

Растеж и развитие на растенията

Растежът на растенията е съвкупност от цялата жизнена дейност на живия растителен организъм и се регулира от наследствените качества на организма и от факторите на външната среда.

Растежът на растителните организми е свързан не само с общо увеличаване обема и теглото на растенията, но и с диференциация на клетките, с образуване на нови тъкани и вътрешни наслоения във връзка с изпълнение на специализирани функции. Образуването на нови органи-клонки, листа, цветове, плодове и други, е също резултат на растежни процеси.

Растежните процеси протичат в няколко етапа: активен растеж, незначителни натрупвания и относителен покой, характерен особено за дървесните видове. Растежът при растителните организми съществено се отличава от растежа на животните и хората. Последните се раждат с всички свои органи, които в процеса на растежа само се уголемяват и усъвършенстват в изпълнение на определени функции. За разлика от тях растителните организми се появяват със зачатъчни органи-корен, стъбло и листа. С нарастването на растителния организъм се появяват все нови и нови корени, клонки и листа. Образуват се репродуктивни органи-цветове, плодове и семена. Това е особено характерно при многогодишните растения, където всяка пролет се появяват нови листа, клонки, цветове и плодове, нови разклонения на кореновата система.

Друга особеност, която отличава растенията от животните, е това, че в растителния организъм наред с тъканите и органите, които по възраст са толкова стари, колкото е целият организъм, има и такива, които са съвсем млади. Благодарение на тази особеност, за разлика от животните, растенията са способни да плодоносят и да възпроизвеждат себеподобни до самата си смърт.

Растежът започва с покълването на семената, които са изградени от обвивка, ендосперм и зародиш. Обвивката има предназначението да запази семето по-добре от влиянието на външните фактори. Тя се разпуква обикновено при набъбване на семето, което улеснява поглъщането на водата. Ендоспермът е хранителната тъкан при едносеменелите, а при двусеменелите растения семеделите са носители на

резервните хранителни вещества. При покълването семеделите излизат на повърхността, позеленяват и започват да фотосинтезират като първи зачатъчни листа. Зародишът се състои от зачатъчно коренче, стъбло и листа.

При покълването в ендосперма и съответно в семеделите започват хидролитични процеси, при които от сложните запасни вещества се получават по-прости съединения, като захари, аминокиселини и др., които се използват и за градивен материал на новия организъм. Клетките на зародишните листенца, стъбло и коренче започват да се делят, образуват се нови клетки. Корените, стъблото и листата се разрастват. Появилите се нови листа позеленяват и започват да фотосинтезират. От този момент се получава двойното хранене - от резервите на семената и от фотосинтезата на първите листенца.

Фази на нарастване на клетката

Ембрионален растеж. Растежът през тази фаза се осъществява за сметка на увеличаване количеството на живото вещество на протоплазмата и броя на клетките. Големината на ембрионалните клетки е повече или по-малко постоянна. Когато дъщерните клетки достигнат размерите на майчините, те започват да се делят. Най-напред се дели ядрото, след това протоплазмата, образуват се нови клетъчни обвивки и се обособяват новите клетки. Образува се ново живо вещество и нарастването и делението на клетките продължава.

Изобщо ембрионалният растеж на клетките се характеризира с увеличаване количеството на протоплазмата и броя на клетките, при което се извършват дълбоки и интензивни процеси на преустройство на постъпващите в клетките хранителни вещества в конституционни. Този процес е съпроводен с енергично дишане. Независимо от непрекъснатото деление на клетките общото им количество в меристемната тъкан почти не се изменя.

Растеж на удължаване. През тази фаза в протоплазмата на клетките се образуват първоначално отделни малки вакуоли. По-късно вакуолите бързо се разрастват, разделящите ги плазмени прегради се разкъсват и се образува една централна вакуола, заградена от протоплазмена ципа.

Характерна особеност на втората фаза от растежа на клетките е увеличаването на техните размери, което се постига за сметка на активното постъпване на вода, разрастване на вакуолите и разтягане на клетъчните стени. Разрастването на клетъчната обвивка може да бъде еластично и пластично. При еластичното разтягане след прекратяването действието на опъването раздалечените мицели на целулозата се възвръщат в изходното си положение. При пластичното разтягане след преодоляване предела на еластичността разстоянието между мицелите се увеличава, без да може след отслабване на натиска обвивката да се възстанови в първоначалния си обем. В образуваните междини се вмъкват нови молекули целулоза, синтезирани и отделени от протоплазмата. Този процес е известен като интусусцесия. Става и частично надебеляване на клетъчната обвивка по пътя на отлагане върху първичната обвивка на нови слоеве. Процесът се нарича апопозиция.

Диференциране на клетките. През първата и втората фаза на растежа клетките са почти лишени от индивидуални черти. Специфичните особености в строежа и другите свойства, характерни за клетките на отделните органи и тъкани, се придобиват през третата фаза на растежа-диференцирането.

През тази фаза се образуват всички основни групи и типове тъкани. Размерите на клетките не се променят, само клетъчните стени надебеляват. Това надебеляване се получава не по пътя на включването на нови целулозни мицели, а чрез отлагане на нови слоеве на обвивката във вътрешността откъм протоплазмата. Често протоплазмата се изразходва изцяло при образуване на веществата на обвивката и се получават дебелостенни клетки, но вече лишени от жива протоплазма. Така се изгражда механичната тъкан. Преминаването от една фаза в друга е свързано с увеличаване обема на клетката и количеството със съдържащата се в нея протоплазма. Например при прехода от първата към втората фаза обемът на клетките при някои растения се увеличава 20-30 пъти.

За зоната на диференциация е характерна синтезата предимно на безазотните съединения и активното разпадане на белтъчните съединения, което значително преобладава над синтезата.

ТИПОВЕ И СКОРОСТ НА РАСТЕЖА.

Процесите на активен растеж на органите се извършва в определени тъкани-

меристеми, които в зависимост от разположението си биват:

Връхна- разположена по върховете на стъблата, стъблените разклонения, корените и кореновите разклонения, във връзка с което стъблата и корените нарастват с връхната си част.

