

# ТЕМА 9-10

## РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

1. Понятие об онтогенезе, росте и развитии растений. Клеточные основы роста. Особенности роста органов растений.
2. Особенности ростовых процессов.
3. Зависимость роста от внешних факторов.
4. Фитогормоны, их применение в с.-х. производстве.
5. Движения растений.
6. Онтогенез. Периодизация онтогенеза.
7. Переход от вегетативного к генеративному развитию. Теории развития..
8. Физиология покоя.
9. Способы управления ростом и развитием растений.

### 1. Понятие об онтогенезе, росте и развитии растений. Клеточные основы роста и развития. Локализация роста. Особенности роста органов растений.

Рост – одно из основных свойств живой материи. В процессе жизни растения происходит увеличение его размеров, образование новых органов, как правило, именно эти изменения мы принимаем за рост. Однако рост не всегда сопровождается увеличением размеров, например, при прорастании зерновки, наоборот, наблюдается потеря около 50% массы. В свою очередь, не всякое увеличение размеров есть рост, так, при погружении семян в воду, увеличение их массы происходит не в результате ростовых процессов, а в результате набухания.

В связи с этим, под понятием *роста растений* следует понимать процессы новообразования элементов структуры организма, сопровождающиеся увеличением размеров и массы клеток, тканей, органов и организма в целом.

Одновременно с новообразованиями в организме протекают и процессы деструкции – разрушения отработавших органелл, клеток, тканей и органов. В результате чего различают два понятия:

- ✓ *истинный рост* – новообразование структур
- ✓ *видимый рост* – баланс между новообразованием и деструкцией.

В онтогенезе растения кроме количественных изменений наблюдаются и качественные перестройки клеточных структур. Эти изменения проявляются в результате дифференциации растительных тканей, а также в форме возрастных изменений. Качественные изменения структуры и функций растения в целом и отдельных его частей в процессе онтогенеза называют *развитием растения*.

Процессы роста и развития теснейшим образом взаимосвязаны. Рост является одним из свойств развития. Но развитие невозможно без роста, хотя бы начального. В дальнейшем определяющим становится процесс развития.

## **Клеточные основы и локализация роста.**

Рост растения обусловлен ростом клеток меристемных тканей, поэтому локализация роста совпадает с расположением в растении меристем.

Различают

- ✓ апикальные (верхушечные),
- ✓ латеральные (боковые),
- ✓ интеркалярные (вставочные)
- ✓ раневые меристемы.

Клетка в своем формировании проходит 5 фаз:

- ✓ эмбриональная,
- ✓ растяжения,
- ✓ дифференциации,
- ✓ зрелости,
- ✓ старения и отмирания.

В эмбриональной фазе клетки интенсивно делятся, происходит увеличение массы протопласта и ядра.

В фазе растяжения клетки быстро растут в длину, клеточные структуры усложняются, возрастает интенсивность дыхания, появляются вакуоли, заканчивается формирование клеточной стенки. В этой фазе клетки наиболее чувствительны к неблагоприятным факторам и легко повреждаются.

В фазе дифференциации происходит специализация клетки и приобретение функций той ткани, в которую она будет входить. Различают структурную (морфологическую), биохимическую и физиологическую (функциональную) дифференцировку. Направление специализации зависит от набора ферментов клетки, синтез которых контролируется генами. Материнские клетки обладают тотипотентностью, т.е. способны синтезировать все белки данного организма, однако не все гены активны одновременно, поэтому синтезируются различные ферменты. Такая биохимическая дифференциация клеток является основой структурной их дифференциации. На активность генов влияют местоположение клетки, контакты между клетками, а также способ деления клетки (равное или неравное деление).

В фазе зрелости клетка выполняет те функции, которые заложены в ходе ее дифференцировки.

На заключительной фазе – старения и отмирания – наблюдается преобладание процессов распада, снижается биосинтез, повышается активность гидролитических ферментов и ингибиторов роста, происходит разрушение клеточных структур и клетки в целом.

## **Особенности роста органов растения.**

В стебле, корне и листе однодольных растений выделяют зону деления, где находятся клетки в эмбриональной фазе и зону интенсивного роста органа, где происходит растяжение клеток. В листе двудольных такого деления на зоны нет, среди делящихся клеток есть растягивающиеся и дифференцирующиеся.

Стебли и корни растут верхушкой, а листья – основанием. Удлинение стеблей злаков происходит вследствие работы интеркалярных меристем, утолщение органов – вследствие деления латеральных меристем. У листьев рост ограниченный (через

некоторое время прекращается), а у корней и стеблей – неограниченный (растут в течение всей жизни).

