

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ  
БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ**

**«ВЯТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

Биологический факультет

Кафедра микробиологии

Е. А. БЕССОЛИЦЫНА

**ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ**

**Конспект лекций**

**Модуль 3**

**«ФИЗИОЛОГИЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛИЯ»**

Учебно-методическое пособие

Киров

2011

УДК

К

Допущено к изданию методическим советом биологического факультета ФГБОУ ВПО «ВятГУ» в качестве учебно-методического пособия для студентов направления 020400.62 «Биология» всех профилей подготовки, всех форм обучения

Рецензент

доцент кафедры биотехнологии ФГБОУ ВПО «ВятГУ»,

кандидат биологических наук

О. Н. Шуплецова

**Бессолицына Е. А.**

К

Физиология растений. Конспект лекций модуль 3 «Физиология роста и развития растения»: учебно-методическое пособие / Е. А. Бессолицына – Киров: ФГБОУ ВПО «ВятГУ», 2011. – 95 с.

УДК

Учебно-методическое пособие предназначено для студентов направления 020400.62 «Биология» всех профилей подготовки, всех форм обучения для выполнения лабораторных работ по дисциплине «Физиология растений».

Тех. редактор Е. В. Кайгородцева

© ФГБОУ ВПО «ВятГУ», 2011

## **Физиология роста и развития растений**

Рост и развитие растений – неотъемлемые свойства живого организма. Эти процессы тесно взаимосвязаны, так как обычно организм и растет, и развивается. Однако темпы роста и развития могут быть разными: быстрый рост может сопровождаться медленным развитием, и наоборот.

Критерии темпов роста – скорость нарастания массы, объема, размеров растения. Критерием темпов развития служит переход растений к воспроизведению и репродукции. Сказанное подчеркивает нетождественность этих понятий, но и позволяет рассматривать процессы роста и развития последовательно. Они находятся под контролем генома и регулируются рядом внутренних и внешних факторов. Для растения определяющее значение имеет согласованность взаимодействия внешних и внутренних факторов, участвующих в регулировании этих процессов.

Рост и развитие растений – неотъемлемые свойства живого организма. Эти процессы тесно взаимосвязаны, так как обычно организм и растет, и развивается. Однако темпы роста и развития могут быть разными: быстрый рост может сопровождаться медленным развитием, и наоборот.

Критерии темпов роста – скорость нарастания массы, объема, размеров растения. Критерием темпов развития служит переход растений к воспроизведению и репродукции. Сказанное подчеркивает нетождественность этих понятий, но и позволяет рассматривать процессы роста и развития последовательно. Они находятся под контролем генома и регулируются рядом внутренних и внешних факторов. Для растения определяющее значение имеет согласованность взаимодействия внешних и внутренних факторов, участвующих в регулировании этих процессов.

Растение, в отличие от животного, постоянно сохраняет способные к росту эмбриональные ткани, и его рост продолжается в течение всей жизни организма. Высшее растение живет и питается одновременно в двух средах:

побеги – в воздушной среде; корни – в почве. Так как верхушка побега и кончик корня, как правило, первыми встречаются с новой ситуацией, то на этих участках локализованы многие рецепторные системы, позволяющие воспринимать изменения во внешней среде и адекватно на них реагировать.

В основе рота растений лежат меристемы или зародышевые ткани, способные размножиться в течение всего жизненного цикла растения.

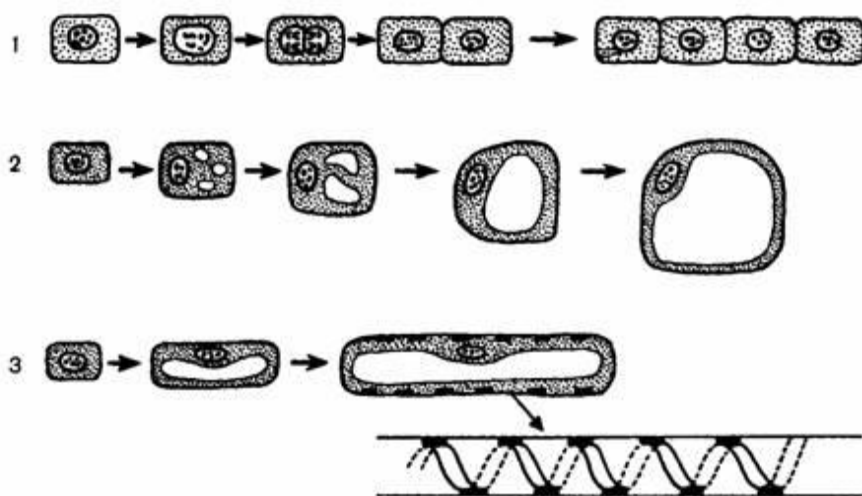
Меристемы слабо дифференцированы и легко делятся, эти клетки легко размножаются но не дифференцируются в другие ткани растения.

На верхних частях стеблей и побегов располагаются скопления клеток меристемы обеспечивающих вертикальный или апикальный рост тканей и органов растения.

### **Клеточные основы роста**

Рост растений происходит в течение всего онтогенеза и обеспечивается постоянным функционированием апикальных меристем, которые формируют все части растительного организма. Апикальные меристемы главного побега и корня закладываются на ранних этапах развития зародыша. Они функционируют как два постоянно действующих эмбриональных центра растения. В основе роста лежит увеличение числа и размеров клеток, сопровождаемое их дифференциацией. Фазы роста – эмбриональная, растяжения и дифференцировки, но, как мы уже отмечали, такое деление носит условный характер, т. к. клетки могут делиться и на фазе растяжения. Важно то, что дифференцировка клетки (в смысле появления и накопления внутренних физиологических различий между ними) происходит на протяжении всех фаз и является важной особенностью роста клеток. На третьей фазе эти физиологические различия лишь получают внешнее морфологическое выражение. Все же ряд существенных отличий между фазами роста имеются, и это позволяет рассматривать их отдельно.

На эмбриональной фазе на конце растущей зоны находится



эмбриональная

ткань —

первичная

меристема.

Состоит из

одинаковых

мелких клеток,

имеющих

тонкие

оболочки, нет

центральной

**Рисунок 1: Диаграммы, иллюстрирующие рост растительной клетки: 1 — деление клетки; 2 — растяжение клетки; 3 — дифференциация клетки.**

вакуоли, сплошь заполнена протоплазмой. Клетки делятся, при этом их размеры остаются более или менее постоянными. Вслед за делением происходит увеличение массы живого вещества в каждой новой клетке до тех пор, пока она не достигнет размера материнской, после чего клетка делится. Увеличение размеров на этой фазе роста невелико. Эта фаза состоит из двух периодов: периода между делениями (интерфаза) и собственно деления клетки. Структура клетки на интерфазе имеет ряд особенностей: густая цитоплазма с хорошо развитой ЭПС, каналы которой узки, малое количество расширений, мелкие вакуоли, большое количество рибосом, многие из которых свободно располагаются в цитоплазме, много митохондрий, но у них слабо развиты кристы и густой матрикс; ядро — небольшого размера с крупным ядрышком; первичная клеточная оболочка пронизана плазмодесмами. Процессы обмена веществ интенсивны. Происходит самовоспроизведение ДНК. В этот период происходят основные синтетические и энергетические процессы. Перед делением заметны изменения в энергетическом состоянии клетки. Во время интерфазы клетка имеет высокий энергетический потенциал (АТФ/АМФ). При переходе к митозу, благодаря глубокой структурной перестройке, наступает энергетическая разрядка — и энергия выделяется в виде коротковолнового

излучения (В. Н. Жолкевич). В этот период интенсивность процессов обмена, в том числе и дыхания, падает. Таким образом, на первой фазе роста увеличение объема происходит за счет деления и возрастания массы протоплазмы. Уже на этой фазе рост сопровождается формообразовательными процессами. Процесс деления клеток зависит от соотношения ауксинов и цитокининов в ткани. Ключевыми ферментами, регулирующими входение клетки в клеточный цикл, переходы от одной фазы клеточного цикла к другой (G1-S-G2-митоз), являются циклинзависимые протеинкиназы. На фазе растяжения идут значительные структурные и физиологические изменения. Объем клетки возрастает в 20–50 раз и даже в 100 раз. Особенности этой фазы: цитоплазма менее вязкая, более обводненная, каналы ЭПС расширяются; рибосомы прикрепляются к ЭР; изменяются митохондрии; увеличивается контакт митохондрий и ш.ЭПС. Кроме того, увеличивается поверхность ядра, уменьшается ядрышко. Мелкие вакуоли сливаются в одну, где накапливаются гидролитические ферменты, в вакуолях увеличивается содержание сахаров, аминокислот, т. е. растет содержание осмотически активных веществ. В клетке усиливаются метаболические процессы. Возрастание синтеза отдельных белков-ферментов происходит неравномерно, меняется их соотношение, что приводит к различным биохимическим и физиологическим особенностям. Повышается активность протеолитических ферментов, что способствует обновлению белков. Возрастает количество низкомолекулярных веществ как в цитоплазме, так и в вакуоли. Происходит необратимое увеличение объема, в основном – за счет усиленного поступления воды. Усиливается рост клеточной оболочки за счет новообразования ее составляющих. Рост растяжением включает следующие этапы: рыхление связей между компонентами клеточной оболочки и увеличение ее пластичности (происходит снижение рН, что способствует разрыву как водородных, так и ковалентных связей между компонентами клеточной оболочки); поступление воды, которая давит на стенки, вызывая растяжение и увеличение объема клетки; закрепление увеличения объема путем многосетчатого роста оболочки (или образовавшиеся микрофибриллы

целлюлозы внедряются в промежутки между старыми микрофибриллами, или сетка вновь образовавшихся микрофибрилл целлюлозы накладывается на старую). Процесс растяжения клеток контролируется ИУК. Это вызывает активацию локализованной в плазматической мембране  $H^+$ -АТФазы и подкисление фазы клеточных стенок, что и приводит к их размягчению и растяжению. На фазе дифференцировки, в зависимости от концентрации гормонов, питательных веществ, энергетических зарядов и т. д., происходят дерепрессия или репрессия определенных участков генома и, как следствие, морфологическая, биохимическая и функциональная дифференциация. Условия, способствующие этому, таковы: полярность; неравномерное деление; поверхностные свойства клеток. Ряд авторов считают, что отдельные ткани выделяют особые морфогенетические вещества, источник которых в первую очередь – меристема. Они участвуют в дифференциации клеток.

Дифференцировка – превращение эмбриональной клетки в специализированную. У клетки утолщаются клеточные оболочки за счет наслаивания гемицеллюлозы и лигнина. Выросшие клетки дифференцируются, образуя различные ткани. На этой фазе клетки не увеличиваются в размере, количество их остается прежним; поэтому линейный рост незначителен. Существует три типа дифференцировки: структурная, или морфологическая, – это возникновение различий по морфологическим признакам (на клеточном уровне она выражается в различной толщине и структуре клеточной стенки, форме клеток, разной степени их вакуолизации, особенностях развития тех или иных органелл); биохимическая – возникновение различий по составу белков-ферментов, способности к синтезу запасных веществ или вторичных метаболитов и другие изменения в клетке, влияющие на обмен веществ; физиологическая (функциональная) – формирование различий, приводящих к выполнению разных функций. Биохимическая дифференцировка предшествует ее другим типам. На этой фазе возникает много клеток; при этом может происходить как усложнение, так и упрощение их структуры. Таким образом, на каждой фазе идет рост клетки и новообразование ее структур; значительное же

увеличение размеров клетки характерно только для фазы растяжения.

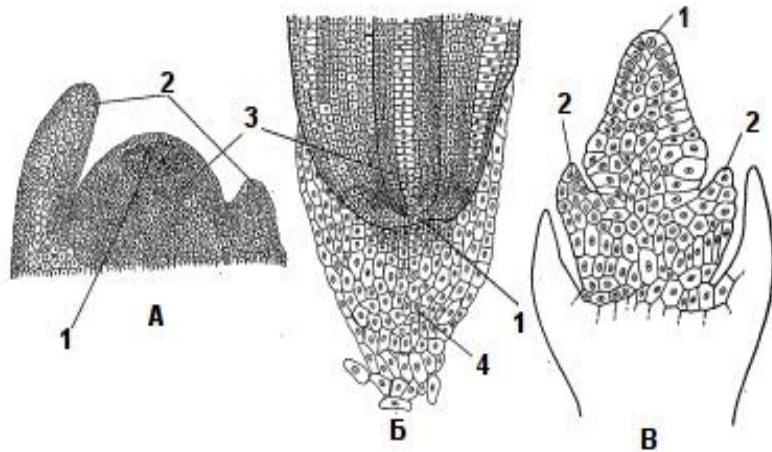
Клетки меристем могут располагаться на верхушке побега или корня обеспечивая апикальный или в длину рост органа растения, такой рост получил название апикального.

### Закономерности, типы роста

Основой роста является образование новых клеток и их рост, сопровождаемые их дифференциацией. Еще со времени Ю. Сакса рост клеток принято делить на три фазы: эмбриональную; растяжения; дифференцировки. Такое разделение носит условный характер. За последнее время внесены изменения в само понимание основных особенностей, характеризующих эти фазы роста. Если прежде считалось, что процесс деления клетки происходит лишь на эмбриональной фазе роста, то сейчас доказано, что клетки могут иногда делиться и на фазе растяжения. Характерной чертой ростовых процессов растительных организмов является их локализация в определенных тканях — меристемах.

Они расположены по-разному в отдельных органах.

У стеблей и корней конус нарастания занимает так называемое терминальное положение, при котором он и молодые клетки составляют морфологически верхнюю часть органа. В связи с этим и стебли, и корни растут своими верхушками.

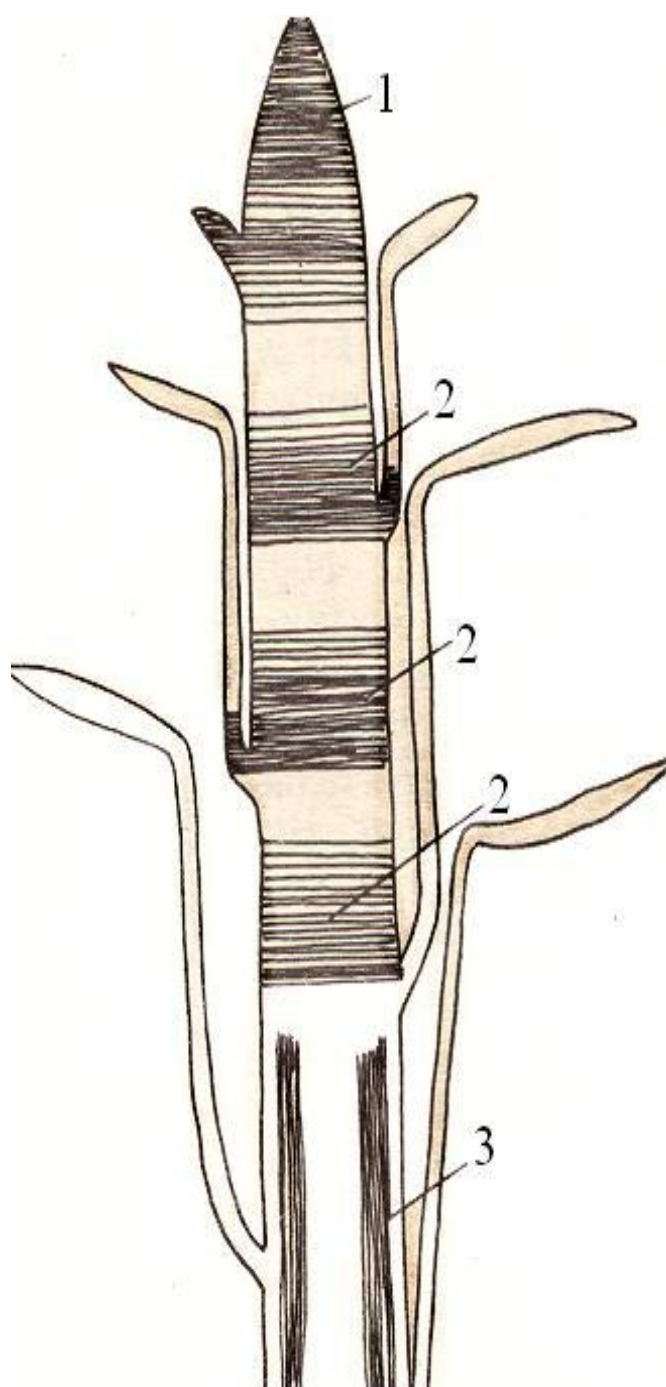


**Рисунок 2: Верхушечные меристемы. А — конус Нарастания стебля; Б — конус нарастания Корня (покрытосеменного растения); В — конус нарастания стебля хвоща: 1 — инициальные клетки; 2 — первичные (листовые бугорки); 3 — делящиеся клетки конусов нарастания корня и стебля; 4 — корневой чехлик.**



Такой рост называют апикальным. Однако в то время как у надземных

органов конус нарастания занимает довольно обширную зону, у корней активный рост сосредоточен в более ограниченной зоне. Так, если длина зоны роста у надземных органов (стебли) от 2–4 до 30 см и более, то длина зоны роста у корней, растущих в земле, как правило, не превышает 10 мм, а длина этой зоны у воздушных корней достигает 100 мм и больше. Характер роста одного и того же органа может варьироваться в зависимости от видовой специфики растения. У злаков рост стебля осуществляется у оснований междоузлий. Такой тип расположения зоны активного роста между сформировавшимися, закончившими свое развитие тканями носит название интеркалярного (вставочного) роста. Расположенная у основания междоузлий и охваченная листовыми влагалищами вставочная меристема у злаков остается активной на протяжении



**Рисунок 3: Схема распределения различных меристем в стебле: 1 - верхушечная (апикальная), 2 - вставочная (интеркалярная), 3 - боковая (латеральная).**

длительного времени. Этим обусловлена способность полегших злаков подниматься даже в тех случаях, когда полегание произошло на поздних этапах развития растений.

В случае базального роста зона нарастания находится у основания органа, а закончившие рост ткани – выше зоны роста. Такое расположение встречается у листьев злаков, трав и других однодольных растений, а также у цветочных стрелок. Все эти органы растут у своих оснований.

Иной тип роста характерен для листьев многих двудольных. Например, у табака рост осуществляется по всей периферии листа с близкой для всех его частей скоростью. Латеральные меристемы обеспечивают рост стебля в толщину. Клетки камбия делятся в тангентальном направлении, вследствие чего они расположены всегда правильными радиальными слоями. В результате деления камбия образуются элементы ксилемы и флоэмы, причем количество ксилемных элементов значительно выше количества элементов флоэмы. Паренхимные клетки сердцевидных лучей, разделяющие камбиальные пучки, под влиянием продолжающейся деятельности пучкового камбия также становятся деятельными, они индуцируют клетки стеблевой паренхимы.

Итак, клетки меристемы делятся, дочерные клетки достигают размеров материнской и снова делятся. Однако размер и объем меристем остаются постоянными, что связано с тем, что большинство меристематических клеток через несколько делений переходят к росту растяжением. Но есть инициальные клетки, которые делятся в течение всей жизни органа. Доказано, что апикальные меристемы состоят из двух типов клеток, отличающихся функциями и способностью к делению. Меристематические клетки, расположенные на самом вершине стебля или корня, не прекращают деления в течение всего периода роста. Эту зону роста для корня называют покоящимся центром, для стебля – меристемой ожидания. Более длительная способность к делению является следствием меньшей частоты делений и большей длительности интерфазы. Клетки характеризуются большей длительностью митотического цикла, большей устойчивостью к неблагоприятным воздействиям. В них реже возникают хромосомные аберрации. Клетки меристемы ожидания стебля менее дифференцированы. На фазе деления клетки, находящиеся в нижней части меристемы, начинают

дифференцироваться. В них накапливаются физиологические и морфологические различия, обусловленные местоположением клетки, взаимодействием ее с другими клетками, а также генетической программой, которая в ней заложена.

### **Особенности роста органов растений**

В результате деления, растяжения и дифференцировки клеток возникают ткани и органы. У растений эти процессы происходят в меристемах. В апикальной меристеме побега различают тунику, или мантию, и корпус. Туника состоит из одного-трех или более поверхностных рядов клеток, которые делятся антиклинально (плоскость их деления и соответственно новые клеточные стенки перпендикулярны поверхности апекса). За счет антиклинальных делений происходит рост поверхности апикальной меристемы. Меристематические клетки, лежащие под туникой, называют корпусом. Его клетки делятся как антиклинально, так и периклинально (плоскость деления и новые клеточные стенки параллельны поверхности), что приводит к увеличению объема апикальной меристемы.

На основании преимущественной ориентации клеточных делений, формы и размера клеток, содержания РНК и функционального предназначения клеток в апексе выделяют три зоны: апикальную (центральную), субапикальную (стержневую) и периферическую (органогенную). Особенности апикальной меристемы: материнские клетки корпуса крупнее, вакуолизированы, ядро крупное, низкое содержание РНК в цитоплазме; во время вегетативного роста они делятся реже, чем другие клетки апикальной меристемы, заторможенность делений связана с длительностью периода G1; когда апикальная меристема побега получает флоральный импульс и начинает формировать органы цветения, деление клеток в этой зоне активизируется. На основании этого французский цитофизиолог Р. Бюва назвал данную зону «меристемой ожидания».

Особенности периферической меристемы: мелкие клетки с плотной цитоплазмой и большим числом рибосом; зона дает начало первичной коре

и прокамбию; в ней происходит закладка примордиев боковых органов вегетативного побега – листьев, пазушных почек. Особенности сердцевинной меристемы: вакуолизованные клетки с низким содержанием РНК образуют вертикальные клеточные ряды; эта меристема формирует сердцевину стебля. Ни одну из этих зон (кроме первого слоя клеток туники, формирующего эпидерму) нельзя назвать гистогеном, т. к. они не формируют какую-либо определенную систему тканей в теле растения, их границы изменчивы и не всегда различимы.

