

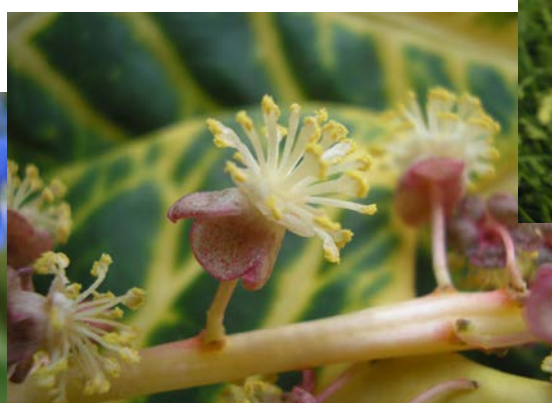
МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ УКРАИНЫ
ХАРЬКОВСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени В. Н. КАРАЗИНА



О. А. АВКСЕНТЬЕВА
В. В. ЖМУРКО

ФИЗИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ



ХАРЬКОВ – 2011

УДК 581.162 (075.8)
ББК 28.57я 73-1
А 20

Рекомендовано к печати на заседании Учёного Совета Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина (протокол №5 от 23.06. 2010)

Рецензенты: заведующий кафедрой физиологии растений и экологии Днепропетровского национального университета имени Олеся Гончара, доктор биологических наук, профессор **Лихолат Ю. В.**
Профессор кафедры генетики Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина, доктор биологических наук, **Клименко В. В.**

Авксентьева О. А., Жмурко В. В. Физиология цветения:
учебное пособие. – Харьков, 2011. – 132 с.
ISBN 978-966-623-712-8

В учебном пособии рассматриваются основные направления физиологии цветения высших растений. Пособие включает следующие разделы: рост и развитие: основные понятия; классические гипотезы и теории зацветания; индукция цветения: экзогенные факторы; индукция цветения: эндогенные факторы; природа и свойства флорального стимула (флоригена); молекулярно-генетические аспекты регуляции цветения; методы *in vitro* и трансгеноза в исследовании регуляции цветения; флоральный морфогенез; опыление и оплодотворение; прикладные аспекты регуляции цветения. В основу учебного пособия положена программа специального курса, который читается автором на кафедре физиологии и биохимии растений Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина. Тематика НИР кафедры непосредственно связана с исследованиями проблемы регуляции развития растений.

Учебное пособие предназначено для студентов и аспирантов биологических факультетов классических и аграрных университетов, а также специалистов, работающих в области биологии развития растений.

УДК 581.162 (075.8)
ББК 28.57я 73-1

© О. А. Авксентьева, В.В. Жмурко, 2011
© Харьковский национальный
университет имени В.Н. Каразина, 2011

ОГЛАВЛЕНИЕ

Список сокращений

Введение

Глава 1. Рост и развитие растений: основные понятия-----	6
1.1 Основные понятия – рост, развитие, онтогенез-----	9
1.2 Продолжительность онтогенеза и его типы -----	12
1.3 Этапы онтогенеза -----	13
1.4 Гены–переключатели развития -----	16
Глава 2. Теории и гипотезы индукции цветения-----	19
2.1 Теория метаморфоза Гёте (1790) -----	19
2.2 Гипотеза Сакса о цветообразующих веществах (1880)-----	20
2.3 Азотно–углеводная гипотеза Клебса (1904) -----	20
2.4 Учение о фотопериодизме растений Гарднера и Алларда (1920) (подробнее см. 3.1)-----	22
2.5 Учение о яровизации Гасснера (1918) и термопериодизме растений Блау (1930) (подробнее см. далее) -----	23
2.6 Теория эндогенной ритмичности Бюннинга (1936) -----	24
2.7 Теория Кренке о возрастных изменениях (1940)-----	25
2.8 Фитохромная гипотеза Бортвика , Хендрикса и Паркера (1948) -	26
2.9 Гормональная теория развития растений М.Х. Чайлахяна (1937, 1958) -----	28
2.10 Теория ингибиторов цветения Денфера и Лона (1950) -----	30
2.11 Гипотеза переключения генной активации Уордлоу и Хеслока– Харрисона (1981) -----	30
2.12 Теория многофакторного контроля цветения Бернье, Кине, Сакса (1985)-----	31
2.13 Математическая модель цветения Торнли (1982)-----	33

2.14 Метаболические (трофические) закономерности фотопериодизма и озимости Цыбулько (1978,2000)-----	34
2.15 Молекулярно–генетическая ABC модель развития цветка (1998)-----	36
Глава 3. Индукция цветения: экзогенные факторы -----	39
3.1 Фотопериодический контроль -----	39
3.2 Яровизация -----	45
3.3 Условия минерального питания -----	50
3.4 Водный и высокотемпературный стресс -----	50
Глава 4. Индукция цветения: эндогенные факторы -----	53
4.1 Возрастные изменения-----	53
4.2 Коррелятивные взаимодействия -----	54
4.3 Фотосинтез и снабжение ассимилятами -----	55
4.4 Эндогенные биологически активные вещества (фитогормональный контроль)-----	56
Глава 5. Природа и свойства флорального стимула (флоригена) -----	61
5.1 Характеристика флорального стимула согласно Чайлахяну -----	61
5.2 Современные взгляды на проблему и свойства флорального сигнала -----	62
5.3 Природа флорального стимула (эволюция взглядов)-----	65
Глава 6. Современное состояние проблемы регуляции цветения (Молекулярно-генетические аспекты)-----	67
Глава 7. Методы <i>in vitro</i> и генетической трансформации в изучении проблемы цветения -----	73
7.1 Каллюсная модель цветения Чайлахяна (1975) -----	73
7.2 Использование методов <i>in vitro</i> в обосновании трофических закономерностей фотопериодизма -----	76
7.3 Трансгенные растения в исследованиях проблемы цветения -----	77

Глава 8. Флоральный морфогенез-----	79
8.1 Этапы процесса цветения-----	79
8.2 Детерминация пола -----	80
8.3 Строение цветка -----	82
8.4 Развитие (закладка и рост частей) цветка – флоральный морфогенез-----	86
8.5 Типы цветков -----	88
8.6 ABC–модель формирования цветка-----	93
8.7 Спорогенез и гаметогенез-----	96
Глава 9. Опыление и оплодотворение-----	101
9.1 Взаимодействие пыльца–рыльце-----	101
9.2 Механизмы несовместимости -----	105
9.3 Двойное оплодотворение -----	107
Глава 10. Прикладные аспекты регуляции инициации и развития цветков-----	109
10.1 Изменение времени зацветания некоторых сельскохозяйственных культур -----	109
10.2 Проблемы при культивировании древесных многолетних видов -----	112
10.3 Регуляция цветения синтетическими биологически активными веществами-----	115
10.4 Выгонка луковичных -----	115
Словарь терминов -----	120
Рекомендуемая литература: -----	126

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АБК – абсцизовая кислота
АТФ – аденозинтрифосфорная кислота
ГК – гиббереллиновая кислота
ДД – длинный день
ДДР – длиннодневные растения
ДКДР – длиннокороткодневные растения
ДКС – дальний красный свет (730 нм)
ИУК – индолилуксусная кислота
КД – короткий день
КДР – короткодневные растения
КДДР- короткодневные растения
КС – красный свет (660 нм)
НДР – нейтральнодневные растения
РНК –рибонуклеиновая кислота
СС – синий свет (450 нм)
ФГ - фитогормоны
Ф к - фитохром
Ф дк - активный фитохром
ФП - фотопериод
ФПР – фотопериодическая реакция
ФПЦ – фотопериодический цикл
ЦК – цитокинины
АВС – модель формирования цветка
АР 1 – APETALATA 1
АР 2 – APETALATA 2
АР 3 – APETALATA 3
AG – AGAMOUS
Chy 1, 2 – формы криптохрома
СО – CONSTANT

EE - early

GI – GIGANTELA

FLC – FLOWERING LOCUS C

FT — FLOWERING LOCUS T

FRI – FRIGIDA

LFY – LEAFY

Phy A, B, C, D, E – формы фитохрома

PPD – photoperiod

VRN – vernalization

ВВЕДЕНИЕ

«Наука не является и никогда не будет являться законченной книгой. Каждый важный успех приносит новые вопросы. Всякое развитие обнаруживает со временем все новые и более глубокие трудности»

Альберт Эйнштейн

Исследование механизмов перехода растений от вегетации в генеративное состояние – к цветению и плодоношению – относится к наиболее актуальным вопросам современной физиологии растений. С одной стороны, это важно для углубления представлений о биологической природе процессов, которые определяют образование органов размножения, и следовательно, возможность существования и распространения вида в тех или иных условиях среды. С другой, знание этих процессов – один из путей к разработке приемов управления продуктивностью растений и качеством урожая. Регуляция перехода растений к цветению исследуется более столетия, но особенно интенсивно, в последние 10-15 лет. Однако экспериментальный материал весьма скромно отражен в современных отечественных учебниках по физиологии растений. Учебное пособие «Физиология цветения», написанное по программе соответствующего специального курса, читаемого на кафедре физиологии и биохимии растений ХНУ им. В.Н. Каразина, как полагают авторы, будет весьма полезным для углубления знаний студентов в такой важной области как биология развития растений. Отметим также тот факт, что тематика НИР кафедры непосредственно направлена на исследование проблемы регуляции развития растений, результаты которых вошли в пособие.

Авторы выражают благодарность коллегам - сотрудникам кафедры и студентам кафедры за конструктивное обсуждение затронутых в пособии проблем на заседаниях научного семинара и при чтении курса. Заранее благодарны всем, кто выскажет свои отзывы и критические замечания по поводу учебного пособия.

О.А. Авксентьева. В.В. Жмурко

ГЛАВА 1. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ: ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

1.1 Основные понятия – рост, развитие, онтогенез

1.2 Продолжительность онтогенеза, его типы

1.3 Этапы онтогенеза

1.4 Гены-переключатели развития

1.1 Основные понятия – рост, развитие, онтогенез

В слове «растение» заключено фундаментальное свойство этого организма – способность к росту в течение всей жизни. Если роста нет – следовательно растение находится в условиях стресса или погибло. Существует много определений понятия роста.

Рост – необратимое увеличение размеров и массы клетки, органа или всего организма, связанное с новообразованием элементов их структур. Понятие рост отражает количественные изменения.

Рост – необратимое увеличение растения хотя бы по одному из параметров: по числу клеток, линейным размерам, сырой/сухой биомассе.

Рост – это процесс новообразования элементов структуры организма. Элементы структуры – органы, клетки, органеллы и макромолекулы. Рост происходит на разных уровнях: субклеточном, клеточном, органном и организменном. Самый быстрый и экономичный способ роста – растяжение, при котором происходит сильная вакуолизация клеток. Рост «растяжением» специфическая форма роста, характерная только для растительного организма. Рост как процесс не прерывается в течение жизни, а изменяются его формы. Одновременно с новообразованием элементов структуры в растении осуществляется противоположный процесс – деструкция, разрушение. Поэтому выделяют:

Истинный рост – это новообразование структур.

Видимый рост – баланс между новообразованием и разрушением элементов структур организма.

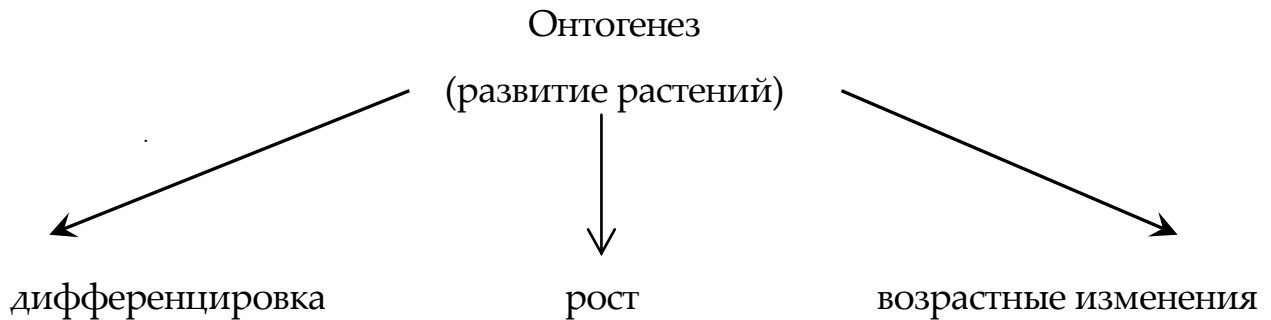
Для осуществления роста необходимы строительные материалы и вещества, регулирующие процесс роста. В качестве строительных материалов растением используются питательные вещества (фотоассимиляты). Вещества, регулирующие процесс роста это фитогормоны, витамины и другие биологически активные вещества (БАВ). Регуляция роста сложный многоуровневый процесс, который включает генетическую, трофическую, фитогормональную системы.

Развитие – это качественные изменения в новообразовании и функциональной активности элементов структуры организма, обусловленные прохождением и реализацией генетической программы *онтогенеза* или жизненного цикла.

Развитие организма детерминировано генетической программой развития и повторяется из поколения в поколение. На организменном уровне это проявляется в четко определённой последовательности этапов развития (онтогенеза), т.е. за ювенильным всегда следует этап зрелости, а затем старения и отмирания. Семя прорастает, дает побег, растение формирует вегетативную массу, цветет и плодоносит. Обратный порядок этих событий невозможен в принципе, если, конечно, не изменена генетическая программа развития путем, например, мутагенеза. Последнее показано для мутанта ипомеи пурпурной, цветение которого наблюдалось сразу же после формирования лишь одного настоящего листа. Вместе с тем скорость развития может изменяться под влиянием факторов внешней среды и внутренних механизмов его регуляции. Так, общеизвестно, что при жаре и засухе существенно ускоряется переход растений в генеративное состояние, а обильное азотное питание при достаточном количестве влаги, наоборот, задерживает переход к генеративной фазе. В течение развития растений происходит дифференцировка – возникновение качественных различий между клетками, тканями и органами.

В онтогенезе процессы роста и развития взаимосвязаны между собой. Это положение можно проиллюстрировать следующим примером. При ускорении перехода к цветению наблюдали уменьшение массы всего

растения и числа листьев, а при его замедлении, наоборот, возрастала масса и число листьев. Т.е. в первом случае проявлялась отрицательная корреляция между качественными (скорость развития) и количественными (рост, новообразование элементов структуры) изменениями, а во втором – они коррелировали положительно.

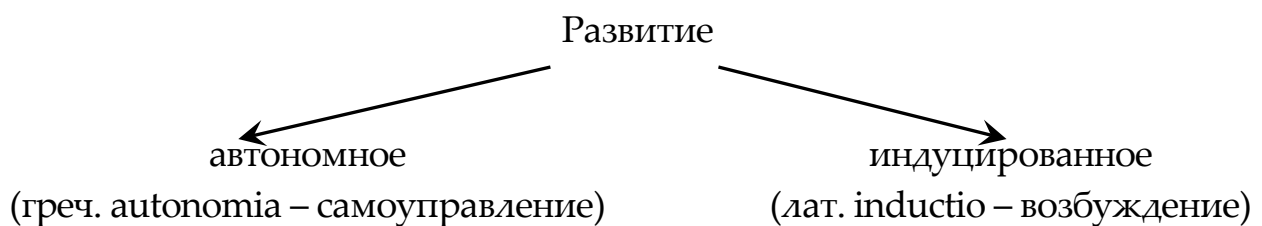


(Полевой, 1989)

Регуляция развития – это направленное изменение скорости или характера развития, обусловленное внешними или внутренними факторами, а также их взаимодействием.

Автономное развитие – осуществляется под влиянием внутренних возрастных и других изменений, возникающих в самом организме.

Индукцированное развитие – требует кроме внутренних изменений, ещё и индукции со стороны внешних факторов.



Индукция развития это влияние внешних факторов или одной части растения на другую, приводящее к детерминации (лат. determinate – определять) развития организма, органа или ткани. Индукторами (inductor – возбудитель) могут служить факторы внешней среды (длина дня, температура и др.), а также внутренние факторы – гормоны и метаболиты. Развитие лишь временно зависит от вызвавшего его фактора. В геноме каждого организма зашифрована общая программа развития, которая

делится на подпрограммы. На каждом этапе онтогенеза реализуется определённая часть этой программы. Приобретение клеткой, тканью, органом, организмом способности к реализации определенных наследственных свойств называется *детерминацией*. Выбор направления развития происходит с помощью индукторов. Индукторы переводят развитие с одной программы на другую. Они репрессируют гены, ответственные за синтез ферментов данного этапа, и дерепрессируют гены, от которых зависит синтез ферментов, необходимых для следующего этапа. Индукторами, по-видимому, могут быть фитогормоны.

Рост и развитие растения лежат в основе морфогенеза. *Морфогенез* – это формообразование, т.е. процессы заложения, роста и развития клеток (цитогенез), тканей (гистогенез) и органов (органогенез), которые генетически запрограммированы и скоординированы между собой.

1.2 Продолжительность онтогенеза и его типы

Онтогенез включает в себя все жизненные процессы и продолжается у разных растений от 10–14 дней до 3–5 тыс. лет. По продолжительности жизни растения делят на:

- *эфмеры*
- *однолетние*
- *двулетние*
- *многолетние*

Продолжительность онтогенеза – эволюционно сложившийся, наследственно закреплённый признак. Однако, под влиянием внешних условий продолжительность онтогенеза может быть несколько изменена. Например: однолетние растения зацветают и плодоносят быстрее в неблагоприятных для роста условиях (засуха, засоление, недостаток минеральных веществ и др.)

Независимо от продолжительности онтогенеза все растения можно разделить на две группы:

- *монокарпические растения*

➤ *поликарпические растения*

Монокарпические (mono – один, karpos – плод) – растения, цветущие и плодоносящие один раз в своей жизни. Например, к монокарпикам относят – эфемеры, однолетние, двулетние (морковь, свекла), некоторые многолетние (агава, бамбук и др.). Наступление плодоношения приводит к быстрому старению и отмиранию монокарпических растений, хотя продолжительность онтогенеза у них разная.

Поликарпические (poly – много, karpos – плод) – растения, плодоносящие много раз в жизни. Поликарпические растения после плодоношения не отмирают, но образование цветков и плодов тормозит рост их вегетативных органов. Искусственное ослабление семенного возобновления усиливает вегетацию, а условия, ограничивающие рост, вызывают заложение цветков. Тип развития зависит от вида, т.е. закодирован в геноме. Включение программы развития происходит (возможно) с помощью гормонов и/или других факторов.

1.3 Этапы онтогенеза

Онтогенез – дискретен (discretus – прерывистый), т.е. его можно разделить на отдельные этапы, проходящие последовательно один за другим. В онтогенезе растений выделяют 5 основных этапов:

- *эмбриональный*
 - *ювенильный (молодости)*
 - *зрелости*
 - *размножения*
 - *сенильный (старости)*
- } *репродуктивный*

Этапы свойственны всем растениям и каждый характеризуется образованием определённых структур и физиологическими изменениями, подготавливающими переход к определённому этапу.

Эмбриональный этап – это период образования зародыша и семени. Он начинается на материнском растении с образования зиготы. Зародыш состоит из меристематических тканей. Формирующийся зародыш питается

гетеротрофно, т.е. за счёт питательных веществ, поступающих из материнского растения. На этом этапе происходит формирование и созревание семян. Созревшее семя переходит в состояние покоя.

Ювенильный этап (молодости) – период от прорастания семени до начала заложения первых цветков. Прорастание семени происходит при наступлении благоприятных условий после периода покоя. Оно является возобновлением роста в результате поступления в семя воды и его набухания. Содержащиеся в семени ферменты активируются, а также синтезируются новые ферменты. Продолжительность ювенильного этапа у разных видов растений неодинакова: от нескольких недель (однолетние травы) до нескольких десятков лет (древесные растения). Продолжительность этапа молодости определяется генотипом прежде всего, является видовым и сортовым признаком, но может изменяться под влиянием внешних условий. Изменение продолжительности этого этапа может удлинить или сократить продолжительность всего онтогенеза. Для ювенильного этапа характерна максимальная активность всех физиологических функций, поэтому растения в это время обладают минимальной устойчивостью к стрессовым факторам среды. На этом этапе у растения образуются только вегетативные органы: листья, стебли, корни. В это время молодые растения не могут зацвести даже в благоприятных условиях. Здесь ярко проявляется роль *компетенции*, т.е. готовности специфически реагировать на индуцирующее воздействие.

Репродуктивный этап включает этап зрелости и этап размножения.

Этап зрелости – период формирования репродуктивных органов растения от заложения первого цветка до первого оплодотворения. Заложение цветков тормозит рост вегетативных органов. Периоду формирования цветков соответствует длительный период сексуализации, который характеризуется:

- 1) увеличением количества воды в генеративных органах с одновременным снижением в вегетативных;

2) уменьшением интенсивности фотосинтеза и переполнением клеток ассимилятами;

3) накоплением в репродуктивных органах фосфора, бора, витамина С, ауксинов, нуклеиновых кислот, флавопротеинов, каротиноидов и др. веществ.

У растений одного вида состав белков в клетках цветков и в клетках вегетативных органов качественно отличается. Следовательно, в цветочных органах, активируются гены, неактивные в вегетативных органах.

Этап размножения – период от первого оплодотворения до полного созревания плодов и семян. На этом этапе происходит образование, рост и созревание плодов и семян, продолжается торможение роста вегетативных органов, а также на этом этапе в пределах одного онтогенеза начинается новый онтогенез (эмбриогенез).

Этапы зрелости и размножения растянуты во времени особенно у многолетних поликарпических растений.

Этап старости – период от полного прекращения плодоношения до отмирания всех вегетативных органов и смерти всего организма. Этот этап характеризуется прогрессирующим старением организма. *Старение* – это усиливающееся с возрастом ослабление жизнедеятельности, приводящее к естественному отмиранию растения. У монокарпических растений образование цветков и плодов вызывает усиление старения, у поликарпических растений образование этих органов не ускоряет старения организма. Однолетние растения после плодоношения отмирают целиком; у многолетних – ежегодно отмирают отдельные органы.

В настоящее время наука не обладает сколько-нибудь надежными критериями для определения качественных изменений в обмене веществ, свидетельствующих о наступлении нового этапа в развитии растения. Поэтому основными критериями перехода от одного этапа к другому является возникновение характерных для них зачаточных структур:

- для эмбрионального – образование зиготы;
- для ювенильного – формирование только вегетативных органов;

- для этапа зрелости – заложение цветков;
- для этапа размножения – образование плодов и семян;
- для этапа старости – увеличение количества мертвых клеток.

У монокарпических растений все этапы онтогенеза проходят последовательно и осуществляются один раз в жизни без повторений.

У поликарпических растений эмбриональный и ювенильный этапы осуществляются один раз в жизни (могут продолжаться несколько лет), этап зрелости и размножение происходит ежегодно в течение многих лет. Этап старости у однолетних монокарпиков протекает быстро и по времени совпадает с периодом созревания плодов. Этап старости у поликарпиков может продолжаться несколько лет.

Переход от вегетации к размножению – один из наиболее важных моментов в индивидуальном развитии цветкового растения. Онтогенез часто делят на:

1) *период вегетативного развития* – период онтогенеза, в течение которого происходит образование и рост только вегетативных органов (эмбриональный + ювенильный)

2) *период репродуктивного (генеративного) развития* – период онтогенеза, в течение которого наряду с образованием вегетативных органов происходит закладка и рост цветков и плодов (или органов вегетативного размножения). Этот период охватывает этапы зрелости и размножения.

Переход растения от вегетативного состояния в генеративное контролируется наследственными регуляторными системами. Наиболее изученные регуляторные системы – возрастной контроль зацветания и экологический контроль зацветания.

1.4 Гены–переключатели развития

Гены, детерминирующие процессы роста и дифференцировки, часто называют генами–переключателями развития. Уже идентифицированы ключевые гены, ответственные за развитие вегетативных и флоральных меристем. Выявлены гены, которые контролируют морфогенетические

программы развития органов растений – формирование листа и цветка. Многие из этих генов кодируют белки – транскрипционные факторы, которые имеют консервативную последовательность – гомеодомен, содержащий около 60 остатков аминокислот – гены называют гомеозисными. Мутации в гомеозисных генах могут вызвать трансформацию одного органа в другой. Среди гомеозисных генов растений наиболее детально исследованы три группы MADS-бокс генов:

1-я группа, участвующая в регуляции деятельности апикальной меристемы стебля и развитии листьев – KNOX (knotted homebox) и STM (shoot meristemless);

2-я группа генов, регулирующая процессы флоригенеза – гены идентичности органов цветка – AGAMOUS, APETALA 1 и APETALA 3

3-я группа генов APETALA 2, контролирующих флоригенез и дифференцировку листа

☞ Таким образом, рост и развитие (онтогенез) растений являются сложными интегральными процессами. Они взаимосвязаны и взаимообусловлены на уровне регуляции за счет внутренних физиолого-биохимических и генетических процессов, а также на уровне взаимодействия организм–среда. Уровень напряженности внешних факторов (температура, интенсивность, продолжительность и спектральный состав света, влажность, элементы минерального питания) вызывают адекватные изменения в интенсивности и характере внутренних процессов. Это приводит к изменению роста и развития растений, что проявляется в замедлении или ускорении перехода их к цветению.

☒ **Контрольные вопросы:**

- Что такое рост?
- Что такое развитие?
- На какие группы делят растения по продолжительности онтогенеза?

- Какие растения называют монокарпическими и какие поликарпическими?
- Какая разница между автономным и индуцированным развитием?
- Какие факторы могут индуцировать развитие?
- Какие этапы онтогенеза вы знаете?
- Охарактеризуйте эмбриональный этап онтогенеза.
- Охарактеризуйте ювенильный этап онтогенеза.
- Охарактеризуйте репродуктивный этап онтогенеза.
- Чем отличается репродуктивный этап моно- и поликарпических растений?
- Охарактеризуйте сенильный этап онтогенеза растений.
- Чем отличается период вегетативного развития от периода генеративного развития?
- Что такое морфогенез? Какие виды морфогенеза вы знаете?
- Что такое органогенез?
- Что такое детерминация развития?
- Чем характеризуются гены–переключатели развития растений?

ГЛАВА 2. ТЕОРИИ И ГИПОТЕЗЫ ИНДУКЦИИ ЦВЕТЕНИЯ

- 2.1 Теория метаморфоза Гёте (1790)
- 2.2 Гипотеза Сакса о цветообразующих веществах (1880)
- 2.3 Азотно–углеводная гипотеза цветения Клебса (1904)
- 2.4 Учение о фотопериодизме растений Гарднера и Алларда (1920)
- 2.5 Учение о яровизации Гасснер (1918) и термопериодизме растений Блау (1930).
- 2.6 Гипотеза эндогенной ритмичности Бюннинга (1936)
- 2.7 Теория Кренке о возрастных изменениях (1940)
- 2.8 Фитохромная гипотеза Бортвика, Хендрикса и Паркера (1948)
- 2.9 Гормональная теория развития растений Чайлахяна (1937, 1958)
- 2.10 Гипотеза ингибиторов цветения Денфера и Лона (1950)
- 2.11 Гипотеза переключения генной активации Уордлоу и Хеслока–Харрисона (1981)
- 2.12 Концепция многофакторного контроля цветения Бернье, Кине, Сакса (1985)
- 2.13 Математическая модель цветения Торнли (1987)
- 2.14 Метаболические (трофические) закономерности фотопериодизма и озимости Цыбулько (1978, 1998)
- 2.15 Молекулярно–генетическая ABC модель формирования цветка (1998)

2.1 Теория метаморфоза Гёте (1790)

Морфологическая картина возникновения цветка намного опередила первые концепции, трактующие физиологическую природу тех изменений, которые предшествуют переходу растений от вегетативного роста к цветению. «Метаморфозы растений» (1790) – морфологическая картина возникновения цветка как видоизменённого листового побега. Гёте показал, что цветки представляют собой метаморфизированные вегетативные побеги, которые вместо зелёных листьев несут на себе пестики, тычинки и цветочные покровы. Эта концепция гомологии между вегетативными и репродуктивными побегами широко распространена

среди морфологов растений. Своё полное подтверждение получила в 1998 г. – ABC модель формирования цветка (Парсли). Эксперименты проведенные на мутантах *Arabidopsis thaliana*, показали, что полный мутант по трём группам генов А, В и С формирует побег с редуцированными листьями вместо органов цветка, что является прямым экспериментальным подтверждением гомологии листьев и органов цветка – чашелистиков, лепестков венчика, тычинок и плодолистиков.

2.2 Гипотеза Сакса о цветообразующих веществах (1880)

Идея о существовании в растении органообразующих веществ, вызывающих формирование листьев, корней или цветков. Представления о цветообразующих веществах растений, которые образуются в листьях, притекают в стеблевые почки и вызывают здесь образование цветков, возникло у Сакса на основании многочисленных экспериментов по исследованию цветения растений, которые он выращивал на разных экранах, поглощающих красные, сине-фиолетовые и ультрафиолетовые лучи. Факт, что цветообразующие вещества движутся к стеблевым почкам, он обосновал опытами, в которых обезлиственные побеги на верхушке растения распускали цветки в полной темноте за счёт нижних листьев, оставшихся на свету. Сакс утверждал, что для фотосинтеза растениям нужны красные, для роста – сине-фиолетовые, а для цветения – ультрафиолетовые лучи.

По сути Сакс был прав, предполагая, что для зацветания необходимы какие-то дополнительные условия к тем, при которых идёт вегетативный рост. Эта его гипотеза – «праобраз» будущих концепций гормональной регуляции морфогенеза растений, цветообразующих веществ – фитогормонов.

2.3 Азотно-углеводная гипотеза Клебса (1904)

Азотно-углеводная гипотеза сформирована на основе опытов, в которых изучалось влияние условий внешней среды на развитие растений. Она постулирует решающее значение в цветении растений питательных

веществ – углеводов, возникающих в процессе фотосинтеза и азотных соединений, поступающих через корни из почвы.

Основные положения:

1) ритм развития зависит от факторов внешней среды, где доминирующую роль играют условия питания – минеральное питание, свет (интенсивность и качество), влажность, смена температуры и т.д.;

2) влияние факторов внешней среды сказывается на изменении физиологического состояния растения, а затем через изменения физиологического состояния – происходят морфологические изменения;

3) факторы, способствующие интенсивному фотосинтезу, стимулируют цветение; усиленное минеральное питание – пышный вегетативный рост растений.

В 1896 г. вышел фундаментальный труд Клебса «Произвольные изменения растительных форм», который в 1905 г. был издан на русском языке в переводе К.А. Тимирязева.

Процесс цветения по Клебсу состоит из 3-х этапов:

1-ый: возникновение «цветочно-спелого» состояния;

2-ой: образование цветочных органов – бутонов

3-ий: развитие цветков и соцветий

Многочисленные опыты, проведенные с лобелией, дубравкой, молодилом – в основном растения умеренных широт, показали, что ускоренному переходу к цветению этих растений способствуют относительно сухой воздух, яркий свет, красные лучи, сменяющиеся температурные условия (от низкой до высокой) – условия, способствующие интенсивному фотосинтезу, что определяет значительное накопление углеводов. В то же время обильное азотное питание приводило к значительному усилению роста вегетативных органов, но задерживало переход растений к цветению. Отсюда основная идея Клебса, что цветение наступает тогда, когда в тканях накапливаются сахара и они преобладают над азотными соединениями.

Гипотеза Клебса нашла сразу много последователей. Американские учёные Краус и Крейби́лл проводя опыты на томатах, показали, что наиболее успешному их цветению и плодоношению способствует определённое соотношение C/N , где C должен преобладать над азотом – главное условие для перехода к цветению. Однако, в дальнейшем было показано, что многие растения быстрее переходили к цветению при низком отношении C/N , что противоречило гипотезе Клебса. Причина этого будет проанализирована в разделе о трофических закономерностях фотопериодизма растений (см. 2.14). Здесь отметим, что предположение Клебса о важной роли питания растений в регуляции перехода к цветению было принципиально важным.

На стороне гипотезы Клебса был могучий авторитет практики. В садоводстве и плодоводстве путем кольцевания, наложение подового пояса изменяли уровень питания плодоземелентов, что приводило к ускорению плодоношения. В растениеводстве применение различных доз азотных удобрений под сельскохозяйственные культуры регулировало развитие вегетативной массы или сроки созревание урожая.

К.А. Тимирязев, в переводе и с предисловием которого вышла монография Г. Клебса «Произвольное изменение растительных форм», критикуя автора за механистичность и сведение механизмов регуляции перехода к цветению только к соотношению C/N , всё же считал, правильной мысль о том, что трофические факторы занимают определённое место в общей системе регуляции цветения.

2.4 Учение о фотопериодизме растений Гарднера и Алларда (1920) (подробнее см. 3.1)

В изучении физиологической природы процессов зацветания выдающуюся роль сыграло открытие фотопериодизма Гарнером и Аллардом в 1920 году. Оно вызвало огромный размах экспериментальных работ по изучению реакции самых разнообразных растений на длину дня. Эти исследователи в целенаправленных экспериментах установили, что

одни растения ускоряют переход к цветению при сокращении периода освещения с 14–16 часов до 8–9 часов, а другие, наоборот, при его удлинении с 8–10 часов вплоть до непрерывного освещения. Первая группа растений была названа короткодневными КДР, вторая – длиннодневными ДДР. Они выявили также, что некоторые растения (соя и мандарин) зацветали в одни и те же сроки в широком диапазоне изменения продолжительности освещения. Эти растения получили название фотопериодически нейтральные ФНР. Открытое явление Гарнер и Аллард назвали фотопериодизмом.

Изменения длины дня, происходящие совершенно одинаково из года в год являются своеобразными «астрономическими часами», указывающими растениям, когда им расцвести и размножиться и когда готовиться к переживанию неблагоприятных условий внешней среды. Фотопериодическая реакция растений является приспособительным свойством к сезонным изменениям условий внешней среды (температуры и влажности), что дает возможность растениям цвести и плодоносить в наиболее благоприятных условиях и переживать неблагоприятные периоды года.

2.5 Учение о яровизации Гасснера (1918) и термопериодизме растений Блау (1930) (подробнее см. 3.2)

Издавна было известно, что озимые и двулетние растения могут перейти к цветению лишь после пребывания определённого периода времени в условиях низких положительных температур (от 0 до +5–8 °C). Но впервые эксперименты по изучению этого явления провел Гасснер (1918). В его опытах при воздействии низких положительных температур на прорастающие семена озимых злаков растения, выращенные из них, переходили к колошению в течение одного вегетационного периода. В дальнейшем эти результаты были подтверждены многими авторами. Агроприём холодной обработки прорастающих семян озимых злаков для перехода их к колошению в год весеннего посева получил название

яровизация. Этот термин используется и для обозначения процессов, которые протекают у озимых растений в течение воздействия пониженной температурой и обуславливают их переход к цветению. Возникновение в процессе эволюции озимых форм (или свойства озимости) является приспособительным свойством растений к преодолению неблагоприятных условий зимнего периода, и прежде всего, к выживанию в условиях низких отрицательных температур.

Блау с сотр. (1930) исследовали стимуляцию цветения луковичных растений периодом пониженных температур и показали, что такое воздействие ускоряло их переход к цветению. Блау впервые ввел термин «термоиндукция». На основании исследований был разработан приём – выгонка растений, т.е. стимуляция цветения луковичных (тюльпаны, нарциссы, гиацинты т др.) в зимний период до наступления вегетации в естественных условиях.

2.6 Теория эндогенной ритмичности Бюннинга (1936)

Существенной особенностью факторов внешней среды является определённое стабильное чередование продолжительности светлого и темного периода в течение суток (фотопериод). Вероятно, в фотопериодической реакции растений должен иметь место определённый процесс, служащий растительному организму внутренними биологическими часами. Положение о таких часах впервые было сформулировано Бюннингом в 1936 году. Согласно его теории в каждой клетке существует наследственно обусловленный центральный автоколебательный процесс, который управляет ритмичностью всех остальных физиологических процессов. Природа эндогенного автоколебательного процесса неизвестна. Бюннинг провёл формальную параллель между центральным осцилятором клетки и ритмичными колебаниями зарядки и разрядки конденсатора. Выделил фазы эндогенного ритма: фаза зарядки и фаза разрядки – около 12 часов, скотофильный и фотофильный период в течение суток. При их смене происходят изменения

всего внутреннего состояния метаболизма. Поэтому внешние условия – свет и температура – действуют на организм противоположно в зависимости от фазы эндогенного осциллятора. Освещение растений способствует цветению, если оно совпадает с фотофильным полуциклом и ингибированию, если совпадает со скотофильным. Таким образом, с помощью фотопериодической реакции растение как бы сверяет реальную длину дня с ходом эндогенных биологических часов, работающих у всех растений в режиме неизменной суточной периодичности.

Сама идея о том, что исход фотопериодической реакции, т.е. скорость перехода к цветению зависит от степени соответствия внешних светотемновых ритмов эндогенным ритмам метаболизма служит основой для исследования биологической природы фотопериодизма и разработки целого ряда современных гипотез.

Однако теория Бюннинга не дает ответа на вопрос о том, какие особенности эндогенной ритмичности ДДР и КДР обуславливают противоположную реакцию этих растений на изменение длины дня.

2.7 Теория циклического старения и омоложения растений Н.П. Кренке (1940)

В своих исследованиях Н.П. Кренке исходил из того, что развитие организма есть борьба и единство процессов старения и омоложения. Изменениям морфологических признаков в значительной мере соответствуют физиологические и биохимические изменения.

Процессы старения и омоложения характерны для всех этапов онтогенеза. Соотношение процессов старения и омоложения можно выразить одновершинной кривой (рис.1). Н. Кренке был морфологом, поэтому изучал только морфологические признаки, однако этой же кривой характеризуются изменения с возрастом интенсивности фотосинтеза, синтеза белков, нуклеиновых кислот, повышение гидролитической активности ферментов, оводненность тканей и другие физиологические и биохимические процессы.

На основании своих многочисленных наблюдений и опытов Кренке дал общий тип кривой изменчивости возрастных признаков в цикле жизни растений, основанной на изменениях морфологических признаков, таких как величина и форма листовых пластинок и черешков, особенности строения ветвей, побегов и др. органов.

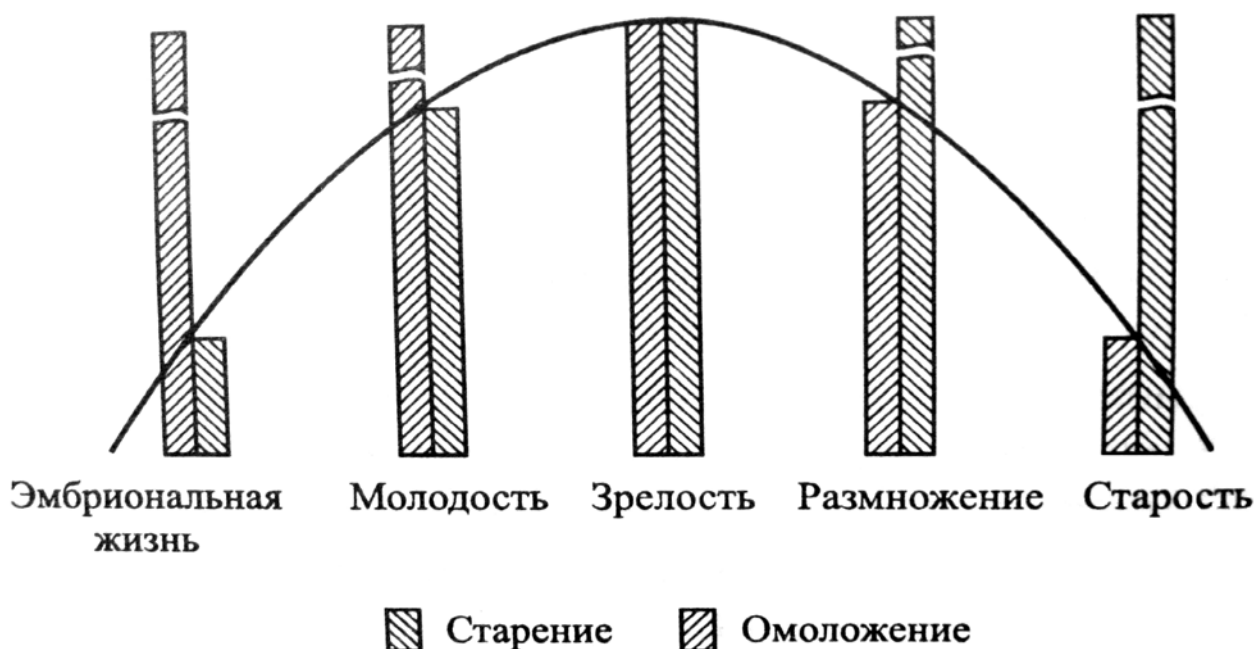


Рис. 1. Соотношение процессов старения и омоложения на разных этапах онтогенеза – кривая Кренке (1940) (Кузнецов, 2006)

2.8 Фитохромная гипотеза Бортвика , Хендрикса и Паркера (1948)

Фитохромная гипотеза зацветания основана на экспериментальных данных, полученных при изучении влияния кратковременного освещения в ночной период на переход к цветению растений различных фотопериодических групп (рис.2). В 1948 году группой американских учёных были проведены опыты, в которых был снят спектр действия реакции прерывания длиной ночи светом разной длины волны – красным светом (КС - 660 нм) и дальним красным (ДКС - 730 нм). Оказалось, что прерывание ночи КС снимается последующим действием ДКС. Действие КС ускоряет или не изменяет сроки перехода к цветению ДДР, в то время замедляет переход к цветению КДР. Обратимая фотохимическая реакция

контролируется двумя взаимопревращающимися формами фитохрома
 $\Phi_k \leftrightarrow \Phi_{dk}$.

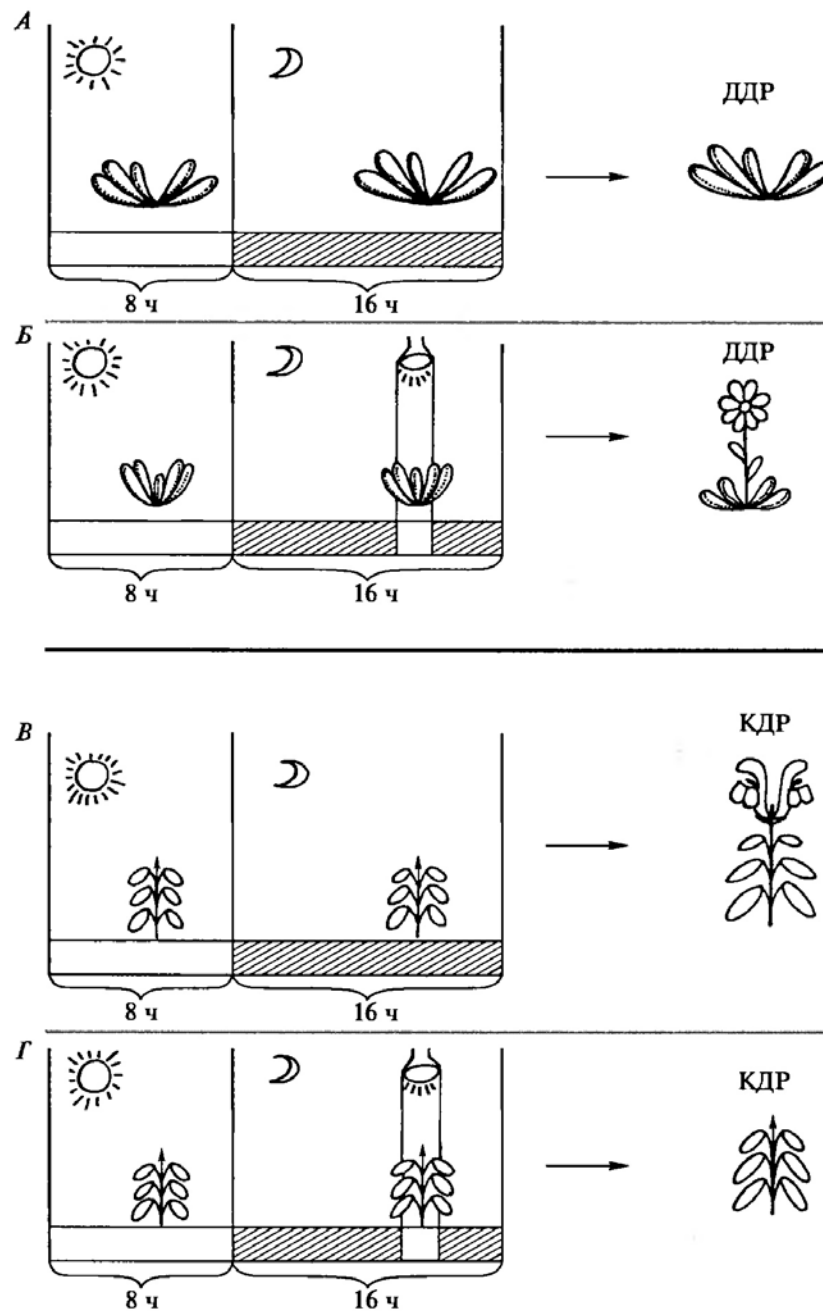


Рис. 2. Эффект прерывания ночи:

А – контроль: длиннодневное растение в условиях 8-часового дня/16-часовой ночи вегетирует; Б – опыт: 16-часовая ночь прервана 5 минутами освещения; длиннодневное растение цветет; В – контроль: короткодневное растение в условиях 8-часового дня/16-часовой ночи цветет; Г – опыт: 16-часовая ночь прервана 5 минутами освещения; короткодневное растение вегетирует. На нижней полосе темное время суток показано штриховкой, периоды освещения - белым

По мере развития исследований обнаруживалось всё большая сложность реакции цветения разных растений на освещение КС и ДКС, не укладывающихся в выше приведенную схему.

Фитохромная теория не объяснила физиологической сущности отличий между растениями разных фотопериодических групп по реакции на прерывание темнового периода светом. Но она дала стимул для дальнейшего развития исследований участия фитохромной системы в разнообразных фотоморфогенетических процессах растений (совр. состояние см. 3.1).

2.9 Гормональная теория развития растений Чайлахяна (1937, 1958)

По результатам многочисленных опытов М.Х. Чайлахян сформулировал положение о том, что при благоприятном фотопериоде в листьях образуется гормон цветения флориген (*flore* – цветки, *genesis* – рождение). Эта точка зрения подтверждалась опытами с прививками: зацветание вегетирующих растений, привитых на цветущие происходило при неблагоприятном фотопериоде за счёт веществ, передвигающихся из листьев подвоев. Химически флориген не является веществом видоспецифичным, т.к. цветущие растения одного вида способны индуцировать цветения у привитых вегетирующих растений другого вида.

После открытия гиббереллинов Чайлахян в 1958 г. – выдвинул гипотезу о бикомпонентной природе флоригена. Согласно этой гипотезе флориген состоит из гиббереллинов (известных фитогормонов) и антезинов (гипотетическое вещество). Причём гиббереллины обуславливают образование и рост цветочных стеблей, а антезины индуцируют заложение цветков. По этой гипотезе ДДР (розеточные формы), содержат антезины, но бедны ГК (рис.3). В условиях благоприятного длинного фотопериода в листьях ДДР синтезируется значительное количество ГК, которые поступают в апекс и вызывают цветение. У КДР, наоборот, ГК достаточно при любом фотопериоде, а антезины синтезируются только в условиях

короткого дня. У НДР содержание ГК и антезинов увеличивается с возрастом до какого-то критического уровня, который необходим для инициации цветения.

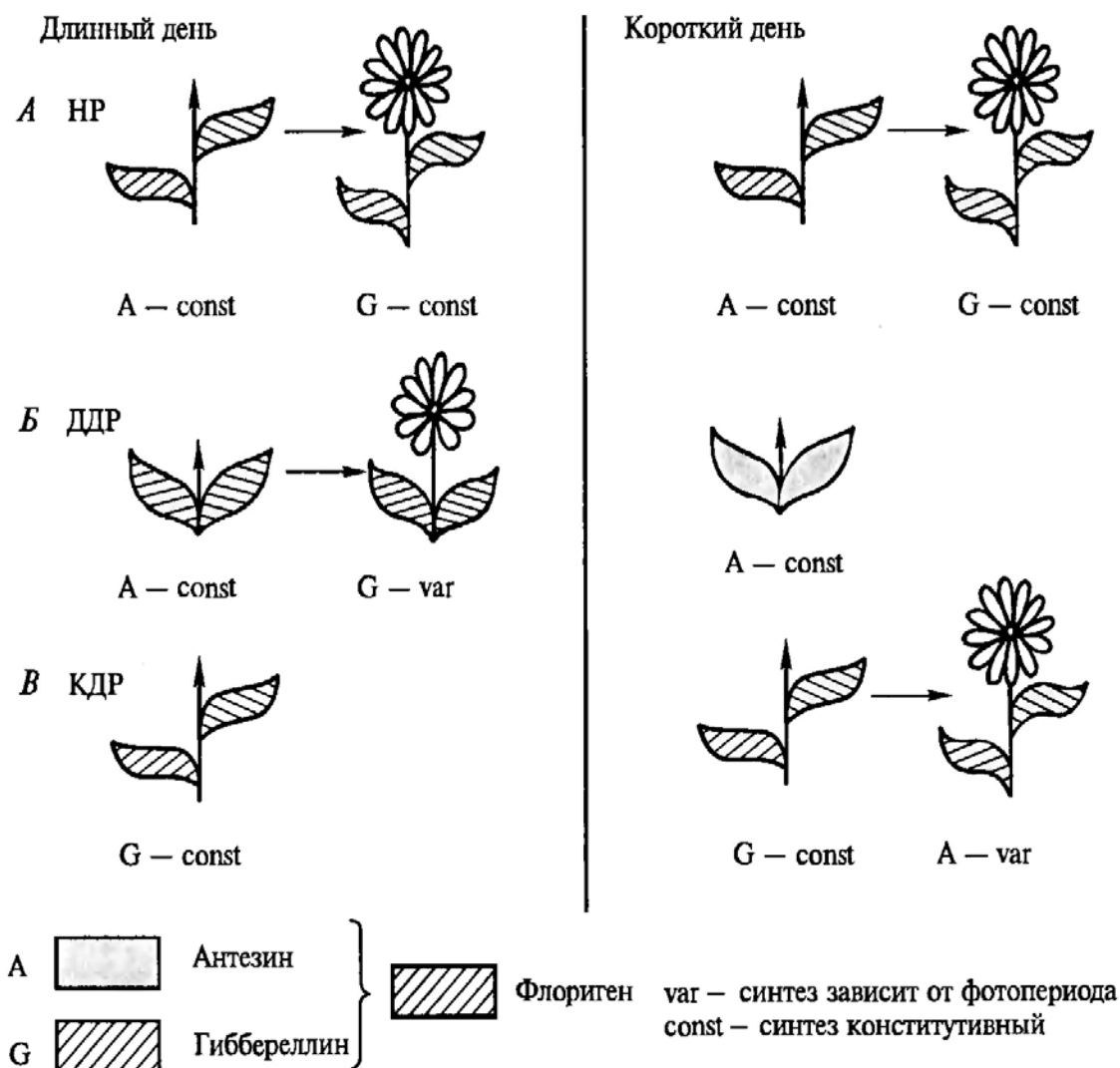


Рис. 3. Гормональная теория цветения М.Х. Чайлахяна (по Ермакову, 2007)

По Чайлахяну цветение наступает, когда в растении присутствует гормональный комплекс цветения флориген, состоящий из гиббереллина (G – показано штриховкой) и гипотетического антезина (A – показано серым цветом). A – нейтральное растение: конститутивный синтез гиббереллинов и антезинов, цветение при произвольной длине дня; Б – длинностебельное растение: конститутивный синтез антезина, гиббереллин синтезируется на длинном дне; флориген возникает на длинном дне; В – короткостебельное растение: конститутивный синтез гиббереллина, антезин синтезируется на коротком дне; флориген возникает на коротком дне.

2.10 Теория ингибиторов цветения Денфера и Лона (1950)

Теория, противоположная теории о гормоне цветения, постулирует, что в условиях неблагоприятных для цветения образуется один или несколько ингибиторов цветения, которые могут также как и стимулы цветения перемещаться (транспортироваться) по растительному организму. В результате индукции цветения концентрация ингибиторов или ингибитора падает ниже порогового значения, что приводит к зацветанию растений.

У большинства видов показано существование веществ, как ингибирующих, так и стимулирующих цветение. По-видимому, образование цветков контролируется соотношением между этими группами веществ. Химическая природа ингибиторов полностью неизвестна (также как и стимуляторов). Предполагается, что в качестве одного из ингибиторов цветения может выступать ростстимулирующий гормон – ауксин, также некоторые вещества фенольных природы.

2.11 Гипотеза переключения генной активации Уордлоу и Хеслока–Харрисона (1981)

Согласно этой гипотезе процессы эвокации / детерминации во времени и пространстве последовательно возникающих латеральных органов в репродуктивной меристеме можно рассматривать как цепь переключений генной активности. Авторы полагают, что цепь переключений контролируется специфическими индукторами с коротким внутриклеточным диапазоном действия, которые запускают процессы, приводящие к последовательной реализации генетической информации в определённых последовательностях клеточных поколений в меристеме. Первичный индуктор – w , который у фотопериодически чувствительных видов может быть идентифицирован с синтезируемым в листьях флоральным стимулом i , инициирует изменения необратимого типа, охватывающие в конце концов все меристематические клетки. Формирующиеся первыми латеральные органы, например чашелистики, в

которых активируется генный комплекс А, в свою очередь направляет в зачатки следующего порядка индуктор х, активирующий генный комплекс В и т.д. Начало каждой фазы обусловлено завершением предыдущей, и, в свою очередь, приводит к началу последующей. Данная гипотеза легла в основу современной ABC-модели развития цветка.

2.12 Теория многофакторного контроля цветения Бернье, Кине, Сакса (1985,1991)

Синтетическая теория или теория многофакторного контроля цветения являлась попыткой объединить (примирить) сторонников трофического и гормонального направлений разгадки проблемы зацветания растений. Авторы на основе анализа огромного фактического материала пришли к выводу, что инициация цветения и флоральный морфогенез контролируется не одним-тремя специфическими морфогенами (флоригеном-антифлоригеном), а сложной системой многих факторов, каждый из которых «в необходимой концентрации и в нужное время» запускает свою цепь процессов, ведущих к закладке цветков (рис. 4). Идея о том, что эвокация контролируется несколькими взаимодействующими веществами, одни из которых индуцируют, а другие ингибируют цветение, согласуется с представлением о целом ряде коррелятивных влияний, от которых, как было обнаружено, зависит судьба всех верхушечных меристем. Это хорошо согласуется с тем, что известно о других морфогенетических процессах у высших растений, которые не зависят от присутствия или отсутствия высокоспецифичных морфогенов, но регулируются и координируются различными группами регуляторов, действующих синергически, антагонистически и независимо.

Основные положения:

1. Эвокация контролируется сложной системой, состоящей из нескольких факторов (Ф, Ф', Ф" и т.д.).

2. Факторы Ф...Ф" имеют положительную или отрицательную природу, т.е. запуск некоторых цепей эвокационных изменений

осуществляется благодаря повышению концентрации стимулятора выше порогового уровня или снижению концентрации ингибитора ниже критического значения.

3. Факторы, необходимые для эвокации необязательно идентичны для всех видов, хотя для большинства из них могут быть одинаковыми.

4. Различные факторы действуют последовательно, причём последовательность действия факторов у растений разных фотопериодических групп неодинакова.

5. Не все факторы, необходимые для эвокации, образуются исключительно в листьях. Некоторые из них могут синтезироваться в корнях, в самих апексах и т.д., возможно (но не обязательно) после восприятия сигнала листьями.

6. У данного вида в неиндуктивных условиях не обязательно отсутствуют все факторы, необходимые для эвокации, но один (несколько) – отсутствует. Число и природа отсутствующих факторов зависит от вида и условий окружающей среды. В индуктивных условиях присутствуют все необходимые факторы.

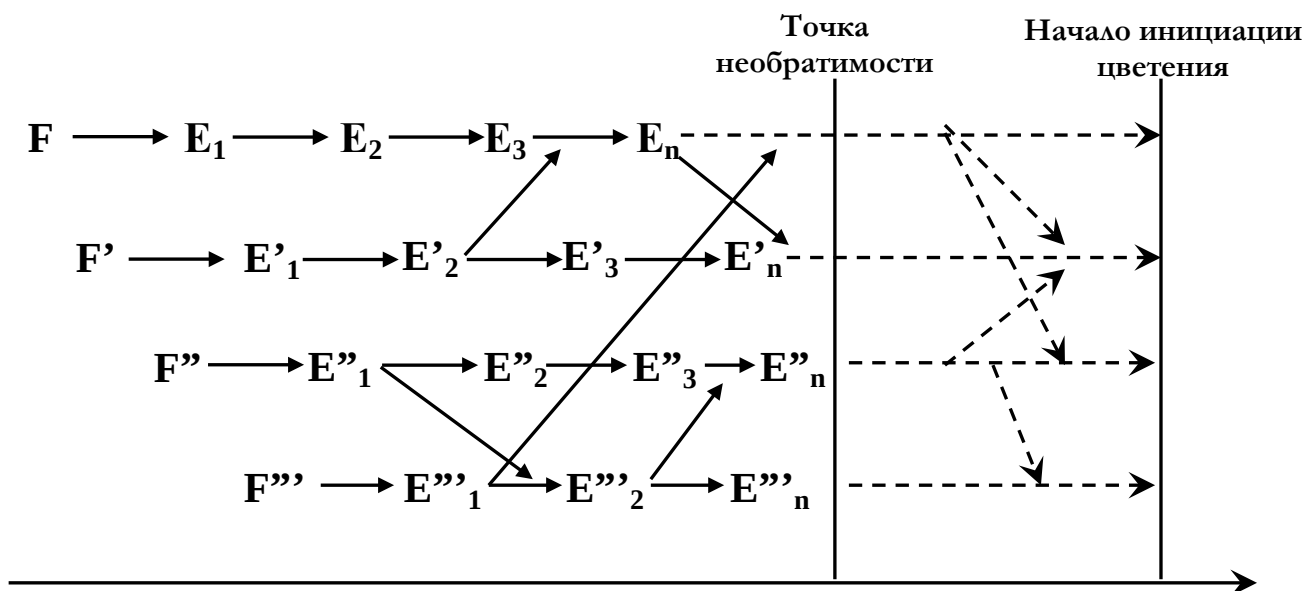


Рис. 4. Модель эвокации цветения и ее регуляция

Последовательные события в каждой цепи обозначены как E₁, E₂ ..., E_n, первоначальные события в различных цепях – как E₁, E'₁, E''₁, E'''₁, а факторы контролирующие эти цепи, –

как F , F' , F'' , F''' соответственно. Точка необратимости представляет окончание эвокации, морфогенетический процесс, то есть инициация цветения, осуществляется после лаг-периода. (По Bernier G., Kinet J.M. and Sachs R.M., The Physiology of Flowering. Vol. II. Transition to Reproductive Growth, 1985)

2.13 Математическая модель цветения Торнли (1982)

Методы математического моделирования использовались для построения моделей многих биологических процессов, в том числе и для процессов роста и развития растений. Одна из таких моделей была предложена Дж. Торнли – модель биохимического переключателя развития растений и инициации цветения (рис. 5).

В данной модели к цветению применены термины: компетентность, инициация, выбор решения. Если растение компетентно к цветению, то это означает, что влиянием соответствующего стимула можно индуцировать ход процессов развития, приводящих к цветению. Инициация цветения соответствует движению точки системы к линии, разделяющей зоны вегетативного роста и цветения. Если точка расположена очень далеко от разделительной линии, то самое большое из возможных влияний все же недостаточно для того, чтобы вызвать цветение – такое растение следует рассматривать как некомпетентное.

Принятие решения к цветению обозначает, что начавшиеся процессы после инициации являются необратимыми. В инициации цветения принимают участие два процесса: 1) формирование сигнала (стимула); 2) реакция апекса на этот стимул. Первый из них связан со стимулом, образуемым листьями, а второй – с реакцией апекса на этот стимул. Морфологические эффекты цветения могут обнаружиться только тогда, когда точка системы движется в зону цветения со значительного расстояния (со значительной скоростью). При использовании терминов «фермент цветения» и «морфоген» их не следует отождествлять с какими-то конкретными видами молекул, так как это целая группа взаимодействующих молекул различного типа. Основная цель модели состоит в том, чтобы дать теоретическую схему с некоторыми

характеристиками ситуаций, при которых имеют место альтернативные пути развития.

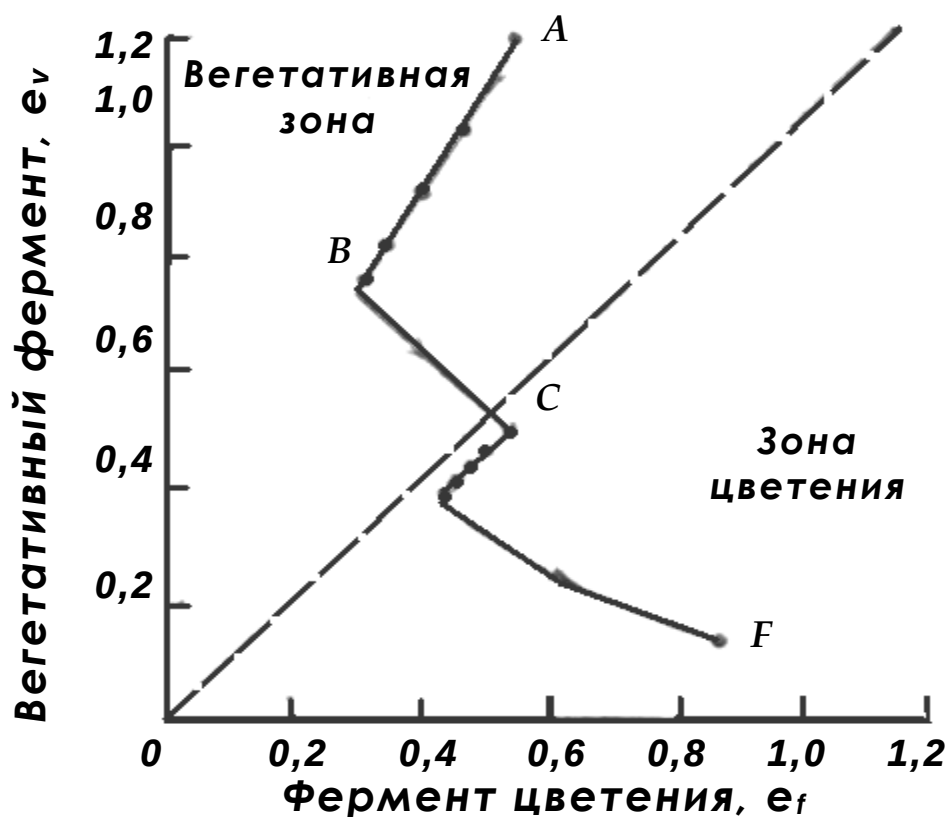


Рис. 5. Схема моделирования вегетативного развития растения и его цветения (Торнли Дж., 1982).

AB – вегетативное состояние, BC – переход, индуцируемый воздействием стимула, который вызывает цветение, CF – генеративное развитие

2.14 Метаболические (трофические) закономерности фотопериодизма и озимости Цыбулько (1978, 2000)

Исследования связи темпов развития (скорости перехода к цветению) ДДР и КДР в условиях разной длины дня, а также озимых растений под влиянием яровизации с питанием проведены В.С. Цыбулько в 60–90 годы прошлого столетия в Харькове на базе Харьковского сельскохозяйственного института им. В.В. Докучаева, а также Института растениеводства им. В.Я. Юрьева УААН. Методологически и методически они базировались на представлении о том, что питание растений является сложным процессом. Понятие питания включает накопление продуктов ассимиляции в листьях,

отток их в другие органы (апикальные меристемы) и превращение в азотсодержащие и другие соединения. Поэтому только содержание питательных веществ углеводов и разных форм азота не может характеризовать сложный процесс питания растений и его связь с их развитием. Определяя содержание питательных веществ по одному разу в сутки, многие исследователи установили, что ДДР и КДР содержат меньше углеводов и больше азота на коротком дне, который замедляет переход к цветению ДДР и ускоряет КДР. На основании этого отвергалась углеводно-азотная гипотеза Г. Клебса, а связь развития растений разных фотопериодических групп с питанием отрицалась. Однако В.С. Цыбулько удалось показать, что сочетание процессов (накопления, превращения и оттока) определяет обеспеченность точек роста трофическими и гормональными веществами, как по количеству, так и по составу, и является важным фактором, который детерминирует скорость перехода растений к цветению.

КДР и ДДР отличаются по суточной детерминированности оттока ассимилятов из листьев: у ДДР – процесс происходит преимущественно и в течение дня, у КДР – преимущественно ночью. Установлены различия в качественном составе синтезируемых углеводов у растений контрастных фотопериодических групп: ДДР синтезируют в основном водорастворимые формы, а КДР – гемицеллюлозы и крахмал. ДДР и КДР растения различаются особенностями питания, но у обеих групп точки роста лучше обеспечиваются питательными веществами в условиях благоприятной длины дня.

Метаболическая теория включает: трофические, гормональные (на ДД у обеих групп ФГ больше) и энзимологические (у обеих групп на КД активность оксидаз выше) аспекты регуляции темпов развития растений.

У озимых растений в результате яровизации усиливается накопление, отток и превращение ассимилятов, улучшается обеспеченность питательными веществами точек роста, что ускоряет морфогенетические процессы и обуславливает их переход к цветению в год весеннего посева.

2.15 Молекулярно–генетическая ABC модель развития цветка (1998)

В результате развития методов молекулярной биологии и генетики подробно исследованы гены, определяющие судьбу органов в развитии цветка. Условно эти гены делят на три группы А, В, С. Поэтому существующую модель развития цветка называют ABC – моделью (рис. 6). Эффекты этих генов исследованы на модельном растении *Arabidopsis thaliana*.

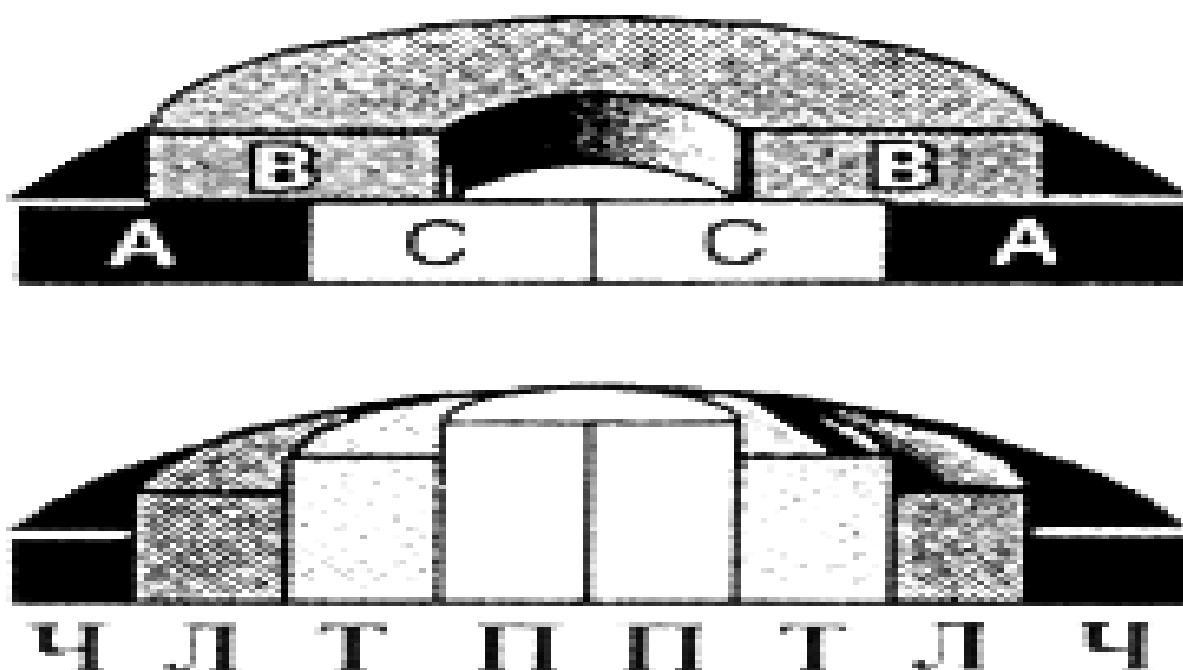


Рис. 6. ABC-модель развития цветка (Parcy e.a., 1998)

У *Arabidopsis* к генам с функцией А относятся APETELA 2 (AP2), продукт которого является транскрипционным фактором. В зоне экспрессии этого гена развиваются чашелистики (при мутации лепестки исчезают (apetala – безлепестковый).

Функцией В «заведуют» гены APETELA 3 (AP 3) и PISTILATA (PI). Их продукты образуют гетеродимер, связывающийся с промоторами других генов. У AP 3 и PI обнаружен MADS – бокс. Эти гены экспрессируются в

зоне закладки лепестков и тычинок. При мутациях *ap 3* и *pi* лепестки превращаются в чашелистики, а тычинки приобретают черты пестиков.

Функция *C* контролируется геном *AGAMOUS* (*AG*) – транскрипционным фактором с *MADS* – боксом. Ген *AG* определяет судьбу тычинок и плодолистиков, а также отвечает за остановку роста во флоральном примордии. При мутации *ag* тычинки заменяются на лепестки, а плодолистики – на чашелистики.

По *ABC* модели исходным состоянием является вегетативный лист, а гены группы *A*, *B*, *C* только модифицируют его развитие. Это подтверждается тем, что у тройных мутантов, где затронуты все группы генов, вместо цветка образуется укороченный побег со спиральным листорасположением.

☞ Существующие теории и гипотезы в той или иной мере раскрывают отдельные аспекты регуляции роста и развития растений. Вместе с тем до настоящего времени еще нет ясности во многих физиолого–биохимических механизмах, которые определяют скорость перехода растений разных фотопериодических групп к цветению.

☑ Контрольные вопросы:

- Перечислите основные классические теории зацветания растений.
- Какие два основных противоборствующих направления существует в исследовании проблемы зацветания растений?
- Охарактеризуйте основные положения, рациональные идеи и недостатки гипотезы Сакса о цветообразующих веществах.
- Кто является основоположником трофической теории зацветания растений?
- Охарактеризуйте основные положения, рациональные идеи и недостатки азотно–углеводной гипотезы Клебса.

- Какой вклад в развитие проблемы зацветания растений внесло открытие явления фотопериодизма?
- Какой вклад в развитие проблемы зацветания растений внесло открытие явления яровизации и термопериодизма?
- Охарактеризуйте основные положения, рациональные идеи, недостатки и связь с современными исследованиями теории эндогенной ритмичности Бюннинга.
- Что такое «флориген», «антезин»? Расскажите о развитии положений фитогормональной теории цветения Чайлахяна.
- Дайте характеристику основных положений теории возрастных изменений Кренке.
- Охарактеризуйте основные положения теории ингибиторов цветения?
- Какая теория пыталась объединить сторонников трофического и гормонального направления зацветания растений?
- Перечислите основные положения многофакторной теории цветения.
- Как методами математического моделирования пытались решить проблему зацветания растений? Охарактеризуйте модель Торнли.
- Дайте характеристику основных положений метаболической теории фотопериодизма и озимости.
- Охарактеризуйте классическую теорию происхождения цветка Гете и генетическую ABC–модель формирования цветка.
- В чем состоит универсальность ABC–модели формирования цветка для растений разных систематических групп?

ГЛАВА 3. ИНДУКЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ: ЭКЗОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ

3.1 Фотопериодический контроль

3.2 Яровизация

3.3 Условия минерального питания

3.4 Водный и температурный стресс

3.1 Фотопериодический контроль

В 1920 г. В. Гарнер и Г. Алард (США) – при исследовании цветения растений табака показали, что есть растения, которые зацветают только в условиях короткого дня. Причем экспериментальное сокращение длины дня ускоряло зацветания табака сорта *Maryland Mammoth* (большинство сортов табака – нейтральные растения), так было открыто явление фотопериодизма у растений. Зависимость зацветания растений от соотношения продолжительности световой и темновой частей суток назвали фотопериодизмом, а соотношение длины дня и ночи в течение суток – фотопериодом (ФП) или фотопериодическим циклом (ФПЦ).

После того, как было обнаружено, что фотопериод влияет не только на зацветание растений, было дано новое определение фотопериодизма. *Фотопериодизм* – это реакция растения на соотношение продолжительности дня и ночи, связанная с приспособлением онтогенеза к сезонным изменениям внешних условий. Изучением фотопериодизма растений занимались многие исследователи в разных странах мира – В. Гарнер, Г. Алард, В.И. Разумов, В.Е. Скрипчинский, М.Х. Чайлахян, Б.С. Мошков, В.С. Цыбулько и др.

Согласно современным взглядам в зависимости от фотопериодической реакции (ФПР) выделяют следующие группы растений:

Короткодневные растения КДР – ускоряют переход к цветению по мере сокращения фотопериода с 14–16 часов до 8–12 часов; пример: рис, кукуруза, просо, соя, сахарный тростник, хлопчатник.

Длиннодневные растения ДДР – ускоряют переход к цветению по мере удлинения фотопериода от 10–12 часов до 16–18 часов, при непрерывном освещении зацветают ещё быстрее; например: среди сельскохозяйственных растений – пшеница, ячмень, овёс, горчица, свекла, лён, шпинат и др.

Нейтральнотдневные растения НДР (фотопериодически нейтральные) – зацветают в одни и те же сроки независимо от продолжительности фотопериода; например – томат, фасоль и др.

Длиннокороткотдневные ДКДР – для перехода к цветению требуют сначала воздействия длинного дня, а затем – короткого (цветут осенью: астра, космея, тагетес и др.)

Короткотдлиннотдневные КДКР – цветут, если растут сначала на коротком, а затем на длинном дне (цветут летом: колокольчик, пеларгония и др.). Изменения порядка чередования фотопериодических условий приводит к замедлению перехода к цветению ДКДР и КДКР.

В каждой из этих групп есть *облигатные* растения – растения обязательно, требующие для зацветания соответствующего фотопериода, и *необлигатные (факультативные)* растения – растения только ускоряющие зацветание при необходимой длине дня. Некоторые растения способны «чувствовать» разницу в дине дня, измеряемую минутами (пример: увеличение длины дня на 1–2 минуты исключает зацветание некоторых сортов риса).

Фотопериодическое воздействие может вызвать свет малой интенсивности, на порядок меньше того, при котором идёт фотосинтез (интенсивность 3–10 лк). Даже яркий лунный свет для некоторых растений может быть причиной фотопериодической индукции. Однако, для нормального образования цветков необходимы строительные материалы (углеводы, азотистые вещества и гормоны), поэтому для перехода растений к цветению необходим период фотосинтеза не менее 6 часов.

Для КДР – необходим не только короткий день, но продолжительный период темноты (подготовка к заложению цветков происходит в темноте). Для ДДР – необходим длинный световой период; при непрерывном

освещении эти растения зацветают ещё быстрее, т.к. заложение цветков происходит на свету.

Восприятие фотопериодического сигнала – продолжительности дня и ночи (фотопериода) происходит в листовой пластинке. Это было установлено в опытах М.Х. Чайлахяна с короткодневным растением хризантемой крупноцветковой (*Chrysanthemum indicum*). Опыты проводили по следующей схеме (рис. 7):

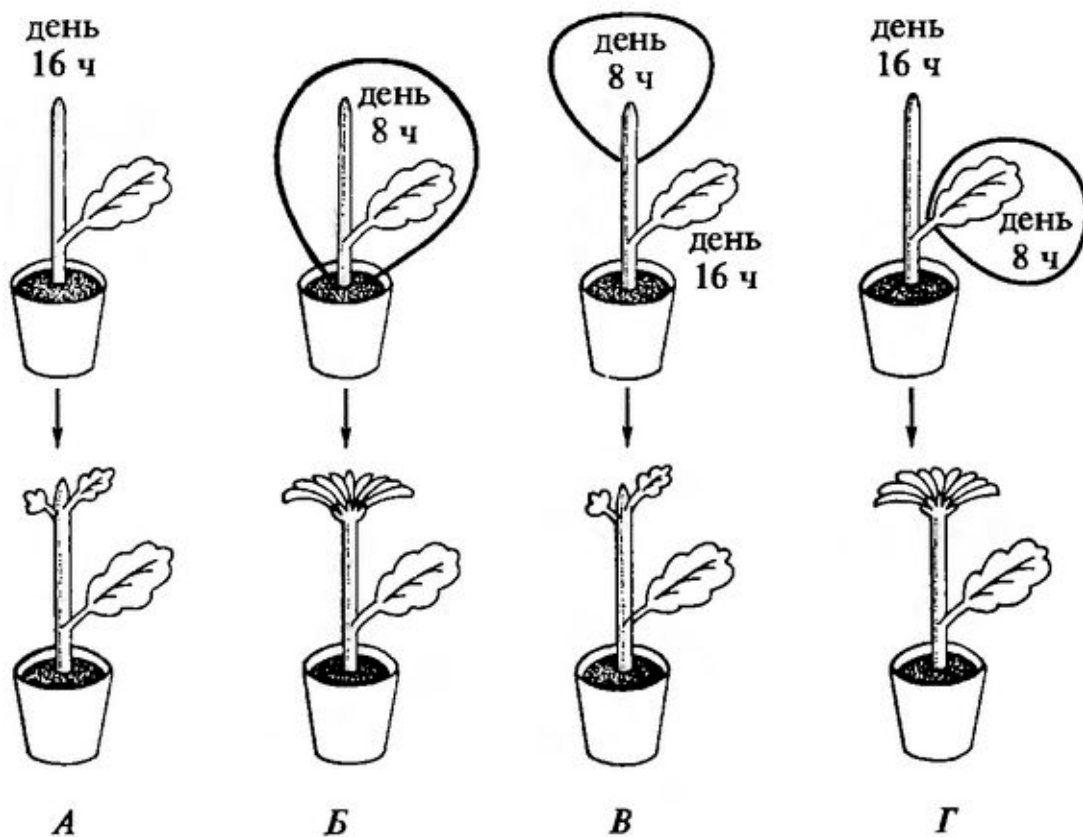


Рис. 7. Опыт М.Х. Чайлахяна с короткодневным растением *Chrysanthemum indicum* (Сложноцветные), показывающий роль листьев в восприятии длины дня:

А – хризантема в условиях 16-часового дня вегетирует (отрицательный контроль); Б – хризантема при 8-часовом дне цветет (положительный контроль); В – меристема получает 8 часов света, лист – 16 часов света ежедневно: хризантема вегетирует; Г – меристема получает 16 часов света, лист – 8 часов света ежедневно: хризантема цветет

Растения разделили на группы. Первую группу растений выращивали на длинном 16-часовом дне (А), вторую – на коротком 8-часовом дне (Б); у

растений третьей группы на коротком дне находились только верхушечные почки побегов (В), а у растений четвертой группы – только листья (Г). В результате зацвели те растения, листья которых находились в условиях короткого дня (Б и Г). Если у хризантемы листья находились на длинном дне, то цветения не наблюдалось.

Б.С Мошков провёл аналогичные опыты на длиннодневном растении – абиссинской капусте. Растение зацветало, если листья находились на длинном дне, и не цвело – если на коротком. Выдерживание апекса в условиях длинного дня не влияло на скорость зацветания растения.

ДДР – абиссинская капуста:

Листья д/д → цветение

Листья к/д → нет цветения

Только апикальные почки д/д → нет цветения

Листовая пластинка воспринимает длину дня и ночи, а изменения, в результате которых начинается заложение цветков, происходят в апикальной меристеме стебля. На фотопериодическое воздействие отвечает ближайшая к листу точка роста. Чувствительность листовой пластинки зависит от возраста листа. Наибольшая чувствительность совпадает по времени с достижением листьями максимального размера. Очень молодые и очень старые листья менее чувствительны. Продолжительность дня и ночи листья воспринимают с помощью фоторецептральных систем: фитохромной и криптохромной. Считают, что фитохромная система является основным фоторецептором в фотопериодической реакции.

Фитохромная система действует как рецептор, воспринимающий сигнал, индуцирующий или ингибирующий заложение цветков и/или как синхронизатор, участвующий в измерении времени. В настоящее время открыто и описано семейство фитохромов, функциональные свойства которых определяются именно белковой частью хромопротеина. Наиболее интенсивные исследования проводятся на модельном объекте *Arabidopsis thaliana* L., у которого выявлены 5 генов фитохромной системы – *PHYA*, *PHVB*, *PHVC*, *PHYD* и *PHVE*, кодирующие семейство светочувствительных

белков phyA, phyB, phyC, phyD и phyE соответственно. Разные формы фитохромов регулируют различные реакции в инициации цветения растений (см. таблицу).

Таблица 1. Функции фитохромов в процессах перехода к цветению (Федоренко и др., 2006)

Фитохром	Тип фотосенсорной активности *	Физиологические функции
phyA	FR-HIR	контроль времени цветения (инициация раннего цветения при ДД), восприятие длины дня
phyB	EOD-FR (R/FR)	контроль времени цветения (задержка при ДД), переход к цветению
phyC	R-HIR	восприятие длины дня
phyD	EOD-FR (R/FR)	контроль времени цветения (задержка при ДД), переход к цветению
phyE	EOD-FR (R/FR)	контроль времени цветения (задержка при ДД), переход к цветению

* примечание: R – КС красный свет; FR – ДКС – дальний красный свет; HIR – высокоинтенсивный красный свет ; EOD – обогащение сумеречного света ДКС

Фитохромы phyB, phyD и phyE вызывают задержку цветения у арабидопсиса. При низком отношении R/FR уровень этих форм фитохромов снижается, что приводит к зацветанию растений. Фитохром В играет роль ингибитора флоральной инициации. В условиях как длинного (ДД), так и короткого (КД) дня phyB-мутанты арабидопсиса зацветают раньше дикого типа. Фитохромы D и E показывают функции сходные с phyB. Ещё один световой сигнал, иницирующий цветение – продолжительность светового дня, воспринимается phyA и phyC. Фитохромная и криптохромные системы (фоторецепторы растений, воспринимающие синий свет) взаимодействуют с внутренними часами

растительного организма. Эндогенный ритм внутренних часов и внешний ритм освещения накладываются друг на друга и интегрируются в единый сигнал. Известно, что *phyA*, *phyB*, *phyD* и *phyE* вовлечены в синхронизацию ритмов биологических часов.

Механизм фотопериодического действия можно представить следующим образом. Фитохромная система поглощает свет, активизируется и через каскад реакций вызывает синтез «стимула цветения» в листе. В меристеме (стеблевом апексе) под влиянием флорального сигнала, который к ней транспортируется, происходят изменения, приводящие к заложению цветков. Чтобы стимул цветения оказал влияние на меристематические клетки, они должны быть компетентны к его воздействию, что определяется возрастом, определенным соотношением содержания углеводов и азотистых веществ и другими факторами.

Фотопериодическая индукция – это влияние благоприятных фотопериодов на развитие растений, приводящее к последующему их зацветанию независимо от длины дня. В данном случае фотопериод выступает как индуктор сигнала, в результате которого наступает цветение. Можно дать растению необходимый фотопериод в самом начале онтогенеза (ювенильный этап), а потом выращивать его всё время при любой длине дня, и растение зацветёт. Фотопериодическая индукция состоит из двух фаз:

- листовая – когда в листьях под влиянием определённого фотопериода идёт образование «стимула цветения»;
- стеблевая – когда в стеблевых почках под влиянием этого «стимула цветения» начинаются изменения в метаболизме и закладываются цветки.

Генетический контроль фотопериодизма. К настоящему времени конкретные генетические системы, определяющие тип фотопериодической реакции (ФПР) растений – КДР, ДДР или НДР не выявлены. Однако, для ряда растений установлены гены фотопериодической чувствительности (или нечувствительности). У пшеницы идентифицирована система генов

PPD (photoperiod) фотопериодической чувствительности, включающая три гена *Ppd 1*, *Ppd 2* и *Ppd 3*. Снижение чувствительности к фотопериоду обусловлено доминантными аллелями генов *Ppd*, а сильная реакция на фотопериод характерна для генотипов – носителей только рецессивных аллелей всех трёх генов. У сои культурной также выявлена генетическая система, контролирующая чувствительность к фотопериоду – система генов *EE*, включающая от 3 до 7 генов (у разных сортов). Данная система сопряжена с ранним (early - *EE*) развитием растений (вегетирование до цветения).

Кроме заложения цветков фотопериод влияет и на другие процессы растительного организма: листопад, формирование вегетативных органов размножения – клубни, луковицы и т.д.

Знание ФПР растения необходимы при интродукции южных сортов в более северные области и наоборот, северных – в южные.

3.2 Яровизация

У некоторых растений способность к заложению цветков, т.е. переход к этапу зрелости появляется лишь после действия на них пониженных температур в течение определённого времени, т.е. *яровизации*. Свойство озимых однолетних и двулетних растений переходить к заложению цветков после действия на них пониженных температур в течение определённого времени называется *яровизацией*. Выделяют растения яровые и озимые. *Яровые* – однолетние злаки, которые колосятся в первый год жизни и не требуют для этого яровизации. *Озимые* – колосятся, переходят к генеративному развитию, только после перезимовки, т.е. обязательно требуют воздействия низких положительных температур – яровизации.

Экспериментальное изучение яровизации впервые проведено немецким исследователем Г. Гасснером (Германия, 1918). Он проводил опыты на двулетних растениях (свекла, капуста, морковь и т.д.) и получал семена в первый год жизни, при предварительном воздействии на них пониженными температурами в течение определенного периода времени.

Гасснер исследовал также влияние яровизации на скорость перехода к колошению озимой пшеницы, ржи и ячменя.

По современным представлениям все растения по реакции на действие пониженной температуры можно разделить на три группы:

- растения, которые не зацветают без действия пониженных температур (озимые злаки, двулетники, некоторые многолетники)
- растения, которые ускоряют цветение после действия на них пониженных температур, но это действие необязательно (шпинат, салат)
- растения, которым не нужны пониженные температуры для перехода к цветению – яровые.

Свойство яровых цвести в первый год жизни, а озимых – во второй генетически запрограммировано.

У большинства растений во время действия яровизирующих температур цветки не закладываются, это обычно происходит после наступления благоприятных для роста более высоких температур, т.е. пониженные температуры действуют как *индуктор*. Однако, есть исключения – цветная капуста, левкой, ирис – заложение цветков у этих растений происходит только в период воздействия пониженных температур.

Рецептором, воспринимающим действие пониженных температур, являются точки роста (меристемы). Под влиянием пониженных температур происходят изменения в меристематических тканях: увеличивается количество РНК, активизируются гидролитические ферменты, усиливаются окислительные процессы, ИЭТ белков смещается в кислую сторону, активизируется синтез гибберелинов и т.д.

Гипотезу о физиологической природе явления яровизации выдвинул Мельхерс (1939) – под действием пониженных положительных температур происходит образование гипотетического вещества гормональной природы – верналина (vernalization – яровизация), способного транспортироваться по растению и вызывать инициацию заложения цветков. Американский

исследователь Ланг (1958) (ученик М.Х. Чайлахяна) также считал, что в яровизации существенную роль играет комплекс гормонов цветения. Он предложил такую последовательность событий при яровизации: низкая температура → термоиндуцированное состояние → верналин → флориген. Однако, верналин, как и флориген, до сих пор не идентифицированы. По мнению М.Х. Чайлахяна (1958) под влиянием яровизации при низкой температуре и определенном уровне сахаров образуются верналины (метаболиты яровизации). Далее у растений на длинном дне верналины превращаются в гиббереллины, а в условиях короткого дня такого превращения не происходит (рис. 8).

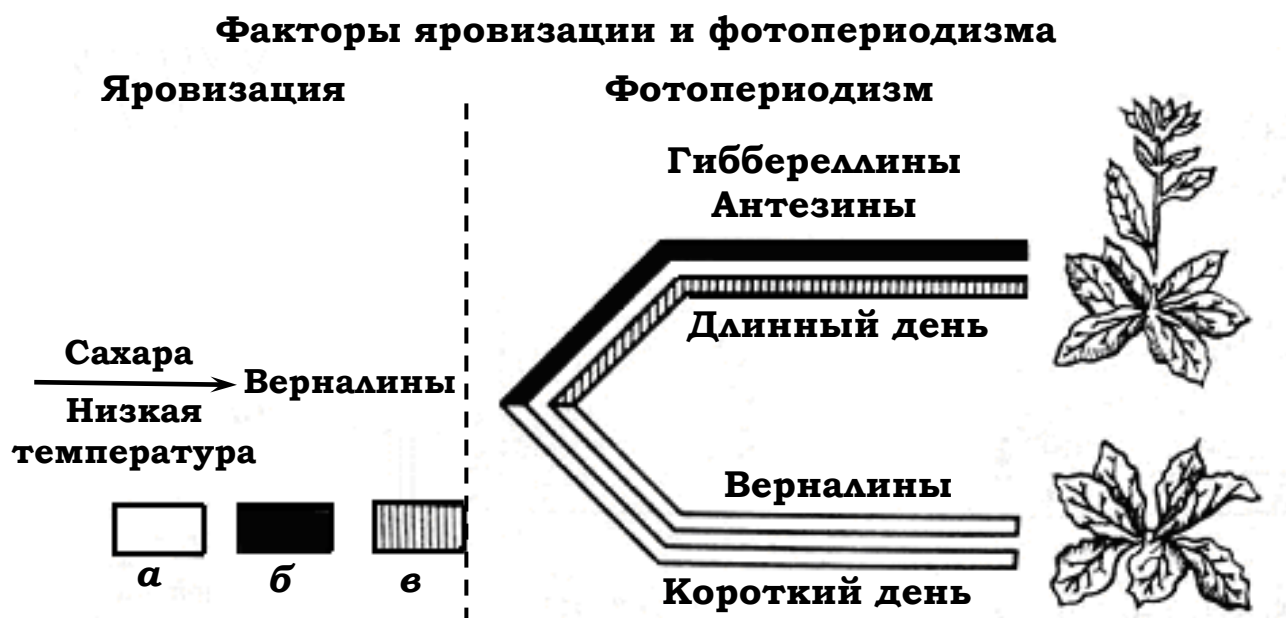


Рис. 8. Образование верналинов, гиббереллинов и антезинов в процессах яровизации и фотопериодизма у озимых и двухлетних форм (Чайлахян, 1988)

В процессе яровизации при низкой положительной температуре образуются верналины (метаболиты яровизации) (в); в условиях длинного дня верналины превращаются в гиббереллины (г); в условиях короткого дня такого превращения не происходит; антезины (а) возникают только на длинном дне

Растениям разных видов для подготовки к заложению цветков необходимы различные пониженные температуры, в целом приблизительно в диапазоне $+1 \div 7^{\circ}\text{C}$. Например: для злаков – озимая

пшеница $0 \div +4^{\circ}\text{C}$ (иногда до -2°C), для двулетних и древесных растений умеренного пояса $+3 \div +5^{\circ}\text{C}$, для более теплолюбивых растений – $+10 \div +13^{\circ}\text{C}$ (маслины). Продолжительность периода воздействия пониженных температур также зависит от вида растений. У большинства растений этот период составляет от 1 до 3-х месяцев; у некоторых – от нескольких дней (левкой – 1-2 дня) до 1-2 недель (хризантема, сельдерей и др.).

В результате огромного количества опытов, проведенных В.И. Разумовым с мировой коллекцией пшениц, было установлено, что продолжительность яровизационного воздействия колеблется от 10–20 до 65–70 дней и зависит от географического происхождения сорта:

- 65–70 дней – Северо-запад России, Голландия, Швеция
- 15–31 день – Аравия, Абиссиния
- 15–25 дней – Индия (горная)
- 10–12 дней – Армения

Яровизация имеет адаптивное (приспособительное) значение. Яровизационные изменения постепенно накапливаются и передаются при делении меристематических клеток новым клеткам. Для прохождения яровизационных процессов необходимы кислород и вода, т.е. происходящие процессы связаны с дыханием. Для осуществления яровизационных процессов клетки должны содержать много воды (у злаков до 35%). Обязательно наличие сахаров, в их отсутствии яровизация идёт очень медленно. Растения могут проходить яровизацию в разном возрасте от наклюнувшихся семян до ювенильных растений в фазе сформировавшихся 2–3 настоящих листьев.

Агроприём яровизация (в отличие от физиологического явления) подразумевает воздействие температурой на наклюнувшиеся семена для получения семян озимых форм в первый год жизни.

Яровизационные изменения могут быть обратимы. Под действием повышенных температур $+25 \div +40^{\circ}\text{C}$ может произойти *разъяровизация*. Она может происходить если повышенная температура действует непосредственно за яровизацией, но еще до ее полного завершения.

Разъяровизация может быть вызвана действием короткого дня и других факторов. Короткий день, непрерывное освещение может заменить яровизацию, следовательно, яровизация и фотопериод взаимозаменяемые факторы, регулирующие генеративное развитие растений.

Генетический контроль яровизации наиболее полно изучен на примере модельного растения *Arabidopsis thaliana* L. Большинство форм *Arabidopsis* являются яровыми, но есть и озимые. Показано, что переход от ярового к озимому типу развития у *Arabidopsis* контролируется единичным доминантным геном FRIGIDA (FRI). Также необходим другой ген FLOWERING LOCUS C (FLC) для того, чтобы FRI сообщал озимость. FLC является репрессором цветения, а присутствие FRI повышает экспрессию FLC до уровня, который ингибирует цветение. FLC экспрессируется главным образом в митотически активных областях, которые являются сайтами восприятия холода и тканями, приобретающими яровизированное состояние. Также существуют компоненты, обеспечивающие цветение независимо от FLC. В геноме *Arabidopsis* идентифицированы гены яровизации (vernalization) Vrn 1 и Vrn 2, которые отвечают за стабильное поддержание яровизированного состояния, но не за ее инициацию. Ген Vrn 3 отвечает за начальную репрессию FLC в процессе холодовой экспозиции.

В настоящее время показано, что яровизация вызывает серию модификаций гистонов, что приводит в конечном счете, к митотически стабильному репрессивному состоянию гетерохроматина, которое служит механизмом запоминания зимы.

Яровизация стимулирует цветение путём репрессии репрессора цветения FLC. У пшеницы и других злаков также выявлены гены Vrn, контролирующие потребность в яровизации и тем самым, определяющие тип развития растений (озимый или яровой). Система генов Vrn (vernalization) включает несколько генов: Vrn 1, Vrn 2, Vrn 3 (согласно современной классификации Vrn A1a, Vrn B1a и Vrn D1a). Наличие в генотипе хотя бы одного гена Vrn в доминантном состоянии определяет

яровой тип развития пшеницы, если же все гены в рецессивном состоянии, развитие идет по озимому пути.

3.3 Условия минерального питания

Еще до открытия фотопериодизма и яровизации наблюдения за цветением растений показали, что процессы генеративного развития и вегетативный рост являются антагонистами. Факторы, тормозящие рост: засуха, обрезка, кольцевание – стимулируют цветение. Наоборот, повышенное азотное питание, усиливающее рост, тормозит переход к цветению (углеводно–азотная гипотеза цветения Клебса 1905г.).

У некоторых видов растений инициация цветения находится в прямой зависимости от содержания микроэлементов железа и меди. Низкое содержание меди снижает потребность в фотопериоде. КДР вид ряски в таких условиях зацветает на длинном дне. Также действует железо. Механизм действия этих элементов пока неизвестен. У озимых злаков (ежа сборная, гравилат речной) хорошая обеспеченность элементами минерального питания в сочетании с высокой освещенностью могут заменить яровизацию.

К, Р, Са, В, Мо – вызывают изменения в гормональном балансе растений и влияют на сексуализацию цветков.

3.4 Водный и высокотемпературный стресс

Водный дефицит и высокотемпературный стресс играет важную роль в ускорении инициации цветения у большинства однолетних растений. Двулетние и многолетние растения, наоборот, задерживают цветение в этих условиях. С другой стороны, во время фотопериодической индукции водный стресс тормозит образование цветков у КДР (ипомея, дурнишник) и ДДР (плевела). Предполагают, что в этом случае необходимые вещества не могут передвигаться из листьев в меристему. Показано также, что водный стресс иницирует мужскую стерильность цветков.

Регуляцию перехода растений от вегетации к цветению с помощью внешних факторов (температуры, света, минерального питания, водообеспеченности) называют *экологическим контролем зацветания*. Наиболее изученными примерами экологического контроля являются фотопериодический и яровизационный (температурный) контроль зацветания.

☞ Таким образом, индукция цветения может быть вызвана экзогенными факторами, среди которых наиболее значимы – фотопериод (соотношение светового и темнового периодов суток), яровизация (действие пониженных положительных температур), условия минерального питания, водный, солевой стрессы и другие.

☒ **Контрольные вопросы:**

- Что называют экологическим контролем зацветания?
- Дайте определение понятию фотопериодизм. Как было открыто это явление у растений?
- Что такое фотопериод (ФП), фотопериодический цикл (ФПЦ), фотопериодическая реакция (ФПР)?
- На какие группы делят растения в зависимости от ФПР? Приведите примеры.
- Какой орган растения воспринимает фотопериодический сигнал? Какими опытами Чайлахяна и Мошкова это подтверждается?
- Какова роль фитохромной системы в регуляции перехода растений к цветению?
- Какие формы фитохромов и как участвуют в процессах перехода к цветению?
- Что такое фотопериодическая индукция?
- Какова роль явления фотопериодизма в жизнедеятельности растений?
- Какое прикладное значение знаний о природе фотопериодизма?
- Что такое яровизация?

- На какие группы делят растения в зависимости от способности перехода к цветению под действием низких температур?
- Чем отличаются яровые от озимых?
- Какая часть растения является рецептором восприятия действия яровизационных температур?
- При какой температуре и в течении какого времени происходят яровизационные изменения?
- Какие процессы происходят в меристематических тканях под действием яровизационных температур?
- Что такое разъяровизация? При каких условиях возможно это явление?
- Какое значение имеет яровизация в жизни растений?
- Что известно о генетической регуляции яровизации?
- Какой агроприём называют яровизацией?
- Как влияют условия минерального питания на зацветание растений?
- Как влияет водный и высокотемпературный стресс на процесс зацветания у однолетних и многолетних растений?

ГЛАВА 4. ИНДУКЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ: ЭНДОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ

4.1 Возрастные изменения

4.2 Коррелятивные взаимодействия

4.3 Фотосинтез и снабжение ассимилятами

4.4 Эндогенные биологически активные вещества (фитогормональный контроль)

4.1 Возрастные изменения

В течение жизни растения происходят изменения, обусловленные возрастом: формируются новые структуры и изменяется характер и интенсивность физиолого–биохимических процессов на уровне организма и его отдельных частей. Возрастные изменения являются основными внутренними факторами, определяющими онтогенез.

Регуляцию перехода растений от вегетации к цветению в зависимости от возрастных изменений в развивающемся организме называют – *возрастным контролем зацветания*. Возрастная регуляция перехода к цветению проявляется у разных видов в различной степени. Наиболее хорошо она выражена у многолетних растений, особенно у древесных. Например, первое цветение у яблони наступает в возрасте 8–12 лет, у смородины на 3–й год жизни. Травянистые растения должны образовать минимальное число листьев до цветения: ипомея – 3–4 листа, дурнишник 6–10 листьев.

Н.П. Кренке в 1940 г. сформулировал основные положения теории циклического старения и омоложения или теории возрастных изменений (см. раздел 2 .7). Процессы старения и омоложения характерны для всех этапов онтогенеза. Однако на эмбриональном и ювенильном этапах доминируют процессы омоложения, на этапе зрелости и размножения процессы сбалансированы, на этапе старости доминирует старение. Новые органы появляются в разные периоды жизни растения. На

физиологическое состояние нового органа влияет возраст материнского организма. Возраст органа состоит из собственного возраста и общего возраста организма.

Собственный (календарный) возраст органа – время от его заложения до настоящего момента.

Общий (физиологический) возраст – это возраст материнского организма.

Классический объект Кренке для изучения перехода из ювенильного состояния в генеративное – плющ (*Hedera*). Молодой плющ имеет лопастные или рассеченные листовые пластинки, у цветущего – листья цельные. Пока побеги растут горизонтально, они образуют рассеченные листья, а если побег растет вертикально, появляются цельные листья и цветки. Считается, что при горизонтальном росте происходит «реювенилизация» (повторное омоложение), а цельные листья – признак генеративного состояния («старения»). Такой цикл «старение–омоложение» в растительном организме может повторяться множество раз.

Таким образом, по морфологическим признакам листьев можно определить состояние (ювенильное или генеративное) растительного организма в целом. С помощью теории Кренке можно очень рано по морфологическим признакам оценить скороспелость сорта, продолжительность ювенильной фазы и т.д.

4.2 Коррелятивные взаимодействия

Под коррелятивными взаимодействиями понимают влияние одних органов растения на рост, развитие и функциональную активность других. Процесс цветения также зависит от коррелятивных взаимодействий, что проявляется во влиянии различных органов растений на него.

Роль корневой системы

У некоторых видов наличие корней не является необходимым фактором репродуктивного развития (перилла, бриофиллиум и др.)

У других растений, наоборот, удаление корней приводит к уменьшению числа соцветий, снижению ветвления, увеличению длины

терминального колоса. Роль корней в зацветании растений определяется синтезируемыми в корневых апексах фитогормонами цитокининами (ЦК). Согласно многофакторной теории цветения одним из возможных компонентов флоригена могут быть цитокинины, синтез которых, а именно зеатинрибозида (ЗР), активируется в индуктивных для цветения условиях. Предполагается, что у растений существует «сигнальная петля», включающая транспорт сигнала цветения из побега в корни, синтез там компонентов «стимула цветения» и далее их транспорт из корней в побег.

Роль листьев

Значение листьев в инициации цветения зависит от их физиологического возраста: наличие взрослых листьев необходимо для цветения. Дефолиация приводит к ингибированию цветения, т.к. растение не снабжается ассимилятами и «стимулом цветения».

Удаление взрослых листьев приводит к усилению женской сексуализации. Удаление молодых листьев может стимулировать цветение.

Роль апикальной доминанты

Показано, что апикальная почка контролирует развитие пазушных цветков и соцветий так же, как и боковых побегов (конкуренция за распределение ассимилятов).

Развитие репродуктивных структур находится под контролем сигналов, поступающих из всех частей растения и взаимодействующих друг с другом самым сложным образом. Описаны различные примеры как стимулирующего, так и ингибирующего характера. Наблюдаются как дальние, так и ближние взаимодействия. Ближние взаимодействия происходят в самом апексе, внутри зачатков соцветий и цветков.

4.3 Фотосинтез и снабжение ассимилятами

В индукции и эвокации цветения фотосинтезу и питанию ранее приписывали лишь поддерживающую роль. Однако, существуют данные, показывающие и регуляторную роль продуктов фотосинтеза. «Стимул цветения», выходящий из листа, физиологическими методами сложно

отделить от основной массы транспортируемых ассимилятов. Установлено увеличение уровня углеводов в апексе (до заложения цветка) в индуктивных условиях. Также важно, что фотосинтез и углеводы связаны с генерацией энергии, особенно с синтезом АТФ.

4.4 Эндогенные биологически активные вещества (фитогормональный контроль)

Большое количество противоречивых результатов в исследовании проблемы фитогормонального контроля цветения растений не позволяют сделать четкие выводы. Однако, на современном этапе исследования показано, что все эндогенные гормоны в той или иной степени участвуют в регуляции процесса зацветания растений.

Ауксины

У фотопериодически чувствительных видов уровень ауксинов (ИУК) в листьях всегда ниже перед началом инициации цветения. Сторонниками теории ингибиторов цветения высказывалось предположение, что ИУК, как главный гормон роста, является одним из основных ингибиторов зацветания растений. Вероятно, существует оптимальный уровень этого гормона ниже и выше, которого не иницируется цветение. Однако показано, что в процессе флорального морфогенеза – формирования органов цветка ИУК стимулирует рост зачатков цветка, и его концентрация во флоральной меристеме повышается.

Цитокинины

Роль цитокининов (ЦК) в инициации цветения связана с наличием у некоторых растений так называемой «цитокининовой сигнальной петли» (см. раздел 4.2). Исследовано изменение уровня ЦК у растений различных фотопериодических групп. Показано, что содержание ЦК у КДР в индуктивных условиях снижается, а у ДДР – увеличивается. У озимых обычно наблюдается увеличение ЦК в ответ на действие пониженных температур (яровизация). У НДР – переход к цветению характеризуется увеличением активности ГК, ЦК и снижением активности АБК.

Цитокинины участвуют в регуляции пола у растений. В этом процессе ЦК выступают антагонистами по отношению к ГК и стимулируют феминизацию цветков.

Гиббереллины

Показана сложная роль гиббереллинов в образовании цветков. Это определяется огромным разнообразием гиббереллиноподобных веществ (известно более 100). Эндогенные ГК могут проявлять как стимулирующую, так и ингибирующую роль в инициации цветения. Согласно гормональной теории цветения М.Х. Чайлахяна ГК являются одним из двух компонентов гормона цветения «флоригена». Обычно уровень эндогенных ГК повышается при увеличении длины дня у ДДР, ДКДР, розеточных форм и озимых растений. Причем, увеличение содержания ГК может быть связано не столько с процессом цветения, а с образованием цветоноса (стрелкованием) растений. Участие гиббереллинов в регуляции цветения очевидно, хотя результат зависит от частной физиологии объекта.

ГК контролируют проявление пола у растений. Обработка ГК стимулирует закладку преимущественно мужских цветков.

Абсцизовая кислота

АБК – основной ростингибирующий гормон, контролирующий состояние покоя у растений, хотя увеличение АБК не всегда четко коррелирует с состоянием покоя. В процессе яровизации наблюдается снижение содержания АБК в семенах. Стимулируя переход в состояние покоя, АБК может тем самым ускорять развитие растительного организма (переход от одного этапа онтогенеза к другому), т.е. ускорять переход к зацветанию растений. Реакция растений на обработку экзогенной АБК зависит от вида.

Этилен

Ростингибирующий гормон – этилен участвует в процессах формирования и развития плодов. Стимуляция образования цветков в целом не характерна для этилена.

Одна из уникальных физиологических функций этилена – регуляция цветения растений сем. бромелиевых, в том числе ананасов (*Ananas sativus*). Механизм регуляции цветения бромелиевых, которые являются эпифитами, объясняется следующей гипотезой. Если растение по какой-то причине потеряло вертикальную ориентацию, розетка листьев не может накапливать воду, что может привести к гибели эпифита. При угрозе гибели, бромелиевые стремятся как можно быстрее перейти цветению и плодоношению. В этой ситуации этилен служит сигналом к зацветанию. Механический стресс вызывает образование этилена и стимулирует переход к генеративному развитию. Хотя ананасы освоили наземный образ жизни, этилен вызывает у них такой же ответ, какой был у эпифитных предков этого растения.

Согласно современной концепции фитогормонологии физиологическая активность гормона определяется не столько содержанием того или иного ФГ, а его соотношением с другими эндогенными фитогормонами, т.е. фитогормональным балансом растительного организма.

Биологически активные вещества

Не только ФГ в растительном организме могут регулировать процесс перехода к цветению. Среди других биологически активных веществ в этом отношении наиболее изучены фенольные соединения и полиамины.

Общепринятой является точка зрения, что при переходе растений к цветению содержание фенольных соединений увеличивается. Однако, огромное биохимическое разнообразие фенольных соединений не позволяет однозначно принимать это утверждение. Современные исследования показывают, что различные классы фенольных соединений обнаруженные в листьях и апексах, могут оказывать как стимулирующий, так ингибирующий эффект на процесс инициации цветения.

Полиамины (путресцин, спермин и др.) являются важными биологически активными веществами в растительном организме, участвующими в регуляции многих физиологических процессов, в том

числе и регуляции цветения. Показано увеличение их содержания при переходе к цветению ДДР.

☞ Таким образом, индукция цветения может быть вызвана разнообразными эндогенными факторами, о чем свидетельствуют многочисленные экспериментальные данные. Однако, проявление их эффектов специфично для разных видов растений. Кроме того, разные факторы могут проявлять как одинаковый, так и разный эффект в индукции цветения одних и тех же видов растений. Это может свидетельствовать о специфичности регуляторного действия самих факторов. Вероятно, что такой сложный процесс как индуцирование образования цветков нельзя отнести только за счет какого-то определённого внутреннего фактора. Можно предположить, что в нем важно определённое оптимальное сочетание действия всех факторов в регуляции индукции цветения.

☒ **Контрольные вопросы:**

- Перечислите основные эндогенные факторы зацветания растений.
- Что такое возрастной контроль цветения растений?
- Дайте определение собственного календарного и физиологического возраста растения.
- Охарактеризуйте основные положения теории циклического омоложения и старения Кренке. Каковы ее прикладные аспекты?
- Что понимают под коррелятивными взаимодействиями?
- Какова роль корневой системы в зацветании растений?
- Что такое «цитокининовая сигнальная петля»?
- Какова роль листьев в зацветании растений?
- В чем состоит роль фотосинтеза при переходе растений к цветению? Каковы современные аспекты этого вопроса?
- Перечислите эндогенные биологически активные вещества, регулирующие процесс цветения.

- Что известно о роли ауксинов в зацветании растений?
- Что известно о роли цитокининов в зацветании растений?
- Что известно о роли гиббереллинов в зацветании растений?
- Что известно о роли абсцизовой кислоты в зацветании растений?
- Что известно о роли этилена в зацветании бромеллиевых? Как на практике регулируется цветение ананасов?
- Дайте определение понятию «фитогормональный баланс».
- Какова роль фенольных соединений и полиаминов в регуляции цветения растений?

ГЛАВА 5. ПРИРОДА И СВОЙСТВА ФЛОРАЛЬНОГО СТИМУЛА (ФЛОРИГЕНА)

5.1 Характеристика флоригена (флорального стимула) согласно Чайлахяну

5.2 Современные взгляды на природу и свойства флорального сигнала

5.3 Природа флорального стимула (эволюция взглядов)

5.1 Характеристика флорального стимула согласно Чайлахяну

Гормональная теория М.Х. Чайлахяна была выдвинута ещё в середине 30-х годов XX века (см. раздел 2). В основу этой теории легли представления о том, что зацветание растений происходит под влиянием гипотетического гормонального стимула цветения, названного М.Х. Чайлахяном флоригеном. Главные экспериментальные доказательства основных положений гормональной теории цветения были получены с помощью опытов с прививками листьев растений разных видов и разных фотопериодически чувствительных групп, индуцированных благоприятным для зацветания фотопериодом на неиндуцированные растения. Такие листья вызывали зацветание растений, выросших в неиндуктивных условиях. Согласно классической гормональной теории цветения растений М.Х. Чайлахяна гипотетический гормон цветения флориген характеризуется следующими свойствами:

1. Флориген синтезируется в листьях под влиянием определённых внешних и внутренних факторов (фотопериода, яровизационных температур, возрастных изменений и т.д.)

2. Стимул цветения представляет собой дальнедистанционный сигнал, который передвигается по клеткам мезофилла листа, проводящей системе листа и стебля, а действует в удалённых от листа частях растения – стеблевых почках. Передвижение по стеблю связано с флоэмным

транспортом. Скорость перемещения флорального стимула по флоэме составляет 2,4 – 3, 5 мм/ч в зависимости от вида растения.

3. Для образования цветков необходимо достижение определённого критического количества стимула цветения. При недостаточном уровне (неполное число фотопериодических циклов) образование цветка не происходит или после начальных фаз наблюдается реверсия – возврат к вегетативному росту.

4. Стимул цветения – флориген представляет собой бикомпонентный комплекс гормонов, состоящий из гиббереллинов и гипотетических антезинов.

Хотя теория флоригена не была доказана выделением и идентификацией всего комплекса веществ, вызывающих цветение, она стимулировала огромное количество работ с использованием генетических и молекулярных подходов.

5.2 Современные взгляды на проблему и свойства флорального сигнала

Современные исследования с использованием методов молекулярной генетики, проведенные на разных растениях, привели к обнаружению генов, так или иначе вовлеченных в процесс регуляции цветения. Использование такого удобного модельного объекта для молекулярно-генетических исследований как *Arabidopsis*, позволило идентифицировать и клонировать многие гены, участвующие в сложном мультигенном контроле флорального морфогенеза. Изучены отдельные физиологические функции этих генов и выяснен ряд путей их экспрессии, а также построены сложные цепи их взаимодействия. В Центре Беркли Экспрессии Генов Растений Калифорнийского университета (США) группа исследователей во главе с J. Colasanti изучала растения кукурузы с давно известной мутацией *id1* (от *indeterminate*) неопредельный (недетерминированный) рост, у которых проявлялись отличия от исходного типа на стадии перехода к цветению (рис. 9). Нормальные растения зацветали после формирования

11–12 пар листьев, растения с мутацией *id1* не переходили к цветению даже после формирования 20–30 пар листьев. В ходе исследований было показано, что экспрессия гена *id1* происходит исключительно только в молодых листьях, но не в апексах. Основные выводы, к которым пришли Colasanti с соавторами в отношении характеристики «стимула цветения» оказались очень близки постулатам классической теории Чайлахяна:

- действие стимула цветения проявляется далеко от того места, где он формируется;
- для перехода растений к цветению требуется достижение определенного количественного уровня продукта экспрессии гена *id1* в листьях;
- продукт гена *id1*, как белок–регулятор (белок с «цинковыми пальцами») транскрипции, не образует непосредственно флоральный сигнал, а является регулятором активности других генов, которые в свою очередь участвуют в формировании сигнала цветения в молодых листьях

По современным представлениям сигнал цветения должен отвечать следующим характеристикам:

1. Стимул цветения включает комплекс веществ, набор которых может быть неодинаков у растений разных биотипов. Флориген неспецифичен.
2. Показано присутствие конкурирующего «антифлоригена» – подвижного ингибитора цветения.
3. Возможен не прямой и/или непростой путь из листа в апекс. Обнаружение «сигнальной петли» цитокининов. ЦК являются одним из компонентов флоригена т.е. возможно как акропетальное, так и базипетальное перемещение стимула цветения по флоэме и ксилеме.
4. Тот факт, что флоральный сигнал до настоящего времени не обнаружен, несмотря на многочисленные многолетние исследования, возможно связан с многокомпонентной и\или нетрадиционной химической природой флорального стимула (м-РНК, сигнальные пептиды, продукты «генов цветения»).

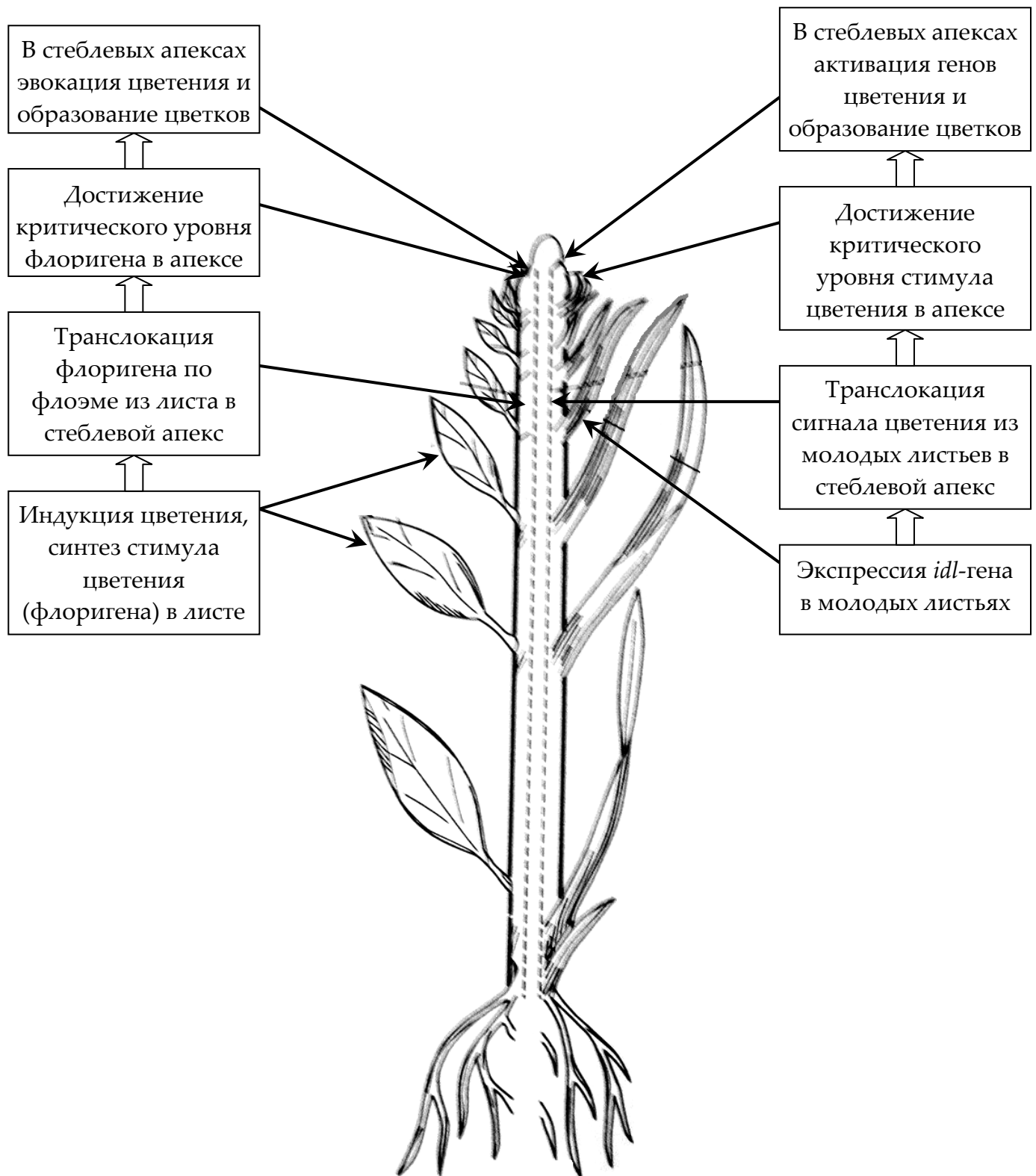


Рис. 9. Схематическое представление основных положений теории флоригена М.Х. Чайлахяна (слева) и основных выводов молекулярных генетиков из группы J. Colasanti (справа).

В левой части изображено двудольное растение – основной экспериментальный объект М.Х. Чайлахяна; в правой – однодольное растение кукурузы, объект исследований J. Colasanti и соавт. Стрелки направлены на те органы, где происходят обозначенные в рамках события. Двойными стрелками показана последовательность событий.

5.3 Природа флорального стимула (эволюция взглядов)

Более чем столетний период поиска и идентификации сигнала цветения – флорального стимула до сих пор не увенчался успехом. За этот период было предложено множество гипотез и теорий, объясняющих природу сигнала цветения. Перечислим основные из них:

1. Определенное соотношение C/N, а именно преобладание углеводов над азотсодержащими соединениями (азотно–углеводная теория Клебса)
2. Бикомпонентный фитогормональный комплекс: ГК + антезин (гормональная теория развития растений Чайлахяна)
3. Фитогормоны: ИУК как возможный ингибитор цветения (гипотеза ингибиторов цветения)
4. Фитогормоны: цитокининовая «сигнальная петля», транспорт ЦК с ксилемным соком, регулируется фотопериодом через фитохромную систему (Крекуле)
5. Сигнальные молекулы, входящие в состав флоэмного сока: азотистые соединения: полиамин – путресцин, амид – глютамин; углеводы: сахароза, трегалоза и др. (Бернье, Коберзь, Перийе)
6. Переменный электрический ток (ПЭТ) (Махачкова, Крекуле)
7. Мелатонин (Махачкова, Крекуле)
8. Регуляторные белки, м-РНК, продукты «генов цветения» (современные молекулярно–генетические исследования).
9. Продукт гена FLT (Зиварт)

☞ Таким образом, флориген или стимул цветения представляет, собой дальнедистанционный сигнал, свободно транспортирующийся по растению и согласно современным представлениям являющийся транскрипционным фактором. За время исследования было высказано множество гипотез, объясняющих химическую (физическую) природу флоригена, однако ни одна из них не является общепринятой.

☑ Контрольные вопросы:

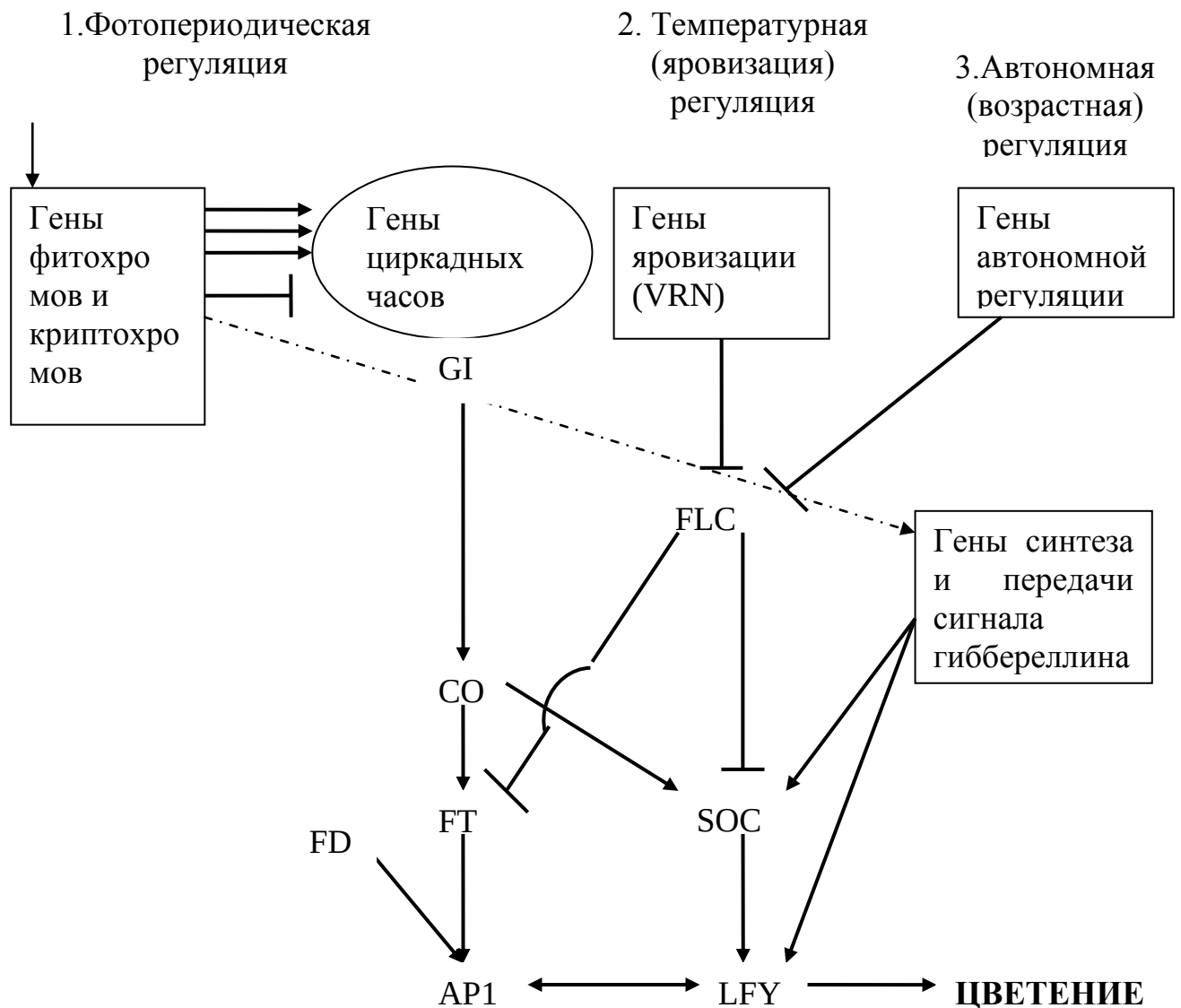
- Что такое «флориген»? Кем был предложен этот термин?
- На основе каких экспериментов М.Х. Чайлахяном была сформулирована теория флоригена?
- Каким основным свойствам должен отвечать флоральный сигнал согласно классическим представлениям Чайлахяна?
- Расскажите об исследованиях группы Colasanti с соавт.
- В чем сходство и отличия представлений о флоригене классической теории Чайлахяна и молекулярных генетиков группы Colasanti?
- Каковы современные взгляды на природу и свойства флоригена?
- Охарактеризуйте положения о цитокининовой «сигнальной петле».
- Какие были предложены гипотезы и теории о природе флоригена?
- Какие были предложены гипотезы чешскими исследователями Махачковой и Крекуле?
- Какова природа флоригена согласно современным молекулярно-генетическим исследованиям?

ГЛАВА 6. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ ЦВЕТЕНИЯ (МОЛЕКУЛЯРНО- ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ)

Современные исследования направлены по пути выявления конкретных генов, участвующих в процессе регуляции цветения, выяснения их взаимодействия с внешними сигналами (индукторами) и друг с другом. Это направление основано на изучении очень узкого круга растительных объектов, в основном, модельного растения молекулярных биологов *Arabidopsis thaliana* L., и связано с применением молекулярно-генетических и генно-инженерных методов. Исследование молекулярно-генетических механизмов регуляции цветения является одним из самых интенсивно развивающихся направлений современной биологии растений.

К настоящему времени выявлены десятки генов, участвующих в регуляции зацветания *Arabidopsis thaliana* L. и в отдельных фазах флорального морфогенеза. Установлена реакция этих генов на внешние и внутренние факторы, контролирующие развитие, а также выяснены отдельные детали сложной сети взаимодействия в этой мультигенной системе. Предложен целый ряд схематических построений, отражающих уровень современного знания о генной регуляции цветения. Расстановка генов, стимулирующих или репрессирующих цветение, в разных схемах отчасти различается. На рисунке 10 приведен упрощенно-обобщенный вариант схемы, построенной на основе опубликованных данных (по Аксеновой и др., 2006).

На схеме показаны четыре основных пути перехода *Arabidopsis thaliana* L. к цветению, которые инициируются под влиянием благоприятной длины



дня, яровизирующей температуры, автономными механизмами или воздействием гиббереллинов. Эти четыре основных пути в итоге действуют в стеблевом апексе на гены идентичности флоральной меристемы *AP1* (*APETALA*) и *LFY* (*LAFY*), которые в свою очередь контролируют гены развития флоральных органов.

Рис. 10. Генетическая регуляторная сеть, контролирующая зацветание растений *Arabidopsis* (обобщенно–упрощенная схема) (Аксенова и др., 2006)

Arabidopsis – длиннодневное растения с количественным типом фотопериодической реакции цветения. Сигнал длинного дня акцептируется в листе с участием фитохромов и криптохромов и передается по сигнальной системе на фотовоспринимающий механизм эндогенных циркадных часов и на ген GI (GIGANTEA). Регулируемая светом и эндогенными часами экспрессия гена CO (CONSTANS), происходящая в листе и экспрессия гена FT (FLOWERING LOCUS T), локализованная в проводящей системе листа и черешка, рассматриваются как центральные звенья в фотопериодической реакции.

- Сигнал длины дня акцептируется в листе с участием генов фитохромов и криптохромов (листовая пластинка)
- Передача сигнала на фотовоспринимающий механизм эндогенных циркадных часов (листовая пластинка)
- Экспрессия гена CO (CONSTANS) – (листовая пластинка)
- Экспрессия гена FT (FLOWERING LOCUS T) – (проводящая система листа и черешка)
- Экспрессия генов LEAFY (LFY) и APETALA 1 (AP1) – (флоральная меристема).

Растения *Arabidopsis* зацветают и на коротком дне, хотя более медленно. В этом случае зацветание происходит под влиянием автономного механизма. Гены автономного пути стимулируют цветение посредством угнетения экспрессии репрессора цветения FLC (FLOWERING LOCUS C).

- Гены автономной регуляции.
- Угнетение экспрессии FLC (FLOWERING LOCUS C).
- Экспрессия генов LEAFY (LFY) и APETALA 1 (AP1) – флоральная меристема.

Яровизационный путь регуляции цветения, который осуществляется с участием ряда генов VRN (VERNALIZATION) также связан с блокировкой гена FLC (FLOWERING LOCUS C).

- Восприятие сигнала – гены VRN (VERNALIZATION).
- Угнетение экспрессии FLC (FLOWERING LOCUS C).

- Экспрессия генов LEAFY (LFY) и APETALA 1 (AP1) – флоральная меристема.

Обработка гиббереллином в условиях короткого дня резко стимулирует цветение *Arabidopsis*, так же как и других розеточных длиннодневных растений. Действие ГК осуществляется через группу генов, связанных с передачей сигнала этого фитогормона. Действие длинного дня может отчасти осуществляться через стимуляцию биосинтеза ГК в листьях.

- Передача сигнала ГК.
- Активация гена SOC1 (SUPEREXPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1).
- Экспрессия генов LEAFY (LFY) и APETALA 1 (AP1) – флоральная меристема.

Сигналы всех четырех путей регуляции цветения конвергируют в некоторых точках регуляторной сети, совместно влияя на время перехода к флоральному морфогенезу.

Основные пункты интеграции сигналов:

- FT (FLOWERING LOCUS T)
- SOC 1 (SUPEREXPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1)
- LFY (LEAFY)
- AP 1 (APETALA 1)

Пункты пересечения сигналов (конвергирования) находятся в разных органах растительного организма – экспрессия гена FT осуществляется в проводящей системе листовой пластинки и черешка, экспрессия гена SOC 1 осуществляется в проводящей системе стебля, экспрессия генов идентичности флоральной меристемы LFY и AP 1 уже непосредственно в апексе (флоральной меристеме). Таким образом, взаимодействие регуляторных генетических систем, участвующих в зацветании растений, может осуществляться на этапе восприятия, передачи и реализации сигнала цветения.

Данные молекулярно-генетических исследований раскрывают очень важные механизмы генной регуляции процесса зацветания растений. Вместе с тем они ещё недостаточны для ответа на вопрос о том, почему у

длиннодневных растений цветение быстрее наступает в условиях длинного дня, у короткодневных, наоборот, в условиях короткого дня, фотопериодически нейтральные растения зацветают одновременно как на длинном, так и на коротком дне. На данном этапе исследований эта основная загадка биологической сущности фотопериодизма излагается языком молекулярной биологии. По-видимому, одним из путей к ее разгадке может быть установление роли физиологических процессов (фотосинтеза, дыхания, минерального питания, баланса фитогормонов и др.) в регуляции экспрессии и/или репрессии генов, контролирующих переход к цветению

☞ Таким образом, современные исследования направлены по пути выявления конкретных генов, участвующих в процессе регуляции цветения, выяснения их взаимодействия с внешними сигналами (индукторами) и друг с другом. На сегодняшний день выявлены четыре генетических пути регуляции перехода к цветению *Arabidopsis thaliana* L.: фотопериодический контроль, яровизационный контроль, путь автономной регуляции и гиббереллинозависимый путь., которые имеют точки конвергирования сигналов и в конечном счете ведут к активации генов идентичности флоральной меристемы.

☒ **Контрольные вопросы:**

- Охарактеризуйте современное направление исследования регуляции зацветания растений.
- Какие методы используются в изучении проблемы зацветания на современном этапе исследований?
- Почему *Arabidopsis thaliana* L. является удобным модельным объектом исследований молекулярных биологов ?
- Нарисуйте схему генетических путей регуляции цветения растений.
- Перечислите четыре основных пути перехода *Arabidopsis thaliana* L. к цветению?

- Какие гены задействованы в передаче фотопериодического сигнала цветения?
- Как осуществляется автономная регуляция цветения?
- Какой генетический путь яровизационного сигнала цветения?
- Через какие группы генов реализуется действие гиббереллинов?
- Как взаимосвязаны между собой фотопериодический и гиббереллиновый сигналы цветения?
- Назовите основные экспрессоры и репрессоры среди генов цветения.
- В каких органах растения непосредственно экспрессируются те или иные гены цветения?
- В каких точках регуляторной цепи происходит конвергирование сигнала цветения?

ГЛАВА 7. МЕТОДЫ *IN VITRO* И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ В ИЗУЧЕНИИ ПРОБЛЕМЫ ЦВЕТЕНИЯ

7.1 Каллюсная модель цветения Чайлахяна

7.2 Использование методов *in vitro* в обосновании трофических закономерностей фотопериодизма

7.3 Трансгенные растения в исследованиях проблемы цветения

Использование каллюсных моделей для изучения большого круга вопросов, связанных с проблемой онтогенеза растений (регуляции цветения) широко вошло в практику научных исследований во многих лабораториях мира. Начало этому направлению было положено работами Скута (1955), обнаружившего спонтанное появление отдельных цветочных почек в культуре сегментов стебля табака, цикория, свинчатки и др. растений.

7.1 Каллюсная модель цветения Чайлахяна (1988)

Сохранение стеблевыми каллусами табака Трапезонд онтогенетической специфичности исходного растения

В ходе экспериментов было показано, что вегетативное или генеративное направление морфогенеза у стеблевых каллюсов табака *Трапезонд* зависит от онтогенетического состояния того растения, которое явилось материалом для получения каллюса. Каллюсы, полученные на стеблевых сегментах, взятых из главной оси соцветия взрослых цветущих растений табака, характеризуются сильно выраженной тенденцией к флоральному морфогенезу и образует генеративные почки (85–90%) с развивающимися на них бутонами и цветками. Способность к генеративному морфогенезу устойчиво сохраняется при длительном культивировании каллюсов совместно с сегментами и сохраняется в первых

трёх пассажах каллюсов. Каллюсы, полученные на сегментах стеблей молодых вегетирующих растений табака и выращиваемые в тех же условиях культивирования, регенерируют только вегетативные почки и не образуют бутоны. Вегетативное направление органогенеза у этих каллюсов устойчиво сохраняется в течение длительного культивирования каллюсов в различных условиях и при внесении в культуральную среду различных веществ и также в следующих пассажах.

Изучение влияние условий культивирования – изменения концентрации глюкозы, фитогормонов в среде, интенсивности освещения и др. факторов показало, что стеблевые каллюсы цветущих и вегетирующих растений табака *Трапезонд* отличаются не только по характеру, но и по лабильности своих морфогенетических способностей (рис. 11).



Рис. 11. Каллюсная модель цветения растений (Чайлахян, 1988)

Каллюсы из стеблевых сегментов ювенильных растений табака Трапецонд – вегетативные, из стеблевых сегментов цветущих растений – генеративные

У каллюсов от вегетирующих растений строго детерминирована способность к вегетативному морфогенезу и при варьировании условий у них образуются только вегетативные почки и побеги. Каллюсы, полученные на сегментах соцветия цветущих растений потенциально способны к морфогенезу двух типов: *генеративному и вегетативному*. Соотношение этих типов морфогенеза у стеблевых каллюсов цветущих растений легко сдвигается в ту или иную сторону под влиянием эндогенных и экзогенных факторов. При этом реализации флорального морфогенеза способствует высокая концентрация глюкозы, высокая интенсивность света и преобладание кинетина в среде культивирования. Факторы, способствующие реализации вегетативного морфогенеза – низкое содержание глюкозы, более низкая интенсивность света и повышенная концентрация ауксина в культуральной среде.

Морфогенез стеблевых каллюсов у сортов табака, принадлежащих к различным фотопериодическим группам.

Были проведены опыты, в которых сопоставлялась способность к морфогенезу вегетативных почек и бутонов у стеблевых каллюсов трех сортов табака, различающихся по фотопериодической реакции цветения:

Фотопериодически нейтральный сорт – *Трапезонд*

Короткодневный сорт – *Мамонт*

Длиннодневный сорт – *Сильвестрис*

Регуляция цветения у этих трех табаков имеет как общие, так и отличительные черты. Общим является возрастной контроль цветения – растения всех трех сортов зацветают не ранее чем по достижению 3–4 месячного возраста. Отличительной чертой является отсутствие у табака *Трапезонд* и наличие у табаков *Сильвестрис* и *Мамонт* фотопериодического контроля цветения. Изучение особенностей морфогенеза стеблевых каллюсов растений разных биотипов выявило различия в механизмах регуляции цветения у нейтральных и фотопериодически чувствительных видов (КДР и ДДР). Способность к флоральному морфогенезу наблюдалась

только у фотопериодически нейтральных сортов табака. Отсутствие формирования цветочных органов на каллюсах, с цветущих растений ДДР и КДР сортов Чайлахян объясняет в свете представлений об *автономной и индуцированной регуляции цветения*. Согласно этим представлениям все компоненты цветения у НДР сортов образуются независимо от длины дня и присутствуют во всех клетках растения. Стабилизация генетической программы цветения и в стеблевых почках, и в стеблевых каллюсах происходит автономно и не требует повторной индукции веществами, образующимися в других органах растения. У фотопериодически чувствительных сортов КДР и ДДР фотопериодически индуцированное состояние исходных веществ цветущих растений нестабильно и не сохраняется в каллюсной культуре. Поэтому для инициации цветения у почек, формирующихся на каллюсах, вновь необходима индукция цветения с помощью активных веществ, образующихся в листьях взрослых растений в условиях благоприятной длины дня. Каллюсная модель является примером различий автономного и индуцированного механизмов регуляции цветения.

Итак, каллюсные культуры позволяют исследовать *in vitro* факторы реализации флорального морфогенеза – трофические, гормональные и др. На них показана возможность моделировать в культуре *in vitro* черты различий в биотипах разных видов и сортов, а также изучать различия автономного и индуцированного механизмов развития.

7.2 Использование методов *in vitro* в обосновании трофических закономерностей фотопериодизма (Цыбулько, 2000)

Преимущественная роль трофических метаболитов по сравнению с фитогормонами в изменении сроков перехода растений к цветению подтверждается результатами опытов, в которых эти метаболиты вносились в питательную среду в стерильных условиях. В культуре *in vitro* на минеральной среде Чайта выращивали апексы ДДР горчицы, рапса и КДР

– периллы масличной. Растения обеих фотопериодических групп, сформированные из апексов, ускоряли переход к цветению в зависимости от концентрации сахарозы в среде. Апексы ДДР рапса на среде без минерального и органического азота формировали только вегетирующие растения, а на среде с азотом – переходили к цветению, но в разные сроки в зависимости от формы вносимого азота. Комбинирование в среде сахарозы, гидролизата казеина, гетероауксина и (или) кинетина не вызывало изменения скорости развития растений, а при добавлении гиббереллина растения до конца опыта вегетировали. По результатам экспериментов Цыбулько с сотр. был сделан вывод, что основным фактором перехода растений к цветению в культуре *in vitro* являются углеводы и азотсодержащие соединения.

7.3 Трансгенные растения в исследованиях проблемы цветения

В современной биологии растений широкое распространение получили исследования с применением генетически модифицированных объектов. Модельное растение трансформируется репортерным геном под контролем специфического промотора. Открытие «генов цветения», таких как CO (CONSTANS), FT (FLOWERING LOCUS T), FLC (FLOWERING LOCUS C), LEAFY (LFY), APETALA 1 (AP1), SOC1 (SUPEREXPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1), APETALA 2 (AP2), APETALA 3 (AP 3), PISTILATA (PI) и AGAMOUS (AG) и использование методов генетической трансформации растений позволяет создавать трансгенные и мутантные растения по «генам цветения» и проводить исследования в зависимости от поставленной задачи:

- изучать функциональную роль данных генов
- место их экспрессии
- продукт гена и его значение
- связь с другими генетическими системами

- регуляция генной активности эндогенными и экзогенными факторами

- поиск генов ортологов и паралогов у растений разных систематических групп и т.д.

☞ Таким образом, методы *in vitro* широко используются как удобная биологическая модель для исследования проблемы регуляции перехода растений к генеративному развитию. Создание трансгенных растений с использованием «генов цветения» позволяет исследовать функциональную роль данных генов.

☒ **Контрольные вопросы:**

- Охарактеризуйте каллюсную модель цветения Чайлахяна.
- Какие эндогенные и экзогенные факторы способствуют вегетативному морфогенезу?
- Какие эндогенные и экзогенные факторы способствуют генеративному морфогенезу (флоральному морфогенезу)?
- Что называют автономным путем регуляции цветения?
- Что подразумевают под индуцированным механизмом регуляции цветения?
- Приведите примеры сортов растений табака с различным типом фотопериодической реакции (ФПР).
- Почему методы *in vitro* получили широкое распространение в исследованиях проблемы регуляции цветения?
- Как использовал методы *in vitro* Цыбулько с сотр. в обосновании трофической теории фотопериодизма и озимости?
- Какие Вы знаете «гены цветения»?
- Какие задачи можно решать в исследовании проблемы зацветания растений с использованием методов трансгеноза?

ГЛАВА 8. ФЛОРАЛЬНЫЙ МОРФОГЕНЕЗ

8.1 Этапы процесса цветения

8.2 Детерминация пола

8.3 Строение цветка

8.4 Развитие (закладка и рост частей) цветка – флоральный морфогенез

8.5 Типы цветков

8.6 ABC – модель формирования цветка

8.7 Спорогенез и гаметогенез

8.1 Этапы процесса цветения

В физиологическом смысле *цветение* – это комплекс процессов, протекающих от заложения цветка до оплодотворения.

Основные этапы цветения:

- компетенция
- инициация: индукция + эвокация
- флоральный морфогенез.

Большое значение для перехода к генеративному развитию растительного организма имеет накопление достаточного количества питательных веществ, необходимых для образования цветков. У большинства растений первый цветок закладывается только после образования определённого количества листьев или достижение определённого возраста. Пример: яблоня зацветает только в 5–6 летнем возрасте, у дуба первое цветение наступает в 40 лет. Только после достижения определенного возраста – завершения ювенильного этапа онтогенеза и переходу к этапу зрелости – растительный организм становится компетентным к восприятию индуцирующего воздействия (индуктора).

Компетенция – способность клетки, ткани, органа, организма воспринимать индуцирующее воздействие и специфически реагировать на него изменением развития.

Инициация цветения – перехода от вегетативного к генеративному этапу развития представляет собой сложный многофазный процесс, включающий стадию индукции цветения и эвокации цветения. Некоторые авторы выделяют также еще как самостоятельную фазу – этап транспорта флорального стимула. У многих растений способность к заложению цветков возникает только после действия пониженных температур и/или при определенном фотопериоде, или же по достижении растением определенного возраста.

Индукция цветения – восприятие растением внешних (экзогенных) и/или внутренних (эндогенных) факторов (индукторов), создающее условия для закладки цветочных зачатков. Эта фаза осуществляется под действием экологических факторов – определённого фотопериода (фотопериодизм) и пониженных положительных температур (яровизация) – или эндогенных факторов, обусловленных возрастом растения (возрастная или автономная индукция).

Эвокация цветения – процесс, в ходе которого в апикальной меристеме побега происходят необратимые изменения, направляющие дифференцировку ее клеток по генеративному пути развития, т.е. образование цветочных зачатков. Этап *флорального морфогенеза* – включает рост и развитие органов цветка, формирующихся из цветочных зачатков.

8.2 Детерминация пола (сексуализация цветка)

У растений чаще образуются обоеполые (гермафродитные) цветки, реже – однополые (мужские или женские). Какие цветки образуются на растении, зависит от генотипа, но факторы внешней среды также могут влиять на детерминацию пола у высших растений. Дифференцировка пола – сексуализация цветков – цепь взаимосвязанных процессов, каждый из

которых может быть вызван одним или несколькими внешними или внутренними факторами.

Впервые описал влияние внешних условий на формирование пола у растений русский ботаник Двигубский (1823 г.) В результате наблюдений он заметил, что у некоторых растений при посевах в Европе формируются однополые цветки, а при посеве в Египте – гермафродитные. В 1912 г. И. Турнуа (Франция) обнаружил, что у конопли и хмеля в условиях короткого дня женских цветков образуется больше, чем мужских. Изучение влияния фотопериода на сексуализацию цветков проводили в своих работах М.Х. Чайлахян и В.Н. Хрянин (СССР, Россия). В регуляции пола у раздельнополых растений участвует фитохромная система. Короткий день, уменьшение интенсивности света, синий свет усиливают женскую детерминацию пола цветков. Длинный день, высокая интенсивность светового потока, красный свет стимулируют мужскую детерминацию пола. В системе, регулирующей процессы сексуализации цветков очень важна роль фитогормонов: цитокининов и гиббереллинов. ЦК, образующиеся в корнях, транспортируются в верхушки стеблей и индуцируют формирование в меристеме женских (пестичных) цветков. ГК, синтезируемые в листьях, транспортируясь в апикальные меристемы, вызывают образование мужских (тычиночных) цветков.

Таблица 2. Факторы, определяющие детерминацию пола цветков

Мужские цветки	Женские цветки
ГК	ЦК
Формирование листьев	Корнеобразование
Обрезка корней	Обрезка ветвей
Бедная почва	Плодородная почва
ДД	КД
КС	СС
Засуха	Повышенная влажность

Высокие температуры

Быстрый рост

Ca

–

Низкие температуры

Медленный рост

P

CO, этилен, ацетилен

Таким образом, все факторы, способствующие корнеобразованию, усиливают женскую сексуализацию цветков. Наоборот, факторы, вызывающие усиление роста побегов и листьев, индуцируют образование мужских цветков. На заложение мужских или женских цветков влияют внешние условия: температурный режим, фотопериод, условия минерального питания, влажность почвы и воздуха и т.д.

Умение управлять формированием цветком нужного пола – одна из важных задач садоводства, цветоводства, овощеводства. Например, выдерживание растений огурцов в течение нескольких часов в атмосфере CO увеличивает количество женских цветков, и следовательно, плодов в десятки раз.

8.3 Строение цветка

Органом полового размножения у покрытосеменных растений является цветок (см. рис.12). Сформированный цветок имеет околоцветник – чашечку (чашелистики) и венчик (лепестки), *андроцей* (совокупность тычинок) и *гинецей* (совокупность плодолистиков). Тычинки представляют собой микроспорофиллы, а плодолистик – мегаспорофилл. Органы цветка делят на стеблевую часть (цветоножка и цветоложе), листовую (чашелистики, лепестки венчика) и генеративную часть (тычинки и пестики). Выделяют фертильные части цветка или репродуктивные (тычинки и пестики) и стерильные (околоцветник).

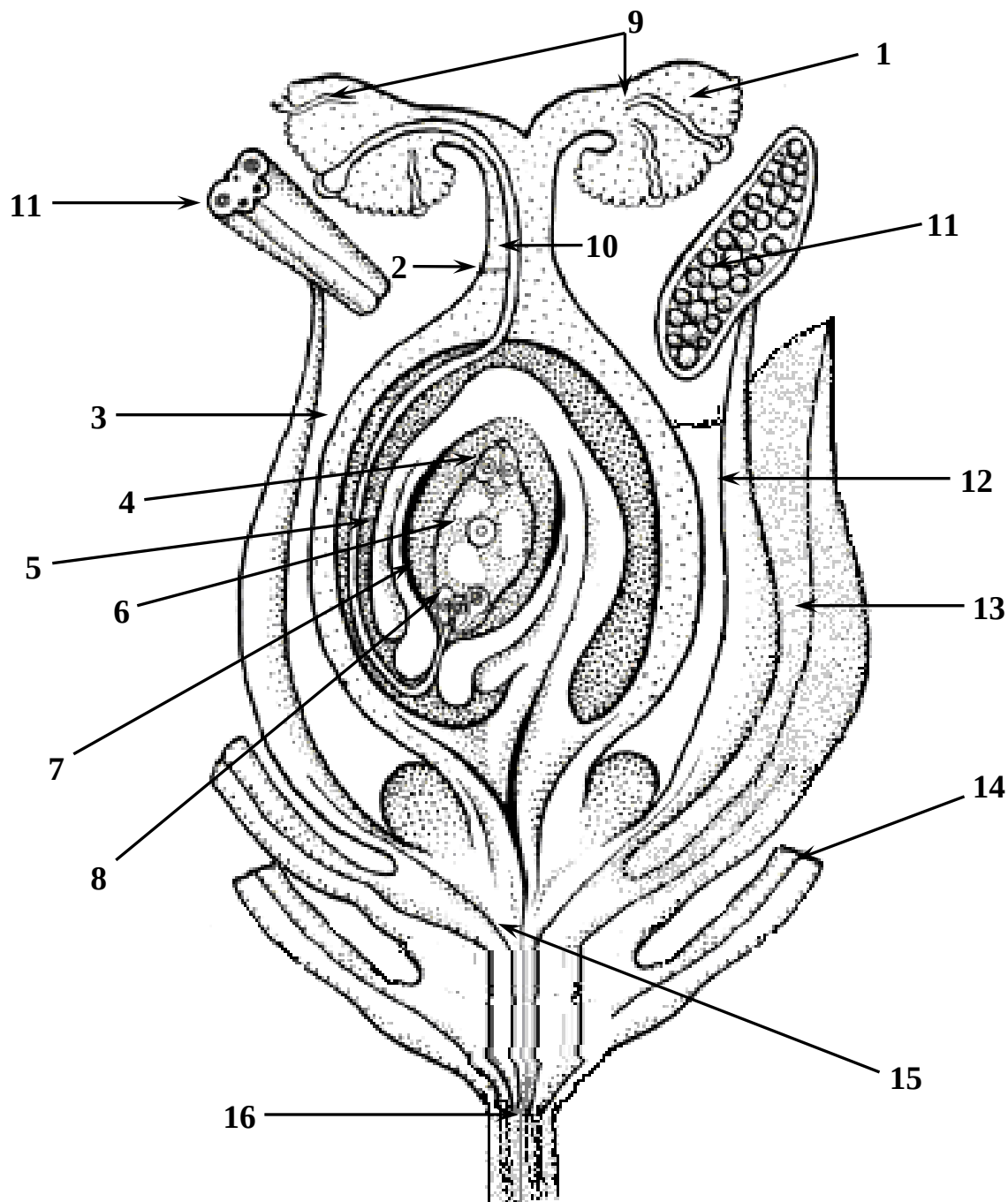


Рис. 12. Строение цветка (Полевой и Саламатова, 1991)

1 – рыльце пестика, 2 – столбик, 3 – завязь, 4 – антиподы, 5 – семяпочка, 6 – два полярных ядра, 7 – зародышевый мешок, 8 – яйцевой аппарат, 9 – прорастающее на рыльце пыльцевое зерно, 10 – пыльцевая трубка, 11 – пыльник, 12 – тычиночная нить, 13 – венчик (лепестки), 14 – чашечка (чашелистики), 15 – цветоложе, 16 – цветоножка.

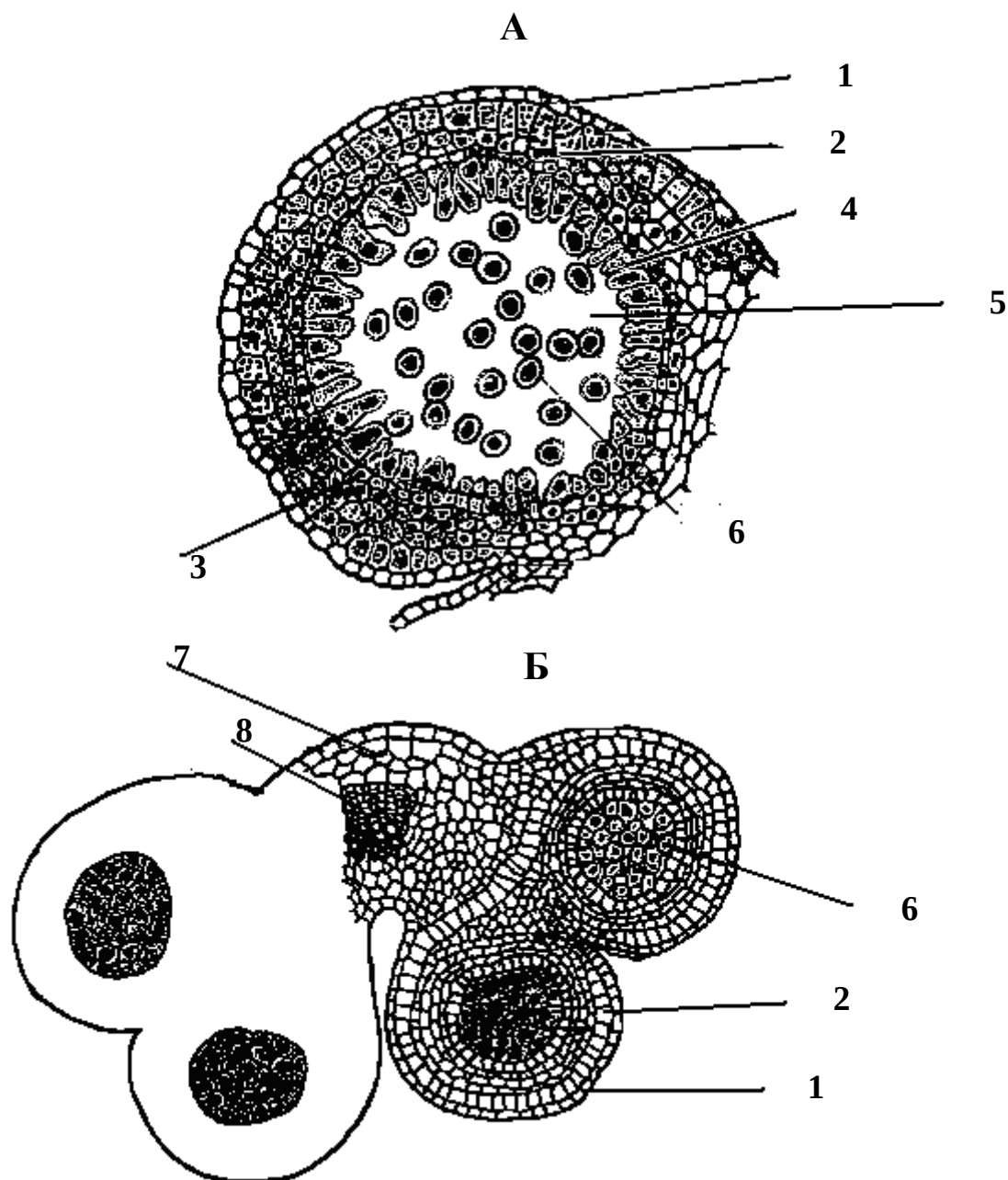


Рис. 13. Строение пыльника (поперечный разрез):

А – пыльцевое гнездо молодого пыльника, Б – зрелый пыльник:
 1 – эпидерма, 2 – эндотетий, 3 – средний слой, 4 – тапетум, 5 – спорогенная ткань, 6 – пыльца, 7 – связник, 8 – проводящие элементы.

В состав тычинки входит тычиночная нить и пыльник. Пыльник тычинки обычно состоит из двух половинок, соединенных между собой связником (см. рис. 13). В каждой половинке – по два гнезда, или пыльцевых мешка, которые гомологичны микроспорангиям. Снаружи пыльник покрыт эпидермой. Под ней последовательно расположены три слоя, причем последний – *тапетум* содержит многоядерные клетки и выполняет

функцию питательной ткани. В центре каждого гнезда имеется спорогенная ткань, из клеток которой образуются микроспоры (пыльцевые зерна).

Пестик состоит из завязи, столбика и рыльца (см. рис.14). Завязь имеет одно или несколько гнезд, образованных сросшимися плодолистиками. На внутренней стороне плодолистиков расположены семязпочки (семязачатки), которые развиваются на плаценте плодолистиков и связаны с ней семяножкой (*фуникулу*сом). Каждая семязпочка имеет снаружи один или два *интегумента* (покрова), между которыми остается *микропиле* (пыльцевход). Основание семязпочки называется *халазой*. Под интегументами семязпочки расположен *нуцеллус*, который гомологичен мегаспорангию. Одна из клеток нуцеллуса становится археспориальной, из неё образуются 4 мегаспоры. Одна из спор дает начало восьмиядерному зародышевому мешку.

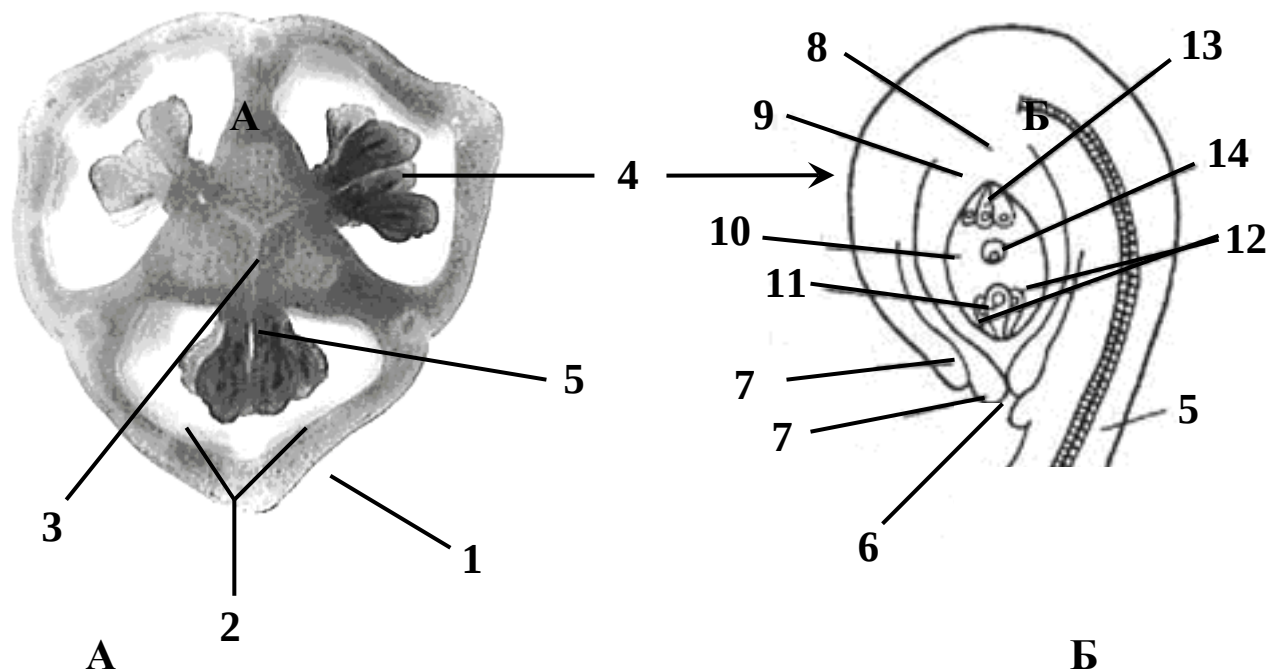


Рис. 14. Строение пестика

А – поперечный разрез завязи, Б - поперечный разрез завязи семязпочки:

1 – стенка завязи, 2 – гнездо, 3 – плацента, 4 – семязпочка, 5 – семяножка (фуникулус), 6 – микропиле, 7 – интегументы, 8 – халаза, 9 – нуцеллус, 10 – зародышевый мешок, 11 – яйцеклетка, 12 – синергиды, 13 – антиподы, 14 – центральная клетка

8.4 Развитие (закладка и рост частей) цветка – флоральный морфогенез

Цветок может возникнуть из верхушечной меристемы главного или бокового побега и/или из тех и других. Когда растение достигает этапа половой зрелости некоторые или все апикальные меристемы на его побегах перестают закладывать листья и начинают формировать части цветка. Покоящийся центр, характерный для вегетативных меристем, исчезает, меристематические клетки вакуолизируются, все клетки вступают в клеточный цикл. Изменяется расположение примордиев на меристеме. У растений с терминальным цветком происходит перестройка листорасположения вегетативной оси на мутовчатое (круговое), характерное для цветка. При эвокации цветения меристема на время «замирает». Образуется зона, отделяющая соцветие от вегетативной части; снимается апикальное доминирование. В клетках меристемы, готовой к заложению цветка, усиливается синтез нуклеиновых кислот, увеличивается количество рибосом и белков; изменяется состав синтезируемых белков, повышается активность некоторых ферментов. Увеличивается количество митохондрий, дыхательных субстратов и усиливается дыхание меристематических тканей. В меристемах возрастает количество митозов и образуются новые клетки, дающие начало цветку.

Сначала увеличивается конус нарастания, затем он превращается в цветковый (флоральный) буторок. В его меристеме выделяют три зоны:

- 1) периферическая;
- 2) средняя (дистальная);
- 3) центральная(проксимальная).

Из периферической зоны формируются элементы околоцветника; из средней (дистальной) – андроцей; из центральной (проксимальной) – гинецей.

У большинства двудольных растений первыми закладываются чашелистики или листочки околоцветника, затем – пыльники. Затем

выделяется центральная часть, превращающаяся в пестик. Последними закладываются лепестки венчика. Каждый формирующийся орган цветка оказывает коррелятивное влияние на рост других частей. Апикальная меристема после образования всех частей цветка теряет свою активность. Зачатки органов одного круга всегда возникают одновременно (рис. 15).

Затем заложенные органы начинают расти. Первыми растут чашелистики, защищающие органы цветка, потом тычиночные нити, пестик и лепестки. Постепенно лепестки приобретают окраску, соответствующую виду растения. Окраска лепестков обусловлена каротиноидами и антоцианами. В ранний период своего формирования цветок является актиноморфным. У видов, имеющих зигоморфные или ассиметричные цветки, они возникают из актиноморфных в результате неравномерного роста элементов околоцветника.

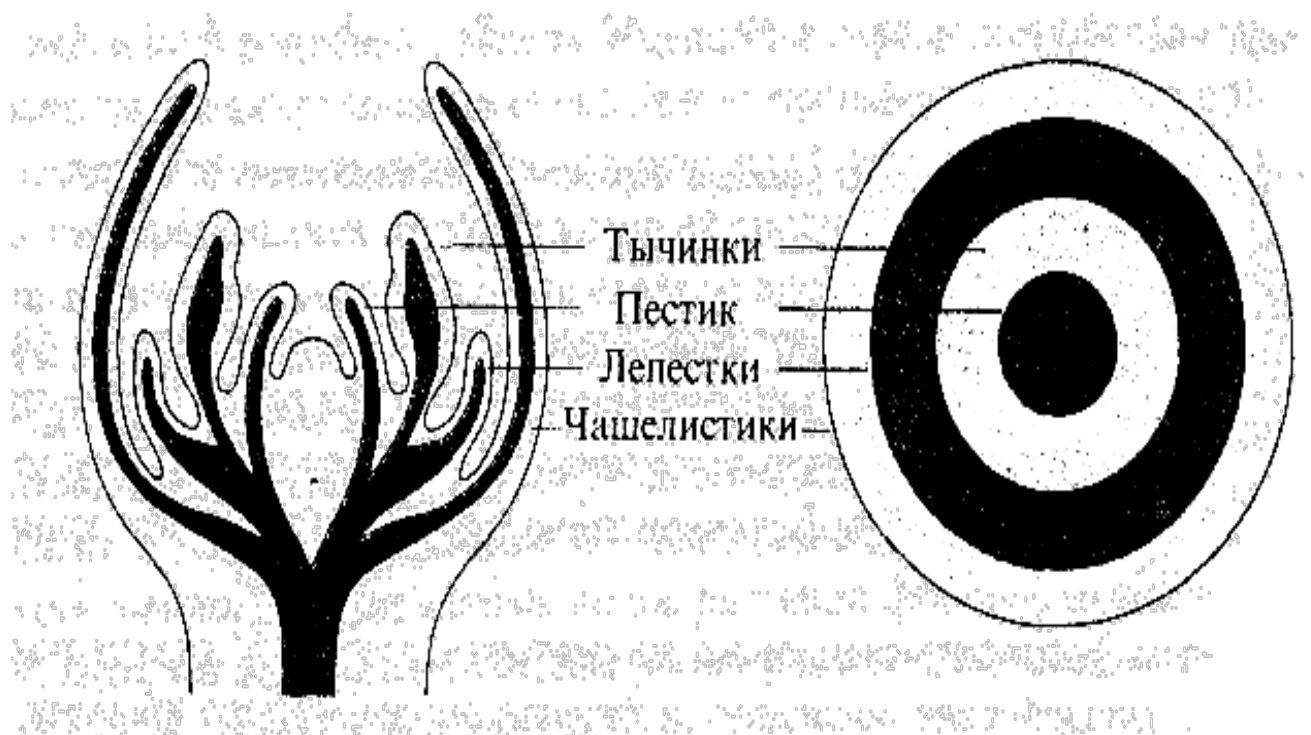


Рис. 15. Схема закладки органов цветка из флоральной меристемы двудольного растения (Sussex, 1989)

В случае образования соцветия, клетки меристемы побега сначала образуют ось соцветия, а затем начинается заложение цветков.

В пыльниках происходит *микроспорогенез*. Формируется мужской гаметофит – пыльца, состоящая из двух клеток генеративной и вегетативной.

В завязи образуется семязачаток, состоящий из двух интегументов и фуникулуса. В семязачатке происходит *мегаспорогенез* и образуется 4 мегаспоры. Одна из них делится, из нее развивается женский гаметофит, называемый *зародышевым мешком* и содержащий гаплоидную яйцеклетку, синергиды, антиподы и вторичное диплоидное ядро. У большинства растений к моменту опыления все элементы женского гаметофита сформированы.

Пыльца и ткани пестика имеют разные физиолого-биохимические свойства, что проявляется в разной активности ферментов, химических реакций и физиологическом состоянии.

Таблица 4. Сравнение свойств тканей пыльцы и пестика

Пыльца	Пестик
рН щелочная	рН кислая
крахмал	моносахара
активность амилазы – высокая	активность амилазы – низкая
интенсивность дыхания – низкая	интенсивность дыхания – высокая
ИУК	триптофан

8.5 Типы цветков

Цветки, как органы полового размножения, могут быть разных типов в зависимости от выбранного критерия (см. табл.3). Полноценный цветок, способный после опыления и оплодотворения формировать семена и плоды называют фертильным. Если же не все органы цветка нормально развиваются и/или создаются условия, препятствующие процессам опыления и оплодотворения (часто возникают в условиях засухи, солевого

стресса, воздействия экстремальных температур и т.д.), т.е. цветок не способен формировать семена и плоды, такой цветок называют стерильным. Цветки, содержащие и мужские (тычинки), и женские (пестик или пестики) органы называют обоеполыми или гермафродитными. Если же цветок содержит только андроцей или гинецей, такие цветки называют раздельнополыми. Среди раздельнополых цветков выделяют мужские цветки (тычиночные) и женские (пестичные).

Цветок, будучи уникальной структурой по своей природе и функциям, поразительно разнообразен по деталям строения, окраске, размерам и т.д. По всей видимости, определяющим фактором для отбора в ходе эволюционного процесса, была стратегия опыления. Особенности строения органов цветка (цикличность, симметрия и т.д.), продолжительность и время цветения связаны с приспособлением к тому или иному способу опыления растений.

Таблица 3. Различные типы цветков покрытосеменных растений

Критерий (признак)	Тип цветка	Характеристика цветка	Пример
Функциональные типы цветков			
Половой признак	обоеполый (гермафродитный)	имеет мужские и женские органы	Пшеница, просо
	Раздельнополый (однополый) мужской (тычиночный) женский (пестичный)	содержит только мужские (тычинки) или только женские (пестики) органы	Кукуруза, клещевина
Способность формировать	фертильный	Нормально развивающийся	

семя и плод		цветок, формирующий семена и плоды	
	стерильный	Не способен формировать семена и плоды	Стрессовые условия: засуха, жара, осмотически й стресс и т.д.
Приспособления к опылению			
Продолжитель ность цветения	Однодневный: дневной (денный) ночной	Цветение длится несколько часов (днем или ночью)	Дневной – ирис, лилейник; Ночной – ночная фиалка, петуния
	многодневный	Цветение продолжается несколько дней (от 2 до 90)	Роза (2), лютик (7), орхидея (60- 90)
Способ опыления	перекрестно- опыляющийся: (анемофильный) (энтомофильный) (орнитофильный)	Пыльца с одного цветка переносится на пестик другого ветром насекомыми птицами	Рожь Яблоня орхидея
	самоопыляющийся	Пыльца опыляет пестик того же	горох

		цветка (растения)	
Строение околоцветника			
Наличие или отсутствие околоцветника	редуцированный	без околоцветника	Пшеница, лебеда, ива
	с околоцветником	с околоцветником	Тюльпан, вишня
Околоцветник (дифференцированный или недифференцированный)	Простой (чашечковидный или венчиковидный)	Все листочки одинаковы	Щавель, свекла (чаш.), гусиный лук (венч.)
	Двойной (дифференцированный)	Образует чашечку и венчик	Вишня, колокольчик, гвоздика
Симметричность околоцветника	актиноморфный (правильный)	много осей симметрии	Тюльпан адонис звездчатка
	зигоморфный (неправильный)	одна ось симметрии	Наперстянка орхидея фиалка
Срастание лепестков венчика или чашечки	Сростнолепестный	Лепестки сросшиеся,	Табак, нарцисс
	свободнолепестный	лепестки свободные	Тюльпан, роза
Строение фертильных органов			

Тип завязи	завязь верхняя	прикрепляется основанием к цветоложу, не срастаясь ни с какими частями цветка	Лютик, горох, спирея
	завязь нижняя	находится под цветоложем, остальные части цветка прикрепляются у ее вершины	Яблоня, огурец, груша
	завязь полунижняя		Бузина, жимолость
Тип гинецея	ценокарпный (синкарпный, паракарпный, лизикарпный)		Колокольчи к, герань, белладонна; Ива, крыжовник, мак; Дрёма, первоцвет, кермек
	апокарпный		Магнолия, лютик
Цикличность органов цветка			
Количество крутов органов цветка	Пентацикличные Тетрацикличные	2 круга околоцветника + 2 круга андроеца + 1 круг гинецея; 2 круга околоцветника + 1	Лилия, герань, амариллис Ирис, орхидея,

		круг андроеца + 1 круг гинецея	бересклет
Расположение частей цветка в цветоложе	Циклический (круговой) Спиральный (ациклический) Полукруговой (гемициклический)	В виде концентрических кругов По спирали Одни части по кругу, другие – по спирали	Тюльпан, пион Магнолия, купальница Лютик, шиповник

8.6 ABC–модель формирования цветка

Меристема получает сигнал, что накопилось достаточное количество листьев, после чего начинается переход к цветению. Были предложены две модели «расчета» листьев:

- 1) меристема не способна образовать другое количество листьев (детерминирована)
- 2) меристема получает сигнал от листьев и по нему «оценивает» их число

У *Arabidopsis* переход к цветению зависит от экспрессии гена LEAFY (LFY). Белковый продукт LFY – транскрипционный фактор, содержащий MADS – бокс, его гомологи найдены у многих растений. При повреждении системы оценки числа листьев всё же наблюдается переход к цветению. Это означает, что сигнал к цветению – не единственный фактор, он дублируется другими генами. Для *Arabidopsis* – это ген AP 1 (APETELA 1), запускающий программу образования цветков. AP 1 – транскрипционный фактор того же типа, что и LFY.

На ранних этапах в меристеме цветка происходит экспрессия специфических генов. При закладке цветка можно выделить два взаимосвязанных процесса:

- 1) пространственная разметка флорального примордия на отдельные органы цветка;
- 2) определение судьбы заложенных органов

Подробно исследованы гены, определяющие судьбу органов в развитии цветка. Условно эти гены делят на три группы А, В, С. Поэтому существующую модель развития цветка называют АВС – моделью. Наиболее подробно данная модель изучена у *Arabidopsis*.

По АВС модели исходным состоянием является вегетативный лист, а гены группы А, В, С только модифицируют его развитие. Это подтверждается тем, что у тройных мутантов, где затронуты все группы генов, вместо цветка образуется укороченный побег со спиральным листорасположением.

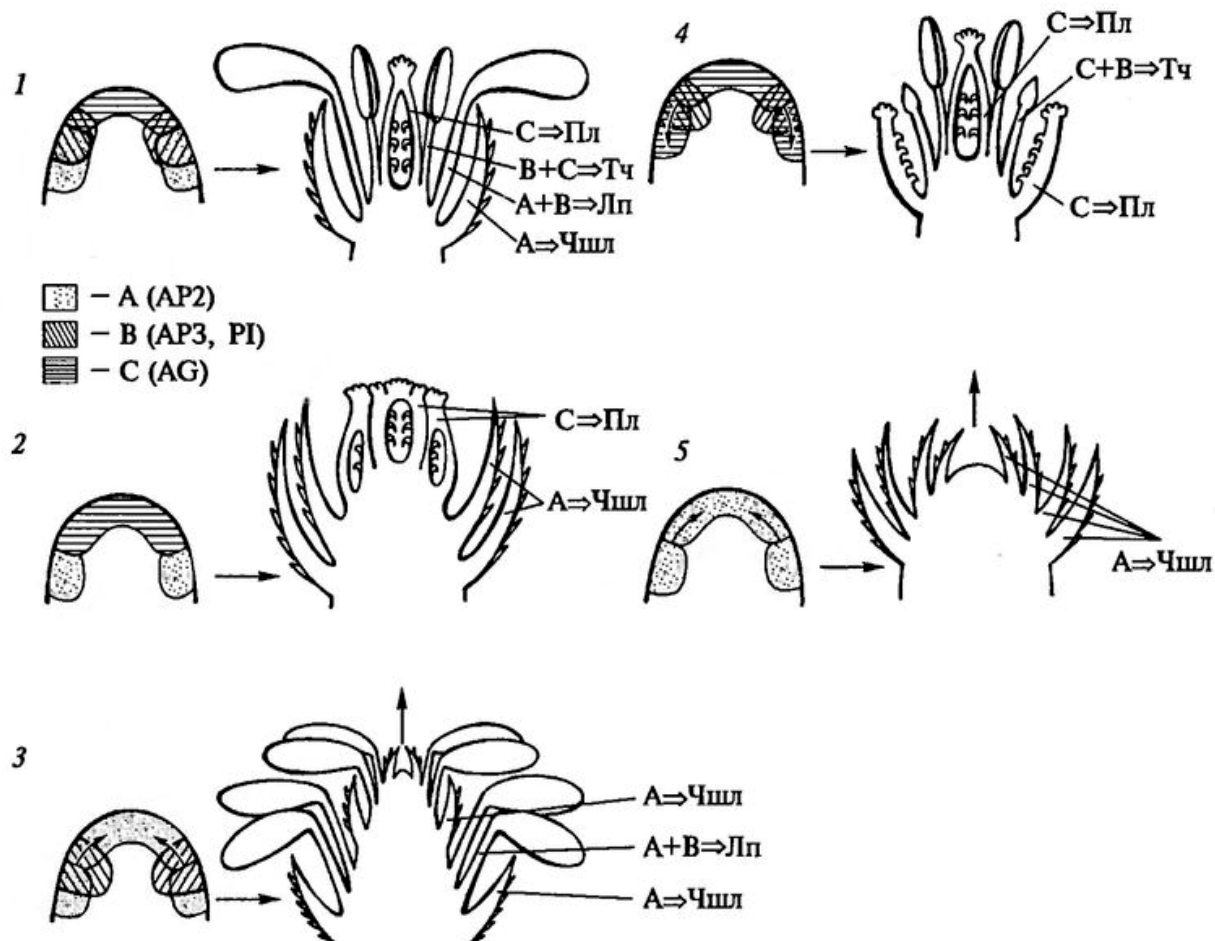


Рис. 16. ABC – модель развития цветка у *Arabidopsis thaliana* (крестоцветные):

1 – цветок дикого типа с полным набором органов (чашелистики – Чшл, лепестки – Лп, тычинки – Тч, плодolistика – Пл.); 2 – мутант с нарушением функции В (pistillata): вместо лепестков – чашелистики, вместо тычинок – плодolistики; 3 – мутант с нарушением функции С (agamous): вместо тычинок – лепестки, вместо плодolistиков – чашелистики. Рост оси цветка не детерминирован; 4 – мутант с нарушением функции А (apetala 2): вместо чашелистиков – плодolistики, вместо лепестков – органы, похожие на тычинки; 5 – двойной мутант с нарушением функций В и С (agamous pistillata): все органы цветка являются чашелистиками, рост оси цветка не детерминирован.
А – гены, контролирующие развитие чашелистиков или (в сочетании с В) лепестков;
В – гены, контролирующие развитие лепестков (в сочетании с А) или тычинок (в сочетании с С); С – гены, контролирующие развитие плодolistиков или (в сочетании с В) тычинок. Стрелкой вверх показан недетерминированный рост

Модель ABC получила подтверждение на большом экспериментальном материале. Гены, гомологичные AP2, AP3, PI и AG обнаруживаются все у большего числа растений. Перенос генов из арабидопсиса в табак или петунию методами генетической инженерии вызывает изменения в строении цветка, предсказанные ABC-моделью. Т.е. генетическая регуляция закладки органов цветка консервативна у цветковых растений.

Меньше известно о разметке флорального примордия на отдельные органы. Мутации с сильным выражением по этим генам изменяют структуру цветка. Пример: у *Arabidopsis* цветок становится пентамерным (хотя в норме у крестоцветных – 4чашел., 4 леп., 6 тыч. + 2 плод.). Еще одним фактором разметки является объём флоральной меристемы. Если он увеличивается, то в цветке закладываются дополнительные органы. Мутации, уменьшающие объём меристемы, приводит к потере органов (обычно тычинок, лепестков).

Итак, развитие цветка можно представить как последовательный каскад внутренних регуляторных стимулов: меристема побега, образующая примордии «оценивает» число образовавшихся листьев по концентрации

фотоассимилятов, ГК и др. низкомолекулярных веществ и по экспрессии генов LFY. По достижении порогового значения наступает эвокация цветения. В меристеме исчезает покоящийся центр, меняется листорасположение, появляются продукты новых генов. Для образования цветка необходимы гены с функциями А, В, С и гены, определяющие расположение органов внутри цветка (отвечающие за позиционную информацию).

8.7 Спорогенез и гаметогенез

Одновременно с ростом частей цветка в нем осуществляются процессы спорогенеза и гаметогенеза.

В пыльниках происходит *микроспорогенез*. В первичных спорогенных клетках (микроспороцитах), которые находятся в центральной части пыльцевого мешка последовательно происходят два мейотических деления ядра, в результате чего формируются четыре гаплоидные микроспоры. Микроспоры в каждой тетраде изолируются друг от друга каллозной стенкой, которая соединяется с каллозой, окружающей всю тетраду. Тапетум, окружающий спорогенную ткань, снабжает формирующиеся микроспоры питательными веществами и после мейоза спорогенных клеток разрушается.

При культивировании изолированных пыльников *in vitro* успешное введение в культуру возможно, если микроспороциты во время изоляции пыльника уже вступили в мейоз. Стимулирует развитие культуры присутствие в среде сахаров, нуклеотидов, минеральных солей, ЦК и ГК.

Микрогаметогенез – ядро микроспоры делится митотически, в результате чего в вегетативной клетке пыльцевого зерна формируется генеративная клетка с генеративным ядром – возникает двухклеточный мужской гаметофит. Это происходит перед высыпанием пыльцы из пыльника. У многих растений незадолго до высыпания пыльцы генеративная клетка митотически делится на два спермия (мужские гаметы) – в этом случае образуется трехклеточный гаметофит (см. рис. 17).

Мужской гаметофит – пыльца (пыльцевое зерно), состоящий из двух клеток – генеративной и вегетативной, покрыт двумя оболочками – *экзиной* и *интиной*. *Экзина* – наружный утолщенный слой оболочки, состоит из структурного вещества спорополлеина – полимера, имеющего в составе терпеноидные компоненты – каротиноиды и их эфиры. Спорополлеин образует сложную, разнообразную, многослойную «арочную» структуру экзины, определяющую высокую устойчивость к неблагоприятным внешним воздействиям. В полостях экзины локализованы белки, которые участвуют в контроле несовместимости чужеродной пыльцы и рыльца. Пыльца на своей поверхности имеет поры – апертуры (1–3), через одну из которых выходит пыльцевая трубка при прорастании пыльцевого зерна. *Интина* – содержит целлюлозу, пектиновые соединения и белки, которые также принимают участие в процессах «узнавания» пыльцы и тканей рыльца.

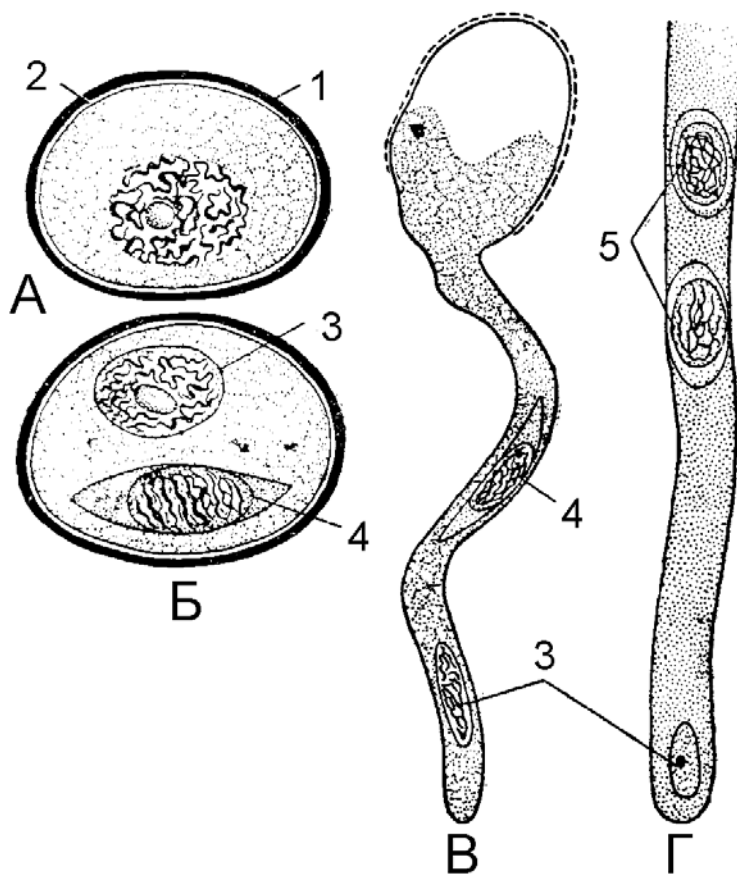


Рис. 17. Микроспора и ее прорастание.

А – микроспора; Б – пыльцевое зерно (образование мужского гаметофита);
В – формирование пыльцевой трубки; Г – часть пыльцевой трубки:

1 – экзина; 2 – интина; 3 – вегетативная клетка, 4 – репродуктивная (генеративная) клетка, 5 – спермии.

Мегаспорогенез – в завязи образуется семязачаток, состоящий из нуцеллуса, двух интегументов и семяножки (фуникулуса). У многих растений спорогенная (археспориальная) клетка функционирует как мегаспороцит. В результате двух мейотических делений этой клетки образуется тетрада гаплоидных мегаспор, одна из них в зоне халазы увеличивается в размерах в дальнейшем формирует зародышевый мешок, а три оставшиеся мегаспоры в зоне микропиле лизируют. На этом заканчивается процесс мегаспорогенеза (см. рис. 18).

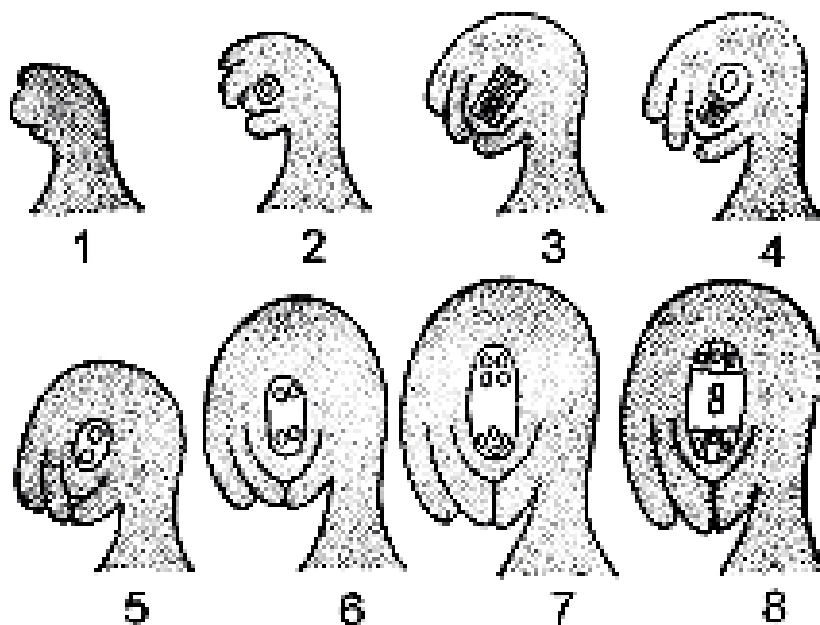


Рис. 18. Схема формирования семязачатка

1 – развитие нуцеллуса, 2 – археспория (археспориальной клетки), 3 – образование мегаспоры (мейоз клетки), 4 – отмирание трех мегаспор; 5, 6, 7, 8 – развитие из мегаспоры (оставшейся) женского гаметофита – зародышевого мешка.

Мегагаметогенез – растущая мегаспора в результате последовательных митотических делений формирует зародышевый мешок – женский гаметофит. На микропиллярном полюсе он содержит яйцеклетку (женская гаплоидная гамета), две синергиды; на хазальном полюсе – антиподы; в

центре находится вторичное диплоидное ядро. У большинства растений к моменту опыления все элементы женского гаметофита сформированы.

☞ Таким образом, процесс цветения состоит из этапов – компетенции, инициации, индукции, эвокации и флорального морфогенеза. Развитие органов цветка осуществляется по типу ABC – модели. Существует огромное разнообразие цветков в зависимости от: строения, способа опыления, сроков цветения и т.д. Цветок как орган полового размножения растений содержит мужские и женские органы, формирование которых может регулироваться внешними и внутренними факторами. В цветке осуществляются процессы микро- и макроспорогенеза, а также микро- и мегagamетогенеза.

☒ **Контрольные вопросы:**

- Что такое цветение? Какие основные этапы выделяют в процессе цветения?
- Охарактеризуйте этапы цветения: компетенция, инициация, индукция, эвокация и флоральный морфогенез.
- Как регулируется детерминация пола цветков?
- Какие гормоны участвуют в сексуализации цветков?
- Какие факторы способствуют формированию мужских цветков?
- Какие факторы детерминируют образование женских цветков?
- Каково строение цветка – органа полового размножения растений?
- Опишите строение пестика, пыльника.
- Какие типы цветков выделяют? Приведите примеры.
- Чем отличаются актиноморфные и зигоморфные цветки?
- Как происходит флоральный морфогенез?
- В какой последовательности происходит заложение органов цветка?
- Какие зоны выделяют во флоральной меристеме? Начало каким органам цветка дает каждая из них?
- Охарактеризуйте ABC–модель формирования цветка.

- Какие гены относятся к группе А, В, С?
- Формирование каких органов цветка происходит в зоне экспрессии генов группы А, В и С?
- Где протекают процессы микроспорогенеза и макроспорогенеза?
- Как происходит микроспорогенез?
- Что такое экзина и интина?
- Как осуществляется формирование мужского гаметофита?
- Где проходят процессы макроспорогенеза?
- Каково строение и как идет формирование женского гаметофита?

ГЛАВА 9. ОПЫЛЕНИЕ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

9.1 Взаимодействие пыльца–рыльце

9.2 Механизмы несовместимости

9.3 Двойное оплодотворение

9.1 Взаимодействие пыльца–рыльце

События, связанные с оплодотворением, можно разделить на три фазы:

- процесс опыления;
- прорастание пыльцы на рыльце и рост пыльцевой трубки в тканях столбика;
- собственно оплодотворение – образование зиготы.

Опыление - этап полового размножения растений, процесс переноса пыльцы с пыльника на рыльце пестика. Существует два основных типа опыления:

- 1) *самоопыление* (когда растение опыляется собственной пыльцой)
- 2) *перекрёстное* опыление (когда пыльца одного растения переносится на рыльце пестика другого).

Перекрёстное опыление требует участия посредника, который бы доставил пыльцевые зёрна от тычинки к рыльцу пестика. Различают следующие типы опыления:

Биотическое опыление (при помощи живых организмов)

- энтомофилия - опыление насекомыми
- зоофилия – животными: орнитофилия (птицами), грызунами, сумчатыми, летучими мышами и т.д.

Абиотическое опыление

Амеофилия – с помощью ветра

Гидрофилия – при помощи воды

Около 80 % всех видов растений имеют биотический тип опыления, остальные – абиотический, причем из них около 19,6 % – опыляются при

помощи ветра. Эволюционно у растений выработался целый ряд приспособлений к определённому виду опыления.

Самоопыление (автогамия) – тип опыления, при котором пыльца из пыльников переносится на рыльце пестика того же цветка или между цветками одного растения. Самоопыление у некоторых растений осуществляется в нераспустившихся цветках – *клеистогамия*. Самоопыление не основное, а вынужденное средство воспроизведения семян при отсутствии условий для перекрестного опыления.

Клетки рыльца могут быть покрыты тонким адгезивным слоем («сухое рыльце») или обильным жидким экссудатом («влажное рыльце»). Для большинства однодольных характерен сухой тип рыльца, для большинства двудольных – влажный. На поверхности сухих рылец имеется слой, состоящий из белков и липидов – *пелликула*. Пелликула содержит биологически активные вещества, которые способны связывать лектины.

Выделения влажных рылец делятся на две группы:

- 1) липофильные экссудаты (жидкая «кутикула»);
- 2) гидрофильные слизистые углеводно–белковые секреты.

Выделения рыльца выполняют ряд функций при взаимодействии пыльца–рыльце:

- контроль адгезии пыльцы;
- защиту от инфекции;
- защиту от обезвоживания пыльцы;
- привлечение насекомых–опылителей и их питание;
- поддержка роста пыльцевой трубки в тканях рыльца.

Взаимодействие пыльцы с пестиком включает в себя ряд событий, ведущих к восприятию совместимой пыльцы и отторжению несовместимой собственной или чужеродной. Последовательность событий следующая:

- контакт пыльцы и рыльца;
- адгезия и прикрепление пыльцы на поверхности рыльца;
- поглощение воды пыльцевым зерном и его прорастание;

- рост пыльцевой трубки через рыльце, столбик и завязь;
- оплодотворение.

Контакт пыльцы и рыльца

Контакт определяется типом рыльца: более труден у сухих и облегчен у влажных рылец. Поверхность пыльцевого зерна шероховатая, что обеспечивает его хороший контакт с рыльцем.

Адгезия – свойственна совместимым пыльце и рыльцу, заключается в образовании химических связей поверхности пыльцевого зерна и рыльца пестика. Выделяют неспецифическую адгезию (обусловлена гликопротеинами и арабогалактанами взаимодействующих поверхностей) и специфическую адгезию, которая основана на участии специфических лектинов.

При попадании пыльцы на рыльце пестика она начинает поглощать воду и набухать. Для зрелой пыльцы характерно низкое содержание воды 10–35% сухой массы. Продолжительность поглощения воды неодинакова у разных видов растений.

Перед опылением зрелая пыльца и зрелый пестик имеют минимальную физиологическую активность. При попадании пыльцы на рыльце пестика начинаются активные метаболические процессы – активное взаимодействие пыльцы и рыльца. Такое рыльце называют *воспринимающим*. Из рыльца в пыльцу поступает вода. Набухшая пыльца выделяет на поверхность рыльца белки, углеводы, гликопротеины, липиды, пигменты, различные ферменты: гидролазы, лигазы, лиазы, трансферазы, дегидрогеназы, оксидазы. Среди диффундирующих белков обнаружены лектины и аллергены, которые могут составлять до 10 % всех выделяемых пыльцой белков.

Рост пыльцевой трубки

При набухании пыльцы экзина лопается или вскрывается в определённых местах, а интина вытягивается в пыльцевую трубку, в которую переходит генеративная клетка. В конце пыльцевой трубки располагается вегетативное ядро, аппарат Гольджи и эндоплазматический

ретикулум, участвующий в синтезе веществ для растущей клеточной стенки. Пыльцевая трубка сначала внедряется в ткань пестика, а затем проникает в столбик и растет в нем все глубже, направляясь к завязи. Столбики делят на два типа:

- 1) *сплошные*
- 2) *полые с каналом в центре.*

Эти каналы выстланы проводниковой тканью, выделяющей слизь и служащей источником питательных веществ для растущей пыльцевой трубки. По этому каналу и растет пыльцевая трубка. Такие столбики характерны для однодольных растений. Сплошной столбик характерен для двудольных, он не имеет канала, внутри заполнен проводниковой тканью, клетки которой расположены вертикальными рядами и погружены в основную ткань. Пыльцевая трубка достигает проводниковой ткани и растет вдоль неё. Растущий конец пыльцевой трубки выделяет ферменты, способные растворять пектиновые вещества, что облегчает рост пыльцевой трубки. Пыльцевая трубка обладает сильно выраженным *хемотропизмом*, что определяет правильное направление для роста. Направленный рост пыльцевой трубки определяется возрастанием концентрации ионов кальция, фитогормонов – ИУК и ГК, некоторых аминокислот. Необходимые для роста пыльцевой трубки вещества уже заранее отложены в пыльце. Пыльца богата питательными веществами: у кукурузы 43 % крахмала, 40 % аминокислот и НК, 2% жира. В пыльце много ауксина, пролина, ферментов. Длина пыльцевой трубки, по-видимому, определяется величиной этих запасов. Питательные вещества поступают в пыльцевую трубку также и из тканей столбика. Рост пыльцевой трубки сопровождается увеличением интенсивности дыхания, изменением водного обмена, усилением образования ауксина из триптофана. Около растущей пыльцевой трубки увеличивается содержание сахаров, белков, фосфорных соединений, аскорбиновой кислоты, ИУК, ГК и др., также ионов кальция, бора, магния.



Рис. 19. Последовательность взаимодействия пыльца – рыльце (по: Neslor-Harrison e.a., 1975)

Минимальное время для достижения трубкой семязпочки 15 минут, чаще всего – несколько часов. Пример: у березы – около месяца, у ольхи и лещины – 2 месяца, у орхидных – 6–7 месяцев. Достигнув завязи, пыльцевая трубка растет вдоль её внутренней стенки и попадает в семязчаток через

микрониле. Последовательность процессов взаимодействия пыльца-рыльце отображены на схеме (см. рис.19).

У большинства растений пыльца может прорасти не только на рыльце, но и на растворах сахаров с концентрацией 2–30 %. На воде прорастает пыльца лишь немногих растений, т.к. имея очень высокую концентрацию веществ попав на воду она лопаются и погибают. Пыльца может сохранять способность к прорастанию в течение некоторого времени, продолжительность которого зависит от вида растения и условий её хранения. У большинства злаков пыльца сохраняет способность к прорастанию в течение 1–3 дней, у некоторых орхидных – 178 дней, у финиковой пальмы – целый год. Прорастание пыльцы зависит от температуры, поэтому холода во время цветения часто неблагоприятно влияют на урожайность. Вредное действие оказывают дожди и туманы, т.к. не только погибает пыльца, но с рыльца пестика смываются сахара и другие вещества необходимые для прорастания.

9.2 Механизмы несовместимости

Опыление может быть перекрестное и самоопыление. Для эволюционного процесса более предпочтительно перекрестное опыление, т.к. при этом вероятность генетического разнообразия потомства во много раз выше, чем при самоопылении.

На рыльце пестика могут попадать одновременно много пыльцевых зерен, но прорастают лишь совместимые. Реакции узнавания происходят первоначально при взаимодействии *пелликулы* рыльца и факторов узнавания, находящихся в *экзине* пыльцевого зерна. Результатом такого взаимодействия может быть либо восприятие пыльцы, её прорастание (совместимая пыльца), либо отторжение несовместимой пыльцы, которое выражается в остановке прорастания пыльцевого зерна или прекращении роста пыльцевой трубки. Наиболее распространенный способ остановки прорастания – отложение каллозы вокруг пыльцевого зерна или пыльцевой трубки на поверхности рыльца, в столбике или даже в семяпочке.

У многих растений, требующих обязательного перекрестного опыления, например плодовых деревьев, пыльца плохо прорастает на рыльце своего цветка. Предполагают, что в цветке находятся вещества, тормозящие прорастание своей пыльцы. Это явление получило название – *физиологическая самостерильность* растений.

Самонесовместимость

Реакцию активного отторжения пыльцы при самоопылении у орхидных впервые исследовал Ч. Дарвин. Способность самоопыляющихся видов отторгать свою собственную пыльцу и воспринимать пыльцу других растений популяции получило название – *самонесовместимость*. Это свойство обусловлено генами специфической самонесовместимости (S-генами), продукты которых (гликопротеины) участвуют в реакциях узнавания. Показано, что существует две основных системы самонесовместимости: гаметофитная и спорофитная. Реакция самонесовместимости может блокироваться низкой или высокой температурой, высокой концентрацией углекислого газа и др. Помимо физиолого-биохимических механизмов несовместимости существуют и другие. Наиболее распространенный – гетероморфная несовместимость, обусловленная морфологией цветков – у растений одного вида присутствуют цветки с различной длиной столбиков у пестиков и нитей тычинок.

9.3 Двойное оплодотворение

Процесс двойного оплодотворения, характерный для цветковых растений, был открыт русским ботаником С.Г. Навашиным в 1898 году. Пыльцевая трубка подходит к зародышевому мешку. Здесь она проникает в одну из синергид и разрывается под действием ферментов, выделяемых зародышевым мешком. Попав в зародышевый мешок, один спермий сливается с яйцеклеткой, образуя зиготу, а второй спермий – со вторичным ядром, образуя триплоидное ядро. Происходит двойное оплодотворение

Между опылением и оплодотворением проходит у одних растений 15–30 мин, у других – часы, недели и даже месяцы.

Зигота обычно некоторое время находится в покое. Затем начинается развитие зародыша и формирование семени. Завязь увеличивается и из неё развивается плод. Околоцветник и тычинки засыхают и опадают, столбик после опыления у большинства видов тоже засыхает.

☞ Таким образом, процессы, связанные с взаимодействием пыльца-пестик, можно разделить на три фазы: опыление; прорастание пыльцы на рыльце пестика и рост пыльцевой трубки в тканях столбика; собственно оплодотворение – образование зиготы. Каждый из этих этапов контролируется сложной системой внутренних и внешних факторов.

☒ **Контрольные вопросы:**

- Какой процесс называют опылением ?
- Чем отличаются «сухое» и «влажное» рыльца?
- Какие функции выполняют выделения влажных рылец?
- Что такое «воспринимающее» рыльце?
- Как осуществляется контакт рыльце–пестик?
- Какие факторы определяют неспецифическую и специфическую адгезию?
- Как происходит рост пыльцевой трубки?
- Что такое физиологическая самостерильность растений?
- Как происходит «узнавание» совместимых рыльца и пестика?
- Что такое самонесовместимость? Кем было открыто это явление?
- В чем суть процесса двойного оплодотворения у растений?
- Кем было открыто это явление?

ГЛАВА 10. ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ РЕГУЛЯЦИИ ЦВЕТЕНИЯ

- 10.1 Изменение времени зацветания некоторых сельскохозяйственных культур
- 10.2 Проблемы при культивировании древесных многолетних видов
- 10.3 Регуляция цветения синтетическими биологически активными веществами
- 10.4 Выгонка луковичных

10.1 Изменение времени зацветания некоторых сельскохозяйственных культур

Время зацветания растений – один из главных факторов, которые определяют процесс формирования плодов и семян, т.е. продуктивность и урожай растительного организма. Если цветение наступает не в оптимальные сроки, когда сочетание факторов внешней среды неблагоприятно, то может сформироваться незначительное или, наоборот, чрезмерно большое количество плодов и семян с низкой жизнеспособностью. Это снижает потенциальные возможности размножения того или иного вида растений в фитоценозе и даже может привести к его исчезновению. В прикладном аспекте, цветение растений в оптимальные сроки при благоприятном сочетании факторов внешней среды обеспечивает формирование обильного урожая при высоком его качестве.

Одной из наук, которая позволяет прогнозировать скорость развития, в том числе, и сроки зацветания растений с учетом влияния факторов внешней среды (климатических), является феноклиматология.

Феноклиматология – наука, которая рассматривает (изучает) продуктивность растений как функцию специфических климатических параметров. Она иллюстрирует интегральный подход к оценке роли климатических факторов в формировании урожая, что необходимо для сельскохозяйственной практики. Феноклиматология сопоставляет

фенологические наблюдения (данные) с климатическими (температура, освещенность, влажность) характеристиками данного региона, области произрастания сельскохозяйственных растений. В фенологических таблицах наиболее часто приводятся следующие показатели:

- 1) время от посева до заложения цветков;
- 2) период от заложения цветков до полного цветения;
- 3) время от полного цветения до созревания урожая.

Комбинируя эти фенологические данные с климатическими можно предсказать: – когда наступит определённая фаза развития (фаза созревания урожая); – адекватны ли температурные или другие параметры региона для формирования урожая; – адаптирован ли данный сорт к данному климатическому региону и т.д.

Четыре фактора внешней среды имеют наиболее важное значение для процесса формирования цветков или плодов:

- 1) суммарная световая радиация (интенсивность световой радиации × время);
- 2) фотопериод (соотношение продолжительности светового и темнового периода в течение суток);
- 3) температура (критические температуры и/или сумма эффективных температур, яровизационные температуры);
- 4) водный (осмотический стресс).

Интенсивность освещения или суммарная световая радиация является одним из важнейших факторов, определяющих время перехода к цветению, количество цветочных почек и, в конечном счете, продуктивность основных сельскохозяйственных культур, возделываемых как в условиях открытого, так и закрытого грунта. Низкий уровень освещенности приводит к задержке перехода к цветению, нарушению процесса формирования цветков, цветения и как следствие, процесса плодоношения. В таких условиях, как правило, процессы цветения и плодоношения не обеспечены в достаточной мере ассимилятами.

Фотопериод – длина светового дня представляет собой фактор, который можно легко регулировать в условиях теплиц, поэтому регуляция цветения фотопериодом получила широкое распространение при культивировании фотопериодически чувствительных цветочных культур. У короткодневных растений кратковременное прерывание темнового периода светом низкой интенсивности на ранних фазах развития приводит к тому, что растения находятся в вегетативном состоянии до достижения определённого размера, а затем длину дня сокращают до 8–9 ч, стимулируя тем самым переход к цветению всех одинаково выравненных по размеру (габитусу) растений.

Яровизационные температуры. У многих двулетних культур (морковь, сельдерей, столовая и сахарная свекла и т.д.) товарную ценность имеют только вегетативные органы, следовательно, преждевременное цветение и вытягивание стрелки с соцветием нежелательны. В таких случаях дату посева следует выбирать так, чтобы ранний весенний рост при низких температурах приходился на ювенильную фазу. На этом этапе онтогенеза меристемы еще не компетентны для восприятия индукции к цветению пониженными температурами. В целом, чем длиннее ювенильная фаза, тем раньше следует производить посев. Регуляцию стрелкования и цветения у ряда двулетних сельскохозяйственных культур можно осуществлять путём повышения температуры почвы.

Индуктирование цветения некоторых двулетних культур (свекла столовая, морковь) положительными температурами используют для получения семян в один год. Обычная схема получения семян этих культур включает выращивание корнеплодов в первый год, их хранение при пониженной температуре в течение зимы, высаживание в поле следующей весной для получения семян. Т.е. для получения семян по этой схеме требуется два вегетационных периода (года). В районах, где в течение зимы температура не опускается ниже минус 2–3 °С семена свеклы и моркови получают за один год. Для этого посев проводят в конце лета. Растения до наступления зимы образуют корнеплод, перезимовывают, получают

индукцию к цветению низкими температурами и следующим летом цветут и плодоносят.

Водный (осмотический) стресс. Водный дефицит часто наблюдается в полевых условиях; кратковременный стресс может вызвать задержку инициации и развития соцветий и привести к значительной потере урожая. Степень этой потери зависит от фазы развития растения в период воздействия стрессора и от вида растения. У кукурузы, пшеницы, овса, ячменя и других растений, имеющих терминальные соцветия и определённый период инициации репродуктивных структур, стресс, совпадающий с этим периодом, приводит к сильному снижению урожая. Причиной этого может быть угнетение фотосинтеза, которое приводит к недостатку ассимилятов для нормального хода флорального морфогенеза. В результате может уменьшаться количество цветков в соцветии и, как следствие, количество плодов (зерновок в колосе, початке или метелке).

Водный стресс оказывает гораздо меньшее влияние на зерновые культуры, образующие несколько колосьев, а также на культуры с боковым цветением (например – соя), у которых инициация цветения происходит длительное время.

10.2 Проблемы при культивировании древесных многолетних видов

При культивировании древесных многолетних растений существенными представляются две основные проблемы:

- 1) продолжительная ювенильная фаза
- 2) значительные вариации ежегодных урожаев (периодичное плодоношение).

Длительная фаза ювенильности, т.е. период до начала цветения и плодоношения у плодовых культур задерживает получение полноценного урожая. Для большинства культур показано, что продолжительность ювенильной фазы является генетически закреплённым признаком, т.е.

наследуемым свойством. Продолжительный ювенильный период можно сократить путем обработки растений химическими веществами – ХЭФК, некоторые ГК. Хотя данные результаты эмпиричны – зависят от вида растения и от выбранного препарата.

