном ее виде, переход однолетних растений в генеративную фазу регулируется бикомпонентным комплементарным комплексом гормонов цветения (флоригеном), состоящим из двух групп гормонов — гиббереллинов и антезинов. Первые обуславливают образование и рост цветочных стеблей, вторые индуцируют образование цветков. Недавно получены первые экспериментальные доказательства в пользу наличия в растениях антезинов [211, 213, 319].

Представление о гиббереллинах как о веществах, влияющих на образование и рост стебля и не имеющих прямого отношения к цветению, базируется на целом ряде экспериментальных данных. Сюда относятся многие случаи влияния гиббереллина на образование стебля без индукции цветения [315, 598, 920], а также подавления ретардантами роста стебля при нормальном цветообразовании [919]. Весьма показательны эксперименты с мутантными формами смолевки *Silene armeria* [919]. У этого растения рост стебля и образование цветков детерминируют различные гены. В норме эти гены сцеплены, но экспериментально (у мутантов) упомянутые гены (и процессы) могут быть разъединены, что дает возможность получать формы, различно реагирующие на гиббереллин, в частности только усиленным ростом стебля.

Джонс и Зеварт [526] исследовали участие гиббереллинов в фотопериодическом контроле удлинения стебля у длиннодневного растения *Agrostemma hithago*. Авторы пришли к выводу, что регуляция роста стебля основана не только на качественных и количественных изменениях в со-

держании эндогенных гиббереллинов, но и на фотопериодической индукции изменений чувствительности к гиббереллинам и скорости превращения эндогенных гиббереллинов.

Вместе с тем ряд фактов не соответствует представлению о гиббереллинах как о факторе не цвето-, а стеблеобразования. Имеются, например, сообщения о том, что экзогенный гиббереллин может нарушать нормальную последовательность гистологических, биохимических и морфологических изменений в верхушках побегов, переходящих к цветению [594]. В экспериментах с короткодневным растением *Cosmos bipinnatus* было обнаружено сразу два «нетипичных» эффекта экзогенной ГК: способность ускорять заложение цветочных зачатков и вызывать их заложение в неиндуктивных для этого растения условиях длинного дня [658]. В упомянутой работе осуществлялся анатомический контроль за состоянием апекса в экспериментах с экзогенным гиббереллином. Было обнаружено, что ГК индуцировала образование зачатков цветков, однако дальнейшее их развитие скоро прекращалось. В результате создавалось впечатление об отсутствии влияния ГК на цветение *C. bipinnatus*. По мнению авторов, отсутствие анатомического контроля может легко привести к ошибочному заключению о нечувствительности растений к экзогенному гиббереллину.

По мнению Ланга [600], гормональный комплекс цветения состоит из флоригена (стимулятора цветения) и антифлоригена (ингибитора цветения). Это представление базируется на остроумных опытах, где цветение растений нейтральных видов подавлялось, когда на них прививали длиннодневные растения, предварительно выращенные на коротком дне. Из этих экспериментов, действительно, следует вывод, что в неиндуктивных условиях в листьях растений синтезируется ингибитор цветения. Переход растений к цветению определяется соотношением стимулятор (индуктор) — ингибитор.

Уязвимое место изложенных концепций — гипотетичность флоригена, антифлоригена, антезина. По нашему мнению, в рамках этой схемы можно ограничиться комбинацией гиббереллины — антигиббереллины (ретарданты). Длиннодневные растения, остающиеся на коротком дне в фазе розетки, имеют разительное сходство с растениями, обработанными ретардантами: редуцированные междоузлия, угнетение роста стебля-стрелки. По-видимому, этот эффект вызван веществом (веществами), которые в упо-

мянутых опытах Ланга препятствовали цветению растений нейтральных видов. Достоинство этого представления в том, что оба компонента гормонального комплекса — гиббереллины и антигиббереллины (ретарданты), хорошо известны. Правда, последние известны как продукты искусственного синтеза, однако, уже имеется сообщение о выделении из цветковых растений антигиббереллина [670]. Так что весьма желателен целенаправленный поиск эндогенных антигиббереллинов.

В целом гормональная теория цветения в настоящее время справедливо разделяется большинством физиологов растений. Однако конкретные представления о гормональном комплексе цветения весьма различны. Кроме того, химические факторы цветения растений гораздо более многообразны, чем следует из изложенных выше представлений [210, 211, 920].

## **ГИББЕРЕЛЛИНЫ И ПЛОДОНОШЕНИЕ**

### **ПРОРАСТАНИЕ ПЫЛЬЦЫ, РОСТ ПЫЛЬЦЕВЫХ ТРУБОК, РАННИЙ ЭМБРИОГЕНЕЗ**

Установлено, что *in vitro* ГК способствует прорастанию пыльцевых зерен и росту пыльцевых трубок. Оптимальные концентрации для пыльцы разных растений неодинаковы, супероптимальные — токсичны [124].

Влияние гиббереллина на пыльцу *in vivo* зависит от многих факторов, из которых решающее значение имеют степень зрелости пыльцы и дозировка гиббереллина. Для незрелой пыльцы винограда ГК токсична. Стерильная пыльца, полученная в результате обработки гиббереллином соцветий за несколько дней до цветения, отличается от фертильной более низкой интенсивностью дыхания, что связано, в частности, с ослаблением активности пероксидазы и сукцинатдегидрогеназы [831].

На зрелую пыльцу, напротив, ГК оказывает положительное влияние (ускорение прорастания, увеличение количества прорастающих пыльцевых зерен). Используя стимулирующее влияние гиббереллина на прорастание пыльцы, удалось скрестить грушу 'Тонковетка' с яблоней 'Бельфлор китайка' и смородину черную со смородиной золотистой. Был получен не только высокий процент полезной завязи, но и хорошо развитые семена с нормальной всхожестью, давшие гибридные сеянцы [227].



Гормональные вещества — важный фактор, регулирующий ранний эмбриогенез у покрытосемянных. При культивировании зародышей *in vitro* на каждой стадии эмбриогенеза отчетливо проявляется преимущественное значение того или иного гормона [436]. Так, у зародышей масличного мака потребность в гиббереллинах максимальна на стадии торпедо, когда этот гормон необходим для формирования оси гипокотилия; на более ранних стадиях развития гиббереллин не нужен, а позднее у зародышей появляется способность продуцировать гиббереллины [156].

У фасоли *Ph. coccineus* на стадии сердцевидного зародыша активность гиббереллинов суспензора в 30 раз превышает активность гиббереллинов зародыша. Основной свободный гиббереллин суспензора —  $A_1$ . Через 5—6 дней, когда суспензор начинает разрушаться, уровень гиббереллинов в нем резко падает, а в зародыше возрастает в 10 раз. Предполагается, что из суспензора  $A_1$  поступает в зародыш; этот гиббереллин может быть источником образования  $A_8$  и глюкозида  $A_8$  [244, 245]. В экспериментах с клеточной культурой суспензора показано, что последний имеет ферментный комплекс для синтеза большинства гиббереллинов, присутствующих в незрелых семенах, и способен синтезировать эти гиббереллины.

### **ВЛИЯНИЕ НА РАЗВИТИЕ СЕМЯН И ИНДУКЦИЯ ПАРТЕНОКАРПИИ**

Один из наиболее характерных эффектов экзогенного гиббереллина — угнетение развития семян в плодах, завязавшихся в результате оплодотворения (уменьшение числа семян, снижение их массы). Это действие гиббереллина однозначно: случаев стимулирования развития семян гиббереллином неизвестно.

У винограда гиббереллин подавляет развитие как нормальных (семенные сорта) так и рудиментарных (бессемянные сорта) семян<sup>1</sup>. Эффект особенно отчетливо выражен при обработке растений во время цветения [182]. Некоторые семенные сорта, например 'Болгар' (Карабурну), настолько чувствительны к обработке во время цветения, что последняя применяется для получения бессемянного винограда в производственных условиях [123].

<sup>1</sup> К числу бессемянных относят сорта, совершенно лишенные семян, а также имеющие недоразвитые семена с мягкой оболочкой.

В меньшей степени этот эффект гиббереллина проявляется на томатах, цитрусовых, многих плодовых и косточковых.

Способность гиббереллина индуцировать образование партенокарпических плодов впервые была обнаружена в опытах с томатами [891]. Так же экзогенный гиббереллин действует на многие другие растения: виноград, семечковые и косточковые, цитрусовые, перец, манго и др. [2, 107, 123, 124, 436, 585, 872]. У одной и той же культуры к действию гиббереллина обычно наиболее чувствительны сорта, обладающие естественной склонностью к партенокарпии [107].

Образование партенокарпических ягод под влиянием гиббереллина особенно легко происходит у винограда, в частности у сортов с функционально женским типом цветка, имеющих стерильную пыльцу и нуждающихся в перекрестном опылении. На изолированных соцветиях этих сортов из-за невозможности опыления ягоды не завязываются, и обработка таких соцветий гиббереллином индуцирует партенокарпию. В производственных условиях при затрудненном перекрестном опылении у сортов этой группы под влиянием гиббереллина обычно значительно повышается урожай, в основном благодаря образованию большого количества партенокарпических ягод [123].

У некоторых сортов винограда обработка гиббереллином вызывает нарушения в развитии или нормальном функционировании репродуктивных органов; в таких случаях завязывание ягод вследствие оплодотворения становится невозможным, и на обработанных гиббереллином соцветиях образуются бессемянные партенокарпические ягоды [831, 857].

Под влиянием гиббереллина легко возникают партенокарпические плоды у томатов, причем разрастание завязей на обработанных кистях начинается еще за несколько дней до цветения [142].

Для образования и последующего роста партенокарпических плодов достаточно однократного воздействия гиббереллином (или некоторыми другими гормонами), причем рост индуцированных партенокарпических плодов основан только на увеличении размеров, но не количества клеток [436].

Как индукторы партенокарпии гиббереллины обладают специфичностью действия; например, при обработке яблоки наиболее активны  $A_4$  и  $A_7$ , томатов —  $A_4$  [124, 861].

## КОЛИЧЕСТВО, РАЗМЕР И СРОКИ СОЗРЕВАНИЯ ПЛОДОВ

Под влиянием экзогенного гиббереллина количество завязей изменяется. Эффект сильно зависит от сроков воздействия, дозировок гиббереллина, в очень большой степени — от видовых и сортовых особенностей растений и может быть как положительным, так и отрицательным.

Причины неоднозначности этого эффекта исследованы слабо. Положительное влияние может быть связано с индукцией партенокарпии и со стимуляцией прорастания пыльцевых зерен и роста пыльцевых трубок, отрицательное — обычно объясняют чрезмерным повышением содержания гиббереллинов в обработанных растениях.

У винограда обработка до цветения часто приводит к уменьшению числа ягод в грозди, тогда как реакция на обработку во время цветения, сильно зависящая от особенностей сорта, может быть и положительной. Так, у подавляющего большинства сортов бессемянного винограда количество ягод в грозди при такой обработке не изменяется, у некоторых ('Еревани желтый', 'Еревани розовый') увеличивается, а у сорта Бессемянный Томпсона, наоборот, уменьшается [70, 217]. Сорта с функционально женским типом цветка реагируют на обработку во время цветения улучшением завязывания плодов, по-видимому, благодаря индукции партенокарпии; у семенных сортов под влиянием гиббереллина завязывание ягод часто ухудшается [107, 123].

У томатов, черной смородины, голубики, черешни, апельсина обработка гиббереллином способствует увеличению количества плодов [123].

К сказанному ранее о влиянии гиббереллина на величину плодов следует добавить, что эффект тесно связан с наличием и количеством семян в плодах. В частности, семенные сорта винограда реагируют на гиббереллин значительно слабее бессемянных. В пределах этих групп сортов также существует определенная закономерность. У семенных сортов с многосемянными ягодами размер их под влиянием гиббереллина не изменяется, а у сортов с малосемянными ягодами — увеличивается. Среди бессемянных, в свою очередь, наибольшее увеличение размеров ягод гиббереллин вызывает у кишмишных сортов, совершенно не имеющих семян; сорта с рудиментарными семенами реагируют тем сильнее, чем слабее развиты в ягодах семена. Как стимулятор роста ягод винограда гиббереллин наиболее эффекти-

вен при обработке во время цветения или через несколько дней после него [107, 123, 124].

Влияние экзогенного гиббереллина на сроки созревания плодов неоднозначно. Созревание винограда обычно ускоряется. Особенно быстро созревают индуцированные гиббереллином партенокарпические ягоды [123, 124, 857].

Противоположное действие экзогенный гиббереллин оказывает на цитрусовые, бананы, абрикосы, яблоки, вызывая задержку созревания не снятых с дерева плодов и торможение развития процессов старения в зрелых плодах. Характерно более медленное появление свойственной зрелым плодам окраски. В кожице лимона и апельсина задерживаются распад хлорофилла и образование каротиноидов — два независимых процесса, связанных с трансформацией хлоропластов в хромопласты. У апельсинов, потерявших зеленую окраску, обработка гиббереллином может вызвать вторичное позеленение кожицы. Задержка созревания проявляется и в более медленном размягчении мякоти плодов; этот эффект особенно четко выражен при обработке плодов на деревьях [649, 872, 891].

### ВЫРАЖЕННОСТЬ ПОЛА

Способность экзогенного гиббереллина изменять выраженность пола у растений описана в многочисленных работах, и с течением времени интерес к проблеме не ослабевает [21, 45, 179, 214—224, 320, 321, 542, 583, 827].

Сильное маскулинизирующее влияние обнаруживается при обработке ГК конопли и шпината [202, 211, 223, 224, 320, 321, 781]. У однодомных сортов конопли ГК подавляет образование женских цветков и усиливает образование мужских, дающих нормальную пыльцу. При определенных условиях даже сильно феминизированные особи могут превращаться в чисто мужские. На женских растениях двудомной конопли гиббереллин индуцирует появление мужских цветков. Экзогенный гиббереллин наиболее эффективен, если обработке подвергаются проростки и сеянцы до начала дифференциации зачатков цветков в стеблевых апексах [321].

Маскулинизирующее влияние гиббереллин оказывает и на тыквенные. У огурца цветки закладываются как двуполые, но в дальнейшем развиваются либо тычиночные, либо пестичные. Под действием гиббереллина реализуется преимущественно мужская половая тенденция, причем дифференциация тычиночных цветков ускоряется. У однодомных

растений огурца и тыквы, обработанных гиббереллином. уменьшается относительное число женских цветков и появляются они на растениях позже. Особенно чувствительны к гиббереллину растения гомозиготных женских линий огурца, на которых под влиянием гиббереллина формируются мужские цветки [665, 410, 920].

По влиянию на выраженность пола у тыквенных ГК значительно уступает гиббереллинам  $A_4$ ,  $A_7$  и  $A_9$ ; так, смесь  $A_4$  и  $A_7$  (50 мг/л) эффективнее, чем ГК в концентрации 1000 мг/л [65, 729].

Имеются сообщения об усилении гиббереллином мужской тенденции у бегонии [273], кориандра [246, 247] и других растений [515, 920].

Известны, однако, отдельные случаи и противоположной реакции растений. Например, у клещевины экзогенная ГК в высоких концентрациях (1000 и 1500 мг/л) вызывала значительное снижение числа мужских цветков; иногда на растениях формировались исключительно пестичные цветки [806]. Описана индуцированная гиббереллином феминизация султана кукурузы. Под влиянием ГК появлялись женские колоски, состоявшие из женского и стерильного цветков; женский цветок имел такое же строение, как и цветок в початке [542]. Обработка ГК молодых растений перца (*Сарсисит апиум*), проведенная перед инициацией цветков, вызывала нарушения развития лепестков и тычинок и образование ненормальных цветков; феминизирующее действие гиббереллина проявлялось в превращении тычинок в пестики и образовании семянпочек [785].

У некоторых хвойных (*Супресса*сее, *Таходиа*сее) эффект зависит от концентрации гиббереллина: низкие дозировки способствуют маскулинизации, а высокие — феминизации [124].

## ЭНДОГЕННЫЕ ГИББЕРЕЛЛИНЫ И ПЛОДОНОШЕНИЕ

О возможном участии эндогенных гиббереллинов в процессах, связанных с плодоношением, свидетельствуют многочисленные данные. Установлена, например, прямая связь между интенсивностью роста мякоти плодов и содержанием ГПВ в абрикосах, грушах, огурцах, апельсинах [436, 583].

Еще в 1957 г. Уивер [878] предположил, что рост ягод винограда зависит от наличия природных гиббереллинов, источником которых являются развивающиеся семена. Позднее было показано, что у сорта Токай, имеющего се-

менную и бессемянную формы, репродуктивные органы последней действительно характеризуются более низкой активностью ГПВ [881]. Исследованиями Чайлахяна и Саркисовой [218] было показано также, что не только ягоды, но и другие органы — листья, гребни гроздей — бессемянного винограда значительно беднее гиббереллинами, чем соответствующие органы семенного. Опрыскивание раствором ГК приводит к значительному возрастанию содержания гиббереллинов во всех органах растений. У бессемянных сортов в результате обработки содержание гиббереллинов достигает уровня, обычного для необработанных гиббереллином растений семенных сортов, а у семенных может становиться чрезмерным, обуславливая отрицательное влияние экзогенного гиббереллина на сорта винограда этой группы. На основании приведенных данных сложилось представление, что различное действие ГК на семенные и бессемянные сорта винограда связано с содержанием природных гиббереллинов в этих растениях.

Более поздние определения показали, однако, что такая зависимость наблюдается не всегда. По данным Мананкова [107], сорта винограда даже одной и той же биологической группы различаются по содержанию эндогенных ГПВ. Встречаются сорта бессемянного винограда, богатые ГПВ и по этому показателю близкие семенным сортам. Такой особенностью характеризуется 'Коринка черная'. Однако именно этот сорт, несмотря на высокий уровень эндогенных ГПВ, очень сильно реагирует на обработку ГК; указанный феномен пока не имеет объяснения.

Согласно представлениям, развиваемым М. Х. Чайлахяном [211, 221, 222, 321], ведущими фитогормонами в проявлении пола у двудомных травянистых растений (конопля, шпинат) являются гиббереллины и цитокинины, обуславливающие соответственно мужскую и женскую сексуализацию. Эти представления основаны на результатах специально проведенных экспериментов и на данных об активности фитогормонов в различных органах двудомных растений. Большее содержание эндогенных гиббереллинов отмечено в различных органах мужских растений конопли и шпината [221], в мужских цветках *Mirabilis jalapa* [675], а более высокий уровень цитокининов — в женских растениях конопли и шпината [221].

У хвойных (*Pinaceae*) большее содержание эндогенных гиббереллинов также вполне определенно связано с преобладанием мужской половой тенденции. У пихты сибирской

(*Abies sibirica*) жё́нские шишки образуются на верхней стороне плагиотропных побегов, а мужские (микростробилы) — на нижней; именно в нижней половине побегов обнаружено более высокое содержание эндогенных гиббереллинов [120]. Ель европейская имеет клоны, различающиеся по обилию мужских репродуктивных органов. Более высоким уровнем гиббереллинов обладают клоны с бóльшим количеством микростробиллов; весной, в период закладки новых и функционирования зрелых микростробиллов, активность эндогенных гиббереллинов максимальна [59].

Определенная корреляция — но обратная — обнаружена между содержанием эндогенных гиббереллинов и выраженностью пола у некоторых других древесных пород. Так, у раздельнополых растений — рожкового дерева и финиковой пальмы — постоянной более высокой активностью ГПВ характеризуются женские экземпляры [605].

## **ГИББЕРЕЛЛИНЫ И СОСТОЯНИЕ ПОКОЯ**

### **ЭФФЕКТЫ ЭКЗОГЕННОГО ГИББЕРЕЛЛИНА**

С самого начала изучения физиологической активности гиббереллина его влиянию на покоящиеся органы растений уделялось много внимания. Первоначально сложилось однозначное представление, что гиббереллин стимулирует прорастание семян, но постепенно накопилось много противоречивых фактов. Оказалось, что прорастание семян одних видов экзогенный гиббереллин действительно сильно ускоряет, но на прорастание других действует слабо, не действует вообще или даже тормозит этот процесс. Выяснилось, что главные факторы, определяющие характер действия гиббереллина, это свойственный семенам характер покоя и их состояние во время обработки. Немаловажное значение имеет и методическая сторона исследований, в частности дозы гиббереллина и способ воздействия на семена. Так, на основании результатов опытов с изолированными зародышами гиббереллину долгое время приписывалась способность заменять холодную стратификацию, необходимую для прерывания покоя интактных семян плодовых растений. Позднее была показана ошибочность этого заключения [144, 145, 168, 326].

Систематизировать и понять имеющиеся данные о влиянии гиббереллина на прорастание семян помогает знание типа покоя, свойственного семенам того или иного вида растений. С начала 60-х годов большие исследования в этом

плане проводятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР [168]. Приведем краткие результаты этих исследований, касающиеся действия гиббереллина на прорастание.

Семена некоторых растений (горчицы сарептской, капусты, ячменя, риса, кукурузы и др.) не имеют покоя и в благоприятных условиях быстро прорастают. Обработка гиббереллином, если он применен в подходящей концентрации и при соответствующей температуре, обычно несколько ускоряет прорастание таких семян [124].

Находящимися в состоянии покоя считают жизнеспособные семена, которые при помещении их в благоприятные для прорастания условия влажности, температуры и аэрации не прорастают. Неспособность прорасти может быть вызвана разными причинами: особыми свойствами покровов семян (экзогенный покой), недоразвитием или пониженной активностью зародыша (эндогенный покой), либо, что встречается особенно часто, комбинацией этих причин [147].

Для преодоления экзогенного покоя обычно бывает достаточно воздействий, нарушающих целостность покровов или удаляющих из них ингибиторы, например, скарификации или обильного промывания водой. Обработка гиббереллином семян этого типа, не подвергнутых таким воздействиям, обычно неэффективна, но прорастание скарифицированных семян гиббереллин может ускорять [147, 503, 504, 846].

Нарушение эндогенного покоя происходит под влиянием факторов, вызывающих морфологические и физиологические изменения зародыша. Если покой обусловлен недоразвитием зародыша (*Palmaceae*, *Agaliaceae*, *Ranunculaceae* и др.), для его преодоления необходима теплая стратификация различной продолжительности (от нескольких дней до трех-четырех месяцев), во время которой зародыш интенсивно растет и дифференцируется [43, 877]. Гиббереллин стимулирует доразвитие зародышей в семенах с таким типом покоя, ускоряя этот процесс и значительно сокращая, таким образом, продолжительность теплой стратификации. Диапазон температуры, в пределах которого может происходить доразвитие зародыша, под влиянием гиббереллина расширяется [145—147].

Причиной другого типа эндогенного покоя является пониженная активность вполне сформированного зародыша; глубина покоя этого типа сильно варьирует [145]. Так, для свежесобранных семян многих видов умеренных широт характерен неглубокий покой. Таким покоем обладают семена



различных культурных (злаки), сорных (*Hyoscyamus* spp., *Xanthium verbasum*, *Avena fatua*) и многих других травянистых и некоторых древесных (*Pinus silvestris*, *Betula* spp) растений. Глубина покоя этого типа в значительной степени зависит от степени зрелости семян. В процессе послеуборочного дозревания такие семена выходят из состояния покоя и приобретают способность прорасти. Гиббереллин наряду с другими физиологически активными веществами, например цитокининами, стимулирует прорастание семян, находящихся в состоянии неглубокого физиологического покоя, причем с повышением всхожести по мере дозревания его стимулирующий эффект соответственно ослабевает [48, 143, 145, 503, 504, 563, 641, 812].

Неглубокий покой свойствен также светочувствительным семенам, прорастание которых при определенных температурах контролируется светом. Гиббереллин вызывает прорастание таких семян в темноте, полностью заменяя необходимое для них воздействие красным или белым светом. Как факторы снятия покоя светочувствительных семян ГК и красный свет могут действовать аддитивно или как синергисты [326, 380, 608, 782, 846]. Впервые такое действие гиббереллина было обнаружено в опытах с семенами салата сорта *Grand Rapids* [565], ставшими позднее классическим объектом в исследованиях такого рода. Не только салат, но и другие светочувствительные семена (череды, сельдерея, земляники, табака, березы — известно 27 видов таких растений) прорастают в темноте под влиянием гиббереллина. Этот эффект обычно проявляется только при определенной температуре [162, 282, 449, 849]. Гиббереллин стимулирует также прорастание на свету семян, в норме прорастающих только в темноте, например *Phcelia tanacetifolia*, и может нарушить так называемый термопокой, индуцируемый выдерживанием набухших светочувствительных семян в темноте при высокой температуре [162, 327].

Среди семян с неглубоким покоем встречаются нуждающиеся в сравнительно непродолжительной холодной стратификации. Известно около 20 видов растений с семенами такого типа покоя (клюква, сирень, сосна обыкновенная, жимолость татарская и др.). Гиббереллин стимулирует их прорастание, заменяя стратификацию [162].

Семена с глубоким покоем нуждаются в длительной — в течение нескольких месяцев — холодной стратификации. Не прошедшие стратификации интактные семена не прорастают, а зародыши, изолированные из таких семян, обычно дают медленно растущие морфологически деформирован-

ные проростки. Глубокий физиологический покой свойствен семенам многих видов древесных (клен, яблоня, айва и др.) и некоторых травянистых растений. Обработка гиббереллином не вызывает прорастания нестратифицированных семян или семян, стратификация которых не закончена, но в той или иной степени стимулирует рост зародышей, извлеченных из таких семян, и обеспечивает нормальный рост проростков. Таким образом, действия холодной стратификации гиббереллин не заменяет.

Рассмотренные примеры характеризуют действие экзогенного гиббереллина на прорастание семян с наиболее простыми типами покоя. Более распространены, однако, такие типы покоя семян, для преодоления которых требуется сложная предпосевная подготовка, например длительная стратификация при переменной температуре. Действие гиббереллина на прорастание таких семян часто не укладывается в приведенные выше схемы. На глубину и характер покоя семян и, как следствие, на реакцию их на ту или иную предпосевную подготовку, включая и воздействие гиббереллином, влияют такие факторы, как видовая принадлежность, географическое происхождение, степень зрелости, условия и длительность хранения и ряд других. При изучении влияния гиббереллина на прорастание свойственный семенам тип покоя и их состояние часто не принимаются во внимание, и неудивительно, что в целом данные о соответствующей активности гиббереллина очень противоречивы [46, 168]. Достаточно хорошо изучено действие гиббереллина на прорастание сравнительно немногих видов семян с известным характером покоя (виды *Asar* [48, 163], *Fraxinus excelsior* [877], некоторые аралиевые [43, 146], светочувствительные [279, 282, 310, 764, 867]).

В целом можно сделать заключение, что экзогенный гиббереллин стимулирует прорастание семян, характеризующихся неглубоким покоем и приобретающих способность к прорастанию после хранения в сухом состоянии, под влиянием освещения, непродолжительной стратификации и др. На семена, находящиеся в глубоком покое, который может быть преодолен только длительной холодной стратификацией, гиббереллин не действует. Если покой семян вызван рядом причин, то некоторые этапы предпосевной подготовки, например теплая стратификация, могут быть заменены обработкой гиббереллином.

Интересные результаты дало изучение анатомических изменений, происходящих в зародышах во время созревания в условиях теплой, а в некоторых случаях и холодной

стратификации. Процесс дозревания зародышей завершается появлением особых «комплексов клеток». Это окруженные толстой оболочкой группы из 2—16 таблитчатых тонкостенных клеток, не переходящих в фазу растяжения. Установлено, что гиббереллин необходим для закладки такого комплекса, причем основное его действие состоит в стимуляции деления образующих комплекс клеток. В начале прорастания эти клетки начинают одновременно растягиваться и гипокотиль быстро удлиняется; стимулятором этого процесса является кинетин [145, 162].

Обработка гиббереллином покоящихся почек, клубней, луковиц нередко способствует их пробуждению и может заменить действие пониженной температуры или длинного дня, необходимых для преодоления покоя [118, 276, 784]. Эффект в значительной степени зависит от времени обработки. Так, вывести почки деревьев и кустарников или глазки картофеля из состояния глубокого покоя с помощью гиббереллина обычно не удается, но неглубокий покой этих органов прерывается легко [121, 784].

В 1955 г. Брайен с соавт. [287] впервые сообщили о стимуляции прорастания свежесобранных клубней картофеля гиббереллином. Позднее были выяснены многие особенности проявления этого эффекта, что сделало возможным применение гиббереллина при двухурожайной культуре картофеля [17, 18, 123, 872]. Было установлено, в частности, что эффективность обработки значительно повышается при совместном применении гиббереллина и тиомочевины; в сочетании с 2%-ным раствором последней гиббереллин стимулирует прорастание клубней уже в концентрации 1 мг/л. Чем ближе к созреванию производится уборка, тем труднее выходят клубни из состояния покоя под влиянием гиббереллина.

Экзогенный гиббереллин значительно ускоряет выгонку тюльпанов, сокращая продолжительность периода охлаждения, в котором нуждаются луковицы. Эффективна инъекция раствора ГК в луковицы или полив высаженных луковиц [185, 293].

Гиббереллин может не только способствовать пробуждению почек, но и удлинять период покоя; известны даже случаи индуцирования покоя почек гиббереллином [144, 705, 784].

Необходимо отметить, что изучение влияния экзогенного гиббереллина на покоящиеся почки и луковицы встречает специфические трудности, связанные с анатомическим строением этих органов. Большое значение имеет, в частности,

способ обработки гиббереллином. Вследствие наличия у почек и луковиц непроницаемых покровов опрыскивание обычно неэффективно, а при таких способах введения гиббереллина как инъекция, погружение срезанных побегов или оснований луковиц в раствор и т. п. создаются различные условия достижения гиббереллином тканей — мишеней. Примеры различной эффективности гиббереллина при разных приемах обработки почек и луковиц известны [784].

### ЭНДОГЕННЫЕ ГИББЕРЕЛЛИНЫ И ПОКОЙ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ

Имеется много экспериментальных данных, характеризующих качественный состав и активность эндогенных гиббереллинов покоящихся и прорастающих семян.

Большинство исследователей отмечают, что при стратификации и выходе из состояния покоя комплекс эндогенных гиббереллинов существенно изменяется. Так, по данным Т. В. Далецкой [46, 47], в семенах клена татарского, находящихся в состоянии глубокого физиологического покоя, содержится только одно ГПВ, хроматографически сходное с ГК, а через месяц после начала холодной стратификации — 3 ГПВ. В конце стратификации (3 мес при 0—3°) перед началом прорастания активность этих ГПВ сильно возрастает и появляется еще одно ГПВ. Изолированные зародыши приобретают способность к прорастанию уже после месяца холодной стратификации; началу роста таких зародышей предшествует резкий подъем активности ГПВ. Индуцирование вторичного покоя (40 дней при 0°, затем 21 день при 18—20°) приводит к снижению активности ГПВ и в зародышах, и в интактных семенах.

Для нарушения покоя семян *Pinus taeda* требуется двухмесячная холодная стратификация. В нестратифицированных или подвергнутых теплой стратификации семенах ГПВ очень мало, при холодной стратификации содержание их постепенно возрастает и достигает максимума к окончанию стратификации [712].

Заметное повышение уровня эндогенных гиббереллинов происходит и при стратификации семян яблони, причем возрастает только содержание  $A_4$  (за 35 дней стратификации — в 1000—3000 раз), а активность  $A_7$  не изменяется [566].

Как и во многих других случаях, результаты изучения динамики эндогенных гиббереллинов при стратификации и прорастании далеко не однозначны. В семенах может происходить не только постепенное в течение всего периода

стратификации, но и резкое кратковременное повышение активности ГПВ; активность ГПВ может не изменяться или даже снижаться к концу стратификации [144, 449]. У *Coryllus avellana* уровень  $A_1$  высок в свежих семенах, сильно падает во время хранения и остается низким после холодной стратификации, но затем резко возрастает при повышенной температуре (8 дней при 20°). Противоречивые результаты получены даже при изучении динамики эндогенных ГПВ в семенах одного и того же вида, например ясеня обыкновенного [46, 124, 837]. Причиной таких противоречий могут быть, с одной стороны, использование различных методов извлечения и тестирования эндогенных гиббереллинов (а нередко и несовершенство этих методов), а с другой — различное состояние исследованных семян, например неодинаковая степень зрелости и т. п.

Существует мнение, что холодная стратификация приводит к накоплению гиббереллинов, происходящему как благодаря высвобождению их из связанного состояния, так и синтезу *de novo*. Согласно другой точке зрения, холодная стратификация непосредственно не вызывает образования свободных гиббереллинов из связанных форм; ее сущность заключается в активации синтеза гиббереллинов, происходящего затем при более высокой температуре [46, 47, 566, 771].

Для понимания роли эндогенных гиббереллинов в процессе прорастания семян большое значение имеет установление динамики, состава и содержания не только гиббереллинов, но и других фитогормонов и ингибиторов.

Кап [563] выдвинул гипотезу, согласно которой гормональную регуляцию покоя и прорастания семян осуществляют гиббереллины, цитокинины и ингибиторы, причем гиббереллины являются гормонами, играющими первостепенную, определяющую роль в прорастании любых семян. На основе этой гипотезы автор [564] предложил модель гормональной регуляции покоя и прорастания семян (табл. 3). Для удобства модель включает лишь альтернативные уровни содержания каждого регулятора: вызывающий эффект (+) и низкий, неэффективный (—). Модель, в частности, объясняет такие случаи, как покой семян в присутствии стимуляторов (гормональные ситуации 3, 7, 8) или прорастание в присутствии ингибиторов (гормональная ситуация 1). В действительности картина гормонального контроля покоя прорастания значительно сложнее, так как степень выраженности действия каждого регулятора зависит от его содержания.

Таблица 3

Гормональный контроль покоя и прорастания семян [564].

Горизонтальная ситуация	Наличие фитогормонов и ингибиторов в семенах			Состояние семян
	Гиббереллины	Цитокинины	Ингибиторы	
1	+	+	+	Прорастание
2	+	+	—	»
3	+	—	+	Покой
4	+	—	—	Прорастание
5	—	—	—	Покой
6	—	—	+	»
7	—	+	—	»
8	—	+	+	»

Неоднократно сообщалось о резком повышении содержания гиббереллинов в клубнях картофеля перед началом прорастания; особенно сильно возрастает при этом активность свободных (кислых) ГПВ [278]. Повышение активности этих ГПВ перед началом роста отмечено и в других объектах; нередко одновременно снижается содержание нейтральных (связанных) ГПВ [124, 276].

Активность эндогенных гиббереллинов почек при их пробуждении почти не изучена. Сандерс [784] отмечает, что убедительных данных об эндогенных гиббереллинах почек очень мало, поскольку в большинстве случаев исследуются неочищенные экстракты, а активность определяется с помощью биотестов. В частности, не исключено, что неоднократно отмеченное противоположно направленное изменение активности фитогормонов (включая и гиббереллины) и ингибиторов не отражает истинного положения вещей. Для получения более достоверных данных необходимы исследования с использованием современных методов извлечения, очистки и идентификации эндогенных гиббереллинов.

## ВЛИЯНИЕ ГИББЕРЕЛЛИНА НА РЕАКЦИИ МЕТАБОЛИЗМА

### СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА И ФОТОСИНТЕЗ

Легко наблюдаемый и часто отмечаемый результат обработки растений гиббереллином — ослабление зеленой окраски листьев, связанное с уменьшением содержания хлорофилла [57, 81, 160, 201]. Отрицательное влияние экзо-

генного гиббереллина на содержание хлорофилла может быть частично преодолено обильным снабжением растений элементами минерального питания, особенно азотом; в отдельных случаях наблюдалось даже повышение содержания хлорофилла в листьях обработанных растений [35].

Показано, что на свету экзогенный гиббереллин тормозит образование хлорофилла в листьях этиолированных растений, а в темноте ускоряет его разрушение в листьях нормальных. Возможно, что снижение содержания хлорофилла под влиянием гиббереллина — результат подавления синтеза темнового предшественника хлорофилла — протохлорофиллида [129]. Другой причиной рассматриваемого эффекта может быть вызываемое гиббереллином снижение содержания белкового азота [231].

Характерно вызываемое экзогенным гиббереллином ослабление связи хлорофилла с белком [81, 124], отмечена даже интенсификация синтеза хлорофилла, слабо связанного с липопротеидным комплексом [64]. Обработка гиббереллином приводит также к изменению физических свойств хлорофилла: увеличению коэффициента отражения и снижению вследствие этого поглощения фотосинтетически активной радиации [81].

Уменьшение относительного (на единицу площади листа) содержания хлорофилла может быть связано и с разбавлением пигмента вследствие отставания синтеза последнего от усилившегося под влиянием гиббереллина роста листьев.

Отмечено как одинаковое изменение содержания хлорофиллов *a* и *b*, так и преимущественное уменьшение количества одного из них. Обработанные гиббереллином растения часто приобретают желтоватую окраску не только в связи со снижением содержания хлорофилла, но и в результате повышения содержания каротиноидов; уровень ксантофиллов, по-видимому, не изменяется или несколько снижается [124].

Обработка гиббереллином может не влиять на интенсивность фотосинтеза, стимулировать или, наоборот, подавлять ассимиляцию  $\text{CO}_2$  [54, 107, 487, 548, 701]. По-видимому, эффект в значительной степени определяется состоянием фотосинтезирующих тканей и окружающими условиями, вследствие чего истинное влияние гормона на процесс фотосинтеза определить очень трудно [487].

Существует мнение [35], что непосредственно на фотосинтез гиббереллин не влияет, а наблюдаемое повышение интенсивности этого процесса является следствием усилен-

ного оттока ассимилятов в стебли, рост которых гиббереллин стимулирует. Имеются, однако, и другие точки зрения. Так, поскольку интенсивность фотосинтеза возрастает при одновременном снижении содержания хлорофилла, предполагается, что под влиянием гиббереллина повышаются удельная фотохимическая активность хлорофилла и квантовый выход фотосинтеза [200]. Вызываемое гиббереллином уменьшение прочности хлорофиллобелкового комплекса также может приводить к увеличению фотохимической активности единицы хлорофилла, так как в фотохимической реакции участвует преимущественно хлорофилл, слабо связанный с белком.

Ряд экспериментальных данных подтверждает представление, что изменение интенсивности фотосинтеза связано с влиянием гиббереллина на энергетический обмен растений. Известно, что первичной стадией фотосинтетических процессов является фотосинтетическое фосфорилирование. Исследованиями Н. И. Якушкиной с соавт. [231—236 и др.] однозначно показано заметное положительное влияние экзогенного гиббереллина на фотофосфорилирование, увеличивается также содержание фосфолипидов. Именно с возрастанием содержания фосфолипидов, входящих в фотосинтетическую систему переноса электронов, локализованную в мембранных структурах хлоропластов, может быть связано увеличение интенсивности фотосинтетического фосфорилирования.

Обработка гиббереллином вызывает и другие изменения фосфорного обмена: увеличение содержания кислоторастворимой фракции органического фосфора, в которую входят богатые энергией соединения, повышение содержания в листьях макроэргического фосфора и сдвиг отношения АДФ/АТФ в сторону АТФ. Показано также, что при высокой освещенности интенсивность фотосинтеза под влиянием гиббереллина возрастает значительно сильнее, чем при низкой. На основании совокупности полученных данных Н. И. Якушкиной сделан вывод, что под влиянием гиббереллина усиливается темновая фаза фотосинтетического фосфорилирования и что ускорение образования АТФ при высокой интенсивности света приводит к усилению фотосинтеза.

## **ДЫХАНИЕ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН**

Обычно интенсивность дыхания изолированных органов и интактных растений под влиянием экзогенного гиббереллина повышается [51, 111, 226, 231, 548, 701]. Весьма суще-



ственно, что при этом изменяются и качественные показатели дыхания. Отмечены, например, снижение дыхательного коэффициента, происходящее, по-видимому, вследствие усиления использования в качестве субстрата углеводов, и активирование гликолитического пути дыхания [50, 166]. У обработанных гиббереллином растений конопля подготовительный этап гликолитического распада глюкозы характеризуется более интенсивными реакциями фосфорилирования, а завершающий этап гликолиза, ведущий к образованию пировиноградной кислоты,— заметным увеличением в тканях содержания 2-фосфоглицериновой кислоты при высокой активности альдолазной ферментативной системы. Обработка гиббереллином семян горечавки *Gentiana lutea* сильно стимулировала нецитохромный путь, связанный с активацией эндогенной аскорбиновой кислоты [860]. По ряду данных, наоборот, под влиянием экзогенной ГК возрастает активность ключевых ферментов пентозофосфатного пути и гликолитический путь распада глюкозы сменяется пентозофосфатным [86, 87, 809]. Повышение интенсивности окислительного фосфорилирования, сдвиг отношения АТФ/АДФ в сторону АТФ, изменение содержания различных форм никотинамидных ферментов свидетельствуют о возрастании энергетической эффективности дыхания под влиянием гиббереллина [51, 231].

### ВОДНЫЙ ОБМЕН, МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ, ТРАНСПОРТ ИОНОВ

В условиях достаточного водоснабжения вызываемые экзогенным гиббереллином изменения водного режима в целом складываются для растения благоприятно: усиливающаяся транспирация полностью или даже с избытком компенсируется более интенсивным поглощением воды корнями, благодаря чему оводненность листьев повышается, а дневной водный дефицит не усиливается. При недостаточном водоснабжении (атмосферная или почвенная засуха) картина иная: несмотря на снижение транспирации, оводненность листьев у обработанных растений снижается сильнее, резче выражен водный дефицит и листья быстрее теряют тургор [180].

По данным О. А. Ситниковой [180, 181], при погружении срезов растительных тканей в растворы гиббереллина вязкость протоплазмы обычно снижается. Опыты с целыми растениями часто дают противоречивые результаты. Исследование динамики влияния экзогенного гиббереллина на вод-

ный обмен конских бобов показало, что у обработанных растений резко увеличивается амплитуда суточных колебаний вязкости протоплазмы, свойственных растениям в норме (утром и вечером вязкость выше, чем в дневные часы). Так же — не изменяя суточного хода, но сильно увеличивая размах колебаний — действует экзогенный гиббереллин на оводненность тканей, транспирацию и плач.

Поглотительная деятельность корней в результате обработки растений гиббереллином обычно усиливается [129]. Это может быть следствием увеличения общей и рабочей адсорбирующей поверхности [50].

Данные о влиянии гиббереллина на содержание и метаболизм азота и фосфора неоднозначны; эффект в значительной степени зависит от условий применения гиббереллина, возраста и физиологического состояния растений. При достаточном обеспечении растений водой и питательными веществами содержание общего азота обычно увеличивается. Изменяется и соотношение отдельных форм азотистых соединений, причем наиболее характерным является снижение содержания белкового азота; отмечены также усиление мобилизации запасных азотистых веществ, изменение распределения азотистых соединений в органах растений [50, 129, 150].

У обработанных гиббереллином растений обычно усиливается накопление органических кислоторастворимых фосфорных соединений. Этот эффект обнаруживается даже при уменьшении общего содержания фосфора, но в таких случаях он выражается в возрастании относительного содержания кислоторастворимого фосфора. Характер включения фосфора в различные фракции в значительной степени зависит от дозировки гиббереллина; слишком высокие дозы обычно отрицательно влияют на усвоение фосфора [174] (табл. 4).

