

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Лекція 8

Тема: Ріст та розвиток. Онтогенез рослин

Ріст та розвиток – це загальнобіологічні поняття, тобто всі живі організми мають здатність до росту.

Ріст та **розвиток** – терміни, якими користуються для характеристики життєвого циклу рослин. Життєвий цикл (**онтогенез**) – це цілковитий процес індивідуального розвитку від моменту запліднення і до смерті.

Ріст – це складний, інтегральний процес. Дати універсальне визначення росту рослин, яке б задовольнило всіх досить важко. Одним з найбільш вдалих визначень росту є таке:

Ріст – це незворотне збільшення розмірів рослини (або її органів), зумовлене новоутворенням елементів структури (органів і клітин, окремі клітинні органели, макромолекули) організму внаслідок різноманітних біосинтетичних процесів (новоутворені органи якісно відрізняються один від одного, наприклад різні за віком листки).

Отже, ріст супроводжується синтетичними процесами, однак поряд із синтетичними відбуваються деструкційні процеси. У зв'язку з цим ріст може бути **позитивним**, коли асиміляція переважає над дисиміляцією і **негативним**, коли, навпаки, катаболізм переважає над анаболізмом. Наприклад, у процесі проростання насіння у проростка збільшується кількість клітин, їхні розміри, ускладнюється структура, однак суха маса зменшується. Тому етап проростання насіння є негативним ростом. Позитивний ріст – галуження пагона та поява нових листків.

Життєвий цикл рослини складається з двох періодів: **вегетативного** та **репродуктивного (генеративного)**. Протягом першого періоду інтенсивно нагромаджується вегетативна маса рослини, посилено росте коренева система, відбуваються процеси куціння і галуження, закладання органів квітки. У період цвітіння – **репродуктивний період** – характер фізіологічних і біохімічних процесів різко змінюється, зменшується вміст води у вегетативних органах, зменшується вміст азоту в листках, відтікають асиміляти до запасних органів, припиняється ріст стебла у висоту. Тобто поява квітки свідчить про якісно новий стан рослинного організму, тому цвітіння є показником розвитку.

Розвиток – це сукупність якісних морфологічних,

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



фізіологічних та біохімічних змін рослини на окремих етапах її життєвого циклу – **онтогенезу**.

У природі фактично весь цикл розвитку рослинного організму – це безперервний ріст, оскільки поява генеративних органів не припиняє росту вегетативних. Тому ріст і розвиток – це два взаємопов'язаних, але нетотожних процеси.

Рослинні організми, відрізняються, наприклад, від тваринних способом живлення (автотрофністю) та нездатністю до руху оскільки ведуть прикріпленій до субстрату спосіб життя. У зв'язку з цим рослини відрізняються від тварин характером росту. Так, форма рослин максимально пристосована до фототрофного живлення завдяки специфічній пластинчастій формі листка, системі продихів та міжклітинників, які забезпечують контакт повітря з вуглекислим газом. Листки розміщені на стеблі в певному порядку, щоб не затіняти один одного, і орієнтовані перпендикулярно до світла, що дає змогу ефективніше його використовувати. Коренева система рослин також дуже розгалужена, що забезпечує її максимальний контакт з ґрунтовими частинками, вологою. Ґрунтове живлення рослин здебільшого відбувається за умов низьких концентрацій мінеральних солей та дефіциту води. Такі умови ґрунтового та повітряного живлення зумовлюють безперервне видовження коренів і пагонів, зміну орієнтації листків, в основі чого лежить ріст тощо. Власне це і призводить до постійного росту рослин упродовж усього онтогенезу, чим вони відрізняються від тварин, які ростуть лише в періоди ембріогенезу і молодості й мають компактну форму, тоді як рослини займають великі площі як у повітрі, так і в ґрунті

Такі особливості росту рослин тісно пов'язані з верхівкою пагона і кінчиком кореня. Саме тут функціонують твірні тканини – апікальні меристеми, які протягом усього життя продукують нові клітини. Ці меристематичні клітини, поступово видовжуються завдяки характерному тільки для рослин росту розтягуванням, що призводить до видовження осьових органів.

Отже, найхарактернішими ознаками рослин є активна діяльність меристем, особливості росту рослин і, зокрема, ріст клітин розтягуванням.

Ріст відбувається на всіх етапах онтогенезу рослини.

У різних рослин онтогенез відрізняється за різними особливостями. Наприклад, за тривалістю онтогенезу розрізняють 4 групи рослин:

1. *Ефемери (однорічні) і ефемероїди (багаторічні)* (життєвий цикл триває 1,0-1,5 місяці, коли сприятливі умови для розвитку).

