

С.П. МАСЛОВА Г.Н. ТАБАЛЕНКОВА
С.Н. ПЛЮСНИНА Т.К. ГОЛОВКО

**Морфофизиология и экология
ПОДЗЕМНОГО МЕТАМЕРНОГО
КОМПЛЕКСА
ДЛИННОКОРНЕВИЦНЫХ
РАСТЕНИЙ**



Институт биологии
Коми научного центра
Уральского отделения
Российской академии наук

Маслова С.П., Табаленкова Г.Н.,
Плюснина С.Н., Головки Т.К.

МОРФОФИЗИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ
ПОДЗЕМНОГО МЕТАМЕРНОГО КОМПЛЕКСА
ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫХ РАСТЕНИЙ

Москва
«Наука»
2015

УДК 581.446.2 : 581.14

Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Плюснина С.Н., Головки Т.К. **Морфофизиология и экология подземного метамерного комплекса длиннокорневищных растений.** М.: Наука, 2015. 160 с.

На основе многолетних комплексных исследований разработана концепция подземного метамерного комплекса – структуры, определяющей морфофизиологические свойства, продуктивность и устойчивость длиннокорневищных многолетников. Обсуждены актуальные вопросы онтогенетической и экологической регуляции роста и развития подземного метамерного комплекса, основанные на выявлении взаимосвязи структуры и функциональной активности. Дана количественная оценка анатомо-морфологической структуры и физиологической активности подземных побегов в зависимости от сезонов года и эколого-ценотической приуроченности. Приведены данные по гормонально-трофической регуляции роста, развития и покоя корневищ. Проанализированы закономерности донорно-акцепторных отношений, показана роль подземного метамерного комплекса в регуляции донорно-акцепторной системы длиннокорневищных растений. Дана оценка подземного вегетативного меристематического потенциала, исследована роль подземного метамерного комплекса в устойчивости корневищных многолетников к воздействию природных и антропогенных факторов. Результаты исследования могут быть использованы для управления продуктивностью кормовых угодий, борьбы с сорными растениями, комплексной характеристики исследованной группы видов, прогнозирования их поведения в меняющихся условиях среды.

Для физиологов растений, экологов, ботаников, агрономов.
Библиогр. 318 назв. Ил. 50. Табл. 34.

Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Plyusnina S.N., Golovko T.K. **Morphophysiology and ecology of underground metamer complex of long-rhizome-forming plants.** Moscow: Nauka, 2015. 160 p.

Concept of the underground metamer complex of the structure defining morphophysiological properties, productivity and resistance of long-rhizome-forming perennials is developed on basis of analysis of the results received during many years investigation. Actual problems of onthogenetical and ecological regulation of growth and development of the underground metamer complex based on interaction of structure and functional features are discussed. The quantitative data of anatomical and morphological structure and physiological activity of the underground metamer complex depending on seasons and eco-cenotic conditions are given. Data on hormonal and trophic regulation of the growth, development and dormants of underground shoots are included. Patterns of the sink-source relationships are analyzed and role of the underground metamer complex in regulation of the long-rhizome-forming plants sink-source system are demonstrated. The underground vegetative meristematic potential is estimated and role of the underground metamer complex in plant resistance to the natural and anthropogenous factors was shown. Results of research can be used for management of crops productivity, weed control, the complex characteristic of the long-rhizome-forming plants, prediction of their behavior in the changing environmental conditions.

References 318. Fig. 50. Tabl. 34.

Рецензенты

д-р биол. наук, проф. Е.С. Роньжина
д-р биол. наук, проф. Е.Ф. Марковская
канд. биол. наук, доцент Н.В. Орловская

ISBN 978-5-02-039195-6

© Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	7
1. Подземный метамерный комплекс многолетних корневищных растений	9
1.1. Роль подземного метамерного комплекса в эволюции и распространении травянистых многолетних растений	10
1.2. Морфологическая структура подземных побегов и почвенный банк вегетативных меристем корневищных растений	15
1.3. Анатомическая структура подземных побегов – корневищ	20
1.4. Рост, развитие и ростовые ориентации подземных побегов	24
1.5. Физиолого-биохимические аспекты роста и устойчивости корневищ	29
1.6. Подземные побеги в донорно-акцепторной системе растений, формирующих подземный метамерный комплекс	33
2. Структурно-функциональная организация подземного метамерного комплекса	38
2.1. Длиннокорневищные растения бореальной зоны как модель для изучения структурно-функциональной организации подземного метамерного комплекса	38
2.2. Рост и накопление биомассы длинокорневищных многолетников, формирование подземного вегетативного меристематического потенциала	41
2.3. Анатомическая структура подземного побега длиннокорневищного злака <i>Phalaroides arundinacea</i>	47
2.4. Сезонные и возрастные изменения анатомической структуры подземных побегов длинокорневищных травянистых растений разных эколого-ценотических групп	53
3. Физиолого-биохимические основы формирования, роста и устойчивости подземного метамерного комплекса	63
3.1. Метаболическая активность и гормонально-трофическая регуляция роста, развития и покоя корневищ	63
3.1.1. Сезонные изменения роста и метаболической активности подземных побегов <i>Achillea millefolium</i>	63
3.1.2. Сезонная динамика роста, содержания фитогормонов и сахаров в подземных побегах <i>Phalaroides arundinacea</i>	71
3.2. Физиологические закономерности роста длиннокорневищных многолетников разных эколого-ценотических групп	75

3.2.1. Дыхание, азотный и углеводный статус длиннокорневищных многолетников в связи с эколого-ценотической приуроченностью	76
3.2.2. Дыхание и рост двух длинокорневищных травянистых многолетних растений с разным ритмом сезонного развития	84
4. Роль подземного метамерного комплекса в донорно-акцепторной системе длинокорневищных многолетников	91
4.1. Характеристика роста и распределение биомассы в надземные и подземные побеги	91
4.2. Ассимиляция и использование меченого углерода в растениях	95
4.3. Влияние скашивания и ценотического фактора на морфофизиологические показатели корневищ	100
4.4. Гормональный статус подземных побегов и распределение ассимилятов у длинокорневищных видов с разным ритмом сезонного развития	107
5. Влияние природных и антропогенных факторов на рост, продуктивность и физиолого-биохимические характеристики длиннокорневищных многолетников	115
5.1. Продуктивность длинокорневищного злака <i>Bromopsis inermis</i> в разных эколого-ценотических условиях ...	115
5.2. Влияние антропогенных факторов на рост и физиолого-биохимические характеристики длиннокорневищных многолетних злаков	119
5.2.1. Реакция <i>Phalaroides arundinacea</i> на загрязнение почвы нефтью	120
5.2.2. Влияние фосфорорганического ксенобиотика – метилфосфоновой кислоты на рост и функциональные свойства растений <i>Phalaroides arundinacea</i>	126
Заключение	132
Список принятых сокращений	138
Литература	139

CONTENTS

Introduction	7
1. Underground metameric complex of perennial rhizome-forming plants	9
1.1. Role of the underground metameric complex in evolution and distribution of herbaceous perennial plants	10
1.2. Morphological structure of the underground shoots and soil bank of the vegetative meristems of rhizome-forming plants	15
1.3. Anatomical structure of underground shoots – rhizomes	20
1.4. Growth, development and growth orientation of the underground shoots	24
1.5. Physiological and biochemical aspects of growth and resistance of rhizomes	29
1.6. Underground shoots in sink-source system of the plants forming the underground metameric complex	33
2. Structural and functional organization of the underground metameric complex	38
2.1. Long-rhizome-forming plants of boreal zone are a model for studying the structural and functional organization of underground metameric complex	38
2.2. Growth and biomass accumulation of perennial long-rhizome-forming plants and formation of underground vegetative potential of meristems	41
2.3. Anatomical structure of the underground shoots of long-rhizome-forming cereal <i>Phalaroides arundinacea</i>	47
2.4. Seasonal and age changes in anatomical structure of the underground shoots of herbaceous long-rhizome-forming plants from different eco-cenotic groups	53
3. Physiological and biochemical bases of formation, growth and resistance of the underground metameric complex	63
3.1. Metabolic activity and phytohormone and trophic regulation of rhizome growth, development and dormancy	63
3.1.1. Seasonal changes of growth and metabolic activity of <i>Achillea millefolium</i> underground shoots	63
3.1.2. Seasonal dynamics of growth, phytohormone and sugar content of <i>Phalaroides arundinacea</i> underground shoots	71
3.2. Physiological growth regularities of perennial long-rhizome-forming plants from different eco-cenotic groups ...	75

3.2.1. Respiration and nitrogen and carbohydrate content in perennial long-rhizome-forming plants with relation to their eco-cenotic habitats	76
3.2.2. Respiration and growth of two herbaceous perennial long-rhizome-forming plants with different rhythms of seasonal development	84
4. Role of underground metameric complex in source-sink system of perennial long-rhizome-forming plants	91
4.1. Characteristics of growth and biomass distribution in aboveground and underground shoots	91
4.2. Assimilation and use of carbon isotopic label in plants	95
4.3. Influence of mowing and population density on morpho-physiological characteristics of rhizomes	100
4.4. The status of phytohormones of underground shoots and assimilates distribution in long-rhizome-forming plants with different rhythms of seasonal development	107
5. Effects of natural and anthropogenous factors on growth, productivity and physiological and biochemical characteristics of perennial long-rhizome-forming plants	115
5.1. Productivity of long-rhizome-forming cereal <i>Bromopsis inermis</i> in different eco-cenotic conditions	115
5.2. Effects of anthropogenous factors on growth and physiological and biochemical characteristics of perennial long-rhizome-forming cereals	119
5.2.1. Response of <i>Phalaroides arundinacea</i> to oil- contaminated soil	120
5.2.2. Response of <i>Phalaroides arundinacea</i> to methylphosphonic acid, an organic phosphorus xenobiotic	126
Conclusion	132
Abbreviations	138
References	139

ВВЕДЕНИЕ

Жизнь всегда казалась мне похожей на растение, которое питается от своего собственного корневища. В действительности же она невидима, спрятана в корневище. Та часть, что появляется над землей, живет только одно лето и потом увядает. Ее можно назвать мимолетным видением. Когда думаешь о концах и началах, не можешь отделаться от ощущения всеобщей ничтожности. Тем не менее меня никогда не покидало чувство, что нечто живет и продолжается под поверхностью вечно-го потока. То, что мы видим, лишь крона, и после того как она исчезнет, корневище останется.

Карл Юнг «Воспоминания, сновидения, размышления»

Изучение формирования, структуры и функционирования биологических систем всех уровней от организма до биосферы и их взаимодействия с окружающей средой является одной из важнейших проблем биологии. Реализация жизненной стратегии растений связана с формированием защитно-приспособительных механизмов, обеспечивающих функциональную пластичность и эффективное потребление ресурсов среды (Bazzaz et al., 1991; Larcher, 2003). С этих позиций большой интерес представляют корневищные виды, широко представленные в природной флоре разных ботанико-географических зон. Формирование подземных побегов – специализированных органов вегетативной репродукции является важным адаптивным признаком, возникшим в процессе эволюции как приспособление к перенесению неблагоприятных периодов года (Серебряков, 1962; Тахтаджян, 1964; Михайловская, 1981; Хохряков, 1981). Корневые системы и подземные побеги участвуют в динамическом взаимодействии растительных организмов со средой, обеспечивают их вегетативное размножение и расселение, играют ключевую роль в устойчивости растений.

Исследования по биологии подземных органов представлены в классических работах (Голубев, 1956, 1957; Серебряков, 1952, 1962; Серебряков, Серебрякова, 1965) и посвящены изучению структуры, морфогенеза и эволюции подземных побегов. Современный анализ по структурному разнообразию подземных органов высших растений проведен в монографических сводках Л.Г. Таршис (2003, 2007). Отдельные исследования посвящены онтогенетической и экологической регуляции роста и развития подземных побегов корневищных растений (Маркаров, 1994, 1996; Маркаров, Головки, 1995; Pearce et al., 1995; Taylor et al., 1995; Кондратьева и др., 2000, 2005; Ruifering et al., 2012). Современные исследования доказывают, что подземный метамерный комплекс характеризуется собственными механизмами регуляции роста, развития и ростовых ориентаций (Маркаров, 1994, 1996; Маркаров, Головки, 1995). Разработана концепция о физиологических механизмах поддержания подземного горизонтального роста столонов

и корневищ. Доказано, что ростовая ориентация подземных побегов контролируется фитохромной системой, регуляторные функции которой реализуются в зависимости от процессов органогенеза конуса нарастания корневища или stolона.

Изучение регуляции роста и развития, покоя подземных побегов, взаимосвязи структуры и функциональной активности в процессе их морфогенеза актуально в связи с выявлением механизмов устойчивости и адаптации корневищных многолетников к различным экологическим условиям. Эти вопросы имеют общебиологическое значение, важны для понимания общих закономерностей адаптивной эволюции растений, одновременно протекающей в двух средах – воздушной и почвенной. В практическом аспекте знания о закономерностях формирования подземного метамерного комплекса создают основу для регуляции морфогенеза подземных побегов, управления продукционным процессом корневищных многолетников, борьбы с сорными растениями, использования данной группы растений для восстановления нарушенных земель. Изучение показателей жизнедеятельности корневищных видов актуально в связи с их эколого-ценотической ролью в растительных сообществах, приобретает важное значение для оценки биоразнообразия и разработки мер по его охране в условиях меняющейся среды.

В книге представлены результаты многолетних исследований по структурно-функциональной организации подземного метамерного комплекса длиннокорневищных растений в условиях Севера. Показаны закономерности структуры, роста, ветвления и покоя подземных побегов, определены основные функциональные показатели в процессе морфогенеза подземного побега в условиях холодного климата. Особое внимание уделено характеристике функционирования донорно-акцепторной системы (ДАС), показана роль подземного метамерного комплекса в регуляции ДАС длиннокорневищных растений. Обсуждены механизмы устойчивости и адаптивные реакции длиннокорневищных многолетних растений к природным и антропогенным факторам, разработан способ рекультивации очистки почвы от нефти и нефтепродуктов, при выращивании растений *Phalaroides arundinacea* корневищами.

Настоящая работа является результатом творческого сотрудничества разных специалистов. С.П. Масловой разработана тема исследования, получены основополагающие результаты. Часть данных, представленных в главе 2, получены в совместной работе с С.Н. Плюсниной, в главе 3 – с Т.К. Головки, в главах 4, 5 – с Г.Н. Табаленковой.

Авторы считают своим долгом почтить память д.б.н., проф. А.М. Маркарова, чьи идеи о морфофизиологии подземных побегов травянистых многолетних растений нашли развитие в данной работе. Особую благодарность выражаем сотрудникам лаборатории экологической физиологии растений Института биологии Коми НЦ УрО РАН С.В. Куренковой, к.б.н. Р.В. Малышеву, к.б.н. И.В. Далькэ, к.б.н. С.Ю. Огородниковой за помощь и содействие. Признательны проф., д.б.н. Е.Ф. Марковской (ФГБОУ ВПО Петрозаводский государственный университет), проф., д.б.н. Е.С. Роньжиной (ФГБОУ ВПО Калининградский государственный университет) и доценту, к.б.н. Н.В. Орловской (ФГОУ ВПО Сыктывкарский государственный университет) за труд по рецензированию книги и полезные замечания.

1. ПОДЗЕМНЫЙ МЕТАМЕРНЫЙ КОМПЛЕКС МНОГОЛЕТНИХ КОРНЕВИЦНЫХ РАСТЕНИЙ

Травянистые растения характеризуются большим разнообразием биоморфологических структур, сформировавшихся в процессе эволюции под действием климатических, почвенных и ценологических факторов. Эволюционный ряд изменения жизненных форм, построенный на основе структуры подземных органов и способности к вегетативному размножению, имеет следующее направление: стержнекорневые – кистеконовые – рыхлокустовые – длиннокорневищные – столонообразующие (Голубев, 1956а, 1957б). Длиннокорневищный тип структуры сформировался в результате увеличения длины годичного прироста диа- и плагиотропных корневищ и их способности к ветвлению, что привело к отмиранию стержневого корня. Сокращение продолжительности жизни длинных подземных побегов до одного года обусловило развитие столонообразующих растений.

Организм корневищных и столонообразующих многолетних травянистых растений состоит из двух различных метамерных систем: надземной с апикальной частью в качестве организующего центра и подземной, представленной корневищами, столонами и сарментами (Маркаров, 1994). Подземная метамерная система многолетних растений, являясь акцептором ассимилятов и гормонов из надземной части, имеет собственные механизмы регуляции роста, вегетативного развития и ростовых ориентаций (Маркаров, Головкин, 1995; Маркаров и др., 2001; Маслова, 2001).

В изучении структурно-функциональной организации подземного метамерного комплекса можно выделить несколько подходов: физиолого-генетический, морфофизиологический и экологический. Физиолого-генетический подход связан с изучением внутренних механизмов регуляции роста, развития и устойчивости подземных побегов корневищных растений. Морфофизиологический подход направлен на изучение структурной организации и закономерностей изменения метаболизма в процессе роста и развития подземного метамерного комплекса и онтогенеза корневищных многолетних растений. Экологический аспект связан с изучением морфофизиологической изменчивости, устойчивости и адаптивных возможностей подземных побегов корневищных растений разных таксонов, жизненных форм и эколого-ценологических групп.

1.1. Роль подземного метамерного комплекса в эволюции и распространении травянистых многолетних растений

В процессе эволюции растения приспособились на неблагоприятный период года свои почки возобновления помещать на определенную глубину в почву (Любарский, 1960). Геофилия чаще свойственна растениям, обитающим в зонах с холодным или умеренным климатом, где имеются значительные колебания температуры. Благодаря этому свойству травянистые многолетники не только избегают действия низкой температуры, но почти не испытывают потери воды зимой, что часто является причиной гибели древесных растений. Наряду с такими физиологическими приспособлениями, как накопление сахаров, жиров и других протекторных веществ (Туманов, 1979; Колупаев, Трунова, 1992), геофилия способствовала выживанию и успеху покрытосеменных в борьбе за существование (Сенянинова-Корчагина, 1967). Геофилия у представителей разных биоморфологических групп высших растений и в разных экотопах выражается по-разному (Голубев, 1956б; Крюкова, 1958). Одним из типов геофилии является формирование почек возобновления на частях растения (корнях, корневищах, столонах и пр.), расположенных на той или иной глубине в почве. Возрастание геофильности растений в процессе эволюции приводило к развитию многообразных подземных органов (Голубев, 1957а, б).

В природе среди разнообразия травянистых многолетних растений широко представлены виды с подземными горизонтально растущими (гипогеодиагравитропными) побегами – столонами и корневищами, а также ползущие травы с надземными горизонтально растущими (эпигеодиагравитропными) побегами – столонами, усами, плетями (Серебряков, 1962; Михайловская, 1981; Хохряков, 1981). Обзор литературы по морфоструктуре растений различных филогенетических линий и таксонов показал, что диатропизм клеток, органов и организма в целом является одним из древнейших механизмов ростовых ориентаций (Маркаров, 1996). Горизонтальная ориентация роста части тела встречается в подцарстве низших (слоевцовых) растений (Тахтаджян, 1964). У представителей отдела *Chlorophyta* (исходная предковая группа высших растений) слоевище дифференцировано на подземную диатропную и надземную ортотропную часть (рис. 1). Так, например, тело сухопутной водоросли *Fritschiella tuberosa* Iyengar (фритчиелла клубневидная) состоит из подземного слоевища (горизонтального ряда клеток) с гипогеодиатропным ростом (Виноградова, 1998). От него к поверхности почвы формируются вертикальные ря-

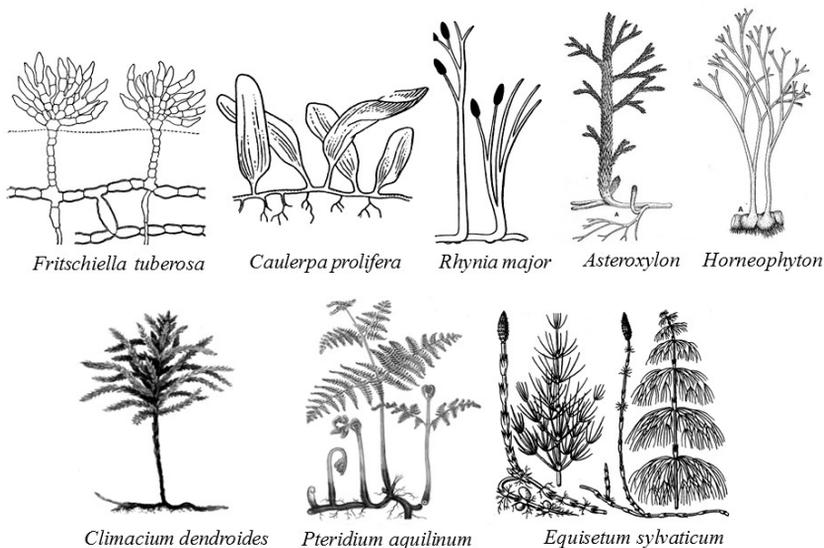


Рис. 1. Эволюция диагравитропизма подземных побегов.
 Fig. 1. Diageotropism evolution of underground shoots.

ды клеток. Надземная часть слоевища является ассимилирующей, а подземная диатропная часть выполняет репродуктивную функцию, формирует зооспорангии и гаметангии. Кроме того, эта часть слоевища размножается вегетативно, формирует слоевища. При вегетативной репродукции клетка подземной части слоевища *Fritschiella tuberosa* делится на две дочерние клетки с различными реакциями ростовых ориентаций по отношению к вертикальной оси гравитации Земли. Одна дочерняя клетка делится, формируя вертикальный надземный побег, а другая клетка с диатропной ростовой реакцией формирует подземную часть слоевища. Подземная часть слоевища, выполняющая репродуктивную функцию, находится в условиях лучшего обеспечения водой, что может быть адаптивным приспособлением водоросли *Fritschiella tuberosa* к жизни на суше. Диатропизм как ростовой процесс может локализоваться в апикальной клетке *Fritschiella tuberosa* или в апикальной части тела в случае с водорослью *Caulerpa prolifera* (Forsskal) J.V. Lamouroux (каулерпа плодовицая) из отдела Chlorophyta. Растение *Caulerpa prolifera* состоит из одной большой клетки и формирует ползучие диатропные части таллоида, которые могут достигать 3 м в длину (рис. 1).

У риниофитов, предков высших растений, спорофит имел выраженную подземную горизонтальную часть – ризоид. Спорофит ископаемой *Rhynia major* (риния большая) форми-

ровал дихотомически ветвящийся ризомоид, от которого к поверхности почвы поднимались стебли-теломы (рис. 1) (Тахтаджян, 1998а). Диатропный ризомоид ископаемого риниофита *Horneophyton lignieri* (горнеофитон Линье) состоял из одной или более луковичеобразных структур с ризоидами (рис. 1). Морфологическая дифференциация тела древних растений способствовала адаптации к существованию на суше риниофитов, имеющих несовершенную стелу.

Подземные горизонтальные корневища формировали ископаемые плауновидные (*Asteroxylon*), хвощи (род *Equisetum*) и папоротники (из сем. *Syatheaceae*). Ископаемый плаун *Asteroxylon*, вымерший 400 миллионов лет назад, имел подземный дихотомически ветвящийся ризомоид с моноподиальным ростом (рис. 1) (Снигиревская, 1998). На апикальной части гипогеодиатропного корневища вида-космополита *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (орляк обыкновенный) ежегодно возникают две «почки» (Тахтаджян, 1998б). Одна из них (материнская почка) продолжала горизонтальный рост под поверхностью почвы без формирования листьев – вай, другая (дочерняя) – формировала укороченную горизонтальную ветвь корневища. Выраженное подземное горизонтальное корневище имеют представители современных споровых (плауны, хвощи, папоротники) и цветковых сосудистых растений.

Развитие подземных органов происходило на начальных этапах адаптивной эволюции высших растений в условиях наземного существования в результате морфологического расчленения спорофита и дифференциации тканей. Среди современных сосудистых споровых растений самые примитивные подземные органы формирует древнейший вид из отдела псилотовидных – псилот голый (*Psilotum nudum* (L.) Griseb.) (Таршис, 2007). В подземной части спорофита псилота хорошо развиты осевые бурые корневищеподобные органы – ризомоиды. Ризомоиды покрыты ризоидами и имеют гифы грибов (микориза), которые обеспечивают снабжение водой и минеральное питание этих древних «живых ископаемых». Следует отметить, что эндотрофная микориза ризомоидов псилота голого была обнаружена ранее в ризомоидах ископаемых риниевых (Тахтаджян, 1956, с. 35). Кроме того, анатомическое строение надземных и подземных органов псилота голого имеет сходство со строением теломы ископаемых риниофитов (Таршис, 2007).

Морфологическая эволюция подземных органов высших растений проходила по пути увеличения разнообразия форм, усложнения ветвления и тканевой дифференциации органов в связи с выполнением ими специфических функций – поглощения воды, минеральных веществ и прикрепления растений к субстрату. Формирование подземных побегов (корневищ, клуб-

ней, луковиц) у растений является важным адаптивным признаком, возникшим в процессе эволюции как приспособление к холодным и сухим временам года (Тахтаджян, 1964). В процессе эволюции происходили усложнение структуры корневищ, формирование разнокачественных метамеров, активизация деятельности латеральных меристем, что способствовало образованию большего числа боковых почек и побегов. Эти изменения привели к усилению вегетативного размножения, увеличению длительности жизни травянистых и кустарничковых растений.

Вегетативное размножение, при котором образование и увеличение числа особей обычно происходят посредством отделения (партикуляция, сарментация) части вегетативного тела материнского растения с почкой, имеет большое значение для возобновления популяций многих видов. В отличие от животных, в растительном мире с повышением уровня организации способность к такому способу размножения становится все более специализированной и устойчивой. С эволюционных позиций вегетативная репродукция, возникнув на самом низком (прокариотическом) уровне организации, сохранилась как один из надежных механизмов, страхующих вид от вымирания. Если при споровом и семенном воспроизведении необходим целый ряд специфических экологических факторов, то вегетативное размножение проявляется даже при наличии минимальных условий для роста организма (Левина, 1981). В естественных условиях эффективность вегетативной репродукции зависит от возраста растений, степени омоложения вегетативного потомства, его удаленности от материнского растения, длительности физиологических контактов между ними (Смирнова и др., 1976). Длиннокорневищные травы и кустарнички характеризуются зрелой партикуляцией с неглубоким омоложением и активным разрастанием, что является высокоэффективным типом вегетативного размножения. У таких растений образуется большое количество потомков (до 20-50 на одно растение в год), они отличаются высокой энергией роста, устойчивостью и способны к быстрому захвату территорий. Устойчивость растений корневищных видов к неблагоприятным факторам во многом определяется их возрастным состоянием, формированием органов вегетативного размножения. Так, образование корневищ у имматурных растений земляники лесной способствует их большей выживаемости в зимний период по сравнению с ювенильными растениями (Дубровная, 2000). В нарушенных местообитаниях зимой в разные годы погибает до 60-70% ювенильных растений, а гибель имматурных растений существенно ниже – 30-50%.

Вегетативное размножение имеет явное преимущество по скорости освоения и прочности удержания территории близ материнского растения. Поэтому оно наиболее эффективно в фитоценозах с разреженным травянистым покровом (Левина, 1981). Считают, что вегетативное размножение способствует сохранению растениями определенной комбинации генов, что делает их хорошо приспособленными к условиям окружающей среды и дает возможность заселять обширные пространства (Рейнв и др., 1990). Морфофизиологическую основу высокой регенерирующей способности растений составляет наличие постоянно функционирующих меристематических тканей (Юсуфов, 1971). Вегетативное размножение является менее затратным способом воспроизводства по сравнению с генеративным. Вегетативная репродукция не связана с такими энергозатратами, которые приводят к изыманию части энергии из бюджета поддержания и прироста биомассы (Muir, 1995). Большое количество запасных питательных веществ и их высокая лабильность обеспечивают высокие темпы роста и развития вегетативных почек возобновления по сравнению с семенными зародышами. Следует отметить, что вегетативное размножение может дополнить или даже заменить половое. В условиях, затрудняющих генеративную репродукцию, оно является единственным способом для выживания вида (Левина, 1981).

Преобладание вегетативного размножения над генеративным часто отмечается у ряда многолетних травянистых растений по сравнению с однолетними. Это зависит не только от неблагоприятных климатических условий, складывающихся в течение года, но и от биологических факторов (Ахундова и др., 1994). Во-первых, в естественных условиях произрастания эта группа растений служит кормом для травоядных животных, которые, поедая верхние части надземных побегов вместе с генеративными органами, искусственно приостанавливают их дальнейшее развитие. То же наблюдается и при скашивании лугов. Во-вторых, сильное задернение почвы в ценозах приводит к ухудшению почвенного питания, что уменьшает возможности семенного воспроизведения. Это также способствует преобладанию вегетативного размножения над семенным у травянистых многолетних растений.

Многолетние травянистые растения, формирующие подземный метамерный комплекс, широко представлены в растительном мире, являются доминирующими видами культурных и природных травянистых сообществ, особенно в суровых условиях существования. Многие виды используются человеком в практической деятельности как источник продуктов питания, корма для животных, сырья для получения лекарственных препаратов и биологически активных веществ. Привлека-

ет внимание высокая конкурентоспособность, пластичность, устойчивость и продуктивность этих растений, благодаря чему они могут существовать в широком диапазоне экологических условий и успешно захватывать большие территории в природных сообществах.

1.2. Морфологическая структура подземных побегов и почвенный банк вегетативных меристем корневищных растений

Согласно современной концепции модульной организации растений, растительный организм имеет способность к неограниченному росту, множественности, повторяемости (метамерность побегов) и смене органов (Савиных, 2006). Эти свойства лежат в основе чрезвычайной пластичности растительных организмов, их морфологической поливариантности (Жукова, Глозов, 2001).

Побег – основной структурный элемент тела высшего растения, состоящий из оси (стебля), листьев и почек, образующийся в результате деятельности апикальной меристемы и имеющий метамерное строение (Серебряков, 1962). Корневище является одним из наиболее распространенных в природе органов побеговой природы. *Корневище* или *ризом* (*rhizoma*) – видоизмененный многолетний подземный побег или система побегов с чешуевидными листьями и придаточными корнями, служит для возобновления, отложения запасных веществ и вегетативного размножения у травянистых многолетников, кустарничков и кустарников (Серебряков, 1952; Серебряков, Серебрякова, 1965; Жмылев и др., 2002; Коровкин, 2003). Корневище (или его часть – почка) является вегетативной диаспорой – структурой, которая содержит зачаток (зачатки) нового организма и служит для размножения и распространения растений (Батыгина, Васильева, 2002).

У большинства травянистых многолетников корневище формируется на базальной части главного ортотропного побега как пазушный плагиотропный подземный или надземный побег. Реже главный побег нарастает моноподиально, плагиотропно и является корневищем, а надземные побеги формируются как боковые (*Paris quadrifolia* L. – вороний глаз). Подземные побеги формируются на разных этапах онтогенеза длиннокорневищных многолетних растений. У *Hypericum maculatum* Grantz (зверобой пятнистый), *Maianthemum bifolium* L. (майник двулистный), *Myosotis palustris* L. (незабудка болотная) гипогенные корневища образуются на ювенильной стадии развития особи семенного происхождения (Онтогенетический атлас..., 2000, 2002). Корневища растений *Mentha arvensis* L. (мята полевая)

формируются в конце имматурного периода во время отмирания главного корня (Онтогенетический атлас..., 2007). У длиннокорневищного злака *Elytrigia repens* L. (пырей ползучий) подземные побеги начинают формироваться в период имматурного состояния особей в начале кущения растений (Онтогенетический атлас..., 1997). У кустарничков *Vaccinium vitis-idaea* L. (брусника обыкновенная) и *Vaccinium myrtillus* L. (черника обыкновенная) корневища формируют виргинильные растения семенного происхождения, которые представлены «первичным кустом» к четвертому-пятому году жизни сеянцев (Баландина, Вахрамеева, 1978, 1980; Онтогенетический атлас..., 2000).

Корневище функционирует в течение многих лет, способно нарастать верхушкой (моноподиально или симподиально) и отмирать в старой части. В результате моноподиального ветвления образуется моноподий – побег одного порядка, который является результатом деятельности одной верхушечной меристемы (Серебрякова и др., 2006). При симподиальном нарастании образуется симподий из составных осей как результат перевершинивания, перерастания материнской оси дочерними. Моноподиальное нарастание корневищ свойственно папоротникам (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman – **голокучник трехраздельный**, *Pteridium aquilinum*), растениям *Paris quadrifolia*. Симподиальное ветвление характерно для большинства травянистых растений, формирующих подземные корневища.

Ветвление корневищ способствует образованию куртины, надземные побеги которой принадлежат одной особи и связаны подземными «коммуникациями» – корневищами. Если связующие части разрушаются, то отдельные части системы корневищ обособляются и происходит вегетативное размножение. Совокупность новых особей, образовавшихся из одной вегетативным путем, называют *клоном*. Дочерние особи корневищных жизненных форм, в отличие от столонообразующих и корнеотпрысковых, часто не испытывают существенного омоложения и находятся при отделении в том же возрастном состоянии, что и материнское растение. Клоновые растения характеризуются рядом биологических преимуществ, связанных с быстрым заселением открытых пространств, удерживанием территорий за счет формирования густых зарослей, аккумуляцией гетерогенно размещенных ресурсов (Прокопьева, 2004). Такое строение клоновых растений обеспечивается их специфической морфологией, высокой относительной скоростью роста, значительной интеграцией физиологических процессов и пластичностью роста.

Корневища имеют надземное (эпигеогенные) и подземное происхождение (гипогеогенные) (Серебряков, Серебрякова, 1965), характеризуются большим разнообразием по поло-

жению в субстрате и форме (вертикально корневищные и горизонтально корневищные). При раскопках подземных органов, проведенных в разных ботанико-географических зонах России, обнаружены ортотропные, плагиотропные, косые или наклонные, прямые и изогнутые, одноглавые и многоглавые корневища (Таршис, 2003). Длина корневищ зависит от вида растения, возраста и условий произрастания (плотность, аэрация почвы) (Серебряков, 1962). В зависимости от формирования коротких или длинных междоузлий, интенсивности нарастания различают длинные и короткие корневища, соответственно длинно- и короткорневищные растения. Длинные горизонтальные корневища характерны преимущественно для травянистых многолетников (*Veronica longifolia* L. – вероника длиннолистная, *Elytrigia repens*, *Achillea millefolium* L. – тысячелистник обыкновенный), встречаются у кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*) и споровых растений (*Equisetum arvense* L. – хвощ полевой, *Equisetum sylvaticum* L. – хвощ лесной, *Gymnocarpium dryopteris*). Величина годовичного прироста подземных побегов длиннокорневищных видов варьирует в широких пределах. Так, гипогеегенное корневище майника двулистного на Урале ежегодно нарастает от 3 до 5 см (Таршис, 2003). В Московской области прирост подземных побегов *Maianthemum bifolium* составляет около 18 см, а их максимальная длина от отмершего конца до терминальной почки достигает 2,5 м (Вахрамеева, Малева, 1990). Годовой прирост подземных побегов длиннокорневищного папоротника орляка обыкновенного (*Pteridium aquilinum*) в условиях Средней Сибири колеблется от 5 до 70 см (Шорина, Ершова, 1990). Корневище вечнозеленого кустарничка брусники обыкновенной за год нарастает на 13-20 см, а его длина составляет около 18 м (Серебряков, 1962).

Длина подземных побегов длиннокорневищных растений зависит от их возраста. Длина корневищ *Vaccinium myrtillus* у первых двух-трех поколений парциальных кустов составляет 10-15 и 30-40 см, у более старых куртин достигает 100-150 см (Серебряков, 1962). Максимально известная длина корневища черники составляет 730 см (цит. по: Баландина, Вахрамеева, 1980). Куртины черники быстро разрастаются благодаря формированию корневищ из спящих почек в подземной части парциального куста задолго до его отмирания (на 4-6-м году жизни). В результате куртины достигают 6-8 м в диаметре, состоят из нескольких сотен парциальных кустов, цепь которых в онтогенезе черники может существовать несколько сотен лет (Серебряков, 1962).

Приросты корневищ, их длина могут варьировать в широких пределах и зависят от эколого-ценотических условий произрастания растений. Так, диапазон изменчивости длины кор-

невища *Vaccinium vitis-idaea* в условиях подтаежных лесов Марийской низменности составляет от 0.6 до 21 м (Прокопьева, 2006). Особи с длинными корневищами обнаружены в сообществах, где *V. vitis-idaea* имеет небольшое проективное покрытие: в ельнике чернично-зеленомошном (21 м), березняке разнотравном (13.4 м), сосняке черничном (12.6 м). В сосняках зеленомошной группы ассоциаций максимальная длина корневищ у особей *V. vitis-idaea* не превышала 8 м. Полагают, что в неблагоприятных условиях, в не типичных для *V. vitis-idaea* ассоциациях, она представлена в большей степени подземными побегами, чем надземными. Умеренные или небольшие стрессовые нагрузки активизируют вегетативную подвижность вечнозеленого кустарничка, стимулируют прорастание спящих почек. Плотность и насыщенность почвы корневищами *V. vitis-idaea* зависит от типа сообщества, возраста древостоя и положительно коррелирует с плотностью парциальных кустов. Максимальные значения насыщенности почвы корневищами характерны для сосняков лишайниковых и зеленомошных (36-64 м/м²), минимальные – в ельнике чернично-зеленомошном и сосняке березово-зеленомошном (не более 3 м/м²). Максимальная насыщенность почвы корневищами *V. vitis-idaea* на 1 м² составляет 160 м.

Корневище является многолетним побегом и характеризуется значительной продолжительностью жизни. Подземные побеги многолетних длиннокорневищных злаков живут до 2-3 лет, вороньего глаза – 12-15 лет (Серебряков, 1952), плауна – дифазиаструма сплющенного – в течение десятков лет (Таршис, 2003). Возраст корневищ папоротника орляка обыкновенного в средней Сибири составляет 55-65 лет (Шорина, Ершова, 1990). У растений *V. vitis-idaea* возраст куртины можно определить по годичным кольцам – длительности нарастания вторичной ксилемы (Серебряков, 1962). Отдельные куртины вечнозеленого кустарничка в сосновом лесу могут насчитывать до 27 годичных колец. Длительное нарастание ксилемы и продолжающаяся активность камбия в гипогегенных корневищах брусники могут быть связаны с отсутствием мощных блокирующих придаточных корней, которые образуются, например, у черники. На основе среднегодового прироста (15-20 см) и длины подземных побегов длиннокорневищного кустарничка *V. vitis-idaea* (18 м) показано, что отдельные ее куртины, состоящие из парциальных кустов, соединенных между собой коммуникационными корневищами, живут 90-120 лет.

Интенсивность ветвления корневищ и формирование почвенного банка вегетативных меристем определяют отращивание, продуктивность и устойчивость корневищных многолетних растений. Характеристика почвенного банка вегетативных

меристем является мало изученным вопросом структуры подземного метамерного комплекса. Для обозначения количества апикальных меристем в вегетативной и репродуктивной сферах растений в литературе используют понятие «органогенный потенциал» (Ахундова и др., 1994). На начальных этапах развития у растений закладывается значительный запас меристемных зачатков вегетативных и репродуктивных органов, который полностью в нормальных условиях не реализуется. Органогенный потенциал (резерв) сформировался у растений в процессе эволюции для того, чтобы обеспечить семенное или вегетативное воспроизведение и сохранить вид при различных условиях внешней среды. Органогенный потенциал подземных побегов корневищных и столонообразующих многолетних растений можно определить как *подземный меристематический потенциал* (Маслова и др., 2006). Подземный меристематический потенциал – это количество узлов (меристематических очагов) на подземных побегах. Реализация этого потенциала обусловлена видовыми особенностями растения, экологически и ценогическими условиями произрастания.

Подземный меристематический потенциал травянистых многолетников зависит от степени ветвления корневищ, определяет интенсивность побегообразования, является основой при отращивании растений на пастбищах и сенокосах или после перезимовки. У цветковых травянистых форм растений преобладает симподиальное ветвление (90 % видов умеренных и северных широт), что приводит к развитию большого числа боковых побегов (Серебряков, 1952). В результате формируется значительное число подземных метамеров или узлов, которые являются очагами меристематической активности. Симподиальное ветвление считают прогрессивным эволюционным приспособлением травянистых и кустарничковых растений, которое способствовало усилению вегетативного размножения и увеличению их длительности жизни. Возобновление и нарастание за счет боковых почек приводит к омоложению формирующегося бокового побега по сравнению с материнским.

Способность сообществ к самоподдержанию и самовосстановлению определяется почвенным банком вегетативных меристем и семян. В литературе имеются данные о структуре почвенного банка семян луговых фитоценозов в зоне хвойно-широколиственных лесов (Иванова, 2004). Показано, что количество всхожих семян варьировало от 430 до 7755 шт./м² в зависимости от видового разнообразия луговых сообществ. В хвойных фитоценозах обнаружено 2000-3000, в широколиственных лесах – 5000-10000 семян/м². В популяциях растений высоко-травных прерий в Северной Америке количество жизнеспособных семян находится в пределах от 100 до более 6000 шт./м² (Benson et al., 2004).

В литературе представлены фрагментарные сведения о почвенном банке вегетативных меристем у корневищ. Например, особь длиннокорневищного папоротника *Gymnocarpium dryopteris* представляет собой систему сильно разветвленных корневищ, насчитывающих до 6-8 порядков ветвления (Романова, 1997). Каждая особь занимает 2-4 м² и может иметь 20-45 живых апексов. Вечнозеленый длиннокорневищный кустарничек *Vaccinium vitis-idaea* формирует длинные гипогеогенные корневища, которые нарастают в течение нескольких лет и никогда не выходят на поверхность (Прокопьева, 2006). Число метамеров корневища (очагов меристематической активности) полицентрической особи брусники длиной более 1.5 м может достигать 184 шт.

Основу почвенного банка меристем в высокотравных прериях Канзаса в Северной Америке формируют многолетние корневищные злаки: *Panicum virgatum* L. – просо прутьевидное, *Andropogon gerardii* Vitman – бородач Жерара, *Sorghastrum nutans* (L.) Nash – соргоvníк поникающий и др. (Benson et al., 2004). Почвенный банк почек злаковых трав варьирует в зависимости от климатических условий года и частоты пожаров от 360 до 1800 шт./м². Благоприятное влияние на почвенный меристематический банк, банк семян и продуктивность растений высокотравных прерий оказывают пожары. В популяциях с частыми пожарами плотность почек корневищ и активность их отрастания были значительно выше, чем в прериях с редкими пожарами. Авторы подчеркивают фундаментальную роль вегетативной репродукции, почвенного меристематического банка почек в структуре и динамике популяций растений высокотравных прерий, представленных многолетними травами (70%) и полукустарниками (30%).

1.3. Анатомическая структура подземных побегов – корневищ

В настоящее время накоплен обширный материал по анатомии вегетативных и репродуктивных органов высших растений (Metcalfе, Chalk, 1979; Эзау, 1980; Никитин, Панкова, 1982; Fahn, 1990; Лотова, 2000; Таршис, 2003, 2007; Cutler et al., 2007). Анализ современной литературы по анатомии корневищ отражает результаты изучения разнообразия их анатомических структур. Показано, что анатомическая структура подземных побегов корневищных растений обусловлена многолетним развитием, запасующей функцией и снижением опорной нагрузки. По сравнению с надземными побегами, для корневищ характерна редукция механических элементов, более сильное развитие покровных тканей, эндодермы и паренхимы, где запасаются питательные вещества (Никитин, Панкова, 1982; Таршис, 2003, 2007; Степанова, 2005).

Подземный побег корневищных однодольных и двудольных растений покрыт однослойным эпидермисом, имеющим типичное для этой ткани строение (Барыкина и др., 1971; Анисимова, 2004; Степанова, 2005; Таршис и др., 2012). У некоторых растений покровная ткань корневища – эпидерма имеет толсто-стенные клетки и сверху покрыта кутикулой с простыми волосками (Анисимова, 2004). В отличие от надземных стеблей, для подземных характерно мощное развитие первичной коры. Паренхиматизация корневища развивается не только за счет образования широкой коры, но и обилия паренхимных клеток во вторичной ксилеме (Степанова, 2005). Наружная часть первичной коры подземных побегов растений сем. *Rurolaceae* состоит из двух-трех слоев клеток колленхимы со слегка утолщенными оболочками, не имеющими признаков одревеснения (Таршис, 2003). Внутренняя кора состоит из восьми-девяти слоев тонкостенной паренхимы. Механических элементов во внутренней коре нет, имеются полости аэренхимы склизогенного типа.

Первичная кора отделена от центрального цилиндра эндодермой. У корневищ однодольных растений внутренние и боковые стенки клеток эндодермы сильно утолщены (Барыкина и др., 1971). Под эндодермой лежит перицикл, первый слой клеток которого имеет мощные вторичные утолщения клеточных стенок, а последующие несколько – тонкостенны. У подземных побегов представителей сем. *Rurolaceae* эндодерма и перицикл четко не выражены (Таршис, 2003, 2007).

Внутренняя часть центрального цилиндра подземного побега занята сосудистыми пучками и окружающей их паренхимой. В корневищах двудольных растений из прокаम्биальных тяжей формируются коллатеральные открытые проводящие пучки, которые расположены по кольцу вокруг сердцевины (Таршис и др., 2012). Для корневищ *Glechoma hederacea* L. (будра плющевидная), имеющих открытые коллатеральные пучки, иногда пучковое строение переходит в непучковое (Анисимова, 2004). Для корневищ однодольных характерно диффузное распределение закрытых коллатеральных проводящих пучков по поперечному сечению стелы (Таршис и др., 2012). В условиях вечной мерзлоты тундры в корневищах однодольных отмирают поверхностные слои коры с образованием мощной склеренхимной обкладки, которая окружает закрытые проводящие пучки, сомкнутые друг с другом и расположенные в форме узкого кольца вокруг крупной сердцевины. Корневища видов рода *Potentilla* характеризуются «рассеченным» проводящим цилиндром, в котором сектора вторичной ксилемы чередуются с широкими паренхимными лучами вторичного происхождения (Степанова, 2005). Эти лучи образованы крупными клетками с тонкими нелигнифицированными стенками и разделяют цилиндр вторичной ксилемы на сектора.

У корневищ растений сем. *Rurolaceae* к внутренней границе первичной коры примыкает луб в форме неширокого кольца (Таршис, 2003, 2007). Он состоит из мелких тонкостенных клеток и опоясывает кольцо камбия, окружающего более широкие кольца древесины. По периферии луба отмечены редкие склеренхимные волокна. В составе древесины имеются сосуды и трахеиды. Сердцевина корневищ растений из сем. *Rurolaceae* сложена из крупных тонкостенных паренхимных клеток. Часто у многолетних растений сердцевина корневища представлена крупными паренхимными клетками, в которых содержится большое количество крахмальных зерен и друз оксалата кальция (Струпан и др., 2010).

Для подземных побегов корневищных травянистых двудольных и однодольных растений характерно разнообразие проводящих, запасающих и механических элементов. Показано, что анатомическое строение корневищ лапчаток определяется типом формирования подземных побегов (эпигеогенные и гипогеогенные) (Степанова, 2005). Эпигеогенные корневища характеризуются наличием камбия, откладывающего в течение ряда лет массивы вторичных тканей, и имеют сходство с анатомической структурой многолетних надземных побегов древесных растений. Гипогеогенные корневища, как правило, разделены на две зоны – плагитропную и ортотропную. Для них характерны редукция листьев и слабая деятельность камбия в плагитропной части. Разнообразие структурных особенностей корневищ растений сем. *Rurolaceae* обусловлено различиями в размерах анатомо-топографических зон и соотношениями между первичной корой и стелой, лубом, древесиной и сердцевинной в стеле (Таршис, 2003, 2007). Эти различия сначала возникают в процессе первичной дифференциации подземных побеговых органов, а затем при их вторичном утолщении, которое происходит благодаря деятельности камбия.

Оценки внутривидовой изменчивости анатомо-морфологических признаков корней и корневищ высших сосудистых споровых и цветковых растений представлены в современных сводках Л.Г. Таршис (2003, 2007). На основе комплексного сравнительного изучения анатомической структуры подземных органов автором показаны основные направления эволюции систем тканей в корнях высших растений из разных таксономических групп. Выявлено, что изменяются наименее специализированные структурные элементы – клетки паренхимы, входящие в состав первичной коры или вторично проводящих тканей. Оценка внутривидовой изменчивости свидетельствует об устойчивости подземных органов растений различных систематических групп к экологическим условиям произрастания. У консервативных узкоспециализированных Грушанковых, принад-

лежащих к древнему по происхождению таксону, анатомическая структура корневищ слабо варьирует в зависимости от экологических условий произрастания на территории Урала, Прибалтики, Западной и Центральной Сибири (Таршис, 2003, 2005а, б, 2007). В направлении от Южного до Полярного Урала у растений *Pyrola rotundifolia* L. (грушанка круглолистная) незначительно уменьшается поперечное сечение корневищ, практически не меняются размеры сердцевины и флоэмы, клеток паренхимы коры и сердцевины, но отмечено уменьшение размеров ксилемы подземных побегов.

