

На правах рукописи



МАСЛОВА Светлана Петровна

**ЭКОФИЗИОЛОГИЯ ПОДЗЕМНОГО МЕТАМЕРНОГО КОМПЛЕКСА
ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫХ РАСТЕНИЙ**

03.01.05 – «Физиология и биохимия растений»
03.02.08 – «Экология» (в биологии)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2014

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук

Научный консультант доктор биологических наук, профессор
ГОЛОВКО Тамара Константиновна

Официальные оппоненты: КОШКИН Евгений Иванович
доктор биологических наук,
профессор кафедры физиологии растений
ФГБОУ ВПО «Российский государственный
аграрный университет – Московская сель-
скохозяйственная академия им. К.А. Тими-
рязева»

РОНЬЖИНА Елена Степановна
доктор биологических наук, профессор,
зав. кафедрой агрономии ФГБОУ ВПО
«Калининградский государственный
технический университет»

КАПЕЛЬКИНА Людмила Павловна
доктор биологических наук,
главный научный сотрудник ФГБУН
«Санкт-Петербургский научно-исследо-
вательский центр экологической безопасно-
сти РАН»

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное образова-
тельное учреждение высшего профессионального образования «Петрозавод-
ский государственный университет»

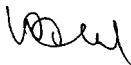
Защита состоится 22 октября 2014 г. в 14 часов на заседании диссертаци-
онного совета Д 002.211.02 при Федеральном государственном бюджетном
учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Рос-
сийской академии наук по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессо-
ра Попова, д.2.

Тел. (812) 372-54-42, факс (812) 372-54-43, dissovet.d00221102@binran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального госу-
дарственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им.
В.Л. Комарова Российской академии наук.

Автореферат разослан « » августа 2014 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



О.С. Юдина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. 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, 1952, 1962; Голубев, 1957; 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.

Морфофизиология корневищ, экологические и эволюционные аспекты их формирования остаются слабо изученными. Литература по биологии корневищ отражает результаты изучения анатомо-морфологической структуры, морфогенеза и эволюции подземных побегов (Голубев, 1956, 1957; Серебряков, 1952, 1962; Серебряков, Серебрякова, 1965; Тарпис, 2003, 2007). 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 столона.

В настоящее время существуют фрагментарные знания об 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; Rutherford et al., 2012). Не ясно, как взаимосвязаны структура и функциональная активность корневища в процессе морфогенеза. Слабо разработаны вопросы регуляции заложения, роста, ветвления и покоя подземных побегов. Особую актуальность имеет изучение функций, отражающих рост и метаболическую активность надземных и подземных органов в связи с выявлением механизмов устойчивости и адаптивных реакций 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, использования данной группы растений для восстановления нарушенных земель. Изучение показателей жизнедеятельности корневищных видов актуально в связи с их эколого-ценотической ролью в растительных сообществах и приобретает важное значение для более полной оценки биоразнообразия и разработки мер по его охране в условиях меняющейся среды.

Цель исследования заключалась в изучении структурной организации и выявлении закономерностей функционирования подземного метамерного комплекса длиннокорневищных многолетних растений в связи с ростом, развитием и устойчивостью.

Задачи исследования:

1. Изучить анатомо-морфологическую структуру и динамику роста подземных побегов модельных видов длиннокорневищных растений; выявить закономерности изменения структурных показателей в процессе морфогенеза подземного побега и в зависимости от эколого-ценотической приуроченности растений.

2. Охарактеризовать функциональные свойства и изучить гормонально-трофическую регуляцию роста, развития и покоя подземных побегов.

3. Рассмотреть донорно-акцепторные взаимосвязи в системе целого растения и установить закономерности распределения ассимилятов в подземные побеги длиннокорневищных многолетников с разным ритмом сезонного развития.

4. Выявить взаимосвязь физиолого-биохимических свойств с эколого-ценотической приуроченностью длиннокорневищных растений.

5. Исследовать влияние природных и антропогенных факторов на рост подземных побегов и устойчивость длиннокорневищных растений.

Научная новизна. Впервые разработана концепция подземного метамерного комплекса как структуры, определяющей морфофизиологические свойства, продуктивность и устойчивость многолетних длиннокорневищных растений. На основе материалов анатомо-морфологических и физиолого-биохимических исследований дана количественная характеристика и выявлены закономерности формирования подземного метамерного комплекса, его роль в устойчивости длиннокорневищных многолетних растений к абиотическим и антропогенным воздействиям.

Впервые выявлены онтогенетические и экологические закономерности роста, ветвления и покоя корневищ. Установлено, что подземный метамерный комплекс обеспечивает реализацию жизненной стратегии «длиннокорневищный многолетник» благодаря формированию банка подземных меристем (вегетативных диаспор), что способствует устойчивости растений в различных экологических условиях. Рост и продуктивность растений определяется репродуктивной стратегией длиннокорневищных многолетников, направленной на эффективное использование ассимилятов при реализации генеративной и вегетативной репродукции.

Определены основные функциональные параметры подземного метамерного комплекса в процессе его роста и развития. Доказано, что физиолого-биохимические адаптивные реакции, связанные с подготовкой растений к неблагоприятным условиям зимнего периода, сопряжены с морфогенетическими процессами в верхушках корневищ. Морфогенетические преобразования в подземных почках осенью осуществляются на фоне изменения гормонального баланса в пользу ростовых гормонов, накопления олигосахаридов и обеспечиваются повышенной дыхательной активностью. На этапе подготовки растений к зимовке и перехода в состояние покоя линейный рост и формообразовательные процессы в латеральных зонах корневища, определяющие подземное диагравитропное ветвление, происходят на фоне возрастания соотношения ГК/АБК и цитокинины/АБК. Впервые изучена зависимость скорости роста верхушки корневищ от температуры на разных этапах морфогенеза верхушечной почки. Выявлена способность под-

земных почек к росту и запасанию энергии в январе при отрицательных температурах почвы, что свидетельствует о вынужденном покое корневищ.

Впервые установлены закономерности функционирования донорно-акцепторной системы (ДАС), показана роль подземного метамерного комплекса в регуляции ДАС длиннокорневищных растений. Подземные побеги характеризуются определенной автономностью роста и развития, реализуют морфогенетическую программу генома в конкретных условиях вегетационного периода, независимо от воздействий на ортотропные побеги. Формирование и функционирование ДАС корневищных многолетников определяется жизненной стратегией, ритмом сезонного развития растений и эколого-ценогическими условиями их обитания. Показана роль фитогормонов в распределении ассимилятов в подземные побеги в зависимости от ритма сезонного развития растений.

Изучены физиолого-биохимические механизмы роста и устойчивости корневищных многолетников под влиянием природных и антропогенных факторов. Показана ведущая роль подземного метамерного комплекса в адаптации и устойчивости длиннокорневищных злаковых многолетников к загрязнению почвы нефтью и фосфорорганическими веществами.

Практическая значимость работы. Получены новые знания о структурных, физиолого-биохимических и экологических закономерностях формирования подземного метамерного комплекса длиннокорневищных многолетних растений. Результаты исследований позволяют оценить роль подземных побегов в устойчивости длиннокорневищных многолетников и создают основу для управления продуктивностью и прогнозирования их поведения в условиях меняющейся среды.

Разработан способ очистки почвы от нефти и нефтепродуктов, при выращивании растений *Phalaroides arundinacea* корневищами (Патент № 2440199). Доказана целесообразность использования многолетних злаков, высаженных корневищами, для фиторемедиации нефтезагрязненной почвы без проведения этапов подготовки – выравнивания и механической очистки почвы от нефти, применения биопрепаратов с внесением минеральных и органических удобрений, этапа доочистки почвы с помощью высева семенами. Разработанный способ дает значительное снижение загрязнения почвы нефтью при исходном нефтезагрязнении до 10% и обеспечивает ускоренное восстановление почвы за период действия положительных температур на Севере.

На основе полученных результатов показана возможность успешной адаптации длиннокорневищного злака *P. arundinacea* к фосфорорганическому загрязнению метилфосфоновой кислотой, что позволяет рекомендовать данный вид для фиторекультивации территорий, где токсикант воздействует на надземную часть растений.

Положения, выносимые на защиту.

1. Закономерности изменения морфофизиологии подземного метамерного комплекса в годичном цикле обусловлены адаптацией к смене сезонов года, связаны с эколого-ценогическими условиями обитания и способствуют реализации жизненной формы «длиннокорневищный многолетник».

2. Адаптивные изменения гормонального и энерго-пластического статуса подземных побегов в предзимний период ассоциированы с морфогенетическими процессами в их ростактивных зонах и направлены на поддержание функциональной активности подземных вегетативных диаспор во время зимнего покоя.

3. Подземный метамерный комплекс как относительно автономная структура с собственной морфофизиологической программой роста и развития регулирует донорно-акцепторные отношения в зависимости от жизненной стратегии, ритма сезонного развития и эколого-ценотических условий обитания длиннокорневищных растений.

4. Роль банка подземных вегетативных меристем в устойчивости жизненной формы «длиннокорневищный многолетник» к условиям внешней среды.

Личный вклад автора. Автором разработана тема исследования, проведен подбор экспериментальных моделей, получены основополагающие результаты. Часть данных, представленных в главах 3, 5 и 6 диссертации получены в совместной работе с д.б.н. Табаленковой Г.Н., к.б.н. Плюсниной С.Н. Автору принадлежит замысел и окончательный текст диссертации, публикации по теме работы. В диссертации использованы работы, опубликованные в соавторстве.

Апробация работы. Основные результаты работы были доложены на Всеросс. молод. науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2003-2009), Годичных собраниях и Съездах Общества физиологов растений России (Пенза, 2003; Сыктывкар, 2007; Екатеринбург, 2008; Нижний Новгород, 2011), Междунар. науч. конф. «Growth and development of plants. Theoretical and practical problems» (Бабтай, Литва, 2004), Науч. конф. «Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества) (Петрозаводск, 2005), II Всерос. науч. конф. «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2006), Междунар. симпозиуме «Sink-source relationships in plants» (Калининград, 2007), Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием «Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития» (Киров, 2007), XVI Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology (Тампере, Финляндия, 2008), Междунар. науч. конф. «Резервуары и потоки углерода в лесных и болотных экосистемах бореальной зоны» (Сыктывкар, 2011), II Всерос. с междунар. участием школе-семинаре «Актуальные проблемы современной биоморфологии» (Киров, 2012), Всерос. науч. конф. «Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий» (Екатеринбург, 2012), XII съезде Русского ботанического общества (Тольятти, 2013).

Связь с плановыми исследованиями и научными программами. Исследования проводили в рамках планов НИР лаборатории экологической физиологии растений Института биологии Коми НЦ УрО РАН: «Физиолого-биохимические основы адаптации и репродукции растений в холодном климате» (2000-2004 гг.), «Физиолого-биохимические механизмы роста и адаптации растений в холодном климате: изучение фотосинтеза и дыхания» (2005-2007 гг.), «Экофизиология и стресс-физиология растений на Севере» (2008-2009 гг.), «Физиолого-биохимические механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям природных и антропогенных факторов» (2010-2013 гг.).

Исследования были выполнены при поддержке проекта Президиума УрО РАН для молодых ученых и аспирантов «Структура и функциональная активность подземных побегов корневищных многолетних растений» (2007 г.), в котором автор был руководителем, грантов РФФИ № 01-04-96434 «Структурно-функциональная организация подземного метамерного комплекса корневищных травянистых многолетних растений и их продуктивный по-

тенциал» и № 04-04-96013 «Специализированные органы вегетативного размножения травянистых многолетних растений: структура, функции, экология, продуктивность».

Публикации. По теме диссертации опубликовано 55 работ, в том числе 18 статей в журналах перечня ВАК РФ, 36 публикаций в рецензируемых журналах, сборниках трудов и материалах конференций, один патент на изобретение.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 233 страницах машинописного текста и состоит из введения, обзора литературы, четырех глав экспериментальной части, заключения и выводов. В работе представлено 63 рисунка, 37 таблиц. Список литературы включает 348 источников, из них 91 иностранных.

Благодарности. Автор благодарит д.б.н., проф. Т.К. Головки, д.б.н., проф. А.М. Маркарова за консультацию и поддержку на всех этапах работы. Признательна сотрудникам лаборатории экологической физиологии растений и особенно д.б.н. Г.Н. Табаленковой, С.В. Куренковой, к.б.н. Р.В. Малышеву. Особую благодарность автор выражает к.б.н. С.Н. Плюсниной за методическую помощь и продуктивное сотрудничество в анатомических исследованиях.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ПОДЗЕМНЫЙ МЕТАМЕРНЫЙ КОМПЛЕКС КОРНЕВИЩНЫХ РАСТЕНИЙ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Представлен обзор современного состояния знаний о структурно-функциональной организации подземного метамерного комплекса корневищных многолетних растений. Показано разнообразие анатомической и морфологической структур подземных побегов, обусловленное многолетним развитием, запасующей функцией, формированием подземных вегетативных диаспор (Голубев, 1956, 1957; Серебряков, 1952; 1962; Таршис, 2003, 2007; Benson et al., 2004; Прокопьева, 2004; Степанова, 2005). Обсуждены вопросы морфофизиологии подземного метамерного комплекса, заложения, роста и развития подземных побегов, имеющих собственные механизмы регуляции морфогенеза и ростовых ориентаций (Маркаров, 1994, 1996; Маркаров, Головки, 1995; Маркаров и др., 2001). Рассмотрены физиолого-биохимические аспекты роста, метаболизма и устойчивости корневищ к неблагоприятным факторам среды, показана роль гормонального метаболизма в регуляции их морфогенеза (Pearce et al., 1995; Taylor et al., 1995; Бельнская и др., 1997; Кондратьева и др., 2000, 2005; Ruifeng et al., 2012). Обсуждены вопросы донорно-акцепторных отношений корневищных и клубнеобразующих растений, показана роль подземных побегов в функционировании ДАС многолетних растений (Wareing, 1972; Мокронос, 1978; Назаров, Головки, 1983; Чайлахян, 1984; Xin et al., 1998; Табаленкова и др., 1998; Jackson, 1999; Маркаров и др., 2001). Рассмотрено значение подземного метамерного комплекса для эволюции и распространения травянистых многолетников, адаптации корневищных видов к неблагоприятным факторам среды (Тахтаджян, 1964; Голубев, 1957; Левина, 1981; Рейнв и др., 1990; Маркаров и др., 2001; Таршис, 2007).

