

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования  
«Гомельский государственный университет  
имени Франциска Скорины»

**О. М. Храмченкова**

## **ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ. РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ**

Практическое руководство по теме УСР  
для студентов специальности 1-31 01 01-02 «Биология  
(научно-педагогическая деятельность)»

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования  
«Гомельский государственный университет  
имени Франциска Скорины»

**О. М. Храмченкова**

## **ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ. РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ**

Практическое руководство по теме УСР  
для студентов специальности 1-31 01 01-02 «Биология  
(научно-педагогическая деятельность)»

Чернигов  
Издательство «Десна Полиграф»  
2016

УДК 581.14(076)  
ББК 28.57я73  
X 898

**Рецензенты:**

кандидат биологических наук Н. Г. Галиновский  
кандидат биологических наук Н. И. Тимохина

Рекомендовано к изданию научно-методическим советом  
учреждения образования «Гомельский государственный  
университет имени Франциска Скорины»

**Храмченкова О. М.**

X 898

Физиология растений. Развитие растений: практ. рук-во  
по теме УСР / О. М. Храмченкова; М-во образования РБ,  
Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Чернигов: Десна  
Полиграф, 2016. – 32 с.

В практическом руководстве представлен учебный материал для выполнения управляемой самостоятельной работы студентов по теме «Развитие растений» дисциплины «Физиология растений». Рассматриваются вопросы, связанные со спецификой развития растений, особенностями ювенильного этапа, физиологии цветения, опыления и оплодотворения, механизмов старения и смерти растительного организма, а также процессы образования вегетативных зачатков – клубней и луковиц. Приведены тесты и контрольные вопросы для закрепления пройденного материала, список рекомендуемой литературы.

Предназначено для студентов очной и заочной форм обучения специальности «Биология (научно-педагогическая деятельность)».

**УДК 581.14(076)**  
**ББК 28.57я73**

© Храмченкова О. М., 2016

© УО «Гомельский государственный  
университет им. Ф. Скорины», 2016

## Содержание

Введение .....	4
1 Ювенильный этап развития.....	5
2 Цветение, опыление и оплодотворение.....	11
3 Развитие и созревание плодов и семян. Образование клубней и луковиц.....	16
4 Старение и смерть. Причины и механизм старения.....	20
Тестовые задания.....	26
Вопросы для самоконтроля.....	27
Литература.....	29

## Введение

Важнейшим проявлением нормального функционирования растения является рост – необратимое увеличение длины, объема и общих размеров растения, его отдельных органов, клеток и внутриклеточных структур. Качественные изменения в новообразовании элементов структуры, возникающие в процессе онтогенеза, называются развитием.

*Задачи темы УСР «Развитие растений».* Изучить жизненный цикл высших растений, регуляторные функции вегетативных и генеративных органов в процессах роста, физиологические и биохимические признаки общих возрастных изменений у растений, взаимосвязь возрастных изменений и генеративного развития, фенологические фазы развития, физиологию старения растений, особенности роста растений в фитоценозе. Выяснить этапы органогенеза, возможности управления ростом и развитием растений в онтогенезе для использования при интенсивных и альтернативных технологиях возделывания сельскохозяйственных культур.

При подготовке практического руководства использована информация, приведенная в учебниках и практических руководствах отечественных и российских ученых – В. М. Юрина, А. В. Веретенникова, Вл. В. Кузнецова и Г. А. Дмитриевой, И. П. Ермакова с соавт., Н. Н. Третьякова с соавт., Н. И. Якушкиной и др. [1-12].

### *Рекомендации:*

- перед изучением предлагаемого учебного материала следует повторить темы «Морфология генеративных органов» по учебному пособию Сауткина Т.А., Поликсенова В.Д. Морфология растений: учеб.пособие; Минск: БГУ, 2012. - 311 с.;

- при проработке темы УСР для полного понимания учебного материала нужно внимательно ознакомиться с представленными рисунками;

- для закрепления изученного материала следует выполнить тесты и ответить на вопросы по теме, приведенные в конце пособия.

Форма отчетности по теме УСР «Развитие растений»: тестирование и ответы на вопросы контрольной работы.

Предназначено для студентов очной и заочной форм обучения специальности «Биология (научно-педагогическая деятельность)»

## 1 Ювенильный этап развития

Ювенильный этап развития делят на два подэтапа: 1) прорастание семени и возникновение проростка; 2) формирование вегетативных органов.

Продолжительность ювенильного периода у разных растений неодинакова: от нескольких недель (однолетние растения) до нескольких десятков и сотен лет (деревья).

*Прорастание семени* происходит после периода покоя. Прорастание – это возобновление роста зародыша в результате поступления воды в семя и его набухания. Прорастание тоже состоит из нескольких этапов: набухание, наклевывание семени, период гетеротрофного питания, переход к автотрофному питанию – рисунок 1.

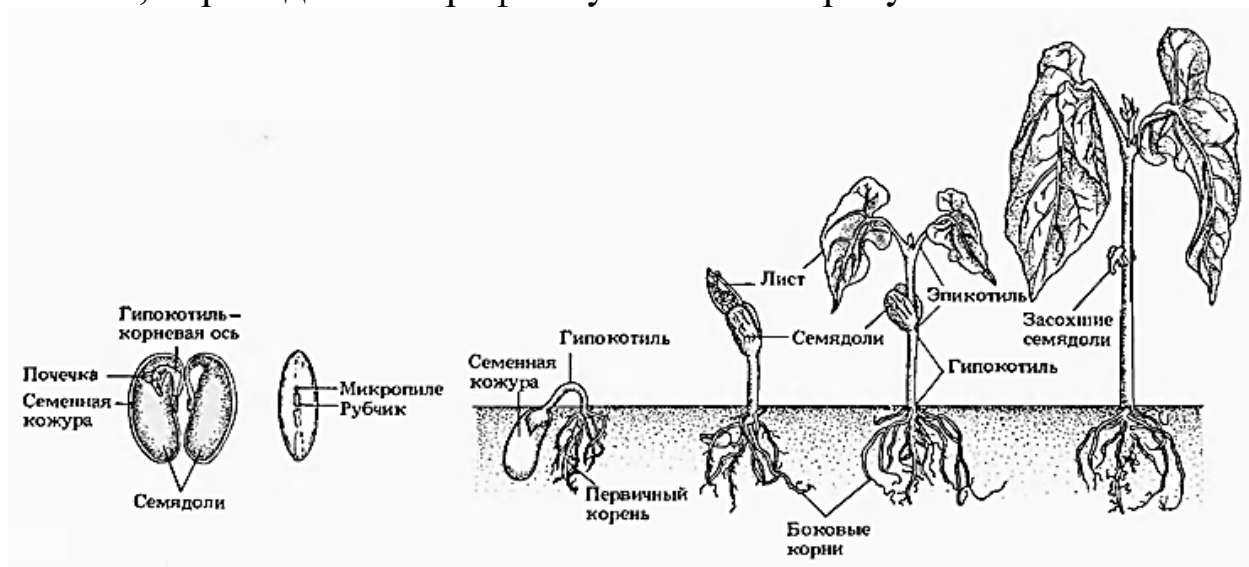


Рисунок 1 – Этапы прорастания семян фасоли [10]

Для начала прорастания необходима, прежде всего, вода. Воздушно-сухие семена, содержащие 5-20 % воды, находятся в состоянии покоя. Вода поступает в семя, и оно набухает.

Набухание – обратимый процесс. Семена можно подсушить, и они не потеряют свою всхожесть, если не началось деление и растяжение клеток зародыша. Для прорастания необходим кислород, так как дыхание поставляет энергию. Одновременно для прорастания семян нужны оптимальные температуры, а для некоторых – еще и свет.

Вода поступает в семя сначала быстро, а потом медленно с помощью двух механизмов – набухания и осмоса. Сначала начинается набухание. Запасные питательные вещества семени содержат большое количество гидрофильных групп ( $-\text{OH}$ ;  $-\text{COOH}$ ;  $-\text{NH}_2$ ), которые

притягивают молекулы воды. Уже во время набухания начинается интенсивный гидролиз запасных питательных веществ. В результате гидролиза в клетке увеличивается количество осмотически активных веществ: аминокислот, сахаров и др. Поэтому включается осмотический механизм поступления воды.

