

НЕОБЫЧНЫЙ МИР ГОРМОНОПОДОБНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В РАСТЕНИЯХ: МЕТАБОЛИЗМ ЗА ПРЕДЕЛАМИ ЭНДОКРИННОЙ СИСТЕМЫ.

Шерманов Бекназар Ортикович

Ассистент кафедры медицинский биологии Университета Алфраганус

Email: Beknazarshermanov@mail.com

Аннотация. Гормоны растений - это класс органических веществ, которые синтезируются в процессе метаболизма растений. Они оказывают очевидное физиологическое воздействие на рост растений при очень низких концентрациях. В целом, гормоны растений в основном делятся на 5 категорий: ауксины, цитокинины, этилен, гиббереллины (ГА) и абсцизовая кислота (АБК). С углублением исследований были найдены и идентифицированы некоторые новые гормоны растений, такие как брассиностероид и салицилаты. Продукты растительных гормонов в основном получают путем экстракции растений, химического синтеза, а также микробной ферментации. Однако крайне низкий выход в растениях и относительно сложная химическая структура ограничивают развитие двух первых подходов. Поэтому больше внимания уделяется микробному ферментативному производству. В этом комментарии обсуждаются разработки и технологические достижения двух важных растительных гормонов (ГА и АБА). Сначала представлены открытие, штаммы-продуценты, технологии ферментации и механизмы их накопления. Кроме того, обсуждаются успехи в массовом промышленном производстве. Наконец, в свете текущего прогресса, проблем и тенденций в этой области предлагаются рекомендации для будущих исследований в области производства ГА и АБА. Учитывая широкое использование растительных гормонов в сельском хозяйстве, мы считаем, что микробное производство растительных гормонов ждет блестящее будущее.

Ключевые слова: абсцизовая кислота, ферментация, нитевидные грибы, гиббереллины, гормоны растений, вторичные метаболиты.

THE STRANGE WORLD OF HORMONE-LIKE COMPOUNDS IN PLANTS: METABOLISM BEYOND THE ENDOCRINE SYSTEM.

Shermanov Beknazar Ortikovich

Assistant Professor of the Department of Medical Biology, Alfraganus University

Email: Beknazarshermanov@mail.com

Annotation. Plant hormones are a class of organic substances that are synthesized during plant metabolism. They have obvious physiological effects on plant growth at very low concentrations. In general, plant hormones are mainly divided into 5 categories: auxins, cytokinins, ethylene, gibberellins (GA) and abscisic acid (ABA). With increasing research, some new plant hormones, such as brassinosteroid and salicylates, have been found and identified. Plant hormone products are mainly obtained through plant extraction, chemical synthesis, as well as microbial fermentation. However, the extremely low yield in plants and the relatively complex chemical structure limit the development of the first two approaches. Therefore, more attention is paid to microbial enzymatic production. This commentary discusses the development and technological advances of two important plant hormones (GA and ABA). First, the discovery, producing strains, fermentation technologies and mechanisms of their accumulation are presented. In addition, advances in mass industrial production are discussed. Finally, in light of current progress, challenges, and trends in this field, recommendations for future research in the field of GA and AAA production are proposed. Given the widespread use of plant hormones in agriculture, we believe that microbial production of plant hormones has a bright future.