Под влиянием экзогенного гиббереллина изменяются свойства мембран, поступление, транспорт и распределение в органах и тканях Ca, Mg, Fe, K и других элементов [551, 617, 692, 696, 715, 716, 856]. В клетках coleoptилей карликовой кукурузы, находившихся в среде с KCl, NaCl и  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , ГК ( $10^{-5}$  м) вызывала смещение мембранного потенциала в сторону гиперполяризации на 15—25 мВ; предполагается, что эффект был обусловлен повышением  $\text{K}^+$  проницаемости клеточной мембраны [692]. Аттрагирующий эффект гормона, выражавшийся в усилении транспорта  $^{33}\text{S}$ ,  $^{32}\text{P}$  и  $^{86}\text{Rb}$  к месту нанесения ГК, отчетливо обнаруживался при обработке ГК изолированных листьев пеларгонии; на

**Таблица 4**  
**Влияние различных концентраций ГК на включение  $^{32}\text{P}$  (имп/мин)**  
**во фракции фосфорных соединений [174]**

Фракции	Контроль	Концентрации ГК, мг/л		
		50	100	1000
Липидно-углеводная	203	229	234	158
Кислоторастворимая	2547	2673	2893	1473
Фосфорные эфиры углеводов	507	510	559	237
Фитин и неорганические фосфаты	1886	2034	2410	1223
ДНК	7,8	8,4	8,7	4,5
РНК и фосфопротеины	291	259	333	160

передвижение  $^{45}\text{Ca}$  и  $^{36}\text{Cl}$  такая же обработка не влияла [716]. При инкубации в растворах ГК дисков из листьев 10-дневных растений карликовой кукурузы содержание  $\text{Ca}^{2+}$  в хлоропластах и вакуолях не изменялось, в цитоплазме возрастало сразу, а в клеточной стенке — после двухчасового лаг-периода; повышение содержания  $\text{K}^+$  в цитоплазме начиналось немедленно после обработки, а в хлоропластах и вакуолях — после лаг-периода различной продолжительности [617, 618].

### УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН

Обработка экзогенным гиббереллином вызывает существенные изменения углеводного обмена, характер которых неодинаков в разных тканях и у разных растений; эффект сильно зависит от возраста растений, погодных условий и других факторов. У конопли, махорки и злаковых трав углеводный обмен резко смещается в сторону накопления клетчатки, у сахарной свеклы — в сторону преимущественного синтеза сахарозы; у пшеницы под влиянием гиббереллина снижается содержание целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина, тогда как у некоторых других растений, наоборот, накопление этих полисахаридов усиливается [166].

Нанесение ГК на столоны картофеля вблизи от молодых растущих клубней резко изменяет углеводный обмен последних: повышается содержание растворимых сахаров, меняется их качественный состав, снижается содержание крахмала [640].

Обработанным гиббереллином растениям может быть свойственна иная, чем необработанным, динамика содержания сахаров в течение вегетационного периода: например, у вишни было отмечено повышенное содержание сахаров в начале и пониженное — во второй половине вегетации [81].

Характерны также изменение распределения органического вещества в тканях и нередкое уменьшение воздушно-сухой массы целых растений [166, 646].

Гиббереллин вызывает интенсивный приток пластических веществ в отдельные органы, например в завязи цитрусовых [732], в стебли конопли [166]. В последнем случае это обеспечивает усиленное развитие волокнистых клеток, но угнетает формирование репродуктивных органов и накопление жира в семенах. В конечном счете в результате изменений углеводно-фосфорного и жирового обмена значительно снижается содержание воздушно-сухой массы целых растений конопли, уменьшаются урожай семян и выход жира и почти на 30% возрастает выход волокна (табл. 5).

**Таблица 5**

**Характеристика урожая конопли при обработке растений гибберелловой кислотой (полевой опыт) [166]**

Вариант опыта	Урожай воздушно-сухой массы, ц/га	Жир в зерновках, %	Выход на 100 кг воздушно-сухой массы	
			жира, г	волокна, кг
Контроль	136,6	21,94	125,26	15,64
Растения, опрысканные ГК	108,0	18,34	62,80	20,04

## **ВТОРИЧНЫЕ ПРОДУКТЫ ОБМЕНА**

Обработка гиббереллином обычно вызывает изменения содержания алкалоидов, глюкозидов, жирных кислот, эфирных масел, танинов и других вторичных метаболитов [72, 201]. Содержание алкалоидов чаще снижается, а глюкозидов — повышается, но в целом направленность этих изменений неопределенна [129].

## **НУКЛЕИНОВЫЙ ОБМЕН**

Влияние экзогенного гиббереллина на метаболизм нуклеиновых кислот отмечено в различных системах как на клеточном и субклеточном уровнях, так и при обработке

гиббереллином изолированных органов и интактных растений. Гиббереллин вызывает усиление включения меченых компонентов в нуклеиновые кислоты, изменение содержания и появление новых форм нуклеиновых кислот, изменение митотического индекса и другие эффекты [13, 83, 420, 513, 514, 520].

Гиббереллины стимулируют рост растений, усиливая митотическую активность и растяжение клеток. Предположение, что для растяжения клеток необходим синтез ядерной ДНК и что гормон стимулирует этот синтез [601, 699], подтверждено в отношении лишь некоторых объектов [457], в большинстве же случаев растяжение, по-видимому, не связано с синтезом ядерной ДНК, и увеличение содержания тотальной ДНК во время роста является следствием дополнительного деления клеток в зоне растяжения [301, 302, 371, 500] или усиления синтеза ДНК в хлоропластах и митохондриях [372, 553].

Различные стороны взаимодействия ГК с генетическим аппаратом клетки изучались на разном уровне его организации (ДНК, хроматине, ядрах) и на различных растительных системах.

$A_3$  ассоциирует с хроматином ряда растений и реконструированными дезоксирибонуклеопротеидами, понижая температуру их плавления [396, 397]. При этом гормон ослабляет белок-нуклеиновое взаимодействие, но не вызывает диссоциации нуклеопротеида. Понижение температуры плавления очищенной ДНК гороха при взаимодействии с  $A_3$  [254] следует считать артефактом.

Весьма интересен результат взаимодействия  $A_3$  и  $A_7$  с ДНК тыквы [559—561].  $A_3$  вообще не ассоциирует с ДНК тыквы.  $A_7$  при концентрации в среде от 1 мМ до 55 мМ взаимодействует с ДНК, образуя с ней стойкий комплекс в присутствии ионов  $Hg^{2+}$ . Гормон интеркалирует в обогащенные АТ участки двуцепочечной высокополимерной ДНК, стабилизирует ее структуру и повышает температуру плавления.

В ядрах клеток кокоса  $A_3$  усиливает синтез РНК. Ответ на обработку гормоном наступает быстро, чувствителен к актиномицину Д [758, 759].  $A_{33}$  стимулирует синтез РНК в ядрах гороха, выделенных в присутствии гормона. Актиномицин Д, РНКазы и ДНКазы ингибируют синтез РНК. Гормон стимулирует синтез гетерогенных ядерных РНК с высоким содержанием АМФ [520].

При изучении действия гиббереллина на нуклеиновый обмен часто используют алейроновые клетки эндосперма семян злаков [13, 324, 513, 514, 856, 922]. Цвар и Джекобсен

[922] исследовали влияние ГК на включение радиоактивного уридина и аденозина в РНК алейроновых клеток ячменя. В присутствии ГК в разной степени усиливалось включение метки во все виды РНК. ГК стимулировала образование РНК, которая может быть информационной для синтеза  $\alpha$ -амилазы и других гидролитических ферментов. С помощью хроматографии на целлюлозных колонках, электрофореза в полиакриламидном геле и метода двойной метки эти же авторы показали, что в алейроновом слое ячменя ГК вызывает увеличение синтеза РНК, содержащей поли(А)-участки, и поли(А)-РНК с различной молекулярной массой [513, 514].

Известно, что старение листьев характеризуется снижением содержания хлорофилла, потерей белка и РНК. ГК задерживает старение листьев некоторых растений *in vitro*. Так, в листьях одуванчика, погруженных в раствор ГК, упомянутые процессы протекали медленнее, а включение  $^{14}\text{C}$ -лейцина в белок и  $^{14}\text{C}$ -аденина в РНК даже усиливалось [401].

Влияние экзогенного гиббереллина на нуклеиновый обмен интактных растений в значительной степени зависит от дозировки гиббереллина и физиологического состояния растений во время обработки. В опытах Н. П. Кораблевой и Л. В. Метлицкого [83], например, обработка гиббереллином покоящихся клубней картофеля привела к незначительному увеличению включения  $^{14}\text{C}$ -аденина во фракцию РНК, уменьшению включения в ДНК и появлению высокомолекулярной фракции РНК, а обработка клубней, вышедших из состояния покоя, — к сильному увеличению включения метки во фракцию тРНК и ДНК и уменьшению включения во фракцию рРНК. При обработке ГК растущих и закончивших рост междоузлий карликового гороха и колеоптилей пшеницы разного возраста также были отмечены неодинаковые изменения показателей, характеризующих нуклеиновый обмен [82].

Умеренные дозы гиббереллина обычно способствуют повышению содержания РНК и возрастанию отношения РНК/ДНК (в стеблях сильнее, чем в листьях). РНК накапливается не только в цитоплазме, но и в ядрышке клеточного ядра. Характерно также увеличение количества свободных и уменьшение количества связанных с белком фосфатных групп РНК. Описанные эффекты обнаруживаются только в начале действия гиббереллина, позднее нуклеиновый обмен нормализуется.

Между влиянием экзогенного гиббереллина на рост интактных растений и на содержание в них нуклеиновых кислот обнаруживается определенная связь: большее повышение содержания нуклеиновых кислот (стебель→лист→корень) коррелируется с большей активностью гиббереллина как стимулятора роста.

### ФЕРМЕНТАТИВНАЯ АКТИВНОСТЬ

На активность изолированных ферментов гиббереллин не влияет, но обработка им растений приводит к заметному изменению ферментативной активности препаратов, получаемых из растительных тканей; характер этих изменений в большинстве случаев неопределен. Отмечено как повышение, так и снижение активности каталазы, аскорбинатоксидазы, пероксидазы, полифенолоксидазы и некоторых других ферментов [95, 159, 240, 392, 433, 484, 488, 550, 606, 646, 856, 859, 893]. Более стабильно влияние экзогенного гиббереллина на активность оксидазы ИУК и инвертазы: активность первой обычно снижается, а второй, наоборот, возрастает; предполагается, что такое изменение активности этих ферментов имеет непосредственное отношение к стимуляции роста растений гиббереллином [129, 550].

Наиболее полно изучено специфическое влияние экзогенного гиббереллина на ферментативную активность семян злаков. Первые исследования в этой области относятся к 1958 г., когда Йомо (цит. по [709]) показал, что амилазную активность эндосперма ячменя регулирует какое-то вещество, выделяемое зародышем. Двумя годами позже ему удалось выделить из зеленого солода фактор (предположительно гиббереллин), индуцирующий амилазную активность; тогда же Йомо (цит. по [709]) и Палег [708] независимо друг от друга обнаружили, что под влиянием ГК лишенный зародыша эндосперм ячменя выделяет в окружающую среду редуцирующие сахара и амилазу. Эти работы послужили толчком для всестороннего изучения процессов, связанных с влиянием гиббереллина на мобилизацию веществ эндосперма при прорастании семян злаков, в первую очередь ячменя. Очень скоро было показано, что  $\alpha$ -амилаза выделяется алейроновыми клетками и что ГК стимулирует ферментативную активность не только эндосперма, лишенного зародыша, но и изолированного алейронового слоя.

Изолированный алейроновый слой оказался очень удобным для исследования объектом: он представляет собой популяцию живых гомогенных неделящихся нефотосинтезиру-

ющих клеток и является поэтому идеальной тканью для изучения гормональной активности, не связанной с ростом. Без влияния экзогенной ГК алейроновый слой не проявляет сколько-нибудь заметной ферментативной активности, а действие ГК на ферментативную активность алейроновых клеток специфично — ни ауксины, ни цитокинины аналогичных эффектов не вызывают.

С изолированным алейроновым слоем было выполнено много исследований. Позднее выяснилось, однако, что реакции неповрежденного эндосперма, изолированных алейроновых клеток и эндосперма, лишенного зародыша, на воздействие экзогенной ГК не идентичны. Например, ГК усиливает выделение многих веществ из алейроновых клеток, но качественный состав выделяемых метаболитов и последовательность, в которой они выделяются из клеток лишенного зародыша эндосперма и изолированного алейронового слоя, различны [731]. Многие ингибиторы синтеза РНК блокируют действие экзогенной ГК только в изолированном алейроновом слое, но не в эндосперме [856]. Описаны и другие различия в реакции на экзогенный гиббереллин интактного эндосперма, изолированного алейронового слоя и эндосперма, лишенного зародыша [566]. Очевидно, что закономерности, установленные в отношении влияния ГК на одну из этих систем, нельзя безоговорочно переносить на другие. И все же именно эксперименты с изолированным алейроновым слоем дали наиболее ценную информацию о гормональной регуляции ферментативной активности.

Обнаруженное Йомо и Палегом выделение  $\alpha$ -амилазы — далеко не единственный и даже не первый результат действия экзогенного гиббереллина на эндоспермы. При инкубации с ГК лишенного зародыша эндосперма или изолированного алейронового слоя из алейроновых клеток усиливается выделение и других ферментов (эстеразы,  $\alpha$ -галактозидазы, фосфатазы, сульфатазы,  $\beta$ -галактозидазы,  $\beta$ -глюкозидазы,  $\beta$ -1-3-глюканазы, нескольких пептидаз и др.); повышается утечка ионов ( $K^+$ ,  $Mg^{2+}$ ), а в клетках возрастает активность ферментов лецитинового обмена, рибонуклеазы и  $\alpha$ -амилазы, усиливается включение  $^{32}P$  в фосфолипиды и РНК. Ослабляется синтез содержащих пентозу макромолекул клеточной стенки. Электронно-микроскопическими исследованиями показано, что экзогенный гиббереллин вызывает также заметные ультраструктурные изменения алейроновых клеток и возрастание числа полисом [272, 329, 340, 487, 518, 529, 574, 833, 856, 864].



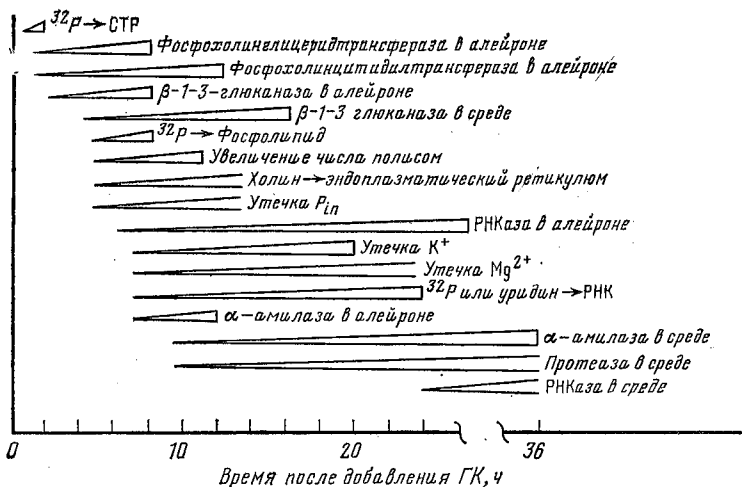


Рис. 15. Изменения метаболизма, происходящие в алейроновых клетках ячменя после воздействия гиббереллином [856]

Острия клиньев совпадают с началом, замкнутые основания — с максимальной интенсивностью процессов; если время максимальных изменений метаболизма не установлено, клинья не замкнуты

Последовательность некоторых из перечисленных эффектов представлена на рис. 15.

Наиболее ранними изменениями, происходящими в алейроновых клетках под влиянием экзогенной ГК, является активация двух ферментов лецитинового обмена (холинфосфатцитидил- и фосфохолинглицеридтрансфераз), активность которых повышается втрое; чуть позже начинается выделение из клеток β-1-3-глюканазы (см. рис. 15).

Повышение активности упомянутых трансфераз — первое звено в цепи событий, связанных с изменением лецитинового обмена (повышение включения холина в микросомальные липиды и  $^{32}P$  в фосфолипиды, усиление выделения неорганических фосфатов и др.) и приводящих в конечном итоге к формированию эндоплазматического ретикула — мембранной системы, обеспечивающей биосинтез, накопление и секрецию высокомолекулярных соединений; в алейроновых клетках эти функции эндоплазматического ретикула осуществляются прежде всего по отношению к ферментам. Образование этого аппарата начинается через 4 ч после начала инкубации алейроновых клеток с ГК и продолжается 4—8 ч. Выделяющаяся β-1-3-глюканаза, в свою очередь, вызывает обширные повреждения оболочек алейроно-

вых клеток, что обеспечивает возможность диффузии ферментов из клеток. Таковы в самых общих чертах вызываемые экзогенной ГК изменения ультраструктуры алейроновых клеток, благодаря которым они приобретают способность к синтезу, накоплению, внутриклеточному транспорту и секреции ферментов. Существует мнение, что основная функция ГК в алейроновом слое заключается именно в регуляции образования эндоплазматического ретикулума<sup>1</sup> [329, 340, 856, 868].

Характеризуя специфическое влияние экзогенной ГК на ферментативную активность эндосперма, следует отметить, что ГК активна только при наличии живого алейронового слоя и в присутствии кислорода и что воздействие на семена низкой температурой модифицирует последующую реакцию алейроновых клеток на ГК [698]. При действии ГК на лишенные зародыша половинки семян ячменя разрушение эндосперма начинается непосредственно около алейронового слоя и распространяется по направлению к центру эндосперма, пока весь запасной материал не растворится. Экзогенная ГК повышает ферментативную активность эндосперма семян ячменя, пшеницы, риса, овса и некоторых других злаков [124, 856].

Наиболее полно изучено влияние экзогенного гиббереллина на образование и выделение  $\alpha$ -амилазы и протеазы [329, 330, 664, 856, 862, 866]. Проявлению в алейроновых клетках уловимых количеств  $\alpha$ -амилазы предшествует отчетливо выраженная лаг-фаза (6—8 ч после помещения алейроновых клеток в раствор ГК, см. рис. 15); затем синтез фермента протекает экспоненциально, продолжаясь около 30 ч. Удаление ГК из инкубационной среды немедленно приводит к резкому ослаблению синтеза  $\alpha$ -амилазы; при повторном внесении ГК синтез возобновляется.

Предполагается, что во время лаг-фазы происходит индуцированный ГК синтез иРНК для  $\alpha$ -амилазы. Согласно другой точке зрения, синтез этой РНК не зависит от ГК: иРНК для амилазы уже имеется в необработанных ГК алейроновых клетках и функция ГК во время лаг-фазы заключается в ее активации. И наконец, лаг-фаза рассматривается как период формирования эндоплазматического ретикулума, когда ГК регулирует синтез необходимых для этого процесса иРНК. После образования эндоплазматического ретикулума начинается трансляция иРНК, кодирующей  $\alpha$ -амилазу и уже имеющейся в алейроновых клетках. В последнее время получены веские экспериментальные

<sup>1</sup> Здесь и далее речь идет о шероховатом ретикулуме.

подтверждения последней гипотезы (результаты электронно-микроскопических исследований; данные о чувствительности обработанных ГК алейроновых клеток к актиномицину Д и другим ингибиторам, кинетика действия ГК на ферментативную активность алейронового слоя и др.).

Через несколько часов после начала синтеза  $\alpha$ -амилазы обнаруживается в инкубационной среде; в дальнейшем выделение ее усиливается и в клетках остается лишь немного фермента. Исследованиями с использованием тяжелых меток установлено, что алейроновый слой не содержит неактивных предшественников  $\alpha$ -амилазы и что весь фермент, образующийся в алейроновых клетках под влиянием ГК, синтезируется *de novo*. Индуцированная ГК  $\alpha$ -амилаза идентична  $\alpha$ -амилазе, синтезируемой под влиянием веществ (гиббереллинов), поступающих в алейроновые клетки из зародыша интактного семени. Синтез  $\alpha$ -амилазы и выделение ее из клеток представляют собой два независимых процесса, регулируемых ГК [329, 856].

Образование протеазы и РНКазы усиливается под влиянием ГК в меньшей степени, чем выделение; так, синтез протеазы в присутствии ГК возрастает в 12 раз, а секреция — более чем в 70. Вся индуцированная ГК протеаза, как и  $\alpha$ -амилаза, синтезируется *de novo*.

Стимулирующее влияние ГК на образование РНКазы обнаруживается в течение 48 ч, причем сначала фермент удерживается клетками, но спустя 24 ч они приобретают способность к его секреции, и к концу 48-часового периода инкубации с ГК практически вся РНКаза оказывается вне клеток. Образование и выделение РНКазы гиббереллин контролирует независимо; оба процесса подавляются ингибиторами синтеза белка и РНК [330].

В отличие от  $\alpha$ -амилазы на синтез  $\beta$ -1-3-глюканазы ГК не влияет, но стимулирует секрецию этого фермента из клеток. Экзогенная ГК вызывает синтез  $\alpha$ -амилазы изолированным алейроновым слоем ячменя в концентрации  $10^{-9}$  М, но максимальный эффект обеспечивают более высокие концентрации ( $10^{-8}$ — $10^{-7}$  М); для стимуляции синтеза РНКазы достаточно концентрации  $10^{-9}$  М [330].

В 50—60-х годах вызываемое гиббереллином ускорение прорастания семян злаков связывали с индукцией синтеза амилазы, рассматривая этот процесс как первый эффект гиббереллина и считая местом его первичного действия эндосперм. Позднее, однако, было показано, что гиббереллин может стимулировать рост зародыша, не действуя на эндосперм, и что прорастание (появление корешка) предшеству-

ет началу синтеза амилазы, значительно — на 24 ч и более — опережая этот процесс [327, 328]. К настоящему времени сложилось представление, что в прорастающих семенах гиббереллин имеет два места действия: эндосперм и зародыш. Чен с соавт. [327, 328] предложили следующую схему участия гиббереллина в прорастании: гиббереллин, образующийся в небольших количествах во время созревания (послеуборочного дозревания) и локализованный в зародыше, дает толчок ряду реакций, приводящих к началу роста зародыша. В последнем образуется много гиббереллина, который поступает в эндосперм и индуцирует синтез  $\alpha$ -амилазы и других ферментов, способствующих мобилизации веществ эндосперма.

Исследованиями последних лет показано, что в процессах, связанных с мобилизацией веществ эндосперма интактного семени, помимо гиббереллинов, участвуют также другие вещества гормональной природы и ингибиторы [566]. Это, по-видимому, и является одной из причин неодинаковой реакции на экзогенный гиббереллин изолированного алейронового слоя и интактного семени. Предполагается, что синтез  $\alpha$ -амилазы в алейроновом слое пшеницы последовательно индуцируют цитокининоподобный гормон, локализованный в эндосперме и влияющий на передвижение гиббереллина из зародыша, и продуцируемый зародышем гиббереллин [848]. Незначительное количество ГПВ содержится и в самих алейроновых клетках; вполне возможно, что эти эндогенные ГПВ также участвуют в индукции синтеза ферментов [330].

Анализируя влияние гиббереллина на различные процессы метаболизма, нельзя не отметить многообразие и нередко низкую специфичность его действия, частое отсутствие четких закономерностей в проявлении активности и зависимость многих эффектов от различных факторов (условий обработки, почвенно-климатического фона, видовых и сортовых особенностей растений, их физиологического состояния и др.). Основные причины этого — сложность системы гормон — растение и вторичный характер большинства происходящих под влиянием гиббереллина изменений процессов метаболизма. Лишь немногие эффекты гиббереллина специфичны и достаточно стабильны (хлоротичность листьев, характерные изменения азотного обмена, изменения ультраструктуры и ферментативной активности алейроновых клеток). Есть все основания полагать, что такие эффекты, особенно последний, теснее других связаны с первичным действием гиббереллина.

# МЕНЕЕ ИЗВЕСТНЫЕ ЭФФЕКТЫ ГИББЕРЕЛЛИНА. ДЕЙСТВИЕ НА ДРУГИЕ ОРГАНИЗМЫ

## ПРОТИВОЛУЧЕВОЕ ДЕЙСТВИЕ

Кроме рассмотренных, отмечены и другие проявления действия гиббереллинов на цветковые растения. Сюда относится способность гиббереллина нормализовать рост и метаболизм растений, подвергнутых ионизирующей радиации [11, 56, 313]. Так, замачивание в растворе ГК ( $10^{-4}$  М) снимало торможение роста проростков гороха, вызванное  $\gamma$ -облучением сухих семян [313].

Рядом исследований показано, что у облученных растений, помимо других нарушений обмена, сильно изменяется уровень эндогенных фитогормонов и ингибиторов [28, 40, 86, 90]. Положительное влияние гиббереллина на облученные растения может быть связано с восстановлением нормального баланса эндогенных регуляторов роста [90]. Отмечено также, что обработка гиббереллином уменьшает вызванное облучением изменение активности ряда ферментов, стимулирует синтез нуклеиновых кислот и белка, способствует восстановлению поврежденных  $\gamma$ -радиаций ДНК [58, 87—89, 313].

## ЗАДЕРЖКА СТАРЕНИЯ

Гиббереллин способен задерживать старение изолированных листьев некоторых растений [241, 399, 502]. Внешне это выражается в том, что изолированные листья (или высадки из листьев), помещенные в раствор ГК, в темноте остаются зелеными значительно дольше, чем находящиеся в воде. Особенно отчетливо этот эффект гиббереллина проявляется при действии на листья одуванчика (*Taraxacum officinale*) и щавеля (*Rumex obtusifolius*), чувствительные к очень низким концентрациям ГК (соответственно  $10^{-3}$  и  $10^{-5}$  мг/л). Вызываемую гиббереллином задержку распада хлорофилла в дисках из листьев упомянутых растений было даже предложено использовать в качестве чувствительного теста на гиббереллины [400, 886]. Установлено, что под влиянием гиббереллина задерживается не только разрушение хлорофилла, но и другие процессы, характерные для стареющих органов, в частности распад белка и снижение содержания РНК [400, 402].

В неотделенных от растения листьях содержание свободных эндогенных гиббереллинов с возрастом постепенно понижается; очень резкое падение уровня гиббереллинов про-

исходит также в срезанных листьях в темноте. Предполагается, что старение листьев может быть связано с недостатком свободных эндогенных гиббереллинов; при обработке гиббереллином содержание его в листьях повышается и процессы старения замедляются [242, 400].

Гиббереллин может задерживать старение не только листьев, но и других органов, например плодов и изолированных лепестков цветков [426].

Старение изолированных органов задерживают и многие другие физиологически активные вещества, например кинетин и 2,4-Д, так что описанный эффект не специфичен для гиббереллина. Однако некоторые объекты значительно чувствительнее к гиббереллину, чем к другим веществам, вызывающим этот же эффект. Так, кинетин замедляет процессы старения в дисках из листьев щавеля в концентрации не ниже 6 мг/л, аденин —  $10^2$  мг/л,  $\text{KNO}_3$  и  $\text{KCl}$  — 0,125 М (ГК, как упоминалось, активна в концентрации  $10^{-5}$  мг/л) [886].

### ВЛИЯНИЕ НА ОПАДЕНИЕ ОРГАНОВ

Опадение органов контролируется непосредственно ауксином и АБК, но другие фитогормоны также участвуют в регуляции этого процесса [239]. При нанесении на зону образования отделительного слоя экзогенный гиббереллин значительно ускоряет опадение, но вызываемые им анатомические изменения отличаются от изменений, происходящих в отделительном слое под влиянием АБК [286]. Отмечена стимуляция опадения почек и коробочек у хлопчатника; на опадение листьев этого растения ГК и этилен действовали как синергисты [666, 863]. В отдельных случаях гиббереллин задерживает опадение листьев и плодов; косвенной причиной такого эффекта может быть вызываемая обработкой стимуляция роста [239].

### ПОДАВЛЕНИЕ СИНТЕЗА ПИГМЕНТОВ

Отмечена способность экзогенного гиббереллина подавлять синтез некоторых пигментов — антоциана у *Daucus carota* [796] и амарантина у *Amaranthus caudatus* [568, 569, 823]. Максимальное ингибирование синтеза амарантина в проростках *A. caudatus* вызывают  $A_3$ ,  $A_4$  и  $A_7$  в концентрации 1 мг/л;  $A_8$ ,  $A_{13}$ ,  $A_{14}$  и  $A_{17}$  — мало или неактивно. Эффект является следствием влияния гиббереллина на образование и (или) доступность тирозина, необходимого для синтеза пигмента [823].

Как ингибитор образования антоцианинов в проростках томата гиббереллин активен в еще более низких концентрациях ( $10^{-5}$ — $10^{-1}$  мг/л); в этом интервале зависимость эффекта от концентрации гиббереллина линейна [567].

### ВЛИЯНИЕ НА ТКАНИ И ОРГАНЫ, КУЛЬТИВИРУЕМЫЕ IN VITRO

ГК не является необходимым компонентом питательных сред, используемых для культивирования растительных тканей и органов in vitro, однако внесение ее в среду обычно сильно влияет на развитие культур. Отмечено, например, стимулирующее влияние ГК на развитие чашелистиков в культуре изолированных цветочных почек *Aquilegia formosa* [543] и образование корней у эмбрионов *Citrus sinensis* [573], угнетение образования семян при культивировании пестиков *Nigella sativa* [717].

Описана различная реакция на экзогенный гиббереллин меристематических тканей, изолированных из апексов, зимних почек и усиков винограда [600]. Эти различия, по мнению авторов, могут быть следствием неодинакового содержания эндогенных гиббереллинов и различного баланса регуляторов роста в упомянутых органах. Культуры изолированных тканей и органов — исключительно удобный объект для изучения взаимодействия гиббереллинов с другими регуляторами роста [481, 643].

### БЫСТРЫЕ ЭФФЕКТЫ ГИББЕРЕЛЛИНА

К числу «быстрых» (rapid) проявлений действия фитогормонов относят эффекты, проявляющиеся не позже чем через час после их применения [713]. Предполагается, что быстрые эффекты не затрагивают процессов, основанных на синтезе и трансляции новых молекул РНК [714]. Изучение таких эффектов требует специфических методических подходов и специальных высокочувствительных приборов (датчиков, преобразователей, усилителей, микроэлектроаппаратуры и др.). Наиболее полно изучено быстрое действие ауксина на рост. Данных о быстрых эффектах гиббереллина немного, они относятся в основном к его влиянию на рост [553, 659, 687, 713].

Стимуляция роста гиббереллином обычно обнаруживается быстрее чем через час после обработки. Как правило, стимуляции роста предшествует латентный период различной продолжительности. Процессы, происходящие в это вре-

мя, являются, по-видимому, наиболее ранней реакцией клеток и тканей на гиббереллин; о сущности их пока мало что известно. Для отрезков первого междоузлия 6-недельных растений овса, включающих узел и часть стебля с основанием листа и интеркалярной меристемой, латентный период составляет 35 мин. После его окончания под влиянием ГК рост усиливается в 15 раз, если субстрат содержит сахара, и несколько слабее, если сахаров нет [238]. Декапитированные этиолированные проростки гороха реагируют на ГК ( $10^{-4}$  М) через  $24 \pm 9$  мин после обработки [886]. Продолжительность латентного периода стимуляции роста карликового мутанта кукурузы  $d_1$  зависит от времени, прошедшего с момента декапитирования coleoptily до нанесения ГК: при обработке через 1, 2 и 4—7 ч после удаления верхушки он продолжается соответственно 90, 30 и 21 мин [713].

При действии ГК на отрезки coleoptилей проростков пшеницы, полученных из  $\gamma$ -облученных семян, латентный период длился 50 мин, а стимуляция роста достигала максимума через 90 мин после его окончания. Кривая роста, стимулированного ГК, резко отличалась от кривой роста, стимулированного ИУК.

В процессе индукции синтеза ферментов в алейроновых клетках быстрое действие гиббереллина также осуществляется во время латентного периода, когда, как предполагается, происходит образование гиббереллин-белкового комплекса. Гудвин и Карр [437] различают в латентной фазе индуцированного ГК синтеза  $\alpha$ -амилазы три периода: предтранскрипционный (0—2 ч), транскрипционный (2—3 ч) и посттранскрипционный (предтрансляционный — 3—4 ч). К категории быстрых относятся процессы, происходящие во время первого периода. Эти процессы весьма чувствительны к температуре, для их осуществления не требуется кальций, но необходимо железо.

ГК слабо (на 15%) ингибирует подкисление среды отрезками стебля Avena. Ингибирование обнаруживается уже через 10 мин после внесения ГК — раньше, чем стимуляция роста. Спустя 90 мин исходная кислотность среды восстанавливается, и в дальнейшем гиббереллин повышает скорость подкисления [477].

По данным Эрдели с соавт. [229], поглощение  $^{14}\text{CO}_2$  и выделение кислорода листьями гороха огурца изменяются уже через несколько минут после обработки гиббереллином; анализ кинетических кривых в переходные периоды «темнота—свет» и «свет—темнота» позволяет предполагать быстрое влияние гиббереллина на эти процессы.



По мнению Коллинз с соавт. [339], в основе быстрых эффектов гиббереллина лежит его влияние на синтез фосфолипидов и мембран на процессы, связанные с наличием цитидинтрифосфата и его дериватов и не зависящие от метаболизма нуклеиновых кислот.

## ДЕЙСТВИЕ НА ДРУГИЕ ОРГАНИЗМЫ

Представление о физиологической активности гиббереллинов не будет полным, если хотя бы коротко не охарактеризовать его действие на другие организмы. Этому вопросу посвящено хотя и много, но неизмеримо меньше работ, чем влиянию гиббереллина на цветковые растения, и в отношении многих объектов имеющиеся данные отрывочны и противоречивы. Можно все же считать установленным, что гиббереллин не является фактором роста бактерий, актиномицетов и грибов и не оказывает на эти микроорганизмы какого-либо четко выраженного специфического действия. Однако внесение в питательную среду гиббереллина может существенно повлиять на рост и развитие микробных культур, вызывая как положительные, так и отрицательные эффекты.

Рост водорослей гиббереллин стимулирует. Определено показаны стимуляция гиббереллином роста папоротников и его влияние на морфогенез этих растений. Рост хвойных экзогенный гиббереллин не стимулирует или стимулирует в значительно меньшей степени, чем рост цветковых, но влияет на образование генеративных органов.

Инъекции ГК личинкам саранчи (*Locusta migratoria* и *Schistocera gregaria*) четвертого возраста приводили к укорочению возрастной фазы. Другие случаи специфического физиологического действия гиббереллинов на организм животных не описаны, но есть данные о его способности стимулировать рост молодых животных (мышей, кроликов, морских свинок). Многочисленными исследованиями установлено, что для теплокровных ГК практически не токсична [124, 165].

## О НЕКОТОРЫХ ФАКТОРАХ, ВЛИЯЮЩИХ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ГИББЕРЕЛЛИНА

Материал этой главы показывает, что физиологическое действие гиббереллина очень многообразно, причем вызываемые им эффекты во многих случаях нестабильны, а нередко и противоречивы.

Слабая активность экзогенного гиббереллина или полное отсутствие ее могут быть следствием применения «не того» гиббереллина; однако этой частной причиной объясняются далеко не все случаи «нетипичного» действия гиббереллинов.

Среди факторов внешней среды, влияющих на активность экзогенных и эндогенных гиббереллинов, важную роль играют условия освещения [801]. О зависимости образования и накопления гиббереллинов в листьях от характера фотопериодического воздействия (наиболее благоприятен для этих процессов длинный день), способности гиббереллина во многих случаях заменять действие длинного дня как индуктора цветения, а при прорастании светочувствительных семян — воздействию белым или красным светом уже говорилось. От условий освещения зависят и другие эффекты гиббереллина, в частности его влияние на рост, причем многое тут определяется специфическими особенностями растений. Как известно, свет тормозит рост растений. Гиббереллин снимает это действие света, стимулируя рост на свету; в темноте как стимулятор роста он обычно менее активен. Но есть растения — горох, перилла, подсолнечник и ряд других — чувствительные к гиббереллину и в темноте. На некоторые растения, например карликовую фасоль *Ph. vulgaris*, свет и гиббереллин действуют одинаково — как стимуляторы роста [435].

Зависимость действия гиббереллина от качества света особенно отчетливо обнаруживается при воздействии на светочувствительные семена салата [847]. Как и красный свет, экзогенная ГК способна снимать торможение прорастания, вызываемое дальним красным светом; облучение последним, в свою очередь, может препятствовать стимуляции прорастания гиббереллином. Конечный эффект определяется не только длительностью облучения и последовательностью, в которой проводятся облучение и обработка гиббереллином, но и состоянием семян во время этих воздействий: ГК эффективна (хотя и снимает действие дальнего красного света не полностью), если облучение производится в начале набухания, и почти не стимулирует прорастание при облучении семян через 6—12 ч после помещения их в воду [691] (рис. 16).

Много исследований посвящено взаимодействию гиббереллинов с другими регуляторами роста, изучению баланса фитогормонов и ингибиторов в растениях и влиянию его на эффективность экзогенных регуляторов роста. Интерес к этой проблеме особенно возрос в последние годы [29, 73,

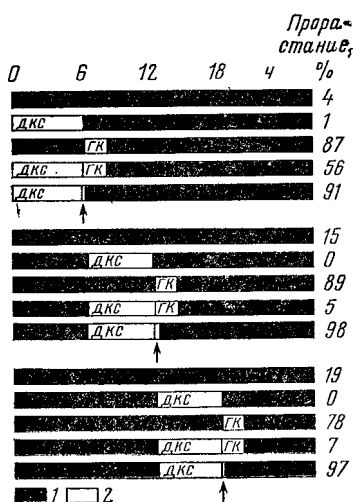


Рис. 16. Влияние облучения дальним красным (ДКС) и красным светом и гиббереллина (ГК) на прораствание семян салата сорта Grand Rapids [691]

1 — темнота; 2 — облучение дальним красным светом, 6 ч; стрелка — облучение красным светом, 15 мин

84, 248, 285, 380, 395, 564, 822]. Детальное рассмотрение исследований, проводимых в этом направлении, выходит за рамки настоящей книги, но ввиду важности проблемы не затронуть этого вопроса нельзя.

При совместном применении гиббереллина и ауксина возможны различные типы взаимодействия между этими гормонами: синергизм, антагонизм, аддитивность. Приведем лишь один характерный пример. При обработке закончивших рост междоузлий *Ph. multiflorus* ГК препятствует торможению роста пазушных почек, вызываемому ИУК, но если обработать растущее междоузлие, ГК усиливает апикальное доминирование, т. е. действует в том же направлении, как и ИУК. При интенсивном освещении и хорошем снабжении питательными веществами ГК может ускорять рост боковых побегов даже в присутствии ИУК. Таким образом, в регулировании апикального доминирования действие ГК и ИУК при их совместном применении зависит от состояния (возраста) обрабатываемых растений и может контролироваться факторами внешней среды [618].

АБК часто выступает как антагонист гиббереллина, ингибируя вызываемые им реакции. Это относится к эффектам гиббереллина, связанным с прорастванием семян и процессами роста, а также влиянием его на ферментативную активность семян злаков. Почти все возникающие под влиянием ГК реакции могут быть остановлены добавлением АБК [856]. На взаимодействие ГК и АБК влияют и другие физиологически активные вещества, в частности этилен [510]. В присутствии этилена отмечено изменение и ряда других эффектов гиббереллина [279, 822].

Самые разнообразные процессы жизнедеятельности ра-

стений — рост, покой, инициация цветения, формирование пола, количество, рост и созревание плодов, старение и опадение органов, образование корней и другие — находятся под контролем эндогенных регуляторов роста. Гиббереллины в большей или меньшей степени участвуют в регуляции всех этих процессов. Физиологическая реакция на гиббереллин, как и на любой другой регулятор роста, в первую очередь зависит от того, какая ткань (клетка) оказывается мишенью его действия. Например, меристематические клетки могут реагировать на гиббереллин усилением митотической активности, незакончившие рост клетки стебля — растяжением, клетки алейронового слоя — образованием  $\alpha$ -амилазы и других ферментов. Специфичность реакции определена программой развития клетки. Однако реализация этой программы, конкретная реакция на воздействие гиббереллином (либо любым другим физиологически активным веществом) зависят от совокупности множества внешних и внутренних факторов, среди которых далеко не все поддаются регулированию и контролю, а многие, вероятно, еще и неизвестны. В этом основная причина часто наблюдаемой нестабильности, а нередко и противоречивости вызываемых гиббереллином эффектов.

#### ГЛАВА ЧЕТВЕРТАЯ

## **МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ, ЗАВИСИМОСТЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ОТ СТРОЕНИЯ МОЛЕКУЛ**

### **МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ**

Выяснение механизма действия фитогормонов было и остается одной из кардинальных проблем биохимии и физиологии растений.

Многочисленные морфофизиологические реакции растений, вызываемые экзогенным гиббереллином, как правило, вторичны. Между первичным эффектом, являющимся результатом включения гиббереллина в метаболизм, и наблюдаемой реакцией растения лежит длинная цепь событий, которые определяются множеством внутренних и внешних факторов.

В большинстве работ по этому вопросу первичное действие гиббереллина связывается с его прямым влиянием на

геном регуляцией транскрипции. Широко известная гипотеза о механизме действия гормонов, в том числе фитогормонов, принадлежит Боннеру [20]. Основываясь на классических представлениях, развитых Жакобом и Моно о механизме реализации генетической информации в бактериальной клетке, он предполагает, что гормоны действуют путем активации генов, которые были до того репрессированы. Это вызывает синтез информационной РНК, что, в свою очередь, ведет к синтезу в ткани новых ферментов или к усилению синтеза уже имевшихся.

Обосновывая применимость своей гипотезы к гиббереллинам, Боннер рассмотрел две системы, в которых экзогенный гиббереллин выступает как агент, вызывающий дерепрессию неактивного генома. Такими системами являются прорастающие глазки картофеля и алейроновые клетки семян ячменя. В обеих системах функция гиббереллина как дерепрессора выражена достаточно четко.

Согласно гипотезе Боннера, в непроросшем зерне ячменя ген, контролирующий синтез  $\alpha$ -амилазы, полностью репрессирован. При прорастании семян или под действием экзогенного гиббереллина алейроновые клетки начинают синтезировать и выделять большое количество фермента. Роль эндогенных гиббереллинов или экзогенной ГК одинакова: включение (дерепрессия) ранее недействующего гена, повышение матричной активности ДНК. Это приводит к синтезу специфической информационной РНК, которая, в свою очередь, обеспечивает синтез  $\alpha$ -амилазы.

Гипотеза Боннера, выдвинутая в середине 60-х годов, и сейчас остается достаточно серьезно аргументированной. Но следует отметить, что лежащий в ее основе экспериментальный материал, относящийся к гиббереллинам, недостаточен, а ряд экспериментальных данных не укладывается в рамки этой гипотезы [129]. Механизм осуществления гиббереллином функции дерепрессора до сих пор не ясен. Остается открытым и широко обсуждается вопрос о том, на каком уровне — транскрипции (во время синтеза иРНК), посттранскрипционном или же на уровне трансляции (во время синтеза белка) осуществляется первичное действие гиббереллина [511, 512, 664].

Алейроновый слой семян злаков, в первую очередь ячменя, вот уже более 20 лет остается основной системой, используемой при изучении механизма действия гиббереллина. Отсутствие деления клеток — главное достоинство этого объекта, значительно облегчающее интерпретацию экспериментальных данных. Именно на этой системе получена

большая часть сведений по обсуждаемому вопросу. Было, в частности, обнаружено, что индуцируемый ГК синтез  $\alpha$ -амилазы имеет лаг-фазу, и что актиномицин Д, внесенный в этот период, полностью или частично — в зависимости от времени внесения — ингибирует действие гормона [322, 330, 866]. Однако процессы, происходящие во время лаг-фазы, — а именно они представляют наибольший интерес — долгое время оставались неизвестными. Лишь эксперименты, проведенные за последнее десятилетие, пролили некоторый свет и на этот период действия ГК в алейроновых клетках [394, 489, 496, 513, 514, 685, 922].

По данным Цвар и Джекобсена [922], ГК стимулирует селективное включение меченого предшественника в полидисперсную (5—14 S)-РНК. Более поздние данные о том, что ГК усиливает синтез поли (А)-РНК [513, 514] расцениваются как дальнейшее подтверждение представления о действии гормона на уровне транскрипции, так как поли(А)-сегменты характерны для эукариотических иРНК [664]. Усиление синтеза поли(А)-РНК начинается через 3—4 ч после введения ГК и достигает максимума через 10—12 ч, что в точности совпадает с тем моментом, когда появляется в уловимых количествах  $\alpha$ -амилаза.