Запасные вещества (белки, жиры, полисахариды) – это сложные органические соединения, которые не растворяются в воде, поэтому плохо передвигаются. Во время прорастания они превращаются в растворимые, легко используемые для питания зародыша соединения. Для гидролиза запасных веществ необходимы соответствующие ферменты. Часть ферментов находится в семени в неактивном состоянии, они активируются при поступлении воды. Кроме того, синтезируются и новые белки-ферменты. Например, для гидролиза крахмала нужны  $\alpha$ -амилаза и  $\beta$ -амилаза; первая синтезируется во время прорастания, а вторая находится в связанном состоянии в сухих семенах. Вновь образуются также ферменты, катализирующие распад белков (протеазы), нуклеиновых кислот (нуклеазы), ферменты, участвующие в превращении жиров (изоцитратлиаза и малатсинтаза). Образование ферментов регулируют гормоны, в частности гиббереллины. У однодольных растений они находятся в эндосперме сухих семян в неактивном состоянии. При поступлении воды гиббереллины активизируются и индуцируют синтез гидролитических ферментов.

Под действием ферментов крахмал превращается в сахар, белки расщепляются на аминокислоты, жиры – на глицерин и жирные кислоты. Аминокислоты превращаются в органические кислоты и аммиак, который используется для синтеза амидов. В результате аминирования и переаминирования возникают новые аминокислоты. Жирные кислоты в результате  $\beta$ -окисления превращаются в ацетил-КоА, который в глиоксисомах включается в глиоксилатный цикл. Ацетил-КоА взаимодействует со ЩУК, и образуется лимонная кислота. Лимонная кислота превращается в изолимонную, которая под действием изоцитратлиазы распадается на янтарную и глиоксилевую кислоты. Глиоксилевая кислота соединяется со второй молекулой ацетил-КоА, и образуется малат, который окисляется до ЩУК. Таким образом, цикл завершается. Янтарная кислота выходит из глиоксисомы и поступает в митохондрию, где включается в цикл трикарбоновых кислот, затем превращается в ФЕП и с помощью обращенного гликолиза – в сахар.

Образовавшиеся в результате распада запасных веществ сахара, аминокислоты, органические кислоты транспортируются в ось зародыша, где используются как строительный материал или как дыхательный субстрат. Из них синтезируются нуклеиновые кислоты, белки и липиды, входящие в состав мембран, компоненты клеточных стенок – целлюлоза, пектиновые вещества.

Поставщиком энергии для всех этих процессов является дыхание, интенсивность которого увеличивается во много раз сразу после поступления воды в семя. Большое значение для начала прорастания семян имеет увеличение интенсивности пентозофосфатного окислительного пути, так как в нем в качестве промежуточных продуктов образуются пентозы (рибозофосфат, рибулозофосфат), необходимые для синтеза нуклеиновых кислот и для начала  $C_3$ -цикла, а также восстанавливается НАДФ.

Во время прорастания происходит синтез и активация гормонов. При прорастании фитогормоны образуются в следующем порядке. Гиббереллины при набухании активируются и вызывают синтез гидролаз. Образовавшиеся при этом нуклеазы катализируют распад нуклеиновых кислот. В результате появляются пуриновые основания, используемые для синтеза цитокининов. Одновременно при распаде белков образуются аминокислоты, в том числе и триптофан, являющийся предшественником ауксина. Ауксин и цитокинины индуцируют деление и растяжение клеток зародыша.

Рост зародыша начинается с растяжения его клеток и сопровождается изменением структуры мембран, которые в сухом семени не выявляются, а в прорастающем хорошо различимы; появлением новых органелл, например глиоксисом. Через 10-12 ч от начала набухания митохондрии, деградировавшие в период созревания семян, начинают усиленно расти и дифференцироваться. Через 24 ч происходит деление митохондрий, их число быстро увеличивается. Затем начинаются деления и дифференцировка клеток. Для начала делений клеток необходим синтез ДНК. Известно, что в прорастающих семенах он начинается позже синтеза белков и РНК.

Постепенно в процессе прорастания возникают сначала первичные, а потом вторичные ткани. Одними из первых в проростке начинают дифференцироваться проводящие ткани. Развитие проводящих тканей помогает транспорту питательных веществ и гормонов в ось зародыша.



Первым начинает расти зародышевый корешок. Когда влажность семени достигнет 40-60 %, семенная кожура разрывается и появляется кончик зародышевого корня (наклевывание). Рост корня вначале происходит благодаря растяжению его клеток, затем через 1,0-1,5 сут от начала набухания семени начинаются деления клеток. Митозы в клетках зародыша начинаются неодновременно: раньше делятся клетки зародышевого корешка.

Дальнейший рост зародыша происходит у разных растений по-разному и зависит от типа прорастания. Существуют два типа прорастания: надземный, или эпигеальный, когда семядоли выходят на поверхность почвы (рисунок 1), и подземный, или гипогеальный, когда семядоли остаются в почве (рисунок 2).

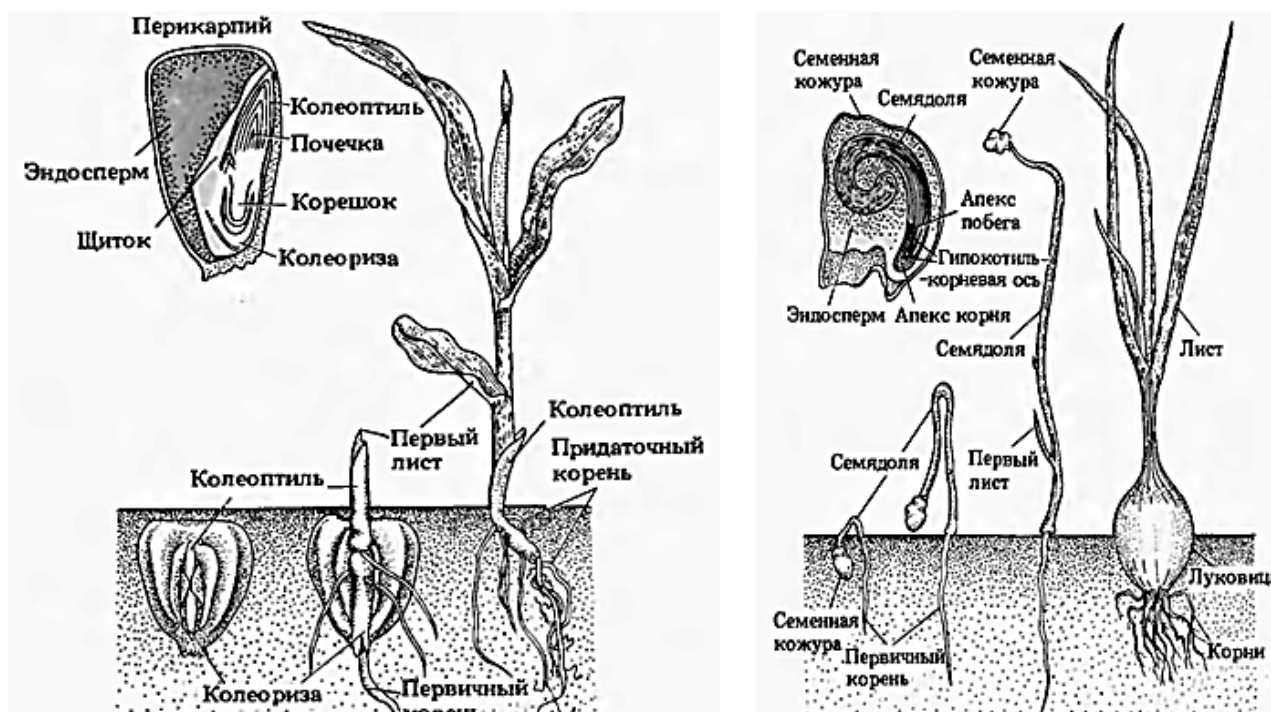


Рисунок 2 – Прорастание семян кукурузы (слева) и лука (справа) [10]

У двудольных растений с надземным типом прорастания прежде всего растет гипокотиль (рисунок 3). Он растет неравномерно и образует петлю, которая раздвигает частицы почвы, почка зародыша расположена внизу. Неравномерный рост гипокотилия и образование петли связаны с растяжением клеток и индуцируются этиленом. Под влиянием света синтез этилена тормозится, гипокотиль распрямляется и выносит семядоли на поверхность.

