

ТЕМА 8: ФИЗИОЛОГИЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ. СТАДИИ И ФАЗЫ РАЗВИТИЯ. ФОТОПЕРИОДИЗМ

ПЛАН:

1. Развитие растений (типы онтогенеза, этапы онтогенеза, особенности периода эвокации, особенности фазы покоя).
2. Фотопериодизм
3. Теория старения и омоложения растений Кренке.
4. Особенности созревания продуктивных частей растений.

Использованная литература:

Основная

1. Полевой В.В. Физиология растений. - М.: "Высшая школа", 1989.
2. Лебедев С.И. Физиология растений. - М.: "Агропром", 1988.
3. Рубин Б.А. Курс физиологии растений. - М.: "Высшая школа", 1976.
4. Либберт Э. Физиология растений. - М.: "Мир", 1976.
5. Холл Д., Рао К. Фотосинтез. Пер. с англ. - Мир. 1983. 134с..
6. Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г. Физиология древесных растений. «Лесная промышленность», М. 1974г. 424с.
7. Крамер П. Козловский Г. Физиология древесных растений. «Гослесбумиздат». М. 1963. 628с.

Дополнительная

7. Гельстон А. и др. Жизнь зеленых растений. - М.: "Мир", 1993.
8. Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. - М.: "Мир", 1978.
9. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилянтов в растении. - М.: "Наука", 1976.
10. Мокроносов А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. - М.: "Наука", 1983.
11. Полевой В. Физиология растительной клетки. - Л.: "ЛГУ", 1988
12. Саламатова Т.С. Физиология растительной клетки. - Л.: "ЛГУ", 1988.
13. Скулачев В.П. Энергетика биологических мембран. - М.: "Наука", 1989.
14. Уоринг Ф. и др. Рост растений и дифференцировка. - М.: "Мир", 1984

1. Развитие растений (типы онтогенеза, этапы онтогенеза, особенности периода эвокации, особенности фазы покоя).

Развитие растений или онтогенез характеризуется тем, что на переход растения из одной фазы онтогенеза в другую действуют очень большое количество факторов, причем часто необходимо их совокупное действие.

Различают следующие типы онтогенеза растений:

По продолжительности жизни:

однолетние,

двулетние,

многолетние;

По количеству плодоношений:

монокарпические,

поликарпические.

Любое растение проходит в процессе онтогенеза следующие этапы развития:

эмбриональную фазу (от оплодотворения семяпочки до формирования семени),

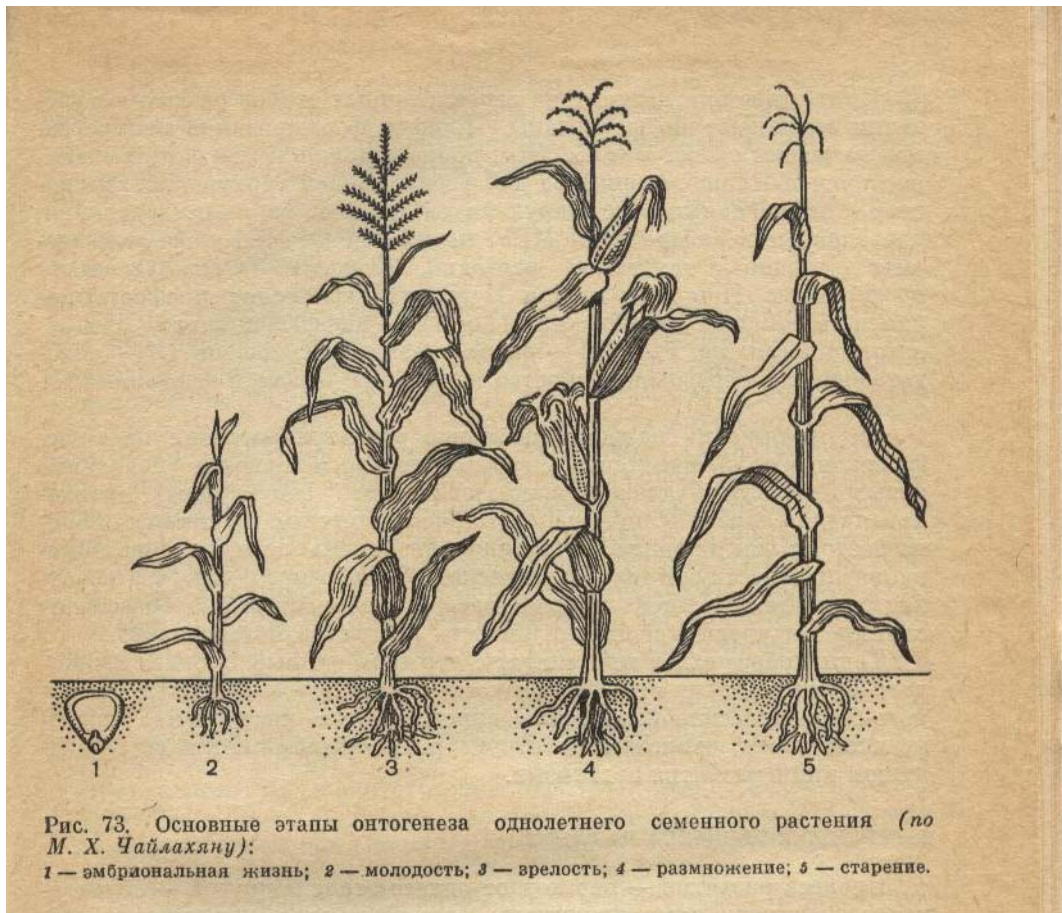
ювенильную фазу (от прорастания семени до появления всхода на поверхности почвы),