## 2. Особенности ростовых процессов.

Растительный организм – это сложная система, все органы которой находятся в тесной взаимосвязи. В результате этого рост одного органа оказывает влияние на рост другого. Такое взаимодействие называется **ростовая корреляция**. Различают стимулирующие и тормозящие корреляции. Например, корень стимулирует рост побега, наличие на стеблевых черенках листьев стимулирует корнеобразование. С другой стороны, образование цветков тормозит заложение и рост листьев, рост боковых побегов угнетает развитие плодов, верхушечный рост побега тормозит боковое ветвление – это примеры тормозящих корреляций. При удалении тормозящего органа рост угнетенного усиливается. На этом принципе основаны приемы пасынкования (удаление боковых побегов), пикировки (удаление верхушки корня), пенсировки (удаление верхушечной почки). Корреляции связаны с действием фитогормонов, питательных веществ и с полярностью.

**Полярность** – это специфическая ориентация структур и процессов в пространстве, обуславливающая морфологическую неодинаковость противоположных полюсов (верхушка/основание) оси растения или органа. Она определяет расположение органов в пространстве. Уже на стадии зародыша проявляется полярность – на одном конце (морфологически нижнем) развивается корешок, на другом (морфологически верхнем) – зачаток побега. Полярность листа заключается в отношении черешок–листовая пластинка. Полярность, так же как и корреляции, связана с транспортом фитогормонов.

Полярность наиболее легко обнаружить при регенерации. **Регенерация** – это восстановление утраченных или поврежденных частей или органов. Она проявляется благодаря тотипотентности клеток и является основным защитным механизмом растений и основой вегетативного размножения.

Для растений характерна **периодичность роста** – чередование периодов интенсивного роста и его замедления или полной остановки. Различают сезонную, суточную и возрастную периодичность. В 1872 году Ю.Сакс открыл закон, описывающий неравномерность роста – «закон большого периода роста» или «закон Сакса» – скорость роста увеличивается сначала медленно, потом все быстрее, достигает максимума, а затем постепенно уменьшается. Если построить график изменения параметров роста от времени, получится кривая роста, на которой выделяются 4 участка (см. рисунок).

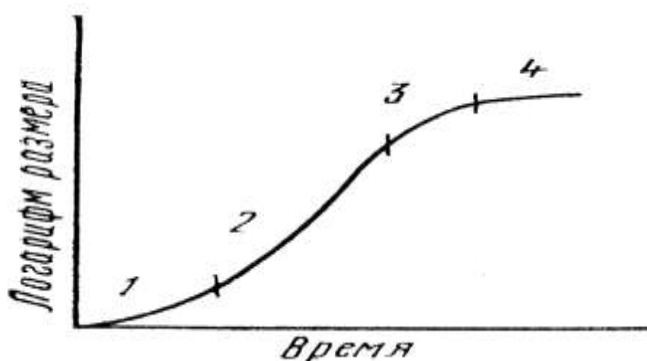


Рисунок. Кривая роста.

- 1 – фаза медленного роста (лагфаза),
- 2 – фаза ускоренного роста (логфаза),
- 3 – фаза замедленного роста,
- 4 – фаза стационарного состояния

На начальной стадии происходят процессы, подготавливающие видимый рост. Этот период называется лагфазой. Затем следует фаза ускоренного роста (логфаза) «период большого роста», когда идет активный синтез гормонов и ассимиляция. Замедление роста в течение следующей фазы объясняется рядом внутренних и внешних факторов и генетически запрограммировано. Ростовые процессы приостанавливаются и растение переходит в фазу стационарного состояния, когда видимых процессов роста не наблюдается. На основании кривой Сакса проводят подкормки растений (1-2 фазы), а также обработки пестицидами.

Регулярно повторяющееся чередование периодов активного роста и его торможения определяют **ритмичность роста**. Различают суточную, сезонную и биологическую (физиологическую) ритмичность. Так, интенсивнее рост идет в дневное время, а ночью – замедляется; весной и летом растения растут, а осенью и зимой рост прекращается; также остановку роста вызывает наступление неблагоприятных условий – засуха, заморозки и др. Эта ритмичность связана с изменением внешних факторов среды – света, температуры, влажности – и называется экзогенной. Кроме того, в растении функционируют «биологические часы», наблюдается ритмичность синтетических процессов, активности ферментов и др. Это биологическая эндогенная ритмичность роста, закрепленная генетически и связанная с внутренними особенностями растения.

### 3. Зависимость роста от внешних факторов.

Наибольшее влияние на рост оказывают температура, свет, влажность среды, аэрация и условия минерального питания.