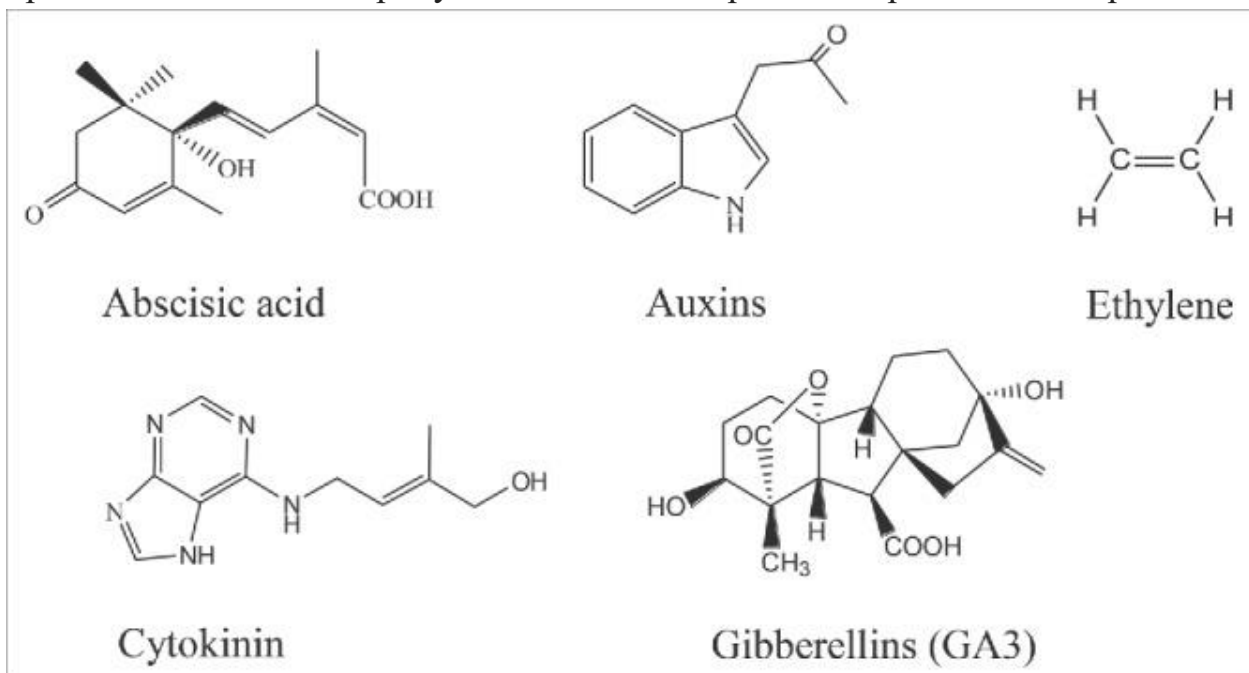
Key words: abscisic acid, fermentation, filamentous fungi, gibberellins, plant hormones, secondary metabolites

Введение

Термин "гормон" был впервые предложен физиологами животных Бейлиссом и Старлингом в 1904 году.¹ В то время классическое определение гормона представляло собой химический посыльный, который покидает одну область тела по кровотоку и, прибывая в другую часть тела, вызывает там изменение поведения.² Несколько лет спустя, в 1910 году, Фиттинг официально ввел слово "гормон" в область физиологии растений. В 1948 году в результате долгих дискуссий Тиманн ввел термин "гормоны растений" или "фитогормоны", обозначив им микроорганические вещества, которые синтезируются в определенных частях растения и могут переноситься в другие части для реализации особой физиологической функции.³ С дальнейшими исследованиями было идентифицировано все больше и больше растительных гормонов, что значительно обогатило наше понимание биосинтеза, метаболизма, транспорта и передачи сигнала, а также внесло важный вклад в химический контроль сельскохозяйственных культур.⁴⁻⁶ В то же время, в условиях быстрого развития общества и увеличения численности населения, растительные гормоны играют незаменимую роль в сельском хозяйстве, например, способствуют созреванию плодов и опаданию листьев, ускоряют прорастание семян и бутонизацию,

противостоят сельскохозяйственным стихийным бедствиям, повышают урожайность и т.д.⁷⁻¹⁰