Функциональный подход в изучении структурной организации подземных органов необходим для выяснения закономерностей формирования и функционирования корневищ. В настоящее время малочисленны данные об особенностях сезонного изменения анатомической структуры подземных побегов, влияющих процессов морфогенеза корневища и онтогенеза многолетнего растения на анатомию. Особенности анатомической структуры корневищ мяты в процессе их годового развития рассмотрены в отдельных работах (Кондратьева и др., 2005). В позднелетний период выявлено уменьшение толщины флоэмно-ксилемного комплекса и увеличение толщины первичной коры, что обусловлено перестройкой метаболизма при подготовке растений к периоду зимнего покоя. Показана связь анатомической структуры с морфологическими характеристиками побеговых систем (Степанова, 2005). В тканях симподиально нарастающих корневищ обильно представлена терминальная паренхима – тангентальные паренхимные прослойки на границе слоев прироста вторичной ксилемы (Михайловская, 1972). Развитие терминальной паренхимы связывают с активным оттоком ассимилятов в осенний период, запасанием и реутилизацией во время весеннего роста.

Таким образом, анализ современной литературы по анатомии гипогейдиотропных побегов – **корневищ отражает результаты** изучения разнообразия анатомических структур подземных побегов. К настоящему времени исследования по функциональной анатомии корневищ в процессе их морфогенеза, в зависимости от возраста подземного побега крайне малочисленны и фрагментарны. Одной из важных задач является разработка вопросов взаимосвязи структурной организации подземных побегов с их функциональной активностью и жизненной стратегией корневищных многолетних растений с разным ритмом сезонного развития и эколого-ценотической приуроченностью. Это позволит глубже понять морфофизиологические и экологические закономерности формирования и функционирования подземного метамерного комплекса.

1.4. Рост, развитие и ростовые ориентации подземных побегов

Корневища и столоны (геофильные побеги) имеют диатропную (горизонтальную) ориентацию роста, то есть растут перпендикулярно оси гравитации Земли. Конус нарастания корневищ и столонов у большой группы травянистых многолетников периодически формирует почки, которые переходят в надземный побег – побег закрепления (Серебряков, Серебрякова, 1965). Такой тип побега называют также сарментом (лат. *sarmentum* – отпрыск) – подземным побегом, способным переходить из диатропного (горизонтального) в ортотропный (ассимилирующий) надземный побег, минуя период покоя (Маркаров, Головки, 1995в). Сарменты формируют столонообразующие (рис. 2) и корневищные (рис. 3) виды растений. Апикальная часть сармента в процессе определенного периода подземного горизонтального роста дифференцируется и формирует фотофильный гистологический комплекс – листовые примордии. Это является основным признаком, отличающим сармент от корневищ и столонов. Сарменты выполняют функцию веге-

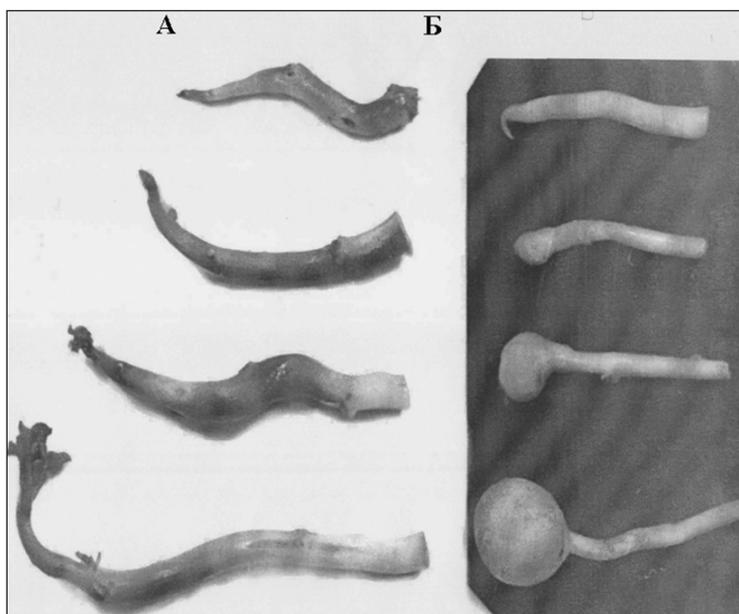


Рис. 2. Сарменты (А) и столоны (Б) *Solanum demissum* Lindl. на различных фазах вегетативного развития (Маркаров, Головки, 1995в).

Fig. 2. Sarments (A) and stolons (Б) of *Solanum demissum* Lindl. plants at different vegetation phases.

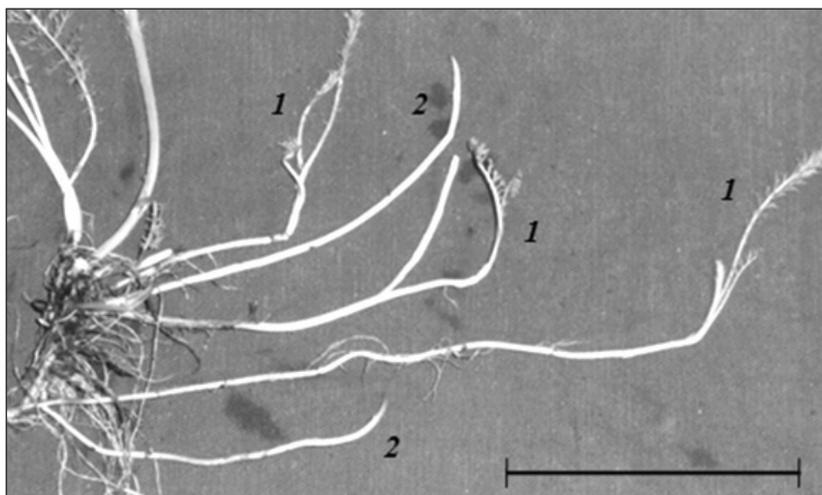


Рис. 3. Подземный метамерный комплекс растений *Achillea millefolium* второго года жизни. 1 – сарменты, 2 – корневища. Масштабная линейка: 10 см.

Fig. 3. Underground metameric complex of second summer *Achillea millefolium* plants. (1) sarments, (2) rhizomes. Scale bar: 10 cm.

тативного размножения, формируя ювенильные растения в течение текущего периода вегетации (Левина, 1981). Такой тип побегов образуют корневищные злаки – *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert (двукосточник тростниковидный), *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub (кострец безостый), *Elytrigia repens*, растения *Achillea millefolium*, *Tussilago farfara* L. (мать-и-мачеха), кустарничек *Vaccinium myrtillus*.

На многочисленных корневищных и столонообразующих видах было доказано, что тип подземного побега (столон, сармент) и его ориентация роста не зависят от продолжительности фотопериода, обработки фитогормонами и декапитации главного (надземного) побега (Маркаров, Головки, 1995а). Показано, что ориентация роста боковых почек не контролируется апикальной почкой подземного побега – корневища или stolона. Реакция боковых почек зависит от условий их заложения: почки, сформированные в темноте, проявляли отрицательный фототропизм, а на свету – положительный (Маркаров, Головки, 1995б; Маслова, 2001). Автономность ростовых реакций подземных побегов, их латеральных зон обеспечивает наличие постоянного фонда подземных почек, отрастание и возобновление фитоценозов, формирующихся в широком диапазоне климатических и эколого-географических условий.

Гормональный баланс подземного метамерного комплекса определяет коррелятивные взаимоотношения апикальной и боковых почек в пределах подземного побега. В результа-

те удаления апикальных сегментов корневищ пырея ползучего (*Elytrigia repens*) происходит растяжение (вытягивание) пазушных почек уже через 24-48 ч после декапитации (Pearce et al., 1995; Taylor et al., 1995). В первые 24 ч после декапитации корневищ содержание абсцизовой кислоты снижалось на 20%, а концентрация ауксина не изменялась. Авторы заключили, что освобождение пазушных почек от апикального доминирования у *E. repens* не связано со снижением содержания ИУК, а обусловлено уменьшением концентрации АБК.

На представителях семейств Solanaceae, Oxalidaceae, Bassellaceae, Lamiaceae, Asteraceae, Poaceae было установлено, что почки, формирующие подземные побеги, закладываются на II этапе органогенеза, независимо от фотопериода и вида растения (Маркаров, 1996; Маркаров, Маслова, 1998). II этап органогенеза надземного ортотропного побега характеризуется дифференциацией основания конуса нарастания на зачаточные узлы, междоузлия и стеблевые листья (Куперман, 1977). Почки боковых побегов надземной части стебля закладываются после почек, формирующих корневища, столоны и сарменты. Это можно рассматривать как один из механизмов надежности вегетативного размножения и быстрого закрепления травянистых многолетников в ценозе.

Известно, что органы побеговой природы проявляют положительный фототропизм (изгибаются по направлению к источнику света) и отрицательный гравитропизм (растут в противоположную от центра Земли сторону). Физиологические механизмы этих реакций изучаются давно и раскрыты основные закономерности (Wilkins, 1979; Hensel, 1986; Leopold, 1992; Trewavas, 1992; Полевой, 1982, 1984, 1986; Медведев, 1996). Согласно теории Холодного – Вента фото- и гравитропические ростовые реакции растений являются результатом поперечной электрической поляризации ткани, при которой ИУК транспортируется к положительно заряженным участкам растительной ткани. Одностороннее освещение, вызывающее фототропический изгиб, является причиной концентрирования ауксина на затененной стороне. При гравитропической реакции надземных осевых органов и корней немаловажное значение имеет полярное перемещение ионов Ca^{2+} . Латеральные потоки ауксина направлены к нижней стороне, а ионы Ca^{2+} транспортируются к верхней стороне гравистимулированных надземных органов растений (Медведев, 1996). Перемещение ионов Ca^{2+} , индуцированное ИУК, связаны с действием ауксина на работу протонной помпы и с изменениями в работе систем мембранного транспорта ионов Ca^{2+} .

Восприятие силы тяжести у большинства растений связано с перемещением статолитов (крахмальных зерен) в специа-

лизированных клетках корневого чехлика, а надземными органами – в клетках, окружающих сосудистые пучки (Wilkins, 1979). В качестве статолитов кроме амилопластов могут служить хлоропласты, аппарат Гольджи, включения типа друз щавелевокислых солей, сульфата бария, карбонатов и т.д. Полагают, что в надземных органах (колеоптили, гипокотили, междоузлия) гравитационное раздражение воспринимается по всей длине растущей зоны (Firn et al., 1978). У злаков рецепция силы тяжести осуществляется подушечками листовых влагалищ, которые имеют специализированные клетки с амилопластами (Kaufman et al., 1987), а у каланхоэ максимальный гравитропический изгиб происходит в узлах (Meicenheimer, Naskid, 1994).

Реакции отрицательного гравитропизма и положительного фототропизма органов побеговой природы являются фитохром-зависимыми. Эпикотиль, гипокотиль растут вертикально (ортотропно) к поверхности почвы и реагируют на естественный свет и на красную часть спектра торможением роста и выпрямлением верхушечной «петли».

Корни, корневища, столоны, в отличие от надземных ортотропных побегов, характеризуются отрицательным фототропизмом (изгибаются в противоположную от источника света сторону) и положительным гравитропизмом (растут по направлению к центру Земли). Физиологические механизмы гипо- и эпигеодиагравитропизма базальных побегов (корневищ, столонов, усов, плетей) долгое время оставались неизвестными науке (Уоринг, Филлипс, 1984; Cline, 1991). В отличие от надземных ортотропных побегов, корневища, столоны продолжительное время или постоянно растут в горизонтальном (диатропном) положении под или на поверхности почвы, не проявляя грави- и фототропических реакций.

На основе многочисленных экспериментов изучены механизмы ростовых ориентаций и выявлена роль фитохрома в ориентации подземных побегов – столонов и корневищ (Маркаров, Головка, 1995а). Показано, что декапитация надземного побега и продолжительность фотопериода не влияют на ориентацию роста подземных побегов. В опытах по влиянию света на морфогенез корневищ, столонов и сарментов доказано, что ориентация роста подземных побегов контролируется фитохромной системой (Маркаров, 1994, 1996; Маркаров, Головка, 1995б). Фитохром – один из важнейших сенсорных пигментов, функционирующий преимущественно в красной и дальней красной области спектра, участвующий в регуляции роста и развития растений. По мнению А.М. Маркарова (1996), фитохром в форме красного обуславливает поддержание горизонтального роста корневищ и столонов под поверхностью почвы, а фитохром

в форме дальнего красного препятствует выходу верхушки побегов на поверхность почвы. Регуляторные функции фитохрома реализуются в зависимости от процессов органогенеза конуса нарастания подземного побега. Фотофобный период развития подземного побега характеризуется образованием метамеров с чешуевидными листьями, диагравитропизмом, отрицательным фототропизмом. В фотофильный период происходит образование зеленых развитых листьев, побеги проявляют положительный фототропизм.

Кроме того, существуют экспериментальные данные, свидетельствующие о роли фитохрома в фотопериодической реакции утолщения (запасающей функции) корневища (Junichiro et al., 2007). Показано, что белый, желтый и красный свет способствовали росту корневищ лотоса в длину, а синий, желтый и дальний красный свет – их утолщению.

В настоящее время достигнут значительный прогресс в изучении механизмов гравитропизма и фототропизма корней и побегов, участия различных фоторецепторов и их взаимодействия в регуляции этих процессов. Показана роль фитохромов в гравитропизме и фототропизме побегов и корней *Arabidopsis thaliana* (Lariguet et al., 2003; Kiss et al., 2003; Correl, Kiss, 2005; Kumar et al., 2008; Hopkins, Kiss, 2012). Красный свет индуцирует положительный фототропизм в корнях *Arabidopsis* (Kiss et al., 2003), а рецепция светового сигнала осуществляется непосредственно в этих гетеротрофных органах (Hopkins, Kiss, 2012). Центральная роль в регуляции фото- и гравитропизма гипокотила и корня принадлежит фитохром-киназному субстрату (*PKS1-PKS4*) – мембрано-связанному белку, который взаимодействует с фитохромом, криптохромом и фототропином (Lariguet et al., 2003, 2006; Voccalandro et al., 2008; Molas, Kiss, 2008). Экспрессия белка *PKS1* под действием синего света при участии фитохрома А, вторично поглощающего синий свет, осуществляется в субапикальном регионе корня и вызывает отрицательный фототропизм и положительный гравитропизм этого органа (Voccalandro et al., 2008). Однако практически ничего не известно о молекулярных механизмах морфогенеза гипо- и эпигеодиатропных побегов, фитохромной регуляции фото- и диагравитропизма столонов и корневищ. Единичны сведения об экспрессии генов белков, участвующих в регуляции деятельности подземных меристем, контролирующей фотофобный и фотофильный этап органогенеза верхушечной почки подземного побега. Новейшие исследования доказывают присутствие фотосинтетических генов (белков фотосистемы I и II, хлорофилла *a*, апопротеина A1 и фототропина-2) в меристематической зоне гетеротрофных тканей корневища (Ruifeng et al., 2012), экспрессия которых может происходить

на фотофильном этапе морфогенеза подземных почек под действием света. Молекулярно-генетические исследования латеральных подземных меристем многолетних злаков из р. *Leymus* свидетельствуют о полиморфизме экспрессии генов, вовлеченных в гравитропический ответ подземных почек в зависимости от направления их роста, проявляющих отрицательный гравитропизм (дерновинные травы) и диагравитропизм (корневищные травы) (Kaur et al., 2008).

Проблема изучения регуляции фотоморфогенеза, ростовых ориентаций подземных побегов имеет не только теоретическое, но и практическое значение, так как спектральный состав света является одним из основных факторов, определяющих интенсивность побегообразования, продуктивность и устойчивость ценопопуляций. Под плотным пологом соотношение красный свет/дальний красный свет сдвинуто в сторону дальнего красного, что является одной из причин подавления побегообразования. Скашивание или стравливание восстанавливает соотношение, что благоприятствует интенсивному отрастанию и формированию корневищами новых надземных побегов.

1.5. Физиолого-биохимические аспекты роста и устойчивости корневищ

Подземные побеги – корневища – обеспечивают успешный онтогенез травянистых многолетних растений: с их помощью осуществляется вегетативное размножение, расселение, перезимовка и ранневесеннее отрастание корневищных растений. Сезонная ритмичность процессов жизнедеятельности как приспособление к перенесению неблагоприятных периодов года является важнейшим адаптивным признаком, возникшим в эволюции растений. Наиболее четко это проявляется в периодичности роста. В холодном климате с продолжительной и суровой зимой растения осенью переходят в состояние глубокого (органического) или вынужденного покоя. В них осуществляются процессы закаливания, обеспечивающие формирование морозостойкости (Туманов, 1979; Трунова, 2007). Пусковым сигналом для завершения активной вегетации и начала закаливания служит уменьшение длины дня. На фоне короткого светового дня перестраивается гормональный баланс в результате уменьшения содержания ауксинов и гиббереллинов и накопления ингибитора роста АВК. Это приводит к торможению ростовых процессов, способствует перераспределению ресурсов на поддержание клеточных структур (Титов, Таланова, 2009).

Процессы закаливания растений осуществляются при небольших морозах и связаны прежде всего с внеклеточным образованием льда. Межклеточное льдообразование защищает клет-

ку от повреждения внутриклеточным льдом, а также происходит обогрев протопласта выделяющимся теплом при образовании льда (Климов, 2001). Существует внеклеточный путь образования льда, характерный для меристематических клеток, которые не имеют вакуолей, менее оводнены по сравнению с дифференцированными клетками. Например, в почках зимующих растений, которые находятся в состоянии покоя, образование льда происходит в нижних чешуях.

Процесс образования межклеточного льда контролируется различными механизмами. В процессе закаливания в клетках растений происходит увеличение концентрации осморегулирующих веществ – растворимых углеводов, солей, которые повышают осмотический потенциал клетки (Климов, 2001; Трунова, 2007). Криопротекторная роль сахаров связана с их способностью сохранять нативную конформацию белков при низкой водной активности и снижать концентрацию токсических веществ при замерзании растений. В современных исследованиях показана роль сахаров в передаче низкотемпературного сигнала (Чиркова, 2002) и в качестве низкомолекулярных антиоксидантов (Deryabin et al., 2004; Дерябин и др., 2007). Предполагают, что сахара (сахароза, фруктоза, глюкоза, манноза, манит) могут служить перехватчиками АФК при окислительном стрессе, вызванном гипотермией.

Одним из важных механизмов защиты клетки от внутриклеточного образования льда является накопление белков холодового шока – антифризных белков и белков, участвующих в процессе нуклеации льда (Knight, Duman, 1986; Красавцев, 1988; Климов, 2001; Griffith, Yaish, 2004; Трунова, 2007). Антифризные белки подавляют рост кристаллов льда, препятствуют их рекристаллизации в более крупные кристаллы (Knight, Duman, 1986). Белки холодового шока – шапероны, дегидрины характеризуются высокой гидрофильностью и защищают макромолекулы клеточных структур от деградации при обезвоживании их внеклеточным льдом при замерзании (Skriver, Mundy, 1990). В процессе адаптации растений к действию низких температур увеличивается доля аквапоринов – белков водных каналов, которые способствуют выходу воды из клеток при внеклеточном образовании льда. Кроме того, высокую активность проявляют гликопротеины, участвующие в стабилизации мембран, а также многочисленные белки, разобщающие окисление с фосфорилированием и вызывающие термогенез клеток (Трунова, 2007; Войников, 2013).

В процессе закаливания клеток при действии низких температур происходят изменения в липидном составе, повышается общее содержание мембранных липидов, увеличивается концентрация ненасыщенных жирных кислот (Красавцев, 1988;

Vereshchagin et al., 1990; Миронов и др., 2001; Трунова, 2007). Степень ненасыщенности жирных кислот зависит от активности десатураз – энзимов, которые вызывают образование двойных связей в жирных кислотах, тем самым способствуют повышению устойчивости мембран к действию низкой температуры (Los, Murata, 1998).

Результатом низкотемпературной адаптации являются изменения в ультраструктуре растительных клеток, связанные с разрастанием цитоплазмы, уменьшением объема вакуоли и повышением ее электронной плотности, увеличением мембранных элементов клетки и числа пластоглобул, деполимеризацией цитоскелета (Красавцев, 1988; Kratsch, Wise, 2000; Климов, 2001; Трунова, 2007). Показано снижение количества хлоропластов, митохондрий, крахмальных зерен, гран и тилакоидов в гране в клетках листьев холодостойкого сорта томатов (Трунова, 2007). Формирование такой ультраструктуры способствует предотвращению нуклеации льда, повышает устойчивость к обезвоживанию и деформирующему действию внеклеточно льдообразования.

В условиях умеренных и северных широт в зимнее время наиболее подвержены низкотемпературному стрессу почки древесных растений. В этих структурах в осенне-зимний период происходят существенные морфогенетические и биохимические преобразования, в ходе которых завершается формирование структур, уменьшается оводненность тканей, изменяются физические свойства мембран, меняется количественный и качественный состав липидов, накапливаются протекторные вещества (Миронов и др., 2001). Почки возобновления подземных органов – корневищ, клубней, столонов, каудексов и др., располагаясь на определенной глубине в почве, избегают действия низкой отрицательной температуры и практически не испытывают потери воды зимой, что часто является причиной гибели древесных растений. В осенне-зимний период протекают важные процессы морфогенеза подземных побегов, происходит закладка почек будущего года, осуществляются физиологические и биохимические преобразования, необходимые для адаптации корневищ к низким температурам. Однако сведения о структурно-функциональных перестройках, осуществляемых в процессе морфогенеза подземных побегов – корневищ, единичны.

В литературе приводятся данные об изменении баланса фитогормонов в годичном цикле развития корневищ при адаптации южных форм мяты перечной к условиям средней полосы России (Белынская и др., 1997; Кондратьева и др., 2000, 2005). В течение всего годичного цикла развития в корневищах мяты наблюдалось превышение цитокининов над уровнем АБК, что связывают с сохранением метаболической активности это-

го органа в разные сезоны. Наиболее высокая цитокининовая активность выявлена в осенне-зимний период, когда происходят активные процессы формирования апикальных меристем подземных побегов будущего вегетационного сезона. Считается, что высокий уровень цитокининов стимулирует клеточные деления и, благодаря аттрагирующей способности этих фитогормонов, способствует флоэмному транспорту, притоку к почкам пластических веществ. Кроме того, цитокинины могут участвовать в повышении устойчивости корневищ к низким температурам. Эти фитогормоны активизируют синтез стрессовых белков, стабилизируют структуры фосфолипидного слоя клеточных мембран, способствуют сохранению избирательной проницаемости плазмалеммы для некоторых ионов (Титов, Таланова, 2009). Максимальное содержание АБК в тканях корневищ мяты было отмечено в период активного роста подземных побегов (август, сентябрь) (Белынская и др., 1997; Кондратьева и др., 2000, 2005). В это время преобладали свободные формы АБК, а в осенне-зимний период – связанные. Полагают, что высокое содержание свободных форм АБК в период интенсивного роста и развития корневищ обусловлено ее участием в регуляции ростовых процессов, связанных с транспортом метаболитов, водным балансом и защитными функциями растения при его адаптации к понижению температуры. В целом, в зимний период почки корневищ мяты не находятся в состоянии покоя: в них происходят активные ростовые и формообразовательные процессы, связанные с подготовкой растений к выходу из зимовки и возобновлению морфогенеза органов.

Важную роль в обеспечении роста, развития и жизнедеятельности корневищ травянистых многолетников, особенно в связи с функцией запасаения и зимовки, играют углеводы. Низкомолекулярные сахара, являясь исходным материалом для пластического и энергетического обмена, способствуют повышению устойчивости растений к низким температурам (Travert et al., 1997; Климов, 2001; Трунова, 2007), могут действовать как сигнальные молекулы, участвующие в регуляции физиологических и морфогенетических программ (Hänisch, Breteler, 1981; Veyres et al., 2008). Для растений *Rubus chamaemorus* L. (морозника) показана положительная корреляция между морозоустойчивостью корневищ и содержанием в них растворимых сахаров (Kaurin et al., 1981). В исследованиях В.В. Кондратьевой и др. (2000) выявлено, что содержание основного энергетического субстрата, редуцирующих сахаров, в тканях корневищ мяты оставалось постоянным с октября по апрель и составляло 5-7% от сухой массы. Сумма сахаров сначала увеличивалась до 36-43%, а с декабря по апрель уменьшалась на 12-14%. Авторы связывают это с активными метаболическими процессами в течение осен-

не-зимнего периода, когда происходит формирование зачаточных почек корневищ будущего года.

Исучена онтогенетическая динамика уровня неструктурных углеводов в листьях и подземной части растений в зависимости от типа адаптивной стратегии (Яшков, 2001). Например, особенностью конкурентных видов является накопление неструктурных сахаров в подземной части в конце вегетационного периода. Виды с конкурентным типом адаптивной стратегии – это многолетние виды, у которых запас ассимилятов в корневище обеспечивает быстрое развитие фотосинтетического аппарата в начале следующей вегетации (Grime et al., 1988; Яшков, 2001).

Таким образом, к настоящему времени имеются фрагментарные исследования по сезонной динамике роста, метаболизма и устойчивости подземных побегов к низким температурам в осенне-зимний период, когда происходит закладка почек будущего года, осуществляются физиолого-биохимические преобразования, необходимые для адаптации корневищ. Актуально изучение физиологической природы периода покоя, являющегося качественным переходным этапом в онтогенезе подземного побега и многолетнего растения в целом. Вопросы гормонально-трофической регуляции роста и развития, устойчивости подземных побегов к неблагоприятным факторам среды приобретают особую актуальность в условиях северных широт.

1.6. Подземные побеги в донорно-акцепторной системе растений, формирующих подземный метамерный комплекс

Корневищные и клубнеобразующие многолетние растения, отличительной особенностью которых является наличие подземного метамерного комплекса, представляют большой интерес с точки зрения концепции о доминирующих центрах целого растительного организма. Классические представления о донорно-акцепторной системе (ДАС) сложились в 70-е годы как результат изучения взаимодействия органов, производящих и потребляющих ассимиляты (Wareing, 1972; Wareing, Jennigs, 1980; Курсанов, 1976; Мокроносов, 1978). Акцепторами являются зоны запасаания или интенсивного использования ассимилятов (меристемы), донорами – листья и другие зеленые части растения. В процессе онтогенеза происходит перестройка донорно-акцепторных связей: роль основных аттрагирующих центров переходит от одних акцепторных органов к другим (Мокроносов, 1978, 1981, 1982). Переключение аттрагирующей активности составляет основу морфофизиологических корреляций и определяется стратегией распределения и использования ассимилятов. У разных морфотипов растений направленность потоков фотоассимилятов зависит от уровня их синтеза в ли-

стях и от аттрагирующей активности отдельных органов растений (Алиев и др., 1996).

Основным акцептором у клубнеобразующих растений является специализированный орган запаса ассимилятов – клубень. Клубнеобразование – это процесс разрастания тканей видоизмененного побега с накоплением в запас ассимилятов для последующего обеспечения функции почки (формирование нового побега). В литературе существует множество данных о факторах, влияющих на клубнеобразование (Чайлахян, 1984; Wareing, 1972; Уоринг, 1984; Xin et al., 1998; Machackova et al., 1998; Jackson, 1999; Маркаров и др., 2001; Аксенова и др., 2012). Клубнеобразованию способствует короткий день, высокая освещенность и уровень накопления углеводов. Процесс подавляется высокими температурами и избыточным азотным питанием. Важную роль в процессе формирования клубней играют цитокинины и абсцизовая кислота, которые усиливают этот процесс у количественно-короткодневных и нейтральных по фотопериодической реакции клубнеобразования видов растений картофеля (сорта *Solanum tuberosum* L.), топинамбура (сорта *Helianthus tuberosus* L.) (Маркаров и др., 2001). У видов с абсолютной фотопериодической реакцией клубнеобразования (*Solanum demissum*, *Solanum acaule* Bitt. – картофель бесстебельный, *Ullucus tuberosus* Caldas. – уллоку клубненосный, *Helianthus rigidus* (Cass.) Desf. – подсолнечник жесткий) только короткий день индуцирует процесс формирования клубней. Известно, что в условиях короткого дня с пониженными температурами увеличивается соотношение абсцизовая кислота/гиббереллины (АБК/ГК). В результате тормозится рост столонов, вызываемый гиббереллинами. В дальнейшем формирование клубней происходит благодаря преобладанию цитокининов над ИУК (ЦК/ИУК). Существует мнение, что в процессе инициации клубнеобразования преимущественное значение имеют цитокинины, а в ходе дальнейшего формирования клубня – ауксины и абсцизовая кислота (Пузина, Кириллова, 1996). Считают, что ЦК и ИУК влияют на приток ассимилятов и аттрагирующую способность на ранних стадиях роста клубней картофеля, а АБК регулирует крахмалсинтезирующую активность на более поздних этапах (Борзенкова и др., 1998). Однако до сих пор остается дискуссионным вопрос об индукторе клубнеобразования. Полагают, что сахароза, которая активно транспортируется в подземную часть, может служить не только субстратом и источником энергии для биосинтеза крахмала, но и одним из индукторов клубнеобразования (Мокроносков, 1990; Kuehn, 2008). Ряд авторов представляют сведения о возможном участии в индукции этого процесса различных веществ: соланина, кумарина (Stallknecht, Farnsworth, 1982), жасмонатов (Koda et al., 1993).

Переход столона в клубень определяет новый уровень донорно-акцепторных отношений (ДАО) в системе целого растения, когда основной поток ассимилятов направлен в подземную часть для роста запасующих органов. В свою очередь, интенсивность использования ассимилятов при формировании клубней, по принципу обратной связи контролирует интенсивность фотосинтеза (Мокроносков, 1978; Головки, 1990). Количественно-краткосрочные по фотопериодической реакции клубнеобразования виды картофеля, растения стахиса Зибольда воспринимают воздействие коротким днем и ингибитором роста (хлорохлинхлоридом) как стрессовый фактор и сигнал к завершению вегетации (Головки, Табаленкова, 1989; Маркаров и др., 1993; Табаленкова и др., 1998; Маслова, Головки, 2000; Маркаров и др., 2001). В результате перехода на новый уровень ДАО рост ограничивается путем накопления ингибиторов (АБК), а текущие и временно депонированные ассимиляты усиленно запасаются в специализированных органах. Основной механизм изменения ДАО связан с действием короткого дня и ингибиторов роста на эндогенный баланс фитогормонов (гиббереллины/АБК), контролируемых клубнеобразование и рост клубней (Табаленкова и др., 1998; Маслова, Головки, 2000).

Многолетние злаковые растения, формирующие корневища, отличаются по морфофизиологической организации донорно-акцепторной системы от клубнеобразующих растений. Особенностью этой группы растений является отсутствие доминирующего аттрагирующего центра, где бы усиленно запасались питательные вещества. Исследованы закономерности ДАО в годичном цикле многолетних короткокорневищных злаков, показано использование ассимилятов в процессе отрастания растений (Назаров, Головки, 1983). В листьях многолетних злаковых растений мятлика (*Poa pratensis* L.) и лисохвоста (*Alopecurus pratensis* L.) на всех этапах онтогенеза оставалось 25-30% продуктов фотосинтеза. В генеративные органы поступало мало ассимилятов, что обусловлено их малой долей в биомассе целого растения (до 15%) и слабой аттрагирующей способностью. Значительное количество ассимилированного углерода содержалось в стеблях многолетних злаков, что связано с их существенной долей (40%) в биомассе растений, наличием интеркалярных меристем, влагалищ листьев и временным депонированием ассимилятов при транспорте. Осенью отмечен активный отток ассимилятов в подземную часть: в корнях и корневищах мятлика было обнаружено 10%, а у лисохвоста – 80% метки. Запасные фонды корней и корневищ (до 40% ассимилированного углерода) активно использовались в процессах формирования ассимиляционного аппарата, особенно первых листьев травостоя во время весеннего отрастания. После отрастания над-

земной части существенная доля метки оставалась в подземных органах, что свидетельствует об использовании запасных веществ в первую очередь на рост корней и корневищ. В целом у многолетних короткокорневищных злаков, по сравнению с однолетниками, важную роль в запасании и распределении углерода играет хорошо развитая подземная часть, доля которой в биомассе целого растения может составлять от 30 до 80% в зависимости от фазы развития.

Формирование и функционирование донорно-акцепторной системы определяются генотипом растений и влиянием внешних условий (Мокронос, 1983). Распределение и использование углерода в течение жизненного цикла растений исследованы в основном для культурных растений, у которых мощными акцепторами являются хозяйственно ценные органы – колосья, клубни, корнеплоды (Crompton et al., 1981; Назаров, Головкин, 1983; Чиков, 1987; Маркаров и др., 2001; Кирицкий, 2004). У дикорастущих видов существует большое разнообразие ДАС, что обусловлено множеством жизненных форм, феноритмотипов, адаптивных стратегий. Показано, что растения с высокой скоростью роста в оптимальных условиях отличаются меньшей долей подземных органов в общей биомассе по сравнению с медленно растущими видами растений (Lambers, Poorter, 1992). Однако для целого ряда растений такая закономерность не подтверждается (Garnier, 1991, 1992; Glesson, Tilman, 1994). Это связано с тем, что скорость роста и продуктивность растений являются интегральными характеристиками, которые зависят от морфотипа растения и его физиологических функций – фотосинтеза, дыхания, минерального питания и транспорта ассимилятов.

В естественной среде обитания показана взаимосвязь между реализацией разных типов адаптивных стратегий и интенсивностью образования, транспорта и утилизации ассимилятов у растений (Пьянков и др., 2000; Яшков, 2001). Виды со стресс-толерантным типом адаптивной стратегии отличаются от быстро растущих конкурентов и рудералов низкой скоростью образования и экспорта ассимилятов. У стресс-толерантов с вечнозеленым феноритмотипом (*Pyrola rotundifolia*, *Orthilia secunda* (L.) House – **рамышья однобокая**) большая часть фотоассимилятов может использоваться в пределах листа для образования механических тканей, кутикулы, синтеза вторичных соединений или откладываться в запас (Lambers, Poorter, 1992). Основная масса транспортируемых ассимилятов у рудералов и конкурентов поступает в надземные акцепторы – стебли, что может способствовать их росту и формированию опоры для большой массы листьев и генеративных органов. Отличительная особенность стресс-толерантных растений состоит в

преимущественном транспорте экспортируемых ассимилятов в корни и корневища. Такая стратегия способствует вегетативному размножению, отложению веществ в запас у растений, обитающих в неблагоприятных условиях.

Важной составляющей регуляции и распределения ассимилятов является система эндогенных фитогормонов. Фитогормоны, как правило, синтезируются в одних органах, а транспортируются в другие, поэтому могут выступать в качестве факторов, несущих информацию о потребностях тех или иных органов в метаболитах (Кефели, 1991). На разных видах растений было установлено, что уровень эндогенных фитогормонов в акцепторных зонах коррелирует с их аттрагирующей способностью (Wareing, Jennins, 1980; Полевой, 1982, 1984; Борзенкова, Зорина, 1990; Киселева и др., 1998; Роньжина, 2004, 2005). На начальных этапах развития картофеля и зерновок злаков включение в них ассимилятов коррелирует с уровнем цитокининов и ИУК, а на завершающих этапах – с АБК (Abdullah, Ahmed, 1980; Киселева и др., 1998; Борзенкова, Боровикова, 2003). Участие АБК в активации процессов транспорта ассимилятов было показано для растений с рудеральным типом экологической стратегии, у которых интенсивный отток ассимилятов из листьев происходил на фоне повышенной концентрации АБК в период генеративного развития растений (Борзенкова и др., 2001б). Преимущественное накопление АБК в генеративных органах рудеральных видов растений, которое сопровождалось интенсивным притоком к ним ассимилятов, служит косвенным доказательством участия АБК в этих процессах.

Таким образом, функционирование донорно-акцепторной системы многолетних растений, формирующих подземный метамерный комплекс, во многом определяется функциональной активностью потребляющих ассимиляты подземных побегов – корневищ, клубней. Подземные побеги, благодаря способности к зимовке и отрастанию весной и в течение вегетации растений, являются мощными акцепторами или донорами ассимилятов в зависимости от этапа онтогенеза корневищных многолетников. Изучение распределения и использования углерода в течение жизненного цикла корневищных многолетников актуально в связи с выявлением механизмов регуляции роста, развития и устойчивости подземного метамерного комплекса.

2. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОДЗЕМНОГО МЕТАМЕРНОГО КОМПЛЕКСА

Формирование подземного метамерного комплекса, характеризующегося собственными механизмами регуляции роста, вегетативного развития и ростовых ориентаций, является отличительной особенностью корневищных многолетних растений (Маркаров, 1994; Маркаров, Головки, 1995; Маслова, 2001; Маслова и др., 2005). Подземный метамерный комплекс определяет жизненную форму «длиннокорневищный многолетник», существует непрерывно, обеспечивая вегетативное размножение и перезимовку. Для выявления закономерностей роста и развития подземных побегов корневищных растений, понимания механизмов функционирования и приспособления к различным условиям среды необходимы сведения об их морфологической и анатомической структуре, формировании подземного меристематического фонда, накоплении и распределении биомассы в процессе морфогенеза подземного побега.

2.1. Длиннокорневищные растения бореальной зоны как модель для изучения структурно-функциональной организации подземного метамерного комплекса

Во флоре средней тайги европейского Северо-Востока из 736 видов сосудистых растений насчитывается 330 видов, формирующих корневища и столоны (Мартыненко и др., 1987). В качестве моделей для исследования использовали группу длинокорневищных многолетних растений разных таксонов, жизненных форм и эколого-ценотических групп (табл. 1). Длиннокорневищные растения формируют подземные побеги с длинными четко выраженными междоузлиями, что существенно облегчает исследование подземного метамерного комплекса.

Исследования проводили в условиях средней тайги Республики Коми (окрестности г. Сыктывкара, 61°34'33" с.ш., 50°33'35" в.д.). Климат района исследований умеренно континентальный, характеризуется сравнительно длинной, холодной, снежной зимой и умеренно теплым коротким летом (Климат Сыктывкара, 1986). Почвенный покров таежной зоны представлен почвами подзолистого типа. Они слабоокультурены, характеризуются сравнительно высокой кислотностью (рН 4-5), бед-

Характеристика исследованных видов

№	Вид	Семейство	Жизненная форма	Эколого-ценотическая группа
1	<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub Кострец безостый	Poaceae	ТОМ	Долинная лесо-луговая
2	<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert Двукосточник тростниковидный	Poaceae	ТОМ	Долинная лесо-луговая
3	<i>Elytrigia repens</i> L. Пырей ползучий	Poaceae	ТОМ	Долинная луговая
4	<i>Mentha arvensis</i> L. Мята полевая	Lamiaceae	ТДМ	Долинная лесо-луговая
5	<i>Tussilago farfara</i> L. Мать-и-мачеха	Asteraceae	ТДМ	Сорно-рудеральная
6	<i>Achillea millefolium</i> L. Тысячелистник обыкновенный	Asteraceae	ТДМ	Долинная луговая
7	<i>Hypericum maculatum</i> Crantz Зверобой пятнистый	Hypericaceae	ТДМ	Долинная луговая
8	<i>Pyrola rotundifolia</i> L. Грушанка круглолистная	Pyrolaceae	ТДМ	Таежно-лесная
9	<i>Maianthemum bifolium</i> L. Майник двулистный	Convallariaceae	ТОМ	Таежно-лесная
10	<i>Paris quadrifolia</i> L. Вороний глаз	Trilliaceae	ТОМ	Долинная лесная
11	<i>Oxalis acetosella</i> L. Кислица обыкновенная	Oxalidaceae	ТДМ	Таежно-лесная
12	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman Голокучник трехраздельный	Athyriaceae	ДБП	Таежно-лесная
13	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. Брусника обыкновенная	Ericaceae	Кч	Лесная
14	<i>Vaccinium myrtillus</i> L. Черника обыкновенная	Ericaceae	Кч	Лесная

Примечание. Названия видов даны по сводке С.К. Черепанова (1995), жизненные формы – по (Бездедев, Безделева, 2006; Гуреева, 2001), эколого-ценотические группы – по (Дегтева, Новаковский, 2011).

ТДМ – травянистый двудольный многолетник, ТОМ – травянистый однодольный многолетник, Кч – кустарничек, ДБП – длиннокорневищный безрозеточный папоротник.

ны азотом, гумусом и в целом отличаются низким плодородием (Забоева, 1975). Недостаток тепла и органических соединений, периодическое переувлажнение, высокая уплотненность почвенного горизонта приводят к слабой микробиологической активности (Стенина, 1980). По температурному режиму почвы относятся к группе холодных с длительным сезонным промерзанием (Климат Сыктывкара, 1986). В период вегетации минимальная температура почвы на глубине 15 см наблюдается в мае и составляет 5.6 °С, максимальная +16.6 °С – в июле.

Анализ термодинамического режима почвы в осенне-зимний период за 2001-2010 гг. показал, что промерзание почвы начиналось с ноября и составляло в среднем 7 см (рис. 4). В декабре глубина промерзания почвы увеличивалась вдвое, а в январе почва могла промерзнуть до 30-40 см в глубину. Отрицательная температура на глубине узла кущения устанавливалась с ноября, когда высота снежного покрова достигала в среднем 20 см. В декабре и январе минимальная температура на глубине узла кущения составляла $-1...-2$ °С при высоте снежного покрова 35-50 см.

Луговые растения собирали на разнотравных пойменных лугах, а лесные – в ельнике зеленомошно-черничном вблизи г. Сыктывкара. Луговые виды растений произрастали на типичных подзолистых освоенных почвах, сформированных на суглинистых почвообразующих породах. На глубине залегания подземных побегов (до 20 см) почва представлена легким суглинком, непрочно-комковатым, влажным с множеством кор-

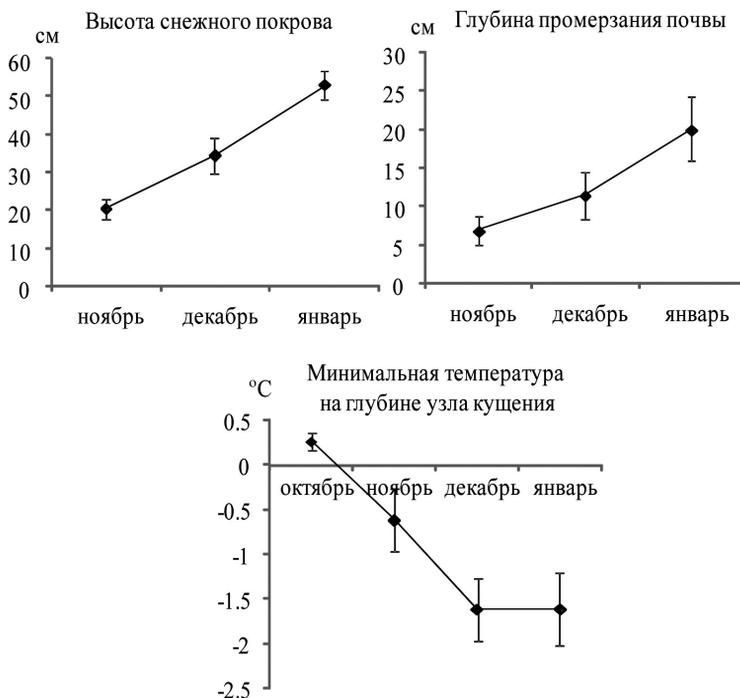


Рис. 4. Термодинамический режим почвы в осенне-зимний период с 2001 по 2010 г. (по данным Центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды Республики Коми, Сыктывкар).

Fig. 4. The thermodynamic soil regime at the autumn and winter period from 2001 to 2010 (according to the Syktyvkar Hydrometeorological Observatory).

ней (Атлас почв Республики Коми, 2010). Почвенный покров зеленомошных еловых и березово-еловых лесов среднетаежной подзоны представлен типичными подзолистыми почвами на средне- и тяжелоуглинистых почвообразующих породах. В вегетационных опытах растения выращивали на опытном участке с почвой средней степени окультуренности и невысоким плодородием. На глубине обитания корневых систем и подземных побегов длиннокорневищных видов растений (2-9 см) почва супесчаная с тонколистоватой структурой, влажноватая и уплотненная с корнями растений.

2.2. Рост и накопление биомассы длиннокорневищных многолетников, формирование подземного вегетативного меристематического потенциала

Почки, формирующие подземные побеги, закладываются на II этапе органогенеза надземного ортодропного побега (Маркаров, 1994), который соответствует фазе третьего листа у однодольных травянистых растений. На этом этапе происходит дифференциация основания конуса нарастания на зачаточные узлы, междоузлия и стеблевые листья (Куперман, 1977). Чем длительнее этап II, тем больше закладывается новых почек и побегов вегетативного размножения. Важно отметить, что почки боковых побегов надземной части стебля закладываются после почек, формирующих подземные побеги – корневища, stolony. Это можно рассматривать как один из механизмов надежности вегетативного размножения и быстрого закрепления травянистых многолетников в ценозе.

В условиях полевого эксперимента (Маслова и др., 2005) многолетние длиннокорневищные злаки *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundinacea* уже на первом году жизни сформировали хорошо развитый куст, имели четыре-семь подземных побегов длиной около 15-20 см (рис. 5). К концу этапа III органогенеза, когда происходит дифференциация главной оси зачаточного соцветия, подземные побеги образовали в среднем по три-четыре метамера.

Наблюдения за растениями второго года жизни выявили, что у растений *B. inermis* к началу трубкования (IV этап органогенеза – образование конусов нарастания второго порядка) число подземных побегов существенно возросло (рис. 6). В фазе колошения (VIII этап органогенеза – гаметогенез, завершение процессов формирования всех органов соцветия и цветка) растения имели в среднем по 40 корневищ с пятью-шестью метамерами каждое. Общая длина корневищ превышала 9 м, а число метамеров – 230 шт. К фазе созревания семян (XI этап органогенеза – накопление питательных веществ в семени) корне-

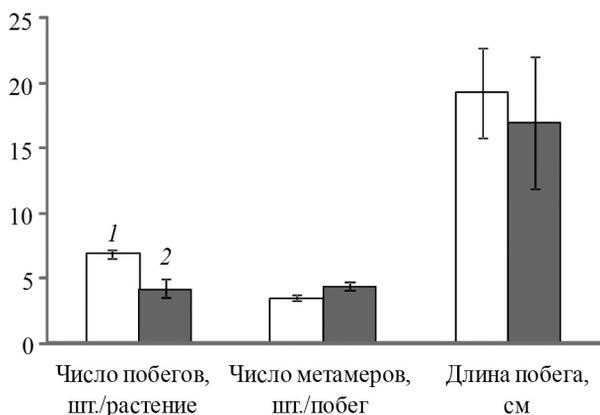


Рис. 5. Морфологическая характеристика корневищ *Bromopsis inermis* (1) и *Phalaroides arundinacea* (2) первого года жизни в фазе кущения (этап III органогенеза), 2001 г.

Fig. 5. The morphological characteristics of first summer *Bromopsis inermis* (1) and *Phalaroides arundinacea* (2) rhizomes at the tillering phase (III organogenesis phase).

вища образовали боковые побеги (5.7 ± 0.6 шт./побег) и новые метамеры (3.9 ± 0.4 шт./боковой побег). У растений *P. arundinacea* к фазе созревания семян число корневищ увеличивалось более чем в восемь раз и составляло к XI этапу ор-

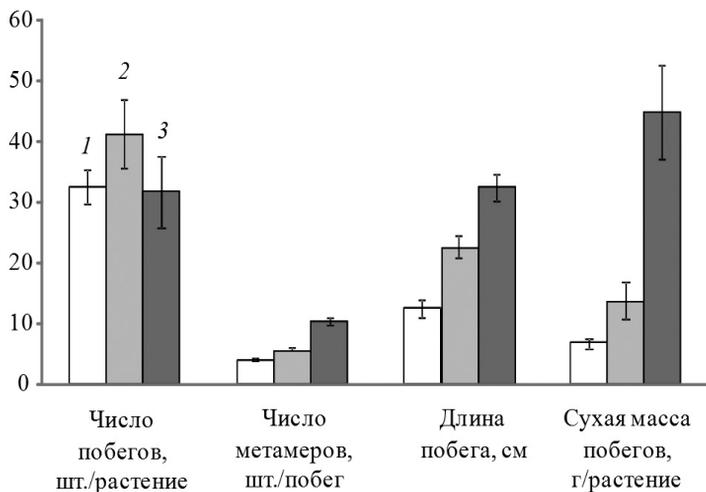


Рис. 6. Динамика показателей роста корневищ растений *Bromopsis inermis* второго года жизни, 2002 г. 1 – начало трубкования, 2 – колошение, 3 – созревание семян.

Fig. 6. The growth dynamics of second summer *Bromopsis inermis* rhizomes, 2002. (1) tillering – start of booting, (2) earing, (3) seed ripening.

гене́за около 60 шт. на растение (рис. 7). Сухая масса корневищ растений *B. inermis* и *P. arundinacea* существенно увеличивалась в течение генеративного периода развития растений. Особенно значительный прирост массы корневищ отмечен в период колошения-созревания семян: в это время сухая масса подземных побегов длиннокорневищных злаков возрастала в три-пять раз и составляла в среднем 50-70 г/растение.

