

ТЕМА 5 РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

1 Понятие об онтогенезе, росте и развитии растений.

Каждый живой организм подвергается количественным и качественным изменениям, которые прекращаются при известных условиях периодами покоя.

Рост – это количественные изменения в ходе развития, которые заключаются в необратимом увеличении размеров клетки, органа или целого организма.

Развитие – это качественные изменения компонентов организма, при которых имеющиеся функции преобразуются в другие. Развитие – это изменения, происходящие в растительном организме в процессе его жизненного цикла. Если этот процесс рассматривать как установление формы, то он называется морфогенезом.

Пример роста – разрастание ветвей благодаря размножению и увеличению клеток; образование проростков из семян, образование цветка и т.д.

Процесс развития включает в себя целый ряд сложных и очень строго скоординированных химических превращений.

Кривая, характерная для роста всех органов, растений, популяций и т.д. (от сообщества до молекулярного уровня) имеет S-образный, или сигмоидный, вид.

Эту кривую можно разделить на ряд участков:

- начальная лаг-фаза, протяжение которой зависит от внутренних изменений, служащих для подготовки к росту;
- логарифмическая фаза, или период, когда зависимость логарифма скорости роста от времени описывается прямой;
- фаза постепенного снижения скорости роста;
- фаза, на протяжении которой организм достигает стационарного состояния.

Протяженность каждой из слагающих S-кривую фаз и ее характер зависят от ряда внутренних и внешних факторов.

На длительность лаг-фазы прорастания семян влияют отсутствие или избыток гормонов, ингибиторы роста, физиологическая неспелость зародыша, недостаток воды и кислорода, отсутствие оптимальной температуры, световой индукции и др.

Протяженность логарифмической фазы связана с рядом специфических факторов и зависит от особенностей генетической программы развития, закодированной в ядре, градиента фитогормонов, интенсивности транспорта питательных элементов и т.д.

Торможение роста может быть результатом изменения факторов окружающей среды, оно определяется сдвигами, связанными с накоплением ингибиторов и своеобразных белков старения.

Полное торможение роста обычно связывают со старением организма, т.е. с тем периодом, когда скорость синтетических процессов идет на убыль.

2 Фитогормоны и их функции.

Признаки отнесения вещества к гормонам:

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

Итак, любой гормон представляет собой вещество, образуемое в малых количествах в одной части организма и транспортируемое затем в другую часть растения, где он оказывает соответствующее действие. Расстояние, на которое транспортируется гормон, может быть относительно большим, например, от корня до листа, от последнего к почке, может быть и меньшим – от апикальной меристемы до находящихся ниже клеток, или совсем малым – в пределах одной клетки.

У высших растений содержатся важные классы регулирующих рост гормонов, основные из которых: **ауксин, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота и этилен.**

Ауксин синтезируется растущими апикальными зонами стеблей, в том числе молодыми листьями. От апекса ауксин мигрирует в зону растяжения, где он специфически влияет на рост растяжением. Природный ауксин представляет собой простое соединение – индолил-3-уксусную кислоту (ИУК):

Транспорт ИУК происходит полярно со скоростью 10-15 см/ч от вершины побегов к корням. Механизм полярного транспорта следующий: в апикальный конец клетки ИУК проникает пассивно совместно с H^+ , а в базальном конце – активно секретируется через клеточную мембрану.

Физиологическое действие ауксина сложное. Разные ткани отвечают на действие ауксина увеличением роста, которое обусловлено стимуляцией растяжения клеток.

Аттрагирующее действие заключается в том, что клетки и ткани, обогащенные ауксином, становятся центрами притяжения веществ. Роль ауксина в стимуляции опадания листьев и цветов связана с заметным понижением его содержания в листьях. Это приводит к старению листьев. Стареющие ткани продуцируют этилен, который действует на отделительную зону (зона опадания).

Сам же ауксин задерживает опадание листа и цветов. Есть доказательства, что ауксин, кроме участия в растяжении клеток и опадании листьев, стимулирует процессы клеточного деления. Вероятно, ауксины повышают камбиальную активность. Считают, что ауксины участвуют в дифференциации сосудистой ткани в период начала ростового процесса и в образовании боковых корней. Превращение завязи в плод – еще один контролируемый ауксином процесс. Первостепенную роль играет ауксин в ростовых движениях – тропизмах и настигах.

В основе действия ауксинов существует два механизма: быстрое влияние ауксинов на мембранную систему, где за счет энергии АТФ увеличивается транспорт водородных ионов из цитоплазмы в клеточную оболочку и ускоряется размягчение клеточной оболочки; медленное влияние ауксинов через геномную систему на синтез белков, определяющих рост клеток.

Наличие обоих механизмов весьма вероятно, поскольку ауксин не только вызывает выход протонов, но и изменяет микроструктуру цитоплазмы (микротрубочки).