Интеркаларна- разположена между две завършили растежа си тъкани и характерна за житните растения.

Латерална- включва камбий, намиращ се между ксилема и флоема, и фелоген-осигуряващ растежа на стъблото.

Базална-намира се в основата на органа и е характерна за листата и венчелистчетата-това е базален тип растеж.

НАРАСТВАНЕ НА ОТДЕЛНИТЕ ОРГАНИ НА РАСТЕНИЯТА

При прорастване на семената най-напред се появяват коренчето, след това хипокотилът и семеделите и накрая стъблото.Нарастването при тези органи на растенията протича по различен начин.

В зависимост от разположението на конуса на нарастването при различните органи различаваме различни типове растеж.Когато конусът на нарастване се намира в морфологически връхната част на органа, растежът се нарича апикален.Такъв тип растеж притежават корените и стъблото.Дължината на зоната на активен растеж при тях е различна.

Нарастване на кореновата система

В растящия корен се различават четири зони. Във върха на корена се намира ембрионалната зона, покрита с коренова гугличка, след нея следва зоната на разтягане или уголемяване на клетките, след това зоната на кореновите власинки и накрая зоната на разклоняване на корена. Отделните зони на растеж при различните видове растения не са еднакви. Скоростта на растеж на корена се колебае в широки граници, но, общо взето, в началото на вегетацията тя е значително по-голяма, отколкото в края. По-бавно нарастват корените при дървесните видове. При ябълката на песъчливо почва корените нарастват с 0,3 см в денонощие. Темповете на растеж и развитие на кореновата система се определят и от условията на отглеждане, на първо място от температурата на почвата, от нейната влажност и аерация. Независимо от голямото значение на зоната на удължаване в растежа на корена тази зона все пак е преходна. Тук липсват специални проводящи елементи. Едва в клетките от границата между зоната на нарастването и зоната на кореновите власинки се забелязва обособяване на ксилема.

Биологичната особеност на корена да нараства с върха си и има важно практическо значение. Когато върхната част на корена бъде отрязана, той спира да нараства на дължина поради липса на меристемни клетки. Появяват се обаче странични коренчета, които нарастват с върхната си част. Така се образува по-мощна странична коренова система, което за някои растения (овощни и зеленчукови видове), особено при пикирането и разсаждането на разсада, има важно практическо значение.

Нарастване на стъблото

Дължината на зоната на нарастване на стъблото е значително по-голяма и достига, както отбелязахме, около 10 см. Растежът на стъблото на дължината се обуславя от дейността на върхната меристема, а растежът на дебелина - от страничната меристема. При растения, които образуват възли и междувъзлия, растежът е възможен поради наличност на допълнителна меристема в основата на междувъзлията. Такъв тип растеж се нарича интеркаларен. С интеркаларното нарастване се обяснява и бързият растеж на житните култури във фазата на вретенеене, тъй като точките на растежа са толкова, колкото са междувъзлията плюс вегетационния връх.

Растящите зони се наслояват една над друга. Растежът на стъблото спира, когато на върха му се оформи съцветие.

Растежът на стъблото и клоните в дебелина се осъществява от дейността на камбия, разположен обикновено между ликото(флоема)и дървесината(ксилема). В резултат от деленето на клетките на ксилема възникват нови клетки, които по-нататък се диференцират в елементи на ксилема, ако се отделят навътре към стъблото, или в елементи на флоема, ако се отделят към периферията на стъблото.

Камбият функционира през активния период на вегетацията. При едногодишните растения дейността му се преустановява към началото на цъфтежа. Растежът на стъблото на дължина и дебелина протича по типа на –образна крива, т.е. отначало е бавен, след това се ускорява и затихва в края на вегетацията.

Способността на стъблото да нараства с вегетационния си връх има важно биологично и практическо значение. Биологичното значение се състои в това, че стъблото е принудено да пробива определен слой почва, за да излезе на повърхността, преди да са се изчерпали резервите на семето. Практическото значение се състои в това, че като познаваме биологията на растежа, може чрез подрязване или кършене вегетативните органи да се регулират растежните процеси.

Нарастване на листата

В отличие на стъблото и корена, които растат с върха, листата на житните, луковичните и други едногодишни растения, а също и цветните стъбла растат с основата си. Това е т. нар базален тип на растеж. Тъканите, завършили растежа си, се намират над зоната на нарастване и морфологически най-стари са върхните части. Растежът на листата при някои двусемеделни растения става равномерно по цялата периферия на петурата.

Листата в отличие от стъблата и корените достигат сравнително бързо максимални размери, след което прекратяват растежа си. Тези особености в растежа на листата се наблюдават, когато те се намират във въздушна среда. Когато проникването и пробиването на почвения пласт става с лист, както е клеоптилът при житните култури, тогава той нараства не с основата си, а с върхната си част както стъблото и коренът. След като се появи над земята на 2-3 см, клеоптилът спира растежа си и от влагището му излиза истинският лист.

Листата, които нарастват с основата си, ако им се пререже върхът, не спират да нарастват както стъблото, тъй като зоната на нарастването е в основата им. Тази особеност има важно приспособително значение, защото при откъсване на върха листът продължава да нараства и да изпълнява функциите си на фотосинтезиращ орган.

ВЛИЯНИЕ НА ВЪНШНИТЕ УСЛОВИЯ ВЪРХУ РАСТЕЖА НА РАСТЕНИЯТА

Растителните организми растат и се развиват в сред природата на открито и изпитват пряко и непосредствено въздействие на факторите на външната среда, които се колебат в твърде широки граници. Факторите на външната среда, които влияят на растежа и развитието на растенията, могат да бъдат климатични, едафични и биотични. Към климатичните се отнасят топлината, водата, светлината, вятърът, газовият състав на въздуха и др. Едафичните условия включват структура на почвата и нейния химичен състав, а биотичните-влиянието на различните микроорганизми, на растителните и животинските организми.