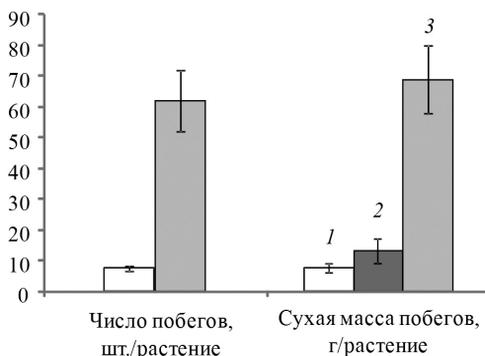


Рис. 7. Динамика показателей роста корневищ растений *Phalaroides arundinacea* второго года жизни, 2002 г. 1 – начало трубкования, 2 – колошение, 3 – созревание семян.

Fig. 7. The growth dynamics of second summer *Phalaroides arundinacea* rhizomes, 2002. (1) tillering – start of booting, (2) earing, (3) seed ripening.

Интенсивное ветвление корневищ и формирование большого количества подземных узлов наблюдали у трехлетних растений *Phalaroides arundinacea*. Так, к фазе созревания семян (20 июля) растения третьего года жизни имели в среднем 480 корневищ на 1 м², которые сильно ветвились, образуя до 1770 боковых корневищ на 1 м² (табл. 2). В сумме основные и боковые корневища образовали около 6500 метамеров и, следовательно, узлов с меристематической активностью. Основной фонд узлов корневищ формируется во второй половине вегетации (август, сентябрь). Увеличение числа подземных узлов в этот период отмечали в 10 раз. Новые узлы появились в результате образова-

Таблица 2

Подземный меристематический потенциал растений *Phalaroides arundinacea* третьего года жизни, 2003 г. (Маслова и др., 2007)

Параметр	Трубкование (20 июля)	Созревание семян (22 сентября)
Число основных корневищ, шт./м ²	478 ± 82	1327 ± 238
Длина основных корневищ, см	13.5 ± 3.1	14.6 ± 3.1
Число метамеров основного корневища, шт.	9.8 ± 1.6	9.9 ± 1.8
Число латеральных корневищ, шт.	3.7 ± 1.9	5.0 ± 1.8
Число метамеров латерального корневища, шт.	–	6.1 ± 1.3
Число узлов корневищ, шт./м ²	6448	53619

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных: измерения проводили в ранний период развития латеральных побегов (почки).

ния метамеров латеральных корневищ. В итоге, клоны третьего года жизни сформировали более 50 000 узлов (меристематических очагов) на 1 м².

Сухая масса корневищ трехлетних растений *P. arundinacea* достигала 700 г/м² к фазе созревания семян (конец июля), что составляет 40% общей биомассы (рис. 8). К концу вегетационного периода кривая накопления сухой надземной массы выходит на плато, тогда как масса корневищ продолжает интенсивно увеличиваться до конца сентября. Следует отметить, что активное формирование корневищ начинается в период, когда в надземной части происходит снижение роста.

Показано, что большая часть подземных побегов у длинно-корневищного травянистого многолетника *Achillea millefolium* сформировалась в июле-августе в период генеративного развития растений (табл. 3). За это время число корневищ увеличилось почти в шесть раз и составило в среднем 27 шт./растение. Количество сарментов – подземных побегов с диатропно-ортотропной ориентацией роста, формирующих фотофильный гистологический комплекс (листовые примордии), увеличилось в три раза и в августе составляло 24% от общего числа подземных побегов. Активный рост латеральных корневищ отмечали к концу вегетационного периода. К концу октября корневища образовали в среднем два-три латеральных побега с четырьмя-пятью метамерами. Число и длина метамеров корневища продолжали увеличиваться вплоть до конца октября, когда температура почвы на глубине 5-10 см (зона локализации корневищ)

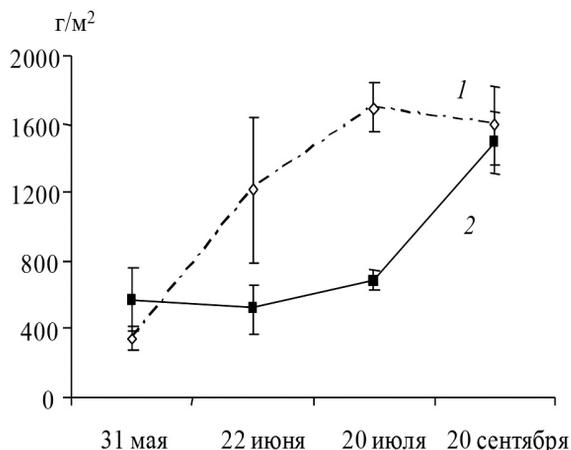


Рис. 8. Динамика накопления сухой массы растениями *Phalaroides arundinacea* третьего года жизни, 2003 г. 1 – надземная часть, 2 – подземная часть (Маслова и др., 2007).

Fig. 8. Dry weight accumulation by third summer *Phalaroides arundinacea* plants, 2003. (1) Aboveground part. (2) underground part.

Таблица 3

Морфологические параметры корневищ *Achillea millefolium* в сезонной динамике, 2009 г. (Маслова и др., 2013)

Параметр	1 июля	16 июля	28 августа	23 октября
Число корневищ, шт./растение	4.8 ± 0.8	6.2 ± 0.5	34.1 ± 8.0	22.4 ± 3.6
Длина корневищ, см	5.0 ± 0.5	9.4 ± 0.9	21.8 ± 1.0	27.7 ± 1.4
Число метамеров корневища, шт./растение	2.6 ± 0.2	4.5 ± 0.3	3.9 ± 0.4	11.2 ± 0.5
Число латеральных корневищ, шт.	–	–	2.0 ± 0.5	2.4 ± 0.7
Число узлов корневищ, шт./растение	13	28	269	444
Число сарментов, шт./растение	2.9 ± 0.6	8.6 ± 1.8	8.56 ± 1.83	4.6 ± 2.01

Примечание. Здесь и в табл. 4 прочерк означает, что латеральные побеги еще не сформированы.

снижалась до 5 °С. В сумме основные и латеральные корневища образовали более 400 метамеров и, следовательно, узлов с меристематической активностью.

Интенсивное формирование подземных побегов, их высокий меристематический потенциал обуславливают накопление биомассы растениями *A. millefolium* в течение всей вегетации (рис. 9). Наибольшая скорость прироста биомассы корневищ отмечена в фазу генеративного развития растений (июль-август), вместе с интенсивным накоплением биомассы надземных побегов (рис. 10Б). К концу периода активной вегетации (август), сухая масса корневищ составляла в среднем 10 г/растение или 30% общей биомассы растения (рис. 10А). В этот период рост надземных побегов прекращается, кривая накопления надземной биомассы выходит на плато, а увеличение биомассы корневищ продолжается вплоть до поздней осени (рис. 10Б).

Рост корневищ растений травянистого многолетника *Men-
tha arvensis* происходил с июля по август: в этот период их ко-

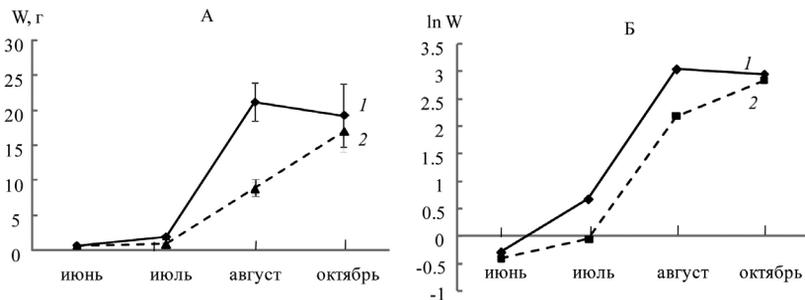


Рис. 9. Сезонная динамика сухой биомассы (А) и скорость ее накопления (Б) в надземных побегах (1) и корневищах (2) растений *Achillea millefolium* второго года жизни, 2009 г. (Маслова и др., 2013).

Fig. 9. The seasonal dynamics of dry biomass (A) and its accumulation rate (B) calculated per plant in aboveground shoots (1) and rhizomes (2) of second summer *Achillea millefolium* plants, 2009.

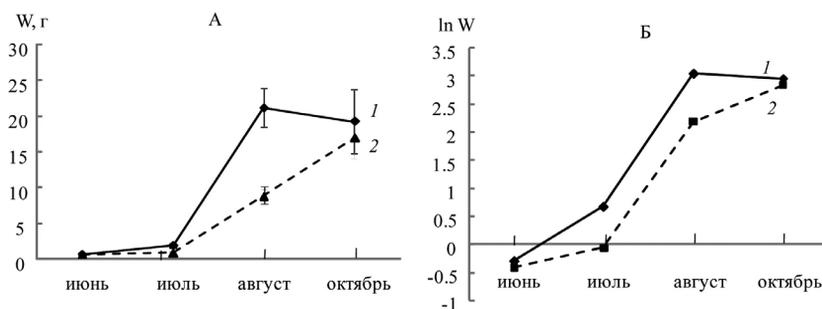


Рис. 10. Сезонная динамика сухой биомассы (А) и скорость ее накопления (Б) в надземных побегах (1) и корневищах (2) растений *Mentha arvensis* второго года жизни, 2009 г.

Fig. 10. The seasonal dynamics of dry biomass (A) and its accumulation rate (B) calculated per plant in aboveground shoots (1) and rhizomes (2) of second summer *Mentha arvensis* plants, 2009.

личество увеличивалось в среднем втрое и составляло 12 побегов/растение (табл. 4). В отличие от *A. millefolium*, корневища растений *M. arvensis* не формируют сарменты, но характеризуются более интенсивным ветвлением. Интенсивный рост латеральных корневищ наблюдали в августе, во время цветения растений. В октябре корневища имели в среднем шесть латеральных побегов с восемью-девятью метамерами. Число и длина метамеров корневища продолжали увеличиваться вплоть до конца октября, когда температура почвы снижалась до низких положительных температур. В сумме основные и латеральные корневища растения образовали более 700 метамеров или узлов с меристематической активностью.

Растения *Mentha arvensis* к фазе начала бутонизации (18 июля) накапливали 2-3 г сухой массы и характеризовались сравнительно высокой скоростью роста надземных органов и низкой – корневищ (рис. 10). К фазе цветения (август) масса

Таблица 4

Морфологические параметры корневищ *Mentha arvensis* в сезонной динамике, 2009 г.

Параметр	1 июля	18 июля	27 августа	23 октября
Число корневищ, шт./растение	3.9 ± 0.8	7.3 ± 1.1	16.2 ± 2.2	11.8 ± 1.1
Длина корневищ, см	2.9 ± 0.4	9.3 ± 0.8	25.1 ± 1.0	35.7 ± 2.4
Число метамеров корневища, шт./растение	2.2 ± 0.2	3.9 ± 0.3	8.2 ± 0.2	15.3 ± 0.9
Число латеральных корневищ, шт.	–	–	5.2 ± 0.3	5.6 ± 0.7
Число метамеров латерального корневища, шт.	–	–	3.7 ± 0.1	8.5 ± 0.6
Число узлов корневищ, шт./растение	9	29	445	742

растений возросла на порядок за счет интенсивного роста надземных побегов и корневищ. Сухая масса корневищ в этот период составляла 55% общей биомассы растений (рис. 10А). К концу вегетации (октябрь) на фоне существенного снижения сухой массы надземной части, масса корневищ продолжала увеличиваться, но с меньшей скоростью, чем в период цветения. Следует отметить, что основной фонд метамеров корневищ образуется в фазу цветения растений с июля по август: их число в этот период увеличивалось в 15 раз (табл. 4). Большая часть метамеров формировалась в конце вегетации (сентябрь, октябрь).

Таким образом, результаты изучения роста, морфологической структуры корневищ однодольных и двудольных растений свидетельствуют об интенсивном ветвлении подземных побегов и формировании значительного меристематического фонда. Основной фонд вегетативных меристем подземных побегов образуется во второй половине вегетации, после завершения вегетативного роста надземных органов растений. В этот период рост корневищ осуществлялся за счет увеличения числа и длины метамеров, что свидетельствует о продолжении процессов деления и растяжения клеток верхушечных и латеральных меристем подземных побегов при подготовке растений к периоду зимнего покоя. Закономерности роста, накопления и распределения биомассы, формирования банка подземных вегетативных меристем обусловлены репродуктивной стратегией длиннокорневищных видов растений, направленной на эффективное использование ассимилятов при генеративной и вегетативной репродукции.

2.3. Анатомическая структура подземного побега длиннокорневищного злака *Phalaroides arundinacea*

Корневище выполняет функции запасаания, вегетативного размножения и расселения. По сравнению с надземными побегами, для корневищ характерны редукция механических элементов, более сильное развитие покровных тканей, эндодермы и паренхимы, где запасаются питательные вещества (Таршис, 2003, 2007; Степанова, 2005; Плюснина, Маслова, 2010; Плюснина и др., 2013). Для изучения анатомической структуры подземные побеги фиксировали в 70%-ном этаноле. Поперечные и продольные срезы корневища просматривали в режиме светового и флуоресцентного микроскопа.

Гипогеегенное корневище *Phalaroides arundinacea* имеет хорошо выраженную метамерную структуру, в узлах образует чешуевидные листья, придаточные корни и пазушные почки. Исследования показали, что наибольший диаметр стебля кор-

невища был отмечен в апикальной части на уровне первого-второго метамеров ($10.7 \pm 0.1 \text{ мм}^2$). В базальной части (пятый-шестой метамеры) диаметр корневища был в два раза меньше, по сравнению с апикальной. Площадь сечения корневища на уровне четвертого междоузлия в летний период составляла в среднем 8 мм^2 . Более 50% от общего объема стебля подземного побега занимает паренхима первичной коры (табл. 5), клетки которой округлые или овальные на поперечном срезе, от 10 до 80 мкм в радиальном диаметре. Мелкие клетки паренхимы расположены по периферии и в прилегающих к центральному цилиндру слоях, крупные – в средней части первичной коры (рис. 11). Наличие хорошо развитой паренхимы коры обусловлено запасующей функцией корневища – многолетнего органа вегетативного размножения. Первичная кора также защищает проводящую систему подземного побега, функционирующего в течение ряда лет, от воздействия внешних факторов.

Первичная кора и центральный цилиндр корневища разграничены между собой морфологически дифференцированной эндодермой – внутренним слоем первичной коры (рис. 11). В процессе суберинизации клеточной стенки эндодермы образуется хорошо выраженная слоистость: светлые слои чередуются с темными. Светлые слои являются полисахаридными отложениями, а темные – прослойками суберина (Данилова, 1980). Слоистые вторичные оболочки наблюдаются на радиальных и внутренних тангентальных стенках клеток эндодермы. Поэтому на поперечном срезе стебля корневища утолщения имеют **U-образную форму** (рис. 12). В среднем толщина клеточной оболочки на тангентальной стенке в июле составляла 30% от радиального диаметра клетки (табл. 6). **U-образные утолщения оболочек по-**

Таблица 5

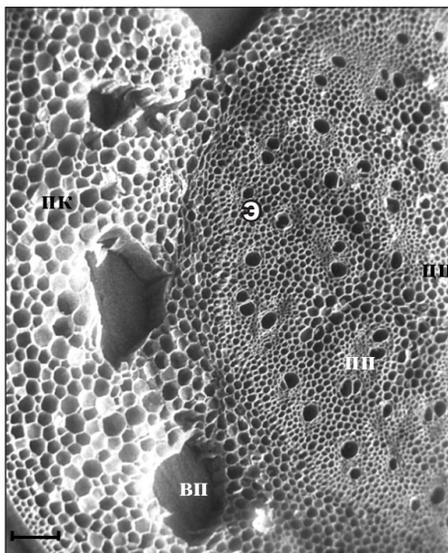
Анатомическая структура корневища *Phalaroides arundinacea* в разные сезоны 2004 г. (Плюснина, Маслова, 2010)

Показатели		Июль	Ноябрь
Площадь поперечного среза, мм ²		7.7 ± 1.4	$4.8 \pm 0.6^*$
Парциальный объем, %	коровой паренхимы	58	66
	центрального цилиндра	42	34
	проводящих пучков	11	10
Радиальный диаметр клеток, мкм	эпидермы	19.3 ± 2.4	20.2 ± 1.4
	коровой паренхимы	35.7 ± 5.5	32.2 ± 1.4
	сосудов ксилемы	47.6 ± 3.7	41.2 ± 1.6
	ситовидных	11.4 ± 1.0	10.5 ± 0.3
Число проводящих пучков		72 ± 8	$59 \pm 7^*$
Число клеток в проводящем пучке	сосудов ксилемы	3.0 ± 0.5	2.3 ± 0.2
	ситовидных	10.7 ± 0.9	14.1 ± 1.0

* Различия между параметрами в июле и ноябре статистически значимы, $P \leq 0.05$.

Рис. 11. Поперечный срез корневища *Phalaroides arundinacea* на уровне четвертого междоузлия, 2004 г. вп – воздухоносная полость, пк – первичная кора, цц – центральный цилиндр, э – эндодерма. Масштабная линейка: 0.1 мм.

Fig. 11. Scanning electron cross section micrograph of *Phalaroides arundinacea* rhizome at the 4th internode, 2004. Abbreviations: (вп) air cavity, (пк) cortex parenchyma, (цц) central cylinder, (э) endodermis. Scale bar: 0.1 mm.



являются во втором метамере, их размеры увеличиваются от апикальной к базальной части побега (табл. 7). На поперечном срезе клеток эндодермы в корневищах *P. arundinacea*

просматриваются от двух до восьми плазмодесм, которые проходят сквозь U-образные утолщения. Сохранение плазмодесм на фоне образования значительных по объему утолщений клеток имеет огромное значение для поддержания непрерывности симпластических связей в растительном организме. Роль плазмодесм в функционировании эндоплазматической сети и вакуоля в качестве общей распределительной системы растений является ключевой (Гамалей, 2006).

Рис. 12. U-образные утолщения в клетках эндодермы на поперечном сечении междоузлия корневища *Phalaroides arundinacea*, ноябрь 2004 г. пк – паренхима коры, э – эндодерма, цц – центральный цилиндр. Масштабная линейка: 5 мкм (Плюснина, Маслова, 2010).

Fig. 12. Scanning electron cross section micrograph of *Phalaroides arundinacea* rhizome internode. U-shaped wall thickenings of endodermis cells, November 2004. Abbreviations: (пк) cortex parenchyma, (э) endodermis, (цц) central cylinder. Scale bar: 5 μ m.

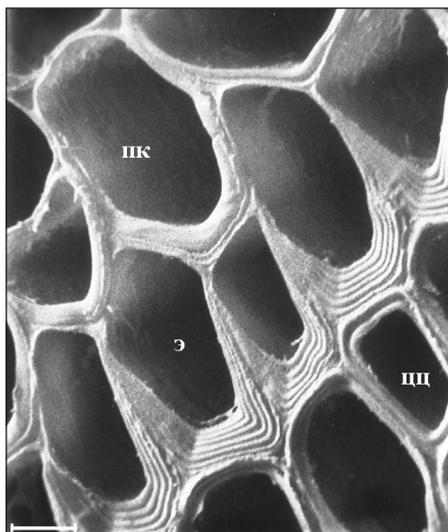


Таблица 6

**Характеристика клеток эндодермы
в корневище *Phalaroides arundinacea* в разные сезоны 2004 г.**

Показатели	Июль	Ноябрь
Радиальный диаметр клеток эндодермы, мкм	29.1 ± 2.0	23.7 ± 0.7
Толщина U-образного утолщения, мкм	8.6 ± 1.2	4.8 ± 0.6*
Число слоев в U-образном утолщении эндодермы	17 ± 1	11 ± 1*

* Различия между показателями в июле и ноябре статистически значимы, $P \leq 0.05$.

Слоистые вторичные утолщения клеточных оболочек можно наблюдать и в тканях центрального цилиндра, но они менее выражены и образуются по всему периметру клеток. Схожие по форме с U-образными вторичные утолщения клеток эндодермы выявлены также в корнях кукурузы (Эзау, 1980), в листьях рода *Isoetes* (Rolleri, Prada, 2004). В надземном стебле эндодерма не всегда определяется, а в корнях она идентифицируется хорошо (Данилова, 1980). По нашим данным, придаточные корни *P. arundinacea* имеют эндодерму с четко выраженными U-образными утолщениями клеток (рис. 13). В однолетних надземных побегах *P. arundinacea* эндодерма морфологически не выражена.

Сравнительный анализ анатомической структуры надземного, подземного побегов и корня многолетнего злака *P. arundinacea* показал, что схема расположения тканей в корневище имеет сходство с корнями злаковых растений: проводящие пучки смещены с периферийной зоны в центральную часть стебля вследствие мощного развития паренхимы первичной коры, отделенной от проводящего цилиндра эндодермой. Сходство структуры корневища и корня злаковых трав связано с тем, что подземные побеги частично выполняют функцию главного корня, который у *P. arundinacea* отмирает очень рано. Для большинства однодольных и двудольных длиннокорневищных растений характерно недоразвитие стержневого корня или его полная утрата, что связано с развитием мощной придаточной

Таблица 7

**Строение клеток эндодермы
в междоузлиях корневищ *Phalaroides arundinacea*, июль 2004 г.**

Показатели	Междоузлия					
	1	2	3	4	5	6
Радиальный диаметр клеток эндодермы, мкм	19.7 ± 2.8	23.3 ± 3.0	20.3 ± 3.0	25.3 ± 3.0	26.9 ± 3.2	22.5 ± 4.4
Толщина U-образной клеточной оболочки, мкм	Не обнаружены	2.9 ± 1.0	6.3 ± 1.0	9.0 ± 1.1	12.4 ± 1.3	12.8 ± 2.0

Примечание. 1-6 – междоузлия от апикального к базальному.

Рис. 13. U-образные утолщения в клетках эндодермы на поперечном сечении придаточного корня *Phalaroides arundinacea*, июль 2004 г.: пк – паренхима коры, э – эндодерма, пц – перицикл. Масштабная линейка: 5 мкм.

Fig. 13. Scanning electron cross sections micrograph of *Phalaroides arundinacea* additional root. U-shaped wall thickenings of endodermis cells, July 2004. Abbreviations: (пк) cortex parenchyma, (э) endodermis, (пц) pericycle. Scale bar: 5 μ m.



корневой системы на плагиотропных корневищах (Голубев, 19576).

Парциальный объем центрального цилиндра корневища на уровне третьего-четвертого междоузлий в среднем составлял 40%. Доля проводящих пучков в стебле корневища была 11%, в центральном цилиндре – 27%. Проводящие пучки закрытые, коллатерального типа, диффузно расположены в центральном цилиндре (рис. 11). По периферии центрального цилиндра образуется обкладка из склеренхимы, к которой примыкают внешние мелкие пучки. Ближе к середине проводящие пучки более крупные. В центре стебли часто наблюдали пучок концентрического типа (амфивазальный), который является, по-видимому, результатом слияния нескольких (двух или трех) проводящих пучков. Проводящие пучки состоят из первичных тканей, содержат в среднем три трахеальных элемента ксилемы и 11 ситовидных элементов флоэмы. Флоэма включает в себя также клетки-спутники. На уровне четвертого междоузлия на поперечном срезе корневища насчитывается в среднем 70 пучков. В коре корневища *P. arundinacea* встречаются проводящие пучки следов чешуевидных листьев, не вошедшие в стелу. Часть клеток коровой паренхимы со временем разрушается с образованием полостей между проводящими пучками листовых следов (рис. 11).

Исследования ультраструктуры клеток коровой паренхимы и паренхимы центрального цилиндра в междоузлиях из средней части корневища *P. arundinacea* выявили различия между числом и структурой пластид в них. На срезе клетки коровой паренхимы насчитывалось пять-семь крупных амилопла-

стов со средней площадью сечения 11.3 ± 2.1 мкм². Пластиды имели электронно-плотную строму, содержали по три-пять зерен крахмала и шесть-восемь пластоглобул. Парциальный объем зерен крахмала составлял $30 \pm 5\%$. В паренхимных клетках центрального цилиндра пластиды встречались значительно реже, площадь их среза с крахмалом составляла 1.6 ± 0.7 мкм².

Корневища *P. arundinacea* образуют латеральные подземные побеги третьего и четвертого порядка в течение всего вегетационного периода. С наступлением осени, когда надземная часть отмирает, конус нарастания большинства корневищ формирует зачатки фотосинтезирующих листьев новой генерации. Сравнительное изучение анатомической структуры подземного побега *P. arundinacea* на разных этапах морфогенеза показало, что с наступлением осени корневище образует метамеры с более тонкими междоузлиями по сравнению с летним периодом. Площадь поперечного сечения корневища сокращается на 38%, происходит уменьшение доли центрального цилиндра и увеличение парциального объема коровой паренхимы (табл. 6). Это свидетельствует об усилении запасающей функции корневища и перераспределении нагрузок в транспортной системе растения. Аналогичные результаты были получены для корневищ растений рода *Mentha*, у которых в период осенних заморозков отмечено уменьшение толщины флоэмно-ксилемного комплекса и увеличение толщины первичной коры (Жондратьева и др., 2005).

С наступлением осени сокращается транспирационный ток, обусловленный испарением влаги с поверхности надземной части растений. Возможно, с этим связано формирование меньших по диаметру и числу сосудов ксилемы в осенний период (табл. 6). Число ситовидных элементов флоэмы в проводящем пучке и в центральном цилиндре, напротив, в ноябре выше, чем в июле. Следовательно, происходит сохранение объемов флоэмы на фоне снижения показателей проводящих пучков и центрального цилиндра в целом. Отмирание надземных однолетних побегов и формирование побегов новой генерации приводят к активному перераспределению пластических веществ между надземной и подземной частями растения в период подготовки к зиме.

Осенью в растениях происходят сложнейшие морфофизиологические процессы, ультраструктурные перестройки клеток, органелл и мембран, что способствует адаптации растений к низким температурам. В паренхимных клетках междоузлий, зафиксированных в ноябре, пластиды представлены редко встречающимися лейкопластами, не содержащими крахмал. Обнаружены снижение в 1.5 раза числа слоев во вторичном утолщении клеток эндодермы и уменьшение в два раза тол-

щины слоистых клеточных оболочек эндодермы (табл. 7). Это может быть связано с частичным использованием содержимого клеточных оболочек, в том числе и эндодермы, в процессах накопления клетками низкомолекулярных сахаров. Это предотвращает вымерзание корневищ при зимовке. В экспериментах на растениях озимой пшеницы было выявлено, что на начальном этапе процесс адаптации к низким температурам осуществляется за счет деградации части клеточных структур и их использования в качестве источников углерода и энергии при формировании устойчивой к низким температурам ультраструктуры (Аюпова и др., 2001; Климов и др., 2010). В работе Lee с соавт. (2007) показано, что элементы клеточных стенок листьев арабидопсиса (пектин, гемицеллюлоза) в условиях недостатка сахаров при ингибировании фотосинтеза подвергались деградации. В целом существует проблема изучения постсинтетических модификаций клеточной стенки растений, связанная со сложностью выделения полимеров, нерегулярностью их строения и локальностью изменений, происходящих в клеточной оболочке (Горшкова, 2007). Полагаем, что вопрос сезонных изменений клеточных оболочек механических тканей подземных побегов – корневищ требует более детальных исследований.

Таким образом, изучение анатомической структуры корневища многолетнего злака *P. arundinacea* выявило пропорциональное развитие запасающей паренхимы и проводящих тканей, что обусловлено функциональным назначением корневища, способностью транспортировать и запастись питательные вещества. Характерной особенностью анатомической структуры корневища многолетнего злака является наличие морфологически дифференцированной эндодермы с вторичными слоистыми утолщениями. Осенью происходит сокращение площади поперечного сечения подземного побега, уменьшение доли центрального цилиндра и увеличение парциального объема коровой паренхимы. Это может свидетельствовать об усилении запасающей функции и снижении проводящей роли корневища в связи с подготовкой растений к зиме.

2.4. Сезонные и возрастные изменения анатомической структуры подземных побегов длиннокорневищных травянистых растений разных эколого-ценотических групп

Модельными объектами были корневищные многолетники луговой (*Mentha arvensis* и *Achillea millefolium*) и лесной (*Paris quadrifolia*, *Maianthemum bifolium*) эколого-ценотических групп. *P. quadrifolia* формирует толстое (3-7 мм в диаметре) корневище, расположенное в почве на глубине около 5 см

(Бельков и др., 1974). *M. bifolium* имеют тонкое, гипогоегенное корневище, которое располагается на глубине 3-4 см (Полянская, 2006). *M. arvensis* образуют гипогоегенное ползучее корневище с длинными междуузлиями, которое развивается на глубине 5-15 см (Онтогенетический атлас..., 2007). *A. millefolium* формирует гипогоегенное ползучее шнуровидное корневище (Чиков и др., 1983).

Сезонные изменения анатомической структуры корневищ.

У исследованных видов 50% и более от объема междуузлия подземного побега занимает запасаящая ткань (табл. 8). Корневища лесных ранневесенних видов *P. quadrifolia* и *M. bifolium* отличались наибольшим развитием паренхимы первичной коры, которая составила в летний период в среднем 80% от общего объема междуузлия. Характерной особенностью запасящей паренхимы *P. quadrifolia* является накопление в ее клетках большого количества крахмала (рис. 14). В клетках подземных побегов *P. quadrifolia* и *M. bifolium* отмечено отложение кристаллов оксалата кальция. В подземных побегах *M. arvensis* в области выступающих ребер под эпидермой формируется многорядная колленхима, выполняющая механическую функцию (рис. 15). Клеточные оболочки колленхимы не одревесневают, и степень ее развития различается у разных особей одного вида.

Проводящие пучки в подземных побегах изученных видов располагаются по периферии проводящего цилиндра, центральная часть которого занята паренхимными клетками. У *P. quadrifolia* развиваются амфивазальные, у *M. arvensis* и *M. bifolium* – закрытые коллатеральные проводящие пучки, у корневищ *A. millefolium* – открытые коллатеральные (рис. 15, 16). По периферии коровой паренхимы подземных побегов *P. quadrifolia* располагаются мелкие коллатеральные проводящие пучки листового следа. В корневищах *M. arvensis* кроме четырех основных пучков, содержащих флоэму и ксилему, формируется большое количество дополнительных пучков, в которых элементы ксилемы замещены механической тканью – склеренхимой (рис. 16). Межпучковая паренхима, как правило, склерифицирована, в результате чего образуется сплошное кольцо из склеренхимы по периферии центрального цилиндра.

Для подземных побегов *A. millefolium* характерно образование механической ткани в виде обкладок проводящих пучков со стороны флоэмы (волокна протофлоэмы) и ксилемы (рис. 15, 16). Клетки механической ткани корневищ *M. arvensis* и *A. millefolium* являются живыми, а их клеточные оболочки утолщены незначительно.

Внутренний слой первичной коры корней сосудистых растений имеет особые свойства клеточных оболочек, связанные с формированием поясков Каспари, и называется эндодермой

Таблица 8
Анатомическая структура междоузлий в корневищах травянистых многолетних растений в летний период 2008 г.
 (Плюснина и др., 2013)

Показатели	Виды							
	<i>Paris quadrifolia</i>		<i>Maianthemum bifolium</i>		<i>Mentha arvensis</i>		<i>Achillea millefolium</i>	
Площадь поперечного среза, мм ²	Июль	Октябрь	Июль	Октябрь	Июль	Октябрь	Июль	Октябрь
	6.4 ± 1.1	7.2 ± 0.5	0.6 ± 0.1	0.7 ± 0.1	2.0 ± 0.4*	8.2 ± 1.1*	1.9 ± 0.1	2.6 ± 0.3
Парциальный объем, %	89.1	87.8	77.9	77.5	47.7	34.9	57.1	56.4
	10.9	12.2	22.1	22.5	62.3	65.1	42.9	43.6
Число рядов клеток паренхимы первичной коры	16.8 ± 1.5	17.3 ± 0.6	5.5 ± 0.6	5.9 ± 0.7	6.7 ± 0.5	8.2 ± 0.5	7.6 ± 0.2	7.0 ± 0.6
	6.8 ± 0.7	7.7 ± 0.5	5.4 ± 0.5	5.8 ± 0.4	9.9 ± 1.1*	18.6 ± 2.5**	12.3 ± 1.6	13.9 ± 1.0
Число сосудов ксилемы в проводящем пучке	24.3 ± 3.8	31.7 ± 3.2	11.4 ± 2.8	12.4 ± 3.5	11.2 ± 1.3	13.6 ± 2.7	5.9 ± 1.7	7.7 ± 1.4
	66.8 ± 1.6	70.4 ± 1.4	48.9 ± 6.4	46.5 ± 4.1	42.8 ± 3.4	52.4 ± 3.4	34.9 ± 2.0	35.4 ± 1.3
Радиальный диаметр клеток, мкм	56.9 ± 4.0	54.5 ± 2.3	34.1 ± 5.1	33.0 ± 4.7	78.3 ± 3.7	79.1 ± 3.6	72.6 ± 4.8	80.3 ± 4.9
	31.8 ± 0.9	32.1 ± 0.4	23.6 ± 3.4	22.6 ± 3.1	19.0 ± 0.81*	9.7 ± 0.41*	13.9 ± 0.5	14.9 ± 0.3
Первичная кора / центральный цилиндр	8.2	7.2	3.5	3.4	0.8	0.5	1.3	1.3

Примечание. ¹ – число дополнительных проводящих пучков; | – число сосудов ксилемы в основных проводящих пучках; * – различия статистически значимы, P ≤ 0.05.

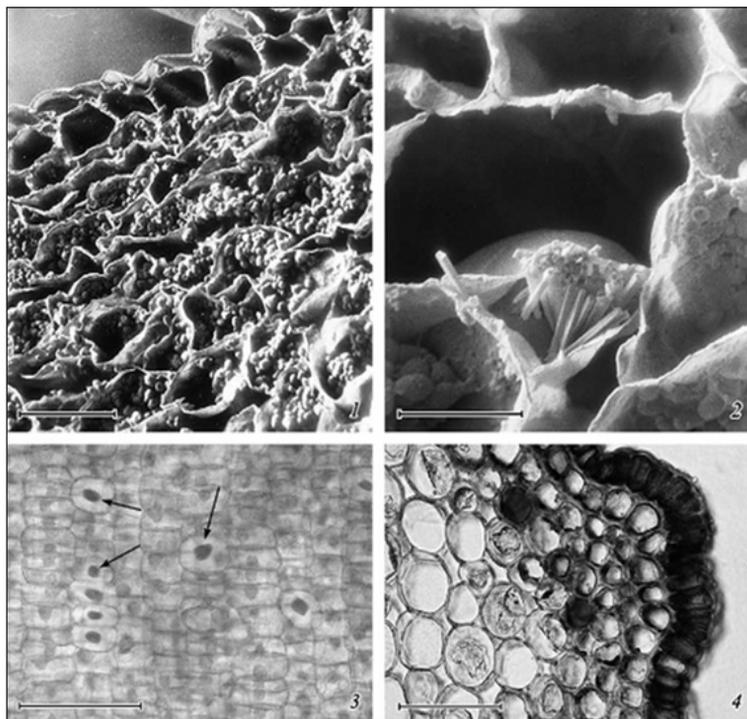


Рис. 14. Коровая паренхима корневищ, 2008 г. 1 – зерна крахмала в клетках паренхимы *Paris quadrifolia*. Поперечный срез. Сканирующий электронный микроскоп. 2 – кристаллы оксалата кальция в клетке паренхимы *P. quadrifolia*. Поперечный срез. Сканирующий электронный микроскоп. 3 – кристаллы оксалата кальция в верхушке корневища *Maianthemum bifolium* (стрелки). Продольный срез. Световой микроскоп. 4 – уголковая колленхима в корневище *Mentha arvensis*. Поперечный срез. Световой микроскоп. Масштабные линейки, мкм: 1, 4 – 100; 2, 3 – 50.

Fig. 14. Cortex parenchyma of rhizomes, 2008. (1) starch grains in parenchyma cells of *Paris quadrifolia*. Cross section. Scanning electron microscopy; (2) calcium oxalate crystals in *P. quadrifolia* parenchymal cell. Cross section. Scanning electron microscopy; (3) calcium oxalate crystals in *Maianthemum bifolium* apex (arrows). Longitudinal section. Light microscopy; (4) angular collenchyma in *Mentha arvensis* rhizome. Cross section. Light microscopy. Scale bars: (1), (4) 100 μm ; (2), (3) 50 μm .

(Эзау, 1980). Отмечено, что в стеблях хвойных и покрытосеменных растений морфологически дифференцированная эндодерма часто отсутствует или представлена крахмалоносным влагалищем (Данилова, 1980). Наши результаты показали, что в корневищах всех изученных видов эндодерма дифференцирована, находится на разных стадиях развития (рис. 15) и не всегда визуализируется под обычным световым микроскопом. Использование метода флуоресценции позволяет распознать формиро-

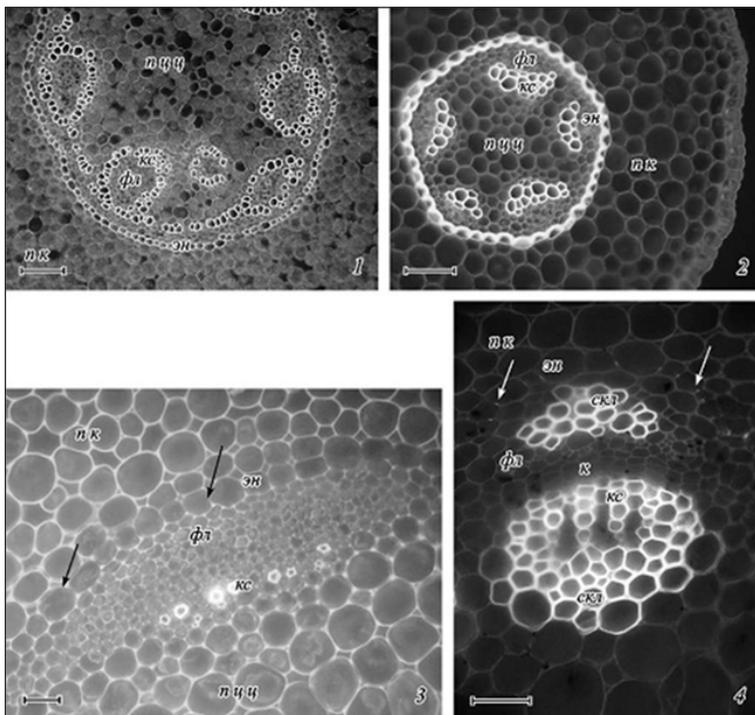


Рис. 15. Строение эндодермы в подземных побегах корневищных растений, 2008 г. Поперечный срез. Флуоресцентная микроскопия. 1 – *Paris quadrifolia* (июль). Морфологически дифференцированная эндодерма. 2 – *Maianthemum bifolium* (июль). Образование U-образных клеточных оболочек эндодермы. 3 – *Mentha arvensis* (октябрь). Эндодерма на стадии формирования изгиба клеточной стенки (стрелки). 4 – *Achillea millefolium* (июль). Эндодерма на стадии формирования поясков Каспари (стрелки); к – камбий, кс – ксилема, пк – первичная кора, пцц – паренхима центрального цилиндра, скл – склеренхима, фл – флоэма, эн – эндодерма. Масштабные линейки, мкм: 1, 2 – 100; 3, 4 – 50.

Fig. 15. Endodermis structure in plant rhizomes, 2008. Cross section. Fluorescence microscopy. (1) *Paris quadrifolia* (July). Morphologically differentiated endodermis. (2) *Maianthemum bifolium* (July). Endodermis with U-shaped wall thickenings. (3) *Mentha arvensis* (October). Endodermis formation stage of bending the cell wall (arrows). (4) *Achillea millefolium* (July). Endodermis with the Casparian bands (arrows). Abbreviations: (к) cambium, (кс) xylem, (пк) cortex, (пцц) central cylinder parenchyma, (скл) sclerenchyma, (фл) phloem, (эн) endodermis. Scale bars: (1), (2) 100 µm; (3), (4) 50 µm.

вание поясков Каспари (Meyer et al., 2009). Клеточные оболочки эндодермы наиболее развиты у растений *M. bifolium*. На поперечном срезе корневища отмечены характерные U-образные утолщения клеточной оболочки эндодермы (рис. 15).

Таким образом, сравнительное изучение анатомической структуры междоузлий корневищ показало, что у видов луго-

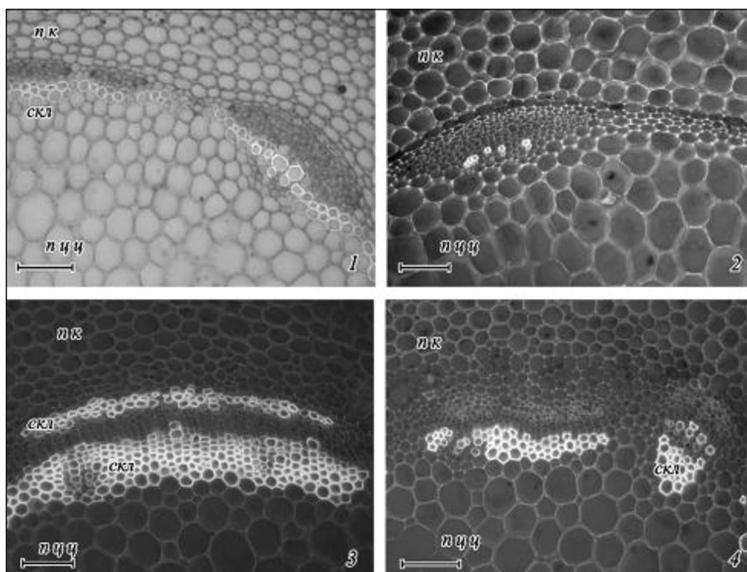


Рис. 16. Склеренхима в центральном цилиндре корневища, 2008 г. Поперечный срез. Флуоресцентная микроскопия. *Mentha arvensis*: 1 – июль, 2 – октябрь. *Achillea millefolium*: 3 – июль, 4 – октябрь. *пк* – первичная кора, *пцц* – паренхима центрального цилиндра, *скл* – склеренхима. Масштабные линейки, мкм: 1, 2, 3, 4 – 100.

Fig. 16. Sclerenchyma in rhizome central cylinder. Cross section. Fluorescence microscopy. *Mentha arvensis*: (1) July, (2) October. *Achillea millefolium*: (3) July, (4) October. Abbreviations: (*пк*) cortex, (*пцц*) central cylinder parenchyma, (*скл*) sclerenchyma. Scale bars: (1), (2), (3), (4) 100 μ m.

вой эколого-ценотической группы *M. arvensis* и *A. millefolium* коровая паренхима и центральный цилиндр развиты в равной степени, а у лесных видов *P. quadrifolia* и *M. bifolium* больший объем корневища занимает запасная паренхима первичной коры. Эти различия могут быть обусловлены таксономическими особенностями, а также различиями в жизненной стратегии видов. *P. quadrifolia* и *M. bifolium* – ранневесенние растения с короткой вегетацией, характеризуются медленным ростом корневищ. Это приводит к превалированию функции запаса над проводящей функцией в корневищах. В отличие от лесных видов, луговые растения *M. arvensis* и *A. millefolium* – это быстрорастущие, вегетативно-подвижные виды с равномерным развитием запасной и проводящей ткани. Наличие или отсутствие механической ткани в подземных побегах может быть связано с плотностью почвенного субстрата. В лесных сообществах, на глубине обитания подземных побегов корневищных травянистых растений (2-9 см), почва супесчаная с тонколистватой структурой, поэтому механическая ткань в корневищах

P. quadrifolia и *M. bifolium* не развита. Растения *M. arvensis* и *A. millefolium* растут на более плотных луговых почвах, представленных легким суглинком, что, по-видимому, определяет развитие склеренхимы.

В осенний период в подземных побегах корневищных растений осуществляются структурно-функциональные перестройки, связанные с подготовкой растений к зимнему покою и адаптации к низким температурам (Маслова и др., 2007). Осенью наблюдали изменения в структуре корневищ изучаемых растений, особенно у *M. arvensis*, подземные побеги которой характеризуются быстрым ростом, активным ветвлением и ранней партикуляцией (табл. 9). Наибольшие изменения выявлены в проводящей системе корневищ. Отмечено увеличение числа проводящих пучков в центральном цилиндре за счет повышения количества дополнительных (неполных) пучков. При этом в основных пучках наблюдали снижение диаметра водопроводящих элементов ксилемы вполтину. В результате, соотношение первичная кора/центральный цилиндр уменьшается в осенний период.

Выявлены сезонные изменения механической ткани корневищ луговых видов (рис. 16). В летний период у *A. millefolium* склеренхимная обкладка проводящих пучков отмечена со стороны флоэмы и ксилемы. Осенью обкладка сохраняется только со стороны ксилемы. У *M. arvensis* летом четко выражено кольцо механической ткани по периферии центрального цилиндра. К осени склеренхима в подземном побеге *M. arvensis* или не выявляется, или слабо развита. Сокращение объемов механической ткани в осенних корневищах происходит, по-видимому, в результате модификации клеточных стенок элементов склеренхимы, клетки которой являются живыми в тканях растущих корневищ текущего года развития. Методом флуоресцентной микроскопии показано отсутствие утолщений клеточных оболочек волокон протофлоэмы и межпучковой паренхимы, характерных для летнего периода.

В целом показаны закономерности изменения анатомической структуры и ультраструктуры корневищ, обусловленные

Таблица 9

Морфофизиологические характеристики растения *Paris quadrifolia*, 2008 г.

Параметры		Июль	Август
Сухая масса, г/особь	целое растение	2.3 ± 0.4	1.8 ± 0.3
	подземная часть	1.2 ± 0.2	1.3 ± 0.2
Длина корневища, см		22.5 ± 1.8	21.1 ± 2.5
Длина молодого подземного побега, см		2.8 ± 0.2	4.6 ± 0.3
Число метамеров корневища, шт.		11.1 ± 0.9	11.9 ± 1.6
Число метамеров молодого корневища, шт.		2.0 ± 0.1	2.5 ± 0.2

их функциональной активностью, адаптацией к смене сезонов года и эколого-ценотическим условиям обитания многолетних растений. У большинства изученных видов сезонные изменения связаны с увеличением парциального объема коровой паренхимы, сокращением доли центрального цилиндра, уменьшением толщины клеточных оболочек эндодермы, объема склеренхимы в междоузлиях корневищ, что обусловлено снижением транспортной и возрастанием запасающей функций и процессами адаптации подземных побегов к зимнему покою.

Возрастные изменения анатомической структуры корневищ. *Paris quadrifolia* является удобной моделью для изучения возрастных изменений анатомической структуры подземных побегов. Корневища этого вида моноподиально нарастают и имеют четкую морфологическую структуру, формируют два три метамера в год. Весной надземные побеги *P. quadrifolia* появляются из почек возобновления корневища, перезимовавшего в почве. В летний период доля корневищ составляла 70% от биомассы целого растения (табл. 9). Длина подземных побегов варьировала от 10 до 40 см в зависимости от возраста особи, а число метамеров составляло в среднем 10. Ежегодно формируются подземные побеги длиной до 5 см с двумя-тремя метамерами. Средний возраст изученных особей составлял 6-8 лет.

Исследования показали, что метамеры разного возраста различаются по длине и толщине. Наибольший объем имели междоузлия побегов первого-третьего года жизни (табл. 10). В них отмечено большее число рядов клеток паренхимы первичной коры и увеличение диаметра клеток паренхимы центрального цилиндра, числа и размеров проводящих пучков и их элементов по сравнению с междоузлиями пятого-восьмого года жизни. В результате наблюдали изменения парциального объема первичной коры и центрального цилиндра в междоузлиях разного возраста. Соотношение объемов первичной коры и центрального цилиндра уменьшалось в молодых междоузлиях, что свидетельствует о более активной проводящей функции в растущих метамерах подземного побега. Особенности более старых междоузлий корневищ *P. quadrifolia* связаны с возрастанием доли запасающей паренхимы. О превалировании запасающей функции над проводящей в стареющей части корневища косвенно может свидетельствовать повышение соотношения углерод/азот, отражающее снижение уровня физиологической активности. В 5-8-летних метамерах подземного побега соотношение углерод/азот составляло 30, что на 30% выше по сравнению с молодыми метамерами.

Таким образом, выявлены закономерности анатомической структуры подземных побегов корневищных растений, обусловленные многолетним развитием и их запасающей функци-

Таблица 10
Изменения морфолого-анатомической структуры корневища в онтогенезе *Paris quadrifolia*, 2008 г.

Показатели	Год жизни						
	Первый	Второй	Третий	Пятый	Седьмой-восьмой		
Площадь поперечного среза, мм ²	7.2 ± 0.5	7.0 ± 1.3	6.1 ± 1.3	4.1 ± 0.9	4.3 ± 0.9		
Длина междоузлия, мм	17.6 ± 2.4	18.1 ± 1.9	14.7 ± 2.6	9.8 ± 1.2	8.3 ± 1.8		
Объем междоузлия, мм ³	127	127	90	40	36		
Число рядов клеток паренхимы первичной коры	17.3 ± 0.6	17.8 ± 0.3	15.8 ± 0.1	14.6 ± 0.4	13.2 ± 0.3		
Число проводящих пучков	6.7 ± 0.5	6.8 ± 0.2	5.4 ± 0.6	6.1 ± 0.1	3.7 ± 0.3		
Число проводящих элементов	31.7 ± 3.2	30.9 ± 0.6	25.2 ± 1.6	24.5 ± 0.4	19.8 ± 0.7		
	сосуды ксилемы	21.4 ± 0.9	21.8 ± 0.1	17.3 ± 2.2	18.6 ± 1.3	17.7 ± 0.5	
Диаметр клеток, мкм	70.4 ± 1.4	73.6 ± 3.0	73.9 ± 0.9	69.2 ± 1.8	71.4 ± 2.1		
	паренхима центрального цилиндра	54.5 ± 2.3	56.6 ± 0.8	55.6 ± 0.6	47.2 ± 2.0	44.1 ± 0.9	
	сосуды ксилемы	32.1 ± 0.4	33.2 ± 1.5	32.6 ± 0.5	26.1 ± 0.2	27.1 ± 3.2	
Объем первичной коры / центрального цилиндра	15.3 ± 0.3	16.1 ± 0.1	14.1 ± 0.2	13.8 ± 0.9	14.1 ± 0.9		
	7.2	7.3	8.7	8.6	12		

ей, определены количественные показатели в сезонной динамике роста корневищ. Показано значительное развитие паренхимы первичной коры подземного побега корневищных многолетников, внутренний слой клеток которой часто дифференцируется в эндодерму со слоистыми вторичными утолщениями. Осенью обнаружены структурные изменения, связанные со снижением транспортной функции и усилением запасающей роли корневища при подготовке растений к зимнему покою. Показана взаимосвязь анатомической структуры подземных побегов с эколого-ценотической приуроченностью корневищных растений и их жизненной стратегией, ритмом сезонного развития.

3. ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФОРМИРОВАНИЯ, РОСТА И УСТОЙЧИВОСТИ ПОДЗЕМНОГО МЕТАМЕРНОГО КОМПЛЕКСА

Изучение онтогенетических и экологических аспектов роста и функционирования подземного метамерного комплекса корневищных многолетников имеет важное значение для выявления механизмов регуляции морфогенеза и адаптивных реакций корневищ в условиях холодного климата. Качественным переходным этапом в морфогенезе подземного побега и онтогенеза растения в целом является период покоя, физиологическая природа которого до сих пор остается мало исследованной. Актуально изучение особенностей и закономерностей роста и метаболизма подземных побегов в зависимости от эколого-ценотической приуроченности, ритма сезонного развития растений, что необходимо для понимания роли подземного метамерного комплекса в реализации жизненной стратегии «длинно-корневищный многолетник».

3.1. Метаболическая активность и гормонально-трофическая регуляция роста, развития и покоя корневищ

Подземные побеги обеспечивают успешное прохождение онтогенеза корневищных многолетних растений, осуществляют перезимовку и отрастание весной. Важным этапом в морфогенезе подземных побегов является осенне-зимний период, когда происходит закладка и формирование почек будущего года, осуществляется перестройка механизма диагравитропизма в отрицательный гравитропизм, после чего почка формирует ортотропный побег. Почки возобновления корневищных многолетников, располагаясь на определенной глубине в почве, избегают действия низкой отрицательной температуры и практически не испытывают потери воды зимой.

3.1.1. Сезонные изменения роста и метаболической активности подземных побегов *Achillea millefolium*

Формирование подземных побегов у длиннокорневищного многолетника *Achillea millefolium* происходит во второй половине вегетации (июль-август) и продолжается вплоть до позд-

ней осени. В отличие от надземных побегов, рост и накопление биомассы корневищ продолжалось до конца октября при температуре 5 °С на глубине 5-10 см (зона локализации корневищ). Рост корневищ осуществлялся за счет увеличения числа и длины метамеров, что свидетельствует о продолжении процессов деления и растяжения клеток верхушечных и латеральных меристем подземных побегов в осенний период.

С ростом тесно коррелирует дыхание, поставляющее метаболиты и энергию, необходимые для трансформации субстрата (ассимилятов) в биомассу (Головко, 1999). Летом, в период активной вегетации, скорость дыхания верхушек была существенно, в шесть раз, выше по сравнению с базальной частью корневищ (рис. 17). Градиент дыхания вдоль корневища сохранялся и осенью, когда скорость дыхания всех частей корневища, особенно апикальной, заметно снижалась. Наши данные показывают, что корневища растений *A. millefolium*, извлеченные из почвы в январе, после кратковременной адаптации (1 ч) в термостатируемой камере газометрической системы при 20 °С были способны поддерживать скорость дыхания на уровне 40% от величины, измеренной в летний период (табл. 11). В такой же пропорции изменялась и скорость теплопродукции в верхушечной части корневищ.

Для оценки роста как показателя запасаания энергии использовали термодинамическую модель, связывающую скорость роста с дыханием и тепловыделением (Hansen et al., 1994). Скорость роста ($R_{SG}DH_B$, мкВт/мг сухой массы) рассчитывали

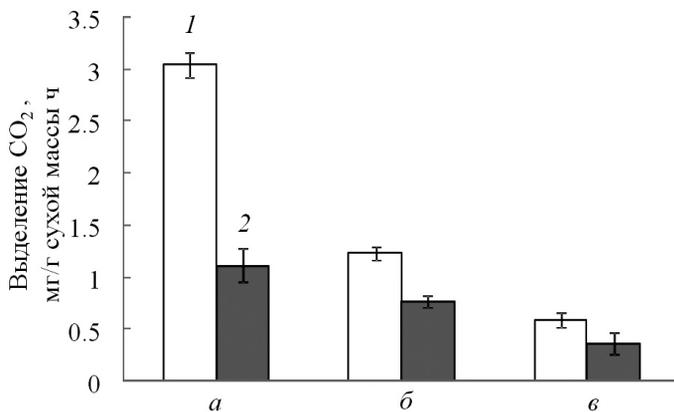


Рис. 17. Дыхание апикальной (а), средней (б) и базальной (в) части корневища *Achillea millefolium* в летний (1) и осенний (2) периоды, данные 2009-2010 гг.

Fig. 17. Respiration rates of different rhizome parts of *Achillea millefolium* in summer (1) and autumn (2) (the data were obtained in 2009-2010). (a) Apical part, (б) middle part, (в) basal part.

Таблица 11

Сезонная динамика физиолого-биохимических параметров корневищ *Achillea millefolium*, данные 2009-2010 гг. (Маслова и др., 2013)

Показатели	Июль	Октябрь	Январь
Выделение CO ₂ при 20 °С, мг/г сухой массы ч	1.31 ± 0.05	1.03 ± 0.06	0.56 ± 0.06
Тепловыделение при 20 °С, мкВт/мг сухой массы	19.3 ± 3.0	15.0 ± 2.4	8.7 ± 1.1
Температура замерзания воды верхушек корневищ, °С	-9.3 ± 0.02	-8.4 ± 0.9	-9.6 ± 0.5
Оводненность верхушек корневищ, %	90.5 ± 0.7	91.4 ± 1.7	91.3 ± 1.5
Концентрация растворимых углеводов, мг/г сухой массы	154 ± 4	215 ± 8	217 ± 5
Содержание липидов, мг/г сухой массы	132 ± 14	92 ± 10	–
ННЖК/НЖК	1.7	2.9	–
Содержание МДА, нмоль/г сухой массы	213 ± 35	370 ± 37	435 ± 20

Примечание. Прочерк – не определяли.

как разность между скоростью снабжения энергией из дыхания ($455R_{CO_2}$) и скоростью потери энергии дыхания в среду (скорость тепловыделения, q), по формуле: $R_{SG}DH_B = 455R_{CO_2} - q$. В этом уравнении скорость роста дана как скорость запасаания химической энергии в структурной биомассе ($R_{SG}DH_B$); DH_B – изменение энтальпии при включении 1 моля углерода субстрата в 1 моль углерода биомассы; 455 – константа, характеризующая величину теплоты сгорания органических соединений (углеводов) в расчете на моль O₂.

Результаты микрокалореспирометрических исследований показали, что в период активного роста корневищ (июль) скорость теплопродукции их апикальной части возрастала экспоненциально с увеличением температуры от 5 до 25 °С (рис. 18А). При 30 °С регистрировали снижение скорости теплопродукции на 20%. Зимой при прогревании верхушки корневищ от 5 до 30 °С скорость теплопродукции повышалась монотонно, но была ниже, чем летом. Дыхание верхушек было менее чувствительно к повышению температуры, чем тепловыделение (рис. 18Б). Коэффициенты Q_{10-20} и Q_{15-25} показывают, что в летний период скорость дыхания с повышением температуры на 10 °С возрастала в 1.30 и 1.15 раза соответственно. При повышении температуры от 25 до 30 °С дыхание заметно снижалось. Зимой верхушки корневищ реагировали на прогревание еще слабее.

Важно отметить, что клетки апикальной части корневищ довольно сильно оводнены, содержание воды в них составляло 90% (табл. 11). Судя по данным, полученным с помощью калориметрии, фазовый переход вода – лед в корневищах происходил при снижении температуры до -8...-9 °С. Другими слова-

ми, нет различий в температуре замерзания воды в тканях корневищ между зимним и летним периодами.

Изучение биохимических изменений в тканях корневищ в сезоне показало, что концентрация растворимых углеводов возрастала к завершению вегетационного периода на 30% (табл. 11). Зимой (январь) содержание углеводов в корневищах оставалось на том же уровне, что и в октябре. В пуле растворимых углеводов присутствовали моно-, ди- и олигосахариды (табл. 13). Их концентрация варьировала в зависимости от сезона и части корневища. В августе наибольшее количество сахаров, преимущественно моносахаров (80%), накапливалось в верхушечной части. В январе содержание сахаров в верхушке корневищ уменьшалось более чем в 1.5 раза, в средней части корневищ оставалось на том же уровне, а в базальной части даже возрастало. При этом основную долю, 60%, во всех частях корневища составляли олигосахариды.

Летом на долю липидов приходилось около 13% сухой биомассы корневищ (табл. 11). Осенью их количество заметно снижалось. Одновременно отмечали значительное увеличение соотношения ненасыщенные/насыщенные жирные кислоты (ННЖК/НЖК) (табл. 11). Среди ННЖК преобладала линолевая кислота, среди НЖК – пальмитиновая, на их долю приходилось соответственно 50 и 35% суммы всех высших жирных кислот. Судя по содержанию малонового диальдегида (МДА), уровень перекисного окисления

липидов в корневищах был сравнительно высоким. Сезонные изменения этого показателя сильно выражены: зимой содержание МДА в корне-

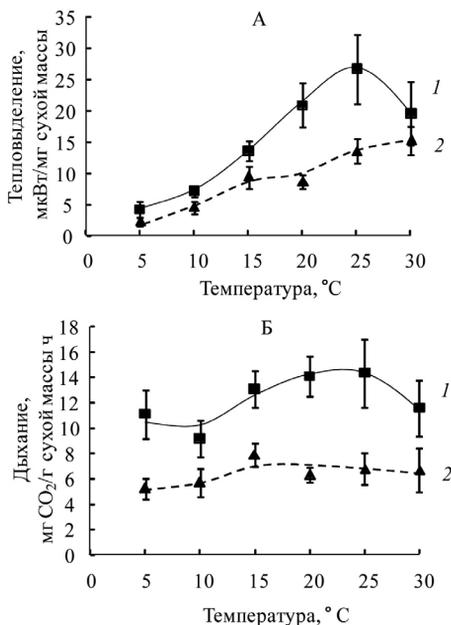


Рис. 18. Температурная зависимость тепловыделения (А) и дыхания (Б) корневищ *Achillea millefolium* в сезонной динамике. Данные микрокалориметрического метода. 1 – июль 2009 г., 2 – январь 2010 г. (Маслова и др., 2013).

Fig. 18. The temperature dependence of heat emission (A) and respiration rate (B) in apical part of *Achillea millefolium* rhizomes at different seasons. The data were obtained by microcalorimetry. (1) July 2009, (2) January 2010.

вищах было вдвое выше, чем летом. Концентрация МДА в пересчете на липиды в летний период составляла 1.6 нмоль/мг липидов и возрастала к осени в 2.5 раза.

Изучение гормонального статуса (Скоробогатова и др., 1999) корневищ *A. millefolium* выявило значительные сезонные изменения уровня активности цитокининов, гиббереллинов, ИУК и АБК (рис. 19). Все исследованные фитогормоны, за исключением гиббереллинов, проявляли наибольшую активность в июле. К осени содержание ИУК и АБК снижалось в 15-18 раз, цитокининов – в четыре раза, а гиббереллинов возрастало почти в пять раз. После перезимовки, к началу нового сезона вегетации (май), отмечали заметное увеличение содержания цитокининов, ИУК и АБК по сравнению с осенним периодом. Лишь уровень гиббереллинов (ГК) был очень низким.

Таким образом, формирование подземных побегов у длиннокорневищного многолетника *A. millefolium* происходит во второй половине вегетационного периода и их рост продолжается вплоть до конца октября при низкой положительной температуре на глубине локализации корневищ. Рост корневищ осуществлялся в результате увеличения числа и длины метамеров.

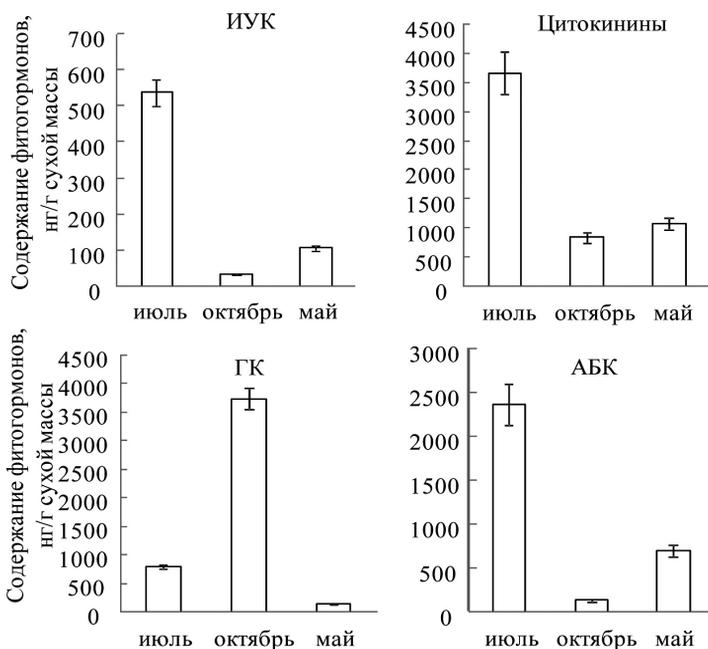


Рис. 19. Сезонные изменения содержания свободных фитогормонов в корневищах *Achillea millefolium*, 2009 г. (Маслова и др., 2013).

Fig. 19. Seasonal changes in content of phytohormones in *Achillea millefolium* rhizomes (the experiment was performed in 2009).

Это свидетельствует о продолжении процессов деления и растяжения клеток верхушечных и латеральных меристем подземных побегов в позднеосенний период. Данное заключение подтверждается также сравнительно высокой дыхательной способностью апикальной части корневища, которая сохранялась и после завершения периода активной вегетации (рис. 17). В апикальных зонах корневища происходят рост-активные процессы при подготовке растений к зиме, связанные с закладкой почек, процессами перестройки механизма диагравитропизма в отрицательный гравитропизм в конусе нарастания подземного побега. На будущий год это обеспечит формирование надземных ассимилирующих побегов.

Модель, предложенная Хансеном с соавт. (Hansen et al., 1994), была успешно апробирована для оценки энергетического баланса отрастающих почек древесных и кустарничков в условиях таежной зоны (Бойко и др., 2009; Малышев, 2009). Модель связывает рост, дыхание и тепловыделение, позволяя оценить рост как запасание энергии. Используя данные, приведенные на рис. 28, мы получили зависимости скорости роста верхушки корневищ *A. millefolium* от температуры (рис. 20). Их анализ показал, что подземные побеги способны к росту в диапазоне температур от 5 до 25 °С. Высокая скорость роста сохранялась при изменении температуры от 5 до 15 °С. Дальнейшее повышение температуры приводило к снижению скорости запасания энергии до очень низких значений при 30 °С. Следова-

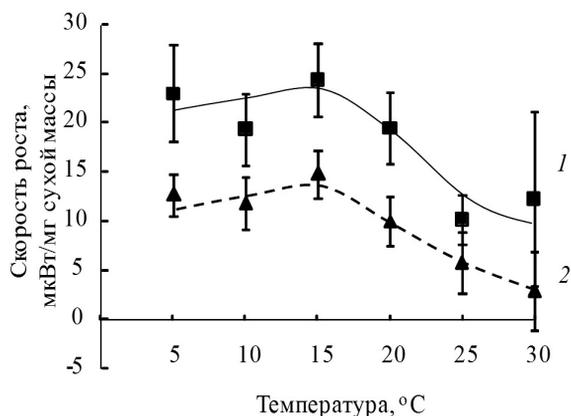


Рис. 20. Температурная зависимость скорости роста корневищ *Achillea millefolium* в июле 2009 г. (1) и январе 2010 г. (2). Данные рассчитаны по результатам микрокалориметрического определения дыхания и тепловыделения.

Fig. 20. The temperature dependence of growth activity of *Achillea millefolium* rhizomes in July 2009 (1) and January 2010 (2). The data were calculated using the results of microcalorimetric determination of respiration and heat emission rates (Hansen et al., 1994).

тельно, температурный оптимум роста корневищ находится в области низких и умеренных положительных температур, что понятно, учитывая адаптированность исследованных растений к произрастанию на Севере. С использованием биологической калориметрии нами было установлено, что температура заморозания воды в верхушках корневищ составляла $-8...-9$ °С независимо от сезона. В зимний период температура фазового перехода раствора, содержащегося в тканях апикальной части корневищ, была примерно втрое ниже температуры почвы в зоне их локализации. Это обеспечивает надежную защиту подземного метамерного комплекса корневищных растений во время перезимовки.

Устойчивость растений к отрицательным температурам в значительной степени обусловлена накоплением осмотически активных веществ, в частности низкомолекулярных углеводов. Сахара снижают температуру заморозания внутриклеточного раствора, препятствуют повреждению белково-липидного комплекса клеточных мембран, тормозят процессы свободно-радикального окисления биологически важных макромолекул при низких температурах (Трунова, 2007; Колупаев, Трунова, 1992; Дерябин и др., 2007). Полагают, что «запуск» комплекса адаптивных реакций растений к низким температурам происходит после увеличения внутриклеточной концентрации водорастворимых углеводов (Климов, 2001). В корневищах *A. millefolium* содержание растворимых сахаров поддерживалось на довольно высоком уровне и во время летней вегетации, и во время зимнего покоя растений. Однако максимальная концентрация сахаров в апикальной зоне корневищ была отмечена в период активного роста и ветвления корневищ в фазу плодоношения растений (табл. 12). Накопление сахаров способствует усилению деления и дифференциации клеток в меристематических зонах подземных органов (Hánisch, Breteler, 1981). Являясь исходным материалом для пластического и энергетического обмена, сахара могут действовать как сигнальные молекулы, участвующие в регуляции морфогенеза (Veyres et al., 2008).

Таблица 12

Градиент содержания растворимых углеводов (мг/г сухой массы) в тканях корневища *Achillea millefolium*, 2009-2010 гг.

Период развития	Часть корневища	Моносахариды	Дисахариды	Олигосахариды	Сумма сахаров
Плодоношение (август)	Апикальная	336.0 ± 2.0	46.6 ± 0.5	41.7 ± 2.5	424 ± 3
	Средняя	144.3 ± 4.6	46.2 ± 1.0	72.6 ± 2.3	263 ± 5
	Базальная	38.6 ± 1.2	30.3 ± 0.3	88.9 ± 1.6	158 ± 2
Покой (январь)	Апикальная	42.6 ± 2.0	53.1 ± 5.1	157.2 ± 5.0	253 ± 7
	Средняя	21.3 ± 2.5	73.7 ± 1.7	167.1 ± 8.2	262 ± 9
	Базальная	19.6 ± 1.5	83.7 ± 4.4	155.5 ± 0.9	259 ± 5

В зимний период распределение растворимых сахаров вдоль подземного побега было более равномерно, но изменялся состав сахаров (табл. 12). Существенно возростала концентрация олигосахаридов, которые многие авторы относят к криопротекторным веществам (Забогина и др., 1998).

Показана выраженная гормональная регуляция роста, развития и устойчивости подземных побегов длиннокорневищного вида *A. millefolium*. В период перехода растений в состояние покоя значительно возростала активность гиббереллинов на фоне снижения активности остальных гормонов (рис. 19). Величина соотношения ГК/АБК возростала в 100 раз, цитокинины/АБК – в четыре раза, а ИУК /АБК практически не изменялась. По-видимому, накопление ГК происходило в результате транспорта этого гормона из стареющих надземных органов. Высокая активность ГК в осенний период необходима для стимуляции линейного роста метамеров корневищ и осевых органов боковых почек в узлах вновь образующихся метамеров подземного побега. Узлы метамеров корневища представляют собой латеральные рост-активные зоны. Эти зоны обеспечивают подземное диагравитропное и надземное ортотропное ветвление корневища (Маркаров, Головкин, 1995в).

Повышение относительного содержания цитокининов в осенний период может быть результатом уменьшения транспорта гормона в стареющие и отмирающие надземные побеги. Сравнительно высокое содержание цитокининов в осенний период было обнаружено в подземных побегах других корневищных видов – мяты перечной (Кондратьева и др., 2000) и двукисточника тростниковидного (Маслова и др., 2007), пырея ползучего и мяты полевой (Маслова, Табаленкова, 2010а). Высокий уровень цитокининов в подземных почках может стимулировать формообразовательные процессы, связанные с начальными этапами органогенеза (клеточные деления, дифференцировка тканей латеральных меристем) боковых подземных побегов. Благодаря способности цитокининов повышать аттрагирующую активность тканей, усиливается приток веществ к почкам подземного побега (Белынская и др., 1997).

Цитокинины влияют на экспрессию многих генов: ранние гены, кодирующие регуляторные белки – **ARR5**, транскрипционные факторы (**AP**, **HAT22**, **bHLH**, **Myb**), белки с протеинкиназной или фосфатазной активностью, гены, участвующие в протеолизе белков (Романов, 2009). Они могут способствовать повышению холодоустойчивости растений путем регуляции активности белоксинтезирующего аппарата (Титов, Таланова, 2009), активации ферментов антиоксидантной системы (Wang et al., 2009). Это особенно важно для подземных побегов в зимний период, когда уровень липопероксидации повышается под действием низкой температуры (табл. 11).

Важно отметить, что максимальная активность АБК имела место в июле, когда начинался активный рост молодых корневищ тысячелистника (рис. 19). Подобная закономерность была показана для корневищ мяты перечной (Бельнская и др., 1997), канареечника тростниковидного (Маслова и др., 2007), пырея ползучего и мяты полевой (Маслова, Табаленкова, 2010). Мы связываем это с ролью АБК в поддержании нормальной оводненности тканей подземных побегов. Полагают, что накопление АБК связано с увеличением гидравлической проводимости корней в процессе роста растений растяжением (Тимергалина, 2007). Кроме того, АБК стимулирует приток ассимилятов в акцепторные органы: семена, плоды, вегетативные запасующие органы – столоны, клубни (Pence, 1991; Кузьмина, 1997; Деведжян и др., 1981; Dörffling et al., 1984; Thomas, 1986; Маслова, Коф, 2000; Маркаров и др., 2001). Механизм регуляции водного обмена связан со способностью АБК повышать уровень экспрессии генов и фосфорилирования белков аквапоринов (Schaffner, 1998).

Таким образом, период покоя является качественным переходным этапом в онтогенезе подземного побега и растения в целом. Выявлено снижение дыхания подземных побегов, накопление растворимых сахаров, увеличение соотношения ненасыщенные/насыщенные жирные кислоты, возрастание соотношения ГК/АБК и цитокинины/АБК в осенне-зимний период. Показана способность почек подземных побегов к росту и запасанию энергии в январе, когда температура почвы в зоне обитания корневищ снижается до 0 °С и ниже. Зона температурного оптимума роста корневищ находится в области низких и умеренных положительных температур (5-20 °С), а температура заморзания воды в верхушке подземного побега составила около 10 °С. Следовательно, подземные побеги *A. millefolium* имеют вынужденный покой, вызванный пониженной температурой и не связанный с накоплением ингибиторов роста. Состояние физиологического покоя необходимо для почек корневищ. В этот период происходит перестройка механизма диагравитропизма в отрицательный гравитропизм, после чего почка формирует ортотропный побег.

3.1.2. Сезонная динамика роста, содержания фитогормонов и сахаров в подземных побегах *Phalaroides arundinacea*

Активный рост и накопление биомассы корневищами многолетнего злака *P. arundinacea* происходили во второй половине сезона вегетации (после цветения и плодоношения растений). В это время на фоне снижения интенсивности ростовых

процессов в надземной части отмечены активное ветвление корневищ, значительное увеличение количества подземных узлов. Сухая масса корневищ составляла 40% в биомассе целого растения к фазе созревания семян и продолжала интенсивно увеличиваться вплоть до поздней осени.

Результаты микрокалореспиromетрических исследований свидетельствуют о том, что корневища *P. arundinacea* сохраняют способность к росту при низких положительных температурах поздней осенью. Кривая скорости роста корневищ, рассчитанная по показателям выделения тепла и CO_2 , отражает снижение эффективности использования углерода с увеличением температуры, особенно в осенний период (рис. 21). Положительный рост осенью наблюдали в диапазоне температур от 2 до 15 °С. После 15 °С величина относительной скорости роста, характеризующая активность запасаения энергии в биомассе, уменьшалась до отрицательных значений. В фазу активного роста корневищ (июль) скорость роста при 2-15 °С была в четыре раза выше по сравнению с осенним периодом. В целом анализ температурных кривых летнего и осеннего периодов свидетельствует о том, что низкие положительные температуры (2-5 °С) более благоприятны для роста корневищ, чем высокие положительные температуры (30-35 °С).

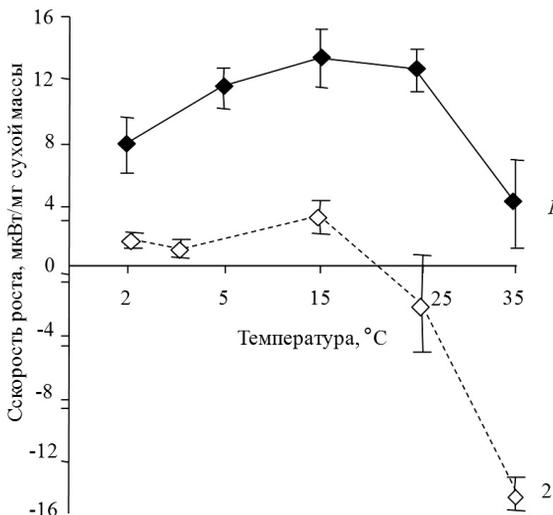


Рис. 21. Температурная зависимость метаболической активности корневищ *Phalaroides arundinacea*. 1 – июль, 2 – ноябрь 2003 г. Данные рассчитаны по результатам микрокалориметрического определения дыхания и тепловыделения (Маслова и др., 2007).

Fig. 21. The temperature dependence of metabolic activity of *Phalaroides arundinacea* rhizomes. (1) July, (2) November 2003. The data were calculated using the results of microcalorimetric determination of respiration and heat emission rates.

Важное значение для роста, развития и жизнедеятельности корневищ, особенно в связи с функцией запасаания и зимовки, имеют углеводы. Сумма растворимых углеводов в корневищах многолетнего злака *Phalaroides arundinacea* в активный период их роста и поздно осенью была одинаковой и составляла 110 мг/г сухой массы (рис. 22). Осенью отмечали снижение содержания моносахаридов в два раза и увеличение более чем в шесть раз доли олигосахаридов. Весной, с началом отрастания надземных побегов, выявлено снижение в корневищах концентрации олиго- и моносахаридов и значительное увеличение дисахаридов, содержание которых составляло 75% от суммы углеводов.

Накопление низкомолекулярных сахаров (олигосахаридов) осенью с наступлением заморозков может предотвращать вымерзание корневищ при зимовке и/или использоваться как источник энергии для обеспечения морфогенетических процессов (Hänisch, Breteler, 1981). **Весной, с началом отрастания надземных побегов, возрастает содержание дисахаридов в корневищах *P. arundinacea*, что отражает быстрое включение сахаров в метаболические процессы и активный транспорт димерных углеводов.** Весной корневища являются основным донором питательных веществ, гормонов для активно отрастающих надземных побегов. Повышенная концентрация дисахаридов может быть связана также с увеличением энергетических потребностей корневищ, формирующих латеральные подземные побеги.

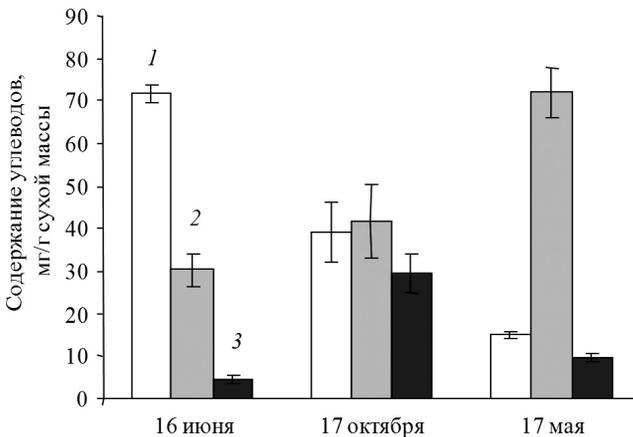


Рис. 22. Динамика содержания растворимых углеводов в корневищах *Phalaroides arundinacea*, данные 2003-2004 гг. 1 – моносахариды, 2 – дисахариды, 3 – олигосахариды. 16 июня и 17 октября – второй год жизни; 17 мая – третий год жизни (Маслова и др., 2007).

Fig. 22. Content of carbohydrates in rhizomes of *Phalaroides arundinacea*. (1) Monosaccharides, (2) disaccharides, (3) oligosaccharides. The presented data highlight the second (June 16 and October 17) and third (May 17) living years. The data were obtained in 2003-2004.

В целом следует отметить, что в годичном цикле развития корневища меняется соотношение простых и сложных углеводов, а их сумма остается практически постоянной. Изменение состава растворимых сахаров, возможно, участвует в регуляции процессов роста, развития и адаптации корневища, контролирует его морфогенетический цикл. Сахара флоэмного экссудата, функционируя как транспортная и метаболическая форма углеводов, а также источник энергии при дыхании и основной компонент осмотического механизма регуляции флоэмного транспорта, могут служить также пусковым сигналом для каскадной экспрессии или репрессии генов в геномах ядра и оргanelл (Гамалей, 2006).

Рост и развитие подземных побегов, их взаимосвязи с другими органами в системе целого растения определяются содержанием и соотношением фитогормонов. Изучение динамики фитогормонов в тканях апикальной части корневищ *P. arundinacea* показало наибольшую цитокининовую активность в осенний период (рис. 23). Содержание цитокининов на этом этапе в 34 раза превышало таковое в активную фазу роста корневищ (вторая половина июля). Базальная часть корневища также характеризовалась высоким содержанием цитокининов. Уровень АБК в корневищах в фазу колошения (июнь) и созревания

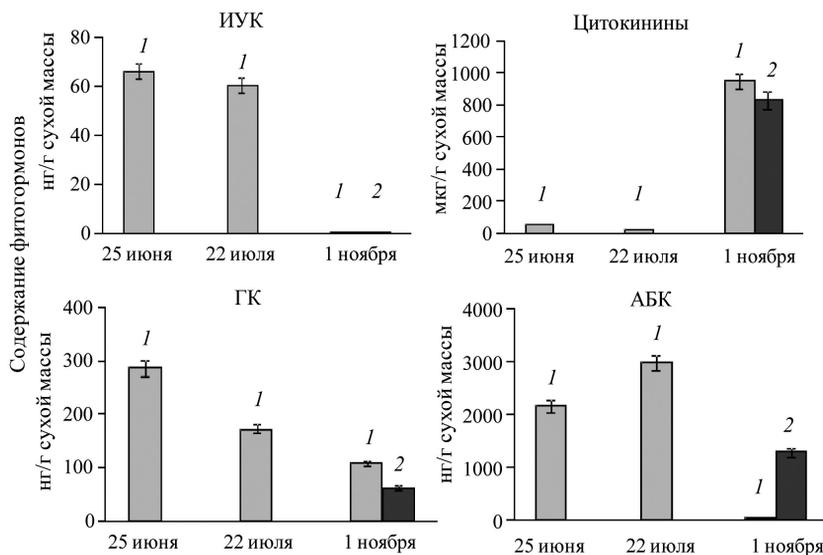


Рис. 23. Динамика содержания свободных фитогормонов в корневищах *Phalaroides arundinacea*, 2003 г. 1 – апикальная часть, 2 – базальная часть (Маслова и др., 2007).

Fig. 23. Content of free phytohormones in rhizomes of *Phalaroides arundinacea*. (1) Apical part, (2) basal part.

ния семян (июль) составил 2000-3000 нг/г сухой массы, а поздно осенью АБК была обнаружена лишь в следовых количествах. В осенний период активность ИУК не проявилась, ГК – была сравнительно низкой.

В целом результаты исследований свидетельствуют о выраженной гормональной регуляции роста и устойчивости подземных побегов длиннокорневищного злака. Величина соотношения цитокинины/АБК, низкая в первую половину вегетационного периода, резко увеличивается к завершению сезона вегетации. Относительно высокая концентрация цитокининов в позднеосенний период обусловлена, по-видимому, их защитной ролью при заложении на корневищах почек будущего года (Кондратьева и др., 2000). Цитокинины активизируют синтез стрессовых белков, что приводит к перестройке метаболизма и повышению устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды (Таланова и др., 1999). Цитокинины способствуют стабилизации структуры фосфолипидного слоя клеточных мембран в стрессовых условиях и сохранению избирательной проницаемости плазмалеммы для некоторых ионов. Депонирование данного фитогормона в корневищах может обеспечивать быстрое отрастание весной и начальный рост надземных побегов корневищного злака. У травянистых многолетников с запасающим корневищем, в отличие от однолетних растений, в процессе вегетации содержание цитокининов в листьях снижается и увеличивается в корневищах (Борзенкова и др., 2001а).

Таким образом, результаты изучения динамики фитогормонов и неструктурных углеводов в тканях корневищ *Phalaroides arundinacea*, температурной зависимости скорости роста меристематически активных зон подземных побегов свидетельствуют о высокой устойчивости подземного метамерного комплекса к низким температурам в осенне-зимний период. В это время происходят активные морфогенетические преобразования, связанные с закладкой почек (начальные этапы органогенеза побега, дифференциация клеток и тканей) и внутрипочечным ростом, заложением новых метамеров. Основным фактором вынужденного покоя корневищ многолетнего злака могут быть пониженные температуры, а не накопление ингибиторов роста.

3.2. Физиологические закономерности роста длиннокорневищных многолетников разных эколого-ценотических групп

Представители разных эколого-ценотических групп, жизненных стратегий существенно отличаются по интенсивности и продолжительности ростовых процессов, характеру защитно-приспособительных механизмов, позволяющих им адапти-

роваться к условиям среды. Растения, обитающие в условиях ограниченного снабжения ресурсами, являются медленно растущими (slow-growing species) (Grime et al., 1988; Poorter et al., 1990; Villar et al., 1998). **Виды растений, занимающие богатые местообитания, способны к быстрому росту, и их относят к быстрорастущим видам (fast-growing species).** Определенные скорости роста дикорастущих видов (особенно вегетативно-подвижных растений, формирующих клоны) сопряжено с определенными трудностями. Поэтому актуально изучение функций, отражающих рост и метаболическую активность надземных и подземных органов (продуктивность, дыхательная способность, содержание азота и др.) в связи с выявлением механизмов устойчивости и адаптивных реакций корневищных многолетников к различным эколого-ценотическим условиям.

3.2.1. Дыхание, азотный и углеводный статус длиннокорневищных многолетников

в связи с эколого-ценотической приуроченностью

Сравнительное изучение накопления биомассы длинокорневищных растений разных эколого-ценотических групп показало, что луговые виды характеризуются более высокой продуктивностью по сравнению с лесными видами (рис. 24, табл. 13).

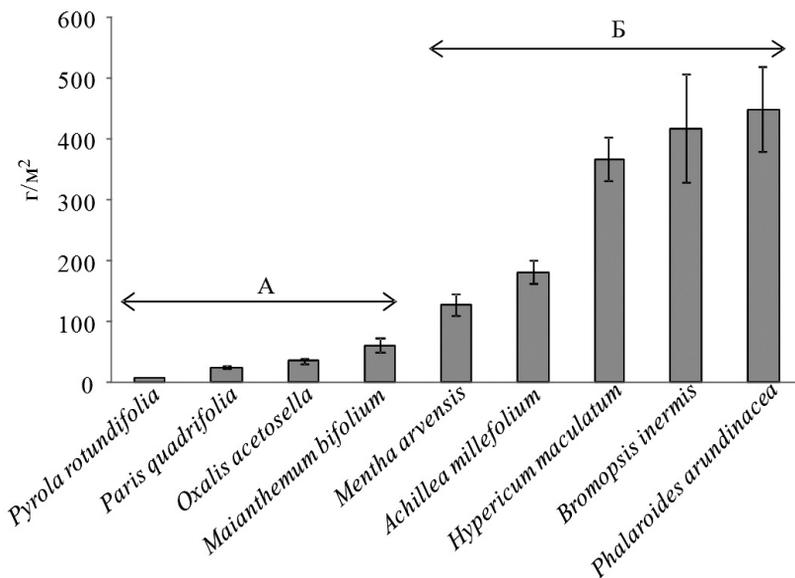


Рис. 24. Сухая биомасса длинокорневищных растений лесной (А) и луговой (Б) эколого-ценотических групп (июнь-июль, фаза цветения растений) (Маслова и др., 2010в).

Fig. 24. Dry weight of rhizome-forming plants from different eco-cenotic groups at blooming phase (June-July). (A) Forest plants, (B) meadow plants.

Сухая масса луговых видов растений варьировала в пределах 130-450 г/м², а у лесных была во много раз меньше. Наиболее продуктивные луговые растения – корневищные многолетние злаки *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundinacea* накапливали в 50 раз больше биомассы по сравнению с наименее продуктивным лесным видом *Pyrola rotundifolia*. Доля корневищ в биомассе растений составляла от 30 до 75% (рис. 25). Среди растений с разной эколого-ценотической приуроченностью встречались виды с высокой и низкой относительной массой корневищ.

Определения скорости выделения CO₂ (Маслова и др., 2010в) показали, что луговые виды растений отличались от лесных более активным дыханием корневищ (табл. 13). Дыхательная способность (ДС) корневищ луговых видов растений была в два-три раза выше по сравнению с лесными. Различия в ДС листьев между растениями, произрастающими в разных эколого-ценотических условиях, были выражены несколько слабее, чем в ДС корневищ. Самой низкой ДС (менее 1 мг CO₂/г ч) характеризовались листья стресс-толерантного лесного вида *P. rotundifolia*. У луговых видов дыхание листьев равнялось в среднем 1.8 мг CO₂/г ч. У всех исследованных видов, независимо от эколого-ценотической приуроченности, листья превышали корневища по ДС. Следует отметить, что у луговых видов разница в ДС корневищ и листьев выражена меньше, чем у лесных, за исключением *P. rotundifolia*. В целом листья и корневища растений луговой эколого-ценотической группы превосходили по ДС лесные виды растений.

Таблица 13

**Физиолого-биохимические показатели роста
длиннокорневищных многолетников
разных эколого-ценотических групп (Маслова и др., 2010в)**

Параметр	Луговые виды		Лесные виды	
	Листья	Корневища	Листья	Корневища
Сухая масса, г/м ²	160.6 ± 17.3 ¹	211.0 ± 45.2	9.3 ± 0.8* ¹	20.2 ± 2.5*
Концентрация общего азота, мг/г сухой массы	28.5 ± 1.2	12.2 ± 1.4	21.4 ± 0.7*	10.2 ± 0.5*
Дыхательная способность, мгCO ₂ /г сухой массы ч	1.80 ± 0.06	1.19 ± 0.07	1.05 ± 0.06**	0.38 ± 0.03**
Дыхательная цена белка, мгCO ₂ /г белка ч	10.7 ± 0.9	14.2 ± 2.6	7.9 ± 0.9**	6.0 ± 0.9**
Удельная дыхательная цена, мг глюкозы/г сухой массы сут	31.2 ± 6.7	17.3 ± 3.5	16.6 ± 2.0**	5.9 ± 1.5**

* и ** – различия между луговыми и лесными видами статистически значимы, P ≤ 0.001 и P ≤ 0.05. ¹ Изучали накопление сухой массы надземных органов (листья+стебли+соцветия).

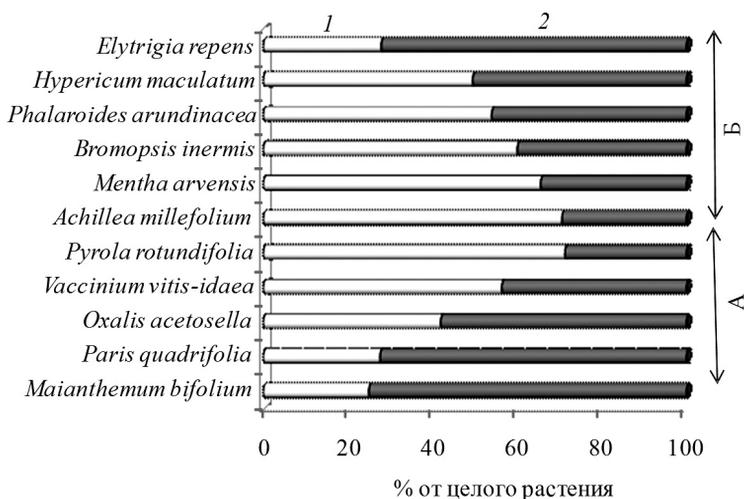


Рис. 25. Распределение биомассы длиннокорневищных растений лесной (А) и луговой (Б) эколого-ценотических групп. 1 – надземная часть, 2 – подземная часть (корневища и корни) (Маслова и др., 2010в).

Fig. 25. Biomass distribution of long-rhizome-forming plants from different ecocenic groups. (A) Forest plants, (B) meadow plants. (1) Aboveground organs, (2) underground organs (rhizomes and roots).

Содержание общего азота в листьях растений варьировало в пределах от 10 до 35 мг/г сухой массы. Максимальное количество азота накапливали листья луговых растений *Achillea millefolium*, *Phalaroides arundinacea*, минимальное – листья лесного вечнозеленого кустарничка *Vaccinium vitis-idaea*. У всех исследованных видов концентрация азота в корневищах была существенно ниже, чем в листьях. Виды растений разных эколого-ценотических групп характеризовались сравнительно близкими значениями содержания азота в корневищах (табл. 13). Наибольшая концентрация азота отмечена для подземных побегов *A. millefolium* (22 ± 2.1 мг/г сухой массы), наименьшая – для *M. arvensis* (7.1 ± 0.7 мг/г сухой массы). В целом листья лесных видов растений уступали луговым по содержанию азота. Концентрация азота в корневищах не зависела от эколого-ценотической приуроченности.

Сравнительное изучение распределения азота по органам показало, что у большинства изученных луговых растений основное количество азота (70-80%) локализовалось в надземной части (рис. 26). Для лесных видов отмечено более равномерное распределение общего азота между надземными побегами и корневищами. Лишь у зимнезеленой *Pyrola rotundifolia* 80% азота приходилось на надземные органы.

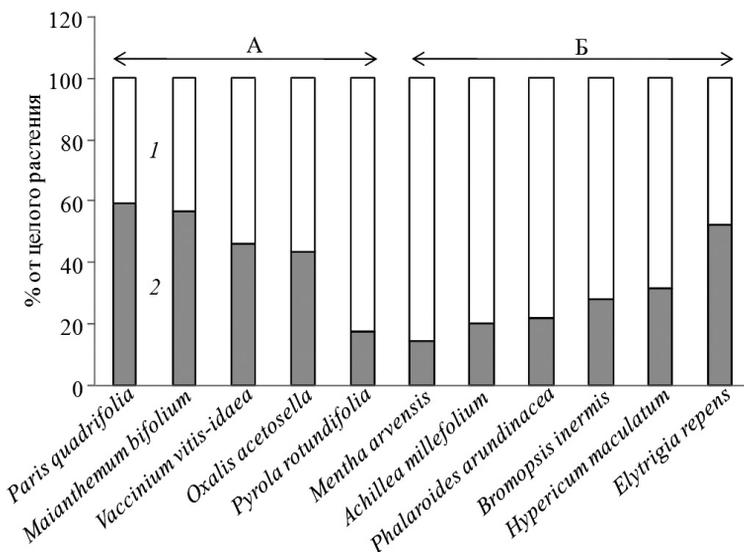


Рис. 26. Распределение общего азота по органам длиннокорневищных видов в зависимости от эколого-ценотической приуроченности. А – лесные виды, Б – луговые виды. 1 – надземные побеги, 2 – корневища (Маслова и др., 2010в).

Fig. 26. Total nitrogen distribution between organs of long-rhizome species from different eco-cenotic groups. (A) Forest plants, (Б) meadow plants. (1) Above-ground shoots, (2) rhizomes.

Содержание растворимых углеводов в сухой массе листьев корневищных растений варьировало от 1 до 3.6% (рис. 27). Листья луговых видов растений отличались сравнительно низкой концентрацией сахаров. Для листьев лесных растений характерно накопление углеводов, особенно моносахаридов, доля которых составляла 70-80% в общей сумме сахаров (табл. 14). В отличие от листьев, в корневищах наблюдали обратную закономерность: более высокое содержание сахаров было у корневищ луговых растений, низкое – у лесных (рис. 26). Отличительной особенностью корневищ луговых видов *A. millefolium*, *M. arvensis*, *E. repens* является накопление олигосахаридов (раффинозы, стахиозы), доля которых составляла от 20 до 80% от суммы всех углеводов (табл. 14).

Анализ результатов показывает, что продуктивность длиннокорневищных видов зависит от условий произрастания и связана с реализацией разных жизненных стратегий. Луговые быстрорастущие виды характеризовались более высокой продуктивностью по сравнению с лесными видами, проявляющими стресс-толерантные свойства, отличительной чертой которых является медленный рост. Так, например, относительная

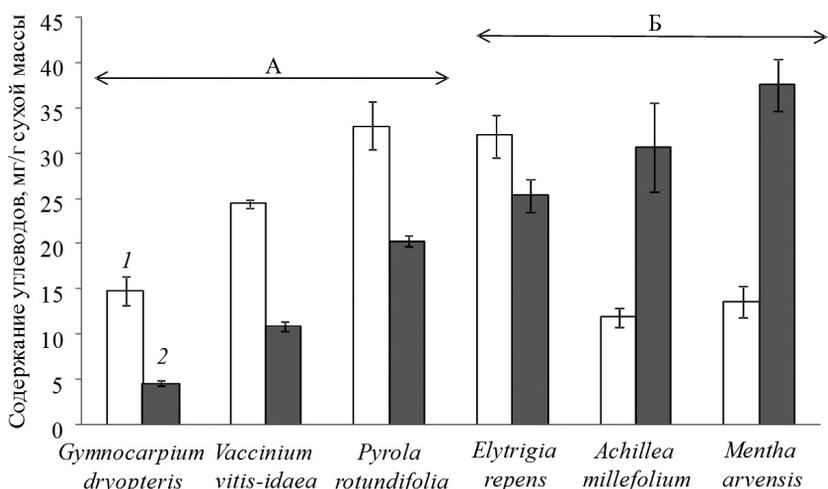


Рис. 27. Содержание растворимых углеводов в листьях (1) и корневищах (2) растений лесной (А) и луговой (Б) эколого-ценотических групп (июнь-июль, фаза бутонизации – цветения растений) (Маслова и др., 2010в).

Fig. 27. Content of soluble carbohydrates in leaves (1) and rhizomes (2) of plants from different eco-cenotic groups. (A) forest plants, (B) meadow plants.

скорость роста растений *Paris quadrifolia* составляла 0.03 г/г сут в фазу генеративного развития, что в два раза меньше по сравнению с луговыми видами *Mentha arvensis* и *Achillea millefolium* (Маслова и др., 2010в). Корневищные виды разных эколого-ценотических групп слабо различались по распределению

Таблица 14

Состав растворимых углеводов в листьях и корневищах растений разных эколого-ценотических групп, мг/г сухой массы

Вид	Моносахариды		Дисахариды		Олигосахариды	
	Листья	Корневища	Листья	Корневища	Листья	Корневища
Луговые виды						
<i>Mentha arvensis</i>	2.4 ± 0.3	5.4 ± 0.6	4.7 ± 0.3	2.1 ± 0.1	6.6 ± 1.2	30.2 ± 2.1
<i>Elytrigia repens</i>	19.2 ± 1.9	14.0 ± 0.9	12.8 ± 1.5	7.0 ± 0.5	Следы	4.3 ± 0.5
<i>Achillea millefolium</i>	5.1 ± 0.5	15.1 ± 3.5	6.8 ± 0.6	12.0 ± 0.8	Следы	3.6 ± 0.5
Лесные виды						
<i>Pyrola rotundifolia</i>	21.6 ± 2.2	11.0 ± 0.4	11.5 ± 0.5	9.4 ± 0.2	Следы	следы
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	18.9 ± 0.3	2.7 ± 0.1	5.6 ± 0.1	8.2 ± 0.4	Следы	следы
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	5.5 ± 0.5	2.6 ± 0.3	9.5 ± 1.0	2.0 ± 0.01	Следы	следы

биомассы между донорными и акцепторными органами. На долю корневищ приходилось в среднем 50% всей биомассы, что свидетельствует о распределении значительного количества ассимилированного углерода в подземную часть независимо от ценотической приуроченности. Это обусловлено преобладанием вегетативного размножения у длиннокорневищных видов растений и депонированием большей части ассимилятов в подземных побегах, способных к зимовке.