Гиббереллины – фитогормоны, преимущественно класса тетрациклических дитерпеноидов. Все гиббереллины – карбоновые кислоты, поэтому их называют гибберелловыми кислотами. Известно более 110 разных гиббереллинов (ГК), многие из которых не обладают физиологической активностью в растениях.

ГК синтезируются главным образом в корнях и листьях. Транспорт их осуществляется пассивно с ксилемным и флоэмным потоками. ГК при нанесении на некоторые растения вызывают сильное удлинение стебля, а в ряде случаев и уменьшение листовой поверхности. Самое яркое проявление их действия – быстрая стимуляция удлинения цветоножки (стрелкование) и во многих случаях стимуляция цветения длиннодневных растений. У короткодневных растений ГК, вероятно, оказывают обратный эффект на цветение. Место действия ГК – апикальная и интеркалярная меристемы.

Обработка ГК выводит семена и клубни некоторых растений из состояния покоя. Экзогенно введенный ГК снимает у двухгодичных растений необходимость в яровизации, стратификации у тех семян, для которых стратификация необходима. ГК вызывают партенокарпию: для этого цветки необходимо опрыскивать раствором ГК. Ауксин тоже может вызывать партенокарпию, но ГК более активны. В тканях, обработанных ГК, увеличивается содержание ИУК. Считают, что физиологической основой карликовости большинства растений является нарушение гиббереллового обмена, который приводит к недостатку эндогенных гиббереллинов.

Ауксины и гиббереллины представляют два сильнодействующих класса регуляторов. Однако они не способны регулировать ход ростового процесса в онтогенезе.

Цитокинины. Ни один из предыдущих гормонов не может повлиять на процесс зеленения изолированных листьев, закладку почек в культуре тканей. Этими свойствами обладают цитокинины, получившие свое название из-за способности стимулировать цитокинез (клеточное деление). Цитокинин обнаружен в некоторых бактериях, водорослях, грибах и насекомых. Основное место синтеза цитокининов – корни; однако в последнее время получены данные о том, что синтез цитокининов может происходить и в семенах. Из корней цитокинины пассивно транспортируются в наземные органы по ксилеме.

Роль цитокининов в процессах клеточных делений связана со стимуляцией репликации ДНК и регуляцией переходов из предшествующих фаз в фазу митоза. Есть данные о действии цитокинина на транспорт K^+ , H^+ , Ca^{2+} .

Этилен ($CH_2 = CH_2$) – гормон старения (гормональный фактор газоподобного типа). Давно известно, что одно гнилое яблоко в бочке вызывает

порчу всех остальных. Как оказалось, в гнилом яблоке вырабатывается летучее вещество – этилен, производящий разрушительное действие в здоровых плодах. Тот факт, что действие этилена можно снять повышенной концентрацией CO_2 в окружающей среде, лежит в основе практического приема хранения яблок и других плодов. Этилен вызывает образование апикального изгиба во многих этиолированных проростках; действие света на выпрямление изгиба связано с тем, что свет ингибирует образование этилена. Этилен может влиять на геотропизм и другие опосредованные ауксином реакции (например, подавление роста боковых почек). Этилен тормозит полярный транспорт ауксина, усиливает процессы старения, опадения листьев и плодов, устраняет апикальное доминирование, а также ускоряет созревание плодов.

Абсцизовая кислота (АБК) – природный гормональный ингибитор роста терпеноидной природы. АБК синтезируется главным образом в листьях, а также в корневом чехлике. Перемещение АБК в растениях происходит как в базипетальном, так и в акропетальном направлениях в составе ксилемного и флоэмного соков.

В большинстве случаев АБК тормозит рост растений. Этот гормон чаще выступает как антагонист ИУК, цитокинина и гиббереллинов. АБК ингибирует прорастание семян и рост почек, содействует опадению листьев, связанному с их старением. АБК ускоряет распад нуклеиновых кислот, белков и хлорофилла. В некоторых случаях АБК – активатор: стимулирует развитие партенокарпии у розы, удлинение гипокотилия огурца, образование корней у черенков фасоли. В высоких количествах АБК образуется при стрессах (при действии разных неблагоприятных факторов внешней среды). Особенно много ее образуется при водном стрессе в листьях. Действие АБК в этом случае обусловлено ее влиянием на функционирование H^+ -помпы, вызывающим отток ионов K^+ из замыкающих клеток, в результате чего устьица закрываются и тем самым предотвращается опасность высыхания. АБК может выполнять и сигнальную роль при водном дефиците.

Таким образом, АБК – ингибитор широкого действия, который влияет на процессы покоя, роста, движения устьиц, геотропизма, поступления веществ в клетку.

Действие света на растение подразделяется на фотосинтетическое, тепловое и регуляторно-фотоморфогенетическое.