Температура. Температурните граници, в които е възможен растежът, са твърде широки. Те се характеризират с т. нар кардинални точки-минимум, оптимум и максимум. Температурният минимум и максимум не са еднакви за различните видове растения. Различаваме термофилни или топлолюбиви растения и растения, които са по-издръжливи на ниски и чувствителни към прекалено високи температури.

Минималната температура, при която растежът е все още възможен, за много от растенията се движи в границите от 0 до 5°C. Тези величини не са еднакви обаче за различните видове растения, например за краставиците, тиквите и др. минимумът е някъде около 10-15°C. С повишаване на температурата до известна граница растежът на растенията се усилва.

Не само отделните видове растения, но и различните техни органи имат различни температурни изисквания. Влиянието на температурата върху растежа зависи и от стадия, в който се намират растенията.

Минималните и максималните температури на растежа не са температурите, при които растенията загиват. Минимумът на живота обикновено се намира по-ниско от минимума на растежа, а максимумът на живота - по-високо от максимумът на растежа. Оптималната за растежа температура не е най-благоприятна за общото развитие на растението. Най-интензивният растеж не винаги е най-добър за получаване на силни и здрави растения. По време на вегетацията оптимумът не е постоянна величина, а непрекъснато се променя. В по-ранните фази на развитието при повечето едногодишни растения хармоничният оптимум лежи по-ниско, отколкото в по-късните. Това съвпада с измененията в естествения ход на температурата от пролетта до края на лятото и може да се смята като възникнало в течение на еволюцията приспособление към условията на околната среда.

Светлина. За разлика от температурата светлината не е абсолютно необходимо условие за растежа. Нуждите на автотрофните растения от светлина се свързва обикновено с използването и при фотосинтезата. При висшите растения растеж може да протича при пълна липса на светлина, но се изменя характерът на растежа. При продължително отглеждане на висшите растения на тъмно се наблюдава значително отклонение от нормалния хабитус. Получават се т.нар. етиолирани растения. Етиолираните растения се отличават и по своя анатомичен строеж. Те имат недобре диференцирани тъкани с преобладаване на паренхимната тъкан; клетките са едри, с тънки стени, а междуклетъчните пространства са по-големи. Механичната тъкан е по-слабо развита. Върху растежа влияе не само интензивността на светлината, но и нейният качествен състав. Късовълновата част на спектъра стимулира процесите на клетъчното деление, но задържа втората фаза-удължаването. При осветление с червени лъчи се наблюдава обратно-усилване на линейното нарастване на органа, докато процесите на клетъчното деление са подтиснати.

Интересно е поведението на младите растения, които си пробиват път към повърхността на почвата. В момента, когато излизат от почвата и се оказват на светло, растежът им веднага се забавя, което засяга и оставащите под земята части. Под влияние на светлината и излезлия от земята връх възниква някакъв забавящ растежа инхибитор, който след това се предава и на подземните части. Възможно е също светлината да забавя изработването на необходимия за удължаване на клетките растежен хормон. Според наблюденията на редица изследователи в основата на забавящото действие на светлината върху растежа на растенията лежи фотохимична реакция, в резултат на което каротинът, а може би и някои други оранжеви пигменти, поглъщайки светлината, инактивират ауксина, като предизвикват окисляването му. Отглежданите на сянка растения също показват признаци на частично етиолиране. Задържащото влияние на светлината върху растежа може да се използва и за практически цели.

Водно съдържание. Значението на водата за растежа е общоизвестно. Растежът е възможен само при известно насищане на клетките с вода, защото именно в достатъчно наситена с вода протоплазма могат да протичат сложните процеси на синтеза, при която от постъпващите в клетките хранителни пластични вещества се изграждат конституционните вещества. Степента на насищане на протоплазмата с вода е известна като *хидратура*. Тя се определя от силата, с която клетките поглъщат водата от околната среда. При висшите растения клетките на растящите връхчета на корените не са снабдени с никакви защитни тъкани и се намират в пълна зависимост от хидратурата на околната среда.

През пролетта кореновата система доставя големи количества вода, а изпарението е още незначително, поради това леторастите растат извънредно бързо. С развитието на листната повърхност изпарението започва да превишава постъпването на вода, концентрацията на клетъчния сок нараства и растежът отначало се забавя, а след това спира напълно. Когато постъпването на вода в растението е по-слабо или се преустановява, стадият на удължаване завършва рано, а стадият на диференциране на клетките започва, преди те да са достигнали нормалните размери. Получават се по-дребни растения, с по-дребноклетъчна структура.

Подтискането на растежните процеси при недостиг на вода се намира във връзка и с изменение на дейността на ензимите. Обезводняването на клетката води към преобладаване на хидролитично действие на ензимите, а достатъчното им оводняване създава благоприятни условия за синтетичната им дейност, която лежи в основата на растежните процеси.

Аерация на средата. Наличието на кислород е необходимо условие за растежа на зелените растения. От степента на задоволяване нуждите на растенията с кислород зависи цялата сложна верига от процесите на хранене на растенията.

Нуждата от кислород за различните видове и форми растения е различна. Някои от тях се характеризират с приспособяване към значително понижено съдържание на кислород. Нуждата от кислород е различна и за нарастване на различните тъкани и органи на растението. Нуждата на корените от кислород обикновено е по-голяма, отколкото при надземните органи. При недостиг на кислород нарастването на корените се подтиска по-силно, отколкото нарастването на стъблото.

Недостатъчната аерация се отразява отрицателно върху растежа на корените и преди всичко върху смукателната им сила. Затова грижите за почвата, по-специално за нейната рохкавост имат важно практическо значение.

Скорост и измерване на растежа. През отделните етапи на жизнения си цикъл растенията и техните органи нарастват с различна скорост. Тя зависи от видовата особеност на растенията, от условията на техния живот и на първо място от условията на хранене. Влияние оказва и стадийното състояние на организмите. Нарастването на всеки отделен орган не е изолирано, а зависи и от нарастването на другите органи. В ранните етапи от онтогенезата се наблюдава висока интензивност на растежните процеси. С напредването на вегетацията скоростта на растежа се забавя, а след това напълно спира.