Апикальная меристема корня является гетерогенной популяцией клеток, отличающихся размерами и продолжительностью клеточного цикла. В апексе корня имеются три гистогена (теория И.Ганштейна), из которых формируются ткани корня. Верхушечная меристема корня, в отличие от верхушечной меристемы стебля, короче и не образует боковых органов. Однако она образует не только клетки самого корня, но и клетки корневого чехлика. Между активной меристематической зоной и корневым чехликом тоже имеется покоящийся центр.

Особенности покоящегося центра (ПЦ): низкая скорость синтеза нуклеиновых кислот и белка; скорость деления в 10 раз меньше скорости деления соседних меристематических клеток, меньшее количество плазмодесм и т. д.; клетки устойчивы к стрессовым факторам, в связи с этим ПЦ способен осуществлять регенерацию апикальной меристемы при ее повреждении. Активация делений в ПЦ происходит при выходе растений из состояния покоя, удалении корневого чехлика, гибели части клеток проксимальной меристемы клеток ПЦ. Причина замедленного деления клеток в ПЦ: интенсивная митотическая активность окружающих клеток, которые перехватывают питательные вещества и фитогормоны; действие АБК. Меристематические клетки находятся на эмбриональной фазе. Растягивающиеся клетки составляют зону растяжения корня или стебля. В результате в таких органах, как стебель и корень, можно выделить зону интенсивного роста органа, наличие которой является одним из отличий роста растений от роста животных. В листе

деления на зоны нет; среди растягивающихся есть делящиеся клетки, а дифференцировка может совпадать с растяжением.

У животных в течение жизни происходит лишь увеличение размеров заложенного перед рождением органа, а у растений – заложение и увеличение размеров органа идет параллельно в течение всего онтогенеза. Имеются различия и в характере роста отдельных органов самого растения. Стебли и корни растут своей верхушкой, у листьев рост происходит в основном у основания. При этом рост листьев ограничен. Кстати, ограниченный рост характерен и для животных. Рост корней и стеблей растения не ограничен и продолжается в течение всей жизни.

Травматическая (репаративная) регенерация бывает 2-х видов: регенерация, обусловленная дедифференцировкой клеток; регенерация с участием меристем. Вот примеры регенерации, обусловленной дедифференцировкой клеток, заживление ран.

### **Регуляция ростовых процессов**

На рост растения оказывают влияние многие факторы внешней среды, прежде всего – физические: свет, сила тяжести, газовый состав, магнитное поле, влажность, минеральные и органические вещества и механические воздействия. Кроме того, растение испытывает влияние продуктов жизнедеятельности других растений, а также физиологически активных веществ микроорганизмов. Внешние факторы могут вызывать в организме прямые и индуктивные эффекты. При прямых эффектах, если только речь не идет об обратимых или необратимых повреждениях, действие внешних факторов чаще всего связано с притоком энергии или ее отнятием. Эффект продолжается до тех пор, пока действует внешний фактор. Примеры – свет как источник энергии для фотосинтеза, зависимость роста от температуры. При индуктивных эффектах внешний фактор поставляет или отнимает лишь столько энергии, сколько нужно, чтобы привести в действие пусковой механизм, который включает процесс, происходящий за счет внутренних источников энергии. Эффект нередко продолжается и тогда, когда внешний фактор

больше не действует. Примеры – стимуляция прорастания семян или образование цветков под действием низких температур или света.

### Влияние температуры

Рост растений возможен в сравнительно широких температурных границах. Растения



**Рисунок 4: Зависимость роста растения от температуры**

Растения ранневесенней флоры растут при температуре даже несколько ниже 0°C. Есть растения, для которых верхняя температурная граница роста несколько превышает 50°C. Для каждого вида растения в зависимости от его особенностей и, главным

образом, от географического происхождения характерны определенные температурные границы, в которых возможно протекание ростовых процессов. Различают три кардинальные температурные точки: минимальная температура, при которой рост только начинается, оптимальная — наиболее благоприятная для ростовых процессов, и максимальная, при которой рост прекращается. Данные таблицы 7 показывают, что растения сильнее всего различаются по минимальной температуре, при которой рост начинается. Оптимальные и особенно максимальные температуры для роста различных культур очень близки. С повышением температуры от минимальной до оптимальной скорость роста резко возрастает. В области более низких температур наблюдается более быстрый подъем темпов роста при повышении температуры. Сказанное хорошо видно из данных по изменению температурного коэффициента в разных интервалах температуры. Так, скорость роста проростков гороха при повышении температуры от 0 до 10°C возрастает в 9 раз, от 10 до 20°C — в 2,5

раза, а от 20 до 30°C — всего в 1,9 раза. Оптимальные температуры могут быть неодинаковыми для роста разных органов одного и того же растения. Как правило, оптимальная температура для роста корневых систем ниже по сравнению с надземными органами. Для роста боковых побегов оптимальная температура ниже по сравнению с ростом главного стебля.

### **Содержание воды**

В процессе роста растения особенно чувствительны к недостатку воды.

Уменьшение содержания воды в почве приводит, естественно, и к уменьшению содержания ее в растении, а это, в свою очередь, резко тормозит процессы роста. Снижается деление клеток и особенно их рост растяжением.

Для различных физиологических процессов нужна разная насыщенность водой.

Насыщенность клетки или ткани растений водой называют гидратурой, она выражается в процентах. За 100%-ную гидратуру принимается такая насыщенность, при которой данное тело находится в равновесии с атмосферой, имеющей 100%-ную относительную влажность.

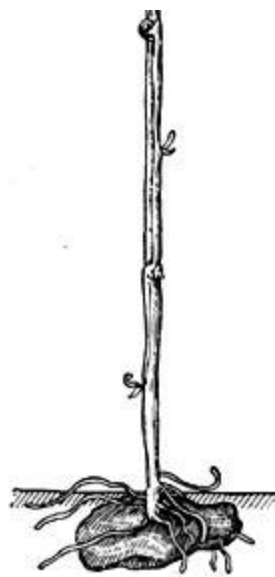
Рост клеток идет лишь в том случае, если гидратура не падает ниже 95%. Для того чтобы поддержать такую гидратуру, точки роста надземных органов растения защищены смыкающимися листочками с хорошо развитой кутикулой.

Точки роста корня не имеют подобной защиты и поэтому требуют повышенной влажности почвы для своего роста.

Установлено, что растения интенсивнее растут в ночной период суток. Для роста многих растений благоприятной является сменная температура в течение суток — днем повышенная, а ночью пониженная. Это явление Ф. Вент назвал термопериодизмом. Явление термопериодизма хорошо проявляется на культуре томатов. Показано (Н.И. Якушкина), что пониженные ночные температуры ускоряют рост корневой системы и боковых побегов у растений. Такое влияние может быть объяснено тем, что при понижении температуры более активно работают ферменты, катализирующие распад крахмала на сахара. В листьях образуются растворимые транспортные формы углеводов, легко

передвигающиеся к точкам роста корня и боковых побегов, благодаря чему их рост усиливается. Содержание воды. В процессе роста растения особенно чувствительны к недостатку воды. Уменьшение содержания воды в почве приводит, естественно, и к уменьшению содержания ее в растении, а это, в свою очередь, резко тормозит процессы роста. Снижается деление клеток и особенно их рост растяжением. Для различных физиологических процессов нужна разная насыщенность водой. Наибольшая насыщенность водой требуется для процессов роста. Насыщенность клетки или ткани растений водой называют гидратурой, она выражается в процентах. За 100%-ную гидратуру принимается такая насыщенность, при которой данное тело находится в равновесии с атмосферой, имеющей 100%-ную относительную влажность. Рост клеток идет лишь в том случае, если гидратура не падает ниже 95%. Для того чтобы поддержать такую гидратуру, точки роста надземных органов растения защищены смыкающимися листочками с хорошо развитой кутикулой. Точки роста корня не имеют подобной защиты и поэтому требуют повышенной влажности почвы для своего роста.

### Свет



**Рисунок 5: Этиолированный (справа) и нормальный (слева) побеги картофеля.**

Растения используют свет двумя путями: во-первых, как энергетический ресурс (свет служит источником энергии для синтеза органических веществ — фотосинтез); во-вторых, как сигнал или источник информации. Во втором случае энергия света может быть на несколько порядков ниже, чем в первом.



Свет оказывает большое и разностороннее влияние на темпы и характер роста, как отдельных органов, так и растительного организма в целом. При этом на разные стороны ростовых процессов влияние света проявляется неоднозначно. Так, свет необходим для протекания процесса фотосинтеза, и поэтому накопление массы растения без света не идет. Вместе с тем рост клеток растяжением может идти в темноте, более того, на свету этот процесс тормозится. Свет оказывает большое влияние и на формообразовательные процессы. Этиолированные проростки, выросшие в темноте, характеризуются рядом анатомических и морфологических особенностей. В отсутствие света происходит упрощение анатомической структуры стебля. Слабо развиваются ткани центрального цилиндра, механические ткани. Вместе с тем растяжение клеток в темноте идет очень интенсивно. В результате образуются длинные, вытянутые стебли. Листья редуцированы, у двудольных растений вместо листовой пластинки образуются лишь небольшие чешуйки. Этиолированные проростки имеют слегка желтоватый оттенок. По-видимому, более быстрое вытягивание стебля и корня, этиолированных проростков выработалось в процессе эволюции, так как в большинстве случаев прорастание семян происходит в почве в отсутствие света, и эти особенности, а также отсутствие листьев облегчают проростку проникновение через слой почвы. Возможно, что вытягивание стебля в отсутствие света является следствием отсутствия ингибиторов роста. В темноте образуется много ауксинов. Нарушение соотношения ауксинов и ингибиторов вызывает несбалансированный рост. При выходе проростков на поверхность почвы происходят их внутренние и внешние изменения. В темноте у проростков двудольных растений гипокотиль изогнут, что защищает точку роста в почве от повреждений. Под влиянием света этот изгиб («крючок») выпрямляется. На свету рост стебля тормозится, рост листьев усиливается, и они принимают обычную форму. Под влиянием света происходят анатомические изменения стебля, дифференцируется эпидермис, появляются волоски, изменяется окраска — синтезируется хлорофилл. Эти изменения получили название фотоморфогенеза. Интересно заметить, что ткани

проростков могут рассматриваться как «световоды», т. е. они способны проводить свет. Вследствие этого под влиянием освещения надземных органов меняются направление и темпы роста корневых систем. Именно это способствует их углублению.

### **Экологические группы растений относительно отношения к свету**

Светолюбивые растения (гелиофиты) растения, не выносящие длительного затенения. Это растения открытых мест обитания: степные и луговые травы, наскальные лишайники, растения альпийских лугов, прибрежные и водные (с плавающими листьями), ранневесенние травянистые растения листопадных лесов.

К теневыносливым видам отнесены растения, приспособленные к существованию в условиях слабой освещенности, где интенсивность освещения составляет 0,25-0,5% от полного дневного света. Это, в основном, выходцы из влажно-тропических областей. Теневыносливые растения характеризуются относительно невысокой интенсивностью фотосинтеза. Их листья по ряду важных анатомо-морфологических признаков отличаются от листьев гелиофитов. В листе теневыносливых растений обычно слабо дифференцирована столбчатая и губчатая паренхима; характерны увеличенные межклеточные пространства. Эпидермис довольно тонкий, однослойный, клетки эпидермиса могут содержать хлоропласты (чего никогда не встречается у гелиофитов).

### **Фитохромная система**

Изучение влияния отдельных участков спектра на перечисленные изменения (фотоморфогенез) показало, что чаще всего они вызываются при воздействии красного света с длиной волны около 660 нм. Для того чтобы свет оказал какое-либо физиологическое влияние, он должен быть поглощен каким-либо веществом. Таким веществом оказался пигмент фитохром. Было показано, что многие физиологические реакции, вызываемые облучением красным светом, можно снять при облучении дальним красным светом (длина волны около 730 нм). Эти исследования привели к заключению, что фитохром существует в двух

формах, которые под влиянием облучения светом определенной длины волны могут переходить одна в другую. Фитохром, поглощающий красный свет, называют фитохром красный ( $\Phi_K$ ), а поглощающий дальний красный — фитохром дальний красный ( $\Phi_{DK}$ ). При поглощении красного света (660 нм)  $\Phi_K$  переходит в  $\Phi_{DK}$ , а при поглощении дальнего красного света (730 нм)  $\Phi_{DK}$  переходит в  $\Phi_K$ . Может и самопроизвольно распадаться. В темноте  $\Phi_{DK}$  или необратимо разрушается, или под влиянием дальнего красного света превращается в  $\Phi_K$ . В настоящее время показано, что взаимопревращение фитохромов идет не сразу, а через ряд промежуточных форм. Надо учитывать, что на протяжении большей части дня соотношение энергии красных и дальних красных лучей составляет 3:1. Это благоприятствует превращению  $\Phi_K$  в  $\Phi_{DK}$  (активная форма). Вместе с тем в вечерние и ночные часы преобладает дальний красный свет, в связи с чем равновесие фитохромной системы сдвигается в сторону преобладания  $\Phi_K$  (неактивная форма). Надо учитывать также, что  $\Phi_K$  более устойчив и может синтезироваться в клетке, тогда как  $\Phi_{DK}$  легко разрушается. В связи со сказанным изменения в соотношении двух форм фитохрома можно представить в виде схемы. Обе формы фитохрома выделены из растений — это хромопротеиды с молекулярной массой около 120 кДа. Хромофорная часть (собственно пигмент) представляет собой вещество, близкое по структуре к фикобилинам (красным пигментам цианобактерий и красных водорослей), состоящим из четырех пиррольных группировок, соединенных в открытую цепочку.  $\Phi_B$  представляет собой восстановленную форму  $\Phi_K$ .  $\Phi_K$  имеет голубую окраску, а  $\Phi_{DK}$  — зелено-желтую. Кроме основных линий поглощения в красной и дальней красной части спектра, оба фитохрома поглощают еще коротковолновый свет:  $\Phi_K$  — с длиной волны 370 нм,  $\Phi_{DK}$  — 400 нм. Спектрофотометрические и иммунологические исследования показали, что высокое содержание фитохрома характерно для меристематических, а также этиолированных тканей.

Фитохромная система, по-видимому, очень древняя, так как она имеется даже у цианобактерий и у некоторых гетеротрофных организмов. Фитохромы можно обнаружить в различных органах растения. Физиологические проявления, которые регулируются фитохромной системой, можно отнести к фотоморфогенетическим. Основным критерием для этих реакций служит их обратимость (вызываются облучением красным светом и снимаются при облучении дальним красным светом). Особенности влияния красного и дальнего красного света видны при изучении прорастания светочувствительных семян.

Многие процессы растений контролируются ближним ультрафиолетовым и синим светом (320–500 нм). Синий свет важен для фототропизма, движений устьиц, синтеза каротиноидов, антоцианов, а также явлений фотоморфогенеза.

Пигмент, рецептирующий синий – ближний ультрафиолетовый свет, назвали криптохромом. Этот рецептор присутствует у всех растений. Он локализован в ядрах.

Физиологический спектр действия криптохрома совпадает как со спектром флавинов (криптохром I), так и со спектром птеринов (криптохром II). Криптохром I дает «приблизительный» сигнал, а криптохром II – более точный.

Существует три гипотезы работы криптохрома I: происходит самовосстановление молекулы криптохрома с изменением ее конформации, что активирует вторичные мессенджеры; в систему передачи сигнала вовлечен промежуточный редокс-партнер; партнеру передается не электрон, а возбуждение квантом синего света, и этот квант приводит в действие еще одну хромофорную молекулу.

Криптохромная и фитохромная системы дополняют друг друга. В настоящее время предложены три гипотезы действия света: через регуляцию уровня или активности фитогормонов; через генетический аппарат; путем влияния на функциональную активность мембран.

Для осуществления координации между отдельными клетками, тканями в организме вырабатываются фитогормоны.

У растений для регуляции физиологических и морфогенетических процессов используются электрофизиологические явления. Эта регуляция осуществляется на базе электротонических потенциалов и потенциала действия.

Клетки растения взаимосвязаны мембранной фазой через плазмодесмы. Например, при изменении мембранного потенциала в каких-либо клетках между этими и соседними клетками возникает разность потенциалов.

### **Фотопериодизм**

Под действием реакции фотопериодизма растения переходят от вегетативного роста к зацветанию. За восприятие фотопериодических условий у растений отвечают особые рецепторы листьев (например, фитохром).

Растения делят на длиннодневные, зацветают при непрерывной суточной освещенности более 12 часов, такие как рожь, морковь, лук. и короткодневные, зацветают при непрерывной суточной освещенности менее 12 часов, такие как хризантемы, георгины, астры, капуста. Есть и нейтральные, для цветения им необходимо 12 часов, например виноград, одуванчики, сирень.. В умеренных широтах короткие дни весной, а длинные — в середине лета. Поэтому короткодневные цветут весной и осенью, а длиннодневные — летом.

### **Гормоны роста растений (фитогормоны)**

Для многоклеточных организмов характерен тип регуляции, который связан с взаимодействием между отдельными клетками, тканями или даже органами. Для осуществления такой координации в организме вырабатываются гормоны. Гормоны растений получили название фитогормонов. **Фитогормоны** — это вещества, вырабатываемые в процессе естественного обмена веществ и оказывающие в ничтожных количествах регуляторное влияние, координирующее физиологические процессы. В этой связи к ним часто применяется термин — природные регуляторы роста. В большинстве случаев, но не всегда фитогормоны образуются в одних клетках и органах, а оказывают влияние на другие. Иначе говоря, гормоны способны к передвижению по

растению и их влияние носит дистанционный характер. Большинство физиологических процессов, в первую очередь рост, формообразование и развитие растений, регулируется гормонами. Гормоны играют ведущую роль в адаптации растений к условиям среды. Известны следующие пять групп фитогормонов: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, газ этилен. В последнее время к ним относят brassины (брасиностероиды). Условно можно отнести первые три группы—ауксины, гиббереллины и цитокинины и частично brassины — к веществам стимулирующего характера, тогда как абсцизовую кислоту и этилен — к ингибиторам.

### **Ауксины**

**Ауксины** — это вещества индольной природы. Основным фитогормоном типа ауксина является *b*-индолилуксусная кислота (ИУК). Открытие ауксинов связано с исследованиями Ч. Дарвина (1860). Дарвин установил, что, если осветить проросток злака с одной стороны, он изгибается к свету. Однако, если на верхушку проростка надеть непроницаемый для света колпачок и после этого поставить в условия одностороннего освещения, изгиба не происходит. Таким образом, органом, воспринимающим одностороннее освещение, является верхушка растения, тогда как сам изгиб происходит в нижней части проростка. Из этого Ч. Дарвин заключил, что в верхушке проростка под влиянием одностороннего освещения вырабатывается вещество, которое передвигается вниз и вызывает изгиб. Идеи Ч. Дарвина получили развитие лишь через 50 лет в работах датского исследователя П. Бойсен-Йенсена, который показал, что если срезанную верхушку вновь наложить на колеоптиль через слой желатины, то при одностороннем освещении наблюдается изгиб к свету. Было показано также, что удаление верхушки проростка (декапитация) резко замедляет рост нижележащих клеток, находящихся в фазе растяжения. При обратном накладывании верхушки проростка через слой желатина или агар-агара рост нижележащих клеток возобновляется. Далее исследования Вента показали, что, если срезанную верхушку поместить на блок из агар-агара, а затем наложить этот блок на декапитированный колеоптиль, рост возобновляется. Если

агаровый блок, на котором в течение некоторого времени была помещена верхушка колеоптиля, наложить на обезглавленный колеоптиль асимметрично, то происходит изгиб, причем более интенсивно растет та сторона, на которую наложен блок. Все эти опыты привели к выводу, что в верхушке проростков вырабатывается особое вещество, которое, передвигаясь к нижележащим клеткам, регулирует их рост в фазе растяжения. Поскольку это вещество вырабатывается в одной части растения, а в другой вызывает физиологический эффект, оно было отнесено к гормонам роста растения — фитогормонам. Исследования, проведенные академиком Н.Г. Холодным, показали, что рост различных видов растений, а также различных органов одного и того же растения регулируется одним и тем же гормоном — ауксином. Оказалось, что фитогормоны типа ауксина —  $\beta$ -индолилуксусная кислота (ИУК) и некоторые близкие к ней соединения — широко распространены в растениях. Наиболее богаты ауксинами растущие части растительного организма: верхушки стебля, молодые растущие части листьев, почки, завязи, развивающиеся семена, а также пыльца. Образование ауксинов в большинстве случаев идет в меристематических тканях. Ауксины передвигаются из верхушки побега вниз к его основанию, а далее от основания корня к его окончанию. Таким образом, передвижение ауксинов полярно. Полярное передвижение ауксинов идет по проводящим пучкам со скоростью, значительно превышающей скорость обычной диффузии (5—10 мм/ч). Тем не менее, скорость передвижения ауксина по флоэме в 100 раз медленнее, чем ассимилятов. По-видимому, это активный процесс, требующий затраты энергии. Недостаток кислорода, торможение процесса дыхания с помощью различных ингибиторов приостанавливают передвижение ауксинов. Во взрослом дифференцированном растении при высокой концентрации гормона может наблюдаться и неполярное передвижение ауксинов вверх по растению с током воды по ксилеме.