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Ефемери – вероніка весняна, веснянка весняна, мишачий хвіст малий, ефемероїди – тюльпан Шренка, зірочки, гадюча цибулька.

2. *Однорічники* (життєвий цикл – близько року) – в основному злакові.

3. *Дворічники* (буряки, капуста, морква, цибуля ін.).

4. *Багаторічники* – життєвий цикл більше 3-х років (дерева).

За періодичністю плодоношення рослини поділяють на дві групи:

1. *Монокарпічні* – здатні до розмноження і плодоношення один раз в житті і відразу після цього гинуть (1-річні, 2-річні, бамбук, деякі пальми, мексиканська агава).

2. *Полікарпічні* – рослини, що цвітуть багаторазово інколи кілька разів впродовж року (злакові, дерева, кущі – груша, яблуня, дуб, клен тощо).

Незалежно від тривалості онтогенез поділяють на кілька етапів. Є численні системи поділу (за Чайлахяном, Куперман).

Етапи онтогенезу вищих рослин.

В ході онтогенезу реалізується спадкова інформація організму – його *генотип* – в конкретних умовах навколишнього середовища, внаслідок чого формується *фенотип*, тобто сукупність всіх ознак і властивостей даного індивідуального організму. Онтогенез включає всі життєві процеси і продовжується у різних рослин від 10—14 днів до 3—5 тис. років.

Онтогенез є *дискретним*, тобто його можна розділити на окремі етапи, що проходять послідовно один за іншим. В онтогенезі квіткових рослин виділяють 5 етапів: ембріональний, ювенільний (молодості), зрілості, розмноження (генеративний) і старості (сенільний).

1. Ембріональний етап — це період утворення зародка і насіння, який починається із злиття яйцеклітини і спермію і утворення зиготи на материнській рослині. Зародок складається з меристематичних тканин і живиться гетеротрофно, тобто за рахунок поживних речовин, що поступають з материнської рослини. У квіткових рослин зигота ділиться поперек, утворюючи материнську клітину *суспензора* (нижня клітина) і майбутній *проембрію* (верхня клітина). В суспензорній частині утворюється підвісок, який просуває зародок вглиб ендосперму. На стадії *глобули* зародок має кулясту форму. Далі у дводольних синхронно ростуть дві сім'ядолі, що призводить до стадії *сердечка*, а потім *торпедо*. У деяких рослин на ембріональній стадії формуються унікальні органи (наприклад, щиток, колеоптиль або гаусторія). Ембріональний етап закінчується повним формуванням насіння і переходом його в стан спокою.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



2. Ювенільний етап (або молодість) — це період від проростання насіння до початку закладення перших квіток. Проростання насіння відбувається при настанні сприятливих умов після періоду спокою. Воно є відновленням росту в результаті надходження в насіння води і його набухання. Ферменти, що містяться в насінні, активізуються. Проросток поступово переходить з гетеротрофного на автотрофне живлення.

Для ювенільних рослин характерна максимальна активність всіх фізіологічних функцій, тому рослини в цей час мають мінімальну стійкість. У молодих рослин велика здатність до коренеутворення: живці, що зрізають в цей період онтогенезу, легко укорінюються, що використовується в садівництві і лісівництві. На цьому етапі у рослини утворюються тільки вегетативні органи: листя, стебла, коріння.

3. Зрілість — період формування репродуктивних органів рослини від закладання першої квітки до першого запліднення. Закладення квіток гальмує ріст вегетативних органів.

У певний етап онтогенезу верхівкова меристема пагону починає замість листя та міжвузля формувати квітки або суцвіття. Проте вона повинна бути індукована для переходу до генеративного розвитку. Зовнішніми індукторами цього процесу є температура, світло, тривалість дня і ночі, вода, елементи мінерального живлення.

У деяких рослин здатність до закладання квіток, тобто перехід до етапу зрілості, з'являється лише після дії на них знижених температур протягом певного часу. Так, злаки діляться на дворічні і однорічні. Однорічні злаки колосяться в перший рік і називаються *ярими*, а дворічні — тільки після зимівлі і називаються *озимими*.

Властивість озимих однорічних і дворічних рослин прискорювати перехід до закладення квіток після дії на них знижених температур протягом певного часу назвали *яровізацією*. Тривалість періоду охолодження і ефективні температури залежать від виду і навіть різновиду рослин. У більшості рослин цей період складає 1—3 місяці, у інших — від декількох днів до двох тижнів. Для селери, хризантеми, плевелу багаторічного, гравілату і левкою достатньо 1 —2-денного охолодження.