Хиггинс с соавт. [489] установили еще более непосредственную связь между стимулированным ГК синтезом *de novo* ферментов и появлением соответствующей РНК. Они изолировали из обработанного и не обработанного ГК алейронового слоя ячменя общую и поли(А)-РНК и исследовали их способность к белковому синтезу в бесклеточной системе из зерна пшеницы. Скорость образования  $\alpha$ -амилазы в бесклеточной системе в присутствии РНК из обработанного гиббереллином алейронового слоя соответствовала скорости индуцированного ГК синтеза фермента *in vivo* (в алейроновом слое). Таким образом, было убедительно показано, что в обработанном ГК алейроновом слое уровень транслируемой иРНК  $\alpha$ -амилазы и скорость синтеза  $\alpha$ -амилазы возрастают параллельно. Этот результат оценивается как наиболее убедительное доказательство действия ГК на синтез селективной РНК и синтез ферментов [664].

Совокупность этих данных показывает, что в алейроновых клетках ячменя ГК действует на уровне транскрипции, вызывая синтез специфических видов иРНК, на которых, в свою очередь, осуществляется *de novo* синтез некоторых гидролитических ферментов [511, 664].

Вместе с тем целый ряд экспериментальных данных

свидетельствует о возможности существования других первичных механизмов физиологической активности гиббереллина. Неоднократно показано, в частности, увеличение проницаемости мембран под действием гиббереллина [548]. Вернер [865] установил, что синтез гидролаз происходит только на полисомах, связанных с мембранами, и что только в присутствии гиббереллина мембраны становятся доступными для прикрепления полисом, с которыми связаны гидролазспецифические информационные РНК. Образование амилазы под воздействием гиббереллина может контролироваться на посттранскрипционном уровне при участии рибосом или эндоплазматического ретикулула.

Джонсон и Кенде [519] исследовали некоторые биохимические явления, происходящие в алейроновом слое ячменя во время лаг-фазы действия ГК. Самые первые изменения, отмечаемые после воздействия ГК,—повышение активности двух ферментов лецитинового обмена, происходящее в течение первых 2 ч после воздействия (рис. 16). Одновременно, а может быть и ранее, повышается включение  $^{32}\text{P}$  в СТР, а несколько позднее усиливается включение меченого холина в микросомальные липиды и  $^{32}\text{P}$  в фосфолипиды. На основании этих данных авторы предложили модель действия ГК на посттранскрипционном уровне, согласно которой в течение первых нескольких часов после воздействия ГК начинается синтез эндоплазматического ретикулула, продолжающийся в течение 4—8 ч, после чего выделяются гидролитические ферменты, и РНК которых уже имелись в алейроновом слое до воздействия ГК. Эта модель, однако, не подтверждена прямыми доказательствами и противоречит многочисленным данным о зависимости действия ГК от синтеза новых РНК [664].

Эвинс и Вернер [394] исследовали последовательность событий, происходящих в изолированном алейроновом слое во время лаг-фазы индуцированного ГК синтеза  $\alpha$ -амилазы, и показали усиление образования полирибосом и мембран эндоплазматического ретикулула. Эти процессы начинаются через 2—4 ч после воздействия ГК. Показано также, что полирибосомы, ответственные за синтез ферментов, являются именно теми, которые образуются в присутствии гормона, и что эти полирибосомы прикрепляются к эндоплазматическому ретикулулу.

По другим данным, увеличение числа и размера полисом в алейроновом слое, обработанном гормоном [393, 394], происходит, скорее всего, за счет существующих рибосом и отражает изменения в количестве и качестве

трансдуцируемой РНК, так как  $A_3$  не индуцирует синтез рРНК [922].

Авторы цитированных исследований пришли к заключению, что стимулированное ГК повышение числа рибосом и увеличение доли полирибосом является, возможно, предпосылкой индуцируемого гормоном белкового синтеза.

Имеются предположения о стабилизирующем и активирующем действии  $A_3$  на предсуществующую в алейроновом слое  $\alpha$ -амилазную иРНК [314, 431], однако они не были подтверждены [685], как и предположения о химической модификации предсуществующих  $\alpha$ -амилазных иРНК (изменение уровня метилирования иРНК) [323] в ответ на обработку  $A_3$  [512, 685].

Таким образом, ряд фактов не подтверждает представлений о посттранскрипционном действии ГК в алейроновом слое ячменя, хотя возможность осуществления функций гиббереллина на этом уровне полностью не исключается [512, 664].

Несмотря на достигнутые успехи, многое в области механизма действия гиббереллинов на растения остается неясным. Не известен механизм химического взаимодействия ГК с генетическим аппаратом растительной клетки, а сведения о взаимодействии гиббереллинов с ее макромолекулами крайне скудны; практически ничего не известно о рецепторах гиббереллинов, хотя наличие их не вызывает сомнения [520]. В настоящее время выделен ряд белковых и полисахаридных фракций, которые вступают в прочную нековалентную связь с гиббереллинами [554, 536, 575, 824—827]. Однако четких доказательств специфичности этого связывания не приводится.

Пока нет ответа на вопрос, является ли действие ГК, проявляющееся в стимуляции синтеза специфических ферментов в алейроновых клетках ячменя, универсальным. Другими словами, участвует ли гиббереллин в процессах регуляции роста и развития растений посредством того же механизма, каким он осуществляет свое действие в алейроновых клетках ячменя? [664].

Не исключено, что существует несколько механизмов первичного включения гиббереллина в метаболизм и что в системах, отличных от алейроновых клеток, механизм его действия может быть иным [165]. Установлено, например, что вызываемое ГК повышение активности фосфохолинглицеридтрансферазы не требует синтеза РНК или белка *de novo*. Уоринг и Филлипс [875] связывают специфичность действия гормонов, включая и гиббереллины, с осо-



бенностями тканей-мишеней. Высказывалось также предположение [36, 709], что причиной усиленного роста обработанных гиббереллином растений может быть повышение концентрации активного ауксина и что в растениях могут существовать различные механизмы действия гиббереллина в зависимости от условий освещения [230].

Весьма вероятно, что гиббереллин действует в двух направлениях — путем изменения синтеза и свойств мембран и путем влияния на хромосомный аппарат клеток.

В целом приходится констатировать, что хотя все перечисленные соображения относительно возможного механизма действия гиббереллинов в растениях основываются на соответствующем экспериментальном материале, убедительных доказательств в пользу какого-либо из них пока не получено.

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ И СТРОЕНИЕ МОЛЕКУЛЫ

Многочисленные исследования по сравнению физиологической активности гиббереллинов и выявлению зависимости активности от структуры молекулы обобщены в ряде обзоров [124, 296, 758, 906]. Число использованных при этом биотестов превышает 40. Из них наиболее употребительны удлинение эпикотилей гороха, растяжение гипокотилей огурца и салата, удлинение листовой пластинки карликовых мутантов кукурузы и карликовых сортов риса, стимуляция амилазной активности в алейроновом слое эндосперма ячменя.

Исследования показали, что гиббереллины серьезно различаются по физиологической активности. Для иллюстрации приведем ряды сравнительной активности нескольких, по возможности одних и тех же, гиббереллинов при использовании разных биотестов.

Эпикотили карликового гороха (сорт Пионер):  $A_7 > A_3 > A_1 \approx A_4 \approx A_5 > 0$  [3, 124].

Гипокотили огурца (разные сорта):  $A_7 > A_4 > A_5 \gg A_3 > A_1 > 0$  [3, 124].

Стимуляция амилазной активности (алеироновый слой эндосперма ячменя):  $A_3 \geq A_1 > A_4 = A_7 > A_5 \geq A_6 \geq 0$  [124].

Как видим, если в тестах на карликовом горохе и эндосперме ячменя  $A_6$  практически не активен, то на огурце его активность достаточно велика и значительно превышает таковую  $A_3$ .

Таким образом, различия носят не только количественный, но и качественный характер: порядок убывания активности гиббереллинов может меняться в зависимости от биотеста (вид или сорт растения, характер теста).

При установлении роли того или иного элемента молекулы в проявлении физиологической активности существенную информацию дает сравнение некоторых пар гиббереллинов, различающихся именно этим элементом (наличие или отсутствие гидроксила в положениях С-3 или С-13, эндоциклическая 1- или 2-двойная связь, степень окисления заместителя при С-18 в кольце А и др.).

Анализ многочисленных данных позволяет разделить структурные элементы молекул гиббереллинов на две группы. Первая группа включает те элементы, которые необходимы для проявления активности или, во всяком случае, всегда играют положительную роль независимо от биотеста. Вторая группа — элементы, роль которых может меняться в зависимости от биотеста (организм, тип реакции). К первой группе следует отнести тетрациклическую гиббереллановую систему, природное пространственное расположение элементов молекулы,  $\gamma$ -лактон, карбоксил в положении С-7 и, по-видимому, метиленовую группу в положении С-17 и метильную в положении С-18.

Ко второй группе относятся гидроксилы в положениях С-3 и С-13 и эндоциклическая непредельная связь в кольце А. При этом гидроксил при С-3 и  $\Delta^1$ -связь чаще играют положительную, а не отрицательную роль, а С-23-гидроксил — наоборот. Положительная роль гидроксила при С-13 чаще всего проявляется в тестах, основанных на биохимических реакциях.

Так, в приведенных выше рядах активности  $A_4$  везде активнее  $A_9$ , что свидетельствует о положительной роли ОН-группы при С-3. На карликовом горохе и огурце  $A_7 > A_3$ , что свидетельствует об отрицательной роли ОН-группы при С-13, что особенно резко выражено при использовании проростков огурца. Однако при стимуляции амилолитической активности  $A_3 > A_7$  и  $A_1 > A_4$ : здесь ОН-группа при С-13 играет уже положительную роль. Как правило,  $A_3 > A_1$  и  $A_7 > A_4$ , что свидетельствует о положительной роли эндоциклической ненасыщенной связи.

Совокупность перечисленных выше признаков обуславливает высокую физиологическую активность гиббереллинов  $A_7$ ,  $A_3$  и некоторых других в большинстве изученных тестов.

Анализ полученных данных выявляет глубокие качест-

венные различия в чувствительности тест-объектов. Эти различия могут быть связаны как с генетическими особенностями растений (вид, сорт), так и со спецификой реакции-теста (прорастание семян, стимуляция роста, партенокарпия, ферментативная активность). Так, реакция растений семейства тыквенных на гиббереллины в первую очередь определяется наличием у последних ОН-группы при С-13 и не зависит от характера теста (ростовая реакция, цветение и др.): не имеющие этого гидроксила гиббереллины, например А<sub>7</sub>, А<sub>4</sub>, А<sub>9</sub>, высокоактивны, имеющие — малоактивны. В приведенном примере решающее значение имеют генетические особенности, присущие всему семейству. Известны и другие случаи, когда специфическая реакция растений на различные гиббереллины обусловлена субвидовыми генетическими различиями. Так, карликовый мутант кукурузы d<sub>1</sub> высокочувствителен к гиббереллинам, имеющим ОН-группу при С-3 (А<sub>1</sub>, А<sub>3</sub>, А<sub>4</sub>, А<sub>7</sub>) независимо от наличия у них С-13-гидроксила и эндоциклической связи, а мутанты d<sub>2</sub>, d<sub>3</sub> и d<sub>5</sub> наоборот, слабо реагируют на гиббереллины, имеющие ОН-группу при С-3, и положительно отзываются на присутствие двойной связи в кольце А.

Имеются случаи специфической чувствительности к гиббереллинам в зависимости от типа реакции, безотносительно к систематической (генетической) принадлежности тест-объекта. Например, при индукции партенокарпии у различных растений С-3-гидроксил чаще играет положительную роль, а С-13-гидроксил — отрицательную [124].

Таким образом, можно заключить, что физиологическая активность гиббереллина определяется (качественно и количественно) его химическим строением. При этом требования к некоторым структурным элементам молекулы (С-3- и С-13-гидроксилам, эндоциклической двойной связи в кольце А) могут быть совершенно различными и даже прямо противоположными в зависимости от генетических особенностей растения и, возможно, типа физиологической реакции (теста).

Для объяснения причин специфической физиологической активности гиббереллинов привлекаются две гипотезы, впервые сформулированные Брайеном [295, 296]. Согласно первой, только несколько гиббереллинов, а возможно лишь один, действительно активны, в то время как остальные должны переходить в эту активную форму *in vivo*. В свете этой гипотезы различная реакция растений или их органов на тот или иной экзогенный гиббереллин обуслов-

лена разной способностью растений перестраивать этот гиббереллин в активную форму.

Другая гипотеза сводится к тому, что растения обладают различными специфическими рецепторами гиббереллинов и активность последних зависит от степени их соответствия структуре молекулы специфического рецептора. Разные виды (сорта) растений, а возможно, и органы растения, могут иметь различные рецепторы.

В действительности для объяснения явления специфичности физиологической активности гиббереллинов придется привлекать обе гипотезы. Если гиббереллин неактивен, значит, его молекулярная структура не соответствует структуре рецептора, а ферментные системы растения (тест-объекта) не в состоянии нужным образом перестроить структуру его молекулы.

Новые данные в поддержку изложенных гипотез приводит Финни [727], которому принадлежат основные работы по действию гиббереллинов на карликовые мутанты кукурузы. Он показал, что гормоном роста кукурузы является гиббереллин  $A_1$ , а разная реакция мутантов на различные гиббереллины связана с их способностью (или неспособностью) достраивать экзогенный гиббереллин до  $A_1$ . Это является дополнительным подтверждением в пользу нашего предположения о том, что существование большого числа разнообразных эндогенных гиббереллинов не случайно. По-видимому, каждый из них, обладая сравнительно узким спектром действия, «отвечает» за ту или иную физиологическую реакцию (биохимический процесс), а очень широкий спектр активности гиббереллина  $A_3$  скорее характерен для фитотоксина.

Структурные различия между активными формами С-19-гиббереллинов, по-видимому, в первую очередь касаются наличия или отсутствия гидроксила при С-13. Возможно, существуют и соответствующие две крупные группы гиббереллиноподобных гормонов растений.

Физиологическая активность С-20-гиббереллинов, по-видимому, в первую очередь связана с тем, что они являются биогенетическими предшественниками С-19-гиббереллинов и претерпевают в растении соответствующую перестройку.

К числу наиболее реакционноспособных элементов молекулы гиббереллина относятся лактон, а также С-3- и С-13-гидроксилы, причем первый наиболее лабилен у гиббереллинов с ненасыщенной связью в кольце А. Этим, возможно, и объясняется «активная» роль данных элементов молекулы [124].

При анализе причин различий активности экзогенных гиббереллинов нельзя, конечно, не принимать во внимание и такие более простые факторы, как растворитель, место нанесения препарата и особенно полярность молекулы. В частности, низкая активность гиббереллинов, отягощенных карбоксильными или гидроксильными группами, таких, как  $A_8$ , может объясняться их высокой полярностью.

## ГЛАВА ПЯТАЯ

# МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЙ СИНТЕЗ ГИББЕРЕЛЛИНОВ

Препараты гиббереллина получают путем микробиологического синтеза, наподобие антибиотиков [124, 287, 288, 516, 766]. Продуцент гиббереллинов — фитопатогенный гриб *Fusarium moniliforme* Sheld. (совершенная стадия *Gibberella fujikuroi* (Saw.) Wr). Род *Fusarium* объединяет большую группу сапрофитных и фитопатогенных организмов — несовершенных грибов, для которых характерно размножение неполовым путем, с помощью спор-конидий. У многих видов *Fusarium* найдены их совершенные стадии, отличающиеся половым размножением с образованием сумок (асков) со спорами. По-видимому, большинство видов, относимых к данному роду, в действительности представляют собой конидиальные стадии сумчатых грибов-аскомицетов и имеют две формы спороношения: конидиальную (несовершенную) и сумчатую (совершенную). В чистой культуре (при искусственном культивировании) сумчатая стадия образуется редко и известна лишь для немногих видов *Fusarium*. Совершенная стадия гриба-продуцента *G. fujikuroi* принадлежит к аскомицетам из группы *Pyrenomycetes*, порядок *Hydrocreales*. *F. moniliforme* — возбудитель болезней многих сельскохозяйственных культур, в основном семейства злаковых [137, 828]. Симптомы «сверхраста», характерные для вызываемой им болезни риса ба-канэ, для других растений в естественных условиях не описаны. Расы *F. moniliforme*, обладающие способностью синтезировать гиббереллины, чаще всего выделяют из растений риса, хотя они встречаются и в других растениях.

Несомненный научный интерес представляет вопрос о значении для *F. moniliforme* способности к синтезу гиббереллинов. Эти вещества, как правило, не оказывают замет-

ного влияния на рост микроорганизмов и, в частности, самого продуцента. Нередко встречаются неактивные, т. е. неспособные к синтезу гиббереллинов формы *F. moniliforme*, которые тем не менее вполне жизнеспособны. Направляется вывод, что гиббереллины — случайные, «побочные» метаболиты, «ненужные» грибу. Однако обширный экспериментальный материал по действию гиббереллинов на активность гидролитических ферментов растений, накопленный за последние два десятилетия, позволил дать объяснение необычной способности этого фитопатогенного гриба к интенсивному синтезу гиббереллинов.

В 1973 г. Г. С. Муромцевым было высказано предположение, что если какая-либо раса этого фитопатогена не обладает в достаточной мере собственной амилолитической активностью, обеспечивающей распад крахмала в тканях растения-хозяина до легко усвояемых сахаров, то выделение ею гиббереллинов в ткани инфицированного растения может как бы восполнить этот недостаток, активизируя гидролиз крахмала собственными ферментами растения-хозяина [124]. Таким образом, расы *F. moniliforme*, не обладающие достаточной амилолитической активностью, должны быть способны к синтезу гиббереллинов. Расы, не способные к синтезу гиббереллинов, должны быть активными продуцентами амилазы.

Для экспериментальной проверки высказанного предположения были определены амилолитическая и «гиббереллиновая» активности у 15 штаммов *F. moniliforme*, различающихся между собой по морфологическим и культуральным признакам [130]. Результаты исследования показали, что наивысшей амилолитической активностью обладали именно те штаммы гриба, которые были неспособны к синтезу гиббереллинов. Остальные штаммы, синтезирующие заметное количество гиббереллинов, обладали более низкой амилолитической активностью, вплоть до полного ее отсутствия.

Полученные данные явились серьезным аргументом в поддержку гипотезы о приспособительном значении для фитопатогена *G. fujikuroi* способности к синтезу гиббереллинов. Они объясняют и тот факт, что гриб синтезирует преимущественно гиббереллин  $A_3$ . Именно этот гиббереллин наиболее активно стимулирует амилолитическую активность эндосперма зерна у злаковых.

Начиная с 60-х годов стали появляться сообщения о том, что способностью к синтезу гиббереллинов обладает не только *F. moniliforme*, но и некоторые другие самые раз-

нообразные микроорганизмы. В большинстве случаев речь идет о гиббереллиноподобных веществах, так как эти соединения окончательно не идентифицировались.

Вещества с физиологической активностью гиббереллинов обнаружены среди продуктов жизнедеятельности разнообразных водорослей [517, 544, 669, 673, 740], грибов [14, 16, 85, 92, 251, 673, 649, 921], актиномицетов [152, 545, 546] и бактерий [190, 212, 216, 255, 303, 304, 546, 603, 663, 850, 851, 858, 917]. Однако синтезируют они эти вещества в ничтожных количествах, и способность *F. moniliforme* к «макросинтезу» гиббереллинов остается уникальной.

По недавним сообщениям [736, 737, 921], способностью к синтезу ряда гиббереллинов обладает фитопатогенный гриб *Sphaceloma manihoticola*. При поражении этим грибом маниока (*Manihot*) наблюдается такой же эффект, как и при поражении риса *F. moniliforme* — чрезмерное вытягивание междоузлий. С помощью газожидкостной хроматографии в сочетании с масс-спектрометрией в культуральном фильтрате *S. manihoticola* обнаружены  $A_4$  (20 мг/л),  $A_{13}$  (5 мг/л),  $A_{14}$  (1 мг/л),  $A_{24}$  (100 мкг/л),  $A_9$  (50 мкг/л),  $A_{15}$ ,  $A_{25}$ ,  $A_{36}$  и  $A_{37}$  в следовых количествах; гиббереллинов  $A_1$ ,  $A_3$  и  $A_7$  гриб не образовывал. Ретарданты подавляли биосинтез гиббереллинов.

При культивировании гриба-продуцента в жидких средах с целью получения гиббереллина (ферментация) в качестве источников азота сравнительно эффективны виннокислый аммоний (0,7%) и особенно соевая мука (3%). Обычные источники углерода и энергии — сахароза или глюкоза (4—6%) [137, 287, 312, 417, 730, 783]. На таких средах ферментация продолжается примерно неделю и конечная концентрация гиббереллинов не превышает 200 мг/л. Ферментация носит двухфазный характер [124, 288].

В первую фазу продолжительностью 2—3 сут происходит активный рост гриба, быстрое потребление источников азота и углерода, интенсивное подкисление среды. Окончание этой фазы характеризуется исчерпанием сахара в среде, прекращением роста гриба и кислотообразованием. Гиббереллина в первой фазе синтезируется очень мало. Во второй фазе быстро растет рН (очевидно, в связи с потреблением образовавшихся органических кислот и автолизом мицелия), не достигая, однако, 7,0. В этой фазе синтезируется основная часть гиббереллина.

Биосинтезу гиббереллинов — безазотистых вторичных метаболитов — благоприятствует широкое отношение в среде  $C/N=60-70$  [133, 287].

Интересная особенность биосинтеза гиббереллина — высокая эффективность продолжительных (более 20 сут) ферментаций при поддержании невысокого (1—4%) уровня содержания сахара в среде путем многократных подкормок. При этом общий расход сахара весьма велик и может превышать 30% (300 г на 1 л среды). По-видимому, такой ход процесса позволяет значительно увеличить продолжительность второй, «продуктивной» фазы, когда в среде исчерпан азот и избыток источника углерода расходуется на синтез безазотистых метаболитов, в том числе гиббереллинов. Необходимость дробного внесения сахара небольшими порциями обусловлена тем, что концентрированные растворы имеют высокое осмотическое давление, и это затрудняет рост гриба. Кроме того, повышенные дозы сахара, даваемые с самого начала, каким-то образом специфически отрицательно влияют на биосинтез гиббереллина. Длительные ферментации, впервые предложенные Борроу с соавт. [287], позволили получать за 500—600 ч 800—1000 мг/л гиббереллина при общем расходе глюкозы до 35% (350 г/л).

Дробное внесение сахара малыми порциями сопряжено с определенными техническими трудностями. Исследуя этот вопрос — желательность большой дозы источников углерода при невозможности одновременного ее внесения в водорастворимой форме, мы предложили использовать вместо углеводов жиры и жирные кислоты — вещества, практически нерастворимые в воде и, следовательно, не повышающие осмотическое давление раствора [131, 132, 138, 139]. Кроме того, они выгодно отличаются от углеводов более высоким содержанием углерода и гораздо более высокой калорийностью.

Опыты показали, что жиры и жирные кислоты резко превосходят сахара по эффективности для биосинтеза гиббереллина даже в том случае, если они уравниваются с ними по калорийности (т. е. жира утилизируют в 2—2,5 раза меньше, чем сахара) (табл. 6).

Хорошими источниками углерода и энергии для биосинтеза гиббереллина оказались разнообразные растительные жиры, кашалотовый жир, олеиновая кислота [133]. Эффективный и дешевый источник азота в этих средах —  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  в концентрации 0,3% при 8% жира [132].

Проведенные опыты показали, что характер ферментации — динамика накопления биомассы, потребления источника углерода, ход рН — при дробном внесении сахара и однократном — жира сходен. Наибольшее различие —



Таблица 6

**Сравнительная эффективность сахарозы и подсолнечного масла  
для биосинтеза гиббереллинов [139]**

Концентрация источника углерода, %	Продолжитель- ность ферментации, сут	Конечный рН	Сухая биомасса, %	Концентрация гиббереллина	
				мг/л	%
Сахароза					
10	10	4,5	1,66	233,1	100
	20	4,7	1,49	244,2	100
Подсолнечное масло					
10	10	4,2	5,17	310,8	133,3
	20	3,9	6,04	983,4	402,7
4,3*	10	4,2	2,19	233,1	100
	20	4,1	4,70	382,9	156,7

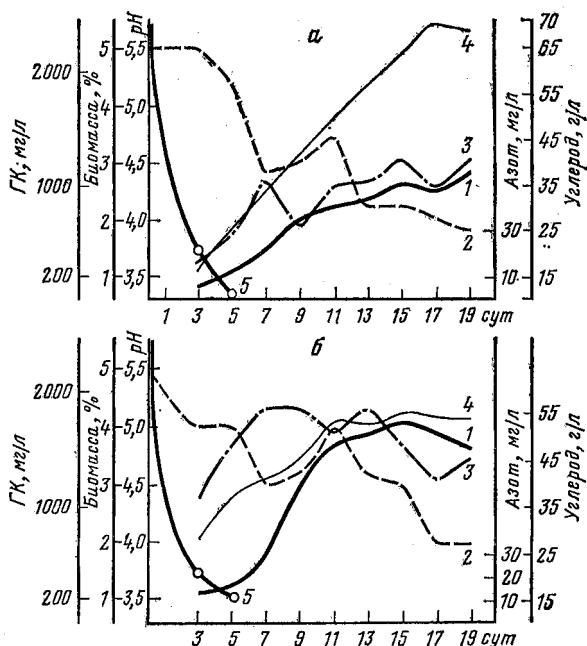
\* По калорийности равно 10% сахарозы.

в концентрации гибберелловой кислоты, которой в среде с жиром накапливается значительно больше (рис. 17).

Превосходство жиров над углеводами объясняется рядом причин. Во-первых, на средах с жирами накапливается гораздо большая биомасса гриба-продуцента, чем на средах с сахарами, даже если в целом углерода сахара потреблялось больше, чем углерода жира. Таким образом, жир как источник углерода и энергии расходуется гораздо более экономно. Во-вторых, в поздние сроки ферментации продуктивность мицелия (способность к синтезу гиббереллина) на среде с сахаром начинает сильно отставать от таковой на среде с жиром. При этом накапливается неиспользованный сахар, что, возможно, тормозит биосинтез гиббереллинов.

Заключительный этап получения гиббереллина путем микробиологического синтеза — выделение из культуральной жидкости и химическая очистка [124]. Для этих целей применяют сорбцию (молекулярную или ионообменную), экстракцию несмешивающимися с водой органическими растворителями, осаждение из водного раствора. В качестве сорбента используют активированный уголь, а из ионообменных смол — сильно или среднеосновные аниониты. Десорбцию с угля целесообразно проводить 70%-ным ацетоном, а с анионитов — 0,3 М растворами уксуснокислого или хлористого натрия.

В качестве экстрагентов рекомендуются разнообразные



**Рис. 17.** Динамика ферментации (штамм F-6)

*а* — с дробным внесением сахара; *б* — на среде с жиром

1 — ГК; 2 — pH; 2 — биомасса; 4 — расход углерода; 5 — содержание азота в среде

спирты, кетоны, сложные эфиры (этилацетат, бутанол, метилизобутилкетон и др.). Экстракция ведется при pH 2—2,5, рекстракция — при pH около 7,0.

Схема осаждения основана на открытом Ю. С. Раковским и Г. С. Муромцевым [136, 140, 752] явлении осаждения гибберелловой кислоты из водного раствора ионом железа при кислой реакции среды (pH 3,0—3,5). Выпавший осадок, содержащий примерно 10% ГК, может быть использован либо непосредственно для применения в растениеводстве путем растворения в щелочных растворах, либо для получения кристаллического гиббереллина.

Заключительный этап получения кристаллического гиббереллина для всех технологических способов одинаков: извлечение из водного раствора этилацетатом при pH 2,0—2,5 и вакуум-концентрирование этилацетатного раствора до выпадения кристаллов гиббереллина.

Из описанных выше способов наиболее употребительны

адсорбционный с активированным углем и экстракционный. Метод осаждения выгодно отличается технологической простотой и удобством, исключает большие объемы органических растворителей.

## ГЛАВА ШЕСТАЯ

# ПРАКТИЧЕСКОЕ ПРИМЕНЕНИЕ ГИББЕРЕЛЛИНА

Многосторонняя и высокая физиологическая активность гиббереллина и, в частности, такие эффекты, как стимуляция роста, индукция партенокарпии, сдвиг пола, нарушение покоя и ускорение прорастания семян, послужили основой для разработки приемов использования его в сельском хозяйстве. Вряд ли будет преувеличением сказать, что действие гиббереллина было в тех или иных масштабах испытано на всех основных сельскохозяйственных культурах. Однако во многих случаях обработка не давала ожидаемых результатов; наряду с положительными обнаруживались и отрицательные проявления действия гиббереллина, а положительный эффект нередко оказывался трудно воспроизводимым. Постепенно были выявлены отрасли, в которых применение гиббереллина эффективно и экономически выгодно (виноградарство, производство солода, картофелеводство в южных районах, цитрусоводство и ряд других). В то же время на таких ведущих сельскохозяйственных культурах, как зерновые и зернобобовые, хлопчатник, основные овощные культуры, применение гиббереллина пока не дало устойчивых положительных результатов.

В нашей стране разработаны инструкции и рекомендации по применению гиббереллина в производственных условиях. Их созданию предшествовала большая исследовательская работа, давшая богатый экспериментальный материал. Опыт показал, что применение гиббереллина эффективно лишь при соблюдении ряда требований. Должны быть обеспечены благоприятные условия питания и водоснабжения растений. Необходимо учитывать особенности обрабатываемой культуры, строго соблюдать рекомендуемые дозировки, сроки и способы обработки. При нарушении этих требований обработка гиббереллином может оказаться неэффективной или даже дать отрицательный эффект [17, 110, 153].

В нашей стране применение гиббереллина в виноградарстве и в пивоварении разрешено Министерством здравоохранения СССР [153].

## **ПРИМЕНЕНИЕ ГИББЕРЕЛЛИНА В ВИНОГРАДАРСТВЕ**

Виноградарство — первая и в настоящее время основная отрасль сельскохозяйственного производства, в которой гиббереллин нашел широкое практическое применение. Первые сообщения о влиянии гиббереллина на плодоношение винограда появились в конце 50-х годов в США и Японии [879, 880], с тех пор интенсивные исследования проводятся во многих странах, включая и СССР.

Большую и плодотворную работу по разработке способов применения гиббереллина в нашей стране провели в условиях Армении М. Х. Чайлахян, М. М. Саркисова, В. Г. Кочанков [219]; на Украине — П. Т. Болгарев и М. К. Мананков [19, 101], Т. Г. Катарьян, М. Х. Чайлахян, М. А. Дрбоглав, В. Г. Кочанков, М. В. Давыдова [71], Е. К. Плакида, В. И. Габович, Э. Н. Черненко [155]; в Средней Азии — М. С. Журавель, А. И. Фролов [55], К. В. Смирнов, Е. П. Перепелицина [182]; в Азербайджане — Р. М. Мехтизаде [116], И. К. Абдулаев, С. Б. Тагиев [1]; в Молдавии — И. Х. Райхер, В. Ф. Фрунзе [161]. Полученные результаты обобщены в виде «Инструкции по применению гиббереллина на виноградниках» [61]. Особенно большой вклад в решение этого вопроса в нашей стране внесли К. В. Смирнов и М. К. Мананков с коллективами сотрудников.

### **СПОСОБЫ ПРИМЕНЕНИЯ ГИББЕРЕЛЛИНА**

Водные растворы применяют в период массового цветения винограда в утренние и вечерние часы. Обрабатывают соцветия путем их опрыскивания или кратковременного погружения в раствор препарата.

Наиболее распространена обработка кишмишных сортов винограда гиббереллином путем обмакивания соцветий с использованием рабочего раствора кристаллического гиббереллина в концентрации 100 мг/л. На обработку этим методом расходуется 30—40 г/га препарата. Затраты труда на обработку одного гектара виноградников составляют 15—20 человеко-дней. Прибавка урожая от 30 до 45%, экономический эффект 600—1000 руб. с гектара.

В связи с дефицитностью ручного труда разработаны рекомендации по механизации этого процесса, предусматривающие использование опрыскивателей.

Обработку кустов с помощью ручного ранцевого опрыскивателя удобнее проводить двум рабочим: один раздвигает листья и побеги, а другой опрыскивает соцветия. Опрыскивать соцветия надо равномерно и тщательно, применяя экономичные распылители, обеспечивающие мелкий распыл рабочего раствора, так как гиббереллин действует лишь на цветки завязи, на которые попадают распыленные капли раствора. При обработке соцветий ранцевым опрыскивателем требуется 10—12 человеко-дней на гектар. Метод обеспечивает прибавку урожая на 30—40% и позволяет получить экономический эффект 600—800 руб. с гектара.

Наименее трудоемко применение тракторных опрыскивателей, разработанных коллективом сотрудников во главе с К. В. Смирновым. Такая обработка насаждений обеспечивает примерно то же повышение урожая при значительном снижении затрат ручного труда.

В то же время для широкого внедрения этого метода необходимо решить ряд вопросов. Сплошное опрыскивание растений при использовании тракторных опрыскивателей приводит к значительному увеличению расхода гиббереллина (до 150 г/га). При этом растение получает большую нагрузку высокоактивного препарата, что требует глубокого исследования возможного последствия. Несмотря на это затруднение, данный метод дает реальную возможность преодоления основного препятствия на пути дальнейшего расширения применения гиббереллина.

Оригинальный способ применения гиббереллина, основанный на использовании гормонального лейкопластыря, предложен М. К. Мананковым с соавт. [107, 109].

Применение этого метода позволяет снизить затраты препарата на обработку бессемянных сортов винограда в 2 раза по сравнению с методом обмакивания и увеличить урожайность на 50—120%. Экономический эффект составляет 1,8—2 тыс. руб. с гектара.

#### **РЕАКЦИЯ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ВИНОГРАДА НА ОБРАБОТКУ ГИББЕРЕЛЛИНОМ**

*Бессемянные сорта.* Обработка гиббереллином бессемянного винограда широко применяется во всех странах, где возделываются сорта этой группы [668, 810, 881, 890, 891].

В Калифорнии (США) широко распространена обработка гиббереллином столовых сортов винограда (Бессемянный Томпсона и др.) [880]. Применение гибберелловой кислоты в период цветения приводит к удлинению гребня кисти и тем самым разрыхляет гроздь [853]. Повторное применение ГК после цветения увеличивает размер ягод и общий урожай [331, 607, 891].

В СССР первые производственные испытания гиббереллина на бессемянных сортах винограда проведены в Крыму и в Узбекистане, где сосредоточены основные насаждения кишмишных сортов [182].

Применение гиббереллина позволяет преодолеть свойственную бессемянному винограду мелкоплодность, а у некоторых сортов способствует увеличению количества завязывающихся ягод. Благодаря этому значительно увеличивается вес гроздей и повышается урожай, что является основным эффектом применения гиббереллина. Качество свежего и сушеного винограда не ухудшается, а по некоторым показателям может улучшаться.

*Сорта с функционально женским типом цветка.* К этой группе относятся такие широко распространенные сорта, как Чауш, Нимранг, Ташлы, Пухляковский, Тавквери и др. У этих сортов гиббереллин индуцирует партенокарпию в неблагоприятных для естественного опыления и оплодотворения условиях, способствует увеличению числа ягод в грозди, что приводит к повышению урожая. В ягодах, завязавшихся в результате оплодотворения, гиббереллин угнетает развитие семян, увеличивая количество бессемянных и малосемянных ягод. Обычно несколько повышается сахаристость, ускоряется созревание.

Применение гиббереллина с успехом заменяет искусственное опыление [102, 104, 154, 189].

Наиболее эффективно однократное опрыскивание соцветий в период массового цветения. Оптимальные концентрации для большинства сортов составляют 25—50 мг/л; расход рабочего раствора 300 л/га [61, 104, 115, 207].

В производственных условиях наиболее устойчивые положительные результаты дала обработка гиббереллином сорта Чауш [102, 103].

*Семенные обоеполые сорта.* Обработка гиббереллином семенных обоеполых сортов обычно не дает положительного эффекта, хотя может вызвать отдельные положительные реакции растений [154].

В СССР «Инструкцией по применению гиббереллинов на виноградной лозе» [207] производить гиббереллином

обработку семенных обоеполых сортов в производственных условиях не рекомендуется; не применяется он на этих сортах и в Европе [857]. Тем больший интерес представляет опыт японских виноградарей, широко использующих гиббереллин для обработки семенного сорта Делавар с целью получения бессемянных ягод [334, 537, 857]. Обработку проводят дважды путем обмакивания соцветий (за две недели до цветения) и гроздей (через 10 дней после цветения) в раствор гиббереллина (100 мг/л). Применение гиббереллина обеспечивает получение практически 100% бессемянных ягод, значительно ускоряется созревание.

В настоящее время в Японии обработка гиббереллином винограда сорта Делавар проводится на площади свыше 101 000 га [754].

Исследования М. К. Мананкова о соавт. [107] показали, что положительный эффект от применения гиббереллина на семенных обоеполых сортах винограда зависит от склонности сорта к естественной партенокарпии. Чем более склонен сорт в естественных условиях к образованию в грозди мелких горошащихся ягод, тем выше эффект от применения гиббереллина. Эти исследования дают основание надеяться, что в перспективе гиббереллин может найти применение и в нашей стране на группе семенных сортов с целью получения бессемянных ягод, повышения сахаристости и улучшения качества винограда.

### **ОСОБЕННОСТИ ТЕХНОЛОГИИ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ ВИНОГРАДА В СВЯЗИ С ПРИМЕНЕНИЕМ ГИББЕРЕЛЛИНА**

Воздействие гиббереллином на растение — сильнодействующий фактор. В практике виноградарства неизвестны другие приемы, с помощью которых можно было бы увеличить урожайность в 1,5—2 раза. Лишь применение гиббереллина может дать такой эффект. Таким образом, обработка гиббереллином является самым эффективным приемом повышения урожайности бессемянных сортов винограда и сортов с функционально женским типом цветка. Применение гиббереллина лишь в том случае обеспечит максимальное повышение урожайности, если этот прием включен в технологию выращивания и в зависимости от этого проведено соответствующее корректирование других агроприемов: системы посадки, формирования кустов, внесения удобрений, полива, обрезки, сухой подвязки побегов, обломки бесплодных побегов, зеленой подвязки, борьбы с болезнями и вредителями, уборки урожая и др.

Посадки бессемянных сортов должны быть чистосортными, так как примесь семенных сортов затрудняет механизацию обработки гиббереллином.

Высокий уровень питания растений — обязательное условие применения гиббереллина. Дозы удобрений необходимо применять в зависимости от плодородия почвы, состояния растения и ожидаемой урожайности.

Оптимальный водный режим растения способствует повышению эффективности применения гиббереллина. Почвенно-воздушная засуха препятствует проявлению стимуляторного эффекта. Более того, применение препарата может снизить устойчивость растения к засухе, что необходимо учитывать, особенно в условиях Средней Азии. Норма и частота поливов зависят от конкретных почвенно-климатических условий выращивания винограда.

Обрезка и формирование виноградного куста должны обеспечить равномерное распределение побегов в пространстве. Это позволит эффективнее применить механизацию при обработке гиббереллином.

Проведение операций с зелеными частями куста, таких, как обломка недоразвитых и бесплодных побегов, подвязка зеленых побегов, чеканка, способствует повышению продуктивности фотосинтетического аппарата и рациональному использованию ассимилятов.

Применение гиббереллина на бессемянных сортах может задержать их созревание, что необходимо учитывать при планировании сборов.

### **НЕКОТОРЫЕ ПЕРСПЕКТИВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ПРИМЕНЕНИЯ ГИББЕРЕЛЛИНА В ВИНОГРАДАРСТВЕ**

Обработка гиббереллином ослабляет поражение винограда фитопатогенными грибами [38, 51, 154, 857, 890]. В основе этого эффекта лежит разрастание осей грозди и плодоножек, в результате чего грозди становятся более рыхлыми; кроме того, обработанные гиббереллином ягоды имеют более плотную кожицу. Практическая сторона использования гиббереллина в указанном направлении пока не разработана. Однако установлено, что эффективны слабые растворы (до 15 мг/л) и опрыскивание следует производить за несколько дней до цветения. Обработка не должна совпадать с периодом закладки цветочных почек. У разных сортов цветочные почки закладываются в разное время, поэтому применению гиббереллина должно предшествовать точное определение оптимальных сроков обработки каждого сорта [107].



Может быть перспективным и использование гиббереллина для получения бессемянного винограда при обработке семенных сортов. Важны также данные о повышении сахаристости ягод семенных сортов винограда под влиянием гиббереллина [103].

Для энтузиастов продвижения винограда на север представляет интерес вызываемое гиббереллином ускоренное созревание [38]. Эффективным может быть применение гиббереллина при выращивании винограда в закрытом грунте [12].

## КАРТОФЕЛЕВОДСТВО

В южных районах, где практикуются летние посадки картофеля с целью получения второго урожая, гиббереллин применяют для стимуляции прорастания молодых (свежеубранных) клубней, используемых в качестве посадочного материала [17, 155, 602, 604, 756, 890].

Работами советских исследователей показано, что особенно эффективно одновременное использование двух стимуляторов — гиббереллина и тиомочевины [17, 18, 52, 100]. Концентрация гиббереллина и продолжительность обработки зависят от сорта картофеля. Для сортов с неглубоким покоем, таких, как Царникавский, гиббереллин употребляется в концентрации 1 мг/л (обработка 30 мин). Для сортов с более глубоким покоем (например, Приекульский ранний) концентрация гиббереллина повышается до 2 мг/л (обработка 1 ч). Концентрация тиомочевины остается постоянной — 20 мг/л.

Двухурожайная культура картофеля с использованием гиббереллина и тиомочевины впервые была применена в производственных условиях в 1964 г. в совхозе Авангард Николаевской обл. [17]. Об ее эффективности свидетельствуют следующие данные: в 1966 г. на 8 га летних посадок использовали яровизированные клубни прошлогоднего урожая и на 26 га — свежееубранные; при одинаковой агротехнике с первого поля было собрано по 98 ц/га, со второго — по 218 ц/га.

Агротехника двухурожайной культуры картофеля с применением гиббереллина и тиомочевины несложна, легко доступна и успешно применяется многими хозяйствами юга Украины. В 1976 г., например, в колхозе им. Ленина Голопристанского р-на Херсонской обл., используя гиббереллин в составе стимуляторной смеси, получили по 290 ц/га клубней второго урожая картофеля на площади 29 га. В кол-

хозе Лиманский Белозерского р-на этой же области, используя этот метод, ежегодно собирают по 170–180 ц/га картофеля второго урожая на площади более 50 га. Практика показывает, что успешное применение гиббереллина и тиомочевины зависит не только от правильной обработки этими стимуляторами посадочного материала, но и от агротехники весенних и летних посадок. В условиях поливного земледелия особое значение имеет поддержание определенной влажности почвы после посадки стимулированных клубней. Нарушение оптимального режима влажности почвы является одной из основных причин неудачного применения двухурожайной культуры картофеля [17, 18].

В Индии обработку клубней гиббереллином и тиомочевиной проводят в сочетании с применением этиленхлоргидрина [872].

В отличие от южных районов в картофелеводстве средней полосы гиббереллин в производственных условиях пока не применяется. Однако положительный опыт нескольких хозяйств Московской обл. дает основания предполагать, что его использование может быть эффективным и в этой зоне. В результате предпосадочной обработки клубней слабыми растворами гиббереллина (4–8 мг/л) ускорялось появление всходов, увеличивалось число проросших глазков, улучшалось развитие растений и повышался урожай [41, 78, 93, 192]. Предпосадочную обработку клубней гиббереллином применили в совхозе Пановский Коломенского р-на (10 га) и в колхозе Путь новой жизни Звенигородского р-на Московской обл. (5 га). Урожай картофеля сорта Лорх в этих хозяйствах увеличился соответственно на 21,3 и 12,8 ц/га [78].

В последнее время с успехом используют питательную среду с гибберелловой кислотой для получения безвирусных клонов растений картофеля *in vitro* [113].

## ПРОИЗВОДСТВО СОЛОДА

Использование гиббереллина при производстве солода основано на его способности повышать ферментативную активность прорастающего зерна (см. гл. 3). Основной и наиболее очевидный, но далеко не единственный эффект — сокращение на 2–3 сут продолжительности солодоращения. Применение гиббереллина способствует значительному сокращению естественных потерь при соложении, связанных с ростом корней, улучшению качества солода, повышению выхода солода и сусла, а также позволяет исполь-

зовать для получения солода ячмень с недостаточно высокой прорастаемостью и с низкими солодовыми свойствами. Применение гиббереллина может вызывать и нежелательные эффекты, но благодаря выяснению оптимальных условий его использования и строгому соблюдению требований технологии этих отрицательных эффектов можно избежать и получать из обработанного гиббереллином солода пиво, не отличающееся по качеству от обычного или даже превосходящее его [49, 62, 193, 194, 300, 342, 624, 709].

О возможности использовать гиббереллин для ускорения соложения ячменя впервые сообщили еще в 1940 г. японские исследователи. В Европе соответствующие опыты были начаты в 1958 г., в СССР — в 1959 г. [63, 342].

При производстве солода для пивоваренной промышленности гиббереллин используют во многих странах — ГДР, ПНР, ВНР, ЧССР, Англии, США и др. [32, 112, 148, 195, 890].

В ПНР применение гиббереллина позволило почти вдвое увеличить производительность солодовен и на 12—15% снизить себестоимость солода; это достигается благодаря сокращению продолжительности солодоращения (с восьми до пяти суток), повышению выхода солода (на 3 кг со 100 кг зерна) и увеличению экстрактивности солода на 3—3,5% [112].

В СССР действующими инструкциями по производству солода [193] предусмотрено применение гиббереллина для интенсификации процесса солодоращения, и опыт солодоращения с применением гиббереллина имеется на многих пивоваренных заводах [32, 62, 63, 149, 158].

Исследованиями последних лет установлено, что применение гиббереллина особенно эффективно в сентябре — декабре, когда зерно имеет низкую энергию прорастания. Соответствующие рекомендации внедрены на ряде пивоваренных заводов [186, 187].

В зависимости от сортовых особенностей, пивоваренных кондиций и физиологического состояния зерна, а также от времени и способа обработки на практике для обработки 1 т ячменя расходуют от 40 до 200 мг гиббереллина; в США норма расхода составляет 1 г/т [60, 896]. Рекомендуемые упомянутой выше инструкцией дозировки гиббереллина — около 180 мг/т — пригодны для обработки ячменя, обычно используемого для получения солода в нашей стране.

Как в отечественной, так и в зарубежной литературе подчеркивается, что применение гиббереллина при получе-

нии пивоваренного солода возможно без изменения оборудования и общей технологической схемы производства [63, 151, 890].

## ВЫРАЩИВАНИЕ ЦИТРУСОВЫХ

Обработка гиббереллином дает положительный эффект на цитрусовых. После двукратной обработки мандарина (клементин) сорта Фино (до цветения и через 2 нед. после цветения, 100 мг/л ГК) значительно увеличилась закладка плодов. При этом размер плода несколько уменьшался, но общий урожай товарных плодов значительно увеличился [425]. У сорта клементин Монриэль (самосовместимый сорт) обработка ГК вызвала увеличение общего числа плодов и числа бессемянных плодов [754].

В Калифорнии было изучено влияние гиббереллина на лимон и лайм, а в 1963 г. гиббереллин был рекомендован для обработки лимона с целью торможения созревания [336]. Применение гиббереллина до потери зеленого цвета лимона приводило к увеличению срока хранения плодов до 3 мес. После обработки плоды продолжают увеличиваться в размере. Аналогичным способом отодвигаются сроки созревания апельсина и грейпфрута. Гиббереллин часто смешивают с 2,4-Д для задержки сбрасывания плодов [335, 456].

В больших масштабах гиббереллин применяется в США для обработки апельсина. Кроме задержки созревания, гиббереллин способствует улучшению механических свойств кожицы и снижает количество загнивающих плодов [337, 607, 609, 660, 661, 765, 890, 891].

## КОНОПЛЯ

Положительное с хозяйственной точки зрения влияние гиббереллина на коноплю выражается в увеличении общей высоты стебля и его средней технической длины, а также в улучшении многих показателей, характеризующих качество урожая [44, 198, 199, 214].

У конопли гиббереллин вызывает изменение выраженности пола, способствуя маскулинизации растений; в результате может сокращаться урожай семян. Это ограничивает возможности применения гиббереллина на данной культуре [123].

## ДРУГИЕ КУЛЬТУРЫ

Обработка земляники приводила к повышению урожая благодаря увеличению числа цветоносов и ягод. У этой

культуры отмечено также стимулирующее влияние гиббереллина на развитие усов [25, 459, 665].

Гиббереллин способствовал не только повышению урожая, но и большему накоплению витамина С в ягодах черной смородины. Указанные эффекты наблюдались также на следующий год после обработки. У обработанных растений на несколько дней задерживалось распускание почек весной; такая задержка может быть желательной при возделывании смородины в районах с неустойчивой весенней погодой, где в начале вегетации эта культура страдает от заморозков [39, 68, 69].

Гиббереллин стимулировал рост побегов чайного куста и способствовал возобновлению роста глушковых. Положительные вызываемые гиббереллином изменения состава танинов в листьях чая [8, 9].

Иногда обработка гиббереллином благоприятно отражалась на урожае сахарной свеклы [32, 155, 228], овощных и зеленных культур [10, 155, 189], зеленой массы подсолнечника [8], хмеля [469, 821], персиков [915].

Положительные результаты дает применение гиббереллина в декоративном цветоводстве [22, 25], где масштабы его применения постоянно расширяются.

Практическое значение имеет прерывание термопокоя семян салата (обработка смесью кинетина, этифона и  $A_3$ ), позволяющее получать кочанный салат летом [872].

Гиббереллин применяют для задержки созревания яблок, особенно сорта Golden delicious; в результате обработки значительно улучшается лежкость яблок этого сорта. В США, Италии и на Кипре с целью удлинения периода уборки распространена обработка гиббереллином артишока [891].

В сельском хозяйстве возможно применение неочищенных препаратов гиббереллина, специально предназначенных для обработки растений. Такие препараты, например гибрелат и гибберсиб (СССР), гибрескол, берелекс, по эффективности близки к чистому гиббереллину, но стоят дешевле [5, 486].

Высокая и многосторонняя активность гиббереллина и характер вызываемых им эффектов являются, казалось бы, основой для его широкого практического применения. В действительности, как мы видим, гиббереллин с успехом используется лишь в немногих отраслях сельскохозяйственного производства (виноградарство, картофелеводство, выращивание цитрусовых) и в пивоваренной промышленности; кроме того, применение его, по-видимому, перспектив-

но еще на некоторых культурах (конопля, чайный куст, декоративные растения, черная смородина и др.). Чем объяснить такое несоответствие между кажущимися большими возможностями и практически довольно ограниченной сферой применения гиббереллина? Причин несколько. Именно многосторонняя активность гиббереллина в какой-то степени ограничивает возможности его применения. Например, влияние гиббереллина не только на рост, но и на выраженность пола ограничивает его использование при выращивании конопли. Подавление дифференциации цветочных почек может препятствовать применению гиббереллина для обработки винограда с целью снижения поражения ягод фитопатогенными грибами.

Ограничивает и усложняет использование гиббереллина и неодинаковая чувствительность к нему разных (даже близких) сортов одной и той же культуры, например сортов винограда с функционально женским типом цветка, сортов картофеля (при летних посадках), а также близкие величины оптимальных и супероптимальных концентраций, оказывающих уже неблагоприятное влияние, с последней ситуацией мы сталкиваемся при предпосадочной обработке картофеля в основной зоне картофелеводства.

В инструкциях по применению гиббереллина подчеркивается необходимость строго соблюдать определенные условия его использования, в частности дозировки и сроки обработки. В некоторых случаях сроки обработки оказываются очень сжатыми, приуроченными к строго определенной фазе развития растений, и нарушение их приводит к нежелательным результатам. Такая необходимость тщательно соблюдать условия обработки на практике может затруднять и ограничивать применение препарата.

Следует также иметь в виду, что заключения о положительном влиянии гиббереллина на ту или иную культуру нередко делается лишь на основании вегетационных или мелкоделяночных опытов. Очевидно, что условия роста и обработки растений в таких опытах могут заметно отличаться от тех, которые складываются в производственных условиях. Без тщательно разработанных и апробированных рекомендаций применение гиббереллина обычно не дает ожидаемых результатов и может дискредитировать идею его использования.

Таким образом, ограниченное практическое применение гиббереллина отчасти обусловлено его особенностями как регулятора роста. Дальнейшее изучение этих особенностей, механизмов, регулирующих рост и развитие растений, и

участия в этих механизмах гиббереллинов будет способствовать повышению его практической эффективности.

Нельзя не отметить отрицательные стороны отечественного кристаллического препарата — смеси свободных кислот-гиббереллинов, представленных в основном ГК ( $A_3$ ). Такой препарат плохо растворяется в воде и его необходимо предварительно растворять в спирте, что ограничивает возможности его применения. Поэтому желательно выпускать легко растворимую в воде натриевую или калиевую соль. Необходима препаративная форма, содержащая смачиватель и другие ингредиенты, повышающие эффективность препарата и снижающие нормы его расхода.

Как уже указывалось, основной гиббереллин  $A_3$  (ГК) очень слабо активен на представителях семейства тыквенных. В США специально для производства гибридных семян огурца освоено производство смеси высокоэффективных гиббереллинов  $A_4$  и  $A_7$  [309, 423, 729, 778, 852]. Все эти причины преодолимы, и есть все основания надеяться, что области применения гиббереллина и масштабы его использования будут расширяться.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди фитогормонов гиббереллины занимают особое место. Эта группа регуляторов роста представлена в растениях не одним соединением, как АБК или этилен, не несколькими, как ауксины и цитокинины, а десятками соединений. Кроме одиннадцати, обнаруженных только в культуре гриба-продуцента, известно уже более 50 гиббереллинов растений, незначительно различающихся строением и существенно — физиологической активностью. Это создает свои особенности и проблемы при изучении гиббереллинов.

Одна из них — специфичность физиологического действия гиббереллинов. Это явление заключается не только в том, что многие физиологические эффекты свойственны лишь данной группе регуляторов роста, но и в качественно и количественно различной активности самих гиббереллинов. Именно эта сторона специфически физиологической активности гиббереллинов особенно интересна, и не случайно выяснению зависимости их активности от строения молекулы уделяется так много внимания. Сама по себе эта проблема представляет серьезный общебиологический интерес и занимает важное место в исследованиях биологически активных веществ (антибиотиков, гербицидов, гормонов и др.). На гиббереллинах эту зависимость можно проследить очень отчетливо, так как среди многочисленных соединений этой группы всегда можно подобрать пары, различающиеся всего одним элементом молекулы. Различия в активности членов таких пар должны быть отнесены за счет именно этого элемента.

Очень важное значение имеет правильная интерпретация результатов определения содержания гиббереллина в растениях. Вопрос этот особенно важен в связи с тем, что нередко решающие выводы об участии эндогенных гиббереллинов в тех или иных физиологических процессах основываются именно на результатах таких определений. Существенную роль играют полнота извлечения гиббереллинов и установление их качественного состава. Есть основания считать, что обычно применяемые методы не обеспечивают извлечения из растений всех гиббереллинов, особенно связанных с белками и мембранами, и что имеющиеся данные о количественном содержании гибберелли-



нов в растениях существенно занижены. Для решения этого очень важного вопроса необходимы специально поставленные эксперименты.

Ввиду многочисленности эндогенных гиббереллинов, сильно различающихся по уровню и спектру физиологической активности, первостепенное значение имеют установление качественного состава природных гиббереллинов и их идентификация. В связи с этим общепринятый способ выражения валового содержания гиббереллинов в эквивалентах ГК может привести к большим недоразумениям и не выдерживает критики. Представим, например, что в исследуемом материале содержится в основном  $A_9$ , который в сотни раз уступает  $A_3$  по стимуляции роста карликового гороха и столь же превосходит его по стимуляции роста огурца. Используя в качестве тест-объекта карликовый горох, мы занижим содержание гиббереллина в исследуемом материале в сотни раз, а используя огурец, очень сильно его завысим.

Любая задача требует адекватного метода решения, и к экспериментам, связанным с количественным определением гиббереллинов в растениях, особенно сравнительным, нужно подходить очень осмотрительно. Если необходимо установить факт наличия гиббереллинов в той или иной части растения, то вполне пригодны такие сравнительно простые методы, как хроматографирование и биотестирование первичных или частично очищенных экстрактов. Если же перед исследователем стоят более сложные задачи, например установление динамики содержания гиббереллинов или определение их сравнительного содержания в различных растениях, органах и т. п., то упомянутые методы уже непригодны и исследования необходимо вести на значительно более высоком методическом уровне.

Еще одна важная сторона проблемы — нестабильность, а нередко и противоречивость эффектов экзогенного гиббереллина. Это явление объясняется рядом причин, одна из которых — специфичность действия индивидуальных гиббереллинов. Однако этим удастся объяснить далеко не все из «нетипичных» реакций растений. В большинстве же случаев приходится признать, что эффективность экзогенного гиббереллина зависит от совокупности действия многих внешних и внутренних факторов, причем расшифровать, какие именно факторы и как влияют, мы часто не можем.

К числу «внутренних факторов» принадлежат качественный состав и активность эндогенных гиббереллинов.

В этой области еще многое остается неясным. Как оценить «вклад» эндогенных гиббереллинов в тот или иной физиологический процесс и насколько правомерно отождествлять эффекты экзогенного гиббереллина с функциями эндогенных (что очень часто делается)? Одинаковы ли локализация экзогенного и эндогенного гиббереллинов в клетках, пути и скорости достижения ими своих мишеней? На поставленные и многие другие вопросы пока нет удовлетворительных ответов.

Ранее мы заинтересовались вопросом о физиологическом значении способности фитопатогенного гриба *Gibberella* синтезировать гибберелловую кислоту. Предположение о приспособительном значении упомянутой способности удалось подтвердить экспериментально. Аналогичная проблема возникает в связи с обнаружением в растениях множества гиббереллинов: каков смысл в существовании свыше 50 эндогенных гиббереллинов?

На этот счет мы придерживаемся следующей точки зрения. Маловероятно, чтобы только несколько наиболее активных гиббереллинов являлись истинными фитогормонами, остальные же (а таких большинство) представляли собой тупиковые продукты метаболизма, своего рода «отбросы». Скорее именно последние — менее активные, с более узким спектром действия — осуществляют функции регуляторов роста и развития растений в различные периоды их жизни. Вполне возможно, что в процессе онтогенеза происходит смена гиббереллинов узконаправленного действия; последнее допущение тем более вероятно, что химические взаимопревращения этих близких соединений *in vivo*, по-видимому, легко осуществимы.

Что же касается наиболее активных гиббереллинов с широким спектром действия, то они гораздо в большей степени свойственны фитопатогенному грибу, чем цветковым растениям. Действительно,  $A_3$  — это основной метаболит *G. fujikuroi*,  $A_1$ ,  $A_4$ ,  $A_7$  также являются обычными компонентами гиббереллинового комплекса этого гриба. В то же время сообщений о наличии  $A_3$  в цветковых растениях очень немного, причем не исключено, что в ряде случаев обнаружение этого гиббереллина как эндогенного было артефактом или ошибкой (следует подчеркнуть, что опасность загрязнения гибберелловой кислотой, основным реактивом в такого рода исследованиях, вполне реальна [626]).  $A_3$  сильнее всего стимулирует гидролитическую активность, прорастание семян, вегетативный рост, вызывает партенокарпию, сдвиг пола и другие эффекты.

Есть все основания предполагать, что образование такого гиббереллина в растениях в сколько-нибудь значительных количествах может вызвать серьезные нарушения нормальных физиологических процессов. Аз, возможно, правильнее рассматривать не как фитогормон, а как образуемый грибом фитотоксин. Очевидно, что применение такого высокоактивного вещества в научных целях в качестве экзогенного регулятора роста и развития растений требует большой осторожности.

Проблемы, возникающие в связи с использованием в научных исследованиях экзогенного гиббереллина, заслуживают специального рассмотрения. И не только потому, что в большинстве случаев обычно используют ГК. Как правило, экзогенный гиббереллин применяется в явно не физиологических, завышенных дозировках, которые сами по себе могут быть токсичными. При этом он накладывается на нормальный уровень эндогенных гиббереллинов. В результате содержание гиббереллина в тканях выходит за пределы нормы, и реакция организма на такие нагрузки может быть самой неожиданной.

У авторов этой книги к настоящему времени сложилось убеждение, что наименее продвинувшаяся область исследования гиббереллинов и фитогормонов в целом — это учение о целостной гормональной (эндокринной) системе цветкового растения, в которой нашли бы свое место и были взаимосвязаны все известные фитогормоны (эндогенные регуляторы). Мы писали об этом в предыдущей книге, изданной в 1973 г., и вынуждены констатировать, что и сейчас не может быть и речи об эндокринологии растений в том виде, как существует эта наука для животных и человека. Вполне возможно, что параллели здесь вообще неуместны и между первой и второй нет ничего общего. Все глубже познавая отдельные эндогенные регуляторы, мы пока остаемся очень далеки от познания целостной гормональной системы цветкового растения (если таковая существует). Эта задача по-прежнему ждет своего решения.

Что же касается гиббереллинов, то одна из самых актуальных задач в области их изучения — тщательное исследование состава эндогенных гиббереллинов высших растений, характера их активности, их взаимопревращений в процессе онтогенеза. Вопрос этот методически очень труден, но именно его решение поможет разобраться во многих противоречиях, с которыми так часто сталкиваются исследователи, работающие с этой интереснейшей группой регуляторов роста.

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Абдулаев И. К., Тагиев С. Б.* Изучение влияния гиббереллина на рост, развитие и урожай винограда Кишмиш розовый.— Докл. АН АзССР, 1966, т. 22, № 1, с. 48—51.
2. *Агафонов М. В., Самородов В. М.* Партенокарпія у плодово-ягодних культурі гормональні фактори її регулювання.— Укр. ботан. журн. 1979, т. 36, № 6, с. 600—608.
3. *Агнестикова В. Н.* Определение гибберелловой кислоты по ростовой реакции проростков.— В кн.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М.: Наука, 1966, с. 93—99.
4. *Агнестикова В. Н.* Определение природных гиббереллинов в растительных тканях.— В кн.: Рост растений и природные регуляторы. М.: Наука, 1977, с. 89—105.
5. *Агнестикова В. Н., Крутова Р. Л., Муромцев Г. С.* и др. Новый отечественный препарат гиббереллина — гибрелат.— Химия в сел. хоз-ве, 1969, т. 7, № 12, с. 44—47.
6. *Агнестикова В. Н., Муромцев Г. С.* Сравнительное изучение физиологической активности пяти гиббереллинов.— Физиология растений, 1967, т. 14, вып. 3, с. 456—462.
7. *Алексеев А. П., Мелентьева К. М.* Краткий отчет о научно-исследовательской работе за 1961—1962 гг. Краснодар: Сов. Кубань, 1964, с. 104—107.
8. *Али-Заде М. А.* Влияние гиббереллина на процессы роста побегов чайного куста по отдельным периодам.— Докл. АН АзССР, 1962, т. 18, № 11, с. 63—66.
9. *Али-Заде М. А., Котомина Р. И.* Действие гиббереллина на рост молодых побегов чая.— Физиология растений, 1960, т. 7, № 3, с. 343—344.
10. *Али-Заде М. А., Сафаралиева Р.* Ускорение роста и развития и повышение урожайности зеленых культур в осенне-зимний период под влиянием гиббереллина.— В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 300—302.
11. *Анохін В. М., Жеребчук Л. К., Олевінська З. М., Ромась І. І.* Вплив γ-променів гібереліну на нагромадження х-вірусу в рослинах картоплі.— Мікробіол. журн., 1975, т. 37, № 1, с. 111—112.
12. *Архангельская В. В., Могильская Л. К.* К вопросу о применении гиббереллина в виноградарстве закрытого грунта.— В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 253.
13. *Арцруни И. Г., Паносян Г. А.* Изменение содержания ДНК в алейроновой ткани пшеницы под действием гибберелловой кислоты.— Биол. журн. Армении, 1979, т. 32, № 1, с. 16—20.
14. *Асеева И. В., Барменкова Р. А.* Влияние гиббереллиноподобных веществ, образуемых почвенными микроорганизмами, на химический состав бобовых растений.— Биол. науки, 1967, № 2, с. 123—126.
15. *Бабаян Г. Б., Карагунян С. А.* Влияние гиббереллина на урожай люцерны и клевера.— Сообщ. лаборатории агрохимии АН АрмССР, 1964, т. 5, с. 25—30.
16. *Богомолова Л. А.* Образование гиббереллиноподобных веществ и фузариевой кислоты *Fusarium moniliforme* и *Fusarium oxysporium*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Ин-т микробиологии АН УССР, 1969.
17. *Бойко М. С.* Картопля на зрошуваних землях. Одесса: Маяк, 1967. 40 с.

18. Бойко М. С. Двоярожайна культура картоплі на зрошенні. Одесса: Маяк, 1976. 136 с.
19. Болгарев П. П., Мананков М. К. Влияние гибберелловой кислоты на отдельные органы виноградного растения.— В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 245.
20. Боннер Дж. Молекулярная биология развития. М.: Мир, 1967.
21. Варна Р. Я., Эглит В. Р., Мауриня Х. А., Вербовская И. В. Влияние этрела и гиббереллина на рост и характер цветения растений сурца.— В кн.: Регуляция роста и питание растений. Вильнюс: Минтис, 1980, с. 139—147.
22. Верзилов В. Ф. Регуляторы роста и их применение в растениеводстве. М.: Наука, 1971. 144 с.
23. Верзилов В. Ф. Роль регуляторов роста в дифференциации цветочных почек у яблони.— В кн.: Фитогормоны в процессе роста и развития растений. М.: Наука, 1974, с. 3—20.
24. Верзилов В. Ф., Каспарян Н. С. Некоторые особенности реакции растений на обработку гиббереллином.— В кн.: Физиологически активные вещества и их применение в растениеводстве. Вильнюс: Минтис, 1965, с. 57—60.
25. Верзилов В. Ф., Михтелева Л. А. Гиббереллин на ягодниках (на землянике).— Садоводство, 1963, № 5, с. 17.
26. Верзилов В. Ф., Михтелева Л. А. Действие гиббереллина на репродуктивную сферу земляники.— В кн.: Фитогормоны в процессе роста и развития растений. М.: Наука, 1974, с. 36—41.
27. Верзилов В. Ф., Михтелева Л. А. Развитие и урожайность *Fragaria ananassa* Duch. под влиянием гиббереллина.— С.-х. биология, 1975, т. 10, № 4, с. 533—537.
28. Виленский Е. Р., Щербаков В. К. Эффекты ионизирующей радиации на фитогормоны и рост растений ячменя.— В кн.: Метаболизм и механизм действия фитогормонов: Тр. Всесоюз. конф. 6—10 июня 1978 г. Иркутск: СИФИБР, 1979, с. 71—73.
29. Власов П. В., Кефели В. И., Артеменко Е. Н. и др. Фитогормоны и ингибиторы в пасоке, древесине и коре побегов березы.— Физиология растений, 1978, т. 25, вып. 4, с. 688—696.
30. Власов П. В., Кефели В. И., Турецкая Р. Х. К вопросу о разделении фитогормонов и природных ингибиторов с помощью хроматографии на бумаге.— Физиология растений, 1973, т. 20, вып. 4, с. 865—868.
31. Власов П. В., Мазин В. В., Турецкая Р. Х. и др. Комплексный метод определения природных регуляторов роста. Первичный анализ незрелых семян кукурузы на активность свободных ауксинов, гиббереллинов и цитокининов с помощью биотестов.— Физиология растений, 1979, т. 26, вып. 3, с. 648—655.
32. Войтова В. В., Каратун Т. А. Применение гибберелловой кислоты в пивоварении. Кишинев, 1967. 12 с.
33. Вольнец А. П. Образование конъюгатов — основная форма инактивации эндогенных регуляторов роста.— В кн.: Метаболизм и механизм действия фитогормонов: Тр. Всесоюз. конф. 6—10 июня 1978 г. Иркутск: СИФИБР, 1979, с. 104—107.
34. Вольнец А. П., Пальченко Л. А. Определение гиббереллинов в растительном материале.— Физиология растений, 1976, т. 23, вып. 3, с. 635—624.
35. Гамбург К. З. Физиология действия гиббереллина на вегетативный рост растений.— В кн.: Регуляторы роста и рост растений. М.: Наука, 1964, с. 3—52.
36. Гамбург К. З. Фитогормоны и клетки. М.: Наука, 1970. 103 с.
37. Гамбург К. З., Мальцева В. Н. Влияние гиббереллина на рост

междоузлий низкорослого гороха.— Докл. АН СССР, 1964, т. 154, № 5, с. 1214—1215.

38. Голубев Б. И. Испытание гиббереллина.— Садоводство, 1964; № 7, с. 43.

39. Грамолин В. К. Применение гиббереллина на смородине.— Химия в сел. хоз-ве, 1964, т. 9, с. 36—38.

40. Гребинский С. О., Дудок Е. П., Терек О. И. Рост и содержание ауксинов и гиббереллиноподобных веществ в растениях при рентгеновском облучении.— Физиология и биохимия культурных растений, 1972, т. 4, № 2, с. 147—150.

41. Гречушников А. И., Кирюхин В. П., Серебренников В. С., Тектониди И. П. Некоторые физиолого-биохимические изменения в картофеле при обработке клубней гиббереллином.— Физиология растений, 1964, т. 11, № 4, с. 620—629.

42. Григорьева Н. Я., Кучеров В. Ф., Ложникова В. Н., Чайлахян М. Х. Гиббереллины и родственные им вещества. IV. Гиббереллины и гиббереллиноподобные вещества из листьев *Nicotiana tabacum*.— Химия природ. соединений, 1969, № 4, с. 269—304.

43. Грушевицкий И. В. Влияние гиббереллина на прорастание семян и развитие ювенильных растений женьшеня.— Изв. АН СССР, Сер. биол., 1965, № 3, с. 423—427.

44. Давидян Г. Г. Влияние гиббереллина на рост, развитие и формирование пола у конопли.— С.-х. биология, 1967, т. 2, № 1, с. 90—94.

45. Давидян Г. Г., Румянцева Л. Т. Влияние совместного воздействия света и гиббереллина на рост и пол конопли.— Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1978, т. 64, № 2, с. 119—122.

46. Далецкая Т. В. Изменение активности гиббереллинов в семенах клена татарского при выходе из покоя.— Физиология растений, 1980, т. 27, вып. 1, с. 113—120.

47. Далецкая Т. В. Динамика гиббереллинов в процессе созревания и при прорастании покоящихся семян.— В кн.: Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян. Л.: Наука, 1981, с. 85—100.

48. Далецкая Т. В., Николаева М. Г., Разумова М. В. Изучение роли гибберелловой кислоты и кинетика в нарушении глубокого покоя семян *Acer tabacicum* (Aceraceae).— Ботан. журн., 1979, т. 64, № 8, с. 1122—1128.

49. Достижения в технологии солода и пива. М.: Пищ. пром-сть, 1980, 351 с.

50. Дулин А. Ф. Изменение темпов роста и некоторых физиологических показателей проростков ячменя под действием гиббереллина и кинетина.— В кн.: Рост растений и пути его регулирования: Межвуз. сб. науч. тр. М., 1976, с. 20—24.

51. Дулин А. Ф. Влияние фитогормонов на свету и в темноте на энергетический обмен отрезанных листьев.— В кн.: Растительный и животный мир Дальнего Востока. Хабаровск: Кн. изд-во, 1977, с. 60—65.

52. Жеребчук Л. К., Кухалевский Г. Стимуляция прорастания клубней картофеля.— Картофель и овощи, 1966, т. 5, с. 17.

53. Живухина Г. М., Балыкова М. А. Регуляция гормонального обмена и роста корней кормовых бобов с помощью гиббереллина.— В кн.: Физиология ростовых процессов. М.: МОПИ им. Н. К. Крупской, 1980, с. 29—40.

54. Живухина Г. М., Дулин А. Ф. Особенности влияния гиббереллина на фотофосфорилирование проростков гороха и ячменя.— В кн.: Особенности гормонального регулирования роста растений. М.: МОПИ им. Н. К. Крупской, 1973, с. 30—34.

55. Журавель М. С., Фролов А. И. Влияние гиббереллина на рост гроздей и ягод у разных сортов винограда.— Сел. хоз-во Узбекистана, 1962, № 2, с. 81—85.

56. Заболоцкий Н. Н., Воронова Г. Д. Особенности действия гиббереллина на  $\gamma$ -облученные растения ячменя.— Радиобиология, 1973, т. 13, вып. 2, с. 309—313.

57. Закарян Н. Е., Вирабян А. Р. Выявление физиологической природы влияния гиббереллина на метаболизм хлорофилла.— Учен. зап. Ереван. ун-та. Естеств. науки, 1978, № 1, с. 92—103.

58. Закиряева С. А., Касымов А. Влияние  $\gamma$ -лучей  $\text{Co}^{60}$  на активность АТФазы в корнях кукурузы и защитный эффект гиббереллина.— Узб. биол. журн., 1972, № 16, с. 18—20.

59. Ивонис И. Ю., Кялина Л. В., Хохлина Е. В. Гиббереллиноподобные вещества в хвое клонов ели европейской, отличающихся по обилию микростробилов.— Физиология растений, 1979, т. 26, вып. 2, с. 330—335.

60. Изворска Н., Лилев Д. Участие гибберелловой кислоты в индуцировании морфогенеза на тканях, изолированных из разных органов винограда.— Физиология растений, 1981, т. 7, № 1, с. 23—29.

61. Инструкция по применению гиббереллина на виноградниках. М.: Колос, 1979. 13 с.

62. Ипатова Г. Ф. Пищевая промышленность (пивоваренная, безалкогольная). 1964, т. 4, № 3, с. 3.

63. Ипатова Г. Ф. Гиббереллин и его применение в солодоращении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МТИПП, 1966, 15 с.

64. Казарян В. О., Акопова Ж. М. О влиянии витаминов и гиббереллинов на образование хлорофилла, активности фотосинтеза и продолжительность жизни изолированных листьев.— Докл. АН АрмССР, 1978, т. 67, № 4, с. 237—242.

65. Калягин В. Н. Влияние гиббереллина на выраженность пола у тыквы.— Биол. Всесоюз. ин-та растениеводства им. Н. И. Вавилова, 1973, вып. 29, с. 105—113.

66. Кандейкина В. И. Динамика содержания гиббереллина  $A_3$  в органах и тканях черной смородины.— В кн.: Обменные процессы и их регуляция у растений и животных. Саранск: Мордов. кн. изд-во, 1980, с. 112—113.

67. Кандейкина В. Н., Острейко С. А. Методика определения свободного гиббереллина  $A_3$  в растительных тканях.— Агрохимия, 1977, № 9, с. 146—152.

68. Карабанов И. А. Использование гиббереллина при размножении черной смородины черенками и отводками.— Химия в сел. хоз-ве, 1967, т. 5, № 5, с. 48—52.

69. Карабанов И. А., Шуберт В. А. Последствие гиббереллина на содержание аскорбиновой кислоты в ягодах черной смородины в связи с минеральным питанием.— Физиология растений, 1970, т. 17, № 1, с. 177—178.

70. Катарьян Т. Г., Дрбоглав М. А. Влияние гиббереллина на урожай и качество столовых сортов винограда. Симферополь: Таврия, 1963. 36 с.

71. Катарьян Т. Г., Чайлахян М. Х., Дрбоглав М. А., Кочанков В. Г., Давыдова М. В. Влияние гиббереллина на плодоношение разных сортов винограда.— В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 217—225.

72. Кезели Т. А., Гвамичава Н. Э., Тарасашвили К. М., Пираншвили Н. С. Влияние гиббереллина и рентгеновских лучей на содержание витаминов в листьях виноградной лозы.— Изв. АН ГССР. Сер. биол., 1978, т. 4, № 2, с. 134—137.

73. Кефели В. И. Рост растений и природные регуляторы.— Физиология растений, 1978, т. 25, вып. 5, с. 975—981.

74. Кефели В. И., Ложникова В. Н., Хлопенкова Л. П. и др. Активность фитогормонов и природных ингибиторов в мутантах гороха, различающихся по высоте стеблей.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1973, № 5, с. 681—687.

75. Кефели В. И., Чайлахян М. Х. Новые тенденции в учении о регуляторах роста растений.— Успехи соврем. биологии, 1975, т. 80, № 1 (4), с. 116—127.

76. Кефели В. И., Чайлахян М. Х. IX Международная конференция по ростовым веществам (Фитогормоны и ингибиторы в онтогенезе растений).— Успехи соврем. биологии, 1977, т. 84, № 3 (6), с. 469—475.

77. Кефели В. И., Чайлахян М. Х., Турецкая Р. Х. и др. Комплексный метод определения природных регуляторов роста: биотесты.— Физиология растений, 1975, т. 22, вып. 6, с. 1291—1298.

78. Кирюхин В. П. Об использовании гиббереллина и гетероауксина при выращивании картофеля.— Химия в сел. хоз-ве, 1969, т. 7, № 3, с. 55—57.

79. Киселева Г. Н. Реакция меристематических тканей проростков ячменя на обработку их индолилуксусной и гибберелловой кислотами.— В кн.: Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. Новосибирск: Наука, 1977, с. 130—136.

80. Колбасина Э. И. Динамика гиббереллина в яровизирующихся семенах различных сортов озимой пшеницы.— Физиология и биохимия культ. растений, 1978, т. 10, № 1, с. 34—37.

81. Колесников В. А., Агафонов Н. В., Пастухова А. А. Рост и плодоношение вишни в связи с применением препарата ТУР и гиббереллина.— Изв. ТСХА, 1977, № 4, с. 140—151.

82. Короблева Н. П. О механизме действия фитогормонов на синтез нуклеиновых кислот и белка.— В кн.: Рост растений. Первичные механизмы. М.: Наука, 1978, с. 148—177.

83. Короблева Н. П., Метлицкий Л. В. Влияние регуляторов роста на синтез нуклеиновых кислот в растениях.— Успехи соврем. биологии, 1973, т. 76, № 3, с. 431—446.

84. Кочанков В. Г., Мухафаров Б. М., Чайлахян М. Х. Изменения в гормонально-ингибиторном балансе при переходе растений рудбекии к цветению.— В кн.: Метаболизм и механизм действия фитогормонов: Тр. Всесоюз. конф. 6—10 июня 1978 г. Иркутск: Сибирский ин-т физиологии и биохимии растений, 1979, с. 67—70.

85. Красильников Н. А., Чайлахян М. Х., Скрыбин Г. К. и др. О стимулирующем действии гиббереллинов различного происхождения.— Докл. АН СССР, 1958, т. 121, № 4, с. 155—157.

86. Крюкова Л. М., Маевская З. В. Влияние различных доз ионизирующей радиации на уровень фитогормонов в растениях.— Докл. АН СССР, 1976, т. 227, № 5, с. 1259—1261.

87. Крюкова Л. М., Медведкова В. В. Исследования влияния экзогенного гиббереллина на восстановление поврежденной  $\gamma$ -радиацией ДНК растений методом электрофореза.— Докл. АН СССР, 1981, т. 257, № 3, с. 763—765.

88. Крюкова Л. М., Мухамбетжанов К. К. Влияние гиббереллина на активность ферментов в облученных растениях.— Докл. АН СССР, 1969, т. 187, № 6, с. 1412—1414.

89. Крюкова Л. М., Мухамбетжанов К. К. Влияние гиббереллина на содержание нуклеиновых кислот и белков в облученных растениях.— В кн.: Свойства и функции макромолекул и макромолекулярных систем. М.: Наука, 1969, с. 266—270.

90. Кузнецова Н. Н., Ильина Г. В. Пострадиационное действие гиббереллина и 6-пиперидинопурина на активность эндогенных регуля-



торов роста в листьях фасоли.— Физиология растений, 1980, т. 27, вып. 1, с. 121—125.

91. Кулаева О. Н., Чайлахян М. Х. Тенденции и перспективы развития исследований по фитогормонам: (По материалам X Междунар. конф. по ростовым веществам растений).— Успехи соврем. биологии, 1980, т. 90, № 2 (5), с. 308—325.

92. Кухарская Л. К. Качественная идентификация гиббереллинов и гиббереллиноподобных веществ из культуральных жидкостей некоторых грибов.— В кн.: Исследования в лесах Сибири. Красноярск: Кн. изд-во, 1968, ч. II, с. 202—205.

93. Ладыгина Е. А. Влияние стимуляторов роста на изменение физиологических процессов в растении картофеля.— Тр. НИИ картофельного хоз-ва, 1964, т. 3, с. 16—24.

94. Лулов Д., Христов Х. Содержание свободных и связанных гиббереллиноподобных веществ в цветах и плодах винограда с различным цветообразованием и плодообразованием.— Физиология растений, 1978, т. 4, № 1, с. 61—67.

95. Лихолат Т. В., Дружинина Т. В. Влияние ауксина и гиббереллина на активность УДФГ-4-эпимеразы в coleoptилах пшеницы.— Физиология растений, 1977, т. 24, вып. 6, с. 1194—1199.

96. Лихолат Т. В., Левина А. С. Влияние ауксина и гиббереллина на активность дегидрогеназ глюкозо-6-фосфата и 6-фосфоглюконата в клетках разного возраста coleoptилей пшеницы.— Физиология растений, 1973, т. 20, № 1, с. 130—137.

97. Лихолат Т. В., Морозова Е. В. Влияние регуляторов роста на активность альдолазы в coleoptилах пшеницы разного возраста.— Физиология растений, 1972, т. 19, № 2, с. 325—331.

98. Ложникова В. Н. Природные гиббереллины и их значение в процессах фотопериодизма и яровизации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИФР им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1965. 21 с.

99. Ложникова В. Н., Хлопенкова Л. П., Чайлахян М. Х. Определение природных гиббереллинов в растительных тканях.— В кн.: Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М.: Наука, 1973, с. 50—58.

100. Лядский П. А. О нарушении покоя молодых клубней картофеля.— Науч.-техн. бюл. Всесоюз. селекционно-генетического ин-та, 1968, т. 9, с. 46—50.

101. Мананков М. К. Производственные испытания гибберелловой кислоты на винограде.— Виноградарство и садоводство Крыма, 1960, № 12, с. 9—10.

102. Мананков М. К. Влияние гибберелловой кислоты на плодообразование сортов винограда с функционально-женским типом цветка.— Физиология растений, 1960, т. 7, вып. 3, с. 350—354.

103. Мананков М. К. Влияние опылителей и стимуляторов роста на процесс плодообразования винограда: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Симферополь: Одес. с.-х. ин-т, 1962. 22 с.

104. Мананков М. К. Установление оптимальных концентраций, сроков и способов обработки винограда гибберелловой кислотой. В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 226—234.

105. Мананков М. К. Некоторые вопросы теории и практики применения гиббереллина в виноградарстве.— В кн.: Применение физиологически активных веществ в садоводстве. М., 1974, вып. 2, с. 128.

106. Мананков М. К. Влияние гиббереллина на морфогенез цветков винограда *Vitis vinifera* L.— Биол. науки, 1975, № 8, с. 73—78.

107. Мананков М. К. Физиология действия гиббереллина на рост и генеративное развитие винограда: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук, Киев: ИФР АН УССР, 1981. 23 с.

108. Мананков М. К. Способы стимулирования плодообразования винограда сорта Коринка черная.— Физиология и биохимия культ. растений, 1982, т. 14, № 2, с. 159—164.
109. Мананков М. К., Смирнов К. В. Применение гиббереллина в виноградарстве.— В кн.: Итоги науки и техники. Сер. растениеводства, т. 4, Проблемы виноградарства. М.: Наука, 1979, с. 50—95.
110. Маурина Х. А., Дрике М. А. Применение гиббереллина для стимуляции роста других физиологических процессов кукурузы.— В кн.: Химическая регуляция роста и развития растений. Рига: Зинатне, 1969, с. 29—41.
111. Медведев С. С., Максимов Г. Б., Зверева Т. Г. Влияние гиббереллина на дыхание и поглощение ионов К и NO<sub>3</sub> отрезками корней кукурузы.— В кн.: Фотосинтез, дыхание и органические кислоты. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1980, с. 58—63.
112. Мединцев М. М. Особенности солодовенного и пивоваренного производства в ПНР, ЧССР, ГДР. М., 1965. 28 с.
113. Мелик-Саркисов О. С., Морозова С. Е. Влияние физиологического состояния проростков картофеля на регенерацию растений из изолированных апексов.— Докл. ВАСХНИЛ, 1981, № 9, с. 8—10.
114. Меликян Н. М., Азарян К. Г., Панян С. С. Камбиальная активность стебля абиссинской капусты в связи с обработкой ботвы гиббереллином.— Учен. зап. Ереван. ун-та. Естеств. науки, 1978, № 1, с. 116—122.
115. Мерджаниан А. С. Виноградарство. М.: Колос, 1967. 464 с.
116. Метхизаде Р. М. Влияние гиббереллина на рост и развитие гроздей и ягод, на некоторые физиологические процессы у бессемянных сортов винограда.— В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 241—244.
117. Метхизаде Р. М., Банищевская Л. А., Сафаралиева Р. А. Изменение эндогенных гиббереллиноподобных веществ в онтогенезе у озимой пшеницы.— Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук, 1975, № 3, с. 8.
118. Милева Э. Л., Азизбекова Н. Ш., Чайлахян М. Х. Изменения в клетках стеблевых апексов шафрана в связи с действием гиббереллина.— В кн.: Метаболизм и механизм действия фитогормонов: Тр. Всесоюз. конф. 6—10 июня 1978 г. Иркутск: СИФиБР, 1979, с. 214—215.
119. Минина Е. Г., Муратов Ю. М., Беляев В. В. Гиббереллиноподобные вещества в естественно растущих и геоиндуцированных побегах пихты сибирской.— Физиология растений, 1976, т. 23, № 1, с. 197.
120. Минина Е. Г., Третьякова И. Н. Значение фитогормонов для образования женских стробиллов в поле гравитации у пихты сибирской (*Abies sibirica* L.).— Физиология растений, 1979, т. 26, вып. 5, с. 1057.
121. Мурзаев М., Атаджанов М., Жеребчук Л. Использование гиббереллина при двухурожайной культуре картофеля и на бессемянных сортах винограда.— Междунар. с.-х. журн., 1979, № 1, с. 110—113.
122. Муратов Ю. М. Природные регуляторы роста в геоиндуцированных побегах сосны обыкновенной.— В кн.: Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: Кн. изд-во, 1974, с. 152—155.
123. Муромцев Г. С., Агнстикова В. Н. Гиббереллины и урожай. М.: Колос, 1971. 127 с.
124. Муромцев Г. С., Агнстикова В. Н. Гормоны растений гиббереллины. М.: Наука, 1973. 270 с.
125. Муромцев Г. С., Агнстикова В. Н., Дубовая Л. П. Определение гиббереллиноподобных веществ в растениях.— В кн.: Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М.: Наука, 1973, с. 59—62.

126. Муромцев Г. С., Агнистикова В. Н., Лекарева Т. А., Кучерова В. Ф., Серебряков Э. П. Анализ состава гиббереллинов в природных объектах.— В кн.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М.: Наука, 1966, с. 109—116.

127. Муромцев Г. С., Агнистикова В. Н., Лупова Л. М., Дубовая Л. П., Лекарева Т. А. Гиббереллиноподобные вещества в папоротниках и мхах.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1964, № 5, с. 727—734.

128. Муромцев Г. С., Агнистикова В. Н., Лупова Л. М., Лекарева Т. А. О составе препаратов гибберелловой кислоты различного происхождения.— Физиология растений, 1964, т. 11, № 3, с. 506—514.

129. Муромцев Г. С., Герасимова Н. М., Коренева В. М. Механизм действия гиббереллинов.— В кн.: Рост растений. Первичные механизмы. М.: Наука, 1978, с. 81—98.

130. Муромцев Г. С., Глобус Г. А. О приспособительном значении способности к синтезу гиббереллинов для фитопатогенного гриба *Gibberella fujikuroi* (Saw.), Wg.— Докл. АН СССР, 1976, т. 226, № 1, с. 204—206.

131. А. с. 165614 (СССР). Способ получения гиббереллина/Муромцев Г. С., Дубовая Л. П. Заявл. 27.02.63, № 822552/23=4; Оpubл. в Б. И., 1964, № 19.

132. Муромцев Г. С., Дубовая Л. П. Об использовании растительных масел и жирных кислот при биосинтезе гиббереллина *Fusarium moniliforme*.— Микробиология, 1964, т. 33, с. 1048—1054.

133. Муромцев Г. С., Дубовая Л. П., Раковский Ю. С. Биосинтез гиббереллинов на средах, содержащих жиры и жирные кислоты.— Прикл. биохимия и микробиология, 1966, т. 2, вып. 4, с. 401—408.

134. Муромцев Г. С., Коренева В. М., Герасимова Н. М. Гиббереллины и рост растений.— В кн.: Рост растений и природные регуляторы. М.: Наука, 1966, с. 193—216.

135. Муромцев Г. С., Лекарева Т. А., Нестюк М. Н. Фотокolorиметрический метод определения концентрации гиббереллинов.— В кн.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М.: Наука, 1966, с. 80—89.

136. Муромцев Г. С., Нестюк М. Н., Клейнер Г. И., Ионова И. В., Дендзе-Плетман Б. Б., Крутова Р. Л. Новые методы выделения гиббереллина из культуральной жидкости продуцента *Fusarium moniliforme*.— В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 54—59.

137. Муромцев Г. С., Пеньков Л. Н. Гиббереллины. М.: Сельхозгиз, 1962, 231. с.

138. А. с. 186938 (СССР). Способ получения гиббереллина/Муромцев Г. С., Раковский Ю. С., Дубовая Л. П. Заявл. 09.03.65, № 947449/28—13; Оpubл. в Б. И., 1966, № 20.

139. Муромцев Г. С., Раковский Ю. С., Дубовая Л. П., Темникова Т. В., Федченко А. Н. Изучение сахарозы и жира как источников углерода для биосинтеза гиббереллинов.— Прикл. биохимия и микробиология, 1968, т. 4, вып. 4, с. 398—407.

140. А. с. 287968 (СССР). Способ выделения гиббереллина из культуральной жидкости гриба *Fusarium moniliforme*/Муромцев Г. С., Раковский Ю. С., Крутова Р. Л., Первий Э. Н. Заявл. 18.05.66, № 1076749/30—15; Оpubл. в Б. И., 1970, № 36.

141. Муромцев Г. С., Русанова Н. В. Биологический метод определения концентрации гиббереллинов.— В кн.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М.: Наука, 1966, с. 89—93.

142. Негруцкий С. Ф. О действии гиббереллина на рост, урожайность и форму плодов томатов.— Физиология растений, 1960, т. 7, вып. 6, с. 734—735.

143. Николаева М. Г. Роль гиббереллина в нарушении покоя семян.— Ботан. журн., 1962, т. 47, № 12, с. 1823—1825.
144. Николаева М. Г. Роль фитогормонов в процессах созревания и прорастания семян.— В кн.: Рост и гормональная регуляция жизнедеятельности растений. Иркутск: СИФИБР, 1974, с. 187—206.
145. Николаева М. Г. Некоторые итоги изучения покоя семян.— Ботан. журн., 1977, т. 62, № 9, с. 1350—1368.
146. Николаева М. Г., Грушвицкий И. В., Богданова В. М. Условия прорастания семян дальневосточных видов семейства аралиевых и роль гиббереллина в нарушении их покоя.— Ботан. журн., 1972, т. 57, № 9, с. 1082—1096.
147. Николаева М. Г., Далецкая Т. В., Разумова М. В., Кофанова Н. Н. Действие гиббереллина и кинетина на рост зародышей и прорастание семян бересклета европейского.— Физиология растений, 1973, т. 20, вып. 4, с. 714—720.
148. Новое в технике и технологии пиво-безалкогольной промышленности: Аннотированная обзорная информация. Кишинев, 1966. 18 с.
149. Новое в технологии пивоварения: Материалы Всесоюз. семинара работников пивовар. пром-сти. Донецк, 6—9 дек. 1967. М., 1968.
150. Оразбаева Р. С. Действие гибберелловой кислоты и цитокинина на содержание азотистых веществ в проростках пшеницы.— В кн.: Биология развития микроорганизмов и растений. Алма-Ата: КазГУ, 1978, с. 112—120.
151. Основные направления развития солодоращения. М.: ВИНТИ, 1966. 35 с. (Экспресс-информ. Сер. Пищевая пром-сть; Т. 3. Вып. 30).
152. Паносян А. К., Арутюнян Р. Ш., Маршавина З. В., Асланян С. Г. Почвенные бактерии и актиномицеты — продуценты биологически активных веществ.— Биол. журн. Армении, 1967, т. 20, № 2, с. 9—14.
153. Перепелицина Е. П. Влияние некоторых ростовых веществ на урожай и качество бессемянных сортов винограда: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самарканд: Гос. ун-т им. А. Навои 1967. 19 с.
154. Плакида Е. К., Габович В. И. Применение гиббереллина в виноградарстве. Киев: Урожай, 1964. 102 с.
155. Плакида Е. К., Габович В. И., Черненко Э. Н. Влияние гиббереллина на сорт Кишмиш белый.— Виноделие и виноградарство СССР, 1961, № 6, с. 30—31.
156. Понтович В. Э. Ранний эмбриогенез покрытосеменных и его гормональная регуляция.— В кн.: Рост растений. Первичные механизмы. М.: Наука, 1978, с. 205—235.
157. Понтович В. Э., Седова Л. В. Гиббереллиноподобные вещества в плаценте и семенах развивающегося плода масличного мака.— Физиология растений, 1976, т. 23, № 4, с. 747—752.
158. Применение гиббереллина в пивоварении. Информ. карта. М., 1966, № 4.
159. Пузина Т. И. Влияние гиббереллина на некоторые физиолого-биохимические процессы прорастающих глазков картофеля.— Биол. науки, 1976, № 3, с. 81—85.
160. Пушкина Г. П. Влияние гиббереллина и кинетина на процесс синтеза и разрушения хлорофилла в проростках кукурузы.— В кн.: Особенности гормонального регулирования роста растений. М.: МОПИ им. Н. К. Крупской, 1973, с. 133—143.
161. Райхер И. Х., Фрунзе В. Ф. Влияние стимуляторов роста на плодобразование винограда.— Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, 1963, № 7, с. 24—28.

162. Разумова М. В., Николаева М. Г. Действие гиббереллинов и цитокининов на прорастание семян с разным типом покоя.— В кн.: Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян. Л.: Наука, 1981; с. 56—75.

163. Разумова М. В., Николаева М. Г., Далецкая Т. В. Роль гормонов в нарушении глубокого покоя семян видов Асег в зависимости от степени их зрелости.— Ботан. журн., 1975, т. 60, № 11, с. 1617—1622.

164. Рахимбаев И. Р., Ольшанская Р. В. Динамика эндогенных гиббереллинов в процессе перехода луковиц чеснока от состояния покоя к активному росту.— Физиология растений, 1976, т. 23, № 1, с. 76.

165. Регуляторы роста растений. М.: Колос, 1979. 246 с.

166. Регуляция метаболизма растительной клетки. Киев: Наук. думка, 1973. 223 с.

167. Рекомендации по применению гиббереллина на виноградниках. Ташкент: МСХ УзССР. Управление пропаганды и внедрения достижений науки, техники и передового опыта, 1981. 6 с.

168. Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян. Л.: Наука, 1981. 160 с.

169. Романова Л. В., Прилюк Л. В. Влияние гиббереллина на рост и гормональный состав короткостебельной пшеницы.— Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1980, т. 67, № 2, с. 126—134.

170. Рункова Л. В., Верзилов В. Ф. Управление процессами роста и развития гелениума с помощью регуляторов роста.— В кн.: Фитогормоны и рост растений. М.: Наука, 1978, с. 57—67.

171. Садилов И. Н. Применение гиббереллина на посевах семенного кенафа.— Тр. Узб. опыт. станции лубяных культур, 1979, вып. 8, с. 39—42.

172. Сваринская Р. А., Гаврилова Н. С. Митотический индекс в тканях проростков ячменя и эффект гиббереллина.— Онтогенез, 1977, № 4, с. 389—396.

173. Сембднер Г. Конъюгированные гиббереллины.— В кн.: Рост растений и дифференцировка. М.: Наука, 1981, с. 114—126.

174. Семерджян С. П., Налбандян Дж. М., Нор-Аревян Н. Г., Атаян В. Р. Действие гиббереллина на включение радиоактивного фосфора в различные фосфорсодержащие соединения.— Физиология растений, 1965, т. 12, вып. 4, с. 730—731.

175. Серая Г. П., Зворская Е. А., Вакар Б. А. О влиянии гиббереллина на суточную периодичность и активность митотических делений в апикальной корневой системе мятлика лугового и поленицы белой.— В кн.: Геоботаника, экология и морфология растений на Урале. Свердловск: Кн. изд-во, 1977, с. 115—117.

176. Серебряков Э. П. Методы количественного определения гиббереллинов в растительных объектах.— В кн.: Рост растений и природные регуляторы. М.: Наука, 1977, с. 105—121.

177. Серебряков Э. П. Исследование биосинтеза, химии и физиологической активности гиббереллинов.: Дис. ... д-ра хим. наук. М.: ИОХ им. П. Д. Зелинского АН СССР, 1979. 23 с.

178. Серебряков Э. П., Симолин А. В., Кучеров В. Ф., Муромцев Г. С., Дубовская Л. П. Гиббереллины и родственные им вещества.— Химия природ. соединений, 1969, № 3, с. 156—163.

179. Сидорский А. Г. Изменение направленности процесса половой дифференциации растений под влиянием физиологически активных соединений.— Успехи соврем. биологии, 1978, т. 85, № 1, с. 111—124.

180. Ситникова О. А. Влияние регуляторов роста на водный обмен конских бобов.— Физиология растений, 1966, т. 13, вып. 2, с. 296.

181. Ситникова О. А. Влияние гиббереллина на суточные ритмы

- некоторых физиологических процессов.— В кн.: Рост растений и пути его регулирования. М.: МОПИ им. Н. К. Крупской, 1978, с. 27—39.
182. *Смирнов К. В., Перепелицына Е. П.* О влиянии гиббереллина на бессемянные сорта винограда и продукты их переработки.— Физиология растений, 1965, т. 12, № 2, с. 306—312.
183. *Смирнов К. В., Перепелицына Е. П.* Применение гиббереллина на бессемянных сортах винограда.— Докл. ТСХА, 1980, вып. 266, с. 36—38.
184. *Смирнов К. В., Раджабов А. К.* Эффективность совместного применения хлорхолинхлорида и гиббереллина на бессемянных сортах винограда в зависимости от уровня водно-питательного режима.— В кн.: Новые приемы возделывания плодовых растений. М., 1981, с. 32—37.
185. *Смирнова З. И.* Возможность использования регуляторов роста при выгонке тюльпанов.— В кн.: Фитогормоны и рост растений. М.: Наука, 1978, с. 72—75.
186. *Соломахина В. А., Ежов И. С., Хилько А. П.* Технология замачивания ячменного зерна в зависимости от его физиологического состояния.— Пищ. пром-сть. Сер. 10, Пивовар. и безалкогол. пром-сть, 1981, вып. 7, с. 1—4.
187. *Соломахина В. А., Ежов И. С., Хилько А. П.* Опыт производства солода с применением различных режимов замачивания в течение года.— Пищ. пром-сть. Сер. 10, Пивовар. и безалкогол. пром-сть, 1981, вып. 7, с. 5—9.
188. *Суслова Л. М., Серебряков Э. П.* Газожидкостная хроматография гиббереллинов на стеклянных капиллярных колонках.— Изв. АН СССР. Сер. хим., 1980, № 2, с. 807—810.
189. *Тагиев С. В.* Влияние ростовых веществ на рост, развитие, урожайность и технологические особенности основных сортов винограда Азербайджана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1967. 23 с.
190. *Тарасенко А. А.* Образование биологически активных веществ эпифитными микроорганизмами и их влияние на рост высших растений.— В кн.: Регуляция микробиологических процессов в почве. Рига: Зинатне, 1981, с. 32—38.
191. *Тариков С., Имамалиев А. И.* Гиббереллиноподобные вещества (ГПВ) в проростках хлопчатника.— Докл. ВАСХНИЛ, 1976, № 3, с. 9—11.
192. *Тектониди И.* Предпосевная обработка клубней картофеля гиббереллином.— Картофель и овощи, 1965, т. 3, с. 16—17.
193. Технологические инструкции по производству солода и пива. М.: ЦНИИТЭИ пищ. пром-сти, 1975. 13 с.
194. Технология солода. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 503 с.
195. *Токмачева Н. А.* Новое в технологии производства солода и пива. М., 1965.
196. *Федорова А. И., Зражевская Г. К.* Гиббереллиноподобные вещества у лиственных растений разного географического происхождения.— Физиология растений, 1978, т. 25, вып. 4, с. 705—712.
197. *Хаджакян Х. К., Деведжян А. Г., Чайлахян М. Х.* Регуляция клубнеобразования топинамбура с помощью физиологически активных соединений.— Докл. АН СССР, 1979, т. 248, № 4, с. 1021—1024.
198. *Хрянин В. Н.* Влияние регуляторов роста на урожай и технологические качества конопли.— Лен и конопля, 1965, т. 6, с. 26—29.
199. *Хрянин В. Н.* Влияние гиббереллина на урожай и технологические качества волокна конопли.— Химия в сел. хоз-ве, 1966, т. 4, № 6, с. 33—38.
200. *Хрянин В. Н.* Некоторые физиологические особенности дейст-

вия гиббереллина на коноплю.— Учен. зап. МОПИ им. Н. К. Крупской, 1967, т. 169, вып. 3, с. 40—52.

201. Хрянин В. Н. Влияние гиббереллина на содержание алкалоидов и хлорофилла в лекарственных растениях.— Биол. науки, 1973, № 1, с. 78—80.

202. Хрянин В. Н., Кочанков В. Г., Чайлахян М. Х. Влияние регуляторов роста на сексуализацию конопли и шпината при предпосевной обработке семян.— Физиология растений, 1978, т. 25, вып. 4, с. 698.

203. Хрянин В. Н., Чайлахян М. Х. Биологическая активность цитокининов и гиббереллинов в корнях и листьях при проявлении пола у двудомных растений.— Физиология растений, 1979, т. 26, вып. 5, с. 1008—1015.

204. Чайлахян М. Х. Гормональная теория развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1937. 200 с.

205. Чайлахян М. Х. Влияние гиббереллинов на рост и развитие растений.— Ботан. журн., 1958, т. 43, № 7, с. 927—929.

206. Чайлахян М. Х. Гиббереллины, их действие на растения и перспективы использования в растениеводстве.— В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 7—27.

207. Чайлахян М. Х. Инструкция по применению гиббереллинов на виноградной лозе. М.: Колос, 1967. 14 с.

208. Чайлахян М. Х. Химическая регуляция роста и цветения растений.— Вестн. АН СССР, 1969, № 10, с. 35—45.

209. Чайлахян М. Х. Цветение и фотопериодизм растений.— Успехи соврем. биологии, 1970, т. 69, № 2, с. 306—318.

210. Чайлахян М. Х. Гормональные регуляторы цветения растений.— Физиология растений, 1976, т. 23, вып. 6, с. 1160—1173.

211. Чайлахян М. Х. Генетическая и гормональная регуляция роста, цветения и проявления пола у растений.— Физиология растений, 1978, т. 25, вып. 5, с. 952—974.

212. Чайлахян М. Х., Галачьян Р. М., Саркисова М. Н. Влияние выделений бактерий-возбудителей растительных опухолей на корнеобразование черенков винограда.— Докл. АН СССР, 1962, т. 146, вып. 5, с. 1227—1230.

213. Чайлахян М. Х., Григорьева Н. Я., Ложникова В. Н. Влияние экстрактов листьев цветущих растений табака на цветение проростков и семян мари красной (*Chenopodium rubrum* L.).— Докл. АН СССР, 1977, т. 236, № 3, с. 773—776.

214. Чайлахян М. Х., Кочанков В. Г., Замота В. П. Влияние гиббереллина на рост и урожай конопли и табака.— Физиология растений, 1960, т. 7, № 3, с. 340—343.

215. Чайлахян М. Х., Кулаева О. Н., Кораблева Н. П. Международная конференция по ростовым веществам растений (Либлице, сент. 1978 г.).— Физиология растений, 1979, т. 26, вып. 3, с. 664—669.

216. Чайлахян М. Х., Меграбян А. А., Карапетян Н. А., Каладжян Н. Л. Ростовые вещества в выделениях клубеньковых бактерий.— Докл. АН АрмССР, 1965, т. 40, № 5, с. 307—314.

217. Чайлахян М. Х., Саркисова М. М. Влияние гиббереллина на рост ягод виноградной лозы.— Докл. АН СССР, 1963, т. 148, № 1, с. 219—222.

218. Чайлахян М. Х., Саркисова М. М. Динамика природных гиббереллинов у бессемянных и семенных сортов винограда в связи с влиянием гибберелловой кислоты.— Докл. АН СССР, 1965, т. 165, № 6, с. 1443—1446.

219. Чайлахян М. Х., Саркисова М. М., Кочанков В. Г. Влияние гиббереллина на плодоношение виноградной лозы в условиях Армении.— Изв. АН АрмССР. Сер. биол. науки, 1961, т. 4, № 12, с. 39—54.

220. *Чайлахян М. Х., Хлопенкова Л. Н., Хаджакян Х. К.* О передвижении гиббереллинов и влиянии их на рост побегов и утолщение стебля в целых растениях.— Докл. АН СССР, 1974, т. 215, № 2, с. 484—487.

221. *Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н.* Эффект регуляторов роста и роль корней в сексуализации растений шпината.— Докл. АН СССР, 1978, т. 239, № 5, с. 1262—1264.

222. *Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н.* Проявление пола у двудомных растений и фитогормоны.— Докл. АН СССР, 1978, т. 240, № 2, с. 493—496.

223. *Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н.* Проявление пола у конопля при раздельном и одновременном воздействии фитогормонами и ингибиторами нуклеинового обмена.— Докл. АН СССР, 1978, т. 243, № 5, с. 1341—1344.

224. *Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н.* Гормональная регуляция проявления пола в культуре изолированных зародышей конопля.— Докл. АН СССР, 1979, т. 244, № 4, с. 1037—1040.

225. *Чайлахян М. Х., Янина Л. И., Фролова И. А.* Цветение побегов, образовавшихся из эпифитных почек бриофиллума на укорененных листьях.— Докл. АН СССР, 1969, т. 189, № 5, с. 1139—1141.

226. *Чмулев В. И.* О некоторых биохимических изменениях свежесобранных клубней картофеля при нарушении их покоя.— Физиология растений, 1973, т. 20, вып. 3, с. 631—634.

227. *Чувашина Н. П.* Преодоление нескрещиваемости при отдаленной гибридизации плодовых и ягодных культур с помощью гиббереллина.— В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 202—206.

228. *Чуйкова Л. В.* Влияние регуляторов роста на физиолого-биохимические процессы и продуктивность кукурузы.— В кн.: Регуляторы роста растений. Воронеж: Центр.Чернозем. кн. изд-во, 1964, с. 61—70.

229. *Эрдели Г. С., Аниканов А. М., Витер Е. Н.* Влияние гиббереллина на выделение кислорода и поглощение  $^{14}\text{CO}_2$  листьями растений.— В кн.: Регуляторы роста и развития растений. М.: Наука, 1981, с. 53—61.

230. *Якушкина Н. И.* Второй Всесоюз. биохим. съезд: Тез. докл. на симпозиумах. Ташкент: Фан, 1969, с. 308.

231. *Якушкина Н. И., Глинина Н. А.* Особенности фосфатного и энергетического обмена растений в связи с различными темпами их роста.— В кн.: Рост растений и пути его регулирования. М., 1976, с. 3.

232. *Якушкина Н. И., Куликова Т. И.* Особенности действия гиббереллина при воздействии на бессемядольные зародыши гороха.— В кн.: Рост растений и пути его регулирования. М.: МОПИ им. Н. К. Крупской, 1976, с. 61—70.

233. *Якушкина Н. И., Пузина Т. И.* Изменение некоторых физиологических процессов на первых этапах прорастания глазков картофеля.— В кн.: Рост растений и пути его регулирования. М.: МОПИ им. Н. К. Крупской, 1976, с. 94—101.

234. *Якушкина Н. И., Пузина Т. И.* Особенности гормонального регулирования обмена и роста растений картофеля в процессе онтогенеза.— В кн.: Рост растений и пути его регулирования: Сб. тр. МОПИ им. Н. К. Крупской. М., 1978, с. 3—10.

235. *Якушкина Н. И., Пушкина Г. П.* Влияние гиббереллина и кинетика на содержание фитогормонов и их распределение в клетке.— В кн.: Рост растений и пути его регулирования: Межвуз. сб. науч. тр. М., 1976, с. 11—12.

236. *Якушкина Н. И., Старикова В. Т.* Влияние ингибиторов роста



и фитогормонов на рост и некоторые стороны энергетического обмена проростков кукурузы.— В кн.: Метаболизм и механизм действия фитогормонов. Иркутск: Сиб. ин-т физиологии и биохимии растений, 1979, с. 210—213.

237. Abdul K. S., Harris G. P. An agar-diffusion technique applied to the study of gibberellins in tomato (*Lycopersicon esculentum* (Mill.) plants.— *Ann. Bot.*, 1977, vol. 42, N 172, p. 369—374.

238. Adams P. A., Kaufman P. B., Ikuma H. Effects of gibberellic acid and sucrose on the growth of oat (*Avena*) stem segments.— *Plant Physiol.*, 1973, vol. 51, N 6, p. 1102—1108.

239. Addicott F. T., Wiatr S. M. Hormonal controls of abscission: Biochemical and ultrastructural aspects.— In: Plant growth regulation: Proc. 9th Intern. Conf. Plant Growth Subst., Lausanne 1970. B. etc.: Spring-Verl., 1977, p. 242—247.

240. Agarwala S. C., Sharma P. N., Sharma C. P. Effect of auxin and gibberellic acid on some aspects of growth and metabolism of boron deficient sugar beet.— *Ind. J. Plant Physiol.*, 1978, vol. 21, N 3, p. 292—295.

241. Aharoni N., Back A., Ben-Yehoshna S., Richmond A. E. Exogenous gibberellic acid and the cytokinin isopentenyl adenine retardants of senescence in romaine lettuce.— *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1975, vol. 100, N 1, p. 4—6.

242. Aharoni N., Richmond A. E. Endogenous gibberellin and abscisic acid content as related to senescence of detached lettuce leaves.— *Plant Physiol.*, 1978, vol. 62, N 2, p. 224—228.

243. Alpi A., Ceccarelli N., Tognoni F., Gregorini G. Gibberellin and inhibitor content during iris bulb development.— *Physiol. plant.*, 1976, vol. 36, N 4, p. 362—367.

244. Alpi A., Lorenzi R., Cionini P. G. et al. Identification of gibberellin A<sub>1</sub> in the embryo suspensor of *Phaseolus coccineus*.— *Planta*, 1979, vol. 147, N 3, p. 225—228.

245. Alpi A., Tognoni F., D'Amato P. Growth regulator levels in embryo and suspensor of *Phaseolus coccineus* at two stages of development.— *Planta*, 1975, vol. 127, N 2, p. 153—162.

246. Amruthavalli S. A. Sex expression in coriander (*Coriandrum sativum* L.) as affected by growth regulators.— *Curr. Sci.*, 1978, vol. 47, N 23, p. 429—430.

247. Amruthavalli S. A. Interaction of gibberellic acid (GA<sub>3</sub>) and benzyladenine (BA) on flowering and sex expression in Bulgarian coriander (*Coriandrum sativum* L.).— *Ind. J. Plant Physiol.*, 1980, vol. 23, N 1, p. 14—20.

248. Anker L. Antagonistic effects of hormones on the auxin production in *Avena* coleoptiles.— *Acta bot. neerl.*, 1981, vol. 30, N 1/2, p. 123—130.

249. Asakawa Y., Tamari K., Inoue K., Kaji J. Translocation and intercellular distribution of tritiated gibberellin A<sub>3</sub>.— *Agr. Biol. Chem.*, 1974, vol. 38, N 4, p. 713—717.

250. Atzorn R., Weiler E. W. The immunoassay of gibberellins.— In: 11th Intern. Conf. Plant Growth Subst.: Abstrs. Aberystwyth, Wales, 1982, p. 19.

251. Aube C., Sackston W. E. Distribution and prevalence of Verticillium species producing substances with gibberellin-like biological properties.— *Canad. J. Bot.*, 1965, vol. 43, N 11, p. 1335—1342.

252. Aung L. H., de Hertogh A., Staby G. L. Possible identification of gibberellins in *Tulipe gesnerians* by gas liquid chromatography.— *Phytochemistry*, 1971, vol. 10, N 1, p. 215—217.

253. Baldev B., Lang A., Agater A. O. Gibberellin production in pea seeds developing in excised pods: Effect on growth of retardant AMO-1618.— *Science*, 1965, vol. 147, N 3654, p. 155—157.
254. Bamberger E. I. The effect of plant growth regulators on DNA.— *Phytochemistry*, 1971, vol. 10, N 5, p. 957—966.
255. Barea J. M., Brown M. E. Effects on plant growth produced by *Azotobacter paspali* related to synthesis of plant growth regulating substances.— *J. Appl. Bacteriol.*, 1974, vol. 40, p. 583—593.
256. Barendse G. W. M. Biosynthesis, metabolism, transport and distribution of gibberellins.— In: *Gibberellins and plant growth*. New Delhi: Harvana Agr. Univ. Hissar, 1975, p. 65—89.
257. Barendse G. W. M., Gillissen H. A. M. The diffusion of gibberellins into agar and water during early germination of *Pharbitis nil* Choisy.— *Planta*, 1977, vol. 137, N 2, p. 169—175.
258. Barendse G. W. M., Kende H., Lang A. Fate of radioactive gibberellin A<sub>1</sub> in maturing and germinating seeds of peas and Japanese morning glory.— *Plant Physiol.*, 1968, vol. 43, N 5, p. 815—822.
259. Barendse G. W. M., Klerk G. J. M. The metabolism of applied gibberellic acid in *Pharbitis nil* Choisy: Tentative identification of its sole metabolite as gibberellic acid glucoside and some of its properties.— *Planta*, 1975, vol. 126, N 1, p. 15—35.
260. Bearder J. R., Dennis F. G., MacMillan J. et al. A new gibberellin (A<sub>45</sub>) from seed of *Purus communis* L.— *Tetrahedron Lett.*, 1975, N 9, p. 669—670.
261. Bearder J. R., Frydman V. M., Gaskin P. et al.— Fungal products. Pt XVIII. Microbiological hydroxylation of gibberellin A<sub>9</sub> and its methyl ester.— *J. Chem. Soc. Perkin Trans. Part I*, 1976, N 2, p. 178—183.
262. Bearder J. R., Hedden P., MacMillan J., Wels C. M. Gibberellin biosynthesis in the mutant B1-41a of *Gibberella fujikuroi*.— *Chem. Commun.*, 1973, N 20, p. 777—778.
263. Bearder J. R., MacMillan J. Gibberellin A<sub>36</sub>, isolation from *Gibberella fujikuroi*, structure and conversion to gibberellin A<sub>37</sub>.— *Agr. and Biol. Chem.*, 1972, vol. 36, N 2, p. 342—344.
264. Bearder J. R., MacMillan J. Fungal products. Pt IX. Gibberellins A<sub>16</sub>, A<sub>36</sub>, A<sub>37</sub>, A<sub>41</sub> and A<sub>42</sub> from *Gibberella fujikuroi*.— *J. Chem. Soc. Perkin Trans. Part I*, 1973, N 22, p. 2824—2830.
265. Bearder J. R., MacMillan J., Phinney B. O. Fungal products. Pt XIV. Metabolic pathways from entkaurenoic acid to the fungal gibberellins in mutant B1-41a of *Gibberella fujikuroi*.— *J. Chem. Soc. Perkin Trans. Part I*, 1975, N 8, p. 721—726.
266. Bearder J. R., MacMillan J., Phinney B. O. Origin of the oxygen atoms in the lactone bridge of C<sub>19</sub>-gibberellins.— *Chem. Commun.*, 1976, N 20, p. 834—835.
267. Bearder J. R., MacMillan J. Separation of gibberellins and related compounds by droplet counter-current chromatography.— In: *British plant growth regulator group*, 1980, «Gibberellins».
268. Bearder J. R., Sponsel V. M. Selected topics in gibberellin metabolism.— *Biochem. Soc. Trans.*, 1977, vol. 5, p. 569—582.
269. Beeley L. J., Gaskin P., MacMillan J. Gibberellin A<sub>43</sub> and other terpenes in endosperm of *Echinocystis Macrocarpa*.— *Phytochemistry*, 1975, vol. 14, N 3, p. 771—789.
270. Beeley L. J., MacMillan J. Partial synthesis of 2-hydroxy-gibberellins, characterization of two gibberellins A<sub>46</sub> and A<sub>47</sub>.— *J. Chem. Soc. Perkin Trans. Part I*, 1976, N 9, p. 1022—1028.
271. Beevers L., Loveys B., Pearson J. A., Wareing P. F. Phyto-

chrome and hormonal control of expansion and greening of etiolated wheat leaves.—*Planta*, 1970, vol. 90, N 3, p. 286—294.

272. Ben-Tal Y., Warner J. E. An early response to gibberellic acid not requiring protein synthesis.—*Plant Physiol.*, 1974, vol. 54, N 6, p. 813—816.

273. Berghoef J., Bruinsma J. Flower development of *Begonia fransis* Liebm. 1. Effects of growth-regulation substances and environmental conditions on the composition of the inflorescence.—*Ztschr. Pflanzenphysiol.*, 1979, Bd. 93, N 4, S. 303—315.

274. Bernal-Lugo I., Beachy R. N., Varner I. E. The response of barley aleurone layers to gibberellin acid includes the transcription of new sequences.—*Biochem. and Biophys. Res. Commun.*, 1981, vol. 102, N 2, p. 617—623.

275. Bernhardt D., Köhler K.-H., Sembdner G. Die Aktivität von einigen freien und konjugierten Gibberellinen im *Triticum* — Halbkaryopsen- und *Amarantus*-Gibberellin test.—*Biochem. und Physiol. Pflanz.*, 1979, Bd. 174, N 7, S. 607—610.

276. Best E. P. H. Growth substances and dormancy in *Ceratophyllum demersum*.—*Physiol. plant.*, 1979, vol. 45, N 4, p. 399—406.

277. Bhatta P. R. Gibberellin-like substances in developing watermelon seeds.—*Physiol. plant.*, 1971, vol. 24, N 1, p. 106—109.

278. Bialek K., Bielinska-Czarnecka M. Gibberellins in developing potato tubers.—In: *Biochemistry and chemistry of plant growth regulators*. Halle (Saale), GDR, 1974, p. 99—108.

279. Bianco J., Bulard G. AMP cyclique et germination des semences de laitue «Grand Rapids»: Interactions avec gibberellines et acide abscissique.—*Ztschr. Pflanzenphysiol.*, 1974, Bd. 74, N 2, S. 160—167.

280. Bianco J., Bulard C. Changes in free and bound gibberellin levels in embryos of *Pyrus Malus* cv. Golden Delicious during a chilling treatment applied to the seeds.—*Ztschr. Pflanzenphysiol.*, 1980, Bd. 99, N 5, S. 411—416.

281. Bianco J., Bulard C. Influence of light treatment on gibberellin ( $GA_4$ ,  $GA_7$  and  $GA_9$ ) content of *Lactuca sativa* L. cv. Grand Rapids aches.—*Ztschr. Pflanzenphysiol.*, 1981, Bd. 101, N 3, S. 382—384.

282. Biddington N. L., Thomas T. H. Thermodormancy in celery seeds and its removal by cytokinins and gibberellins.—*Physiol. plant.*, 1978, vol. 42, N 4, p. 401—405.

283. Binkes R., MacMillan J., Pryce R. J. Plant hormones. VIII. Combined gas chromatography—mass-spectrometry of the methyl esters of gibberellins  $A_1$  to  $A_{24}$  and their trimethylsilyl ethers.—*Phytochemistry*, 1969, vol. 8, N 1, p. 271—284.

284. Blake T. J., Pharis R. P., Reid D. M. Ethylene, gibberellins, auxin and the apical control of branch angle in a conifer, *Cupressus arizonica*.—*Planta*, 1980, vol. 148, N 1, p. 64—68.

285. Bopp M. Probleme der Interaktion zwischen Phytohormonen.—*Ber. Dt. bot. Ges.*, 1980, Bd. 92, N 2/3, S. 323—339.

286. Borhman C., Spurr A., Addicott F. T. Abscisin, auxin and gibberellin effects on the developmental aspects of abscission in cotton.—*Amer. J. Bot.*, 1967, vol. 54, p. 125—135.

287. Borrow A., Brian P. W., Chester V. E. et al. Gibberellic acid a metabolic product of the fungus *Gibberella fujikuroi*: Some observations on its production and isolation.—*J. Sci. Food and Agr.*, 1955, vol. 6, p. 340—345.

288. Borrow A., Brown S., Jeffereys E. G. et al. The kinetics of metabolism of *Gibberella fujikuroi* in stirred culture.—*Canad. J. Microbiol.*, 1964, vol. 10, N 3, p. 407—445.

289. Bottini G. A. de, Golenicwski M., Tizio R. Effect of (2-chloroethyl)trimethylammonium chloride upon gibberellin levels in potato plants (*Solanum tuberosum* L.) and influence of these phytohormones on tuberization in vitro.—Ztschr. Pflanzenphysiol., 1981, Bd. 103, N 2, S 149—155.
290. Bowen D. H., Crozier A., MacMillan J., Reid D. M. Characterization of gibberellins from light-growth *Phaseolus coccineus* seedlings by combined GC-MS.—Phytochemistry, 1973, vol. 12, N 12, p. 2935—2941.
291. Bowen D. H., MacMillan J., Grabe J. E. Determination of specific radioactivity of [ $^{14}\text{C}$ ]-compounds by mass spectroscopy.—Phytochemistry, 1972, vol. 11, N 7, p. 2253—2257.
292. Bowen M. R., Wareing P. F. Interchange of  $^{14}\text{C}$ -kinetin and  $^{14}\text{C}$ -gibberellic acid between the bark and xylem of willow.—Planta, 1969, vol. 89, N 2, p. 108—125.
293. Bragt J., Ast J. Substitution of cold requirement of tulip. cv. «Apeldoorn» by  $\text{GA}_3$ .—Sci. Hort., 1974, vol. 2, N 1, p. 55—58.
294. Brenner M. L. Modern methods for plant growth substances analysis.—Annu. Rev. Plant Physiol., 1981, vol. 32, p. 511—538.
295. Brian P. W. The gibberellins as hormones.—Intern. Rev. Cytol., 1966, vol. 19, p. 229—266.
296. Brian P. W., Grove J. F., Mulholland T. P. C. Relationships between structure of growth-promoting activity of the gibberellins and some allied compounds in four test systems.—Phytochemistry, 1967, vol. 6, N 11, p. 1975—1999.
297. Brian P. W., Hemming H. G. The effect of gibberellic acid on shoot growth of pea seedlings.—Physiol. plant., 1955, vol. 8, p. 669—681.
289. Brian P. W., Hemming H. G., Radley M. A physiological comparison of gibberellic acid with some auxins.—Physiol. plant., 1955, vol. 8, p. 899—912.
299. Brian R. E. An analysis of the effects of gibberellic acid on tomato leaf growth.—J. Exp. Bot., 1974, vol. 25, N 87, p. 764—771.
300. Briggs D. E. Effects of gibberellic acid on barley germination and its use in malting: A review.—J. Inst. Brew., 1963, vol. 69, N 3, p. 244—248.
301. Broughton W. I. Influence of gibberellic acid on nucleic acid synthesis in dwarf pea internodes.—Biochim. et biophys. acta, 1968, vol. 155, p. 308—310.
302. Broughton W. I. Relations between DNA, RNA and protein synthesis and the cellular basis of the growth response in gibberellic acid-treated pea internodes.—Ann. Bot., 1969, vol. 33, N 130, p. 227—243.
303. Brown M. E. Plant growth substances produced by microorganisms of soil and rhizosphere.—J. Appl. Bacteriol., 1972, vol. 43, p. 443.
304. Brown M. E., Burlingham S. K. Production of plant growth substances by *Azotobacter chroococcum*.—J. Gen. Microbiol., 1968, vol. 53, N 1, p. 135—144.
305. Brown J. C., Cross B. E., Hanson J. R. New metabolites of *Gibberella fujikuroi*. XIII. Two gibbane 1 $\rightarrow$ 3 lactones.—Tetrahedron, 1967, vol. 23, N 10, p. 4095—4103.
306. Browning G., Saunders P. F. Membrane localized gibberellins  $\text{A}_9$  and  $\text{A}_4$  in wheat chloroplasts.—Nature, 1977, vol. 265, p. 375—377.
307. Bucovac M. J., Nakagawa S. Gibberellin-induced asymmetric growth of apple fruits.—Hort. Sci., 1968, vol. 3, N 3, p. 172—174.
308. Bucovac M. J., Yuda E., Murofushi N., Takahashi N. Endogenous plant growth substances in developing fruit of *Prunus cerasus* L. VII. Isolation of gibberellin  $\text{A}_{32}$ .—Plant Physiol., 1979, vol. 63, N 1, p. 129—132.

309. *Bucovac M. J., Wittwer S. H.* Gibberellin modification of flower sex expression in *Cucumis sativus* L.—*Adv. Chem. Ser.*, 1961, vol. 28, p. 80—88.
310. *Burdett A. N., Vidawer W. E.* Synergistic action of ethylene with gibberellin or red light in germinating lettuce seeds.—*Plant Physiol.*, 1971, vol. 48, N 5, p. 656—657.
311. *Butcher D. N.* The presence of gibberellins in excised tomato roots.—*J. Exp. Bot.*, 1963, vol. 14, N 41, p. 272—280.
312. *Calam C. T., Nixon I. S.* Patent USA, 2990337, 27 June, 1961.
313. *Callebaut A., Oostveldt P., Parijs R.* Effect of GA<sub>3</sub> on cell elongation and endomitosis in epycotyls grown from  $\gamma$ -irradiated pea seeds.—*Meded. Fac. landbouwwetensch. Rijksuniv. Gent*, 1978, vol. 43, N 2, p. 1201—1207.
314. *Carlson P. S.* Notes on the mechanism of action of gibberellic acid.—*Nature*, 1972, vol. 237, N 70, p. 39—41.
315. *Caso O. H., Kefford N. P.* The bolting and flowering of *Chondrilla juncea* L. as influenced by temperature and photoperiod.—*Austral. J. Biol. Sci.*, 1968, vol. 21, p. 883—894.
316. *Cathey H. M.* Physiology of growth-retarding chemicals.—*Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1964, vol. 15, p. 271—302.
317. *Cavell B. D. B., MacMillan J., Pryce R. J., Sheppard A. C.* Plant hormones. V. Thin-layer and gas-liquid chromatography of the gibberellins; direct identification of the gibberellins in a crude plant extract by gasliquid chromatography.—*Phytochemistry*, 1967, vol. 6, N 6, p. 867.
318. *Ceccarelli N., Lorenzi R., Alpi A.* Gibberellin biosynthesis in *Phaseolus coccineus* suspensor.—*Ztschr. Pflanzenphysiol.*, 1981, Bd. 102, N 1, S. 37—44.
319. *Chailakhyan M. Kh.* The hormone substances of plant flowering.—In: 11th Intern. Conf. Plant Growth Subst.: Abstrs. Aberystwyth, Wales, 1982, p. 13.
320. *Chailakhyan M. K., Khryanin V. N.* Effect of growth regulators and role of roots in sex expression in spinach.—*Planta*, 1978, vol. 142, N 2, p. 207—210.
321. *Chailakhyan M. K., Khryanin V. N.* The role of leaves in sex expression in hemp and spinach.—*Planta*, 1979, vol. 144, N 2, p. 205.
322. *Chandra G. R., Duynstee E. E.* Hormonal control of nucleic acid metabolism in aleurone cells.—In: *Biochemistry and physiology of plant growth substances*. Ottawa: Runge press, 1967, p. 723—725.
323. *Chandra G. R., Duynstee E. E.* Methylation of ribonucleic acids and hormone-induced  $\alpha$ -amylase synthesis in the aleurone cells.—*Biochim. et biophys. acta*, 1971, vol. 232, N 3, p. 514—523.
324. *Chandra G. R., Muthukrishnan S.* Gibberellic acid dependent of  $\alpha$ -amylase mRNA in barley aleurone cells.—In: 11th Intern. Conf. Plant Growth Subst.: Abstrs. Aberystwyth, Wales, 1982, p. 16.
325. *Charulata H., Israelstam G. F.* Phosphatase activity and gibberellin levels in seeds of dwarf and normal cultivars of pea (*Pisum sativum* L.).—*Ztschr. Pflanzenphysiol.*, 1978, Bd. 86, N 3, S. 241—249.
326. *Chen S. S. C.* Role of gibberellins in dormancy and seed germination.—In: *Gibberellins and plant growth*. New Delhi: Harvana Agr. Univ. Hissar, 1975, p. 91—99.
327. *Chen S. S. C., Chang J. L. L.* Does gibberellic acid stimulate seed germination via amylase synthesis?—*Plant Physiol.*, 1972, vol. 49, N 3, p. 441—442.
328. *Chen S. S. C., Park W-Mok.* Early actions of gibberellic acid on the embryo and on the endosperm of *Avena fatua* seeds.—*Plant Physiol.*, 1973, vol. 52, N 2, p. 174—176.

329. *Chrispeels M. J.* Biosynthesis, intracellular transport and secretion of extra cellular macromolecules.—*Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1976, vol. 27, p. 19—38.

330. *Chrispeels M. J., Varner J. E.* Gibberellic acid-enhanced synthesis and release of  $\alpha$ -amylase and ribonuclease by isolated aleurone layers.—*Plant Physiol.*, 1967, vol. 42, N 3, p. 398—406.

331. *Christodoulou A., Weaver R. I., Pool R. M.* Response of Thompson seedless grapes to prebloom thinning.—*Vitis*, 1967, Bd. 6, N 3, S. 303—308.

332. *Cleland C. F., Zeevaart J. A. D.* Gibberellins in the long day plant *Silene armeria*.—*Plant Physiol.*, 1970, vol. 46, N 3, p. 392—400.

333. *Cline M. G., Agater A. O.* Control of stem elongation and flowering in *Scrophularia marilandica*.—*Physiol. plant.*, 1970, vol. 23, N 5, p. 993—1003.

334. *Clore W. I.* Responses of Delaware grapes to gibberellin.—*Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1965, vol. 87, p. 259—263.

335. *Coggins C. W., Hield H. Z.* Navel orange fruit response to potassium gibberellate.—*Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1962, vol. 81, p. 227.

336. *Coggins C. W., Hield H. Z., Boswell S. B.* The influence of potassium gibberellate on Lisbon lemon trees and fruit.—*Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1960, vol. 76, p. 199—207.

337. *Coggins C. W., Hield H. Z., Burns R. M.* et al. Gibberellin research on citrus.—*Cal. Citrogr.*, 1965, vol. 50, N 12, p. 457, 466—468.

338. *Coleman W. K., Greyson R.* Promotion of root initiation by gibberellic acid in leaf disks of tomato (*Lycopersicon esculentum*) cultured in vitro.—*New Phytol.*, 1977, N 1, p. 47—54.

339. *Collins G. G., Jenner C. F., Paleg L. D.* The effect of gibberellic acid on the metabolism of soluble nucleotides in aleurone tissue isolated from wheat grain.—In: *Plant growth substances. B. etc.*: Springer-Verl., 1972, p. 388—395.

340. *Collins G. C., Jenner C. F., Paleg L. D.* The metabolism of soluble nucleotides in wheat aleurone layers treated with gibberellic acid.—*Plant Physiol.*, 1972, vol. 49, N 3, p. 404—410.

341. *Conillerot J.-P.* Transport et devenir des molécules marquées après l'application du  $AG_1$   $^3H$  sur divers organes de *Lycopersicon esculentum* Mill.: le rôle des fruits.—*C. r. Acad. sci. C*, 1981, vol. 329, N 2, p. 251—254.

342. *Cook A. H., Pool A. A.* Gibberellic acid in malting.—*Times Sci. Rev.*, 1961, vol. 42, N 14, p. 14—15.

343. *Cooke R. J., Saunders P. F., Kendrick R. F.* Red light induced production of gibberellin-like substances in homogenates of etiolated wheat leaves and in suspensions of intact etioplasts.—*Planta*, 1975, vol. 124, N 3, p. 319—328.

344. *Coombe B. G., Cohen D., Daleg L. G.* Barley endosperm bioassay for gibberellins. 1. Parameters of the response system. 2. Application of the method.—*Plant Physiol.*, 1967, vol. 42, N 1, p. 105—119.

345. *Cornforth J. W.* Terpenoid biosynthesis.—*Chem. Brit.*, 1968, vol. 4, N 3, p. 102—106.

346. *Cross B. E.* Gibberellic acid. Pt I.—*J. Chem. Soc.*, 1954, N 12, p. 4670—4676.

347. *Cross B. E.* The structure and synthesis of gibberellin. Pt II.—*J. Chem. Soc.*, 1954, N 12, p. 4676—4681.

348. *Cross B. E.* New metabolites of *Gibberella fujikuroi*. Pt IX. Gibberellin  $A_{14}$ .—*J. Chem. Soc.*, 1966c, N 5, p. 501—504.

349. *Cross B. E.* Biosynthesis of gibberellins.—In: *Progress in phytochemistry. L. etc.*: Intersci. Publ., 1968, vol. 1, p. 195—222.

350. Cross B. E., Galt R. H. B., Hanson J. R. Gibberellin A<sub>7</sub>: A new fungal gibberellin.—Tetrahedron Lett., 1960, N 15, p. 18—22.
351. Cross B. E., Galt R. H. B., Hanson J. R. Gibberellin A<sub>9</sub>—Tetrahedron Lett., 1960, N 23, p. 22—24.
352. Cross B. E., Galt R. H. B., Hanson J. R. New metabolites of Gibberella fujikuroi. I. Gibberellin A<sub>7</sub> and gibberellin A<sub>9</sub>.—Tetrahedron, 1962, vol. 18, N 4, p. 451—459.
353. Cross B. E., Galt R. H. B., Hanson J. R. Recent work on the gibberellins. I. The biosynthesis of gibberellins.—In: *Regulateurs naturels de la croissance Vegetale: Collog. Intern. Centre Nat. Rech., Sci. P.*, 1964, N 123, p. 265—272.
354. Cross B. E., Grove J. E., Morrison A. Gibberellic acid. Pt XVIII. Some rearrangements of ring A.—J. Chem. Soc., 1961, N 6, p. 2498—2515.
355. Cross B. E., Myers P. L. The effect of plant growth retardants on the biosynthesis of diterpenes by *Gibberella fujikuroi*.—Phytochemistry, 1969, vol. 8, N 1, p. 79—83.
356. Cross B. E., Norton H. The biosynthesis of gibberellic acid.—Chem. Commun., 1965, N 21, p. 535—536.
357. Cross B. E., Norton H. New metabolites of *G. fujikuroi*. Pt VIII. Gibberellin A<sub>12</sub>.—J. Chem. Soc., 1965, N 3, p. 1570—1572.
358. Crozier A., Bowen D. H., MacMillan J. et al. Characterization of gibberellins from dark-grown *Phaseolus coccineus* seedlings by gas liquid chromatography-mass spectrometry.—Planta, 1971, vol. 97, N 2, p. 152—154.
359. Crozier A., Kuo C. C., Durley R. C., Pharis R. P. The biological activities of 26 gibberellins in nine plant bioassays.—Canad. J. Bot., 1970, vol. 48, N 5, p. 867—877.
360. Crozier A., Reeve D. R. The application of high performance liquid chromatography to the analysis of plant hormones.—In: *Plant growth regulation: Proc. 9th Intern. Conf. Plant Growth Subst., Lausanne*, 1976. B. etc.: Springer-Verl., 1977, p. 67—76.
361. Crozier A., Reid D. M. Do roots synthesize gibberellins?—Canad. J. Bot., 1971, vol. 49, N 6, p. 967—975.
362. Curtis P. J., Cross B. E. A new metabolite from the culture filtrates of *Gibberella fujikuroi*.—Chem. and Industry, 1954, N 35, p. 1066.
363. Dathe W., Schneider G., Sembdner G. Endogenous gibberellins and inhibitors in caryopses of rye.—Phytochemistry, 1978, vol. 17, N 5, p. 963—966.
364. Dathe W., Sembdner G. Distribution of gibberellins and abscisic acid in different fruit parts of rye (*Secale cereale* L.). Gibberellins LXVII.—Biochem. und Physiol. Pflanz., 1978, Bd. 173, N 5, S. 140—147.
365. Dathe W., Sembdner G., Kefeli V. I., Vlasov P. V. Gibberellins, abscisic acid and related inhibitors in branches and bleeding sap of birch (*Betula pubescens* Ehrh.).—Biochem. und Physiol. Pflanz., 1978, Bd. 173, N 3, S. 238—248.
366. Davenport T. L., Jordan W. R., Morgan R. W. Movement of kintin and gibberellic acid in leaf petioles during water-stress induced abscission in cotton.—Plant Physiol., 1979, vol. 63, N 1, p. 152—155.
367. Datta K. S., Kumar S., Nanda K. K. Effect of some diphenols and gibberellic acid on the growth and development of common millet.—Ind. J. Agr. Sci., 1979, vol. 49, N 3, p. 179—184.
368. Davies P. J., Probsting W. M., Gianfagna T. J. Hormonal relationships in whole plant senescence.—In: *Plant growth regulation: Proc. 9th Intern. Conf. Plant Growth Subst., Lausanne*, 1976. B. etc.: Springer-Verl., 1977, p. 273—280.
369. Davies L. J., Rappaport L. Metabolism of tritiated gibberellins

in d-5 dwarf maize. I. In excised tissues and intact dwarf and normal plants.—*Plant Physiol.*, 1975, vol. 55, N 4, p. 620—625.

370. *Davies L. J., Rappaport L.* Metabolism of tritiated gibberellins in d-5 dwarf maize. II. [ $^3\text{H}$ ] gibberellin  $A_1$ , [ $^3\text{H}$ ] gibberellin  $A_3$  and related compounds.—*Plant Physiol.*, 1975, vol. 56, N 1, p. 60—66.

371. *Degani Y., Atsmon D.* DNA-synthesis and hormone-induced elongation in the cucumber hypocotyl.—*Nature*, 1970, vol. 228, p. 1435.

372. *Degani Y., Atsmon D.* Enhancement of non-nuclear DNA synthesis associated with hormone-induced elongation in the cucumber hypocotyl.—*Exp. Cell Res.*, 1970, vol. 61, N 1, p. 226—229.

373. *Dennis D. T., Upper C. D., West C. A.* An enzymic site of inhibition of gibberellin biosynthesis by AMO1618 and other plant growth retardants.—*Plant Physiol.*, 1965, vol. 40, N 5, p. 948—952.

374. *Dennis D. T., West C. A.* Biosynthesis of gibberellins. III. The conversion of (—)-kaurene to (—)-kauren-19-oic acid in endosperm of *Echinocystis macrocarpa* Greene.—*J. Biol. Chem.*, 1967, vol. 242, N 14, p. 3293—3300.

375. *Dockerill B., Evans R., Hanson J. R.* Removal at C-20 in gibberellin biosynthesis.—*Chem. Commun.*, 1977, vol. 24, p. 919—921.

376. *Dockerill B., Hanson J. R.* The fate of C-20 in  $C_{19}$  gibberellin biosynthesis.—*Phytochemistry*, 1978, vol. 17, N 4, p. 701—704.

377. *Drake G. A., Carr D. J.* Flux studies and compartmentation analysis of gibberellin  $A_1$  in oat coleoptiles.—*J. Exp. Bot.*, 1981, vol. 32, N 126, p. 103—119.

378. *Dunberg A.* Changes in gibberellin-like substances and indole-3-acetic acid in *Picea abies* during the period of shoot elongation.—*Physiol. plant.*, 1976, vol. 38, N 3, p. 186—190.

379. *Dunberg A.* Metabolism of tritiated gibberellin  $A_1$  in seedlings of Norway spruce, *Picea abies*.—*Physiol. plant.*, 1981, vol. 51, N 4, p. 349—352.

380. *Dunlap R., Morgan P. W.* Characterization of ethylene-gibberellic acid control of germination in *Lactuca sativa* L.—*Plant and Cell Physiol.*, 1977, vol. 18, N 3, p. 561—568.

381. *Durley R. C., Bewley J. D., Railton J. D., Pharis R. P.* Effects of light, abscisic acid, and  $\text{N}^6$ -benzyladenine on the metabolism of [ $^3\text{H}$ ] gibberellin  $A_4$  in seeds and seedlings of lettuce cv. Grand Rapids.—*Plant Physiol.*, 1976, vol. 57, N 5, p. 699—703.

382. *Durley R. C., Pharis R. P.* Interconversion of gibberellin  $A_4$  to gibberellins  $A_1$  and  $A_{39}$  by dwarf rice cultivar tanginbozu.—*Planta*, 1973, vol. 109, N 4, p. 357—361.

383. *Durley R. C., Pharis R. P., Zeevaart J. A. D.* Metabolism of [ $^3\text{H}$ ] gibberellin  $A_{20}$  by plants of *Bryophyllum daigremontianum* under long- and short day conditions.—*Planta*, 1975, vol. 126, N 2, p. 139—149.

384. *Durley R. C., Railton J. D., Pharis R. P.* Conversion of gibberellin  $A_{14}$  to other gibberellins in seedlings of dwarf *Pisum sativum*.—*Phytochemistry*, 1974, vol. 13, N 3, p. 547—551.

385. *El Antably H. M. M.* Endogenous hormone levels in vernalized seed, apex and leaves of wheat seedlings.—*Biochem. und Physiol. Pflanz.*, 1977, Bd. 171, N 4, S. 261—267.

386. *El-Antably H. M. M., Larsen P.* Distribution of gibberellins and abscisic acid in geotropically stimulated *Vicia faba* roots.—*Physiol. plant.*, 1974, vol. 32, N 4, p. 322—329.

387. *Elson G. W., Jones D. F., MacMillan J., Suter P. J.* Plant hormones. IV. Identification of the gibberellins of *Echinocystis macrocarpa* green by thin layer chromatography.—*Phytochemistry*, 1964, vol. 3, N 1, p. 93—101.



388. *Evans L. T.* Inflorescence initiation in *Lolium temulentum* L. XIII. The role of gibberellins.—Austral. J. Biol. Sci., 1969, vol. 22, N 4, p. 773—786.

389. *Evans R., Hanson J. R.* Studies in terpenoid biosynthesis. Pt XIII. The biosynthetic relationship of the gibberellins in *Gibberella fujikuroi*.—J. Chem. Soc. Perkin Trans. Part I, 1975, N 7, p. 663—666.

390. *Evans R., Hanson J. R., Mulheirn L. J.* Studies in terpenoid biosynthesis. Pt X. Incorporation of (5S)-[5-<sup>3</sup>H<sub>1</sub>] mevalonic acid into gibberellic acid.—J. Chem. Soc. Perkin Trans. Part I, 1973, N 7, p. 753.

391. *Evans R., Hanson J. R., White A. F.* Studies in terpenoid biosynthesis. Pt VI. The stereochemistry of some stage in tetracyclic diterpene biosynthesis.—J. Chem. Soc., 1970, N 18, p. 2601—2603.

392. *Evensen K. B., Loy J. B.* Effects of gibberellic acid and gold light on germination, enzyme activities and amino acid pool size in a dwarf strain of watermelon.—Plant Physiol., 1978, vol. 62, N 1, p. 6—9.

393. *Evins W. H.* Enhancement of polyribosome formation and induction of tryptophan-rich proteins by gibberellic acid.—Biochemistry, 1971, vol. 10, N 23, p. 4295—4303.

394. *Evins W. H., Varner I. S.* Hormonal control of polyribosome formation in barley aleurone layers.—Plant Physiol., 1972, vol. 49, N 3, p. 348—352.

395. *Fabijan D., Young E., Mukherjee I., Reid D. M.* Adventitious rooting in hypocotyls of sunflower (*Helianthus annuus*) seedlings. II. Action of gibberellins, cytokinins, auxins and ethylene.—Physiol. plant., 1981, vol. 53, N 4, p. 589—597.

396. *Fellenberg G.* Influence of gibberellic acid and kinetin upon the auxin-induced root initiation and the nucleoprotein of pea epicotyls.—Ztschr. Pflanzenphysiol., 1969, Bd. 60, N 5, S. 457—466.

397. *Fellenberg G.* Investigations upon the binding of plant growth substances to several components of the chromatin in vitro.—Planta, 1971, vol. 100, N 3, p. 347—356.

398. *Fischer E., Köhler D.* Gibberelline in Sprossen von Busch- und Stangenbohnen.—Ztschr. Pflanzenphysiol., 1978, Bd. 89, N 3, S. 273.

399. *Fletcher R. A.* Regulation of leaf and fruit senescence by gibberellic acid.—In: Gibberellins and plant growth. New Delhi: Harvana Agr. Univ. Hissar, 1975, p. 183—188.

400. *Fletcher R. A., Oegeta T., Horton R. F.* Endogenous gibberellin levels and senescence in *Taraxacum officinale*.—Planta, 1969, vol. 86, N 1, p. 98—102.

401. *Fletcher R. A., Osborne D. J.* Regulation of protein and nucleic acid synthesis by gibberellin during leaf senescence.—Nature, 1965, vol. 207, N 5002, p. 1176—1177.

402. *Fletcher R. A., Osborne D. J.* Gibberellin as a regulator of protein and ribonucleic acid synthesis during senescence in leaf cells of *Taraxacum officinale*.—Canad. J. Bot., 1966, vol. 44, p. 739—745.

403. *Fletcher R. A., Osborne D. J.* A simple bioassay for gibberellic acid.—Nature, 1966, vol. 211, N 5050, p. 743—744.

404. *Foda H. H., El-Ghobashy A. S., Abu-Tabikh A. T.* Effect of kinetin, gibberellic acid and a combination of both on growth, flowering and fruiting of *Phaseolus vilgaris*.—Egypt. J. Bot., 1973, vol. 16, N 1, p. 191—203.

405. *Folin O., Ciocalteu V.* On tyrosine and tryptophane determinations in proteins.—J. Biol. Chem., 1927, vol. 73, N 2, p. 627—650.

406. *Friedlander M., Atsmon D., Galun E.* Sexual differentiation in cucumber: The effects of abscisic acid and other growth regulators on various sex genotypes.—Plant and Cell Physiol., 1977, vol. 18, p. 261.

407. *Frydman V. M., Gaskin P., MacMillan J.* Qualitative and quantitative analyses of gibberellins throughout seed maturation in *Pisum sativum* cv. Progress N 9.—*Planta*, 1974, vol. 118, N 2, p. 123—132.
408. *Frydman V. M., MacMillan J.* Identification of gibberellins A<sub>20</sub> and A<sub>29</sub> in seed of *Pisum sativum* cv. Progress N 9 by combined gas chromatography-mass-spectrometry.—*Planta*, 1973, vol. 115, N 1, p. 11.
409. *Frydman V. M., MacMillan J.* The metabolism of gibberellins A<sub>9</sub>, A<sub>20</sub> and A<sub>29</sub> in immature seeds of *Pisum sativum* cv. Progress N 9.—*Planta*, 1975, vol. 125, p. 181—195.
410. *Fuchs E., Atsmon D., Halevy A. H.* Adventitious staminate flower formation in gibberellin tritiated gynoeceious cucumber plants.—*Plant and Cell Physiol.*, 1977, vol. 18, N 6, p. 1193—1201.
411. *Fuchs S., Fuchs Y.* Immunological assay for plant hormones using specific antibodies to indolacetic acid and gibberellic acid.—*Biochim. et biophys. acta*, 1969, vol. 192, p. 528—530.
412. *Fuchs Y., Gertman E.* Insoluble antibody column for isolation and quantitative determination of gibberellins.—*Plant and Cell Physiol.*, 1974, vol. 16, p. 629—633.
413. *Fukui H., Koshimizu K., Mitsui T.* Gibberellin A<sub>28</sub> in the fruits of *Lupinus luteus*.—*Phytochemistry*, 1971, vol. 10, N 3, p. 671—673.
414. *Fukui H., Koshimizu K., Nemori R.* Two new gibberellins A<sub>50</sub> and A<sub>52</sub> of *Lagenaria leucanta*.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1978, vol. 42, N 8, p. 1571—1576.
415. *Fukui H., Koshimizu K., Usuda S., Yamazaki Y.* Isolation of plant growth regulators from seeds of *Cucurbita pepo* L.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1977, vol. 41, N 1, p. 175—180.
416. *Fukui H., Nemori R., Koshimizu K., Yamazaki Y.* Structures of gibberellins A<sub>39</sub>, A<sub>48</sub>, A<sub>49</sub> and a new kaurenolid in *Cucurbita pepo* L.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1977, vol. 41, N 1, p. 181—187.
417. *Fuska J., Kuhr J., Podojil M., Sevcik V.* The influence of the nitrogen source of the production of gibberellic acid in submersed cultivation of *Gibberella fujikuroi*.—*Folia microbiol.*, 1961, vol. 6, N 1, p. 18—21.
418. *Gale M. D., Law C. N.* Semi-dwarf wheat induced by monosomy and associated changes in gibberellin levels.—*Nature*, 1973, vol. 241, N 5386, p. 211—212.
419. *Gale M. D., Law C. N., Marshall C. H., Worland A. J.* The genetic control of gibberellic acid insensitivity and coleoptile length in a «dwarf» wheat.—*Heredity*, 1975, vol. 34, N 3, p. 393—400.
420. *Galli M. G., Sparvoli E., Caroi M.* Comparative effects of fusiccacin and gibberellic acid on the promotion of germination and DNA synthesis initiation in *Haplopappus gracilis*.—*Plant Sci. Lett.*, 1975, vol. 5, N 5, p. 351—357.
421. *Galt R. H. B.* New metabolites of *Gibberella fujikuroi*. Pt IX. Gibberellin A<sub>13</sub>.—*J. Chem. Soc.*, 1965, N 5, p. 3143—3151.
422. *Galt R. H. B.* New metabolites of *Gibberella fujikuroi*. Pt XIV. Gibberellin A<sub>18</sub> methyl ester.—*Tetrahedron*, 1968, vol. 24, N 3, p. 1337.
423. *Galun E.* Effects of gibberellic acid and naphthalene acetic acid on sex expression and some morphological characters in the cucumber plant.—*Phyton*, 1959, vol. 13, N 1, p. 1—8.
424. *Ganguly S. N., Sircar S. M.* Gibberellins from mangrove plants.—*Phytochemistry*, 1974, vol. 13, N 9, p. 1911—1913.
425. *Garcia-Martinez J. I., Garcia-Papi M. A.* The influence of gibberellic acid, 2,4-dichlorophenoxyacetic acid and 6-benzyl-aminopurine on fruit-set of Clementine mandarin.—*Sci. Hort.*, 1979, vol. 10, N 3, p. 285.
426. *Garrod J. F., Harris G. P.* Effect of gibberellic acid on senescen-

ce of isolated petals of carnation.—Ann. Appl. Biol., 1978, vol. 88, N 2, p. 309—311.

427. *Gaskin P., Kirkwood P. S., Lenbon J. R.* et al. Identification of gibberellins in developing wheat grain.—Agr. and Biol. Chem., 1980, vol. 44, N 7, p. 1589—1593.

428. *Gaskin P., MacMillan J.* Polyoxygenated ent-kaurenes and water-soluble conjugates in seed of *Phaseolus coccineus*.—Phytochemistry, 1975, vol. 14, N 7, p. 1575—1578.

429. *Gaskin P., MacMillan J.* GC-MS techniques for gibberellins.—In: Isolation of plant growth substances. Cambridge etc.: Cambridge Univ. press, 1978, p. 79—96.

430. *Gaskin P., MacMillan J., Zeevaart J. A. D.* Identification of gibberellin A<sub>20</sub>, abscisic acid and phaseic acid from flowering *Bryophyllum daigremontianum* by combined gas chromatography-mass spectrometry.—Planta, 1973, vol. 111, N 4, p. 347—352.

431. *Gayber K. R., Glaszior R. T.* Plant enzyme synthesis: Hormonal regulation of invertase and peroxidase synthesis in sugar cane.—Planta, 1969, vol. 84, N 2, p. 185—194.

432. *Glenn J. L., Kuo C. C., Durley R. C., Pharis R. P.* Use of insoluble polyvinylpyrrolidone for purification of plant extracts and chromatography of plant hormones.—Phytochemistry, 1972, vol. 11, p. 345—351.

433. *Glier J. H., Caruso J. L.* Influence of gibberellin on activities of starch degradative enzymes and phosphatase in *Verbascum thapsus*.—Physiol. plant., 1977, vol. 39, N 1, p. 21—24.

434. *Good J. E. D.* Naturally occurring growth regulators in leaf washings of *Picea sitchensis* (Bong.) Carz and *Betula pendula* Roth.—Planta, 1974, vol. 116, N 1, p. 45—54.

435. *Goodwin P. B.* Phytohormones and growth and development of organs of the vegetative plants.—In: Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise. Amsterdam etc.: Biomed. press, 1978, vol. 11, p. 31—174.

436. *Goodwin P. B.* Phytohormones and fruit growth.—In: Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise. Amsterdam etc.: Biomed. press, 1978, vol. 11, p. 175—214.

437. *Goodwin P. B., Carr D. J.* Stages during the induction of  $\alpha$ -amylase in barley aleurone layers. I. The timing of sensitivity to actinomycin D.—In: Plant growth substances. B. etc.: Spring-Verl., 1972, p. 371.

438. *Gordon J., Pankratz R.* Fluometric determination of gibberellic acid.—J. Agr. and Food Chem., 1968, vol. 16, N 3, p. 520—523.

439. *Goto M., Esashi Y.* Diffusible and extractable gibberellins in bean cotyledons in relation to dwarfism.—Physiol. plant., 1973, vol. 28, N 3, p. 430—489.

440. *Goto N., Esashi Y.* Gibberellins in the embryonic axes of tall and dwarf beans and their changes with initial growth.—Plant and Cell Physiol., 1975, vol. 16, N 5, p. 759—766.

441. *Gräbner R., Schneider G., Sembdner G.* Gibberelline XLIII Mitt. Fractionierung von Gibberellinen, Gibberellinkonjugaten und anderen Phytohormonen durch DEAE-Sephadex-Chromatographie.—J. Chromatogr., 1976, vol. 121, N 1, p. 110—115.

442. *Graebe J. E.* Gibberellin biosynthesis in cell-free systems from higher plants.—In: 11th Intern. Conf. Plant Growth Subst.: Abstrs. Aberystwyth, Wales, 1982, p. 3.

443. *Graebe J. F., Bowen D. H., MacMillan J.* The conversion of mevalonic acid into gibberellin A<sub>12</sub>-aldehyde in a cell-free system from *Cucurbita pepo*.—Planta, 1972, vol. 102, N 3, p. 261—271.

444. *Graebe J. F., Dennis D. T., Upper C. D., West C. A.* Biosynthe-

sis of gibberellins. I. The biosynthesis of (—)-kaurene, (—)-kauren-19-ol and trans-geranyl-geraniol in endosperm nucellus of *Echinocystis Macrocarpa* Green.—*J. Biol. Chem.*, 1965, vol. 240, N 8, p. 1847—1854.

445. Graebe J. E., Hedden P. Biosynthesis of gibberellins in a cell-free system.—In: *Biochemistry and chemistry of plant growth regulators*. Halle (Saale), GDR, 1974, p. 1—16.

446. Graebe J. E., Hedden P., Gaskin P., MacMillan J. The biosynthesis of a C<sub>19</sub>-gibberellin from mevalonic acid in a cell-free system from a higher plant.—*Planta*, 1974, vol. 120, N 3, p. 307—309.

447. Graebe J. F., Hedden P., Gaskin P., MacMillan J. Biosynthesis of gibberellins A<sub>12</sub>, A<sub>15</sub>, A<sub>24</sub>, A<sub>36</sub> and A<sub>37</sub> by cell-free system from *Cucurbita maxima*.—*Phytochemistry*, 1974, vol. 13, N 8, p. 1433—1440.

448. Graebe J. E., Ropers H. J. Gibberellins.—In: *Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise*. Amsterdam etc.: Biomed. press, 1978, vol. 1, pt I, p. 107—204.

449. Gregorova B. The fluctuations in the level of endogenous growth regulators in seeds of *Acer pseudoplatanus* L. in the course of stratification.—*Biol. plant.*, 1977, vol. 19, N 5, p. 321—330.

450. Griessman T. A., Verbisar A. J., Phinney B. O., Cragg G. Studies of the biosynthesis of gibberellins from (—)-kaurenoic acid in cultures of *Gibberella fujikuroi*.—*Phytochemistry*, 1966, vol. 5, N 5, p. 933—947.

451. Grove J. F. Gibberellin A<sub>2</sub>.—*J. Chem. Soc.*, 1961, N 8, p. 3545.

452. Grove J. F., Jeffs P. W., Mitholland T. P. C. Gibberellic acid. Pt. V. The relation between gibberellin A<sub>1</sub> and gibberellic acid.—*J. Chem. Soc.*, 1958, N 3, p. 1236—1240.

453. Grove J. F., MacMillan J., Mitholland T. P. C., Turner W. B. Gibberellic acid. Pt XVII. The stereochemistry of gibberic and epigibberic acid.—*J. Chem. Soc.*, 1960, N 7, p. 3049—3057.

454. Grove J. F., Mitholland T. P. C. Gibberellic acid. Pt XII. The stereochemistry of allogibberic acid.—*J. Chem. Soc.*, 1960, N 7, p. 3007.

455. Groves R. H., Lang A. Environmental control of growth and development of *Scrophularia marilandica*.—*Planta*, 1970, vol. 91, N 3, p. 212—219.

456. Gultillan I. M., Kockmoer W., Stevenson J. Gibberellic acid: It put up the profits on lemons.—*Citrus and Sub-Trop. Fruit J.*, 1972, vol. 458, p. 5—7.

457. Haber A. H., Foard D. E., Perdue S. W. Actions of gibberellic and abscisic acids on lettuce seed germination without actions on nuclear DNA synthesis.—*Plant Physiol.*, 1969, vol. 44, N 3, p. 463—467.

458. Halevy A. H., Symchon S., Shillo R. Changes in «free» and two forms of «bound» gibberellins in the various stages of dormancy of gladiolus corms.—In: *Plant growth substances*. Tokyo, 1974, p. 273—281.

459. Halsey D. D., Little T. M. Gibberellin timing important for table grapes.—*Cal. Agr.*, 1966, vol. 20, N 3, p. 6—7.

460. Hanks G. R., Rees A. R. Growth substances of tulip: The activity of gibberellin-like substances of field-grown tulips from planting until flowering.—*Ztschr. Pflanzenphysiol.*, 1980, Bd. 98, N 3, S. 213—223.

461. Hanson J. R. Gibberellic acid. Pt XXXI. The nuclear magnetic resonance spectra of some gibberellin derivatives.—*J. Chem. Soc.*, 1965, N 9, p. 5036—5040.

462. Hanson J. R. New metabolites of *Gibberella fujikuroi*. X. Gibberellin A<sub>10</sub>.—*Tetrahedron*, 1966, vol. 22, N 2, p. 701—703.

463. Hanson J. R. New metabolites of *Gibberella fujikuroi*. XII. Gibberellin A<sub>15</sub>.—*Tetrahedron*, 1967, vol. 23, p. 733—735.

464. Hanson J. R.—In: *Chemistry of terpenes and terpenoids*/Ed. by A. A. Newman. N. Y.: Acad. press, 1972, p. 155—199.

465. *Hanson J. R., Hawker J.* The ring construction stage in gibberellin biosynthesis.—*Chem. Commun.*, 1971, N 4, p. 208—210.
466. *Hanson J. R., Hough A., White A. F.* The mevalonoid origin of some hydrogen atoms in the tetracyclic diterpenes.—*Chem. Commun.*, 1968, N 8, p. 466—468.
467. *Hanson J. R., White A. F.* The oxidative modification of the kaurenoid ring B during gibberellin biosynthesis.—*Chem. Commun.*, 1969, N 8, p. 410—411.
468. *Harada T., Yokota T.* Isolation of gibberellin-A<sub>8</sub>-glucoside from shoot apices of *Althea rosea*.—*Planta*, 1970, vol. 92, N 1, p. 100—104.
469. *Harley R. D., Neve R. A.* The effect of gibberellic acid on development and yield of fuggle hops.—*J. Hort. Sci.*, 1966, vol. 41, N 1, p. 53—56.
470. *Harrison D. M., MacMillan J.* Two new gibberellins, A<sub>24</sub> and A<sub>25</sub> from *Gibberella fujikuroi*, their isolation, structure and correlation with gibberellins A<sub>13</sub> and A<sub>15</sub>.—*J. Chem. Soc.*, 1971, N 4, p. 631—636.
471. *Harrison D. M., MacMillan J., Galt R. H. B.* Gibberellin A<sub>24</sub>, an aldehydic gibberellin from *Gibberella fujikuroi*.—*Tetrahedron Lett.*, 1968, N 27, p. 3137—3139.
472. *Hashimoto T., Rappaport L.* Variations in endogenous gibberellins in developing bean seeds. I. Occurrence of neutral and acidic substances.—*Plant Physiol.*, 1966, vol. 41, N 4, p. 623—628.
473. *Hashimoto T., Rappaport L.* Variations in endogenous gibberellins in developing bean seeds. II. Changes induced in acidic and neutral fractions by GA<sub>1</sub>.—*Plant Physiol.*, 1966, vol. 41, N 4, p. 629—632.
474. *Hayashi F., Blumenthal-Goldschmidt S., Rappaport L.* Acid and neutral gibberellin-like substances in potato tubers.—*Plant Physiol.*, 1962, vol. 37, N 6, p. 774—780.
475. *Hayashi F., Boerner D. R., Peterson C. E., Sell H. M.* The relative content of gibberellin in seedlings of genocious and monoecious cucumber (*Cucumis sativus*).—*Phytochemistry*, 1971, vol. 10, p. 57—62.
476. *Hayashi F., Rappaport L.* Gibberellin-like activity of neutral and acidic substances in the potato tuber.—*Nature*, 1962, vol. 195, N 4841, p. 617—618.
477. *Hebard F. V., Amatangelo S. J., Dayanadan P., Kaufman P. B.* Studies on acidification of media by *Avena* stem segments in the presence and absence of gibberellic acid.—*Plant Physiol.*, 1976, vol. 58, N 5/6, p. 670—674.
478. *Hedden P., MacMillan J., Phinney B. O.* Fungal products. Pt XII. Gibberellin A<sub>14</sub>-aldehyde, an intermediate in gibberellin biosynthesis in *Gibberella fujikuroi*.—*J. Chem. Soc. Perkin Trans. Part I*, 1974, N 5, p. 587—592.
479. *Hedden P., Phinney B. O., MacMillan J., Sponset V. M.* Metabolism of kaurenoides by *Gibberella fujikuroi* in the presence of plant growth retardant N,N,N-trimethyl-1-methyl-(2',6',6'-trimethyl cyclohex-2'-yl-1'-yl)-pro-2-enyl ammonium iodine.—*Phytochemistry*, 1977, vol. 16, N 12, p. 1913—1917.
480. *Heftmann E., Saunders G. A., Haddon W. E.* Argentation high-pressure liquid chromatography and mass spectrometry of gibberellins esters.—*J. Chromatogr.*, 1978, vol. 156, N 1, p. 71—76.
481. *Helgeson J. P., Upper C. D.* Modification of logarithmic growth rates of tobacco callus tissue by gibberellic acid.—*Plant Physiol.*, 1970, vol. 46, N 1, p. 113—117.
482. *Hemphill D. D., Baker L. R., Sell H. M.* Isolation of novel conjugated gibberellins from *Cucumis sativus* seed.—*Canad. J. Biochem.*, 1973, vol. 51, N 12, p. 1647—1653.

483. *Henderson J. H. M., Graham H. D.* A possible mechanism for biological and chemical activity of gibberellic acid.—*Nature*, 1962, vol. 193, N 1820, p. 1055—1056.
484. *Henry E. W., Jordan W.* The enzyme response of pea (*Pisum sativum*) stem sections to applied indolacetic acid, gibberellic acid and ethrel: Catalase, peroxidase and polyphenol oxidase.—*Ztschr. Pflanzenphysiol.*, 1977, Bd. 84, N 4, S. 321—327.
485. *Hestnes A.* Distribution of radioactivity from exogenously supplied [ $1-^{14}C$ ] indol-3-yl-acetic acid and [ $3,4-^3H(N)$ ] gibberellin  $A_1$  in geotropically-stimulated *Picea abies* (L.) Karst roots.—*Ann. Bot.*, 1979, vol. 44, N 5, p. 567—573.
486. *Hidalgo L., Candela M. R.* Efectos inducidos por el acido gibberelico (berelex), en tratamiento unico, sorbe la Vitis vinifera L.—*Bol. Inst. nac. invest. agron.*, 1965, vol. 25, N 52, p. 1—39.
487. *Higgins T. J. P., Jacobsen J. V.* Phytohormones and subcellular structural modifications.—In: *Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise*. Amsterdam etc.: Biomed. press, 1978, vol. 1, pt II, p. 419—466.
488. *Higgins T. J. V., Jacobsen J. V.* The influence of plant hormones in selected aspects of cellular metabolism.—In: *Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise*. Amsterdam etc.: Biomed. press, 1978, vol. 1, pt. II, p. 467—514.
489. *Higgins T. J. V., Zwar I. A., Jacobsen I. V.* Gibberellic acid enhances the level of translatable mRNA for  $\alpha$ -amylase in barley aleurone layers.—*Nature*, 1976, vol. 260, N 5547, p. 166—169.
490. *Hiller L. K., Kelly W. C., Powell L. E.* Temperature interactions with growth regulators and endogenous gibberellin-like activity during seed stalk elongation in carrots.—*Plant Physiol.*, 1979, vol. 63, N 6, p. 1055—1061.
491. *Hiraga K., Kawabe S., Tokota T.* et al. Isolation and characterization of plant growth substances in immature seeds and etiolated seedlings of *Phaseolus vulgaris*.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1974, vol. 38, N 12, p. 2521—2527.
492. *Hiraga K., Yokota T., Murofushi N., Takanashi N.* Isolation and characterization of a free gibberellin and glucosyl esters of gibberellins in mature seeds of *Phaseolus vulgaris*.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1972, vol. 36, N 2, p. 345—347.
493. *Hiraga K., Yokota T., Murofushi N., Takahashi N.* Isolation and characterization of gibberellins in mature seeds of *Phaseolus vulgaris*.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1974, vol. 38, N 12, p. 2511—2520.
494. *Hiraga K., Yokota T., Murofushi N., Takahashi N.* Plant growth regulators in immature and mature seeds of *Phaseolus vulgaris*.—In: *Plant growth substances*. Tokyo, 1974, p. 75—85.
495. *Ho D. T. H., Nolan R. C., Shute D. E.* Characterization of a gibberellin-insensitive dwarf wheat, D6899: Evidence for a regulating step common to many diverse responses to gibberellins.—*Plant Physiol.*, 1981, vol. 67, N 5, p. 1026—1031.
496. *Ho D. T. H., Varner I. E.* Hormonal control of messenger ribonucleic acid metabolism in barley aleurone layers.—*Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1974, vol. 71, N 12, p. 4783—4786.
497. *Hoad G. V.* Activity of gibberellins  $A_{24}$  and  $A_{25}$  in five bioassay systems.—*Planta*, 1969, vol. 87, N 1/2, p. 164—169.
498. *Hoad G. V., Loveys B. R., Skene K. G. M.* The effect of fruit removal on cytokinins and gibberellin-like substances in grape leaves.—*Planta*, 1977, vol. 136, N 1, p. 25—30.
499. *Hoad G. V., MacMillan J., Smith V. A., Taylor D. A.* Metabolic

deactivation of gibberellins.— In: 11th Intern. Conf. Plant Growth Subst.: Abstrs. Aberystwyth, Wales, 1982, p. 3.

500. *Holm R. E., Key I. L.* Hormonal regulation of cell elongation in the hypocotyl of rootless soybean: an evaluation of the role of DNA synthesis.— *Plant Physiol.*, 1969, vol. 44, N 9, p. 1295—1302.

501. Hormonal regulation of development: Molecular aspects of plant hormones. B. etc.: Springer-Verl., 1980.

502. *Horton R. F.* Leaf senescence in *Maianthemum canadense*: The effect of cytokinins and gibberellin.— *Canad. J. Bot.*, 1977, vol. 55, N 16, p. 2272—2274.

503. *Hsiao A. J.* The effect of sodium hypochlorite and gibberellic acid on seed dormancy and germination of wild oats (*Avena fatua*).— *Canad. J. Bot.*, 1979, vol. 57, N 16, p. 1729—1734.

504. *Hsiao A. J.* The effect of sodium hypochlorite, gibberellic acid, and light on seed dormancy and germination of wild buckwheat (*Polygonum convolvulus*) and cow cockle (*Saponaria vaccaria*).— *Canad. J. Bot.*, 1979, vol. 57, N 16, p. 1735—1739.

505. *Ikekawa N., Kagawa T., Sumiki Y.* Determination of nine gibberellins by gas and thin layer chromatographies: Biochemistry of *Bakanae* fungus. 47.— *Proc. Jap. Acad.*, 1963, vol. 39, N 7, p. 507—512.

506. *Ikekawa N., Sumiki Y.* Gas chromatographic separation of gibberellins.— *Chem. and Industry*, 1963, N 43, p. 1728—1729.

507. *Ingram T. J., Browning G.* Influence of photoperiod on seed development in the genetic line of peas  $G_2$  and its relation to changes in endogenous gibberellins measured by combined gas chromatography-mass-spectrometry.— *Planta*, 1979, vol. 146, N 4, p. 423—432.

508. *Isaia A., Bulard C.* Relative levels of some bound and free gibberellins in dormant and after-ripened embryos of *Pyrus malus* cv. Golden delicious.— *Ztschr. Pflanzenphysiol.*, 1978, Bd. 90, N 5, S. 409—414.

509. *Iwahori S., Weaver R. J., Pool R. M.* Gibberellin-like activity in berries of seeded and seedless Tokay grapes.— *Plant Physiol.*, 1968, vol. 43, N 3, p. 333—337.

510. *Jacobsen J. V.* Interactions between gibberellic acid, ethylene, and abscisic acid in control of amylase synthesis in barley aleurone layers.— *Plant Physiol.*, 1973, vol. 51, N 1, p. 198—202.

511. *Jacobsen J. V., Higgins T. J. V.* The influence of phytohormones on replication and transcription.— In: *Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise*. Amsterdam etc.: Biomed. press, 1978, vol. 1, p. 515—582.

512. *Jacobsen J. V., Higgins T. J. V.* Posttranscriptional, translational and posttranslational effects of plant hormones.— In: *Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise*. Amsterdam etc.: Biomed. press, 1978, vol. 1, p. 583—620.

513. *Jacobsen J. V., Zwar J. A.* Gibberellic acid and RNA synthesis in barley aleurone layers: Metabolism of rRNA and tRNA and of RNA containing polyadenylic acid sequences.— *Austral. J. Plant Physiol.*, 1974, vol. 1, N 3, p. 343—356.

514. *Jacobsen J. V., Zwar J. A.* Gibberellic acid causes increased synthesis of RNA which contains poly(A) in barley aleurone tissue.— *Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1974, vol. 71, N 8, p. 3290—3293.

515. *Jaiswal V. S., Kumar A.* Induction of male inflorescence on the female plants of *Morus Nigra* L. by  $GA_3$ .— *Ind. J. Exp. Biol.*, 1980, vol. 18, N 8, p. 911—913.

516. *Jeffereys E. G.* The gibberellin fermentation.— In: *Advances in applied microbiology*. N. Y.; L.: Acad. press, 1970, vol. 13, p. 283—316.

517. *Jennings P. S.* Gibberellins as endogenous growth regulators in

green and brown algae.—*Planta*, 1968, vol. 80, N 1, p. 34—42.

518. *Johnson K. D., Chrispeels M. J.* Regulation of pentosan biosynthesis in barley aleurone tissue by gibberellic acid.—*Planta*, 1973, vol. 11, N 4, p. 353—364.

519. *Johnson K. D., Kende H.* Hormonal control of lecithin synthesis in barley aleurone cells: Regulating of the CDP-choline pathway by gibberellin.—*Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1971, vol. 68, N 11, p. 2674—2677.

520. *Johri M. M., Varner J. E.* Enhancement of PNA synthesis in isolated pea nuclei by gibberellic acid.—*Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1968, vol. 59, N 1, p. 269—276.

521. *Jones D. F.* Examination of the gibberellins of *Zea mays* and *Phaseolus multiflorus* using thin-layer chromatography.—*Nature*, 1964, vol. 202, N 4939, p. 1309—1310.

522. *Jones H. C., West C. A., Phinney B. O.* Isolation, identification and biological properties of gibberellin A<sub>14</sub> from *Gibberella fujikuroi*.—*Phytochemistry*, 1968, vol. 7, N 2, p. 283—291.

523. *Jones K. C.* A method for the rapid chromatography of gibberellins.—*J. Chromatogr.*, 1970, vol. 52, N 3, p. 512—516.

524. *Jones M. G., Metzger Z. D., Zeevaart J. A. D.* Fractionation of gibberellins in plant extracts by reverse phase high performance liquid chromatography.—*Plant Physiol.*, 1980, vol. 65, N 2, p. 218—221.

525. *Jones M. G., Zeevaart J. A. D.* The endogenous gibberellins in *Agrostemma githago* L.—*Plant Physiol.*, 1979, vol. 63, N 5, suppl., p. 79.

526. *Jones M. G., Zeevaart J. A. D.* Gibberellins and the photoperiodic control of stem elongation in the long-day plant *Agrostemma githago* L.—*Planta*, 1980, vol. 149, N 3, p. 269—273.

527. *Jones M. G., Zeevaart J. A. D.* The effect of photoperiod on the levels of seven endogenous gibberellins in the long-day plant *Agrostemma githago* L.—*Planta*, 1980, vol. 149, N 3, p. 274—279.

528. *Jones R. L.* Aqueous extraction of gibberellins from pea.—*Planta*, 1968, vol. 81, N 1, p. 97—105.

529. *Jones R. L.* Gibberellic acid and ion release from barley aleurone tissue: Evidence for hormone-dependent ion transport capacity.—*Plant Physiol.*, 1973, vol. 52, N 4, p. 303—308.

530. *Jones R. L., Lang A.* Extractable and diffusible gibberellins from light- and dark-grown pea seedlings.—*Plant Physiol.*, 1968, vol. 43, N 4, p. 629—634.

531. *Jones R. L., Phillips J. D.* Agar-diffusion technique for estimating gibberellin production by plant organs.—*Nature*, 1964, vol. 204, N 4957, p. 497—499.

532. *Jones R. L., Phillips J. D.* Organs of gibberellin synthesis in light-grown sunflower plants.—*Plant Physiol.*, 1966, vol. 41, N 8, p. 1381.

533. *Juniper B. E.* Geotropism.—*Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1976, vol. 27, p. 385—406.

534. *Kabi T., Pusari R.* Effect of IAA, GA and CCC at different levels of inorganic phosphate on rooting of *Ipomoea batatas* L. leaves.—*Geobios*, 1980, vol. 7, N 4, p. 170—171.