Размножение древесных растений путем укоренения стеблевых черенков является наиболее легким способом получения и поддержания однородных генотипов (клонов). Промышленное производство саженцев плодовых культур основано, в основном, на размножении черенками, поэтому исследователи уделяют большое внимание вопросу укоренения стеблевых черенков. Важным для практики является тот факт, что легкость вегетативного размножения древесных пород путём укоренения стеблевых черенков находится в обратной зависимости от возраста: черенки от взрослых растений не укореняются, а черенки, взятые с проростков, укореняются относительно легко. Поэтому процесс *реювенилизации* (возврат к ювенильной фазе) представляет огромный интерес для практики. В последнее время достигнуты успехи в реювенилизации с помощью:

- 1) выращивания с постоянными пересадками в культуре *in vitro* боковых почек взрослых растений
- 2) прививок взрослых почек на ювенильные подвои и последующее размножение почек привоя *in vitro*.

Периодичное (раз в два года) плодоношение, т.е. циклические год от года колебания урожая показаны для многих древесных культур и винограда. Формирование плодов у них происходит почти одновременно с заложением генеративных почек для урожая следующего года. Поэтому периодичность плодоношения объясняется концепцией о конкуренции за питательные вещества между развивающимися плодами и соседними меристематическими зонами, в которых происходит инициация цветков. Особенно убедительны данные о влиянии развивающихся плодов с семенами (в отличие от партенокарпических плодов) на ингибирование инициации цветков.

Периодичность плодоношения, т.е. перепады в уровне урожая по годам, можно в значительной мере снизить, применяя различные приемы агротехники. Конкуренцию за ассимиляты между растущими подами и формирующимися генеративными почками можно снизить путем внесения удобрений (минеральных и органических). Кроме того, применяют *формирующую обрезку*, при которой из кроны удаляют часть побегов. Это, во-первых, уменьшает число генеративных почек и, во-вторых, создает такую форму кроны дерева, при которой более эффективно идет фотосинтез. В конечном счете генеративные почки лучше обеспечиваются ассимилятами, что обуславливает достаточно высокий ежегодный урожай плодов.

Кольцевание значительно ускоряет репродуктивное развитие целых деревьев и отдельных ветвей. Этот приём состоит в удалении коры в виде кольца вокруг штамба (или ветви), что приводит к снижению базипетального транспорта ассимилятов по флоэме к корневой системе. За счет этого увеличивается поток ассимилятов к генеративным органам, что ускоряет цветение и обеспечивает более обильное плодоношение. Объяснение ускорения зацветания, в основном, базируются на гипотезе об изменении потока питательных веществ. Однако при прерывании потока фотосинтетических ассимилятов в корневую систему (флоэмный транспорт) изменяется и сама функция корней, и вещества, синтезируемые в корнях, в меньшем количестве поступают в стебель (ксилемный транспорт).

Использование шпалер и других систем формирования кроны, которые способствуют более горизонтальному положению ветвей, стимулируют более раннее и обильное цветение и плодоношение.

Продуктивность производства декоративно-цветочных культур на срезку в значительной степени зависит от способа обрезки. Наиболее желательно пробуждение боковых почек, расположенных в нижней части растения, поскольку именно из них развиваются самые мощные побеги, которые вносят наиболее значительный вклад в снабжение корневой

системы ассимилятами, и в целом способствуют более длительному пребыванию растений в продуктивном состоянии.

10.3 Регуляция цветения синтетическими биологически активными веществами

Ростовые ретарданты (диаминозид, хлорхолинхлорид (XXX) и др.) стимулируют или усиливают инициацию цветения у многих плодовых древесных культур и у некоторых декоративно–цветочных культур. Этилен, ацетилен (освобождающийся при опрыскивании водой карбида кальция) и НУК, усиливающая выделение этилена у многих видов, вызывают раннее и одновременное заложение цветков у ананаса. Однородное заложение цветков – один из существенных шагов на пути к одновременному созреванию плодов, что облегчает уборку урожая. Этиленпродуценты используют для инициации цветения у декоративных растений из семейства бромелиевых. Гиббереллины способны стимулировать репродуктивное развитие. Их используют для обеспечения однородности инициации соцветий и вытягивания стрелки у кочанного салата, артишока и др. растений.

10.4 Выгонка луковичных

Луковичные и клубнелуковичные растения в состоянии покоя формируют в луковицах органы будущих растений. Под воздействием определенных факторов (температура, влажность, освещенность) растения выходят из состояния покоя и цветут в несвойственное для них время. Разработанные специалистами технологии позволяют получать цветы в запланированные сроки; регулируя температурный режим, можно ускорить или замедлить цветение. Выведение растения из состояния покоя, обеспечение его роста и цветения с помощью специальных приёмов называется *выгонкой*. Различают раннюю выгонку (к Новому году), средне–раннюю (в январе–феврале) и позднюю (март–апрель). Выгонка включает два этапа:

первый – подготовительный (укоренение луковиц без света в холодном темном помещении или в снегу)

второй – основной (выставление укоренившихся и тронувшихся в рост растений на свет в помещение с прохладной температурой).

Выгонка луковичных – досрочное цветение при сокращении периода покоя. Для выгонки используют все луковичные и мелколуковичные растения, а также некоторые растения с толстыми корневищами, клубнями и т. д. Это тюльпаны, гиацинты, нарциссы, лилии, ландыши, ирисы, каллы; из мелколуковичных – крокус, мускари, подснежник, птицемлечник, хохлатка, пролески.

На выгонку отбирают только здоровые, плотные, без повреждений, крупные луковицы с наружной чешуей. К выгонке луковицы готовят с весны, поэтому при выращивании в открытом грунте строго соблюдают агротехнику данной культуры, не допуская цветения, хорошо подкармливают полным минеральным удобрением для закладывания полноценных цветочных почек. Вовремя выкапывают и правильно хранят до выгонки. Всё это служит залогом для обильного цветения и отличного качества цветков во время дальнейшей выгонки. Посадку луковиц на выгонку производят в конце сентября – начале октября в легкую питательную смесь из равных частей дерновой, листовой, перегнойной земли с добавлением песка; pH почвы близка к нейтральной. На дно ёмкости насыпают тонкий слой дренажа, который присыпают песком; затем заполняют субстратом с таким расчётом, чтобы верхушки луковиц некоторых культур, которые не присыпают полностью (гиацинты, нарциссы), располагались чуть ниже края горшка, а у луковиц остальных культур выдерживалась глубина посадки. Луковицы аккуратно вдавливают в почву, размещают чаще для большей декоративности посадок (мелколуковичные на расстоянии 1–1.5 см друг от друга, гиацинты – 2.5–3 см), отступив от края горшка (плошки). Растения поливают и присыпают на 1 см слоем песка или торфа. Ёмкости помещают в полиэтиленовые пакеты с обязательными отверстиями для вентиляции; затем помещают в

темное прохладное место с температурой 4–7 °С (в хранилище, холодильник) для прохождения термоиндукции приблизительно на 10–12 недель. За время хранения луковицы развивают корневую систему и пускают ростки. Затем плошки переносят на 7–10 дней в прохладное затененное помещение с температурой 10–15°С. После чего ставят в светлое прохладное место культивирования. Содержание в прохладе (15–18°С) повышает декоративность и способствует продлению времени цветения луковичных. При благоприятных условиях цветение большинства луковичных длится 5–15 дней. После окончания цветения и отмирания листьев луковицы не выкапывают из горшков, а хранят в прохладном помещении до осени периодически поливая, затем высаживают их в открытый грунт для восстановления в естественных условиях (через 1–2 года их снова можно использовать для выгонки).

☝ Таким образом, переход растений к цветению индуцируется факторами внешней среды (важнейшие температура и фотопериод) и внутренними (фитогормоны, возрастные изменения, гены цветения).

Исследование механизмов индукции цветения позволило разработать ряд приёмов регуляции перехода растений к этому важнейшему переломному этапу в жизнедеятельности растений. Среди них индуцирование цветения (или его задержка) путём воздействия на растение различными температурами и продолжительностью фотопериода, синтетическими регуляторами роста, формирование габитуса растений путем обрезки и т.д. Эти приёмы широко используются в практике для получения высоких стабильных урожаев плодов и семян в определённое сроки, а также при создании новых сортов и гибридов сельскохозяйственных культур.

☑ **Контрольные вопросы:**

- Каковы прикладные аспекты регуляции зацветания растений?
- Какие факторы внешней среды наиболее значимы в регуляции времени перехода к цветению основных сельскохозяйственных культур?
- Что такое феноклиматология?
- Какие практические задачи можно решить с помощью методов феноклиматологии?
- Как влияет суммарная солнечная радиация, фотопериод, активация фитохромной системы на инициацию цветения? Приведите примеры.
- В чем особенность культивирования двулетников? Что такое «стрелкование»?
- Какова роль яровизационных температур и фотопериода при культивировании основных двулетних сельскохозяйственных растений?
- Как влияет водный и осмотический стресс на переход растений к цветению?
- Какие наиболее изучаемые проблемы культивирования древесных многолетних растений ?
- Что такое ювенильность, реювенилизация?
- Какие основные способы применяют для осуществления реювенилизации древесных растений?
- Как связаны между собой продолжительность ювенильной фазы и скорость роста растения?
- Чем объясняется периодичное (раз в два года) плодоношение древесных пород?
- Как влияет на репродуктивное развитие древесных растений кольцевание, обрезка, формирование кроны, использование шпалер и т.д.?

- Какие синтетические препараты используют для регуляции цветения растений?
- Как влияют на цветение растений ростовые ретарданты, этиленпродуценты, гиббереллиноподобные вещества?
- Что такое термоиндукция?
- Что называют «выгонкой луковичных»?
- Какие растения можно использовать для выгонки?
- Кратко охарактеризуйте процесс выгонки луковичных.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Андроцей – совокупность мужских органов (тычинок) цветка.

Апекс – верхушечная часть побега, включающая апикальную меристему с примыкающими к ней тканями молодыми листовыми или цветочными зачатками.

Апомиксис – образование зародыша без оплодотворения из неоплодотворенной яйцеклетки, из клеток заростка или зародышевого мешка или других клеток.

Вегетативное развитие – совокупность процессов заложения, роста и развития вегетативных органов – корней, листьев, стеблей и побегов, обусловленная прохождением растением его онтогенеза.

Возрастные изменения – обусловленные возрастом структурные и физиологические изменения организма и его отдельных частей, возникающие на основе характерного для данного растительного вида индивидуального развития.

Выгонка – выведение растения из состояния покоя, обеспечение его роста и цветения с помощью специальных приёмов.

Выгонка луковичных – досрочное цветение при сокращении периода покоя.

Гаметогенез – процесс формирования половых клеток (гамет).

Гермафродитный – цветок, содержащий функционально активные тычинки и плодолистики.

Гинецей – совокупность женских органов (плодолистиков) цветка.

Детерминация развития – приобретение клеткой, тканью, органом или организмом состояния готовности к развитию по определённому пути, сопровождающееся одновременным ограничением возможностей развития в других направлениях.

Длиннодневные растения (ДДР) – это растения, которые ускоряют переход к цветению по мере увеличения длины дня от 8-10 часов до непрерывного освещения, зацветают в том случае, если длина дня больше некоторой критической величины.

Длинно–короткодневные растения (ДКДР) – для цветения необходима смена коротких дней на длинные (но не наоборот), благоприятный период «ассоциируется» с осенним сезоном.

Зачаток (примордий) – орган на самой ранней фазе дифференциации.

Индукция развития – влияние внешних факторов или одной части растения на другую, приводящее к детерминации развития организма, органа или ткани. Индуцированное развитие характеризуется первоначальной зависимостью и последующей независимостью от вызвавшего его воздействия (индуктора).

Индуктивные условия – условия, благоприятные для развития (перехода к зацветанию) растения.

Инициация цветения – перехода от вегетативного к генеративному этапу развития представляет собой сложный многофазный процесс, включающий стадию индукции цветения, транспорта флорального стимула и эвокации цветения.

Индивидуальное развитие (онтогенез) – весь комплекс последовательных и необратимых изменений жизнедеятельности и структуры растения от его возникновения из оплодотворенной яйцеклетки или вегетативной почки и до естественной смерти. Онтогенез является последовательной реализацией наследственной программы развития организма в конкретных условиях внешней среды.

Интегумент – покров семяпочки семенных растений.

Интина – оболочка пыльцевого зерна, содержащая целлюлозу, пектиновые соединения и белки, которые принимают участие в процессах «узнавания» пыльцы и тканей рыльца.

Компетенция – способность клетки, ткани, органа, организма воспринимать индуцирующее воздействие и специфически реагировать на него изменением развития.

Короткодневные растения (КДР) – это растения которые ускоряют переход к цветению при сокращении фотопериода до 8–12 ч; цветение наступает только при длине дня, меньше некоторой критической величины.

Коротко–длиннодневные растения (КДДР) – это растения для цветения которых необходима смена коротких дней на длинные (но не наоборот), благоприятный период у этой группы растений «ассоциируется» с весенним сезоном.

Нейтральнодневные растения (фотопериодически нейтральные НДР) – это растения, которые зацветают при любой продолжительности дня. Растения цветут по достижении определённого возраста или размера в разных фотопериодических условиях.

Меристема – образовательная ткань растений.

Микропиле (пыльцевход) – узкий канал в покровах семязачатка (семяпочки), через который проникает пыльцевая трубка.

Морфогенез – формообразование – процессы заложения, роста и развития клеток (цитогенез), тканей (гистогенез) и органов (органогенез), которые генетически запрограммированы и скоординированы между собой.

Монокарпические растения (моно – один, karpos – плод) – растения, цветущие и плодоносящие один раз в своей жизни.

Органогенез – формирование и развитие основных органов растения (корня, стебля, листьев и цветков) в процессе онтогенеза из меристем.

Омоложение – усиление жизнедеятельности, связанное с интенсификацией синтеза белков и нуклеиновых кислот, активацией роста и клеточных делений, возникновением и накоплением эмбриональных тканей и общим усилением физиологических функций.

Онтогенез – см. индивидуальное развитие

Опыление – процесс переноса пыльцы из пыльников на рыльце пестика, состоящий из 3 этапов: выделение пыльцы из мужских элементов цветка, переноса ее к рыльцу и попадание на воспринимающую поверхность рыльца.

Оплодотворение – слияние яйцеклетки и спермия с образованием диплоидной зиготы.

Пелликула – слой клеток на поверхности сухих рылец, состоящий из белков и липидов, а также содержащий биологически активные вещества, которые способны связывать лектины.

Пластохрон – промежуток времени между инициацией листовых зачатков.

Поликарпические растения – многолетние растения, способные к многократному плодоношению.

Развитие – это качественные изменения в структуре и функциональной активности растения и его частей (органов, тканей и клеток) в процессе онтогенеза.

Ретарданты роста – синтетические вещества, тормозящие процессы роста у растений.

Регуляция развития – направленное изменение скорости и характера процессов развития, вызываемое внутренними или внешними факторами.

Репродуктивное развитие – период онтогенеза, в течение которого наряду с образованием вегетативных органов происходит заложение и рост цветков и плодов (или органов вегетативного размножения).

Рост – необратимое увеличение размеров и массы клетки, органа или всего организма, связанное с новообразованием элементов их структур.

Самонесовместимость – способность самоопыляющихся видов отторгать свою собственную пыльцу и воспринимать пыльцу других растений популяции.

Сексуализация – цепь взаимосвязанных процессов, определяющих формирование на растении мужских или женских цветков.

Старение – это усиливающееся с возрастом ослабление жизнедеятельности, приводящее к естественному отмиранию.

Тапетум – слой многоядерных клеток в пыльнике, выполняющих функцию питательной ткани.

Термоиндукция – воздействие положительными низкими или высокими температурами, приводящее к последующему зацветанию растений.

Феноклиматология – наука, которая рассматривает (изучает) продуктивность растений как функцию специфических климатических параметров.

Фотопериодическая индукция – это воздействие благоприятных фотопериодов на растение на вегетативной фазе онтогенеза, приводящее к последующему зацветанию независимо от длины дня.

Флоральный морфогенез – формирование, рост и развитие органов цветка.

Фитохром – фитохромная система (PHYA, PHYB, PHYC, PHYL и PHYE) фоторецепторы растений, воспринимающие свет в красной области

спектра и участвующие в восприятии и трансдукции фотопериодического сигнала.

Фуникулус – семяножка, часть семязачатка, соединяющая его с плацентой.

Халаза – базальная часть семязачатка (основание семязпочки).

Цветение – это комплекс процессов, протекающих от заложения цветка до оплодотворения.

Эвокация – процессы, проходящие в апексе, необходимые для необратимой инициации развития цветочных зачатков.

Экзина – наружный утолщенный слой оболочки пыльцевого зерна, состоящий из структурного вещества спорополлеина.

Ювенильность – возрастное состояние растений в период от появления проростка до начала цветения, когда растение способно только к вегетативному росту и не реагирует на индукторы цветения.

Яровизация – свойство озимых однолетних и двулетних растений ускорять переход к заложению цветков после действия на них положительных пониженных температур в течение определенного периода времени.

Яровизация – агроприём воздействия на озимые и двулетние растения пониженной температурой, приводящий их к цветению.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА:

ОСНОВНАЯ

1. Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения. – М.: Агропромиздат, 1985. – Т.1, Т.2. – 192 с., 350 с.
2. Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения. – М.: Агропромиздат, 1991. – Т.3. – 445 с.
3. Биология развития растений / Под ред. Чайлахяна М.Х. – М.: Наука, 1975. – 230 с.
4. Данилова М.Ф., Кашина Т.К. Структурные основы актиноритмической регуляции цветения. – СПб.: Наука, 1999. – 218 с.
5. Кузнецов Вл.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. – М.: Высшая школа, 2006. – 742 с.
6. Мошков Б.С. Актиноритмизм растений. – М.: ВО Агропромиздат, 1987. – 272 с.
7. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. – Л.: Из-во ЛГУ, 1991. – 238 с.
8. Роль фитохрома в растениях / Кузнецов Е.Д. и др. М.: Агропромиздат, 1986. – 288 с.
9. Федоров А.К., Чельцова Л.П. Яровизация и её загадка. – Кишинев: Штиинца, 1990. – 175 с.
10. Физиология растений / Алехина Н.Д., Балнокин Ю.В., Гавриленко В.Ф. и др.. – М.: Издательский центр «Академия», 2007. – 640 с.
11. Цыбулько В.С. Метаболические закономерности фотопериодической реакции растений. – Киев.: Аграрна наука, 1998. – 182с.
12. Цыбулько В.С., Жмурко В.В., Гридин Н.Н. Метаболическая теория озимости растений. Харьков, 2000. – 134 с.
13. Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений. – М.: Наука, 1988. – 560 с.

14. Чайлахян М.Х. Фотопериодическая и гормональная регуляция клубнеобразования у растений. – М.: Наука, 1984. – 72 с.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ

Глава 1

1. Батыгин Н.Ф. Онтогенез высших растений. – М.: Агропромиздат, 1986. – 102 с.

2. Медведев С.С. Физиология растений. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 435 с.

Глава 2

1. Кренке Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. – М.: Сельхозгиз, 1940. – 135 с.

2. Торнли Дж.Г.М. Математические модели в физиологии растений. – Киев: Наукова думка, 1982. – 312 с.

3. Ситник К.М., Мусатенко Л.И., Негрецький В.А., Процко Р.Ф. М.Х. Чайлахян і гормональна теорія розвитку // Укр. бот. журнал. – 2002. – Т.59, №2. – С.119–125.

4. Цыбулько В.С. Анализ экспериментальной обоснованности основных теорий и гипотез биологической природы фотопериодизма // Физиология и биохимия культ. растений. – 1997. – Т.29, №4. – С.258 – 264.

5. Цыбулько В.С. Фотопериодизм и озимость. Уроки из истории изучения их сущности. – Харьков, 2003. – 86 с.

Глава 3

1. Баврина Т.Н., Ложникова В.Н., Чулафич Л., Жинавович Б. Цветение *in vitro* зелёных и обработанных SAN 9789 растений *Chenopodium rubrum* на белом, синем и красном свете // Физиология растений. – 2002. – Т.49, №4. – С.516 – 520.

2. Феденко Е.П., Агамалова С.Р., Кокшарова Т.А. Передача фитохромного сигнала и фотопериодизм // Успехи современной биологии. – 1999. – Т.119, №1. – С. 55 – 69.

3. Федоренко О.М., Савушкин А.И. Генетические аспекты фитохромной регуляции процессов фотоморфогенеза у высших растений // Успехи современной биологии. – 2006. – Т.126, №2. – С.204 – 212.
4. Стельмах А.Ф. Генетика темпів розвитку пшениць (внесок селекційно-генетичного інституту за 30 років) // Труды по фундаментально-прикладной генетике. – Харьков: Штрих, 2001. – С.89 – 109.
5. Стельмах А.Ф., Файт В.И., Мартинюк В.Р. Генетические системы типа и скорости развития мягкой пшеницы // Цитология и генетика. – 2000. – №2. – С. 39 – 46.
6. Сысоева М.И., Марковская Е.Ф. Термопериодизм у растений: история изучения и современное состояние // Успехи современной биологии. – 2000. – №4. – С.361 – 370.
7. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. – М.: Наука, 2002. – 294 с.
8. Cockram J., Jones H., Leigh F. and others Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity // Journal of Experimental Botany. – 2007. – Vol.58, №6. – P.1231-1244.
9. Halliday K.J. and Whitelam G.C. Changes in Photoperiod or Temperature Alter the Functional Relationships between Phytochromes and Reveal Roles for phy D and phy E // Plant Physiology. – 2003. – Vol. 131. – P. 1913 – 1920.
10. Searle I. and Coupland G. Induction of Flowering by Seasonal Changes in Photoperiod // The EMBO Journal. – 2004. – Vol.23. – P. 1217–1222.
11. Tasma I.M., Shoemaker R.C. Mapping Flowering Time Gene Homologs in Soybean and Their Association with Maturity (E) Loci // Crop Science. – 2003. – V.43. – P. 319 – 328.
12. Trevaskis B., Hemming M.N. et al. HvVRN2 responds to daylength, whereas HvVRN1 is regulated by vernalization and development status // Plant Physiology, 2006. – Vol. 140. – 1397 – 1405.

Глава 4

1. Гамалей Ю.В. Транспорт и распределение ассимилятов в растении // Физиология растений. – 2002. Т.49, №1. – С.22 – 27.
2. Ибрагим-заде Х., Абришамхи П. Изменения в содержании ИУК, фенольных соединений, пероксидазы, ИУК-оксидазы и полифенолоксидазы при зацветании шафрана // Физиология растений. – 2001. – Т.48, №2. – С. 223 – 228.
3. Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. – К.: Логос, 2004. – 192 с.
4. Ложникова В.Н., Кондратьева В.В. Содержание оксикоричных кислот и свободных ауксинов у табаков в процессе фотопериодической индукции // Известия АН. Серия биологическая. – 2001. – №2. – С.187 – 190.
5. Негрецкий В.А. Роль цитокининов в зацветании растений на примере формирования физиологического градиента цветения у фотопериодически нейтрального табака Трапезонд // Доповіді Національної академії наук України. – 2002. – №4. – С.182 – 186.
6. Романов Г.А., Медведев С.С. Ауксины и цитокинины в развитии растений. Хроника (Прага, Чехия, 1–12 июля 2005) // Физиология растений. – 2006. – Т.53, №2. – С.309 – 319.
7. Полевой В.В. Физиология целостности растительного организма // Физиология растений. – 2001. – Т.48, №4. – С.631 – 643.
8. Сакало В.Д. Синтез сахарозы в листьях и его регуляция: В кн. Регуляция метаболизма сахарозы у свеклы и других культур. – К.: Логос, 2006. – С.9 – 30.
9. Цыбулько В.С. Связь озимости и яровизации растений с питанием, накоплением фитогормонов и активностью ферментов // Физиология и биохимия культ. растений. – 1999. – Т.31, №6. – С.423 – 429.

10. Gaspar Th., Kevers C., Faivre–Rampant O. et al. Changing concepts in plant hormone action // *In Vitro Cell and Dev. Biol. Plant.* – 2003. – 39, №2. – P.85 – 106.

Глава 5

1. Аксенова Н.П., Миляева Э.Л., Романов Г.А. Флориген обретает молекулярный облик. К 70-летию теории гормональной регуляции цветения // *Физиология растений.* – 2006. – Т.53, №3. – С.449 – 454.

2. Бернье Ж., Корбезье Л., Перийё К. Процесс цветения: поиск регуляторных факторов у *Sinapis alba* // *Физиология растений.* – 2002. – Т.49, №4. – С.500 – 506.

3. Крекуле Я. Фотопериодическая регуляция цветения: типы сигналов и их роль // *Физиология растений.* – 1997. – Т.44, №1. – С.146 – 155.

4. Махачкова И., Крекуле Я. Шестьдесят пять лет исследования сигналов, приводящих к цветению // *Физиология растений.* – 2002. – Т.49, №4. – С.507 – 515.

5. Миляева Э.Л. Возможная роль плазмодесм в передаче сигналов цветения в стеблевых апикальных меристемах растений рудбекии и периллы // *Физиология растений.* – 2007. – Т.54, №4. – С.562 – 571.

6. Corbesier L. and Coupland G. The quest for florigen: a review of recent progress // *Journal of Experimental Botany.* – 2006. – Vol.57, №13. – P.3395-3403.

7. Huang T., Bohnenius H., Eriksson S., Parsy F., Nilsson O. The mRNA of the Arabidopsis gene FT moves leaf to shoot apex and induces flowering // *Science.* – 2005. – Vol.309. – P.1694 – 1696.

8. Zeevart J. Florigen Coming of Age after 70 Years // *The Plant Cell.* – 2006. – Vol.18, №8. – P.1783-1789.

Глава 6

1. Aidyn Mouradov, Frederic Cremer and George Coupland Control of Flowering Time // *The Plant Cell*, 2002. – Vol.14. – P. 111 – 130.

2. Gendall A.R., Levy Y.Y., Wilson A., Dean C. The VERNALIZATION 2 gene mediates the epigenetic regulation of vernalization in Arabidopsis // Cell. – 2001. – 107. – P.525 – 535.

3. Suarez-Lopez P., Wheatley K., Robson F., Onouchi H., Valverde F. and Coupland G. CONSTANT mediates between the circadian clock and the control of flowering in Arabidopsis // Nature. – 2001. – 410. – P. 1116 – 1120.

4. Michaels S.D., Amasino R.M. FLOWERING LOCUS C encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering // Plant Cell. – 1999. – Vol.11. – P.949 – 956.

Глава 7

1. Аксенова Н.П., Константинова Т.Н., Ложникова В.Н., Голяновская С.А., Сергеева Л.И. Влияние длины дня и фитогормонов на клубнеобразование у картофеля в культуре *in vitro* // Физиология растений. – 2009. – Т.56, №4. – С.500 – 515.

2. Цыбулько В.С., Карпухина А.М. Влияние питательных веществ и фитогормонов на сроки цветения длиннодневных и короткодневных растений в стерильной культуре // Физиология и биохимия культ. растений. – 1992. – 24, №3. – С.291 – 297.

Глава 8

1. Эсау К. Цветок: строение и развитие //Анатомия семенных растений. Том 2. – М.: Мир, 1980. – С. 376 – 399.

2. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. – Л.: Из-во Ленингр. ун-та, 1991. – 240 с.

3. Биология. Большой энциклопедический словарь / ред. М.С. Гилярова. – М.: Большая Российская энциклопедия, 1998. – 864 с.

4. Батыгина Т.Б. , Васильева В.Е. Размножение растений. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2002. – 232 с.

5. Чельцова Л.П. Рост конусов нарастания побегов в онтогенезе растений. – Новосибирск: Наука, 1980. – 192 с.

6. Куперман Ф.М. Биология развития культурных растений. – М.: Высшая школа, 1982. – 138 с.

7. Хрянин В.Н. Эволюция путей половой дифференциации у растений // Физиология растений. – 2007. – Т.54, №6. – С.945 – 953.

8. Douglas E. Soltis, Andre S. Chanderbali, Sangtae Kim, Matyas Buzgo and Pamela S. Soltis The ABC Model and its Applicability to Basal Angiosperms // Annals of Botany. – 2007. – № 100 (2). – P.155 – 163.

Глава 9

1. Эсау К. Цветок: репродуктивный цикл // Анатомия семенных растений. Том 2. – М.: Мир, 1980. – С. 402 – 426.

2. Сытников Д.М., Коць С.Я. Участие лектинов в физиологических процессах растений // Физиология и биохимия культ. растений. – 2009 – Т.41, №4. – С.279 – 296.

Глава 10

1. Хессайон Д.Г. Все о луковичных растениях. – Кладезь–Букс, 2003. – 128 с.

2. Регулятори росту рослин у землеробстві / Під ред. А.О. Шевченка. – Київ, 1998. – 143 с.

3. Технологии применения регуляторов роста растений в земледелии. Методическое пособие. – Киев, 2003. – 45 с.

Навчальне видання

Авксентьева Ольга Олександрівна
Жмурко Василь Васильович



ФІЗІОЛОГІЯ ЦВІТІННЯ

Навчальний посібник
(Рос. Мовою)

Коректор А. І. Меліхова
Комп'ютерна верстка Ю. Ю. Юхно

Формат 60×84/16 Умов. Друк. Арк.. 10,6 Тираж 100 прим. Зам №0401

61077, Харків, пл.. Свободи 4,
Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна
Видавництво ХНУ імені В.Н. Каразіна