

<https://doi.org/10.15407/frg2021.03.262>

УДК 581.132.143:632.954:581.14

ДОСЛІДЖЕННЯ МЕХАНІЗМІВ ДІЇ ФІЗІОЛОГІЧНО АКТИВНИХ РЕЧОВИН І ГЕРБІЦИДІВ: ОСНОВНІ НАУКОВІ ДОСЯГНЕННЯ ТА ІННОВАЦІЙНІ РОЗРОБКИ

Є.Ю. МОРДЕРЕР, Ж.З. ГУРАЛЬЧУК

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: morderer@ifrg.kiev.ua*

Проаналізовано проблематику та основні досягнення досліджень механізмів дії фізіологічно активних речовин, у тому числі гербіцидів. Значну увагу приділено результатам фундаментальних досліджень, спрямованих на вивчення теоретичних основ керування процесами росту і розвитку рослин, та прикладним розробкам зі створення регуляторів росту природного походження, застосування синтетичних і природних фізіологічно активних речовин у сільському господарстві. Висвітлено основні досягнення досліджень із фізіології дії гербіцидів: з'ясування специфічних сайтів гербіцидної дії, визначення механізмів надходження, транслокації та детоксикації діючих речовин гербіцидів у рослинах, встановлення основних закономірностей ефектів взаємодії у гербіцидних комплексах. Обговорено інноваційні розробки: екологічно безпечні технології боротьби з бур'янами, створення композицій гербіцидів для запобігання виникненню резистентності. Зроблено висновок, що розкриття механізмів індукованого гербіцидами патогенезу відкриває можливості для пошуку нових високоефективних гербіцидів, розв'язання проблеми резистентності та подальшого вдосконалення хімічного методу контролювання бур'янів.

Ключові слова: фізіологічно активні речовини, гербіциди, бур'яни, резистентність, індукований патогенез, комплексне застосування гербіцидів.

Фундаментальні дослідження, спрямовані на вивчення механізмів дії фізіологічно активних речовин, у тому числі гербіцидів, були одним із основних напрямів наукових досліджень науковців Інституту фізіології рослин і генетики НАН України з моменту його заснування у 1946 р. Вивченню цих питань були присвячені роботи, які вчені виконували під керівництвом чл.-кор. АН УРСР Т.Т. Демиденка, д-ра біол. наук, проф. Ф.Л. Калініна, д-ра біол. наук В.К. Яворської, канд. біол. наук Ю.Г. Мережинського. Встановлено три етапи процесу ембріогенезу рослин, які відрізняються за структурно-фізіологічними та біохімічними властивостями: переважного формування ендосперму, розвитку зародка і відкладання запасних речовин [1]. Вперше на теренах України і колишнього СРСР було започатковано досліджен-

Цитування: Мордерер Є.Ю., Гуральчук Ж.З. Дослідження механізмів дії фізіологічно активних речовин і гербіцидів: основні наукові досягнення та інноваційні розробки. *Фізіологія рослин і генетика*. 2021. 53, № 3. С. 262–276. <https://doi.org/10.15407/frg2021.03.262>

ня з використанням культури рослинних клітин — методу, який нині широко застосовують для вирішення багатьох теоретичних і прикладних питань фізіології та біохімії рослин [2—4]. Цим методом вивчали первинні реакції клітинного росту та диференціації, фізико-хімічні й біохімічні умови переходу клітин у пухлинний стан унаслідок привнесення в клітину чужорідної генетичної інформації (ДНК Ti-плазмиди *Agrobacterium tumefaciens*) [5, 6]. У результаті вивчення процесів клітинної проліферації та кінетики окремих фаз мітотичного циклу під впливом різних чинників [7—9] встановлено, що тривалість клітинного циклу скорочується за дії активаторів росту та клітинного поділу і, навпаки, пролонгується за дії інгібіторів. На біохімічній основі розроблено часову модель мітотичного циклу, схарактеризовано найважливіші його фази, чинники їх регуляції. На ранніх етапах онтогенезу рослин виявлено зміни в кінетиці мітотичного циклу і проліферативного пулу, продемонстровано періодичність змін структури і транскрипційної активності хроматину в окремі фази інтерфазного періоду [9].

Значну увагу приділено комплексним дослідженням, спрямованим на з'ясування фізико-хімічних і біохімічних механізмів дії ефекторів, зокрема біологічно активних речовин, на найважливіші регуляторні процеси-мішені рослинної клітини. Біологічно активні речовини як ефектори контролюють головні регуляторні механізми клітини, метаболічні шляхи, докорінно перемикають метаболізм на принципово новий напрям, у результаті чого або дезорганізують обмін речовин і призводять клітину, організм до загибелі, або посилюють окрему функцію і роблять організм більш життєздатним, продуктивним, що дає змогу вирішувати конкретні практичні завдання [10—14]. На основі аналізу структури і біологічної активності різних регуляторів росту виділено спільні фрагменти молекул, які можуть виконувати роль функціонально активних груп [15, 16].

Науковці Інституту першими в Україні та одними з перших у колишньому СРСР почали вивчати фізіологічну функцію цАМФ у рослинних клітинах [17, 18]. Із використанням розроблених методів визначення цАМФ у рослинах [19] отримано дані про наявність цАМФ та інших компонентів аденілатциклазної системи у клітинах рослин. Доведено участь циклічного нуклеотиду в регуляції клітинного циклу, виявлено антипухлинну дію цАМФ, його аналогів і синтетичних поліетиленімінів — індукторів аденілатциклази [20], з'ясовано роль аденілатциклазної системи у формуванні адаптивних реакцій за дії низьких позитивних температур, досліджено роль цАМФ-зв'язувальних білків у зміні структурного та функціонального стану хроматину.

За допомогою розробленого методу кількісної спектроденситометричної тонкошарової хроматографії фітогормонів [21, 22] виявлено високий вміст фітогормонів цитокінінової та індольної природи в кормовій бактеріальній масі, що утворювалась у процесі життєдіяльності видів *Pseudomonas* і *Azomonas* на відходах спиртової промисловості [23], розроблено спосіб отримання препаратів регуляторів росту для рослинництва. Виявлено високий вміст фізіологічно активних речовин у концентраті продуктів термофільного метанового бродіння (ПТМБ) відходів від виробництва спирту, доведено можливість його

використання як комплексного регулятора росту [24], розроблено рїстстимулювальний препарат біовїтрекс на основї вермикомпосту і мікроелементів [25] та технологїю отримання регулятора росту рослин із відходів харчової промисловості [26].

На основї результатів фундаментальних досліджень механїзмів дії фізіологічно активних речовин розроблено низку високоефективних інноваційних технологій для аграрного виробництва, зокрема метод хїмічної пінцировки висадків цукрових буряків, технологїю тривалого зберїгання цукрових буряків зі зменшенням втрати цукру, метод захисту тютюну від вовчка гіллястого, технологїю вершкування і пасинкування тютюну, метод підвищення схожості насіння, спосіб підвищення стійкості рослин до гамма-радіації, технологїю боротьби з бактерїальним раком винограду, засїб боротьби з гїрчаком рожевим, спосіб запобїгання виляганням озимих зернових культур [6, 12, 27–33].