Глава 2. КЛИМАТИЧЕСКИЕ И ПОЧВЕННЫЕ УСЛОВИЯ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Климатические и почвенные условия района исследований

Исследования проводили в подзоне средней тайги европейского северо-востока России. Климат умеренно континентальный, характеризуется сравнительно длинной холодной снежной зимой и умеренно теплым коротким летом. Почвы относят по температурному режиму к группе холодных с длительным сезонным промерзанием. В период вегетации минимальная температура почвы на глубине 15 см наблюдается в мае (+5.6 °С), максимальная – в июле (+16.6 °С). Отрицательная температура на глубине узла кущения устанавливается с ноября при высоте снежного покрова до 20 см. В декабре и январе минимальная температура на глубине узла кущения составляет –1...–2 °С при высоте снежного покрова 35-50 см (База данных «Центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды Республики Коми»).

Длиннокорневищные виды как модельные объекты

Условия проведения опытов

Исследования выполнены на длиннокорневищных многолетниках разных таксонов, жизненных форм, эколого-ценотических групп и адаптивных стратегий (табл. 1). Опыты проводили в течение 2001-2010 гг. в полевых и природных условиях вблизи г. Сыктывкара. Луговые растения собирали на окрестных лугах, лесные – в ельнике зеленомошно-черничном. Вегетационные опыты проводили на делянках. Почвы района исследования типично подзолистые, развитые на пылеватых суглинках. Почвы опытных участков – средней степени окультуренности, с невысоким плодородием. Почвы на глубине обитания корневищ в лесных фитоценозах супесчаные, в луговых сообществах представлены легким суглинком (Атлас почв Республики Коми, 2010).

С целью изучения физиологических закономерностей роста длиннокорневищных многолетников разных эколого-ценотических групп у модельных растений, произрастающих в природных условиях в период бутонизации - цветения определяли скорость дыхания надземных побегов и корневищ, их биомассу, содержание в ней азота и растворимых углеводов.

Для исследования анатомической структуры корневищ использовали растения луговой (*Phalaroides arundinacea*, *Mentha arvensis*, *Achillea millefolium*) и лесной (*Paris quadrifolia*, *Maianthemum bifolium*) эколого-ценотических групп. Сезонные изменения анатомической структуры корневищ изучали на междоузлиях, сформированных в летний период: для *P. arundinacea* – 4-е, *P. quadrifolia* – 2-е, *M. bifolium* – 3-е, *M. arvensis* – 3-7-е, *A. millefolium* – 3-6-е междоузлие от апикальной части. Пробы отбирали в июле (фаза цветения, плодоношения) и октябре-начале ноября.

Для изучения роста, метаболической активности и устойчивости подземных побегов провели серию полевых экспериментов на растениях второго и третьего года жизни, выращенных из семян (*Phalaroides arundinacea*) или корневищ (*Achillea millefolium* и *Mentha arvensis*) при площади питания 0.4×0.7 м². Отбор проб осуществляли в фазу вегетативного (май, июнь)

Характеристика исследованных видов

№	Вид	Семейство	Жизненная форма	Эколого-ценотическая группа	Тип адаптивной стратегии
1	<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub	Poaceae	ТОМ	Долинная лесо-луговая	С
2	<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	Poaceae	ТОМ	Долинная лесо-луговая	С
3	<i>Elytrigia repens</i> L.	Poaceae	ТОМ	Долинная луговая	С-CR
4	<i>Mentha arvensis</i> L.	Lamiaceae	ТДМ	Долинная лесо-луговая	CR
5	<i>Tussilago farfara</i> L.	Asteraceae	ТДМ	Сорно-рудеральная	CR
6	<i>Achillea millefolium</i> L.	Asteraceae	ТДМ	Долинная луговая	CR-CS
7	<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	Hypericaceae	ТДМ	Долинная луговая	CR-CS
8	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	Pyrolaceae	ТДМ	Таежно-лесная	С
9	<i>Maianthemum bifolium</i> L.	Convallariaceae	ТОМ	Таежно-лесная	С
10	<i>Paris quadrifolia</i> L.	Trilliaceae	ТОМ	Долинная лесная	С
11	<i>Oxalis acetosella</i> L.	Oxalidaceae	ТДМ	Таежно-лесная	С-CS
12	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) New man	Athyriaceae	П	Таежно-лесная	С-CS
13	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	Ericaceae	Кч	Лесная	С-SC
14	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	Ericaceae	Кч	Лесная	С-SC

Примечание. Названия видов даны по С.К. Черепанову (1995), жизненные формы по (Серебряков, 1962; Безделев, Безделева, 2006), эколого-ценотические группы по (Дегтева, Новаковский, 2011), тип адаптивной стратегии по J.P. Grime et al. (1988).

Обозначения. ТОМ – травянистый однодольный многолетник, ТДМ – травянистый двудольный многолетник, Кч – кустарничек, П – папоротник, С – конкуренты, R – рудералы, S – стресс-толеранты, CR- смешанный тип.

и генеративного развития (июнь-август), а также в конце сезона вегетации (сентябрь-ноябрь) и зимой (январь).

ДАС длиннокорневищных растений исследовали в полевых и природных условиях. Использовали растения *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundinacea*, выращенные из семян в полевых условиях при площади питания 0.4×0.7 м². Растения второго года жизни в фазе трубкования обрабатывали регуляторами роста или скашивали. Обработку растений *B. inermis* проводили путем опрыскивания надземной части 0.25% -ным раствором хлорхлинхлорида (ССС) или гиббереллина (ГК) в концентрации 40 мг/л. Пробы для анализов отбирали через 14 и 36 сут. после обработки. Надземные побеги растений *P. arundinacea* скашивали на высоте 10-12 см от поверхности почвы в фазу трубкования. Пробы для анализов отбирали через 20 (фаза колошения) и 50 сут. (фаза созревания семян) после скашивания.

Коррелятивные взаимосвязи при формировании надземных и подземных побегов исследовали у растений *P. arundinacea* третьего года жизни в ценозах разной плотности. В разреженном ценозе количество побегов со-

ставляло в среднем 540 шт./м², в загущенном – 720 шт./м². Отбор проб проводили в фазы трубкования (1 июня), колошения (22 июня), созревания семян (20 июля) и в конце вегетации (22 сентября).

Для изучения постфотосинтетического распределения ассимилированного углерода и роли гормонального статуса в ДАС корневищных видов использовали растения с разным феноритмотипом: летнезеленые – *Mentha arvensis*, *Achillea millefolium*, *Elytrigia repens* и зимне- и вечнозеленые – *Pyrola rotundifolia* и *Vaccinium vitis-idaea*. Исследования проводили в природных условиях. Пробы для анализов отбирали в весенний (май), летний (июль) и осенний (сентябрь) периоды.

В полевых опытах по изучению роста и устойчивости растений *Phalaroides arundinacea* к загрязнению использовали растения второго года жизни. В эксперименте с нефтезагрязнением доза вносимой нефти составляла 50 и 100 г/кг почвы. В опыте с метилфосфоновой кислотой (МФК) растения обрабатывали раствором в концентрации 0.01 и 0.1 М в фазу трубкования путем опрыскивания.

Исследовали растительные сообщества с доминированием длиннокорневищного злака *Bromopsis inermis* на лугах долины среднего течения р. Вычегда. Морфофизиологические показатели длиннокорневищного злака исследовали в фазу генеративного развития растений (июль) на пробных площадках (50×50 см).

Методы исследований

Анатомо-морфологическая структура и накопление биомассы корневищ. Для изучения анатомии корневища с 5-10 растений фиксировали в 70%-ном этиловом спирте. Поперечные срезы побега для приготовления временных препаратов выполняли на вибрационном микротоме для мягких тканей и просматривали в микроскопе Axiovert 200M. Измерения проводили в 20-60-кратной повторности для каждого растения. Для электронно-микроскопических исследований срезы объектов сушили, напыляли золотом и просматривали под сканирующим электронным микроскопом Tesla BS 300 (Плюснина, Маслова, 2010).

Для определения морфологической характеристики растений учитывали число надземных и подземных побегов, их длину, ветвление и число метамеров. В зависимости от задачи отбирали по 5-20 растений, измеряли 30-50 надземных побегов и корневищ. Для оценки подземного меристематического потенциала учитывали число основных и латеральных корневищ и их метамеров или узлов. О ростовой функции корневищных растений и их подземных побегов судили по накоплению и распределению сухой массы. В полевых опытах каждая повторность включала 10-25 растений, в зависимости от вида и фазы развития. Для учета биомассы растений в природных условиях использовали площадки 50×50 см², которые закладывали в пределах одной ценопопуляции в 4-5-кратной повторности.

Физиолого-биохимические методы исследования. Выделение CO₂ в надземных и подземных побегах определяли с помощью ИК газоанализатора «Infralit-4» (Германия) и/или (США) в 4-8-кратной биологической повторности.

Скорость тепловыделения (q) и выделения CO₂ (R_{CO_2} , пмоль/мг сухой массы в сек) в тканях молодых листьев и верхушках корневищ измеряли с помощью микрокалориметра Биотест-2 (Бойко и др., 2009) в диапазоне

температуры 2-30 °С. При каждой температуре использовали 4-7 свежих проб, включающих верхушки корневищ 3-5 растений. Для оценки роста, как скорости запасаания энергии, использовали термодинамическую модель, связывающую скорость роста с дыханием и тепловыделением (Hansen et al., 1994).

Определение температуры замерзания воды в верхушке корневищ проводили на дифференциальном калориметре DSC-60 (Япония). Сегменты верхушек корневищ (5 мм) охлаждали от +5 до -30 °С. Температуру начала кристаллизации воды (начало фазового перехода вода-лед) рассчитывали с помощью программного обеспечения (TA-60WS).

Для изучения постфотосинтетического распределения ассимилированного углерода растения экспонировали в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ в течение 20 мин под прозрачной камерой. Удельную активность сухих образцов определяли на α - β радиометре в 2-3-х биологических и 6-ти аналитических повторностях. Радиоактивность органов рассчитывали в абсолютных (имп./растение) и относительных (процент от радиоактивности целого растения) единицах.

В сухих растительных образцах определяли содержание общего азота с помощью элементного CHNS-O анализатора. Содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях определяли в ацетоновых вытяжках спектрофотометрически (Маслова и др., 1986). Определение содержания и качественно-го состава растворимой фракции низкомолекулярных сахаров выполнено методом ВЭЖХ (Гляд, 2002), общих липидов по (Кейтс, 1975). Активность перекисного окисления липидо (ПОЛ) определяли по накоплению малонового диальдегида спектрофотометрически (Лукаткин, Голованова, 1988). Активность пероксидаз определяли по Михлину (Ермаков и др., 1952). Содержание фитогормонов (ИУК, АБК и цитокининов) анализировали методом ВЭЖХ (Скоробогатова и др., 1999). Содержание ГК определяли методом биологической пробы – гипокотили салата Берлинский. Все биохимические анализы проводили в 2-5-кратной аналитической повторности на 3-6 независимых образцах.

Полученные данные обрабатывали методами статистического анализа с использованием встроенных статистических функций и надстроек MS Excel и с помощью программы Statistica 6.1 (Statsoft Inc., США). Анализ результатов проведен с использованием корреляционного анализа на основе применения критерия Пирсона. Достоверность различий между выборками оценивали по t-критерию Стьюдента: P-величину рассчитывали для уровня значимости α 0.05 и 0.01. На рисунках и в таблицах представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

Глава 3. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОДЗЕМНОГО МЕТАМЕРНОГО КОМПЛЕКСА ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ

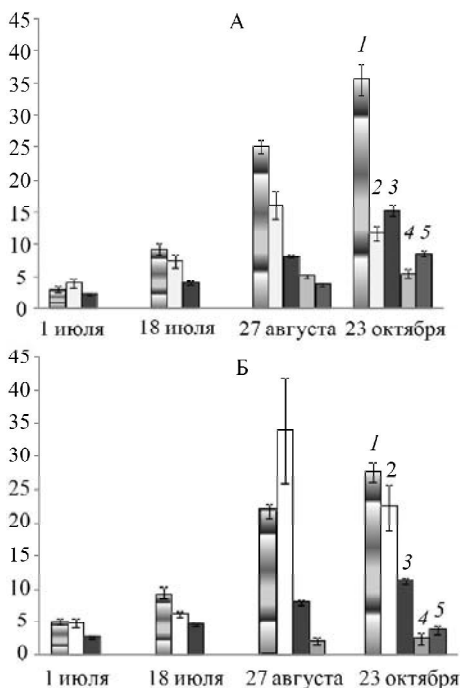
Для изучения закономерностей роста и развития подземных побегов корневищных растений, понимания механизмов их функционирования и приспособления к различным условиям среды необходимы сведения об их морфологической и анатомической структуре, накоплении и распределении биомассы в процессе морфогенеза корневища.