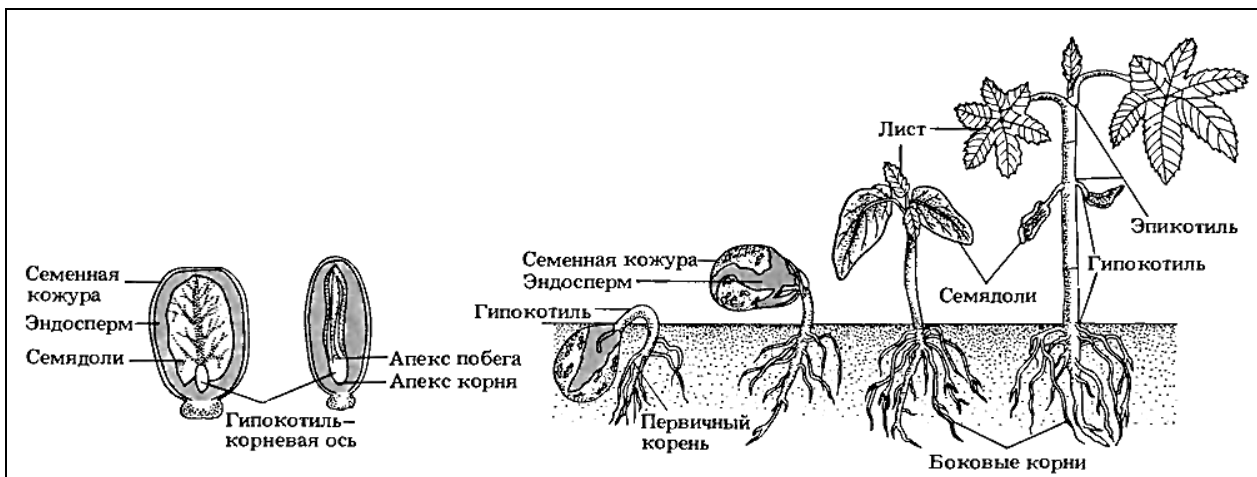


Рисунок 3 – Прорастание клещевины [10]

Семенная кожура опадает, а семядоли отделяются одна от другой и разворачиваются. После этого начинают расти листочки зародыша, а верхушечная меристема почечки образует новые листья, узлы и междоузлия. При подземном прорастании вытягивается эпикотиль и выносит почку на поверхность почвы. У однодольных растений с подземным прорастанием зерновка остается в почве. После корня начинает расти coleoptиль, защищающий верхушечную почку от повреждения частицами почвы. Когда coleoptиль достигнет поверхности почвы, его рост прекращается и начинает расти первый настоящий лист, который пробивается через щель coleoptиля, расположенную у его верхушки. У однодольных с надземным прорастанием, например у лука, после появления корешка начинает быстро вытягиваться средняя часть семядоли, которая образует петлю, выходящую на поверхность почвы. Затем эта петля разворачивается и выносит почку из почвы.

Такая последовательность роста органов зародыша выработалась в процессе эволюции. Она позволяет зародышу прикрепиться к почве и получать из нее воду.

Для роста необходимо непрерывное снабжение зародыша водой и питательными веществами. В процессе роста проросток переходит постепенно с гетеротрофного на мезотрофное, а потом – на автотрофное питание. Пока зародыш находится в почве, он питается запасными веществами, находящимися в эндосперме, перисперме или семядолях, т.е. гетеротрофно. Как только появляются первые зеленые листья, начинается фотосинтез, и проросток может сам синтезировать часть необходимых веществ. Однако крупные мясистые семядоли

продолжают снабжать его питательными веществами до тех пор, пока их запас не будет израсходован и семядоли не отомрут и не отпадут. Это период мезотрофного питания. У некоторых растений семядоли, появляясь над поверхностью почвы, зеленеют и превращаются из запасающих органов в фотосинтезирующие. Это связано с развитием в них хлоропластов и с превращением глиоксисом в пероксисомы, участвующие в гликолатном цикле фотосинтеза.

На свету в листьях проростка из пропластид развиваются хлоропласты, и начинается образование ферментов, участвующих в фотосинтезе. Небольшое количество ключевого фермента  $C_3$ -цикла – РубФ-карбоксилазы – присутствует в проростках еще до начала зеленыя листьев, однако на свету начинается его новообразование. Для начала фотосинтеза необходим еще и акцептор  $CO_2$  – рибулозо-1,5-бисфосфат. Он образуется как промежуточный продукт пентозофосфатного окислительного пути дыхания. Еще до прорастания в зародыше присутствует главный в этом типе дыхания фермент – глюкозофосфатдегидрогеназа. Когда начинается цикл Кальвина, активность этого фермента падает.

*Формирование вегетативных органов.* После прорастания зародышевый корешок превращается у двудольных растений в главный корень, в результате ветвления которого образуется корневая система. У однодольных растений главный корень быстро перестает расти, но образуются придаточные корни сначала над узлом щитка, а потом на нижних междоузлиях. Формируется система придаточных корней растения.

Одновременно начинается интенсивный рост и разворачивание листьев. Индуктором этих процессов является свет, под действием которого усиливается синтез гиббереллинов. Быстро увеличивается концентрация хлорофилла, формируются хлоропласты. В верхушечной меристеме побега образуются новые листья, узлы и междоузлия. Закладываются пазушные почки, образующие боковые побеги или остающиеся в состоянии покоя (спящие почки). У злаков в пазухах нижних листьев закладываются почки, обуславливающие их кущение.

В результате на главном стебле развивается система ветвей. Если боковые меристемы остаются неактивными, то побег не ветвится, это характерно, например, для пальм.

Между ростом корней и побегов существуют сложные гормональные взаимодействия. ИУК, синтезируемая в верхушке побега, передвигается в корни. Низкие концентрации ИУК стимулируют деление и растяжение клеток корня, а высокие тормозят эти процессы, но стимулируют заложение боковых корней в перицикле. В корнях синтезируются цитокинины, поступающие в побег и индуцирующие заложение и рост пазушных почек, т.е. ветвление побега.

Для ювенильных растений характерен интенсивный обмен веществ, быстрый рост вегетативных органов.

## **2 Цветение, опыление и оплодотворение.**

Цветение в физиологическом плане включает комплекс процессов, протекающих в период от начала закладки цветочных зачатков до оплодотворения и образования зиготы.

***Инициация цветения.*** Инициация перехода от вегетативного к генеративному этапу развития – сложный многофазный процесс.

Инициация цветения включает три стадии:

- индукцию цветения, или перцепцию флорального стимула;
- транспорт флорального стимула;
- эвокацию цветения – процесс, в ходе которого в апикальной меристеме побега происходят необратимые изменения, направляющие дифференцировку ее клеток по генеративному пути развития.

На завершающих этапах цветения образуются соцветия, формируются и развиваются органы цветка.

Факторы индукции цветения делятся на эндогенные и экзогенные.

К эндогенным факторам, инициирующим переход растений к репродуктивному этапу развития, относятся эндогенные ритмы и содержание фитогормонов, к экзогенным – фотопериод и температура. Под воздействием этих внешних и внутренних факторов в листьях образуется флоральный стимул (флориген), инициирующий формирование зачатков цветка в апикальной меристеме побега. Эта гипотеза впервые предложена в 1937 г. М. Х. Чайлахяном. Он высказал мысль, что флориген содержит два компонента: гиббереллины и гипотетические антезины.

Усилия ученых по выделению антезинов до сих пор не увенчались успехом. В последние годы интерес к гормональной теории М.Х. Чайлахяна возрос в связи с открытием процесса транспорта высокомолекулярных веществ в растениях (мРНК, белков, включая транскрипционные факторы и т.д.). Попытки найти антезин не привели к успеху, так как поиск был направлен на низкомолекулярные соединения.

В качестве *флоральных стимулов* рассматриваются и цитокинины, полиамины (путресцин, спермидин, спермин) и некоторые другие соединения. У растений арабидопсиса выявлено около тридцати генов, продукты которых влияют на процесс перехода к цветению. К ним относятся фитохром и криптохром, ферменты синтеза гиббереллинов и брассиностероидов, элементы рецепции и передачи гиббереллинового сигнала.

