

*С.С. Медведев*

*Е.И. Шарова*

# **БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ**

*Учебник*

**Том 2**

***РОСТ И МОРФОГЕНЕЗ***



Издательство  
Нижевартовского  
государственного  
университета  
2014

УДК 581.14  
ББК 28.53  
М 42

Печатается по постановлению редакционно-издательского совета  
Нижевартовского государственного университета

Рецензенты:

доктор биологических наук, зам. директора по науке  
Института физиологии растений им. К.А.Тимирязева Российской академии наук  
*И.Е.Мошков;*

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник  
Института физиологии растений им. К.А.Тимирязева Российской академии наук,  
профессор кафедры физиологии растений МГУ  
*Г.В.Новикова*

**Медведев С.С., Шарова Е.И.**

**М 42**      **Биология развития растений.** В 2-х т. Том 2. Рост и морфогенез: Учебник. —  
Нижевартовск: Изд-во Нижеварт. гос. ун-та, 2014. — 235 с.

**ISBN 978-5-288-05018-3**

**ISBN 978-5-00047-132-6 (т. 2)**

В учебнике обобщены современные представления о биологии развития растений. Во втором томе дано детальное описание клеточных основ роста и развития растений — деления и растяжения клеток. Подробно рассмотрено строение клеточной стенки, ее физико-химические свойства и роль в процессах роста и морфогенеза растений. Дан анализ процессов гаметогенеза и эмбрионального развития, формирования плодов и семян, процессов фотоморфогенеза и состояния покоя. Освещены вегетативный и генеративный этапы развития, а также старение растений.

Учебник написан на основе двух курсов лекций («Рост и развитие растений» и «Фитогормоны»), которые читаются авторами для студентов кафедры физиологии и биохимии растений СПбГУ.

Учебник предназначен для студентов и аспирантов биологических факультетов университетов, педагогических и сельскохозяйственных вузов, а также для специалистов, работающих в области биологии растений.

**УДК 581.14**  
**ББК 28.5**

**ISBN 978-5-288-05018-3**  
**ISBN 978-5-00047-132-6 (т. 2)**

© Медведев С.С., Шарова Е.И., 2014  
© Издательство НВГУ, 2014

# ОГЛАВЛЕНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ .....	6
ВВЕДЕНИЕ.....	7
Глава 1. ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК.....	8
1.1. Особенности строения растительной клетки .....	9
1.2. Клеточный цикл.....	10
1.3. Гормональная регуляция клеточного цикла.....	13
1.4. Клеточный цикл в меристемах.....	16
1.5. Ориентация плоскости деления клеток .....	17
1.6. Асимметричное деление как основа дифференциации клеток .....	20
1.7. Эндоредупликация .....	25
Глава 2. КЛЕТОЧНАЯ СТЕНКА КАК ОСНОВНАЯ ФОРМООБРАЗУЮЩАЯ СТРУКТУРА РАСТЕНИЙ .....	27
2.1. Биохимия клеточных стенок .....	30
2.1.1. Целлюлоза .....	30
2.1.2. Гемичеселлюлозы .....	34
2.1.3. Пектиновые вещества .....	38
2.1.4. Фенольные вещества. Лигнин .....	44
2.1.5. Структурные белки .....	47
2.2. Ультраструктура клеточной стенки.....	53
Глава 3. РАСТЯЖЕНИЕ КЛЕТОК И ЕГО РОЛЬ В ПРОЦЕССАХ РОСТА И МОРФОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ.....	59
3.1. Осмотическая модель растительной клетки .....	62
3.2. Механические свойства клеточных стенок.....	65
3.2.1. Эластическая растяжимость .....	66
3.2.2. Пластическая растяжимость.....	66
3.2.3. Вязкоэластические свойства.....	70
3.3. Способы регуляции роста растяжением в терминах осмотической модели растительной клетки .....	72
3.4. Роль осморегуляции и гидравлической проводимости в контроле скорости роста клеток.....	72
3.5. Роль растяжимости клеточных стенок в регуляции роста клеток.....	74
3.5.1. Изменение механических свойств клеточных стенок в процессе растяжения клеток.....	75
3.5.2. Общие представления о механизмах размягчения клеточных стенок.....	77
3.5.3. Теория кислого роста.....	78
3.5.4. Обмен полисахаридов как фактор регуляции растяжимости клеточных стенок .....	85
3.5.5. Роль активных форм кислорода (АФК) в регуляции роста клеток растяжением .....	85
3.5.6. Общие представления о механизмах ригидификации клеточных стенок. Роль ионных и водородных связей .....	86