Ауксин, образующийся в кончике корня, может, по-видимому, передвигаться на короткие расстояния вверх, в зону растяжения. При изучении процессов синтеза ИУК, его транспорта и распределения между отдельными

компартаментами клетки большое значение имели опыты с мутантами. Основным источником для образования  $\beta$ -индолилуксусной кислоты (ИУК) является аминокислота триптофан. В свою очередь триптофан образуется из шикимовой кислоты. Однако в последнее время обнаружен триптофан-независимый синтез ауксина. Для экспериментов использовали проростки кукурузы с мутациями в области генов, кодирующих образование триптофансинтазы — фермента заключительной стадии синтеза ауксина из триптофана. Установлено, что ИУК может синтезироваться из индола и индолглицерофосфата. Содержание ИУК зависит не только от скорости образования, но и от быстроты разрушения. Основным ферментом разрушения ИУК является ИУК-оксидаза (ОИУК). Можно полагать, что в некоторых случаях отсутствие влияния ИУК, внесенной извне, связано с быстрым ее окислением ИУК-оксидазой. Наряду с ферментативным окислением ИУК большое значение имеет ее разрушение на свету (фотоокисление). Особенно сильное разрушающее действие на ИУК имеют ультрафиолетовые лучи с длиной волны около 280 нм. Другим путем разрушения ИУК является декарбоксилирование. В 1995 г. показано присутствие в клетках конъюгированного, т. е. связанного ауксина, который, как правило, неактивен. Установлена возможность конъюгации ауксина с глюкозой, амидами, глюканом. Клонирован ген, кодирующий фермент этой реакции. Предполагают, что конъюгация является механизмом регулирования содержания свободного ауксина. В клетках ауксин содержится в цитозоле и хлоропластах. Соотношение этих пулов регулируется значением pH среды. Таким образом, по современным представлениям основными факторами, влияющими на содержание ауксина в растительных клетках являются следующие: триптофан-зависимый синтез ауксина, триптофан-независимый синтез ауксина, транспорт, окисление и декарбоксилирование, конъюгация. Внешние условия оказывают значительное влияние на образование ИУК. Показано, что образование ИУК зависит от снабжения растения азотом, обеспечения растения водой. Освещение уменьшает содержание ауксинов, а затемнение увеличивает. Большое влияние



на содержание ауксинов оказывает эпифитная микрофлора. Под влиянием микроорганизмов содержание ауксинов у высших растений заметно возрастает. По-видимому, именно через изменение содержания фитогормонов осуществляется первоначальное влияние условий внешней среды на процессы обмена веществ и рост. Содержание ауксинов меняется и в процессе онтогенеза растительного организма. Обычно в листьях максимум содержания ауксинов наступает в фазу бутонизации или цветения. Распускающиеся почки, прорастающие семена содержат большое количество ауксина. В период, когда процессы роста прекращаются (период покоя), содержание ауксинов падает (В.И. Кефели). Как правило, между содержанием ауксинов и скоростью роста клеток имеется прямая зависимость. Она хорошо проявляется и при внесении ауксинов извне. В целом регуляция образования и разрушения ИУК — это один из способов регуляции ее содержания, а, следовательно, и процессов роста. Согласно современным представлениям, для проявления активности фитогормонов необходимо создание комплекса с белком-рецептором (гормон-рецепторный комплекс). В этой связи большое значение имеет способность ауксинов (ИУК) образовывать связи с различными соединениями, в частности с белками. Уже обнаружен растворимый ауксинсвязывающий белок, который является рецептором. Он активен в эндоплазматическом ретикулуме и на поверхности клеток.

Наиболее ярким проявлением физиологического действия ауксина является его влияние на рост клеток в фазе растяжения. ИУК стимулирует выход протонов в клеточную стенку и увеличивает ее растяжимость. Под влиянием оптимальной концентрации ИУК рост в длину декапитированных отрезков стеблей гороха увеличивается более чем в два раза. Ауксины в некоторых случаях стимулируют деление клеток, например камбия. Под влиянием ауксинов может измениться направление дифференциации клеток. Поданным Торрея, ауксин вызывает дифференциацию ксилемы, индуцирует корнеобразование. В последнее время эти данные получили подтверждение. Так, введение в растения петунии гена синтеза ауксинов из агробактерии

индуцировало дифференциацию проводящих пучков. В тоже время после внедрения в растения табака гена, снижающего содержание ИУК, уменьшилось и число сосудов. Стимуляция ауксином роста боковых корней показана на мутантах арабидопсиса, у которых образование массы корней происходило на фоне в 17 раз большего накопления ауксина. Таким образом, все проявления роста клеток находятся в определенной зависимости от содержания природных ауксинов. Большую роль играют ауксины при разрастании завязи и плодообразовании. Показано, что ауксины могут синтезироваться в пыльце, зародыше, эндосперме. На первых стадиях роста плодов ауксин поступает из эндосперма, а позднее — из зародыша. У некоторых растений ауксин стимулирует образование бессемянных (партенокарпических) плодов. Ауксины, так же как и другие фитогормоны, обуславливают взаимодействие отдельных органов растения (коррелятивный рост). Ауксин обуславливает явление апикального доминирования, проявляющегося в подавляющем влиянии верхушечной почки на рост пазушных. Участие ауксина в этом процессе установлено в 1935 г. Прямые определения показали, что через 4 часа после декапитации содержания ауксина в узлах увеличивалось в 5 раз. С участием ауксина связана также регуляция двигательной активности растений, в частности тропизмы и настии. Действие ауксина находится в зависимости от его концентрации. Повышение концентрации ауксина выше оптимальной вызывает торможение роста. При этом для разных растений и для неодинаковых органов оптимальная концентрация ауксина резко различна. Одна и та же концентрация его может усилить рост одних органов и затормозить другие. Так, оптимальная концентрация для роста стебля составляет около 10 мг, тогда как для корня всего 0,01 мг ИУК на 1 кг массы растения. Концентрация ауксинов, усиливающая рост злаков, резко тормозит рост многих двудольных растений. Это может быть связано с тем, что ауксин стимулирует синтез другого фитогормона, ингибирующего рост, а именно этилена.

При всех физиологических проявлениях ауксины усиливают поступление

воды и питательных веществ (аттрагирующее влияние). Имеются многочисленные данные, что ауксины являются регуляторами притока воды и питательных веществ. Ауксины влияют на распределение питательных веществ в растении (Н.А. Максимов, Н.И. Якушкина). При внесении извне ауксинов или их синтетических аналогов они концентрируются в отдельных органах и клетках. Это вызывает приток к этим органам воды и питательных веществ и, как следствие, их усиленный рост. Одновременно рост других органов, содержащих меньше ауксинов, ослабляется, поскольку питательные вещества к ним поступают в меньшем количестве. Так, при обработке фитогормонами типа ауксина цветков томата происходит усиленное разрастание завязей, приток к ним питательных веществ значительно повышается, а рост боковых побегов тормозится. Общий вынос питательных веществ при этом не изменяется. Из этих опытов следует, что гормоны типа ауксина вызывают перераспределение питательных веществ в растении. В некоторых случаях ауксин может вызвать усиление притока питательных веществ и из внешней среды. Существуют разные гипотезы, объясняющие действие ауксина на передвижение веществ. Не вызывает сомнения, что транспорт веществ по растительному организму определенным образом связан с напряженностью энергетического обмена. В этой связи важно отметить, что еще в 1933 г. появились исследования, показывающие, что под влиянием ауксина интенсивность дыхания растёт (Д. Боннер). В отсутствие кислорода действие ауксина или не проявляется, или значительно ослабевает. На различных объектах установлено, что влияние ауксина на повышение интенсивности дыхания опережает во времени его действие на ростовые процессы. Под влиянием ИУК возрастает сопряженность окисления и фосфорилирования (коэффициент P/O) и содержание в клетках АТФ. Это дает основание считать, что ИУК увеличивает энергетическую эффективность дыхания растений (Н.И. Якушкина, И.А. Кулакова). Под влиянием ИУК возрастает и энергетический заряд клетки (отношение АТФ + АДФ к АМФ). Известно, что даже небольшие сдвиги в энергетическом потенциале клетки приводят к заметным изменениям в скорости различных

ферментативных реакций. Положительные сдвиги в энергетическом обмене вызывают усиление передвижения питательных веществ и воды, что является одной из причин усиления роста растений. Решение вопроса о причинах усиления образования АТФ под влиянием ИУК связано с изучением первичных механизмов регуляторного влияния этого фитогормона.

### **Гиббереллины**

Открытие гормонов растений гиббереллинов связано с изучением болезни риса. В юго-восточных странах, в частности в Японии, распространена болезнь риса «баканэ», или болезнь дурных побегов. У растений, пораженных этой болезнью, вытянутые бледные побеги. Японские ученые показали, что эта болезнь вызывается выделением гриба *Gibberella fujikuroi*. Из выделений этого гриба было получено кристаллическое вещество — **гиббереллин**. В дальнейшем выяснилось, что гиббереллины — широко распространенные среди растений вещества, обладающие высокой физиологической активностью и являющиеся, подобно ауксинам, естественными фитогормонами. В настоящее время известно более 80 веществ, относящихся к группе гиббереллинов и обозначаемых номерами: ГА<sub>1</sub> ГА<sub>2</sub> и др. Не все гиббереллины обладают физиологической активностью. По химической структуре это производные дитерпенов — дитерпеноиды, состоящие из четырех изопреновых остатков. Наиболее распространенный гиббереллин А<sub>3</sub> — гибберелловая кислота (ГК). Остальные гиббереллины различаются в основном по структуре боковых цепочек. Растения на разных этапах онтогенеза могут различаться по набору гиббереллинов, активность которых может быть различной. Гиббереллины могут образовываться в разных, по преимуществу растущих частях растительного организма. Все же основное место синтеза гиббереллинов — это листья. Имеются данные, что гиббереллины образуются в пластидах. По-видимому, гиббереллины существуют в двух формах — свободной и связанной. Нередко наблюдаемое повышение содержания гиббереллинов связано с переходом их из связанной в свободную (активную) форму. Так, гиббереллины способны связываться с сахарами, например с глюкозой. Образующиеся

гиббереллингликозиды накапливаются главным образом в семенах. В отличие от ауксинов гиббереллины передвигаются из листьев как вверх, так и вниз, как по ксилеме, так и по флоэме. Это пассивный процесс, не связанный с метаболизмом. Образование гиббереллина в хлоропластах идет путем превращения мевалоновой кислоты в геранилгераниол и далее через каурен в гибберелловую кислоту. Мевалоновая кислота является предшественником как гиббереллина и цитокинина, так и важнейшего природного ингибитора роста — абсцизовой кислоты. Показано, что существует другой путь синтеза гиббереллинов, не зависящий от мевалоновой кислоты и локализованный в цитоплазме. Внешние условия оказывают влияние на образование и содержание гиббереллинов в растении. Во многих случаях под влиянием одного и того же внешнего фактора содержание ауксинов и гиббереллинов изменяется противоположным образом. Так, освещение увеличивает содержание гиббереллинов и уменьшает содержание ауксина. Большое влияние на содержание гиббереллинов оказывает качество света. При выращивании растений на красном свете в них содержится больше гиббереллинов по сравнению с выращиванием на синем свете.

Наиболее общим и ярким проявлением физиологического действия гиббереллина является его способность резко усиливать рост стебля у карликовых форм различных растений. Причины карликовости различны. Генетическая карликовость вызвана изменениями на генном уровне и может быть связана с нарушениями в синтезе гиббереллинов. Вместе с тем карликовость может быть обусловлена накоплением ингибиторов. В этом случае внесение гиббереллина лишь нейтрализует их действие. Обычно карликовость выражается в уменьшении длины междоузлий стебля при сохранении их числа. Обработанные гиббереллином карликовые растения выравниваются по высоте с нормальными, однако в последующих поколениях карликовость продолжает сохраняться. Молекулярно-генетические исследования расширили наши представления об особенностях регуляции роста этим фитогормоном. Известно много мутантов, у которых отсутствует этот

гормон. Как правило такие гиббереллин-дефектные мутанты — карликовые растения, которые отличаются от нормальных одним геном, который кодирует образование гиббереллинов.

Гиббереллины заметно усиливают вытягивание стебля и у многих нормальных растений. Так, высота стебля у многих растений под влиянием опрыскивания гиббереллином увеличивается примерно на 30—50%. Существует определенная зависимость между скоростью роста стебля растений и содержанием гиббереллинов. Так, содержание гиббереллинов и ход роста стебля конопли хорошо коррелируют друг с другом. Это свойство позволяет некоторым исследователям считать гиббереллин гормоном роста стебля. Увеличение роста стебля происходит как за счет усиления деления клеток, так и за счет их растяжения. Влияние гиббереллинов на растяжение связано с образованием белка клеточной стенки экстенсина и повышением активности ферментов. Уже отмечалось, что на рост растяжением действует и ауксин, однако его эффект обусловлен в основном подкислением клеточной стенки. С ростом стебля и выходом растения из розеточного состояния (стрелкованием) связано влияние гиббереллина на зацветание длиннодневных растений в условиях короткого дня. Показано значение гиббереллинов для образования столонов у картофеля. Гиббереллины, подобно ауксинам, участвуют в разрастании завязи и образовании плодов. Гиббереллины накапливаются в почках при выходе из покоящегося состояния. В соответствии с этим обработка гиббереллином вызывает прерывание покоя у почек. Сходная картина наблюдается на семенах. Показано, что при поступлении воды в сухие семена зародыш выделяет гиббереллин, который диффундирует в алейроновый слой и стимулирует образование ряда ферментов, в том числе  $\alpha$ -амилазы. При выходе семян из покоящегося состояния в них накапливаются гиббереллины, поэтому обработка гиббереллином ускоряет процессы прорастания семян ряда растений, активируя в них работу ферментов. Вместе с тем она может заменить действие красного света при прорастании светочувствительных семян. Как уже упоминалось, под влиянием красного света содержание гиббереллинов

возрастает. Все это служит подтверждением взаимосвязи между действием фитохрома и гиббереллинов.

В ряде случаев при действии гиббереллина возрастает общая масса растительного организма. Таким образом, он способствует не перераспределению питательных веществ, а общему их накоплению. Имеются данные, что гиббереллины накапливаются в хлоропластах. На свету влияние гиббереллина, внесенного извне, сказывается сильнее. Все это указывает на значение гиббереллина для регуляции процесса фотосинтеза. Данные по этому вопросу противоречивы. Однако показано, что гиббереллин усиливает процесс фотосинтетического фосфорилирования, в первую очередь нециклического, и, как следствие, основных продуктов этого процесса — АТФ и НАДФН (Н.И. Якушкина, Г.П. Пушкина). Одновременно наблюдается снижение содержания хлорофилла. Следовательно, под влиянием гиббереллина повышается интенсивность использования единицы хлорофилла, возрастает ассимиляционное число. В темноте гиббереллин воздействует лишь на растяжение клеток, не вызывая возрастания интенсивности их деления (К.З. Гамбург). Можно полагать, что в темноте гиббереллин влияет косвенно через изменение уровня содержания ауксинов. При разных проявлениях гиббереллин действует разными путями.

### **Цитокинины**

Открытие цитокининов связано с обширными исследованиями по выращиванию каллуса, образовавшегося из изолированной ткани сердцевинки стебля табака на питательной среде (Ф. Скотт и К. Миллер). Было показано, что клетки каллуса в стерильной культуре через определенный промежуток времени прекращают деление. Однако при добавлении к питательной среде производных ДНК, получающихся после ее автоклавирования, деление клеток возобновляется. В 1955 г. было выделено активное начало, вызывающее деление клеток, — 6-фурфурила-минопурин, названное кинетином. 6-фурфуриламинопурин в растениях не встречается. Однако в растениях были

найжены близкие химические соединения, регулирующие процесс деления клеток,— цитокинины. Один из цитокининов, выделенный из кукурузы, был назван зеатином. Все известные цитокинины — это производные пуриновых азотистых оснований, а именно аденина, в котором аминогруппа в шестом положении замещена различными радикалами.

Соединения цитокининового типа обнаруживаются в растениях не только в свободном состоянии, но и в составе некоторых тРНК. Богаты цитокининами клетки апикальных побегов и меристем корня. Цитокинины образуются главным образом в корнях (О.Н. Кулаева) и пассивно в виде зеатинрибозида передвигаются в надземные органы по ксилеме. Цитокинины во многом определяют физиологическое влияние корневой системы на обмен веществ надземных органов (К. Мотес). Вместе с тем имеются данные об образовании цитокининов в семенах (зрелые зародыши) и развивающихся плодах. Нанесенные на лист синтетические цитокинины передвигаются плохо. Долгое время вопрос о синтезе цитокининов в растении оставался не ясным. Даже высказывались предположения, что цитокинины в растениях являются продуктом жизнедеятельности бактерий, которые живут на растениях (бактерии ризосферы). Открытия последних лет позволили установить, что цитокинины синтезируются в растениях. С помощью генной инженерии в 2001 г. из *Arabidopsis thaliana* был выделен ген, кодирующий ключевой фермент синтеза цитокининов — изопентенилтрансферазу и назван *ipt*-геном. Изопентенилтрансфераза катализирует синтез зеатина и рибозидзеатина из изопентенилпирофосфата. Фермент является нестабильным, что затрудняет его изучение. Поэтому исследования ведутся путем трансформации растений *ipt*-геном с использованием T-ДНК Ti-плазмид. Изопентениловый остаток может образовываться из мевалоновой кислоты. Высказывается предположение, что цитокинины могут также образовываться при расщеплении тРНК. Содержание цитокининов определяется скоростью их синтеза и разложения. Распад цитокининов регулируется ферментом цитокининоксидазой.

В литературе мало данных о влиянии условий среды на образование



цитокининов. Имеются сведения, что улучшение питания растений азотом усиливает образование цитокининов. Вместе с тем и для проявления действия цитокининов необходимо достаточное снабжение растения питательными веществами, особенно азотом.

Действие цитокининов, как и других фитогормонов, многофункционально. Цитокинины в первую очередь оказывают влияние на деление клеток, хотя в некоторых случаях могут регулировать и их растяжение. Особенно ярко влияние цитокининов на процессы деления проявляется на культуре изолированных тканей. На листьях целого растения показано соответствие активности цитокининов и скорости клеточных делений (А.Т. Мокроносов). Высказывается предположение, что цитокинины регулируют последнюю стадию деления, а именно цитокинез (деление самой клетки). Показано, что цитокинины стимулируют экспрессию специфического циклина и ускоряют переход от фазы  $g_2$  к митозу. Кроме того, они активируют рост растяжением изолированных листьев и семядолей у двудомных растений. Цитокинины также оказывают влияние на направление дифференциации клеток и тканей. Так, на стеблевом каллусе табака показано их участие в органообразовании.

Влияние цитокининов тесно связано с присутствием ауксинов. Взаимосвязь в действии этих фитогормонов проявляется по-разному. В некоторых случаях действие цитокининов требует определенной концентрации ауксинов. В других случаях проявляется антагонизм этих фитогормонов. Цитокинины способствуют пробуждению и росту боковых почек. В опытах К. Тиманна обработка пазушных почек растворами кинетина устраняла тормозящее влияние верхушечных почек, вызывая их рост. В этом случае цитокинины являются как бы антагонистами ауксинов, которые задерживают рост боковых побегов (апикальное доминирование). Цитокинины задерживают старение листьев. Одним из показателей процесса старения является разрушение хлорофилла. Так, если срезанные листья выдерживать во влажной атмосфере, они постепенно желтеют. Анализы показывают, что в них

происходит разрушение хлорофилла и белка. Обработанные цитокининами листья остаются в течение долгого времени зелеными. Цитокинины не только задерживают распад белка и хлорофилла, но и стимулируют синтез этих соединений (омолаживающее влияние). Показано усиление под действием цитокининов синтеза хлоропластных белков, в т. ч. тех, которые кодируются геномом ядра. Нельзя не отметить, что такое же омолаживающее влияние на листья проявляется при их укоренении. Это является еще одним доказательством, что цитокинины вырабатываются в корнях.

Цитокинины оказывают влияние на ультраструктуру хлоропластов. Опыты показали, что обработка кинетином ускоряет дифференциацию пластид, образование в них мембран и гран (И.Н. Свешникова, О.Н. Кулаева). Цитокинины повышают содержание хлорофилла, ускоряя образование его предшественника — протохлорофиллида. Под влиянием цитокининов усиливается интенсивность фотофосфорилирования, возрастает активность сопрягающего фактора (АТФ-синтаза) в хлоропластах, содержание АТФ увеличивается (Н.И. Якушкина, С.М. Похлебаев). Вместе с тем цитокинины активируют синтез ключевого фермента темновых реакций фотосинтеза — РБФ-карбоксилазы/оксигеназы (С.С. Повар). Интенсивность фотосинтеза у обработанных цитокинином листьев возрастает. Возможно, отчасти повышению интенсивности фотосинтеза способствует усиление оттока ассимилятов, а также изменение степени открытости устьиц. Цитокинины, подобно ауксинам, усиливают передвижение веществ к обогащенным ими тканям (аттрагирующее влияние). Так, в опытах немецких физиологов К. Мотеса и Л. Энгельбрехт показано, что аминокислоты и углеводы перетекают из необработанной половины листа к половине, которая обогащена кинетином. Это проявляется как на изолированных листьях, так и на интактных растениях. Имеются данные о стимуляции кинетином флоэмного транспорта. Усиливая поглощение калия замыкающими клетками устьиц, цитокинины способствуют их открыванию. Цитокинины влияют на азотный обмен растений, стимулируя синтез белка-фермента нитратредуктазы. В ряде исследований отмечается, что

обработка растений цитокининами повышает устойчивость к различным неблагоприятным условиям среды. Подобно гиббереллинам, цитокинины способствуют выходу из покоящегося состояния спящих почек, семян, клубней. Как уже говорилось, цитокинины образуются в корнях и у клубненосных растений, передвигаясь акропетально, вызывают утолщение столонов и образование клубней.