Для растительных организмов очень важно сформировать семена при наиболее благоприятных для этого климатических условиях. Поэтому большинство растений, ориентируясь на определенные условия внешней среды, способны переходить от вегетативного роста к цветению только в определенное время года. Важнейшим фактором, влияющим на переход растительного организма к генеративному этапу развития, является фотопериод, т.е. относительная продолжительность светового и темного времени суток.

Вторым важным фактором, влияющим на цветение, являются низкие положительные температуры. Воздействие последних в течение определенного времени необходимо для формирования флорального стимула у озимых форм растений и способствует последующему ускорению их развития и зацветания.

*Эвокацией* называют необратимые процессы, происходящие в апикальной меристеме побега, приводящие к формированию репродуктивных органов растения. В процессе эвокации возрастает частота деления клеток в меристеме, увеличивается ее объем и изменяется форма (меристема приобретает куполообразную форму), дифференцировка клеток меристемы побега необратимо направляется по генеративному пути развития. Органы цветка на стадии эвокации морфологически еще не выявляются. Эвокация считается завершенной, когда апикальная меристема «готова» сформировать цветок, что легко выявляется различными воздействиями, предотвращающими цветение. Как только эти воздействия становятся неэффективными, этап

эвокации считается завершенным и начинается следующая стадия морфогенеза.

Последующие этапы генеративного развития растения включают: формирование генеративных и цветковых меристем; закладку, рост и развитие органов цветка (т.е. цветение); споро- и гаметогенез.

*Формирование и развитие органов цветка.* Меристемы цветка делятся на два типа:

- генеративные меристемы, из которых формируются соцветия;
- цветковые, формирующие органы цветка. Цветковые меристемы дают начало четырем органам цветка: чашелистикам, лепесткам венчика, тычинкам и плодолистикам (пестику).

Все органы цветка закладываются в виде концентрических кругов вокруг цветковой меристемы.

Процессы развития цветка контролируются тремя группами генов.

К первой группе относятся гены, активность которых определяет время индукции цветения. Вторая группа генов, гены идентичности меристем, отвечает за превращение генеративной меристемы в цветковую. У мутантов по генам идентичности меристем вместо цветков развиваются побегоподобные структуры или цветки, похожие на побеги. После образования цветковой меристемы активируется третья группа генов – гены идентичности органов цветка. Именно эта группа гомеозисных генов контролирует процессы формирования органов цветка.

*Физиология опыления и оплодотворения.* После развития органов в цветке происходят процессы, связанные с оплодотворением. Выделяют четыре фазы: опыление, прорастание пыльцы на рыльце пестика, рост пыльцевых трубок и собственно оплодотворение.

*Опыление.* При опылении пыльца попадает на рыльце пестика, где и происходит ее прорастание. Для двудольных растений характерны влажные рыльца, для однодольных – сухие. Выделяемый секрет влажных рылец содержит в основном липиды и фенолы (антоцианы, флавоноиды, коричные кислоты), а в небольших количествах сахара, белки и гидролитические ферменты. Поверхность сухих рылец насыщена липидами и активными ферментами. Зрелые рыльца создают благоприятные условия для прорастания пыльцы. При взаимодействии с рыльцем в пыльцу начинает поступать вода, что приводит к ее набуханию. Пыльца же выделяет на поверхность рыльца бел-

ки, аминокислоты, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды, пигменты, гидролитические ферменты и другие вещества. Поступление воды и активация синтеза ферментов инициируют прорастание пыльцы.

Пыльца хорошо прорастает только на рыльцах растений своего вида. У растений, требующих перекрестного опыления, пыльца прорастает на рыльцах своего цветка плохо. Это явление, связанное с наличием веществ-ингибиторов, тормозящих прорастание своей пыльцы, получило название физиологической самостерильности растений.

**Рост пыльцевой трубки в столбике пестика.** Образовавшаяся при прорастании пыльцы пыльцевая трубка обладает выраженным хемотропизмом. Основным хемотропным агентом, определяющим направленный рост пыльцевой трубки, является кальций. Концентрация ионов кальция увеличивается от рыльца по длине столбика к завязи. Увеличение концентрации ионов  $Ca^{2+}$  по сравнению с завязью отмечено в семязачатке и в зародышевом мешке.

При прорастании пыльцевая трубка внедряется в ткань рыльца, затем проникает в столбик и растет в направлении к завязи. По своей анатомической структуре столбика бывают открытого и закрытого типов. Столбик открытого типа характерен для однодольных растений и имеет специальный канал, выстланный эпидермой и физиологически активной слизью. Через этот канал происходит рост пыльцевой трубки. Канал закрытого типа столбика (характерен для двудольных растений) заполнен проводящей тканью, через которую идет вращение трубки в завязь – рисунок 4.

Растущий конец пыльцевой трубки выделяет ферменты, способствующие растворению в связывающих клетках проводящей ткани пектиновых веществ и росту пыльцевой трубки в столбике.

Рост пыльцевой трубки сопровождается увеличением интенсивности дыхания, изменением водного обмена, усиленным образованием ауксина и триптофана. Около растущей пыльцевой трубки увеличивается содержание сахаров, белков, фосфорных соединений, аскорбиновой кислоты, ауксинов, гиббереллинов и других веществ, а также ионов кальция, калия, бора, магния.

Время, необходимое для достижения пыльцевой трубкой семязачатка, зависит от вида растения и составляет от десятка минут до нескольких месяцев. Достигнув завязи, трубка растет вдоль ее внутренней стенки и попадает в семязачаток.

*Оплодотворение.* При оплодотворении пыльцевая трубка подходит к зародышевому мешку. Затем она входит в контакт с одной из синергид и под действием ферментов разрывается. Содержимое трубки, ее цитоплазма, вегетативное ядро и спермии сливаются с цитоплазмой синергиды. В зародышевом мешке один спермий соединяется с яйцеклеткой, образуя зиготу, а второй – со вторичным ядром. Происходит двойное оплодотворение.

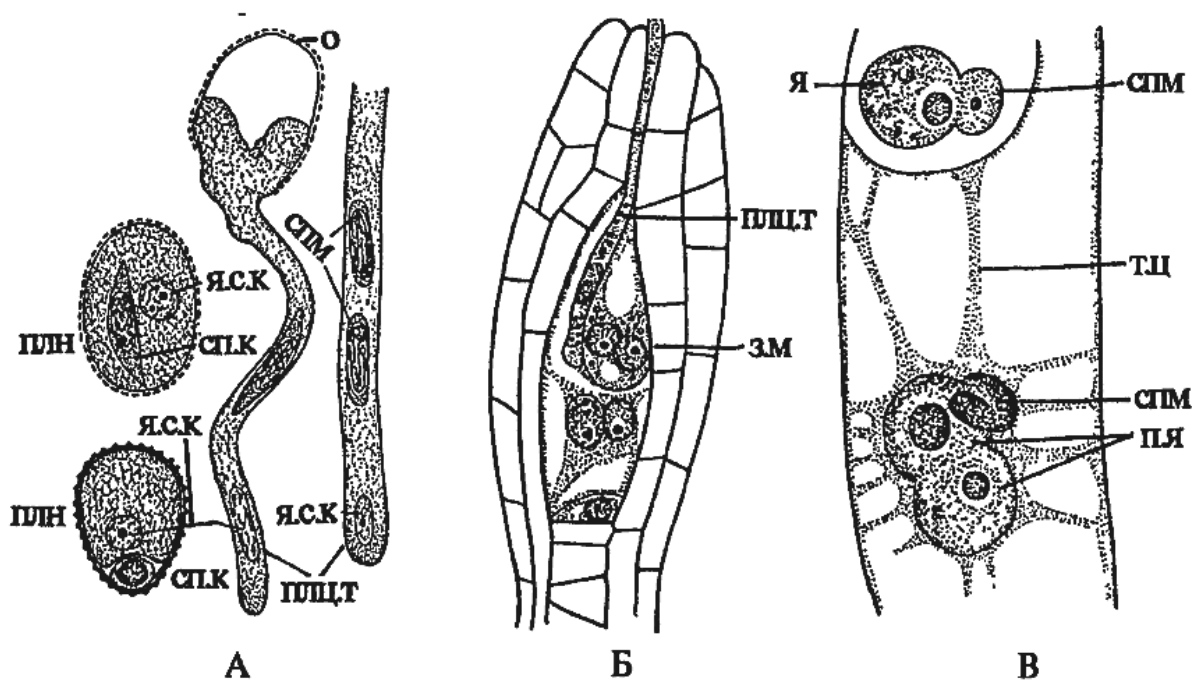


Рисунок 4 – Пыльцевые зерна и оплодотворение [11]:

А – пыльцевые зерна и пыльцевые трубки; Б – зародышевый мешок (з.м) с вошедшей в него пыльцевой трубкой; В – слияние одного из спермиев с яйцеклеткой (я), а другого – с полярными ядрами (п.я); плн – пылинки (пыльцевые зерна), пл.т – пыльцевая трубка, полярные ядра, сп.к – спермиогенная клетка, спм – спермин, т.ц – тяжи цитоплазмы, я – ядро яйцеклетки, я.с.к – ядро сифоногенной клетки

После оплодотворения начинается развитие зародыша и формирование семени. Завязь увеличивается в размерах и из нее развивается плод. Околоцветник и тычинки засыхают и опадают, столбик у большинства видов тоже засыхает. Начальный рост завязи во время развития цветка практически не сопровождается вакуолизацией клеток, а осуществляется только за счет их деления. Быстрый рост завязи, формирование плода и семян начинается сразу же после успешного опыления и образования зиготы.



### **3 Развитие и созревание плодов и семян. Образование клубней и луковиц**

Образование плодов и семян – приспособление не только для размножения, но и для распространения растений. Основываясь на свойствах тканей стенки плода, выделяют сочные плоды и сухие (вскрывающиеся и невскрывающиеся). Плод представляет собой структуру, возникающую путем развития тканей, окружающих семязачаток.

Плоды могут развиваться без оплодотворения и образования семян. Это явление, партенокарпия, широко распространено среди видов с большим числом семязачатков в плоде (банан, инжир, дыня, ананас, томат). Бессемянные плоды могут развиваться и в результате нарушения развития зародыша, например у кишмишных сортов винограда.

Двойное оплодотворение яйцеклетки инициирует развитие зародыша, которое завершается формированием семени. Этому сопутствуют специфические изменения цветка, ведущие к развитию плода.

У большинства видов растений, например у томатов, черной смородины, после раскрытия цветков рост клеток делением прекращается, а последующее увеличение размеров плода определяется только растяжением клеток, а не изменением их числа. У других видов, например у яблони, деление клеток завязи продолжается определенное время после опыления. Клетки плодов некоторых растений, например арбуза, увеличиваясь путем вакуолизации, достигают огромных размеров, и видны даже невооруженным глазом.

Рост плодов в значительной степени зависит от развития семян. Одна из причин преждевременного опадения плодов – нарушение в процессах развития семян.

Развивающиеся семена – наиболее богатый источник фитогормонов, влияющий на рост плодов посредством вырабатываемых в семенах ауксинов, гиббереллинов и цитокининов. Выявлено, что наибольшая концентрация ИУК регистрируется в семенах, а самая низкая – в стенке плода. Такой градиент распределения гормона делает развивающиеся плоды мощным аттрагирующим центром, который становится наиболее активным потребителем ассимилятов и минеральных веществ, имеющихся в растении. Развитие плодов сопровождается резким замедлением вегетативного роста, а у однолетних

растений – старением всего организма. При созревании плодов усиливается синтез фитогормона этилена, который резко ускоряет эту завершающую фазу онтогенеза растительного организма.

Семя служит функциональной единицей распространения, т.е. органом размножения растения. Оно представляет собой созревший семязачаток, содержащий зародыш и запас питательных веществ. Снаружи семя покрыто семенной кожурой.

Основная функция семени – поддержание жизнеспособности зародыша и хранение запасных питательных веществ. Семенная кожура служит не только для защиты заключенного в ней зародыша, но и оказывает влияние на прорастание семени, приурочивая его ко времени и условиям, наиболее благоприятным для развития проростка.

Семена имеют больше шансов выжить и дать начало новым поколениям, чем споры. Способность к образованию семян позволила семенным растениям (особенно покрытосеменным) доминировать над споровыми растениями и завоевать господство в растительном мире.

*Вегетативное размножение растений* – это бесполое воспроизведение растений за счет обособления частей материнского организма. Оно основано на процессе восстановления целого организма из отдельных частей тела и даже из отдельной вегетативной клетки. В результате появляются клоны – генетически однородные группы особей. Растения могут размножаться отводками, корневыми отпрысками, луковичками, клубнями, отчленением частей родительской особи.

Вегетативное размножение – одна из типичных особенностей, отличающих растительные организмы от животных. Этот способ размножения широко применяется при разведении плодовых и ягодных культур черенками и отводками, при размножении овощей и цветов клубнями и луковичками. Новые почки, а из них побеги, могут возникать на самых различных органах растения: корнях, стеблях, листьях, частях цветка и плода. Некоторые растения отчленяют от себя части, которые становятся самостоятельными организмами. Отчленением, например, способны размножаться растения из семейства толстянковых, рясковых и элодея.

Многие виды растений успешно размножаются отводками, т.е. побегами, связь которых с материнским растением поддерживается до того момента, пока они не укоренятся. В естественном состоянии низко расположенные ветви древесных растений или кустарников,

соприкасаясь с почвой, часто укореняются и дают побеги. В культуре этот способ широко применяется при размножении винограда, ореха, смородины, сливы и других растений.

Растения могут размножаться плетями – у видов с ползучим стеблем, образующим корни в месте контакта с почвой, и усами, представляющими видоизмененные стебли, – из каждой почки образуется новое растение. Такими способами хорошо укореняются и размножаются в естественных условиях лапчатка, портулак огородный, а при искусственном разведении – земляника, клубника и другие (рисунок 5).

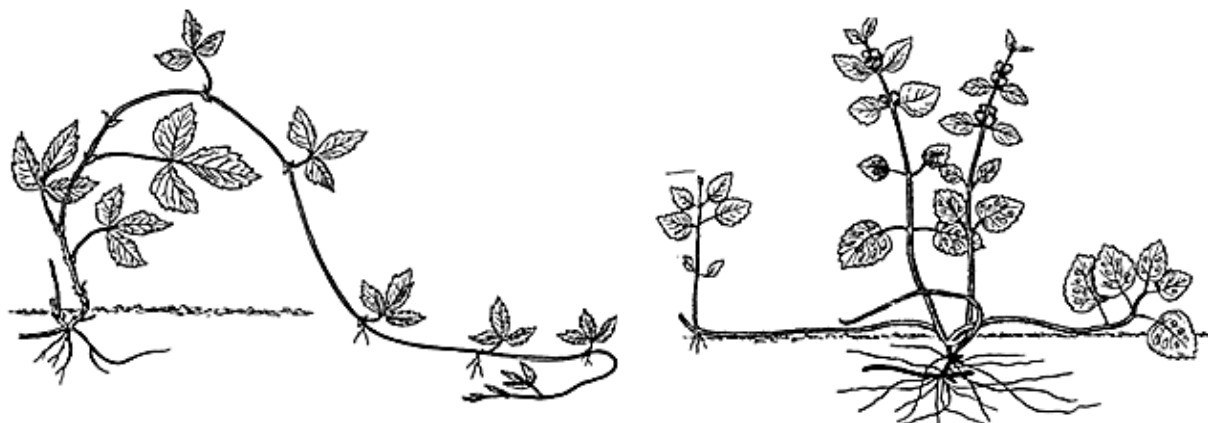


Рисунок 5 – Наземные столоны (плети) костяники (слева) и зеленчука (справа) [12]

При повреждении растений широко распространено образование побегов из спящих почек в нижней части ствола (пневая поросль) и из адвентивных почек на поврежденных корнях у поверхности почвы (корневые побеги). Именно за счет пневой и корневой поросли возобновляются насаждения срубленных или поврежденных растений.

В природных условиях и в условиях агрокультуры широко используется размножение растений луковичками, клубнями и корневищами. Лук, чеснок, тюльпаны, лилии, гиацинты эффективно размножаются луковичками, картофель и топинамбур – клубнями, мята, ландыш, пырей и бамбук – корневищами.

При образовании клубней, например у картофеля, вначале из пазушных почек стебля в почве формируются столоны – видоизмененные боковые побеги (рисунок 6). Возникновению столонов благоприятствует окучивание, т.е. их затемнение. Столоны отличаются от обычных побегов тем, что имеют рудиментарные листья на вытянутых этиолированных междоузлиях, растущие горизонтально. У них

отсутствует гравитропическая реакция, характерная для осевых органов растений.

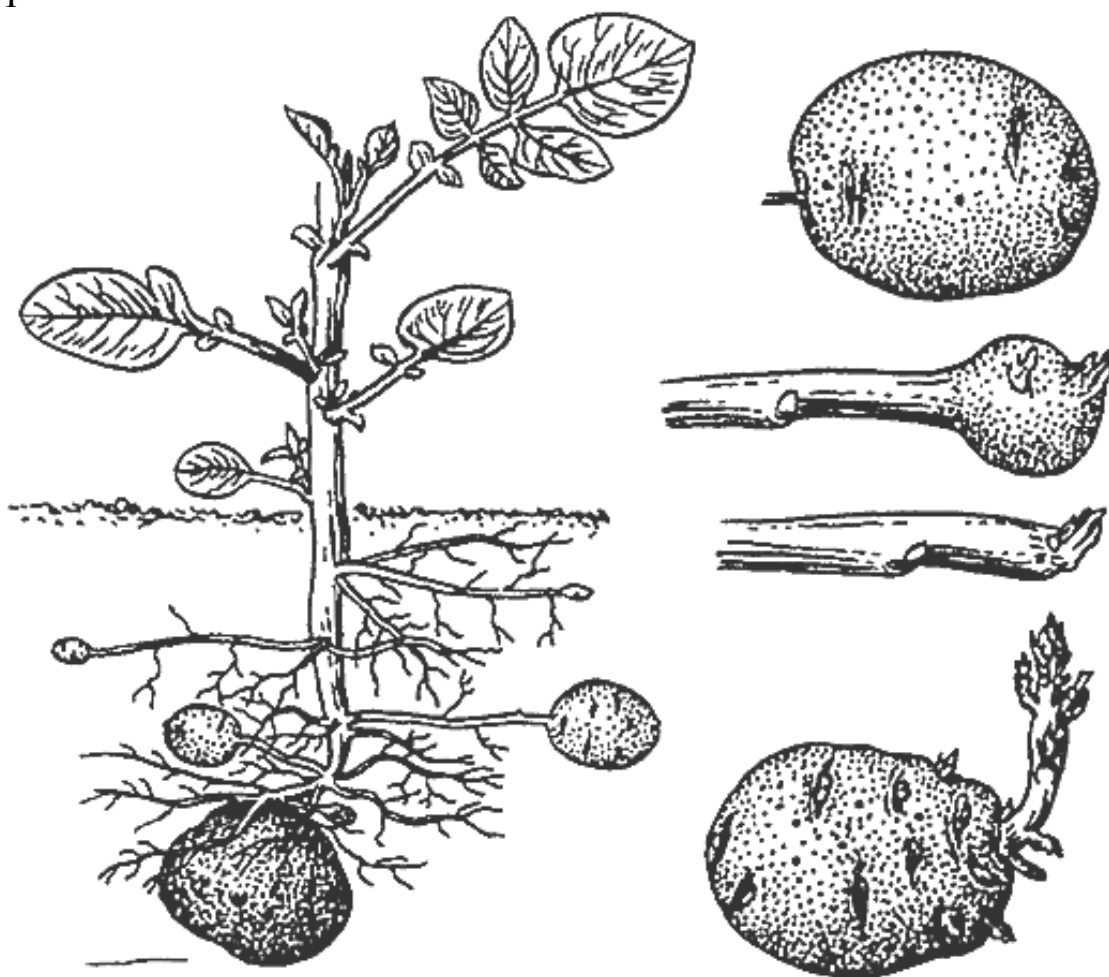


Рисунок 6 – Образование столонов и клубней картофеля [12]

Наиболее существенное влияние на клубнеобразование оказывает температура и длина дня. Клубни закладываются на дистальном конце столонов, при этом происходит резкое торможение их роста в длину, вероятно, связанное с повышением содержания АБК. В период формирования клубни становятся аттрагирующими центрами, в которые направляется поток питательных веществ.

Высокая аттрагирующая способность развивающихся клубней определяется именно резким увеличением концентрации цитокининов. АБК и этилен задерживают рост столонов и таким образом способствуют клубнеобразованию. Состояние покоя клубней обусловлено высоким содержанием АБК. Способность к образованию клубней зависит от соотношения гормонов, определяемом длиной дня, температуры, возраста.

Луковица представляет собой сильно укороченный подземный побег, на котором плотно расположены утолщенные листья (сочные чешуи). Укороченный стебель луковицы называется донцем - рисунок 7.

Формирование луковиц происходит в условиях длинного светового периода, а состояние покоя поддерживается высоким содержанием АБК. Сохраняются в покое длительное время. Выход луковиц из состояния покоя ускоряется после воздействия низких положительных температур.

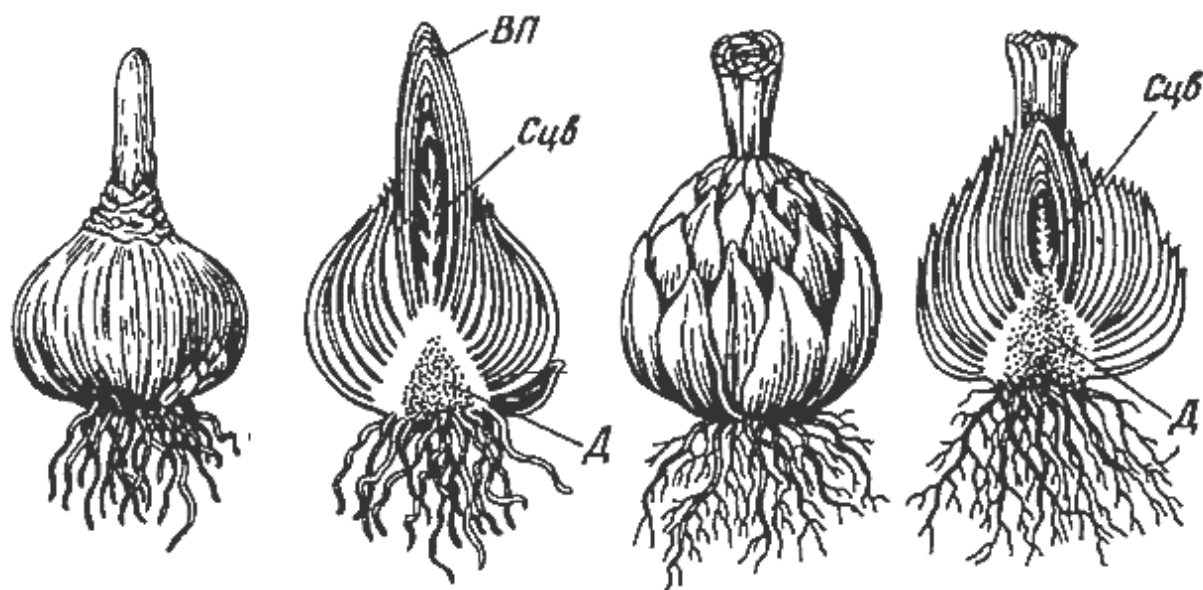


Рисунок 7 – Строение луковиц гиацинта и лилии:  
Д – донце, ВП – верхушечная почка, Сцв - соцветие [2]

При этом увеличивается концентрация ауксина, цитокининов и гиббереллинов. У многолетних луковичных растений ежегодно около материнской луковицы образуются новые луковицы – детки, которые развиваются из пазушных почек. На следующий год детки дают начало новому растению. Благодаря такому размножению луковичные растения могут за небольшое время занять большие территории.

#### 4 Старение и смерть. Причины и механизм старения

Старение – завершающий этап онтогенеза растений. Под старением понимают усиливающееся с возрастом ослабление жизнедеятельности.

тельности, приводящее к естественному отмиранию клеток, органов и организма. Старение происходит на разных уровнях – клеточном, органном и организменном.

Старение и последующая смерть должны быть закодированы в геноме. Одно из доказательств – обнаружение в опытах с овсяницей луговой в ядре гена (или генов), ответственных за разрушение хлорофилла. Экспрессия этого гена осуществляется только на этапе старения. Пожелтение листа – один из видимых признаков старения. В ядре идентифицированы гены, кодирующие синтез ряда изоферментов, появление которых характерно для стареющих листьев. Программы старения еще недостаточно изучены.

Старение включает в себя изменения на различных уровнях организации растительного организма. Продолжительность жизни растений генетически детерминирована и варьирует в зависимости от таксономических групп и жизненных форм в широких пределах. На уровне целого растения рост (корни, побеги и др.) продолжается до глубокой старости, но скорость роста замедляется.

*Типы старения.* Для растений характерны разные типы старения, что обусловлено продолжительностью жизни растения.

Однолетние растения отмирают целиком. У многолетних трав ежегодно полностью отмирает надземная часть, а корневая система, подземные побеги остаются жизнеспособными.

У листопадных деревьев осенью одновременно отмирают и опадают все листья, но большая часть побегов и корневая система остаются жизнеспособными. Менее резко старение выражено у растений, которым свойственно постепенное отмирание листьев (от основания к верхушке) в течение онтогенеза. Эта классификация типов старения растений указывает на тесную связь между старением листьев и более сложными процессами старения всего организма.

*Старение органов.* Наиболее изучен процесс старения листьев. Старение листа начинается с остановки его роста. В этот период снижаются фотосинтетическая активность, интенсивность дыхания и эффективность дыхания. Уменьшается содержание хлорофилла, белков, нуклеиновых кислот, разрушаются органеллы, а в хлоропластах – тилакоиды.

Незадолго до прекращения роста листа наблюдается максимальная интенсивность фотосинтеза, которая затем падает. При остановке роста снижается активность ферментов хлоропластов, прежде всего

рибулезодифосфаткарбоксилазы, синтез которой кодируется геномом хлоропластов. Хлоропласты продолжают функционировать, но их активность снижается. Прекращение деятельности хлоропластного генома ускоряет старение. У желтеющего листа фотосинтез протекает настолько слабо, что его сухая масса уменьшается. Лист не только теряет способность к фотосинтезу, но в нем усиливается распад белков, гидролиз жиров, полисахаридов. В результате из листа в более молодые органы оттекают сахара, аминокислоты, ионы и другие растворимые в воде вещества, происходит реутилизация.

В процессах старения листьев участвует фитохром и природные ингибиторы роста. Ускорение старения листа вызывает конкуренция за питание и регуляторы роста с другими органами растения. Повышенная температура, недостаточная водообеспеченность и низкая интенсивность освещения ускоряют старение. В стареющих листьях усиливается синтез этилена, который индуцирует образование отделительного слоя, в результате лист опадает. Сбрасывание листьев может происходить постепенно, по мере их старения.

Старение любого органа сопровождается падением интенсивности дыхания. У некоторых видов падение интенсивности дыхания прерывается ее климактерическим подъемом. Кроме того, происходят качественные изменения дыхания: в роли дыхательного субстрата используется больше аминокислот. Освобождающийся при этом аминный азот накапливается в форме амидов – глутамина и аспарагина. Происходит прогрессирующее разобщение дыхания и окислительного фосфорилирования, в результате уменьшается синтез АТФ.

Старение отдельных органов и тканей зависит от старения других органов и всего организма. Перемещение аттрагирующих центров (центров притяжения питательных веществ) в течение онтогенеза из растущих листьев в цветки, плоды, пораженные паразитами участки растения, может вызывать старение листьев. По мере старения корней уменьшается приток в листья цитокининов, что усиливает снижение жизнедеятельности листьев, а затем и старение.

*Старение целого растения.* На организменном уровне старение характеризуется уменьшением интенсивности фотосинтеза и дыхания, оводненности тканей, скорости дальнего транспорта веществ, подавлением жизнедеятельности корней и ослаблением регуляции. Старение – это торможение роста, связанное с пониженным синтезом ауксина и повышением концентрации этилена и АБК. У старых де-

ревьев нарушается апикальное доминирование и образуется поросль: новые побеги растут от основания ствола. Некоторые авторы считают, что старение – это комплекс отклонений разных параметров от величин, достигнутых в зрелости.

Процессы, тормозящие рост, ускоряют старение. Австрийский фитиолог Г. Молиш (1928) отмечал, что заложение цветков влечет за собой старение. Быстро делящиеся меристематические клетки не стареют. Их старение стимулирует заложение репродуктивных органов.

Например, многолетние агава и бамбук отмирают сразу после образования плодов. Однолетние растения тоже отмирают после плодоношения. Удаление только завязавшихся цветков и даже зеленых плодов усиливает рост и замедляет старение.

Постоянное срезание цветков тоже задерживает старение. У однолетних резеды и лобелии систематически удаляли цветки, в результате резеда вегетировала три года, а лобелия оставалась зеленой до поздней осени. Агавы вегетируют 8-10 лет, затем зацветают, плодоносят и отмирают, но если они не зацветают, то могут жить до 100 лет.

Ускоряют старение целого организма и факторы внешней среды, замедляющие нормальный рост: недостаток питательных веществ, воды, низкие или высокие температуры.

Старение вызывается нарушением соотношения фитогормонов под влиянием внешних и внутренних факторов. В стареющих органах увеличивается количество АБК и этилена, уменьшается количество ауксинов.

Абсцизовая кислота – пока единственное известное соединение, характеризующее старение. АБК ускоряет распад хлорофилла, нуклеиновых кислот, усиливает деление клеток при образовании отделительного слоя в листовых черешках, цвето- и плодоножках, а также повышает активность пектиназы и целлюлазы, деятельность которых обеспечивает опадение органа.

Этилен задерживает транспорт ИУК и увеличивает приток АБК в орган, стимулируя таким образом его старение. В стареющем органе увеличивается концентрация этилена. Обработывая цветки этиленом, можно вызвать их преждевременное старение. Этилен – гормон, регулирующий листопад и опадение других органов.



Цитокинины, наоборот, задерживают старение, усиливают синтез всех видов РНК, активируя РНК-полимеразу. Они способствуют образованию полирибосом, задерживают распад и усиливают синтез хлорофилла, восстанавливают мембраны хлоропластов и т.д. Недостаток цитокининов усиливает старение.

*Механизмы старения.* Одна из первых гипотез, объясняющих старение и смерть растений, – гипотеза Г. Молиша (1928). По его мнению, старение монокарпических растений сразу после плодоношения вызывается оттоком большей части питательных веществ к развивающимся плодам, и растение умирает от истощения. Эта точка зрения подтверждается тем, что срезание цветков продлевает жизнь растения. Однако гипотеза Г. Молиша не распространялась на поликарпические растения, и, кроме того, есть факты, противоречащие данной гипотезе. Так, удаление мужских цветков у двудомных растений тоже задерживает старение, хотя плоды из этих цветков не образуются. Кроме того, у некоторых растений старение стимулируется определенной длиной дня.

По другой гипотезе, выдвинутой В. О. Казаряном (1959), причиной старения является отставание развития корневой системы, обусловленное оттоком ассимилятов в формирующиеся плоды. Нарушается снабжение побегов минеральными веществами, водой, цитокининами, что снижает жизнедеятельность растения. Уменьшение поступления цитокининов в надземные органы, приводящее к снижению скорости делений в апикальных меристемах побегов, служит причиной старения целого растения. У многолетних поликарпических растений в течение онтогенеза по мере увеличения высоты ствола связь между листьями и корнями тоже затрудняется.

В настоящее время наиболее распространены две гипотезы:

- 1) запрограммированность смерти в геноме;
- 2) старение рассматривается как накопление случайных повреждений ядерного генома (мутаций), белоксинтезирующей системы цитоплазмы и мембран.

Сторонники первой гипотезы считают, что старение происходит в результате реализации генетической программы. Дифференцировка клеток приводит к выключению части аппарата трансляции (например, к изменению типов тРНК-синтетаз), что и индуцирует старение.

Сторонники второй гипотезы предполагают, что старение вызывают свободные радикалы и другие случайные факторы, приводящие к

повреждению молекул ДНК. Радикалы обладают высокой реакционной способностью и образуются в результате химических реакций под действием ультрафиолетовой и ионизирующей радиации и патогенов. Образуются «дефектные» ферменты, под действием которых в клетке синтезируются токсичные вещества (антиметаболиты), провоцирующие старение.

Качественное несовершенство или неполнота репарации повреждений ДНК – еще одна из причин нарушений генома.

Причиной повреждения генов может являться химическая модификация ДНК под действием ДНКаз, в результате по месту повреждения образуется жесткая ковалентная связь ДНК с РНК, гистоновыми или негистоновыми белками, что нарушает транскрипцию. Уплотнение хроматина также ее затрудняет.

Свободные радикалы повреждают мембраны, их ненасыщенные жирные кислоты, вызывая образование перекисей липидов, что ускоряет процесс старения.

Ухудшение состояния мембран, увеличение их проницаемости с возрастом, что доказывается увеличением оттока веществ из листьев, может быть причиной старения. Увеличение проницаемости мембран вызывает переход вещества из одного компартмента в другой, что способствует разрушению веществ и усиливает старение. Например, при выделении из вакуолей кислот наблюдается превращение хлорофилла в феофитин, в результате лист желтеет.

В завершении старения наступает смерть. Это постепенно протекающий процесс, связанный с постоянной гибелью составляющих организм клеток и органов, и со временем распространяющийся на весь организм. Считают, что смерть является следствием распада анатомических элементов.

## Тестовые задания

1 Как называется необратимое увеличение линейных размеров поверхности, массы и новообразований структур протопласта?

- 1) развитие растений;
- 2) рост растений;
- 3) онтогенез растений;
- 4) органогенез растений.

2 Качественные изменения, связанные с прохождением отдельных этапов онтогенеза называются:

- 1) органогенез;
- 2) онтогенез;
- 3) развитие;
- 4) рост.

3 Зависимость роста и развития одних органов, тканей или частей растений от других, их взаимное влияние называется

- 1) тотипотентность;
- 2) полярность;
- 3) регенерация;
- 4) ростовая корреляция.

4 Как называется восстановление утраченных частей растений?

- 1) скарификация;
- 2) регенерация;
- 3) полярность;
- 4) травмотропизм.

5 Индивидуальное развитие растительного организма, начинающееся с образования зиготы и заканчивающееся биологической смертью, называется

- 1) онтогенез;
- 2) органогенез;
- 3) эмбриогенез;
- 4) метаморфоз.

6 Влияние на развитие растения соотношения темного и светового периодов суток, называется?

- 1) фототропизм;
- 2) хемотропизм;
- 3) фотонастии;
- 4) фотопериодизм.

7 Стимуляция цветения растений при действии пониженных температур называется

- 1) термонастии;
- 2) фотопериодизм;
- 3) яровизация;
- 4) фотопериодическая индукция.

8 Вещества, вырабатываемые в процессе естественного обмена веществ в одних органах и оказывающие свои действия в других органах растения, называются:

- 1) фитохромы;
- 2) ауксины;
- 3) фитогормоны;
- 4) ингибиторы роста.

## 9 Период зрелости и размножения у семенных растений

- а) охватывает развитие зародыша от зиготы до созревания семени включительно;
- б) охватывает прорастание семян (или вегетативных зачатков) и формирование вегетативных органов;
- в) охватывает период готовности к зацветанию и образованию органов вегетативного размножения, период закладки и роста органов размножения, формирования семян;
- г) включает в себя период от полного прекращения плодоношения до естественной смерти организма.

## 10 Укажите *неверное* утверждение

- а) процессы созревания начинаются, когда плоды еще растут;
- б) накопление органических кислот зависит от климатических факторов: при солнечной погоде они используются на дыхание, при пасмурной – накапливаются;
- в) уже через несколько дней после опыления в плодах резко снижается концентрация сахаров;
- г) во время фаз быстрого развития плодов и семян идет интенсивный синтез крахмала.

## Вопросы для самоконтроля:

- 1 На какие подэтапы делят ювенильный этап онтогенеза?
- 2 Какую роль играет вода при прорастании?
- 3 Как происходит превращение запасных веществ?
- 4 С помощью каких процессов жиры могут превратиться в сахара?
- 5 Почему необходим гидролиз запасных веществ? Для чего используются образующиеся вещества?
- 6 Какую роль играет дыхание во время прорастания семян?
- 7 В какой последовательности синтезируются гормоны и почему?
- 8 Какие процессы, происходящие в клетках, способствуют восстановлению в них активного обмена веществ?
- 9 В какой последовательности начинается рост зародышевых органов? Каковы механизмы этого роста?

- 10 Что мы называем наклевыванием семени?
- 11 Какие типы прорастания семян вы знаете? Чем они отличаются?
- 12 Как происходит смена типов питания зародыша во время прорастания?
- 13 Как формируется корневая система нового растения?
- 14 Как формируется система побегов?
- 15 Какие гормоны, по теории М.Х. Чайлахяна, индуцируют заложения цветков в меристеме?
- 16 Какие факторы влияют на заложение цветков?
- 17 В какой последовательности происходит заложение органов цветка?
- 18 Чем отличается влажное рыльце от сухого?
- 19 Как происходит рост пыльцевой трубки?
- 20 Какие вещества использует пыльцевая трубка для своего роста?
- 21 Как взаимодействует пыльца с рыльцем во время прорастания?
- 22 Из каких процессов складывается развитие плода?
- 23 Как происходит питание развивающегося зародыша?
- 24 Как образуются запасные вещества в семенах?
- 25 Как происходит отложение запасных питательных веществ?
- 26 Как происходит рост околоплодника? Какую роль играют семена в этом процессе?
- 27 Как изменяется интенсивность дыхания плодов в течение их онтогенеза? Что такое климактерический подъем дыхания?
- 28 Какие процессы происходят во время созревания плодов?
- 29 Чем вызывается преждевременное опадение плодов? Как можно с ним бороться?
- 30 Как происходит образование клубней?
- 31 Какие условия вызывают образование луковиц?
- 32 Какие процессы характеризуют старение на клеточном уровне?
- 33 Какие процессы характеризуют старение листа?
- 34 Как стареет растение?
- 35 Какое значение имеет старение?

## Литература

- 1 Физиология растений: Учеб. пособие / В.М. Юрин. – Мн., 2010. – 455с.
- 2 Физиология растений: Учебник / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2006. – 742 с.
- 3 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.
- 4 Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений: Учебник / Под ред. Н.Н. Третьякова. – М., 2005. – 655 с.
- 5 Физиология растений Учеб. Пособие / Н.И. Якушкина. – М., 2005. – 464 с.
- 6 Физиология растений: Учебник / С.С. Медведев. – СПб., 2004. – 336 с.
- 7 Физиология растений / В.В. Полевой. – М. : Высш. шк., 1989. – 464 с.
- 8 Гэлстон, А. Жизнь зеленого растения/ А. Гэлстон, П. Девис, Р. Сэттер; пер. с англ. – М.: Мир, 1983. – 552 с.
- 9 Кретович, В.В. Биохимия растений. – М.: Высш. школа, 1980. – 445 с.
- 10 Рейва П. Современная ботаника: В 2-х т. , П. Рейва, Р. Эверт, С. Айкхорв. – Т. 2. – М.: Мир, 1990. – 344 е.
- 11 Лотова, Л. И. Морфология и анатомия высших растений / Л. И. Лотова. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. – 528 с.
- 12 Ботаника: Морфология и анатомия растений / Васильев А.Е. [и др.]. – М.: Просвещение», 1988. – 480 с.

Для заметок

Для заметок



*Учебное издание*

**Храмченкова Ольга Михайловна**

## **ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ. РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ**

Практическое руководство по теме УСР  
для студентов специальности 1-31 01 01-02 «Биология  
(научно-педагогическая деятельность)»

Технический редактор *О.Н. Ермоленко*

Подписано в печать 12.09.2016.

Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times. Печать на ризографе.

Усл. печ. л. 2,0. Усл. краск.-отт. 2,0. Уч.-изд. л. 1,86.

Тираж 100 экз. Заказ № 0055.

Отпечатано ООО «Издательство «Десна Полиграф»

Свидетельство о внесении субъекта издательского дела в Государственный реестр  
издателей, изготовителей и распространителей издательской продукции.

Серия ДК № 4079 от 1 июня 2011 года

14027 г. Чернигов, ул. Станиславского, 40

Тел.: (0462)972-664