У зв'язку зі стрїмко зростаючою необхідністю забезпечення ефективного захисту посївів від бур'янів подальшого розвитку набули дослідження з фізіології дії гербіцидів. Вивчено механізми надходження, транслокації та детоксикації діючих речовин гербіцидів у рослинах [34, 35], визначено специфічні сайти гербіцидної дії [36, 37]. Вагомим досягненням було розкриття механїзму дії гербіцидів похідних *сим*-триазину [38, 39] та динїтроанїліну [37]. Велике значення висновку щодо зворотності зв'язування *сим*-триазинів із сайтом їх дії у фотосистемі II хлоропластів [39] стало зрозумїлим тїльки через багато рокїв, коли було з'ясовано, що слабе зв'язування з лїгандом гербіцидів інгїбіторів ацетолактатсинтази є одним із чинникїв їх надвисокої фітотоксичності [40].

У результатї вивчення взаємодії гербіцидів із сайтами їх дії розроблено метод скринїгу гербіцидів, за допомогою якого з використанням комп'ютерної бази даних та розрахункового пошуку виявлено новї хїмічні сполуки, зокрема похіднї ізонїпекотової кислоти, якї є селективними інгїбіторами ферменту ацетолактатсинтази і мають високу гербіцидну активність [41].

Велику увагу придїляли питанням екологічної безпеки застосування гербіцидів. Досліджено мутагенну активність гербіцидів [42], розроблено аналітичнї методики визначення решток діючих речовин гербіцидів та їхнїх метаболїтів із використанням тонкошарової та газорїдинної хроматографії [43, 44]. Для контролю за вмістом решток ксенобїотикїв у сїльськогосподарській продукції та об'єктах навколишнього середовища розроблено високочутливї біосенсорнї методи визначення діючих речовин гербіцидів та їхнїх метаболїтів, якї базувалися на визначеннї інгїбувального впливу гербіцидів на специфічнї сайти дії [45].

Усвідомлення потенційної небезпеки для довкілля від широко-масштабного застосування гербіцидів спонукало до проведення пошуку альтернативи застосуванню гербіцидів. Для цього досліджено можливїсть контролювання бур'янів за допомогою фізичних методїв, зокрема з використанням високовольтного електричного розряду та електромагнїтного опромїнення надвисокої частоти [46], механїзму регуляції органічного спокою з метою розробки методїв стимуляції

проростання насіння бур'янів для підвищення ефективності застосування фізичних методів їх контролювання [47, 48]. Хоча цю фундаментальну проблему ми не вирішили, отримані результати дали підставу дійти висновку про існування універсальної системи регуляції стану органічного спокою, що свідчить про принципову можливість розробки методів переривання спокою насіння. Водночас дослідження показали, що на нинішньому етапі розвитку біологічної науки не існує реальної альтернативи хімічному методу захисту посівів від бур'янів [49].

Враховавши значення захисту посівів від бур'янів для реалізації генетичного потенціалу культурних рослин, ми постійно проводили роботу з впровадження розробок відділу, видавали рекомендації щодо застосування гербіцидів [50], удосконалювали методики випробувань біологічної ефективності нових гербіцидів [51]. Значну частину прикладних досліджень було здійснено у співробітництві з провідними світовими компаніями-виробниками засобів захисту рослин: «Байер» та «БАСФ» (Німеччина), «ДоуДюпон» (США), «Адама» (Ізраїль). У результаті цієї співпраці визначено біологічну ефективність понад 50 гербіцидних препаратів, внесених до «Переліку пестицидів і агрохімікатів, дозволених до використання в Україні».

З метою підвищення ефективності та селективності гербіцидів вивчено механізми дії синергістів та антидотів гербіцидів [41, 52]. Для підвищення ефективності контролювання бур'янів досліджено вплив ад'ювантів на фітотоксичність різних класів гербіцидів. На основі отриманих даних розроблено рекомендації щодо застосування ад'ювантів залежно від препаративної форми гербіцидів та умов зовнішнього середовища [53–55]. Досліджено вплив елементів живлення на фітотоксичну дію, в результаті розроблено методи підвищення ефективності застосування гербіцидів за їх спільного використання з добривами [56].

Особливістю прикладних досліджень, започаткованих Ю.Г. Мережинським, було обґрунтування та розробка технологій комплексного застосування гербіцидів, які забезпечували високу ефективність захисту посівів і запобігали небажаним змінам у популяції бур'янів, пов'язаним з обмеженістю спектра дії окремих гербіцидів [37, 57–63]. Ю.Г. Мережинський розпочав піонерні дослідження з вивчення ефектів взаємодії за комплексного застосування гербіцидів із різними механізмами фітотоксичності [64–66]. Ці дослідження продовжив д-р біол. наук Є.Ю. Мордерер. Із використанням специфічних фізіологічних критеріїв були визначені основні закономірності змін вибіркової фітотоксичності у комплексах і сумішах гербіцидів [67]. Встановлено, що вибірна фітотоксичність кожного компонента гербіцидного комплексу змінюється внаслідок ефекту взаємодії незалежно від зміни активності другого компонента. Визначено класи гербіцидів, при комплексуванні яких характер взаємодії є константним, та комплекси, в яких антагоністична взаємодія може змінюватись на адитивну або синергічну при збільшенні фітотоксичної дії одного з компонентів [67].

У результаті цих досліджень були розроблені та впроваджені високоєфективні технології контролювання бур'янів у посівах основних

сільськогосподарських культур [68]. Ефективні суміші й комплекси гербіцидів були розроблені для застосування у посівах зернових колосових [69, 70], кукурудзи [71], сої [72, 73], озимого ріпаку [74], на посадках картоплі [75], в посівах овочевих культур [76, 77]. Розроблені технології комплексного застосування гербіцидів передбачають істотне зниження норм внесення препаратів, гарантують екологічну безпеку агрофітоценозів, що є внеском до забезпечення продовольчої безпеки держави та позиціонує Україну на світовому ринку як виробника екологічно безпечних продуктів. Ці інноваційні розробки були високо оцінені. За цикл робіт «Фізіологічні основи регуляції вибіркової фітотоксичності гербіцидів» канд. біол. наук Ю.Г. Мережинський, доктори біол. наук Є.Ю. Мордерер та В.В. Швартау у 2005 р. були удостоєні премії НАН України імені М.Г. Холодного. Ті ж співробітники у складі авторського колективу праці «Розробка та впровадження екологічно безпечних технологій боротьби з бур'янами» у 2010 р. були удостоєні Державної премії України у галузі науки і техніки.

Останнім часом головною проблемою хімічного методу захисту посівів вважають виникнення і стрімке поширення біотипів бур'янів, резистентних до дії гербіцидів. Реальним шляхом запобігання виникненню резистентності є ротація гербіцидів у сівозміні та комплексне застосування гербіцидів із різними механізмами фітотоксичності для захисту окремих культур. Розроблено композиції гербіцидів для захисту посівів соняшника, які не тільки забезпечують ефективне контролювання бур'янів, а й мінімізують виникнення резистентності до гербіцидів [78, 79]. Слід зазначити, що ці композиції є принципово новими, оскільки раніше компоненти гербіцидних комплексів підбирали так, щоб спектри їх дії доповнювали один одного, а для запобігання резистентності необхідною умовою є спільний спектр дії компонентів гербіцидних композицій.