Растительные гормоны встречаются не только у высших растений, но и у водорослей, а также у растительно-ассоциированных бактерий и грибов.¹¹⁻¹³ Однако в этом случае растительные гормоны не являются эссенциальными малыми молекулами, необходимыми для роста и размножения микроорганизмов. Поэтому их относят к вторичным метаболитам.¹⁴ Молекулярные структуры распространенных растительных гормонов показаны на [рис. 1](#). На начальном этапе растительные гормоны получают в основном путем экстракции растений. Недопустимо то, что концентрация гормонов в растениях крайне низка. Например, из 200 кг хлопкового колоса можно извлечь всего 9 мг абсцизовой кислоты (АВА), которая необходима для роста растений, что приводит к огромным потерям ресурсов.¹⁵ В связи с такой ситуацией постепенно начинают использовать химический синтез. Тем не менее, из-за относительно сложной химической структуры растительных гормонов, химический синтез страдает от ряда проблем, таких как сложная операция, высокая стоимость, низкая чистота и т.д.¹⁶ По сравнению с двумя предыдущими методами, микробное производство растительных гормонов преодолевает вышеуказанные недостатки. Конечные продукты, полученные этим методом, не только обладают более высокой биологической активностью и чистотой, но и имеют гораздо более низкую стоимость. Поэтому микробное ферментативное производство этих продуктов имеет широкие перспективы применения.



[Рисунок 1.](#)

Молекулярные структуры различных растительных гормонов.

Накопление гиббереллинов и абсцизовой кислоты в качестве вторичных метаболитов в нитчатых грибах

Гиббереллины (ГА) - это семейство тетрациклических дитерпеновых соединений, способных стимулировать рост и регулировать различные процессы развития растений на протяжении всего жизненного цикла, такие как прорастание семян, удлинение стебля, половое развитие и формирование плодов.¹⁷ Впервые ГА были открыты в 1926 году, когда Куросава заметил, что химическое вещество, синтезируемое в *Gibberellafujikuroi*, может способствовать заболеванию растений риса.¹⁸ В 1934 году Ябута и др. выделили и идентифицировали 2 активных вещества из фильтрата культуральной среды, а затем назвали их "гиббереллинами А и В".¹⁹ В 1955 году Такахаши и др. удалось разделить ГАс А на 3 компонента - ГА1, ГА2 и ГА3.²⁰ С тех пор постоянно открывались новые компоненты GAs. К настоящему времени в растениях и микроорганизмах идентифицировано более 136 различных ГА, но лишь некоторые из них являются биологически активными, включая GA1, GA3, GA4 и GA7.²¹ Хотя ГА широко распространены в растениях, водорослях, грибах и бактериях, в настоящее время в качестве штамма для промышленного производства в основном используется нитчатый гриб *G. fujikuroi* благодаря его относительно высоким титрам. Титры ГА в нитчатых грибах представлены в [таблице 1](#). Для того чтобы еще больше увеличить титр ГА, большое количество работ было посвящено мутагенезу и скринингу *G. fujikuroi*. Например, Лале и др. получили мутантные штаммы с меньшей длиной мицелия, что значительно повысило уровень растворенного кислорода в процессе ферментации, выход GA3 был почти в 2 раза выше, чем у исходного штамма.²² Кроме того, новые методы ферментации, такие как иммобилизация клеток и экстрактивная ферментация, также были успешно применены для микробного производства ГА. Lu и Xie иммобилизовали *G. fujikuroi* на поверхности целлюлозного носителя, который мог непрерывно и эффективно производить GA3 в течение 84 дней, конечный титр GA3 достиг 0,21 г/л.²³ Eleazar et al. выбрали Са-полигалактуронат в качестве иммобилизованного носителя в псевдооживленном биореакторе, максимальный титр достиг 3,9 г/л, что более чем в 3 раза больше, чем сообщалось ранее.²⁴ Использование метода экстрактивной ферментации для получения GA3 также может быть увеличено более чем в 2 раза по сравнению с ферментацией в шейкфляже.⁴⁴⁻⁴⁵ Эти исследования заложили основу для крупномасштабного производства.

Таблица 1.

Титры гиббереллинов и абсцизовой кислоты, продуцируемых различными нитевидными грибами.