фазу формирования надземных вегетативных органов,

фазу цветения и плодообразования,

фазу созревания,

фазу отмирания.



Наиболее насыщенной является ювенильная фаза развития, которая делится на такие периоды, как:

- набухание,
- прорастывание,
- гетеротрофный рост проростка в темноте,
- переход к автотрофному типу питания.

Практически каждое онтогенетическое изменение происходит под воздействием внутренних и внешних факторов. При этом из внешних факторов наиболее важное значение имеет солнечный свет. Переход к автотрофному способу питания, переход к фазе бутонизации и цветения, переход к состоянию покоя у многолетних растений непосредственно связаны именно с воздействием продолжительности солнечного освещения и поэтому называются **фотоморфогенезом**. Свет является сигналом не только к смене фазы развития, но и непосредственно влияет на рост, транспирацию и другие физиологические процессы в растении. **Непосредственное воздействие света** выражается в способности клеток образовывать соответствующие гормоны, в частности абсцизовую кислоту, что позволяет растению **замедлять скорость роста** при переходе к автотрофному питанию.

Опосредованное воздействие света в виде **длительности светового дня** определяет **переход к следующей фазе развития**, в частности к цветению.

Восприятие растением воздействия солнечного света происходит благодаря наличию специальных фоторецепторов и гормонов.

Непосредственное воздействие света воспринимается растением с помощью фоторецептора "**криптохром**", и пигмента "**фитохром**". Особенно важен фитохром, который способен воспринимать различные составляющие спектра солнечного света и, в зависимости от поглощенной длины волны, превращается либо в форму Φ_k , поглощающий красный свет с длиной волны 600 нм, либо в форму Φ_{dk} , поглощающий дальний красный свет с длиной волны 730 нм. При обычных условиях этот пигмент находится в обеих формах в равных пропорциях, однако, при смене условий, например на затененные, происходит образование большего количества пигмента Φ_k , и это определяет вытягивание и этиолирование тканей побега. На основе действия этих фоторецепторов и пигментов растение проходит суточные изменения в определенном ритме, который называется **циркадным**, или **биологическими часами** растения. (цикорий – утром, энотера- вечером, ночная красавица (помощь гуль- ночью).

Световой фактор вызывает также синтез определенных гормонов, которые определяют переход растения в фазу цветения или в фазу эвокации, т.е. переход от вегетативного состояния к генеративному развитию. Основным гормоном, действующим на этом этапе онтогенеза, является гормон "флориген", состоящий из двух групп гормонов:

гиббереллинов, вызывающих образование и рост цветоносов, антезинов, вызывающих формирование цветков.

Понимание этого момента весьма важно на практике, особенно в плодородстве, где использование подвоя и привоя в определенных фазах онтогенеза будет влиять на скорость вступления в плодоношение привитого растения. Поток гормонов, в том числе и флоригена, идет от привоя к подвою, поэтому важно использование подвоя с растения, находящегося в определенной фазе развития. Флоральный морфогенез контролируется сложной системой многих факторов, каждый из которых в необходимой концентрации и в нужное время запускает свою цепь процессов, ведущих к закладке цветков.