Залежно від реакції на довжину дня, рослини діляться на короткоденні, що переходять до цвітіння тільки тоді, коли день коротше за ніч (день складає 8—12 год) - рис, кукурудза, просо, соя, цукровий очерет, бавовник, сорго; довгоденні (день не менше

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



16—18 год) - пшениця, ячмінь, овес, гірчиця, буряк, льон, шпинат, конюшина, кріп; рослини, що потребують чергування різних фотоперіодів, а також нейтральні за відношенням до довжини дня (гречка, горох, квасоля, томати).

Тривалість дня або ночі (фотоперіод) сприймає листова пластинка. Основну роль в сприйнятті фотоперіоду грає фітохром, а зміни, в результаті яких починається закладення квіток, відбуваються в меристемі - найближчій до листа точці росту.

Довго- або короткоденність рослин залежить від географічного походження виду або сорту. Довгоденність виробилася у рослин у зв'язку із зимівлею, короткоденність — у зв'язку з періодичними посухами або тропічними зливами. Довгоденні рослини поширені, в основному, в помірних і приполярних широтах, короткоденні – в субтропіках.

Гормональна теорія зацвітання рослин Чайлахяна

У листі, що отримує необхідний фотоперіод, синтезуються речовини, які поступають у верхівкові меристеми і викликають цвітіння. М.Х. Чайлахян висунув гіпотезу, згідно якої цвітіння викликають два гормони: один з них — *гіберелін*, а інший — невідомий гормон, названий *антезіном*. Процес зацвітання проходить в дві фази: на першій фазі утворюється квіткове стебло (квітконіжка або вісь суцвіття), а на другій — самі квітки.

У довгоденних рослин критичною є перша фаза зацвітання, яка залежить від присутності гібереліну, що синтезується в листі на довгому дні. Антезін у цих рослин завжди є в достатній кількості.

Короткоденні рослини, навпаки, при будь-якій тривалості дня містять багато гіберелінів, а при сприятливій тривалості дня в листі утворюється гормон антезін.

Нейтральні рослини цвітуть при будь-якій довжині дня, оскільки у них є і гібереліни, і антезіни; утворення квіток у них залежить тільки від віку рослини.

Формування чоловічих і жіночих квіток

У рослин частіше утворюються двостатеві квітки (гермафродитні), рідше одностатеві — чоловічі або жіночі.

Короткий день або зменшення інтенсивності світла викликає масову появу на чоловічих рослинах двостатевих або навіть жіночих квіток. *Довгий день* діє в протилежному напрямі. Синє світло підсилює жіночу сексуалізацію, а червоне — чоловічу.

Взагалі в системі, що регулює сексуалізацію квіток, є головні чинники - гормони: *цитокиніни* і *гібереліни*. В жіночих квітках цитокинінів міститься значно більше, чим в чоловічих.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Цитокініни, що утворюються в корінні, транспортуються у верхівки стебел і індукують утворення в меристемі жіночих (маточкових) квіток. Гиббереліни, що синтезуються в листі, транспортуючись у верхівкові меристеми, викликають утворення чоловічих (тичинкових) квіток.

На закладення чоловічих або жіночих квіток впливають умови *мінерального живлення*. Встановлено, що надлишок солей *кальцію* в ґрунті сприяє розвитку великої кількості чоловічих квіток, а внесення *фосфорних добрив*, навпаки, приводить до збільшення числа жіночих квіток.

Підвищена *вологість ґрунту* і *повітря* в період закладання квіток — необхідна умова для утворення жіночих квіток, а пониження вологості сприяє формуванню чоловічих квіток. Окисел вуглецю, етилен, ацетилен стимулюють утворення жіночих квіток. Низькі *температури* сприяють формуванню жіночих квіток, а високі — чоловічих.

Отже, фактори, що сприяють коренеутворенню, підсилюють формування жіночих квіток. Навпаки, чинники, що викликають посилення росту пагонів, індукують утворення чоловічих квіток.

4. Етап розмноження — період від першого запліднення до повного дозрівання плодів. Значення статевого процесу у філогенезі полягає в тому, що при заплідненні утворюються організми з подвійною спадковістю (материнською і батьківською), а це забезпечує їм значну стійкість і пристосованість до умов, що постійно змінюються. На цьому етапі відбуваються утворення, ріст і дозрівання плодів і насіння.