### **Абсцизовая кислота**

Открытие абсцизовой кислоты (АБК) связано с изучением двух явлений — покоя почек и опадения листьев и плодов. В 1961 г. Аддикот (США) установил, что имеются вещества, накопление которых вызывает образование отделительного слоя и опадение листьев. В это же время Ф. Уоринг (Англия) показал, что при переходе в покоящееся состояние в почках накапливаются вещества, тормозящие рост. В дальнейшем вещество, вызывающее опадение, было выделено из коробочек хлопчатника и получило название «абсцизин», от слова *abscission* — опадение, а из листьев березы — вещество, тормозящее рост, получившее название «дормин», от французского слова *dort* — спит. В дальнейшем оказалось, что это одно и то же вещество, относящееся к ингибиторам роста, которое и было названо абсцизовой кислотой. По химическому строению АБК представляет оптически активный сесквитерпеноид, состоящий из трех остатков изопрена. Активной является S(+)-форма. АБК, подобно гиббереллину, с которым по химической структуре имеет много общего, образуется из мевалоновой кислоты. Существуют два пути биосинтеза абсцизовой кислоты из мевалоновой кислоты. Один, так называемый прямой путь, через фарнезилпирофосфат (ФПФ) и непрямой, или каротиноидный. Во втором случае АБК образуется в результате деградации каротиноидов, при этом из ксантофилла образуется ингибитор ксантоксин, который затем превращается в АБК.

Основными органами синтеза АБК являются листья. АБК накапливается преимущественно в хлоропластах, и, в меньших количествах, в цитозоле и в вакуолях. При исследовании нефотосинтезирующих хлорофиллдефектных

мутантов гороха и хлопчатника оказалось, что концентрация АБК в них значительно ниже, чем в зеленых на свету. Возможен синтез и в других органах растений, в частности в корнях. Так, в опытах с меченой мевалоновой кислотой показано, что корни винограда и гороха обладают автономной способностью к образованию этого фитогормона (В.И. Кефели, Е.Н. Кислин). Транспорт АБК осуществляется в восходящем и в нисходящем направлении, как по флоэме, так и по ксилеме. АБК содержится в различных органах растений, особенно в состоянии глубокого покоя. Она обнаружена в почках, сухих семенах, в клубнях картофеля. Показано, что содержание АБК резко повышается при недостатке азота и, особенно при водном дефиците. Так, имеются данные, что при завядании содержание АБК в листьях винограда возрастает в 40 раз. Под влиянием полива содержание АБК падает. Не только водный стресс, но и другие неблагоприятные воздействия повышают содержание АБК. При этом важно отметить высокую скорость в изменении содержания АБК в зависимости от условий. В этой связи АБК называют гормоном стресса. Содержание АБК повышается в почках при переходе растений в состояние покоя и уменьшается с началом ростовых процессов. Находящиеся в покое семена тоже характеризуются повышенным содержанием АБК.

### Этилен

Этилен — это газ. Химическая формула  $\text{CH}_2=\text{CH}_2$ . Этилен отнесен к фитогормонам сравнительно недавно. Однако еще в 1911 г. русский ученый Д.Н. Нелюбов установил, что этилен тормозит рост стебля в длину, одновременно вызывая его утолщение и изгиб в горизонтальном направлении (тройная реакция стебля). В последующем было показано, что сочные плоды ряда растений (апельсины, бананы и др.) выделяют этилен, и что он стимулирует созревание плодов. В 1935— 1937 гг. Хичкок и Циммерман в США и Ю.В. Ракитин в СССР провели большое количество исследований, показавших, что этилен — регулятор созревания плодов. В 60-е годы показано, что спектр действия этилена значительно шире и что, подобно АБК, этот

фитогормон оказывает в основном тормозящее влияние на процессы роста. Показано, что первоначальным предшественником образования этилена является аминокислота метионин. В образовании этилена участвует ряд ферментов, из которых особое значение имеет аминокicloпропанкарбосинтаза (АЦК-синтаза), катализирующая образование 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты (АЦК) — непосредственного предшественника этилена. Активность этого фермента возрастает в процессе созревания плодов, при поранении и, что самое главное, регулируется ауксином. Показано, что высокие концентрации ауксина вызывают синтез этилена. Предполагают, что происходит на уровне индукции генов АЦК-синтазы. Этилен образуется в созревающих плодах, стареющих листьях, в проростках до того, как они выходят на поверхность почвы. В растении этилен определяют с помощью биотестов или газовой хроматографии.

Наиболее яркое проявление действия этилена — это регуляция процессов созревания плодов. Созревание плодов — сложный процесс, включающий увеличение интенсивности дыхания (так называемое климактерическое дыхание), распад сложных соединений на более простые, размягчение тканей (распад пектиновых веществ), изменение цвета и запаха. Плоды в период созревания образуют этилен, который и регулирует все эти процессы. Ингибиторы синтеза этилена задерживают созревание плодов. Этилен способствует увеличению толщины, но уменьшает рост в длину стебля, а также клеток, что связано с изменением ориентации микрофибрилл целлюлозы. Способствует образованию отделительного слоя и опадению листьев и плодов. Образование отделительного слоя связано с появлением ферментов, растворяющих клеточные стенки, нарушением связей между клетками. Этилен ускоряет процессы старения, тормозит рост почек, накапливается в покоящихся органах. Во многих случаях его накопление и действие связано с ауксином. Ауксин в повышенной концентрации вызывает образование этилена и, как следствие, торможение ростовых процессов. Возможно, торможение роста, вызванное высокими концентрациями ауксина, связано с накоплением этилена.

Так, показано, что этилен и высокие концентрации ауксина вызывают эпинастию листьев, т. е. изменение угла наклона листа по отношению к стеблю в результате чего листья опускаются. У некоторых растений (ананасы) этилен индуцирует образование цветков. Этилен влияет на пол цветков, вызывая образование женских цветков у однодомных растений (огурец, тыква). При затоплении растений этилен индуцирует образование корней на стебле и формирование аэренхимы — ткани стебля, по которой кислород поступает в корни. Это позволяет растениям выживать в условиях кислородного голодания корней. Кроме того, этилен индуцирует образование на стебле адвентивных корней. Эти корни не выполняют поглощающую функцию, а участвуют в снабжении побегов веществами, необходимыми для нормального функционирования, например цитокининами. Этилен участвует в реакции растений на повреждающие воздействия, в частности на патогенные микроорганизмы (грибы, бактерии, вирусы). Под действием этилена в растении синтезируются белки-ферменты, такие как хитиназа и глюканаза, которые разрушают клеточную стенку патогенов. Есть данные, что этилен индуцирует и синтез ферментов, участвующих в образовании защитных соединений, например фитоалексинов.

### **Брассины (брассиностероиды)**

Впервые в пыльце рапса (*Brassica napus*) были обнаружены вещества, обладающие регулирующей рост активностью и названные брассинами. В 1979 г. было выделено активное начало (брассинолид) и определено его химическое строение. Для получения 4 мг кристаллического вещества было переработано 4 кг пыльцы рапса, собранной пчелами. Оказалось, что это вещество стероидной природы с молекулярной формулой  $C_{28}H_{48}O_6$ . В дальнейшем оказалось, что активностью обладает и ряд сходных соединений. Общее название этой группы — **брассиностероиды**. В настоящее время известно 60 брассиностероидов. Эти соединения содержатся в различных органах растений, причем наиболее высоким содержанием отличается пыльца. Получено большое количество мутантов с нарушенным синтезом брассиностероидов. Это позволило

проследить этапы их биосинтеза, выделить участвующие в нем ферменты и кодирующие их гены. Получены карликовые мутанты, рост которых нормализуется при экзогенном внесении эпибрасинолида. Вместе с тем известны карликовые мутанты, не чувствительные к брасинам. Это связано с нарушением в системе восприятия или передачи соответствующего сигнала. В последнее время показана способность брасиностероидов к индуцированию экспрессии ряда генов, в частности регулируемых светом. Высказывается мнение, что свет осуществляет свое действие путем влияния на синтез брасиностероидов или изменения чувствительности к ним. Было показано, что обработка брасиностероидами оказывает резкое стимулирующее влияние на увеличение длины и толщины второго междоузлия проростков фасоли, усиливая как деление, так и растяжение клеток. Опыты с мутантами подтверждают преимущественное влияние брасиностероидов на рост растяжением. Обработанные растения фасоли в дальнейшем отличались увеличенными размерами всех органов и повышенным сбором семян (Митчелл). Брасиностероиды вызывают дифференциацию ксилемы, замедляют старение и опадение листьев. Имеются данные, что с помощью обработки брасиностероидами можно повысить устойчивость растений к неблагоприятным условиям. Возможно действие брасиностероидов на повышение устойчивости растений связано с усилением синтеза жасмоновой кислоты. В последнее время в ряде работ указывается на значение жасмоновой кислоты как регулятора роста растений. Жасмоновая кислота образуется в растениях из мевалоновой кислоты. Синтез жасмоновой кислоты начинается в хлоропластах, продолжается в пероксисомах и заканчивается в цитоплазме. Имеются данные, что жасмоновая кислота регулирует развитие пыльцы, индуцирует созревание плодов, активирует гены, кодирующие ингибиторы протеаз. Особую роль жасмоновая кислота играет в защитных реакциях растений. Поранение и патогены индуцируют синтез жасмоновой кислоты. Жасмоновая кислота в свою очередь индуцирует синтез специфических белков фитоалексинов.

## Молекулярные основы действия фитогормонов

Достижения молекулярной биологии и генетики позволили по новому подойти к исследованию механизма действия гормонов. Широко использовались модифицированные растения, как мутанты, так и трансгенные. Особенно большие успехи были достигнуты в изучении рецепции и трансдукции гормонов, а также их взаимодействия на транскрипционном уровне. Большинство ученых считают, что подобно гормонам животных первичной реакцией фитогормонов является взаимодействие с рецептором.

**Рецепторы** — это молекулы белковой природы, которые распознают гормон, специфически связываются с ним, меняя свою конфигурацию с образованием гормон-рецепторного комплекса. Гормон-рецепторный комплекс передает гормональный сигнал, необходимый для «запуска» ответной физиологической реакции клетки. Рецепторы располагаются как на мембранах, так и в цитозоле. Один и тот же гормон может связываться с разными рецепторами, тем самым вызывая различные ответные физиологические реакции. Именно это является одной из причин многофункциональности в действии фитогормонов. Необходимо учитывать, что фитогормоны оказывают влияние только на восприимчивые к ним (компетентные) клетки. Одним из важнейших условий компетентности как раз и является наличие специфических рецепторов. Для идентификации белков-рецепторов с успехом используется генетический подход. Объектом наибольшего количества исследований служит крошечное растение сем. Крестоцветные *Arabidopsis thaliana* — арабидопсис (резушка Таля). Это связано с быстрым размножением этого растения, коротким жизненным циклом (около 6 недель) и изученностью его генома. Однако используются мутанты и трансгенные особи таких растений как кукуруза, табак, соя, томаты. Трудность этих исследований заключается в том, что, как правило, фитогормоны связываются со многими белками, но не все из них обладают рецепторными функциями, т. е. участвуют в дальнейшей передаче гормонального сигнала. Первый белок, обладающий рецепторной функцией, был обнаружен для ауксинов — АБП<sub>1</sub> — ауксинсвязывающий протеин.



Предполагается, что этот протеин связан с гормоном при помощи иона металла. АБП<sub>1</sub> локализован на эндоплазматическом ретикулуме и частично на плазмалемме. Именно та часть белка, которая расположена на плазмалемме, служит для восприятия ауксинового сигнала. Белок, находящийся на ЭПР является запасным. После связывания ауксина с рецептором следует активирование группы факторов транскрипции, входящих в сигнальную цепь. Это вызывает транскрипцию ранних генов (гены первичного ответа). Ингибиторы белкового синтеза, такие как циклогексимид, не тормозят экспрессию ранних генов. Время для экспрессии ранних генов ограничено и колеблется от нескольких минут до часа. Исследования гормонов животных показали, что гены прямого ответа выполняют несколько задач, в том числе кодируют белки, регулирующие транскрипцию генов вторичного ответа (поздних генов). В 1996 г. Абель с сотрудниками идентифицировали 5 групп ранних ауксин-зависимых генов. Гены первой группы кодируют образование маленьких полипептидных цепочек молекулярной массой 19—36 кДа. Эти цепочки являются короткоживущими факторами, регулирующими транскрипцию, и служат репрессорами или активаторами для экспрессии поздних генов. Поздние гены кодируют белки, вызывающие физиологическую реакцию. Например, в случае ауксина фактор регуляции транскрипции вызывает экспрессию позднего гена, который кодирует протеазы и рибонуклеазы, участвующие в дифференциации клеток и образовании элементов ксилемы. Поиск рецепторов цитокининов в течение ряда лет осуществлялся в разных лабораториях. Мембранный рецептор цитокининов был выделен в 2001 г. Этому предшествовало обнаружение мутантов арабидопсиса, нечувствительных к цитокинину. Был выделен соответствующий ген и кодируемый этим геном белок-рецептор. Этот рецептор локализован в плазмалемме. Предполагается, что он принадлежит к классу бикомпонентных регуляторов. Один домен этого белка-рецептора, расположенный на внешней стороне мембраны, узнает и связывает цитокинин. Связывание приводит к фосфорилированию, и как следствие к изменению конфигурации и активации

рецептора. Далее включается сигнальная цепь, представляющая каскад фосфорилирования, в конце которого фосфат переносится на факторы регуляции транскрипции генов. В настоящее время в арабидопсисе идентифицировано семь генов первичного ответа на цитокинины. Нельзя не отметить, что имеются данные о регуляции цитокининами синтеза белков не только на уровне транскрипции, но и независимым от транскрипции путем (О.Н. Кулаева, В.В. Кузнецов). Это может происходить за счет регуляции цитокининами фосфорилирования рибосомальных белков и белковых факторов трансляции.

Рецепторы этилена по своей структуре сходны с рецепторами цитокининов. Исследования проводились на мутантах арабидопсиса, нечувствительных к этилену. Был выделен соответствующий ген *ETR<sub>1</sub>* (триплетный ответ на этилен). Этот ген кодирует сенсорную гистидинкиназу, сходную с рецептором цитокининов. Связывание этилена с рецептором происходит с участием меди. Дальнейшие исследования показали, что этилен может связываться с пятью аналогичными белками. Все они относятся к его рецепторам. Распределение различных рецепторов этилена тканеспецифично. Сигнал от всех рецепторов передается на протеинкиназу и далее через MAP-киназный каскад. Это путем фосфорилирования активирует фактор регуляции транскрипции и индукцию генов. Вместе с тем есть данные, что в передаче этиленового сигнала от рецептора на MAP — киназы участвуют G-белки. О рецепторе гиббереллинов известно мало, но предполагают, что, по-видимому, он находится на поверхности клеток. Наиболее изучен механизм действия гиббереллинов на образование α-амилазы и других гидролитических ферментов в алейроновом слое прорастающих семян. Показано, что гиббереллин влияет на синтез α-амилазы *de novo* на уровне транскрипции. Фактор транскрипции связывается с ДНК на особом гиббереллинчувствительном участке — промоторе. Мутация в этом участке приводит к потере способности экзогенного гиббереллина индуцировать экспрессию α-амилазы. Установлена зависимость секреции уже

образовавшегося фермента от содержания кальция и кальцийсвязывающего белка — кальмодулина. Рецептор АБК не идентифицирован. Но опыты с инъекцией АБК в плазма-лемму показали, что рецептор находится на поверхности мембраны. Не исключено наличие второго рецептора, расположенного внутри мембраны. Имеются данные, что АБК оказывает влияние на фактор регуляции транскрипции. Таким образом, взаимодействие с гормоном меняет конформацию рецептора, переводя его в активированное состояние. Активированные мембранные рецепторы передают сигнал внутрь клетки с помощью тех или иных каскадных механизмов с участием вторичных посредников. Передаваемый сигнал непосредственно взаимодействует с промоторной областью ДНК и при участии фактора регуляции транскрипции вызывает экспрессию генов.

Влияние фитогормонов на новообразование белков-ферментов может осуществляться и на посттранскрипционном уровне. В частности, показано значение в этом процессе гиббереллина. Фитогормоны могут регулировать время жизни мРНК, а также процесс ее поступления в цитоплазму. Ряд исследований показывает, что под влиянием цитокинина повышается функциональная активность рибосом, а также их число, что и приводит к возрастанию синтеза белков-ферментов. Имеются прямые экспериментальные доказательства взаимосвязи фитогормонов с синтезом белков-ферментов. Действие фитогормонов не проявляется при введении ингибиторов синтеза мРНК и белка. В тоже время показано влияние гормонов на увеличение новообразования мРНК и белка. При неблагоприятных условиях гормоны участвуют в индукции генов, кодирующих образование стрессовых белков. Так, ауксины стимулируют биосинтез таких ферментов, как целлюлаза, целлюлозосинтетаза, пектинметилэстераза, АТФаза и др. Гиббереллины активируют образование ряда гидролаз и ферментов, катализирующих синтез липидов, входящих в состав мембран. Четкие данные по индуцированию синтеза ферментов, таких, как нитратредуктаза, РБФ-карбоксилаза/оксигеназа и др., получены для цитокининов. Фитогормоны, ингибирующие рост (АБК),

тормозят синтез ряда белков. В то же время АБК, накапливаясь в семенах в период их естественного обезвоживания, индуцирует синтез белков в позднем эмбриогенезе. Этилен активирует образование белков-ферментов, участвующих в процессах, стимулирующих созревание плодов. Однако наряду с действием на дифференциальную активность генома большое значение имеет влияние фитогормонов на мембраны. Действие на уровне мембран, по-видимому, характерно для всех фитогормонов. Так, существуют данные, что под влиянием ауксина изменяется толщина мембран. Гормоны регулируют проницаемость мембран. Ауксины и цитокинины усиливают поступление ионов через мембраны. АБК и этилен индуцируют выход ионов из клетки. Под влиянием гиббереллинов возрастает проницаемость мембран для Сахаров. Показано также, что гиббереллин вызывает новообразование мембран эндоплазматического ретикулума, способствуя синтезу их липидных компонентов.

Показано, что под влиянием ауксина происходит выход протонов на наружную сторону плазмалеммы, развивается гиперполяризация мембран, возрастает  $\Delta\mu\text{H}^+$  (В.В. Полевой). Как известно,  $\Delta\mu\text{H}^+$  возникает либо благодаря работе редокс-цепи, либо за счет распада АТФ в результате действия АТФ-фазы:  $\Delta\mu\text{H}^+ \rightarrow \text{АТФ} \rightarrow \Delta\mu\text{H}^+$ . Имеются данные, что ИУК активизирует АТФазу, локализованную в плазмалемме. Это и может быть причиной активации выхода протонов ( $\text{H}^+$ -помпа). Вместе с тем ауксины повышают интенсивность дыхания, ускоряя работу дыхательной цепи (редокс-цепь), следствием чего также может быть усиление выброса протонов через мембрану митохондрий. Этот механизм является одной из основ действия ИУК на рост растений. В настоящее время признано, что способность к росту определяется энергетическим потенциалом клетки (отношение АТФ/АДФ). При взаимодействии с мембранами фитогормоны влияют именно на поток энергии. Усиливаются процессы окислительного фосфорилирования (ауксины), фотосинтетического фосфорилирования (гиббереллины, цитокинины).

Образовавшаяся после взаимодействия фитогормонов с мембранами АТФ, наряду с использованием на различные синтезы, может служить источником образования циклической АМФ (цАМФ). Последняя образуется из АТФ при участии связанного с мембранами фермента аденилатциклазы. Под влиянием цАМФ активируются ферменты протеинкиназы, катализирующие фосфорилирование белков, участвующих в сигнальных цепях и транскрипции. Изложенный материал показывает, что под влиянием условий среды, а также в зависимости от свойств данной клетки (ее местоположения) в ней создается определенное соотношение гормонов. Это, в свою очередь, определяет развертывание генетической программы, темпы роста, дифференциацию и развитие. Надо только учитывать, что клетка должна быть восприимчива, или компетентна, к действию фитогормонов, в частности, должна обладать соответствующими рецепторами.

### **Применение фитогормонов в практике растениеводства**

Для успешного практического применения всех фитогормонов или их синтетических заменителей необходимо соблюдение определенных условий:

1. Фитогормоны оказывают влияние лишь тогда, когда в растении их недостает. Это чаще всего наблюдается во время прорастания семян, цветения, образования плодов, а также когда нарушена целостность растительного организма, например, черенки, изолированные ткани. В некоторых случаях условия внешней среды препятствуют образованию гормонов, тогда этот недостаток может быть восполнен их экзогенным внесением.

2. Как уже упоминалось, клетки, ткани, органы должны быть компетентны (восприимчивы) к фитогормонам. Компетенция связана с наличием рецепторов, а также с общим состоянием внутриклеточных процессов. Клетка может быть на одной фазе роста компетентна к внесению данного фитогормона, а на другой — нет.

3. Необходимо достаточное снабжение растения водой и питательными веществами.

4. Действие всех гормонов зависит от концентрации. Избыточная

концентрация вызывает не стимуляцию, а резкое торможение роста и даже гибель растений.

5. Эндогенные (естественные) фитогормоны определенным образом локализованы в отдельных компартментах (отсеках) клетки. При внесении извне распределение гормонов будет иным. В этой связи экзогенное внесение не может полностью заменить гормоны, образовавшиеся при естественном метаболизме.

В настоящее время фитогормоны применяются в следующих направлениях.

#### **Ауксины и их синтетические заменители:**

1. Для усиления корнеобразования у черенков (Р.Х. Турецкая). Обработка нижних концов черенков ИУК в концентрации 50 мг/л или ее синтетическими аналогами (индолилмасляной, а-нафтилуксусной кислотой) вызывает приток к ним питательных веществ, при этом процесс корнеобразования усиливается. Этот прием широко применяется при вегетативном размножении растений.

2. Для усиления корнеобразования и восстановления корневой системы при пересадке растений. Для этого саженцы окунают в пасту из глины с добавлением ИУК или ИМК.