Учёт этого момента весьма важно на практике, особенно в плодородстве, где использование подвоя и привоя в определенных фазах онтогенеза будет влиять на скорость вступления в плодоношение привитого растения. Поток гормонов, в том числе и флоригена, идет от привоя к подвою, поэтому важно использование подвоя с растения, находящегося в определенной фазе развития. Флоральный морфогенез контролируется сложной системой многих факторов, каждый из которых в необходимой концентрации и в нужное время запускает свою цепь процессов, ведущих к закладке цветков.

Вторым важным фактором, играющим определенную роль в формировании флорального морфогенеза является температурный фактор. Он особенно важен для озимых и двулетних культур, поскольку именно

пониженные температуры вызывают у этих культур те биохимические преобразования, которые определяют синтез флоригена и других сопутствующих гормонов, определяющих инициацию цветения.

Именно на действии пониженных температур основан прием **яровизации**, который используется в различных опытных исследованиях, когда необходимо ускорить смену поколений у озимых культур. К таким же результатам приводит и обработка растений **гиббереллинами**, благодаря которой можно ускорить цветение двулетних растений.

2. Фотопериодизм.

В 1920 г. американские физиологи Гарнер и Аллар (Н.А. Allard

W.W. Garner) установили, что есть растения, которые переходят к цветению только в условиях короткого дня, т.е. когда день короче ночи. К таким растениям относятся табак сорта Мерленд Мамонт, соя, перилла, хризантема, просо и др.

В условиях, когда светлый период суток превышает темный (длинный день), эти растения не образуют репродуктивных органов. В дальнейшем были обнаружены растения, которые переходили к цветению лишь при воздействии длинного дня. Зависимость развития растения от соотношения дня и ночи в течении суток называют **фотопериодизмом**





Таким образом сущность фотопериодической реакции заключается в том, что циклические чередования света и темноты переводят растение из вегетативного в репродуктивное состояние.

Фотопериодизм, так же как и **яровизация**, представляет собой приспособительную реакцию, позволяющую растениям зацветать в определённое время года. Как правило, длиннодневные растения северные, а короткодневные южные. Для короткодневных растений более благоприятны повышенные ночные температуры, тогда как для длиннодневных — пониженные. Фотопериодическая реакция затрагивает не только процесс развития растений, но и вызывает некоторые изменения ростовых процессов.

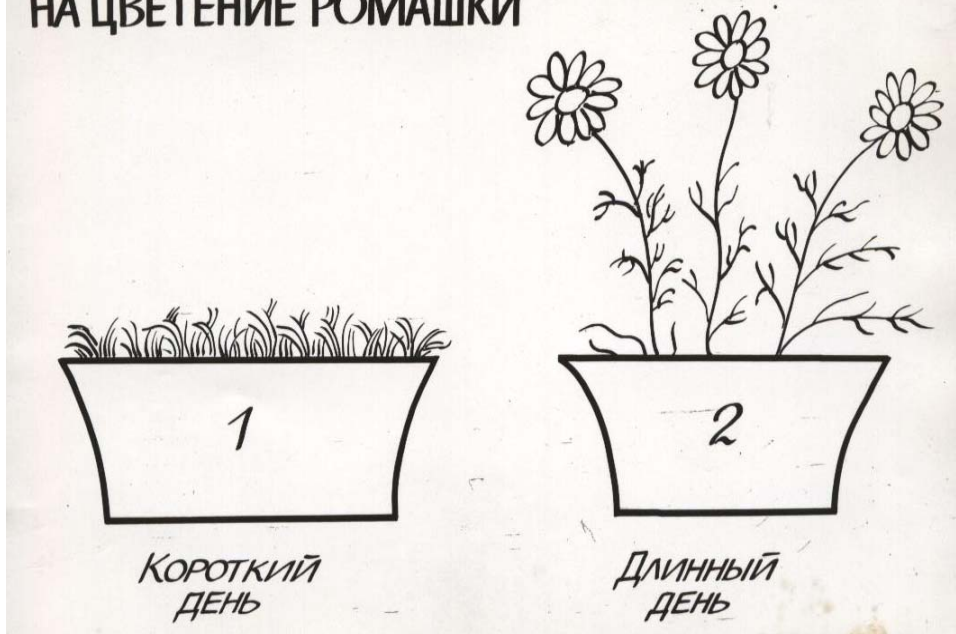
По отношению к фотопериоду растения делят на три группы:

растения короткого дня (цветение при длине дня меньше 12 часов) (хризантема, георгин, топиамбур, просо, сорго, табак),

растения длинного дня (цветение при длине дня больше 12 часов) (астра, клевер, лен, лук, морковь, свекла, шпинат),

нейтральные растения (цветение не зависит от длины дня) (подсолнечник, гречиха, бобы, рапс, томат).

ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ДНЯ НА ЦВЕТЕНИЕ РОМАШКИ



В онтогенезе растений обязательно имеется фаза ослабления жизнедеятельности, которая носит название **состояния покоя**. У однолетних растений это состояние наступает только один раз - при формировании семени, у многолетних растений - много раз при переходе к существованию в неблагоприятные условия среды (зима, засуха). **Покой** - это такое состояние растения, которое характеризуется отсутствием ростовых явлений, крайней степенью угнетенности дыхания и снижением интенсивности превращения веществ.

Различают **летний и зимний покой** у многолетников, **глубокий и вынужденный покой** у всех растений. Вынужденный покой возможен только при участии человека, который может обеспечить особые условия хранения покоящихся органов в специальных хранилищах с помощью специальных методов. Очень важным моментом перехода в состояние покоя является этап послеуборочного дозревания, что позволяет предотвратить преждевременное прорастание семян, сконцентрировать максимальное количество запасных веществ

3. Теория старения и омоложения растений Кренке.

В процессе онтогенеза растение подвергается определенным изменениям, которые связаны с явлением возрастной изменчивости. Теорию, объясняющую закономерности этой изменчивости предложил в 40 годы прошлого столетия, Н.П. Кренке. Основные постулаты этой теории:

Каждый организм, начиная от возникновения, непрерывно стареет до своей естественной смерти.

В первой половине жизни старение прерывается периодически омоложением, т.е. образованием новых побегов, листьев и т.п., что замедляет темп старения.

Растениям присущ физиологический возраст, который определяет истинный возраст органа растения: листья однолетнего и десятилетнего деревьев неравноценны, неравноценны и листья на одном дереве, но на побегах разного порядка. Различают понятие "**возраст**" (календарный возраст) и "**возрастность**" (физиологический возраст. Возрастность определяется возрастом органа и материнского растения. В пределах плодового дерева листья на побегах высших порядков ветвления физиологически более старые, чем листья того же возраста на побегах низших порядков ветвления. Поэтому по форме, анатомическому строению, физиологическим и биохимическим признакам верхние листья, несмотря на свой меньший возраст, обнаруживают признаки большего старения, срок их жизни часто короче, чем у средних листьев на том же побеге.

Цикличность онтогенетического развития заключается в том, что дочерние клетки при своем новообразовании являются временно омоложенными по отношению к материнским.

Скорость старения и нормальная средняя продолжительность жизни определяются начальным потенциалом жизнеспособности и обуславливаются генетическими особенностями вида.

Проблемой старения и омоложения плодово-ягодных культур занимался и П.Г. Шитт. В 60-ых годах прошлого столетия он впервые установил наличие возрастных качественных изменений у корней. И.В. Мичурин также указывал на тесную связь между органом образовательными процессами в организмах и возрастной изменчивостью.

Установленные Н.П. Кренке закономерности изменения морфологии листьев и побегов в связи с их возрастом позволили разработать рекомендации по ранней диагностике скороспелости растений в пределах вида, выявить коррелятивные связи между качеством клубней и корнеплодов и скороспелостью сорта. Установлено, что для скороспелых сортов

характерно резкое изменение морфологических признаков листьев (быстрое пожелтение и отмирание листьев), а у позднеспелых сортов изменения происходят постепенно. Эта закономерность имеет важное значение в процессе селекции сортов на скороспелость и качество.

Морфологические признаки тесно связаны с генетически заложенной скороспелостью, что дает возможность использовать их в селекции плодовых культур, например:

у однолетних сеянцев скороспелых сортов яблони междоузлия короче, ветвление более сильное, листья расположены гуще, чем у сортов, позже вступающих в плодоношение,

у двулетних сеянцев яблони интенсивность зеленой окраски листьев при переходе от верхних ярусов к нижним у скороспелых форм изменяется более резко, чем у позднеспелых,

чем выше по стеблю плодового растения взят черенок или почка (при вегетативном размножении), тем раньше после укоренения или окулировки растение способно зацвести.