3.1. Рост и накопление биомассы длиннокорневищных многолетников, подземный вегетативный фонд меристем

Почки, формирующие подземные побеги, закладываются на II этапе органогенеза надземного ортотропного побега, когда происходит дифференциация основания конуса нарастания на зачаточные узлы, междоузлия и стеблевые листья (Маркаров, 1994). На этапе формирования вегетативных органов надземного побега (июль), корневища начинают формировать метамеры и расти в длину (рис. 1). Интенсивный рост и новообразование метамеров корневища продолжается вплоть до перехода ортотропного побега в генеративную фазу развития (июль-август). После этого наблюдается ветвление корневища, формируются латеральные побеги, что продолжается вплоть до глубокой осени.

Интенсивное ветвление корневищ и формирование большого количества подземных метамеров показано для длиннокорневищного злака *Phalaroides arundinacea* (табл. 2). К фазе созревания семян клоны третьего года жизни имели более 470 корневищ на м², которые ветвились, образуя до 1770 боковых корневищ. 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), после формирования генеративной сферы растений. Число подземных узлов в этот период возрастало в 10 раз. Новые узлы появились в результате образования метамеров латеральных корневищ. В итоге, клоны 3 г.ж. сформировали более 50 тыс. узлов/м².

Формирование значительного подземного меристематического потенциала обуславливает быстрое развитие длиннокорневищных растений, накапливающих биомассу в течение всей вегетации. Подземная биомасса, доля которой составляла 35-40%, активно нарастала после окончания вегетативного роста надземных побегов, в период образования генеративных органов (рис. 2). К концу вегетационного периода накопление надземной массы прекращалось, тогда, как масса корневищ продолжала интенсивно увеличиваться до конца сентября-октября. В этот период рост корневищ осуществлялся за счет увеличения числа и длины метамеров (рис. 1), что свидетель-



ствует увеличению биомассы в течение всей вегетации. Подземная биомасса, доля которой составляла 35-40%, активно нарастала после окончания вегетативного роста надземных побегов, в период образования генеративных органов (рис. 2). К концу вегетационного периода накопление надземной массы прекращалось, тогда, как масса корневищ продолжала интенсивно увеличиваться до конца сентября-октября. В этот период рост корневищ осуществлялся за счет увеличения числа и длины метамеров (рис. 1), что свидетель-

Рис. 1. Сезонная динамика роста корневищ растений *Mentha arvensis* (А) и *Achillea millefolium* (Б) второго года жизни, 2009 г. 1 – длина корневища, см; 2 – число корневищ, шт./растение; 3 – число метамеров корневища, шт.; 4 – число латеральных корневищ, шт./подземный побег; 5 – число метамеров латерального корневища, шт.

Подземный меристематический потенциал растений *Phalaroides arundinacea* третьего года жизни, 2003 г.

Параметр	Трубкавание (20 июля)	Созревание семян (22 сентября)
Число основных корневищ, шт./м ²	477.6 ± 81.6	1327.2 ± 238.0
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

Прочерк – латеральные побеги не сформированы.

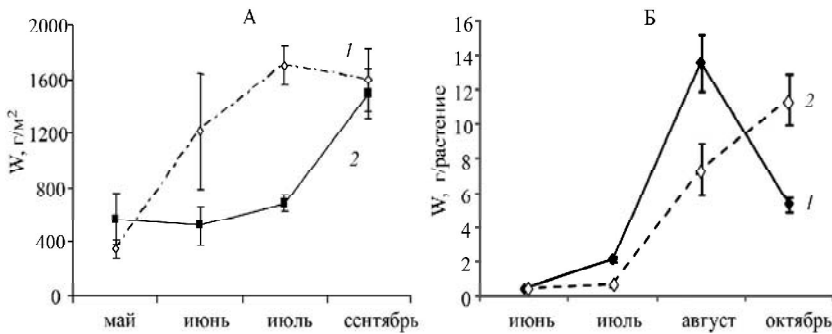


Рис. 2. Сезонная динамика накопления сухой массы растениями *Phalaroides arundinacea* третьего года жизни (А) и *Mentha arvensis* второго года жизни (Б): 1 – надземная, 2 – подземная части.

ствуется о продолжении процессов деления и растяжения клеток верхушечных и латеральных меристем подземных побегов при подготовке растений к периоду зимнего покоя.

В целом, полученные результаты позволяют сделать вывод, что характер изменения роста, накопления и распределения биомассы, формирования банка подземных вегетативных меристем обусловлен репродуктивной стратегией длиннокорневищных видов растений, направленной на эффективное использование ассимилятов при генеративной и вегетативной репродукции.

3.2. Анатомическая структура подземных побегов – корневищ

Анатомическая структура корневищ обусловлена многолетним развитием, запасающей функцией и снижением опорной нагрузки. По сравнению с надземными побегами, для подземных характерна 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).

Изучение анатомической структуры корневища многолетнего злака *Phalaroides arundinacea* показало, что более 50% объема стебля подземного

побега занимает паренхима первичной коры (табл. 3). Парциальный объем центрального цилиндра составляет 40%, четверть которого приходится на диффузно расположенные проводящие пучки коллатерального типа. Характерной особенностью анатомической структуры корневища является наличие морфологически дифференцированной эндодермы с вторичными слоистыми утолщениями U-образной формы (рис. 3). Толщина клеточной оболочки эндодермы составляет около 30% от радиального диаметра клетки.

Таблица 3

Анатомическая структура корневища *Phalaroides arundinacea* (данные 2004 г.)

Показатели		Июль	Ноябрь
Площадь поперечного среза, мм ²		7.7 ± 1.4	4.8 ± 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 ± 7*
Число клеток в проводящем пучке	Сосудов ксилемы	3.0 ± 0.47	2.3 ± 0.17
	Ситовидных	10.7 ± 0.92	14.1 ± 1.02

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

В конце сезона вегетации отмечен ряд особенностей в анатомической структуре и ультраструктуре корневища, связанных с усилением запасочной функции и снижении проводящей роли корневища в связи с подготовкой растений к зиме. Выявлено сокращение площади поперечного сечения подземного побега, уменьшение доли центрального цилиндра и увеличение объема коровой паренхимы (табл. 3).

Значительное уменьшение толщины и числа слоев оболочек клеток эн-

додермы (табл. 4), возможно, связано с частичным использованием содержимого клеточных оболочек в синтезе криопротекторных веществ, повышающих устойчивость к низким температурам. Известно, что на начальном этапе процесс адаптации к низким температурам осуществляется за счет деградации части клеточных структур и их использования в качестве источников углерода и энер-

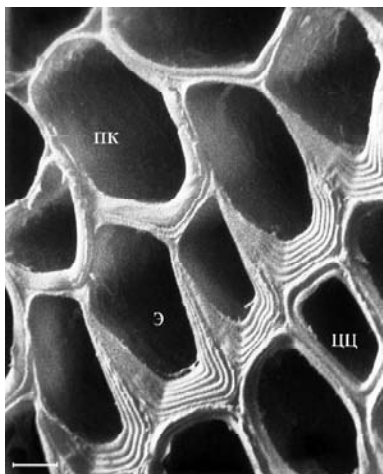


Рис. 3. U-образные утолщения в клетках эндодермы на поперечном сечении междоузлия корневища *Phalaroides arundinacea*, ноябрь 2004 г.: пк – паренхима коры, э – эндодерма, щц – центральный цилиндр. Масштабная линейка: 5 мкм.

Таблица 4

**Характеристика клеток эндодермы в корневище *Phalaroides arundinacea*
(данные 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*

* разница статистически значима, $P \leq 0.05$.

гии при формировании устойчивой к низким температурам ультраструктуры (Аюпова и др., 2001; Климов и др., 2010).

Выявлены особенности анатомии подземных побегов длиннокорневищных травянистых растений в связи с эколого-ценотическими условиями их обитания. Более значительное развитие паренхимы первичной коры в междоузлиях стебля корневищ отмечено у растений лесной ценотической группы (80-90% от общего объема) по сравнению с луговыми (табл. 5). В стебле корневищ всех изученных видов эндодерма дифференцирована, находится на разных стадиях развития. Клеточные оболочки эндодермы наиболее развиты у растений *M. bifolium*. На поперечном срезе корневища отмечены характерные U-образные утолщения клеточной оболочки эндодермы, как и в подземных побегах *P. arundinacea* (рис. 2).

В корневищах луговых растений, в отличие от лесных, имеется хорошо развитая механическая ткань (рис. 4), что может быть связано с плотностью почвенного субстрата. В лесных сообществах, на глубине обитания подземных побегов корневищных травянистых растений, почва супесчаная с тонколистовой структурой (Атлас почв Республики Коми, 2010). На глубине залегания корневищ в луговых ценозах почвы более плотные, влажные, с большей плотностью корней представлены легким суглинком. Осенью наблюдали сокращение объемов механической ткани корневищ растений *M. arvensis* и *A. millefolium*, что может быть результатом модификации клеточных стенок элементов склеренхимы (рис. 4). Утолщения клеточных оболочек волокон протофлоэмы и межпучковой паренхимы, характерные для летнего периода, отсутствовали.

В целом, показаны закономерности изменения анатомической структуры и ультраструктуры корневищ, обусловленные их функциональной активностью, адаптацией к смене сезонов года и эколого-ценотическим условиям обитания многолетних растений. Сезонные изменения связаны с увеличением парциального объема коровой паренхимы, сокращением доли

Таблица 5

Парциальный объем тканей в корневище, %

Вид	Коровая паренхима	Центральный цилиндр	Проводящие пучки
<i>Mentha arvensis</i>	57	43	13
<i>Achillea millefolium</i>	51	49	18
<i>Phalaroides arundinacea</i>	58	42	11
<i>Paris quadrifolia</i>	87	14	7
<i>Maianthemum bifolium</i>	78	22	8

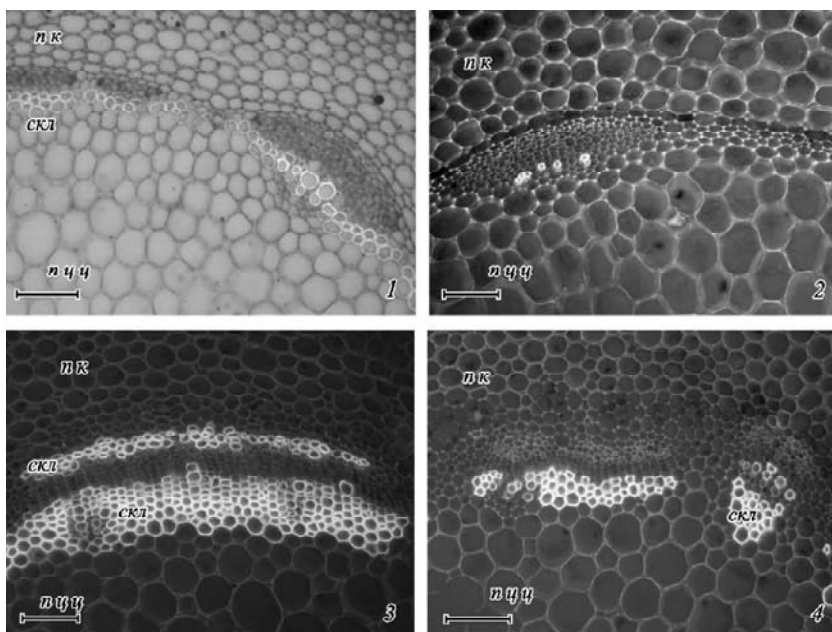


Рис. 4. Склеренхима в центральном цилиндре корневища, 2008 г. Поперечный срез. Флуоресцентная микроскопия. *Mentha arvensis*: 1 – июль, 2 – октябрь. *Achillea millefolium*: 3 – июль, 4 – октябрь. *пк* – первичная кора, *пцц* – паренхима центрального цилиндра, *скл* – склеренхимные волокна. Масштабные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

центрального цилиндра, уменьшением толщины клеточных оболочек эндодермы, объема склеренхимы в междоузлиях корневищ, что обусловлено снижением транспортной и возрастанием запасующей функций и процессами адаптации подземных побегов к зимнему покою.

Глава 4. ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФОРМИРОВАНИЯ, РОСТА И УСТОЙЧИВОСТИ ПОДЗЕМНОГО МЕТАМЕРНОГО КОМПЛЕКСА ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫХ РАСТЕНИЙ

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

Подземные побеги обеспечивают успешное прохождение онтогенеза корневищных многолетников, осуществляют перезимовку и отрастание весной. Одним из важных этапов в морфогенезе корневища является осенне-зимний период, когда происходит закладка почек, осуществляется перестройка механизма диагравитропизма в отрицательный гравитропизм, после чего почка формирует ортотропный побег.

Возрастные изменения дыхания, измеренного при постоянной близкой к оптимальной температуре, отражают состояние метаболической активности растений и/или их органов на разных этапах развития. Скорость выделения CO_2 корневищами растений *A. millefolium* снижалась на 30% к кон-

цу октября по сравнению с летним периодом (табл. 6). Корневища, извлеченные из почвы в январе, после кратковременной адаптации при 20 °С, были способны поддерживать скорость дыхания на уровне 40% от величины, измеренной летом. В такой же пропорции изменялась и скорость теплопродукции в верхушечной части корневищ.