3. Для образования партенокарпических плодов, повышения урожая томатов и некоторых других культур. Опрыскивание цветков томатов раствором синтетических регуляторов роста типа ауксина (например, трихлорфеноксиуксусной кислотой в концентрации 50 мг/л) приводит к образованию партенокарпических бессемянных плодов. Плоды растут быстрее и характеризуются более высоким содержанием Сахаров. Одновременно с усилением роста плодов в результате перераспределения питательных веществ рост вегетативных органов (пасынков) замедляется. К недостаткам этого приема следует отнести большую подверженность образующихся плодов различного рода заболеваниям.

4. Для предохранения плодов от предуборочного опадения. При

большом количестве завязавшихся плодов часть их опадает до созревания. Регуляторы типа ауксина, вызывая дополнительный приток питательных веществ к плодам, препятствуют образованию отделительного слоя. Обработка деревьев проводится а-нафтилукусусной кислотой в концентрации 10 мг/л за две недели до уборки.

5. Для ускорения прорастания семян некоторых растений. Этот прием дает благоприятные результаты лишь на мелкосемянных растениях, поскольку крупные семена содержат достаточное количество собственных гормонов. Хорошие результаты получены при обработке семян сахарной свеклы ИУК в концентрации 10 мг/л.

6. В высоких концентрациях регуляторы роста типа ауксина, например 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота (2,4-Д), могут применяться как селективные гербициды. Поскольку для разных видов растений оптимальные концентрации фитогормонов различны, то это позволяет использовать 2,4-Д в качестве селективного гербицида для борьбы с сорняками в посевах злаковых культур. Исследованиями (Ю.В. Ракитин, В.А. Земская) показано, что различная устойчивость растений к 2,4-Д связана с различиями в скорости ее детоксикации (обезвреживания) в растительном организме.

### **Гиббереллины.**

1. Под влиянием гиббереллина заметно усиливается рост стебля конопли, сахарного тростника. Увеличивается выход волокна конопли с гектара.

2. Опрыскивание в концентрации 25 мг/л повышает урожай зеленой массы кормовых бобов. Увеличивается продуктивность растений, возделываемых для получения зеленой массы. Однако урожай семян при этом снижается.

Широкое применение получили этиленпродуценты — соединения, которые после опрыскивания растений распадаются с образованием этилена. Наиболее распространенным этиленпродуцентом является 2-хлорэтилфосфоновая кислота  $\text{ClCH}_2\text{CH}_2\text{PO}(\text{OH})_2$ , которая при значении  $\text{pH} > 4$  распадается с выделением этилена. Известно много препаратов, содержащих 2-

ХЭФК: этрел, гидрел, кампозан, этефон.

### **Этилен-продуценты применяют:**

1. Для ускорения созревания плодов.
2. Для ускорения созревания и облегчения уборки томатов, яблок, облепихи, винограда, цитрусовых, поскольку ускоряется образование отделительного слоя в плодоножке.
3. Для усиления отделения латекса у каучуконосных деревьев гевеи, ускорять выделение живицы у сосны.
4. Для ускорения опадения листьев — дефолиации. Дефолиация облегчает условия машинной уборки ряда культур, например хлопчатника.
5. Для индукции цветения манго, авокадо, ананасов и других культур.
6. Обработка этрелом растений огурца вызывает преимущественное образование женских цветков.
7. Для борьбы с полеганием зерновых культур в посевах, например, ржи и ячменя, поскольку этиленпродуценты способствуют формированию укороченного толстого стебля.

### **Взаимодействие фитогормонов**

Рост растений и формообразовательные процессы регулируются определенным соотношением фитогормонов. Если бы появление каждого нового органа, каждый морфогенетический процесс требовали своего гормона, то должно было бы быть множество гормонов. Тогда как из двух или трех веществ можно создать бесчисленное множество различных соотношений. При этом появление каждого органа, направление и темпы роста будут зависеть именно от этого определенного соотношения. Это положение можно проиллюстрировать многими примерами. Так, значение соотношений между ауксином и цитокинином хорошо показано в опытах с выращиванием изолированных тканей. Увеличение в питательной среде отношения ауксин/кинетин приводит к тому, что из массы недифференцированных клеток (каллуса), выращиваемых в стерильных условиях, дифференцируется корень. Уменьшение указанного соотношения приводит к дифференциации побегов.



На разных этапах онтогенеза под влиянием различных условий внешней среды соотношение фитогормонов меняется, и именно это изменяет скорость и направление роста и морфогенеза растительных организмов. Так, у растений картофеля выявлены ключевые соотношения фитогормонов, определяющие темпы роста органов. Для стебля это отношение гиббереллина к АБК, для столонов ауксина + гиббереллина/АБК, для клубней ауксина к АБК (Т.Н. Пузина). Как мы видели, отдельные фитогормоны в процессе своего образования проходят через одни и те же реакции, имеют общих предшественников. Это приводит к формированию метаболических вилок, в результате чего в зависимости от условий происходит образование одного или другого вещества (В.И. Кефели). Нельзя также не учитывать, что одни гормоны могут оказывать влияние на ферменты, катализирующие синтез или разрушение других гормонов, и тем самым изменять их содержание. Так, известно, что под влиянием гиббереллинов содержание ауксинов растет. Как уже упоминалось, ауксин может вызывать накопление этилена. Это проявляется при росте корня. Ауксин активирует его рост. Однако высокие концентрации ауксина индуцируют синтез этилена, который рост корня подавляет. Следовательно, этилен контролирует действие ауксина по принципу обратной связи.

Вместе с тем каждый из фитогормонов играет свою специфическую роль в процессах обмена, хотя внешнее проявление их действия может быть одинаковым (рост клеток растяжением, деление клеток и др.). В этой связи не всегда бывает просто выяснить, является ли данное проявление прямым результатом действия определенного фитогормона или косвенным (через уменьшение или увеличение содержания другого фитогормона). Так, гиббереллины, как и ауксин стимулируют растяжение клеток, но механизм действия иной. Гиббереллины действуют с меньшей скоростью. Лаг-период роста, индуцированного гиббереллином, составляет от 40 мин до 2—3 ч, тогда как ауксина — 2—3 мин. Вместе с тем изучение эффектов этих двух фитогормонов показало, что на рост растяжением они действуют вместе и их влияние носит аддитивный характер, т. е. они усиливают друг друга. Ауксин

вызывает подкисление, благодаря активации протонной помпы, а гиббереллин — образование экстенсина, который повышает растяжение клеточных стенок. Гормоны оказывают влияние на энергетический обмен клетки. При этом ауксины повышают сопряженность окислительного фосфорилирования, тогда как гиббереллины и цитокинины влияют на процесс фотосинтетического фосфорилирования.

### **Ростовые корреляции. Циркадные ритмы**

При рассмотрении особенностей роста необходимо учитывать, что все органы растительного организма взаимосвязаны и оказывают влияние друг на друга. Зависимость роста одной ткани от другой или роста одного органа от другого называют коррелятивным ростом. Корреляции роста проявляются на разных уровнях. Рост и дифференциация каждой клетки зависят от окружающих ее клеток и тканей. Именно поэтому клетка, выделенная из ткани, растет и дифференцируется по иному пути. Явление корреляции проявляется и на уровне отдельных тканей. Так, дифференциация ксилемы ускоряется в присутствии меристематических клеток. Деление камбиальных клеток происходит наиболее интенсивно в зоне, расположенной непосредственно под листом. Особенно ясно взаимодействия (корреляции) проявляются при рассмотрении роста отдельных органов растения. Наблюдается взаимозависимость между ростом стебля и корня. Часто рост главного побега оказывает влияние на рост боковых. В одних случаях под влиянием главного побега происходит только замедление роста боковых побегов (томаты), в других — полное его прекращение (подсолнечник). Боковые почки растения при интенсивном росте верхушечной могут на протяжении всего вегетационного периода оставаться в покое, однако достаточно удалить верхушечную почку, чтобы боковые начали интенсивно расти. Сходное положение можно наблюдать и на корневой системе. Удаление кончика корня вызывает его усиленное ветвление. Торможение роста боковых побегов верхушечным органом называют апикальным доминированием. Оно ярко проявляется и у древесных растений. Можно привести и другие примеры

взаимного влияния органов. Так, удаление цветков стимулирует рост вегетативных органов. Удаление боковых побегов (пасынков) вызывает усиленный рост плодов и др. Ростовые корреляции широко используются в практике растениеводства. Благоприятное влияние таких приемов, как прищипывание кончика корня при высадке рассады овощных культур, пасынкование (удаление боковых побегов) томатов, чеканка (удаление верхушки) хлопчатника основано на корреляционных эффектах. Основное значение в обеспечении взаимного влияния органов растения принадлежит гормонам, в особенности соотношению ауксинов и цитокининов. Как уже упоминалось, действие ауксина зависит от концентрации. По данным Тиманна, одна и та же концентрация ауксина стимулирует рост верхушечного побега и подавляет рост боковых почек. Ауксины, образовавшиеся в верхушечной почке, передвигаясь вниз, тормозят рост боковых почек. Удаление верхушки побега приводит к уменьшению концентрации ауксинов в боковых почках, в результате чего они трогаются в рост. Если вместо удаленной верхушки на срез нанести пасту, содержащую гетероауксин (ИУК), то рост боковых почек приостанавливается. Этот эксперимент ясно показывает значение ауксинов в явлениях апикального доминирования. Однако причина тормозящего влияния ауксинов остается невыясненной. В последнее время высказывается предположение, что под влиянием ауксинов накапливается этилен, и это вызывает торможение роста. Большую роль во взаимодействии органов играют и цитокинины. Как уже упоминалось, действие цитокининов в этом отношении противоположно ауксинам. Возможно, что боковые почки не растут из-за недостатка цитокининов. Определенное значение имеет накопление в покоящихся почках ингибиторов роста (В.И. Кефели). Кроме этилена здесь может играть роль накопление АБК. Нельзя не учитывать также баланса питательных веществ, складывающегося в растительном организме. Естественно, что удаление одних органов вызывает усиленный приток питательных веществ к другим. Таким образом, явление апикального доминирования зависит, по-видимому, от разных причин, как гормональных,

так и трофических.

### **Циркадные ритмы**

Как известно, для растений характерны ритмические колебания некоторых процессов. В естественных условиях ритм этих процессов синхронизирован с суточным, 24-часовым. Такие ритмы получили название циркадных циклов. Ритмические колебания проявляются в скорости роста, митотической активности, движении листьев у ряда растений (фасоль, клевер) и в других процессах. В естественной обстановке ритмы подгоняются к определенной суточной смене условий (день, ночь). Однако они сохраняются долгое время и в постоянных условиях среды (например, в темноте). В качестве примера можно привести «сон» листьев некоторых растений (клевер). При выдерживании в темноте листья клевера продолжают ритмические движения с периодом около 23 ч. Это привело к выводу, что растительный организм, так же как и животный, может измерять время, т. е. существуют биологические часы (Е. Бюннинг). Измерение времени может осуществляться в организме по типу песочных часов. Это устройство, при котором время измеряется как интервал, требующийся для протекания какого-то процесса, идущего с постоянной скоростью. Это может быть накопление массы растения (возраст) или накопление какого-то вещества (гормона или соотношения гормонов). Второй возможный механизм измерения времени — по типу маятника-осциллятора по ритмическим колебаниям, которые проходят через определенные промежутки времени. У организмов это могут быть две обратимые реакции — образование того или иного вещества, ритмически изменяющегося. Однако показано, что биологические часы в большинстве случаев независимы от температуры. В связи с этим полагают, что в основе биологических часов лежат какие-то физические процессы. Это может быть изменение свойств мембран или фотохимические превращения:  $\Phi_K$ - $\Phi_{DK}$ . Возможно, именно эти механизмы лежат в основе измерения времени цветения.

### **Движения растений. Тропизмы и настии**

Растительный организм обладает способностью к определенной

ориентировке своих органов в пространстве. Реагируя на внешние воздействия, растения меняют ориентировку органов. Различают движения отдельных органов растения, связанные с ростом — ростовые и с изменениями в тургорном напряжении отдельных клеток и тканей — тургорные. Ростовые движения, в свою очередь, бывают двух типов: тропические движения, или тропизмы,— движения, вызванные односторонним воздействием какого-либо фактора внешней среды (света, силы земного притяжения и др.); настические движения, или настии,— движения, вызванные общим диффузным изменением какого-либо фактора (света, температуры и др.). В зависимости от фактора, вызывающего тропические движения, различают геотропизм, фототропизм, хемотропизм, тигмотропизм, гидротропизм. Геотропизм — движения, вызванные односторонним влиянием силы тяжести. Если положить проросток горизонтально, то через определенный промежуток времени корень изгибается вниз, а стебель — вверх. Еще в начале XIX в. был изобретен прибор клиностат. В этом приборе проросток в горизонтальном положении привязывается к вращающейся оси. Благодаря этому сила притяжения действует попеременно на нижнюю и верхнюю стороны проростка. В этом случае рост проростка идет строго горизонтально и никаких изгибов не наблюдается. Эти опыты доказали, что изгибы стебля и корня связаны с односторонним действием силы земного притяжения. Изгиб корня вниз (по направлению действия силы притяжения) называют положительным геотропизмом.

**Геотропическая реакция** — «пороговое» явление, т. е. геотропический изгиб происходит лишь при достижении раздражителем какого-то определенного уровня. Количество раздражителя равно силе гравитации, умноженной на время. Для того чтобы произошел изгиб, проросток должен быть выдержан в горизонтальном положении определенное время (время презентации). Если проростки выдержать это время в горизонтальном положении, а затем поместить вертикально, то все равно изгиб произойдет. При строго горизонтальном положении проростка время презентации наименьшее. Чем ближе положение проростка к вертикальному, тем больше время

презентации. Это понятно, так как сила земного притяжения наибольшая при горизонтальном положении. Время презентации составляет примерно 3—5 мин. Время, необходимое для проявления изгиба, — 45—60 мин. Направление геотропической реакции может изменяться в процессе роста организма, а также в зависимости от условий среды. Так, для цветоножки мака до распускания бутона характерен положительный геотропизм, а после распускания цветков — отрицательный. При пониженной температуре отрицательный геотропизм стебля может переходить в диагеотропизм (стелющиеся формы).

**Фототропизм** — движения, вызванные неравномерным освещением разных сторон органа. Если свет падает с одной стороны, стебель изгибается по направлению к свету — положительный фототропизм. Корни обычно изгибаются в направлении от света — отрицательный фототропизм. Ориентировку пластинок листьев перпендикулярно к падающему свету (при большой интенсивности света) называют диафототропизмом. Для восприятия одностороннего освещения также необходимо определенное время презентации, которое зависит от силы одностороннего освещения. В зависимости от возраста растения и от условий среды направление фототропических изгибов может меняться. Так, у настурции до цветения для стебля характерен положительный фототропизм, а после созревания семян — отрицательный.

**Хемотропизм** — это изгибы, связанные с односторонним воздействием химических веществ. Хемотропические изгибы характерны для пыльцевых трубок и для корней растений. Если пыльцу положить на предметное стекло в среду, содержащую сахарозу, и одновременно поместить туда кусочек завязи, все пыльцевые трубки в процессе роста изогнутся по направлению к завязи. Корни растений изгибаются по направлению к питательным веществам. Если питательные вещества не перемешаны со всей почвой, а распределяются отдельными очагами, корни растут по направлению к этим очагам. Такая способность корней

определяет большую эффективность гранулированных удобрений. Корни растут по направлению к отдельным гранулам, содержащим питательные вещества. При таком способе внесения питательных веществ создается также повышенная концентрация их около корня, что обуславливает их лучшую усвояемость.

**Гидротропизм** — это изгибы, происходящие при неравномерном распределении воды. Для корневых систем характерен положительный гидротропизм.

**Аэротропизм** — ориентировка в пространстве, связанная с неравномерным распределением кислорода. Аэротропизм свойствен в основном корневым системам.

**Тигмотропизм** — реакция растений на одностороннее механическое воздействие. Тигмотропизм свойствен лазающим и вьющимся растениям.

Настические движения бывают двух типов: **эпинастии** — изгиб вниз и **гипонастии** — изгиб вверх. В зависимости от фактора, вызывающего те или иные настические движения, различают термонастии, фотонастии, никтинастии и др.

**Термонастии** — движения, вызванные сменой температуры. Ряд растений (тюльпаны, крокусы) открывают и закрывают цветки в зависимости от температуры. При повышении температуры цветки раскрываются (эпинастические движения), при снижении температуры закрываются (гипонастические движения).

**Фотонастии** — движения, вызванные сменой света и темноты. Цветки одних растений (соцветия одуванчика) закрываются при наступлении темноты и открываются на свету. Цветки других растений (табака) открываются с наступлением темноты.

**Никтинастии** («никти» — ночь) — движения цветков и листьев растений, связанные с комбинированным изменением, как света, так и

температуры. Такое комбинированное воздействие наступает при смене дня ночью. Примером являются движения листьев у некоторых бобовых, а также у кислицы. К ростовым движениям относятся и круговые движения концов молодых побегов и кончиков корней относительно оси. Такие движения называют круговые нутации. Примерами являются движения стеблей вьющихся растений (хмель), усиков лазающих растений. Это необходимо для поиска опоры при движении к свету стеблей.

**Тургорные движения.** Не все настические движения относятся к ростовым. Некоторые связаны с изменением тургора. К ним относятся никтинастические движения листьев. Так, для листьев многих растений характерны ритмические движения — у клевера наблюдается поднятие и складывание листочков сложного листа ночью. Этот тип движений связан с изменением тургора в специализированных клетках листовых подушечек.

**Сейсмонастии** — движения, вызванные толчком или прикосновением, например движение листьев у венеиной мухоловки или у стыдливой мимозы. В результате прикосновения листья мимозы опускаются, а листочки складываются. Реакция происходит чрезвычайно быстро, спустя всего 0,1 с. При этом раздражение распространяется со скоростью 40—50 см/с. Сейсмонастические движения листьев мимозы могут происходить и под влиянием местных тепловых, электрических или химических воздействий. Эти движения связаны с потерей тургора нижней стороны листа. Значение подобной двигательной реакции заключается в предотвращении повреждений от ливневых дождей и сильных ветров.

**Автонастии** — самопроизвольные ритмические движения листьев, не связанные с какими-либо изменениями внешних условий. Так, листья тропического растения десмидиум претерпевают ритмические колебания.



## **Физиологическая природа ростовых движений растений**

Все движения растений приводят к определенной ориентировке органов в пространстве. Они выработались в процессе эволюции как приспособление к лучшему использованию света, питательных веществ и других условий среды. Так, отрицательный геотропизм и положительный фототропизм стебля позволяют растению выносить листья к свету. Рост корня вниз и уклонение от света способствуют углублению его в почву и лучшему использованию питательных веществ. Изменение направления роста стебля при пониженной температуре приводит к образованию более устойчивых стелющихся форм. Открывание и закрывание цветков в определенные периоды суток является приспособлением к лучшему опылению. В основе всех ростовых движений лежит неравномерный рост разных сторон органа. При геотропических изгибах у стебля быстрее растет нижняя, а у корня верхняя сторона. При положительном фототропическом изгибе стебля быстрее растет затененная сторона и т. д. Эпинастические движения связаны с разрастанием морфологически верхней стороны органа листа или лепестка цветка, а гипонастические — с разрастанием морфологически нижней стороны. Все указанные движения характерны лишь для молодых органов, не потерявших еще способности к росту, и в таких условиях, в которых ростовые процессы осуществимы. В 1928 г. Н.Г. Холодный и Ф. Вент выдвинули гормональную теорию тропизмов, которая в дальнейшем была подтверждена многочисленными экспериментами. Согласно этой теории, при нормальном освещении и вертикальном положении проростка ток гормона (ауксина), вырабатываемого в верхушке органа, распределяется равномерно. Следствием этого является равномерный рост. При одностороннем освещении либо при горизонтальном положении ауксин распределяется неравномерно, результатом чего является неравномерный

рост и изгиб органа. Так, в случае одностороннего освещения стебля ауксин концентрируется на затененной стороне, благодаря чему она растет быстрее, и стебель изгибается в сторону света. Результаты экспериментов показывают роль в фототропизме точки роста — место, где происходит восприятие света и синтез ауксина. Показано, что декапитированные колеоптилы только через 3 ч возобновляют способность реагировать на одностороннее освещение. Для проявления реакции на неравномерное освещение (фототропизм) должен существовать какой-то фоторецептор. Природа такого фоторецептора (пигмента) окончательно не установлена. Однако изучение спектра действия показало, что наиболее эффективным для проявления фототропизма является синий свет. Полагают, что фоторецептором в этом случае является флавопротеин.

**Флавопротеин** — это фосфорилированная протеинкиназа, которая стимулируется синим светом. Спектр действия активирования синим светом этой киназы совпадает со спектром действия активации фототропизма. Одностороннее восприятие света фоторецептором вызывает электрическую поляризацию тканей, градиент фосфорилирования и, как следствие, отклонение тока ауксинов и повышение их концентрации на затененной стороне. Под влиянием силы земного притяжения при горизонтальном положении проростка ауксин концентрируется на нижней стороне органа. Это приводит к быстрому росту нижней стороны стебля, и он изгибается вверх. Ауксин концентрируется также и на нижней стороне корня. Однако оптимальная концентрация ауксина для корня примерно в 1000 раз ниже, чем для стебля. Из-за этого увеличение концентрации ауксина на нижней стороне корня приводит к торможению ее роста, и корень изгибается вниз. Необходимо указать, что тормозящее влияние высоких концентраций ауксина, возможно, является результатом накопления под его влиянием этилена. Важным объектом исследования геотропизма являются мутанты, которые не реагируют на земное притяжение — агравитропы. Исследования мутантов подтверждают гипотезу Холодного —

Вента о том, что ауксин является необходимым условием гравитропизма. В отличие от фототропизма при геотропизме все части растения одинаково воспринимают силу тяжести. Вместе с тем появляются данные, что в осуществлении геотропических движений большую роль играют ингибиторы роста, прежде всего абсцизовая кислота. В экспериментах с корнями кукурузы было показано, что источником ингибиторов роста является корневой чехлик. Под влиянием гравитации ингибиторы роста, образовавшиеся в корневом чехлике, накапливаются на нижней стороне горизонтально расположенного корня, и, как следствие, рост нижней стороны тормозится, корень изгибается вниз. Таким образом, корневой чехлик не только воспринимает раздражение, но и отвечает за образование и распределение гормональных веществ. Существуют различные гипотезы, объясняющие первичный механизм восприятия геотропического раздражения. Согласно одной из них, под влиянием одностороннего действия силы тяжести в клетках апикальной зоны (для корней в корневом чехлике) происходит перемещение более тяжелых частиц — статолитов (главным образом крахмальные зерна или, точнее, амилопласты). Под влиянием одностороннего воздействия земного притяжения статолиты скапливаются на одной стороне органа. Крахмальные зерна присутствуют почти во всех геотропически чувствительных тканях.