**Температура.** Для каждого растения характерны свои требования к температурному режиму. Различают теплолюбивые и холодостойкие растения. Для теплолюбивых минимальная температура для ростовых процессов составляет 10°C, оптимальная – 30–35 °C, максимальная – 45–50 °C. Для холодостойких, соответственно, минимальная температура 0–5°C, оптимальная – 25–30 °C, максимальная – 40–45 °C. На росте большинства растений положительно сказывается чередование температур в течение суток. Реакцию растений на смену дневных и ночных температур Ф. Вент (1948) назвал *термопериодизмом*. Для нормального формирования растений эта разница должна составлять 5–10°C. Понижение температуры ночью усиливает поглощение минеральных веществ из почвы, ускоряет рост корней и боковых побегов, за счет активации ферментов, расщепляющих крахмал до сахаров, что способствует усилению питания органов.

**Свет** выполняет субстратную и регуляторную функции. Субстратная роль заключается в том, что он является источником энергии для фотосинтеза – процесса, создающего строительный материал для роста клеток. С другой стороны, в темноте задерживается фаза дифференциации клеток и удлиняется фаза растяжения, т.е. рост идет интенсивнее, растения сильно вытягиваются, но при этом плохо ветвятся, формируют слабые стебли, имеют светлую окраску (недостаток хлорофилла). Такие растения называются *этиолированными*. В естественных условиях это явление наблюдается в загущенных посевах зерновых – в результате взаимного затенения растения вытягиваются и часто полегают. Регуляторная роль света также проявляется во влиянии на активность ферментов и гормонов. Большое влияние на рост имеет также спектральный состав света. Так, синие и фиолетовые лучи стимулируют

деление клеток, но тормозят их растяжение; красные – растяжение; зеленые, как и темнота, вызывают этиоляцию. Красный свет тормозит образование боковых корней, но способствует накоплению крахмала; на синем свете хорошо формируются корнеплоды и синтезируются белки.

**Влажность среды.** Рост клеток возможен только при условии хорошего водоснабжения, водный дефицит вызывает загустевание цитоплазмы и замедление жизнедеятельности. В клетках преждевременно заканчивается растяжение, и в фазу дифференциации они вступают, не достигнув нормальных размеров. При этом формируются низкорослые растения. Сильнее всего вода влияет на рост корней: при недостатке влаги корни не растут, при избыточной – погибают от недостатка аэрации. Оптимальной для большинства растений является влажность почвы 60–80% полной влагоемкости. Рост стебля во влажном воздухе также ускоряется, а в сухом. Даже при достаточном водоснабжении корней – замедляется.

**Аэрация и газовый состав среды.** Рост сопряжен с большими затратами энергии, источником которой для растения является дыхание. А дыхание, в свою очередь, невозможно без кислорода. Оптимальным является содержание кислорода в пределах 5–30%. Для роста корней оптимально содержание кислорода в почве 10–12%, при минимуму в 3–5%. Так как рост сопряжен также с фотосинтезом, то важным является и содержание углекислого газа. Повышение  $\text{CO}_2$  с 0,03% до 0,3% вызывает усиление фотосинтеза и стимулирует рост.

**Минеральное питание.** Для нормального роста растений необходимо сбалансированное питание минеральными веществами и, особенно, азотом. Тем не менее, избыточное внесение азотных удобрений стимулирует рост вегетативных органов, тормозит развитие генеративных. Более подробно этот вопрос освещен в разделе «Минеральное питание растений».

## 4. Фитогормоны, их применение в с.-х. производстве

**Фитогормоны** – низкомолекулярные соединения разнообразной химической природы, обладающие высокой физиологической активностью и участвующие в регуляции физиологических процессов в растении. Фитогормоны синтезируются, в основном, в активно растущих тканях и органах, способны передвигаться по растению к местам активного роста и формообразования и оказывают действие как в местах синтеза, так и в других частях растения. В отличие от ферментов, фитогормоны регулируют не биохимические превращения, а морфофизиологические процессы – рост и деление клеток, образование корней, почек, опадение листьев и др. Фитогормоны синтезируются в очень малых количествах и имеют строго дозовый характер действия. Различают два типа гормонов: стимуляторы (ускоряют процессы роста) и ингибиторы (замедляют рост). К стимуляторам относятся ауксины, гиббереллины и цитокинины; к ингибиторам – этилен, абсцизовая кислота.

**Ауксины** – производные индола ( $\text{C}_8\text{H}_7\text{N}$ ), синтезируются из триптофана в апексах, передвигаются полярно со скоростью 1 см/ч. Транспорт ауксинов происходит как пассивно, так и активно, против градиента концентрации.