Запліднення ділять на три фази: а) запилення, б) проростання пилку і ріст пилкової трубки в тканинах стовпчику, в) власне запліднення, тобто утворення зиготи. Зигота утворюється при злитті спермію пилкової трубки (чоловічий гаметофіт) з яйцеклітиною зародкового мішка (жіночий гаметофіт). У зародковому мішку відбувається подвійне запліднення, оскільки другий спермій поєднується з вторинним диплоїдним ядром центральної клітини зародкового мішка. Зародки проходять ряд послідовних фаз розвитку. На останньому етапі дозрівання насіння втрачає значну кількість води і переходить в стан спокою, коли в тканинах зменшується вміст стимуляторів росту і збільшується кількість інгібітору росту абсцизової кислоти.

Плід розвивається із зав'язі квітки і, як правило, містить насіння. Плоди можуть формуватися без запліднення і утворення насіння. Це явище називають *партенокарпією*. Утворення партенокарпічних (безнасінневих) плодів може відбуватися при

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



обробці рослин ауксинами і гіберелінами. Проте зазвичай квітки без запилення і запліднення обпадають.

Для прискорення дозрівання можна використовувати ряд прийомів: 1) зняття плодів з дерев, наприклад авокадо; 2) витримка плодів в атмосфері етилену; 3) забезпечення рослин деякими метаболітами, наприклад малатом, що прискорює дозрівання яблук, оскільки малат, будучи дихальним субстратом, стимулює клімактеричний підйом інтенсивності дихання; 4) проведення *дефоліації* рослин — штучного видалення листя; 5) обробка рослин *десикантами* - речовинами, що прискорюють втрату води дозріваючими рослинами, внаслідок чого метаболіти швидше відтікають в насіння.

Для уповільнення дозрівання рекомендується зберігати плоди або при низькому вмісті кисню, або в атмосфері азоту або вуглекислого газу в поліетиленових мішках.

5. Старість — період від повного припинення плодоношення до відмирання всіх вегетативних органів і смерті всього організму. *Старіння* — це ослаблення життєдіяльності, що посилюється з віком, яке виражається в прогресуючому порушенні синтезу білків, послабленні регуляції, зменшенні швидкості фізіологічних процесів, розпаду речовин йде швидше за їх синтез.

На організмовому рівні старіння характеризується зменшенням швидкості всіх фізіологічних процесів і, перш за все, інтенсивності фотосинтезу і дихання, оводненості тканин, зменшенням життєдіяльності коріння, зниженням швидкості дальнього транспорту, послабленням регуляції. Старіння — це гальмування росту, пов'язане із зниженням синтезом ауксину і підвищенням концентрації етилену і АБК. У старих дерев порушується апікальне домінування і утворюється поросль.

Виділяють декілька *типів старіння*. Однорічні рослини гинуть повністю. У багаторічних трав щорічно повністю відмирає надземна частина, а коренева система залишається життєздатною. У багатьох рослин старіє і обпадає тільки старе листя. У листопадних дерев восени одночасно старіє і обпадає все листя.

В даний час найбільш поширені дві гіпотези старіння: 1) внаслідок запрограмованої смерті клітин (*апоптозу*) і 2) «гіпотеза катастрофи помилок» - старіння як накопичення випадкових пошкоджень ядерного геному (мутацій), білоксинтезуючої системи і мембран.

Старіння і смерть мають велике біологічне значення. Це один із способів адаптації рослин до несприятливих умов

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



зовнішнього середовища. Крім того, старіння прискорює зміну поколінь, тобто «оборотність» генетичного матеріалу.

В 1940 році П.М. Кренке розробив теорію циклічного старіння та омолодження рослин.

Основні положення теорії Кренке:

Кожен рослинний організм, починаючи від виникнення із зиготи, безперервно старіє і відмирає. На відміну від тварин процес старіння є циклічним, переривається процесами омолодження – новоутвореннями структур (листіків, стебел).

Циклічність онтогенетичного розвитку полягає в тому, що дочірні клітини при своєму новоутворенні є тимчасово омолодженими порівняно із материнськими.

Для кожного органа характерний власний (календарний) вік і загальний (фізіологічний) – материнський. Наприклад, одночасно на двох деревах, які відрізняються віком, вирости листки. Ці листки будуть мати однаковий власний вік, однак різний – фізіологічний (материнський). Відомо, що з віком материнської рослини життєздатність новоутворених органів поступово зростає. Це є цінним для практики рослинництва. Наприклад, під час вегетативного розмноження досить важливо встановити фізіологічний вік живців, оскільки від цього залежить їх життєздатність.

Швидкість процесу старіння обумовлена генетичними особливостями виду і залежить від зовнішніх факторів.

Наприклад, азот – затримує старіння, фосфор і калій – прискорюють.

Усі вищі рослини багатоклітинні, тому їх ріст полягає в утворенні й рості нових клітин.

У вегетативних органах рослин нові клітини утворюються шляхом **мітозу**, тобто діленням материнської клітини на дві дочірні. При цьому в утворенні нової клітини виділяють **чотири фази**:

- поділу (ембріональну)
- розтягування (вакуолізації)
- диференціювання
- старіння і відмирання

Фаза поділу (ембріональна). Поділ клітин відбувається у меристематичних тканинах. Меристеми – це популяція клітин, які зберігають здатність до мітотичного поділу з утворенням нових спеціалізованих клітин. Характерними особливостями клітини на фазі поділу є відсутність вакуолі, високий вміст нуклеїнових кислот, ферментів, рибосом. Органели представлені попередниками. Активно синтезуються білки. Інтенсивно

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



проходить як аеробне, так і анаеробне дихання. Клітини інтенсивно діляться, після чого вступають в наступну фазу.

Фаза розтягування. Після фази поділу настає фаза розтягування. Клітини збільшуються в об'ємі ($\approx$ в 50 разів), з'являються вакуолі. В основі первинного процесу розтягування лежить активація осмосу, внаслідок чого посилено надходить вода і клітина розтягується. Окрім цього відбувається активація всього метаболізму клітини: посилено синтезується білок, нуклеїнові кислоти, цукри, збільшується кількість органел тощо. Розтягування клітинної оболонки відбувається внаслідок інтенсивного утворення нових мікрофібрил целюлози. У фазу розтягування клітинам характерна висока активність аеробного дихання. В той же час показано, що клітини у цій фазі характеризуються мінімальною стійкістю до несприятливих чинників середовища.

Фаза диференціації (спеціалізації) – полягає у появі в клітини таких особливостей, які необхідні для її функціонування. Під час диференціації клітини набувають типових для певної тканини або органа властивостей. У рослинах є такі спеціалізовані клітини: паренхімні (мають великі розміри, тонкі оболонки), провідні (витягнуті, лігніфіковані – це переважно трахеїди, судини, волокна), покривні (містяться на поверхні й укриті водонепроникними речовинами – кутином, суберином, восками), репродуктивні (мегаспори, мікроспори).

Кожна клітина у своєму геномі містить інформацію про будову і функціонування всього організму (ця властивість, як відомо, називається тотипотентністю), але на фазі диференціації відбувається виборна експресія генів клітини. Одні блокуються і себе не виявляють, інші працюють і забезпечують клітині потрібну структурно-функціональну спеціалізацію. Експресія генів, що визначають напрямок спеціалізації клітини, залежить від багатьох факторів. Велику роль відіграють фітогормони і клітинні метаболіти.

Але не менш важливе і просторове положення клітини серед тканин рослини. Положення клітини в тілі рослини означає і її положення відносно градієнтів різних речовин, що переміщуються рослиною: метаболітів, фітогормонів, потоків іонів і т.д. За Д.М. Гродзинським, це несе клітині так звану *позиційну інформацію*, сприймаючи яку клітина спеціалізується на виконанні певних функцій.

Відіграє певну роль на етапі диференціації клітин і явище *адгезії* прилипання дочірніх клітин одна до одної з утворенням однорідної тканини. Адгезію обумовлюють особливі білки

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



глікопротеїни. Можуть позначитися на спеціалізації клітини і зовнішні стресові фактори - температурні стрибки, радіація та ін.

Завершується життя клітини тим, що вона поступово старіє і відмирає. Незважаючи на те, що мітоз дає дві клітини і обидві начебто дочірні, вихідна клітина не безсмертна. За підрахунками фахівців виявляється, що навіть конкретні речовини в процесі метаболізму не вічні. Окремі молекули органічних речовин існують до 1-2 годин, молекули ферментів - до 500 годин, органели - до 3-4 місяців. Тому відмирання клітин є неминучим і природним процесом. Звичайно вихідна клітина може зробити тільки 30-50 поділів. Уперше це явище відкрив Л. Хайфлік у 1960 році, тому його називають *ефектом Хайфліка*. Механізм цього явища пов'язаний з тим, що при кожному мітозі на кінці молекули ДНК коротшає спеціальний кінцевий блок, відбувається маргіномотомія. Коли цей блок цілком витратиться, реплікація ДНК зупиняється і поділи клітин припиняються.

Можна бачити принаймні дві основні причини старіння і відмирання клітин. Перша причина - гіпотетична - полягає в одержанні від генетичної програми сигналу на старіння і відмирання. Цей механізм детально поки що не вивчений, але він можливий. Друга причина - це накопичення в клітині відходів обміну речовин, деякі з них можуть бути токсичними. Можливою причиною старіння і відмирання клітин є ушкодження мембран і навіть ДНК і РНК. Існує також гіпотеза старіння і відмирання клітин, яка пояснює ці процеси поступовим накопиченням вільних радикалів органічних речовин, що не включилися з тих чи інших причин у відповідний метаболічний процес.

Навіть повністю спеціалізовані життєздатні клітини зберігають властивість тотіпотентності. За сприятливих умов будь-яка клітина може дати початок і сформувати нову повноцінну рослину. Уперше це було показано ще в середині ХХ століття американським ученим Ф. Стьюардом, що зумів виростити з однієї флоємної клітини моркви цілу нову рослину. На цій основі розвинулися біотехнології, які дозволяють одержувати нові організми, використовуючи одиничні клітини материнської особини. Нащадків, тобто дочірні рослини, вирощені таким чином, стали називати клонами, а сам метод – *клонуванням*. Клонування в даний час активно розвивається як один із центральних методів біотехнології, дозволяючи одержувати ідентичні одна одній особини.

Старіння і відмирання – це власне кінцеві етапи онтогенезу диференційованих клітин. З розвитком старіння у клітині відбуваються гідролітичні процеси, знижується

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



активність протонної помпи, посилюється окиснення ліпідів мембран, руйнуються хлорофіл, хлоропласти, апарат Гольджі, ядро. Старіння стає незворотним з моменту руйнування тонопласту та виходу вмісту в цитоплазму. Є дві гіпотези, які пояснюють старіння на клітинному та молекулярному рівнях. Перша – це наслідок реалізації генетичної програми старіння. Друга – це накопичення пошкоджень у генетичному апараті, мембранах та продуктів життєдіяльності, деякі з яких є токсичними.

Ріст окремих клітин складає основу росту тканин, органів та цілої рослини. Безперервність росту рослин впродовж життя, визначається наявністю в них твірних тканин – меристем.

Залежно від розміщення меристем розрізняють такі **типи росту**:

Апікальний (верхівковий) – характерний для верхівок стебла і коренів (≈ 10 мм).

Інтеркалярний (вставний) – ріст стебла від вузла до вузла – характерно для злаків. Інтеркалярний ріст забезпечується завдяки розміщеній в основі міжвузля вставній меристемі, яка є активною протягом тривалого часу.

Латеральний – ріст стебла в товщину за рахунок камбію.

Базальний – зона наростання знаходиться при основі органа, а тканини, які завершили ріст, знаходяться вище зони росту. Цей тип росту зустрічається у листків злаків, трав та інших однодольних рослин.

Маргінальний (крайовий), або рівномірний ріст – характерний для листків дводольних – відбувається за рахунок рівномірно розміщених на листку маргінальних меристем.

Більшість рослин росте зі швидкістю $0,005$ мм/хв., що становить $0,7$ см за добу. Проте є деякі цікаві приклади великої швидкості росту рослин. Зокрема, **квітконос гіацинта** росте зі швидкістю 3 см за добу. Дуже швидко росте **бамбук**: за 1 год його пагони збільшуються на $3-4$ см, а за добу – на $80-86$ см. Такий швидкий ріст відбувається завдяки діяльності інтеркалярної меристеми. Швидко росте й евкаліпт.

Загальні закономірності росту органів.

Корінь. Корінь має верхівкову меристему, яка знаходиться на кінчику кожного окремого кореня і захищена кореневим чохлаком. Ріст кореня в товщину забезпечує латеральна меристема, яка залягає по довжині кореня.

При проростанні насінин меристема зародкового кореня активізується раніше інших меристем, тому на початку проростання розриває насінну шкірку і з'являється першим

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



завжди первинний зародковий корінець. І далі корені звичайно ростуть швидше, ніж пагони, довша також тривалість активного росту коренів. Це обумовлено особливістю кореневої діяльності: поглинання води і мінеральних солей потребує контакту кореня все з новими і новими шарами ґрунту. При оцінці розвитку кореневих систем рослин найважливішим індикатором виявляється довжина коренів, що припадає на одиницю площі ґрунту. У різних культурних рослин залежно від прийнятої технології вирощування цей параметр лежить в амплітуді від 10 до 1000 см/см².

Ріст кореня і формування кореневої системи того чи іншого типу залежить не тільки від генетичних особливостей і життєвої форми рослини, вони також контролюються життєвим станом рослини і зовнішніх умов. Встановлено, що активність росту коренів визначається надходженням органічних речовин з надземної частини рослини. Обмеження фотосинтезу негайно приводить до гальмування темпів росту коренів.

Потреба коренів у фітогормоні ауксині нижча, ніж у стебла. При підвищенні концентрації ауксину вище оптимуму, що здійснювалося експериментальним шляхом, ріст коренів різко зменшується.

Напрямок росту коренів забезпечується системою тропізмів. Особливо важливі геотропізм і гідротропізм.

Ростові явища в коренях полягають не тільки в подовженні і розгалуженні коренів. У багатьох видів багаторічних і зимуючих трав корені мають здатність коротшати. Це веде до втягування кореневої шийки і вузла кущіння в злаків усередину ґрунту, що забезпечує кращу перезимівлю.

Пагін. Пагін складається з подовженої частини – стебла, бруньок і листків. Ріст стебла в довжину відбувається за рахунок верхівкових меристем, що знаходяться в бруньках і прикриті звичайно бруньковими лусочками. У злаків додатковий ріст стебла (соломини) у довжину забезпечують інтеркалярні меристеми, що розташовуються поперек стебла вище кожного вузла. Ріст стебел у товщину здійснюється завдяки діяльності особливої вторинної меристеми - камбію.

Ріст пагонів регулює фітогормон ауксин, що синтезується особливо активно навесні в бруньках, молодих листочках і в камбії.

Мабуть, ще більшою мірою, ніж у коренів, ріст пагонів залежить від екологічних факторів. Загальновідома гальмівна дія на ріст пагонів низьких температур. Зона оптимальних температур залежить переважно від географічного походження

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



видів культурних рослин. Для росту пагонів картоплі вона становить $+17^{\circ}\dots+18^{\circ}\text{C}$, для цукрового буряку $+16 - +22$, для кукурудзи $+26^{\circ}\text{C}$. Оптимальні для росту пагонів невеликі контрасти денної і нічної температури. Остання має бути на $5-10^{\circ}$ нижче денної. Несприятливе для росту пагонів безперервне освітлення, особливо з високою часткою ультрафіолетових променів.

Для росту коренів і пагонів однаковою мірою важлива наявність градієнта температури в середовищі «повітря/ґрунт». Для більшості культурних рослин оптимальний градієнт від верхівки пагона до кінчиків коренів у $22-24^{\circ}/10-12^{\circ}\text{C}$. За відсутності такого градієнта корені і пагони ростуть гірше. А якщо градієнт зворотний температура повітря нижча, ніж температура ґрунту, то рослини швидко старіють і прирости їх мінімальні.

Листок. Ріст листків має дві особливості. По-перше, листки не мають верхівкової меристеми і ростуть за рахунок основи, і, по-друге, ріст листків обмежений за часом і припиняється по досягненні листком генетично визначеного розміру і форми. Формуються листки з листових горбків конусів наростання пагонів. У конусі наростання пагонів спочатку утворюється листовий виступ, потім формується вісь листка і наприкінці - листкова пластинка.

Ріст листового зачатка забезпечується поділом усіх його клітин у трьох напрямках: у висоту, ширину і товщину. Ріст прилистків, якщо вони є, випереджає ріст листової пластинки, що забезпечує їй певний захист. Після виходу з бруньки листок росте в основному за рахунок крайових меристем. Останнім диференціюється листовий черешок. Загальна тривалість росту листка складає 15-20 днів, у різних видів рослин неоднакова. У молодих і старих рослин листки дрібніші. Є розбіжності в розмірах листків і по довжині окремого пагона.

Ріст – відбувається як єдиний інтегральний процес, у якому ріст окремих органів (коренів, пагонів, листків) скоординований між собою.

Ріст органів пов'язаний із явищами **полярності, кореляції, апікального домінування, регенерації**.

Полярність – фізіологічна нерівноцінність протилежних полюсів (верхівка/основа) певної клітини, тканини, органа.

