

УДК 581.1

ГОРМОНАЛЬНЫЙ СТАТУС ПОДЗЕМНЫХ ПОБЕГОВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АССИМИЛЯТОВ У ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫХ ВИДОВ

© 2010 г.

С.П. Маслова, Г.Н. Табаленкова

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар

maslova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 27.04.2010

Исследованы содержание фитогормонов в подземных побегах и распределение ассимилятов у длиннокорневищных видов с разным ритмом сезонного развития. Корневища летнезеленых видов характеризовались сравнительно высоким содержанием свободных фитогормонов. Направленность транспортных потоков углерода у этих видов связана с ростом подземных побегов возобновления сарментов (*Achillea millefolium*) и корневищ (*Mentha arvensis*). Вечнозеленые виды с низкой гормональной активностью корневищ значительную часть ассимилятов депонируют в многолетних надземных побегах (*Vaccinium vitis-idaea*) или используют на формирование листьев, функционирующих в течение года (*Pyrola rotundifolia*).

Ключевые слова: фитогормоны, распределение ассимилятов, неструктурные углеводы, длиннокорневищные виды, сезонное развитие.

Введение

Формирование и функционирование донорно-акцепторной системы (ДАС) определяется генотипом растений и влиянием внешних условий [1]. Направленность потоков фотоассимилятов зависит от их уровня синтеза в листьях, активности аттрагирующих органов и тканей [1, 2]. Распределение и использование углерода в течение жизненного цикла растений исследовано, в основном, для культурных растений, у которых мощными акцепторами являются хозяйственно-ценные органы – колосья, клубни, корнеплоды [3–6]. У дикорастущих видов существует большое разнообразие ДАС, что обусловлено множеством жизненных форм, феноритмотипов, адаптивных стратегий. Особый интерес представляет группа длиннокорневищных растений, которые депонируют углерод в подземных побегах – корневищах. Ранее нами было показано, что подземные побеги составляют значительную часть биомассы длиннокорневищных видов (30–70%), характеризуются активным метаболизмом до глубокой осени, формируют значительный запас вегетативных меристем, имеют собственные механизмы регуляции роста и ростовых ориентаций [7–10].

Важнейшую роль в регуляции ДАС растений, взаимодействии побега и корня, листьев и аттрагирующих органов играют фитогормоны [11]. Верхушка побега и кончик корня являются зонами меристематической активности и мор-

фогенеза, служат аттрагирующими центрами благодаря синтезу гормонов роста ауксинов (ИУК) и цитокининов (ЦК). Основным акцептором у клубнеобразующих растений являются подземные побеги – клубни, рост которых регулируется соотношением фитогормонов абсцизовой кислоты/гиббереллина (АБК/ГК) (торможение роста столонов) и ЦК/ИУК (формирование клубня) [12]. Результаты исследований свидетельствуют о выраженной гормональной регуляции роста и устойчивости подземных побегов – корневищ многолетних растений, важной роли соотношения цитокинины/АБК в регуляции морфогенеза подземных побегов [10, 13, 14]. Высокий уровень цитокининов обнаружен у видов с коротким, утолщенным корневищем, что связано с интенсивным аттрагированием ассимилятов и преобладанием процессов отложения в запас [14]. Растения с длинным корневищем характеризуются высоким отношением АБК/цитокинины, что может способствовать изменению ростовой ориентации подземных побегов с диатропной на ортотропную. В осенний период в корневищах выявлено увеличение соотношения цитокинины/АБК [10, 13]. Полагают, что высокий уровень цитокининов осенью способствует низкотемпературной адаптации морфогенетических процессов, связанных с закладкой почек на корневищах.

Приведенный анализ имеющихся в литературе немногочисленных данных свидетельствует о слабой изученности гормональной регуля-

ции роста подземных побегов корневищных растений. Не ясно, в какой мере выражены сезонные изменения гормональной активности в тканях корневищ растений с разным ритмом сезонного развития и какова их роль в донорно-акцепторной системе вегетативно-подвижных видов, образующих клоны. В качестве моделей для исследований использовали виды длиннокорневищных растений, отличающиеся по ритму сезонного развития, продолжительности жизни донорных листьев (летнезеленые, вечнозеленые). Ранее нами было показано, что физиологические свойства длиннокорневищных растений (дыхательная способность, содержание азота и углеводов) обусловлены типом экологической стратегии растений и продолжительностью жизни их фотосинтезирующих органов [15].

Цель данной работы – изучение гормонального статуса подземных побегов и выявление его роли в распределении ассимилятов у длиннокорневищных растений в связи с ростом.