Физиологическое действие ауксинов: 1) стимулируют деление и растяжение клеток; 2) усиливают поступление воды в клетку; 3) ускоряют энергетический обмен в растении (фотосинтез, дыхание); 4) стимулируют образование и рост корней; 5)

регулируют апикальное доминирование (рост верхушкой); 6) обуславливают фото- и геотропизм; 7) обеспечивают проявление ростовых корреляций; 8) способствуют укреплению завязей и развитию партенокарпических плодов.

**Гиббереллины** – тетрациклические дитерпеноиды, синтезируются в молодых растущих органах. Транспорт неполярный, пассивный, со скоростью 2-5 см/ч.

Физиологическое действие гиббереллинов: 1) стимулируют рост стебля в длину (за счет растяжения клеток); 2) ингибируют образование и рост корней; 3) стимулируют разрастание завязи с образованием партенокарпических плодов; 4) выводят из состояния покоя; 5) вызывают цветение даже в неблагоприятных условиях; 6) усиливают фотосинтез, дыхание, транспирацию и корневое давление; 7) повышают количество образуемых плодов и их размер.

**Цитокинины** – производные аденина, образуются главным образом в кончиках корней, а также в почках, в основании листьев, созревающих семенах, транспортируются вместе с пасоккой по сосудам, со скоростью 10-15 см/ч.

Физиологическое действие цитокининов: 1) стимулируют деление и дифференциацию клеток; 2) задерживают процессы старения, особенно в листьях (за счет стимуляции синтеза хлорофилла); 3) освобождают боковые почки от апикального доминирования, вызывают ветвление; 4) стимулируют заложение пестичных цветков; 5) ускоряют рост побега, но задерживают рост корней; 6) выводят из состояния покоя; 7) повышают устойчивость растений к неблагоприятным факторам; 8) совместно с ауксинами вызывают переход постоянных тканей в образовательные, способствуя омоложению.

**Этилен (гормон старения)** – газ ( $C_2H_4$ ), образуется из метионина во всех органах, но в наибольшем количестве – в репродуктивных; транспортируется с транспирационным током, но обычно действует в местах синтеза.

Физиологическая роль этилена: 1) необходим для созревания плодов, если снизить его биосинтез, то можно существенно повысить сохранность плодов; с другой стороны, повышение его концентрации обуславливает дозаривание плодов; 2) стимулирует увядание цветков и опадение листьев, за счет ингибирования синтеза и транспорта ауксина; 3) регулирует процессы старения и переход в состояние покоя; 5) сменяет рост в длину ростом в толщину.

**Абсцизовая кислота (АБК, гормон стресса)** – соединение терпеноидной природы, в основном синтезируется в стареющих листьях, транспортируется по ксилеме и флоэме, а также по паренхимным клеткам (радиальный транспорт), со скоростью 2-4 см/ч. Содержится во всех органах, но особенно много в покоящихся семенах, клубнях и почках, содержание АБК резко возрастает при водном дефиците и недостатке азота.

Физиологическая роль АБК: 1) тормозит все ростовые процессы: рост клеток, распускание почек и др, за счет ингибирования стимуляторов роста; 2) вызывает покой; 3) является антитранспирантом (вызывает закрытие устьиц); 4) стимулирует опадение листьев (в том числе при засухе), цветков, зрелых плодов; 5) ускоряет созревание и старение.

Кроме описанных выше, в последнее время были открыты и другие гормоны различной природы: фузикоцины, стероидные и пептидные гормоны.

**Фузикоцины** – относятся к терпеноидам, обнаружены в грибах, водорослях, мхах и папоротниках. Стимулируют растяжение клеток, прорастание семян, дыхание

клеток и корнеобразование, вызывают открытие устьиц (антагонист АБК), повышает всхожесть семян в стрессовых условиях.

**Стероидные гормоны** – относятся к терпеноидам, были открыты на рапсе *Brassica napus* и названы *брассиостероидами*, обнаружены в пыльце, листьях. Стеблях, незрелых семенах и галлах. Регулируют процессы роста и формирования урожая, повышают устойчивость растений к температурному и водному стрессу.

**Пептидные гормоны** – состоят из аминокислот. Выделены следующие пептидные гормоны: *системин* – «запускает» защитные системы растений, повышая тем самым устойчивость к патогенам; *фитосульфокин* – регулирует клеточные деления и ростовые процессы; *ФБП* – фактор быстрого подщелачивания и др.