Зависимость роста от света сложна, так как он выполняет две функции: субстратную и регуляторную. Субстратная роль света заключается в том, что он является источником энергии для фотосинтеза – процесса, создающего строительный материал для клеток. Однако прямой связи между скоростью роста и скоростью фотосинтеза нет: максимум роста наблюдается в течение вегетационного периода раньше, чем максимум фотосинтеза. У многих видов растений удлинение стеблей замедляется в дневные часы, в условиях наиболее благоприятных для фотосинтеза (высокая освещенность), так как свет тормозит растяжение клеток. Эту закономерность впервые описал Ю. Сакс в 1872 г. и назвал ее световым торможением роста. Однако более яркий свет, улучшая воздушное питание растущих органов, может способствовать их росту, несмотря

на тормозящее действие света как регулятора. Тормозящее влияние света на рост является главной причиной суточной периодичности роста.

Рост всех растений, в том числе и фотосинтезирующих, может продолжаться то или иное время в темноте за счет запасных веществ. Исключение составляет лишь небольшая группа растений, семена которых прорастают только под влиянием света. Однако в непрерывной темноте изменяется характер роста: тормозится деление клеток и дольше идет растяжение. В результате сильного растяжения клеток растения имеют длинные междоузлия, листовые пластинки недоразвиты, лишены хлорофилла, у растений плохо развита механическая ткань. Такие растения называются **этиолированными**.

Способность вытягивать в темноте стебли имеет большое значение в жизни растений: оказавшись глубоко под землей, проросток вытягивается до тех пор, пока не выйдет на поверхность почвы, тогда на свету его рост в длину замедляется и начинают разворачиваться листья. Этиоляция не связана непосредственно ни с отсутствием хлорофилла, ни с недостатком питательных веществ. Так, при хранении в темноте клубней картофеля образуются этиолированные побеги, хотя питательных веществ хватает. С другой стороны, достаточно ежедневно освещать этиолированные растения в течение 5-10 мин довольно слабым светом, чтобы они стали приближаться к нормальным, несмотря на то, что за такое короткое время хлорофилл не успевает образоваться. Итак, этиоляция является приспособлением для быстрого выноса листьев на свет.

В слишком густых посевах злаков и некоторых других культур растения сильно затевают друг друга, поэтому образуются растения, похожие на этиолированные с длинными нижними междоузлиями и с недоразвитыми механическими тканями. Такие растения легко ложатся на землю – полегают. При высокой интенсивности света, в условиях активного фотосинтеза рост стебля замедляется, получают невысокие растения с хорошо развитыми механическими тканями. Растущие в тени растения, например одуванчик лекарственный, обычно в несколько раз выше растущих на открытом месте.

Влияние интенсивности света на рост сильно зависит от температуры: каждой температуре соответствует своя минимальная интенсивность света, причем разная, например, для таких процессов, как заложение листьев и их линейный рост. С увеличением температуры увеличивается и величина минимальной интенсивности света. Там, где комбинация этих факторов наиболее благоприятна, резко увеличивается рост.

Регуляторная роль света проявляется по-разному. Так, от его интенсивности зависит активность некоторых ферментов, например фенилаланинаммиаклиазы (ФАЛ), необходимой для образования лигнина, от синтеза которого зависит формирование клеток механической или проводящей тканей.

Однако особенно заметна регуляторная роль света при освещении растений разным монохроматическим светом. Наиболее активно регулируют рост красные и сине-фиолетовые лучи. Г.А. Клебс наблюдал, что синие и фиолетовые лучи стимулируют деление клеток, но тормозят их растяжение; красные лучи, наоборот, усиливают их растяжение. Зеленый свет, как и темнота, вызывает этиоляцию. Тормозящее влияние сине-фиолетового света на растяжение хорошо

видно на примере растений высокогорных лугов. Эти растения всегда очень низкие, так как в горах на землю попадает много сине-фиолетовых лучей. Даже если выращивать высоко в горах растения, обычные для долин, они становятся похожими на высокогорные растения.

Спектральный состав света влияет и на другие особенности растений. Красный свет тормозит образование боковых корней, например у гороха, причем сильнее, чем синий и зеленый. У растений редиса только на синем свете образуется хороший корнеплод, а на красном – он практически не образуется. Причиной гетерофилии, свойственной некоторым болотным и водным растениям, тоже считают влияние света разного качества, поскольку сине-фиолетовые лучи хуже проникают в толщу воды, чем красные. Например, у стрелолиста подводные листья имеют лентовидную форму, а надводные, образующие прикорневую розетку, – стреловидную. Если же эти растения освещать только красным или только зеленым светом, то у них образуются лишь лентовидные листья, а если синим, – то нормальные листья.

Продолжительность освещения (длина дня) оказывает большое влияние на рост деревьев, причем и в этом случае растения разного географического происхождения реагируют тоже различно. У деревьев южных пород побеги на длинном дне долго растут, поэтому не успевают подготовиться к зиме и вымерзают. Деревья северных пород на длинном дне успевают хорошо подготовиться к зиме, замедлив рост.

Короткий день – причина листопада у растений средних широт. Листопад начинается осенью примерно в одно и то же время под влиянием укорачивающегося дня независимо от температуры. В тропиках дубы и плодовые деревья сбрасывают листья, хотя температура выше 12 °С. Под влиянием короткого дня у листьев происходит образование отделительного слоя. Длинный день задерживает листопад. Дуб в условиях длинного дня – вечнозеленое дерево. Ясень, бук, граб при дополнительном освещении тоже не сбрасывают листья.