Глава 4. ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ .....	89
4.1. Теория ствольных клеток .....	89
4.2. Апикальная меристема побега .....	92
4.3. Апикальная меристема корня.....	98
4.4. Флоральная меристема .....	101
4.5. Латеральные меристемы. Утолщение побега и корня .....	103
Глава 5. ГАМЕТОГЕНЕЗ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ .....	106
5.1. Строение цветка .....	107
5.2. Формирование женского гаметофита.....	108
5.3. Формирование мужского гаметофита .....	112
5.4. Опыление и оплодотворение.....	114
Глава 6. ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ЭТАП ОНТОГЕНЕЗА.....	116
6.1. Формирование зародыша .....	117
6.2. Регуляция развития зародыша.....	120
6.3. Формирование семени.....	122
6.4. Формирование плодов .....	127
6.5. Апомиксис .....	131
Глава 7. ПОКОЙ РАСТИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ.....	132
7.1. Покой семян.....	132
7.2. Покой почек .....	137
7.2.1. Покой пазушных почек как феномен апикального доминирования.....	137
7.2.2. Роль ауксина в апикальном доминировании .....	139
7.2.3. Трофическая гипотеза апикального доминирования .....	140
7.2.4. Роль цитокининов в пробуждении пазушных почек.....	142
Глава 8. ВЕГЕТАТИВНЫЙ ЭТАП ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЯ.....	145
8.1. Прорастание семени .....	145
8.2. Формирование побегов.....	146
8.3. Заложение листа в апикальной меристеме побега.....	148
8.3.1. Механофизическая концепция заложения листовых примордиев.....	148
8.3.2. Гормональный и генетический контроль закладки примордия листа .....	149
8.3.3. Филлотаксис.....	153
8.4. Развитие корня.....	154
8.4.1. Заложение боковых корней.....	156
8.5. Дифференциация сосудов .....	160
Глава 9. СВЕТОЗАВИСИМЫЕ ПРОЦЕССЫ РОСТА И МОРФОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ.....	162
9.1. Рецепция и физиологическая роль красного света .....	162
9.1.1. Фитохром.....	163
9.1.2. Светорегулируемые гены.....	166
9.2. Рецепция и физиологическая роль синего света.....	167
9.2.1. Криптохромы .....	167
9.2.2. Фототропины .....	170

Глава 10. ГЕНЕРАТИВНЫЙ ЭТАП РАЗВИТИЯ.....	171
10.1. Инициация цветения .....	172
10.1.1. Фотопериодический путь инициации цветения.....	172
10.1.2. Холодовой путь инициации цветения .....	175
10.1.3. Гиббереллиновый путь инициации цветения.....	175
10.1.4. Автономный путь инициации цветения .....	176
10.2. Формирование флоральных меристем.....	176
10.3. Формирование органов цветка.....	178
Глава 11. ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ.....	182
11.1. Вегетативное размножение растений в природе.....	182
11.2. Клональное размножение растений <i>in vitro</i> .....	185
11.2.1. Получение микрорастений из каллуса .....	186
11.2.2. Получение микрорастений из эксплантов растительных тканей.....	186
11.2.3. Получение микрорастений за счет снятия апикального доминирования и активации пазушных почек .....	187
11.2.4. Культура пыльников.....	189
11.2.5. Оплодотворение <i>in vitro</i> .....	190
11.2.6. Культура незрелых гибридных семян и зародышей .....	190
11.3. Соматический эмбриогенез .....	191
11.4. Выращивание изолированных зародышей на искусственных питательных средах. Искусственные семена .....	192
Глава 12. СТАРЕНИЕ РАСТЕНИЙ.....	194
12.1. Типы старения у растений.....	194
12.2. Общие механизмы старения растений.....	194
12.2.1. Генетический контроль старения .....	194
12.2.2. Старение как коррелятивное явление.....	195
12.2.3. Гормональный контроль старения.....	196
12.2.4. Цитологические и биохимические механизмы старения.....	197
12.3. Программированная клеточная смерть у растений .....	200
12.4. Роль гидролитических процессов в старении.....	202
12.4.1. Вакуолярные протеазы.....	203
12.4.2. Убиквитин-зависимый распад белков в цитоплазме и нуклеоплазме .....	204
12.4.3. Протеазы хлоропластов и митохондрий.....	207
12.4.4. Каспазоподобные белки растений .....	207
12.5. Роль активных форм кислорода в процессах старения .....	208
12.5.1. Ферменты клеточных стенок, продуцирующие активные формы кислорода .....	213
12.6. Старение растений в свете общебиологических теорий старения.....	220
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	222
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА.....	223
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ.....	224