Отслабването, а след това спирането на нарастването при многокарпните растения обикновено настъпва след цъфтежа, след оформянето и узряването на семената. За различните видове растения периодите на активен растеж и периодите на отслабване на растежа настъпват в различни етапи от онтогенезиса.

Скоростта на растежа зависи не само от наследствените заложи на организма, но и от факторите на външната среда- светлина, температура, аерация и др.

За по-пълно изучаване скоростта на растежа е необходимо да се извършва точно измерване. Най-простият и широко разпространен начин за измерване на растежа е чрез определяне височината на растенията с помощта на линия. Този метод се използва за характеризиране на растежа в полски и вегетационни опити. За кратки промеждутъци от време растежът може да се определи със самопишещи уреди-ауксинографи. Обикновено ауксинографите дават увеличение около 20-40 пъти и с тях може да се изрази растежът графически. Сега за най точно измерване на растежа се прилага фотографският метод. На растенията или на части от растенията се правят снимки през определени промеждутъци от време от твърдо фиксирана точка. Получените снимки се използват за кинематографично възпроизвеждане на растежа.

За отчитане растежа на отделните участъци на растящия орган се нанасят знаци от туш на определено разстояние един от друг. Периодичното измерване на разстоянието между знаците ни дава представа за растежа на органа.

ПЕРИОДИЧНОСТ НА РАСТЕЖА. ПЕРИОД НА ПОКОЙ ПРИ РАСТЕНИЯТА.

При приспособяване на различните растителни видове към изменящите се условия на външната среда се наблюдава, че както при едногодишните, така и при многогодишните от тях през онтогенетичното им развитие периодите на активен растеж се редуват със затихване на растежа или с пълното му прекратяване, без да се губи жизнеспособността на растителния организъм. Например най-активен е растежът при покълване на семената, след което интензивността му намалява. Той отново се засилва във фаза на вретене при житните и затихва постепенно в периодите на зреене. Периодите на покой по същество са еволюционно обусловена необходимост, която има за цел да предпази растителните организми от влиянието на неблагоприятните фактори на външната среда- ниски температури, засушаване и др. , и по този начин да запази вида от загиване. За многогодишните растения е интересен фактът, че на едно и също растение могат да се наблюдават едни части с активен растеж, а други в покой. Причината за смяната на активен растеж с относителен покой за по-кратко или по-продължително време се предизвикват от външни и вътрешни фактори. От външните фактори най-важен е смяната на годишните времена, настъпването на ниски температури, засушаването и други.

Вътрешните причини най-често се състоят в изменение биологичния състав и свойствата на протоплазмата, в намаляване проницаемостта на външната обвивка, блокиране на ензимните системи, наличие на инхибиращи вещества и др. Покоят при растенията е свързан и с редица морфологични изменения, на първо място при повечето от дървесните видове листата на есен опадват. При редица растения опадват цели клонки. За луковичните растения е характерно, че надземната част умира, а луковицата преминава в състояние на покой и с това по-лесно прекарва неблагоприятните условия на външната среда. Покоят при растенията е свързан и с редица физиологични и биохимични изменения. Намалява се например интензивността на дишането и активността на ензимните системи, биологичното състояние се изменя, количеството на нуклеиновите киселини и тяхното съотношение се нарушава, в крайна сметка растежните процеси се прекратяват, жизнената дейност намалява и растенията изпадат в състояние на покой. Покоят при растенията според повечето от авторите, бива: органичен, дълбок и принудителен.

ОГРАНИЧЕН ПОКОЙ

Ограниченият покой е състояние на растителните организми, при което става подготовката за преминаването им към следващият дълбок покой. Ограниченият покой може лесно да бъде нарушен. Встъпването на растенията в ограничен покой се определя от вътрешни причини, възникнали във филогенезиса като ответна реакция на неблагоприятните външни условия през определен период от годината. Неспособността на пъпките към прорастване е резултатът от натрупване в растителната тъкан на тормозящи растежа вещества и рязко намаляване на ауксина в съдържанието на клетките.

ДЪЛБОК ПОКОЙ

Той е еволюционно обусловена необходимост в резултат от смяната на годишните времена и настъпването на летните засушавания. Продължителността на дълбокия покой е различна при различните видове растения и в различните техни органи. Например мъжките цветове на леската излизат от покой два месеца по-рано от женските.

Състоянието на покой не трябва да се смята като пълно спиране на всички жизнени процеси. Дори и през периода на пълен покой протича дишането, извършват се и химични преобразувания на резервните вещества. Преустановен е само растежът, дори и при наличие на благоприятни за това условия. Състоянието на дълбок покой е свързано с анатомо-морфологични и физиологични изменения. Физиологичните изменения са свързани с дълбоки физико-химични изменения в клетката. Според Генкел при дълбокия покой се извършва обособяването на протоплазмата на клетките, което се изразява в своеобразно закръгляне на протоплазмата, наподобяващо изпъкнала плазмолиза. Преминаването на клетките в покой е свързано със снижаване общото ниво на хидрофилност на колоидите и оводненост на протоплазмата. През периода на покой клетките се характеризират с по-висока концентрация на клетъчния сок.

Има и растения, които при обособяване на протоплазмата не образуват липоиден слой на повърхността си. При тези случаи неговата роля се изпълнява от многослойна плазмолема, състояща се от липопротеиди.

Въздействията, които предизвикват разрушаване на липоидния слой, извеждат растението от състояние на покой. При излизане от състояние на покой обособяването

на протоплазмата се нарушава. Наблюдават се изменения в обмяната на веществата. Усилват се хидролитичните и окислителните процеси. Ензимните процеси се усилват веднага след набъбване на семената, преди да се появят някакви признаци на растеж.

Външните фактори оказват голямо влияние върху спецификата на обмяната на веществата, довеждащи растението или отделните му органи в покой. Те влияят и при излизането на растението от покой. Продължителността и дълбочината на покоя, макар еволюционно обусловени и задължителни явления за много видове растения, все пак се влияят от външните условия и през отделните години могат да бъдат по-дълбоки и по-продължителни.