Гиббереллины

Филаментозные грибы	Титр	Ссылки
G. fujikuroi	0,21 г/л	23
G. fujikuroi NRRL2278	0,16 г/л	33
G. fujikuroi CDBB H-984	0,29 г/л	34
G. fujikuroi NCIM 1019	0,72 г/л	35
G. fujikuroi NRRL2284	1,68 г/л	36
G.fujikuroi 978#	2,1 г/л	37
F. moniliforme	2,4 г/л	38
G. fujikuroi NRRL2284	2,8 г/л	39
G. fujikuroi CDBB H-984	3,9 г/л	24
Абсцизовая кислота		
C. rosicola CBS 138.35	0,060 г/л	28
C. rosicola CBS 138.35	0,027 г/л	29
C. coerulescens RWD 390	3,50 мкг/л	40
A. niger NX-53	0,276 г/л	30
R. solani Rs 4. IU To	16,9 нг/г	31
C. coerulescens RWD 390	31,0 нг/г	31
F. oxysporum CBS 758.68	31,9 нг/г	31
V. cinerea Bc1.Sa	23,7 нг/г	31
V. cinerea L-13	0,622 г/л	41
V. cinerea TB-3	1,4 г/л	42

АВА - еще один важнейший гормон роста растений, который играет важную роль в регуляции роста растений, противостоянии сельскохозяйственным стихийным бедствиям и повышении урожайности. До того, как его химические свойства были полностью изучены, он был открыт и исследован под двумя разными названиями. Первое название - "абсцизин II", поскольку считалось, что он контролирует отрыв хлопковых колосков. Почти в то же время другая группа назвала его "дормин" за предполагаемую роль в завязывании бутонов.²⁵ В 1965

году Варинг и др. сравнили химические свойства дормина и абсцизина II и в итоге доказали, что это одно и то же вещество. Впоследствии название "абсцизовая кислота" было официально принято как замена дормину и абсцизину II.²⁶ Самое раннее открытие АВА в микроорганизмах произошло в 1969 году, когда Рудницкий и др. выделили субстрат из *Penicillium italicum*. Однако они не смогли доказать, был ли АВА получен из самого нитевидного гриба.²⁷ В 1977 году Ассанте и др. впервые обнаружили микробное производство АВА в *Cercospora rosicola*.²⁸ Однако более чем 30-дневное время ферментации и крайне низкий титр ограничивали развитие промышленного массового производства с использованием этого гриба. После этого было обнаружено, что другие нитчатые грибы, в том числе роды *Botrytis*, *Aspergillus* и *Rhizopus*, также способны накапливать АВА.²⁹⁻³¹ В 1982 году Марумо и др. начали использовать *Botrytis cinerea* в качестве штамма для получения АВА.³² В отличие от первого, время ферментации было значительно сокращено, а титр улучшен. Поэтому были проведены дополнительные исследования по мутагенизации и отбору высокопродуктивных штаммов, изучению полных метаболических путей *Botrytis cinerea*, а также оптимизации технологии жидкой погружной ферментации, что значительно способствовало индустриализации АВА.⁴⁶

Прогресс в индустриализации

Для промышленного производства растительных гормонов, таких как ГА и АВА, в Китае было успешно организовано несколько процессов с использованием грибковой ферментации. Еще в 1950-1960-х годах была применена твердофазная ферментация ГА. Однако из-за низкого выхода, утомительной работы и других недостатков твердофазная ферментация была постепенно заменена жидкой погружной ферментацией, титр которой обычно составляет около 2,0 г/л. В настоящее время в Китае некоторые предприятия, такие как Jiangxi New Reuyphon Biochemical Co. Ltd, Zhejiang Qianjiang Biochemical Co. Ltd и Jiangsu Fenyuan Bioengineering Co. Ltd продолжают изучать новые технологии ферментации и добились определенных успехов, что значительно способствует дальнейшему применению ГА в сельском хозяйстве. По сравнению с ГА, промышленная микробная ферментация АВА началась сравнительно поздно. До начала этого века ученые из Института биологии Чэнду Китайской академии наук впервые решили ключевые технические проблемы и успешно получили штамм, продуцирующий АВА. Благодаря оптимизации процесса жидкой погружной ферментации максимальный титр производства АВА в итоге достиг 6,0 г/л. Впоследствии первая в мире линия промышленного производства АВА была официально создана благодаря сотрудничеству с компанией Sichuan Lomon Bio Co. Ltd, что значительно снизило стоимость и