Кроме фитогормонов выделены и **негормональные регуляторы роста** – это фенолы, фенолкарбоновые кислоты, обладающие ауксиновой активностью, производные мочевины, которым присущи свойства цитокининов и некоторые витамины (тиамин, аскорбиновая и никотиновая кислота). Особую группу здесь составляют *фенольные ингибиторы* – к ним относятся нарингеловая, ванилиновая, хлорогеновая, коричная, кофейная, кумаровая кислоты, ванилин и др. соединения фенольной природы. Они действуют в концентрациях в 100-1000 раз больших, чем фитогормоны и не транспортируются по растению. Подавляют растяжение клеток, тормозят образование корней, распускание почек и прорастание семян. Ингибируют синтез стимуляторов роста. Накапливаются в тканях в период торможения роста, но вызывают временную задержку роста (после их удаления рост возобновляется). Растения могут выделять фенольные ингибиторы в почву, вызывая задержку роста соседних растений.

На основе природных фитогормонов создано множество **синтетических регуляторов роста**, которые широко применяются в сельском хозяйстве – гербициды, дефолианты, десиканты, ретарданты, стимуляторы роста.

## 1. Движения растений.

*Движения растений* – это изменение расположения органов в пространстве под действием раздражителя. Различают два типа движений: тропизмы и настии.

**Тропизмы** – это ростовые движения, вызываемые односторонне действующим раздражителем. Тропизмы бывают положительными (изгиб в сторону раздражителя) и отрицательными (в сторону от раздражителя). В зависимости от природы раздражителя различают следующие *типы тропизмов*:

- фототропизм (действие света) – стебель, цветки и листья проявляют положительный фототропизм (изгибаются в сторону света), а корень – отрицательным;
- геотропизм (действие силы тяжести) – стебель, цветки и листья проявляют отрицательный геотропизм, а корень – положительный;
- гидротропизм (действие воды) – положительный гидротропизм проявляют корни (растут в сторону увлажненных участков почвы);
- хемотропизм (реакция на химические вещества) – положительным тропизмом обладают корни (растут в сторону питательных веществ);

- термотропизм (действие температуры) – при оптимальной температуры органы растений проявляют положительный термотропизм, при высокой или низкой – отрицательный;

- тигмотропизм (реакция на прикосновение) – побеги и усики проявляют положительный тигмотропизм, а корни – отрицательный;

- травмотропизм (реакция на ранение) – корни обладают отрицательным травмотропизмом, а колеоптиле – положительным.

**Настии** – ростовые движения, вызываемые диффузионно действующими факторами (со всех сторон). Различают типы настий:

- фотонастии (реакция на освещение) – у большинства растений цветки в солнечную погоду открываются, у других (ночная красавица, белая смолевка и др) – цветки открываются вечером;

- термонастии (реакция на изменение температуры воздуха) – при похолодании цветки закрываются;

- никтинонастии (реакция на смену дня и ночи) – изменение положения листьев, открывание и закрывание цветков, в основе этих движений лежит механизм «биологических часов» растения;

- сейсмонастия (реакция на толчки, сотрясения) – складывание листочков мимозы, выталкивание пыльцы из пыльника.

В основе движений растений лежит механизм раздражимости клетки.

## 2. Онтогенез. Периодизация онтогенеза.

Развитие растения обусловлено прохождением им онтогенеза, или жизненного цикла. **Онтогенез** – это комплекс последовательных и необратимых изменений жизнедеятельности и структуры растений от возникновения до смерти.

В онтогенезе цветковых растений выделяют 5 этапов:

- ✓ эмбриональный,
- ✓ ювенильный,
- ✓ зрелости,
- ✓ размножения
- ✓ старости.

На *эмбриональном этапе* происходит формирование зиготы и развитие зародыша. *Ювенильный этап (молодости)* - начинается с прорастания зародыша и длится до полного формирования вегетативных органов. Формирование репродуктивных органов происходит на *этапе зрелости*. Далее следует *этап размножения* – период от оплодотворения до полного созревания плодов. И, наконец, *старость* – это период от полного прекращения плодоношения до отмирания всех вегетативных органов и смерти организма. Таким образом, в основе деления онтогенеза лежат процессы полового размножения. У монокарпических растений все этапы онтогенеза проходят последовательно и осуществляются один раз в течение жизни. Они одинаковы у однолетников (пшеница, рапс), двулетников (свекла, морковь) и многолетников, плодоносящих один раз в жизни (агава, бамбук). У поликарпических растений эмбриональный и ювенильный периоды также проходят один раз в жизни (но могут продолжаться несколько лет), этап зрелости наступает

один раз, но как и этап размножения происходит ежегодно в течение многих лет, этап старости у них также может длиться несколько лет.

На протяжении каждого этапа онтогенеза в растении возникают новые органы, этот процесс называют **органогенезом**.