Изкуствено регулиране на покоя. В много случаи този проблем има важно стопанско значение. Един от начините е потапянето на цели растения или части от тях в топли вани, където се създават анаеробни условия. Опитните растения или клонки от тях се потапят за 10-12 часа във вода с температура 30-35°C и след това се пренасят в условия, благоприятни за растежа. След 2-3 седмици третираните растения започват да растат, като разпукват листните и цветните си пъпки, докато контролните растения остават в покой. Този способ известен като метод на Молиш, се използва за получаване през зимата на цъфтящи растения, например люляк.

За извеждане на растенията от покой се използва и методът на естеризирането, предложен от датският учен Йохансен. Растенията се поставят в добре затворен съд, в който има етер, в течение на 48 часа при 17-19°C. Необходимо е да се предпазят корените от действието на етерните пари, като почвата се покрие с дървесни стърготини. След третирането растенията се пренасят в благоприятни за растежа условия.

Твърде перспективен се е оказал методът на облъчване с радиоактивни вещества, източници на твърдите гамалъчи, по-специално радиоактивният изотоп на кобалта.

ПРИНУДИТЕЛЕН ПОКОЙ

При него растенията или отделни техни органи физиологически са в състояние да преминат в активен растеж, но липсват условия за това, най-често температурата или

влагата са по-ниски. През пролетта дървесните видове се пробуждат към активен растеж, т.е. разпукват листните и цветните си пъпки. Пролетните температури и свързаното с тях сокодвижение на дърветата имат много важно практическо значение, тъй като овощните видове във фазата на растеж лесно се повреждат от ниските температури в границите около 0°C. Затова принудителния покой има важно практическо значение за предпазване на растенията от предивременно развитие и осигуряване на реколтата.

Принудителния покой може да бъде предизвикан и от липсата на кислород или когато той е заместен от въглероден двуокис. Такива случаи се наблюдават при някои плевелни семена, обвивката на които е непроницаема за газовете; в резултат на дишането под семенната обвивка се натрупва въглероден двуокис, който подтиска активността на дишането и други физиологични процеси.

РАЗВИТИЕ НА РАСТЕНИЯТА

ЖИЗНЕН ЦИКЪЛ НА РАЗЛИЧНИТЕ РАСТИТЕЛНИ ФОРМИ

Растенията от отделните растителни видове се различават не само по своите размери и форми, но и по характера на индивидуалното си развитие. Индивидуалното развитие или онтогенезисът представлява жизненият цикъл на растенията, който води началото от делението на оплодената яйцеклетка и завършва със смъртта на възрастния индивид.

Жизненият цикъл започва с процесите на вегетативния растеж, след това се образуват размножителните органи и накрая настъпват процесите на стареене и умиране. Жизненият цикъл при различните растения се колебае в много широки граници. Независимо от големите различия за всички е характерен приблизително един и същ ритъм в индивидуалния им живот. Ясно се различават преди всичко два етапа в онтогенезиса. През първия се образуват вегетативните органи, а през втория се формират органите на плододаването. В зависимост от повторемостта на процесите на образуването на генеративните органи различаваме две основни групи: *монокарпни и поликарпни*, т.е. еднократно и многократно плододаващи растения.

Към монокарпните се отнасят предимно едногодишните растения, които завършват своя жизнен цикъл за един вегетационен сезон. Монокарпните растения могат да бъдат и двугодишни, които цъфтят и плодоносят през втората година и тригодишни и многогодишни, които в продължение на много години осъществяват само вегетативен растеж, достигат значителни размери и след това обилно плодоносят и отмират.

Към поликарпните растения се отнасят повечето многогодишни тревисти и дървесни видове, които след известен период на вегетативен растеж започват да цъфтят и плододават ежегодно, без да отмират.

Има случаи когато монокарпните растения се превръщат в поликарпни. Следователно между моно и поликарпните растения не може да се постави рязка граница.

ПОСЛЕДОВАТЕЛНИ ЕТАПИ НА ОНТОГЕНЕЗАТА

Онтогенезата на растението се разделя на последователни етапи, фази или периоди, свързани с реализацията на различна генетична информация и на постепенното и етапно разгъване на наследствената програма на онтогенезата.

Етапи на развитие.

Ембрионалният етап в растенията, размножаващи се със семена, включва формирането на зародиша и семето- от оплождането на яйцеклетката до началото на прорастване на семето, а във вегетативно размножаващите се растения- формирането на пъпките за вегетативно размножаване до началото на тяхното прорастване.

Младост- обхваща залагането, растежа и развитието на вегетативните органи-от прорастването на семето или на вегетативната пъпка до появата на способност към образуване на репродуктивни органи.

Зрялост-това е етапът на цъфтеж и плодоносене-от развитието на първите зачатъци на репродуктивни органи до съзряването на плодовете и семената в семенните растения, и формиране на грудките, луковиците и др във вегетативно размножаващите се растения.

Старост-включва пълното прекратяване на плодоносенето до естественото отмиране на растенията.

Всеки от тези последователни етапи на онтогенезата се характеризира със специфични физиологични свойства или морфологични признаци.

След прорастване на семето в повечето растения започва интензивен вегетативен растеж. Растението образува характерни морфологични структури – листа, стъбла, шипове и др. Отначало то е младо, по-късно е готово за цъфтеж- зряло. Младото растение поначало не е способно да цъфти, но се наблюдават и някои изключения. Морфологичните признаци за младост са формата на листата, бързият разтеж, наличието на шипове и др. Формата на младите листа обикновено е проста, на зрелите по-сложна, а при прехода към старост отново проста. Продължителността на етапа младост се определя преди всичко от генетични фактори.

Жизнената дейност на организма с възрастта постепенно отслабва и това води в крайна сметка до естествената му смърт. Съществуват няколко главни типа стареене. Стареенето се изразява в прогресиращо нарушаване на биосинтезата на белтъците, отслабване на реплициращите системи на организма, натрупване на малко активни структури и затихване на физиологичните процеси. Стареенето на клетките, тъканите и органите се придружава с промени в съдържанието на фитохормоните-понижава се синтезата на ауксини, но се повишава на АБК и етилен.