На коротком дне у многолетних трав (клевер, костер, райграс) образуются устойчивые к морозу укороченные побеги, а в условиях длинного дня – удлиненные вегетативные побеги, неспособные переносить низкую температуру. Поэтому южные сорта трав погибают при посеве в северных районах.

Формирование мезофитных или суккулентных листьев, например у каланхоэ, образование колючек, шипов, усов, укоренение стеблевых черенков тоже зависят от продолжительности дня и ночи.

Продолжительность освещения влияет на ритмичность роста. Так, если проростки гороха или овса выращивать в условиях 12-часового освещения и 12-часовой темноты, а потом перенести в условия непрерывного освещения, то ритмичность сохраняется: 12 ч растения будут расти медленнее и 12 ч – быстрее.

Длина дня влияет на образование и распределение гормонов. Содержание ауксина и гиббереллинов в листьях выше на длинном дне, а абсцизовой кислоты – на коротком. Содержание цитокининов в листьях одних растений больше на коротком дне, в листьях других растений – на длинном; в корнях и столонах клубненосных растений их больше на коротком дне.

Чтобы свет оказал свое физиологическое действие на рост, он должен быть поглощен каким-нибудь веществом. В конце 50-х годов возникло представление о том, что в растениях существует пигмент, который был назван фитохромом.

Фитохром - хромопротеид, имеющий сине-зеленую окраску. Его хромофор – это незамкнутый тетрапиррол. Белковая часть фитохрома состоит из двух субъединиц. Фитохром существует в растениях в двух формах (Φ_{660} и Φ_{730}) которые могут переходить одна в другую, меняя свою физиологическую активность. При облучении красным светом (КС – 660 нм) фитохром Φ_{660} (или Φ_K) переходит в форму Φ_{730} (или Φ_{DK}). Трансформация приводит к обратимым изменениям конфигурации хромофора и поверхности белка. Форма Φ_{730} является физиологически активной, контролирует многие реакции и морфогенетические процессы в растущем растении, темпы метаболизма, активность ферментов, ростовые движения, скорость роста и дифференциации и др. Действие красного света снимается короткой вспышкой дальнего красного света (ДКС – 730 нм).

Облучение ДКС переводит фитохром в неактивную (темную) форму Φ_{660} . Активная форма Φ_{730} нестабильна, на белом свете медленно распадается. В темноте Φ_{DK} разрушается или под действием дальнего красного света превращается в Φ_K .

Таким образом, система фитохрома составляет комплекс реакций, запускаемых переходом от темноты к свету. Реакции метаболизма растений, управляемые фитохромом, зависят от концентрации Φ_{730} и соотношения Φ_{730}/Φ_{660} . Обычно они начинаются, если 50 % фитохрома представлено формой Φ_{730} .

Фитохром в растении. Фитохром обнаружен в клетках всех органов, хотя его больше в меристематических тканях. В клетках фитохром, очевидно, связан с плазмалеммой и другими мембранами.

Фитохром участвует в регуляции многих сторон жизнедеятельности растений: прорастании светочувствительных семян, открытии крючка и удлинении гипокотилия проростков, разворачивании семядолей, дифференциации эпидермиса и устьиц, дифференциации тканей и органов, ориентации в клетке хлоропластов, синтезе антоциана и хлорофилла. Красный свет тормозит деление и способствует удлинению клеток, растения вытягиваются, становятся тонкостебельными (густой лес, загущенный посев). Вспомним, что на красном свете в качестве первичных продуктов фотосинтеза образуются преимущественно углеводы, а на синем – аминокислоты. Фитохром определяет фотопериодическую реакцию растений, регулирует начало цветения, опадение листьев, старение и переход в состояние покоя. В теплицах красный свет способствует образованию корнеплодов у репы, утолщению стеблеплодов кольраби. Фитохром участвует в регуляции метаболизма фитогормонов в различных органах растения.

В регуляции роста синим светом участвуют **криптохромы и фототропин**. Как рецепторы синего света, криптохромы очень долго не могли выделить и охарактеризовать, поэтому они и получили свое имя от греческого слова «сγυριος» скрытый. Криптохромы являются хромопротеидами, хромофорная часть которых представлена флавинами (ФМН, ФАД) и птерином:

Белки криптохромов родственны ДНК-фотолиазам, ферментам, восстанавливающим ДНК в присутствии света. Криптохромы локализованы в

ядрах. Поглощение света криптохромами замедляет рост гипокотилия или междоузлий, помогает контролировать деэтиоляцию растений и определять продолжительность дня. Предполагают, что криптохромы поглощают и ближние ультрафиолетовые лучи (УФ-А).