Необхідно враховувати, що нині можливості ротації та комплексування лімітовані обмеженістю існуючого асортименту гербіцидних препаратів. За останні 25 років не було зареєстровано жодного гербіциду з механізмом фітотоксичності, який би відрізнявся від існуючих [80]. Це пов'язано з тим, що можливості емпіричного методу пошуку нових гербіцидів практично повністю вичерпані. Запровадження молекулярно-біологічних та біоінформативних методів пошуку нових гербіцидів, які б уможливили створення гербіцидів з новими механізмами дії, досі не дали позитивних результатів [80]. Для реалізації нових алгоритмів пошуку гербіцидів необхідною умовою є з'ясування зв'язку між природою сайту дії та ефективністю гербіцидів. Для розв'язання цих питань було започатковано дослідження механізмів процесів, які індукуються внаслідок взаємодії гербіцидів із сайтами їх дії та є безпосередніми чинниками загибелі рослин. Встановлено, що індукований гербіцидами патогенез — активний процес, що відбувається за участю програмованої загибелі клітин [81, 82]. Визначено роль активних форм кисню в розвитку патогенезу, індукованого гербіцидами з різними механізмами фітотоксичності [83—86], показано вплив стану антиоксидантно-прооксидантної рівноваги на чутливість рослин до гербіцидів [86—88], розкрито механізм залежності

ефективності застосування гербіцидів від умов навколишнього середовища [89]. Подальші дослідження, спрямовані на розкриття механізмів ініціації програмованої загибелі клітин за дії гербіцидів, уможливають розробку критеріїв добору потенційних сайтів гербіцидної дії, відкриють можливості для створення нових високоефективних гербіцидних препаратів і подальшого вдосконалення хімічного методу контролювання бур'янів.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Калинин Ф.Л. Эмбриональное развитие растений. Киев: Изд-во УАСХН, 1959. 264 с.
2. Калинин Ф.Л., Сарнацкая В.В., Полищук В.Е. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений. Киев: Наукова думка, 1980. 488 с.
3. Калинин Ф.Л., Кушнир Г.П., Сарнацкая В.В. Технология микрклонального размножения растений. Киев: Наукова думка, 1992. 232 с.
4. Мусияка В.К. Культура зародышей как путь получения отдаленно-родственных гибридов. Киев, 1984. Деп. в ВИНТИ 25.05.84, № 3452—3484.
5. Сарнацкая В.В. Клеточный цикл и пролиферативная активность опухолей растений. Клеточный цикл растений. Киев: Наукова думка, 1983. С. 175—183.
6. Сарнацкая В.В. Физиологические аспекты опухолевого роста растений. Киев: Наукова думка, 1993. 150 с.
7. Гродзинский Д.М., Гудков И.Н. Защита растений от лучевого поражения. Москва: Атомиздат, 1973. 232 с.
8. Гудков И.Н., Гродзинский Д.М. Роль асинхронности клеточных делений и гетерогенности меристемы в радиоустойчивости растений. Механизмы радиоустойчивости растений. Киев: Наукова думка, 1976. С. 110—137.
9. Троян В.М. Клітинний цикл рослин та його регуляція. Київ: Наукова думка, 1998. 171 с.
10. Калинин Ф.Л., Мережинский Ю.Г. Регуляторы роста растений. Киев: Наукова думка, 1965. 410 с.
11. Калинин Ф.Л. Основы молекулярной биологии. Киев: Вища школа, 1978. 488 с.
12. Калинин Ф.Л. Биологически активные вещества в растениеводстве. Киев: Наукова думка, 1984. 320 с.
13. Калинин Ф.Л. Теоретические основы управления ростом, развитием и продуктивностью растений эндогенными и экзогенными факторами. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1986. **18**, № 6. С. 537—555.
14. Мельничук Ю.П. Влияние ионов кадмия на клеточное деление и рост растений. Киев: Наукова думка, 1990. 148 с.
15. Курчий Б.А. Функционально-активные группы биорегуляторов. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1993. **25**, № 1. С. 82—92.
16. Курчий Б.А. Что регулируют регуляторы роста. Киев: Логос, 1998. 202 с.
17. Яворская В.В., Драговоз И.В., Савинский С.В., Маркова В.Е., Кофман И.Ш. Определение циклического 3',5'-АМФ (цАМФ) в растительных тканях методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1989. **20**, № 6. С. 607—614.
18. Драговоз И.В., Яворская В.К., Науменко Е.Г. Влияние цАМФ на активность РНК-полимеразы II изолированных ядер проростков ржи при действии низких положительных температур. *Допов. Нац. акад. наук України*. 1994. № 3. С. 148—151.
19. Драговоз И.В., Яворская В.К., Мельничук Ю.П. Идентификация фосфодиэстеразы цАМФ, чувствительной к ионам Ca^{2+} и кальмодулину, и ее возможная роль во взаимодействии аденилатциклазной системы с фитогормонами. *Биополимеры и клетка*. 1997. **13**, № 2. С. 116—120.
20. Яворская В.К., Драговоз И.В. Физиологическая роль 3',5'-аденозинмонофосфата в растительной клетке. Киев: Наукова думка, 1999. 140 с.
21. Савинский С.В., Кофман И.Ш., Кофанов В.И., Стасевская И.П. Методические подходы к определению фитогормонов с помощью спектроденситометрической

- тонкослойной хроматографии. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1987. **19**, № 2. С. 210—215.
22. Савинский С.В., Драговоз И.В., Педченко В.К. Определение содержания зеатина, индолил-3-уксусной и абсцизовой кислот в одной растительной пробе методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1991. **23**, № 6. С. 611—619.
23. Савинский С.В., Яворская В.К., Драговоз И.В. Новые экологически чистые цитокининовые препараты. *Допов. Акад. наук України*. 1995. № 5. С. 117—120.
24. Драговоз І.В. Відходи спиртодріжджового виробництва як джерело фітогормонів. *Допов. Нац. акад. наук України*. 1998. № 3. С. 170—174.
25. Драговоз І.В., Волкогон М.В., Яворська В.К., Мусієнко М.М., Богданович А.В. Фізіологічна активність компонентів вермикомпосту та створення на його основі комплексного регулятора росту. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2006. **38**, № 4. С. 292—300.
26. Антонюк В.П., Драговоз І.В., Маковейчук Т.І., Богданович А.В., Яворська В.К. Технологія отримання препарату регулятора росту рослин з відходів харчової промисловості. *Наука та інновації*. 2009. 5, № 3. С. 25—39.
27. Лобов В.П., Калінін Ф.Л. Підсумки і перспективи хімічного способу боротьби з гірчаком рожевим. Гірчак рожевий та заходи боротьби з ним. Київ: УАСГН, 1965. С. 86—102.
28. Калінін Ф.Л. Застосування регуляторів росту в сільському господарстві. Київ: Урожай, 1989. 166 с.
29. Калинин Ф.Л., Борейко В.К. Теоретические основы применения гидразида малеиновой кислоты в растениеводстве. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1981. **13**, № 1. С. 3—13.
30. Гвоздяк И.Н., Калинин Ф.Л., Кочина О.А., Борейко В.К. МГ-натрия против зарази в посевах табака. *Защита растений*. 1980. № 6. С. 56.
31. Калінін Ф.Л., Курчій Б.О. Вплив ретардантів на стійкість озимого жита проти вилягання і формування його врожаю. *Вісник с.-г. науки*. 1982. № 9. С. 22—26.
32. Калинин Ф.Л., Курчій Б.А. Влияние этефона на формирование структуры оболочек клеток стебля озимой ржи. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1987. **19**, № 1. С. 72—76.
33. Калинин Ф.Л., Чайко А.Л. Возможные пути уменьшения потерь сахара при хранении сахарной свеклы. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1986. **18**, № 5. С. 419—426.
34. Мережинский Ю.Г. Поступление и инактивация гербицидов в растениях. *Физиология и биохимия растений в Украине*. Киев: Наукова думка, 1968. С. 110—122.
35. Мережинский Ю.Г., Васильченко В.Ф., Кофман И.Ш., Дубровская А.А., Акименко Л.И. Метаболизм трефлана в почве и поступление его метаболитов в растения. Механизм действия гербицидов и синтетических регуляторов роста растений. Уфа, 1984. С. 55—61.
36. Лапина Т.В., Ходеева Л.В., Мережинский Ю.Г. Действие гербицидов на функции хлоропластов. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1980. **12**, № 6. С. 535—539.
37. Мережинский Ю.Г., Шарманкин С.В. Сборка микротрубочек in vitro в присутствии трефлана. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1986. **18**, № 3. С. 299—303.
38. Лапина Т.В., Ходеева Л.В., Мережинский Ю.Г. О механизме действия прометрина на растение. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1981. **13**, № 3. С. 301—305.
39. Лапина Т.В., Ходеева Л.В. Поведение сим-триазина в хлоропласте. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1982. **14**, № 3. С. 232—236.
40. Мордерер Е.Ю. Избирательная фитотоксичность гербицидов. Киев: Логос, 2000. 240 с.
41. Шваргау В.В., Михальська Л.М. Гербіциди. Фізико-хімічні та біологічні властивості. Київ: Логос, 2013. Т 2. 907 с.
42. Григоренко Н.В., Васильченко В.Ф., Мережинский Ю.Г., Моргун В.В., Логвиненко В.Ф., Шарманкин С.В. Цитогенетическая активность гербицида трефлана и его метаболитов при воздействии на семена кукурузы. *Цитология и генетика*. 1986. **30**. С. 294—298.
43. Кофман И.Ш. Газохроматографическое определение симазина, атразина и прометрина при совместном присутствии в культурных растениях. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1980. **12**, № 2. С. 198—201.