СТАДИИ НА РАЗВИТИЕ

В жизнения цикъл на растенията процесите растеж и развитие протичат в тясна връзка, но те не са тъждествени. Развитието се изразява в качествени изменения в структурата и функцията на растенията и неговите отделни части –органи, тъкани и клетки, възникващи в процеса на онтогенезиса. Най-важният признак за развитието на

растението е способността му да стигне до репродуктивна фаза, да се размножава и да възпроизвежда потомство в резултат на станалите в процеса на развитието качествени изменения.

Развитието не протича като цялостен непрекъснат процес, а чрез последователно преминаване на отделни стадии, всеки от които изисква определени условия на околната среда и може да започне едва след приключване на предидущия стадий. Досега са установени два стадия на развитие: яровизационен и светлинен. Напоследък се получават експериментални данни за наличието и на други стадии. А. Сапегин смята, че има трети стадий, свързан с процесите на образуването на плододаващите органи и го е нарекъл полов.

Яровизационен стадий. Върху нормалното развитие на растителните организми оказват влияние много фактори на околната среда. Едни от тях се характеризират с по-постоянни стойности на въздействие, а други се отличават с променлив или периодичен характер, каквито са температурата и продължителността на осветлението. Температурата например се изменя закономерно в зависимост от географската ширина и годишните времена. За да настъпят качествени изменения, характерни за този стадий, в началото на своето развитие растенията изискват определени условия от температура, аерация, влага и др. Най-важният и определящ фактор за тези изменения е температурата. За преминаване на яровизационния стадий различните видове растения според природата си изискват строго определени температури за известен период от време.

Между температурата и продължителността за протичане на яровизационния стадий съществува известна връзка. Колкото по-ниска е температурата, при която протича стадият, толкова по-продължителен е той и обратно. Според зимността на сорта съществуват значителни не само видови, но и сортови различия в необходимите температури за настъпване на измененията, характерни за яровизационния стадий и неговата продължителност.

По време на стадийните изменения преобладават хидролитичните над синтетичните процеси, настъпват изменения в нуклеиновата обмяна, намалява студоустойчивостта на растенията и др.

Яровизационният стадий изисква за своето нормално протичане не само строго

определена температура, различна за различните видове, но и навлажняване на семената до 45-50% от пълната им влагоемност, както и добра аерация, защото за стадийните изменения е необходимо да има дори и съвсем слаби растежни процеси.

За протичане на яровизационния стадий е нужна и светлина, макар и като косвен фактор, тъй като за натрупване на новите качествени изменения са необходими и пластични вещества. Този стадий може да протече и в току що пробудилия се към растеж кълн в семената. Тази особеност дава възможност да предизвикаме изменения при изкуствено създадени условия.

След преминаване на яровизационния стадий настъпват дълбоки, коренни изменения в биологията на растителния организъм. На първо място отслабва устойчивостта към ниски температури. След преминаване на стадия, ако условията са подходящи, започва бърз растеж.

Светлинен стадий и фотопериодичност. Светлинният стадий се е оформил като еволюционно обусловена необходимост на растенията през даден етап на своето развитие и по-специално след яровизационния стадий да изискват определени условия на осветление-определен фотопериод.

Фотопериодът представлява продължителността на деня от изгрев до залез слънце. В резултат на смяната на положението на Земята спрямо Слънцето се мени непрекъснато съотношението между продължителността на деня и нощта от екватора към северния и южния полюс. Следователно растенията през различните фази от жизнения си цикъл изпитват различно по продължителност въздействие на светлината и тъмнината.

Реакцията на растенията към продължителността на фотопериода е била наречена *фотопериодичност*.

По отношение изискванията на растенията към фотопериода са се обособили две основни групи: растения на дългия ден и растения на краткия ден. Голяма е групата и на неутралните растения. По своя първоначален ареал на разпространение растенията на краткия ден се характеризират с екваториален произход и близките до екватора ширини, където продължителността на деня, както и на нощта, е около 12 часа. Растенията, които имат произход от умерените и северните или южни ширини, където през лятото продължителността на слънчевото греене варира от 14 до 16 часа и повече, са се обособили като растения на дългия ден, т.е. растения, които преминават

качествени изменения, водещи до плодоношение при продължително или непрекъснато осветление.

Към групата на неутралните спадат растенията от междинните ширини или растенията, пренесени от човека от различни ширини, които са се приспособили да се развиват нормално и при кратък, и при по-дълъг фотопериод.

Фотопериодичната реакция на растенията практически се изразява в скоростта на настъпване на репродуктивната фаза. Ако растението попадне при несвойствени за своята природа условия, те могат да не стигнат до цветообразуване и плодоношение. При всички случаи за фотопериодичната принадлежност на растенията трябва да изхождаме от формирането на плодните органи, а не вегетативната маса, която може да бъде стопански ценната част на растенията. Изискванията на растенията към фотопериода за развитие на вегетативните и репродуктивните органи могат да са различни.

Лисенко свързва фотопериодичността със стадийното развитие на растенията и изясни, че изискванията на растенията към продължителността на деня не обхващат целия вегетационен период, а само втория, светлинния стадий.

През светлинния стадий стават дълбоки качествени изменения, които водят до настъпване на репродуктивната фаза. Ако растенията не преминат светлинния стадий, те не встъпват в плодоношение. За преминаване на светлинния стадий те изискват къс или дълъг ден не през целия си жизнен цикъл, а през определен период от време, различен за различните видове.

За преминаване на светлинния стадий съществена роля играе не само фотопериодът, но и интензивността на светлината и нейният спектрален състав. Растенията, осветени с лъчи с голяма дължина на вълната, като червено-оранжевата част на спектъра, преминават по-бързо светлинния стадий и обратно-облъчените растения с по-късата част на спектъра, например синьо-виолетовата и особено зелената, преминават светлинния стадий по-бавно. Характерно за преминаването на светлинния стадий е, че то има строго локализиран характер. Стадийните изменения настъпват само в осветените клонки с къс или съответно дълъг ден и не се предават на по-долу или странично стоящите листа и клонки.