Механизм действия света на рост до конца не ясен; существует несколько гипотез. **Первая гипотеза** – прямое влияние света на активность фермента. Пигмент входит в состав фермента. Поглотив квант света, молекула пигмента переходит в возбужденное состояние, что вызывает изменение структуры связанной с ним белковой молекулы (апофермента), и, как следствие, активность фермента изменяется. Второй случай – косвенное влияние света на активность фермента. Молекула пигмента, поглотившая квант света, переходит в возбужденное состояние, взаимодействует с мембраной клетки и вызывает изменение ее структуры. В результате изменяется заряд мембраны, проницаемость и активность, связанных с ней ферментов. Все это, в свою очередь, может быть причиной изменения метаболизма клетки и ее энергетических возможностей, изменения соотношения в клетке гормонов и ингибиторов роста, что, в конечном счете, приведет к изменению скорости процессов роста и дифференцировке.

Вторая гипотеза: непосредственное действие света на генетический аппарат. Пигменты, участвующие в регуляции роста растений светом, оказывают при возбуждении их светом непосредственное действие на гены, превращая неактивные в данный момент гены в активные, и наоборот. В результате синтезируются новые мРНК и новые белки, образование которых раньше было «запрещено». Так, в ядре и хлоропласте фитохром влияет на гены, регулирующие синтез РубФ-карбоксилазы. Синий свет активизирует в ядре гены, регулирующие синтез нитратредуктазы.

Синий свет вызывает фототропический изгиб проростка и других осевых органов растений путем индукции латерального транспорта ауксина. Растения при недостатке синего цвета в загущенных посевах и посадках вытягиваются, полегают. Это явление имеет место в загущенных посевах и посадках, в теплицах, стекла которых задерживают синие и сине-фиолетовые лучи. Дополнительное освещение синим светом позволяет в теплицах получить высокий урожай листьев салата, корнеплодов редиса. Синий свет влияет также на многие другие процессы: угнетает прорастание семян, открывание устьиц, движение цитоплазмы и хлоропластов, развитие листа и др. Ультрафиолетовые лучи обычно задерживают рост, однако в небольших дозах могут стимулировать его. Жесткий ультрафиолетовый свет (короче 300 нм) обладает мутагенным и даже смертоносным действием, что актуально в связи с утончением озонового слоя Земли.

Движениями растений называют изменения расположения их органов в пространстве, обусловленные разными внешними факторами. Органы прикрепленных растений изменяют свое положение в пространстве благодаря росту, точнее, растяжению клеток и колебаниям тургорного давления. Ткани, непосредственно участвующие в движениях, имеют растяжимые и относительно тонкие клеточные стенки. К таким клеткам относятся, например, тонкостенные

клетки основной паренхимы; клетки, находящиеся в основании черешков (подушечках) листьев бобовых растений; моторные клетки в эпидерме некоторых злаков, замыкающие клетки устьиц. Изменения тургорного давления происходят в результате транспирации, а также выхода воды из вакуоли в свободные пространства клеточных стенок и в межклетники. Однако нередко вместе с водой выходят и растворенные вещества. Следовательно, существует тесная связь между движениями и водным обменом растения и содержанием в его клетках минеральных веществ. В основе движений лежит универсальное свойство живой материи – раздражимость.

В зависимости от типа раздражителя движения высших растений делят на две группы: **тропизмы и настии**.

Многие раздражители действуют на растение направленно, с одной стороны. Растение способно различать направление действия света или вещества, силы тяжести. В ответ на одностороннее действие внешних факторов побеги или корни изгибаются. В результате изменяется расположение органов в пространстве. Эти изменения положения органов, вызываемые односторонне действующим внешним раздражителем, получили название тропизмов.

В зависимости от природы раздражителя (свет, сила тяжести, химические вещества, прикосновение, электрический ток, поранение) тропизмы называют фото-, гео-, хемо-, тигмо-, электро-, травмотропизмами. Характер ответной реакции может быть разным. Те органы, которые поворачиваются к раздражителю, называют положительно тропными, а те, которые отворачиваются от раздражителя, – отрицательно тропными. Тропизмы чаще связаны с более быстрым ростом клеток на одной стороне стебля, корня или черешка, реже – с изменением тургорного давления.

Геотропизмом называют движения растений в результате воздействия силы земного притяжения. Корень растения обладает положительным геотропизмом: – он растет вниз, а стебель – отрицательным, ибо растет в противоположном направлении. Весьма характерны в этом отношении проростки, помещенные в горизонтальном положении во влажную среду, или деревья, растущие на склонах. У первых корень вскоре будет изгибаться вниз, а стебель – вверх. Вторые будут ориентированы в направлении радиуса Земли, а не перпендикулярно поверхности склона. Ориентация к горизонтальной плоскости сразу же проявляется у прорастающего семени и у укореняющегося черенка. Корень углубляется в почву, где добывают воду и минеральные вещества, стебель же поднимается вверх, вынося листья навстречу падающим солнечным лучам.