Таблица 6

Сезонная динамика физиолого-биохимических параметров корневищ растений *Achillea millefolium*, данные 2009-2010 гг.

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

Анализ зависимости скорости роста (запасания энергии) верхушек корневищ от температуры показал, что подземные побеги сохраняют высокий уровень метаболизма в широком диапазоне температуры, от 2 до 20-25 °С (рис. 5). Почки подземных побегов способны к росту в осенне-зимний период, когда температура почвы в зоне их обитания падает до 0...-3 °С.

Важно отметить, что клетки верхушек корневищ сильно оводнены, содержание воды в них составляло 90% не зависимо от сезона вегетации (табл. 6). Зимой температура замерзания воды в верхушках корневищ составляла около -10 °С и была втрое ниже температуры почвы в зоне их локализации, что обеспечивает надежную защиту подземного метамерного комплекса корневищных растений во время перезимовки.

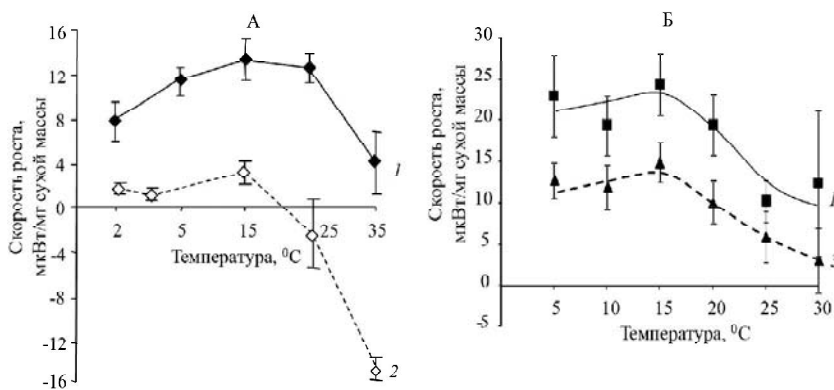


Рис. 5. Температурная зависимость скорости роста корневищ *Phalaroides arundinacea* (А) и *Achillea millefolium* (Б). 1 – июль, 2 – ноябрь, 3 – январь. Данные рассчитаны по результатам микрокалориметрического определения дыхания и тепловыделения (Бойко и др., 2009).

Показаны сезонные изменения концентрации и качественного состава растворимых углеводов в тканях корневищ. Летом на долю сахаров приходилось 15% сухой биомассы корневищ растений *A. millefolium* (табл. 6). В осенний период, во время завершения онтогенеза надземного побега текущего года, отмечено возрастание уровня сахаров на 30%. Зимой, в период покоя корневищ, содержание углеводов оставалось на высоком уровне. Основную долю, 60%, составляли олигосахариды, которые считаются криопротекторами и могут участвовать в адаптации подземных побегов к низким температурам в осенне-зимний период.

В годичном цикле развития корневища многолетнего злака *P. arundinacea* менялось соотношение простых и сложных сахаров, а их сумма оставалась постоянной и составляла в среднем 10% сухой биомассы (рис. 6). Осенью наблюдали снижение содержания моно- и увеличение доли олигосахаридов. Весной, с началом отрастания растений, выявлено снижение концентрации олиго- и моносахаридов и значительное увеличение дисахаридов (в основном сахарозы). Весной корневища служат основным донором питательных веществ и гормонов для активно отрастающих надземных побегов и формирующихся молодых корневищ. Сахара, являясь исходным материалом для энерго-пластического обмена, могут действовать как сигнальные молекулы, участвующие в регуляции морфогенеза, способствуют усилению деления и дифференциации клеток в меристематических зонах (Hanisch, Breteler, 1981; Veyres et al., 2008).

Морфогенетические преобразования в подземных почках в годичном цикле развития корневища связаны с изменением гормонального баланса. В летний период отмечено сравнительно высокое содержание ауксинов, цитокининов и АБК (рис. 7). Максимальная активность АБК в июле, когда начинался активный рост молодых корневищ *A. millefolium*, может быть обусловлено участием этого гормона в регуляции ростовых процессов, связанных с транспортом метаболитов и воды. Показано, что механизм регуляции водного обмена связан со способностью АБК повышать уровень экспрессии генов и фосфорилирования белков аквапоринов (Schaffner, 1998).

В период перехода растений в состояние покоя значительно увеличивалась активность гиббереллинов на фоне снижения активности остальных гормонов (рис. 7). Величина соотношения гиббереллины/АБК возрастала в 100 раз, цитокинины/АБК – в 4 раза, а ИУК/АБК – практически не изменялась. Высокая активность гиббереллинов необходима для стимуляции линейного роста латеральных метамеров корневищ, которые обеспечивают подземное диагравитропное ветвление. Повышение относительного содержания

цитокининов осенью в корневищах способствует формообразовательным про-

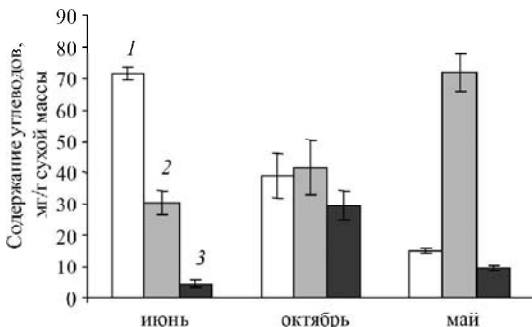


Рис. 6. Динамика содержания растворимых углеводов в корневищах *Phalaroides arundinacea*, данные 2003-2004 гг. 1, 2, 3 – моно-, ди-, олигосахариды. 16 июня и 17 октября – 2 г.ж.; 17 мая – 3 г.ж.

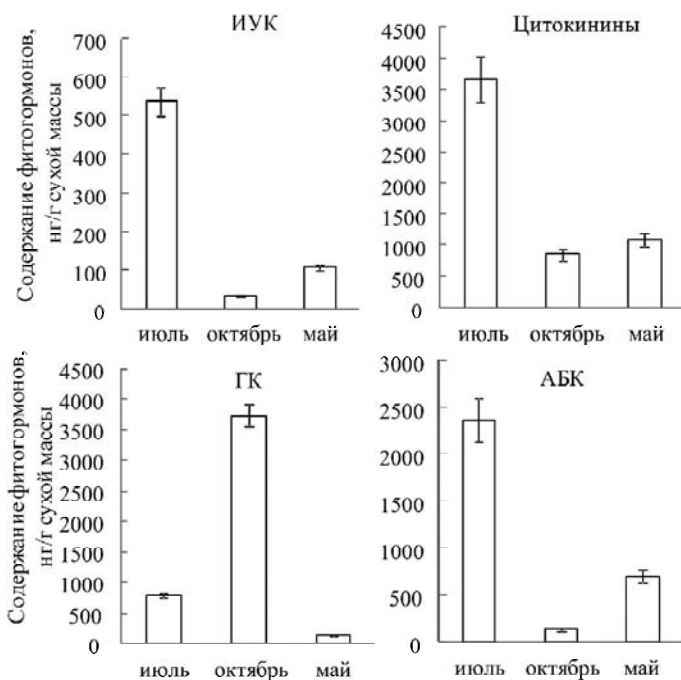


Рис. 7. Сезонные изменения содержания свободных фитогормонов в корневищах растений *Achillea millefolium* второго года жизни, 2009 г.

цессам, связанным с закладкой латеральных почек. Цитокинины могут также способствовать адаптации подземных побегов к низким температурам в осенне-зимний период, путем регуляции активности белоксинтезирующего аппарата (Титов, Таланова, 2009), активации ферментов антиоксидантной системы (Wang et al., 2009).

Таким образом, изучение гормонально-трофической регуляции роста и развития корневищ, температурной зависимости скорости роста их меристематически активных зон свидетельствуют о повышении устойчивости подземного метамерного комплекса к низким температурам в осенне-зимний период, когда осуществляются морфогенетические преобразования, процессы «скрытого роста» в подземных почках. Почки сохраняют способность к росту и запасанию энергии в зимний период, что свидетельствует о вынужденном покое корневищ.

4.2. Физиологические закономерности роста

длиннокорневищных многолетников разных эколого-ценотических групп

Корневищные виды широко представлены в природной флоре разных ботанико-географических зон, обеспечивают вегетативное размножение и расселение, играют ключевую роль в устойчивости фитоценозов благодаря формированию банка подземных вегетативных меристем. Поэтому, актуально исследование функций, отражающих рост и метаболическую активность надземных и подземных органов в связи с выявлением механизмов

устойчивости и адаптивных реакций корневищных многолетников к различным эколого-ценотическим условиям.

Изучали виды луговой эколого-ценотической группы с преобладанием конкурентно-рудеральной адаптивной стратегии и лесные виды растений с выраженными стресс-толерантными свойствами (табл. 1). Луговые, быстрорастущие виды имели более высокую продуктивность по сравнению с лесными видами, отличительной чертой которых является медленный рост (табл. 7). Доля корневищ составляла в среднем 50% всей биомассы, что свидетельствует о распределении значительного количества ассимилированного углерода в подземную часть не зависимо от эколого-ценотической приуроченности.

Растения разных эколого-ценотических групп существенно отличались по уровню дыхательной способности (ДС): листья и корневища луговых видов дышали в 2-3 раза интенсивнее по сравнению с лесными видами (табл. 7). Данные по ДС органов позволяют оценить удельную дыхательную цену, выраженную в эквивалентах окисленного дыхательного субстрата (Головкин, 1999). За сутки луговые виды растений 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. 7). Следовательно, быстрорастущие луговые виды растений характеризовались в 1.5 раза более высокими относительными затратами дыхательного субстрата, чем медленно растущие лесные виды, устойчивые к произрастанию в неблагоприятных условиях среды.

Содержание азота отражает интенсивность метаболических процессов и положительно коррелирует со скоростью роста. Концентрация азота в листьях растений варьировало от 10 до 35 мг/г сухой массы. Листья луговых видов накапливали больше азота по сравнению с лесными видами (табл. 7). Концентрация азота в корневищах была существенно ниже, чем в листьях независимо от эколого-ценотической приуроченности. Виды разных эколого-

Таблица 7

**Физиолого-биохимические показатели роста
двух групп видов длиннокорневищных многолетников
с разной эколого-ценотической приуроченностью**

Параметр	Луговые виды		Лесные виды	
	Листья	Корневища	Листья	Корневища
*** Сухая масса, г/м ²	160.6 ± 17.3	211.0 ± 45.2	9.3 ± 0.8*	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, мгСО ₂ /г сухой массы ч	1.80 ± 0.06	1.19 ± 0.07	1.05 ± 0.06**	0.38 ± 0.03**
Дыхательная цена белка, мгСО 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.
*** – изучали накопление сухой массы надземных (листья, стебли, соцветия) и подземных органов (корневища, корни).

го-ценогических групп характеризовались более близкими величинами содержания азота в корневищах. Изучение распределения азота по органам показало, что у большинства изученных луговых видов основное количество азота (70-80% от целого растения) локализовалось в надземной части растений. Для лесных видов отмечено более равномерное распределение азота между надземными побегами и корневищами (50%).

Выявлено наличие тесной взаимосвязи ($r = 0.75$, $P \leq 0.01$) между ДС и содержанием азота в биомассе листьев исследованных растений, а в корневищах такая связь отсутствовала ($r = 0.39$). Корневища лесных видов отличались более слабой ДС, но накапливали значительное количество азота (табл. 7). Это может быть результатом более интенсивной микоризации придаточных корней на корневищах у лесных видов, которые способны 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 была несколько ниже, чем у луговых и составляла в среднем 11 и 14 мг CO_2 /г белка ч или 0.18 и 0.23 г глюкозы/г белка сут (табл. 7). Это может быть связано с более низкой скоростью оборота белка в медленно растущих органах лесных видов растений, адаптированных к произрастанию под пологом леса, куда проникает не более 3-5% ФАР. В таких условиях снижение содержания и скорости обновления белка можно рассматривать как адаптивный признак, способствующий сокращению затрат на поддержание белкового обмена клетки.

Содержание углеводов в листьях и акцепторных органах – корневищах ассоциировано с эколого-ценогической приуроченностью растений и продолжительностью жизни их фотосинтезирующих органов (летнезеленые, зимне- и вечнозеленые) (рис. 8). Особенностью лесных видов растений с зимне- (*Pyrola rotundifolia*) и вечнозеленым (*Vaccinium vitis-idaea*) феноритмотипом является накопление листьями растворимых углеводов, особенно моносахаридов, что может свидетельствовать о низкой скорости транс-

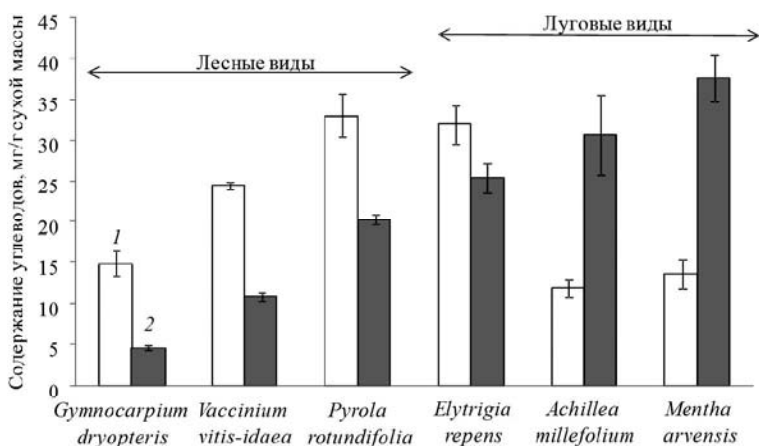


Рис. 8. Содержание растворимых углеводов в листьях (1) и корневищах (2) растений разных эколого-ценогических групп (июнь-июль, фаза бутонизации–цветения растений).

порта и утилизации углерода в акцепторных органах медленнорастущих растений в условиях слабой освещенности.

В листьях луговых летнезеленых видов обнаружена низкая концентрация сахаров, что является результатом более интенсивного использования ассимилятов на рост и дыхание надземных побегов и транспорта сахаров в корневища, где обнаружено их накопление. Повышение концентрации сахаров в подземной части луговых видов растений может стимулировать поглощение нитратов, усилить деление и дифференциацию клеток корня (Hanish ten Gate, Breteler, 1981).

В целом, полученные данные демонстрируют тесную связь физиологических свойств длиннокорневищных растений с их эколого-ценотическими условиями обитания, ритмом сезонного развития и типом адаптивной стратегии. Закономерности роста луговых видов растений с летнезеленым феноритмотипом и выраженными конкурентно-рудеральными свойствами, 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.

Глава 5. РОЛЬ ПОДЗЕМНОГО МЕТАМЕРНОГО КОМПЛЕКСА В ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНОЙ СИСТЕМЕ ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ

Подземный метамерный комплекс обеспечивает реализацию жизненной стратегии «длиннокорневищный многолетник» и существует непрерывно, тогда как надземные побеги отмирают ежегодно: перезимовывают корневища с почками возобновления. Это позволяет рассматривать подземные побеги как важное звено регуляции донорно-акцепторной системы (ДАС) длиннокорневищных многолетних растений.

5.1. Подземные побеги как элемент донорно-акцепторной системы длиннокорневищных злаков

Характеристика роста и распределение биомассы в надземные и подземные побеги. На основе изучения роста, накопления биомассы и метаболической активности надземных и подземных органов растений можно оценить роль подземного метамерного комплекса в ДАС корневищных растений. Растения длиннокорневищного злака *Bromopsis inermis*, выращенного из семян, уже на первом году жизни сформировали хорошо развитый куст. На III этапе органогенеза, который характеризуется дифференциацией генеративных органов в конусе нарастания ортотропного побега, растения имели по 4-5 надземных и 4-7 подземных побегов. К началу трубкования (IV этап органогенеза – образование конусов нарастания второго порядка) надземные побеги и корневища были сопоставимы по морфологическим характеристикам и сухой биомассе (табл. 8). В фазе колошения (VIII этап органогенеза – гаметогенез, завершение процессов формирования всех органов соцветия и цветка) растения имели в среднем по 40 корневищ с 5-6 метамерами каждое. Общая длина корневищ превышала 9 м, а

Таблица 8

Динамика показателей роста надземных и подземных побегов *Bromopsis inermis* второго года жизни, 2002 г.

Показатели	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:			
надземный	5.2 ± 0.2	5.5 ± 0.2	6.0 ± 0.4
подземный	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
Соотношение масс надземные/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 листьев к массе подземных побегов, дм ² /г	1.2	0.92	0.76

число метамеров – 230 шт. Надземные побеги в этот период имели такое же количество метамеров, что и подземные. К фазе созревания семян (XI этап органогенеза – накопление питательных веществ в семени) корневища образовали боковые побеги (5.7 ± 0.6 шт./побег) и новые метамеры (3.9 ± 0.4 шт./боковой побег). В фазе колошения суммарная масса подземных побегов была вдвое ниже, чем надземных (табл. 8). К периоду созревания семян различия сглаживались за счет большего прироста массы корневищ. Соответственно уменьшалась и величина отношения площади листьев к массе подземных побегов.

Изучение дыхательной способности органов растений многолетнего злака показало, что в фазе колошения корневища дышали столь же интенсивно, как и листья (рис. 9). По мере роста растений дыхание корневищ снижалось сильнее, чем дыхание листьев. В период созревания семян (XI–XII этапы органогенеза) скорость выделения CO₂ в корневищах была в 1.6–2.0 раза меньше по сравнению с листьями.

Ассимиляция и использование меченого углерода в растениях. Определяющий вклад в ассимиляцию углерода целого растения имели листья длиннокорневищных злаков (рис. 10). Значительная часть ассимилированного углерода поступала в стебли с влагалищами листьев, которые характеризуются активным метаболизмом и являются временным депо углерода у злаковых растений. Выявлено интенсивное поступление и депонирование меченого углерода в подземные органы многолетних злаков – корневища и корни. В фазу кущения (*P. arundinacea*) – трубкования (*B. inermis*), через час после экспозиции в атмосфере с ¹⁴CO₂, в активно растущих подземных органах – корнях и корневищах было сосредоточено около 10% ассимилированного углерода.

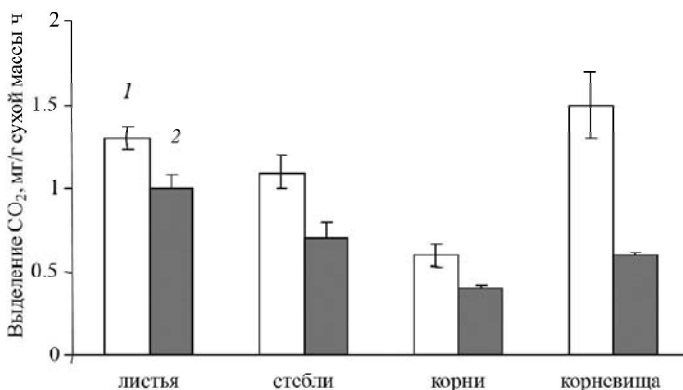


Рис. 9. Интенсивность дыхания органов растений *Bromopsis inermis* второго года жизни. 1 – фаза колошения, 2 – фаза созревания семян, 2002 г.

К фазе колошения, спустя 7-10 дней после экспозиции, отмечали убыль продуктов фотосинтеза из листьев, в основном за счет дыхания и экспорта в другие органы растения. В стеблях в это время депонировалось 40-50% ¹⁴C всего растения. Существенная часть ассимилированного углерода (до 20-30%) находилась в период колошения в подземных органах, что свидетельствует об использовании углерода на рост корневищ, доля которых в биомассе целого растения составляла 30% (рис. 10, табл. 8). Характер распределения ассимилятов в фазу созревания семян, через месяц после экспозиции растений в атмосфере с ¹⁴CO₂, свидетельствует о наличии двух аттрагирующих центров – листья и быстро растущие корневища. В репродуктивные органы (метелки) растений поступало небольшое количество ассимилятов (5%), что обусловлено их малой долей в биомассе целого растения (15%).

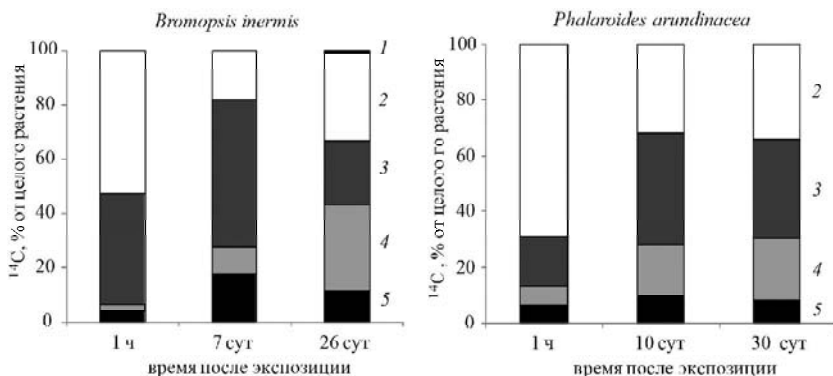


Рис. 10. Распределение ¹⁴C по органам длиннокорневищных злаков. 1, 2, 3, 4, 5 – метелки, листья, стебли с влагалищами листьев, корневища, корни соответственно, 2003 г.

Рост и физиологические показатели длиннокорневищных злаков под действием регуляторов роста и скашивания. Для направленного влияния на донорно-акцепторные взаимосвязи между органами производящими и потребляющими ассимиляты используют регуляторы роста. Обработка растений *B. inermis* регуляторами роста – ретардантом ССС и гиббереллином (ГК) в период трубкования (IV этап органогенеза) не повлияла на численность и массу надземных побегов и корневищ (рис. 11). У травянистых многолетних растений количество почек, формирующих впоследствии подземные побеги (корневища, столоны, сарменты), детерминировано на II этапе органогенеза, когда конус нарастания ортотропного побега имеет 2-5 зачатков листьев (Маркаров, 1996).

Физиологические реакции на действие ретарданта ССС выражались в снижении концентрации сахаров в листьях и увеличении – в корневищах (рис. 12). У растений, обработанных ГК, отмечали снижение роста латеральных корневищ по сравнению с контролем (2.8 ± 0.2 против 3.9 ± 0.4 соответственно). В опытах с обработкой *B. inermis* ГК и ССС не выявлено значимых изменений скорости выделения CO_2 в корневищах (рис. 13), что согласуется с данными об отсутствии выраженных ростовых реакций подземного метамерного комплекса растений.

Скашивание оказало существенное влияние на морфофизиологические характеристики *P. arundinacea*. После удаления надземных побегов на IV этапе органогенеза (трубкование) наблюдали интенсивное восстановление надземного метамерного комплекса растений (рис. 13). Через 7 недель (созревание семян) и у контрольных, и у опытных растений число надземных побегов и корневищ было одинаковым. При этом, опытные растения отставали от контрольных по накоплению сухой массы и площади листьев, характеризовались более низкой величиной отношения площади листьев к массе подземных побегов. Значимых различий в дыхательной способности органов опытных и контрольных растений не было выявлено. ДС листьев и корневищ в фазу созревания семян растений в опыте и контроле составляла в среднем $2 \text{ мг } CO_2/\text{г}$ сухой массы ч.

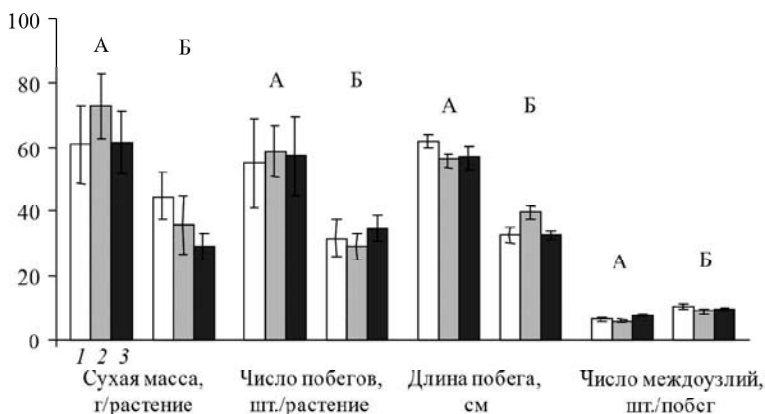


Рис. 11. Показатели роста растений *Bromopsis inermis* в фазе созревания семян (36 дней после обработки регуляторами роста). 1 – контроль, 2 – ССС, 3 – гиббереллины. А – надземные побеги, Б – корневища, данные 2002 г.

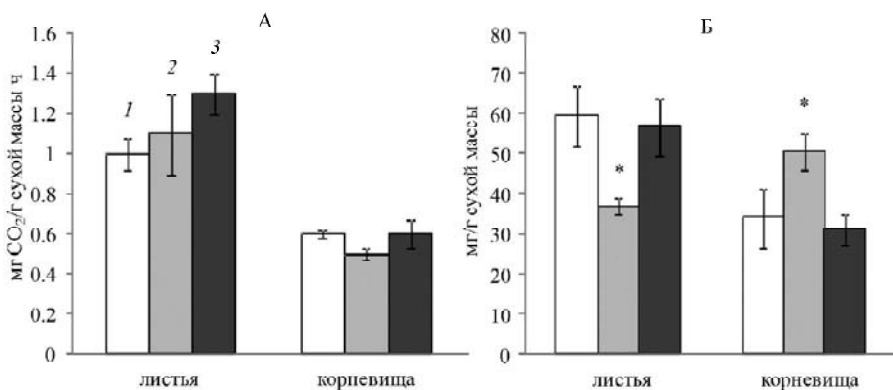


Рис. 12. Дыхание (А) и содержание неструктурных углеводов (Б) растений *Bromopsis inermis* в фазе созревания семян (36 дней после обработки регуляторами роста). 1 – контроль, 2 – ССС, 3 – гиббереллины. * разница между опытом и контролем статистически значима, $P \leq 0.05$.

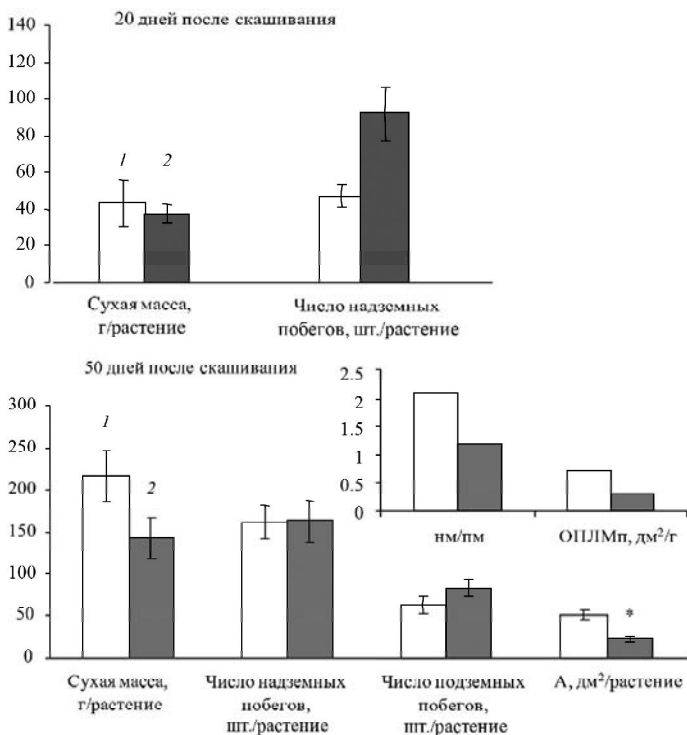


Рис. 13. Влияние скашивания на показатели роста растений *Phalaroides arundinacea* второго года жизни, 2003 г. 1 – контроль, 2 – опыт. А – площадь растений, нм/пм – соотношение надземная масса/подземная масса, ОПЛМп соотношение площадь листьев/масса корневищ.

Влияние ценотического фактора на морфофизиологические показатели растений *Phalaroides arundinacea*. Изучали коррелятивные взаимосвязи между ростовыми процессами во время формирования надземных и подземных побегов при разной плотности ценоза. Загущение оказало существенное влияние на рост и накопление биомассы надземных и подземных побегов растений *P. arundinacea*. Растения, испытывающие сильное ценотическое взаимодействие, интенсивно накапливали биомассу в периоды наиболее важные для жизни: начальные этапы роста (трубкование) при благоприятных световых условиях в ценозе, и фаза созревания семян, когда обеспечивается генеративное размножение растений.

В фазу трубкования (июнь) относительная скорость роста растений в ценозах разной плотности была равной и составляла в среднем 0.2 г/г сут. В период колошения и созревания семян (июнь-июль) растения загущенного ценоза значительно отставали по накоплению сухой массы за счет снижения интенсивности роста надземных побегов (рис. 14). Относительная скорость роста растений в фазу колошения составляла 0.008 г/г сут., что в 4 раза меньше, чем в разреженном. Ко времени созревания семян (июль) 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 (сентябрь) растения в загущенном ценозе накапливали 1500 г/м², что в полтора раза меньше, чем в разреженном (рис. 14). В это время 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 корневищ (рис. 14). В разреженном ценозе к концу сентября продолжалось формирование новых корневищ, в результате чего величина скорости роста была положительной (0.004 г/г сут.).

Ценотический фактор существенно повлиял на формирование корневищ. Растения в загущенном ценозе образовывали в 2 раза меньше главных и боковых корневищ с меньшим числом метамеров (табл. 9). В результате, при загущении корневища формировали в 4 раза меньше подземных узлов, чем в разреженном ценозе. Ценотическое взаимодействие не оказало существенного влияния на скорость дыхания корневищ, в отличие от над-

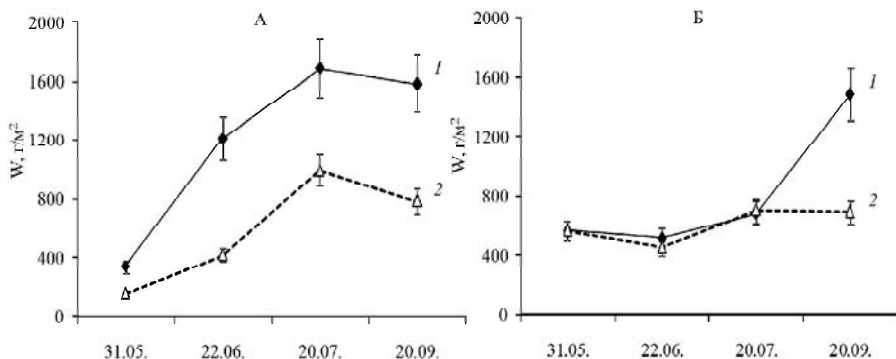


Рис. 14. Влияние плотности ценоза на динамику накопления сухой массы *Phalaroides arundinacea*, 2004 г. 1 – разреженный ценоз, 2 – загущенный ценоз. А – надземная часть, Б – подземная часть.

Таблица 9

Морфологическая структура корневищ растений *Phalaroides arundinacea* третьего года жизни в разных ценотических условиях (22 сентября, 2004 г.).

Параметр	Разреженный ценоз	Загущенный ценоз
Число корневищ, шт./м ²	1327.2 ± 238.0	612.8 ± 31.2**
Длина корневищ, см	14.6 ± 3.1	13.2 ± 4.0
Число метамеров 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 ценозом статистически значимы, $P \leq 0.05$ и $P \leq 0.001$.

земных побегов (табл. 10). Следовательно, меньшая масса корневищ и количество подземных узлов (меристематических тканей), способны сохранять сравнительно высокий уровень метаболической активности при сильной конкуренции за факторы среды.

Таблица 10

Динамика дыхательной способности растений *Phalaroides arundinacea* под влиянием ценотического фактора, 2004 г. (мг CO₂/г сухой массы ч)

Фаза развития	Ценоз	Надземные побеги	Корневища
Трубкавание	Разреженный	3.94 ± 0.23	0.62 ± 0.10
	Загущенный	1.75 ± 0.20*	0.49 ± 0.04
Созревание семян	Разреженный	2.18 ± 0.22**	0.76 ± 0.09
	Загущенный	1.91 ± 0.07**	0.59 ± 0.06

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

Таким образом, формирование и рост метамеров органов вегетативного размножения – корневищ осуществляется до начала формирования генеративной сферы и продолжается вплоть до глубокой осени. Интенсивное поступление и депонирование углерода в подземные органы – корневища и корни в период генеративного развития растений свидетельствует об усилении роли подземного метамерного комплекса в иерархии акцепторов корневищных многолетников. Корневища занимают значительную долю в биомассе растений (30-50%), формируют банк подземных вегетативных меристем, отличаются высокой физиологической активностью. Благодаря значительному вегетативному репродуктивному потенциалу, корневища способны сохранять высокий уровень метаболизма в условиях сильной конкуренции за факторы среды при загущении ценоза. Раскрыта роль подземного метамерного комплекса как относительно автономной структуры с собственной морфофизиологической программой в регуляции ДАО.

5.2. 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 адаптивных стратегий. Однако не ясно, в какой мере проявляются сезонные изменения гормональной активности в тканях подземных побегов растений с разным ритмом сезонного развития, и какова их роль в ДАС длиннокорневищных видов.

Сезонная динамика содержания свободных фитогормонов в тканях корневищ. Показаны значительные различия в динамике фитогормонов в подземных побегах у длиннокорневищных растений с разным ритмом сезонного развития и сроком жизни фотосинтезирующих органов. В тканях корневищ летнезеленых видов, характеризующихся быстрым ростом, выявлена более высокая концентрация цитокининов, ИУК и АБК по сравнению с медленнорастущими вечнозелеными видами (рис. 7 и 15). В осенний период в корневищах летнезеленых растений, в отличие от вечнозеленых, обнаружено снижение соотношений АБК/цитокинины и АБК/гиббереллины.

Накопление АБК летом может быть связано с ролью этого гормона в поддержании нормальной оводненности, предохранения от избыточной

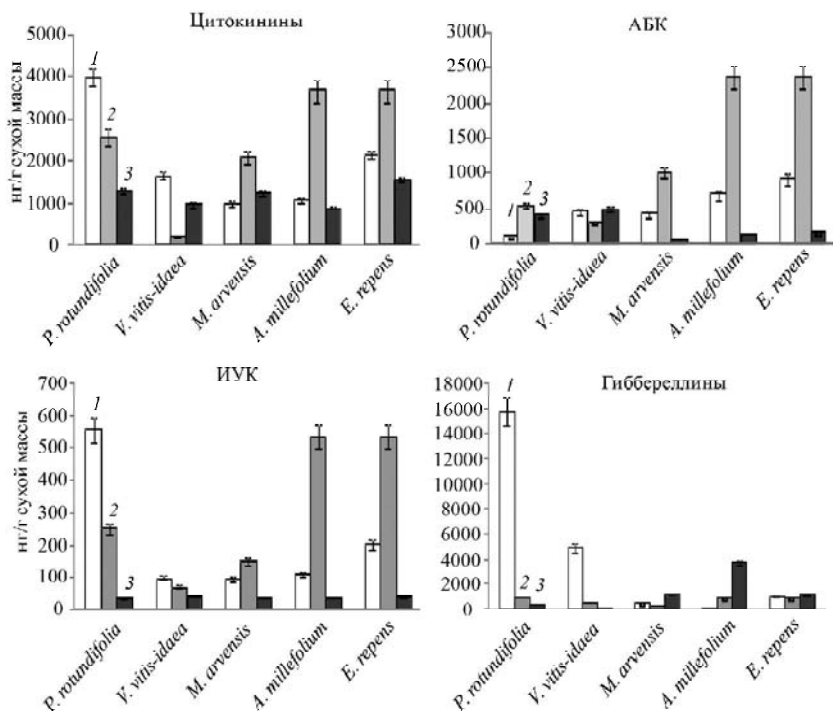


Рис. 15. Сезонная динамика содержания свободных фитогормонов в подземных побегах длиннокорневищных растений. 1, 2, 3 – май, июль, сентябрь 2006 г. соответственно.

потери воды в период активного формирования подземных побегов (Маркаров и др., 2001; Борзенкова и др., 2001; Маслова, Коф, 2000). Превалирование цитокининов над АБК в конце вегетационного периода может быть результатом снижения активного транспорта этого гормона в стареющие надземные органы. Накопление гиббереллинов в корневищах летнезеленых видов растений осенью, вероятнее всего, происходит за счет транспорта этого гормона из стареющих листьев в подземные органы. Высокая активность цитокининов и гиббереллинов в осенний период необходима для поддержания роста и ветвления корневищ у летнезеленых видов растений, формирующих 500-700 подземных метамеров в расчете на растение (Маслова и др., 2007, 2013).

Для корневищ растений *P. rotundifolia* и *V. vitis-idaea* выявлен весенний пик содержания гормонов роста цитокининов, гиббереллинов, ИУК (рис. 15). Можно полагать, что корневища наряду с зимующие листьями вечнозеленых видов являются хранилищем ассимилятов и фитогормонов для роста листьев новой генерации в весенний период.

Постфотосинтетическое распределение C^{14} -ассимилятов. Показаны различия у растений с разным ритмом сезонного развития в скорости поглощения и характере распределения ассимилированного углерода. Листья летнезеленых видов характеризовались более высокой ассимиляцией $^{14}CO_2$ по сравнению с вечнозелеными, что свидетельствует о большей интенсивности фотосинтеза коротковегетирующих растений (Маслова, Табаленкова, 2010). У зимне- и вечнозеленых растений доля нефотосинтезирующих тканей (кутикулы, эпидермиса и особенно склеренхимы) в листе выше, что приводит к снижению скорости ассимиляции CO_2 (Пьянков и др., 2000).

У летнезеленого вида *M. arvensis* существенная часть ассимилятов используется на рост молодых корневищ (рис. 16), что приводит к ежегодной морфологической дезинтеграции растений, способствующей обособлению и самостоятельному существованию молодых особей. У летнезеленого вида *A. millefolium* 50% подземных побегов являются сарментами – подземными побегами с диатропно-ортотропной ориентацией роста. Поэтому большая часть углерода используется на формирование новой ассимилирующей поверхности сарментов после их перехода к ортотропному росту.

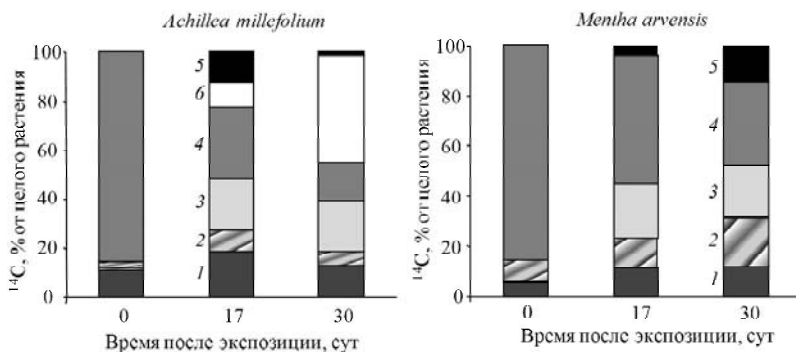


Рис. 16. Распределение ^{14}C -углерода по органам корневищных растений с летнезеленым феноритмотипом, 2006 г. 1, 2, 3, 4, 5, 6 – старые корневища, молодые корневища, стебли, листья, генеративные органы, молодые розетки листьев сарментов.

Основная часть ассимилированного углерода у зимнезеленого вида *P. rotundifolia* приходилась на формирование новой розетки листьев, функционирующей в течение года (рис. 17). У вечнозеленого кустарничка *V. vitis-idaea* листья функционируют 3-4 года, поэтому 50% фотоассимилятов запасается в структурных элементах листьев и стеблей для их использования на рост в будущем году.

Значительная часть углерода в растениях представлена углеводами, которые являются активными метаболитами, включаются в структурную биомассу, выполняют функцию запасных соединений. Летнезеленые виды характеризовались более высоким фондом растворимых углеводов в корневищах, но существенно уступали вечнозеленым растениям по содержанию сахаров в листьях (рис. 8). Показано, что скорость роста и ДС молодых листьев и корневищ *A. millefolium* выше, чем у *P. rotundifolia* (Маслова и др., 2010). Очевидно, что низкая концентрация сахаров в листьях коротковетвистых растений является результатом высокой скорости окисления сахаров в результате интенсивного дыхания и активного транспорта углеводов в акцепторные органы – корневища и молодые розетки. Об этом свидетельствует накопление ^{14}C -ассимилятов в молодых корневищах *M. arvensis* и розетках листьев формирующихся сарментов у *A. millefolium* (рис. 16). Одним из регуляторных механизмов поступления ^{14}C -ассимилятов в корневища и сарменты, накопления в них растворимых углеводов может быть сравнительно высокое содержание АБК (рис. 15), аттрагирующая способность которой в тканях подземных побегов показана в разных исследованиях (Dorffling et al., 1984; Маркаров и др., 2001; Борзенкова и др., 2001; Маслова, Коф, 2000).

Таким образом, выявлена зависимость функционирования донорно-акцепторной системы от ритма сезонного развития и эколого-ценотических условий обитания длиннокорневищных многолетников. У летнезеленых растений луговой эколого-ценотической группы, характеризующихся сравнительно высоким уровнем свободных фитогормонов в корневищах, направленность транспортных потоков углерода связана с ростом подземных побегов возобновления сарментов и корневищ. Медленнорастущие виды лесной эколого-ценотической группы с зимне- и вечнозеленым феноритмом

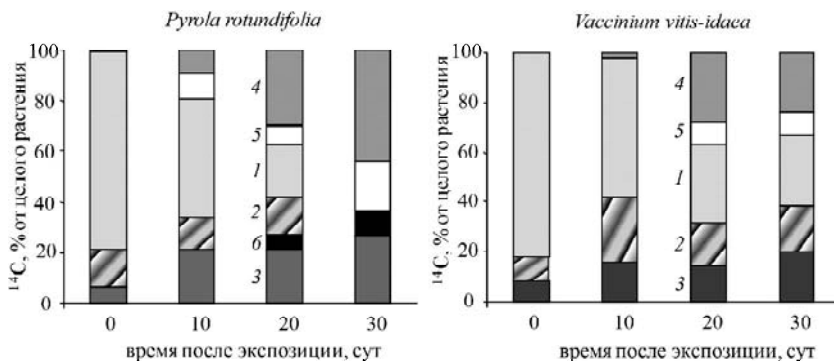


Рис. 17. Распределение ^{14}C -углерода по органам корневищных растений с вечнозеленым феноритмом, 2006 г. 1, 2, 3, 4, 5, 6 – перезимовавшие листья и стебли, корневища, молодые листья и стебли, молодые корневища.

типом 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. В целом, полученные данные демонстрируют взаимосвязь ритма сезонного развития с гормональным статусом подземных побегов и распределением ассимилированного углерода у длиннокорневищных растений.

Глава 6. ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА РОСТ, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ

6.1. 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. В составе кострецовых лугов в долине среднего течения р. Выгеда значительную долю (80-100%) занимает длиннокорневищный злак *Bromopsis inermis* (Маслова и др., 2012). Продуктивность надземной массы пойменных лугов с доминированием *B. inermis* варьировала от 60 до 430 г/м² в зависимости от уровня поймы. Наибольшей продуктивностью надземной массы характеризовался старопойменный луг на террасе (табл. 11). Для притеррасного луга средней зоны поймы расположенного на аллювиальных дерновых почвах с хорошим увлажнением и достатком питательных веществ и характеризующимся высоким видовым разнообразием (26 видов на 100 м²) показано значительное развитие подземной массы.

Сравнительный анализ роста растений *B. inermis* 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. 12). Число генеративных и вегетативных побегов в приречной зоне составляло в среднем 45 и 80 шт./м², что в 2.5-4.5 раза меньше по сравнению со старопойменной террасой. Соотношение надземная/подземная масса не зависело от эколого-ценотических условий и составляло в среднем 1.5. Корреляционный анализ выявил сильную связь ($r = 0.80$) числа вегетативных надземных побегов и массы корне-

Таблица 11

Продуктивность пойменных лугов с доминированием *Bromopsis inermis*, г/м² (данные 2004 г.)

Параметр	Средняя зона поймы	Старопойменная терраса
Надземная биомасса	255.2 ± 39.6	364.0 ± 66.4
Подземная биомасса	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

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

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

виц растений *B. inermis*. Чем интенсивнее рост надземных побегов, тем большую биомассу формировали корневища.

Снижение продуктивности растений *B. inermis* в сообществах приречной зоны на песчаном аллювии связано с недостатком минеральных элементов и более низкой влажностью почвы по сравнению со старопойменной террасой. На фоне низкой биомассы подземных побегов растений, произрастающих на песчаном аллювии, показана более высокая дыхательная способность корневищ (1.3 мг CO₂/г сухой массы ч) по сравнению с высокопродуктивными сообществами (0.4 мг CO₂/г сухой массы ч). Это может быть обусловлено необходимостью поддержания более высокого уровня метаболической активности подземных побегов в условиях бедных почв.

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

Многолетние злаковые травы, формирующие мощную подземную сферу, устойчивы к неблагоприятным факторам среды, нефтяному загрязнению и перспективны для фиторекультивации нарушенных территорий (Котелина и др., 1998; Barnes, 1999; Евдокимова и др., 2009). Подземные побеги длинокорневищных злаков характеризуются интенсивным метаболизмом, значительной продуктивностью, большим запасом подземных вегетативных меристем (Маслова и др., 2005; 2007).

Реакция *Phalaroides arundinacea* на загрязнение почвы нефтью. Загрязнение почвы нефтью в концентрации 5 и 10% оказало существенное влияние на физиолого-биохимические показатели растений длинокорневищного злака *P. arundinacea*, высаженных корневищами. Выявлено снижение содержания зеленых и желтых пигментов и общего азота в органах растений (рис. 18). Показано разное влияние поллютанта на компоненты антиоксидантной системы листьев и корневищ (рис. 19А, Б). В листьях опытных растений происходило накопление продуктов ПОЛ и снижение активности пероксидаз, что говорит о повреждении клеточных мембран, окислительной деструкции фотосинтетических пигментов. Корневища, в отличие от листьев, не испытывали сильного окислительного стресса, о чем свидетельствуют отсутствие изменений в уровне накопления малонового диальдегида (МДА) и повышенная активность пероксидаз. Гипогеогенные корневища являются гетеротрофными органами, где отсутствует фотосинтез, который является источником АФК в ассимилирующих органах – листьях.

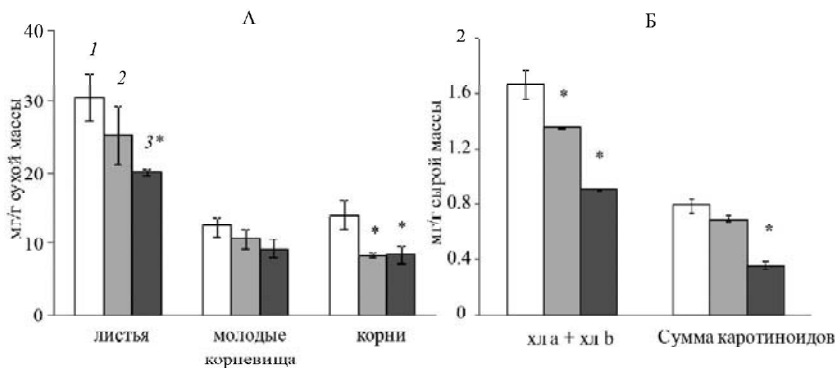


Рис. 18. Содержание общего азота (А) и пигментов в листьях (Б) растений *Phalaroides arundinacea* под влиянием нефтяного загрязнения (4 месяца после начала опыта). 1 – контроль (без нефти), 2 – 5% нефти, 3 – 10% нефти. * разница между опытом и контролем статистически значима, $P \leq 0.05$.

Загрязнение нефтью почвы не оказало значительного влияния на морфологические параметры и накопление биомассы растений *P. arundinacea*, высаженного корневищами (рис. 19В). При 5%-ном загрязнении отмечали стимулирование роста корневой системы, что может быть результатом последствия биодеструкции нефти микроорганизмами. Содержание нефте-

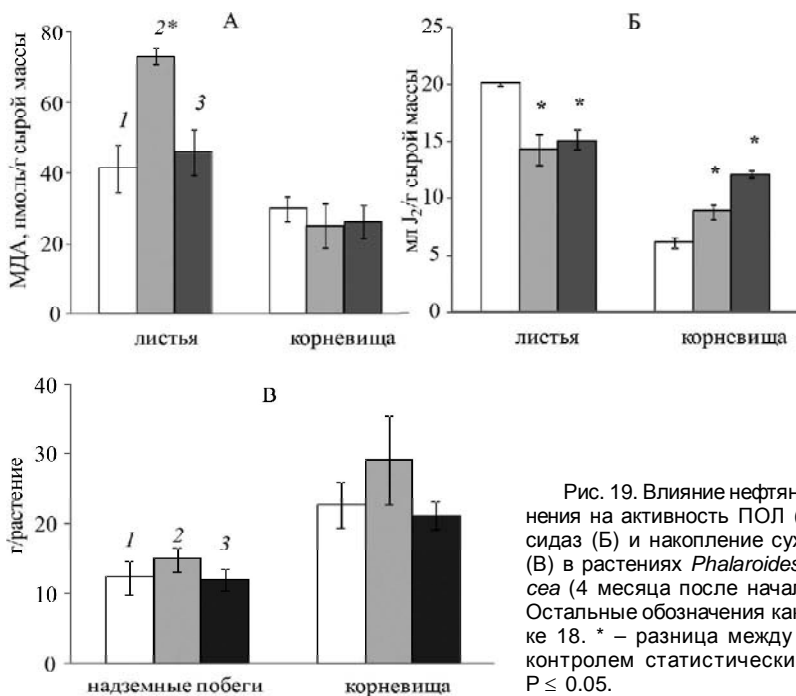


Рис. 19. Влияние нефтяного загрязнения на активность ПОЛ (А), пероксидаз (Б) и накопление сухой массы (В) в растениях *Phalaroides arundinacea* (4 месяца после начала опыта). Остальные обозначения как на рисунке 18. * – разница между опытом и контролем статистически значима, $P \leq 0.05$.

углеводородов при 5% и 10% исходном уровне загрязнения уменьшалось более, чем на 90% за 4-месячный 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 углеводородоокисляющих микроорганизмов.

Влияние метилфосфоновой кислоты на рост и функциональные свойства растений *Phalaroides arundinacea*. Метилфосфоновая кислота (МФК) – продукт гидролиза фосфорорганических соединений, в том числе пестицидов, негативно влияет на биологическую активность почв и жизнедеятельность растений (Огородникова, Головки, 2005). МФК близка по структуре с системным гербицидом раундапом, который применяется для борьбы с сорными растениями, действуя на их корневые системы. Наши исследования показали, что при обработке надземной части *P. arundinacea* МФК в концентрации 0.1 М оказывает существенное влияние на рост и метаболизм растений. В листьях, подвергнутых опрыскиванию, отмечали снижение содержания хлорофиллов и каротиноидов (рис. 20), что может быть связано с окислением молекул пигментов и ингибированием процессов их биосинтеза под действием МФК (Федке, 1985). Показано усиление перекисного окисления липидов (ПОЛ) и снижение активности антиоксидантных ферментов – пероксидаз (табл. 13). Пероксидазы снижают уровень H_2O_2 – предшественника иницирующего ПОЛ гидроксильного радикала (Минибаева, Гордон, 2003; Van Breusegem et al., 2008). Эти данные указывают на возникновение стойкого нарушения в клетках листьев про-/антиоксидантного равновесия. На фоне окислительного стресса происходило усиление скорости дыхания и тепловыделения, что говорит об активации обменных процессов, связанных с репарацией клеток и поддержанием функций фотосинтезирующего органа. Корневища в отличие от листьев не испытывали сильного окислительного стресса под действием МФК. При этом отмечено усиление активности пероксидаз и снижение интенсивности ПОЛ (табл. 13). Возможно, это связано с тем, что по мере транслокации МФК в подземную часть происходила ее постепенная метаболизация и дезактивация антиоксидантными системами листьев.

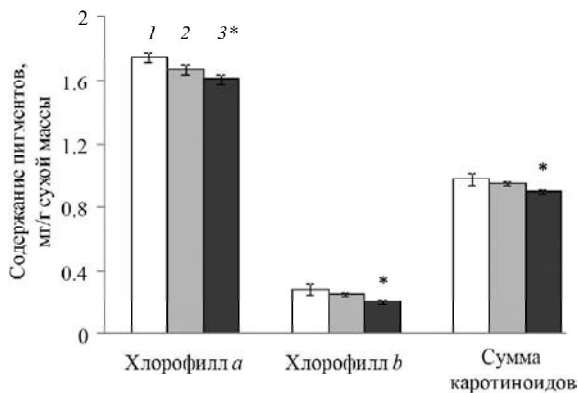


Рис. 20. Содержание пигментов в листьях *Phalaroides arundinacea* на 5-е сутки после обработки метилфосфоновой кислотой: 1 – контроль, 2 – 0.01 М, 3 – 0.1 М. * разница между опытом и контролем статистически значима, $P \leq 0.05$.