На основе теории Кренке были усовершенствованы приемы подрезки растений, технология выбора побегов и их частей требуемого качества при вегетативном размножении растений, обеспечивающая лучшую укореняемость черенков, технология достижения оптимального сочетания вегетативного и генеративного развития растений при черенковании и прививках

4. Особенности созревания продуктивных частей растений.

Продуктивными частями растений называют как органы генеративного размножения (плоды, семена), так и органы вегетативного размножения (клубни, луковицы). Остальные продуктивные части (листья у зеленных культур, стеблеплоды, корнеплоды и др.) не несут функции размножения и поэтому закономерности из роста и развития не имеют столь важного значения.

Плод, содержащий семена, является органом размножения у подавляющего большинства сельскохозяйственных растений. Он выполняет две функции:

- защита семян,
- распространение семян.

Для осуществления этих функций у различных плодов имеются соответствующие приспособления (сухие и сочные плоды, крючочки, крылатки, привлекательный вкус и т.д.).

В развитии плода выделяют четыре фазы:

- Формирование завязи до опыления,
- Рост за счет деления клеток сразу после опыления и оплодотворения,
- Рост за счет растяжения клеток,
- Созревание.

Рост завязи стимулируется **прорастающей пылью** еще до

образования зиготы, причем интенсивность этого роста прямо пропорциональна количеству прорастающей пыльцы. Даже чужеродная пыльца может способствовать росту завязи, что объясняется высоким содержанием **ИУК в пыльце**.

Обработка цветков **экзогенным ауксином** у многих растений с сочными плодами индуцирует разрастание завязи и образование **партенокарпических**, т.е. бессемянных плодов. Обработка гиббереллином также у многих растений вызывает завязывание плодов (виноград, яблоня, томат и т.п.). Для роста молодых плодов необходимо присутствие цитокинина, но экзогенные цитокинины не вызывают образования партенокарпических плодов.

В начале формирования завязи в цветке ее рост происходит в результате деления клеток, которое резко возрастает после опыления. Затем наступает более продолжительная фаза растяжения клеток. Характер роста находится в сильной зависимости от типа плода.

Регуляция роста плодов осуществляется фитогормонами. ИУК в завязь сначала поступает из столбика и от прорастающей пыльцы. Затем источником ИУК становится развивающаяся семязпочка. При этом играет определенную роль и гормон старения (этилен), который обеспечивает увядание цветка после опыления. Образующиеся семена поставляют ауксин в околоплодник, что активирует в нем ростовые процессы. **При недостатке ауксина (малочисленности образующихся семян) происходит опадение плодов.**

Содержание фитогормонов и их соотношение различны на разных фазах роста плодов и формирования семян.

Так, в **зерновках пшеницы** максимальное количество цитокининов наблюдается сразу после цветения при переходе к формированию эндосперма. Затем начинает возрастать содержание гиббереллинов, а позже ИУК, концентрация которых достигает максимальной величины в фазе молочной спелости. При переходе к восковой спелости уровень гиббереллинов и ауксинов быстро падает, но возрастает содержание АБК, что способствует отложению в эндосперме запасных веществ. Когда нарастание сухой массы зерновок прекращается и происходит обезвоживание семян (полная спелость), содержание АБК снижается. Уменьшение количества всех фитогормонов объясняется переходом их в связанное состояние. Такой порядок изменения соотношения фитогормонов у формирующихся зерновок пшеницы обуславливается последовательность развития зародыша и эндосперма. При созревании зерновки накапливаются углеводы и белки, происходят изменения в нуклеиновом обмене, пластические вещества активно перемещаются в зерновки из стеблей и листьев. Происходит **раздревеснение** стеблей (снижается содержание клетчатки, лигнина, которые преобразуются в крахмал). При созревании зерна белок становится более устойчивым к действию протеолитических ферментов, уменьшается количество моносахаридов и увеличивается количество крахмала.

Бобовые культуры накапливают значительно меньше крахмала и других углеводов, чем злаковые культуры.

При возделывании зерновых и зернобобовых культур часто применяется раздельный способ уборки, который позволяет лучше обеспечить переход пластических веществ из стеблей в семена после скашивания и дозаривания в валках. Обработка посевов в период восковой спелости раствором азотнокислого аммония ускоряет созревание этих культур на 5-7 дней.