Выделяют 12 этапов органогенеза (Ф.М. Куперман, 1955) (см. рисунок). На I – II этапах происходит дифференциация в конусе нарастания вегетативных органов; на III и IV – дифференциация оси зачаточного соцветия; на V – VIII – формирование цветков; на IX – оплодотворение и образование зиготы; на X – XII – рост и формирование плодов и семян. Наравне с этапами органогенеза часто используют деление онтогенеза растения на фенологические фазы. Так, для зерновых культур выделяют следующие фазы: прорастание семян, всходы, кущение, выход в трубку, колошение или выметывание, цветение, налив и созревание.

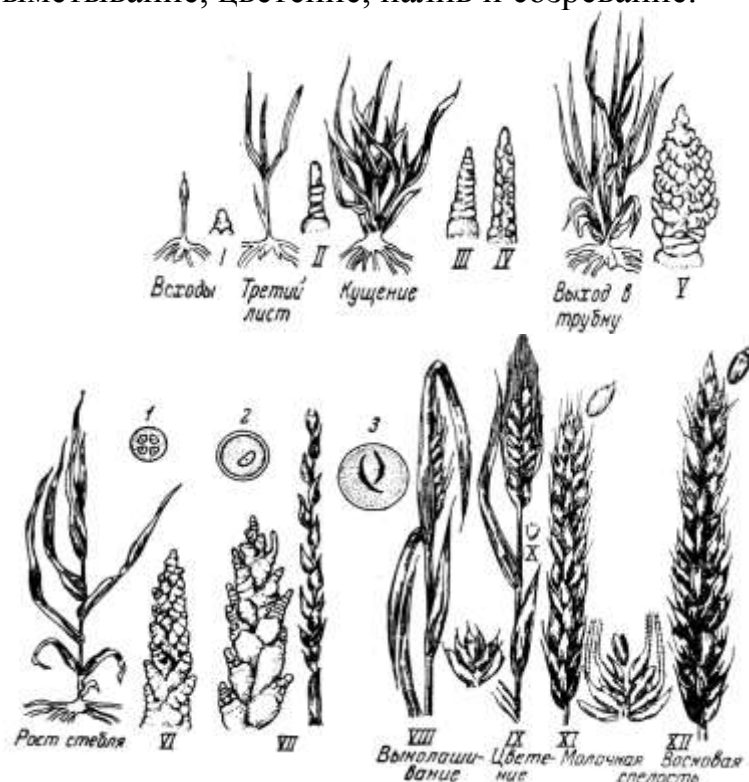


Рисунок – Этапы органогенеза у растения пшеницы (Куперман, 1963)

Прохождение растением этапов органогенеза и фенологических фаз развития используют при установлении сроков проведения агротехнических приемов при возделывании сельскохозяйственных культур (уход за посевами, внесение удобрений, пестицидов и др.).

### 3. Переход от вегетативного развития к генеративному. Теории развития.

В связи с тем, что наиболее значимым является переход от репродуктивного к вегетативному развитию, онтогенез часто делят на два периода: вегетативного (эмбриональный и ювенильный этапы) и репродуктивного (этапы зрелости и размножения) развития. Переход от вегетативного роста к образованию генеративных органов контролируется регуляторными системами, которые принято делить на две группы: экологические изменения и возрастные изменения. Экологические изменения объясняет *теория стадийного развития растений*. Возрастные изменения

описывают две теории развития: 1) *гормональная теория зацветания* (М.Х. Чайлахян, 1937) и 2) *теория циклического старения и омоложения растений* (Н.П. Кренке, 1940).

### **Теория стадийного развития растений.**

Растение в своём развитии проходит две стадии: температурная (термопериодизм) и световая (фотопериодизм)

1. *Термопериодизм* – реакция растений на изменение температуры (Ф. Вент, 1948). Реакция растений на изменение температуры и освещения на протяжении суток идёт параллельно, чередование высоких и низких температур – регулятор внутренних часов (высокая температура задерживает цветение, пониженная – стимулирует развитие). Различным видам растений необходимо различное сочетание температур для заложения цветков. Некоторые растения не образуют цветков без воздействия на них пониженными температурами. Такое воздействие называется *яровизация*. По отношению к яровизации можно выделить три группы растений: озимые, двуручки, яровые.

*Озимые* растения переходят к цветению только при воздействии в течение определенного времени пониженными температурами. К этой группе относятся многие однолетние, двулетние и многолетние растения (рожь, пшеница, ячмень, клевер, овсяница луговая, ежа сборная, райграс пастбищный и др.). В поле озимые зерновые, высеянные в конце лета — начале осени, зимуют в фазе кущения, подвергаются длительному влиянию пониженных температур, весной продолжают кущение, колосятся и дают урожай зерна. При весеннем же посеве эти растения интенсивно кустятся, но не переходят к колошению.