Интересно, что в результате голодания крахмальные зерна исчезают, и геотропическая чувствительность не проявляется. Мутанты кукурузы, характеризующиеся меньшим содержанием амилопластов, обладают меньшей геотропической чувствительностью. Имеются данные, что перемещающиеся статолиты оказывают давление на мембраны клеток нижней стороны органа. Под электронным микроскопом можно наблюдать сжатие цистерн эндоплазматического ретикулума. Можно предполагать, что именно скопление статолитов на нижней стороне органа, в свою очередь, вызывает передвижение веществ, регулирующих рост, что и приводит к неравномерному росту и изгибу. Однако в некоторых случаях геотропическая чувствительность сохраняется и при отсутствии амилопластов. Это показано на лишенных крахмала мутантах, а

также на организмах, не имеющих статолитов, например, зеленой водоросли хара. Предполагают, что у этой водоросли вместо статолитов реагируют микрофиламенты и сила тяжести воспринимается всей цитоплазмой. Возможно, что в этих случаях роль статолитов выполняют другие частицы (митохондрии, диктиосомы). Выдвинута также гипотеза, согласно которой геотропическую реакцию контролирует плазматическая мембрана, которая связывает кальциевыми каналами цитоскелет и клеточную стенку. Эти каналы реагируют на силу тяжести, в результате изменяется и возникает новый порядок взаимосвязи между цитоскелетом и клеточной стенкой. Эта модель объясняет, почему хара и лишенные крахмала мутанты арабидопсиса реагируют на силу тяжести.

Второй важной характеристикой являются электрические явления в клетках. Хотя этот тип регуляции больше характерен для животных, но растения его все равно используют.

### **Электротонические поля и токи**

Между всеми частями растения существует разность потенциалов, которая изменяется сравнительно медленно. Апоикальная почка двудольных растений заряжена положительно по отношению к основанию стебля. Проростки кончика корня и зона корневых волосков заряжены положительно по отношению к зоне растяжения. Между этими участками возникают токи порядка 0,1 – 0,4 мкА, которые медленно изменяются, в том числе и в ритме колебаний. Эти электротонические разности потенциалов имеют функциональное значение. Следствием всякого изменения микроструктуры электрических полей в тканях может быть перераспределение подвижных белковых компонентов в мембранах, в результате чего возникает новое физиологическое состояние клеток.

### **Потенциал действия (ПД)**

При кратковременном воздействии стрессовых факторов в клетке развивается ПД, который может быть местным или распространяющимся. Он обусловлен ионными потоками через плазмалемму. Из цитоплазмы выходят

ионы  $\text{Cl}^-$ , а входят в нее катионы  $\text{Ca}^{+2}$  и, возможно,  $\text{H}^+$ . Это обусловлено не только электрическим потенциалом, но и тем, что в клеточных стенках концентрации  $\text{Ca}^{+2}$  и  $\text{H}^+$  на 2 – 3 порядка выше, чем в цитоплазме. Вход катионов и выход  $\text{Cl}^-$  приводит к деполяризации мембранного потенциала (МП), что способствует открытию потенциалзависимых калиевых каналов, и  $\text{K}^+$ , выходя по электрохимическому градиенту из клетки, гиперполяризует мембранный потенциал. Затем ионные насосы возвращают ионное равновесие в исходное состояние. Таким образом, возникает типичный ПД – электроотрицательный импульс. Амплитуда этого импульса достигает 100–160 мВ, а длительность – от 0,5 до нескольких десятков секунд. У высших растений распространение ПД происходит по проводящим пучкам стеблей. Скорость распространения у большинства растений – 0,08–0,5 см/с. При действии на листья различных факторов электрический сигнал передается корням, а через несколько секунд изменяется их функциональная активность, например скорость поглощения катионов. У проростков ПД возникает даже при сравнительно незначительных изменениях температуры (около 3–5°C). Это указывает на существование у растений быстрой электрической связи, однако объем информации, передаваемой таким образом, очень мал. Все системы межклеточной регуляции растений (трофическая, гормональная, электрофизиологическая) тесно взаимосвязаны. Например, ИУК, действуя на функциональную активность мембран, оказывают влияние на электрофизиологические градиенты между различными частями растения, которые, в свою очередь, участвуют в процессе транспорта как фитогормонов, так и трофических факторов. Каждая из этих систем действует на клетки через системы внутриклеточной регуляции, т. е. изменяя функциональную активность ферментов и мембран, влияя на интенсивность и направленность синтеза нуклеиновых кислот и белков. Создается единая иерархическая система регуляции, определяющая взаимодействие всех частей растения.

Мальтоза образуется из крахмала, почему тогда этот дисахарид

животный?

Процессы раздражимости и возбудимости. Живые организмы способны реагировать на изменения в среде, но не на все. Эти изменения должны обладать определенной степенью интенсивности – порогом действия. Изменения окружающей среды, оцениваемые живой системой, называются раздражителями, которые могут быть как внутренними, так и внешними. Однако во всех случаях они будут внешними по отношению к конкретной клетке. В качестве раздражителей могут выступать свет, температура, влажность, различные химические вещества, электромагнитные поля и др.

Все раздражители можно разделить на три группы: физические (температура, свет и др.); физико-химические (изменения осмотического давления, реакции среды, электролитного состава, коллоидного состояния); химические (гормоны, яды и др.); биологические (микроорганизмы, насекомые и др.). По физиологическому значению раздражители делят на адекватные, т. е. действующие на данную биологическую структуру в естественных условиях, к восприятию которых она специально приспособлена и чувствительность к которым у нее очень высока, и неадекватные, для восприятия которых клетка, орган специально не приспособлены, а поэтому реакции на такие воздействия могут привести к повреждениям.

Возбуждение – процесс преобразования внешней энергии, происходящий в клетке под влиянием внешних раздражителей. Способность к возбуждению называется возбудимостью. Возбудимость – способность клеток переходить в функционально активное состояние в ответ на действие раздражителя. Она является неотъемлемым компонентом раздражимости, присуща всем живым клеткам. Явление раздражимости, или возбудимости, с одной стороны, лежит в основе взаимодействия организма как целой системы с элементами его внутренней среды, а с другой – определяет реакцию организма на внешние факторы. Поэтому свойство раздражимости обеспечивает и целостность растительного организма, и его адекватную реакцию на изменение факторов внешней среды.

Свойством возбудимости обладает цитоплазма любых клеток. Клетки, их группы или отдельные белковые структуры, обладающие повышенной чувствительностью к определенным видам раздражителей, обусловленной особенностью их строения, называются рецепторами. У растений обнаружены фото-, хемо- и механорецепторы. Функциональная активность фоторецепторов обеспечивает фототаксисы, фототропизмы, фотонастии и восприятие фотопериодических сигналов. Хеморецепция позволяет растительным организмам реагировать на аттрактанты, трофические факторы внешней среды (хемотаксисы, хемотропизмы) и фитогормоны. Механорецепция лежит в основе таких явлений, как геотропизмы, тигмотропизмы, сейсмонастии. В целом, взаимодействие стимула внешней среды с рецепторной клеткой происходит на плазматической мембране. В плазматической мембране рецепторных клеток локализованы особые белковые молекулы, которые первыми взаимодействуют с раздражителем. Воздействие раздражителя на белковую молекулу изменяет ее связи с соседними липидами и белками и приводит к изменению проницаемости всей плазматической мембраны, ионного равновесия, деполяризации и появлению рецепторного потенциала.

Первоначально происходит специфическое взаимодействие раздражителя с белком, т. е. кодирование. Кодирование стимула является пусковым (триггерным) механизмом общего возбуждения рецепторной клетки. Затем происходят изменения электропотенциалов и другие процессы. Следовательно, реакция организма на изменения в окружающей среде состоит из трех этапов: возникновение возбуждения в месте действия раздражителя; передача возбуждения к месту реализации ответной реакции; сама ответная реакция. У простейших и растений может отсутствовать второй или третий элемент ответной реакции организма на действие раздражителя. В ответ на любое раздражение специализированная клетка, ткань, орган реагируют неспецифически, т. е. реакциями, являющимися основными функциями этих образований. Признаки возбужденного состояния клеток: отрицательный электрический заряд, всегда появляющийся на поверхности

возбужденного участка по отношению к невозбужденному; освобождение и выход из клеток некоторых ионов, например калия; резкая активация обмена веществ, сопровождающаяся повышением температуры. Механизм возникновения и распространения возбуждения в растениях связан с изменениями ионной проницаемости и колебаниями мембранного потенциала клеток, по которым перемещается импульс ПД.

## **Развитие растений**

### **Основные этапы развития растений**

Развитие – это качественные изменения структуры и функциональной активности растения и его частей (органов, тканей, клеток) в процессе онтогенеза. Возникновение качественных различий между клетками, тканями и органами получило название дифференцировки. В понятие «развитие» входят также и возрастные изменения. Развитие высших растений подразделяют на четыре возрастных этапа: эмбриональный; ювенильный; репродуктивный (зрелость); старость.

Эмбриональный этап онтогенеза семенных растений – развитие зародыша от зиготы до созревания семени включительно.

Ювенильный этап – этап молодости – включает прорастание семян или органов вегетативного размножения и характеризуется накоплением вегетативной массы. Растения в этот период, как правило, не способны к половому размножению.

Репродуктивный этап – этап зрелости и размножения – характеризуется готовностью к зацветанию, заложением репродуктивных органов (цветков, органов вегетативного размножения), их ростом и развитием, формированием семян и плодов.

Этап старости и отмирания – период от полного прекращения плодоношения до естественной смерти организма.

Каждый из этих этапов включает, как правило, несколько фаз, закономерно следующих друг за другом. Развитие организма зависит от



генетической программы развития и повторяется из поколения в поколение. Закодированы не только морфологические признаки, но и время их появления. Развитие организма – это необратимое явление, так как в течение жизненного цикла происходят необратимые структурные и возрастные изменения всего организма, клеток, тканей, органов, усложняются взаимоотношения между частями растения. Однако в различных внешних условиях генетическая программа может реализовываться разными путями, давая разные модификации. Таким образом, можно констатировать, что высшее растение – это прикрепленный фототрофный организм, который характеризуется постоянным ростом, наличием двух основных регуляторных центров (верхушка побега, кончик корня), высокой способностью к вегетативному размножению и регенерации. Его процессы роста и развития находятся под контролем генома и регулируются рядом внутренних и внешних факторов. Реализация каждой генетической программы развития осуществляется при постоянно изменяющихся условиях внешней среды. Поэтому для растения определяющее значение имеет согласованность влияния внешних и внутренних факторов, участвующих в регулировании процессов роста и развития каждой клетки и всего организма в целом. Наиболее важные отличия растений от животных организмов касаются особенностей их роста и развития. В связи с этим можно выделить три принципиальных различия: во-первых, растения, в отличие от большинства животных, способны размножаться неполовым, вегетативным, путем; во-вторых, у растений очень высока скорость и способность к регенерации при повреждении (за счет клеток меристематических тканей, а также дедифференцировки некоторых клеток в меристематические, образования каллусных тканей и формирования новых очагов деления и роста); в-третьих, растения растут в течение всей своей жизни; для них особенно важно функционирование апикальных меристем верхушки побега и корня, в которых постоянно идут процессы деления клеток; основной тип роста, за счет которого осуществляется наращивание массы растения, –растяжение.

Способность клеток к дифференцировке и формированию нового организма называют тотипотентностью.

### **Морфологические, физиологические и метаболические особенности этапов в онтогенеза**

Развитие – это изменения в новообразовании элементов структуры организма, обусловленные онтогенезом, или жизненным циклом (В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева). Различают автономное и индуцированное развитие. Автономное развитие осуществляется под влиянием только внутренних возрастных и других изменений, возникающих в самом организме. Индуцированное развитие также требует индукции со стороны внешних факторов. Индукция развития – влияние внешних факторов или одной части растения на другую, приводящее к детерминации (определению) развития организма, органа или ткани. Индукторы – это факторы внешней среды, гормоны, метаболиты. В онтогенезе, как уже отмечалось, выделяют несколько этапов: эмбриональный, ювенильный, репродуктивный, старость.

Эмбриональный охватывает развитие зародыша (от зиготы до созревания семян включительно). Все процессы эмбриогенеза у покрытосеменных осуществляется в семязачатке (семязачатке), которая(ый) формируется на плодолистике. Из зиготы образуется зародыш, из семязачатки – семя, из завязи – плод. Формирующийся зародыш питается гетеротрофно. Существенную роль в развитии зародыша играет формирующийся эндосперм. Из него в зародыш поступает специфический набор питательных веществ: аминокислоты и другие азотистые вещества, углеводы, инозит, витамины и др.

Приток питательных веществ в развивающиеся семязачатки (семяпочки), а затем в созревающие семена и формирующиеся плоды определяется тем, что эти участки становятся доминирующими центрами. В них вырабатывается большое количество фитогормонов, прежде всего – ауксина, в результате чего аттрагирующее действие этих тканей возрастает. Накопление питательных веществ происходит в семенах. Запасные вещества

могут откладываться и в семядолях, в этом случае эндосперм в зрелых семенах отсутствует (бобовые, пастушья сумка и др.). У некоторых видов (перец, свекла и др.) запасная ткань формируется из нуцеллуса и в этом случае называется периспермом. Следовательно, питающие ткани как вне зародыша (эндосперм, перисперм), так и в самом зародыше (семядоли) синтезируют и запасают большое количество питательных высокополимерных веществ (белки, крахмал, запасные жиры). Они более компактны и инертны, чем мономеры, не создают значительного осмотического эффекта, что способствует уменьшению содержания воды в семенах. На ювенильном этапе растения не способны к половому размножению. Этап можно разделить на две фазы: развитие проростка и накопление вегетативной массы. В течение первой фазы растение закрепляется на определенном экологическом участке среды обитания; во второй фазе создается вегетативная масса, достаточная для обеспечения трофическими факторами органов размножения и формирующихся семян и плодов, которые питаются гетеротрофно. Эта масса понадобится на следующем этапе развития. Растениям свойственны интенсивный метаболизм, быстрый рост и развитие вегетативных органов. Ткани и органы имеют относительно высокое содержание фитогормонов. Продолжительность этого периода у различных растений неодинакова: от нескольких недель до десятков лет.

Особенности периода: проростки по многим параметрам не похожи на взрослые растения (форма листьев; апикальная меристема побегов развита слабее, характер роста побегов); отсутствие цветения, в чем проявляется роль компетенции; ювенильное растение не обладает компетенцией к факторам, вызывающим закладку органов полового размножения, что, возможно, связано с отсутствием в органах-мишенях белков-рецепторов гормонов, участвующих в индукции генеративного развития; сравнительно высокая способность к корнеобразованию; длительность периода сильно различается у разных таксонов и жизненных форм. Факторы, влияющие на ювенильность, у разных растений могут действовать по-разному. Главные из этих факторов:

малая площадь листовой поверхности, что, вероятно, связано с недостаточностью углеводного питания; неблагоприятное соотношение молодых и старых листьев (удаление молодых листьев ускоряет образование цветка, старых – задерживает цветение; возможно, в молодых листьях образуются ингибиторы цветения, идет конкуренция за ассимиляты); нечувствительность первых листьев к восприятию фотопериодического воздействия; тормозящее влияние корней на переход к зацветанию; нечувствительность меристем апексов побега к стимулам цветения.

Таким образом, причиной ювенильности одних растений может быть отсутствие компетентности молодых листьев к фотопериодическим или температурным воздействиям, других – невосприимчивость апикальных меристем к стимулам цветения. Ювенильным побегам характерно высокое содержание ауксина, образующегося в молодых листьях, и цитокининов, поступающих из корней. В ювенильных листьях могут присутствовать ингибиторы цветения. Ювенильное состояние зависит от определенных генов и поддерживается недостатком углеводного питания. В репродуктивный период (этап зрелости и размножения) идет размножение, т. е. физиологический процесс воспроизведения себеподобных организмов, обеспечивающий непрерывность сосуществования вида и расселение его представителей в окружающем пространстве. Наиболее известны исследования этого процесса В. В. Полевым, Т. С. Саламатовой. У растений возникает компетентность (восприимчивость) к факторам, индуцирующим зацветание. Переход от вегетативного роста и развития к генеративному развитию связан с процессом инициации цветения.

Инициация цветения – образование апикальными меристемами цветочных зачатков и все предшествующие события, вызывающие их закладку. Она включает две фазы: индукцию цветения и эвокацию. Затем формируется цветок, идет опыление, оплодотворение, развиваются семена и плоды.

Индукция цветения – восприятие растением внешних и внутренних факторов, создающих условия для закладки цветочных зачатков. Эта фаза

осуществляется под действием экологических факторов, например температуры (яровизация), чередования дня и ночи (фотопериодизм), либо эндогенных факторов, обусловленных возрастом растения (возрастная, или автономная индукция).

Яровизация – процесс, идущий в озимых растениях под действием в течение определенного времени низких положительных температур. Он способствует ускорению генеративного развития. Рецептором, воспринимающим действие пониженных температур, является точка роста. Под влиянием пониженных температур в клетках меристемы происходят следующие изменения: увеличивается количество РНК, активируются гидролитические ферменты, изоэлектрическая точка белков сдвигается в кислую сторону, усиливаются окислительные процессы. Считают, что в данном случае образуется специальное вещество верналин, который способен перемещаться по растению и вызывать заложение цветков. Некоторые ученые считают, что действие низких температур вызывает синтез гиббереллинов или дерепрессируют гены. Яровизация имеет адаптивное значение. Фотопериодизм – реакция растений на суточный ритм освещения, т.е. на соотношение продолжительности дня и ночи (фотопериоды), выражающаяся в изменении процессов роста и развития. Понятия «фотопериод» и «фотопериодизм» были введены в 1920 г. У. Гарнером и Г. Аллардом. Продолжительность дня действует на зацветание различных растений неодинаково. В связи с этим различают короткодневные, длиннодневные, нейтральные, длинно-короткодневные, коротко-длиннодневные растения. Различают также качественную фотопериодическую реакцию у растений с облигатным фотопериодическим контролем и количественную фотопериодическую реакцию растений, которые быстрее зацветают под воздействием короткого или длинного дня, но в конечном итоге переходят к цветению и при неблагоприятной продолжительности дня. Некоторые растения способны «чувствовать» разницу в длине дня, измеряемую минутами. Рецептором в фотопериодической реакции является листовая пластинка. Она

воспринимает длину дня и ночи, а изменения, в результате которых начинается закладка цветков, происходят в меристеме. На фотопериодическое воздействие отвечает ближайшая к листу точка роста. Продолжительность дня и ночи листья воспринимают с помощью фитохрома. Впервые это было отмечено американскими исследователями Х. Бортвиком, М. Паркером и С. Хендриксом. Они обнаружили, что вспышка красного света в конце темного периода у короткодневных растений индуцирует переход к зацветанию. Длинный красный свет, данный после красного, устраняет действие последнего. В явлениях фотопериодизма важная роль принадлежит фотосинтезу. При исключении  $\text{CO}_2$  из воздуха фотопериодическая реакция не происходит. Для осуществления фотопериодической реакции короткодневным и длиннодневным растениям требуется неодинаковое количество органического вещества (у длиннодневных эта потребность выше). Однако не интенсивность фотосинтеза является регулятором фотопериодического процесса, а фотопериод, который влияет на рост, развитие и потребности растения в ассимилятах. Важна роль дыхания в этом процессе. Анаэробизм приводит к специфическому изменению фотопериодической реакции цветения. Важное влияние оказывают условия азотного и углеводного питания растений. Фотопериодическое воздействие существенно влияет на динамику и накопление как углеводов, так и азотсодержащих соединений. При большой продолжительности дня увеличивается содержание углеводов как у длиннодневных (ДДР), так и у короткодневных (КДР) растений. В условиях короткого дня усиливается накопление белков, свободных аминокислот и органических кислот. КДР и ДДР различаются реакцией цветения на внесение азотных удобрений: ДДР, в отличие от КДР, быстрее зацветают при некотором дефиците азота в среде.

Эвокация – завершающая фаза инициации цветения, во время которой в апексе происходят процессы, приводящие к появлению цветочных зачатков. Если восприятие фотопериода можно назвать листовой фазой инициации цветения, то эвокация – это фаза стеблевого апекса. Ее сущность –

переключение генетической программы развития вегетативных почек на генетическую программу, обеспечивающую закладку и формирование цветков. Г. Клебс показал, что половое размножение всех групп растений зависит от условий питания. Он же высказал предположение о том, что цветению высших растений способствует высокое соотношение углеводов и азотистых соединений. В 1937 г. М. Х. Чайлахян сформулировал гормональную теорию развития растений. Гипотетический стимул, вызывающий цветение, он назвал флоригеном. По данной теории, у нейтральных растений (НР) флориген образуется постоянно и не зависит от длины дня, у ДДР флориген образуется при длинном, у КДР – при коротком дне. В 1956 г. А. Ланг установил, что цветение ДДР ускоряется гиббереллином. В 1958 г. М. Х. Чайлахян выдвинул гипотезу о бикомпонентной природе флоригена, согласно которой стимул, вызывающий цветение, состоит из гиббереллинов и антезинов: гиббереллины обуславливают образование и рост цветочных стеблей, а антезины индуцируют заложение цветков. У НР и гиббереллин, и антезин синтезируются конститутивно, у ДДР антезин все время присутствует в растении, а уровень гиббереллина повышается при продолжительном дне, и происходит цветение; у КДР гиббереллина всегда достаточно для цветения, а антезин синтезируется только при коротком дне. Природа антезина остается неизвестной. В 1985 г. Ж. Бернье, Ж.-М. Кине, Ю. Сакс выдвинули свою гипотезу индукции эвокации, согласно которой эвокация контролируется сложной системой, состоящей из нескольких факторов, каждый из которых запускает свою цепь процессов. Их взаимодействие приводит к закладке цветов. Факторы, регулирующие эвокацию, образуются в различных частях растения.

Старение – завершающий этап жизненного цикла клетки, органа, организма. Он связан со взаимосвязанными изменениями на молекулярном, клеточном, органном и организменном уровнях. Процесс старения развивается постепенно. На молекулярном уровне он в основном связан с изменением соотношения процессов синтеза биополимеров клетки и их распада (в пользу последнего). На клеточном уровне старение означает

снижение фотосинтетической активности, вызванное спадом активности ферментов, кодируемых геномом хлоропластов, и связано с развитием репрессии генома и белоксинтезирующей системы хлоропластов после остановки роста листа. Эти процессы находятся под контролем ядра. Также происходят активация гидролитических процессов, изменение гормонального баланса, уменьшение числа работающих рибосом, расщепление рРНК, уменьшение отношения РНК/белок, снижение интенсивности дыхания. Нарушается проницаемость в плазмалемме. На органном уровне идет конкуренция за свет, питание, регуляторы роста; старение характеризуется уменьшением скорости всех физиологических процессов, спадом жизнедеятельности корней, снижением скорости дальнего транспорта, ослаблением регуляции. Главная адаптивная функция старения органов – использование их компонентов. Старение целого растения базируется на старении составляющих его частей и их коррелятивной взаимозависимости. М. Х. Чайлахян рассматривал старение как усиливающееся с возрастом ослабление жизнедеятельности организма, приводящее, в конечном итоге, к его естественному отмиранию. Старение выражается в прогрессирующем нарушении синтеза макромолекулы систем регуляции организма, накоплении токсических и инертных в химическом отношении продуктов, постепенном угасании отдельных физиологических функций (С. С. Медведев).

Старение вызывается нарушением соотношения фитогормонов. Увеличивается количество АБК и этилена, уменьшается количество ауксинов. АБК ускоряет распад хлорофилла, нуклеиновых кислот, усиливает деление клеток при образовании отделительного слоя в листовых черешках, цвето- и плодоножках, повышает активность пектиназы и целлюлазы, деятельность которых обеспечивает опадение органа. Этилен задерживает транспорт ИУК и увеличивает приток АБК в орган. Недостаток цитокининов усиливает старение. Согласно гипотезе Г. Молиша, старение монокарпических растений сразу после плодоношения вызывается оттоком большей части питательных веществ к развивающимся плодам, а потому растение умирает от истощения. Имеются



факты, противоречащие данной теории. Их продемонстрировали В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. Согласно гипотезе В. О. Казаряна, отток ассимилятов в формирующиеся плоды вызывает торможение роста корней, что ухудшает снабжение побегов минеральными веществами, водой, цитокининами. Нарушаются водный режим, поглощение солей, синтез белка, уменьшается количество поступающих цитокининов. Это служит причиной старения растения. В настоящее время известны еще две гипотезы: запрограммированной смерти клеток; старения как накопления случайных повреждений ядерного генома, белоксинтезирующей системы цитоплазмы и мембран («гипотеза катастрофы ошибок»). Согласно первой гипотезе, старение запрограммировано в геноме, происходит в результате реализации генетической программы. Дифференцировка клеток приводит к выключению части аппарата трансляции, что индуцирует старение. Сторонники «гипотезы катастрофы ошибок» предполагают, что хроматин может повреждаться свободными радикалами; они же влияют и на проницаемость мембран. Это приводит к синтезу дефектных белков и токсичных продуктов, ускоряющих старение.

### **Состояние покоя у растений. Типы покоя и их значение для жизнедеятельности растений**

Процесс обезвоживания приводит семена в состояние покоя, которое представляет собой пример анабиоза, когда жизненные процессы настолько замедленны, что отсутствуют видимые проявления жизни. Покой семян – это способ приспособливаться к неблагоприятным условиям среды. Продолжительность покоя у семян разных видов различна (от нескольких недель). Процесс обезвоживания приводит семена в состояние покоя, которое представляет собой пример анабиоза, когда жизненные процессы настолько замедленны, что отсутствуют видимые проявления жизни. Покой семян – это способ приспособливаться к неблагоприятным условиям среды. Продолжительность покоя у семян разных видов различна (от нескольких недель до нескольких лет). По физиологическим механизмам различают два типа покоя: вынужденный и физиологический. Вынужденный характерен для

семян, прорастание которых задерживается низкой температурой, недостатком воды, кислорода. Такой покой неглубок, и при устранении физических причин, мешающих прорастанию, семена трогаются в рост. Из этого вида покоя семена можно вывести, используя скарификацию.

Физиологический покой определяется внутренними факторами, как правило, недоразвитым зародышем. Так как при всех благоприятных факторах внешней среды семена, находящиеся в состоянии физиологического покоя, не прорастают, то используют термины «глубокий физиологический покой», или «органический покой». Состояние покоя регулируется балансом фитогормонов; торможение роста зародыша может быть связано с большим содержанием абсцизовой кислоты (ИАУК) и индолилуксусной кислоты (ИУК), а выход из состояния покоя – со снижением концентраций этих гормонов с одновременным увеличением активности гиббереллинов и цитокининов. Семена некоторых растений способны прорасти лишь на свету или после кратковременного освещения красным светом: красный свет воспринимается в клетках зародыша фитохромом, который переходит в активное состояние; в тканях зародыша возрастает содержание фитогормона, индуцирующего прорастание. Такие семена называют светочувствительными (табак). Из состояния физиологического покоя семена можно вывести, воздействуя на них низкими температурами. Этот прием называют стратификацией. В процессе ее у зародышей некоторых видов возрастает содержание гиббереллинов; в этих случаях стратификацию можно заменить обработкой семян гиббереллином. Выведение семян из состояния глубокого физиологического покоя при действии специфических факторов среды (свет, температура) связано со сдвигом в соотношении фитогормонов: ингибиторов роста, цитокининов, гиббереллинов, ауксина. Необходимы снижение содержания ингибиторов роста и (или) повышение концентрации фитогормонов, стимулирующих рост. Для разных видов эти сдвиги в балансе фитогормонов не однозначны. Покой характерен любому органу растения и растению в целом.

## **Физиологические основы устойчивости растений**

### **Общие понятия: стресс, адаптация, устойчивость**

Растения часто подвергаются воздействию неблагоприятных факторов (стрессоров). В ответ на их действие организм переходит в состояние стресса. Термин «стресс» был выдвинут выдающимся канадским ученым Г. Селье в 1972 г. Данный термин быстро завоевал популярность в физиологии, поскольку объединил в себе виды воздействия на организм разнокачественных повреждающих факторов без количественной оценки эффекта, вызываемого каждым из стрессоров в отдельности.

Совокупность всех неспецифических изменений, возникающих в организме под влиянием стрессоров, включая перестройку защитных сил организма, называется стрессом. Его сила зависит от скорости, с которой возникают неблагоприятные ситуации. Есть три фазы стресса: 1) первичная стрессовая реакция; 2) адаптация; 3) истощение ресурсов надежности. Явления, наблюдаемые у растений при действии стрессоров, могут быть разделены на две категории: повреждения, проявляющиеся на различных уровнях структурной и функциональной организации растения, например денатурация белков, нарушение метаболизма и торможение роста растяжением при обезвоживании клеток в условиях засухи или почвенного засоления; ответные реакции, позволяющие растениям приспособиться к новым стрессовым условиям: они затрагивают экспрессию генов, метаболизм, физиологические функции и гомеостаз. Совокупность такого рода реакций называется акклиматизацией. В процессе нее растение приобретает устойчивость к действию стрессора. Акклиматизация происходит при жизни организма и не наследуется. Вместе с тем она осуществляется на основе тех возможностей, которые заложены в генотипе, т.е. в пределах нормы реакции. Пример данного явления – закаливание.

Как конститутивные, так и формирующиеся в ходе акклиматизации защитные механизмы могут быть разделены на две основные категории. Они представлены ниже.

1. Механизм избежания позволяет растению избежать действия стрессоров. Пример – поглощение воды, глубоко проникающей в грунт, корневой системой растений. У некоторых ксерофитов длина корневой системы достигает нескольких десятков метров, что позволяет растению использовать грунтовую воду и не испытывать недостатка влаги в условиях почвенной и атмосферной засухи. Механизмы ионного гомеостатирования цитоплазмы у растений, устойчивых к почвенному засолению, связаны со способностью поддерживать концентрацию ионов натрия и хлора в цитоплазме при почвенном засолении, что позволяет этим растениям избежать токсического действия ионов на цитоплазматические биополимеры.

2. Механизмы резистентности (выносливости) позволяют растениям, не избегая действия стрессора, приспособиться к стрессовым условиям. Пример – биосинтез нескольких изоферментов, осуществляющих катализ одной и той же реакции; при этом каждая изоформа обладает необходимыми каталитическими свойствами в относительно узком диапазоне некоторого параметра окружающей среды, температуры. Весь набор изоферментов позволяет растению осуществлять реакцию в значительно более широком температурном диапазоне, чем в условиях работы изофермента, и, следовательно, приспособливаться к изменяющимся температурным условиям. Важную роль в устойчивости растений к действию стрессоров играют адаптация.

Адаптация – это генетически детерминированный процесс формирования защитных систем, обеспечивающих повышение устойчивости и протекания онтогенеза в ранее неблагоприятных для него условиях, приспособление организма к конкретным условиям существования. Пример адаптации растений к засухе – морфологические особенности кактусов, имеющих мясистый стебель, листья-иголки, незначительное число устьиц, глубоко посаженных в ткань, толстую кутикулу и ряд других признаков, позволяющих кактусам осуществлять жизненный цикл в режиме экономии влаги и, таким образом, выживать в условиях засушливого климата. Адаптация проявляется на биохимическом уровне. Пример – биосинтез стероидных псевдоалкалоидов у

некоторых пасленовых, в частности у картофеля, токсичных для травоядных животных и насекомых – фитофагов.

У индивидуума она достигается за счет физиологических механизмов (физиологическая адаптация), а у их популяции – за счет механизмов изменчивости и наследственности (генетическая адаптация). Адаптация включает все процессы (анатомические, морфологические, физиологические, поведенческие, популяционные и др.): от самой незначительной реакции организма на изменение условий, способствующей повышению устойчивости, до выживания конкретного вида. В отличие от акклиматизации, адаптация – наследственно закрепленный конститутивный признак, присутствующий в растении независимо от того, находится оно в стрессовых условиях или нет. Адаптация позволяет популяции организмов приспособиться к соответствующим условиям окружающей среды. Сохранение жизни на Земле является результатом непрерывной адаптации живых существ.

Устойчивость является конечным результатом адаптации. Устойчивостью (стресс – толерантностью, биологической устойчивостью) называется способность растения переносить действие неблагоприятных факторов и давать в этих условиях потомство. Наиболее чувствительны к действию неблагоприятных факторов внешней среды молодые растения. В дальнейшем устойчивость растений повышается и продолжает увеличиваться до начала заложения цветков. В период формирования гамет, цветения, оплодотворения растения вновь очень чувствительны к стрессорам. Затем их устойчивость повышается (вплоть до созревания семян). Действию стрессорных факторов подвергаются не только дикие, но и культурные растения. Любой экстремальный фактор оказывает отрицательное влияние на рост, накопление биомассы, в конечном итоге – на урожай. Помимо устойчивости к факторам внешней среды растения должны обладать защитой от биотических факторов (прежде всего – от микроорганизмов-патогенов). Эволюция микроорганизмов с самого начала была направлена на постепенное разрушение биомассы, образуемой растениями, и включение

высвобожденных элементов в начальные звенья круговорота. Фитопатогены могут вызывать физиологические и биохимические изменения. Наиболее частыми нарушениями строения и структуры тканей, происходящими под влиянием патогена, являются: гипертрофия (увеличение размера и формы клеток), гиперплазия (увеличение количества клеток), гипоплазия (уменьшение количества и размера клеток), некроз, мацерация (размягчение и распад ткани). Вследствие повреждения корней и сосудистой системы нарушается поступление воды. Может происходить повышение или понижение скорости транспирации в результате изменения характера устьичных движений, а также сокращения числа устьиц. Патогены проникают в растение через кутикулу и эпидермис (головневые грибы), через естественные проходы – устьица, чечевички (бактерии), поранения (в основном факультативные паразиты). Патогены существенно влияют на интенсивность дыхания, значительно снижают фотосинтетическую активность, нарушают азотный и углеводный обмены и т.д.

Устойчивость к болезни есть способность растения предотвращать, ограничивать или задерживать ее развитие. Устойчивость может быть неспецифической (или видовой) и специфической (или сортовой).

Видовая устойчивость защищает растения от огромного количества сапрофитных микроорганизмов. Ее называют фитоиммунитетом, так как видовая устойчивость касается болезней, неинфекционных для данного вида растения. Благодаря видовой устойчивости каждый вид растений поражается лишь немногими возбудителями.

Специфическая устойчивость связана с паразитами, способными преодолевать видовую устойчивость растения и поражать растение в той или иной степени. Эта устойчивость важна для культурных растений, т.к. патогенные микроорганизмы могут снижать урожайность от 15 до 95 %.

Агрономическая устойчивость – способность организмов давать высокий урожай в неблагоприятных условиях.

Степень снижения урожая под влиянием стрессоров является показателем

устойчивости растений к ним. Создание человеком высокопродуктивных сортов часто приводит к снижению устойчивости. Причина в том, что чем больше энергетических ресурсов растение тратит на поддержание высокой устойчивости, тем меньше их остается для формирования урожая, и наоборот. Многие культурные растения не могут сами развиваться и полностью зависят от человека, создающего для них благоприятные условия. В результате хозяйственной деятельности человека появляются новые неблагоприятные факторы, против действия которых растения еще не выработали защитное приспособление в процессе эволюции.

Устойчивость к неблагоприятным факторам среды определяет характер распределения различных видов растений по климатическим зонам. Большинство сельскохозяйственных культурных растений вынуждены постоянно находиться в стрессовых условиях, поэтому обычно реализуется только 20 % их генетического потенциала.

### **Типы ответных реакций растений на действие неблагоприятных факторов**

Выбор растением способа адаптации зависит от многих факторов. Однако ключевым фактором является время, предоставленное организму для ответа. Чем больше времени предоставляется для ответа, тем больше выбор возможных стратегий. При внезапном действии экстремального фактора ответ должен последовать незамедлительно. В соответствии с этим различают три главные стратегии адаптации: эволюционные, онтогенетические, срочные.

Эволюционная (филогенетическая) адаптация – это адаптация, возникающая в ходе эволюционного процесса на основе генетических мутаций отбора и передающаяся по наследству. Результатом таких адаптаций является оптимальная подгонка организма к среде обитания. Системы выживания, сформированные в ходе эволюции, наиболее надежны. Пример – анатомо-морфологические особенности растений, обитающих в самых засушливых пустынях земного шара, а также на засоленных территориях. Однако изменения условий среды, как правило, являются слишком быстрыми для возникновения

эволюционных приспособлений. В этих случаях растения используют не постоянные, а индуцируемые стрессором защитные механизмы, формирование которых генетически предопределено. В основе образования таких защитных систем лежит изменение дифференциальной экспрессии генов.

Онтогенетическая (фенотипическая) адаптация обеспечивает выживание данного индивида. Она не связана с генетическими мутациями и не передается по наследству. Формирование такого рода приспособлений требует сравнительно много времени, поэтому такую адаптацию называют долговременной. Пример – переход некоторых СЗ-растений на САМ-тип фотосинтеза, позволяющий экономить воду, в ответ на засоление и жесткий водный дефицит.

Срочная адаптация основана на образовании и функционировании шоковых систем и происходит при быстрых и интенсивных изменениях условий обитания. Обеспечивает лишь кратковременное выживание при повреждающем действии фактора; создаются условия для формирования более надежных долговременных механизмов адаптации. К шоковым защитным системам относятся система теплового шока (в ответ на быстрое повышение температуры), SOS – система (сигнал для ее запуска – повреждение ДНК).

Активная адаптация – формирование защитных механизмов. При этом обязательным условием выживания является индукция синтеза ферментов с новыми свойствами или новых белков, обеспечивающих защиту клетки и протекание метаболизма в ранее непригодных для жизни условиях. Результат – расширение экологических границ жизни растения.

Пассивная адаптация – «уход» от повреждающего действия стрессора или приспособление к нему. Этот тип адаптации имеет огромное значение для растений, т. к. они не могут убежать или спрятаться от вредного воздействия фактора. Это переход в состояние покоя, способность растений изолировать «агрессивные» соединения (такие, как тяжелые металлы в стареющих органах, тканях или вакуолях), т. е. сосуществовать с ними. Короткий онтогенез растений – эфемеров позволяет им сформировать семена



до наступления неблагоприятных условий. Однако для выживания в экстремальных условиях растительные организмы часто используют как активные, так и пассивные пути адаптации. Например, в ответ на повышение температуры воздуха растение «уходит» от действующего фактора, понижая температуру тканей за счет транспирации, и одновременно активно защищает клеточный метаболизм от высокой температуры, синтезируя белки теплового шока. Надежность растительного организма определяется его способностью не допускать или ликвидировать отказы на разных уровнях: молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органном, организменном и популяционном. Для предотвращения отказов используются системы стабилизации: принцип избыточности, принцип гетерогенности равнозначных компонентов, механизмы гомеостаза. Для ликвидации возникших отказов служат системы репарации. На каждом уровне биологической организации действуют свои механизмы. Например, на молекулярном уровне принцип избыточности находит свое выражение в полиплоидии, на организменном – в образовании большого количества гамет и семян. Примером восстановительной активности на молекулярном уровне служит энзиматическая репарация поврежденной ДНК, на организменном – пробуждение пазушных почек при повреждении апикальной меристемы, регенерация и т. д.

Защита растений от неблагоприятных факторов среды обеспечивается особенностями анатомического строения (кутикула, корка, механические ткани и т. д.), специальными органами защиты (жгучие волоски, колючки), двигательными и физиологическими реакциями, выработкой защитных веществ (смолы, фитоалексины, фитонциды, токсины, защитные белки). Надежность организма проявляется в эффективности его защитных приспособлений, устойчивости к действию неблагоприятных факторов внешней среды.

## **Механизмы устойчивости и пути адаптации растений к различным неблагоприятным факторам**

Различные структурные и физиологические механизмы позволяют растениям противостоять особо неблагоприятным воздействиям. Ниже представлены только некоторые из них.

От водного дефицита и неблагоприятных температурных воздействий растения защищаются тремя главными способами: с помощью механизмов, которые дают возможность избежать неблагоприятных воздействий; с помощью специальных структурных приспособлений; благодаря физиологическим свойствам, позволяющим преодолеть пагубное влияние окружающей среды. Избежать воздействия неблагоприятных условий растения могут, проведя это время в форме устойчивых семян или в состоянии покоя. Например у древесных пород зимуют только более устойчивые к холоду ветви и покрытые жесткими чешуевидными листьями почки. Таким же способом растения могут противостоять и водному дефициту. У растений пустынь листья сохраняются только в период дождей. Структурные приспособления растений в экстремальных условиях имеются либо на протяжении всей их жизни, либо на каком-то определенном этапе развития. Назначение приспособлений – ограничить потери воды: листья покрыты толстым слоем воскообразной кутикулы (водонепроницаемый барьер); густое опушение и погруженные устьица (удержание у поверхности листа слоя влажного воздуха); снижение интенсивности транспирации. У некоторых растительных организмов листья очень мелкие или их совсем нет, у них ограничена площадь поверхности, с которой идет испарение. У других организмов – сочные листья и стебли, в них сохраняются запасы воды. Растениям характерна карликовость, что ослабляет иссушающее и охлаждающее действие ветра. Физиологические приспособления позволяют растениям выживать в условиях жары, холода, засухи. Многим суккулентам характерен универсальный механизм фотосинтеза, сводящий к минимуму потери воды (САМ-метаболизм). Эти растения открывают устьица и фиксируют углекислый газ в темноте, когда

транспирация минимальна, и закрывают устьица на свету. Эффективный фотосинтез протекает у них при закрытых устьицах благодаря челночному механизму, перекачивающему углекислый газ от C4- к C3-системе.

Этот механизм важен для выживания растений в пустыне. Сходные приспособления позволяют организмам избежать повреждений под действием мороза. Повышение концентрации растворенных веществ уменьшает вероятность образования крупных кристаллов льда. В клеточных мембранах происходят изменения, делающие эти мембраны менее хрупкими при низких температурах. Увеличивается синтез белков, обладающих особо высокой способностью к гидратации. Гидратационная вода практически не замерзает, она удерживается вблизи молекул белка силами, которые предотвращают образование кристаллов льда. Растения, переносящие засуху, – засухоустойчивые растения.