При созревании семян **масличных культур** жиры не только накапливаются, но и меняются в качественном отношении. В незрелых семенах содержится больше свободных и насыщенных жирных кислот, в зрелых - увеличивается содержание ненасыщенных жирных кислот.

В **сочных плодах** наибольшее содержание гиббереллинов и ауксина в перикарпе наблюдается в начале его развития. Затем уровень этих фитогормонов снижается и снова возрастает на последней фазе роста. Содержание цитокинина временно увеличивается в период наиболее интенсивного роста плода. Прекращение роста перикарпа совпадает с накоплением АБК в его тканях.

Период растяжения клеток у сочных плодов и особенно конец этого периода характеризуются не только интенсивным ростом, но и накоплением органических веществ. Происходит увеличение содержания углеводов и органических кислот, откладывается крахмал.

Созревание некоторых плодов хорошо коррелирует с увеличением скорости дыхания. Период повышенного выделения углекислого газа плодом называется **климактерием**, и в этот период плод претерпевает изменение из незрелого в созревший. Обработка этиленом стимулирует этот период и дозревание спелых плодов. Этилен повышает проницаемость мембран в клетках плода, что дает возможность ферментам, ранее отделенным от субстратов мембранами, вступить в реакцию с этими субстратами и начать их разрушение.

Ауксин также участвует в созревании плода, причем при созревании плодов и опадении листьев ауксин и этилен действуют как антагонисты. Какой гормон доминирует при этом, зависит от возраста ткани.

У **ряда культур преобладающим способом** размножения стал именно способ размножения с помощью **органов вегетативного размножения** (например, картофель). Поэтому формирование этих органов, как выполняющих и репродуктивную функцию, и, в то же время, служащих в качестве источника питания для человека, требует отдельного рассмотрения.

Процесс клубнеобразования в физиологическом плане лучше всего изучен у картофеля. При длинном дне и высокой температуре (свыше 29 градусов) могут превращаться в вертикальные облиственные побеги, а при нормальной (более низкой) температуре на конце столона формируется клубень. Клубнеобразование всегда связано с торможением роста как надземных побегов, так и столонов. Короткий день способствует поступлению в клубни пластических веществ.

Формирование клубня включает в себя три этапа; подготовительный - появление и рост столонов, закладку и рост самого клубня, созревание и покой клубня.

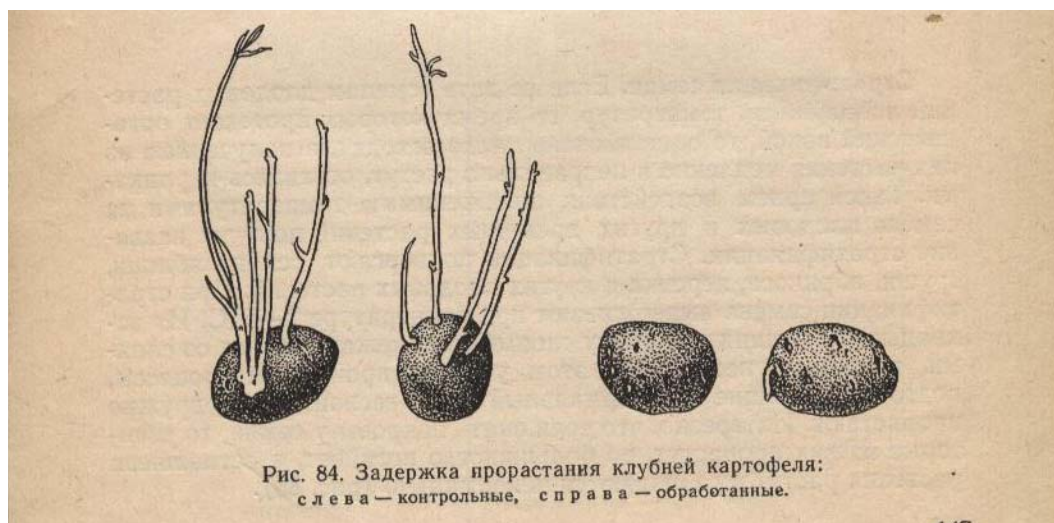
Образованию столонов из пазушных почек благоприятствует их затемнение (именно поэтому в технологии возделывания картофеля обязателен прием окучивания). ИУК вместе с гиббереллинами, поступающие в достаточном количестве из надземных частей, переключают генетическую программу развития пазушной почки с развития вертикального облиственного побега на формирование столона. Гиббереллин необходим и для удлинения междоузлий столона.