Объяснения тому факту, что при геотропизме определяющим воздействием является сила земного притяжения, были получены еще в начале XIX в. с помощью простого, но остроумного приема. Проростки растений помещались на вращающееся колесо и увлажнялись водой. Растения росли таким образом, что стебли и корни их располагались по радиусам в плоскости вращения колеса: корни по направлению к периферии, а стебли – к центру, т.е. первые росли по направлению центробежной силы, а стебли – в обратном направлении. Растения не знали ни верха, ни низа. Рост их определялся только направлением центробежной силы, заменившей силу земного притяжения.

Наиболее чувствительными к силе тяжести являются кончик корня и зона роста стебля, а у злаков – верхушка coleoptily.

Первым, кто открыл место восприятия силы земного притяжения, был Ч. Дарвин. В его опытах корень с удаленной точкой роста утрачивал способность реагировать на эту силу и продолжал расти в том же положении, в котором он находился. Голландский ученый Ф. Вент и советский академик Н.Г. Холодный установили, что если к поверхности среза прикрепить отрезанный кончик корня или верхушку coleoptily злаков, то тот же корень снова приобретает способность к проявлению геотропической чувствительности.

Было высказано предположение, что дело здесь заключается в наличии в кончике корня или верхушке coleoptily злаков *фитогормонов*. При вертикальном положении растений ауксины из верхушек перетекают в зону растяжения равномерно по всем сторонам стебля и корня. При горизонтальном положении растения ауксин накапливается на нижней стороне стебля и корня. Объяснить это можно тем, что нижняя сторона органа приобретает положительный заряд, а верхняя сторона - отрицательный. Ауксин обычно перемещается в виде аниона и поэтому концентрируется на нижней стороне. Стебель имеет гораздо более высокий оптимум концентрации ауксина (примерно 10^{-5} моль/л), чем корень (10^{-10} - 10^{-11} моль/л). Обладая различной чувствительностью к концентрации ауксина, корень и стебель, поэтому совершенно по-разному относятся к повышенной концентрации ауксина на нижней стороне горизонтально ориентированного органа. При накоплении ростового вещества на нижней стороне стебля рост ее ускоряется и вызывает изгиб кверху, а та же концентрация в нижней стороне корня приводит к противоположному эффекту: рост клеток ингибируется, и корень изгибается вниз.

Изложенная теория Вента - Холодного объяснила вопрос, над решением которого трудились ученые в течение более ста лет. Очевидно, что в процессе длительной эволюции сохранялись лишь те особи, у которых под действием силы тяжести наблюдалась указанная реакция на неравномерное распределение ауксина.

Ростовые движения растений, вызванные односторонним действием света, получили название *фототропизма*. Если изгиб направлен в сторону света, то говорят о положительном, а в обратную сторону – отрицательном фототропизме. Положительный фототропизм стеблей и coleoptily объясняется тем, что сторона органа, обращенная к свету, растет медленнее, чем противоположная. Механизм фототропической реакции также связан с *ауксинами*: на затененной стороне ауксина больше, чем на освещенной. Поэтому растяжение клеток на затененной стороне происходит быстрее, чем на освещенной, и растение поворачивается в сторону большей освещенности.

Воспринимают одностороннее действие света верхушки надземных частей растений. Корни и корневища редко реагируют на этот фактор. Но у некоторых растений, например из семейства крестоцветных, корни проявляют иногда и отрицательный фототропизм.

Если в специальную фототропическую камеру с небольшим отверстием в боковой стенке поместить проростки, например злаков, то уже через несколько

часов верхушка колеоптиля повернется в сторону луча света, а изгиб произойдет в зоне растяжения. Если же, как показал впервые Ч. Дарвин, надеть на верхушку колеоптиля непроницаемый для света колпачок, то фототропическая реакция не проявляется.

Фототропизм имеет колоссальное значение в жизни растений. Именно благодаря нему листья принимают положение, наиболее благоприятное для осуществления процесса фотосинтеза. Листья многих растений занимают более освещенные места, располагаясь так, чтобы не затенять друг друга. Это явление, которое называется листовой мозаикой, отчетливо наблюдается у клена, вяза, орешника, плюща и многих других растений. Фототропические движения листьев особенно важны в затененных условиях. В значительной мере нормальный рост растений в комнатах, цехах заводов и фабрик и других закрытых помещениях обязан фототропизму.

Некоторые растения с такой силой реагируют на изменение направления света, что следуют за движением солнца на небосводе (*гелиотропизм*). К таким растениям относятся хорошо известные подсолнечник, череда и некоторые другие.

Не все лучи спектра одинаковы в проявлении фотопериодических изгибов. Наиболее активными являются сине-фиолетовые лучи. Желтая, красная, ультрафиолетовая части спектра в этом отношении неактивны.