Стадийните изменения, характерни както за яровизационния, така и за светлинния стадий, протичат в строго определени биологични закономерности. Първата от тях е последователността, т.е. най напред преминава яровизационния, след това светлинния стадий, независимо че за първия може да няма условия, а за втория да са налице.

Втората закономерност се изразява в това, че стадийните изменения са локализирани в растежните връхни точки. Новите тъкани, които се образуват, се надстрояват над предшестващите. Връхните части на растенията са вегетативно по-млади, но стадийно по-стари. Третата закономерност показва, че стадийните изменения са необратими и ако едно растение е преминало част от стадия и поради прекъсване на условията неговото по-нататъшно преминаване е преустановено, то при създаване отново на подходящи условия стадийните изменения ще започнат от точката, в която са прекъснати, и ще са необходими само толкова дни, колкото не са достигнали в предшестващия период.

Отпадането на стадийните изменения става след оплождане и залагане началото на новия организъм чрез сливането на двете негови гаметиди. След оформянето на новото семе то задължително трябва да премине стадията, обособени като наследствена необходимост от филогенетичното развитие на организма.

РЕГУЛАТОРИ НА РАСТЕЖА И РАЗВИТИЕТО

При координацията на процесите на растеж и развитие в растителните организми активно участие вземат природните, или ендогенни регулатори- фитохормони и инхибитори. Към фитохормоните се отнасят съединения, които се образуват в малки количества в една част на растенията, обикновено се транспортират в друга част и там предизвикват специфичен растежен или формообразователен ефект. Известни са пет основни групи хормони- ауксини, гибберелини, цитокинини, абсцисинова киселина и етилен.

АУКСИНИ

Ауксините са открити още в края на миналия век от Дарвин. Най-важният ауксин е индолил-3-оцетната киселина (ИОК). Съществуват около 20 други вещества с ауксинова активност. Смята се, че във висшите растения ИОК се синтезира от аминокиселината триптофан чрез образуване на 3-индолилпирогроздена киселина (ИОА). Концентрацията на ауксините в растенията се регулира както от синтезата, така и от инактивирането им. ИОК може да образува различни неактивни комплекси – например със захари и съответстващите им многовалентни алкохоли се получават индолилацетиларабиноза и пр.

Локализация и придвижване. Ауксините се срещат във всички висши и в много нисши растения. Съдържат се също в слюнката и урината на човека. Те се синтезират в растящите апикални зони на колеоптилите и стъблата, в меристемите на младите развиващи се листа, в нарастващите цветове, плодове и семена, в камбия. От листата ауксините се придвижват по флоема, като този път съвпада по посока и скорост с транспорта на въглехидрати. Движението на ауксините изисква разход на енергия. То е максимално при температури, оптимални за работата на повечето ензими, и може да бъде блокирано от недостиг на кислород или с наркотици.

За качествено и количествено определяне на фитохормоните се използват специфични биологични проби. При ауксините благодарение на базалния им транспорт те могат да се съберат върху агаров блок.

Класическият тест за откриване на ауксина е т.нар. овесена биопроба, използвана още от Вент. При нея концентрираният извлек или наситеният с ауксин агар се помества върху едната страна на декапитиран колеоптил. Този метод се нарича биотест.

Физиологична активност. Едно от най-характерните действия на ауксините е стимулацията на растежа на клетките във фаза удължаване. Те инициират клетъчно делене в калусни или други изолирани тъкани. ИОК стимулира камбийната активност в дърветата през пролетта, регулира диференциацията на камбийните клетки в ксилем и флоем. Ауксините стимулират образуването на корени при вегетативното размножаване на листни и стъблени резници или при регенерация на калусни клетки. Ауксините регулират притока на вода и хранителни вещества. Обогадените с тях клетки и тъкани стават център на привличане на водата и хранителните вещества. Освен стимулиращо ауксините могат да оказват инхибиращо или ограничаващо действие върху растежа на отделните части на растението. В целите растения те поддържат растежа на апикалната пъпка и потискат развитието на страничните, забавят опадването на листата и завръзките, задържайки образуването на отделителен слой.

На действието на ауксина растението може да отговори с бърза или с по-бавна реакция. Смята се, че бързите ответни реакции са свързани с изменение в пропускливостта на мембраните, а бавните- в процесите на транскрипция на гените и трансляция.

ГИБЕРЕЛИНИ

Гиберелините са открити през 20-те години на нашия век. Биологично много активен и често срещан в растенията гиберелин е гиберелиновата киселина.

Гиберелините представляват дитерпеноиди, състоящи се от 4 изопренови остатъка, които изграждат т.нар. гибереланов скелет. Всички гиберелини имат 19 или 20 въглеродни атома, групирани общо в 4 или 5 пръстена, и една или повече карбоксилни групи. Поради сложността на молекулата на гиберелините те се получават не по химичен, а по биологичен път подобно на антибиотиците. В растенията освен свободни съществуват и свързани гиберелини. Например с глюкозата се образуват неактивни гиберелингликозиди, които изпълняват транспортна или запасна функция.

Гиберелините са открити във всички висши растения. Те се синтезират в много органи, особено в интензивно растящите-във връхните стъблени пъпки, в прицветниците и младите листа, цветове, корени, формиращите се семена. Транспортът на гиберелини има неполярен характер- извършва се свободно във всички направления и се нуждае от енергия.

Физиологична активност. Гиберелините стимулират растежа на цели растения. Те увеличават удължаването на клетките и ускоряват клетъчното делене. Степента на израстване на стъблата в отговор на екзогенни гиберелини е в зависимост от растителните видове, като най-силно реагират нискораслите форми джуджетата-грах, фасул, бакла и др.

Много ярко се проявява действието на гиберелините върху удължаването на цветните стъбла на различни растения с розетки-зеле, салата и др. Фитохормоните стимулират

цъфтежа на фотопериодично чувствителните растения, като оказват решаващо влияние върху цъфтежа на дългодневните растения в условия на къс ден-спанак, салата. Условията на осветяване влияят върху физиологичната активност на гибберелините. Разнообразните физиологични ефекти на гибберелините са основа за биопробите за тяхното доказване. Проследява се действието на концентрирания извлек върху прорастването на семената, растежа на нискораслите растения или техни изолирани части, а също така активирането на хидролитичните ензими- главно амилаза.