Растения разных эколого-ценотических групп существенно различались по уровню дыхательной способности: листья и корневища луговых видов растений с ежегодным обновлением листьев дышали активнее по сравнению с лесными (табл. 13). Можно полагать, что интенсивное дыхание быстрорастущих видов растений обусловлено более высокой скоростью роста по сравнению с медленнорастущими (Poorter et al., 1990; Lambers et al., 1998). Расчеты удельной дыхательной цены (Головко, 1999) показали, что за сутки луговые быстрорастущие растения затрачивали на образование *de novo* и обновление уже существующих структур, а также поддержание функциональной активности листьев и корневищ количество дыхательного субстрата, эквивалентное 3 и 1.7% от их биомассы соответственно (табл. 14). Следовательно, луговые виды растений характеризовались по крайней мере в 1.5 раза более высокими относительными затратами дыхательного субстрата, чем лесные.

Корреляционный анализ выявил наличие тесной взаимосвязи ($r = 0.75$, $P \leq 0.01$) между дыханием и содержанием азота в биомассе листьев исследованных растений (рис. 28А). Листья луговых быстрорастущих видов содержали на 25% больше азота и дышали на 40% интенсивнее по сравнению с медленнорастущими лесными. Сходные результаты были получены в вегетационном опыте для 24 одно- и двудольных видов с разной относительной скоростью роста (Poorter et al., 1990; Lambers et al., 1998). Листья быстрорастущих растений содержали на 44% больше азота и дышали в два раза активнее, чем виды с низкой RGR.

В литературе данные о связи дыхания нелистовых органов с содержанием в них азота немногочисленны и получены преимущественно на культурных растениях (Головко, 1999). Наши данные показывают, что в отличие от листьев, связь дыхания корневищ с содержанием азота отсутствовала ($r = 0.39$, $P > 0.05$) (рис. 28Б), что является результатом сходства растений разных эколого-ценотических групп по азотному статусу подземных побегов. Корневища луговых видов дышали активнее лесных, но были сравнимы по содержанию в них общего азота. Это может быть результатом большей потребности в дыхательной энергии подземных побегов быстрорастущих лу-

говых растений с конкурентно-рудеральным типом адаптивной стратегии. Такая особенность может быть связана с более высокими энергетическими затратами на поглощение, восстановление и транспорт азотистых соединений в подземных органах луговых растений, характеризующихся высокой продуктивностью надземной массы, куда распределяется значительная часть азота (70%). Как известно, быстрый рост неизбежно связан с интенсивным обменом азотсодержащих соединений (Hirose, 1988). Не исключено также, что корневища лесных видов растений могут запасать азот. Придаточные корни в узлах корневищ имеют микоризы, способные утилизировать органический азот лесной подстилки (Lambers et al., 1998).

Данные по ДС органов и содержанию в них общего азота позволяют оценить дыхательные затраты или дыхательную цену белка (Головко, 1999). Расчеты показали, что дыхательная цена белка листьев и корневищ лесных видов растений была несколько ниже, чем у луговых, и составляла в среднем 11 и 14 мг CO₂/г белка ч или 0.18 и 0.23 г глюкозы/г белка сут (табл. 13). Это может быть связано с более низкой скоростью оборота белка в медленнорастущих органах лесных стресс-толерантов, адаптированных к произрастанию под

пологом леса. По данным (Дымова, Головко, 1998), под полог елово-осинового разнотравного леса проникает не более 3-5% ФАР. В этих условиях сниже-

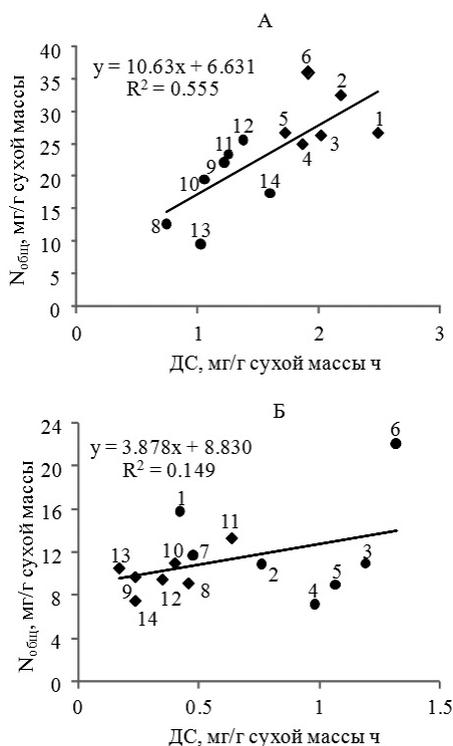


Рис. 28. Взаимосвязь между содержанием общего азота ($N_{\text{общ}}$) и дыхательной способностью (ДС) в листьях (А) и подземных побегах (Б) длиннокорневищных растений. Точками и номерами обозначены виды, представленные в табл. 2 (см. гл. 2). На рисунке А корреляционная связь статистически значима, $P \leq 0.01$ (Маслова и др., 2010в).

Fig. 28. Correlations between total nitrogen content (N_{total}) and respiratory capability (RC) in leaves (A) and rhizomes (B) of long-rhizome plants. Figures correspond to species numbers in Table 2. In (A), correlations are significant at $P \leq 0.01$.

ние содержания и скорости обновления белка можно рассматривать как адаптивный признак, способствующий сокращению затрат на поддержание белкового обмена клетки.

Основным субстратом для синтеза структурной и запасной биомассы растений являются углеводы, концентрация которых зависит от скорости роста растений, фазы развития, факторов внешней среды. Наши результаты свидетельствуют о том, что уровень углеводов в донорных листьях и акцепторных органах – подземных побегах длиннокорневищных многолетников связан с эколого-ценотической приуроченностью и реализацией разных типов адаптивных стратегий. Лесные стресс-толерантные виды характеризовались сравнительно высоким содержанием неструктурных сахаров в листьях и низким – в корневищах (рис. 27). Накопление листьями лесных видов растений растворимых углеводов, особенно моносахаридов (табл. 14), может свидетельствовать о низкой скорости транспорта и утилизации углерода в акцепторных органах медленнорастущих видов, произрастающих в условиях слабой освещенности. По некоторым данным (Пьянков и др., 2000; Яшков, 2001), стресс-толеранты отличаются от видов с другими типами адаптивных стратегий низкой скоростью оттока продуктов фотосинтеза. Кроме того, часть ассимилятов может использоваться для образования механических тканей, кутикулы, синтеза вторичных соединений, которыми богаче листья стресс-толерантных видов (Lambers, Poorter, 1992).

Сравнительно низкая концентрация растворимых углеводов в листьях луговых, быстрорастущих видов является результатом более интенсивного использования ассимилятов на рост и дыхание надземных побегов и транспорта сахаров в акцепторные органы – корневища, где обнаружено их накопление. Повышение концентрации сахаров в подземной части луговых видов может стимулировать поглощение нитратов корнями, усилить деление и дифференциацию клеток в тканях корней (Hänisch ten Gate, Breteler, 1981). Более высокое по сравнению с лесными видами накопление неструктурных углеводов, особенно олигосахаридов, в корневищах луговых растений может быть связано с разным ритмом сезонного развития растений. Листья летне-зеленых луговых видов к осени отмирают, и корневища являются основным хранилищем запасных веществ, обеспечивающих перезимовку и отрастание рано весной. В отличие от летне-зеленых видов, у вечнозеленых растений растворимые сахара накапливаются в листьях. Зимующие листья вечнозеленых видов растений являются основным хранилищем резервного пула ассимилятов и гормонов для роста листьев новой генерации в весенний период (Иванова и др., 1998).

Исследованные виды различаются по способу и, следовательно, механизму загрузки ассимилятов в донорных листьях. По данным Ю.В. Гамалея (2004), большинство представителей семейств *Asteraceae* и *Poaceae*, к которым относятся луговые виды (*A. millefolium*, *T. farfara*, *E. repens*, *B. inermis*, *P. arundinacea*), имеют апопластный путь загрузки флоэмы. У представителей семейств *Rybolaceae* и *Ericaceae*, к которым относятся лесные виды (*P. rotundifolia*, *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus*), симпластный путь загрузки флоэмы. Транспортной формой ассимилятов, специфических для апопластного способа загрузки, является сахароза. Загрузка сахарозы в транспортную систему через апопласт связана с большими энергетическими затратами, чем по симпластному пути, поскольку трансмембранный перенос 1 моля сахарозы требует затрат 1 моля АТФ. Различия в способах транслокации ассимилятов, по-видимому, может быть одним из факторов, определяющих дыхательную активность. Апопластные травы – преимущественно светолюбивые растения, симпластные растения не требовательны к свету и могут произрастать в условиях затенения, где конкуренция между видами ослаблена.

В целом полученные данные демонстрируют тесную связь физиологических свойств длиннокорневищных растений с их эколого-ценотическими условиями обитания, жизненной стратегией, ритмом сезонного развития. Закономерности роста луговых видов растений с летнезеленым феноритмотипом связаны с их высокой скоростью роста, интенсивным дыханием, высоким содержанием азота, энергетической обеспеченностью белка. Лесные виды, проявляющие стресс-толерантные свойства, отличались низкой физиологической активностью надземных и подземных органов. Для корневищ лесных видов растений характерно слабое дыхание, более низкое содержание неструктурных углеводов и высокое содержание азота, что позволяет растениям выживать в лесных фитоценозах при ограниченной доступности ресурсов.

3.2.2. Дыхание и рост двух длиннокорневищных травянистых многолетних растений с разным ритмом сезонного развития

Анализ возрастных изменений роста и дыхательной способности органов растений при одной и той же температуре позволяет учитывать кроме внешних и внутренние регулирующие факторы. Задача состояла в изучении метаболической активности, взаимосвязи дыхания и роста и их изменения в сезоне у длиннокорневищных многолетних растений лесной и луговой эколого-ценотических групп с разным ритмом сезонного развития.

Полученные результаты свидетельствуют о различной сезонной динамике дыхательной способности (ДС) листьев и корневищ лугового летнезеленого вида *Achillea millefolium* и лесного зимнезеленого вида *Pyrola rotundifolia* (рис. 29). Скорость выделения CO_2 в листьях *A. millefolium* в фазу вегетативного роста (начало июня) была вдвое выше по сравнению с фазой цветения (июль). К концу вегетационного периода (начало октября), когда происходит отмирание летнезеленых побегов, ДС листьев молодых розеток составляла 65% от дыхания розеточных листьев в начале июня (фаза отрастания). ДС корневищ *A. millefolium* была ниже по сравнению с листьями, особенно в начале и конце вегетационного периода. Сезонные изменения ДС корневищ *A. millefolium* были выражены слабее, чем у листьев: в течение лета скорость выделения CO_2 корневищами составляла в среднем 1.5 мг/г сухой массы ч, а к концу октября она снижалась на 28%.

Растения *P. rotundifolia* характеризовались существенно более низкой ДС по сравнению с *A. millefolium* (рис. 29). Скорость выделения CO_2 у перезимовавших листьев *P. rotundifolia* в начале вегетации была низкой и составляла всего 20% от дыхания листьев новой генерации, появившихся в июне. В конце вегетации (сентябрь) ДС листьев сохранялась на высоком уровне. Сезонный ход дыхания подземных побегов был сходен с листьями: ДС корневищ возрастала к концу июня и оставалась высокой до конца сентября.

Сравнительные микрокалореспиromетрические исследования проводили во второй половине июня, когда оба вида растений находились в генеративной фазе. На рис. 30 видно, что

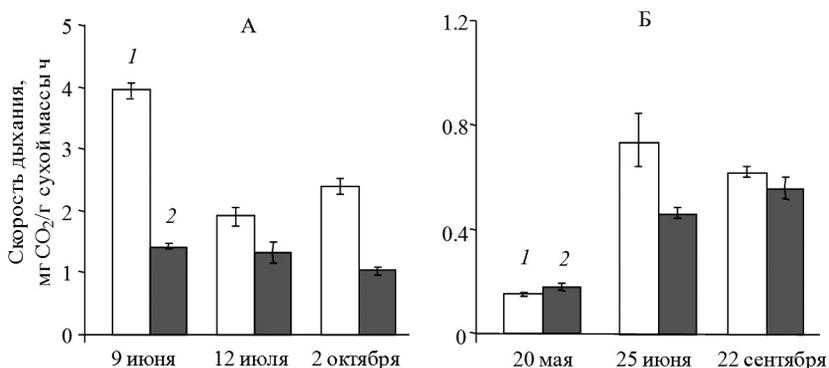


Рис. 29. Сезонная динамика дыхательной способности растений *Achillea millefolium* (А) и *Pyrola rotundifolia* (Б), данные 2006-2007 гг. 1 – листья, 2 – корневища. Данные газометрического анализа (Маслова и др., 2010б).

Fig. 29. The seasonal respiration dynamics of leaves (1) and rhizomes (2) of *Achillea millefolium* (A) and *Pyrola rotundifolia* (B) plants. The data were obtained in 2006-2007.

скорость дыхания и тепловыделения молодых листьев и особенно апикальной части корневищ *A. millefolium* превышали таковые у *P. rotundifolia*.

Следует отметить отчетливую взаимосвязь между скоростью тепловыделения и дыхания: метаболическое выделение тепла было выше у интенсивно дышащих тканей. Расчеты по модели (Hansen et al., 1994; Хансен и др., 1996), связывающей дыхание и тепловыделение со скоростью роста, показали, что растения *A. millefolium* отличались от растений *P. rotundifolia* более интенсивным ростом листьев и корневищ.

Исследованные растения различались по азотному и углеводному статусу. В июле концентрация азота в листьях и корневищах *A. millefolium* была примерно в 1.5 раза выше по сравнению с *P. rotundifolia* (рис. 31А). Растения *A. millefolium* характеризовались также более высоким фондом растворимых углеводов в корневищах, но существенно уступали *P. rotundifolia* по содержанию сахаров в листьях (рис. 30Б).

Таким образом, растения с разным ритмом сезонного развития существенно отличались по уровню ДС: листья и корневища летнезеленого вида *A. millefolium* дышали в три-пять раз интенсивнее по сравнению с зимнезеленой *P. rotundifolia*.

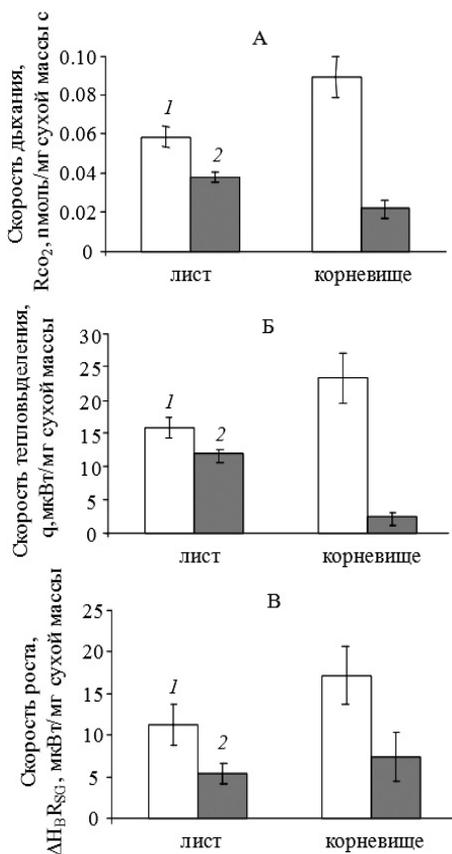


Рис. 30. Дыхание (А), тепловыделение (Б) и скорость роста (В) органов растений *Achillea millefolium* (1), *Pyrola rotundifolia* (2) при 20 °С (фаза бутонизации, июль, 2006 г.). Данные микрокалориметрического метода (Маслова и др., 2010б).

Fig. 30. Respiration (A), heat emission (B) and growth rate (C) of *Achillea millefolium* (1) and *Pyrola rotundifolia* (2) plant organs at 20 °C at the booting phase, July 2006. The data were obtained by the microcalorimetric method.

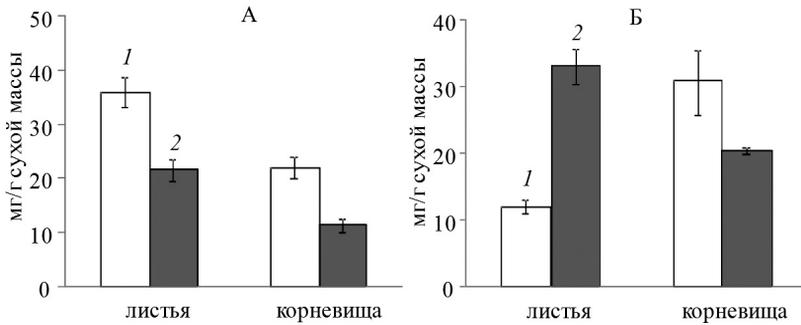


Рис. 31. Содержание общего азота (А) и растворимых углеводов (Б) в органах растений *Achillea millefolium* (1) и *Pyrola rotundifolia* (2) (фаза цветения, июль 2006 г.).

Fig. 31. Content of total nitrogen (A) and soluble carbohydrates (B) in biomass of *Achillea millefolium* (1) and *Pyrola rotundifolia* (2) plants at the blooming phase (July 2006).

Виды растений имели разный сезонный ход дыхательной активности: ДС листьев и корневищ *A. millefolium* снижалась к концу вегетации, тогда как органы *P. rotundifolia* сохраняли высокую ДС до конца сезона. Растения *A. millefolium* отличались от растений *P. rotundifolia* более интенсивным ростом листьев и корневищ. Выявлены также различия между видами по содержанию азота и углеводов в биомассе листьев и корневищ.

A. millefolium является евро-азиатским видом, который распространен повсеместно в лесной, лесостепной и степной зонах, растет на суходольных и заболоченных лугах, окраинах полей (Атлас..., 1983). *P. rotundifolia* принадлежит к древнему таксону подсем. Грушанковые, представители которого сохранились со времен третичного периода и являются типичными компонентами травяно-кустарничкового яруса хвойных лесов (Таршис, 2005б).

A. millefolium относится к смешанному CRS-типу с преобладанием конкурентно-рудеральных свойств, а *P. rotundifolia* является стресс-толерантом (Grime et al., 1988). Реализация стратегических качеств рассматриваемых видов связана с их физиолого-биохимическими свойствами. Как показали наши данные, вид с S-типом стратегии, в отличие от CRS-типа, характеризовался пониженной метаболической активностью, что выражалось в более низкой скорости дыхания, тепловыделения и роста. Этому соответствовало и низкое содержание азота в биомассе.

По данным Ю.В. Гамалея и сотр. (Гамалей, 2004; Гамалей и др., 2007), представители семейства Asteraceae, к которым относится *A. millefolium*, характеризуются апопластным путем загрузки флоэмы. Загрузка сахарозы в транспортную систему

через апопласт связана с большими энергетическими затратами, чем по симпластному пути. Движущей силой симпластной загрузки, свойственной представителям семейства *Pyrolaceae* (порядок *Ericales*), к которым относится *P. rotundifolia*, является транспорт по градиенту давления (Гамалей, 2004). Такой способ транспорта ассимилятов менее энергоемок. Различия в способах транспорта, по-видимому, являются одним из факторов, определяющих дыхательную активность. У видов с апопластным механизмом загрузки до 50% дыхания донорного листа связано с транспортной функцией (Головко, 1999). Апопластные травы – преимущественно светолюбивые растения с выраженными конкурентно-рудеральными свойствами. Симпластные растения не требовательны к свету и могут произрастать в условиях затенения, где конкуренция между видами ослаблена.

Дыхание растений тесно связано с их азотным статусом, что обусловлено прямыми затратами дыхательного субстрата на синтез *de novo* и поддержание белкового обмена растений (Головко, 1999; Головко и др., 2009). Содержание азота отражает интенсивность метаболических процессов, положительно коррелирует с относительной скоростью роста растений (Poorter et al., 1990; Головко, Добрых, 1993; Garnier, Vancaeyzeele, 1994). Быстрорастущие виды с **высокой RGR содержат больше азота** и характеризуются повышенным дыханием по сравнению с медленнорастущими растениями (Poorter et al., 1990; Lambers et al., 1998). **Наши данные показали, что «дыхательная цена белка»** листьев и корневищ *A. millefolium*, рассчитанная по показателям дыхательной способности органов и содержанию в них общего азота, в фазу цветения (июль) составляла в среднем 9 мг CO₂/г белка ч или 0.15 г глюкозы/г белка сут. «Дыхательная цена белка» в органах *P. rotundifolia* была в 1.5 раза меньше, чем у *A. millefolium*. Это может быть связано с более низкой скоростью оборота белка в медленно растущих растениях с S-типом стратегии. Растения *P. rotundifolia* адаптированы к росту под пологом хвойных лесов, где уровень света низкий. В этих условиях снижение содержания и скорости обновления белка можно рассматривать как адаптивный признак, способствующий сокращению затрат на поддержание белкового обмена клетки.

Следует отметить, что концентрация азота в корневищах обоих видов была ниже, чем в листьях (рис. 31А). Однако листья и подземные побеги *A. millefolium* и *P. rotundifolia* не отличались по дыхательной цене белка. В июле у исследованных видов растений наблюдается интенсивное формирование латеральных корневищ. Следовательно, значительную долю в биомассе корневищ составляли молодые ткани с активным метаболизмом.

Результаты исследований показывают различия по содержанию растворимых углеводов в листьях и подземных побегах изученных видов (рис. 31Б). Низкая концентрация сахаров в листьях *A. millefolium* – летнезеленого вида, является, по-видимому, результатом интенсивного роста фотосинтезирующих органов, а также транспорта углеводов в акцепторные органы – корневища, где обнаружено их накопление. Накопление листьями *P. rotundifolia* растворимых углеводов может свидетельствовать о низкой скорости транспорта и утилизации углевода в акцепторных органах медленно растущего вида с зимне-зеленым феноритмотипом. Листья зимнезеленого вида *P. rotundifolia* имеют большую продолжительность жизни по сравнению с листьями растений *A. millefolium*, надземные побеги которых отмирают в конце вегетационного периода.

Основные энергетические затраты лесных видов, проявляющих стресс-толерантные свойства, связаны с адаптацией к стрессовому воздействию, синтезом защитных соединений вторичного метаболизма, повышающих устойчивость растений к экологическим факторам (Пьянков и др., 2001). Метаболизм конкурентных и рудеральных видов, произрастающих в луговых фитоценозах, направлен на формирование активного ферментативного комплекса, что способствует интенсивному росту растений, увеличению ростовой составляющей дыхания. Различия в сезонной динамике ДС листьев *A. millefolium* и *P. rotundifolia* отражают особенности ритма развития фотосинтезирующих органов растений: летнезеленые и зимнезеленые. Снижение ДС листьев и корневищ *A. millefolium* в течение вегетационного периода связано с адаптацией роста летнезеленого вида к сезонному изменению климата, переходом к автономному (внутреннему) развитию. В результате автономного развития посредством корневищ, клубней, луковиц растение временно утрачивает прямую связь с внешней средой, что приводит к снижению процессов жизнедеятельности (Эволюция функций..., 1985). В отличие от *A. millefolium*, дыхательная активность *P. rotundifolia* повышалась в течение вегетации. Весной перезимовавшие листья *P. rotundifolia* характеризовались низкой ДС, что обусловлено их физиологической ролью в это время. В весенний период зимующие листья вечнозеленых травянистых растений являются хранилищем резервного пула ассимилятов и гормонов для роста листьев новой генерации (Иванова и др., 1998; Golovko, Dymova, 1999). ДС листьев новой генерации и корневищ зимнезеленого вида оставалась сравнительно высокой до конца вегетационного периода. Это обусловлено особенностями морфогенеза длительно вегетирующих листьев, продолжительность жизни которых составляет у *P. rotundifolia* один год. Высокие энергетические затраты листьев зимнезе-

ленного вида в осенний период могут быть связаны со структурными и физиологическими изменениями в клетках и тканях, что способствует адаптации растений к низким температурам. В осенний период происходит изменение баланса фитогормонов, накопление сахаров, свободных аминокислот, белков, липидов, осуществляются ультраструктурные перестройки в протопласте и хлоропластах (Климов, 2001; Яцко и др., 2009).

Таким образом, установлены закономерные изменения дыхательной способности и выявлены особенности метаболизма двух видов корневищных травянистых многолетних растений с разной эколого-ценотической приуроченностью и ритмом сезонного развития. Реализация жизненной стратегии растениями *A. millefolium*, летнезеленого вида луговой эколого-ценотической группы, связана с высокой скоростью роста, что обеспечивается повышенной метаболической активностью – интенсивным дыханием, тепловыделением, высоким азотным статусом. Растения *A. millefolium*, произрастающие в условиях более выраженной конкуренции со стороны других видов, выживают благодаря более быстрому росту. Реализация жизненной стратегии растениями *P. rotundifolia*, зимнезеленого вида лесной эколого-ценотической группы, связана с низкой скоростью роста и соответственно метаболической активностью как надземной, так и подземной части. Данный вид адаптируется к условиям слабой освещенности под пологом хвойного леса, где конкуренция со стороны других видов не столь высока. Ограничение фотосинтеза недостатком солнечной радиации компенсируется повышением продолжительности жизни листьев.

4. РОЛЬ ПОДЗЕМНОГО МЕТАМЕРНОГО КОМПЛЕКСА В ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНОЙ СИСТЕМЕ ДЛИННОКОРНЕВИЦНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ

Ростовые корреляции и донорно-акцепторные отношения (ДАО) играют важнейшую роль в регуляции роста и морфогенеза растений (Мокроносов, 1981, 1983; Уоринг, Филлипс, 1984; Полевой, 1982, 1984). Формирование и функционирование донорно-акцепторной системы (ДАС) растений зависят от жизненной стратегии вида, его генотипа, формирующегося под действием климатических и эколого-ценотических факторов. Особый интерес с точки зрения ДАО представляет группа корневищных растений, которые депонируют углерод в подземных побегах – корневищах. Подземный метамерный комплекс определяет жизненную форму «травянистый многолетник» (Голубев, 1956а, б, 1957а, б; Серебряков, Серебрякова, 1965), существует непрерывно, тогда как надземные побеги отмирают ежегодно; перезимовывают корневища с почками возобновления. Это позволяет рассматривать подземные побеги как важное звено регуляции ДАС корневищных многолетних растений.

4.1. Характеристика роста и распределение биомассы в надземные и подземные побеги

В связи с оценкой роли подземного метамерного комплекса в ДАС корневищных растений необходимо изучение показателей роста, метаболической активности, накопления и распределения биомассы в целом растений на разных этапах его развития. Для изучения коррелятивных взаимосвязей при формировании надземных и подземных побегов использовали классификацию этапов органогенеза побега в жизненном цикле многолетних травянистых растений (Куперман, 1977). Длиннокорневищные злаковые растения *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundinacea*, выращенные из семян, уже на первом году жизни сформировали хорошо развитый куст в условиях слабого ценотического взаимодействия. На III этапе органогенеза, который характеризуется дифференциацией главной оси зачаточного соцветия и зачаточных прицветных листьев соцветия, растения имели по четыре-пять надземных и четыре-семь подземных побегов (табл. 15). Подземные побеги не отличались от надземных по числу метамеров, но были вдвое короче.

Таблица 15

**Показатели роста и развития растений *Bromopsis inermis*
и *Phalaroides arundinacea* первого года жизни в фазе кущения
(III этап органогенеза), 2001 г.**

Показатели	<i>B. inermis</i>	<i>P. arundinacea</i>
Число побегов, шт./растение:		
надземных	4.0 ± 0.5	5.4 ± 0.7
подземных	6.8 ± 0.4	4.1 ± 0.7
Число метамеров шт./побег:		
надземных	4.8 ± 0.4	4.4 ± 0.4
подземных	3.4 ± 0.2	4.3 ± 0.3
Длина побега, см:		
надземный	38.9 ± 1.8	41.2 ± 2.1
подземный	19.2 ± 3.5	16.9 ± 5.1

У растений *B. inermis* второго года жизни к началу трубкования (IV этап органогенеза) число надземных и подземных побегов существенно возросло по сравнению с растениями первого года жизни (табл. 15, 16). В фазе колошения (VIII этап органогенеза) растения имели в среднем по 30 надземных и 40 подземных побегов с одинаковым количеством метамеров. К фа-

Таблица 16

**Динамика показателей роста надземных и подземных побегов
Bromopsis inermis второго года жизни, 2002 г. (Маслова и др., 2005)**

Параметр	Начало трубкования	Колошение	Созревание семян
Число побегов, шт./растение:			
надземных	33.6 ± 5.7	28.6 ± 3.4	55.0 ± 13.8
подземных	32.4 ± 2.8	41.2 ± 5.8	31.6 ± 5.9
Число метамеров шт./побег:			
надземных	5.2 ± 0.2	5.5 ± 0.2	6.0 ± 0.4
подземных	4.0 ± 0.3	5.6 ± 0.3	10.3 ± 0.6
Длина побега, см:			
надземный	49.9 ± 1.6	41.0 ± 2.3	61.7 ± 1.7
подземный	12.4 ± 1.3	22.5 ± 1.9	32.5 ± 2.2
Сухая масса, г/растение:			
надземный	8.8 ± 1.3	26.2 ± 4.3	60.7 ± 11.9
подземный	6.6 ± 0.8	13.7 ± 3.1	44.7 ± 7.6
Сухая масса целого растения, г/растение	15.2 ± 1.5	39.9 ± 4.0	99.3 ± 10.8
Соотношение масс надзем- ные/подземные побеги	1.3	1.9	1.4
Площадь листьев, дм ² /растение	8.2 ± 2.2	12.7 ± 1.6	34.1 ± 7.6
Отношение площади ли- стьев к массе целого расте- ния, дм ² /г	0.90	0.32	0.34
Отношение площади листьев к массе подземных побегов, дм ² /г	1.2	0.92	0.76

зе созревания семян (XI этап органогенеза) отмечено увеличение числа надземных и снижение количества подземных побегов, что может быть результатом отрастания корневищ, т.е. формирования сарментов – подземных побегов с диатропно-ортотропной ориентацией роста. Следует отметить значительное увеличение числа метамеров корневищ, что связано с образованием боковых побегов (5.7 ± 0.6 шт./побег) и новых метамеров (3.9 ± 0.4 шт./боковой побег). В фазе колошения суммарная масса подземных побегов растений *B. inermis* была вдвое ниже, чем надземных побегов (табл. 17). К периоду созревания семян различия сглаживались за счет большего прироста массы корневищ. Соответственно уменьшалось и отношение площади листьев к массе подземных побегов.

В фазе колошения корневища *B. inermis* мало отличались от листьев по содержанию азота и углерода в сухой биомассе (табл. 17). К фазе созревания семян концентрация азота в корневищах снижалась вдвое. В этот период корневища уступали листьям, но превышали стебли по содержанию азота (данные по стеблям не приведены). Соответственно изменялась и величина соотношения C/N.

На рис. 32 видно, что в фазе колошения корневища *B. inermis* дышали столь же интенсивно, как и листья. По мере роста и развития растений дыхание корневищ снижалось сильнее, чем дыхание листьев. В период созревания семян (XI-XII этапы органогенеза) скорость выделения CO₂ в корневищах была в 1.6-2 раза меньше по сравнению с листьями.

Растения *P. arundinacea* второго года жизни на III этапе органогенеза имели примерно равную с *B. inermis* численность надземных побегов (табл. 18). К XI-XII этапу количество надземных побегов возросло втрое, а корневищ – почти на порядок. В результате в фазе созревания семян растения *P. arundinacea* превышали растения *B. inermis* по численности и биомассе надземных и подземных побегов.

У травянистых многолетних растений почки, формирующие подземные диаграмитропные побеги (корневища, столоны), закладываются рано, на II этапе органогенеза, когда конус нарастания ортотропного побега имеет два-пять зачатков листьев (Маркаров, 1996). Результаты наших исследований свидетель-

Таблица 17

Содержание азота и углерода в биомассе растений *Bromopsis inermis* второго года жизни, мг/г сухой массы, 2002 г.

Показатель	Колошение		Созревание семян	
	Листья	Корневища	Листья	Корневища
C	444 ± 24	423 ± 20	443 ± 26	396 ± 17
N	38.7 ± 1.9	35.1 ± 2.0	26.8 ± 1.1	15.7 ± 0.8
C/N	11.5	12.1	16.5	25.2

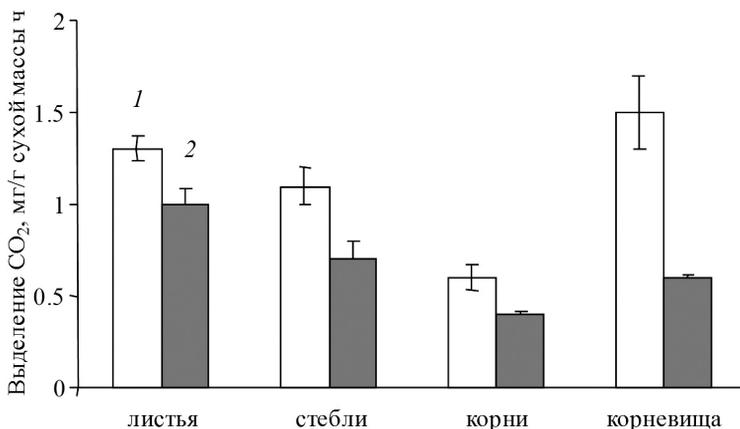


Рис. 32. Дыхательная способность органов растений *Bromopsis inermis* второго года жизни. 1 – фаза колошения, 2 – фаза созревания семян, 2002 г. (Маслова и др. 2005).

Fig. 32. Respiration rate of organs of second summer *Bromopsis inermis* plants. (1) Earing phase, (2) seed ripening phase, 2002.

Таблица 18

Динамика показателей роста растений *Phalaroides arundinacea* второго года жизни, 2003 г. (Маслова и др., 2005)

Параметр	Кущение – начало трубкования	Колошение	Созревание семян
Число побегов, шт./растение: надземных	37.3 ± 5.5	47.7 ± 6.0	161.6 ± 19.4
подземных	7.3 ± 1.0	–	61.8 ± 10.0
Число метамеров шт./побег: надземных	3.8 ± 0.7	4.4 ± 0.6	5.6 ± 0.24
подземных	6.4 ± 0.8	–	–
Длина побега, см: надземный	49.9 ± 2.3	56.4 ± 2.6	76.8 ± 1.4
подземный	7.8 ± 2.7	–	–
Сухая масса побега, г/растение надземный	9.9 ± 1.9	30.2 ± 8.6	147.0 ± 19.3
подземный	7.5 ± 1.6	13.1 ± 3.9	68.6 ± 10.9
Сухая масса целого растения, г	16.6 ± 1.9	43.3 ± 12.5	215.9 ± 30.2
Соотношение масс надземные/ подземные побеги	1.3	2.3	2.1
Площадь листьев, дм ² /растение	7.5 ± 2.0	–	51.0 ± 5.6
Отношение площади листьев к массе целого растения, дм ² /г	0.5	–	0.2
Отношение площади листьев к массе подземных побегов, дм ² /г	1.0	–	0.7

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

ствуют о том, что уже к III этапу органогенеза, когда начинается дифференциация генеративных органов в конусе нарастания ортотропного побега, происходят активный рост и формирование метамеров подземных побегов длиннокорневищных злаков. Следовательно, формирование и рост органов вегетативно-го размножения – корневищ – осуществляются до начала формирования генеративной сферы, что определяет долголетие особи, конкурентоспособность растений и страхует вид от вымирания. Корневища составляют существенную часть биомассы многолетних злаков и сопоставимы с надземными побегами по метаболической активности. Новообразование и интенсивный рост подземных побегов корневищных злаков отмечали вплоть до созревания семян (XI этап органогенеза), что может свидетельствовать об отсутствии выраженной конкуренции за ассимилянты между органами вегетативной и генеративной репродукции.

4.2. Ассимиляция и использование меченого углерода в растениях

Рост растений в значительной степени определяется обменом углерода, поскольку большую долю сухого вещества растительного организма составляет именно этот элемент. Одним из главных факторов, регулирующих фотосинтетическую функцию растения, а следовательно, определяющих рост, являются взаимоотношения между производящими и потребляющими ассимилянты органами и системы регуляции процессов образования и использования фотоассимилятов. Использование меченых атомов позволяет решать задачи изучения транспорта и распределения различных элементов в растениях.

Ассимиляция и распределение ^{14}C в растениях *Bromopsis inermis*. Величина удельной активности (УА) характеризует содержание меченых атомов в единице биомассы и позволяет оценить вклад различных органов в ассимиляцию CO_2 . Как и следовало ожидать, сразу после экспозиции растений *B. inermis* в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ наибольшую УА имели листья (табл. 19). УА нелистовых органов – стеблей с влагалищами листьев была в два раза ниже по сравнению с листьями. Следует отметить быстрое поступление ^{14}C -ассимилятов в подземные органы, особенно в корневища, УА которых была в два раза выше по сравнению с корнями. Через неделю после экспозиции растений в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ (фаза колошения) УА листьев снизилась более чем в 2.5 раза (рис. 33). Одновременно отмечали увеличение УА стеблей и подземных органов, что свидетельствует о транспорте меченых ассимилятов в зоны, характеризующиеся интенсивной метаболической активностью – молодые корневища и интеркалярные меристемы стеблей.

Содержание ^{14}C в органах *Bromopsis inermis* второго года жизни через 1 ч после экспозиции в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ в фазе трубкования, 2003 г.

Органы растений	Имп. мин/100 мг сухой массы	Имп./растение	% от целого растения
Листья	1594 ± 120	15940 ± 3180	48.7
Стебли + влагалища листьев	654 ± 38	12818 ± 2559	39.2
Корневища	241 ± 19	2414 ± 482	7.4
Корни	138 ± 9	1552 ± 311	4.7

Результаты количественного распределения меченого углерода в растениях *B. inermis* можно получить при анализе общей радиоактивности, которая зависит от УА органов и их соотношения в биомассе целого растения. В фазу трубкования через 1 ч после экспозиции подавляющая часть меченого углерода была локализована в надземных органах растений (рис. 34). В подземные органы – корневища и корни поступало около 10% всего поглощенного при фотосинтезе радиоактивного углерода. К фазе колошения, спустя неделю после экспозиции растений в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$, отмечали убыль продуктов фотосинтеза из листьев, в основном за счет дыхания и экспорта в другие органы растения. В стеблях депонировалось 50% ^{14}C всего растения. Существенная часть ассимилированного углерода (до 20%) находилась в период колошения в подземных органах, что свидетельствует об использовании углерода на рост корневищ, доля которых составляла 30% в биомассе целого растения.

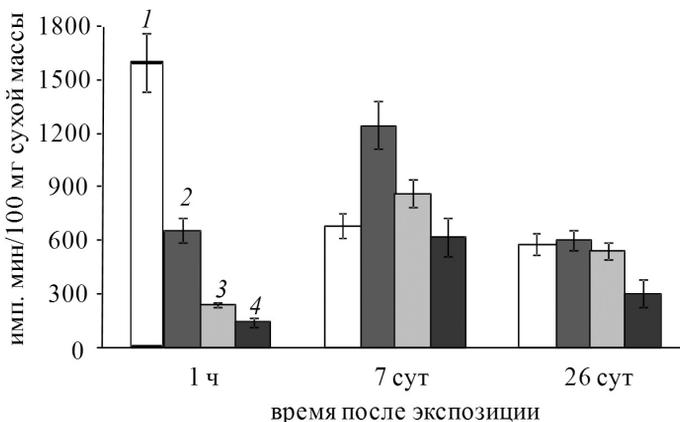
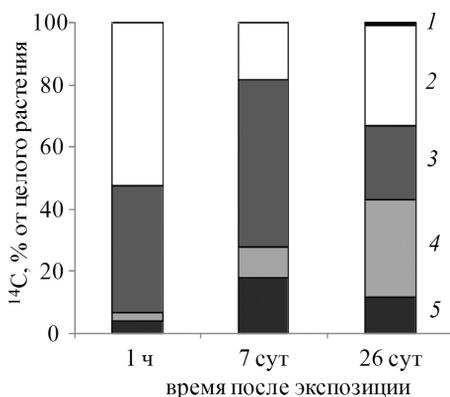


Рис. 33. Содержание ^{14}C в органах растений *Bromopsis inermis* второго года жизни. 1, 2, 3, 4 – листья, стебли с влагалищами листьев, корневища и корни соответственно, 2003 г.

Fig. 33. ^{14}C content in organs of *Bromopsis inermis* plants of the second living year. (1) Leaves, (2) stems with leaf sheaths, (3) rhizomes, (4) roots, 2003.

Рис. 34. Распределение ^{14}C по органам *Bromopsis inermis*. 1, 2, 3, 4, 5 – метелки, листья, стебли с влагалищами листьев, корневища, корни соответственно, 2003 г.

Fig. 34. ^{14}C distribution to *Bromopsis inermis* organs. (1) Panicles, (2) leaves, (3) stems with leaf sheaths, (4) rhizomes, (5) roots, 2003.



Характер распределения ассимилятов в фазу созревания семян, через

26 сут после экспозиции растений *B. inermis* в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$, свидетельствует о наличии двух аттрагирующих центров – листья и быстро растущие корневища. В этот период количество ^{14}C в листьях и корневищах составляло 30 и 40% в биомассе растения соответственно, что в 1.5-2 раза больше, чем в фазу колошения. Доля меченого углерода в стеблях уменьшалась более чем в два раза по сравнению с фазой колошения и составляла около 20% всей метки. Содержание ^{14}C в метелках растений *B. inermis* в фазу созревания семян не превышало 5%.

В целом в период репродуктивного развития длиннокорневищного злака *B. inermis* существенная доля ассимилированного углерода использовалась для роста корневищ, обеспечивающих вегетативное размножение растений. В репродуктивные органы (метелки) растений поступало небольшое количество ассимилятов, что обусловлено их малой долей в биомассе целого растения и слабой аттрагирующей способностью. Аналогичные результаты были получены в опытах с многолетними короткокорневищными злаками (мятлик и лисохвост), у которых доля подземных органов – корней и корневищ в биомассе целого растения составляла от 30 до 80% в зависимости от фазы развития растений (Назаров, Головкин, 1983).

Ассимиляция и распределение ^{14}C в растениях *Phalaroides arundinacea*. Результаты опытов показали, что в фазу кущения, во время интенсивного формирования надземных побегов, доля ассимилированного углерода в листовых пластинках составляла около 70% всей метки (рис. 35). Для растений *P. arundinacea* характерен более интенсивный отток ^{14}C -ассимилятов в подземные органы по сравнению с растениями *B. inermis*. В период активного роста надземных побегов через час после экспозиции в них было сосредоточено 90% ^{14}C , около 10% ассимилированного углерода приходилось на активно растущие подземные органы – корни и корневища. Через 10 сут в надземных побегах

обнаружено около 70% ассимилированного углерода, большая часть которого была локализована в стеблях с влагалищами листьев. В подземных органах сосредоточено около 30% метки, из которых почти 20% депонировалось в корневищах. Через месяц отмечено незначительное изменение в характере распределения углерода в растениях *P. arundinacea*.

Распределение ^{14}C в растениях *Phalaroides arundinacea* после скашивания. В наших опытах растения *P. arundinacea* получали меченый углерод (^{14}C) в фазу колошения за 10 сут до скашивания. С укосом надземной массы терялось 50% содержащегося в растениях ^{14}C (рис. 36). Значительная доля меченого углерода, около 30%, была локализована в подземных органах – корневищах и корнях и 20% находилось в оставшейся надземной массе (стерне). За 20 сут растения восстанавливали надземную массу, используя углерод стерни и подземных органов для формирования новых побегов. Содержание метки в стерне и подземных органах уменьшалось в два раза (табл. 20). В отросшей части растений доля радиоактивного углерода составляла 40% от целого растения. Значительная часть меченого углерода (30%) транспортировалась в стебли с влагалищами листьев, которые характеризуются высокой физиологической активностью. В целом через 50 сут после скашивания на формирование молодых побегов практически полностью использовался меченый углерод, депонированный в стерне, где отмечены его следовые количества (рис. 36). В подземных органах оставалось около 20% метки, что свидетельствует о включении ^{14}C в структурные компоненты корневищ.

Анализ баланса углерода в целом растении *P. arundinacea* показал, что значительная часть оставшегося углерода (более 40%) расходовалась на рост молодых надземных побегов, 25-30% сохранялось в подземных органах – корневищах и корнях (рис. 37). Убыль метки из растения при отрастании составля-

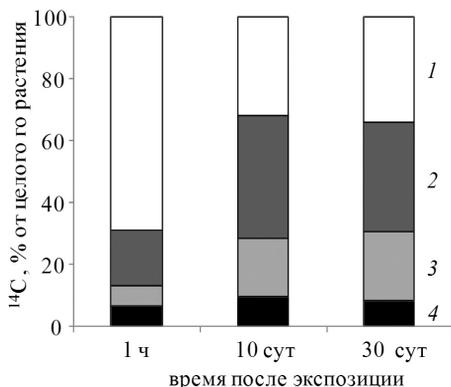


Рис. 35. Распределение ^{14}C по органам растений *Phalaroides arundinacea*. 1, 2, 3, 4 – листья, стебли с влагалищами листьев, корневища, корни, 2003 г.

Fig. 35. ^{14}C distribution to *Phalaroides arundinacea* organs. (1) Panicles, (2) leaves, (3) stems with leaf sheaths, (4) rhizomes, (4) roots, 2003.

Рис. 36. Распределение ^{14}C по органам *Phalaroides arundinacea* после скашивания. 1, 2, 3, 4 – укос (надземная масса, отторгнутая при скашивании), стерня (оставшаяся надземная масса), корневища и корни, отава (надземная масса, сформированная после скашивания), 2003 г.

Fig. 36. ^{14}C distribution to *Phalaroides arundinacea* organs after mowing. (1) Mowed aboveground biomass, (2) not-mowed aboveground biomass, (3) rhizomes and roots, (4) aboveground biomass formed after mowing, 2003.

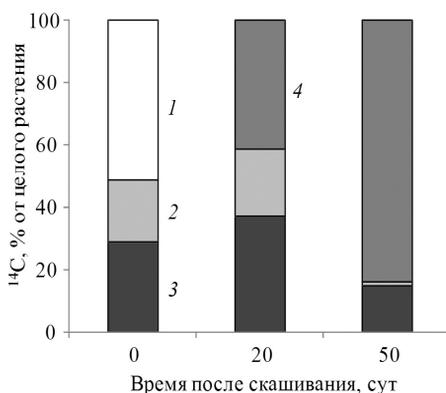


Таблица 20

Содержание ^{14}C в растениях *Phalaroides arundinacea* после скашивания, имп./растение, 2003 г.

Время после скашивания, сут.	Укос*	Стерня	Корневища и корни	Отава**	
				Листья	Стебли
0	17590 ± 2564	6983 ± 835	9737 ± 2043	–	–
20	–	3249 ± 539	5305 ± 897	2044 ± 452	4057 ± 759

* Надземная масса, отторгнутая при скашивании; ** надземная масса через 20 сут после скашивания; прочерк означает отсутствие органа растения.

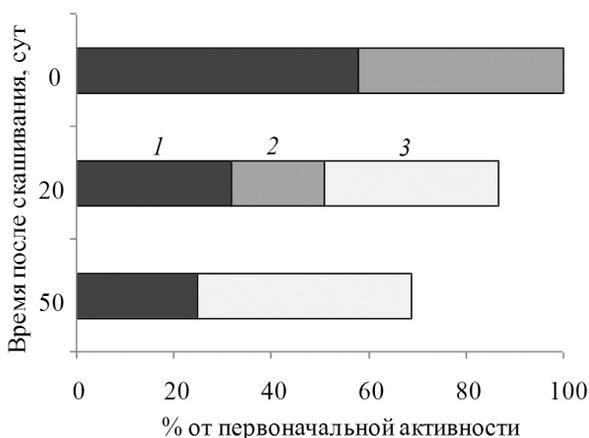


Рис. 37. Распределение ^{14}C по органам растений *Phalaroides arundinacea* после скашивания, 2003 г. 1, 2, 3 – подземная часть (корневища и корни), стерня, отава.

Fig. 37. ^{14}C distribution to *Phalaroides arundinacea* organs after mowing. (1) Underground biomass, (2) not-mowed aboveground biomass, (3) aboveground biomass formed after mowing, 2003.

ла не более 30% от радиоактивности после скашивания. Следовательно, при отрастании растений *P. arundinacea* на формирование надземных побегов в основном использовались фонды углерода стеблей. Вклад корневищ в рост надземной массы был меньше, поскольку часть запасенного углерода, по-видимому, использовалась на рост самих подземных органов.

Таким образом, как и следовало ожидать, определяющий вклад в ассимиляцию углерода целого растения имели листья длиннокорневищных злаков. Значительная часть ассимилированного углерода поступала в стебли с влагалищами листьев, которые характеризуются активным метаболизмом и являются временным депо углерода. Выявлено интенсивное поступление и депонирование меченого углерода в подземные органы многолетних злаков – корневища и корни, что связано с репродуктивным потенциалом подземных побегов, формирующих большое количество вегетативных меристем. В экспериментах со скашиванием надземной части показано, что при отрастании надземных побегов в основном использовался углерод, депонированный в стеблях, по сравнению с активно растущими корневищами.