цену АБА и способствовало дальнейшему применению АБА в сельском хозяйстве.⁴³

Выводы и перспективы

С быстрым развитием общества и увеличением численности населения гормоны растений, включая ГА и АБА, играют все более важную роль в сельском хозяйстве. Однако высокая цена гормонов растений микробного происхождения все еще ограничивает их широкое применение. Такие факторы, как низкий титр конечного продукта и высокое потребление энергии в процессе грибковой ферментации, а также малоэффективный метод извлечения продукта, все еще ограничивают снижение стоимости и цены конечного продукта и, таким образом, ограничивают развитие отрасли. Поэтому в будущем необходимо приложить немало усилий, чтобы сделать существующий грибной процесс более эффективным и экономичным. С помощью многочисленных новых исследовательских инструментов и более интегрированной информации, основанной на исследованиях в области геномики, протеомики, метаболомики и системной биологии, штаммы грибов смогут не только достичь более высоких титров ГА и АБА, но и получить более высокую продуктивность ГА и АБА. Кроме того, одной из главных задач в процессе микробного получения ГА и АБА будет разработка эффективного и экономичного последующего процесса с меньшим количеством этапов и высокой эффективностью. В целом, микробное производство является экологически чистым и устойчивым процессом для производства растительных гормонов (ГА и АБА). При постоянном углублении исследований мы считаем, что микробное производство растительных гормонов ждет светлое будущее.

Ссылки

- [1] Hertig AT. Allen and Doisy's 'an ovarian hormone'. *J Am Med Asso* 1983;250(19):2684-2688; <http://dx.doi.org/10.1001/jama.1983.03340190086042> [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [2] Atkinson AV. С тех пор до наших дней: уроки развития нашего понимания гипофиза. *Ulster Med J* 2010;79(2):89-94; PMID:21116427 [[PMC free article](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)].
- [3] Thimann KV. Пятьдесят лет исследований гормонов растений. *Plant Physiol* 1974;54(4):450-453; PMID:16658908; <http://dx.doi.org/10.1104/pp.54.4.450> [[PMC free article](#)] [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [4] McSteen P, Zhao Y. Растительные гормоны и сигнализация. общие темы и новые разработки. *Dev Cell* 2008;14:467-473; PMID:18410724; <http://dx.doi.org/10.1016/j.devcel.2008.03.013> [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].

- [5] Arshad M, Frankenberger WT Jr. Микробное производство растительных гормонов. *Plant Soil* 1991;133(1):1-8; [http://dx.doi.org/ 10.1007/BF00011893](http://dx.doi.org/10.1007/BF00011893) [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [6] Ballingall AM. Использование гормональных гербицидов для управления устойчивостью и борьбы с трудноискоренимыми сорняками на зерновых культурах в Великобритании (с особым упором на Шотландию). *Julius-Kühn-Archiv* 2014;443:268-272. [[Google Scholar](#)]
- [7] Lu Q, Zhang W, Gao J, Lu M, Zhang L, Li J. Simultaneous determination of plant hormones in peach based on dispersive liquid-liquid microextraction coupled with liquid chromatography-ion trap mass spectrometry. *J Chromatogr B* 2015;992:8-13; [http://dx.doi.org/ 10.1016/j.jchromb.2015.04.014](http://dx.doi.org/10.1016/j.jchromb.2015.04.014) [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [8] Kang J, Yim S, Choi H, Kim A, Lee KP, Lopez-Molina L, Martinoia E, Lee Y. Транспортеры абсцизовой кислоты взаимодействуют для контроля прорастания семян. *Nat Commun* 2015;6(8): 113; PMID:26334616; [http://dx.doi.org/ 10.1038/ncomms9113](http://dx.doi.org/10.1038/ncomms9113) [[PMC free article](#)] [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [9] Mer LN. Двадцать лет исследований гиббереллинов. *Nat Prod Rep* 2003;20(1):49-69; PMID:12636083; [http://dx.doi.org/ 10.1039/b007744p](http://dx.doi.org/10.1039/b007744p) [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [10] Adato I, Gazit S. Роль этилена в развитии и созревании плодов авокадо: I. fruit drop. *J Exp Bot* 2014;28(3):636-643; [http://dx.doi.org/ 10.1093/jxb/28.3.636](http://dx.doi.org/10.1093/jxb/28.3.636) [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [11] Lu Y, Xu J. Phytohormones in microalgae: a new opportunity for microalgal biotechnology? *Trends Plant Sci* 2015;20(5):273-282; PMID:25697753; [http://dx.doi.org/ 10.1016/j.tplants.2015.01.006](http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2015.01.006) [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [12] Wang C, Liu Y, Li SS, Han GZ Insights into the origin and evolution of the plant hormone signaling machinery.[J]. *Plant Physiology*, 2015, 167(3):872-886. [[PMC freearticle](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)].
- [13] Тараховская Е.Р., Маслов Ю.И., Шишова М.Ф. Фитогормоны в водорослях. *Russ J Plant Physl* 2007;54(2):163-170; [http://dx.doi.org/ 10.1134/S1021443707020021](http://dx.doi.org/10.1134/S1021443707020021) [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [14] Rademacher W. Gibberellin formation in microorganisms. *Plant Growth Regul* 1994;15(15):303-314; [http://dx.doi.org/ 10.1007/BF00029903](http://dx.doi.org/10.1007/BF00029903) [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [15] Lu LZ, Lao XZ, Zheng Y. Производство абсцизовой кислоты путем ферментации и ее применение. *Amino Acids BiotResour* 2011;33(2):23-26. [[Google Scholar](#)].