Полярність добре виражена у рослин, для яких характерна біполярна структура – наявність головної вісі, на одному кінці якої клітини меристеми утворюють пагін, а на протилежному – корінь.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Наприклад, клітина меристеми полярна завдяки своєму місцезнаходженню. У неї є верх і низ. Тому, якщо надалі поділ відбувається перпендикулярно до осі полярності, то дочірні клітини будуть різні за своїми фізіологічними та структурними особливостями, за факторами спадковості, розташованими в цитоплазмі, за наявністю фітогормонів, які регулюють активність геному, тощо.

Полярним є утворення окремих органів. Наприклад, у живців корені утворюються завжди на нижньому кінці. Полярність проявляється в певному спрямуванні росту стебла і кореня, в певному напрямку пересування речовин. Вона може визначатися нерівномірним розподілом зарядів. Верхівка пагона має позитивний заряд по відношенню до основи, серцевина стебла – по відношенню до його поверхні.

Значно впливає на виникнення полярності взаємодія клітин. Виникнення полярності під впливом оточуючих клітин одержало назву «ефект поля». Клітини оточення можуть впливати на її формування завдяки нерівномірному хімічному, механічному або електричному впливу.

Полярність організму походить від полярності заплідненої яйцеклітини, з якої розвинувся організм. Під час клітинного поділу дочірні клітини сприймають полярність материнської клітини. Провідна роль в формуванні процесів полярності належить фітогормонам.

Полярність клітин є передумовою впорядкованої диференціації, клітини одного органа мають однаково направлену полярність.

Однак деякі частини рослинного організму, наприклад бульби, плоди, зовсім не мають полярності, або вона слабо виражена.

Кореляції – взаємний вплив частин, тканин і органів рослин на характер їх росту і розвитку.

Головним фактором цих корелятивних взаємозв'язків є фітогормональний статус пагона та кореня. Верхівка пагона забезпечує синтез та відтік фітогормонів ауксинів, які включають загальну генетичну програму коренеутворення, тоді як верхівка кореня продукує цитокініни, які після надходження в надземну частину рослини включають програму утворення, росту та активності листків.

Найважливішими кореляціями є ростові, які виявляють залежність росту одного органа від інших. Ростові кореляції можуть бути позитивними, коли ріст одного органа зумовлює ріст іншого, і негативними, коли орган, що росте, гальмує ріст інших.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Позитивним корелятивним ростом є ріст листків і коренів, негативним – ріст головного і бічних коренів. Як один із найважливіших механізмів корелятивного росту є донорно-акцепторні відносини. Донорами асимілатів, тобто органічних поживних речовин є, наприклад, листки, а акцепторами – корені, бруньки, що розвиваються.

Апікальне домінування – явище, коли верхівкова брунька затримує ріст бічних – пазушних бруньок. Воно обумовлене активним синтезом *ауксинів*.

Регенерація – (лат. *regeneratio* – відновлення) – процес відновлення організмом втрачених або ушкоджених органів і тканин, а також відновлення цілого організму з його частини.

Регенерація досить поширена серед багатьох видів покритонасінних.

Виходячи з механізмів регенерації, її поділяють на *фізіологічну* та *травматичну*, або *репаративну*. Прикладом фізіологічної репарації у вищих рослин є постійна зміна клітин кореневого чохла, зміна клітин ксилеми в провідних судинах або зміна покривних тканин.

У випадках поранень певних частин рослини, спостерігається травматична (або репаративна) регенерація. Регенерація відбувається за рахунок меристем, а при їх відсутності клітини спеціалізованих тканин в зоні механічного ушкодження дедиференціюються, тобто повертаються на попередні фази росту і набувають здатності до поділу. Примикаючи до рани клітини починають ділитися, відокремлюючи нові клітини в напрямку до рани. Потім на поверхні поранення формується *фелоген*, який формує захисну тканину – *перидерму*. Рани заживляються також затягуванням ушкоджень калусною тканиною. **Калус** – клітини паренхіми, що невпорядковано діляться.

Тканини і органи можуть регенерувати також з дедиференціюванням клітин, але без утворення калусу. В ушкодженному стеблі провідна тканина регенерується із паренхімних клітин включенням відповідних генетичних програм, причому індуктором виступає полярне транспортування ауксинів.

Здатність рослин до регенерації лежить в основі *вегетативного розмноження, технології мікроклонального розмноження рослин*. Здатність соматичних клітин рослин до регенерації цілого організму – основа використання культури ізолюваних клітин в прикладних аспектах для одержання великих популяцій рослин з однієї генетичної лінії гаплоїдів,

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



виділення клонів клітин із зміненим метаболізмом, стійкістю до несприятливих умов, хвороб, шкідників тощо.