Растения – мезофиты менее устойчивы к засухе; они, в отличие от ксерофитов, формируют защитные механизмы лишь в ответ на засуху (онтогенетическая адаптация). Механизмы устойчивости таковы: сокращение потерь воды за счет торможения дальнейшего увеличения листовой поверхности, ингибирование растяжения, деления клеток; сокращение потерь воды за счет уменьшения площади листовой поверхности (сбрасывание листьев, при этом большая роль принадлежит ауксину и этилену; свертывание листьев в трубочку, причем испаряющая поверхность оказывается внутри); стимуляция роста корневой системы; уменьшение потерь воды за счет закрытия устьиц; аккумуляция низкомолекулярных соединений; повышение эффективности использования воды (переключение C3-типа фотосинтеза на CAM-тип). В растениях много генов, регулируемых водным дефицитом и кодирующих различные белки; интенсивность определяется спецификой тканей, органов, зависит от стадии онтогенеза и характера стресса.

Растения, способные переносить высокую температуру, называют жароустойчивыми. У них помимо механизмов, характерных для

ксерофитов, включается механизм образования белков теплового шока. По реакции на низкие температуры различают морозо- и холодоустойчивые растения. Зимостойкость – это способность растений переносить целый комплекс неблагоприятных условий, связанных с перезимовкой. В этот период наблюдаются следующие явления: выпревание, вымокание, ледяная корка, выпирание, зимняя засуха, зимне-весенние «ожоги».

Солеустойчивость (галотолерантность) – это устойчивость растений к повышенной концентрации солей в почве или воде. Галофиты – растения, имеющие специальные приспособления для нормального завершения онтогенеза в условиях высокой засоленности. Галофиты делят на три группы настоящие, солевывделяющие, солепроницаемые.

Настоящие галофиты – наиболее солеустойчивые растения. Они накапливают в вакуолях значительное количество солей. Для растений характерна мясистость листьев.

Солевывделяющие галофиты (криногалофиты), поглощая соли, не накапливают их внутри тканей, а выводят из клеток с помощью секреторных железок, расположенных на листьях. Этот процесс осуществляется с помощью ионных насосов и сопровождается транспортом большого объема воды.

Соленепроницаемые галофиты (гликогалофиты) растут на менее засоленных почвах. Их высокое осмотическое давление поддерживается за счет продуктов фотосинтеза. Поскольку галофитам трудно получать воду из засоленной почвы, то у них выработались некоторые признаки ксерофитов (толстая кутикула, погруженные устьица, водозапасающие ткани в листьях).

Механизмы солеустойчивости галофитов таковы: 1) поддержание ионного гомеостаза; 2) снижение водного потенциала клеток; 3) адаптация к условиям засоления.

Влияние засоления. Изменение соотношения ионов в клетке в пользу натрия сопровождается инактивацией ферментов и нарушением метаболизма. Наблюдаются нарушение ионного гомеостаза, замедление синтеза и ускорение распада белков, изменяются работа трансаминаз и

протекание реакций переаминирования. В клетках идет накопление токсических веществ. Торможение роста заключается в снижении интенсивности фотосинтеза из-за дефицита двуокиси углерода, вызванного закрыванием устьиц. Изменяется структура органоидов. Увеличивается проницаемость мембран. Клетки в зоне корневых волосков повреждаются, что приводит к плохому поглощению элементов минерального питания. Длительное засоление приводит к снижению интенсивности дыхания. Избыток солей может вызвать асинхронные деления меристематических клеток, в результате наступает ксероморфность. На затопляемых территориях растут гидрофиты. Их особенность – наличие аэренхимы, не развивается механическая ткань, нет кутина и суберина. Восходящий ток воды поддерживается за счет корневого давления и выделения воды через гидатоды. У некоторых есть дыхательные корни. Таким образом, на протяжении жизни каждого растительного организма в процессе эволюции вырабатывались определенные потребности в условиях существования. Вместе с тем каждый организм обладает способностью к адаптации, т. е. приспособлению к меняющимся условиям среды. И то, и другое свойство организма заложено в его генетической основе. Чем больше способность организма изменять метаболизм в соответствии с меняющимися условиями среды, тем больше его норма реакции и способность к адаптации.

Приспособление растений к внешним факторам повышает их жизнеспособность и устойчивость к экстремальным факторам среды. Способность переносить неблагоприятные факторы у разных растений неодинакова. Одни растения более устойчивы к низким температурам, другие – к высоким, одни переносят засуху, другие – засоление и т. д. Поэтому выделяют различные виды устойчивости: морозоустойчивость, холодоустойчивость, солеустойчивость, газоустойчивость и т. д. Приспосабливаемость растений возникла исторически и изменялась в процессе индивидуального развития. Устойчивость обеспечивается особенностями анатомического строения, специальными органами защиты,

двигательными и физиологическими реакциями, выработкой защитных веществ. Устойчивость растения к одному из факторов может привести к его устойчивости к другому (например, жароустойчивость и засухоустойчивость). При медленном развитии неблагоприятных условий организм легче приспособляется к ним. Это может привести к повышению устойчивости организма, т. е. его закаливанию.

### **Закаливание растений**

Устойчивость растений к низким температурам можно повысить с помощью закаливания.

Закаливание – процесс повышения устойчивости растительных организмов к низким температурам. Оно подготавливает весь комплекс защитных средств растения, ускоряется при остановке ростовых процессов и осуществляется при постепенном снижении температуры, а для ряда организмов – и при укороченном фотопериоде. В нашей стране теория закаливания разработана И. И. Тумановым в 1950 г. Согласно ей растения проходят три этапа подготовки: переход в состояние покоя; первая фаза закаливания; вторая фаза закаливания. Переход в состояние покоя без последующих этапов ненамного повышает устойчивость растений к низким температурам. Процесс перехода в состояние покоя сопровождается смещением баланса фитогормонов в сторону уменьшения содержания ауксинов и гиббереллинов и увеличения содержания абсцизовой кислоты. Обработка ингибиторами роста повышает устойчивость организма к низким температурам, а обработка стимуляторами роста приводит к понижению устойчивости этих растений. У древесных растений покой наступает в начале осени и в первую фазу закаливания лишь углубляется, у травянистых растений переход в состояние покоя сопровождает первую фазу закаливания. Первую фазу закаливания озимые злаки проходят на свету при низких положительных температурах за 6–9 дней, древесные – за 30 дней. Останавливается рост, в клетках накапливаются соединения, выполняющие защитную функцию (сахара, растворимые белки и т. д.), в мембранах

возрастает содержание ненасыщенных жирных кислот, снижается точка замерзания цитоплазмы, уменьшается объем внутриклеточной воды, что тормозит образование внутриклеточного льда.

Вторая фаза закаливания отмечается постепенным понижением температуры. Эта фаза происходит при температурах ненамного ниже нуля градусов и не зависит от света. Постепенно уменьшается объем связанной воды. Изменение структуры белковых молекул приводит к тому, что они лучше связывают воду. Увеличение объема связанной воды снижает возможность образования льда. Увеличивается проницаемость плазмалеммы. В межклетниках образуется лед, что предотвращает образование льда в протопласте. Начинают функционировать механизмы защиты от обезвоживания, подготовленные в течение первой фазы закаливания. Однако не все растения способны к закаливанию.

### **Радиоустойчивость растений и ее механизмы**

Различают прямое и косвенное действие радиации на организм. Прямое состоит в радиационно-химических превращениях молекул в месте поглощения энергии излучения. Прямое попадание в молекулу приводит ее в возбужденное, или ионизированное, состояние. Поражающее действие связано с ионизацией молекулы. Косвенное действие состоит в повреждении молекул, мембран органоидов, клеток, вызываемом продуктами радиолиза воды, количество которых в клетке при облучении очень велико. Заряженная частица излучения, взаимодействуя с молекулой воды, вызывает ее ионизацию. Ионы воды способны образовывать химически активные свободные радикалы и пероксиды. В присутствии растворенного в воде кислорода возникают также мощный окислитель и новые пероксиды. Эти окислители могут повредить многие биологически важные молекулы: нуклеиновые кислоты, белки-ферменты, липиды мембран и т. д. Кроме того, при взаимодействии радикалов воды с органическими веществами в присутствии кислорода образуются органические пероксиды, что способствует повреждению молекул и структур клетки. При понижении концентрации кислорода в среде (ткани)

эффект лучевого поражения уменьшается, и наоборот. Этот «кислородный эффект» проявляется на всех уровнях организации. Прямое действие радиации на молекулы объясняют теория «мишеней или попаданий» и вероятностная гипотеза. Согласно первой теории, попадание ионизирующей частицы в мишень молекулы или структуры клетки приводит к ее повреждению, генетическим изменениям и гибели. С увеличением дозы радиации количество повреждений увеличивается. Согласно вероятностной гипотезе, взаимодействие излучения с мишенью происходит по принципу случайности. Дальнейшие изменения связаны с непрямым действием излучений. Наиболее чувствительны к радиации активные меристемы.

Механизмы радиоустойчивости: системы восстановления ДНК, способствующие уменьшению числа повреждений, изменений в хромосомах; вещества-радиопротекторы (сульфгидрильные соединения, например глутатион, цистеин и др.; восстановители, например аскорбиновая кислота, ионы металлов, ряд ферментов и кофакторов, ингибиторы метаболизма, активаторы и ингибиторы роста и т.д.); функция этих веществ – гашение свободных радикалов, возникающих при облучении; восстановление на уровне организма (неоднородность делящихся клеток меристем, асинхронность делений в меристемах, существование в апикальных меристемах фонда клеток покоящегося центра, в покоящихся меристемах – спящих почек).

### **Общие принципы адаптивных реакций растений на экологический стресс**

Стресс – общая неспецифическая адаптационная реакция организма на действие любых неблагоприятных факторов. На клеточном уровне к первичным неспецифическим процессам, происходящим при нарастающем действии стрессора, относятся: повышение проницаемости мембран, деполяризация мембранного потенциала плазмалеммы; вход ионов кальция в цитоплазму из клеточных стенок и внутриклеточных компартментов (вакуоли,



ЭПС, митохондрии); сдвиг рН цитоплазмы в кислую сторону; активация сборки актиновых микрофиламентов и сетей цитоскелета, в результате чего возрастает вязкость и светорассеивание цитоплазмы; усиление поглощения кислорода, ускоренная трата АТФ, развитие свободнорадикальных реакций; ускорение гидролитических процессов; активация и синтез стрессовых белков; усиление активности водородной помпы в плазмалемме (возможно, и в тонопласте), что препятствует неблагоприятным сдвигам ионного гомеостаза; увеличение синтеза этилена и абсцизовой кислоты, торможение деления и роста, поглотительной активности клетки и других физиологических и метаболических процессов. Эти стрессовые реакции наблюдаются при действии любого стрессора. Они направлены на защиту внутриклеточных структур и устранение неблагоприятных изменений в клетках. Данные явления взаимосвязаны и развиваются как каскадные реакции. Стрессоры оказывают и специфическое влияние: синтез стрессовых белков и увеличение содержания пролина и т. д. Охарактеризуем механизмы адаптации на организменном уровне. Чем выше уровень биологической организации, тем большее число механизмов одновременно участвует в адаптации растений к стрессовым воздействиям. На этом уровне сохраняются все механизмы адаптации, свойственные клетке, но они дополняются новыми, отражающими взаимодействие органов растения. При конкурентных отношениях между органами за физиологически активные вещества и трофические факторы отношения построены на силе аттрагирующего действия. Этот механизм позволяет растениям в экстремальных условиях сформировать такой минимум генеративных органов (аттрагирующих центров), которые они в состоянии обеспечить необходимыми веществами для нормального созревания. В процессе замены поврежденных или утраченных органов путем регенерации и роста пазушных почек участвуют межклеточные системы регуляции (гормональная, трофическая, электрофизиологическая). В растениях резко возрастает выработка этилена и абсцизовой кислоты, что снижает обмен веществ, тормозит ростовые процессы, способствует старению и опадению

органов, переходу растения в состояние покоя. Одновременно в тканях снижается содержание ауксина, цитокинина, гиббереллинов. Ведущая роль принадлежит фитогормонам, тормозящим функциональную активность растений. При адаптации на популяционном уровне в условиях длительного стресса гибнут те индивидуумы, генетическая норма реакции которых на данный экстремальный фактор ограничена узкими пределами. Эти растения устраняются из популяции, а семенное потомство образуют лишь генетически более устойчивые растения. Общий уровень устойчивости в популяции возрастает. В стрессовую реакцию включается дополнительный фактор – отбор, приводящий к появлению более приспособленных организмов и новых видов (генетическая адаптация). Предпосылка – внутрипопуляционная вариабельность уровня устойчивости к тому или иному фактору или группе факторов.

### **Изменение экспрессии генов. Синтез стрессовых, мембранных, структурных белков. Перестройка мембранных систем**

Почти все растения отвечают на действие любого стрессора активацией разных групп генов и синтезом кодируемых ими защитных белков. Система «белки теплового шока» (БТШ) – древняя и консервативная. Выделяют пять групп белков теплового шока. Главные отличия системы белков теплового шока растений – это многокомпонентность и сложность состава низкомолекулярных полипептидов. Именно с функционированием низкомолекулярных БТШ связывают защитную роль данной системы в растениях. Эти белки локализируются в ядре, цитозоле, клеточных органеллах. Повышение температуры инициирует полное перепрограммирование метаболизма, которое обеспечивает поддержание жизни растения в экстремальных условиях. Гены БТШ лишены интронов, мРНК имеет полупериод жизни 2 ч, а белки – около 20 ч, в течение которого клетка сохраняет терморезистентность. Некоторые из этих белков предсуществуют в цитоплазме и в условиях стресса активируются фрагментированием. В ядре и ядрышке БТШ образуют гранулы, связывая матрицы хроматина, необходимые

для нормального метаболизма. После прекращения стрессового состояния эти матрицы вновь освобождаются и начинают функционировать. Один из белков стабилизирует плазмалемму, проницаемость которой в условиях стресса возрастает. Кроме синтеза шоковых белков, показывающего, что в геноме записана специальная программа, связанная с переживанием стресса, в клетках возрастает содержание углеводов, пролина, которые участвуют в защитных реакциях, стабилизируя цитоплазму. При водном дефиците и засолении у ряда растений содержание пролина в цитоплазме возрастает в 100 раз и более. Благодаря своим гидрофильным группам пролин может образовывать агрегаты, функционирующие как гидрофильные коллоиды. Этим объясняется высокая растворимость пролина, а также его способность связываться с поверхностными гидрофильными остатками белков. Необычный характер взаимодействия агрегатов пролина с белками повышает растворимость белков и защищает их от денатурации. Накопление пролина как осмотически активного органического вещества благоприятствует удержанию воды в клетке. Действие засухи приводит к уменьшению в клетках свободной воды, что изменяет гидратные оболочки белков цитоплазмы и сказывается на функционировании белков-ферментов. Снижается активность ферментов синтеза и активируются гидролитические процессы, что ведет к увеличению числа низкомолекулярных белков. В клетках в результате гидролиза полисахаридов накапливаются растворимые углеводы, отток которых из листьев замедлен. Снижается количество РНК (вследствие торможения ее синтеза и активации рибонуклеаз). Идет распад полирибосомных комплексов. Длительная засуха может привести к изменению структуры ДНК. В растениях существует огромное количество генов, регулируемых водным дефицитом и кодирующих различные белки: регуляторные, защитные (шапероны), ферменты. У растений существует мощная система защиты от воздействия тяжелых металлов (ТМ). В ответ на недостаток кислорода растения изменяют дифференциальную экспрессию генов (как и при тепловом шоке и водном дефиците). Наблюдается резкое

торможение синтеза белков аэробного метаболизма; синтезируются новые белки. При низкой температуре проявляется «чистый» эффект пониженных температур на обмен веществ растений. Основная причина ускорения распада белков и накопления в тканях растворимых форм азота – нарушение функциональной активности мембран из-за перехода насыщенных жирных кислот, входящих в их состав, из жидкокристаллического состояния в состояние геля. В мембранах холодоустойчивых растений много ненасыщенных жирных кислот, что позволяет поддерживать мембраны в жидком состоянии. Переход насыщенных жирных кислот в ненасыщенное жидкокристаллическое состояние происходит с помощью специальных десатурирующих ферментов – десатураз. Ненасыщенные жирные кислоты увеличивают текучесть мембран. Усиливается синтез стрессорных белков холодового ответа. Идентифицировано несколько генов и кодируемых ими белков холодового ответа, их обозначают как COR-белки (cold-responsive proteins). Морозоустойчивость является признаком, контролируемым многими генами. Синтезируются молекулярные шапероны, предотвращающие денатурацию белков при низких температурах. Выживание растения в условиях избыточного засоления зависит не от солетолерантности самих белков, а от их микроокружения, способности клеток поддерживать ионный гомеостаз. Совместимые осмолиты (сахара, сахароспирты, свободные аминокислоты и др.) понижают водный потенциал, защищают мембраны, ферменты, структурные и регуляторные макромолекулы. Повышение концентрации этих веществ идет за счет активации работы генов, контролируемых ферменты синтеза осмолитов, и ингибирования экспрессии других генов, ответственных за их разрушение. Активация генов, кодирующих регуляторные белки, ферменты синтеза гормонов и т. д. Синтез стрессовых, мембранных, структурных белков, синтез протекторных соединений – это биохимическая адаптация.

## Биохимическая адаптация

Виды биохимической адаптации к некоторым экстремальным факторам внешней среды были рассмотрены выше. Рассмотрим биохимические механизмы адаптации растений к засухе. Они предотвращают обезвоживание клетки, обеспечивают детоксикацию продуктов распада, способствуют восстановлению нарушенных структур цитоплазмы. Высокая водоудерживающая способность цитоплазмы сохраняется при накоплении низкомолекулярных гидрофильных белков, связывающих значительный объем воды в виде гидратных оболочек. Этому способствует взаимодействие белков с пролином, концентрация которого в условиях стресса резко возрастает, а также увеличение числа моносахаров в цитоплазме. Приспособление, уменьшающее потерю воды, является особым типом метаболизма – САМ-метаболизмом. Детоксикация избытка аммиака осуществляется с участием органических кислот, количество которых возрастает в тканях при водном дефиците. Защита ДНК – частичное выведение молекулы из активного состояния с помощью ядерных белков и с участием стрессовых белков. Существенная перестройка происходит при водном дефиците в гормональной системе растений. Уменьшается содержание гормонов – активаторов роста (ауксин, цитокинин, гиббереллины, стимуляторы роста фенольной природы), и возрастает уровень абсцизовой кислоты и этилена. Для поддержания роста необходима вода; в то же время от быстроты остановки ростовых процессов часто зависит выживание растения. На ранних этапах засухи главная роль принадлежит стремительному повышению содержания ингибиторов роста (даже в нормальных условиях срочные реакции закрывания устьиц осуществляются за счет ускоренного увеличения АБК). Содержание гормона в среднем увеличивается на порядок со скоростью 0,15 мкг/г сырой массы в час. Закрывание устьиц уменьшает потери воды. Абсцизовая кислота способствует запасанию гидратной воды в клетке, т. к. активирует синтез пролина, а он увеличивает оводненность

белков в клетке в экстремальных условиях, тормозит синтез РНК и белков, накапливаясь в корнях, задерживает синтез цитокинина. Следовательно, АБК уменьшает потери воды через устьица, способствует запасанию гидратной воды белками и переводит обмен веществ клетки в режим «покоя». В условиях стресса отмечается значительное выделение этилена. Увеличивается активность синтетазы, катализирующей ключевую реакцию биосинтеза этилена. Обнаруживается накопление ингибиторов роста фенольной природы (хлорогеновая кислота, флавоноиды, фенолкарбоновые кислоты). Накопление ингибиторов наблюдается у мезофитов. Снижение содержания фитогормонов-активаторов (ИУК) происходит вслед за остановкой роста. Уменьшение содержания ауксина может быть связано с низким содержанием триптофана (предшественника ауксина) и подавлением транспорта ИУК по растению.

### **Пути повышения устойчивости растений**

Отбор и разведение организмов, устойчивых к экстремальным факторам. Селекция. Скрещивание существующих растений не исчерпывает всех потенциальных возможностей получения новых сортов геномов. При генной инженерии необходимо найти комплекс генов, отвечающих за ту или иную устойчивость. Для экспериментов по трансформации растительной клетки наиболее подходящий объект – протопласты. Получены протопласты из листьев картофеля, из которых в результате регенерации сначала вновь образуются клетки, а затем каллусы и целые растения; проводится отбор вариантов, наиболее устойчивых к неблагоприятным воздействиям и болезням. В этих условиях клетка производит избыточное количество нормального метаболита. Если эту клетку выращивать в культуре, она даст начало растению, продуцирующему желаемый метаболит в достаточных количествах. Засухоустойчивость сельскохозяйственных растений можно повысить в результате предпосевного закаливания. Адаптация к обезвоживанию происходит в семенах, повторно высушиваемых перед посевом (после однократного намачивания). Растениям, выращенным из таких семян, характерны морфологические ксероморфные признаки, коррелирующие с их

большой засухоустойчивостью. Холодостойкость растений можно усилить также предпосевным закаливанием семян. В течение нескольких суток наклюнувшиеся семена выдерживают при чередующихся условиях низких положительных и более высоких температур. Так же можно закалять рассаду. Устойчивость можно повысить путем замачивания семян в 0,25%-ных растворах микроэлементов или нитрата аммония. Внесение в почву микроэлементов улучшает ионный обмен растений в условиях засоления. Солеустойчивость повышается благодаря применению предпосевого закаливания, заключающегося в обработке семян раствором NaCl с последующим промыванием водой (при хлоридном засолении). Одним из способов, повышающих устойчивость растений к недостатку кислорода, является их обработка и замачивание семян в растворах хлорхолинхлорида. Повысить устойчивость можно путем предпосевого замачивания семян в 0,001–0,0001%-ном растворе никотиновой кислоты. Другой способ – подкормка растений нитратами. Газоустойчивость повышается при оптимизации минерального питания и закалке семенного материала. Растения обладают способностью противостоять действию неблагоприятных факторов среды. Защита от них обеспечивается на клеточном, органном (анатомические приспособления, специальные органы защиты, физиологические реакции, выработка защитных веществ), организменном и популяционном уровнях.