- [16] Zhang H, Liu J, He W. Скрининг грибов, продуцирующих абсцизовую кислоту, и оптимизация условий их ферментации. *Industrial Microbiol* 2008;38(1):49-52. [[Google Scholar](#)].
- [17] Bömke C, Tudzynski B. Diversity, regulation, and evolution of the gibberellin biosynthetic pathway in fungi compared to plants and bacteria. *Phytochem* 2009;70(15-16):1876-93; [http://dx.doi.org/ 10.1016/j.phytochem.2009.05.020](http://dx.doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.05.020) [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [18] Куросава Э. Экспериментальные исследования природы вещества, выделяемого грибом "баканэ". *Lancet Infect Dis* 2003;3(3):125-126; PMID:12614725; [http://dx.doi.org/ 10.1016/S1473-3099\(03\)00539-5](http://dx.doi.org/10.1016/S1473-3099(03)00539-5) [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [19] Ябута Т., Кобе К., Хаяси Т. Биохимические исследования гриба "баканэ" на рисе. I. Фузариновая кислота, новый продукт гриба 'Bakanae'. *Zeitschrift Für Pflanzenkrankheiten* 1934;1059-1068 [[Google Scholar](#)].
- [20] Takahashi N, Kitamura H, Kawarada A, Seta Y, Takai M, Tamura S, Sumiki Y. Изолирование гиббереллинов и их свойства. *Bull Agric Chem Soc* 1955;19:267-277. [[Google Scholar](#)].
- [21] Csukasi F, Merchante C, Valpuesta V. Модификация уровней растительных гормонов и сигнализации как инструмент в биотехнологии растений. *Biotechnol J* 2009;4(9):1293-1304; PMID:19585532; [http://dx.doi.org/ 10.1002/biot.200800286](http://dx.doi.org/10.1002/biot.200800286) [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [22] Lale G, Jogdand VV, Gadre RV. Морфологические мутанты *Gibberellafujikuroi* для усиленного производства гибберелловой кислоты. *J Appl Microbiol* 2006;100:65-72; PMID:16405686; [http://dx.doi.org/ 10.1111/j.1365-2672.2005.02754.x](http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2672.2005.02754.x) [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [23] Lu ZX, Xie ZC, Kumakura M. Производство гибберелловой кислоты в *Gibberellafujikuroi*, прикрепленной к полимерным волокнистым носителям. *Process Biochem* 1995;30(7):661-665; [http://dx.doi.org/ 10.1016/0032-9592\(94\)00042-5](http://dx.doi.org/10.1016/0032-9592(94)00042-5) [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [24] Eleazar ME, Dendooven L, Magaña IP, Parra R, De la Torre M. Optimization of gibberellic acid production by immobilized *Gibberellafujikuroi*, mycelium in fluidized bioreactors. *J Biotechnol* 2000;76:147-155; PMID:10656329; [http://dx.doi.org/ 10.1016/S0168-1656\(99\)00182-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0168-1656(99)00182-0) [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [25] Davies PJ. Гормоны растений: их природа, возникновение и функции. *Plant Hormones* 2009;1-11. [[Google Scholar](#)].
- [26] Cornforth JW, Milborrow BV, Ryback G, Wareing PF. Изолирование дормина сикомора и его идентичность с абсцизином II. *Tetrahedron* 1966;22(01):603-