Хемотропические ростовые изгибы связаны с односторонним действием тех или иных химических веществ. Наиболее ярким примером *хемотропизма* является рост корней в сторону больших концентраций питательных веществ в почве. Большое значение хемотропизм имеет и для нормальной жизнедеятельности грибов и высших растений, относящихся к сапрофитам и паразитам. Их гифы и присоски растут в сторону источника органических веществ. Явление хемотропизма наблюдается и при прорастании пыльцы и росте пыльцевой трубки. В данном случае, очевидно, основное влияние оказывает наличие выделяемых созревающими яйцеклетками веществ, которые управляют движением пыльцевых трубок. В числе этих веществ находятся некоторые специфические органические соединения, а также бор и кальций. Отрицательный хемотропизм корней наблюдается в случаях воздействия на них различных ядов.

Движения корней растений в сторону кислорода воздуха получило название *аэротропизма*, а в сторону более оптимальной влажности почвы — *гидротропизма*. Первый можно наблюдать в избыточно увлажненных или сильно уплотненных почвах, второй при недостатке воды в почве. Эти виды тропизмов имеют важное экологическое значение, обеспечивая существование растений в стрессовых условиях, вызываемых недостатком кислорода или воды.

Под *тигмотропизмом* подразумевают ростовую реакцию растений на прикосновение. Особенно сильно выражен тигмотропизм стеблевых и листовых усиков цепляющихся растений. Сторона усика при соприкосновении с опорой растет медленнее противоположной, что и приводит к обвиванию усика вокруг опоры. Эти движения происходят с затратой энергии. Предполагают участие в этих процессах сократительных белков и фитогормонов.

Различают также *травмотропизмы*, позволяющие избегать соприкосновения с острыми предметами или химическими веществами, вызывающими травмы, *радиотропизмы* – ростовые изгибы и движения относительно источника радиоактивного излучения и некоторые другие.

Настия – это движение органов растения, вызываемое раздражителем, не имеющим строгого направления, а действующим равномерно на все растение. Факторами, вызывающими настические движения, являются изменения температуры, освещенности, влажности воздуха в течение суток, перед дождем или после него. Если тропизмы – это движения органов в ответ на изменения напряженности внешнего фактора в пространстве, то настии – это движения органов, возникающие под действием смены условий во времени. Названия настии, как и тропизмов, зависят от природы раздражителей, которые их вызывают. Различают термо-, фото-, хемо-, гидро-, тигмо-, сейсмо-, электро- и травмонастии. К настическим движениям способны лишь двусторонне-симметричные органы (листья, лепестки).

Примером *термонастии* может служить раскрытие цветков тюльпана при высокой температуре и закрывание при низкой. К *фотонастическим* движениям относятся раскрытие цветков кувшинки и соцветий одуванчика при хорошем освещении и закрывание при уменьшении количества света, поднимание листовых пластинок кислицы на свету и опускание в темноте.

Рост растений протекает неравномерно. Этапы интенсивного роста чередуются с периодами пониженной активности. Для роста растений на любых этапах онтогенеза возможен период покоя. В это время видимый рост отсутствует. Метаболические процессы хотя и продолжаются, но идут с очень низкой скоростью.

Типы покоя. Покой – такое состояние растений или отдельных органов, которое характеризуется отсутствием видимого роста, крайней степенью угнетения дыхания; снижением интенсивности превращения веществ. Покой – понятие относительное. В покоящихся органах происходят специфические процессы клеточной дифференциации, без которой невозможен переход органа к активному росту. В покое могут находиться семена, почки, луковицы, клубни и корневища.

Многие деревья умеренной зоны растут лишь в течение нескольких недель после начала роста, а затем вступают в период летнего покоя. В этот период фотосинтез идет достаточно интенсивно, но роста не происходит. Отмечается высокая метаболическая активность, благодаря которой в апикальных почках образуются листья и цветки, распускающиеся на следующий год. Летний покой можно прервать внесением повышенных доз удобрений, хорошей влагообеспеченностью или дефолиацией. Сокращение длины дня в конце лета приводит к тому, что многие деревья вступают в период глубокого покоя, который могут прервать низкие температуры в течение зимы. Изменение фотопериодизма вызывает образование ингибирующих рост веществ и снижает синтез активирующих рост гормонов, т.е. метаболизм дерева переключается на уровень, соответствующий состоянию зимнего покоя.

Дерево растет в высоту весной и до середины лета. Увеличение диаметра *ствола* заканчивается в конце августа – в сентябре. Сезонная периодичность имеет место и у *корней*, в росте которых обычно наблюдают два максимума (весна и осень) и два минимума (лето, зима). Рост корней в теплые зимы может не прекращаться полностью. Рост многолетних корней деревьев по диаметру в средней полосе страны продолжается, как правило, до конца августа. Размеры *листьев* увеличиваются в течение мая-июня. Продолжительность их роста равна приблизительно одному месяцу. Все это также примеры сезонной периодичности роста.

Различают и *суточную периодичность роста*. Большинство растений на юге страны более интенсивно растет ночью, а на севере – днем. Объяснение этого факта находим в различиях температуры. Если температура воздуха ночью достаточно высока, то растения быстрее растут ночью. В том в случае, если ночная температура существенно ниже дневной, что обычно наблюдается в условиях севера, то растения дают большие приросты днем. Определенную роль играют и эндогенные суточные ритмы роста.