44. Кофман И.Ш., Нижко Л.В. Определение микроколичеств гербицидов группы ациланилидов хроматографией в тонком слое. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1984. **16**, № 3. С. 290—292.
45. Швартау В.В., Трач В.В. Детектування вмісту гербицидів в об'єктах навколишнього середовища за допомогою визначення активності ацетолактатсинтази. *Питання біоіндикації та екології*. 2000. **5**, № 3. С. 104—107.
46. Мордерер Е.Ю. Борьба с сорняками с помощью высоковольтного электрического разряда и СВЧ излучения. Регуляторные механизмы физиологических процессов у растений. Киев: Наукова думка, 1985. С. 97—98.
47. Мордерер Е.Ю., Гродзінський Д.М. Перекисне окиснення ліпідів і регуляція стану органічного спокою насіння. *Український ботанічний журнал*. 1988. **45**, № 6. С. 84—90.
48. Мордерер Е.Ю., Гродзінський Д.М., Хотяінцев В.М. Модель реакцій перекисного окиснення ліпідів в зв'язку з станом органічного спокою насіння. *Український ботанічний журнал*. 1992. **49**, № 5. С. 103—106.
49. Мордерер Е.Ю. Сучасний стан, проблеми та перспективи розвитку хімічного методу боротьби з бур'янами. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2008. **40**, № 6. С. 492—502.
50. Мережинський Ю.Г., Веселовський І.В. Довідник по гербицидах. Київ: Урожай, 1983. 208 с.
51. Івашенко О.О., Мережинський Ю.Г. Методики випробування агрохімікатів. Гербициди і десиканти. Методики випробування і застосування пестицидів: Трибель С.О. (ред.). Київ: Світ, 2001. С. 372—387.
52. Швартау В.В. Регуляція активності гербицидів за допомогою хімічних сполук. Київ: Логос, 2004. 222 с.
53. Гуральчук Ж.З., Сичук А.М., Гуменюк О.В., Родзевич О.П., Гринюк С.О., Мордерер Е.Ю. Ефективність контролювання бур'янів різними препаративними формами гербициду гліфосату залежно від якості води та застосування ад'юванту компаньйон голд. *Фізіологія рослин і генетика*. 2017. **49**, № 6. С. 507—514. <https://doi.org/10.15407/frg2017.06.513>
54. Сорокіна С.І., Родзевич О.П., Гуральчук Ж.З., Мордерер Е.Ю. Сумісне застосування в посівах сої гербицидів Хармоні та Пульсар з ад'ювантом Тренд 90. *Карантин і захист рослин*. 2016. № 5. С. 1—3.
55. Morderer Ye.Yu., Guralchuk Zh.Z., Rodzevych O.P., Novak L. The efficiency of adjuvant AGNS 1056-X joint application with herbicides aryloxyphenoxy propionic acid derivatives. *Fiziol. rast. genet.* 2020. **52**, N 3. P. 224—237. <https://doi.org/10.15407/frg2020.03.224>
56. Сосновая О.Н. Гербициды и минеральное питание растений. Киев: Наукова думка, 1983. 168 с.
57. Мережинский Ю.Г., Лукьянченко А.С., Семенов А.Г., Иванищев В.Н. Применение новых гербицидов и их комплексов при выращивании томатов. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1991. **23**, № 2. С. 192—196.
58. Мережинский Ю.Г., Семенов А.Г., Дудинец С.М. Комплексное применение гербицидов на посевах кукурузы. *Химия в сельском хозяйстве*. 1983. **7**. С. 37—38.
59. Мережинский Ю.Г., Семенов А.Г., Лукьянченко А.С. Гербицидные комплексы на моркови. *Химия в сельском хозяйстве*. 1986. **3**. С. 62—63.
60. Мережинский Ю.Г., Семенов А.Г., Самохвал Е.К. Применение ацетала, дуала, девринола и их комплексов при возделывании картофеля. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1989. **21**, № 6. С. 598—602.
61. Семенов А.Г., Мережинский Ю.Г. Комплексное применение гербицидов — эффективный способ борьбы с сорняками при возделывании кукурузы. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1985. **17**, № 4. С. 373—376.
62. Семенов А.Г., Мережинский Ю.Г., Дудинец С.М. Комплексное применение гербицидов — эффективный способ борьбы с сорняками в посевах сахарной свеклы. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1983. **15**, № 3. С. 280—283.
63. Мордерер Е.Ю., Гуральчук Ж.З., Моргун В.В. Проблема контролювання сегетальної рослинності в агрофітоценозах у контексті задачі збереження біорізноманіття. *Український ботанічний журнал*. 2018. **75**, № 6. С. 552—563. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.06.552>