Методика

Исследования проводили в мае–сентябре 2006–2008 гг. в подзоне средней тайги близ г. Сыктывкара (60°40' с. ш.). Изучали содержание свободных фитогормонов, неструктурных углеводов и распределение меченого углерода у 5-ти длиннокорневищных видов растений с разным феноритмотипом: летнезеленые – мята полевая (*Mentha arvensis* L.), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.), пырей ползучий (*Elytrigia repens* L.) и вечнозеленые – грушанка круглолистная (*Pyrola rotundifolia* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.).

Содержание фитогормонов определяли в апикальной части корневищ (3–4 см). Пробы отбирали в весенний (май), летний (июль), осенний (сентябрь) периоды и фиксировали в метаноле. Определение ИУК, АБК и цитокининов выполнены методом ВЭЖХ с использованием системы приборов фирмы «Biotronic» (Германия) [16]. Содержание ГК определяли методом биологической пробы. В качестве биотеста использовали гипокотили салата сорта Берлинский. Содержание и качественный состав растворимой фракции низкомолекулярных сахаров, включающей моно-, ди- и олигосахариды, определяли методом ВЭЖХ с модификациями [17]. Определения проводили в трех биологических повторностях.

Для изучения постфотосинтетического распределения ассимилированного углерода растения в период вегетативного роста (конец мая –

P. rotundifolia, *V. vitis-idaea* и конец июня – *M. arvensis*, *A. millefolium*) экспонировали в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ в течение 20 мин под прозрачной камерой. Меченый углерод генерировали из $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ добавлением 0.1н раствора HCl. Начальная концентрация CO_2 в камере составляла 0.09%, удельная активность – 9×10^4 Бк/л воздуха. Пробы отбирали в 3–5 биологических повторностях сразу после экспозиции и через 10, 17, 20, 30 сут. Удельную радиоактивность сухих измельченных образцов определяли на α - β радиометре УС-2000 («Доза», Россия) в пятикратной повторности. Радиоактивность органов рассчитывали в абсолютных (имп./растение) и относительных (процент от радиоактивности целого растения) единицах.

На рисунках представлены средние арифметические величины со стандартной ошибкой.

Результаты

Свободные фитогормоны

Сравнительный анализ содержания фитогормонов в корневищах исследованных растений показал, что в фазу цветения (июль) летнезеленые виды характеризовались более высоким содержанием цитокининов, АБК и ИУК по сравнению с вечнозелеными (рис. 1). Максимальную концентрацию этих гормонов обнаружили в корневищах *A. millefolium* и *E. repens*, минимальную – вечнозеленого кустарничка *V. vitis-idaea*.

Изучение сезонной динамики фитогормонов выявило сравнительно высокое содержание цитокининов, ИУК и АБК в корневищах растений с летнезеленым феноритмотипом в летний период (рис. 1). К осени концентрация цитокининов снижалась в 2–4, ИУК – в 5–16, а АБК – более чем в 20 раз. В результате соотношение АБК/цитокинины, сравнительно высокое в летний период, осенью снижалось в 6–16 раз в зависимости от вида. В сентябре корневища летнезеленых растений характеризовались значительным увеличением концентрации гиббереллинов.

В отличие от летнезеленых растений, содержание гормонов роста – цитокининов, ИУК и гиббереллинов в корневищах вечнозеленых видов было максимальным весной, в мае (рис. 1). Особенно высокие концентрации были отмечены для корневищ *P. rotundifolia*. Так, содержание гиббереллинов в сухой массе составляло более 15 000 нг/г, что в 40–100 раз больше по сравнению с летнезелеными видами в это же время. В летне-осенний период концентрация цитокининов, ИУК и гиббереллинов в подзем-