- 610; [http://dx.doi.org/ 10.1016/S0040-4020\(01\)90962-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0040-4020(01)90962-7) [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [27] Rudnicki R, Borecka H, Pieniaek J. Abscisic acid in *Penicillium italicum*. *Planta* 1969;86(2):195-196; PMID:24515793; [http://dx.doi.org/ 10.1007/BF00379827](http://dx.doi.org/10.1007/BF00379827) [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [28] Assante G, Merlini L, Nasini G. (+)-Abscisic acid, a metabolite of the fungus *Cercosporarosicola*. *Experientia* 1977;33(12):1556-1557; [http://dx.doi.org/ 10.1007/BF01933993](http://dx.doi.org/10.1007/BF01933993) [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [29] Griffin DH, Walton DC. Регуляция образования абсцизовой кислоты в *Mycosphaerella (Cercospora) rosicola* фосфатом. *Mycologia* 1982;74(4):614-618; [http://dx.doi.org/ 10.2307/3792749](http://dx.doi.org/10.2307/3792749) [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [30] Hui Z, Shang SH, Liu J, He W, Liu XD, Xie XZ. Скрининг грибов, продуцирующих абсцизовую кислоту, и изучение условий их ферментации. *J Shenyang Institute Chem Technol* 2007;21(3):170-173. [[Google Scholar](#)].
- [31] Dörffling K, Petersen W, Sprecher E, Urbasch I, Hanssen HP. Abscisic acid in phytopathogenic fungi of the genera *Botrytis*, *Ceratocystis*, *Fusarium*, and *Rhizoctonia*. *Zeitschrift Für Naturforschung C* 2014;39(6):683-684. [[Google Scholar](#)].
- [32] Marumo S, Katayama M, Komori E, Ozaki Y, Natsume M, Kondo S. Microbial production of abscisic acid by *Botrytis Cinerea*. *Agricultural Biol Chem* 1982;46(7):1967-1968. [[Google Scholar](#)].
- [33] Gkdere M, Ate S. Экстрактивная ферментация гибберелловой кислоты с использованием свободной и иммобилизованной *Gibberellafujikuroi*. *Prep BiochemBiotechnol* 2014;44(1):80-89; PMID:24117154; [http://dx.doi.org/ 10.1080/10826068.2013.792275](http://dx.doi.org/10.1080/10826068.2013.792275) [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [34] Rios-Iribe EY, Flores-Cotera LB, Chávira MM, Gonzalez-Alatorre G, Escamilla-Silva EM. Индуктивный эффект, производимый смесью источников углерода в производстве гибберелловой кислоты *Gibberellafujikuroi*. *World J MicrobBiotechnol* 2011;27(6):1499-1505; [http://dx.doi.org/ 10.1007/s11274-010-0603-4](http://dx.doi.org/10.1007/s11274-010-0603-4) [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].
- [35] Lale G, Jogdand VV, Gadre RV. Морфологические мутанты *Gibberellafujikuroi* для усиленного производства гибберелловой кислоты. *J Appl Microbiol* 2006;100(1):65-72; PMID:16405686; [http://dx.doi.org/ 10.1111/j.1365-2672.2005.02754.x](http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2672.2005.02754.x) [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)].