4.3. Влияние скашивания и ценотического фактора на морфофизиологические показатели корневищ

Влияние скашивания на рост растений *Phalaroides arundinacea*. Скашивание оказало существенное влияние на морфофизиологические характеристики длиннокорневищного злака *P. arundinacea*. После удаления надземных побегов на IV этапе органогенеза (трубкование) наблюдали интенсивное восстановление надземного метамерного комплекса растений (рис. 38; Маслова и др., 2005). Через три недели (в фазе колошения) опытные растения несколько превышали контрольные по количеству надземных побегов, но не отличались по соотношению массы надземных побегов и подземных, которое в среднем составляло 2.3. Через семь недель (созревание семян) контрольные и опытные растения формировали одинаковое число надземных и подземных побегов. При этом опытные растения отставали от контрольных по накоплению сухой массы и площади листьев, характеризовались более низким отношением площади листьев к массе подземных побегов. Корневища опытных растений, в особенности прошлогодние, дышали интенсивнее, чем в контроле (табл. 21). Значимых различий в дыхательной способности листьев и стеблей опытных и контрольных растений не было выявлено.

В целом опыты с *P. arundinacea* показали высокую способность растений к побегообразованию. Скашивание в фазе трубкования не повлияло на реализацию программы формирования

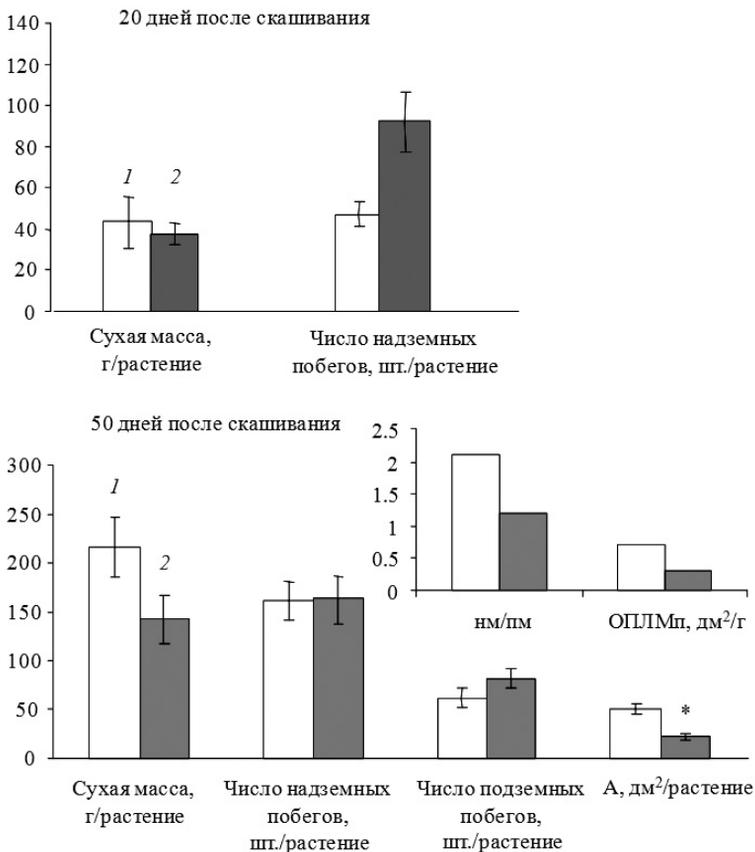


Рис. 38. Влияние скашивания на показатели роста и развития растений *Phalaroides arundinacea* второго года жизни, 2003 г. 1 – контроль, 2 – опыт. А – площадь листьев, нм/пм – соотношение надземная масса/подземная масса, ОПЛМп – соотношение площадь листьев/масса подземных побегов. * различия между опытом и контролем статистически значимы, $P \leq 0.05$.

Fig. 38. Growth and development characteristics of mowed second summer *Phalaroides arundinacea* plants. (1) Intact; (2) mowed. А – leafage area, нм/пм – aboveground to underground weight ratio, ОПЛМп – leafage area to underground shoot weight ratio.

новых ортотропных побегов почками на узлах многочисленных корневищ, что свидетельствует об определенной автономности от надземного ортотропного побега. Ранее было установлено, что удаление надземной части не изменяло ростовую ориентацию корневищ однодольных (пырей), двудольных растений (тысячелистник, чина луговая) и столонов картофеля (Маркаров, Головки, 1995а). Скошенные растения полностью регенерировали уже к колошению. Их отставание по накоплению биомас-

**Дыхание надземных и подземных органов
интактных и скошенных растений *Phalaroides arundinacea*
второго года жизни 2003 г. (50 дней после скашивания),
мг CO₂/г сухой массы ч**

Вариант	Листья	Стебли	Молодые корневища	Старые корневища	Корни
Контроль	2.14 ± 0.04	0.86 ± 0.1	1.79 ± 0.13	0.56 ± 0.03	0.82 ± 0.03
Опыт	1.98 ± 0.18	1.15 ± 0.15	2.04 ± 0.22	0.82 ± 0.03*	0.93 ± 0.27

* Различия между опытом и контролем статистически значимы, P ≤ 0.05.

сы, по-видимому, обусловлено не только затратами субстрата на восстановление утерянной листовой поверхности, но и на дыхание корневищ. Прошлогодние подземные побеги опытных растений дышали на 30% интенсивнее контрольных, что отражает их морфогенетическую и метаболическую активность.

Влияние ценотического фактора на рост растений *Phalaroides arundinacea*. Репродуктивный процесс через систему прямых и обратных связей контролируется не только на уровне особи, но и на уровне ценопопуляций и фитоценозов. Ценотическое взаимодействие между растениями оказывает значительное влияние на световой и водный режим, минеральное питание в фитоценозе, что приводит к изменениям структуры и физиологической активности растений (Harper, 1977; Головки, 1989; Васфилова, 1996). С целью изучения особенностей функционирования ДАС корневищных многолетников актуальным является изучение корреляций между ростовыми процессами во время формирования надземных и подземных побегов при разной плотности ценоза.

Ценозы разной плотности растений *Phalaroides arundinacea* были сформированы к третьему году жизни на основе сплошного рядового посева (15 см в междурядьях), и разреженный – при площади питания 0.40×0.70 м² (Маслова, Табаленкова, 2008). Корневищные злаки характеризуются ранним весенним отрастанием. К концу мая растения *P. arundinacea* третьего года жизни уже переходили в фазу трубкования. Растения разреженного ценоза в этот период сформировали более 650 надземных побегов на 1 м², длина которых в среднем составляла 50 см (табл. 22). В последующие фазы развития число надземных побегов практически не изменялось. Загущение не оказало значительного влияния на число надземных побегов и количество листьев растений *P. arundinacea*. Отмечено небольшое увеличение числа надземных побегов в фазе трубкования и уменьшение – к концу вегетации. Ценотический фактор существенно повлиял на формирование корневищ. Растения в загущенном ценозе образовывали в два раза меньше главных и боковых корневищ с меньшим числом метамеров (табл. 23). В ре-

Таблица 22

Морфологические параметры надземных побегов растений *Phalaroides arundinacea* в разных ценоотических условиях, 2004 г.

Ценоз	Число надземных побегов, шт./м ²	Длина надземных побегов, см	Число листьев, шт./побег
Трубкавание			
Разреженный	653.2 ± 167.2	51.0 ± 9.7	4.0 ± 0.3
Загущенный	890.0 ± 110.8	39.8 ± 2.0	3.2 ± 0.1
Колошение			
Разреженный	541.3 ± 71.8	112.0 ± 4.9	6.2 ± 0.3
Загущенный	716.0 ± 169.6	73.6 ± 4.4	4.6 ± 0.2
Созревание семян			
Разреженный	552.8 ± 49.2	170.5 ± 34.2	4.2 ± 1.4
Загущенный	604.0 ± 72.4	136.1 ± 37.1	3.1 ± 0.9

зультате при загущении растений корневища формировали в среднем 13 тыс. узлов (очагов меристематической активности) на 1 м², что в четыре раза меньше, чем в разреженном ценозе.

В условиях слабого ценоотического взаимодействия к фазе трубкавания (конец мая) растения *P. arundinacea* накапливали в среднем 900 г/м² сухой массы, 62% которой приходилось на подземную часть (рис. 39А). В период колошения (июнь) биомасса растений возрастала в два раза за счет интенсивного роста надземных побегов, а масса подземных органов не изменялась (рис. 39Б, В). В фазу созревания семян (июль) продолжалось интенсивное формирование надземной массы, о чем свидетельствует высокое соотношение надземной и подземной биомассы (2.5). К концу вегетации клоны третьего года жизни накапливали около 3000 г сухой массы на 1 м², половину которой составляли подземные органы – корневища и корни. Кривая накопления сухой надземной массы растений разреженного ценоза выходила на плато к концу вегетационного периода, тогда как масса корневищ продолжала интенсивно увеличиваться до конца сентября.

Таблица 23

Морфологическая структура корневищ растений *Phalaroides arundinacea* в разных ценоотических условиях в конце вегетации (22 сентября 2004 г.)

Параметр	Разреженный ценоз	Загущенный ценоз
Число основных корневищ, шт./м ²	1327.2 ± 238.0	612.8 ± 31.2**
Длина основных корневищ, см	14.6 ± 3.1	13.2 ± 4.0
Число метамеров основного корневища, шт.	9.9 ± 1.8	10.0 ± 2.8
Число латеральных корневищ, шт.	5.0 ± 1.8	3.0 ± 1.0*
Число метамеров латерального корневища, шт.	6.1 ± 1.3	3.8 ± 1.4*
Число узлов корневищ, шт./м ²	53619	13114

* и ** Различия между разреженным и загущенным ценозами статистически значимы, P ≤ 0.05 и P ≤ 0.001.

Сухая масса растений *P. arundinacea* загущенного и разреженного ценозов в фазе трубкования была практически одинаковой (рис. 39). В результате, относительная скорость роста растений в ценозах разной плотности была равной и составляла в среднем 0.2 г/г сут. Загущение оказало существенное влияние на биомассу растений в период колошения и созревания семян. Растения значительно отставали по накоплению сухой массы за счет снижения интенсивности роста надземных побегов. Относительная скорость роста растений в фазу колошения составляла 0.008 г/г сут, что было в четыре раза меньше, чем в разреженном. В период созревания семян скорость роста растений ценозов разной плотности выравнивалась (0.01 г/г сут) за счет усиления ростовых процессов в надземной части растений плотного ценоза. К концу вегетации растения в загущенном ценозе накапливали 1500 г/м², что в половину меньше, чем в разреженном. Уменьшение сухой массы растений плотного ценоза происходило в результате снижения как надземной,

так и подземной биомассы. Кривая накопления сухой подземной массы загущенного ценоза слабо изменялась в динамике. К концу вегетации отмечена отрицательная величина скорости роста растений плотного ценоза (-0.002 г/г сут), что связано с прекращением ростовых процессов в надземной части и отсутствием роста в подземных ор-

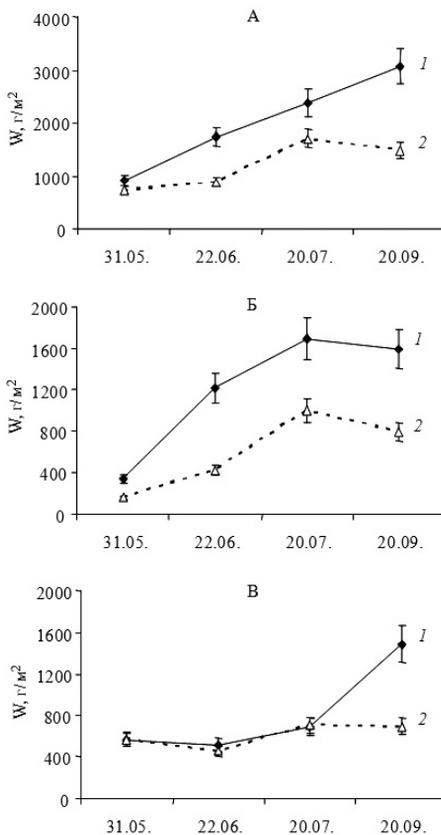


Рис. 39. Влияние плотности популяции на динамику накопления сухой массы *Phalaroides arundinacea*, 2004 г. 1 – разреженный ценоз, 2 – загущенный ценоз. А – целое растение, Б – надземная часть, В – подземная часть.

Fig. 39. Effects of population density for the dry weight accumulation dynamics of *Phalaroides arundinacea*. (1) Thinned cenosis, (2) crowded cenosis, (A) whole plant, (B) aboveground part, (C) underground part.

ганах. В разреженном ценозе к концу сентября происходило активное формирование новых корневищ, в результате чего получали положительную величину скорости роста (0.004 г/сут). В целом, растения, испытывающие сильное ценоотическое взаимодействие, характеризовались более быстрым прохождением фаз развития и интенсивно накапливали биомассу в наиболее важные для жизни растений периоды: начальный этап роста, когда еще благоприятны световые условия в ценозе, и фаза созревания семян, когда обеспечивается генеративное размножение растений.

Надземные побеги растений *P. arundinacea* разреженного ценоза характеризовались наибольшей дыхательной способностью в период трубкования, когда растения активно формируют вегетативную массу (табл. 24). С началом формирования генеративных органов ДС надземных побегов существенно снижалась. ДС корневищ растений *P. arundinacea* была в два-шесть раз меньше, чем у надземных побегов и слабо изменялась в процессе вегетации. Молодые надземные побеги загущенного ценоза в фазу трубкования дышали в два раза менее интенсивно, чем в разреженном. В последующие фазы роста ДС надземной части не зависела от ценоотического фактора. В загущенном ценозе, по сравнению с разреженным, отмечена устойчивая тенденция к снижению интенсивности выделения CO_2 корневищами растений *P. arundinacea*.

Анализ динамики содержания общего азота в листьях растений разреженного ценоза показал, что его концентрация была высокой в начале вегетации и снижалась к концу сезона, когда аттрагирующую способность приобретали генеративные органы и корневища (табл. 25). Независимо от фазы развития растений концентрация азота в корневищах была в три-четыре раза ниже по сравнению с листьями. Ценоотический фактор слабо повлиял на содержание общего азота как в листьях, так и в корневищах. Наблюдала тенденцию снижения содержания об-

Таблица 24

Динамика интенсивности дыхания (мг CO_2 /г сухой массы ч) побегов и корневищ *Phalaroides arundinacea* в ценозах различной плотности, 2004 г.

Фаза развития	Вариант	Надземные побеги	Корневища
Трубкование	Разреженный ценоз	3.94 ± 0.23	0.62 ± 0.10
	Загущенный ценоз	1.75 ± 0.20*	0.49 ± 0.04
Колошение	Разреженный ценоз	1.92 ± 0.18	0.84 ± 0.6
	Загущенный ценоз	1.63 ± 0.18	0.46 ± 0.04
Созревание семян	Разреженный ценоз	2.18 ± 0.22**	0.76 ± 0.09
	Загущенный ценоз	1.91 ± 0.07**	0.59 ± 0.06

* Разница между разреженным и загущенным ценозом статистически значима, $P \leq 0.05$. ** интенсивность дыхания листьев.

**Влияние ценотического фактора
на содержание общего азота в вегетативных органах
Phalaroides arundinacea, 2004 г. (% от сухой массы)**

Фаза развития	Часть растения	Разреженный ценоз	Загущенный ценоз
Трубкавание	Листья	4.30 ± 0.25	4.30 ± 0.26
	Корневища	1.44 ± 0.20	1.25 ± 0.14
Колошение	Листья	3.95 ± 0.21	3.75 ± 0.21
	Корневища	1.00 ± 0.11	1.08 ± 0.16
Созревание семян	Листья	3.25 ± 0.18	2.82 ± 0.21
	Корневища	1.08 ± 0.11	0.94 ± 0.11
Конец вегетации	Надземная масса	1.07 ± 0.11	1.12 ± 0.15
	Корневища	1.06 ± 0.11	1.09 ± 0.11

щего азота в листьях загущенного ценоза в фазу созревания семян, что может быть связано с активным оттоком азота в формирующиеся семена. К концу вегетации, когда репродуктивная сфера растений сформировалась, концентрация азота в надземной части загущенного и разреженного ценоза была одинаковой. Корневища загущенного ценоза содержали меньше азота в фазу трубкавания и созревания семян, что может быть связано с оттоком азота в надземные части. В эти фазы растения загущенного ценоза характеризовались относительно высокой скоростью роста, сравнимой со скоростью разреженного ценоза.

Таким образом, загущение оказало существенное влияние на рост и накопление биомассы надземных и подземных побегов длиннокорневищного злака *P. arundinacea*. Растения, испытывающие сильное ценотическое взаимодействие, характеризовались более быстрым прохождением фаз развития и интенсивно накапливали биомассу в периоды наиболее важные для жизни растений: начальные этапы роста (трубкавание) при благоприятных световых условиях в ценозе, и фаза созревания семян, когда обеспечивается генеративное размножение растений. В период созревания семян показано увеличение содержания пигментов при низкой массе и площади листьев загущенного ценоза (Маслова, Табаленкова, 2008). Это является адаптивной стратегией, которая позволяет растениям поддерживать свой статус-кво при постоянной конкуренции за свет, минеральные вещества и воду. В плотном ценозе отмечено значительное снижение роста и ветвления корневищ, но не обнаружено существенного влияния на их физиологические параметры. Это свидетельствует о том, что меньшая масса корневищ и количество подземных узлов (меристематических тканей), способны сохранять высокий уровень метаболической активности при сильной конкуренции за факторы среды.

4.4. Гормональный статус подземных побегов и распределение ассимилятов у длиннокорневищных видов с разным ритмом сезонного развития

У дикорастущих видов, произрастающих в различных климатических и эколого-ценотических условиях, существует большое разнообразие ДАС, что обусловлено множеством жизненных форм и жизненных стратегий. В качестве моделей для исследований использовали виды длиннокорневищных растений, отличающиеся по ритму сезонного развития (феноритмотипу), продолжительности жизни донорных листьев: летнезеленые – *Mentha arvensis*, *Achillea millefolium*, *Elytrigia repens* и вечнозеленые – *Pyrola rotundifolia* и *Vaccinium vitis-idaea*.

Сезонная динамика содержания свободных фитогормонов в тканях корневищ. Сравнительный анализ содержания фитогормонов в корневищах растений показал, что в фазу цветения (июль) летнезеленые виды характеризовались более высоким содержанием цитокининов, АБК и ИУК по сравнению с вечнозелеными (рис. 40). Максимальную концентрацию этих гормо-

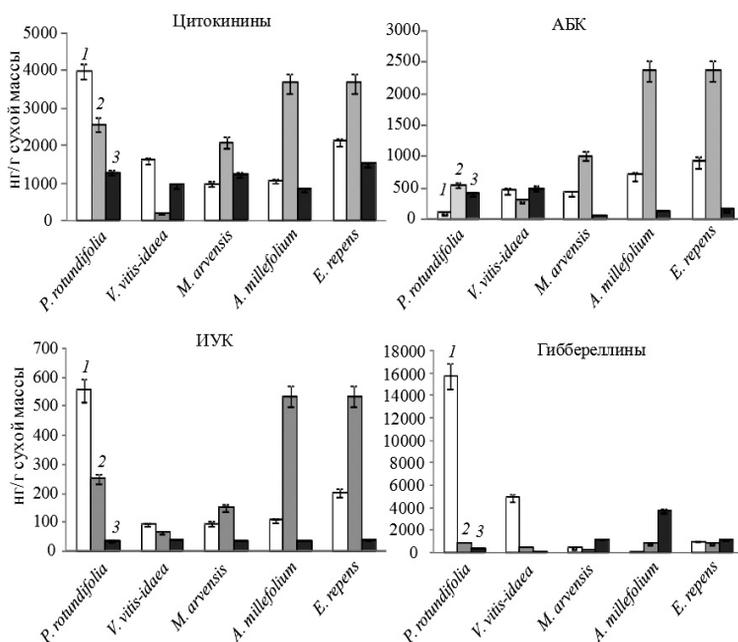


Рис. 40. Сезонная динамика содержания свободных фитогормонов в подземных побегах длиннокорневищных растений, нг/г сухой массы. 1, 2, 3 – май, июль, сентябрь 2006 г. соответственно (Маслова, Табаленкова, 2010а).

Fig. 40. The seasonal dynamics of free phytohormones' content in underground shoots of long-rhizome-forming plants (ng/g dry wt). (1) May, (2) July, (3) September 2006.

нов обнаружили в корневищах *A. millefolium* и *E. repens*, минимальную – вечнозеленого кустарничка *V. vitis-idaea*. Изучение сезонной динамики фитогормонов выявило сравнительно высокое содержание цитокининов, ИУК и АБК в корневищах растений с летнезеленым феноритмотипом в летний период. К осени концентрация цитокининов снижалась в два-четыре, ИУК – в 5-16, а АБК – более чем в 20 раз. В результате соотношение АБК/цитокинины, сравнительно высокое в летний период, осенью снижалось в 6-16 раз в зависимости от вида. В сентябре корневища летнезеленых растений характеризовались значительным увеличением концентрации гиббереллинов.

В отличие от летнезеленых растений, содержание гормонов роста – цитокининов, ИУК и гиббереллинов в корневищах вечнозеленых видов было максимальным весной, в мае (рис. 40). Особенно высокие концентрации были отмечены для корневищ *P. rotundifolia*. Так, содержание гиббереллинов в сухой массе составляло более 15 000 нг/г, что в 40-100 раз больше по сравнению с летнезелеными видами в это же время. В летне-осенний период концентрация цитокининов, ИУК и гиббереллинов в подземных побегах *P. rotundifolia* и *V. vitis-idaea* значительно снижалась за исключением содержания цитокининов в корневищах *V. vitis-idaea*, которое увеличивалось с июля по сентябрь в четыре раза.

Динамика содержания АБК в подземных побегах вечнозеленых растений была различной. Концентрация АБК в корневищах *P. rotundifolia* в мае была низкой и составляла 100 нг/г сухой массы, что в пять раз меньше, чем у кустарничка *V. vitis-idaea*. В летне-осенний период уровень АБК в корневищах *P. rotundifolia* существенно возрастал, а у *V. vitis-idaea* менялся незначительно.

Таким образом, исследования показали значительные различия у длиннокорневищных растений с разным ритмом сезонного развития, сроком жизни фотосинтезирующих органов в динамике фитогормонов в подземных побегах. В тканях корневищ летнезеленых видов выявлена более высокая концентрация цитокининов, ИУК и АБК по сравнению с вечнозелеными. Это может быть обусловлено более активным ростом и ветвлением подземных побегов растений с летнезеленым феноритмотипом. Высокий уровень цитокининов необходим для стимуляции клеточных делений и, благодаря аттрагирующему эффекту этих фитогормонов, способствует флоэмному транспорту, притоку к подземным почкам пластических веществ (Роньжина, 2004).

Накопление АБК летом может быть связано с ролью этого гормона в поддержании нормальной оводненности, предохранения от избыточной потери воды в период активного фор-

мирования корневищ. Полагают, что накопление АБК связано с увеличением гидравлической проводимости корней в процессе роста растений растяжением (Тимергалина и др., 2007). Кроме того, АБК стимулирует приток ассимилятов в акцепторные органы: плоды, семена, клубни, столоны (Dörffling et al., 1984; Маркаров и др., 2001; Борзенкова и др., 2001б; Маслова, Коф, 2000). Механизм регуляции водного обмена связан со способностью АБК повышать уровень экспрессии и фосфорилирования аквапоринов, что сказывается на их активности (Schaffner, 1998).

В осенний период в корневищах летнезеленых растений, в отличие от вечнозеленых видов, обнаружено снижение соотношений АБК/цитокинины и АБК/гиббереллины (рис. 40). Превалирование цитокининов над АБК в конце вегетационного периода может быть результатом снижения активного транспорта этого гормона в надземные органы. Накопление гиббереллинов в корневищах летнезеленых видов осенью, вероятно, происходит за счет транспорта этого гормона из листьев в подземные органы. Сравнительно высокое содержание цитокининов и гиббереллинов в осенний период связано с интенсивным ростом корневищ у летнезеленых видов, формирующих 500-700 подземных метамеров в расчете на растение (Маслова и др., 2013). Кроме того, цитокинины участвуют в регуляции синтеза криопротекторных соединений (белков) (Таланова и др., 1999) и поэтому могут повышать устойчивость подземных побегов к низким температурам (Кондратьева и др., 2000).

Для корневищ растений *P. rotundifolia* и *V. vitis-idaea* выявлен весенний пик содержания гормонов роста цитокининов, гиббереллинов, ИУК. Можно полагать, что корневища наряду с зимующими листьями вечнозеленых видов являются хранилищем ассимилятов и фитогормонов для роста листьев новой генерации в весенний период.

Сезонные изменения содержания неструктурных углеводов в листьях и корневищах. Изученные виды отличались по содержанию растворимых сахаров в листьях и корневищах. Летнезеленые растения *M. arvensis* и *A. millefolium* характеризовались сравнительно низким содержанием углеводов в листьях: их концентрация в фазу цветения (июль) составляла 1% в сухой массе (рис. 41). Для растений с вечнозеленым фенолитипом характерно накопление в листьях растворимых сахаров (2.5-3.5%), особенно моносахаридов, доля которых составляла 70-80% в общей сумме углеводов.

В отличие от листьев, в корневищах наблюдали обратную закономерность: более высокое содержание сахаров было у корневищ летнезеленых растений (3-8%), низкое – вечнозеленых (0.5-3%). Отличительной особенностью корневищ летнезеле-

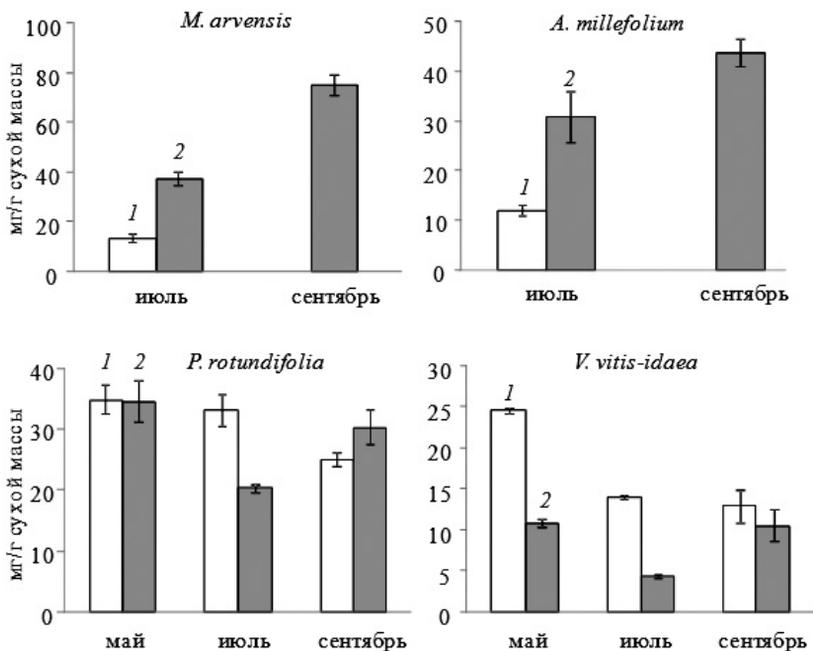


Рис. 41. Динамика содержания растворимых углеводов в листьях (1) и подземных побегах (2) длиннокорневищных растений, 2006 г. (Маслова, Табаченкова, 2010а).

Fig. 41. The dynamics of soluble carbohydrates' content in leaves (1) and underground shoots (2) of long-rhizome-forming plants, 2006.

ных растений является накопление олигосахаридов (раффинозы, стахиозы), доля которых составляла от 20 до 80% от суммы всех углеводов. Изучение динамики содержания растворимых углеводов показало, что в мае перезимовавшие листья вечнозеленых видов характеризовались высоким уровнем сахаров. В летний период концентрация углеводов в листьях новой генерации сохранялась на высоком уровне у *P. rotundifolia*, а у кустарничка *V. vitis-idaea* – снижалась почти в два раза. Содержание сахаров в корневищах возрастало в 1.5-2.5 раза в осенний период не зависимо от ритма сезонного развития растений.

В целом, анализ содержания неструктурных углеводов показал, что летнезеленые виды характеризовались более высоким фондом растворимых углеводов в корневищах, но существенно уступали вечнозеленым растениям по содержанию сахаров в листьях. Очевидно, что низкая концентрация сахаров в листьях коротковегетирующих растений является результатом высокой скорости окисления сахаров в результате интенсивного дыхания и активного транспорта углеводов в акцепторные органы – корневища и молодые розетки. Скорость роста и ин-

тенсивность дыхания молодых листьев и корневищ *A. millefolium* выше, чем у *P. rotundifolia* (Маслова и др., 2010а).

Накопление низкомолекулярных сахаров в листьях вечнозеленых растений происходит, очевидно, в результате торможения транспорта и за счет медленного использования на рост, дыхание акцепторных органов – корневищ. Так, у *V. vitis-idaea* значительная часть ассимилятов депонировалась в многолетних надземных побегах, а у *P. rotundifolia* использовалась на формирование молодых листьев, функционирующих в течение года. Зимующие листья вечнозеленых видов являются основным хранилищем резервного пула ассимилятов и фитогормонов для роста листьев новой генерации в весенний период.

Постфотосинтетическое распределение C^{14} -ассимилятов.

Выявлены значительные различия у растений с разным ритмом сезонного развития в скорости поглощения и характере распределения ассимилированного углерода. Об интенсивности ассимиляции отдельных органов можно судить по их удельной радиоактивности (УР) сразу после экспозиции в атмосфере $^{14}CO_2$. Листья летнезеленых видов ассимилировали больше $^{14}CO_2$, чем вечнозеленые (рис. 42). Вместе с тем, ассимилирующая способность листьев зимнезеленого травянистого многолетника *P. rotundifolia* была значительно выше, чем у вечнозеленого кустарничка *V. vitis-idaea*. Судя по величине УР, перезимовавшие листья *P. rotundifolia* ассимилировали $^{14}CO_2$ интенсивнее молодых листьев формирующейся розетки (350 против 40 имп. мин./100 мг сухой массы). В корневища всех исследованных видов в первые часы после ассимиляции метка посту-

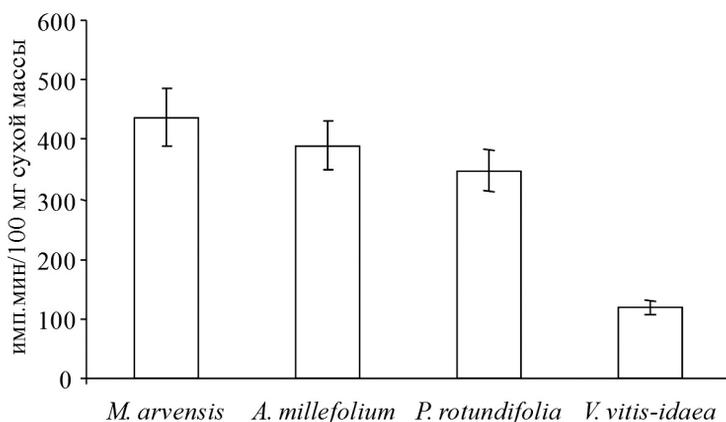


Рис. 42. Удельная активность листьев сразу после экспозиции корневищных растений в атмосфере с $^{14}CO_2$, 2006 г.

Fig. 42. Specific activity of leaves immediately after exposure of long-rhizome-forming plants in the atmosphere with $^{14}CO_2$, 2006.

пала слабо, о чем свидетельствует их низкая УР (в среднем 25 имп. мин./100 мг сухой массы).

У летнезеленых растений *M. arvensis* и *A. millefolium* в листьях сразу после экспозиции в атмосфере с ^{14}C находилось свыше 80% поглощенного углерода (рис. 43). В корневищах обнаружено 6-10% содержащейся в растении метки. Через две недели доля ^{14}C -ассимилятов в подземных органах увеличивалась, но была в 1.5-2 раза ниже по сравнению с надземными. Через месяц значительная часть метки у *A. millefolium* была сосредоточена в розетках листьев формирующихся сарментов, а у *M. arvensis* – в молодых корневищах. Следовательно, в период вегетативного роста растения *A. millefolium* используют углерод в основном на формирование вновь образующихся надземных побегов, *M. arvensis* – на рост молодых корневищ.

Зимне- и вечнозеленые виды, у которых листья сохраняют жизнеспособность после перезимовки, имеют иной характер распределения углерода. У *P. rotundifolia* сразу после введения радиоактивной метки 80% ^{14}C -ассимилятов обнаружено в перезимовавших листьях (рис. 44). Начальный рост молодых листьев происходил в основном за счет ассимилятов, поступающих из прошлогодних листьев. Через 10 дней в прошлогодних листьях находилось 50% метки, а в молодых листьях – 20% от общего количества метки в растении. Через месяц после экспозиции большая часть метки (60%) локализовалась во вновь образованных надземных органах. В подземных органах растений *P. rotundifolia* депонировалось около 30% углерода, более 10% которого находилось в молодых корневищах.

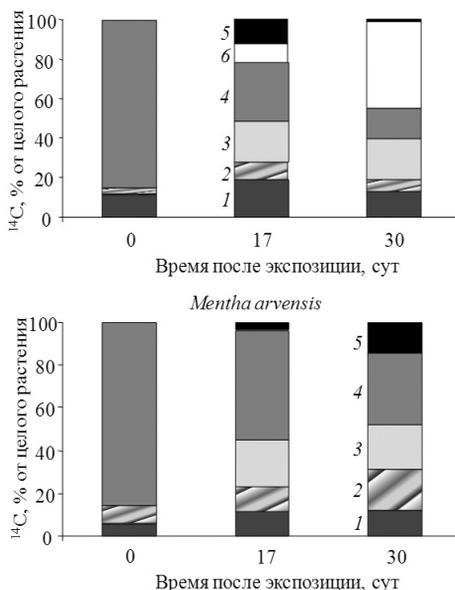


Рис. 43. Распределение ^{14}C -углерода по органам корневищных растений с летнезеленым феноритмотипом, 2006 г. 1-6 – старые корневища, молодые корневища, стебли, листья, генеративные органы, молодые розетки листьев сарментов.

Fig. 43. ^{14}C distribution to organs of summergreen long-rhizome-forming plants. (1) Old rhizomes, (2) young rhizomes, (3) stems, (4) leaves, (5) reproductive organs, (6) young leaves of sarment, 2006.

Рис. 44. Распределение ^{14}C -углерода по органам длиннокорневищных растений с вечнозеленым феноритмотипом, 2006 г. 1, 2, 3, 4, 5, 6 – перезимовавшие листья и стебли, корневища, молодые листья и стебли, молодые корневища.

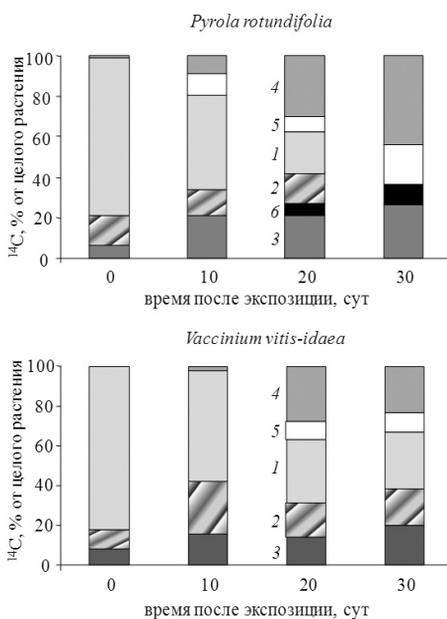
Fig. 44. ^{14}C distribution to organs of evergreen long-rhizome-forming plants. (1) Evergreen leaves, (2) evergreen stems, (3) rhizomes, (4) young leaves, (5) young stems, (6) young rhizomes, 2006.

У вечнозеленого кустарничка *V. vitis-idaea* отток ассимилятов во вновь образующиеся надземные побеги происходил медленно (рис. 44). Через 10 сут в молодых листьях

V. vitis-idaea обнаружено менее 5% ^{14}C , содержащегося в растениях. Основная доля углерода депонировалась в перезимовавших листьях и стеблях вечнозеленого кустарничка, а затем, частично использовалась на рост надземных побегов текущего года. Даже через месяц значительная часть ^{14}C (50%) оставалась в стеблях и листьях прошлых лет.

Таким образом, исследования показали значительные различия у растений с разным ритмом сезонного развития в скорости поглощения и характере распределения ассимилированного углерода. Листья летнезеленых видов характеризовались более высокой ассимиляцией $^{14}\text{CO}_2$ по сравнению с вечнозелеными видами, что может свидетельствовать о большей интенсивности фотосинтеза коротковегетирующих растений. Так, листья летнезеленых растений *Betonica officinale*, *Artemisia absinthium* фотосинтезировали со скоростью 10-30 мг С/г сухой массы ч, что в 5-15 раз больше, чем листья вечнозеленых видов р. *Pyrola* (Пьянков и др., 2000). Это может быть обусловлено анатомо-морфологическими особенностями листьев растений с разным феноритмотипом. У видов, вегетирующих круглый год, увеличивается доля нефотосинтезирующих тканей (кутикулы, эпидермиса, склеренхимы) в листе, в результате чего снижается скорость ассимиляции CO_2 (Пьянков и др., 2000).

У *M. arvensis* существенная часть ассимилятов используется на рост молодых корневищ, что приводит к ежегодной мор-



фологической дезинтеграции растений, способствующей обособлению и самостоятельному существованию особей. У *A. millefolium*, 50% корневищ которого являются сарментами – подземными побегами с диатропно-ортотропной ориентацией роста, большая часть углерода используется на формирование новой ассимилирующей поверхности сарментов, куда и поступает значительная доля ^{14}C -ассимилятов. У *P. rotundifolia* основная часть углерода приходилась на формирование новой розетки листьев, функционирующей в течение года. У вечнозеленого кустарничка *V. vitis-idaea* листья функционируют три-четыре года, поэтому 50% фотоассимилятов запасается в структурных элементах листьев и стеблей для их использования на рост в будущем году.

Существует взаимосвязь между гормональным статусом подземных побегов, распределением ассимилированного углерода и ритмом сезонного развития длиннокорневищных растений. У летнезеленых растений, характеризующихся сравнительно высоким уровнем свободных фитогормонов в корневищах, направленность транспортных потоков углерода связана с ростом подземных побегов возобновления сарментов и корневищ. Виды растений с зимне- и вечнозеленым феноритмотипом значительную часть ассимилятов депонируют в многолетних надземных побегах или используют на формирование листьев, функционирующих в течение года и характеризуются низкой гормональной активностью в летне-осенний период.

5. ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА РОСТ, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ДЛИННОКОРНЕВИЦНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ

Устойчивость растений к природным и антропогенным факторам зависит от видовых особенностей организма, его жизненной стратегии. Корневищные злаковые многолетники характеризуются высокой устойчивостью, конкурентоспособностью и продуктивностью, определяющих самоподдержание фитоценозов, успешно адаптируются к неблагоприятным условиям среды благодаря способности к вегетативному размножению, формированию мощной сети подземных корневищ. В связи с этим возникает необходимость исследования роста и продуктивности этой группы растений в различных экологических условиях, выявление физиолого-биохимических механизмов устойчивости, роли подземного метамерного комплекса в адаптации к неблагоприятным факторам различной природы.

5.1. Продуктивность длиннокорневищного злака *Bromopsis inermis* в разных эколого-ценотических условиях

Доминантами луговых сообществ поймы северных рек являются многолетние корневищные травы, доля которых в травостое может составлять 80-90% (Попова, 2008). В условиях пойменных экотопов корневищные растения способны быстро отрастать, закрепляться и занимать поверхности из речного аллювия после паводка. Одним из таких видов является кострец безостый (*Bromopsis inermis*) – длиннокорневищный злаковый многолетник, характеризуется интенсивным семенным и вегетативным размножением, высокой урожайностью, долголетием. Представляет интерес изучение структуры, продуктивности пойменных сообществ с доминированием *Bromopsis inermis* и изменения морфофизиологических параметров и накопления биомассы этого вида в зависимости от эколого-ценотических условий.

Исследования были проведены на лугах долины среднего течения р. Вычегда на юго-востоке Республики Коми (61° 54' с.ш.). Исследовали растительные сообщества с доминированием длиннокорневищного злака *Bromopsis inermis* на разных

уровнях: в приречной зоне поймы (песчано-супесчаный аллювий), средней зоне поймы (супесчано-суглинистый аллювий) и на старопойменной приматериковой террасе (суглинистый аллювий) (Атлас почв..., 2010). Анализ соотношения агробиологических групп в составе травостоя кострецовых лугов показывает значительную долю злаков (82-98%) и, прежде всего, доминанта – *B. inermis* (табл. 26).

Анализ пойменных лугов с доминированием *B. inermis* выявил существенные различия в продуктивности сообществ. Сообщество приречной зоны расположено на песчаном аллювии (рН 5.2), относится к варианту *inops* ассоциации *Bromopsidetum inermis* Sipaylova, Shelyag et V. Solomakha 1982 (Маслова и др., 2012). Видовая насыщенность сообщества составляла пять видов на пробной площади. Продуктивность надземной биомассы *B. inermis* была 60 г/м².

Сообщество средней зоны поймы расположено на гриве высотой 0.5 м. Почва дерново-луговая на суглинистом аллювии, подстилаемом песками, кислая, рН 4.8. Сообщество относится к ассоциации *Bromopsi inermis*–*Alopecuretum pratensis* Mirk. in Denis. et al. 1986 (Маслова и др., 2012). Видовая насыщенность фитоценоза – 26 видов сосудистых растений на пробной площади, урожайность – 320 г/м². Сообщество используется как сенокос. Продуктивность надземной биомассы *Bromopsis inermis* составляла в среднем 255 г/м², подземной – 1410 г/м² (табл. 27). В результате соотношение подземной части к надземной было высоким и составляло в среднем 5.8. Развитие большой подземной массы на пойменном лугу может быть связано с хорошим увлажнением и достатком питательных веществ на аллювиальных дерновых почвах. На таких почвах формируется плотная дернина с хорошо развитым гумусоаккумулятивным горизонтом мощностью до 20-30 см (Атлас почв..., 2010). Следует отметить, что большинство видов рассматриваемого экотопа принадлежат к многолетним травянистым растениям с короткими или длинными корневищами (70-90%).

Таблица 26

Соотношение разных агробиологических групп в сообществах с доминированием *Bromopsis inermis* в разных экотопах в 2004 г., %

Агробиологическая группа	Экотопы		
	Приречная зона поймы	Средняя зона поймы	Старопойменная терраса
Злаки, из них:	98	82	97
<i>Bromopsis inermis</i>	100	78	94
Разнотравье	1	13	2
Бобовые	–	4	0.5
Осоки и хвощи	1	1	0.5
Урожайность, г/м ²	60	320	430

Таблица 27

**Продуктивность пойменных лугов р. Вычегда
с доминированием *Bromopsis inermis* в 2004 г.**

Параметр	Средняя зона поймы	Старопойменная терраса
Надземная биомасса, г/м ²	255.2 ± 39.6	364.0 ± 66.4
Подземная биомасса, г/м ²	1410.8 ± 177.2	534.4 ± 100.4
Подземная/надземная биомасса	5.8 ± 0.8	1.5 ± 0.3
Надземная масса <i>B. inermis</i> , %	32.6 ± 5.0	45.9 ± 1.5
Подземная масса <i>B. inermis</i> , %	–	46.7 ± 4.8

Почвы старопойменной террасы, вышедшей из зоны заливания, дерново-луговые на суглинистом аллювии с pH 4.8. Сообщество старопойменной террасы относится к варианту *typicum* ассоциации *Bromopsidetum inermis* Sipaylova, Shelyag et V. Solomakha 1982 (Маслова и др., 2012). Урожайность составляла 430 г/м². Сообщество используется как сенокос и пастбище. Продуктивность надземной биомассы *Bromopsis inermis* была в среднем 360 г/м², что на 30% больше по сравнению с при-террасным лугом средней зоны поймы (табл. 28). Отношение подземной фитомассы к надземной было почти в четыре раза меньше, чем на лугу в средней зоне, что обусловлено значительным снижением подземной массы.

В зависимости от экологических условий произрастания доля *B. inermis* варьировала от 30 до 45% (табл. 28). На при-террасном лугу средней зоны поймы надземная часть растений составляла в среднем 33% от всей площадки, на лугу старопойменной террасы – 46%.

Сравнительный анализ морфологических характеристик растений *B. inermis*, произрастающих на старопойменной террасе и в приречной зоне на песчаном аллювии, показал, что в условиях бедных почв приречной зоны происходило снижение морфометрических параметров и продуктивности растений (табл. 28). Растения приречной зоны формировали в два-четыре раза меньше генеративных и вегетативных побегов по сравнению с растениями старопойменной террасы. Соотношение вегетативные/генеративные побеги было меньше у растений при-

Таблица 28

**Морфофизиологические характеристики растений *Bromopsis inermis*
из разных экотопов, 2004 г.**

Параметр	Приречная зона поймы	Старопойменная терраса
Число генеративных побегов, шт./м ²	45.2 ± 10.4	114.0 ± 50.4
Число вегетативных побегов, шт./м ²	82.0 ± 17.6	368.0 ± 74.8
Длина надземных побегов, см	66.1 ± 6.4	67.3 ± 5.9
Число листьев на побеге, шт.	4.2 ± 0.3	4.7 ± 0.4
Площадь листьев, дм ² /м ²	30.0 ± 0.8	137.6 ± 30.4

речного экотопа, что свидетельствует о менее интенсивном формировании вегетативных побегов в условиях песчаного аллювия, чем на старопойменном лугу. Растения приречной зоны имели меньшую площадь листьев, но число листьев на побеге не зависело от эколого-ценотических условий. Продуктивность надземной и подземной массы растений, произрастающих на песчаном аллювии, была в три раза меньше по сравнению с растениями пойменной зоны. Следует отметить, что соотношение надземная/подземная масса не зависело от эколого-ценотических условий и составляло в среднем 1.5 (табл. 29). Корреляционный анализ выявил сильную связь ($r = 0.80$) числа вегетативных надземных побегов и массы корневищ растений *B. inermis*: чем интенсивнее рост надземных побегов, тем большую биомассу формируют корневища. В целом снижение продуктивности растений *B. inermis* в сообществах приречной зоны на песчаном аллювии может быть связано с недостатком минеральных элементов и более низкой влажностью почвы по сравнению со старопойменной террасой.

Скорость дыхания является хорошим показателем метаболической активности и ее изменений под действием условий среды (Головки, 1999). Показано, что листья растений *B. inermis*, произрастающих в приречной зоне, характеризовались менее интенсивным дыханием по сравнению с растениями старопойменной террасы (рис. 45). В подземной части наблюдали обратную закономерность: дыхательная способность корневищ растений на песчаном аллювии была в три раза больше по сравнению с растениями со старопойменной террасы. При этом подземные органы растений, произрастающих на песчаном аллювии, накапливали значительно меньшую биомассу, чем растения старопойменного луга.

Таким образом, изучение соотношения агробиологических групп в составе кострецовых лугов в долине среднего течения р. Вычегда показало значительную долю костреца безостого – *Bromopsis inermis*. Продуктивность надземной биомассы пойменных лугов с доминированием *B. inermis* варьировала от 60

Таблица 29

Влияние эколого-ценотических условий на продуктивность растений *Bromopsis inermis* в 2004 г., г/м²

Орган растения	Приречная зона поймы	Старопойменная терраса
Листья	19.1 ± 0.5	57.4 ± 11.4
Стебли	32.6 ± 5.6	94.7 ± 20.4
Метелки	7.0 ± 0.6	16.6 ± 2.7
Корневища	87.4 ± 33.0	252.7 ± 55.7
Целое растение	146.1	421.4
Подземная/надземная биомасса	1.4 ± 0.3	1.5 ± 0.5

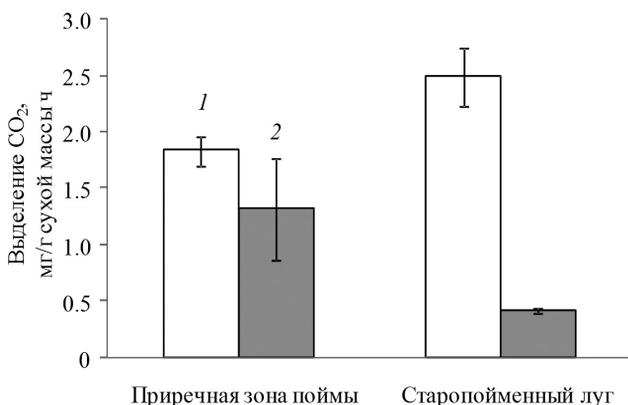


Рис. 45. Интенсивность дыхания листьев (1) и корневищ (2) *Bromopsis inermis* в зависимости от эколого-ценотических условий.

Fig. 45. Respiration rate of the leaves (1) and rhizomes (2) of *Bromopsis inermis* plants depending on cenotic conditions.