Возрастная периодичность роста зависит только от внутренних генетических факторов и связана с онтогенезом растения. Если посмотреть на 20-летнюю сосну, то нетрудно заметить, что расположение мутовок у нее внизу более частое, чем в верхней части. Большинство наших древесных пород наиболее интенсивно растет в высоту в возрасте 20-30 лет. Но в зависимости от видовой принадлежности этот возрастной предел может изменяться. Прирост по объему ствола максимальных значений достигает обычно в 50-60 лет.

Если растение не прошло период покоя, темпы его роста снижаются, ухудшается плодоношение. Считают, что период покоя – не только приспособление к неблагоприятным условиям, но и необходимое звено онтогенеза растений.

Покой подразделяют на вынужденный, причинами которого являются неблагоприятные факторы внешней среды, физиологический (глубокий), вызванный эндогенными факторами; в обоих случаях происходит задержка процессов роста и развития. При вынужденном покое изменение фактора в благоприятном направлении приводит к возобновлению ростовых процессов. Растения или органы, находящиеся в глубоком покое, не переходят к росту даже при наличии благоприятных условий. Из глубокого покоя растения выходят лишь по окончании определенных физиолого-биохимических процессов, подготавливающих последующий рост. Вынужденный и глубокий покой могут совпадать по времени. Характер покоя различен, различны и части растения, выпадающие в состояние покоя.

Покой семян. Только у некоторых растений семена после выхода из плода способны сразу прорасти; большинство семян проходит через период покоя, который характеризуется небольшим содержанием воды и пониженным обменом веществ, высокой устойчивостью к холоду, жаре и т.д.

Покой семян в зависимости от вида растений обусловлен несколькими причинами (механизмами):

1. морфологической неспелостью (неполное развитие) зародыша (ясень, орхидеи и др.);
2. физиологической неспелостью – это общее понятие для ряда малоизвестных причин покоя семян;
3. балансом фитогормонов, стимулирующих и ингибирующих рост;
4. непроницаемостью кожуры семян для воды (многие бобовые) и газов;
5. механическим сопротивлением кожуры, которая не допускает увеличения объема.

Покой бывает вынужденным и органическим. Причиной вынужденного покоя являются различные факторы внешней среды, препятствующие прорастанию, чаще всего неблагоприятная температура или недостаток влаги.

При органическом покое семена в зрелом состоянии не способны прорасти даже при благоприятных условиях. Все проявления органического покоя делят на экзогенный и эндогенный.

Физический экзогенный покой обусловлен водонепроницаемостью кожуры, имеющей развитую кутикулу и слой палисадных клеток. Такие семена называются твердыми (люпин, люцерна, лядвенец и др.).

Механический экзогенный покой связывается с механическим препятствием прорастанию, создаваемым околоплодником или его внутренней частью (скорлупа лещины, косточки многих плодов). Удаление скорлупы ускоряет прорастание семян.

Химический экзогенный покой вызывается содержащимися в семенах ингибиторами, предотвращающими их прорастание в неблагоприятных условиях. В числе ингибиторов околоплодника таких семян обнаружены различные фенольные соединения – салициловая, оксibenзойная, коричневая, а также абсцизовая кислоты. Удаление околоплодника или промывание плодов обеспечивает активное прорастание семян. Наблюдается у свеклы, ясеня и др.

Морфологический эндогенный покой обусловлен недоразвитостью зародыша. Семена могут прорасти только после завершения развития эмбриона. Указанному процессу способствует теплая стратификация, которая может длиться несколько месяцев. Распространен у свеклы, ясеня и др.

Физиологический эндогенный покой обусловлен пониженной активностью зародыша, которая в сочетании с ухудшением газообмена покровов создает физиологический механизм торможения прорастания семян. Физиологический покой делится на три типа: неглубокий, глубокий и промежуточный.

Неглубокий покой проявляется во временной задержке прорастания или определенном снижении всхожести. Он характерен для многих культурных растений (пшеница, ячмень, подсолнечник, салат и др.). Хранение таких семян, проращивание в условиях переменных температур и действие света при набухании способствуют прекращению покоя. Активизируют прорастание семян также повреждение покровов семени и обработка цитокининами, гиббереллинами, тиомочевинной и другими веществами.

Глубокий покой отличается тем, что зародыш, хотя и трогается в рост, но прорастание проходит замедленно и ненормально. Покой снимается лишь при

длительной холодной стратификации семян. Характерен для многих плодовых и некоторых травянистых растений.

При *промежуточном* покое в отличие от глубокого извлеченные из семян зародыши прорастают более активно, однако с частыми аномалиями. Активизируется прорастание семян при длительной стратификации, сухом хранении и обработке гиббереллинами.

Существуют разнообразные пути *преодоления покоя* семян растений, в том числе древесных. Главными из них являются стратификация, скарификация, промывание семян водой, освещение.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