64. Калинин Ф.Л., Мережинский Ю.Г., Воловик О.И. Биохимия синергизма действия производных симметричного атразина и 2,4-Д. Физиолого-биохимические основы питания растений. Киев: Наукова думка, 1968. С. 20–27.
65. Мережинский Ю.Г., Воловик О.И. Биохимия синергизма действия производных симметричного атразина и 2,4-Д. Физиология и биохимия регуляции роста растений. Киев: Наукова думка, 1966. С. 12–14.
66. Мережинский Ю.Г., Лапина Т.В. Нарушение экзергонических процессов у растений при совместном действии симазина и 2,4-Д. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1974. 6, № 6. С. 596–600.
67. Мордерер Є.Ю., Мережинський Ю.Г. Гербіциди. Механізми дії та практика застосування. Київ: Логос, 2009. 379 с.
68. Мордерер Є.Ю., Нізков Є.І., Радченко М.П., Родзевич О.П., Сичук А.М. Контролювання бур'янів у посівах сільськогосподарських культур за допомогою гербіцидів. Київ: Логос, 2014. 260 с.
69. Мордерер Є.Ю., Мережинський Ю.Г. Бакові суміші гербіцидів. Застосування препаратів похідних сульфонілсечовини з похідними арилоксифеноксипропіонової кислоти для захисту посівів озимої пшениці та ярого ячменю. *Захист рослин*. 2001. № 9. С. 11–12.
70. Мордерер Є.Ю., Мережинський Ю.Г., Лук'янченко О.С. Застосування бакових сумішей гербіцидів гранстару та ланцету на посівах озимої пшениці. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2002. 34, № 1. С. 35–39.
71. Мордерер Є.Ю., Лук'янченко О.С. Застосування бакових сумішей гербіциду титусу з ауксиноподібними гербіцидами на посівах кукурудзи. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2002. 34, № 3. С. 265–269.
72. Гуральчук Ж.З., Сорокіна С.І., Родзевич О.П., Мордерер Є.Ю. Азотфіксувальна активність сої за сумісного застосування гербіцидів і мікродобрив. *Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Сер. Біологія, хімія*. 2012. 25 (64), № 4. С. 34–39.
73. Сорокіна С.І., Родзевич О.П., Мордерер Є.Ю. Ефективність контролювання бур'янів і селективність щодо рослин сої за комплексного застосування гербіцидів імазамоксу та тифенсульфуронметилу. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2012. 44, № 4. С. 336–346.
74. Morderer Ye.Yu., Radchenko M.P., Kyforuk I.M., Pavlenko V.V. Selectivity and efficacy of herbicide GF-3488 containing synthetic auxins halauxifen-methyl and clopyralid in winter oilseed rape crops in Ukraine. *Fiziol. rast. genet.* 2020. 52, N 5. P. 388–400. <https://doi.org/10.15407/frg2020.05.388>
75. Мордерер Е.Ю., Мережинский Ю.Г., Григоренко Н.В., Лукьянченко А.С. Применение гербицидов с добавлением инсектофунгицидов при возделывании картофеля. *Вісник аграрної науки*. 1999. № 9. С. 22–25.
76. Мордерер Є.Ю., Мережинський Ю.Г., Григоренко Н.В., Лук'янченко О.С. Бакові суміші пестицидів дають змогу істотно поліпшити захист посівних томатів від бур'янів та хвороб. *Захист рослин*. 1998. № 9. С. 16–17.
77. Мордерер Є.Ю., Мережинський Ю.Г., Григоренко Н.В., Лук'янченко О.С. Ефективна суміш. Застосування гербіцидів гезагарду та фузиладу супер з додаванням інсектициду децис на посівах моркви. *Захист рослин*. 2002. № 2. С. 17–18.
78. Селективна бакова суміш гербіцидів для контролювання в посівах соняшника одnorічних дводольних бур'янів та попередження виникнення резистентності до гербіцидів: пат. 131799 Україна. МПК А01N 37/10, А01N 47/28. Опубл. 25.01.2019, Бюл. № 2.
79. Синергічна бакова суміш гербіцидів для контролювання в посівах соняшника одnorічних дводольних і злакових бур'янів та попередження виникнення резистентності до гербіцидів: пат. 131800 Україна. МПК А01N 37/10, А01N 47/28. Опубл. 25.01.2019, Бюл. № 2.
80. Kraehmer H., Laber B., Rosinger C., Shulz A. Herbicides as weed control agents: state of the art: I. Weed control research and safener technology: the path to modern agriculture. *Plant Physiol.* 2014. 166. P. 1119–1131. <https://doi.org/10.1104/pp.114.241901>
81. Сичук А.М., Радченко М.П., Мордерер Є.Ю. Запрограмована загибель клітин у патогенезі, індукованому гербіцидами — інгібіторами ацетил-КоА-карбоксилази. *Біол. студії*. 2013. 7, № 2. С. 101–106. <https://doi.org/10.30970/sbi.0702.294>

82. Sychuk A., Radchenko M., Morderer Ye. The increase of phytotoxic action of graminicide fenoxaprop-P-ethyl by NO donor sodium nitropruside. *Science and education a new dimension: natural and technical science*. 2013. **1** (2), Iss. 15. P. 21–22.
83. Мордерер Є.Ю., Паланиця М.П., Родзевич О.П. Дослідження участі вільнорадикальних окиснювальних реакцій у розвитку фітотоксичної дії грамініцидів. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2008. **40**, № 1. С. 56–62.
84. Паланиця М.П., Трач В.В., Родзевич О.П., Мордерер Є.Ю. Можлива участь активних форм кисню у розвитку фітотоксичної дії грамініцидів. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2008. **40**, № 4. С. 355–361.
85. Паланиця М.П., Трач В.В., Мордерер Є.Ю. Генерування активних форм кисню за дії грамініцидів і модифікаторів їх активності. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2009. **41**, № 4. С. 328–334.
86. Паланиця М.П., Сорокіна С.І., Мордерер Є.Ю. Активні форми кисню та їх трансформація під час формування бобово-ризобіального симбіозу за дії гербіцидів. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2012. **44**, № 4. С. 302–311.
87. Радченко М.П., Сичук А.М., Мордерер Є.Ю. Зменшення антагонізму в сумішах грамініцидів з гербіцидами інгібіторами ацетолактатсинтази за допомогою специфічного інгібітора активності супероксиддисмутази. *Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Сер. Біологія, хімія*. 2013. **26** (65), № 3. С. 161–168.
88. Радченко М.П., Сичук А.М., Родзевич О.П., Мордерер Є.Ю. Підвищення вибірної фітотоксичності та стан прооксидантно-антиоксидантної рівноваги в разі застосування грамініциду феноксапроп-Р-етилу в потрійній суміші з гербіцидом синергістом та антагоністом. *Физиология растений и генетика*. 2013. **45**, № 4. С. 306–312.
89. Radchenko M.P., Sychuk A.M., Morderer Ye.Yu. Decrease of the herbicide fenoxaprop phytotoxicity in the drought condition: the role of antioxidant enzymatic system. *J. Plant Protection Res.* 2014. **54**, Iss. 4. P. 390–394.

Отримано 01.03.2021

REFERENCES

- Kalinin, F.L. (1959). Embryonic development of plants. Kyiv: Urozhay [in Russian].
- Kalinin, F.L., Sarnatskaya, V.V. & Polishchuk, V.E. (1980). Tissue culture methods in plant physiology and biochemistry. Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
- Kalinin, F.L., Kushnir, G.P. & Sarnatskaya, V.V. (1992). Microclonal plant propagation technology. Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
- Musiyaka, V.K. (1984). Embryonic culture as a way to obtain distantly related hybrids. Kyiv. Dep. VINITI 05/25/84, No. 3452-3484 [in Russian].
- Sarnatskaya, V.V. (1983). The cell cycle and the proliferative activity of plant tumors. In: Cell cycle of plants (pp. 175-183), Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
- Sarnatskaya, V.V. (1993). Physiological aspects of tumor growth in plants. Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
- Grodzinsky, D.M. & Gudkov, I.N. (1973). Protection of plants from radiation damage. Moscow: Atomizdat [in Russian].
- Gudkov, I.N. & Grodzinsky, D.M. (1976). The role of asynchrony of cell division and heterogeneity of the meristem in the radio resistance of plants. In: Mechanisms of radioresistance of plants (pp. 110-137), Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
- Troyan, V.M. (1998). Cell cycle of plants and its regulation. Kyiv: Naukova dumka [in Ukrainian].
- Kalinin, F.L. & Merezhinsky, Yu.G. (1965). Plant growth regulators. Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
- Kalinin, F.L. (1978). Fundamentals of molecular biology. Kyiv: Vyshcha shkola [in Russian].
- Kalinin, F.L. (1984). Biologically active substances in crop production: theory and practice. Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
- Kalinin, F.L. (1986). Theoretical foundations of plant growth, development and productivity management by endogenous and exogenous factors. *Fiziologia i biokhimiya kult. ras-tenij*, 18, No. 6, pp. 537-555 [in Russian].

14. Melnichuk, Yu.P. (1990). Effect of cadmium ions on cell division and plant growth. Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
15. Kurchii, B.A. (1993). Functionally active groups of bioregulators. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 25, No. 1, pp. 82-92 [in Russian].
16. Kurchii, B.A. (1998). What growth regulators regulate. Kyiv: Logos [in Russian].
17. Yavorskaya, V.V., Dragovoz, I.V., Savinsky, S.V., Markova, V.E. & Kofman, I.Sh. (1989). Determination of cyclic 3',5'-AMP (cAMP) in plant tissues by high-performance liquid chromatography. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 20, No. 6, pp. 607-614 [in Russian].
18. Dragovoz, I.V., Yavorskaya, V.K. & Naumenko, E.G. (1994). Influence of cAMP on the activity of RNA polymerase II of isolated nuclei of rye seedlings under the influence of low positive temperatures. *Dopovidi Natsional'noyi akademiyi nauk Ukrainy*, No. 3, pp. 148-151 [in Russian].
19. Dragovoz, I.V., Yavorskaya, V.K. & Melnichuk, Yu.P. (1997). Identification of cAMP phosphodiesterase, sensitive to Ca^{2+} ions and calmodulin, and its possible role in the interaction of the adenylate cyclase system with phytohormones. *Biopolimery i kletka*, 13, No. 2, pp. 116-120 [in Russian].
20. Yavorskaya, V.K. & Dragovoz, I.V. (1999). Physiological role of 3',5'-adenosine monophosphate in a plant cell. Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
21. Savinsky, S.V., Kofman, I.Sh., Kofanov, V.I. & Stasevskaya, I.P. (1987). Methodological approaches to the determination of phytohormones using spectrodensitometric thin-layer chromatography. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 19, No. 2, pp. 210-215 [in Russian].
22. Savinsky, S.V., Dragovoz, I.V. & Pedchenko, V.K. (1991). Determination of content of zeatin, indolyl-3-acetic and abscisic acids in plant sample by high performance liquid chromatography. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 23, No. 6, pp. 611-619 [in Russian].
23. Savinsky, S.V., Yavorskaya, V.K. & Dragovoz, I.V. (1995). New environmentally friendly cytokinin preparations. *Dopovidi Natsional'noyi akademiyi nauk Ukrainy*, No. 5, pp. 117-120 [in Russian].
24. Dragovoz, I.V. (1998). Wastes of alcohol yeast production as a source of phytohormones. *Dopovidi Natsional'noyi akademiyi nauk Ukrainy*, No. 3, pp. 170-174 [in Ukrainian].
25. Dragovoz, I.V., Volkogon, M.V., Yavorska, V.K., Musienko, M.M. & Bogdanovich, A.V. (2006). Physiological activity of components of vermicompost and creation of a complex growth regulator on their basis. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 38, No. 4, pp. 292-300 [in Ukrainian].
26. Antonyuk, V.P., Dragovoz, I.V., Makoveichuk, T.I., Bogdanovich, A.V. & Yavorska, V.K. (2009). Technology of plant growth regulator obtaining from waste products of food industry. *Nauka ta innovatsii*, 5, No. 3, pp. 25-39 [in Ukrainian].
27. Lobov, V.P. & Kalinin, F.L. (1965). Results and prospects of the chemical method of combating Russian knapweed. In: *Russian knapweed and measures to combat it* (pp. 86-102), Kyiv: UASHN [in Ukrainian].
28. Kalinin, F.L. (1989). Application of growth regulators in agriculture. Kyiv: Urozhay [in Ukrainian].
29. Kalinin, F.L. & Boreyko, V.K. (1981). Theoretical bases of application of hydrazide of maleic acid in crop production. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 13, No. 1, pp. 3-13 [in Russian].
30. Gvozdyak, I.N., Kalinin, F.L., Kochina, O.A. & Boreyko, V.K. (1980). MH-sodium against infestation by broomrape in tobacco crops. *Zashchyta rastenij*, No. 6, p. 56 [in Russian].
31. Kalinin, F.L. & Kurchii, B.O. (1982). Influence of retardants on stability of winter rye against lodging and formation of its harvest. *Visnyk s.-h. nauky*, No. 9, pp. 22-26 [in Ukrainian].
32. Kalinin, F.L. & Kurchii, B.A. (1987). The ethephon effect on formation of cell wall structure in winter rye stem. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 19, No. 1, pp. 72-76 [in Russian].
33. Kalinin, F.L. & Chaiko, A.L. (1986). Possible ways to decrease sugar losses when storing sugar beet. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 18, No. 5, pp. 419-426 [in Russian].
34. Merezhinsky, Yu.G. (1968). Uptake and inactivation of herbicides in plants. In *Physiology and biochemistry of plants in Ukraine* (pp. 110-122), Kyiv: Naukova dumka [in Russian].

