

Минеральное питание растений

1. Общая характеристика минерального питания растений.
2. Физиологическая роль элементов минерального питания.
3. Азотный обмен растений.

1. Общая характеристика минерального питания растений.

Органические вещества состоят в основном из органогенных элементов: углерода (45 %), кислорода (42%), водорода (6,5%) и азота (1,5%). Вместе с тем в растениях обнаруживается около 5 % зольных минеральных элементов, остающихся в золе после сжигания растительного материала. Зольные элементы и азот поглощаются корнями растений из почвы. Растения способны поглощать из окружающей среды практически все элементы. Однако для нормальной жизнедеятельности растительному организму необходимо лишь их определенная часть. Необходимыми считаются элементы, без которых организм не может завершить свой жизненный цикл.

Процесс усвоения минеральных элементов из почвы получил название *почвенного* или *минерального питания* растений.

Элементы минерального питания содержатся в почве в 4 формах:

- 1) прочно фиксированные и недоступные для растения (например, ионы калия и аммония в некоторых глинистых минералах;
- 2) труднорастворимые неорганические соли (сульфаты, фосфаты, карбонаты), недоступные для растения;
- 3) адсорбированные на поверхности коллоидов, доступные для растений благодаря ионному обмену на выделяемые растением ионы;
- 4) растворенные в воде и поэтому легко доступные для растений.

Ионы поступают в клетки ризодермы из почвенного раствора и благодаря контактному обмену H^+ , HCO_3^- и анионов органических кислот на ионы минеральных веществ почвенных частиц. Контактный обмен ионов клеточной стенки ризодермы с частицами почвы осуществляется без перехода ионов в почвенный раствор. Тесный контакт обеспечивается благодаря выделению слизи корневыми волосками и отсутствию у ризодермы кутикулы и других защитных покровов. Так как адсорбированные ионы находятся в постоянном колебательном движении и занимают определенный объем — сферу колебаний, при тесном контакте поверхностей сферы колебаний двух ближайших адсорбированных ионов могут перекрываться, в результате чего осуществляется ионный обмен.

Выделяя различные вещества (углекислый газ, аминокислоты, сахара и другие), корень растения изменяет состояние питательных веществ в прикорневой зоне непосредственно, например, путем выделения CO_2 ($CO_2 + H_2O \rightarrow H^+ + HCO_3^-$), что повышает растворимость фосфатов и карбонатов.

Содержание минеральных элементов обычно выражают в процентах от массы сухого вещества. Все элементы в зависимости от их количественного содержания в растении принято делить на макроэлементы (содержание более 0,01 %) — к ним относятся азот, фосфор, сера, калий, кальций, магний и микроэлементы (содержание менее 0,01 %): железо, марганец, медь, цинк, бор, молибден, кобальт, хлор. Ю. Либихом было установлено, что все перечисленные элементы равнозначны и полное исключение любого из них приводит растение к глубокому страданию и гибели, ни один из перечисленных элементов не может быть заменен

другим, даже близким по химическим свойствам – закон Либиха.

Для нормальной жизнедеятельности растений должно быть определенное соотношение различных ионов в окружающей среде. Чистые растворы одного какого-либо катиона оказываются ядовитыми. Так, при помещении проростков пшеницы на чистые растворы KCL или CaCL_2 на корнях сначала появлялись вздутия, а затем корни отмирали. Смешанные растворы этих солей не обладали ядовитым действием. Смягчающее влияние одного катиона на действие другого катиона называют *антагонизмом ионов*. Антагонизм ионов проявляется как между разными ионами одной валентности, например, между ионами натрия и калия, так и между ионами разной валентности, например, калия и кальция. Одной из причин антагонизма ионов является их влияние на гидратацию белков цитоплазмы. Двухвалентные катионы (кальций, магний) дегидратируют коллоиды сильнее, чем одновалентные (натрий, калий). Следующей причиной антагонизма ионов является их конкуренция за активные центры ферментов. Так, активность некоторых ферментов дыхания ингибируется ионами натрия, но их действие снимается добавлением ионов калия. Кроме того, ионы могут конкурировать за связывание с переносчиками в процессе поглощения. Действие одного иона может и усиливать влияние другого иона. Это явление называется *синергизмом*. Так, под влиянием фосфора повышается положительное действие молибдена.

2. Физиологическая роль элементов минерального питания.

Физиологическая роль элементов минерального питания в общем виде сводится к следующему:

- 1) входят в состав биологически важных органических веществ;
- 2) участвуют в создании определенной ионной концентрации, стабилизации макромолекул и коллоидных частиц (электрохимическая роль);
- 3) участвуют в каталитических реакциях, входя в состав или активируя отдельные ферменты.

Во многих случаях один и тот же элемент может играть разную роль, а некоторые элементы выполняют все три функции.

Макроэлементы

Азот.

Усваивается растением в виде анионов (NO_3^- , NO_2^-), катиона (NH_4^+). Азот входит в состав белков, нуклеиновых кислот, пигментов, коферментов, фитогормонов и витаминов. Он не выводится из организма, а используется многократно (реутилизируется), т. е. при старении листьев высвобождается в процессе распада цитоплазматических белков и других азотсодержащих соединений и оттекает в молодые части растения. При недостатке азота тормозится рост растений, ослабляется образование боковых побегов и кущение у злаков, наблюдается мелколистность, уменьшается ветвление корней. Симптомом азотного дефицита является хлороз листьев - бледно-зеленая окраска листьев, вызванная ослаблением синтеза пигмента хлорофилла. Длительное азотное голодание ведет к гидролизу белков и разрушению хлорофилла в нижних более старых листьях и оттоку растворимых соединений азота к молодым листьям, точкам роста и генеративным органам. Вследствие разрушения хлорофилла окраска нижних листьев в зависимости от вида растения приобретает желтые, оранжевые или красные тона, а при сильно выраженном азотном дефиците возможно высыхание и отмирание тканей.

Фосфор.

Усваивается и функционирует в растении в виде окисленных соединений, главным образом остатков ортофосфорной кислоты (PO_4^{3-} , H_2PO_4^- , HPO_4^{2-}). Растения поглощают из почвы также и некоторые органические соединения фосфора, такие как фосфаты сахаров и фитин.

Содержание фосфора в растениях составляет около 0,2 % на сухую массу. Фосфор входит в состав нуклеиновых кислот, нуклеотидов, фосфолипидов и витаминов. Многие фосфорсодержащие витамины и их производные являются коферментами. Для фосфора характерна способность к образованию химических макроэргических связей с высоким энергетическим потенциалом. АТФ является энергетической валютой в живых организмах. Фосфорилирование, то есть присоединении остатка фосфорной кислоты, активирует клеточные белки и углеводы и необходимо для таких процессов, как дыхание, синтез РНК и белка, деление и дифференцировка клеток, защитные реакции против патогенов и т.д.

Основной запасной формой фосфора у растений является фитин - кальций-магниевая соль инозитфосфорной кислоты. Содержание фитина в семенах достигает 2 % от сухой массы, что составляет 50 % от общего содержания фосфора. Фосфор, как и азот, обладая высокой подвижностью, многократно реутилизируется в растении.

При дефиците фосфора снижается скорость поглощения кислорода, снижается активность дыхательных ферментов, локализованных в митохондриях, и активируются ферменты (оксидаза гликолевой кислоты, аскорбатоксидаза) немитохондриальных систем окисления, происходит распад фосфорорганических соединений, тормозится синтез белков и свободных нуклеотидов. Наиболее чувствительны к недостатку фосфора молодые растения. Симптомом фосфорного голодания является синевато-зеленая окраска, в первую очередь, старых листьев нередко с пурпурным из-за накопления антоцианов или бронзовым оттенком (свидетельство задержки синтеза белка и накопления сахаров). Листья становятся мелкими и более узкими. Приостанавливается рост растений, задерживается созревание урожая.

Сера.

В почве сера находится в органической и неорганической формах. Органическая сера входит в состав растительных и животных остатков. Основные неорганические соединения серы в почве – сульфаты (CaSO_4 , MgSO_4 , Na_2SO_4). В затопляемых почвах сера находится в восстановленной форме в виде FeS , FeS_2 или H_2S . Поступает сера в растения в виде сульфат-иона SO_4^{2-} и в очень незначительных количествах серосодержащие аминокислоты. Содержание серы в растениях составляет около 0,2 %. Однако в растениях семейства крестоцветных ее содержание значительно выше. Сера содержится в растениях в двух основных формах - окисленной в виде неорганического сульфата и восстановленной (аминокислоты, глутатион, белки). Процесс восстановления сульфата происходит в хлоропластах.

Одна из основных функций серы в белках - это участие SH-группы в образовании ковалентных, водородных и дисульфидных связей, поддерживающих трехмерную структуру белка. Сера входит в состав важнейших аминокислот - цистеина и метионина, которые могут находиться в растениях в свободной форме или в составе белков. Метионин относится к числу 10 незаменимых аминокислот и благодаря наличию серы и метильной группы обладает уникальными свойствами и входит в состав активных центров многих ферментов. Метиониновые остатки могут придавать молекуле белка гидрофобные свойства, что играет важную роль в стабилизации активной конформации ферментов в солевом окружении. Сера входит в состав многих витаминов и коферментов, таких как биотин, коэнзим А, глутатион, липоевая кислота. В связи с этим сера необходима для многих процессов обмена веществ (например, аэробная фаза дыхания, синтез жиров и так далее). Сера участвует в образовании полиаминов, которые влияют на структуру нуклеиновых кислот и рибосом, регулируют процессы деления клеток. Недостаточное снабжение растений серой тормозит синтез серосодержащих аминокислот и белков, снижает фотосинтез и скорость роста растений, приводит к разрушению хлоропластов. Симптомы дефицита серы - побледнение и пожелтение молодых, а затем и старых листьев.

Калий

Калий поглощается растениями в виде катиона. Его содержание в растениях составляет, в среднем, 0,9 %. Концентрация калия высока в огурцах, томатах и капусте, но особенно много его в подсолнечнике. В растениях калий больше сосредоточен в молодых растущих тканях. В растении калий находится в основном в свободной, ионной, форме. Около 80 % калия содержится в вакуолях и 1 % калия прочно связан с белками митохондрий и хлоропластов. Калий

стабилизирует структуру этих органелл.

Калий не входит ни в одно органическое соединение. Калий участвует в создании разности электрических потенциалов между клетками. Он нейтрализует отрицательные заряды неорганических и органических анионов. Калий в значительной мере определяет коллоидные свойства цитоплазмы, так как снижает ее вязкость и способствует поддержанию состояния гидратации коллоидов цитоплазмы, повышая ее водоудерживающую способность. Тем самым калий увеличивает устойчивость растений к засухе и морозам. Калий необходим для работы устьичного аппарата. Известно более 60 ферментов, активируемых калием. Он необходим для включения фосфата в органические соединения, реакций переноса фосфатных групп, участвует в синтезе рибофлавина - компонента всех флавиновых дегидрогеназ. Под влиянием калия увеличивается накопление крахмала в клубнях картофеля, сахарозы в сахарной свекле, целлюлозы, гемицеллюлоз и пектиновых веществ в клеточной стенке, что приводит к повышению устойчивости соломины злаков к полеганию, а у льна и конопли повышает качество волокна.

При недостатке калия листья желтеют снизу вверх - от старых к молодым. Их края и верхушки приобретают бурую окраску, иногда с красными пятнами, а затем листья засыхают с краев либо закручиваются и сморщиваются. Снижается функционирование камбия, нарушается развитие сосудистых тканей, уменьшается толщина кутикулы и стенок эпидермальных клеток, тормозятся процессы деления и растяжения клеток, что приводит к появлению розеточных форм растений. Недостаток калия замедляет транспорт сахарозы по флоэме, вызывает остановку развития и гибель верхушечных почек, в результате чего активируется рост боковых побегов и растение принимает форму куста.

Кальций

Кальций поглощается в форме катиона из его растворимых солей. В почве содержится много кальция и кальциевое голодание встречается редко, например, при сильной кислотности или засоленности почв и на торфяниках. Общее содержание кальция у разных видов растений составляет 5-30 мг на 1 г сухой массы. Много кальция содержат бобовые, гречиха, подсолнечник, картофель, капуста, гораздо меньше - зерновые, лен, сахарная свекла. В тканях двудольных растений кальция больше, чем у однодольных. Кальций накапливается в старых органах и тканях. Это связано с тем, что реутилизация кальция затруднена, так как он из цитоплазмы переходит в вакуоль и откладывается в виде нерастворимых солей щавелевой, лимонной и других кислот.

Большое количество кальция связано с пектиновыми веществами срединной пластинки и клеточной стенки. Он содержится также в хлоропластах, митохондриях и ядре в комплексах с биополимерами. Взаимодействуя с отрицательно заряженными группами фосфолипидов, кальций стабилизирует клеточные мембраны. При недостатке кальция увеличивается проницаемость мембран и нарушается их целостность. Кальций активирует ряд ферментов, способствуя агрегации субъединиц, служа мостиком между ферментом и субстратом, влияя на состояние аллостерического центра фермента. Избыток кальция в ионной форме угнетает окислительное и фотофосфорилирование.

Кальций используется в растительных клетках как вторичный посредник для контролирования многих процессов (закрытие устьиц, тропизм, рост пыльцевых трубок, акклиматизация к холоду, экспрессия генов, фотоморфогенез).

При недостатке кальция у делящихся клеток не образуются клеточные стенки и образуются многоядерные меристематические клетки. Недостаток кальция вызывает прекращение образования боковых корней и корневых волосков, приводит к набуханию пектиновых веществ, что вызывает ослизнение клеточных стенок и разрушение клеток. Также нарушается структура плазмалеммы и мембран клеточных органелл.

Симптомами дефицита кальция является побеление с последующим почернением кончиков и краев листьев. Листовые пластинки искривляются и скручиваются. На плодах, в запасающих и сосудистых тканях появляются некротические участки.

Магний

Магний поглощается растением в виде иона Mg^{2+} . Недостаток в магнии растения испытывают на песчаных и подзолистых почвах. Много магния в сероземах, черноземы занимают промежуточное положение. Водорастворимого и обменного магния в почве 3-10 %. При снижении pH почвенного раствора магний поступает в растения в меньших количествах. Кальций, калий, аммоний и марганец действуют как конкуренты в процессе поглощения магния растениями.

У высших растений среднее содержание магния составляет 0,02-3 %. Особенно много его в растениях короткого дня - кукурузе, просе, сорго, а также в картофеле, свекле и бобовых. Много магния в молодых клетках, а также в генеративных органах и запасающих тканях.

Около 10-12 % магния находится в составе хлорофилла. Магний необходим для синтеза протопорфирина IX - непосредственного предшественника хлорофиллов. Магний активирует ряд реакций переноса электронов при фотофосфорилировании, он необходим при передаче электронов от фотосистемы I к фотосистеме II. Магний является кофактором почти всех ферментов, катализирующих перенос фосфатных групп. Это связано со способностью магния к комплексообразованию.

Магний необходим для многих ферментов гликолиза и цикла Кребса. За исключением фумаразы, все ферменты цикла Кребса активируются магнием или содержат его как компонент структуры. Он требуется для работы ферментов молочнокислого и спиртового брожения. Магний усиливает синтез эфирных масел, каучука, витаминов A и C. Ионы магния необходимы для формирования рибосом и полисом, связывая РНК и белок, активации аминокислот и синтеза белка. Он активирует ДНК- и РНКполимеразы, участвует в формировании пространственной структуры нуклеиновых кислот.

Недостаток магния приводит к уменьшению содержания фосфора в растении, даже если фосфаты в достаточных количествах имеются в питательном субстрате. При недостатке магния тормозится превращение моносахаров в крахмал, слабо функционирует механизм синтеза белков, нарушается формирование пластид: матрикс хлоропластов просветляется и граны слипаются, ламеллы стромы разрываются и не образуют единой структуры.

При магниевом голодании между зелеными жилками появляются пятна и полосы светло-зеленого, а затем желтого цвета. Края листовых пластинок приобретают желтый, оранжевый, красный или темно-красный цвет и такая как бы мраморная окраска наряду с хлорозом служит характерным симптомом нехватки магния. Признаки магниевой недостаточности сначала появляются на старых листьях, а затем распространяются на молодые листья.

Кремний

Он обнаружен у всех растений. Особенно много его в клеточных стенках. Растения, накапливающие кремний, имеют прочные стебли. Недостаток кремния задерживает рост злаков (кукуруза, овес, ячмень) и двудольных растений (огурцы, томаты, табака, бобы). Исключение кремния во время репродуктивной стадии уменьшает количество семян, при этом снижается число зрелых семян, и нарушается ультраструктура клеточных органелл.

Микроэлементы.

Железо.

Среднее содержание железа в растениях составляет 20-80 мг на 1 кг сухой массы. Ионы Fe^{3+} почвенного раствора восстанавливаются редокс-системами плазмалеммы клеток ризодермы до Fe^{2+} и в такой форме поступают в корень.

Железо необходимо для функционирования основных редокс-систем фотосинтеза и дыхания, синтеза хлорофилла, восстановления нитратов и фиксации молекулярного азота клубеньковыми бактериями, входя в состав нитратредуктазы и нитрогеназы. Поэтому недостаточное поступление железа в растения в условиях переувлажнения и на карбонатных почвах приводит к снижению интенсивности дыхания и фотосинтеза и выражается в пожелтении (хлорозе) листьев и быстром их опадении.

Марганец.

В клетки поступает в форме ионов Mn^{2+} . Среднее его содержание составляет 0,001%. В растении марганец находится в разной степени окисления (Mn^{2+} , Mn^{3+} , Mn^{4+}), накапливается в листьях. Марганец активирует более 35 ферментов, участвующих в реакциях окисления-восстановления, декарбоксилирования и гидролиза. Он необходим для фоторазложения воды с выделением кислорода и восстановления углекислого газа при фотосинтезе. Марганец способствует увеличению содержания сахаров и их оттоку из листьев. Два фермента цикла Кребса - малат- и изоцитратдегидрогеназы - активируются ионами марганца. Он также необходим для функционирования нитратредуктазы при восстановлении нитратов. Марганец является кофактором РНКполимеразы и ауксиноксидазы, разрушающей фитогормон 3-индолилуксусную кислоту.

Характерный симптом марганцевого голодания - точечный хлороз листьев, когда между жилками появляются желтые пятна, а затем клетки в этих участках отмирают.

Молибден.

Содержание молибдена в растениях составляет 0,0005–0,002%. Он поступает в растения в форме аниона MoO_4^{2-} , концентрируется в молодых, растущих органах. Его больше в листьях, чем в корнях и стеблях, а в листе сосредоточен, в основном, в хлоропластах. Наибольшее содержание молибдена характерно для бобовых. Молибден входит в состав нитратредуктазы. Как металл-активатор молибден участвует в реакциях аминирования и переаминирования, для включения аминокислот в пептидную цепь, работы и различных фосфатаз.

При недостатке молибдена в тканях накапливается большое количество нитратов, не развиваются клубеньки на корнях бобовых, тормозится рост растений, наблюдаются деформации листовых пластинок. При высоких дозах молибден токсичен.

При недостатке молибдена молодые листья по краям приобретают серую, а

затем коричневую окраску, теряют тургор, а затем ткани листа отмирают и остаются только жилки в виде хлыстиков.

Кобальт.

Содержание кобальта в среднем составляет 0,00002%.. Кобальт необходим бобовым растениям для обеспечения размножения клубеньковых бактерий. В растениях кобальт встречается в ионной форме и в витамине В₁₂. Растения не вырабатывают этот витамин. Он синтезируется бактероидами клубеньков бобовых растений и участвует в синтезе метионина в бактероидах. При старении клубеньков и прекращении фиксации азота витамин выходит в цитоплазму клеток клубеньков. Наряду с магнием и марганцем кобальт активирует фермент гликолиза фосфоглюкомутазу и фермент аргиназу, гидролизующий аргинин.

Внешние признаки недостатка кобальта сходны с признаками азотного голодания.

Медь.

Поступает в растение в виде иона Cu^{2+} или Cu^+ . Среднее содержание меди в растениях 0,0002%. Около 70 % всей меди, находящейся в листьях, сосредоточены в хлоропластах и почти половина ее в составе пластоцианина.

Медь входит непосредственно в состав ряда ферментных систем, относящихся к группе оксидаз, таких, как полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза, цитохромоксидаза. В этих ферментах медь соединена с белком, по-видимому, через SH-группы. Полифенолоксидаза и аскорбатоксидаза осуществляют окисление фенолов и аскорбиновой кислоты, а цитохромоксидаза входит в состав дыхательной цепи митохондрий. Ряд ферментов медь активирует, в частности нитратредуктазу, а также протеазы. Для биосинтеза этилена также необходим медьсодержащий фермент. Влияя на содержание в растениях ингибиторов роста фенольной природы медь повышает устойчивость растений к полеганию. Она также повышает засухо-, морозо- и жароустойчивость.

Недостаток меди вызывает задержку роста и цветения, хлороз, потерю тургора и завядание растений. У злаков при недостатке меди не развивается колос, у плодовых появляется суховершинность. При дефиците меди белеют и отмирают кончики листьев, листья и плоды плодовых деревьев покрываются бурыми пятнами.

Цинк.

Цинк поступает в растение в виде ионов Zn^{2+} . Среднее содержание цинка в растениях 0,002%. Повышенная концентрация отмечается в листьях, репродуктивных органах и конусах нарастания, наибольшая - в семенах.

В растениях цинк не участвует в окислительно-восстановительных реакциях, поскольку не меняет степень окисления. Он входит в состав более 30 ферментов, в т. ч. фосфатазы, карбоангидразы, алкогольдегидрогеназа, РНК-полимераза и др. Кроме того, цинк активирует такие ферменты, как енолаза, альдолаза, гексокиназа, триозофосфатдегидрогеназа.

Цинк играет важную роль при образовании фитогормона ауксина. Внесение цинка повышает содержание ауксинов и заметно сказывается на темпах роста растений. При дефиците цинка возрастает проницаемость мембран, нарушается фосфорный обмен: фосфор накапливается в корнях, задерживается его транспорт в надземные органы, замедляется превращение фосфора в органические формы. При недостатке цинка в растениях уменьшается содержание сахарозы и крахмала, увеличивается количество органических кислот и небелковых соединений азота -

амидов и аминокислот. Кроме того, в 2-3 раза подавляется скорость деления клеток, что приводит к морфологическим изменениям листьев, нарушению растяжения клеток и дифференциации тканей. Наиболее характерный признак цинкового голодания - это задержка роста междоузлий и листьев, появление хлороза и развитие розеточности.

Бор.

Бор поступает в растение в виде аниона борной кислоты – BO_3^{3-} . Среднее содержание бора в растениях 0,0001%. Роль бора выяснена не достаточно. Это связано с тем, что бор, в отличие от большинства других микроэлементов, не входит в состав ни одного фермента и не является активатором ферментов.

Его среднее содержание составляет 0,1 мг на кг сухой массы. В боре наиболее нуждаются двудольные растения. В клетках большая часть бора сосредоточена в клеточных стенках. Много бора в цветках. Он усиливает рост пылевых трубок, прорастание пыльцы, увеличивает количество цветков и плодов. Без него нарушается созревание семян. Бор снижает активность некоторых дыхательных ферментов, оказывает влияние на углеводный, белковый и нуклеиновый обмен. При недостатке бора нарушаются синтез, превращения и транспорт углеводов, формирование репродуктивных органов, оплодотворение и плодоношение. Он не может реутилизироваться и поэтому при борном голодании прежде всего отмирают конусы нарастания, останавливается рост побегов и корней, листовые пластинки утолщаются, скручиваются, становятся ломкими, цветки не образуются.

Хлор.

Хлор поступает в растение в виде Cl^- . Хлор необходим для работы ФС II на этапе фотосинтетического разложения воды и выделения кислорода. Показано влияние хлоридов на работу H^+ -АТФаз тонопласта, участие в делении клетки. Имеются сведения о влиянии хлора на азотный обмен. Так, хлориды стимулируют активность аспарагинсинтетазы, которая участвует в переносе аминогруппы на аспарагин. Концентрируясь в растении в вакуолях, хлориды могут выполнять осморегулирующую функцию. Особенно необходим растениям, эволюционно приспособившимся к хлоридному засолению (сахарная свекла, шпинат и др.). Недостаток хлора проявляется редко и наблюдается только на очень щелочных почвах.

Никель.

Поступает в растения в виде иона Ni^{2+} , но может также находиться в виде Ni^+ и Ni^{3+} . Роль никеля для высших растений как микроэлемента была доказана недавно. До этого считали никель необходимым микроэлементом многих бактерий. У высших растений никель входит в состав фермента уреазы, который осуществляет реакцию разложения мочевины. Показано, что в растениях, обеспеченных никелем, активность уреазы выше и соответственно ниже содержание мочевины по сравнению с необеспеченными. Никель активирует ряд ферментов, в т. ч. нитратредуктазу и другие, оказывает стабилизирующее влияние на структуру рибосом.

3. Азотный обмен растений.

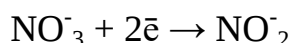
Азот - один из наиболее широко распространенных элементов в природе. Основными его формами на Земле являются связанный азот литосферы и газообразный молекулярный азот атмосферы, составляющий около 76 % воздуха по массе. Однако молекулярный азот атмосферы не усваивается высшими растениями. Высшие растения поглощают соединения азота из почвы. В почве сосредоточена лишь минимальная часть литосферного азота и только от 0,5 до 2 % почвенного азота доступно растениям. Основным источником азотного питания для растений являются нитраты и аммиак.

Ионы NO_3^- подвижны, плохо фиксируются в почве и легко вымываются в более глубокие слои почвы и водоемы. Содержание нитратов в почве возрастает весной, когда создаются условия, благоприятные для деятельности нитрифицирующих бактерий. Катион NH_4^+ менее подвижен, хорошо адсорбируется отрицательно заряженными частицами, меньше вымывается осадками.

Азот не выводится из растительного организма, а используется многократно (реутилизируется), что позволяет говорить о круговороте азотистых веществ в растительном организме.

Корневые системы растений хорошо усваивают нитраты, которые, поступая в корни растения, подвергаются ферментативному восстановлению до нитритов и далее до аммиака. Этот процесс происходит главным образом в корнях, однако этой способностью обладают и клетки листьев.

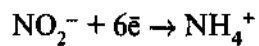
Восстановление нитратов до аммиака идет через ряд этапов. На *первом этапе* нитраты восстанавливаются до нитритов при участии фермента нитратредуктазы:



Нитратредуктаза – это фермент, содержащий в своем составе ФАД, гем и молибден. Фермент локализован в цитозоле, где и протекает процесс восстановления нитратов до нитритов. Донором электронов при этой реакции у грибов является НАДФН₂, а у растений НАДН₂. В свою очередь поставщиком этих соединений являются процесс дыхания и отчасти световые реакции фотосинтеза. Именно поэтому восстановление нитратов тесно связано с дыхательным газообменом. Вместе с тем для нормального протекания процесса дыхания растение должно быть достаточно обеспечено углеводами. При искусственном снижении содержания углеводов (выдерживание растений в темноте) нитраты не восстанавливаются, а накапливаются во всех органах растения. При усиленном поступлении нитратов содержание углеводов падает. На восстановление нитратов большое влияние оказывает свет. Прежде всего, на свету в процессе фотосинтеза образуются углеводы, необходимые для восстановления, а также для дальнейшего превращения нитратов. Вместе с тем для восстановления нитратов могут быть непосредственно использованы продукты, образующиеся в процессе нециклического фотофосфорилирования (НАДФН₂, АТФ). Свет влияет и на уровень фермента нитратредуктазы. При низкой освещенности, дефиците Fe и Mo активность фермента снижается, и нитраты накапливаются в клетке. Восстановление нитратов стимулируется при освещении синим светом.

Возможно, это связано с тем, что флавин, который входит в состав нитратредуктазы, поглощает синий свет и: активируется им.

Второй этап – восстановление нитратов до аммиака катализируется ферментом нитритредуктазой:



Нитритредуктаза – это фермент с молекулярной массой 60–70 КДа содержит в качестве простетической группы гем. Активность этого фермента значительно выше, чем нитратредуктазы. Нитритредуктаза локализована в хлоропластах листьев или пропластидах корней. Донором электронов в листьях служит восстановленный ферредоксин, который образуется при функционировании на свету ФС I.

Нитриты образуются не только на промежуточной стадии восстановления нитратов. Они, как и нитраты могут поступать в растение из почвы. При этом нитриты также подвергаются восстановлению до аммиака при участии нитритредуктазы. Однако нитриты при накоплении в цитоплазме могут оказаться ядовитыми, поскольку фермент локализован в хлоропластах. Передвижение нитритов в хлоропласты стимулируется Са. При недостатке Са нитриты не восстанавливаются до аммиака и накапливаются в клетках.

Установлено, что в высших растениях, так же как у прокариот и грибов, наряду с восстановлением нитратов до аммиака осуществляется и обратный процесс – окисление аммонийной формы азота в нитратную. Процесс восстановления нитратов может осуществляться в листьях и корнях растений. Так, древесные растения, черника, люпин и другие восстанавливают нитраты преимущественно в корнях, а в листьях транспортируют в органической форме. К видам, осуществляющим этот процесс в листьях, относятся свекла, дурнишник, хлопчатник. Однако большинство растений (злаки, бобовые, томаты, огурцы и др.) могут восстанавливать нитраты как в листьях, так и в корнях, что зависит от уровня снабжения нитратами.

Важнейшим источником азотного питания является аммонийный азот. При этом он поступает в растения даже быстрее, чем нитраты. Более быстрое поглощение аммиака объясняется тем, что для его использования на построение органических веществ не требуется предварительного восстановления, которое необходимо при питании растений нитратами.

Аммиак представляет собой основное и, по-видимому, единственное соединение, вовлекаемое в процессы азотного обмена. При этом аммиак может быть разного происхождения: непосредственно поступивший из почвы, образовавшийся в результате восстановления нитратов или в результате вторичного распада белка в стареющих: органах и клетках. Важно отметить, что накопление аммиака в клетках, как растений, так и животных приводит к нежелательным последствиям и даже отравлению организма. Однако растения обладают способностью обезвреживать аммиак путем присоединения его к органическим кислотам с образованием амидов (глутамина, аспарагина). Этот процесс аналогичен обезвреживанию аммиака животными организмами в виде мочевины.

Существует целая группа растений, накапливающая большое количество органических кислот и с их помощью обезвреживающая аммиак, образуя соли. Это позволило разделить растения на амидные, образующие амиды – аспарагин, аланин и глутамин, и аммиачные, образующие соли аммония. Изменяя pH

клеточного сока, можно менять направление азотного обмена, превращать растения с амидным типом обмена в аммиачные и наоборот.

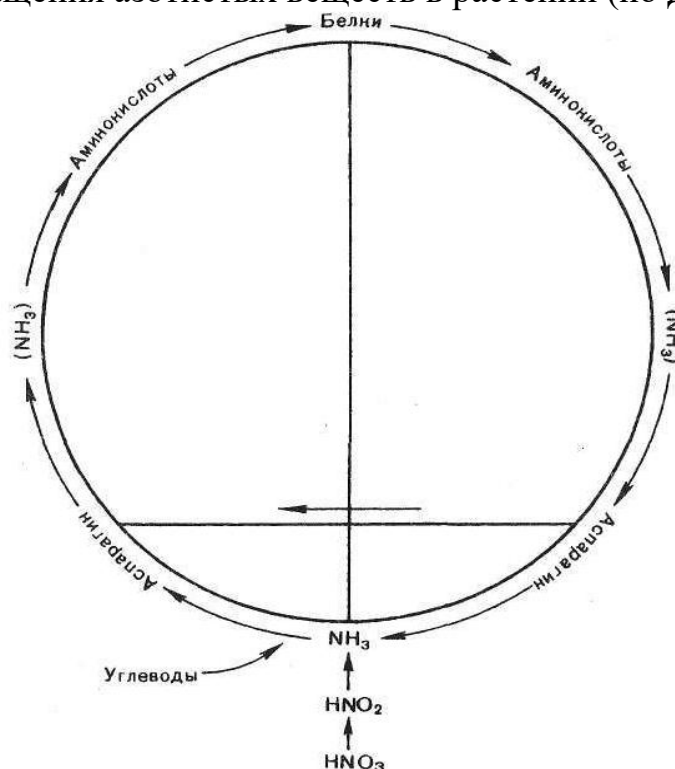
Из 20 протеиногенных аминокислот, только три могут образоваться в процессе прямого аминирования. Остальные аминокислоты образуются в процессе переаминирования и взаимопревращения. Каждая из аминокислот, образовавшихся путем прямого аминирования (глутаминовая, аспарагиновая и аланин), является предшественником целой группы аминокислот. Д.Н. Прянишников называл их воротами, через которые должен пройти аммиак, для того чтобы включиться в остальные аминокислоты и белки.

Реакции переаминирования были открыты в 1937 г. биохимиками А.Е. Браунштейном и М.Г. Крицман. При этих реакциях аминокетогруппа от указанных аминокислот обменивалась с кетогруппой любой кетокислоты с образованием соответствующей аминокислоты. Эти реакции катализируются специальными ферментами – аминотрансферазами и идут при участии кофермента пиридоксальфосфата (производное витамина В₆):

Растительный организм, в отличие от животного, обладает способностью синтезировать все необходимые ему аминокислоты из неорганических соединений. В этом также выражается его автотрофность. Аминокислоты могут образовываться в разных органах растений – в листьях, корнях, верхушках стебля. Некоторые аминокислоты образуются непосредственно в хлоропластах и здесь используются на образование белка. Наиболее интенсивно синтез белка происходит в меристематических и молодых развивающихся тканях. В срезанных листьях синтез белка полностью прекращается. Это служит еще одним доказательством, что для синтеза белка нужен какой-то фактор, образующийся в корнях растений. Можно предположить, что это фитогормон, относящийся к группе цитокининов.

Н.Д. Прянишников обобщил все данные о круговороте азота в растении и представил их в виде схемы.

Схема превращения азотистых веществ в растении (по Д.Н. Прянишникову)



Образованием белка заканчивается прогрессивная ветвь азотного обмена в растениях, которая преобладает главным образом в молодых растущих органах (первичный синтез белковых веществ). Однако в растениях идет и непрерывный распад белка. Вторая половина схемы показывает последовательность распада белков (регрессивная ветвь азотного обмена). Белки распадаются до аминокислот и далее до аммиака. Аммиак вновь обезвреживается в виде амидов, на основе которых образуются аминокислоты. Это позволяет организму синтезировать новый набор аминокислот, который обеспечит построение иных белков со своим специфическим набором и последовательностью аминокислот (вторичный синтез белковых веществ). За 48 ч до 60% белка растительного организма синтезируется вновь.

Д.Н. Прянишников подчеркнул, что аммиак — это альфа и омега азотного обмена в растениях, т. е. его начальный и конечный этапы. В условиях, обеспечивающих достаточно высокий уровень синтетических процессов, аммиак представляет собой прекрасный источник азотного питания для растений.

Признание аммиака как источника азотного питания имеет не только теоретическое, но и практическое значение. Получение удобрений, содержащих аммиачные соли, — процесс более простой и дешевый по сравнению с удобрениями, где азот содержится в форме нитратов.

Рост и развитие растений

1. Характеристика роста и развития. Этапы онтогенеза высших растений.
2. Регуляторы роста растений, механизм их действия.
3. Периодичность роста. Покой растений.
4. Движение растений, механизмы и виды движений.
5. Влияние экологических факторов на рост и развитие.

Важнейшим проявлением нормального функционирования растения является *рост* — необратимое увеличение размеров и массы клетки, органа или всего организма, обусловленное новообразованием элементов их структур. В понятие элементы структуры вкладывается широкое содержание: это и органы, и ткани, и клетки, и органеллы, и, наконец, субмикроскопические компоненты клетки (мембраны и др.).

Однако не всякое увеличение массы или размеров растения представляет собой рост. Так, например, масса семян при набухании увеличивается во много раз, но это не рост, так как данное явление обратимо. Иногда наблюдается убыль сухого вещества при наличии настоящего роста: при прорастании семян в темноте сухая масса возникающих из них проростков может уменьшиться вдвое вследствие траты веществ на дыхание.

Рост растений продолжается в течение всей их жизни. В этом отношении они отличаются от животных, размер и масса которых с определенного возраста не изменяются.

Развитие — это качественные изменения в структуре и функциональной активности растения и его частей в процессе онтогенеза. Возникновение качественных различий между клетками, тканями и органами получило название *дифференцировки*.

Рост и развитие растений теснейшим образом связаны друг с другом и совершаются одновременно. Рост является одним из свойств развития. Но развитие не может идти при отсутствии роста, для него необходим хотя бы едва начавшийся рост. В дальнейшем определяющим является процесс развития. Процессы роста и развития обусловлены наследственными свойствами растений, координируются фитогормонами и ингибиторами и изменяются в зависимости от напряженности факторов внешней среды. Взаимодействие внутренних генетических и внешних факторов определяет возрастную и сезонную ритмику роста и развития.

Для роста необходимы строительный материал и энергия. Источником того и другого является процесс фотосинтеза. Интенсивно вовлекаются в процессы роста запасные вещества растений, поглощенные корнем вода и минеральные вещества почвы.

На начальных стадиях развития растений деление клеток происходит во всех клетках зародыша, но в дальнейшем процесс образования новых клеток приурочивается к *меристемам* — верхушечным (апикальным), боковым (латеральным) и вставочным (интеркалярным).

1. *Апикальные меристемы* расположены на верхушках главных и боковых побегов и в кончиках корней.
2. *Латеральные меристемы* находятся по бокам того органа, в котором они находятся. К ним относятся камбий и феллоген.

3. *Интеркалярные меристемы* расположены между зонами, дифференциация тканей в которых завершена. Наиболее известны вставочные меристемы междоузлий и листовых влагалищ многих однодольных, в особенности злаков.

Клетки меристематических тканей имеют тонкостенные оболочки и сплошь заполнены цитоплазмой, слабо дифференцированы. Они паренхимные у верхушечных и вставочных меристем и прозенхимные — у боковых.

В процессе роста клеток различают у каждой из названных *образовательных тканей фазы*: эмбриональную, растяжения и дифференциации.

1. На *эмбриональной* фазе рост осуществляется за счет деления меристематической клетки с образованием дочерних клеток, которые увеличиваются в размерах и достигают размеров материнской, а затем вновь делятся. Эти процессы требуют большого количества питательных веществ и энергии, поэтому эмбриональная фаза роста отличается весьма интенсивным дыханием.

2. Фаза *растяжения* характеризуется сильным расширением и удлинением образовавшихся клеток. Объем клеток по сравнению с материнскими эмбриональными клетками увеличивается во много раз. Фаза растяжения наиболее ярко характеризует процесс роста. Клетки обильно наполняются водой. В них образуются вакуоли с клеточным соком. Сильно разрастается клеточная стенка, увеличивается и масса цитоплазмы, которая теперь располагается постепенно, около оболочки клетки. Сухая масса в целом увеличивается более чем в 10 раз, содержание целлюлозы — примерно в 6 раз, цитоплазмы — в 2 раза. Образующиеся новые молекулы целлюлозы в растущей стенке откладываются, прежде всего, между уже имеющимися молекулами в первичной оболочке, а в конце фазы растяжения — в виде слоев вторичного утолщения. Именно вторичные отложения целлюлозы закрепляют увеличение объема клетки, происходящее в результате роста клеточной стенки и поступления в клетку воды. После отложения новых молекул целлюлозы внутри и особенно на поверхности первичной оболочки (вторичного утолщения) растяжимость клеточной оболочки уменьшается, а тургор увеличивается, что приостанавливает процесс поглощения клеткой воды. В этот период клетка постепенно теряет способность к дальнейшему растяжению.

3. На фазе *дифференциации* происходит окончательное формирование клетки, превращение ее в специализированную, т.е. выполняющую определенную специфическую функцию: водопроводящую (сосуды и трахеиды ксилемы), проводящую органические вещества (ситовидные трубки флоэмы), запасную (клетки паренхимы), механическую (либриформ) и т. д.

Из апикальных меристем возникают *верхушечные и боковые* побеги, названные так по типу почек, из которых они появляются. *Порослевые побеги* образуются из спящих почек, обычно расположенных недалеко от основания ствола. Из придаточных почек на корнях образуются *побеги корневой поросли*.

Этапы онтогенеза высших растений

Все растения делят на монокарпические (плодоносящие один раз) и поликарпические (плодоносящие многократно). К монокарпическим относятся все однолетние растения, некоторые двулетние и многолетние. Большинство многолетних растений поликарпические.

Развитие высших растений подразделяют на 4 этапа: 1) эмбриональный, 2)

ювенильный (молодость), 3) репродуктивный (зрелость), 4) старость.

Эмбриональный этап онтогенеза семенных растений охватывает развитие зародыша от зиготы до созревания семени включительно. В начале своего развития зародыши зависят от фитогормонов, поступающих из других тканей, прежде всего из эндосперма. Затем они сами начинают синтезировать гормоны, а при формировании семян ауксин выделяется из них в окружающие ткани, активируя рост околоплодника. На последнем этапе созревания семена теряют значительное количество воды и переходят в состояние покоя (у большинства видов средней полосы). Этот переход связан с уменьшением в тканях свободных ауксинов, цитокининов и гиббереллинов и с увеличением АБК.

Ювенильный этап (молодость) у семенных растений начинается с прорастания семян или органов вегетативного размножения (например, клубней) и характеризуется быстрым накоплением вегетативной массы. Растения в этот период не способны к вегетативному размножению.

В ювенильный период осуществляется прорастание семян (или вегетативных зачатков) и формирование вегетативных органов. Прорастание, в свою очередь, делится на фазы набухания семян, проклевывания, гетеротрофного роста проростка, перехода к автотрофному способу питания.

Продолжительность ювенильного периода у различных растений неодинакова: от нескольких недель (однолетние травы) до десятков лет (у древесных). Проростки по многим параметрам не похожи на взрослые растения. Различия чаще всего заметны в форме листьев. У некоторых растений наблюдаются различия во внутреннем строении.

Этап характеризуется полным отсутствием цветения. У растений проявляется большая способность к корнеобразованию. Ювенильное состояние поддерживается определенным соотношением гормонов.

Этап зрелости и размножения т.е. период готовности к зацветанию и образованию органов вегетативного размножения, период закладки и роста органов размножения, формирования семян и плодов. В этот период растение наиболее жизнеспособно, оно сформировало вегетативную массу, достаточную для обеспечения роста и развития цветков, семян и плодов, которые являются гетеротрофными органами.

Инициация перехода к цветению осуществляется под действием температуры (яровизация), чередования дня и ночи (фотопериодизм) или эндогенных факторов, обусловленных возрастом растения. Растения, нуждающиеся в яровизации, называют озимыми, а развивающиеся без нее – яровыми. Яровизация – процесс, протекающий в растениях под действием низких положительных температур и способствующий последующему ускорению развития растений. Различия между озимыми и яровыми формами зерновых культур обусловлены генетически. Так, озимая и яровая рожь различаются по одному гену.

В зависимости от реакции на длину дня, растения делятся на короткодневные, переходящие к цветению только тогда, когда день короче ночи (рис, соя), длиннодневные (хлебные злаки, крестоцветные, укроп), растения, нуждающиеся в чередовании разных фотопериодов, а также нейтральные по отношению к длине дня (гречиха, горох). Длиннодневные растения распространены, в основном, в умеренных и приполярных широтах, короткодневные – в субтропиках.

Этап старости и отмирания. Этап старости и отмирания включает в себя

период от полного прекращения плодоношения до естественной смерти организма. Это период прогрессирующего ослабления жизнедеятельности.

Продолжительность жизни растений, принадлежащих к различным таксономическим группам и различным жизненным формам, варьирует в очень широких пределах:

Секвойя 5000 лет	Костер безостый 10 – 30 лет
Дуб 1500 лет	Клевер 2 – 5 лет
Ель 1200 лет	Двулетники 2 года
Липа 1000 лет	Однолетники 1 год
Сосна 500 лет	Эфемеры 2 – 4 недели

Старение и смерть – завершающие фазы онтогенеза любого многоклеточного растения, но термин «старение» может быть применен не только к целому растению, но и к отдельным органам – листьям, плодам, частям цветков.

Старение имеет большое биологическое значение. Оно является одним из способов адаптации растений к неблагоприятным условиям среды. Кроме того, ускоряет смену поколений, т.е. «оборачиваемость» генетического материала.

2. Регуляторы роста растений, механизм их действия.

Рост обусловлен наследственностью и управляется с помощью специфических физиологически активных веществ — *фитогормонов*. Они образуются в процессе обмена веществ растений и оказывают в очень малых количествах регуляторное и координирующее влияние на физиологические процессы в разных органах растения. Различают стимуляторы и ингибиторы роста. Стимуляторы роста, применяемые в сверхоптимальных дозах, способны подавлять ростовые процессы.

К стимуляторам роста относятся ауксины, гиббереллины и цитокинины. Природными ингибиторами выступают салициловая, бензойная, коричная и абсцизовая кислоты, кумарин и некоторые другие вещества.

Общими свойствами фитогормонов являются следующие:

1. гормоны — высокоактивные вещества, действующие в очень малых концентрациях;
2. гормоны вырабатываются в одних частях растения и передвигаются в другие его части, где и проявляют свое действие;
3. каждый фитогормон участвует в регуляции ряда структурных и функциональных процессов, т. е. обладает полифункциональными свойствами.

Система гормональной регуляции жизнедеятельности растений многокомпонентна, и в ней принимает участие не один, а несколько гормонов. Фитогормоны образуются в небольших количествах преимущественно в меристематических тканях, а также в листьях и из них перемещаются, прежде всего, в те части растения, где происходят различные ростовые или формообразовательные процессы.

Цитокинины регулируют деление клеток, принимая участие в процессах, свойственных эмбриональной фазе роста. Цитокинины образуются путем конденсации аденозин-5-монофосфата и изопентенилпирофосфата.. Синтезируются цитокинины апикальной меристеме корня и транспортируются в точки роста побегов. Много цитокининов в развивающихся семенах и плодах. Цитокинины индуцируют в присутствии ауксина деление клеток, активируют дифференциацию пластид, повышают активность АТФ-синтетазы, способствуют выходу почек, семян и клубней из состояния покоя, предотвращают распад хлорофилла и деградацию клеточных органелл. Комплекс цитокининов с белковым рецептором повышает активность РНКполимеразы и экспрессию генов. При этом увеличивается число полисом и активируется синтез белка. Цитокинины повышают устойчивость растений к неблагоприятным внешним воздействиям.

Цитокинины обладают так называемым *аттрагирующим эффектом*, вызывая приток аминокислот, фосфатов и других соединений к месту, где они используются на процессы роста.

Экзогенные (внесенные извне) цитокинины задерживают старение листьев растений. Их действие распространяется на структурное и функциональное состояние клеток листа: увеличивается размер ядер, ядрышек, число рибосом, число крист в митохондриях и ламелл стромы хлоропластов, разрастается эндоплазматическая сеть. Это приводит не только к активизации физиологических процессов в листе (синтеза нуклеиновых кислот, белков, хлорофилла и других веществ, интенсивности фотосинтеза), но и к полной перестройке всего метаболизма листа и структурной его организации. С помощью

цитокининов можно существенно увеличить время активной жизнедеятельности листа, его фотосинтетическую продуктивность, а также излечить поврежденный тем или иным фактором или болезнью листовой аппарат растений.

Цитокинины влияют и на физиологическое состояние семян и почек, в частности, на процессы, связанные с периодом покоя, индуцируют образование придаточных почек у каллусов,

Из природных цитокининов сейчас известен зеатин, а из синтетических — кинетин.

Ауксины. Главным представителем ауксинов в растениях является индолил-3-уксусная кислота (ИУК), является производным индола. Образуются из аминокислоты триптофана в процессе его деаминации через ряд промежуточных соединений. Предшественником триптофана, в свою очередь, является шикимовая кислота. Синтез ИУК осуществляется в точках роста и, прежде всего, в меристемах побегов, в растущих зародышах и семяпочках, а также в семядолях и листьях. Много индолилуксусной кислоты содержат запасующие ткани семян, пыльца. Разрушается ИУК ферментом ИУК-оксидазой.

Ауксины стимулируют деление и растяжение клеток, необходимы для образования проводящих пучков и корней. Как и другие фитогормоны, ауксины в малых концентрациях стимулируют рост, а в больших — ингибируют его.

Ауксин ИУК активирует протонную помпу в плазмалемме, что приводит к закислению и разрыхлению клеточных стенок, делает их более эластичными путем разрыва водородных связей между молекулами целлюлозы. В возникающие при этом промежутки и разрывы оболочки клеток откладываются новые молекулы целлюлозы. Повышение проницаемости цитоплазмы и дыхания клеток, стимуляция синтеза РНК и белков и другие изменения, вызываемые ИУК, ведут к усилению поглощения клетками воды и растворенных веществ. Комплекс ИУК с рецептором транспортируется в ядро и активирует синтез РНК, что в свою очередь приводит к усилению синтеза белков. ИУК вызывает усиленное образование боковых и придаточных корней, участвует в ростовых движениях, стимулирует рост плодов, задерживает преждевременное опадение листьев и плодов.

Гиббереллины — были получены в 1935 г. из гриба *Gibberellia fujikuroi*, паразитирующего на растениях риса.

В настоящее время известно более 70 гиббереллинов кислой и нейтральной природы. Наиболее известным и распространенным гиббереллином является *гибберелловая кислота*. Гиббереллины синтезируются из ацетилкоэнзима А через мевалоновую кислоту в листьях и корнях. Гиббереллины активируют нециклическое фотофосфорилирование, формирование гранулярного эндоплазматического ретикулума, деление клеток в апикальных и интеркалярных меристемах, повышают активность ферментов синтеза фосфолипидов, ускоряют рост плодов и прорастание семян, способствуют удлинению стебля, выходу семян из состояния покоя, образованию цветоноса и цветению. Комплекс гиббереллина с белковым цитоплазматическим рецептором стимулирует синтез нуклеиновых кислот и белка.

В настоящее время в практике растениеводства получили широкое распространение *синтетические регуляторы роста* растений. К ним относятся *индолил-масляная, индолил-пировиноградная, α-нафтилуксусная кислоты*, способные регулировать рост подобно ИУК. Экзогенные стимуляторы роста

растений используются при предпосевной обработке семян, укоренении черенков, пересадке овощных и цветочных культур, а также взрослых древесных растений для предупреждения преждевременного опадения плодов. Синтетический гиббереллин используется для получения партенокарпических (бессемянных) плодов винограда, увеличения длины волокон у конопли и льна, получения большего числа листьев у чайного растения, повышения выхода и качества декоративных растений.

Наибольшее распространение в практике лесного хозяйства получила *калиевая соль гетероауксина* для ускорения укоренения черенков и повышения выхода посадочного материала древесных пород. Обычно рекомендуются следующие нормы этого препарата в зависимости от вида дерева и состояния черенков: 200 — 250 мг/л воды для одревесневших, 150 — 250 мг/л полуодревесневших и зеленых черенков древесных растений и 50 — 70 мг/л — черенков травянистых растений. В практике озеленения городов наряду с использованием гетероауксина в черенковании древесных пород успешно используют обработку клубнелуковиц гладиолусов и других цветочных культур аналогами ИУК и гиббереллина, что повышает качество (товарность) и выход большего числа цветущих экземпляров.

Ингибиторы роста обладают свойствами, способными подавлять действие стимуляторов или тормозить их синтез. Они чрезвычайно широко распространены в семенах, покоящихся почках, глазках картофеля. Значительные количества ингибиторов накапливаются в почках осенью, тормозя их распускание. Даже обработка таких почек гиббереллином не выводит их из состояния покоя. Весной концентрация ингибиторов снижается, и почки трогаются в рост. Осеннее накопление ингибиторов способствует переходу почек в состояние покоя, когда они становятся более устойчивыми к зимним невзгодам. С ингибиторами роста связано и одревеснение побегов древесных растений, способствующее их успешной перезимовке.

В химическом отношении ингибиторы представляют собой производные фенолов или терпеноидов. Наиболее широко распространенными ингибиторами фенольной природы являются *бензойная, коричная и салициловая кислоты и кумарин*.

Из ингибиторов терпеноидной природы широкую известность получила *абсцизовая кислота (АБК)*. Свое название она получила от английского слова *abscission* — опадение, отделение, так как ее накопление вызывает образование отделительного слоя в основании черешков и плодоножек, что приводит к опадению листьев и плодов. Исходным веществом в биосинтезе АБК служит, как и для синтеза гиббереллина, мевалоновая кислота, в свою очередь, являющаяся побочным продуктом в процессе синтеза каротиноидов.

АБК — вещество с широким спектром активности. Являясь антагонистом гиббереллинов, ауксинов и цитокининов, она выполняет важные функции контроля ростовых процессов. Участвует АБК и в движении устьиц, в ингибировании или активировании процессов карбоксилирования и ряда других.

Специфическое воздействие АБК проявляется, главным образом, через разрывы цепи: активация генов ДНК — иРНК — фермент — продукт. Эти разрывы могут происходить в нескольких местах указанной цепочки реакций. Следовательно, АБК затрагивает генные регуляции превращений органических веществ в растениях.

Передвигается АБК преимущественно по флоэме, а также по ксилеме

растений, и в связи с этим она вездесуща, проникает во все ткани и клетки растительного организма.

Этилен. Синтезируется из метионина или путем восстановления ацетилен. Много его накапливается в стареющих листьях и созревающих плодах. Он ингибирует рост стеблей и листьев. Удлинение стебля тормозится из-за изменения направления роста клеток с продольного на поперечное, что приводит к утолщению стебля. Обработка этиленом индуцирует корнеобразование, ускоряет созревание плодов, прорастание пыльцы, семян, клубней и луковиц.

Синтетические ингибиторы роста, используемые для борьбы с сорной травянистой растительностью, получили название *гербицидов*, а с древесной — *арборицидов*. Эти вещества, воздействуя на целые ферментные системы, нарушают обмен веществ и энергии, приводя растения к гибели. В качестве гербицидов применяют *2,4-дихлорфеноксиуксусную кислоту (2,4-Д)*, *2-метил-4-хлорфеноксиуксусную кислоту (2М-4Х)*, *гидразид малеиновой кислоты (ПАК)*, *симазин*, *атразин* и некоторые другие. Гербициды отличаются высокой избирательностью. В частности, 2,4-Д и 2М-4Х способны уничтожать двудольные сорняки злаковых культур, не повреждая последних. Особую группу синтетических регуляторов роста представляют *ретарданты*, предотвращающие полегание растений. Их действие основано на ингибировании роста стебля при одновременном активировании развития механической ткани в последнем, что и приводит к большей сопротивляемости к полеганию. Показано, что ретарданты отрицательно влияют на синтез гиббереллинов в растениях. Яркими представителями ретардантов являются *хлорхолинхлорид (ССС)* и *бромхолинхлорид (ВСС)*.

В практике сельского хозяйства широкое применение получают также *дефолианты* и *десиканты*, вызывающие при опрыскивании ими растений опадение или подсыхание листьев, например, у хлопчатника, картофеля и других культур, что облегчает механизированную уборку урожая. Наиболее известным представителем этой группы химических соединений выступает *хлорат магния ($MgCl_2$)*.

Действие как фитогормонов, так и ингибиторов теснейшим образом связано с общим уровнем обмена веществ растения, его иммунитетом и устойчивостью к неблагоприятным внешним воздействиям. Наряду с фитогормонами и ингибиторами определенное значение в регулировании ростовых процессов отводится витаминам.

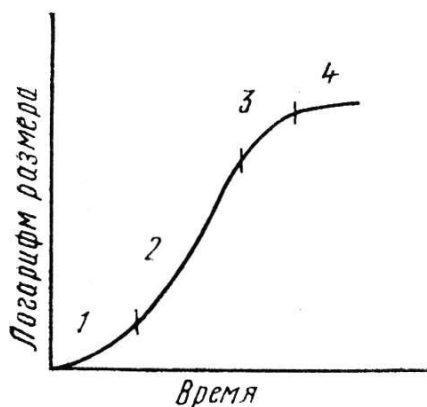
3. Периодичность роста. Покой растений.

Процессам роста, как и другим физиологическим явлениям, свойственна периодичность, которая обуславливается как особенностями самих процессов роста, так и факторами внешней среды.

У растений наиболее распространены так называемые *циркадные ритмы* с периодом около суток. С такой периодичностью изменяется, например, митотическая активность в меристемах (период около 20 ч) и скорость роста (период примерно 24 ч). К подобным эндогенным ритмам относятся также ритмы фотосинтеза и дыхания, транспорта веществ, транспирации, открывания и закрывания цветков и т. д.

Кроме суточной периодичности рост растений подвержен изменениям в течение сравнительно длительных периодов, например *сезонной периодичности*. Такая периодичность выражается в образовании годичных колец в древесине растений умеренного пояса, у которых рост стволов в толщину, достигая максимума в летнее время, прекращается осенью.

Кривую, описывающую скорость роста, можно разделить на 4 участка: 1) лаг-период, когда рост почти не заметен и идут процессы, подготавливающие организм к видимому росту, 2) лог-фаза, когда скорость роста изменяется логарифмически, 3) фаза замедления роста, 4) стационарная фаза



1 — лаг-период, 2 — логарифмическая фаза, 3 — фаза замедленного роста, 4 — фаза стационарного состояния (по С. И. Лебедеву).

Для роста растений на любых этапах онтогенеза характерен *период покоя*. Существует покой на этапе эмбрионального развития растений (покой зиготы и семян) и покой побегов растений, находящихся на разных фазах вегетативного развития. Семена могут оставаться в состоянии покоя длительное время, сохраняя жизнеспособность. Различают *вынужденный покой*, причиной которого являются факторы внешней среды, препятствующие прорастанию, и *физиологический покой*, под которым понимается задержка прорастания, вызванная свойствами зародыша или окружающих его тканей.

Причины физиологического покоя семян разнообразны и могут вызываться несколькими механизмами. Эндогенный покой определяется главным образом свойствами зародыша, т. е. его морфологической недоразвитостью, особым физиологическим состоянием или же сочетанием обеих этих причин. Состояние покоя регулируется балансом фитогормонов, стимулирующих и ингибирующих рост, — ИУК, цитокининов, гиббереллинов и АБК. В ряде случаев торможение роста зародышей связано со сверхоптимальным содержанием АБК и ИУК, а

выход из состояния покоя — со снижением концентраций этих гормонов и с одновременным увеличением активности гиббереллинов и цитокининов.

Покой почек и побегов более, чем покой семян, определяется климатическими условиями, являясь приспособлением для перенесения неблагоприятных условий. У древесных растений к зиме апексы побега прекращают активный рост и покрываются почечной чешуей, превращаясь в зимние покоящиеся почки. В таком состоянии покоя растения гораздо морозоустойчивее, чем в состоянии активного роста. Однако причина, по которой покоящиеся почки более устойчивы, полностью не ясна. Возможно, это в какой-то мере связано с уменьшением потери воды. У многих растений этой же цели служат специальные покоящиеся органы — луковичи, клубни, клубнелуковичи и корневища. Эти органы могут быть адаптированы также к перегреву, летней засухе, как, например, луковичи многих пустынных растений.

Покой побегов и почек так же, как и покой семян, можно подразделить на вынужденный (обусловленный неблагоприятными температурными и световыми условиями) и физиологический. Физиологический покой существует и у таких органов, как корневища, клубнелуковичи и клубни.

Весь период покоя почки в зависимости от его причин можно подразделить на три фазы. Летний покой (предпокой), т. е. отсутствие роста почки летом. Затем эти почки у многих видов переходят в состояние глубокого зимнего покоя. В третий период постпокоя почки уже не находятся в состоянии внутреннего покоя, но в течение некоторого времени не могут расти из-за неблагоприятных температурных условий.

У большинства видов средней полосы состояние покоя контролируется *фотопериодической реакцией*: длинный день ускоряет вегетативный рост, а короткий приводит к прекращению роста и формированию покоящихся почек. Однако ряд плодовых деревьев и некоторые другие виды к изменениям длины дня сравнительно нечувствительны. Выход из покоя не контролируется исключительно изменением длины дня. Для многих растений выход почек из покоя возможен только после длительного воздействия низкими температурами или в результате кратковременной обработки высокими температурами (тепловые ванны, 30 — 40 °C).

Покой почек и других покоящихся органов может быть преодолен с помощью тех же типов гормонов (гиббереллинов, цитокининов и этилена), которые активны в прерывании покоя семян. Сходным образом у почек и семян снижается уровень эндогенных гиббереллинов и цитокининов при вхождении в состояние покоя. В том и другом случае веществом, индуцирующим покой, может быть АБК.

4. Движение растений, механизмы и виды движений.

Движение – это перемещение организма или его частей в пространстве. Движение необходимо для питания, защиты и размножения растений.

Тропизмы

Это движения растений, обусловленные односторонне действующими факторами среды. Они являются следствием более быстрого роста клеток растяжением на одной стороне побега, корня, листа. В зависимости от природы фактора различают гео-, фото-, тигмо-, термо-, электро- и хемотропизмы. При положительных тропизмах движение направлено в сторону раздражителя, при отрицательных – от него.

Геотропизм – изгибание под действием гравитационного поля Земли вследствие разной скорости роста клеток противоположных сторон органа. Восприятие силы тяжести связано с воздействием на плазмалемму и эндоплазматический ретикулум статолитов (амилопласты, хлоропласты, отложения солей). Давление статолитов на мембраны приводит к изменению мембранного транспорта, поляризации клеток. При этом нижняя часть стеблей и корней, приведенных в горизонтальное положение, приобретает суммарный электроположительный заряд. Активируется транспорт ауксина как отрицательно заряженного аниона к нижней стороне органа. У стебля это приводит к усилению роста нижней части горизонтально расположенного стебля и его изгиба вверх. У клеток корней выше чувствительность к ауксину, поэтому повышенная концентрация ИУК в нижней части корня ингибирует ее рост и верхняя половина растет быстрее, что приводит к изгибу корня вниз.

Фототропизм – изгибы растений под влиянием одностороннего освещения. Затененная сторона этиолированных проростков растет более быстро, так как туда перемещается ауксин. В зеленых проростках ауксин не транспортируется на затененную часть побега, но у них в клетках освещенной стороны накапливается ингибитор роста ксантоксин.

Хемотропизм – ростовая реакция на химические соединения. Он наблюдается у корней, пыльцевых трубок, железистых волосков насекомоядного растения росянки. Большую роль при этом играет не только природа вещества, но и его концентрация: при низкой концентрации хемотропизм положителен, а при сверхоптимальной – отрицателен.

Движения корней растений в сторону кислорода воздуха в избыточно увлажненных или сильно уплотненных почвах получило название *аэротропизма*, а в сторону более оптимальной влажности почвы при недостатке воды в почве — *гидротропизма*.

Ростовые настии

Это движения растений, обусловленные диффузно действующими факторами среды и происходят в результате неравномерного роста клеток растяжением. При росте верхней стороны орган изгибается книзу (эпинастия), нижней стороны – кверху (гипонастия).

Фотонастия вызвана сменой света и темноты. У многих растений цветки закрываются при наступлении темноты и открываются утром. Эти движения можно вызвать, искусственно затеняя и освещая растения. Движения цветков происходят из-за разной скорости роста верхней и нижней сторон лепестков при изменении освещенности.

Тигмонастия характерна для лазающих растений, когда усик в ответ на прикосновение закручивается, при механическом воздействии у росянки или с большой скоростью при сотрясении у мимозы, кислицы и других растений.

Круговые нутации

Это круговые или колебательные движения органов растения, характерные, в основном, для растущих побегов и корней. Они происходят за счет идущих по кругу ускорений роста клеток в результате геотропической корректировки в гравитационном поле.

5. Влияние экологических факторов на рост и развитие.

В природе на рост растений действует комплекс взаимообусловленных факторов, важнейшими из которых являются температура, свет, условия водоснабжения и минерального питания, аэрация.

1. Температура. Одной из основных предпосылок ростовых процессов является достаточное количество тепла. Области кардинальных точек температур для разных растений различны. Они меняются от фазы роста, хода вегетационного периода и времени суток.

Так, рост различных снеговых водорослей начинается при отрицательных температурах, минимальная температура для роста растений арктических зон — около 0 °С, ячменя, пшеницы, ржи — 0 — 5 °С, кукурузы, проса, сои — 5—10 °С, дыни — 15—18 °С.

Температурный максимум также различен у отдельных представителей растительного мира.

Семена растений умеренных широт прорастают лучше всего при температуре около 25 °С, горных областей — до 30 °С, тропиков — до 40 °С. Для активного *роста побегов* растений умеренной зоны наиболее благоприятна температура от 15 до 25 °С, а тропиков и субтропиков — от 30 до 40 °С. Растения высоких широт и горные могут расти при температуре около нуля.

Нижний предел для *роста корней* древесных растений умеренной зоны находится между 2 и 5 °С, поэтому весной корни начинают расти раньше распускания почек. Растения тропического и субтропического поясов предъявляют более высокие требования к температуре для роста корней. Так, корни лимона растут только при температуре почвы выше 10 °С.

Температура, необходимая для *роста проростков и всходов*, обычно выше, чем для прорастания семян. Оптимальной для роста всходов хвойных пород является температура 20 — 25 °С. Ниже 15 и выше 30 °С их рост замедляется. Для *созревания плодов и семян* требуется больше тепла, чем для завершения роста побегов и корней.

Положительное влияние на рост оказывает *чередование различной ночной и дневной температуры*. Растения умеренной зоны лучше растут, если ночная температура на 5—10 °С ниже дневной, тропиков — на 3 — 5 °С. Есть и исключения: сахарный тростник, земляной орех и некоторые другие растения хорошо растут при равенстве дневной и ночной температур, а североамериканская сосна желтая предпочитает более высокую температуру ночью. Высшие растения в своем абсолютном большинстве адаптировались к температурному градиенту, при котором температура корнеобитаемого слоя почвы в течение вегетационного периода днем на 3 — 8 °С ниже температуры воздуха.

1. Свет. Зависимость роста растений от освещения является довольно сложной. Влияние света на рост проявляется, главным образом, не прямо, а *косвенно*, через воздействие на процесс фотосинтеза, поставляющего строительный материал и энергию. *Прямое действие* света на рост тормозящее. Проростки, выращенные в темноте, имеют сильно вытянутые стебли и недоразвитые листья, лишенные хлорофилла (явление этиоляции). Выросшие же на свету растения имеют меньшие размеры, но с хорошо дифференцированными сильно развитыми механическими тканями, с меньшим количеством

межклетников. Клетки таких растений быстрее заканчивают фазу растяжения.

Проростки и всходы древесных растений для своего нормального роста и развития требуют меньшей силы света, чем взрослые деревья.

Для молодых растений сосны оптимальная освещенность составляет 25 — 30 % общей радиации на открытом месте. Это подтвердил и специально поставленный опыт: месячные проростки сосны имели максимальную сухую массу не при полном доступе света, а в варианте с освещенностью, равной примерно 30% от полной.

Большое значение играет качественный состав света. Богатство света коротковолновыми синими и ультрафиолетовыми лучами придает низкорослость растениям, произрастающим в горах. Красные лучи спектра стимулируют фазу растяжения клеток, а сине-фиолетовые — фазу дифференциации.

3. *Условия водоснабжения.* Рост клеток в сильной степени зависит от насыщения их водой, т.к. только в этом случае происходит образование конституционных веществ цитоплазмы и увеличение размеров клетки за счет притока в нее воды. Корни способны расти только при достаточной влажности почвы, в сухой почве их рост невозможен. Рост надземных частей менее зависит от влажности воздуха, так как точки роста обычно защищены от непосредственного соприкосновения с сухой атмосферой.

Очень быстро растут побеги древесных растений весной, когда корневая система нагнетает значительное количество воды, а транспирация еще сравнительно невелика. При недостатке воды в почве растения вырастают низкорослыми, но с хорошо дифференцированными тканями. Очевидно, что фаза растяжения в этом случае заканчивается раньше обычного, а стадия дифференциации наступает при неполных размерах клеток.

Необходимым условием получения высокой биологической продуктивности растений является поддержание на достаточно высоком уровне влажности почвы и воздуха в течение всего вегетационного периода. Вот почему при прочих равных условиях наибольшая быстрота роста растений наблюдается во влажных тропиках. Для роста проростков и всходов древесных растений влажность почвы верхнего 5-сантиметрового слоя почвы является решающей.

4. *Условия минерального питания* оказывают сильное влияние на рост растений, особенно снабжения их азотом, а также фосфором, калием и другими макро- и микроэлементами.

5. *Аэрация.* Высшие растения нормально функционируют лишь в среде с достаточным количеством кислорода, используемого в процессе дыхания. Надземные органы растений, по существу, никогда не испытывают недостатка кислорода для своей жизнедеятельности.

В почве содержание кислорода значительно ниже, чем в атмосфере, поэтому подземные части растений, в отличие от надземных частей, менее чувствительны к парциальному давлению кислорода. В среднем оптимальной для роста корней концентрацией кислорода является 8 — 10 %. Снижение содержания кислорода до 2 — 3 % приводит к ингибированию роста корней.

В условиях заболоченных лесных почв произрастают леса самой низкой продуктивности. Запас древесины в таких лесах обычно в 2 — 4 раза ниже возможного.

Физиология размножения растений

1. Типы размножения растений, их эволюция.
2. Половое размножение.
4. Вегетативное размножение.

1. Типы размножения растений, их эволюция.

Размножение растений — это физиологический процесс воспроизведения себе подобных организмов, обеспечивающий непрерывность существования вида и расселение его представителей в окружающем пространстве.

У растений выделяют три типа размножения: половое, бесполое и вегетативное. При *половом размножении* новый организм появляется в результате слияния двух половых клеток — гамет. *Бесполое размножение* характерно для споровых растений, которые имеют чередование двух поколений — бесполого диплоидного (спорофит) и полового гаплоидного (гаметофит). При бесполом размножении новый организм развивается из спор, образующихся на спорофите. *Вегетативным размножением* называется воспроизведение растений из вегетативных частей растения, т. е. из кусочков таллома или из отдельных клеток у низших растений, из органов или их частей — у высших.

Считается, что эволюция способов размножения у растений происходила следующим образом. На первом этапе из форм, размножающихся простым делением клеток, возникли спорообразующие, а позже — способные к половому размножению организмы. В результате объединения бесполого и полового типов размножения появились виды с чередованием поколений. У наиболее высокоорганизованных водорослей одно поколение стало доминирующим, наиболее приспособленным к условиям существования. У наземных растений эта тенденция выражена еще более четко: у мхов спорофит вообще не способен к самостоятельному существованию и живет за счет гаметофита. У остальных высших растений, наоборот, редукции подвергся гаметофит: у плаунов, хвощей и папоротников он существует еще самостоятельно в виде заростков, а у цветковых растений микрогаметофит редуцирован до 2 — 3 клеток, а макрогаметофит на ранней фазе представляет собой восьмиядерный зародышевый мешок.

Переход цветковых растений от вегетативной фазы к генеративной — сложный многофазный процесс. При достижении зрелого возраста и инициации цветения вегетативные почки преобразуются во флоральные, в которых вместо примордиев листьев закладываются зачатки органов цветка, осуществляется их формирование и рост, вслед за опылением и оплодотворением образуются семена и плоды, распространяющиеся ветром, водой животными и др.

2. Половое размножение.

Инициация перехода к зацветанию включает в себя две фазы: индукцию и эвокацию.

Индукция осуществляется под действием экологических факторов — температуры (яровизация) и чередования дня и ночи (фотопериодизм) — или эндогенных факторов, обусловленных возрастом растения. *Яровизация* — процесс, протекающий в озимых формах однолетних и двулетних растений под действием низких положительных температур определенной длительности, способствующий последующему ускорению развития этих растений. *Фотопериодизм* — реакция растений на соотношение длины дня и ночи (*фотопериоды*), выражающаяся в изменении процессов роста и развития. Одно из основных проявлений этой реакции — фотопериодическая индукция зацветания. Оба фактора — температурный и световой — могут действовать последовательно, например у озимых злаков (рожь, пшеница). Температурная и фотопериодическая регуляции обуславливают благоприятные сроки для перехода к зацветанию. В ходе фотопериодической индукции в листьях образуется стимулятор цветения, который транспортируется в вегетативные почки побегов, где включает вторую фазу инициации — эвокацию.

Эвокация (от лат. *evocatio* — вызывание) представляет собой завершающую фазу инициации цветения, во время которой в апексе происходят процессы, необходимые для инициации цветочных зачатков. При поступлении флорального стимула в апикальных меристемах последовательно возрастают содержание растворимых сахаров и активность инвертазы, число митохондрий и интенсивность дыхания; активируется митоз как в периферической, так и центральной зонах стеблевой меристемы; наблюдается кратковременная синхронизация клеточных делений; усиливается синтез РНК и белков, изменяется их качественный состав (последнее — за сутки до заложения зачатков цветков). Все эти данные показывают, что сущность эвокации заключается в переключении генетической программы, способствующей развитию вегетативных почек, на другую, обеспечивающую закладку и формирование цветков.

В ходе эвокации под действием флорального стимула в апикальной меристеме стебля индуцируется экспрессия генов, ответственных за морфогенетическую программу цветообразования. Увеличивается число клеточных делений, изменяется форма апекса. Первыми закладываются чашелистики, появляются примордии лепестков, затем последовательно закладываются тычинки и плодолистики.

Оплодотворение — один из важнейших процессов полового размножения. Его можно подразделить на три фазы: опыление, прорастание пыльцы и рост пыльцевой трубки в тканях пестика и собственно оплодотворение, т. е. образование зиготы.

Пыльцевая трубка, пройдя через микропиле, через одну из синергид проникает в зародышевый мешок; спермии выходят и один из них сливается с ядром яйцеклетки, образуя зиготу, а другой — с полярными ядрами (или вторичным ядром) центральной клетки, дающей начало эндосперму (*двойное оплодотворение*, открытое в 1898 г. С. Г. Навашиным). Значение двойного оплодотворения состоит в том, что как зигота, так и первичная клетка эндосперма, имея двойную наследственность, приобретают большую жизнеспособность и приспособляемость к условиям существования.

3. Вегетативное размножение.

Вегетативное размножение — это воспроизведение растений из их вегетативных частей. Наиболее сложных и разнообразных форм оно достигает у высших и особенно у цветковых растений. Существуют три основных способа вегетативного размножения: 1) размножение отпрысками различной природы, отделяющимися от материнской особи после укоренения, 2) размножение клубнями и луковицами, 3) обособление частей материнской особи.

Вегетативное размножение растений имеет огромное биологическое значение. Во многих случаях вегетативное размножение становится единственно возможной формой репродукции, обеспечивающей расселение вида и сохранение генофонда. Многие растения со специализированными органами вегетативного размножения практически утрачивают способность к размножению семенами, передавая функции как размножения, так и запасаания питательных веществ этим органам.

Размножение клубнями. Способность к клубнеобразованию формируется в процессе онтогенеза постепенно и проявляется после завершения ювенильного этапа. В процессе клубнеобразования вначале развиваются *столоны* — стебли с измененной геотропической реакцией (1-я фаза), а затем на них формируются клубни (2-я фаза). Наиболее существенное влияние на клубнеобразование оказывают температура и длина дня. При этом у одной группы растений клубни образуются только в условиях короткого дня, а у другой — как при коротком, так и при длинном дне. Стимул клубнеобразования у фотопериодически чувствительных клубненосов вырабатывается в листьях, он не обладает видоспецифичностью и имеет гормональную природу. В этом процессе взаимодействуют основные группы фитогормонов: ауксины подавляют клубнеобразование; гиббереллины, индуцирующие рост стеблей, усиливают рост столонов и тем самым в определенном отношении способствуют росту клубней. Наиболее значительное влияние на формирование клубней оказывают цитокинины. В условиях короткого дня в корнях и столонах наблюдается высокое содержание цитокининов, а в листьях — абсцизинов. При длинном дне в листьях выше содержание гиббереллинов, а в стеблевых почках — ауксинов.

Стимулом клубнеобразования, вырабатываемым в листьях, служит определенное соотношение гиббереллинов и абсцизинов, влияющее на первую фазу клубнеобразования.

Развитие и рост клубней поддерживается притоком к ним продуктов фотосинтеза, образуемых в листьях. При этом интенсивность транспорта ассимилятов в клубни коррелирует с содержанием в них ауксинов и гиббереллинов, создающих аттрагирующую силу клубней. Именно поэтому при интенсивном клубнеобразовании замедляется рост надземных частей растения.

Размножение луковицами. Если большинство клубненосов образует клубни на коротком дне, то для луковичных растений, напротив, характерно формирование луковиц на длинном дне.

Однако вегетативное размножение луковичных растений связано не столько с формированием луковицы, сколько с образованием на ней пазушных побегов — будущих дочерних луковичек, «деток». Они закладываются в период зимнего покоя луковиц.

Прорастание клубней и луковиц происходит по истечении периода покоя. У луковичных растений в отличие от семян и почек, ростовые процессы полностью

не прекращаются. В период покоя, хотя и очень медленно, формируются новые органы. Выход из состояния покоя ускоряется после обработки луковиц низкой температурой, т. е. после яровизации. Состояние покоя луковиц поддерживается высоким содержанием в них АБК, а при прорастании снижается уровень ингибиторов и повышается содержание ауксинов, цитокининов и гиббереллинов.

Знание принципов регуляции состояния покоя клубней и луковиц позволяет предотвращать их прорастание в период хранения.

Размножение отводками и другими способами. У дикорастущих растений широко распространено размножение корневой порослью, т. е. отрастанием при повреждении растения спящих почек в нижней части ствола (пневые побеги), корневыми побегами, развивающимися из адвентивных почек на поврежденных корнях у поверхности почвы, корневищами, отводками — ветвями, соприкасающимися с почвой и образующими в месте контакта корни; плетями — у видов с ползучим стеблем, образующим придаточные корни в узлах (лютик ползучий, лапчатка); усами, представляющими собой видоизмененные стебли, из каждой почки которых образуется новое растение (земляника).

Многие способы вегетативного размножения растений, такие, как размножение при помощи черенков, образование выводковых почек и др., тесно связаны с процессами регенерации.

Размножение черенками, прививками и отводками — наиболее распространенные приемы вегетативного размножения, применяемые в растениеводстве.

Размножение отводками заключается в пригибании нижних ветвей растения вниз и засыпании части ветки землей. После того как засыпанный участок дает корни, он отделяется и формируется целое растение. Этот вид размножения близок к размножению усами и плетями, однако укореняющиеся побеги морфологически не отличаются от прочих.

В плодоводстве чаще всего применяют размножение черенками, особенно стеблевыми. Благодаря вегетативному размножению число сортов плодовых деревьев очень велико, причем разница между сортами часто даже больше видовых различий. При размножении черенками следует учитывать, что черенки, взятые из разных участков растения, обладают разными свойствами. Так, черенки, полученные из плодородной зоны, дают растения, зацветающие и начинающие плодоносить значительно раньше, чем растения, выращенные из ювенильных черенков. Черенки, взятые с бокового побега, иногда долго сохраняют двустороннее строение, не образуя вертикального симметрично построенного растения.

Способность стеблевых черенков к укоренению зависит от многих факторов. В целом черенки от старых деревьев укореняются хуже, чем от молодых. Большое значение может иметь и физиологическое состояние самого черенка. Показано, что максимальной способностью к укоренению обладают побеги в период замедления их вегетативного роста, когда содержание в них эндогенных ауксинов наиболее высокое.

При помощи прививок развитие черенка значительно ускоряется благодаря корневой системе подвоя. При этом привой сохраняет все свои свойства.

Срастание привоя и подвоя происходит следующим образом. Живые клетки вблизи поверхности среза, особенно клетки камбия, коры, сосудистых пучков, начинают интенсивно делиться, заполняя щель между раневыми поверхностями

промежуточной тканью. Через некоторое время клетки привоя и подвоя соединяются плазмодесмами, а затем образуются дифференцированные клетки, соединяющие проводящие системы привоя и подвоя.

В последние годы в практике сельского хозяйства и селекционной работы широко используется метод получения растений с нужными свойствами с помощью культуры тканей. Из одной клетки, группы клеток ткани или суспензии клеток в стерильных условиях выращивают целые растения для клонального размножения ценных культур, получают безвирусные формы сельскохозяйственных растений (картофель, сахарная свекла, виноград, древесные породы и др.), путем слияния протопластов создаются межвидовые гибриды, развиваются методы культивирования частей гаметофита и репродуктивных органов древесных и др. Этот метод широко применяется для создания банка безвирусных сортов многих культур.