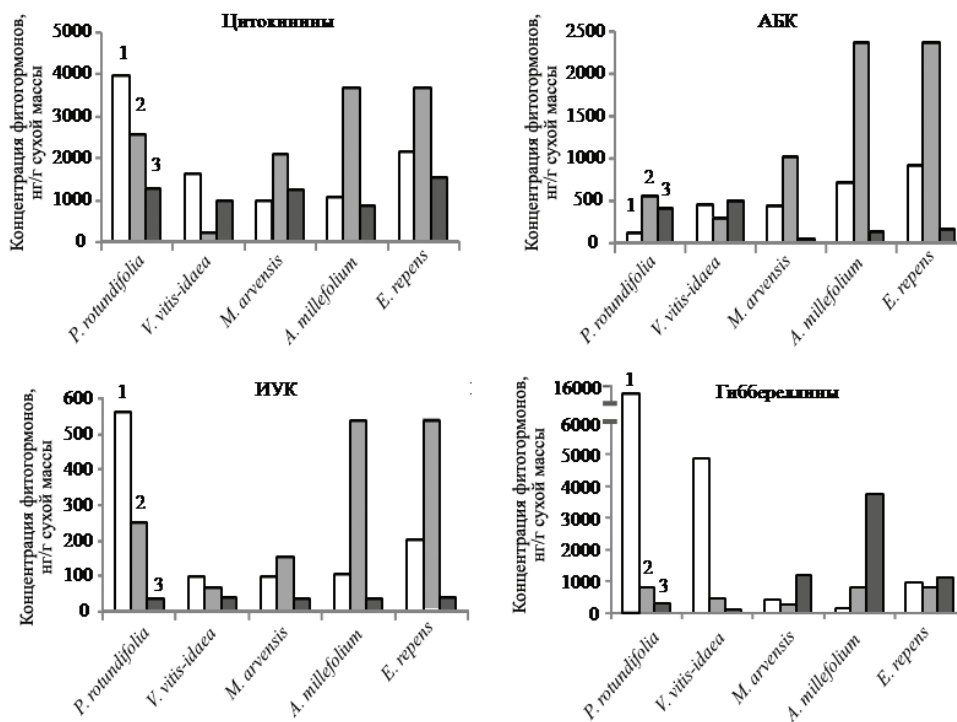


Рис. 1. Сезонная динамика содержания свободных фитогормонов в подземных побегах длиннокорневищных растений, нг/г сухой массы. 1, 2, 3 – май, июль, сентябрь соответственно

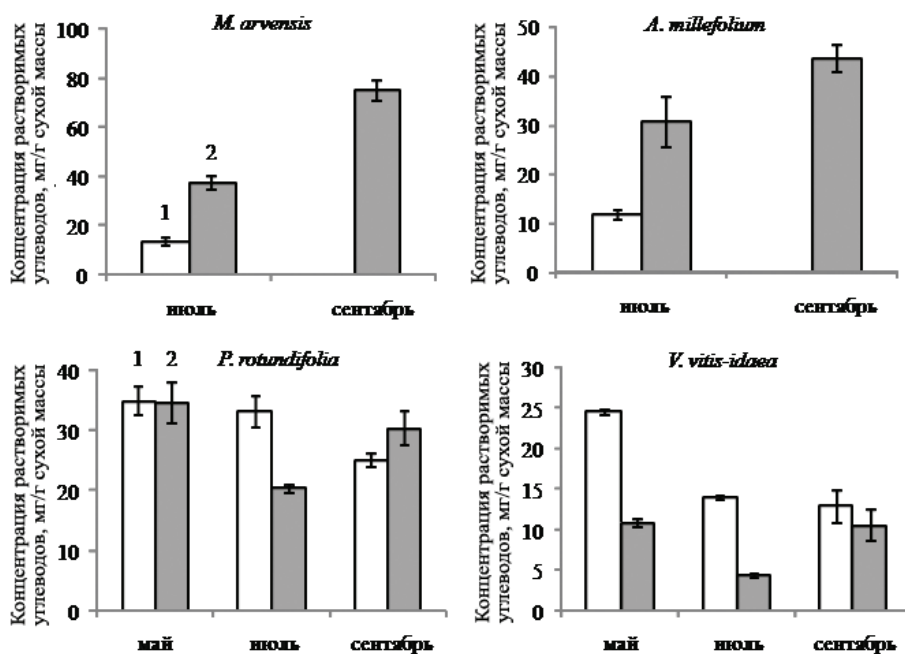


Рис. 2. Динамика содержания растворимых углеводов в листьях (1) и корневищах (2) растений

ных побегов *P. rotundifolia* и *V. vitis-idaea* значительно снижалась, за исключением содержания цитокининов в корневищах *V. vitis-idaea*, которое увеличивалось с июля по сентябрь в 4 раза.

Динамика содержания АБК в подземных побегах вечнозеленых растений была различной. Концентрация АБК в корневищах *P. rotundifolia* в мае была низкой и составляла 100 нг/г сухой

массы, что в 5 раз меньше, чем у кустарничка *V. vitis-idaea*. В летне-осенний период уровень АБК в корневищах *P. rotundifolia* существенно возрастал, а у *V. vitis-idaea* менялся незначительно.