Установено е въздействието на гибберелините върху много важни клетъчни структури: мембрани, рибозоми, ендоплазмена мрежа, което води до промени в метаболизма на ДНК и белтъка. Доказано е, че гибберелините повишават проницаемостта на клетъчните мембрани няколко минути след въвеждането им.

Гибберелините могат успешно да се използват в селскостопанската практика, например за регулиране цъфтежа на дългодневни и дълго-късодневни видове при неиндуктивен фотопериод. Успешно се прилагат за увеличаване броя и размерите на зърната на гроздето и ускоряване на узряването му, за образуване на безсеменни зърна.

ЦИТОКИНИНИ

Откриването на цитокинините стана през 1955 г. При опитите на Скуг и Милер да индуцират деленето на калусни клетки от стъбло на тютюн в условия на стерилна култура, като активен в това отношение се оказва екстракт от препарат на ДНК на сперма на селда. Тъй като има висока активност по отношение индуцирането на клетъчното делене-цитокинеза, то е наречено кинетин. Синтезирани са редица други активни пуринови съединения. От 1965 г тези съединения се наричат цитокинини. В различните органи на висшите растения са установени около 28 вещества с цитокининова природа.

Природните цитокинини са производни на пурините. В растителните тъкани те могат да се синтезират по два пътя. Първият е чрез присъединяване на характерната за тях странична верига към 6-ия атом на въглерода на аденина, аденинрибозида или аденинриботида. Вторият възможен път е при хидролиза на тРНК, съдържащи цитокинини. Инактивацията на цитокинините става при разграждане или образуване на конюгати с глюкоза или аланин. Цитокинините са разпространени в различни растителни тъкани и органи. С най голямо съдържание се отличават развиващите се

плодове и семена. Открити са също в ксилема, флоема, камбия, по малко в листата.

Физиологична активност. Цитокинините участват в регулацията на много физиологични процеси. Един от най характерните им ефекти е стимулацията на клетъчното делене. Има данни, че стимулират синтеза на ДНК, РНК и белтъците в растителните клетки. Цитокинините влияят и върху удължаването на клетките. Цитокинините оказват влияние върху залагането и развитието на генеративните органи, обуславяйки началото на цъфтеж в някои растения при неблагоприятен фотопериод или температура. Играят важна роля в апикалното доминиране. Цитокинините прекъсват покоя на редица семена и пъпки и заменят действието на светлината при прорастването на светлочувствителните семена. Те стимулират развитието на грудковите бактерии и образуването на голямо количество грудки по корените на бобовите растения. Цитокинините забавят стареенето на листата.

Действието на цитокинините върху чувствителните към тях обекти се свързва главно с активиране на белтъчната синтеза. Фитохормоните увеличават броя на рибозомите, съдържанието на иРНК и тРНК.

Най-широко приложение имат цитокинините в регулиране растежа и морфогенезата на изолираните култури от клетки, органи и тъкани. Могат да се приложат за задържане стареенето на цветовете, за съхраняване зеления цвят на откъснати краставици, спанак и др.

АБСЦИСИНОВА КИСЕЛИНА

Хемберг отделя от намиращите се в състояние на покой пъпки на явор вещества, които задържат растежа на отрязъци от овесени колеоптили. През 1965 г той е изолиран от пъпките на явор и от млади, преждевременно опадали плодове от памук: наречен е абсцисинова киселина.

Молекулата на АБК съдържа един асиметричен въглероден атом и може да съществува в две изомерни форми. В растенията фитохормонът е намерен в свързано състояние-сложен етер на АБК и глюкоза. Той притежава двойно по слаба активност, отколкото свободната АБК.

Концентрацията на ендогенната АБК се колебае в зависимост от скоростта на растежа, водния режим, сезона. Синтезата се извършва в хлоропластите, така че листата, стъблата и зелените плодове представляват важни центрове за образуването и. За придвижване на АБК е необходима енергия.

Физиологична активност. АБК задържа растежа на клетките във фавите на делене и удължаване, потиска растежа на колеоптили, отрязъци от корени, изолирани зародиши, летораста, прорастъци, тъканни култури и др., регулира процесите на стареене в листата.

АБК потиска покълването на семената и този ефект се използва като биотест за откриването и. Инхибиращото влияние на АБК върху прорастването на семената от салата може да се снесе от кинетин, а върху синтезата на РНК и ензими в семената-ГА и кинетин. АБК е хормон на стреса. АБК може да оказва и стимулиращо действие върху растежа- стимулира развитието на партенокарпни плодове в розата, образуването на корени в стъблени резници на фасул и др.

ЕТИЛЕН

Етилетът е газ. В растителните организми той се образува от аминокиселината метионин. Всички растения образуват етилен. Важно място за неговата синтеза са стъблените връхчета, цветовете, листата и плодовете, като количеството му нараства с остаряване на органите. Биосинтезата става в плазмалемата на клетките. Голямо влияние оказват механичните повреди, обработката с ауксин, който рязко усилва продукцията на етилен.

Етиленът влияе върху различни физиологични процеси. Той инхибира растежа на клетките. Обработените междувъзлия стават по къси и дебели, понеже етиленът потиска удължаването на клетките и потиска тяхното изодиаметрично разтягане.

Инхибира развитието на някои пъпки, листа и апикални меристеми, като понижава скоростта на клетъчното делене, синтеза на ДНК и РНК. Етилетът е главният природен хормон, регулиращ опадването на листата и плодовете. Той ускорява стареенето на клетките в отделителната зона, предизвиква разрушаването на клетъчните им стени, стимулира синтеза на ензимите целулаза и пектиназа.

Етиленът изменя проницаемостта на клетъчните стени и по този начин влияе върху интензивността на метаболитните процеси.

Етиленът се прилага успешно за ускоряване узряването на плодове и зеленчуци.