**Влияние МФК на скорость дыхания, перекисное окисление липидов
и активность пероксидаз в растениях *Phalaroides arundinacea*
на 4-5 сутки после обработки МФК**

Вариант	Контроль	0.01 М	0.1 М
Скорость дыхания, мгСО ₂ /г сухой массы ч			
Листья	2.84 ± 0.03	3.63 ± 0.23*	3.68 ± 0.22*
Корневища	1.96 ± 0.40	1.86 ± 0.08	1.68 ± 0.19
Содержание МДА, нмоль/г сырой массы			
Листья	37.15 ± 2.80	44.22 ± 5.22	55.95 ± 2.43*
Корневища	37.94 ± 2.20	29.56 ± 2.60*	27.85 ± 3.25*
Активность пероксидазы, мл J ₂ /г сырой массы			
Листья	20.12 ± 0.17	6.50 ± 0.30*	13.10 ± 0.80*
Корневища	6.19 ± 0.46	12.60 ± 0.30*	9.80 ± 0.30*

* разница между опытом и контролем статистически значима, P ≤ 0.05.

Адаптация растений к стрессовым условиям, как правило, сопровождается торможением роста и развития. В литературе отмечены ингибирующие рост эффекты МФК (Огородникова, Головки, 2005). В наших экспериментах, токсикант не оказал существенного влияния на накопление биомассы растениями *P. arundinacea*. Через неделю после обработки растений МФК сухая масса листьев и корневищ в опыте и контроле была одинаковой составляла в среднем 5-6 г/растение. Отсутствие значимого эффекта МФК на рост растений можно объяснить особенностями жизненной стратегии *P. arundinacea*, характеризующегося быстрым ростом и высокой продуктивностью за счет формирования мощной подземной сферы (Маслова и др., 2005; 2007).

Таким образом, выявлена устойчивость длиннокорневищного злака *P. arundinacea* к загрязнению почвы нефтью и обработке 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. В целом, поллютанты не оказали существенного влияния на рост растений, что позволяет рекомендовать данный вид для фиторекультивации загрязненных территорий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Корневищные многолетние растения формируют подземный метамерный комплекс, характеризующийся 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 во многом определяет устойчивость, конкурентоспособность и морфофизиологическую пластичность растений в различных экологических условиях.

До наших исследований проблема взаимосвязи структуры и функциональной активности подземных побегов длиннокорневищных растений оставалась практически не разработанной. Нами впервые дана количественная характеристика и выявлены закономерности формирования, роста и развития подземного метамерного комплекса. Показано, что рост и накопление биомассы корневищных растений определяются их стратегией, 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 эффективное вегетативное размножение, высокую устойчивость и продуктивность корневищных растений в различных экологических условиях.

Выявлены закономерности анатомической структуры подземных диагравитропных побегов длиннокорневищных растений, обусловленные многолетним развитием и их 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, сокращением доли центрального цилиндра, уменьшением толщины клеточных оболочек эндодермы в междоузлиях подземных побегов.

Исследования по регуляции морфогенеза подземных побегов – корневищ, сезонной динамике их роста, метаболизма и устойчивости к неблагоприятным факторам среды фрагментарны (Белынская и др., 1997; Кондратьева и др., 2000, 2005; Ruifeng et al., 2012). Особенно это касается физиологической природы периода покоя, являющегося качественным переходным этапом в онтогенезе подземного побега и многолетнего растения в целом. Нами выявлены закономерности гормональной и углеводной регуляции роста и устойчивости подземных побегов к низким температурам в период зимнего покоя. Возрастание соотношения гиббереллины/АБК и цитокинины/АБК, накопление криопротекторов (олигосахаридов), сравнительно высокая дыхательная активность корневищ способствует протеканию морфогенетических процессов в подземных почках и обеспечивает подготовку растений к зиме и весеннему отрастанию. Выявлено что, почки подземных побегов сохраняют способность к росту и запасанию энергии в январе, 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

имеет важное значение для более полной оценки биоразнообразия и разработки мер по его охране в условиях меняющейся среды (Усманов и др., 1990; Пьянков и др., 1998, 2000; Яшков, 2001). Результаты наших исследований доказывают тесную связь эколого-ценотической приуроченности, ритма сезонного развития с физиологическими свойствами длиннокорневищных растений. Комплексные исследования морфофизиологических и биохимических характеристик надземных и подземных побегов длиннокорневищных растений дополняют функциональную характеристику типов адаптивных стратегий.

Донорно-акцепторные отношения играют важнейшую роль в регуляции роста и морфогенеза растений (Мокронос, 1983; Уоринг, Филлипс, 1984; Полевой, 1984). Однако для длиннокорневищных видов растений проблема ДАО практически не разработана. Результаты наших исследований доказывают, что подземный метамерный комплекс, являясь собственным 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. Показано интенсивное поступление и депонирование ассимилированного углерода в подземные органы – корневища и корни в период генеративного развития растений, что свидетельствует об усилении роли подземного метамерного комплекса в иерархии акцепторов. Выявлена зависимость функционирования ДАС от эколого-ценотической приуроченности корневищных многолетников, их адаптивной стратегии. Показана роль фитогормонов в распределении ассимилятов в подземные побеги в зависимости от ритма сезонного развития растений.

Корневищные многолетние растения характеризуются высокой устойчивостью и продуктивностью, успешно адаптируются к неблагоприятным условиям среды 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 различного рода загрязнителям – токсическому действию высоких концентраций нефти в почве и фосфорорганическому ксенобиотиксу – метилфосфоновой кислоте. Поллютанты не оказали существенного влияния на рост растений, что свидетельствует обустойчивости и перспективности 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 холодного климата. Полученные результаты по морфофизиологии и экологии подземного метамерного комплекса создают основу для разработки способов регуляции морфогенеза подземных побегов, управления продукционным процессом корневищных многолетников. Особую актуальность полученные данные приобретают для прогнозирования динамики растительного покрова Земли под влиянием глобальных климатических факторов и локальных воздействий на экосистемы.

ВЫВОДЫ

1. Выявлены закономерности формирования, роста и развития подземного метамерного комплекса длиннокорневищных однодольных и двудольных видов растений. Подземные побеги составляют 30-70% биомассы растений, характеризуются интенсивным ветвлением, формируют банк подземных вегетативных меристем. Динамика роста, накопления и распределения биомассы определяется стратегией длиннокорневищных многолетников, направленной на эффективное использование ассимилятов для реализации генеративной и вегетативной репродукции.

2. Исследована анатомическая структура многолетнего подземного диагравитропного побега длиннокорневищных однодольных и двудольных растений. Отличительным признаком анатомии корневища является значительное развитие паренхимы первичной коры (50-90% общего объема стебля), внутренний слой которой часто дифференцируется в эндодерму с характерными слоистыми вторичными утолщениями. Изменения анатомической структуры и ультраструктуры корневищ обусловлены ритмом сезонного развития, адаптацией к смене сезонов года и эколого-ценотическим условиям.

3. Морфогенетические преобразования в подземных почках осенью связаны с изменением гормонального баланса в пользу ростовых гормонов, накоплением неструктурных сахаров (олигосахаридов) и сопряжены с повышенной дыхательной активностью. Возрастание соотношения гиббереллины/АБК и цитокинины/АБК является необходимым условием для линейного роста и формообразовательных процессов в латеральных зонах корневища, обеспечивающих подземное диагравитропное ветвление, при подготовке растений к перезимовке.

4. Выявлена температурная зависимость скорости роста верхушек корневищ растений *Achillea millefolium* и *Phalaroides arundinacea*. Рост как запасание энергии возможен в диапазоне температуры от 2 до 25 °С. Температурный оптимум роста в летний период находится в области 15 °С, а в позднеосенний период сдвигается в сторону более низких положительных температур. Почki корневищ сохраняют способность к росту и запасанию энергии в зимний период, что свидетельствует о вынужденном покое корневищ.

5. Доказано соответствие функциональных свойств длиннокорневищных видов их эколого-ценотической приуроченности. Луговые быстрорастущие виды растений характеризуются интенсивным дыханием, высокой продуктивностью и содержанием азота. Лесные виды отличались низкой физиологической активностью надземных и подземных органов. Для их корневищ характерно слабое дыхание, низкое содержание неструктурных углеводов и накопление азота, что позволяет растениям адаптироваться в условиях ограниченной доступности ресурсов лесных фитоценозов.

6. Выявлены особенности донорно-акцепторной системы многолетних злаков *Phalaroides arundinacea* и *Bromopsis inermis* и роль подземного метамерного комплекса как относительно автономной структуры с собственной морфофизиологической программой роста и развития. Интенсивное поступление и депонирование ассимилятов в подземные органы в период генеративного развития растений свидетельствует об усилении роли подземного метамерного комплекса в иерархии акцепторов длиннокорневищных многолетников.

7. Показана связь функционирования донорно-акцепторной системы длиннокорневищных многолетников с ритмом их сезонного развития. У летнезеленых коротковегетирующих растений *Mentha arvensis* и *Achillea millefolium* существенная часть ассимилятов используется на рост молодых корневых или листовой поверхности сарментов, у зимне- и вечнозеленых видов (*Pyrola rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*) основная доля ассимилированного углерода депонируется и используется на рост в будущем году.

8. Исследована продуктивность пойменных лугов с доминированием длиннокорневищного злака *Bromopsis inermis*, доля которого составляла 80-100%. Высокая продуктивность надземной и подземной массы показана для ценозов старой и средней зоны поймы, сформировавшихся на увлажненных, богатых почвах. В условиях приречной зоны на песчаном аллювии выявлена низкая продуктивность, слабое развитие подземной массы, поддерживающей сравнительно высокий уровень метаболизма при дефиците влаги и минеральных элементов.

9. Выявлена реакция длиннокорневищного злака *Phalaroides arundinacea* к загрязнению почвы нефтью и обработке растений фосфорорганическим ксенобиотиком – метилфосфоновой кислотой. Поллютанты не оказали существенного влияния на рост и накопление биомассы растений, что свидетельствует о высокой устойчивости растений, формирующих подземный побеговый комплекс со значительным фондом вегетативных меристем.

10. В целом, разработаны основные принципы онтогенетической и экологической регуляции роста и развития подземного метамерного комплекса длиннокорневищных многолетних растений, основанные на выявлении взаимосвязи структуры и функциональной активности в процессе морфогенеза подземного побега. Подземный метамерный комплекс обеспечивает реализацию жизненной стратегии «длиннокорневищный многолетник» благодаря формированию банка подземных вегетативных меристем, поддерживающих функциональную активность в неблагоприятные для роста периоды и обеспечивающих устойчивость и выживаемость растений в различных экологических условиях.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК для докторских диссертаций:

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

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

3. Маслова С.П., Головки Т.К., Куренкова С.В., Табаленкова Г.Н., Маркаров А.М. Подземный метамерный комплекс в донорно-акцепторной системе корневых многолетних злаков *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundinacea* // Физиология растений. 2005. №6. Т. 52. С. 839-847.

4. 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.

5. **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. №4. С.555-561.

6. **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.

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

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

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

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

11. **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. 2010. Т.57. №5. С.676-686.

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

13. **Маслова С.П.**, Табаленкова Г.Н. Физиолого-биохимические характеристики *Pyrola rotundifolia* (Pyrolaceae) в условиях средней тайги // Растительные ресурсы. 2011. Вып.2. С.27-33.

14. Шарাপова 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.

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

16. Плюснина С.Н., **Маслова С.П.**, Козырева Ю.В. Сезонные и возрастные изменения анатомической структуры подземных побегов корневищных травянистых растений // Ботанический журнал. 2013. Т. 98. №5. С.596-604.

17. **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.

18. **Маслова С.П.** Структура и метаболизм подземного побегового комплекса корневищных растений: онтогенетические и экологические аспекты // Успехи современной биологии. 2014. Т.134. №2. С.158-168.

Статьи в рецензируемых журналах и сборниках трудов:

19. Куренкова С.В., Маслова С.П., Табаленкова Г.Н. Влияние регуляторов роста и ценотического фактора на пигментный комплекс многолетних злаков // Физиология и биохимия культурных растений. 2007. Т.39. №5. С.391-400.

20. Маркаров А.М., Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Куренкова С.В. Морфофизиологические и экологические аспекты формирования подземных побегов корневищных и столонообразующих многолетних травянистых растений // Российский фонд фундаментальных исследований. Региональный конкурс «Урал-2001» в Республике Коми (отчеты 2001-2003 гг.). Сыктывкар, 2004. С.194-214. (Коми НИЦ УрО РАН).

21. Maslova S.P. Rhizomes in the Source-Sink System of Perennial Cereals // Sink-Source Relationships and Plant Productivity (Proceedings of the International Symposium «Sink-Source Relationships in Plants» (May 21-26, 2007, Kaliningrad, Russia)) / E.S. Ronzhina, ed., Kaliningrad: Kaliningrad Publishing House, 2007. P. 244-253.

22. 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.

23. 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.

Патенты

24. Шаропова И.Э., Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Гарабаджиу А.В., Арчегова И.Б., Таскаев А.И. Корневищный способ фиторекультивации почвы от нефти и нефтепродуктов / Патент на изобретение № 2440199. Зарегистр. 11.06.2010 г.

Лицензия № 19-32 от 26.11.96 г. КР 0033 от 03.03.97 г.

Тираж 100

Заказ 15(14)

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28