Закладка клубней на дистальных концах столонов связана с резким торможением их роста в длину. По-видимому, это подавление вызывается повышением концентрации АБК, которая в большом количестве образуется в листьях на коротком дне. В условиях короткого дня снижаются синтез и поступление ИУК и гиббереллинов. Одновременно увеличивается отношение цитокининов в ауксинам.

Покой клубней связан с резким замедлением дыхания, распада и синтеза биополимеров, остановкой ростовых процессов. У клубней картофеля в состоянии глубокого покоя находятся только меристематические ткани, прежде всего глазки. **Запасающая ткань** способна **быстро активизироваться** в ответ на повреждения (образуется раневая перидермы при механическом повреждении).

Состояние **глубокого покоя глазков** обусловлено высоким содержанием АБК, кофейной кислоты и скополетина.

Выход глазков из состояния глубокого покоя связан с падением содержания АБК (в 10-100 раз) и возрастанием концентрации свободных гиббереллинов. Обработка стимуляторами на основе гиббереллиновой кислоты прекращает состояние покоя у клубней и позволяет проводить летние посадки картофеля на юге



У **луковиц** в период покоя ростовые процессы не прекращаются, хотя они идут очень медленно. Состояние покоя поддерживается высокой концентрацией АБК. Перед прорастанием уровень АБК снижается, а содержание цитокининов, гиббереллина и ауксинов возрастает.

Таким же закономерностям в смене работы разных фитогормонов подчиняются процессы образования корневищ и столонов, а также способность растений укореняться с помощью отводков и черенков.

Использование регуляторов роста в практике сельского хозяйства.

Регуляторы роста достаточно широко используются в практике сельского хозяйства в следующих направлениях:

На стадии посева, посадки,

На стадии управления цветением, завязыванием, формированием урожая,

На стадии уборки,

На стадии покоя.

На стадии посева, посадки используют:

Ауксины:



для укоренения трудноукореняемых черенков, например винограда,

для лучшей приживаемости прививок,

для лучшего прорастания семян

На стадии управления цветением, завязыванием, формированием урожая используют:

Ауксины:

для стимулирования начала цветения,

для увеличения количества завязываемых плодов,

для стимулирования женского цветения у раздельнополых видов.

Гиббереллины:

для увеличения размера плодов,
для улучшения качества хозяйственно-ценных органов (способствуют увеличению сахаров в плодах, стеблях, стеблеплодах, корнеплодах и т.д.),
для стимулирования мужского цветения у раздельнополых видов.

Этилен и абсцизовая кислота также стимулируют женское цветение у раздельнополых видов.

На стадии уборки используют:

Этилен и абсцизовую кислоту и ряд других ингибиторов роста (например: хлорат магния, гидрел, этрел):

для ускорения созревания, повышения дружности отдачи урожая,
для дефолиации,
для десикации (предуборочное высушивание стеблей и листьев),
для сеникации (ускорение созревания на 5-7 дней в районах с коротким теплым периодом)

На стадии покоя:

Для продления состояния покоя используют этилен и абсцизовую кислоту для обработки продовольственного картофеля, корнеплодов, плодов (либо опрыскивают 0,5% раствором гидрела, либо регулируют состав атмосферы в хранилище),

Для нарушения состояния покоя используют:

эфиризацию: для прорастания побегов, корневищ - обработку серным эфиром,

теплые ванны: для выгонки сирени к Новому году (опускают побеги куста в теплую (30-35°C) воду на 9-12 часов),

гиббереллины для получения второго урожая картофеля от свежееубранных клубней (из замачивают на 30 минут в смеси 0,0005% гиббереллина и 2% тиомочевины)

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Назовите типы онтогенеза ?
2. Назовите этапы развития растений ?
3. Назовите характерный морфологический признак у травянистых растений отличающий однолетние от многолетних растений ?
4. Что такое- фитоморфогенез ?
5. Биологические часы растений , примеры ?
6. Что такое флоральный морфогенез ?
7. Объясните термин фотопериодизм ?
8. Какие группы растений по отношению к фотопериоду Вы знаете ?
9. Назовите постулаты теории Н.П.Кренке
10. Как можно получить партенокарпические плоды ?

СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ !