ЛЕКЦИЯ 9. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ И ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ

Кафедра биотехнологии,
КазНУ имени аль-Фараби
проф. д.б.н. Кенжебаева С.С.

ЦЕЛЬ. ПЛАН ЛЕКЦИИ

Цель. Сформировать представление о росте и развитии растений как взаимосвязанных, генетически регулируемых физиологических процессах, рассмотреть клеточные механизмы роста, основные этапы онтогенеза, роль фитогормонов и влияние факторов окружающей среды.

Ожидаемые результаты обучения

После изучения лекции студенты смогут:

- объяснять различия между ростом, развитием и дифференцировкой;
- характеризовать клеточные механизмы роста и роль меристем;
- описывать основные фазы роста и этапы онтогенеза;
- объяснять роль фитогормонов в регуляции роста и развития;
- характеризовать влияние света, температуры, воды и минерального питания;
- объяснять значение роста и развития для продуктивности растений.

План лекции

1. Рост и развитие растений: основные понятия, закономерности и взаимосвязь процессов.
2. Клеточные основы роста: деление, растяжение и дифференцировка клеток.
3. Фазы и типы роста растений: особенности роста органов, ростовые кривые.
4. Фитогормоны и регуляторы роста: классификация, механизмы действия и физиологическое значение.
5. Ауксины и гиббереллины: регуляция растяжения клеток, роста органов и развития растений.
6. Цитокинины, абсцизовая кислота и этилен: функции в росте, развитии и адаптивных реакциях.
7. Гормональные взаимодействия: координация роста, морфогенеза и развития растений.
8. Влияние внешних факторов на рост и развитие: свет, температура, вода и минеральное питание.

1. ПОНЯТИЕ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Рост и развитие — основные процессы онтогенеза

Рост растений — необратимое увеличение размеров, объёма и массы растения или его отдельных органов, обусловленное делением и растяжением клеток, а также накоплением биомассы.

Развитие растений — совокупность закономерных качественных изменений структуры и функций клеток, тканей и органов, происходящих в течение жизненного цикла растения.

Основные характеристики:

- Рост отражает количественные изменения: увеличение длины, площади, объёма и массы.
- Развитие отражает качественные изменения: дифференцировку тканей, формирование органов, переход к цветению, плодоношению и старению.
- Оба процесса тесно взаимосвязаны и регулируются генетическими, гормональными и внешними факторами.

Пример: увеличение длины стебля пшеницы — проявление роста; переход от вегетативной к генеративной фазе — проявление развития.

ОСНОВНЫЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ РОСТОМ И РАЗВИТИЕМ

Критерий	Рост	Развитие
Характер изменений	Количественные	Качественные
Основные процессы	Деление и растяжение клеток	Дифференцировка и морфогенез
Проявления	Увеличение размеров и биомассы	Формирование органов и смена фаз онтогенеза
Показатели	Длина, площадь, масса, скорость роста	Стадии развития, появление органов, цветение
Пример	Удлинение корня	Формирование боковых корней

Рост и развитие могут протекать с различной интенсивностью. Например, растение может замедлять увеличение биомассы, одновременно переходя к генеративному развитию.

ВЗАИМОСВЯЗЬ РОСТА, ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ И МОРФОГЕНЕЗА

Три основных процесса формируют растение как целостный организм.

Рост — увеличение числа и размеров клеток. Деление и увеличение клеток

Дифференцировка — приобретение клетками специализированного строения и функций. Специализация клеток

Морфогенез — формирование пространственной организации, формы и структуры органов и целого растения. Формирование тканей и органов

Формирование функционального растения

Пример — развитие корня: клетки апикальной меристемы делятся, затем растягиваются и дифференцируются, формируя ризодерму, кору и проводящие ткани.

Одновременно закладываются новые боковые корни.

ОСОБЕННОСТИ РОСТА РАСТЕНИЙ

Рост растений характеризуется тремя важными особенностями.

1. Продолжительный (потенциально неограниченный) рост

Благодаря сохранению меристем многие растения способны образовывать новые клетки и органы на протяжении значительной части жизненного цикла. Однако рост отдельных органов обычно ограничен, а рост целого растения может прекращаться.

2. Модульность

Тело растения формируется путём последовательного образования повторяющихся структурных единиц — например, узлов, междоузлий, листьев и пазушных почек.

3. Пластичность

Растения способны изменять интенсивность и направление роста в зависимости от условий окружающей среды.

Примеры пластичности:

- при недостатке света — изменение удлинения побегов и архитектуры листьев;
- при засухе — ограничение роста листьев и изменение развития корневой системы;
- при дефиците элементов питания — изменение соотношения роста корней и побегов.

2. КЛЕТОЧНЫЕ ОСНОВЫ РОСТА РАСТЕНИЙ

Деление клеток — митоз

Митоз — процесс деления ядра эукариотической клетки, при котором образуются два генетически сходных дочерних ядра с сохранением числа хромосом.

У растений митотическая активность особенно характерна для меристематических тканей.

Физиологическое значение митоза: увеличение числа клеток обеспечивает рост тканей, формирование новых органов и регенерацию повреждённых структур.

Основные стадии:

1. **Профаза** — конденсация хромосом, формирование митотического веретена.
2. **Метафаза** — расположение хромосом в экваториальной плоскости.
3. **Анафаза** — расхождение сестринских хроматид к противоположным полюсам.
4. **Телофаза** — восстановление ядер и деконденсация хромосом.

После деления ядра происходит цитокинез, у растительных клеток сопровождающийся образованием клеточной пластинки и новой перегородки.

РАСТЯЖЕНИЕ КЛЕТОК И УВЕЛИЧЕНИЕ ИХ ОБЪЁМА

После деления многие растительные клетки переходят к **фазе растяжения (экспансии).**

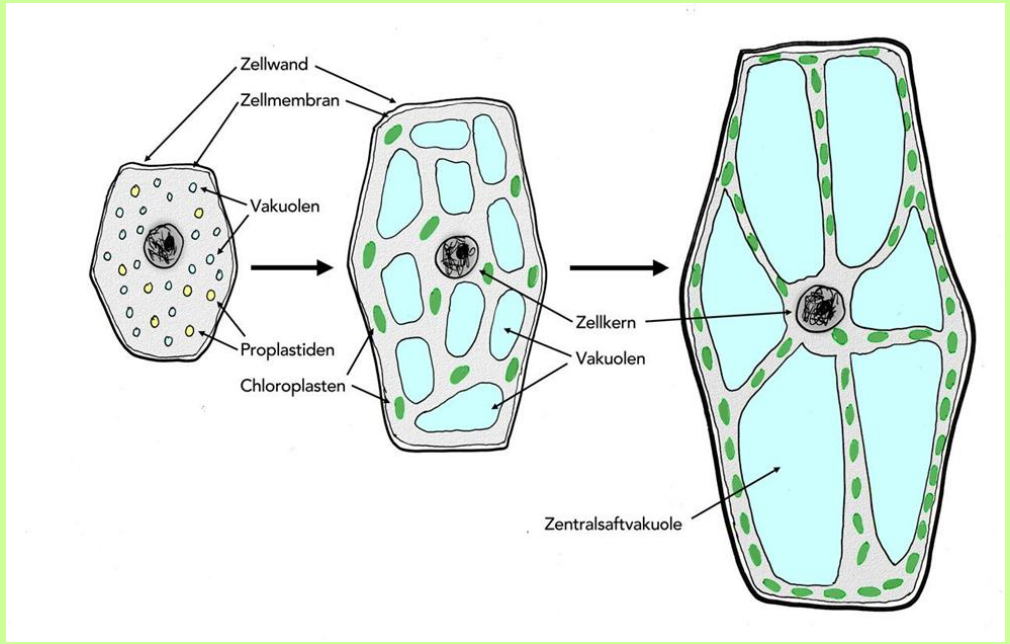
Увеличение объёма клетки происходит благодаря:

- **поступлению воды в клетку;**
- **увеличению объёма вакуоли;**
- **формированию тургорного давления;**
- **регулируемому разрыхлению и растяжению клеточной стенки;**
- **синтезу и включению новых компонентов клеточной стенки.**

Высокий тургор сам по себе не гарантирует рост. Необходимо также **увеличение растяжимости клеточной стенки.**

Ауксин может стимулировать растяжение клеток через активацию плазматической H^+-АТРазы, подкисление апопласта и повышение растяжимости стенки — механизм, известный как кислотный рост (acid growth).

РАСТЯЖЕНИЕ КЛЕТОК И УВЕЛИЧЕНИЕ ИХ ОБЪЁМА. КЛЕТОЧНАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА



Основная последовательность:

Накопление осмотически активных веществ → поступление воды → увеличение тургора → растяжение податливой клеточной стенки → рост клетки

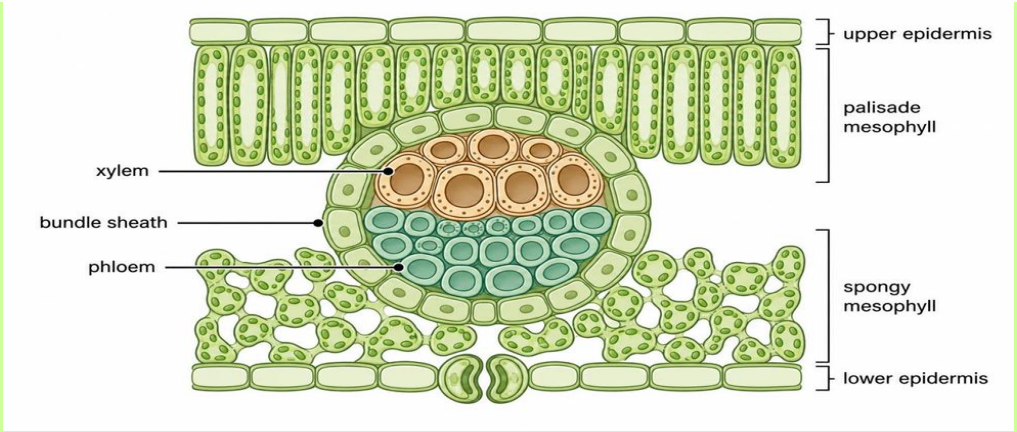
Клеточная дифференцировка — процесс приобретения клетками специфических структурных, биохимических и функциональных особенностей.

При дифференцировке происходит:

- **изменение экспрессии генов;**
- **специализация органелл;**
- **изменение структуры клеточной стенки;**
- **формирование специализированных клеточных типов;**
- **изменение метаболической активности.**

КЛЕТОЧНАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА
Клеточная дифференцировка — процесс приобретения клетками специфических структурных, биохимических и функциональных особенностей.
При дифференцировке происходит:
изменение экспрессии генов; специализация органелл; изменение структуры клеточной стенки; формирование специализированных клеточных типов; изменение метаболической активности.
Примеры:

Тип клеток	Специализированная функция
Клетки мезофилла	Фотосинтез
Клетки ксилемы	Транспорт воды и минеральных веществ
Ситовидные элементы флоэмы	Транспорт ассимилятов
Корневые волоски	Поглощение воды и минеральных элементов
Замыкающие клетки устьиц	Регуляция газообмена и транспирации



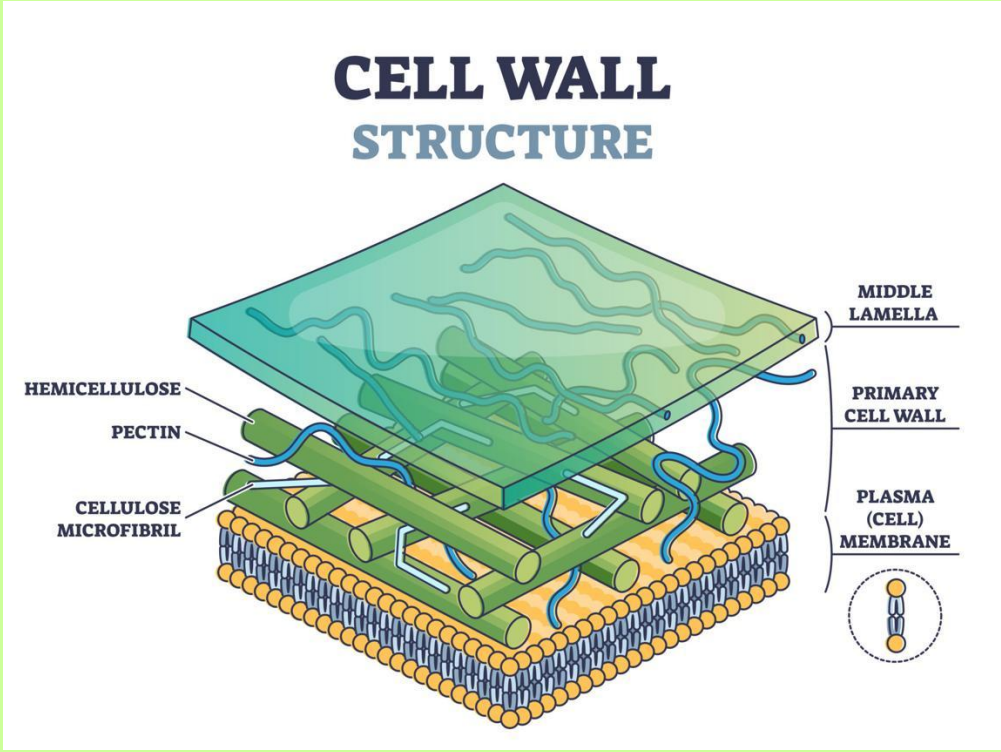
Большинство специализированных клеток растения содержит сходную генетическую информацию, но различается по активности генов и набору синтезируемых белков.

РОЛЬ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ, ТУРГОРА И ВАКУОЛИ В РОСТЕ

Рост растительной клетки определяется согласованным функционированием трёх компонентов.

Клеточная стенка

Обеспечивает механическую прочность и задаёт направление роста. Изменение расположения целлюлозных микрофибрилл и свойств матрикса стенки регулирует её растяжимость.



РОЛЬ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ, ТУРГОРА И ВАКУОЛИ В РОСТЕ

Тургорное давление

Возникает вследствие осмотического поступления воды и создаёт механическую силу, способствующую растяжению клеточной стенки.

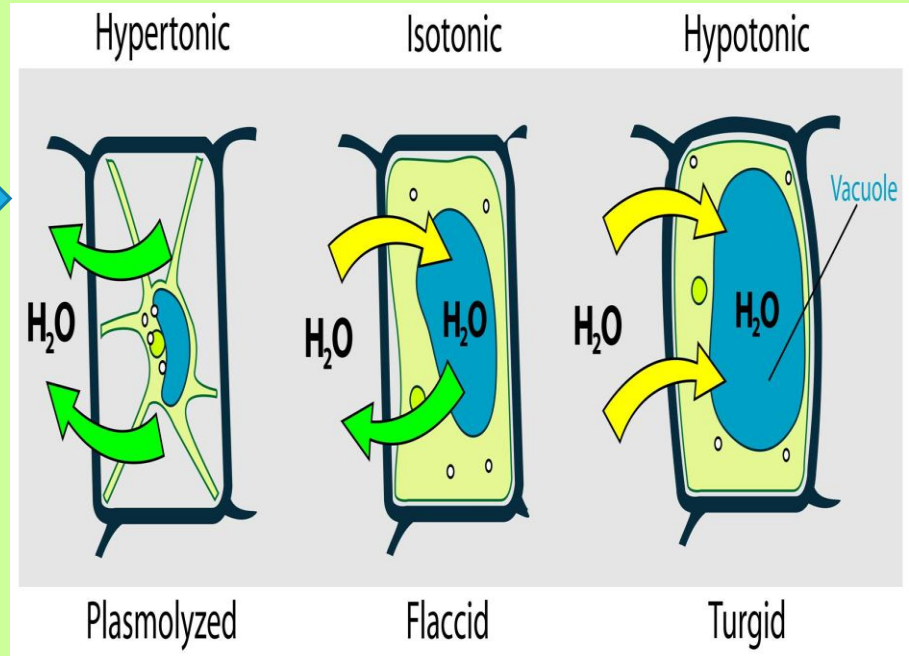
Центральная вакуоль

Обеспечивает накопление воды и растворённых веществ, поддержание осмотического баланса и значительное увеличение объёма клетки при относительно небольших затратах на синтез цитоплазмы.

Физиологический механизм растяжения клетки

Поступление ионов и органических осмолитов → снижение осмотического потенциала → поступление воды → повышение тургора → растяжение клеточной стенки → увеличение объёма клетки

При этом необратимый рост требует достаточной податливости стенки и её последующего структурного укрепления.





ОСНОВНЫЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ РОСТОМ И РАЗВИТИЕМ

Критерий	Рост	Развитие
Характер изменений	Количественные	Качественные
Основные процессы	Деление и растяжение клеток	Дифференцировка и морфогенез
Проявления	Увеличение размеров и биомассы	Формирование органов и смена фаз онтогенеза
Показатели	Длина, площадь, масса, скорость роста	Стадии развития, появление органов, цветение
Пример	Удлинение корня	Формирование боковых корней

3. МЕРИСТЕМЫ И ТИПЫ РОСТА РАСТЕНИЙ

Меристемы — образовательные ткани растений

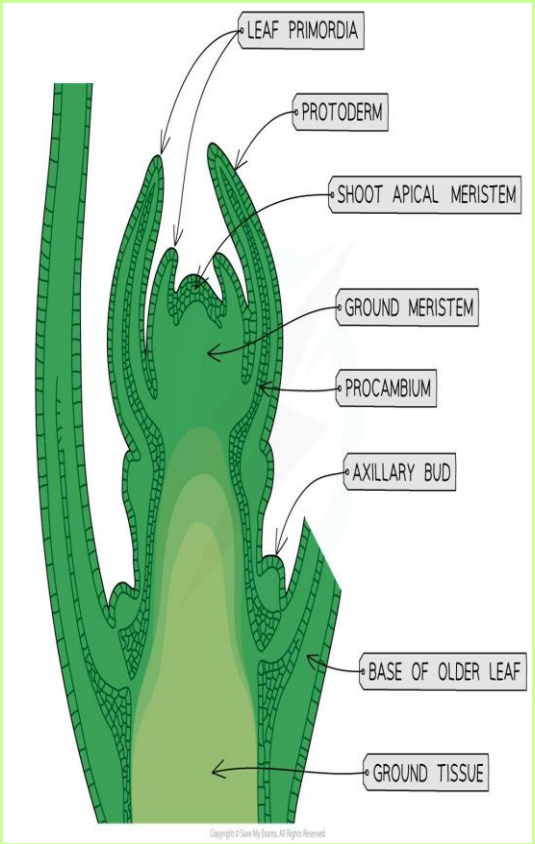
Меристемы — ткани, содержащие клетки, способные к делению и обеспечивающие образование новых клеток, тканей и органов растения.

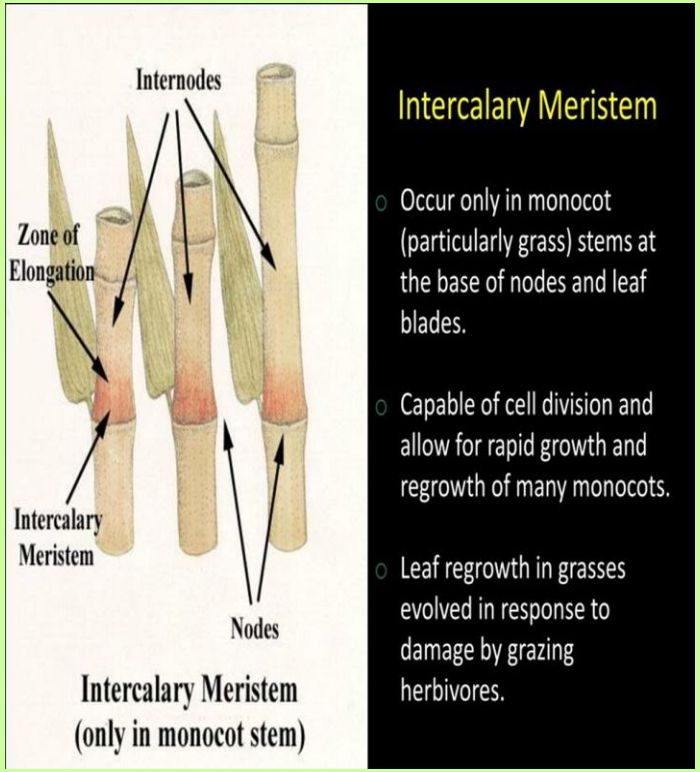
Основные особенности меристематических клеток:

- *высокая митотическая активность у делящихся клеток;*
- *относительно тонкие первичные клеточные стенки;*
- *плотная цитоплазма и обычно небольшие вакуоли;*
- *способность сохранять недифференцированное состояние или давать начало специализированным клеткам.*

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ МЕРИСТЕМ

Тип меристемы	Расположение	Функция
Апикальная	Верхушки корней и побегов	Рост в длину, образование первичных тканей
Латеральная	Вдоль осей стебля и корня	Вторичный рост в толщину
Интеркалярная	Основания листьев и междоузлий, особенно у злаков	Удлинение органов и возобновление роста





АПИКАЛЬНЫЕ МЕРИСТЕМЫ КОРНЯ И ПОБЕГА

Апикальная меристема корня (RAM) располагается вблизи верхушки корня и обеспечивает образование первичных тканей корня.

В растущем корне различают:

1. Зону клеточного деления — образование новых клеток.
2. Зону растяжения — увеличение длины клеток.
3. Зону дифференцировки — специализация клеток, формирование корневых волосков и функциональных тканей.

Корневой чехлик защищает меристему при продвижении корня в почве.

Апикальная меристема побега (SAM) обеспечивает образование листовых зачатков, стеблевых тканей и пазушных меристем. При переходе к генеративному развитию меристематическая система участвует в формировании соцветий и цветков.

Главное различие: корневая меристема обеспечивает рост и формирование тканей корня, а меристема побега — образование новых надземных органов.

ПЕРВИЧНЫЙ И ВТОРИЧНЫЙ РОСТ. ДЕТЕРМИНИРОВАННОСТЬ РОСТА

Первичный рост — увеличение длины корня и побега, преимущественно связанное с активностью апикальных и интеркалярных меристем.

Вторичный рост — увеличение толщины осевых органов за счёт деятельности латеральных меристем, прежде всего сосудистого камбия и феллогена.

Детерминированный рост	Индетерминированный рост
Рост органа завершается после достижения определённого состояния	Рост может продолжаться длительное время благодаря активности меристем
Характерен для многих листьев, цветков и плодов	Характерен для многих верхушечных меристем корней и побегов
Имеет ограниченную продолжительность	Потенциально продолжительный

Пример для пшеницы: удлинение междоузлий связано с активностью ростовых зон, а формирование и налив зерновки представляют собой процессы с ограниченной продолжительностью.

4. ЗАКОНОМЕРНОСТИ И ФАЗЫ РОСТА

Основные фазы роста

При изучении увеличения размеров или биомассы органа часто наблюдается сигмоидальная (S-образная) кривая роста.

Выделяют четыре условные фазы:

1. *Лаг-фаза — относительно медленный начальный рост и подготовка к интенсивному увеличению размеров.*
2. *Экспоненциальная фаза — быстрое увеличение размеров или массы; относительная скорость роста может быть высокой.*
3. *Фаза замедления — снижение скорости роста вследствие изменений физиологического состояния, ограничений ресурсов и программы развития.*
4. *Стационарная фаза — достижение конечных размеров или массы исследуемого органа.*

Типичная сигмоидальная кривая накопления биомассы

Условная модель. Реальные кривые роста зависят от органа, вида растения и условий выращивания.

РОСТОВЫЕ КОРРЕЛЯЦИИ И ПОЛЯРНОСТЬ

Ростовые корреляции — взаимосвязи между органами растения, при которых рост одного органа влияет на рост и развитие других.

Примеры:

Апикальное доминирование: верхушечная почка подавляет развитие части боковых почек.

Корень–побег: изменение водного и минерального питания влияет на рост надземной части, а фотосинтез побега обеспечивает корень ассимилятами.

Вегетативные–генеративные органы: листья обеспечивают развивающиеся плоды и семена органическими веществами.

Полярность — пространственная направленность организации клетки, ткани или органа, обеспечивающая различия между противоположными сторонами и направлениями роста.

Пример: полярный транспорт ауксина участвует в установлении осей развития и формировании органов.

5. ФИТОГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ

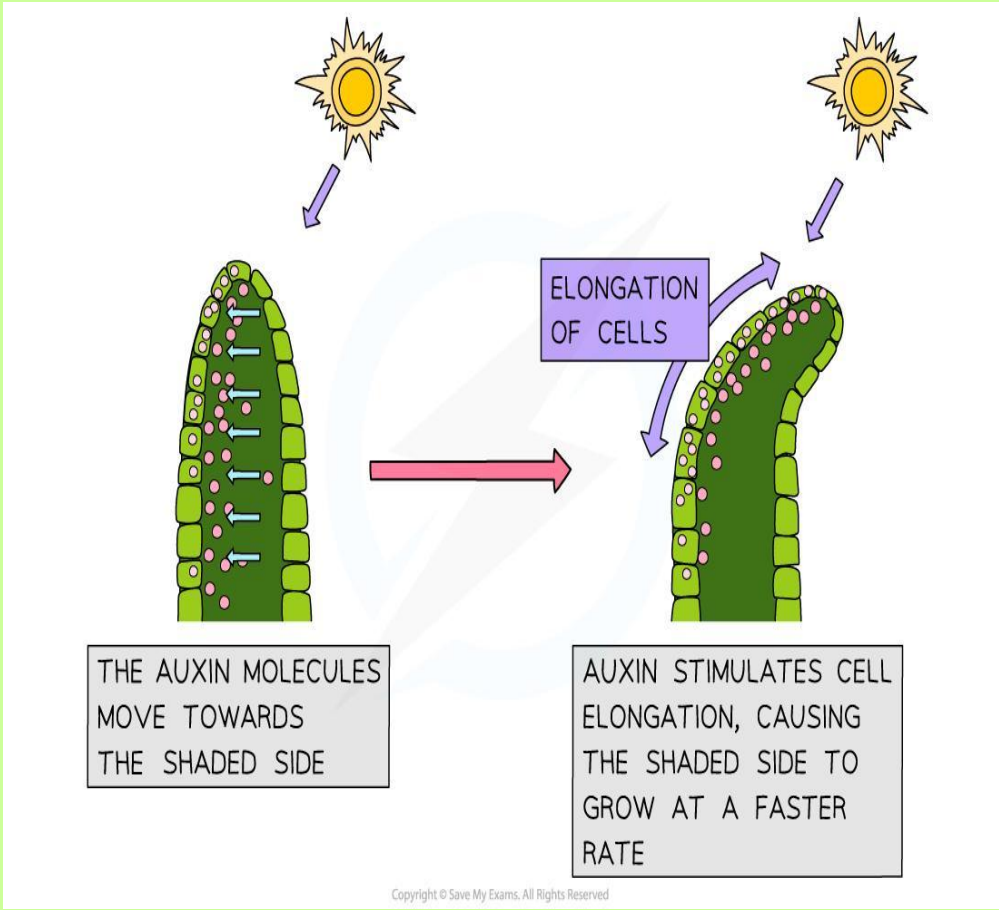
Фитогормоны — регуляторы роста и развития

Фитогормоны — эндогенные сигнальные соединения, которые в малых концентрациях регулируют рост, развитие и адаптивные реакции растений.

К основным фитогормонам относятся ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота и этилен.

Ауксины

Растяжение клеток, апикальное доминирование, образование придаточных и боковых корней.

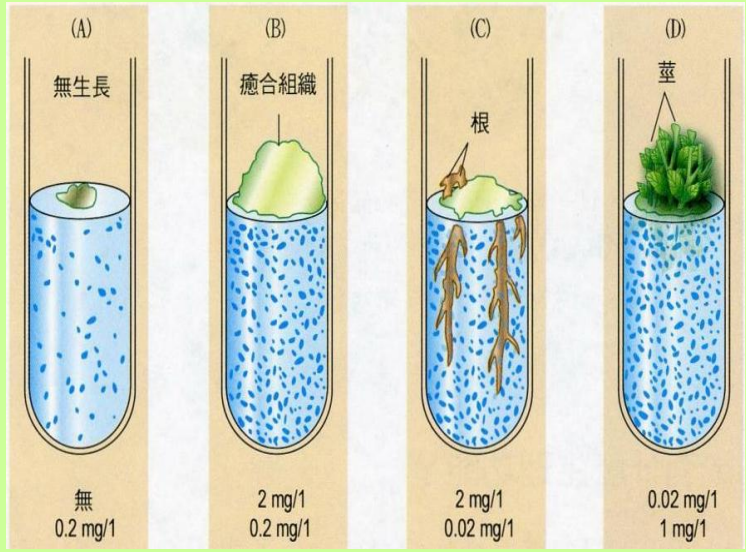


5. ФИТОГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ



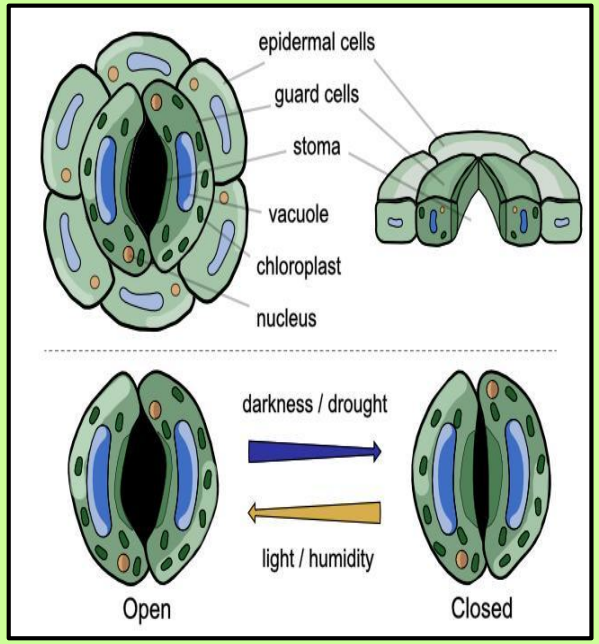
Гиббереллины

Удлинение стебля, прорастание семян,. регуляция переходов развития



Цитокинины

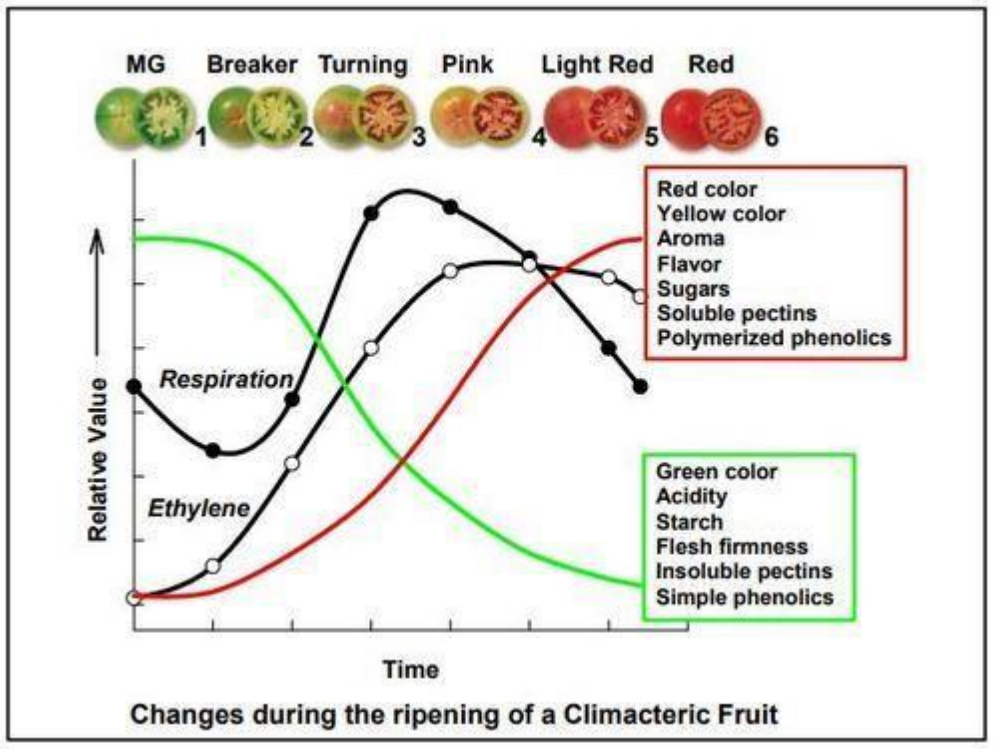
Стимуляция клеточного деления, развитие побегов, регуляция старения листьев.



Абсцизовая кислота (ABA)

Созревание и покой семян, закрыти реакции на засуху.

ЭТИЛЕН



Этилен

Газообразный фитогормон, регулирующий созревание климактерических плодов, старение, опадение органов и реакции на механические воздействия.

БРАССИНОСТЕРОИДЫ И СТРИГОЛАКТОНЫ

Брассиностероиды (BR)

Стероидные фитогормоны, регулирующие растяжение и деление клеток, дифференцировку проводящих тканей, развитие корней и побегов.

Участвуют в фотоморфогенезе и адаптации растений к неблагоприятным условиям среды.

Молекулярный механизм:

брассиностероиды воспринимаются рецепторной киназой BRI1.

Передача сигнала регулирует активность транскрипционных факторов BZR1/BES1, контролирующих экспрессию генов роста.

Стриголактоны (SL)

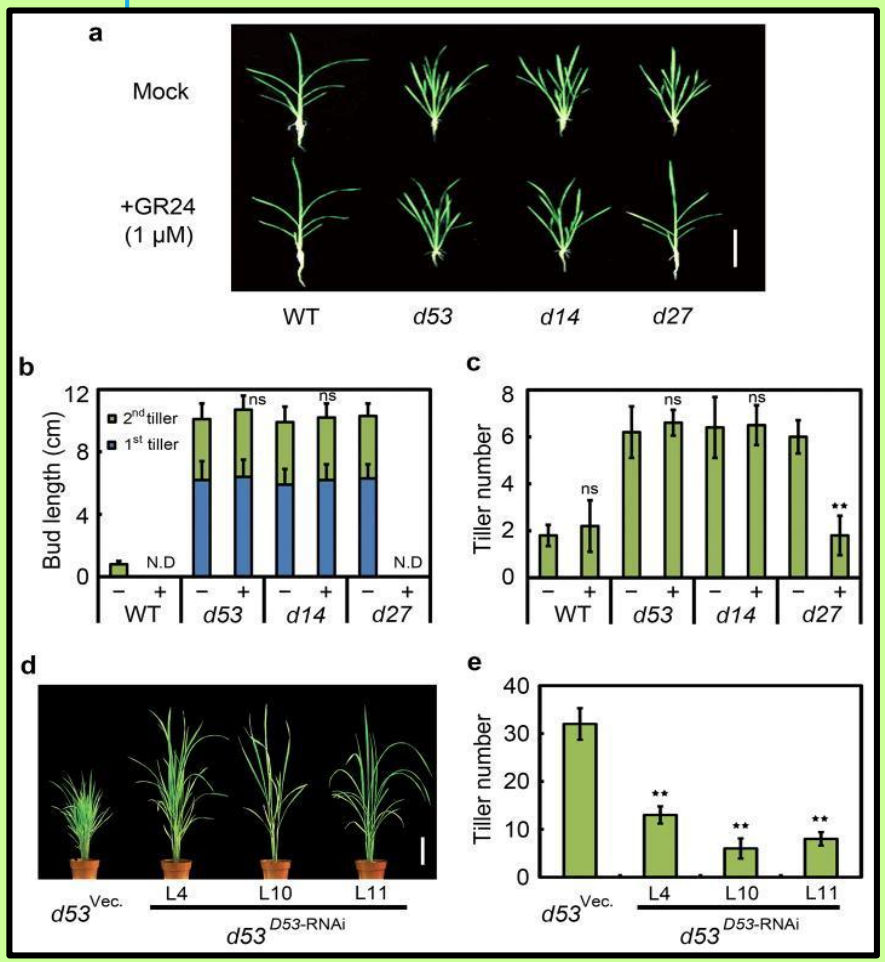
Каротиноидпроизводные фитогормоны, регулирующие ветвление побегов, кущение злаков и архитектуру корневой системы.

Участвуют в адаптации к недостатку минерального питания, особенно фосфора, а также в сигнальном взаимодействии с арбускулярными микоризными грибами.

Молекулярный механизм:

восприятие стриголактонов связано с рецептором D14 и белком MAX2/D3, участвующими в регуляции разрушения белков-репрессоров семейства SMXL/D53.

РОЛЬ СТРИГОЛАКТОНОВ В РЕГУЛЯЦИИ КУЩЕНИЯ РИСА. ВЛИЯНИЕ СИНТЕТИЧЕСКОГО АНАЛОГА СТРИГОЛАКТОНОВ GR24 НА РАЗВИТИЕ БОКОВЫХ ПОБЕГОВ У РАСТЕНИЙ ДИКОГО ТИПА И МУТАНТОВ D53, D14 И D27, А ТАКЖЕ ВЛИЯНИЕ ПОДАВЛЕНИЯ ЭКСПРЕССИИ ГЕНА D53 НА КОЛИЧЕСТВО ПОБЕГОВ.



Показаны растения дикого типа (WT) и мутанты d53, d14, d27 без обработки (Mock) и после обработки GR24 (1 мкМ) — синтетическим аналогом стриголактонов.

- **WT — растение дикого типа.**
- **d53 — мутант с нарушением регуляции стриголактонового сигнального пути.**
- **d14 — мутант с нарушением восприятия стриголактонов.**
- **d27 — мутант с нарушением биосинтеза стриголактонов.**

Панели b и c. Представлены длина пазушных почек и количество побегов кущения. Обработка GR24 существенно снижает количество побегов у мутанта d27, но не восстанавливает нормальное кущение у d53 и d14, поскольку у них нарушена передача или восприятие гормонального сигнала.

Панели d и e. Подавление экспрессии гена D53 с помощью RNAi приводит к уменьшению числа побегов кущения. Это показывает, что D53 действует как отрицательный регулятор стриголактонового сигнального пути.

Основной физиологический вывод

Стриголактоны подавляют избыточное развитие боковых почек и регулируют кущение растений.

Стриголактон → рецептор D14 → сигнальный комплекс с D3/MAX2 → деградация репрессора D53 → подавление роста части боковых почек.

ОСНОВНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ФИТОГОРМОНОВ

Фитогормон	Основные физиологические функции
Ауксины	Растяжение клеток, корнеобразование, тропизмы
Гиббереллины	Удлинение стебля, прорастание семян
Цитокинины	Деление клеток, развитие побегов
Абсцизовая кислота	Покой семян, закрытие устьиц, стрессовые реакции
Этилен	Созревание плодов, старение, опадение органов
Брассиностероиды	Рост клеток, развитие сосудистых тканей, стрессовые реакции
Стриголактоны	Ветвление побегов, кущение, взаимодействие с микоризой

Гиббереллины

Удлинение стебля, прорастание семян, регуляция переходов развития.

Цитокинины

Стимуляция клеточного деления, развитие побегов, регуляция старения листьев.

Этилен

Газообразный фитогормон, регулирующий созревание климактерических плодов, старение, опадение органов и реакции на механические воздействия.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ФИТОГОРМОНОВ

Рост и развитие определяются не действием одного гормона, а взаимодействием гормональных сигнальных систем.

Примеры:

Ауксин + цитокинин:
соотношение этих регуляторов влияет на органогенез в культуре тканей.

В классических условиях высокая доля ауксина способствует корнеобразованию, высокая доля цитокинина — формированию побегов.

АВА ↔ гиббереллины: АВА преимущественно способствует сохранению покоя семян, а гиббереллины — его преодолению и прорастанию.

Ауксин + стриголактоны + цитокинины: совместно регулируют ветвление побегов и апикальное доминирование.

Физиологический эффект фитогормона зависит от его концентрации, чувствительности ткани, стадии развития и взаимодействия с другими сигналами.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Генетическая и молекулярная регуляция роста

Рост и развитие растений контролируются взаимодействием генов, транскрипционных факторов, фитогормонов и сигнальных путей.

Основные молекулярные механизмы:

- Регуляция экспрессии генов — активация и подавление генов, контролирующих деление, растяжение и дифференцировку клеток.
- Транскрипционные факторы (TFs) — белки, регулирующие активность генов, участвующих в формировании тканей и органов.
- Гормональная сигнализация — передача сигналов ауксинов, гиббереллинов, цитокининов и других фитогормонов к клеточным регуляторным системам.
- Эпигенетическая регуляция — изменение доступности генов для транскрипции без изменения последовательности ДНК.

Общая схема

Внешние сигналы + фитогормоны

Рецепторы и сигнальные каскады

Транскрипционные факторы → экспрессия генов

Деление клеток • Растяжение • Дифференцировка

Рост, морфогенез и развитие растения

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ДЕЙСТВИЯ ФИТОГОРМОНОВ

Фитогормоны действуют через специфические рецепторы и сигнальные белки, регулируя экспрессию генов и активность клеточных процессов.

Ауксиновый сигнал:

Ауксин → TIR1/AFB → разрушение репрессоров Aux/IAA → активация ARF-зависимой экспрессии генов → ростовые реакции.

Гиббереллиновый сигнал:

Гиббереллин → рецептор GID1 → деградация белков DELLA → снятие торможения роста → удлинение стебля.

Таким образом, фитогормоны изменяют рост не только через непосредственные физиологические эффекты, но и посредством регуляции экспрессии генов.

Фитогормон	Основные молекулярные регуляторы	Физиологический результат
Ауксин	TIR1/AFB, Aux/IAA, ARF	Растяжение клеток, корнеобразование
Гиббереллины	GID1, DELLA	Удлинение стебля, прорастание
Цитокинины	AHK, AHP, ARR	Деление клеток, развитие побегов
ABA	PYR/PYL/RCAR, PP2C, SnRK2	Покой семян, закрытие устьиц
Этилен	ETR, EIN2, EIN3	Созревание, старение, стрессовые реакции

МОЛЕКУЛЯРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ КЛЕТОЧНОГО ДЕЛЕНИЯ И ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ

Существую три группы молекулярных регуляторов.

1. Циклины и циклинзависимые киназы (CDK)

Регулируют прохождение клеточного цикла и переходы между его фазами.

Циклины + CDK → клеточный цикл → митоз → увеличение числа клеток.

2. Гены поддержания меристем

Транскрипционные факторы WUSCHEL (WUS) и белки сигнальной системы CLAVATA (CLV) участвуют в поддержании баланса между стволовыми клетками и дифференцирующимися клетками апикальной меристемы побега.

WUS–CLV → поддержание меристемы → образование новых органов.

3. Регуляторы растяжения клеточной стенки

Белки экспансины (EXP) способствуют увеличению растяжения клеточной стенки под действием тургорного давления.

Ауксин → активация H^+-АТРазы → подкисление клеточной стенки → действие экспансинов → растяжение клетки.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

основана на согласованном действии генетических программ, гормональных сигналов и клеточных регуляторных белков, определяющих деление, растяжение и дифференцировку клеток.

Связь с селекцией: изменение активности генов, регулирующих действие гиббереллинов, например Rht у пшеницы, может изменять высоту растений и устойчивость к полеганию. Это практический пример того, как молекулярная регуляция роста связана с важными агрономическими признаками.

6. РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ И ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА

Онтогенез растений

Онтогенез — индивидуальное развитие организма от образования зиготы (при половом размножении) или начала формирования нового организма при вегетативном размножении до завершения жизненного цикла.

Он включает:

эмбриогенез → прорастание → вегетативное развитие → генеративное развитие → старение

При этом у многолетних растений отдельные стадии могут повторяться в разных органах, а старение отдельных тканей не обязательно означает завершение жизни всего растения.

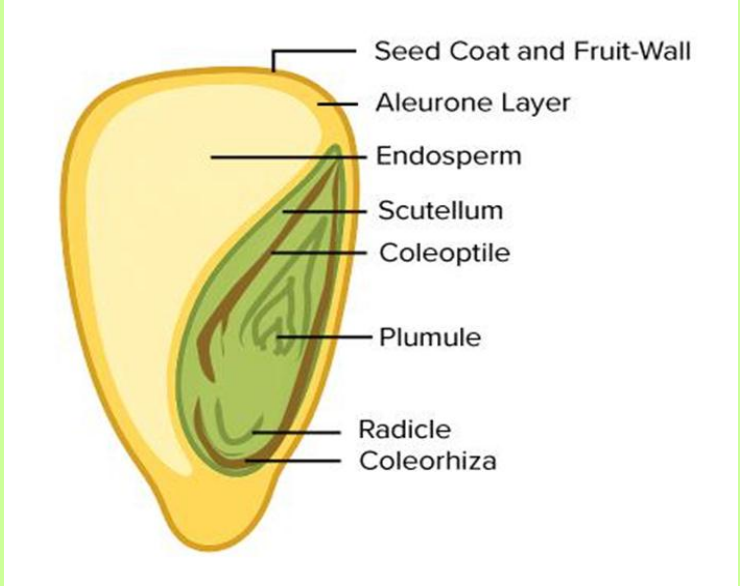
ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Эмбриональное развитие начинается после оплодотворения и включает формирование зародыша, установление его полярности и образование зачатков основных органов.

У семенных растений зрелый зародыш обычно содержит:

- **зародышевый корень;**
- **зародышевый побег;**
- **одну или две семядоли (в зависимости от группы растений).**

Постэмбриональное развитие начинается с прорастания семени и включает формирование органов, рост, переход к репродукции и старение.



ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН И ФОРМИРОВАНИЕ ПРОРОСТКА

Прорастание начинается при наличии благоприятных условий: достаточного количества воды, кислорода и подходящей температуры.

Основные процессы:

1. **Имбибиция — поглощение воды семенем.**
2. **Активация метаболизма — усиление дыхания, синтеза белков и активности ферментов.**
3. **Мобилизация запасных веществ — расщепление крахмала, белков и липидов.**
4. **Рост зародышевой оси — выход зародышевого корешка.**
5. **Формирование проростка — дальнейшее развитие корневой системы и побега.**

У злаков гиббереллины участвуют в индукции синтеза гидролитических ферментов, включая α-амилазу, в алейроновом слое, обеспечивая мобилизацию запасов эндосперма

ВЕГЕТАТИВНОЕ И ГЕНЕРАТИВНОЕ РАЗВИТИЕ

Вегетативная фаза характеризуется развитием корней, стеблей, листьев и накоплением ассимилятов.

Генеративная фаза включает формирование репродуктивных органов, цветение, оплодотворение, образование плодов и семян.

У пшеницы основные этапы можно представить так:

Прорастание → всходы → кущение → выход в трубку → колошение → цветение → налив зерна → созревание

Переход к генеративному развитию регулируется взаимодействием генетической программы, фотопериода, температуры и гормональных сигналов.

ЦВЕТЕНИЕ, ПЛОДОНОШЕНИЕ И СТАРЕНИЕ

Цветение — важнейший этап репродуктивного развития, обеспечивающий половое размножение растений.

После оплодотворения происходят:

- **развитие семян и плодов;**
- **накопление запасных веществ;**
- **перераспределение ассимилятов и минеральных элементов;**
- **созревание и подготовка семян к распространению.**

Старение (сенесценция) — генетически регулируемый процесс возрастных изменений, сопровождающийся перестройкой метаболизма и мобилизацией питательных веществ.

У зерновых растений старение листьев способствует переносу части азота и минеральных элементов в формирующееся зерно.

7. РЕГУЛЯЦИЯ ПЕРЕХОДА К ЦВЕТЕНИЮ

Фотопериодизм и его физиологическое значение

Фотопериодизм — физиологическая реакция растений на продолжительность светлого и тёмного периодов суток, регулирующая рост и развитие, особенно переход к цветению.

Фотопериод позволяет растениям согласовывать развитие с сезонными изменениями окружающей среды.

Физиологическое значение: фотопериодизм обеспечивает цветение в благоприятный сезон, повышая вероятность успешного опыления, формирования семян и завершения жизненного цикла.

Группа	Особенности	Примеры
Длиннодневные	Цветение стимулируется при продолжительности дня выше критического значения	Пшеница, ячмень, шпинат
Короткодневные	Цветение стимулируется при продолжительности дня ниже критического значения	Рис, соя, хризантема
Фотопериодически нейтральные	Цветение слабо зависит от продолжительности дня	Томат, некоторые сорта подсолнечника

У многих растений физиологически особенно важна продолжительность непрерывного тёмного периода, а не только количество часов освещения.

Схема фотопериодической регуляции цветения

Длинный день — 16 ч света

8 ч темноты

Короткий день — 8 ч света

16 ч темноты

ФИТОХРОМНАЯ СИСТЕМА И РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ

Фитохромы — фоторецепторные белки растений, воспринимающие преимущественно красный и дальний красный свет и участвующие в регуляции фотоморфогенеза и фотопериодических реакций.

Фитохром существует в двух взаимопревращающихся состояниях:

- *Pr — форма, преимущественно поглощающая красный свет (около 660 нм).*
- *Pfr — форма, преимущественно поглощающая дальний красный свет (около 730 нм), часто физиологически активная.*

Pr

Красный свет

660 нм

730 нм

Pfr

Дальний красный свет

Упрощённая схема фотопревращений фитохрома. В темноте Pfr также может возвращаться в Pr.

Фитохромы участвуют в регуляции прорастания семян, удлинения побегов, реакций на затенение и сезонного развития.

Как фотопериод регулирует цветение?

Световые сигналы воспринимаются фоторецепторами и согласуются с внутренними циркадными часами растения. Это влияет на экспрессию генов, контролирующих переход к генеративному развитию.

У многих растений важную роль играют белки семейства FT (FLOWERING LOCUS T), участвующие в передаче флорального сигнала от листьев к верхушечной меристеме побега.

У злаков функционируют родственные, но не полностью идентичные регуляторные системы.

ЯРОВИЗАЦИЯ (ВЕРНАЛИЗАЦИЯ)

Яровизация — процесс, при котором продолжительное воздействие пониженных положительных температур формирует или ускоряет способность растения переходить к цветению.

Яровизация особенно важна для озимых форм пшеницы и ячменя.

Физиологический механизм. Длительное воздействие холода

↓

Изменение экспрессии генов регуляции цветения

↓

Приобретение способности к генеративному переходу

↓

Цветение при последующих благоприятных условиях

У пшеницы важную роль играют **гены VRN1, VRN2 и VRN3 (FT1), участвующие в регуляции потребности в яровизации и сроков цветения.**

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные выводы лекции

1. Рост и развитие растений — взаимосвязанные процессы, обеспечивающие увеличение размеров организма, формирование органов и последовательные изменения в онтогенезе.

2. Клеточные механизмы роста включают деление, растяжение и дифференцировку клеток, определяющие формирование тканей и органов.

3. Рост растений характеризуется определёнными фазами, закономерностями и динамикой, зависящими от генетических и физиологических факторов.

4. Фитогормоны выступают ключевыми регуляторами роста и развития, координируя клеточные процессы, морфогенез и переходы между стадиями онтогенеза.

5. Ауксины, гиббереллины и цитокинины участвуют в регуляции клеточного деления, растяжения, органогенеза и других ростовых процессов.

6. Абсцизовая кислота и этилен регулируют прорастание семян, созревание, старение, рост и адаптивные реакции растений.

7. Гормональные взаимодействия и факторы окружающей среды обеспечивают согласованную регуляцию роста и развития в изменяющихся условиях.

Главный вывод: рост и развитие растений представляют собой генетически обусловленные, гормонально регулируемые процессы, реализация которых зависит от взаимодействия внутренних механизмов и факторов окружающей среды.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что понимают под ростом и развитием растений? В чём их основные различия?
2. Какие клеточные процессы лежат в основе роста растений?
3. Каковы основные фазы и типы роста растений?
4. Что представляет собой ростовая кривая и какие закономерности она отражает?
5. Что такое фитогормоны и каковы основные особенности их действия?
6. Какую роль играют ауксины в растяжении клеток, корнеобразовании и апикальном доминировании?
7. Каковы основные физиологические функции гиббереллинов?
8. Как цитокинины регулируют деление клеток и развитие побегов?
9. Какова роль абсцизовой кислоты в регуляции роста, покоя семян и водного режима?
10. Какие физиологические процессы регулируются этиленом?
11. В чём заключается взаимодействие фитогормонов при регуляции роста и морфогенеза?
12. Как свет, температура и водообеспеченность влияют на рост и развитие растений?
13. Как гормональная регуляция обеспечивает согласованность роста различных органов?
14. Каково значение изучения фитогормонов для растениеводства и биотехнологии?

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная литература

1. Taiz L., Møller I.M., Murphy A., Zeiger E. Plant Physiology and Development. 7th ed. Oxford University Press, 2022.

2. Buchanan B.B., Gruissem W., Jones R.L. (Eds.). Biochemistry and Molecular Biology of Plants. 2nd ed. Wiley Blackwell, 2015.

3. Davies P.J. (Ed.). Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action! 3rd ed. Springer, 2010.

Дополнительная научная литература

4. Santner A., Calderon-Villalobos L.I.A., Estelle M. Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth. Nature Chemical Biology. 2009, 5, 301–307. https://doi.org/10.1038/nchembio.165

5. Vanstraelen M., Benková E. Hormonal interactions in the regulation of plant development. Annual Review of Cell and Developmental Biology. 2012, 28, 463–487. https://doi.org/10.1146/annurev-cellbio-101011-155741

6. Schaller G.E., Bishopp A., Kieber J.J. The yin-yang of hormones: cytokinin and auxin interactions in plant development. The Plant Cell. 2015, 27, 44–63. https://doi.org/10.1105/tpc.114.133595

7. Ryu H., Cho Y.G. Plant hormones in salt stress tolerance. Journal of Plant Biology. 2015, 58, 147–155. https://doi.org/10.1007/s12374-015-0103-z

8. Finkelstein R. Abscisic acid synthesis and response. The Arabidopsis Book. 2013, 11, e0166. https://doi.org/10.1199/tab.0166