535. *Kadouri A., Atsmon D., Edelman M.* Satellite-rich DNA in cucumber: Hormonal enhancement of synthesis and subcellular identification.—*Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1975, vol. 72, N 6, p. 2260—2264.

536. *Kahn A., Goss J. A., Smith D. E.* Effect of gibberellin on germination of lettuce seed.—*Science*, 1957, vol. 125, p. 645—646.

537. *Kajiura M.* Gibberellin application for «Seedless Delaware» production in commercial vineyard in Japan.—*Proc. 16th Intern. Hort. Congr. Brussels*, 1962. Brussels, 1964, vol. 3, sect. II, p. 496—500.

538. *Kamienska A., Durlay R. C., Pharis R. P.* Endogenous gibberel-



lins of pine pollen. III. Conversion of 1,2 [ $^3\text{H}$ ]GA<sub>4</sub> to gibberellins A<sub>1</sub> and A<sub>34</sub> in germinating pollen of *Pinus attenuata* Lemm.—*Plant Physiol.*, 1976, vol. 58, N 1, p. 68—70.

539. *Kamienska A., Durley R. C., Pharis R. P.* Isolation of gibberellins A<sub>3</sub>, A<sub>4</sub> and A<sub>7</sub> from *Pinus attenuata* pollen.—*Phytochemistry*, 1976, vol. 15, N 3, p. 421—424.

540. *Kamiensky A., Reid D. M.* The effect of stem girdling on levels of GA-like substances in some flower plants.—*Bot. Gaz.*, 1978, vol. 139, N 1, p. 18—26.

541. *Kamiya I., Graebe J. E.* The biosynthesis of C<sub>19</sub>-gibberellins in a cell-free system from immature seeds of *Pisum sativum*.—In: 11th Intern. Conf. Plant Growth Subst.: Abstrs. Aberystwyth, Wales, 1982, p. 7.

542. *Kano Shunpei.* On the feminization of the tassel induced by gibberellin in *Zea mays*. I. Effects of gibberellin applied at different stages of growth and the morphology of the female spikelets induced by gibberellins.—*Proc. Crop. Sci. Jap.*, 1975, vol. 44, N 2, p. 199.

543. *Karpoff A. J.* Control of in vitro sepal development of excised floral buds of *Aquilegia* (Ranunculaceae).—*Amer. J. Bot.*, 1974, vol. 61, N 7, p. 778—786.

544. *Kato J., Purves W. K., Phinney B. O.* Gibberellin-like substances in plants.—*Nature*, 1962, vol. 196, N 4855, p. 687—688.

545. *Katznelson H., Shirley E. C.* Production of gibberellin-like substances by bacteria and actinomycetes.—*Canad. J. Microbiol.*, 1965, vol. 11, p. 733—741.

546. *Katznelson H., Sirois J. C., Cole Sh. E.* Production of gibberellin-like substances by *Arthrobacter globiformis*.—*Nature*, 1962, vol. 196, N 4858, p. 1012—1013.

547. *Kaufman P. B.* Role of gibberellins in the control of intercalary growth and cellular differentiation in developing *Avena* internodes.—*Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1967, vol. 144, N 1, p. 191—203.

548. *Kaufman P. B.* Relationship between gibberellins and metabolism.—In: *Gibberellins and plant growth*. New Delhi: Harvana Agr. Univ. Hissar, 1975, p. 225—237.

549. *Kaufman P. B., Daynandan P., Takeoka I.* et al. Regulation of negative gravitropic curvature in pulvini maize and oats by gibberellins.—In: 11th Intern. Conf. Plant Growth Subst.: Abstrs. Aberystwyth, Wales, 1982, p. 33.

550. *Kaufman P. B., Ghocheh N. S., La Croix J. D.* et al. Regulation of invertase levels in *Avena* stem segments by gibberellic acid, sucrose, glucose, and fructose.—*Plant Physiol.*, 1973, vol. 52, N 3, p. 221—228.

551. *Kaufman P. B., Ghosheh N. S., Lee M.* et al. Effect of gibberellic acid on silica content and distribution in sugar cane.—*Plant Physiol.*, 1981, vol. 68, N 2, p. 314—317.

552. *Kaufman P. B., Ghosheh N. S., Nakosteen L.* et al. Analysis of native gibberellins in the internode, nodes, leaves and inflorescence of developing *Avena* plants.—*Plant Physiol.*, 1976, vol. 58, N 1, p. 131—134.

553. *Kaufman P. B., Montague M., Tepfer M.* et al. Analysis of the effect of gibberellic acid on plasticity and elasticity in isolated *Avena* stem segments.—*Plant Physiol.*, 1974, vol. 53, N 6, suppl., p. 54.

554. *Keith B., Brown S., Srivastava L. M.* In vitro binding of gibberellin A<sub>4</sub> to extracts of cucumber measured by using DEAE-cellulose filters.—*Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1981, vol. 79, p. 1515—1519.

555. *Keith B., Foster N. A., Bonnettemaker M., Srivastava L. M.* In vitro gibberellin A<sub>4</sub> binding to extracts of cucumber hypocotyls.—*Plant Physiol.*, 1981, vol. 68, N 2, p. 344—348.

556. *Keith B., Srivastava L. M.* In vivo binding of gibberellin A<sub>1</sub> in dwarf pea epicotyls.— *Plant Physiol.*, 1980, vol. 66, N 5, p. 962—967.
557. *Kende H.* Preparation of radioactive gibberellin A<sub>1</sub> and its metabolism in dwarf peas.— *Plant Physiol.*, 1967, vol. 42, N 11, p. 1612—1618.
558. *Kende H., Gardner G.* Hormone binding in plants.— *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1976, vol. 27, p. 268—290.
559. *Kessler B.* Interactions in vitro between gibberellins and DNA. II. Optical rotatory profile of the thermal denaturation of DNA-gibberellin complexes.— *Biochim. et biophys. acta*, 1971, vol. 232, N 4, p. 611.
560. *Kessler B.* Interactions in vitro between hormones and DNA. III. Effects of plant and animal hormones on the action of DNA ligase and its relationship to age.— *Biochim. et biophys. acta*, 1971, vol. 240, N 3, p. 330—342.
561. *Kessler B., Suir I.* Interactions in vitro between gibberellins and DNA.— *Biochim. et biophys. acta*, 1969, vol. 195, N 1, p. 207—218.
562. *Keun-Hyung Park, Sakurai-Takahashi N.* Gibberellins in callus of Crown Gall.— *Agr. and Biol. Chem.*, 1981, vol. 45, N 12, p. 2955.
563. *Khan A. A.* Cytokinins: permissive role in seed germination.— *Science*, 1971, vol. 171, N 3974, p. 853—859.
564. *Khan A. A.* Primary, preventive and permissive roles of hormones in plant systems.— *Bot. Rev.*, 1975, vol. 41, N 4, p. 391—420.
565. *Khan A., Goss J. A., Smith D. E.* Effect of gibberellin on germination of lettuce seed.— *Science*, 1957, vol. 125, p. 645—646.
566. *Khan A. A., Tao K. L.* Phytohormones, seed dormancy and germination.— In: *Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise*. Amsterdam etc.: Biomed. press, 1978, vol. 11, p. 371—422.
567. *Khan M. J.* Gibberellic acid bioassay based on the inhibition on anthocyanin production in tomato seedlings.— *Biol. plant.*, 1980, vol. 22, N 6, p. 401—403.
568. *Kinsman L. T., Pinfield N. F., Stobart A. K.* A gibberellin bioassay based on betacyanin production in *Amaranthus caudatus* seedlings.— *Planta*, 1975, vol. 127, N 2, p. 149—152.
569. *Kinsman L. T., Pinfield N. J., Stobart A. K.* The hormonal control of amarantin synthesis in *Amaranthus caudatus* seedlings.— *Planta*, 1975, vol. 127, N 3, p. 207—212.
570. *Kirkwood P. S., MacMillan J.* Gibberellins A<sub>60</sub>, A<sub>61</sub>, A<sub>62</sub>: Partial syntheses and natural occurrence.— *J. Chem. Soc. Perkin Trans. Part 1*, 1982, N 3, p. 689—697.
571. *Knöfel H. D., Müller P., Sembdner G.* Studies on the enzymatical hydrolysis of gibberellin-glucosides.— In: *Biochemistry and chemistry of plant growth regulators*. Halle (Saale), GDR, 1974, p. 121—124.
572. *Knuth M., Keith B., Clark C., Rappaport J.* Regulation of uptake and compartmentation of GA<sub>1</sub> in cowpea (*Vigna sinensis*) leaf vacuole.— In: *11th Intern. Conf. Plant Growth Subst. Abstrs*, Aberystwyth, Wales, 1982, p. 5.
573. *Kochba J., Button J., Spiegel-Roy P.* et al. Stimulation of rooting of Citrus embryoides by gibberellic acid and adenine sulphate.— *Ann. Bot.*, 1974, vol. 38, N 157, p. 795—802.
574. *Koehler D. E., Varner J. E.* Hormonal control of orthophosphate incorporation into phospholipids of barley aleurone layers.— *Plant Physiol.*, 1973, vol. 52, N 3, p. 208—214.
575. *Konjević R., Grubišić D., Marcović R., Petrović J.* Gibberellic acid-binding proteins from pea stems.— *Planta*, 1976, vol. 131, N 2, p. 125—128.
576. *Koshimizu K., Fukui M., Kusaki M.* et al. A new C<sub>20</sub> gibberellin

in immature seeds of *Lupinus luteus*.—*Tetrahedron Lett.*, 1966, N 22, p. 2459—2463.

577. *Koshimizu K., Fukui M., Kusaki T.* et al. Isolation and structure of gibberellin A<sub>18</sub> from immature seeds of *Lupinus luteus*.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1968, vol. 32, N 9, p. 1135—1140.

578. *Koshimizu K., Ishii H., Fukui M., Mitsui T.* Gibberellin A<sub>18</sub> and gibberellin A<sub>23</sub> from immature seeds of *Wistaria floribunda*.—*Phytochemistry*, 1972, vol. 11, N 7, p. 2355.

579. *Koshimizu K., Ishii H., Ogawa Y., Mitsui T.* Gibberellin A<sub>23</sub> in immature seeds of *Lupinus luteus*.—*Tetrahedron Lett.*, 1968, N 9, p. 1143.

580. *Koshioka M., Jones A., Koshioka M. N., Pharis R. P.* Metabolism of [<sup>3</sup>H]-gibberellin A<sub>4</sub> in carrot tissue culture.—In: 11th Intern. Conf. Plant Growth Subst.: Abstrs. Aberystwyth, Wales, 1982, p. 49.

581. *Krauss A.* Phytohormone und Wachstumsregler bei Kartoffeln.—*Hohenheim Arb. Schiffenz. Univ. Hohenheim*, 1980, N 105, S. 81—93.

582. *Krauss A., Settlemacher P.* The effect of high temperature on tuberization in potato (*S. tuberosum*).—*Plant Physiol.*, 1979, vol. 63, N 5, suppl., p. 81.

583. *Krishnamoorthy H. N.* Role of gibberellins in juvenility, flowering and sex expression.—In: *Gibberellins and plant growth*. New Delhi: Harvana Agr. Univ. Hissar, 1975, p. 115—143.

584. *Krutova R. L., Muromtsev G. S., Pervy E. N., Rakovsky J. S.* Method of isolating gibberellins from culture fluid obtained by cultivating a microorganism. Pat. US, 3.600.402, 1971, 17 Aug.

585. *Kulkarni V., Rameshwar A.* Natural and gibberellic acid induced parthenocarpy in mango cv. Thambva.—*Curr. Sci. (India)*, 1978, vol. 47, N 10, p. 353—355.

586. *Kumar S., Sharma R., Datta K. S., Nanda K. K.* Gibberellic acid causes induction of flowering in *Dandia palmata* under noninductive photoperiod.—*Ind. J. Plant Physiol.*, 1978, vol. 21, N 3, p. 261—264.

587. *Kumar S., Sharma R., Nanda K. K.* Effects of gibberellic acid and some diphenols on the flowering of *Impatiens balsamina* L., a qualitative short day plant.—*Plant and Cell Physiol.*, 1978, vol. 19, N 3, p. 471—479.

588. *Kuroguchi S., Murofushi N., Ota Y., Takahashi N.* Gibberellins and inhibitors in the rice plant.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1978, vol. 42, N 1, p. 207—208.

589. *Kuroguchi S., Murofushi N., Ota Y., Takahashi N.* Identification of gibberellins in the rice plant and quantitative changes of gibberellin A<sub>19</sub> throughout its life cycle.—*Planta*, 1979, vol. 146, N 2, p. 185—191.

590. *Kurosawa E. J.* Experimental studies on the secretion of *Fusarium heterosporum* on rice plants.—*Trans. Natur. Hist. Soc. Formosa*, 1926, vol. 16, p. 213—227.

591. *Kurosawa E. J.* Effect of temperature and medium upon the overgrowth phenomenon of rice seedlings related to the excretion of the cultures of *Lisea fujikuroi* Saw.—*Trans. Natur. Hist. Soc. Formosa*, 1931, vol. 21, p. 159—182.

592. *Lance B., Durley R. C., Reid D. M.* et al. Metabolism of [<sup>3</sup>H]-gibberellin A<sub>20</sub> in light- and dark-grown tobacco callus cultures.—*Plant Physiol.*, 1976, vol. 58, N 3, p. 387—392.

593. *Lance B., Reid D. M., Thorre T.* Endogenous gibberellins and growth of tobacco callus cultures.—*Physiol. plant.*, 1976, vol. 36, N 3, p. 287—292.

594. *Landenauer H. D., Atsmon D., Arzee F.* Effects of gibberellic acid on DNA scnthesis and histology in the shoot apex of *Helianthus annuus* during the transition to flowering.—*Canad. J. Bot.* 1975, vol. 53, N 22, p. 2650—2659.

595. *Lang A.* Stem elongation in a rosette plant, induced by gibberellic acid.—*Naturwissenschaften*, 1956, Bd. 43, N 11, S. 257—258.
596. *Lang A.* Induction of flower formation in biennial *Hyoscyamus* by treatment with gibberellin.—*Naturwissenschaften*, 1956, Bd. 43, N 12, S. 284—285.
597. *Lang A.* Gibberellin and flower formation.—*Naturwissenschaften*, 1956, Bd. 43, N 23, S. 544—546.
598. *Lang A.* Physiology of flower initiation.—In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. B. etc.: Springer-Verl., 1965, vol. 15, pt 1, p. 1381.
599. *Lang A.* Gibberellins: Structure and metabolism.—*Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1970, vol. 21, p. 537—570.
600. *Lang A.* Leaves and meristems in the regulation of flower formation in day-neutral tobacco.—In: 11th Intern. Conf. on Plant Growth Substances: Abstr. Aberystwyth, Wales, 1982, p. 13.
601. *Lang A., Nilsen I.* Relations among cell growth, DNA synthesis, and gibberellin action.—*Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1967, vol. 14, N 1, p. 180—190.
602. *Lascarides D. L.* Shortening the dormant period of springgrown seed potatoes for midsummer planting.—*Europ. Potato J.*, 1967, vol. 10, N 2, p. 100—107.
603. *Lee M., Breckenridge C., Knowles R.* Effect of some culture conditions on the production of indole-3-acetic acid- and gibberellin-like substances by *Azotobacter vinelandii*.—*Canad. J. Microbiol.*, 1970, vol. 16, p. 1325—1330.
604. *Leffler N.* Plant growth regulator.—*West. Grower and Shipper*, 1965, vol. 36, N 11, p. 69—70.
605. *Leshem Y., Ophir D.* Differences in endogenous levels of gibberellic activity in male and female partners of two dioecious tree species.—*Ann. Bot.*, 1977, vol. 41, N 172, p. 375—379.
606. *Leung D. W. M., Bewly Z. D.* Red-light and gibberellic-acid-enhanced  $\alpha$ -galactosidase activity in germinating lettuce seeds cv. Grand Rapids. Control by the axis.—*Planta*, 1981, vol. 152, N 5, p. 436—441.
607. *Lever B. G.* Economic factors affecting the future development of plant growth regulators in agriculture.—In: *Brit. crop protection council. Monograph N 21*. Nottingham, 1978, p. 17—24.
608. *Lewak S., Khan A. A.* Mode of action of gibberellic acid and light on lettuce germination.—*Plant Physiol.*, 1977, vol. 60, N 4, p. 575.
609. *Lewis L. N., Coggins C. W., Labanauskas C. K., Dugger W. M.* Biochemical changes associated with natural and gibberellin A<sub>3</sub> delayed senescence in the naval orange rind.—*Plant and Cell Physiol.*, 1967, vol. 8, p. 151—160.
610. *Libbert E., Schröder R.* Der verbesserte Avena-Primärblatt—Biotest zur quantitativen Gibberellin Bestimmung.—*Wiss. Ztschr. E.-M.-Arndt-Univ. Greifswald Math.-naturwiss. R.*, 1970, Bd. 19, N 1/2, S. 127.
611. *Liebisch H. W.* Uptake, translocation and metabolism of GA<sub>3</sub>-glucosyl ester.—In: *Biochemistry and chemistry of plant growth regulators*. Halle (Saale), GDR, 1974, p. 109—114.
612. *Liebisch H. W.* Vergleichende Untersuchungen über den Stoffwechsel von GA<sub>1</sub>, GA<sub>3</sub> und GA<sub>9</sub> in Zellsuspensionkulturen von *Lycopersicon esculentum* und in verschiedenen intakten Pflanzen.—*Biochem. und Physiol. Pflanz.*, 1980, Bd. 175, N 8/9, S. 797—805.
613. *Liebisch H. W., Schmidt E., Schütte H. R.* Verteilung radioaktiv markierter freier und konjugierter Gibberelline in abgeschnittenen Gerstenblättern.—*Biochem. und Physiol. Pflanz.*, 1980, Bd. 175, N 2, S. 148—153.
614. *Liu P. B. W., Loy J. B.* Action of gibberellic acid on cell pro-

- liferation in the subapical shoot meristem of watermelon seedlings.— *Amer. J. Bot.*, 1976, vol. 63, N 5, p. 700—704.
615. *Lorenzi R., Horgan R., Heald J. K.* Gibberellins in *Picea sitchensis* Carriere: Seasonal variations and partial characterization.— *Planta*, 1975, vol. 126, N 1, p. 75—82.
616. *Lorenzi R., Horgan R., Heald J. K.* Gibberellin A<sub>9</sub> glucosyl ester in needles of *Picea sitchensis*.— *Phytochemistry*, 1976, vol. 15, N 5, p. 789—790.
617. *Lotti G., Navari J. F., Izzo R.* Influenza dei trattamenti con acido gibberellico sul contenuto in elementi minerali della *Vicia sativa* L.— *Agr. ital.*, 1975, N 1/3, p. 63—76.
618. *Lovell P. H.* Correlative influences in seedling growth.— In: *The physiology of the garden pea. L. etc.*: Acad. press, 1977, p. 265—290.
619. *Loveys B. R., Wareing P. F.* The red-light controlled production of gibberellin in etiolated wheat leaves.— *Planta*, 1971, vol. 98, N 2, p. 109—116.
620. *Low V. H. K.* Role of gibberellins in root and shoot growth.— In: *Gibberellins and plant growth*. New Delhi: Harvana Agr. Univ. His-sar, 1975, p. 101—113.
621. *Loy J. B., Liu P. B. W.* Response of seedlings of a dwarf and a normal strain of watermelon to gibberellins.— *Plant Physiol.*, 1974, vol. 53, N 3, p. 325—330.
622. *Luckwill L. C., Weaver P., MacMillan J.* Gibberellins and other growth hormones in apple seeds.— *J. Hort. Sci.*, 1969, vol. 44, N 4, p. 413—424.
623. *Luke N., Chin-Chee-kok, Eck P.* Dialyse extraction of gibberel-lin-like substances from cranberry tissue.— *Hort. Sci.*, 1977, vol. 12, N 3, p. 245—246.
624. *MacLeod A. M.* The physiology of malting: A review.— *J. Inst. Brew.*, 1967, vol. 73, N 2, p. 146—162.
625. *MacMillan J.* Direct identification of gibberellins in plant ex-tracts by gas chromatography—mass spectrometry.— In: *Biochemistry and physiology of plant growth substances*. Ottawa: Runge press, 1968, p. 153—160.
626. *MacMillan J.* Some aspects of gibberellin metabolism in higher plants.— In: *Plant growth regulators: Proc. 9th Intern. Conf. Plant Growth Subst., Lausanne, 1976. B. etc.*: Spring-Verl., 1977, p. 129—138.
627. *MacMillan J., Pryce R. J.* Further investigations of gibberellins in *Phaseolus multiflorus* by combined gas chromatography—mass spec-trometry—the occurrence of gibberellin A<sub>20</sub> (pharbitis gibberellin) and structure of compound b.— *Tetrahedron Lett.*, 1968, N 13, p. 1537—1542.
628. *MacMillan J., Pryce R. J.* The Gibberellins.— In: *Phytochemistry*. N. Y., 1973, vol. 3, p. 283—326.
629. *MacMillan J., Pryce R. J., Eglington G., McCormick A.* Identifi-cation of gibberellins in crude plant extracts by combined gas chroma-tography—mass spectrometry.— *Tetrahedron Lett.*, 1967, N 23, p. 2241.
630. *MacMillan J., Scaton J. C., Suter P. J.* Plant hormones. I. Iso-lation of gibberellin A<sub>1</sub> and gibberellin A<sub>5</sub> from *Phaseolus multiflorus*.— *Tetrahedron*, 1960, vol. 11, N 12, p. 60—66.
631. *MacMillan J., Scaton J. C., Suter P. J.* Plant hormones. II. Iso-lation and structures of gibberellin A<sub>6</sub> and gibberellin A<sub>8</sub>.— *Tetrahedron*, 1962, vol. 18, N 3, p. 349—355.
632. *MacMillan J., Suter P. J.* The occurrence of gibberellin A<sub>1</sub> in higher plants: Isolation from the seed of runner bean (*Phaseolus multi-florus*).— *Naturwissenschaften*, 1958, Bd. 45, N 2, S. 46—48.

633. *MacMillan J., Takahashi N.* Proposed procedure for the allocation of trivial names to the gibberellins.— *Nature*, 1968, vol. 217, N 5124, p. 170—171.

634. *MacMillan J., Wels C. M.* Partition chromatography of gibberellins and related diterpenes on columns of Sephadex L. H-20.— *J. Chromatogr.*, 1973, vol. 87, p. 271—276.

635. *Maddox I. S., Richert S. H.* Production of gibberellic acid using a dairy waste as the basal medium.— *Appl. Environ. Microbiol.*, 1977, vol. 33, p. 201—202.

636. *Maheshwari R., Shailini C., Veluthambi K., Mahadevan S.* Interaction of gibberellic acid and indole-3-acetic acid in the growth of excised *Cuscuta* shoot tips in vitro.— *Plant Physiol.*, 1980, vol. 65, N 2, p. 186—192.

637. *Maksymovich R., Elsner Ch. M.* Relative elemental rate analysis of internode elongation in *Xanthium* plants treated with gibberellic acid.— *Plant Physiol.*, 1979, vol. 63, N 5, suppl., p. 79.

638. *Maksymovich R., Maksymovich A. B.* Induction of morphogenetic changes and acceleration of leaf initiation by gibberellic acid in *Xanthium pensylvanicum*.— *Amer. J. Bot.*, 1973, vol. 60, N 9, p. 901—906.

639. *Mapelli S., Frova O., Fort G., Soressi G. P.* Relationship between set, development and activities of growth regulators in tomato fruits.— *Plant and Cell Physiol.*, 1978, vol. 19, N 7, p. 1281—1288.

640. *Mares D. J., Marshner H., Krauss A.* Effect of gibberellic acid on growth and carbohydrate metabolism of developing tubers of potato (*Solanum tuberosum*).— *Physiol. plant.*, 1981, vol. 52, N 2, p. 267—274.

641. *Martin C. C.* The role of glumes and gibberellic acid in dormancy of *Themeda triandra* spikelets.— *Physiol. plant.*, 1975, vol. 33, N 2, p. 171—176.

642. *Martin G. C., Dennis F. D., Gaskin P., MacMillan J.* Identification of gibberellins A<sub>17</sub>, A<sub>25</sub>, A<sub>45</sub>, abscisic acid, and dihydrophaseic acid in seeds of *Pyrus communis*.— *Phytochemistry*, 1979, vol. 16, N 5, p. 605—607.

643. *Mauseth J. D., Halperin W.* Hormonal control of organogenesis in *Opuntia polyacantha* (Cactaceae).— *Amer. J. Bot.*, 1975, vol. 62, N 8, p. 869—871.

644. *McComb A. J.* Bound gibberellin in mature runner bean seeds.— *Nature*, 1961, vol. 192, N 4802, p. 575—576.

645. *McComb A. J.* The stability and movement of gibberellic acid in pea seedlings.— *Ann. Bot.*, 1964, vol. 28, N 112, p. 669—687.

646. *McComb A. J.* Control of root and shoot development.— In: *The physiology of the garden pea. L. etc.*: Acad. press, 1977, p. 235—263.

647. *McCready C. C.* Translocation of growth regulators.— *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1966, vol. 17, p. 283—294.

648. *McCrindle R., Overton K. H.* The chemistry of the cyclic diterpenoids.— In: *Advances in organic chemistry. N. Y.; L.*: Acad. press, 1965, vol. 5, p. 47—113.

649. *McGlasson W. B., Wade D. L., Adato J.* Phytohormones and fruit ripening.— In: *Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise. Amsterdam etc.*: Biomed. press, 1978, vol. 11, p. 447—494.

650. *Metzger J. D., Zeevaart J. A. D.* Endogenous gibberellins in spinach, a logn-day rosette plant.— *Plant Physiol.*, 1979, vol. 63, N 5, suppl., p. 79.

651. *Metzger J. D., Zeevaart J. A. D.* Identification of six endogenous gibberellins in spinach shoots.— *Plant Physiol.*, 1980, vol. 65, N 4, p. 623—626.

652. *Metzger J. D., Zeevaart J. A. D.* Comparison of the levels of six

- endogenous gibberellins in roots and shoots of spinach, in relation of photoperiod.— *Plant Physiol.*, 1980, vol. 66, N 4, p. 679—683.
653. *Michniewicz M.* Inhibitory effect of 2-chloroethyl trimethyl-ammonium chloride (CCC) on vernalization in winter wheat.— *Naturwissenschaften*, 1965, Bd. 52, N 4, S. 88—89.
654. *Michniewicz M., Lang A.* Effect of nine different gibberellins on stem elongation and flower formation in cold-requiring and photoperiodic plants grown under non-inductive conditions.— *Planta*, 1962, vol. 58, N 5, p. 549—563.
655. *Miele A., Weaver R. J., Johnson J.* Effect of potassium gibberellate on fruit-set and development of Thompson Seedless and Zinfandel grapes.— *Amer. J. Enol. Vitic.*, 1978, vol. 29, N 2, p. 79—82.
656. *Miltholland T. P. C.* Gibberellic acid. Pt IX. The structure of allogibberic acid.— *J. Chem. Soc.*, 1958, N 8, p. 2693—2701.
657. *Miller D. R., Goodwin J. R.* Cellular growth rates of juvenile and adult *Hedera helix* L.— *Plant Sci. Lett.*, 1976, vol. 7, N 6, p. 397—401.
658. *Molder M., Owens J. N.* The effect of gibberellin A<sub>3</sub>, photoperiod, and age on vegetative growth and flowering in *Cosmos bipinnatus* var. *Sensation*.— *Canad. J. Bot.*, 1974, vol. 52, N 6, p. 1249—1258.
659. *Moll C., Jones R. L.* Short-term kinetics of elongation growth of gibberellin-responsive lettuce hypocotyl sections.— *Planta*, 1981, vol. 152, N 6, p. 442—449.
660. *Monselise S. P., Goren R.* The role of internal factors and exogenous control in flowering, peel growth, and abscission in citrus.— *Hort. Sci.*, 1978, vol. 13, N 2, p. 134—139.
661. *Monselise S. P., Weiser M., Shatir N.* et al. Creasing of orange peel — physiology and control.— *J. Hort. Sci.*, 1976, vol. 51, p. 341—351.
662. *Montague M. J., Ikuma H.* Regulation of cell wall synthesis in *Avena* stem segments by gibberellic acid.— *Plant Physiol.*, 1975, vol. 55, N 6, p. 1043—1077.
663. *Montuelle B.* Synthèse bactérienne de substances de croissance intervenant dans le métabolisme des plantes.— *Ann. Inst. Pasteur*, 1966, vol. 111, N 3, p. 136—146.
664. *Moore T. C.* Biochemistry and physiology of plant hormones. N. Y. etc.: Spring-Verl., 1979.
665. *Moore I. N., Scott D. H.* Effects of gibberellic acid and blossom removal on runner production of strawberry varieties.— *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1965, vol. 87, p. 240—244.
666. *Morgan P. W., Durham J. I.* Ethylene-induced leaf abscission is promoted by gibberellic acid.— *Plant Physiol.*, 1975, vol. 55, N 2, p. 308.
667. *Morgan P. W., Isbell V. R.* Apical dominance in monocots.— *Plant Physiol.*, 1979, vol. 63, N 5, suppl., p. 79.
668. *Mosesian R. M., Nelson K. E.* Effect on «Thompson Seedless» fruit of gibberellic acid bloom sprays and double girdling.— *Amer. J. Enol. Vitic.*, 1968, vol. 19, N 1, p. 37—46.
669. *Mowat I. A.* Gibberellin-like substances in algae.— *Nature*, 1963, vol. 200, N 4905, p. 453—455.
670. *Mukherjee S., Saha P. K., Ganguly T., Ganguly S. N.* A new cucurbitacin, amarinin, an antigibberellin compound from *Luffa amara*.— In: 11th Intern. Conf. Plant Growth Subst.: Abstrs. Aberystwyth, Wales, 1982, p. 31.
671. *Müller P., Knöfel H. D., Sembdner G.* Studies on the enzymatical synthesis of gibberellin-glucosides.— In: Biochemistry and chemistry of plant growth regulators. Halle (Saale), GDR, 1974, p. 115—120.
672. *Murakami Y.* Formation of gibberellin A<sub>3</sub> glucoside in plant tissues.— *Bot. Mag.*, 1961, vol. 74, p. 424—425.

673. *Murakami Y.* Bioassay of gibberellins using rice endosperm and some problems of its application.—*Bot. Mag.*, 1966, vol. 79, N 936, p. 315—327.

674. *Murakami Y.* Evidence for the occurrence of an inactive bound gibberellin in the seed of *Pharbitis nil*.—*Bot. Mag.*, 1968, vol. 81, N 959, p. 278—280.

675. *Murakami Y.* The role of gibberellins in the growth of floral organs of *Mirabilis jalapa*.—*Plant and Cell Physiol.*, 1975, vol. 16, N 2, p. 337—345.

676. *Murakami Y.* Hydrolysis of bound gibberellins by enzymes from different sources.—In: 11th Intern. Conf. Plant Growth Subst.: Abstrs. Aberystwyth, Wales, 1982, p. 50.

677. *Murofushi N., Iriuchijima S., Takahashi N.* et al. Isolation and structure of novel C<sub>20</sub> gibberellin in bamboo shoots.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1966, vol. 30, p. 917—924.

678. *Murofushi N., Sugimoto M., Itoh K.* Three novel gibberellins produced by *Gibberella fujikuroi*.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1979, vol. 43, N 10, p. 2179—2185.

679. *Murofushi N., Sugimoto M., Itoh K., Takahashi N.* A novel gibberellin GA<sub>57</sub>, produced by *Gibberella fujikuroi*.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1980, vol. 44, N 7, p. 1583—1587.

680. *Murofushi N., Takahashi N., Yokota T.* et al. Gibberellins in immature seeds of *Canavalia*. Pt I. Isolation and biological activity of gibberellins A<sub>21</sub> and A<sub>22</sub>.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1969, vol. 3, N 4, p. 592—597.

681. *Murofushi N., Takahashi N., Yokota T., Tamura S.* Gibberellins in immature seeds of *Pharbitis nil*. Pt I. Isolation and structure of a novel gibberellin A<sub>20</sub>.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1968, vol. 32, N 10, p. 1239—1245.

682. *Murofushi N., Yokota T., Takahashi N.* Isolation and structures of gibberellins from immature seeds of *Calonyction aculeatum*.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1970, vol. 34, N 9, p. 1436—1438.

683. *Murofushi N., Yokota T., Takahashi N.* Structures of gibberellins A<sub>33</sub> and A<sub>34</sub> from immature seeds of *Calonyction aculeatum*.—*Agr. and Biol. Chem.*, 1971, vol. 35, N 3, p. 441—443.

684. *Muromtsev G. S., Kokurin A. V.* A microbiological express method of identification of retardants.—In: 11th Intern. Conf. Plant Growth Subst.: Abstrs. Aberystwyth, Wales, 1982, p. 65.

685. *Muthurkrishnan S., Chandra Y. K., Maxwell E. S.* Hormone induced increase in levels of functional mRNA and  $\alpha$ -amylase mRNA in barley aleurones.—*Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1979, vol. 46, N 12, p. 6181.

686. *Nadeau R., Rappaport L.* An amphoteric conjugate of [<sup>3</sup>H]gibberellin A<sub>1</sub> from barley aleurone layers.—*Plant Physiol.*, 1974, vol. 54, N 6, p. 809—812.

687. *Nakamura I., Sekine S., Arai K., Takahashi N.* Effects of gibberellic acid and indole-3-acetic acid on stress-relaxation properties of pea hook cell wall.—*Plant and Cell Physiol.*, 1975, vol. 16, N 1, p. 127—138.

688. *Nanda K. K., Anand V. K., Chibbar R. N.* The promotive effect of gibberellic acid on the production of adventitious roots on stem cuttings of *Ipomoea fistulosa*.—*Planta*, 1972, vol. 105, N 4, p. 360—363.

689. *Nash L. J., Crozier A.* Translocation and metabolism of [<sup>3</sup>H]gibberellins by light-grown *Phaseolus coccineus* seedlings.—*Planta*, 1975, vol. 127, N 3, p. 221—231.

690. *Nash L. J., Jones R. L., Stoddart J. L.* Gibberellin metabolism in excised lettuce hypocotyls: Response to GA<sub>9</sub> and the conversion [<sup>3</sup>H]GA<sub>9</sub>.—*Planta*, 1978, vol. 140, N 2, p. 143—150.

691. *Negbi M., Black M., Bewly J. D.* Far-red sensitive dark proces-



ses essential for light- and gibberellin-induced germination of lettuce seed.— *Plant Physiol.*, 1968, vol. 43, N 1, p. 35—40.

692. *Nelles A.* Short-term effects of plant hormones on membrane potential and membrane permeability of dwarf maize coleoptile cells (*Zea mays* L.)<sub>d1</sub> in comparison with growth responses.— *Planta*, 1977, vol. 137, N 3, p. 293—298.

693. *Nescovic M., Konjevic R., Culafic Lg.* Changes in the metabolism of gibberellins induced by light.— In: *Biochemistry and chemistry of plant growth regulators*. Halle (Saale), GDR, 1974, p. 91—97.

694. *Netien G., Oddoux L.* Recherche de substance «Type gibberelline» dans les cultures d'homobasidiomycetes.— *C. r. Acad. sci.*, 1962, vol. 255, N 3, p. 520—522.

695. *Neumann D., Janossy A. G. S.* Early responses to gibberellic acid in a dwarf maize mutant (*Zea mays* L.)<sub>d1</sub>.— *Planta*, 1977, vol. 137, N 1, p. 25—28.

696. *Neumann D., Janossy A. G. S.* Action of gibberellic acid on the Ca and Si contents of cell walls in a dwarf corn mutant (*Zea mays* L.)<sub>d1</sub>.— *Biochem. und Physiol. Pflanz.*, 1979, Bd. 174, N 5/6, S. 482—485.

697. *Neumann K. H., Schwab B.* Untersuchungen über den Einfluss von Gibberellinsäurespritzungen auf den Ertrag, die Anatomie der Wurzel und die Karotinverteilung bei Karotten.— *Ztschr. Pflanzenernähr. und Bodenk.*, 1975, N 1, S. 19—23.

698. *Nichols P. B.* Development of responsiveness to gibberellic acid in the aleurone layer of immature wheat and barley caryopses: effect of temperature.— *Austral. J. Plant Physiol.*, 1980, vol. 7, N 6, p. 645—653.

699. *Nitsan L., Lang A.* DNA synthesis in the elongating non-dividing cells of the lentil epicotyl and its promotion by gibberellin.— *Plant Physiol.*, 1966, vol. 41, N 6, p. 965—970.

700. *Nowak J., Brown J. N.* Free and bound gibberellin activities and ent-kaurene synthesis during induction of cold hardiness in black locust seedlings.— *Physiol. plant.*, 1979, vol. 45, N 1, p. 11—16.

701. *Nowakowski W.* Action de l'acide gibbérellique (GA<sub>3</sub>) sur le photosynthese, la respiration et la transpiration des limbes de seigle (*Secale cereale* L.).— *Biol. plant.*, 1978, vol. 20, N 2, p. 142—145.

702. *Obhlidalova L., Slaby K., Sebanek J.* The polarity of endogenous regulatory substances in *Bryophyllum crenatum* leaves and stems.— *Biol. plant.*, 1979, vol. 21, N 1, p. 22—26.

703. *Osura K., Shinka T., Seto S. J.* The purification and properties of geranylgeranyl purphosphat synthetasa from pumpkin fruit.— *J. Biochem.*, 1972, vol. 12, N 5, p. 1101—1108.

704. *Ohlrogge J. B., Garcia-Martinez J. L., Adams D., Rappaport L.* Uptake and subcellular compartmentation of gibberellin A<sub>1</sub> applied to leaves of barley and cowpea.— *Plant Physiol.*, 1980, vol. 66, N 3, p. 422.

705. *Okagami N., Nagao M.* Gibberellin-induced dormancy in bulbis of *Dioscorea*.— *Planta*, 1971, vol. 101, N 1, p. 91—94.

706. *Osada A., Suge H., Shubukawa S., Noguchi J.* Changes of endogenous gibberellins in rice plants as affected by growth stage and different growth conditions.— *Proc. Crop Sci. Soc. Jap.*, 1973, vol. 42, p. 41—45.

707. *Ota T.* Physiological significance of gibberellins metabolism in agricultural plants. The formation of gibberellin H<sub>3</sub> glucoside in leaves of different plants (in Japanese).— *Sci. Repts. Yokohama Nat. Univ. Sect. 2*, 1976, N 23, p. 71—76.

708. *Paleg L. G.* Physiological effects of gibberellic acid on carbohydrate metabolism and amylase activity of barley endosperm.— *Plant Physiol.*, 1960, vol. 35, N 3, p. 293—299.

709. *Paleg L. G.* Physiological effects of gibberellins.—*Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1965, vol. 16, p. 291—322.

710. *Patrick J. W., Johnstone G. F., Wareing P. F.* Mobilizing ability of gibberellic acid and kinetin applied to mature, decapitated stems of *Phaseolus vulgaris* L.—*Ann. Bot.*, 1979, vol. 44, N 4, p. 517—519.

711. *Patterson R. L., Rappaport L., Breidenbach R. W.* Characterization of an enzyme from *Phaseolus vulgaris* seeds which hydroxylates GA<sub>1</sub> to GA<sub>3</sub>.—*Phytochemistry*, 1975, vol. 14, N 2, p. 363, 368.

712. *Paul K. B., Patel C. S., Biswas P. K.* Changes in endogenous growth regulators in loblolly pine seeds during the process of stratification and germination.—*Physiol. plant.*, 1973, vol. 28, N 3, p. 530—534.

713. *Penny P., Penny D.* Rapid responses to phytohormones.—In: *Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise*. Amsterdam etc.: Biomed. press, 1978, vol. 11, p. 537—597.

714. *Penny P., Penny D., Marshall D., Nuyes J. K.* Early responses of excised stem segments to auxins.—*J. Exp. Bot.*, 1972, vol. 23, N 74, p. 23—36.

715. *Penot M.* Quelques aspects du controle hormonal du transport des elements minéraux (P-S-Ca-Cl) dans la plante, a l'aide de traceurs radioactifs.—In: *Isotope and radiation research soil-plant relationships*. Vienna, 1979, p. 527—538.

716. *Penot M., Beraud J.* Migrations orientées et phytohormones: Valeur de la feuille detachée comme matériel expérimental.—*Physiol. plant.*, 1978, vol. 42, N 1, p. 14—20.

717. *Peterson C. M.* The effect of gibberellic acid and a growth retardant on ovule formation and growth of excised pistils of *Nigella* (*Ranunculaceae*).—*Amer. J. Bot.*, 1974, vol. 61, N 7, p. 693—698.

718. *Peterson C. E., Anghder L. D.* Induction of staminate flowers on gynoecious cucumbers with gibberellin A<sub>3</sub>.—*Science*, 1960, vol. 131, N 3414, p. 1673—1674.

719. *Peterson R. L., Young E. C.* Effect of two gibberellins on species of the rosette plant *Hieracium*.—*Bot. Gaz.*, 1972, vol. 133, N 2, p. 190—198.

720. *Pharis R. P.* Flowering of *Chrysanthemum* under non-inductive long day by gibberellins and N<sup>6</sup>-benzyladenine.—*Planta*, 1972, vol. 105, N 3, p. 205—212.

721. *Pharis R. P., Kuo C. G.* Physiology of gibberellins in conifers.—*Canad. J. Forest Res.*, 1977, vol. 7, N 2, p. 299—325.

722. *Pharis R. P., Legge R. L., Noma M.* et al. Changes in endogenous gibberellins and the metabolism of [<sup>3</sup>H]GA<sub>4</sub> after geostimulation in shoots of the oat plant (*Avena sativa*).—*Plant Physiol.*, 1981, vol. 67, N 5, p. 892—898.

723. *Pharis R. P., Ross S. D., McMillan J.* Promotion of flowering in the Pinaceae by gibberellins. III. Seedlings of Douglas fir.—*Physiol. plant.*, 1980, vol. 50, N 2, p. 119—126.

724. *Phillips I. D. J.* Apical dominance.—*Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1975, vol. 26, p. 341—367.

725. *Phillips J. D. F., Jones R. L.* Gibberellin-like activity in bleeding-sap of root system of *Helianthus annuus* detected by a new dwarf pea epicotyl assay and other methods.—*Planta*, 1964, vol. 63, N 3, p. 269—278.

726. *Phinney B. O.* Growth response of single-gene dwarf mutants in maize to gibberellic acid.—*Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1956, vol. 42, p. 185—189.

727. *Phinney B. O.* Gibberellin (GA) metabolism in relation to dwarfism in *Zea mays* L.—In: *11th Intern. Conf. Plant Growth Subst.: Abstrs. Aberystwyth, Wales, 1982*, p. 3.

728. *Phinney B. O., West C. A.* Gibberellins and plant growth.— In: Handbuch der Pflanzenphysiologie. B. etc., 1961, Bd. 14, S. 1084—1127.
729. *Pike L. M., Peterson C. E.* Gibberellin A<sub>4</sub>/A<sub>7</sub> for induction of staminate flowers on the gynoeceious cucumber (*Cucumis sativus* L.).— *Euphytica*, 1969, vol. 18, N 1, p. 106—109.
730. *Podojil M., Rიცოვა A.* Influence of the soya meal fractions on gibberellic acid and gibberellin A production in submerge cultivation of *Gibberella fujikuroi*.— *Folia microbiol.*, 1965, vol. 10, N 1, p. 55, 59.
731. *Pollard C.* A survey of the sequence of some effects of gibberellic acid in the metabolism of cereal grains.— *Plant Physiol.*, 1969, vol. 44, N 9, p. 1227—1232.
732. *Powell A. A., Krezdorn A. H.* Influence of fruit setting treatment on translocation of <sup>14</sup>C-metabolites in citrus during flowering and fruiting.— *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1977, vol. 102, N 6, p. 709—714.
733. *Pryce R. J.* Decomposition of aqueous solutions of gibberellic acid on autoclaving.— *Phytochemistry*, 1973, vol. 12, N 3, p. 507—514.
734. *Pryce R. J., McMillan J.* A new gibberellin in the seed of *Phaseolus multiflorus*.— *Tetrahedron Lett.*, 1967, N 42, p. 4173—4175.
735. *Pryce R. J., McMillan J., McCormic A.* The identification of bamboo gibberellin in *Phaseolus multiflorus* by combined gas chromatography—mass spectrometry.— *Tetrahedron Lett.*, 1967, N 49, p. 5009—5011.
736. *Rademacher W., Jung J.* Inhibition of gibberellin biosynthesis in *Fusarium moniliforme* and *Sphaceloma manihoticola* by various plant growth retardants.— In: 11th Intern. Conf. Plant Growth Subst.: Abstrs. Aberystwyth, Wales, 1982, p. 49.
737. *Rademacher W., Jung J., Laatsch H. et al.* Production of gibberellin A<sub>4</sub> and other GA<sub>s</sub> by the fungus *Sphaceloma manihoticola*.— In: 11th Intern. Conf. Plant Growth Subst.: Abstrs. Aberystwyth, Wales, 1982, p. 49.
738. *Radley M.* Occurrence of substances similar to gibberellic acid in higher plants.— *Nature*, 1956, vol. 178, N 4541, p. 1070—1071.
739. *Radley M.* The distribution of substances similar to gibberellic acid in higher plants.— *Ann. Bot.*, 1958, vol. 22, p. 297—307.
740. *Radley M.* Gibberellin-like substances in plants.— *Nature*, 1961, vol. 191, N 4789, p. 684—685.
741. *Radley M.* Production of gibberellin-like substances in barley seed and seedlings.— In: Plant growth regulators: SCI Monograph N 31. L.: Soc. Chem. Industry, 1968, p. 53—68.
742. *Radley M.* Dwarfing genes in *Zea mays* and their relation to the gibberellins.— *Planta*, 1970, vol. 92, N 4, p. 292—300.
743. *Radley M.* The development of wheat grain in relation to endogenous growth substances.— *J. Exp. Bot.*, 1976, vol. 27, N 100, p. 1009.
744. *Radley M.* The role of gibberellin, abscisic acid and auxin in the regulation of developing wheat grains.— *J. Exp. Bot.*, 1979, vol. 30, N 116, p. 381—389.
745. *Railton I. D.* 16,17-dihydroxy-gibberellin A<sub>9</sub>: A metabolite of [<sup>3</sup>H]-gibberellin A<sub>9</sub> in chloroplast sonicates from *Pisum sativum* var. «Alaska».— *Ztschr. Pflanzenphysiol.*, 1977, Bd. 81, S. 323—329.
746. *Railton I. D., Durley R. C., Pharis R. P.* Metabolism of tritiated gibberellin A<sub>9</sub> by shoots of dark-grown dwarf pea, cv. Meteor.— *Plant Physiol.*, 1974, vol. 54, N 1, p. 6—12.
747. *Railton I. D., Murofushi N., Durley R. C., Pharis R. P.* Inter-conversion of gibberellin A<sub>20</sub> to gibberellin A<sub>29</sub> by etiolated seedlings and germinating seeds of dwarf *Pisum sativum*.— *Phytochemistry*, 1974, vol. 13, N 5, p. 793—796.
748. *Railton I. D., Phillips I. D. J.* Gibberellins and geotropism in *Zea mays* coleoptiles.— *Planta*, 1973, vol. 109, N 2, p. 121—126.

749. *Railton I. D., Rechav M.* Efficiency of extraction of gibberellin-like substances from chloroplasts of *Pisum sativum* L.—*Plant Sci. Lett.*, 1979, vol. 14, p. 75—78.

750. *Railton I. D., Wareing P. F.* Effects of daylength on endogenous gibberellins in leaves of *Solanum andigena*. I. Changes in levels of free acetic gibberellin-like substances.—*Physiol. plant.*, 1973, vol. 28, N 1, p. 88—94.

751. *Railton I. D., Wareing P. F.* Effects of daylength on endogenous gibberellins in *Solanum andigena*. III. Gibberellin production by the leaves.—*Physiol. plant.*, 1973, vol. 29, N 3, p. 430—433.

752. *Rakovsky I. S., Krutova R. L., Muromtsev G. S., Pervy E. N.* Process for recovering gibberellins from a culture fluid. Pat. (Gr. Brit.), 1968, 1, 228, 888, 80.

753. *Ram Mohan H. I., Mehta Usha.* Origin and development of secondary capitula in *Calendula officinalis* L. in response to gibberellic acid.—*J. Exp. Bot.*, 1978, vol. 29, N 110, p. 653—662.

754. *Rappaport L.* Applications of gibberellins in agriculture.

755. *Rappaport L., Adams D.* Gibberellins: synthesis, compartmentation and physiological process.—*Philos. Trans. Roy. Soc. London*, 1978, vol. 284, p. 521—538.

756. *Rappaport L., Lippert L. F., Timm H.* Sprouting, plant growth and tuber production as affected by chemical treatment of white potato seed pieces. 1. Breaking the rest period with gibberellic acid.—*Amer. Potato J.*, 1957, vol. 34, N 9, p. 254—260.

757. *Reches S., Leshem Y., Wurzbarger J.* On hormones and weeping: Asymmetric hormone distribution and the pendulous growth habit of the weeping mulberry, *Morus alba* var. *pendula*.—*New Phytol.*, 1974, vol. 73, N 5, p. 841—846.

758. *Reeve D. R., Crozier A.* An assessment of gibberellin structure-activity relationships.—*J. Exp. Bot.*, 1974, vol. 25, N 85, p. 431—445.

759. *Reeve D. R., Crozier A.* Purification of plant hormone extracts by gel permeation chromatography.—*Phytochemistry*, 1976, vol. 15, p. 791—793.

760. *Reeve D. R., Crozier A.* The analysis of gibberellins by high performance chromatography.—In: *Isolation of plant growth substances*. Cambridge etc.: Cambridge Univ. press, 1978, p. 41—77.

761. *Reeve D. R., Crozier D. R., Durley R. C.* et al. Metabolism of [ $^3\text{H}$ ] gibberellin A<sub>1</sub> and [ $^3\text{H}$ ] gibberellin A by *Phaseolus coccineus* seedlings.—*Plant Physiol.*, 1975, vol. 55, N 1, p. 42—44.

762. *Reinhold L.* Phytohormones and orientation of growth.—In: *Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise*. Amsterdam etc.: Biomed. press, 1978, vol. 11, p. 251—290.

763. *Repka J., Jureková Z.* Changes in endogenous gibberellins in plant organs producing and utilizing photosynthates.—*Biol. plant.*, 1978, vol. 20, N 1, p. 25—33.

764. *Reynolds T., Thompson P. A.* Effects of kinetin, gibberellins and ( $\pm$ ) abscisic acid on the germination of lettuce (*Lactuca sativa*).—*Physiol. plant.*, 1973, vol. 28, N 3, p. 516—522.

765. *Rich L. A., Coggins C. W., Carmann F. E.* Navel orange water sport protection by gibberellin.—*J. Econ. Entomol.*, 1966, vol. 59, N 3, p. 615, 1618.

766. *Ricicova A., Podojil M., Musilek V., Sevčik V.* Laboratory fermentation of gibberellic acid.—*Folia microbiol.*, 1960, vol. 5, p. 181, 191.

767. *Rogler C. E., Dahms M. E.* Gibberellic acid-induced phase change in *Hedera helix* as studied by deoxyribonucleic acid-ribonucleic acid hybridization.—*Plant Physiol.*, 1974, vol. 54, N 1, p. 88—94.

768. Rogler C. E., Hackett W. P. Control of the mature to juvenile phase change in *Hedera helix* by gibberellic acid and abscisic acid.—*Plant Physiol.*, 1972, vol. 49, N 1, suppl., p. 61.

769. Rogler C. E., Hackett W. P. Phase change in *Hedera helix*; induction of the mature to juvenile phase change by gibberellin A<sub>3</sub>.—*Physiol. plant.*, 1975, vol. 34, N 2, p. 141—147.

770. Rose R. J. Differential effects of cycloheximide on the short term gibberellin and auxin growth kinetics of gamma-coleoptiles.—*Plant Sci. Lett.*, 1974, vol. 2, N 4, p. 233—237.

771. Rose J. D., Bradbeer J. W. Studies in seed dormancy. V. The content of endogenous gibberellins in seeds of *Corylus avellana* L.—*Planta*, 1971, vol. 100, N 4, p. 288—302.

772. Ross S. D., Greenwood M. S. Promotion of flowering in the Pinaceae by gibberellins. II. Grafts of mature and immature *Pinus taeda*.—*Physiol. plant.*, 1979, vol. 45, N 2, p. 207—210.

773. Ross S. D., Pharis R. P. Promotion of flowering in Pinaceae by gibberellins. I. Sexually mature, non-flowering grafts of Douglas Fir.—*Physiol. plant.*, 1976, vol. 36, N 2, p. 182—186.

774. Rowe Y. W. The common and systematic nomenclature of cyclic diterpenes.—In: Proposal IUPAC Commit. Org. Nomen. 3rd rev. Oct. 1968: US Forest Products Lab. Madison, Wis.

775. Roychoudhury R., Daffa A., Sen S. P. The mechanism of action of plant growth substances: The role of nuclear RNA in growth substances action.—*Biochim. et biophys. acta*, 1965, vol. 107, N 2, p. 346—351.

776. Roychoudhury R., Sen S. P. Hormonal regulation of nucleic acid metabolism and its significance in the mechanism of growth substance action.—*Buol. Bot. Soc. Beng.*, 1964, vol. 18, p. 191—198.

777. Ruddat M., Chang I. Cell elongation in corn coleoptiles. II. Sequence of gibberellin and auxin action.—*Plant Physiol.*, 1974, vol. 53, N 6, suppl., p. 54.

778. Rudich J., Halevy A. H., Kedar N. The level of phytohormones in monoecious and gynoeceous cucumbers as affected by photoperiod and ethephon.—*Plant Physiol.*, 1972, vol. 50, p. 585—590.

779. Russel S. Extraction, purification and chemistry of gibberellins.—In: *Gibberellins and plant growth*. New Delhi, 1975, p. 1—33.

780. Sachs R. M. Stem elongation.—*Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1965, vol. 16, p. 73—96.

781. Sarath G., Mohan Ram H. Y. Comparative effect of silver ion and gibberellic acid on the induction of male flowers on female *Cannabis* plants.—*Experientia*, 1979, vol. 35, N 3, p. 333—334.

782. Sarma C. M., Chacrabarthy P. Effect of gibberellic acid and thiourea singly and in combination, on the germination of lettuce seeds.—*Ind. J. Agr. Sci.*, 1977, vol. 47, N 1, p. 18—21.

783. Sauchez-Marroguin A. Microbiological production of gibberellic acid in glucose media.—*Appl. Microbiol.*, 1963, vol. 11, N 6, p. 523.

784. Saunders P. Phytohormones and bud dormancy.—In: *Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise*. Amsterdam etc.: Biomed. press, 1978, vol. 11, p. 423—446.

785. Sawhney V. K. Abnormalities in pepper (*Capsicum annuum*) flowers induced by gibberellic acid.—*Canad. J. Bot.*, 1981, vol. 59, N 1, p. 8—16.

786. Sawney S., Sawney N. Floral induction by gibberellic acid in *Zinnia elegans* Jacq. under non-inductive long day.—*Planta*, 1976, vol. 131, N 2, p. 207—208.

787. Sawney S., Sawney N., Nanda K. K. Studies on the transmission of floral effects of photoperiod and gibberellin from one branch to the other in *Impatiens balsamina*.—*Biol. plant.*, 1978, vol. 20, N 5, p. 344.

788. *Scaramella P. P., Ricci A., Maccaroni A. R.* L'azione dell' acido gibberellinico sulla produzione di betacianine e betaxantine in tessuti di Centrospermae allevati in vitro.—Gazz. bot. ital., 1977, vol. 111, N 4/5, p. 299—300.

789. *Schechter I., West C. A.* Biosynthesis of gibberellins. IV. Biosynthesis of cyclic diterpenes from trans-geranyl-geranyl pyrophosphate.—J. Biol. Chem., 1969, vol. 244, N 12, p. 3200—3209.

790. *Schiner T. L.* The morphological, anatomical and cytological effects of gibberellins.—In: Gibberellins and plant growth. New Delhi: Harvana Agr. Univ. Hissar, 1975, p. 203—224.

791. *Schirach-Szmiciel L. V.* Alterations in endogenous levels of gibberellin-like substances during germination of *Phaseolus vulgaris* seeds.—Physiol. plant., 1979, vol. 46, N 1, p. 54—57.

792. *Schneider G., Schliemann W.* Untersuchungen zur enzymatischen Hydrolyse von Gibberellin-O-glucosiden. II. Hydrolysegeschwindigkeiten von Gibberellin-2-O und Gibberellin-3-O-glucosiden.—Biochem. und Physiol. Pflanz., 1979, Bd. 174, N 9, S. 746—751.

793. *Schwabe M. M.* Growth regulators and the control of development in fruit trees.—In: Brit. Crop Protection Council. Monograph N 21. Nottingham, 1978, p. 143—152.

794. *Scott A. J., McCarpa F., Comer F.* et al. Stereochemistry of diterpenoids.—Tetrahedron, 1964, vol. 20, N 5, p. 1339—1358.

795. *Sebánek J., Kopecký F., Slabý K.* Content of endogenous gibberellins in pea roots in relation to their polarity.—Biochem. und Physiol. Pflanz., 1978, Bd. 173, N 5, S. 448—450.

796. *Seitz U. von, Heinzmann U.* Einfluss der Gibberellinsäure A<sub>3</sub> auf die Autocyanthese der Kallusculturen von *Daucus carota*.—Planta med., 1975, suppl., p. 66—69.

797. *Sembdner G.* Conjugates of plant hormones.—In: Biochemistry and chemistry of plant growth regulators. Halle (Saale), GDR, 1974, p. 283—302.

798. *Sembdner G., Adam G., Lischewski M.* et al. Biological activity and metabolism of conjugated gibberellins.—In: Plant growth substances: Proc. 8th Intern. Conf. Plant Growth Subst., 1973. Tokyo, 1974, p. 349—355.

799. *Sembdner G., Borgmann E., Schneider G.* et al. Biological activity on some conjugated gibberellins.—Planta, 1976, vol. 132, N 3, p. 249—257.

800. *Sembdner G., Gross D., Liebisch H. W., Schneider G.* Biosynthesis and metabolism of plant hormones.—In: Encyclopedia of plant physiology. B. etc.: Springer-Verl., 1980, vol. 9, p. 281—444.

801. *Sembdner G., Kose Ch.* Lichtwirkungen auf Gibberellinstoffwechsel und -wirkungsweise.—Wiss. Ztschr. E.-M.-Arndt-Univ. Greifswald. Math.-naturwiss. R., 1980, Bd. 29, N 1/2, S. 7—12.

802. *Sembdner G., Weiland J., Aurich K.* Gibberellin glucoside in higher plants: Isolation, metabolism and biological activity.—Zesz. nauk. uni. M. Kopenika, Biol. XIII, Torun, 1970, z. 23, s. 191—195.

803. *Sembdner G., Weiland J., Aurich K., Schreiber K.* Isolation, structure and metabolism of a gibberellin glucoside.—In: Plant growth regulators: SCI Monograph. N 31. L.: Soc. Chem. Industry, 1968, p. 70—80.

804. *Senf L., Liebisch H. W., Schütte H. R., Blume R.* Mathematische Modellierung des durch Gibberellin induzierten Wachstums von *Pisum sativum* L.—Biochem. und Physiol. Pflanz., 1975, Bd. 167, N 6, S. 521.

805. *Senf L., Liebisch H. W., Schütte H. R., Blume R.* Zur Kinetik des gibberellinstimulierten Wachstums von Zwergerbse.—Biophys. Anal. pflanz. Syst. Jena, 1977, S. 216—223.

806. *Shilfriss O.* Gibberellin as sex regulator in *Ricinus communis*.—*Science*, 1960, vol. 133, N 3470, p. 2061—2062.
807. *Shindy W. W., Smith O. E.* Identification of plant hormones from cotton ovules.—*Plant Physiol.*, 1975, vol. 55, N 3, p. 550—554.
808. *Silk W. K., Jones R. L.* Growth and gibberellin A<sub>1</sub> metabolism in excised lettuce hypocotyls.—*Plant Physiol.*, 1977, vol. 59, N 2, p. 211.
809. *Simmonds J. A., Simpson G. M.* Increased participation of pentose phosphate pathway in response to afterripening and gibberellic acid treatment in caryopses of *Avena fatua*.—*Canad. J. Bot.*, 1971, vol. 49, N 10, p. 1833—1840.
810. *Singh K., Weaver R. J., Johnson J. O.* Effect of applications of gibberellic acid on berry size, shatter, and texture of Thompson Seedless grapes.—*Amer. J. Enol. Vitic.*, 1978, vol. 29, N 4, p. 258—262.
811. *Sitton D., Richmond A., Vaadia V.* On the synthesis of gibberellins in roots.—*Phytochemistry*, 1967, vol. 6, N 8, p. 1101—1105.
812. *Smith R. L.* Seed dormancy in *Panicum maximum* Jacq.—*Trop Agr.*, 1979, vol. 56, N 3, p. 233—239.
813. *Smith D. R., Thorpe T. A.* Root initiation in cuttings of *Pinus radiata* seedlings. II. Growth regulator interactions.—*J. Exp. Bot.*, 1975, vol. 26, N 1, p. 193—202.
814. *Speake R. N.* Gibberellic acid. Pt XIX. The degradation of gibberellic acid in sulfuric acid.—*J. Chem. Soc.*, 1963, N 1, p. 7—15.
815. *Sponcel V. M., Gaskin P., MacMillan J.* The identification of gibberellins in immature seeds of *Vicia faba*, and some chemataxonomic considerations.—*Planta*, 1979, vol. 146, N 1, p. 101—105.
816. *Sponcel V. M., MacMillan J.* Further studies on the metabolism of gibberellins (GA<sub>s</sub>) A<sub>9</sub>, A<sub>20</sub> and A<sub>29</sub> in immature seeds of *Pisum sativum* cv. Progress N. 9.—*Planta*, 1977, vol. 135, p. 129—136.
817. *Sponcel V. M., MacMillan J.* Metabolism of gibberellin A<sub>29</sub> in seeds of *Pisum sativum* cv. Progress N 9; use of [<sup>2</sup>H] and [<sup>3</sup>H]GA<sub>3</sub>, and the identification of a new GA catabolite.—*Planta*, 1978, vol. 144, N 1, p. 1—10.
818. *Sponcel V. M., MacMillan Z.* Metabolism of [<sup>13</sup>C<sub>1</sub>] gibberellin A<sub>29</sub> to [<sup>13</sup>C<sub>1</sub>] gibberellin- catabolite in maturing seeds of *Pisum sativum* cv. Progress N 9.—*Planta*, 1980, vol. 150, N 1, p. 46—52.
819. *Srivastava L. M., Sawney V. K., Taylor I. E. P.* Gibberellic acid-induced cell elongation in lettuce hypocotyls.—*Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1975, vol. 72, N 3, p. 1107—1111.
820. *Stant M. Y.* The effect of gibberellic acid on cell width and the cell wall of some phloem fibres.—*Ann. Bot.*, 1963, vol. 27, N 105, p. 185.
821. *Stevens R., Roberts I. B., William I. H.* Effects of spraying with gibberellic acid on yield and composition.—*Nature*, 1961, vol. 191, N 4786, p. 360—361.
822. *Stewart R. N., Lieberman M., Kunishi A. T.* Effects of ethylene and gibberellic acid on cellular growth and development in apical and subapical regions of etiolated pea seedlings.—*Plant Physiol.*, 1974, vol. 54, N 1, p. 1—15.
823. *Stobart A. K., Kinsman L. T.* The hormonal control of betacyanin synthesis in *Amaranthus caudatus*.—*Phytochemistry*, 1977, vol. 16, N 8, p. 1137—1142.
824. *Stoddart J. L.* Interaction of [H<sup>2</sup>] gibberellin A<sub>1</sub> with a subcellular fraction from lettuce (*Lactuca Sativa* L.) hypocotyls.—*Planta*, 1979, vol. 146, N 3, p. 353—361, 363—368.
825. *Stoddart J. L., Breiden R. W., Nedeau R., Rappaport L.* Selective binding of [<sup>3</sup>H]-gibberellin A<sub>1</sub> by protein fraction from dwarf pea epicotyls.—*Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1974, vol. 71, p. 3255—3259.
826. *Stoddart J. L., Jones R. L.* Gibberellin metabolism in excised let-

tuce hypocotyls: Evidence for the formation of gibberellin A<sub>1</sub> glucosyl conjugates.—*Planta*, 1977, vol. 136, N 2, p. 261—269.

827. *Stoddart J. L., Williams P. D.* Interaction of [<sup>3</sup>H]-gibberellin A<sub>1</sub> with subcellular fraction from lettuce (*Lactuca sativa* L.) hypocotyls.—*Planta*, 1979, vol. 147, N 3, p. 264—268.

828. *Stodola F. H.* Source book on gibberellin. Peoria, Ill.: Agr. Res. Serv. USDA, 1958.

829. *Stodola F. H., Nelson Y. E. N., Spence D. Y.* The separation of gibberellin A and gibberellic acid on buffered partition columns.—*Arch. Biochem. and Biophys.*, 1957, vol. 66, N 2, p. 438—443.

830. *Suge H.* Inhibition of flowering and growth in *Pharbitis nil* by the growth retardant Ancymidol.—*Plant and Cell Physiol.*, 1980, vol. 21, N 7, p. 1187—1192.

831. *Sigiura A., Inaba A.* Studies on the mechanism of gibberellin-induced seedlessness of Delaware grapes. I. Effect of prebloom gibberellin treatment on pollen germination.—*J. Jap. Soc. Hort. Sci.*, 1966, vol. 35, N 3, p. 233—241.

832. *Sumiki Y.* Recent Japanese results on chemistry of gibberellins.—In: *Eigenschaften und wirkungen der Gibberelline. B. etc.*: Spring-Verl., 1962, p. 13—19.

833. *Sundblom N., Nicola J.* On the nature of proteinases secreted by the aleurone layer of barley grain.—*Physiol. plant.*, 1972, vol. 27, p. 281.

834. *Suttle J. C., Zeevaart J. A. D.* Stem growth, flower formation and endogenous gibberellins in a normal and dwarf strain of *Silene armeria*.—*Planta*, 1979, vol. 145, N 2, p. 175—180.

835. *Takahashi N.* Chemistry of gibberellins.—*Jap. Pest. Inform.*, 1970, N 3, p. 19—21.

836. *Takahashi N.* Recent progress in the chemistry of gibberellins.—In: *Plant growth substances: Proc. 8th Intern. Conf. Plant Growth Subst.* Tokyo, 1974, p. 228.

837. *Takahashi N., Kitamura H., Kawarada A. et al.*—*Bull. Agr. Chem. Soc. Jap.*, 1955, vol. 99, p. 267.

838. *Takahashi N., Murofushi N., Yokota T. et al.* Structures of new gibberellins in immature seeds of *Canavalia gladiata*.—*Tetrahedron Lett.*, 1967, N 48, p. 4861—4865.

839. *Takahashi N., Murofushi N., Yokota T., Tamura S.* Gibberellin in immature seeds of *Pharbitis nil*.—*Tetrahedron Lett.*, 1967, N 12, p. 1065—1068.

840. *Takahashi N., Seta Y., Kitamura H., Sumiky Y.* Biochemical studies on «Bakane» fungus. Pt 42. A new gibberellin, gibberellin A<sub>4</sub>.—*Bull. Agr. Chem. Soc. Jap.*, 1957, vol. 21, N 6, p. 396—398.

841. *Takahashi N., Seta Y., Kitamura H., Sumiki Y.* Biochemical studies on «Bakane» fungus. Pt 48. A new gibberellin, gibberellin A<sub>4</sub>.—*Bull. Agr. Chem. Soc. Jap.*, 1959, vol. 23, p. 405—407.

842. *Takahashi N., Yokota T., Murofushi N., Tamura S.* Structures of gibberellins A<sub>26</sub> and A<sub>27</sub> in immature seeds of *Pharbitis nil*.—*Tetrahedron Lett.*, 1969, N 25, p. 2077—2080.

843. *Tamura S., Takahashi N., Murofushi N. et al.* Isolation and structure of a novel gibberellin in Bamboo shoots (*Phyllostachys Edulis*).—*Tetrahedron Lett.*, 1966, N 22, p. 2465—2472.

844. *Tamura S., Takahashi N., Murofushi N., Kato Z.* Growth promoting activities of Bamboo gibberellin.—*Plant. and Cell Physiol.*, 1966, vol. 7, N 4, p. 677—681.

845. *Tamura S., Takahashi N., Murofushi N. et al.* Isolation of two new gibberellins from immature seeds by *Canavalia*.—*Planta*, 1967, vol. 75, N 3, p. 279—282.



846. *Taylorson R. B.* Responsiveness of intact and scarified seeds of *Barbarea vulgaris* to gibberellic acid and changes in phytochrome.— *Physiol. plant.*, 1976, vol. 38, N 3, p. 195—200.

847. *Thomas B., Tull S. E., Warner T. J.* Light depended gibberellin responses in hypocotyls of *Lactuca sativa* L.— *Plant Sci. Lett.*, 1980, vol. 19, N 4, p. 355—362.

848. *Thomas T. H., Khan A. A., O'Toole D. F.* The location of cytokinins and gibberellins in wheat seeds.— *Physiol. plant.*, 1978, vol. 42, N 1, p. 61—66.

849. *Thomas T. H., Palevitch D., Biddington N. L., Austin R. B.* Growth regulators and the phytochrome-mediated dormancy of celery seeds.— *Physiol. plant.*, 1975, vol. 35, p. 101—106.

850. *Thompson D. P., Smalley A. W., Broderick E. E.* Fungal metabolite from members of the genus *Rhizopus*.— *Appl. Environ. Microbiol.*, 1981, vol. 41, N 5, p. 1271—1273.

851. *Tien T. M., Gaskins M. H., Hubbell D. H.* Plant growth substances produced by *Azospirillum brasilense* and their effect on the growth of Pearl millet (*Pennisetum americanum* L.).— *Appl. Environ. Microbiol.*, 1979, vol. 37, N 5, p. 1016—1024.

852. *Tolla G. E., Peterson C.* Comparison of gibberallin  $A_4/A_7$  and silver nitrate for induction of staminate flowers in agynoeocious cucumber line.— *Hort. Sci.*, 1979, vol. 14, N 4, p. 542—544.

853. *Tompsett P. B.* Effects of environmental and growth regulator treatment on the flowering of mature sitka spruce.— In: *Brit. crop protection council. Monograph N 21.* Nottingham, 1978, p. 75—81.

854. *Tompsett P. B., Fletcher A. M.* Promotion of flowering on mature *Picea sitchensis* by gibberellin and environmental treatments: The influence of timing and hormonal concentration.— *Physiol. plant.*, 1979, vol. 45, N 1, p. 112—116.

855. *Torrey J. G.* Root hormones and plant growth.— *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1976, vol. 24, p. 435—459.

856. *Trewavas A. J.* Plant growth substances.— In: *Molecular aspects of gene expression in plants. L. etc.*: Acad. press, 1976, p. 249—298.

857. *Turner J. N.* Les possibilites d'emploi de l'acides gibberellique sur les raisins a pepins.— *Arboricult. fruitiere*, 1967, vol. 14, N 157, p. 49—51.

858. *Vancura V.* Detection of gibberellic acid in *Azotobacter* cultures.— *Nature*, 1961, vol. 192, N 4797, p. 88—89.

859. *Van Onckelen H. A., Caubergs R., De Greef J. A.* Effect of light treatment and endogenous growth on  $\alpha$ - and  $\beta$ -amylase activities in cotyledons of *Phaseolus vulgaris* L.— *Plant and Cell Physiol.*, 1977, vol. 18, N 5, p. 1029—1040.

860. *Vardjan M.* Synergism between gibberellic and ascorbic acids or thiamine during the germination of *Gentiana lutea* subsp. *symphyandre* Murb.— *Biol. vestn.*, 1977, sv. 25, N 1, s. 19—25.

861. *Varga M.* The use of gibberellins on pears and apples.— *Meded. Fac. landbouwwetensch. Rijksuniv. Gent*, 1968, vol. 33, N 3, p. 1321.

862. *Varga M., Humphries E. C.* Root formation on petioles of detached primary leaves of dwarf bean (*Phaseolus vulgaris*) pretreated with gibberellic acid, dibenzoic acid, and cytokinins.— *Ann. Bot.*, 1974, vol. 38, N 37, p. 803—807.

863. *Varma S. K.* Role of gibberellic acid in the phenomena of abscission in flower buds and bolls of cotton (*Gossypium hirsutum* L.).— *Ind. J. Plant Physiol.*, 1976, vol. 19, N 1, p. 40—46.

864. *Varner J. E.* Hormonal control of enzyme production in barley endosperm.— *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1967, vol. 144, N 1, p. 219—222.

865. Varnér J. E. Gibberellin control of secretory tissues.— In: The chemistry and biochemistry of plant hormones. N. Y.; L.: Acad. press, 1974, p. 125—130.

866. Varner J. F., Chandra G. Hormonal control of enzyme synthesis on barley endosperm.— Proc. Nat. Acad. Sci. US, 1964, vol. 52, N 1, p. 100—106.

867. Vidaver W., Hsiao A. I.-h. Actions of gibberellic acid and phytochrome on the germination of Grand Rapids lettuce seeds.— Plant Physiol., 1974, vol. 53, N 2, p. 266—268.

868. Vigil E. L., Ruddat M. Effect of gibberellic acid and actinomycin D on the formation and distribution of rough endoplasmic reticulum in barley aleurone cells.— Plant Physiol., 1973, vol. 51, N 3, p. 549—558.

869. Vince-Prue D. Photoperiodism in plant. L.: McGraw-Hill, 1975. 444 p.

870. Vining L. C., McInnes A. G., Smith D. Y., Arsenault G. P. Biosynthesis of gibberellins in *Gibberella fujikuroi*: Gibberellin A<sub>16</sub>.— Canad. J. Biochem., 1973, vol. 53, N 1, p. 1470—1474.

871. Vining L. C., Pitel D. W., Arsenault G. P. Biosynthesis of gibberellins in *Gibberella fujikuroi*: The sequence after gibberellins A<sub>4</sub>.— Canad. J. Biochem., 1971, vol. 49, N 3, p. 194—200.

872. Wagenbreth D. et al. Wirkungen und Einsatzmöglichkeiten von Wachstumsregulatoren in der Pflanzenproduktion.— Fortschrittsber. Landwirt. und Nahrungsgüterwirt., 1981, Bd. 19, N 5, S. 1—48.

873. Wagner G. J., Siegelman H. W. Large scale isolation of intact vacuoles and isolation of chloroplasts from protoplasts of mature plant tissues.— Science, 1975, vol. 190, N 4211, p. 1298—1299.

874. Wamol R. L., Durely R. C., Pharis R. P. Metabolism of gibberellin A<sub>4</sub> by vegetative shoots of Douglas fir at 3 stages of ontogeny.— Physiol. plant., 1975, vol. 35, N 4, p. 273—278.

875. Wareing P. E., Phillips J. D. J. The control of growth and differentiation in plants.— Pergamon press, 1970. 303 p.

876. Warner H. L., Leopold A. C. Timing of growth regulators responses in peas.— Biochem. and Biophys. Res. Commun., 1971, vol. 44, N 4, p. 989—994.

877. Wcisłinska B. The role of gibberellic acid (GA<sub>3</sub>) in the removal of dormancy in *Fraxinus excelsior* L. seeds.— Biol. plant., 1977, vol. 19, N 5, p. 370—376.

878. Weaver R. J. Gibberellins on grapes.— Blue Anchor, 1957, vol. 34, N 4, p. 10—11.

879. Weaver R. J., McCune S. B. Response of Thompson seedless grapes to 4-chlorophenoxyacetic acid and benzothiazol-2-oxyacetic acid.— Hilgardia, 1957, vol. 27, N 6, p. 189—200.

880. Weaver R. J., McCune S. B. Response of certain varieties of *Vitis vinifera* to gibberellia.— Hilgardia, 1959, vol. 28, N 13, p. 297—350.

881. Weaver R. J., Pool R. M. Bloom spraying with gibberellin loosens clusters of Thompson seedless grapes.— Cal. Agr., 1965, vol. 19, N 11, p. 14—16.

882. Webster J. H., Wilkins M. B. Lateral movement of radioactivity from (<sup>14</sup>C) gibberellic acid (GA<sub>3</sub>) in roots and coleoptiles of *Zea mays* L. seedlings during geotropic stimulation.— Planta, 1974, vol. 121, N 3, p. 303—308.

883. Weiler E. W., Wiczorek U. Determination of femtomol quantities of gibberellic acid by radioimmunoassay.— Planta, 1981, vol. 252, N 2, p. 159—167.

884. Weiler E. W., Ziegler H. Determination of phytohormones in phloem exudate from free species by radioimmunoassay.— Planta, 1981, vol. 152, N 2, p. 168—170.

885. West C. A., Phinney B. O. Properties of gibberellin-like factors from extracts of higher plants.— *Plant Physiol.*, 1956, N 31, suppl., p. XX.

886. Whyte P., Luckwill L. C. Sensitive bioassay for gibberellins based on retardation of leaf senescence in *Rumex obtusifolius*.— *Nature*, 1966, vol. 210, N 5043, p. 1360.

887. Wilkins M. B. Geotropic response mechanisms in roots and shoots.— In: *Plant growth regulation: Proc. 9th Intern. Conf. Plant Growth Subst. Lausanne, 1976. B. etc.*: Springer-Verl., 1977, p. 199—207.

888. Wills R. B. H. Metabolism of added gibberellic acid in *Malus pumila* in relation to cool storage breakdown.— *Phytochemistry*, 1973, vol. 12, N 11, p. 2607—2608.

889. Winston R. D., Gorham P. R. Roles of endogenous and exogenous growth regulators in dormancy of *Utricularia vulgaris*.— *Canad. J. Bot.*, 1979, vol. 57, N 24, p. 2750—2759.

890. Wittwer S. H. Chemical regulation in Horticulture.— *Hort. Sci.*, 1968, vol. 3, N 3, p. 163—167.

891. Wittwer S. H. Phytohormones and chemical regulators in agriculture.— In: *Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise*. Amsterdam etc.: Biomed. press, 1978, vol. 11, p. 599—615.

892. Wittwer S. H., Bucovac M. J., Sell H. M., Weller L. E. Some effects of gibberellin on flowering and fruit setting.— *Plant. Physiol.*, 1957, vol. 32, N 1, p. 39—41.

893. Wrigley A., Lord J. M. The effects of gibberellic acid on organelle biogenesis in the endosperm of germinating castor bean seeds.— *J. Exp. Bot.*, 1977, vol. 28, N 103, p. 345—353.

894. Wulfson N. S., Zaretskii V. I., Papernaja I. B. et al. Mass spectrometry of gibberellins.— *Tetrahedron Lett.*, 1965, N 47, p. 4209—4216.

895. Wylie A., Ryngo K. Diffusible and extractable growth regulators in normal and dwarf shoot apices of peach, *Prunus persica* Batsch.— *Plant Physiol.*, 1971, vol. 48, N 1, p. 91—93.

896. Yamaguchi I., Kobayashi M., Takahashi N. Isolation and characterization of glucosyl esters of gibberellin A<sub>5</sub> and A<sub>44</sub> from immature seed of *Pharbitis purpurea*.— *Agr. and Biol. Chem.*, 1980, vol. 44, N 8, p. 1975.

897. Yamaguchi J., Yokota T., Murofushi N. et al. Isolation and structure of new gibberellin from immature seeds of *Prunus persica*.— *Agr. and Biol. Chem.*, 1970, vol. 34, N 9, p. 1439—1441.

898. Yamaguchi I., Yokota T., Murofushi N., Takahashi N. Structure elucidation of gibberellin A<sub>32</sub> and its acetanide.— *Agr. and Biol. Chem.*, 1975, vol. 39, N 12, p. 2405—2410.

899. Yamaguchi Y., Yokota T., Yoshida Sh., Takahashi N. High pressure liquid chromatography of conjugated gibberellins.— *Phytochemistry*, 1979, vol. 18, N 10, p. 1699—1702.

900. Yamane H., Murofushi N., Osada H., Takahashi N. Metabolism of gibberellins in early immature bean seeds.— *Phytochemistry*, 1977, vol. 16, N 7, p. 831—835.

901. Yamane H., Murofushi N., Takahashi N. Metabolism of gibberellins in maturing and germinating bean seeds.— *Phytochemistry*, 1975, vol. 14, N 5/6, p. 1195—1200.

902. Yamane H., Takahashi N., Takeno K., Furuya M. Identification of gibberellin A<sub>9</sub> methyl ester as a natural substance controlling differentiation of reproductive organs in *Lygodium japonicum*.— *Plant Physiol.*, 1979, vol. 63, N 5, suppl., p. 81.

903. Yamane H., Takahashi N., Takeno K., Furuya M. Identification of gibberellin A<sub>9</sub> methyl ester as a natural substance regulating formation of reproductive organs in *Lygodium japonicum*.— *Planta*, 1979, vol. 147, N 3, p. 251—256.

904. Yamane H., Yamaguchi I., Murofushi N., Takahashi N. Isolation and structure of gibberellin A<sub>35</sub> and its glucoside from immature seeds of *Cytisus scoparius*.—Agr. and Biol. Chem., 1971, vol. 35, N 7, p. 1144.

905. Yamane H., Yamaguchi I., Murofushi N., Takahashi N. Isolation and structure of gibberellin A<sub>35</sub> and its glucoside from immature seed of *Cytisus scoparius*.—Agr. and Biol. Chem. 1974, vol. 38, N 3, p. 649.

906. Yamane H., Yamaguchi I., Yokota T. et al. Biological activities of new gibberellins A<sub>30</sub>—A<sub>35</sub> and A<sub>35</sub> glucoside.—Phytochemistry, 1973, vol. 12, N 2, p. 255—261.

907. Yokota T., Hiraga K., Yamane H. Mass spectrometry of trimethylsilyl derivatives of gibberellin glucosides and glucosyl esters.—Phytochemistry, 1975, vol. 14, N 7, p. 1569—1574.

908. Yokota T., Kobayashi S., Yamane H., Takahashi N. Isolation of a novel gibberellin glucoside, 3-O-β-D-glucopyranosylgibberellin A<sub>1</sub> from *Dolichos lablab* seed.—Agr. and Biol. Chem., 1978, vol. 42, p. 1811.

909. Yokota T., Murofushi N., Takahashi N. Structure of new gibberellin glucoside in immature seeds of *Pharbitis nil*.—Tetrahedron Lett., 1970, N 18, p. 1489—1491.

910. Yokota T., Murofushi N., Takahashi N., Tamura S. Gibberellins in immature seeds of *Pharbitis nil*. Pt II. Isolation and structures of novel gibberellins, gibberellins A<sub>25</sub> and A<sub>27</sub>.—Agr. and Biol. Chem., 1971, vol. 35, N 4, p. 573—582.

911. Yokota T., Murofushi N., Takahashi N., Tamura S. Gibberellins in immature seeds of *Pharbitis nil*. Pt III. Isolation and structures of gibberellin glucosides.—Agr. and Biol. Chem., 1971, vol. 35, N 4, p. 583—595.

912. Yokota T., Takahashi N. Gibberellin A<sub>59</sub>: A new gibberellin from *Canavalia gladiata*.—Agr. and Biol. Chem., 1981, vol. 45, N 5, p. 1251.

913. Yokota T., Takahashi N., Murofushi N., Tamura S. Isolation of gibberellin A<sub>26</sub> and A<sub>27</sub> and their glucosides from immature seeds of *Pharbitis nil*.—Planta, 1969, vol. 87, N 1/2, p. 180—184.

914. Yomo H., Iinuma H. Production of gibberellin-like substance in the embryo of barley during germination.—Planta, 1966, vol. 71, N 2, p. 113—118.

915. Yong E., Edgerton L. Z. Effects of ethephon and gibberellic acid on thinning peaches.—Hort. Sci., 1979, vol. 14, N 6, Sec. 1, p. 713.

916. Zanno R. P., Endo M., Nakanishik K. et al. Structural diversity of fern anteridiogenes.—Naturwissenschaften, 1972, Bd. 59, N 11, S. 512.

917. Zărnescu A., Nita L. Actiunea produsilor de metabolism al microorganismelor asupra plantelor Superioare.—An. Inst. cerc. cereale agr. Ser. B, 1964, vol. 32, p. 443—445.

918. Zeevaart J. A. D. The leaf as the site of gibberellin action in flower formation in *Bryophyllum daigremontianum*.—Planta, 1969, vol. 84, N 4, p. 339—347.

919. Zeevaart J. A. D. Physiology of flower formation.—Annu. Rev. Plant Physiol., 1976, vol. 27, p. 321—328.

920. Zeevaart J. A. D. Phytohormones and flower formation.—In: Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise. Amsterdam etc.: Biomed. press, 1978, vol. 11, p. 291—328.

921. Zeigler R. S., Powell L. E., Thurston H. D. Gibberellin A<sub>4</sub> production by *Sphaceloma manihoticola*, causal agent of cassava superelonation disease.—Phytopathology, 1980, vol. 70, N 7, p. 589—593.

922. Zwar J. A., Jacobsen J., V. A correlation between a ribonucleic acid fraction selectively labelled in the presence of gibberellic acid and amylase synthesis in barley aleurone layers.—Plant Physiol., 1972, vol. 49, N 6, p. 1000—1006.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>ПРЕДИСЛОВИЕ</b> . . . . .	<b>3</b>
<b>ВВЕДЕНИЕ</b> . . . . .	<b>5</b>
Глава первая	
<b>ХИМИЯ, ИДЕНТИФИКАЦИЯ И МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ГИББЕРЕЛЛИНОВ</b> . . . . .	<b>10</b>
Химия гиббереллинов . . . . .	10
Идентификация . . . . .	27
Методы определения . . . . .	29
Глава вторая	
<b>ЭНДОГЕННЫЕ ГИББЕРЕЛЛИНЫ РАСТЕНИЙ</b> . . . . .	<b>34</b>
Общая характеристика . . . . .	34
Выделение, очистка и идентификация эндогенных гиббереллинов . . . . .	42
Место синтеза и транспорт в растениях . . . . .	50
Изменения комплекса эндогенных гиббереллинов и их метаболизм в растениях . . . . .	55
Глава третья	
<b>ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ГИББЕРЕЛЛИНОВ</b> . . . . .	<b>68</b>
Влияние гиббереллина на ростовые процессы . . . . .	68
Влияние гиббереллина на цветение . . . . .	81
Гиббереллины и плодоношение . . . . .	91
Гиббереллины и состояние покоя . . . . .	98
Влияние гиббереллина на реакции метаболизма . . . . .	105
Менее известные эффекты гиббереллина. Действие на другие организмы . . . . .	120
Глава четвертая	
<b>МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ, ЗАВИСИМОСТЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ОТ СТРОЕНИЯ МОЛЕКУЛЫ</b> . . . . .	<b>127</b>
Механизм действия . . . . .	127
Физиологическая активность и строение молекулы . . . . .	132
Глава пятая	
<b>МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЙ СИНТЕЗ ГИББЕРЕЛЛИНОВ</b> . . . . .	<b>136</b>
Глава шестая	
<b>ПРАКТИЧЕСКОЕ ПРИМЕНЕНИЕ ГИББЕРЕЛЛИНА</b> . . . . .	<b>142</b>
Применение гиббереллина в виноградарстве . . . . .	143
Картофелеводство . . . . .	148
Производство солода . . . . .	149
Выращивание цитрусовых . . . . .	151
Конопля . . . . .	151
Другие культуры . . . . .	151
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> . . . . .	<b>155</b>
<b>ЛИТЕРАТУРА</b> . . . . .	<b>159</b>