35. Merezhinsky, Yu.G., Vasilchenko, V.F. & Kofman, I.Sh., Dubrovskaya A.A. & Aki-menko, L.I. (1984). Treflan metabolism in the soil and the uptake of its metabolites by plants. In Mechanism of action of herbicides and synthetic plant growth regulators (pp. 110-122), Ufa [in Russian].
36. Lapina, T.V., Khodeeva, L.V. & Merezhinsky, Yu.G. (1980). Effect of herbicides on the functions of chloroplast. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 12, No. 5, pp. 535-539 [in Russian].
37. Merezhinsky, Yu.G. & Sharmankin, S.V. (1986). Assembly of microtubules in vitro in the presence of trifluralin. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 18, No. 3, pp. 299-303 [in Russian].
38. Lapina, T.V., Khodeeva, L.V. & Merezhinsky, Yu.G. (1981). About the mechanism of action of the promethrin on the plant. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 13, No. 3, pp. 301-305 [in Russian].
39. Lapina, T.V. & Khodeeva, L.V. (1982). The behavior of sim-triazine in chloroplasts. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 14, No. 3, pp. 232-236 [in Russian].
40. Morderer, Ye.Yu. (2000). Selective phytotoxicity of herbicides. Kyiv: Logos [in Russian].
41. Schwartau, V.V. & Mykhalska, L.M. (2013). Herbicides. Physico-chemical and biological properties (Vol. 2). Kyiv: Logos [in Ukrainian].
42. Grigorenko, N.V., Vasilchenko, V.F., Merezhinsky, Yu.G., Morgun, V.V., Logvinenko, V.F. & Sharmankin, S.V. (1986). Cytogenetic activity of herbicide treflane and its metabolites which affect the maize seeds. *Cytolohiya i henetyka*, 20, pp. 294-298 [in Russian].
43. Kofman, I.Sh. (1980). Gas chromatographic determination of simazine, atrazine and promethrin at co-presence in cultivated plants. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 12, No. 2, pp. 198-201 [in Russian].
44. Kofman, I.Sh. & Nizhko, L.V. (1984). Determination of microquantities of herbicides of a group of acylanilides by thin layer chromatography. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 16, No. 3, pp. 290-292 [in Russian].
45. Schwartau, V.V. & Trach, V.V. (2000). Detection of the content of herbicides in environmental objects by determining the activity of acetolactate synthase. *Questions of bioindication and ecology*, 5, No. 3, pp. 104-107 [in Ukrainian].
46. Morderer, Ye.Yu. (1985). Weed control with the help of high-voltage electrical discharge and microwave radiation. In *Regulatory mechanisms of physiological processes in plants* (pp. 110-122), Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
47. Morderer, Ye.Yu. & Grodzinsky, D.M. (1988). Peroxidation of lipids and regulation of the state of organic dormancy of seeds. *Ukr. Bot. J.*, 45, No. 6, pp. 84-90 [in Ukrainian].
48. Morderer, Ye.Yu., Grodzinsky, D.M. & Khotyaintsev, V.M. (1992). The model of lipid peroxidation reactions as related to the organic dormancy state of seeds. *Ukr. Bot. J.*, 49, No. 5, pp. 103-106 [in Ukrainian].
49. Morderer, Ye.Yu. (2008). Current state, problems and prospects of the development of chemical method of weed control. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 40, No. 6, pp. 492-502 [in Ukrainian].
50. Merezhinsky, Yu.G. & Veselovsky, I.V. (1983). Herbicide guide. Kyiv: Urozhay [in Ukrainian].
51. Ivashchenko, O.O. & Merezhinsky, Yu.G. (2001). Methods of testing agrochemicals. In: Tribel, S.O. (Ed.). *Herbicides and desiccants. Methods of testing and application of pesticides* (pp. 372-387), Kyiv: Svit [in Ukrainian].
52. Schwartau, V.V. (2004). Regulation of activity of herbicides with the help of chemical compounds. Kyiv: Lohos [in Ukrainian].
53. Guralchuk, Zh.Z., Sychuk, A.M., Gumenyuk, O.V., Rodzevich, O.P., Grinyuk, S.O. & Morderer, Ye.Yu. (2017). Efficacy of weed control by different formulations of glyphosate herbicide depending on water quality and application of companion gold adjuvant. *Fiziol. rast. genet*, 49, No. 6, pp. 507-514 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2017.06.513>
54. Sorokina, S.I., Rodzevich, O.P., Guralchuk, Zh.Z. & Morderer, Ye.Yu. (2016). Joint application of Harmony and Pulsar herbicides with Trend 90 adjuvant in soybean crops. *Karantin i zahist roslun*, No. 5, pp. 1-3 [in Ukrainian].
55. Morderer, Ye.Yu., Guralchuk, Zh.Z., Rodzevych, O.P. & Novak, L. (2020). The efficiency of adjuvant AGNS 1056-X joint application with herbicides aryloxyphenoxy pro-

- panionic acid derivatives. *Fiziol. rast. genet.*, 52, No. 3, pp. 224-237. <https://doi.org/10.15407/frg2020.03.224>
56. Sosnovaya, O.N. (1983). Herbicides and mineral nutrition of plants. Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
 57. Merezhinsky, Yu.G., Lukyanenko, A.S., Semenov, A.G. & Ivanishchev, V.N. (1991). Application of new herbicides and their complexes in the cultivation of tomatoes. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 23, No. 2, pp. 192-196 [in Russian].
 58. Merezhinsky, Yu.G., Semenov, A.G. & Dudinets, S.M. (1983). Complex application of herbicides on corn crops. *Khimiya v sel'skom khozyaystve*, No. 7, pp. 37-38 [in Russian].
 59. Merezhinsky, Yu.G., Semenov, A.G. & Lukyanenko, A.S. (1986). Herbicidal complexes on carrots. *Khimiya v sel'skom khozyaystve*, No. 3, pp. 62-63 [in Russian].
 60. Merezhinsky, Yu.G., Semenov, A.G. & Samokhval, E.K. (1989). Application of acetal, dual, devrinol and their complexes during potato cultivation. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 21, No. 6, pp. 598-602 [in Russian].
 61. Semenov, A.G. & Merezhinsky, Yu.G. (1985). The complex application of herbicides is an effective way to control weeds when cultivating corn. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 17, No. 4, pp. 373-376 [in Russian].
 62. Semenov, A.G., Merezhinsky, Yu.G. & Dudinets, S.M. (1983). Complex application of herbicides is an effective way to control weeds in sugar beet crops. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 15, No. 3, pp. 280-283 [in Russian].
 63. Morderer, Ye.Yu., Guralchuk, Zh.Z. & Morgun, V.V. (2018). The problem of controlling segetal vegetation in agrophytocenoses in the context of biodiversity conservation. *Ukr. Bot. J.*, 75, No. 6, pp. 552-563 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.06.552>
 64. Kalinin, F.L., Merezhinsky, Yu.G. & Volovik, O.I. (1968). Biochemistry of synergistic action of derivatives of symmetric atrazine and 2,4-D. Physiological and biochemical bases of plant nutrition. Kyiv: Naukova dumka, No. 4, pp. 20-27 [in Russian].
 65. Merezhinsky, Yu.G. & Volovik, O.I. (1966). Biochemistry of synergistic action of derivatives of symmetric atrazine and 2,4-D. In *Physiology and biochemistry of plant growth regulation*. Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
 66. Merezhinsky, Yu.G. & Lapina, T.V. (1974). Destruction of exergonic processes in plants with the joint action of simazine and 2,4-D. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 6, No. 6, pp. 596-600 [in Russian].
 67. Morderer, Ye.Yu. & Merezhinsky, Yu.G. (2009). Herbicides. Mechanisms of action and practice of application. Kyiv: Logos [in Ukrainian].
 68. Morderer, Ye.Yu., Nizkov, Ye.I., Radchenko, M.P., Rodzevich, O.P. & Sychuk, A.M. (2014). Control of weeds in crops with the help of herbicides. Kyiv: Logos [in Ukrainian].
 69. Morderer, Ye.Yu. & Merezhinsky, Yu.G. (2001). Tank mixtures of herbicides. Application of preparations of derivatives of sulfonylureas with derivatives of aryloxyphenoxypropionic acid for protection of winter wheat and spring barley crops. *Zakhyst roslyn*, No. 9, pp. 11-12 [in Ukrainian].
 70. Morderer, Ye.Yu., Merezhinsky, Yu.G. & Lukyanenko, O.S. (2002). Application of tank mixtures of granstar and lancetum herbicides on winter wheat crops. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 34, No. 1, pp. 35-39 [in Ukrainian].
 71. Morderer, Ye.Yu. & Lukyanenko, O.S. (2002). Application of tank mixtures of herbicide titus with auxinic herbicides on corn crops. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 34, No. 3, pp. 265-269 [in Ukrainian].
 72. Guralchuk, Zh.Z., Sorokina, S.I., Rodzevich, O.P. & Morderer, Ye.Yu. (2012). Soybean nitrogen-fixing activity at combined application of herbicides with microfertilizers. *Uch. zapysky Tavrich. nats. un-tu im. V.I. Vernads'koho. Ser. Biolohiya, khimiya*, 25 (64), No. 4, pp. 34-39 [in Ukrainian].
 73. Sorokina, S.I., Rodzevich, O.P. & Morderer, Ye.Yu. (2012). Effectiveness of weeds control and selectivity for soybean plants at complex application of herbicides imazamox and tyfensulfuronmethyl. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 44, No. 4, pp. 336-346 [in Ukrainian].
 74. Morderer, Ye.Yu., Radchenko, M.P., Kyforuk, I.M. & Pavlenko, V.V. (2020). Selectivity and efficacy of herbicide GF-3488 containing synthetic auxins halauxifen-methyl and