*Двуручки* ускоряют развитие при воздействии пониженными температурами, однако яровизация не обязательна. К ним относятся салат, шпинат. Растения–двуручки дают урожай как при осеннем, так и при весеннем посеве.

*Яровые* растения не требуют для перехода к цветению яровизации (многие зерновые, зернобобовые, крупяные, кормовые, масличные, прядильные и др.). В северных широтах яровые урожайны только при весеннем посеве и погибают при осеннем, не выдерживая перезимовки.

Для успешного прохождения яровизации необходимы следующие условия: 1) температура от 0 до 5–10 °С; 2) длительность яровизации 35–60 суток; 3) снабжение растений водой и кислородом; 4) возраст растения (начиная с состояния наклюнувшихся семян). Яровизации проходят в стеблевых апексах, в делящихся клетках верхушечной меристемы.

2. *Фотопериодизм* – это способность растений переходить к цветению только при определенном соотношении длины темного и светлого периода суток. Он был открыт В. Гарнером и Г. Аллардом (1920). По отношению к фотопериодизму различают: длиннопериодные, короткопериодные, нейтральные растения.

*Длиннопериодные растения* (ДДР) требуют для развития длинного дня и короткой ночи, зацветают при длине дня больше 12 часов (рожь, пшеница и др.).

*Короткопериодные растения* (КДР) требуют для развития длинной ночи и короткого дня, зацветают при длине дня меньше 12 часов (посо, соя, рис и др.).

*Нейтральные растения* зацветают при любой длине дня (томат и др.).

Б.С. Мошков установил, что основным фактором, определяющим фотопериодическую реакцию является не свет, а темнота. Для короткопериодных

растений необходим непрерывный темновой период определенной длины. Если его прервать коротким (10 мин) светом, то индукции цветения не будет. Для длиннодневных растений требуется длинный световой период. Большинство растений длинного дня произрастают в районах умеренного климата, а короткого дня – южного. Это важно при видовом и сортовом районировании сельскохозяйственных культур.

### Гормональная теория зацветания.

Сформулирована в 1937 году М.Х. Чайлахяном. Согласно ей, в растении имеется гормональный комплекс флориген, в состав которого входят *гиббереллины* и гипотетические *антезины* (в настоящее время их химическая природа ещё не определена). Цветение возможно лишь при наличии и благоприятном соотношении в растении двух компонентов флоригена — гиббереллина и антезина. У длиннодневных растений образование цветков зависит от наличия гиббереллина, который накапливается в достаточном количестве лишь на длинном дне. Второй гормон цветения – антезин – у них всегда присутствует в достаточном количестве. У короткодневных растений антезин образуется только на коротком дне, содержание же гиббереллина достаточно при любой длине дня. Следовательно, зацветание РДД лимитирует гиббереллин, а РКД – антезин.

### Теория циклического старения и омоложения растений.

В течение жизни растения происходят изменения в строении его клеток, тканей и органов – это возрастные изменения. Клетки, ткани и органы стареют и отмирают. Одновременно с этим до конца жизни растения происходят новообразование клеток, тканей и органов, процесс омоложения (см. рисунок).

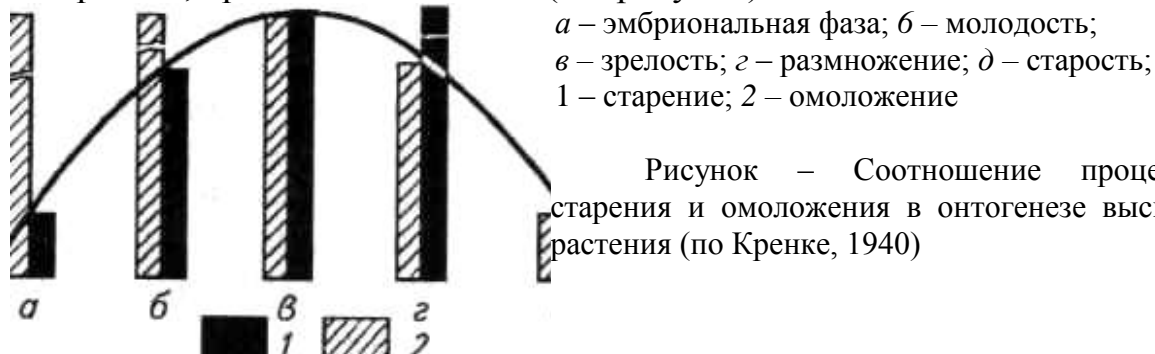


Рисунок – Соотношение процессов старения и омоложения в онтогенезе высшего растения (по Кренке, 1940)

Эти процессы описывает *теория циклического старения и омоложения* растений Н.П. Кренке (1940), основными положениями которой является следующее:

- 1) растительный организм с момента возникновения непрерывно стареет вплоть до своей естественной смерти;
- 2) старение растения в первой половине онтогенеза прерывается периодическим омоложением благодаря появлению новых молодых органов, которые замедляют темпы старения материнского растения;
- 3) новообразования у растений (листья, побеги и др.) испытывают влияние стареющего материнского организма – их жизненный цикл сокращается и общая жизнедеятельность падает. Различают понятия «возраст» (календарный возраст) и «возрастность» (физиологический возраст). Возраст (собственный возраст) исчисляют от момента заложения органа. Возрастность определяется возрастом органа и материнского растения;

4) чем старше возраст целого растения, тем меньше возраст вновь появляющегося органа. Листья на побегах высших порядков ветвления физиологически более старые, чем листья того же возраста на побегах низших порядков;

5) с возрастом способность растений к омоложению уменьшается;

6) цикличность развития заключается в том, что дочерние клетки являются временно омоложенными в отношении материнских;

7) скорость старения, продолжительность жизни растения определяются генетически обусловленным потенциалом жизнеспособности вида.

Теория циклического старения и омоложения Н. П. Кренке подтверждается многочисленными исследованиями и практикой. Так, размер, форма растений, листовой пластинки, длина черешка и другие признаки закономерно изменяются в зависимости от яруса. С помощью этой теории можно на ранних стадиях развития растения оценить скороспелость сорта. Для скороспелых сахаристых сортов свеклы характерно более резкое изменение морфологических признаков листьев, чем у позднеспелых. У однолетних сеянцев скороспелых сортов яблони междоузлия короче, ветвление более сильное, листья расположены гуще. Верхние почки на стебле и развивающиеся из них побеги быстрее проходят онтогенетические изменения, чем нижние. Поэтому при вегетативном размножении чем выше по стеблю плодового растения взят черенок или почка, тем раньше после укоренения или окулировки растение способно зацвести.

## 4. Физиология покоя.

**Покой растения** – состояние, при котором отсутствует видимый рост.

Покой характеризуется:

- ✓ остановкой роста,
- ✓ резким снижением интенсивности дыхания,
- ✓ сокращением содержания стимуляторов роста
- ✓ возрастанием – ингибиторов роста.

Различают **виды покоя**:

вынужденный

глубокий, или органический.

*Вынужденный* покой наступает у растений при неблагоприятных условиях среды, он необходим для сохранения жизнеспособности растения и является своего рода приспособительной реакцией организма.

*Глубокий (органический)* покой – отсутствие роста, несмотря на благоприятные условия среды, он связан с внутренними изменениями в растении. Причиной глубокого покоя чаще всего является недоразвитость зародыша (ясень, орхидеи), формирование его завершается только после прохождения периода покоя. У бобовых культур глубокий покой связан с особенностями семенной кожуры, которая сразу после формирования семени непроницаема для воды. Причиной покоя может быть также накопление в семенах и плодах ингибиторов роста. В любом случае, наступление глубокого покоя – это наследственно обусловленное состояние и носит приспособительный характер. Во время глубокого покоя плазмодесмы втягиваются внутрь клетки и на поверхности протопласта образуется липоидный слой, затрудняющий поступление воды и кислорода, т.е. клетки обособливаются.

Зная природу покоя, можно управлять его продолжительностью.

Прервать покой можно следующими способами:

- 1) метод теплых ванн (побеги на 6–12 ч погружают в теплую воду 30–35°C) – применяются в цветоводстве;
- 2) метод эфиризации (растения выдерживают 24–48 ч в сосудах в парах серного эфира – 0,3–0,5 мл/л воздуха);
- 3) покой клубней картофеля можно прервать обработкой 2%-ными растворами этиленхлорида, тиомочевины или роданистого аммония;
- 4) обработка гиббереллином – для выведения из состояния покоя семян;
- 5) метод стратификации (выдерживание семян во влажных условиях при пониженной температуре (+5°C) – для овощных культур;
- 6) метод скарификации (нарушение целостности покровов семени) – для бобовых.

## 5. Способы управления ростом и развитием

Способы управления ростом и развитием можно разделить на группы:

- хирургические - обрезка деревьев и кустарников, прищипывание, пасынкование, удаление старых больных побегов и прививки;
- химические – внесение удобрений, регуляторов роста, пестицидов;
- агротехнические – регулирование нормы высева семян, орошение;
- селекционные – выведение сортов целевого назначения.;
- физические – регулирование светового, теплового и водного режимов (в закрытом грунте), воздействие электромагнитным и гамма излучением и др;
- биотехнологические – культура *in vitro*, методы эмбриогенеза и генной инженерии.