до 430 г/м² в зависимости от уровня поймы. Наибольшей продуктивностью надземной массы характеризовался старопойменный луг на террасе. Высокое видовое разнообразие и большое развитие подземной массы отмечены для притеррасного луга средней зоны поймы, расположенного на аллювиальных дерновых почвах с хорошим увлажнением и достатком питательных веществ. Продуктивность костреца безостого в изучаемых сообществах варьировала от 60 до 360 г/м². Высокая продуктивность надземной массы *B. inermis*, формирование значительного количества вегетативных побегов и площади листьев показаны для сообщества старопойменной террасы. Наиболее низкие ростовые характеристики выявлены для растений *B. inermis*, произрастающих в приречной зоне на песчаном аллювии, где рост лимитирован прежде всего недостатком минеральных элементов. На фоне более низкой биомассы подземных побегов растений, произрастающих на песчаном аллювии, показана высокая дыхательная способность корневищ по сравнению с высокопродуктивными сообществами, что может быть связано с поддержанием уровня метаболической активности в условиях бедных почв.

5.2. Влияние антропогенных факторов на рост и физиолого-биохимические характеристики длиннокорневищных многолетних злаков

Многолетние злаковые травы, формирующие мощную корневую систему, устойчивы к неблагоприятным факторам среды, нефтяному загрязнению и перспективны для фиторекультива-

ции нарушенных территорий (Котелина и др., 1998; Barnes, 1999; Назаров, 1999; Евдокимова и др., 2009). Для изучения реакции растений на действие стрессовых факторов используют показатели роста и продуктивности, физиолого-биохимические параметры. Наиболее информативными для оценки состояния растений и их устойчивости к действию неблагоприятных факторов являются показатели фотосинтеза, дыхания (Larcher, 2003; Головкин и др., 2007) и параметры, характеризующие уровень окислительного стресса (Скугорева и др., 2008; Лукаткин, 2002).

5.2.1. Реакция *Phalaroides arundinacea* на загрязнение почвы нефтью

Наиболее перспективными видами для фитомелиорации нефтезагрязненных почв считаются корневищные злаковые травы, что обусловлено способностью этих растений к вегетативному размножению, образованию дернин (Етеревская, Яранцева, 1976; Гашева и др., 1990; Назаров, 1999; Krishnan et al., 2000; Муратова и др., 2003; Шамаева, 2007; Евдокимова и др., 2009). Благодаря корневой системе растения ускоряют процессы очистки почвы, которая способствует усилению газообмена почвы, развитию нефтеокисляющей микробиоты (Шамаева, 2007).

Для изучения влияния нефтезагрязнения почвы в полевом эксперименте на рост растений *Phalaroides arundinacea* использовали высокие концентрации нефти (50 и 100 г/кг почвы), оказывающие токсический эффект на растения, что проявляется в подавлении газообмена, снижении содержания пигментов, сырого протеина и в целом продуктивности растений (Седых, Игнатъев, 2002; Киреева и др., 2006; Kireeva, Kuzyakmetov, 1998). На чистой и нефтезагрязненной почве выращивали растения *Phalaroides arundinacea* второго года жизни: сосуды объемом 10 л заполняли чистой или нефтезагрязненной почвой и вкапывали в землю. Пересадку растений второго года жизни в сосуды проводили в конце мая, в фазу отрастания (Маслова и др., 2010б).

Исследования показали, что загрязнение нефтью почвы оказало значительное влияние на физиолого-биохимические параметры растений *P. arundinacea*, высаженных корневищами. Через два месяца после начала эксперимента наблюдали уменьшение содержания хлорофиллов опытных растений, особенно при 10%-ном загрязнении (рис. 46). Снижение количества хлорофиллов происходило как за счет хлорофилла *a*, так и за счет хлорофилла *b*. В результате соотношения хл *a/b* в опыте и контроле были одинаковыми. Также не обнаружено различий в этот период по содержанию каротиноидов в листьях опытных

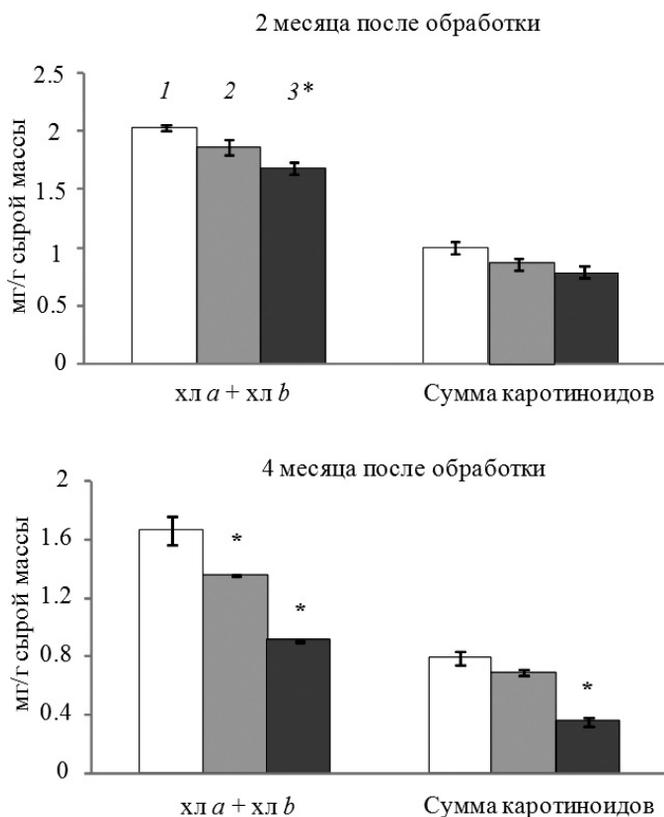


Рис. 46. Содержание пигментов в листьях *Phalaroides arundinacea* под влиянием нефтяного загрязнения. 1 – контроль (без нефти), 2 – 5% нефти, 3 – 10% нефти. * разница между опытом и контролем статистически значима, $P \leq 0.05$.

Fig. 46. Effects of oil contamination for pigment content in leaves of *Phalaroides arundinacea* plants. (1) Control (without oil), (2) 5% oil, (3) 10% oil. * Differences are significant at $P \leq 0.05$.

и контрольных растений. Значительное различие в содержании пигментов в опыте и контроле было отмечено через четыре месяца после начала эксперимента. В опыте с 10%-ным нефтезагрязнением сумма хлорофиллов была почти в два раза меньше, чем в контроле. Снижение содержания хлорофиллов происходило в основном за счет хлорофилла *b* (0.43 ± 0.09 мг/г сырой массы – контроль против 0.32 ± 0.05 – 5%-ное загрязнение, 0.24 ± 0.03 – 10%-ное загрязнение). Через четыре месяца после начала эксперимента содержание каротиноидов в листьях растений на сильнозагрязненном участке было в два раза меньше, чем в контроле.

Содержание хлорофилла в листьях коррелирует с содержанием азота. Листья растений *P. arundinacea* характеризовались значительным накоплением азота (3-4%), что обуславливает высокое содержание пигментов и интенсивный фотосинтез растений (табл. 30, рис. 46; Маслова, Табаленкова, 2008).

Концентрация общего азота в листьях и корнях опытных растений была достоверно меньше по сравнению с контролем (табл. 30). Снижение уровня азота в листьях, особенно при 10%-ном загрязнении, согласуется с уменьшением концентрации хлорофиллов в листьях опытных растений (рис. 44). Загрязнение почвы нефтью оказало существенное влияние на содержание азота в корнях: концентрация азота в корнях опытных растений снижалась на 40% по сравнению с контролем.

Значительная часть общего азота, от 40 до 60% в зависимости от органа растения, была представлена азотом аминокислот белковой фракции. Через четыре месяца после начала эксперимента суммарное содержание белковых аминокислот (АК) в листьях и корнях опытных растений снижалось, особенно при 10%-ном загрязнении (табл. 30). Молодые корневища опытных и контрольных растений практически не различались по сумме АК, хотя при 5%-ном загрязнении почвы нефтью отмечали тенденцию к увеличению белковой фракции. В целом снижение содержания азота и суммы АК свидетельствует о нарушении азотного обмена в растениях, что приводит к уменьшению концентрации пигментов и подавлению работы ассимиляционного аппарата.

Известно, что многие стрессоры индуцируют образование активных форм кислорода, которые вызывают окислитель-

Таблица 30

Влияние нефтяных загрязнений на содержание общего азота ($N_{\text{общ}}$) и аминокислот (сумма АК) в растениях *Phalaroides arundinacea* через четыре месяца от начала опыта

Вариант	$N_{\text{общ}}$, мг/г сухой массы	Сумма АК, %
Листья		
Контроль	30.7 ± 3.4	14.1
5 %	25.3 ± 4.0	11.9
10 %	20.2 ± 0.4*	8.5
Молодые корневища		
Контроль	12.5 ± 1.3	5.7
5 %	10.8 ± 1.3	7.8
10 %	9.4 ± 1.3	6.6
Корни		
Контроль	14.1 ± 2.0	4.8
5 %	8.4 ± 0.4*	3.3
10 %	8.5 ± 1.1*	2.7

* Различия между контролем и опытом статистически значимы, $P \leq 0.05$.

ные повреждения в клетке (Лукаткин, 2002; Breusegem et al., 2001; Alexieva et al., 2003). Одним из показателей окислительного стресса является усиление пероксидации липидов (ПОЛ), в результате которой происходит окисление входящих в состав мембранных липидов ненасыщенных жирных кислот (Лукаткин, 2002; Anderson, 1995). Содержания малонового диальдегида (МДА), одного из конечных продуктов ПОЛ, свидетельствуют о различном эффекте 5- и 10%-ного загрязнения на листья растений *P. arundinacea*. В опыте с уровнем загрязнения 5% содержание МДА в листьях было на 30% выше по сравнению с контролем, что говорит об усилении окисления клеточных мембран (рис. 47). Выращивание растений при 10%-ном за-

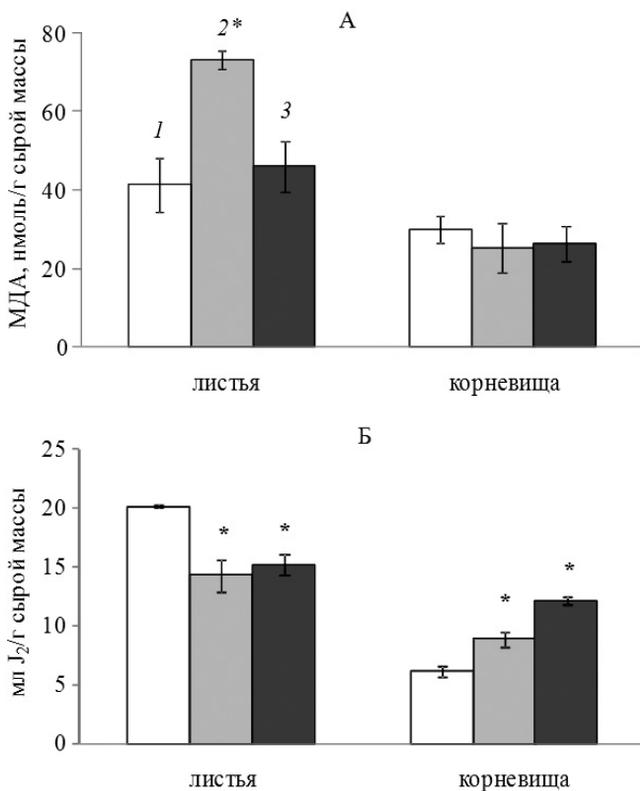


Рис. 47. Влияние нефтяного загрязнения на активность ПОЛ (А) и пероксидаз (Б) в растениях *P. arundinacea* (4 месяца после начала опыта). Остальные обозначения как на рис. 46. * разница между опытом и контролем статистически значима, $P \leq 0.05$.

Fig. 47. Effects of oil contamination for the activity of lipid peroxidation (A) and peroxidases (B) in *Phalaroides arundinacea* plants (4 months after experiment started). (1) Control (without oil), (2) 5% oil, (3) 10% oil. * Differences are significant at $P \leq 0.05$.

грязнении нефтью не повлияло на накопление продуктов ПОЛ в листьях. При этом активность пероксидаз была на 25% ниже по сравнению с листьями контрольных растений. Это может быть результатом нарушения работы мембран хлоропластов и деструкции фотосинтетических пигментов (рис. 46). Показано, что в клетках высших растений наибольшее содержание полиненасыщенных жирных кислот обнаружено в мембранах хлоропластов, по сравнению с плазмалеммой и другими мембранами клетки (цит. по Лукаткин, 2002).

В отличие от листьев, загрязнение почвы нефтепродуктами не оказало влияния на уровень МДА в тканях корневищ (рис. 47А), а активность пероксидаз увеличивалась в 1.5-2 раза (рис. 46Б). Гипогеогенные корневища являются гетеротрофными органами, где отсутствует фотосинтез, который является источником АФК в ассимилирующих органах – листьях. Кроме того, при фиторемедиации нефтезагрязненной почвы возрастает биологическая активность микроорганизмов, особенно в ризосферной зоне растений *P. arundinacea* (Шарапова и др., 2011). Загрязнение почвы нефтью приводило к увеличению численности углеводородокисляющих аммонификаторов-гетеротрофов, которые способствуют активным метаболическим процессам в растительно-микробных комплексах почвы.

Адаптация растений к стрессовым условиям сопровождается торможением роста и развития. В литературе отмечено ингибирование роста растений при загрязнении почвы нефтью 3-4% (Салахова, 2007; Киреева и др., 2006; Kireeva, Kuzyakhmetov, 1998). В нашем опыте при 5-10%-ном нефтезагрязнении не обнаружено существенных изменений морфологических параметров надземной части растений (высота, число листьев, надземных побегов) (табл. 31). Показано усиление накопления сухой биомассы растений при 5%-ном загрязнении за счет увеличения массы корневищ и корней (табл. 35). Стимулирование роста корневой системы может быть результатом последствия биодеструкции нефти, которое осуществляется за счет возрастания биологической активности углеводородокисляющих микроорганизмов (Шарапова и др., 2011). В опыте с максимальным 10%-ным загрязнением биомасса оставалась на уровне

Таблица 31

Морфологические показатели растений *Phalaroides arundinacea* под действием нефтезагрязнения, четыре месяца от начала эксперимента

Вариант	Высота надземного побега, см	Количество листьев на побеге, шт.	Количество побегов, шт.	
			Надземных	Подземных
Контроль	43.4 ± 5.8	5.0 ± 1.1	47.3 ± 14.5	27.3 ± 5.8
5% нефти	41.5 ± 6.4	5.6 ± 1.0	48.0 ± 17.4	21.0 ± 8.2
10% нефти	46.3 ± 4.9	5.5 ± 0.8	43.4 ± 12.0	13.0 ± 4.6

контрольной (табл. 32), но отмечали уменьшение числа корневищ опытных растений (табл. 31).

Слабое влияние нефтезагрязнения почвы на рост растений можно объяснить особенностями биологии и жизненной стратегии длиннокорневищного злака. Растения *P. arundinacea* на второй год жизни образуют мощную сеть подземных корневищ, характеризующихся интенсивным метаболизмом (Маслова и др., 2005; Маслова, Табаленкова, 2008). Формирование мощной корневой системы, способствующей развитию микробиоты и улучшающей биологические свойства почвы, является одним из основных факторов устойчивости растений *P. arundinacea*, высаженных корневищами, к высокому уровню нефтезагрязнения. Установлено, что содержание нефтеуглеводородов при 5- и 10%-ном исходном уровне загрязнения уменьшалось более чем на 90% за четырехмесячный срок вегетации (Шарапова и др., 2011). При этом наиболее активно процессы биодеструкции нефти протекали в ризосферной зоне, характеризующейся максимальной энзиматической активностью и численностью микробиоты, особенно углеводородокисляющих микроорганизмов.

Таким образом, загрязнение почвы нефтью в концентрации 5 и 10% оказало влияние на физиолого-биохимические показатели растений *P. arundinacea*. Выявлено снижение содержания зеленых и желтых пигментов, общего азота и аминокислот в органах растений. Показано разное влияние поллютанта на компоненты антиоксидантной системы листьев и корневищ. В листьях опытных растений происходило накопление продуктов ПОЛ, снижение активности пероксидаз и фонда фотосинтетических пигментов, что говорит о повреждении клеточных мембран. Корневища в отличие от листьев не испытывали сильного окислительного стресса, о чем свидетельствуют отсутствие изменений в уровне МДА и повышенная активность пероксидаз. Загрязнение не оказало значительного влияния на морфологи-

Таблица 32

**Влияние загрязнения нефтью
на накопление сухой массы растениями *Phalaroides arundinacea*
через четыре месяца от начала эксперимента, г/растение**

Часть растения	Контроль	5% нефти	10% нефти
Листья	6.2 ± 2.1	7.2 ± 2.3	5.1 ± 1.4
Стебли	6.1 ± 2.5	5.5 ± 1.6	5.0 ± 1.7
Молодые побеги	1.8 ± 1.0	2.0 ± 0.7	1.7 ± 0.9
Надземная масса	12.3 ± 2.4	14.9 ± 1.9	12.0 ± 1.5
Корни	12.5 ± 6.6	15.6 ± 9.0	9.6 ± 1.7
Старые корневища	8.4 ± 3.8	12.6 ± 5.0	9.3 ± 3.9
Молодые корневища	1.6 ± 0.6	2.4 ± 0.5	1.3 ± 0.5
Подземная масса	22.7 ± 3.2	29.2 ± 6.3	21.2 ± 1.9
Целое растение	36.6 ± 9.3	45.3 ± 10.7	31.9 ± 4.7

ческие параметры и накопление биомассы растений *P. arundinacea*, высаженных корневищами. При 5%-ном загрязнении отмечали стимулирование роста корневой системы, что может быть результатом последельствия биодеструкции нефти микроорганизмами. В целом полученные результаты отражают высокую устойчивость длиннокорневищного злака к высоким уровням нефтяного загрязнения и позволяют рекомендовать данный вид для фиторекультивации нефтезагрязненных почв.

5.2.2. Влияние фосфорорганического ксенобиотика – метилфосфоновой кислоты на рост и функциональные свойства растений *Phalaroides arundinacea*

Согласно современным данным, метилфосфоновая кислота (МФК) – продукт гидролиза фосфорорганических соединений, негативно влияет на биологическую активность почв и жизнедеятельность растений (Огородникова и др., 2004; Скугорева и др., 2008). МФК обладает системным действием, хорошо поглощается листовой поверхностью, слабо метаболизируется и быстро транспортируется в корни. МФК в высоких концентрациях (0.1-0.01 М) вызывает в клетках окислительный стресс, изменение фотосинтетической и дыхательной активности растений, что в итоге приводит к угнетению их роста (Огородникова, Головки, 2005). В связи с этим актуально выявление устойчивых к действию ксенобиотика видов, способных адаптироваться к высоким концентрациям токсиканта.

Исследования показали, что в начале эксперимента основные события, вызванные действием ксенобиотика, развивались в листьях, подвергнутых опрыскиванию в фазу трубкования (Маслова и др., 2010а). МФК в высокой концентрации (0.1 М) вызывала значительные их повреждения. Через сутки после обработки отмечали появление на листьях единичных небольших хлорозных пятен, что связано с действием сильноокислого раствора МФК (рН 2). Инфильтрация МФК в ткани листа сопровождалась нарушениями в пигментном комплексе. В опыте через неделю после обработки содержание хлорофиллов и каротиноидов снижалось при сохранении их относительного содержания в тканях (рис. 48). Изменения в пигментном фонде, по видимому, связаны с окислением молекул пигментов и ингибированием процессов их биосинтеза под действием МФК. Известно, что близкий по структуре МФК гербицид глифосат угнетает биосинтез предшественника хлорофилла – 5-аминолевулиновой кислоты (Федке, 1985). Деструкция пигментов вызвала изменения фотосинтетической деятельности: выявлено достоверное снижение скорости фотосинтеза листьев под действием высокой концентрации МФК (рис. 49).

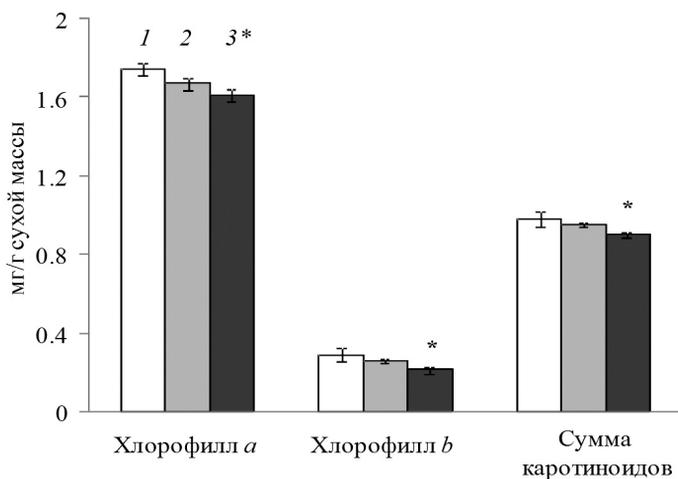


Рис. 48. Содержание пигментов в листьях *Phalaroides arundinacea* на пятые сутки после обработки метилфосфоновой кислотой: 1 – контроль, 2 – 0.01 M, 3 – 0.1 M. * разница между опытом и контролем статистически значима, $P \leq 0.05$.

Fig. 48. Pigment content in leaves of *Phalaroides arundinacea* at the 5th day after treatment with methylphosphonic acid. (1) control, (2) 0.01 M, (3) 0.1 M. * Differences are significant at $P \leq 0.05$.

К числу наиболее значимых неспецифических изменений под действием какого-либо стрессора относится повышение генерации активных форм кислорода, усиление пероксидации липидов. Через неделю после обработки высококонцентрированным раствором МФК отмечали накопление в листьях МДА, количество которого было в 1.5 раза больше, чем в контроле (табл. 33). При этом активность пероксидаз была на 20-35% ниже по сравнению с листьями контрольных растений. Известно, что пероксидазы снижают уровень H_2O_2 – предшественника инициирующего ПОЛ гидроксильного радикала (Минибаева, Гордон, 2003; Van Breusegem et al., 2008). Эти данные указывают на возникновение стойкого нарушения в клетках листьев про-/антиоксидантного равновесия (Минибаева, Гордон, 2003; Van Breusegem et al., 2008).

В корневидцах опытных растений, напротив, активность ПОЛ снижалась, а пероксидаз – увеличивалась по отношению к контрольным величинам (табл. 32). Возможно, что по мере транслокации метилфосфоновой кислоты в подземную часть (высота растений составляла в среднем 50 ± 2 см в фазу трубкования) происходила ее постепенная метаболизация и дезактивация антиоксидантными системами листьев. Поэтому корневидца в отличие от листьев не испытывали сильного окислительного стресса.

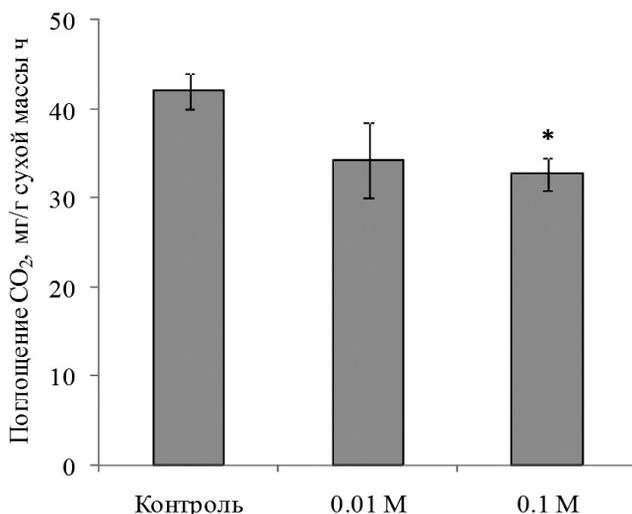


Рис. 49. Интенсивность фотосинтеза (Φ_v) листьев растений *Phalaroides arundinacea* на пятые сутки после обработки метилфосфоновой кислотой. * Разница между опытом и контролем статистически значима, $P \leq 0.05$.

Fig. 49. Photosynthesis rate of *Phalaroides arundinacea* leaves at the 5th day after treatment with methylphosphonic acid. * Differences are significant at $P \leq 0.05$.

Отсутствие значительных нарушений в антиоксидантной системе корневищ, вызванных действием ксенобиотика, подтверждают данные по дыханию, активации альтернативного (цианидрезистентного) пути дыхания (АП) и скорости тепловыделения. Эти показатели отражают энергопластический обмен клетки и в целом уровень ее метаболизма (Головко, 1999). Считается, что

Таблица 33

Влияние метилфосфоновой кислоты на скорость дыхания, перекисное окисление липидов и активность пероксидаз в растениях *Phalaroides arundinacea* на четвертые-пятые сутки после обработки

Вариант	Контроль	0.01 М	0.1 М
Скорость дыхания, $\text{mgCO}_2/\text{г сухой массы ч}$			
Листья	2.84 ± 0.03	$3.63 \pm 0.23^*$	$3.68 \pm 0.22^*$
Корневища	1.96 ± 0.40	1.86 ± 0.08	1.68 ± 0.19
Содержание МДА, $\text{нмоль/г сырой массы}$			
Листья	37.15 ± 2.80	44.22 ± 5.22	$55.95 \pm 2.43^*$
Корневища	37.94 ± 2.20	$29.56 \pm 2.60^*$	$27.85 \pm 3.25^*$
Активность пероксидазы, $\text{мл J}_2/\text{г сырой массы}$			
Листья	20.12 ± 0.17	$6.50 \pm 0.30^*$	$13.10 \pm 0.80^*$
Корневища	6.19 ± 0.46	$12.60 \pm 0.30^*$	$9.80 \pm 0.30^*$

* Разница между опытом и контролем статистически значима, $P \leq 0.05$.

энергетически малоэффективное альтернативное дыхание участвует в защите клетки от окислительного стресса (Maxwell et al., 1999; Millenaar, Lambers, 2003; Гармаш, Головко, 2009). Вовлечение АП сопровождается диссипацией энергии в виде тепла.

При обработке растений МФК дыхательная активность и соотношение дыхательных путей в подземных органах практически не менялись, а скорость тепловыделения снижалась (рис. 50; Маслова и др., 2010а). В отличие от корневищ, в листьях и стеблях растений обработка МФК приводила к значительному повышению дыхания и тепловыделения. Ингибитор АП – SHAM подавлял дыхание корневищ сильнее при действии 0.1 М раствора МФК: доля АП в общем дыхании составляла более 40%, что на 10-15% больше, чем в контроле. Эти данные указывают на активацию обменных процессов, направленных на поддержание функциональной целостности и репарацию индуцированных ксенобиотиком повреждений (Огородникова, Головко, 2005). Усиление теплопродукции и вовлечения АП в дыхание при стрессе может свидетельствовать об интенсификации митохондриальных защитных систем, снижающих мембранный потенциал путем рассеивания энергии в виде тепла (Navrot et al., 2007).

Адаптация растений к стрессовым условиям, как правило, сопровождается торможением роста и развития. В литера-

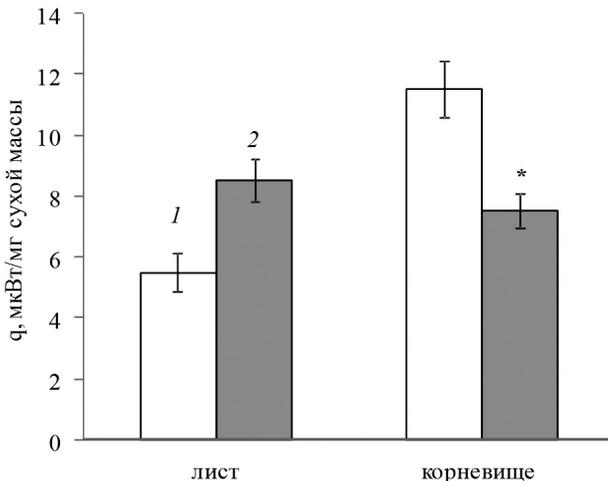


Рис. 50. Скорость тепловыделения (q) органов *Phalaroides arundinacea* на седьмые сутки после обработки метилфосфоновой кислотой: 1 – контроль, 2 – МФК (0.1 М). * Разница между опытом и контролем статистически значима, $P \leq 0.05$.

Fig. 50. Heat emission rate (q) of *Phalaroides arundinacea* organs at the 7th day after treatment with methylphosphonic acid. (1) Control, (2) 0.01 M, (3) 0.1 M. * Differences are significant at $P \leq 0.05$.

туре отмечены ингибирующие рост эффекты МФК (Скугорева и др., 2008; Огородникова, Головки, 2005). В нашем эксперименте через неделю после обработки МФК не обнаружено изменений в накоплении сухой биомассы растений, которая в опыте и контроле составляла около 15 г/растение в фазу трубкования (табл. 34). Доля корневищ в биомассе целого растения была в среднем 60%. Отсутствие значимого эффекта МФК на рост растений можно объяснить особенностями биологии длиннокорневищного злака *P. arundinacea*, характеризующегося высокой скоростью роста, продуктивностью, благодаря формированию мощной подземной части. Это способствует активному самовосстановлению растений и устойчивости вида к неблагоприятным факторам.

Итак, при однократной обработке надземной части *P. arundinacea* МФК в концентрации 0.1 М оказывает существенное влияние на жизнедеятельность растений. В листьях, непосредственно подвергнутых опрыскиванию, отмечали снижение содержания хлорофиллов и каротиноидов, фотосинтетической активности. Результаты исследований по интенсификации перекисного окисления липидов и снижению активности антиоксидантных ферментов – пероксидаз под влиянием МФК свидетельствуют о нарушении про-/антиоксидантного равновесия в листьях. На фоне окислительного стресса происходили усиление скорости дыхания и тепловыделения, увеличение доли альтернативного пути дыхания, что указывает на активацию обменных процессов, связанных с репарацией клеток и поддержанием функций фотосинтезирующего органа. Корневища в отличие от листьев не испытывали сильного окислительного стресса под действием МФК. МФК не оказала существенного влияния на накопление биомассы растениями *P. arundinacea*, что отражает успешную адаптацию корневищного злака к действию ксенобиотика. Это позволяет характеризовать двуколосный тростниковидный как устойчивый к фосфорорганическому загрязнению вид и рекомендовать его для фиторекультивации территорий, где токсикант прямо воздействует на надземную часть растений.

Таким образом, выявлена устойчивость длиннокорневищного злака *P. arundinacea* к загрязнению почвы нефтью и обра-

Таблица 34

Сухая биомасса растений *Phalaroides arundinacea* на седьмые сутки после обработки метилфосфоновой кислотой, г/растение

Вариант	Листья	Стебли	Подземная часть
Контроль	5.6 ± 0.4	4.3 ± 0.3	5.2 ± 0.7
0.01 М	4.0 ± 0.2	5.7 ± 0.4	5.8 ± 0.5
0.1 М	4.1 ± 0.3	4.5 ± 0.6	5.5 ± 0.6

ботке растений фосфорорганическим ксенобиотиком – метилфосфоновой кислотой. Поллютанты вызывали в листьях стойкий окислительный стресс, нарушения в пигментном комплексе и азотном метаболизме, усиление скорости дыхания. В отличие от листьев, корневища испытывали более слабый окислительный стресс, что связано с их функциональной активностью как гетеротрофных органов. Поллютанты не оказали существенного влияния на рост растений, что позволяет рекомендовать данный вид для фиторекультивации загрязненных территорий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение принципов организации, интеграции и саморегуляции растений как сложных биологических систем является фундаментальной научной проблемой. В рамках этой проблемы важное место занимает разработка современного понимания морфофизиологии и экологии многолетних травянистых растений, формирующих подземные побеги – корневища. Отличительной особенностью структурно-функциональной организации длиннокорневищных растений является наличие подземного метамерного комплекса, который характеризуется собственными механизмами регуляции роста, вегетативного развития и ростовых ориентаций (Маркаров, 1996; Маркаров, Головки, 1995; Маслова, 2001). Подземные побеги – корневища определяют жизненную форму «длиннокорневищный многолетник», являются «фондом вегетативных диаспор» – зачатков новых организмов, запас которых определяет устойчивость, конкурентоспособность и морфофизиологическую пластичность растений в различных экологических условиях.

Наши результаты дают основание рассматривать подземный метамерный комплекс как структуру, определяющую морфофизиологические свойства, продуктивность и устойчивость длиннокорневищных многолетников. Изучение морфофизиологии роста длиннокорневищных многолетников на разных этапах органогенеза ортотропного побега показало, что формирование и рост метамеров органов вегетативного размножения – корневищ осуществляется до начала формирования генеративной сферы. Это определяет долголетие особи, способствует конкурентоспособности и выживаемости корневищных растений в различных экологических условиях. Закономерности роста, накопления и распределения биомассы определяются стратегией корневищных растений, направленной на эффективное использование ассимилятов для реализации потенциала генеративной и вегетативной репродукции. В результате симподиального нарастания системы побегов формируется значительное число подземных метамеров или узлов, которые являются очагами меристематической активности. Основной фонд вегетативных меристем корневищ образуется во второй половине вегетации, после завершения роста надземных побегов растений. Значительный резерв подземных узлов обеспечивает эф-

фективное вегетативное размножение, высокую устойчивость и продуктивность корневищных растений в различных экологических условиях.

Выявлены особенности анатомической структуры подземных диагравитропных побегов длиннокорневищных растений, обусловленные многолетним развитием и запасающей функцией, определены количественные показатели в сезонной динамике роста корневищ. Показано значительное развитие паренхимы первичной коры подземного побега корневищных многолетников, внутренний слой клеток которой дифференцируется в эндодерму со слоистыми вторичными утолщениями. Выявлены сезонные изменения анатомической структуры и ультраструктуры корневищ, обусловленные их функциональной активностью, адаптацией к смене сезонов года и эколого-ценотическими условиями обитания многолетних растений. При подготовке растений к перезимовке отмечено увеличение парциального объема коровой паренхимы, сокращение доли центрального цилиндра, уменьшение толщины клеточных оболочек эндодермы в междоузлиях подземных побегов.

Имеющиеся в литературе сведения о регуляции морфогенеза подземных побегов – корневищ, сезонной динамике их роста и метаболизма, устойчивости к различным факторам среды весьма ограничены. Особенно это касается физиологической природы периода покоя, являющегося качественным переходным этапом в онтогенезе подземного побега и многолетнего растения в целом. Нами установлены закономерности гормонально-трофической регуляции роста и оценена устойчивость метаболизма подземных побегов в период зимнего покоя. Возрастание соотношения гиббереллины/АБК и цитокинины/АБК, накопление криопротекторов (олигосахаридов), сравнительно высокая дыхательная активность корневищ способствуют протеканию морфогенетических процессов в подземных почках и обеспечивают подготовку растений к зиме и весеннему отрастанию. Почки подземных побегов сохраняют способность к росту и запасанию энергии зимой, когда температура почвы в зоне обитания корневищ становится отрицательной. Во время физиологического покоя почек корневищ осуществляется перестройка механизма диагравитропизма в отрицательный гравитропизм, после чего почка формирует ортотропный побег.

Корневищные многолетние растения благодаря вегетативному размножению, формированию фонда подземных меристем успешно адаптируются к различным экологическим условиям. Выявление свойств растений, отражающих их эколого-ценотическую приуроченность, адаптивную стратегию, важно для более полной оценки биоразнообразия и разработки мер по его охране в условиях меняющейся среды. Результаты наших

исследований доказывают тесную связь эколого-ценотической приуроченности, ритма сезонного развития с физиологическими свойствами длиннокорневищных растений. Комплексные исследования морфофизиологических и биохимических показателей надземных и подземных побегов длиннокорневищных растений дополняют и углубляют функциональную характеристику типов адаптивных стратегий.

Известно, что донорно-акцепторные отношения играют важную роль в регуляции роста и морфогенеза растений. Однако для длиннокорневищных видов растений проблема ДАО была практически не разработана. Результаты исследований доказывают, что подземный метамерный комплекс, являясь собственно элементом ДАС корневищных многолетников, играет особую роль в ее регуляции. Корневища занимают значительную долю в биомассе растений (30-70%), формируют огромный банк подземных вегетативных меристем, характеризуются высокой физиологической активностью до глубокой осени. Интенсивное поступление и депонирование ассимилированного углерода в подземные органы – корневища и корни – в фазу генеративного развития растений свидетельствуют об усилении роли подземного метамерного комплекса в иерархии акцепторов в этот период. Выявлена зависимость функционирования ДАС от эколого-ценотической приуроченности корневищных многолетников, их жизненной стратегии, ритма сезонного развития.

Корневищные многолетние растения характеризуются высокой устойчивостью и продуктивностью, успешно адаптируются к неблагоприятным условиям среды во многом благодаря формированию мощной подземной сферы. Длиннокорневищные злаки участвуют в сложении пойменных луговых фитоценозов бореальной зоны. В условиях средней поймы, где выявлено наибольшее видовое разнообразие, а доля растений с короткими и длинными корневищами составляет 70-90%, отмечено значительное развитие подземной части – корневищ и корней. Доказана высокая устойчивость длиннокорневищных злаков к разным загрязнителям – токсическому действию высоких концентраций нефти в почве и фосфорорганическому ксенобиотику – метилфосфоновой кислоте. Поллютанты не оказали существенного влияния на рост растений, что свидетельствует о перспективности использования длиннокорневищных злаков для фиторекультивации.

В целом в результате многолетних исследований структурно-функциональной организации подземного метамерного комплекса корневищных растений сформулированы представления о закономерностях формирования, функционирования и устойчивости подземных побегов, гормонально-трофической регуляции роста, развития и адаптации в условиях холод-

ного климата. Полученные результаты по морфофизиологии и экологии подземного метамерного комплекса создают основу для разработки способов регуляции морфогенеза подземных побегов, управления продукционным процессом корневищных многолетников, борьбы с сорными растениями. Особую актуальность полученные данные приобретают для прогнозирования динамики растительного покрова Земли под влиянием глобальных климатических факторов и локальных воздействий на экосистемы. Изучение физиологических свойств корневищных растений актуально в связи с их эколого-ценотической ролью и участием в формировании потоков углерода. В углеродном цикле хвойных лесов при продвижении на север возрастает роль растений напочвенного покрова, особенно их корней (Бобкова, 1987). Вклад корневого дыхания может варьировать в пределах 10-90% от общей эмиссии CO_2 из почвы в зависимости от климатических условий, типов ценозов и почв (Кудеяров и др., 1995).

Перспективы исследований в изучаемой области связаны также с выявлением физиолого-биохимических и молекулярных механизмов морфогенеза гипо- и эпигеодиатропных побегов, гормонально-трофической и фитохромной регуляции их роста и развития. В настоящее время слабо разработаны вопросы фитохромной регуляции фото- и диагравитропизма (длительный рост под землей) подземных побегов. Имеются единичные исследования, направленные на выявление молекулярных механизмов регуляции морфогенеза корневищ (Ruifeng et al., 2012). Практически ничего не известно об экспрессии генов белков, участвующих в регуляции деятельности подземных меристем, контролирующих фотофобный и фотофильный этап органогенеза верхушечной почки подземного побега. Проблема изучения регуляции фотоморфогенеза, ростовых ориентаций подземных побегов имеет большое практическое значение, так как спектральный состав света является одним из основных факторов, определяющих интенсивность побегообразования, продуктивность и устойчивость ценопопуляций.

Авторы выражают надежду, что представленные в книге данные, а также обозначенные перспективы неразработанных тем будут полезны молодым исследователям, специалистам различных направлений – физиологии растений, экологии, ботаники и агрономии, а также специалистам в области клеточной и молекулярной биологии.

SUMMARY

The formation of plant rhizomes is an important adaptive sign which has been formed during the evolution and is nothing else but the adaptation to the cold and dry climate. Rhizomes provide vegetative reproduction, dissemination and overwintering of perennial grasses. The underground shoot complex forms the vegetative meristematic fund of buds and is characterized by its own mechanisms of growth regulation and growth orientations (Markarov, Golovko, 2014; Maslova, 2014).

As a result of the long research of the structural-functional organization of the underground shoot complex of rhizome-forming plants, metabolic activities (heat generation, respiration, content of soluble carbohydrates and free phytohormones, distribution of assimilated carbon) of rhizomes during their morphogenesis in natural populations and in *in vitro* conditions have been studied. Sink-source interrelations in the whole plant system have been demonstrated. The underground shoot complex plays a major role in the sink-source system of grassy perennials; it is characterized by intensive metabolism, forms big reserve of vegetative meristems, and is highly capable of self-restoration and self-regulation.

Hormonal and trophic regulation of the growth, development and dormants of underground shoots are studied. The underground shoots contribute to the adaptation of perennial rhizome-forming plants to low temperatures in winter. Hormones and carbohydrates play an important role in the growth and resistance regulation of rhizomes, and prevent underground meristem from the frost damage. In autumn, the rhizomes were characterized by the high content of growth hormones, oligosaccharides, and the respiration rate of rhizomatous apices. This favors morphogenetic changes in underground shoots as initiation of buds (initial shoot organogenesis stages, cell and tissue differentiation) in the autumn period. Results of microcalorimetric studies show that temperature optimum for the rhizome growth lay in the range of low and moderate above-zero temperatures (5-20 °C), and the freezing point of water in the apices of underground shoots was about -10 °C.

We conclude that the plant live strategy, ecological conditions, and the seasonal development rhythm are strongly linked to the

physiological properties of rhizome-forming plants. Meadow species are characterized by a high yield, active metabolism, carbon investing in assimilating re-growing shoots and rhizomes. Forest species with stress-tolerant features are characterized by a low physiological activity and the eposition of assimilated carbon to the underground plant part. The inter-relations of the seasonal development rhythm with carbon assimilates distribution in the organism of long-rhizomatous plants have been demonstrated. Assimilated carbon in summer-green fast-growing plants are translocation into the underground part of plants, whereas evergreen species largely deposit assimilates in perennial aboveground shoots or utilize them to form leaves which function the year round.

Role of the underground metameric complex in plant resistance to the natural and anthropogenous factors was shown. Soil contaminated with oil and organic phosphorus xenobiotic (methylphosphonic acid) treatment caused a stable oxidative stress in leaves, pigments destruction and decreased the intensity of photosynthesis. Plant rhizomes were more tolerant to anthropogenous factors. As a result, treatments did not affect the long-rhizome cereals growth, which indicated the successful adaptation and resistance of rhizome-forming grass to the anthropogenous factors. Results of this research can be used for recultivation of the polluted territories.

In general, the results of the study contribute to understanding of the formation mechanisms of the underground shoot complex of rhizome-forming plants and can be applied for the development of functional classification of species which will allow to forecast their behavior in the changing climatic conditions. The aim of the future work in this field of plant ecological physiology is related to the genetic plasticity mechanisms and diversity of the life form rhizome-forming perennial, analysis of molecular basis of growth and morphogenesis regulation of the rhizomes, revealing of mechanisms of the growth orientation, diagravitropism of an underground shoots (stolones and rhizomes).

Список сокращений:

ДАС – донорно-акцепторная система

ДАО – донорно-акцепторные отношения

ДС – дыхательная способность

RGR – относительная скорость роста

ГК – гибберелловая кислота

ИУК – ауксины

АБК – абсцизовая кислота

МФК – метилфосфоновая кислота

ННЖК – ненасыщенные жирные кислоты

НЖК – насыщенные жирные кислоты

МДА – малоновый диальдегид

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматические ресурсы Коми АССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 136 с.

Аксенова Н.П., Константинова Т.Н., Голяновская С.А. и др. Клубнеобразование и его гормональная регуляция у картофеля (*Solanum tuberosum* L.) // Физиология растений. 2012. Т. 59. № 4. С. 491-508.

Александров В.Н., Емельянов В.И. Отравляющие вещества. М.: Военное издательство, 1990. 320 с.

Алиев Д.А., Керимов С.Х., Джангиров А.А., Ахмедов А.А. Транспорти и распределение ¹⁴C-ассимилятов у генотипов пшеницы, различающихся по фотосинтетическим признакам и урожайности // Физиология растений. 1996. Т. 41. № 1. С. 57-61.

Аникин А.Я., Антоненко Г.И., Кулишов Ю.В. Измерение малых удельных активностей углерода-14. Екатеринбург, 1999. 95 с.

Анисимова А.Г. Анатомическое строение вегетативных органов разных половых форм будры плющевидной (*Glechoma hederacea* L.) // Вестник пермского университета. 2004. Вып. 2. С. 44-51.

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1983. 340 с.

Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень / Ал.А. Федоров, М.Э. Кирпичников, З.Т. Артюшенко. М.;Л., 1962. С. 55-59.

Атлас почв Республики Коми / Под ред. Г.В. Добровольского, А.И. Таскаева, И.В. Забоевой. Сыктывкар, 2010. 365 с.

Атлас ультраструктуры растительных тканей / Под ред. М.Ф. Даниловой и Г.М. Козубова. Петрозаводск: Карелия, 1980. С. 307-320.

Ахундова В.А., Морозова З.А., Мурашев В.В. и др. Морфогенез и продуктивность растений. М.: Изд-во МГУ, 1994. 160 с.

Ашихмина Т.Я. Комплексный экологический мониторинг объектов хранения и уничтожения химического оружия. Киров: Вятка, 2002. 544 с.

Аюпова Д.А., Заботина О.А., Торощина Т.Е., Заботин А.И. Исследование олигосахаридов, вовлеченных в формирование морозостойкого состояния // Вестник Башкирского университета. 2001. № 2 (II). С. 50-51.

Баландина Т.П., Вахрамеева М.Г. Брусника обыкновенная // Биологическая флора Московской области / Под ред. Г.А. Работнова. М.: Изд-во МГУ, 1978. Вып. 4. 232 с.

Баландина Т.П., Вахрамеева М.Г. Черника обыкновенная // Биологическая флора Московской области / Под ред. Г.А. Работнова. М.: Изд-во МГУ, 1980. Вып. 5. 192 с.

Барыкина Р.П., Кострикова Л.Н., Кочемарова Н.П. Практикум по анатомии растений. М.: Изд-во МГУ, 1971. 190 с.

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

Бездеlev А.Б., Бездеlevа Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.

Бельков В.П., Омельяненко А.Я., Мартынов А.Н. Регулирование травяного покрова в лесу. М.: Лесная пром-ть, 1974. 112 с.

Белынская Е.В., Кондратьева В.В., Кириченко Е.Б. Цитокинины и абсцизовая кислота в годичном цикле морфогенеза корневищ мяты // Изв. АН. Серия биологическая. 1997. № 3. С. 274-279.

Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.

Бойко Б.Н., Малышев Р.В., Огородникова С.Ю., Соломина З.Ф. Дифференциальный микрокалориметр для исследования процессов метаболизма в живых структурах и его применение в физиологии растений // Научное приборостроение. 2009. Т. 19. № 1. С. 36-44.

Борзенкова Р.А., Боровикова М.П. Динамика распределения фитогормонов по различным зонам клубней картофеля в связи с ростом и запасанием крахмала // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 1. С. 129-135.

Борзенкова Р.А., Боровикова М.П., Яшков М.Ю. Роль вегетативных запасующих органов в формировании гормонального статуса при адаптации растений к стрессу // Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI в.: Тез. докл. Междунар. конф. Сыктывкар, 2001а. С. 172-173.

Борзенкова Р.А., Зорина М.В. Влияние кинетина и абсцизовой кислоты на фотосинтез, отток и распределение ^{14}C -ассимилятов у растений картофеля // Физиология растений. 1990. Т. 37. № 3. С. 546-554.

Борзенкова Р.А., Собянина Е.А., Поздеева А.А., Яшков М.Ю. Действие фитогормонов на крахмалсинтезирующую способность в процессе роста клубней картофеля // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 4. С. 557-566.

Борзенкова Р.А., Яшков М.Ю., Пьянков В.И. Содержание абсцизовой кислоты и цитокининов у дикорастущих видов с разными типами экологических «стратегий» // Физиология растений. 2001б. Т. 48. № 2. С. 229-237.

Борисова И.В. Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Кавказа // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 1. С. 19-33.

Васфилова Е.С. Влияние площади питания на рост и развитие *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. при выращивании в ботаническом саду Института леса УрО РАН (г. Екатеринбург) // Растительные ресурсы. 1996. Т. 32. Вып. 4. С. 22-30.

Вахрамеева М.Г., Малева Н.В. Майник двулистный // Биологическая флора Московской области. М.: МГУ, 1990. Вып. 8. С. 91-101.

Виноградова К.Л. Класс Ulothrichophyceae. Отдел Chaetophorales // Жизнь растений. Водоросли. Лишайники / Под ред. А.А. Федорова. М.;Л.: Просвещение, 1998. Т. 3. С. 286-291.

Войников В.К. Энергетическая и информационная системы растительных клеток при гипотермии. Новосибирск: Наука, 2013. 212 с.

Вознесенский В.Л., Заленкий О.В., Семихатова О.А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1965. 306 с.

Гамалей Ю.В. Вакуум растений // Успехи современной биологии. 2006. Т. 126. № 4. С. 348-365.

Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений // СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2004. 424 с.

Гамалей Ю.В., Пахомова М.В., Шереметьев С.Н. Экологическая эволюция флоэмы двудольных // Докл. АН. 2007. Т. 416. № 4. С. 563-566.

Гармаш Е.В., Головки Т.К. CO₂-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Пјin в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. 1. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 6. С. 854-863.

Гармаш Е.В., Головки Т.К. Влияние кадмия на рост и дыхание ячменя при двух температурных режимах выращивания // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 3. С. 382-387.

Гашева М.Н., Гашев С.Н., Соролютин А.В. Состояние растительности как критерий нарушенности лесных биоценозов при нефтяном загрязнении // Экология. 1990. № 2. С. 77-78.

Головки Т.К. Продуктивность райграсса однолетнего в посевах разной плотности // Физиология и биохимия культ. растений. 1989. Т. 21. № 5. С. 474-479.