- clopyralid in winter oilseed rape crops in Ukraine. *Fiziol. rast. genet.*, 2, No. 5, pp. 388-400. <https://doi.org/10.15407/frg2020.05.388>
75. Morderer, Ye.Yu., Merezhinsky, Yu.G., Grigorenko, N.V. & Lukyanchenko, A.S. (1999). Application of herbicides with the addition of insectofungicides in the cultivation of potatoes. *Visn. ahrar. nauky*, No. 9, pp. 22-25 [in Russian].
 76. Morderer, Ye.Yu., Merezhinsky, Yu.G., Grigorenko, N.V. & Lukyanchenko, O.S. (1998). Tank mixtures of pesticides allow us to significantly improve the protection of sowing tomatoes from weeds and diseases. *Zakhyst roslyn*, No. 9, pp. 16-17 [in Ukrainian].
 77. Morderer, Ye.Yu., Merezhinsky, Yu.G., Grigorenko, N.V. & Lukyanchenko, O.S. (2002). Effective mixture. Application of Hesagard and Super Fusilade herbicides with the addition of insecticide Decis on carrots sowings. *Zakhyst roslyn*, No. 2, pp. 17-18 [in Ukrainian].
 78. Pat. 131799 UA, IPC A01N 37/10, A01N 47/28, Selective tank mix of herbicides for control of annual dicotyledonous weeds in sunflower crops and prevention of herbicide resistance, Morderer, Ye.Yu., Sychuk, A.M., Rodzevich, O.P., Grinyuk, S.O., Publ. 25.01.2019 [in Ukrainian].
 79. Pat. 131800 UA, IPC A01N 37/10, A01N 47/28, Synergistic tank mixture of herbicides for control of annual dicotyledonous and cereal weeds in sunflower crops and prevention of herbicide resistance, Morderer, Ye.Yu., Sychuk, A.M., Rodzevich, O.P., Grinyuk, S.O., Publ. 25.01.2019 [in Ukrainian].
 80. Kraehmer, H., Laber, B., Rosinger, C. & Shulz, A. (2014). Herbicides as weed control agents: state of the art: I. Weed control research and safener technology: the path to modern agriculture. *Plant Physiology*, 166, pp. 1119-1131. <https://doi.org/10.1104/pp.114.241901>
 81. Sychuk, A.M., Radchenko, M.P. & Morderer, Ye.Yu. (2013). Programmed cell death in the pathogenesis induced by herbicides inhibitors of acetyl-CoA carboxylase. *Biol. studiyi*, 2, pp. 101-106 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.30970/sbi.0702.294>
 82. Sychuk, A., Radchenko, M. & Morderer, Ye. (2013). The increase of phytotoxic action of graminicide fenoxaprop-P-ethyl by NO donor sodium nitroprusside. *Science and education a new dimension: natural and technical science*, 1 (2), No. 15, pp. 21-22.
 83. Morderer, Ye.Yu., Palanytsa, M.P. & Rodzevich, O.P. (2008). Investigation of the participation of free radical oxidation reactions in the development of phytotoxic effects of graminicides. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 40, No. 1, pp. 56-62 [in Ukrainian].
 84. Palanytsa, M.P., Trach, V.V., Rodzevich, O.P. & Morderer, Ye.Yu. (2008). Possible participation of reactive oxygen species in the development of phytotoxic effects of graminicides. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 40, No. 4, pp. 355-361 [in Ukrainian].
 85. Palanytsa, M.P., Trach, V.V. & Morderer, Ye.Yu. (2009). The generation of reactive oxygen species under the action of graminicides and modifiers of their phytotoxicity. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 41, No. 4, pp. 328-334 [in Ukrainian].
 86. Palanytsa, M.P., Sorokina, S.I. & Morderer, Ye.Yu. (2012). Reactive oxygen species and their transformation in the formation of rhizobia-legume symbiosis under the of herbicides action. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 44, No. 4, pp. 302-311 [in Ukrainian].
 87. Radchenko, M.P., Sychuk, A.M. & Morderer, Ye.Yu. (2013). The reducing of antagonism in the mixtures of herbicides through specific inhibitor of superoxide dismutase. *Uch. zapysky Tavrich. nats. un-tu im. V.I. Vernads'koho. Ser. Biolohiya, khimiya*, 26 (65), No. 3, pp. 161-168 [in Ukrainian].
 88. Radchenko, M.P., Sychuk, A.M., Rodzevich, O.P. & Morderer, Ye.Yu. (2013). The increasing of graminicide fenoxaprop-P-ethyl selective phytotoxicity and state of prooxidant-antioxidant balance under the applying in tank mixture with synergistic and antagonistic herbicides. *Fiziol. rast. genet.*, 45, No. 4, pp. 306-312 [in Ukrainian].
 89. Radchenko, M.P., Sychuk, A.M. & Morderer, Ye.Yu. (2014). Decrease of the herbicide fenoxaprop phytotoxicity in the drought condition: the role of antioxidant enzymatic system. *J. Plant Protection Res.*, 54, No. 4, pp. 390-394. <https://doi.org/10.2478/jppr-2014-0058>.

Received 01.03.2021

INVESTIGATIONS OF MECHANISMS OF ACTION OF PHYSIOLOGICALLY ACTIVE SUBSTANCES AND HERBICIDES: MAIN ACHIEVEMENTS AND INNOVATIVE DEVELOPMENTS

Ye.Yu. Morderer, Zh.Z. Guralchuk

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylkivska St., Kyiv, 03022, Ukraine
e-mail: morderer@ifrg.kiev.ua

The problems and main achievements of researches of mechanisms of action of physiologically active substances, including herbicides are analyzed. Considerable attention is paid to the results of fundamental researches aimed at studying the theoretical bases of plant growth and development management, and applied developments to create growth regulators of natural origin, and the use of synthetic and natural physiologically active substances in agriculture. The main achievements of researches on the physiology of herbicides action: elucidation of specific sites of herbicide action, determination of mechanisms of uptake, translocation and detoxification of active substances of herbicides in plants, establishment of basic patterns of interaction effects in herbicide complexes are described. Innovative developments are discussed: environmentally friendly weed control technologies, creation of herbicide compositions to prevent the emergence of resistance. It is concluded that the discovery of the mechanisms of herbicide-induced pathogenesis will open opportunities for the search for new highly effective herbicides, solving the problem of resistance and further improving the chemical method of weed control.

Key words: physiologically active substances, herbicides, weeds, resistance, induced pathogenesis, complex application of herbicides.