Головки Т.К. Фотосинтез и дыхание в связи с клубнеобразованием у картофеля // Регуляция роста и развития картофеля / Под ред. М.Х. Чайлахяна, А.Т. Мокроносова. М.: Наука, 1990. С.13.

Головки Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204 с.

Головки Т.К. Дыхание в донорно-акцепторной системе растений // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 4. С. 632-640.

Головки Т.К., Далькэ И.В., Бачаров Д.С. и др. Толстянковые в холодном климате (биология, экология, физиология). СПб.: Наука, 2007. 205 с.

Головки Т.К., Добрых Е.В. Связь дыхания с содержанием азота в биомассе райграсса однолетнего // Физиология растений. 1993. Т. 40. № 2. С. 61-65.

Головки Т.К., Табаленкова Г.Н. Влияние хлорхалинхлорида на крахмалсинтезирующую способность и урожай клубней картофеля // Физиология растений. 1989. Т. 36. Вып. 3. С. 544.

Голубев В.Н. О закономерностях морфогенеза корневищ травянистых растений и некоторые вопросы их происхождения // Докл. АН СССР, 1956а. Т. 106. № 2. С. 351-354.

Голубев В.Н. О биологическом значении геофилии у травянистых растений // Бот. журн. 1956б. Т. 41. № 2. С. 236-242.

Голубев В.Н. Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений // Бот. журн. 1957а. Т. 42. № 7. С. 1055-1072.

Голубев В.Н. О морфогенезе и эволюции жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1957б. Т. LXII. Вып. 6. С. 35-57.

Голубев В.Н. О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 12. С. 1704-1716.

Горшкова Т.А. Растительная клеточная стенка как динамичная система. М., 2007. 429 с.

Гляд В.М. Определение моно-, ди- и олигосахаридов в одной растительной пробе методом высокоэффективной жидкостной хроматографии // Физиология растений. 2002. Т. 49. № 2. С. 311-316.

Гуреева И.И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2001. 158 с.

Данилова М.Ф. Эндодерма // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск: Карелия, 1980. С. 307-320.

Деведжян А.Г., Янина Л.И., Чайлахян М.Х., Хажакян Х.К. Регуляция клубнеобразования двух форм картофеля с помощью физиологически активных соединений // Физиология растений. 1981. Т. 28. С. 933-938.

Дегтева С.В., Новаковский А.В. Эколого-ценотические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 182 с.

Дерябин А.Н., Синькевич М.С., Дубинина И.М. и др. Влияние сахаров на развитие окислительного стресса, вызванного гипотермией (на примере растений картофеля, экспрессирующих ген инвертазы дрожжей) // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 1. С. 39-46.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М., 1985. 351 с.

Дымова О.В., Головки Т.К. Адаптация к свету фотосинтетического аппарата теневыносливых растений (на примере *Ajuga reptans* L.) // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 4. С. 521-528.

Дубровная С.А. Структура природных популяций земляники лесной (*Fragaria vesca* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 2000.

Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П., Михайлова И.В. Способы биоремедиации почв Кольского Севера при загрязнении дизельным топливом // Агрехимия. 2009. № 6. С. 61-66.

Ермаков А.И., Арасимович В.В., Смирнова-Иконникова М.И., Мурри И.К. Методы биохимического исследования растений. М.;Л.: Сельхозгиз, 1952. 520 с.

Етеревская Л.В., Яранцева Л.Д. О влиянии на растения загрязнений почвы при бурении и разведке на нефть и газ // Растения и промышленная среда. Киев: Наукова думка, 1976. С. 73-75.

Жиров В.К., Мерзляк М.Н., Кузнецов Л.В. Перекисное окисление мембранных липидов холодостойких растений при повреждении отрицательными температурами // Физиология растений. 1982. Т. 29. № 6. С. 1045-1052.

Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. М., 2002. 240 с.

Жукова Л.А., Глотов Н.В. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 455-461.

Забоева И.В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар, 1975. 344 с.

Забоева И.В., Стенина Т.А. Почвы // Природа Сыктывкара и его окрестностей. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1972. С. 26-27.

Заботина О.А., Аюпова Д.А., Ларская И.А. и др. Физиологически активные олигосахариды, накапливающиеся в корнях озимой пшеницы в ходе низкотемпературной адаптации // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 2. С. 262-267.

Заякин В.В., Нам И.Я. Стимуляция абсцизовой кислотой поступления ассимилятов из оболочки семени к развивающемуся зародышу люпина // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 1. С. 100-107.

Иванова Т.В. Структура почвенных банков семян луговых фитоценозов в поймах средней и малых рек Республики Марий Эл: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2004. 22 с.

Иванова Т.И., Кирпичникова О.В., Шерстнева О.А., Юдина О.С. Годичный цикл дыхания листьев вечнозеленых растений // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 6. С. 906-913.

Кейтс М. Техника липидологии. Выделение, анализ и идентификация липидов. М.: Мир, 1975. 322 с.

Кефели В.И. Фотоморфогенез, фотосинтез и рост как основа продуктивности растений. Пушино, 1991. 133 с.

Киреева Н.А., Мифтахова А.М., Салахова Г.М. Рост и развитие яровой пшеницы на нефтесодержащих почвах и при биоремедиации // Агрохимия. 2006. № 1. С. 85-90.

Кириций Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. Киев, 2004. 192 с.

Киселева И.С., Сычева Н.М., Каминская О.А., Михалева О.С. Взаимосвязь роста колоса ячменя и поглощение ассимилятов с содержанием фитогормонов // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 4. С. 549-556.

Климат Сыктывкара. Л.: Гидрометеиздат, 1986. 124 с.

Климов С.В. Пути адаптации растений к низким температурам // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. № 1. С. 3-22.

Климов С.В., Бураханова Е.А., Алиева Г.П., Суворова Т.А. Способность растений озимой пшеницы закаливаться к морозу связана с особенностями CO₂-газообмена, синтезом биомассы и различных форм водорастворимых углеводов // Известия РАН. Серия биологическая. 2010. № 2. С. 210-216.

Колупаев Ю.Е., Трунова Т.И. Особенности метаболизма и защитные функции углеводов растений в условиях стрессов // Физиология и биохимия культ. растений. 1992. Т. 24. № 6. С. 523-533.

Кондратьева В.В., Кириченко Е.Б., Воронкова Т.В. Гормональные аспекты устойчивости южных форм мяты в средней полосе России // Бюл. ГБС. 2005. Вып. 187. С. 112-119.

Кондратьева В.В., Кириченко Е.Б., Сафронова Л.М., Воронкова Т.В. Фитогормоны корневищ мяты различного географического происхождения в годичном цикле ее развития // Изв. РАН. Серия биологическая. 2000. № 5. С. 563-568.

Коровкин О.А. Морфогенез вегетативных органов *Helianthus tuberosus* L. при выращивании растений из семян // Изв. Тимирязевской с.-х. академии. 1983. Вып. 1. С. 48.

Коровкин О.А. Основные термины и понятия морфологии высших растений / Учебное пособие. Изд. 2-е, перераб. и доп. М.: Изд-во МСХА, 2003. 100 с.

Котелина Н.С., Арчегова И.Б., Романов Г.Г., Турубанова Л.П. Особенности природопользования и перспективы природовосстановления на Крайнем Севере России. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 146 с.

Красавцев О.А. Свойства плазмалеммы морозостойких растительных клеток // Успехи современной биологии. 1988. Т. 106. № 1(4). С. 143-157.

Крюкова Л.Н. К вопросу об эволюции геофилии растений // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 3. С. 425-428.

Кудеяров В.Н., Хакимов Ф.И., Деева Н.Ф. Оценка дыхания почв России // Почвоведение. 1995. № 1. С. 32-42.

Кузьмина Г.Г. Баланс эндогенных ИУК и АБК в листьях и репродуктивных органах на поздних этапах онтогенеза растений // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 5. С. 769-774.

Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Высш. школа, 1977. 288 с.

Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с.

Лакин Г.Ф. Биометрия. Учеб. пособие для биологич. спец вузов. Изд. 3-е, перераб. и доп. М.: Высш. школа, 1980. 239 с.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). М.: Наука, 1981. С. 4-13.

Лукаткин А.С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2002. 208 с.

Лукаткин А.С., Голованова В.С. Интенсивность перекисного окисления липидов в охлажденных листьях теплолюбивых растений // Физиология растений. 1988. Т. 35. Вып. 4. С. 773-780.

Любарский Е.Л. Об органах вегетативного возобновления и размножения высших растений // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 1067-1069.

Малышев Р.В. Энергетический баланс молодых тканей и органов растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2009. 20 с.

Маркаров А.М. Подземный метамерный комплекс корневищных и столонообразующих травянистых многолетников. Сыктывкар, 1994. 20 с. (Научные доклады / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 339).

Маркаров А.М. Морфофизиология подземных побегов травянистых многолетних растений (рост, гео- и фототропизмы, развитие): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1996. 47 с.

Маркаров А.М., Головки Т.К. Ростовая ориентация подземных побегов многолетних травянистых растений. 1. Декапитация надземного побега и продолжительность фотопериода не влияют на ориентацию роста корневищ и столонов // Физиология растений. 1995а. Т. 42. С. 526-532.

Маркаров А.М., Головки Т.К. Ростовая ориентация подземных побегов многолетних травянистых растений. 2. Влияние света на ориентацию роста корневищ и столонов // Физиология растений. 1995б. Т. 42. С. 533-538.

Маркаров А.М., Головки Т.К. Ростовая ориентация подземных побегов многолетних травянистых растений. 3. Морфофизиология подземных побегов и развитие сарментов // Физиология растений. 1995в. Т. 42. № 5. С. 709-713.

Маркаров А.М., Головки Т.К. Ростовая ориентация подземных побегов многолетних травянистых растений. 4. Роль света и гормонов в регуляции диатропной ориентации роста столонов // Физиология растений. 1995. Т. 42. С. 714-719.

Маркаров А.М., Головки Т.К., Табаленкова Г.Н. Влияние фотопериода на морфофункциональные характеристики трех видов картофеля // Физиология растений. 1993. Т. 40. № 1. С. 40-45.

Маркаров А.М., Головки Т.К., Табаленкова Г.Н. Морфофизиология клубнеобразующих растений. СПб.: Наука, 2001. 208 с.

Маркаров А.М., Маслова С.П. Формирование подземных побегов травянистых многолетних растений // Репродуктивная биология растений. Сыктывкар, 1998. С. 93-99 (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 158).

Мартыненко В.А., Железнова Г.В., Гецен М.В. и др. Флора северо-востока европейской части СССР как ботанико-географическая система. Сыктывкар, 1987. 20 с. (Научные доклады / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 166).

Маслова С.П. Влияние апикальной почки на рост боковых почек подземного побега // Физиология растений. 2001. Т. 48. № 5. С. 773-776.

Маслова С.П. Особенности роста и развития надземных и подземных побегов представителей рода *Helianthus* // Бюл. ГБС. 2002. Вып. 184. С. 46-51.

Маслова С.П., Головки Т.К. Рост и вегетативное размножение *Stachys sieboldii* Mig. в условиях европейского Севера // Растительные ресурсы. 2000. № 4. С. 31.

Маслова С.П. Структурно-функциональная организация подземных побегов длиннокорневищных растений // Актуальные проблемы современной биоморфологии / Под ред. Н.П. Савиных. Киров: Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. С. 70-77.

Маслова С.П., Гармаш Е.В., Огородникова С.Ю. Реакция растений двукисточника тростниковидного (*Phalaroides arundinacea*) на фосфорорганический ксенобиотик – метилфосфоновую кислоту // Агрехимия. 2010а. № 1. С. 73-78.

Маслова С.П., Головки Т.К., Куренкова С.В. и др. Подземный метамерный комплекс в донорно-акцепторной системе корневищных многолетних злаков *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundinacea* // Физиология растений. 2005. Т. 52. № 6. С. 839-847.

Маслова С.П., Коф Э.М. Интенсивность дыхания и содержание абсцизовой кислоты в подземном побеге столонообразующих растений // Иммуноанализ регуляторов роста: Тез. докл. III конф. Уфа, 2000. С. 71-74.

Маслова С.П., Куренкова С.В., Табаленкова Г.Н., Маркаров А.М. Морфофизиологические характеристики и химический состав фитомассы *Bromopsis inermis* (Poaceae) // Растительные ресурсы. 2005. Т. 41. Вып. 3. С. 87-95.

Маслова С.П., Малышев Р.В., Головки Т.К. Дыхание и рост двух корневищных травянистых многолетних растений с разным типом экологической стратегии // Бот. журн. 2010б. Т. 95. № 4. С. 581-590.

Маслова С.П., Маркаров А.М., Бабак Т.В. Особенности морфофизиологической и анатомической структуры представителей рода *Helianthus* // Современные проблемы сельского хозяйства. Калининград, 2002. С. 242-252.

Маслова С.П., Маркаров А.М., Головки Т.К. Структурно-функциональная организация подземного метамерного комплекса многолетних травянистых растений // Успехи современной биологии. 2006. Т. 126. № 6. С. 559-569.

Маслова С.П., Табаленкова Г.Н. Морфологические и физиолого-биохимические характеристики *Phalaroides arundinacea* (Poaceae) при различной плотности посева // Растительные ресурсы. 2008. Вып. 1. С. 40-50.

Маслова С.П., Табаленкова Г.Н. Гормональный статус подземных побегов и распределение ассимилятов у длиннокорневищных видов // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2010а. № 5(1). С. 119-126.

Маслова С.П., Табаленкова Г.Н. Реакция корневищного злака *Phalaroides arundinacea* на загрязнение почвы нефтью // Агрохимия. 2010б. № 8. С. 66-71.

Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Головки Т.К. Дыхание и содержание азота и углеводов у корневищных многолетних растений в связи с реализацией разных адаптивных стратегий // Физиология растений. 2010в. Т. 57. № 5. С. 676-686.

Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Куренкова С.В., Плюснина С.Н. Сезонная динамика анатомо-морфологической структуры и содержания фитогормонов и сахаров в подземных побегах *Phalaroides arundinacea* // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 3. С. 555-561.

Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Малышев Р.В., Головки Т.К. Сезонные изменения роста и метаболической активности подземных побегов тысячелистника обыкновенного // Физиология растений. 2013. Т. 60. № 6. С. 865-873.

Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Шушпанникова Г.С. Продуктивность *Bromopsis inermis* (Poaceae) в разных эколого-ценотических условиях пойменных лугов // Растительные ресурсы. 2012. Вып. 2. С. 212-219.

Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиология растений. 1986. № 3. С. 615-619.

Медведев С.С. Физиологические основы полярности растений. СПб.: Кольна, 1996. 159 с.

Минибаева Ф.В., Гордон Л.Х. Продукция супероксида и активность внеклеточной пероксидазы в растительных тканях при стрессе // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 3. С. 459-464.

Миронов П.В., Алаудинова Е.В., Репях С.М. Низкотемпературная устойчивость живых тканей хвойных. Красноярск: СибГТУ, 2001. 221 с.

Михайловская И.С. Возрастные анатомо-морфологические изменения подземных органов желтой люцерны (*Medicago falcata* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 1. С. 88-102.

Михайловская И.С. Анатомические особенности корневищ некоторых многолетних трав // Жизненные формы, структура, спектры и эволюция // Тр. МОИП. Отделение биологии. М.: Наука, 1981. Т. 56. С. 141-160.

Михайловская И.С. Корни и корневые системы растений. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1981. 136 с.

Мокроносов А.Т. Эндогенная регуляция фотосинтеза в целом растении // Физиология растений. 1978. Т. 28. № 5. С. 938-950.

Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1981. 194 с.

Мокроносов А.Т. Донорно-акцепторные отношения в онтогенезе растений // Физиология фотосинтеза / Под ред. А.А. Ничипоровича. М.: Наука, 1982. С. 235-250.

Мокроносов А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М.: Наука, 1983. 64 с.

Мокроносов А.Т. Клубнеобразование и донорно-акцепторные связи у картофеля // Регуляция роста и развития картофеля / Под ред. М.Х. Чайлахяна, А.Т. Мокроносова. М.: Наука, 1990. С. 6-12.

Муратова А.Ю., Турковская О.В., Хюбнер Т., Кукш П. Использование люцерны и тростника для фиторемедиации загрязненного углеродами грунта // Прикл. биохим. микробиол. 2003. Т. 39. № 6. С. 681-688.

Муровцев Г.С., Чкаников Д.И., Кулаева О.Н., Гамбург К.З. Основы химической регуляции роста и продуктивности растений. М., 1987. 383 с.

Мустафина В.В., Колосов С.И. Определение площади листьев злаковых // Сельскохозяйственная биология. 1991. № 3. С. 165-167.

Назаров А.В. Выявление устойчивых к нефтяному загрязнению видов растений // Современные проблемы экологии, микробиологии и иммунологии: Тез. докл. и программа регион. конф. молодых ученых. Пермь, 1999. 45 с.

Назаров С.К., Головки Т.К. Некоторые физиологические аспекты продукционного процесса многолетних трав на примере мятлика и лисохвоста в условиях Коми АССР // Сельскохозяйственная биология. 1983. № 11. С. 15-20.

Назаров С.К., Головки Т.К. Распределение ассимилятов у растений картофеля. Сыктывкар, 1983. 20 с. (Научные доклады / Коми филиал АН СССР; Вып. 92).

Никитин А.А., Панкова И.А. Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. Л.: Наука, 1982. 768 с.

Огородникова С.Ю., Головки Т.К., Ашихмина Т.Я. Реакции растений на фосфорорганический ксенобиотик – метилфосфоновую кислоту. Сыктывкар, 2004. 24 с. (Научные доклады / Коми НЦ УРО РАН; Вып. 464).

Огородникова С.Ю., Головки Т.К. Влияние метилфосфоновой кислоты на растения пелюшки // Агрехимия. 2005. № 4. С. 37-41.

Онтогенез брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л.В. Прокопьева, Л.А. Жукова, Н.В. Глотов // Онтогенетический атлас растений: научное издание. Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. Т. II. С. 51-60.

Онтогенез грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.) / Т.А. Полянская, О.Ю. Романова, О.П. Ведерникова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. Т. IV. С. 161-168.

Онтогенез зверобоя пятнистого (*Hypericum maculatum* Crantz.) / Е.Н. Подгаевская // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. Т. III. С. 214-217.

Онтогенез майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt.) / Т.А. Полянская, И.И. Леонтьева, Э.В. Шестакова, С.Я. Файзуллина // Онтогенетический атлас растений: научное издание. Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. Т. II. С. 210-215.

Онтогенез мать-и-мачехи (*Tussilago farfara* L.) / Л.А. Жукова, О.А. Бердникова // Онтогенетический атлас растений: научное издание. Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. С. 183-186.

Онтогенез мяты полевой (*Mentha arvensis* L.) / Л.А. Жукова, О.А. Бердникова // Онтогенетический атлас растений: научное издание. Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. Т. V. С. 225-229.

Онтогенез пырея ползучего (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) / Л.А. Жукова // Онтогенетический атлас растений: научное издание. Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. С. 187-191.

Патент 2440199 Российская Федерация, МПК-2006.01. В09С 1/100. Корневищный способ фиторекультивации почвы от нефти и нефтепродуктов / Шарапова И.Э., Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Гарабаджиу А.В., Арчегова И.Б., Таскаев А.И.; заявитель и патентообладатель Учреждение Российской академии наук Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. № 2010123987/13; заявл. 11.06.2010. Оpubл. 20.01.2012, Бюлл. № 2. 14 с.

Полевой В.В. Фитогормоны. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 249 с.

Полевой В.В. Роль ауксина в регуляции роста и развития растений // Гормональная регуляция онтогенеза растений. М.: Наука, 1984. 87 с.

Полевой В.В. Роль ауксина в системах регуляции у растений // Тимирязевские чтения XLIV. Л.: Наука, 1986. 80 с.

Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 240 с.

Попова А.М. Луговая растительность поймы среднего течения реки Выгедга: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2008. 18 с.

Посттехногенные экосистемы Севера / Под ред. И.Б. Арчеговой, Л.П. Капелькина. СПб.: Наука, 2002. 159 с.

Прокопьева Л.В. Экологические особенности популяций брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. в условиях подтаежных лесов Марийской низменности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2006. 22 с.

Пьянков В.И., Иванов Л.А., Ламберс Х. Конструкционная цена растительного материала у видов бореальной зоны с разными типами экологических «стратегий» // Физиология растений. 2001. Т. 48. № 1. С. 81-88.

Пьянков В.И., Яшков М.Ю., Решетова Е.А., Гангардт А.А. Транспорт и распределение ассимилятов у растений Среднего Урала с разными типами экологических «стратегий» // Физиология растений. 2000. Т. 47. № 1. С. 5-13.

Пирс Э. **Гистохимия. М., 1962. 962 с. (Pearse A.G.E. Histochemistry. London: J. & A. Churchill, Ltd., 1960.)**

Плюснина С.Н., Маслова С.П. **Анатомическое строение корневища *Phalaroides arundinacea* (Poaceae) // Бот. журн. 2010. Т. 95. № 7. С. 947-956.**

Плюснина С.Н., Маслова С.П., Козырева Ю.В. Сезонные и возрастные изменения анатомической структуры подземных побегов кор-

невищных травянистых растений // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 5. С. 596-604.

Полянская Т.А. Популяционное разнообразие компонентов травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ национального парка «Марий Чорда». Йошкар-Ола, 2006. 156 с.

Прокопьева Л.В. Структура явнополицентрических особей брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. // Материалы VI Всероссийского популяционного семинара / Отв. ред. Т.В. Жуйкова. Нижний Тагил, 2004. С. 200-203.

Пузина Т.И., Кириллова И.Г. Градиенты содержания свободных фитогормонов в стебле картофеля в связи с клубнеобразованием // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 6. С. 915-919.

Рейнв П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. М., 1990. Т. 2. С. 191-192.

Романов Г.А. Как цитокинины действуют на клетку // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 2. С. 295-319.

Романова М.А. Дифференциация тканей корневища *Gymnocarpium driopteris* (Athugiaceae) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 3. С. 75-84.

Роньжина Е.С. Цитокинины в регуляции транспорта и распределения ассимилятов в растениях: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2004. 50 с.

Роньжина Е.С. Цитокинины в регуляции донорно-акцепторных связей у растений. Калининград: КГТУ, 2005. 266 с.

Рысин Л.П., Рысина Г.П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М., 1987. 204 с.

Савельева Е.И., Зенкевич И.Г., Кузнецова Т.А. и др. Исследование продуктов превращений фосфорорганических отравляющих веществ методом газовой хроматографии – масс-спектрометрии // Росийск. хим. журнал. 2002. Т. 46. № 6. С. 82-91.

Савиных Н.П. Поливариантность развития растений как следствие модульной организации // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола, 2006. С. 43-51.

Салахова Г.М. Изменения эколого-физиологических параметров растений и ризосферной микробиоты в условиях нефтяного загрязнения и рекультивации почв: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2007. 23 с.

Седых В.Н., Игнатьев Л.А. Влияние отходов бурения и нефти на физиологическое состояние растений // Сибирский экологический журнал. 2002. № 1. С. 47-53.

Семихатова О.А. Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 8. С. 1069-1084.

Сенянинова-Корчагина М.В. Геофилия и ее значение в сложении структуры растительного сообщества (о целостности организма высшего растения) // Растительный покров и среда. Ученые записки ЛГУ. Серия географических наук. 1967. Вып. 19. № 327. С. 7-96.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Изд-во «Советская наука», 1952. 392 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных М.: Высш. школа, 1962. 378 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.;Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146-205.

Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1965. Т. 70. Вып. 1. С. 67-81.

Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др. Ботаника с основами фитоценологии: анатомия и морфология растений: Учеб. для вузов. М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. 543 с.

Сивков М.Д., Назаров С.К. Одноканальная газометрическая установка для измерения фотосинтеза и транспирации растений в полевых условиях // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений. М., 1990. С. 55-64.

Скоробогатова И.И., Захарова Е.В., Карсункина Н.П. и др. Изменение содержания фитогормонов в проростках ячменя в онтогенезе и при внесении регуляторов, стимулирующих рост // Агрохимия. 1999. № 8. С. 49-53.

Скугорева С.Г., Огородникова С.Ю., Головки Т.К., Ашихмина Т.Я. Фитотоксичность фосфорорганических соединений и ртути. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 153 с.

Скупченко В.Б. Вибрационная микротомия мягких тканей // Новые научные методики. Сыктывкар, 1979. Вып. 2. 56 с.

Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. Ценопопуляции растений (основные понятия и структуры). М.: Наука, 1976. 108 с.

Снигиревская Н.С. Ископаемые плауновидные, порядок *Order Asteroxylales* // Жизнь растений. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Под ред. А.А. Федорова. М.;Л.: Просвещение, 1998. С. 100-104.

Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред. Н.П. Савиных и Ю.А. Боброва. Киров: ООО «Лобань», 2008. 355 с.

Степанова А.В. Разнообразие анатомического строения корневищ в роде *Potentilla* (Rosaceae) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 9. С. 1378-1388.

Стенина Т.А. Биологическая активность подзолистых почв // Подзолистые почвы центральной и восточной частей европейской территории СССР. Л.: Наука, 1980. С. 165-178.

Струпан Е.А., Струпан О.А., Типсина Н.Н., Туманова А.Е. Анатомическое строение органов кровохлебки лекарственной (*Saguisorba officinalis* L.) и локализация в них дубильных веществ // Вестник КрасГАУ. 2010. № 11. С. 107-109.

Табаленкова Г.Н. Использование ассимилятов на рост и дыхание посевов райграсса однолетнего // Дыхательный газообмен растений в посевах и природных фитоценозах. Сыктывкар, 1988. С. 46-55.

Табаленкова Г.Н., Маркаров А.М., Головки Т.К. Регуляция клубнеобразования *Solanum andigenum* cv. *zhukovskii* // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 1. С. 33-36.

Таланова В.В., Титова А.Ф., Боева Н.П. Роль фитогормонов в процессах адаптации растений к действию низких и высоких температур // Регуляторы роста и развития растений: Тез. докл. V Междунар. конф. М., 1999. С. 66-67.

Таршис Л.Г. Структурное разнообразие подземных органов высших растений. Екатеринбург, 2003. 173 с.

Таршис Л.Г. Морфолого-анатомические особенности подземных органов некоторых видов цветковых растений в связи с их адаптацией к экологическим условиям // Экология. 2005а. № 2. С. 97-105.

Таршис Л.Г. Об изменчивости морфологических и анатомических признаков у видов подсемейства *Rygoideaceae* (*Ericaceae*) на Урале // Бот. журн. 2005б. Т. 90. № 8. С. 1197-1207.

Таршис Л.Г. Анатомия подземных органов высших сосудистых растений. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 224 с.

Таршис Л.Г., Таршис Г.И., Морозова Л.М. и др. Морфолого-анатомические особенности подземных органов покрытосеменных многолетников, произрастающих в экстремальных условиях среды // Сибирский экологический журнал. 2012. Вып. 2. С. 197-204.

Тахтаджян А.Л. Высшие растения (от псилофитовых до хвойных). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1. 488 с.

Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных растений. М.; Л.: Наука. 1964. 236 с.

Тахтаджян А.Л. Отдел *Ryniophita* // Жизнь растений. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Под ред. А.А. Федорова. М.; Л.: Просвещение, 1998а. С. 39-44.

Тахтаджян А.Л. Отдел Папоротниковидные. Общая характеристика // Жизнь растений. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Под ред. А.А. Федорова. М.; Л.: Просвещение, 1998б. С. 169-170.

Тимергалина Л.Н., Исхакова В.М., Высоцкая Л.Б. и др. Содержание гормонов, водный обмен и рост листьев растяжением у растений пшеницы при повышении освещенности // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 5. С. 715-721.

Тимошок Е.Е. Экология и биология брусничных в Сибири. Томск: НТЛ, 2006. 216 с.

Титов А.Ф., Таланова В.В. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 206 с.

Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 53 с.

Туманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979. 352 с.

Турубанова Л.П. Культура канареечника в Коми АССР // Научные рекомендации – народному хозяйству. Сыктывкар, 1988. Вып. 69. 20 с.

Уоринг Ф.Ф. Физиология клубнеобразования и роль фитогормонов // Гормональная регуляция онтогенеза растений. М.: Наука, 1984. С. 55.

Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. 515 с. (Wareing P., Phillips I. Growth and differentiation in plants. Oxford et al.: Pergamon Press, 1981.)

Федке К. Биохимия и физиология действия гербицидов. М.: Агропромиздат, 1985. 223 с.

Хансен Л.Д., Тейлор Д.К., Смит Б.Н., Кридл Р.С. Связь между ростом растений и дыханием: экологические аспекты и отбор лучших сортов культурных растений // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 6. С. 805-812.

- Хохряков А.П. Эволюция биоморфологии растений. М., 1981. 170 с.
- Хроматография: Практическое приложение метода. Ч. 2 / Под ред. Х.М. Хертмана. М.: Мир, 1986. С. 11-16. (Chromatography: Method Application in Practice. Hertman, H., Ed., Moscow: Mir, 1986.).
- Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2002. 260 с.
- Шамаева А.А. Исследование процессов биоремедиации почв и объектов, загрязненных нефтяными углеводородами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2007. 23 с.
- Шарапова И.Э., Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Лаптева Е.М. Биоремедиация нефтезагрязненной почвы при выращивании корневищного злака двукисточника тростниковидного // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. 2011. № 11. С. 42-47.
- Шорина Н.И., Ершова Э.А. Орляк обыкновенный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1990. С. 4-20.
- Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М., 1971. С. 154-170.
- Чайлахян М.Х. Фотопериодическая и гормональная регуляция клубнеобразования у растений. М.: Наука, 1984. 64 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М.: Наука, 1987. 192 с.
- Чиков П.С., Зайко Л.Н., Шретер А.И. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений. М.: Картография, 1983.
- Эволюция функций в растительном мире / К.В. Манойленко, М.Г. Агаев, В.В. Полевой и др. Л., 1985. 244 с. (Труды Биол. НИИ ЛГУ; № 36).
- Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. 560 с.
- Юсуфов А.Г. О вегетативном размножении и прогрессивной эволюции // Журн. общ. биологии. 1971. Вып. 32. № 5. С. 584-592.
- Яцко Я.Н., Головки Т.К., Дымова О.В. Пигментный комплекс зимне- и вечнозеленых растений в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 12. С. 1812-1820.
- Яшков М.Ю. Физиологические механизмы адаптивных стратегий растений бореальной зоны Среднего Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2001. 24 с.
- Яшков М.Ю., Борзенкова Р.А. Гормональный статус, распределение ассимилятов и структура биомассы у дикорастущих видов среднего Урала с корневищами разного типа // Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений: Тез. докл. Всерос. совещ. Сыктывкар, 2000. С. 176-178.
- Abdullah Z.U.N., Ahmed R. Effect of ABA and GA3 on tuberization and some chemical constituents of potato // Plant Cell Physiol. 1980. V. 21. P. 1343-1346.
- Alexieva V., Ivanov S., Sergiev I., Karanov E. Interaction between stresses // Bulgarian Journal of Plant Physiology. 2003. Special Issue. P. 1-17.

Anderson J.A. Lipid peroxidation and plant tissue disorders: introduction to the workshop // HortScience. 1995. V. 30. P. 196-197.

Barnes W.J. The rapid growth of a population of reed canarygrass (*Phalaris arundinacea* L.) and its impact on some riverbottom herbs // Torrey Bot. Soc. 1999. V. 126. № 2. P. 133-138.

Bazzaz F.A. The physiological ecology of plant succession // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1979. № 10. P. 351-371.

Benson E.J., Hartnett D.C., Mann K.H. Belowground bud banks and meristem limitation in tallgrass prairie plant populations // American Journal of Botany. 2004. V. 91. № 3. P. 416-421.

Boccalandro H.E., De Simone S.N., Bergmann-Honsberger A. et al. Phytochrome kinase substrate1 regulates root phototropism and gravitropism // Plant Physiology. 2008. V. 146. P. 108-115.

Breusegem F., Vranova E., Dat J.F., Inze D. The role of active oxygen species in plant signal transduction // Plant Science. 2001. V. 161. P. 405-414.

Cline M.G. Apical dominance // Bot. Rev. 1991. V. 57. № 4. P. 318-358.

Correll M.J., Kiss J.Z. The roles of phytochrome in elongation and gravitropism of roots // Plant Cell Physiol. 2005. V. 46. P. 317-323.

Crompton H.J., Lloyd-Jones C.P., Hill-Cottingham D.G. Translocation of labelled assimilates following photosynthesis of $^{14}\text{CO}_2$ by the field bean // Physiol. Plant. 1981. V. 51. № 2. P. 189-198.

Cutler D.F., Botha C.E.J., Stevenson D.W. Plant Anatomy: An Applied Approach. Blackwell Publishing, 2007. 287 p.

Deryabin A.N., Dubinina I.M., Burakhanova E.A. et al. Cold tolerance of potato plants transformed with yeast invertase gene // Acta agron. 2004. V. 57. № 1/2. P. 31-39.

Dörffling K., Tietz A., Fenner R., Naumann R., Dingkuhn M. Einfluss Abscisinsäure auf den Transport und die Einlagerung von Assimilaten // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1984. Bd 97. S. 87-99.

Fahn A. Plant Anatomy. Oxford: Pergamon, 1990. 587 p.

Firn R.D., Digby J., Riley H. Shoot geotropic curvature – the location, magnitude and kinetics of the gravity-induced differential growth in horizontal sunflower hypocotyl // Ann. Bot. 1978. V. 42. № 78. P. 465-468.

Garnier E. Growth analysis of cogeneric annual and perennial grass species // Journal of Ecology. 1992. V. 80. P. 665-675.

Garnier E. Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants. Trends in ecology and evolution. 1991. V. 6. № 4. P. 126-131.

Garnier E., Vancaeyzeele S. Carbon and nitrogen content of congeneric annual and perennial grass species: relationships with growth // Plant, Cell, Environ. 1994. V. 17. P. 399-407.

Glesson S.K., Tilman D. Plant allocation, growth rate and successional status // Functional ecology. 1994. № 8. P. 543-550.

Glyphosate. The Pesticide Manual. American chemical society, 1997. 56 p.

Golovko T.K., Dymova O.V. Ecophysiology of *Ajuga reptans* L. at the northern boundary of its distribution // Handbook of plant and crop stress / Ed. M. Pessaraki. New York et al.: Marcel Dekker, Inc., 1999. P. 963-972.

Griffith M., Yaish M.W.F. Antifreeze Proteins in Overwintering Plants: A Tale of Two Activities // Trends Plant Sci. 2004. V. 9. P. 399-405.

Grime J.P., Hodson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: A functional approach to common british species. London: Unwin Hyman, 1988. 742 p.

Hänisch ten Gate C.H., Breteler H. Role of Sugars in Nitrate Utilization by Roots of Dwarf Bean // *Physiol. Plant.* 1981. V. 52. P. 129-135.

Hansen L.D., Hopkin M.S., Rank D.R. et al. The relation between plant growth and respiration: A thermodynamic model // *Planta.* 1994. V. 194. № 1. P. 77-85.

Harper J.L. Population biology of plant. London etc., 1977. 892 p.

Hensel W. Gravi- and phototropism of higher plants // *Progress in Botany.* V. 48. Struct. Bot. Physiol. Genet. Taxonomy. Geobot. Berlin e.a., 1986. P. 205-214.

Hirose T. Modelling the relative growth rate as function of plant nitrogen concentration // *Physiol. Plant.* 1988. V. 72. № 1. P. 185-189.

Hopkin M.S. Calorimetric studies of plant physiology: Ph. D. Dissertation. Provo, 1991. 90 p.

Hopkins J.A., Kiss J.Z. Phototropism and gravitropism in transgenic lines of Arabidopsis altered in the phytochrome pathway // *Physiologia Plantarum.* 2012. V. 145. P. 461-473.

Hanisch ten Gate C.H., Breteler H. Role of Sugars in Nitrate Utilization by Roots of Dwarf Bean // *Physiol. Plant.* 1981. V. 52. P. 129-135.

Jackson S.D. Multiple Signaling Pathways Control Tuber Induction in Potato // *Plant Physiol.* 1999. V. 119. № 1. P. 1-8.

Junichiro M., Yukio O., Hiroshi O. Rhizome transition to storage organ is under phytochrome control in lotus (*Nelumbo nucifera*) // *Planta.* 2007. V. 226. C. 909-915.

Kaufman P.B., Brock T.G., Song J.I., Rho Y.B., Ghosheh N.S. How cereal grass shoot perceive and respond to gravity // *Amer. J. Bot.* 1987. V. 74. № 9. P. 1446-1457.

Kaur P., Mott I.W., Larson S.R., Bushman B.S., Hernandez A.G., Kim W.R., Liu L., Mikel M.A. Gene expression polymorphisms and ESTs associated with gravitropic response of subterranean branch meristems and growth habit in *Leumus wildryes* // *Plant Science.* 2008. V. 175. P. 330-338.

Kaurin A., Junttila O., Hanson J. Seasonal changes in frost hardiness in cloudberry (*Rubus chamaemorus* L.) in relation to carbohydrate content with special reference to sucrose // *Physiologia Plantarum.* 1981. V. 52. P. 310-314.

Kireeva N.A., Kuzyakhmetov G.G. Yielding capacity of barley plants on soils contaminated with petroleum // Abstr. 11th Congress of the Federation of European Societies of Plant Physiology, Varna, 7-11 Sept., 1998 / *Bulg. J. Plant Physiol.* 1998. Spec. Issue. P. 277.

Kiss J.Z., Mullen J.L., Correll M.J., Hangarter R.P. Phytochrome A and B mediate red-light-induced positive phototropism in roots // *Plant Physiol.* 2003. V. 131. P. 1411-1417.

Knight C.A., Duman J.G. Inhibition of recrystallization of ice by insect thermal hysteresis proteins, a possible cryoprotective role // *Cryobiology*. 1986. V. 23. P. 256-262.

Koda Y., Takahashi K., Kikuta Y. Induction of tuberization in various plants by jasmonic acid and related compounds // 15th Int. Bot. Congr., Yokogama, Aug. 28-Sept. 3, 1993. P. 127.

Kratsch H.A., Wise R.R. The ultrastructure chilling stress // *Plant. Cell and Environment*. 2000. V. 23. № 4. P. 337-350.

Krishman G., Horst G.L., Darnell S., Powers W.L. Growth and development of smooth bromegrass and tall fescue in TNT-contaminated soil // *Environ. Pollut.* 2000. V. 107. № 1. P. 109-116.

Kuehn C. Sucrose Transporter StSUT4 from Potato Affects Flowering, Tuberization, and Shade Avoidance Response // *Plant Physiol.* 2008. V. 146. P. 515-528.

Kumar P., Montgomery C.E., Kiss J.Z. The role of phytochrome C in gravitropism and phototropism in *Arabidopsis thaliana* // *Funct. Plant Biol.* 2008. V. 35. P. 298-305.

Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L. *Plant physiological ecology*. New York Inc: Springer-Verlag, 1998. 540 p.

Lambers H., Poorter H. Inherent Variation in Growth Rate between Higher Plants: a Search for Physiological Causes and Ecological Consequences // *Adv. Ecol. Res.* 1992. V. 23. P. 188-261.

Larcher W. *Physiological Plant Ecology*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag, 2003. 513 p.

Lariguet P., Boccalandro H.E., Alonso J.M. et al. A growth regulatory loop that provides homeostasis to phytochrome a signaling // *The Plant Cell*. 2003. V. 15. P. 2966-2978.

Lee E.-J., Matsumura Y., Soga K. Glycosyl hydrolases of cell wall are induced by sugar starvation in *Arabidopsis* // *Plant Cell Physiol.* 2007. V. 43. P. 405-413.

Leopold A.C. What remains of the Cholodny-Went Theory? Valid but not universal // *Plant, Cell and Environment*. 1992. V. 15. № 7. P. 777-778.

Los D.A., Murata N. Structure and expression of fatty acid desaturases // *Biochim. et Biophys. acta*. 1998. V. 1394. P. 3-15.

Machackova I., Konstantinova T.N., Sergeeva L.I., Lozhnikova V.N., Golyanovskaya S.A., Dudko N.D., Eder J., Aksenova N.P. Photoperiodic control of growth, development and phytohormone balance in *Solanum tuberosum* // *Physiol. Plantarum*. 1998. V. 102. P. 272-278.

Markarov A.M., Golovko T.K. Growth orientation of underground shoots: stolons and rhizomes and aboveground creeping shoots in perennial herbaceous plants // 3rd Edition of the Handbook of Plant and Crop Physiology (Ed. M. Pessaraki). CRC Press. Taylor & Francis Group: Fl. USA. 2014. ISBN 9781466553286. P. 157-166.

Maslova S. The growth correlation in stoloniferous plants / Scientific works of the Lithuanian Institute of Horticulture and Lithuanian University of Agriculture // *Horticulture and vegetable growing*. 2004. V. 23(2). P. 65.

Maslova S.P. Structure and metabolism of underground shoots in perennial rhizome-forming plants // 3rd Edition of the Handbook of Plant and Crop Physiology (Ed. M. Pessaraki). CRC Press. Taylor & Francis Group: Fl. USA. 2014. ISBN 9781466553286. P. 167-178.

Maxwell D.P., Wang J., McIntosh L. The alternative oxidase lowers mitochondrial reactive oxygen production in plant cells // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1999. V. 96. P. 8271-8276.

McCree K.L. An Equation for the Rate of Respiration of White Clover Plants Grown under Controlled Conditions // Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity. Wageningen, 1970. P. 221-229.

McSteen P. Hormonal regulation of branching in grasses // Plant Physiology. 2009. V. 149. P. 46-55.

Meicenheimer R.D., Nackid T.A. Gravitropic response of Kalanchoe stems // Int. J. Plant Sci. 1994. V. 155. № 4. P. 395-404.

Metcalfe C.R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons, 2nd edn. V. I. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. Oxford: Clarendon Press, 1979. 276 p.

Meyer C.J., Seago J.L., Jr., Peterson C.A. Environmental effects on the maturation of the endodermis and multiseriate exodermis of *Iris germanica* roots // Ann. Botany. 2009. V. 103. P. 687-702.

Millenaar F.F., Lambers H. The alternative oxidase: In vivo regulation and function // Plant Biol. 2003. V. 5. P. 2-15.

Molas L.M., Kiss J.Z. Phototropism and gravitropism in plants // Advance in Botanical Research. 2009. V. 49. P. 1-34.

Molas M.L., Kiss J.Z. PKS1 plays a role in red-light-based positive phototropism in roots // Plant Cell Environ. 2008. V. 31. P. 842-849.

Muir A.M. The cost of reproduction to the clonal herb *Asarum canadense* (wild ginger) // Can. J. Bot. 1995. V. 73. № 10. P. 1683-1686.

Navrot N., Rouhier N., Gelhaye E., Jacquot J.-P. Reactive oxygen species and antioxidant systems in plant mitochondria // Physiologia Plantarum. 2007. V. 129. P. 185-195.

Pearce D.W., Taylor J.S., Robertson J.M., Harker K.N., Daly E.J. Changes in abscisic acid and indole-3-acetic acid in axillary buds of *Elytrigia repens* released from apical dominance // Physiol. Plant. 1995. V. 94. № 1. P. 110-116.

Pence V.C. Abscisic acid in developing zygotic embryos of *Theobroma cacao* // Plant Physiol. 1991. V. 95. № 4. P. 1291-1293.

Poorter H., Remkes C., Lambers H. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate // Plant Physiol. 1990. V. 94. P. 621-627.

Radford P.J. Growth analysis formulae – Their use and abuse // Crop Sci. 1967. V. 7. № 3. P. 171-175.

Raikhel N.V., Palevitz B.A., Haigler C.H. Abscisic acid control of lectin accumulation in wheat seedlings and callus culture. Effect of exogenous ABA and fluridone // Plant Physiol. 1986. V. 80. № 1. P. 167-171.

Rolleri Cristina H., Prada Carmen. Endodermis foliares en el genero *Isoetes* L. (Isoetaceae) // Acta bot. Malac. 2004. V. 29. P. 191-201.

Ruifeng H., Min-Jeong Kim, Nelson W. et al. Next-generation sequencing-based transcriptomic and proteomic analysis of the common reed, *Phragmites australis* (Poaceae), reveals genes involved in invasiveness and rhizome specificity // Annal J. Botany. 2012. V. 99(2). P. 232-247.

Schaffner A.R. Aquaporin function, structure and expression: are there more surprises to surface in plant water relations? // *Planta*. 1998. V. 204. P. 131-139.

Skriver K., Mundy J. Gene expression in response to abscisic acid and osmotic stress // *Plant Cell*. 1990. V. 2. № 6. P. 503-512.

Stallknecht G.F., Farnsworth S. General characteristics of coumarin - induced tuberization of axillary shoots of *Solanum tuberosum* L. cultured in vitro // *Amer. Potato J.* 1982. V. 59. P. 17-32.

Taylor J.S., Robertson J.M., Harker K.N., Balla M.K., Daly E.J., Pearce D.W. Apical dominance in rhizomes of guackgrass, *Elytrigia repens*: The effect of auxin, cytokinins, and abscisic acid // *Can. J. Bot.* 1995. V. 73. № 2. P. 307-314.

Thomas T.H. Hormonal control of assimilate movement and compartmentation // *Plant growth substances*. 1985 / Ed. M. Bopp. B.; Heidelberg: Springer, 1986. P. 350-359.

Travert S., Valerio L., Fouraste I., Boudet A.M., Teulieres C. Enrichment in specific soluble sugars of two *Eucalyptus* cell-suspension cultures by various treatments enhances their frost tolerance via a noncolligative mechanism // *Plant Physiol.* 1997. V. 114. P. 1433-1442.

Trewavas A.J. What remains of the Cholodny-Went theory? A summing up // *Plant, Cell and Environment*. 1992. V. 15. № 7. P. 793-794.

Van Breusegem F., Bailey-Serres J., Mittler R. Unraveling the tapestry of networks involving reactive oxygen species in plants // *Plant Physiology*. 2008. V. 147. № 3. P. 978-84.

Vereshchagin A.G., Trunova T.I., Shayakhmetova I.S., Tsydendambaev V.D. On the role of cell membrane lipids in cold hardening of winter wheat leaves and crowns // *Plant Physiol. Biochem.* 1990. V. 25. № 5. P. 623-630.

Veyres N., Danon A., Aono M., Galliot S., Karibasappa Y.B., Diet A., Grandmottet F., Tamaoki M., Lesur D., Pilard S., Boitel-Conti M., Sangwan-Norreel B.S., Sangwan R.S. The arabidopsis sweetie mutant is affected in carbohydrate metabolism and defective in the control of growth, development and senescence // *Plant J.* 2008. V. 55. P. 665-686.

Villar R., Veneklaas E.J., Jordano P., Lambers H. Relative growth rate and biomass allocation in 20 *Aegilops* (Poaceae) species // *New Phytologist*. 1998. V. 140. P. 425-437.

Walton D.C. Biochemistry and physiology of abscisic acid // *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1980. V. 51. P. 453-489.

Wang Y., Jang Z.M., Zhang Q.F., Li J.L. Enhanced chilling tolerance in *Zoysia matrella* by pre-treatment with salicylic acid, calcium chloride, hydrogen peroxide or 6-benzylaminopurine // *Biol. Plant.* 2009. V. 53. № 1. P. 179-182.

Wardlaw I.F. Translocation and source-sink relationships // *The biology of crop productivity*. New York e.a.: Acad. Press, Inc., 1980. P. 297-339.

Wareing P.F. Some further aspects of control of crop processes // *Crop processes in controlled environment*. London, New York: Acad. Press, 1972. P. 363.

Wareing P.F., Jennigs A. The hormonal control of tuberisation in potato // *Plant growth substances*. B.: Springer, 1980. P. 293-300.

Warren Wilson J. Control of crop processes // Crop processes in controlled environment. London, New York: Acad. Press, 1972. P. 7.

Wilkins M.B. Growth control mechanisms in gravitropism // Physiol. Movements. Berlin e.a., 1979. P. 601-626.

Xin X., van Lammeren A.A.M., Vermeer E., Vreugdenhil D. The role of gibberellin, abscisic acid, and sucrose in the regulation of potato tuber formation in vitro // Plant Physiol. 1998. V. 117. № 2. P. 575-584.

<http://meteo.parma.ru/climate/sykt.shtml>; <http://www.jcbi.ru/esc01> (База данных «Центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды Республики Коми»).

Научное издание

Светлана Петровна Маслова, Галина Николаевна Табаленкова,
Светлана Николаевна Плюснина, Тамара Константиновна Головки

МОРФОФИЗИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ
ПОДЗЕМНОГО МЕТАМЕРНОГО КОМПЛЕКСА
ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫХ РАСТЕНИЙ

*Рекомендовано к изданию
Ученым советом Института биологии Коми НЦ УрО РАН*

Редактор Л.В. Филиппова
Оригинал-макет Е.А. Волкова

Компьютерный набор. Подписано в печать 9.10.2015. Формат 60x90¹/₁₆.
Печать офсетная. Бум. офсетная. Усл. печ. л. 10.0. Уч.-изд. л. 10.0.
Тираж 300. Заказ №

Издательство «Наука». 117997, Москва, Профсоюзная ул., 90
E-mail: secret@naukaran.ru; www.naukaran.ru

Отпечатано в полном соответствии с предоставленными материалами
в ППП «Типография «Наука»». 121099, Москва, Шубинский пер., 6.