Неструктурные углеводы

Изученные виды отличались по содержанию неструктурных углеводов в листьях и корневищах. Летнезеленые растения *M. arvensis* и *A.*

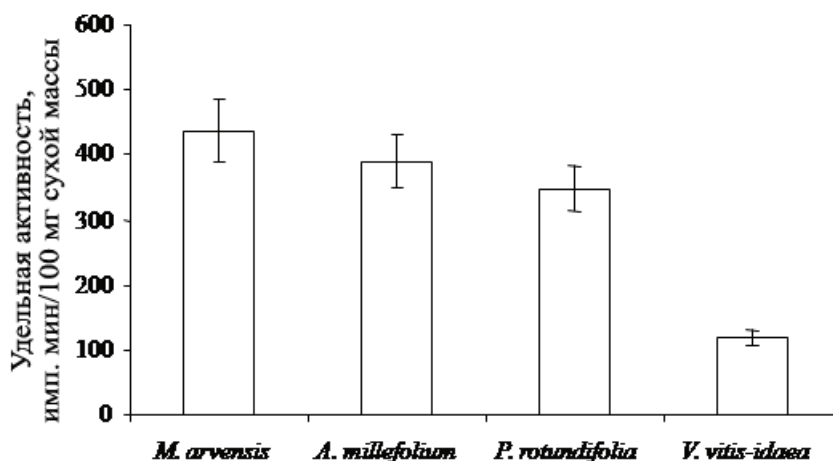


Рис. 3. Радиоактивность листьев сразу после экспозиции корневищных растений в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$

millefolium характеризовались сравнительно низким содержанием растворимых углеводов в листьях, концентрация которых в фазу цветения (июль) составляла 1% в сухой массе (рис. 2). Для растений с вечнозеленым феноритмотипом характерно накопление в листьях растворимых сахаров (2.5–3.5%), особенно моносахаридов, доля которых составляла 70–80% в общей сумме углеводов. В отличие от листьев, в корневищах наблюдали обратную закономерность: более высокое содержание сахаров было у корневищ летнезеленых растений (3–8%), низкое – вечнозеленых (0.5–3%). Отличительной особенностью корневищ летнезеленых растений является накопление олигосахаридов (раффинозы, стахиозы), доля которых составляла от 20 до 80% от суммы всех углеводов. Изучение динамики содержания растворимых углеводов показало, что в мае перезимовавшие листья вечнозеленых видов характеризовались высоким уровнем сахаров. В летний период концентрация углеводов в листьях новой генерации сохранялась на высоком уровне у *P. rotundifolia*, а у кустарничка *V. vitis-idaea* – снижалась почти в 2 раза. Содержание сахаров в корневищах возрастало в 1.5–2.5 раза в осенний период не зависимо от ритма сезонного развития растений.

Постфотосинтетическое распределение ^{14}C -ассимилятов

Результаты исследований свидетельствуют о значительных различиях у растений с разным ритмом сезонного развития в скорости поглощения и характере распределения ассимилированного углерода. В первом приближении об интенсивности ассимиляции отдельных органов можно судить по их удельной радиоактивности (УР) сразу после экспозиции в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$. Данные рис. 3 показывают, что листья летнезе-

леных видов, особенно *M. arvensis*, ассимилировали больше $^{14}\text{CO}_2$, чем вечнозеленые. Вместе с тем, ассимилирующая способность листьев травянистого многолетника *P. rotundifolia* была значительно выше, чем у вечнозеленого кустарничка *V. vitis-idaea*. Судя по величине УР, перезимовавшие листья *P. rotundifolia* ассимилировали $^{14}\text{CO}_2$ интенсивнее молодых листьев формирующейся розетки (350 против 40 имп. мин/100 мг сухой массы). В подземные органы – корневища всех исследованных видов метка в первые часы после ассимиляции поступала слабо, о чем свидетельствует низкая УР (в среднем 25 имп. мин/100 мг сухой массы).

У летнезеленых растений *M. arvensis* и *A. millefolium* в листьях сразу после экспозиции в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ находилось свыше 80% поглощенного углерода (рис. 4). В корневищах обнаружено 6–10% содержащейся в растении метки. Через 2 недели доля ^{14}C -ассимилятов в подземных органах увеличивалась, но была в 1.5–2 раза ниже по сравнению с надземными. Через месяц значительная часть метки у *A. millefolium* была сосредоточена в розетках листьев формирующихся сарментов, а у *M. arvensis* – в молодых корневищах. Следовательно, в период вегетативного роста растения *A. millefolium* используют углерод, в основном, на формирование вновь образующихся надземных побегов, *M. arvensis* – на рост молодых корневищ.

Вечнозеленые виды, у которых листья сохраняют жизнеспособность после перезимовки, имеют иной характер распределения углерода. У *P. rotundifolia* сразу после введения радиоактивной метки 80% ^{14}C -ассимилятов обнаружено в перезимовавших листьях (рис. 5). Начальный рост молодых листьев происходил, в основном, за счет ассимилятов,

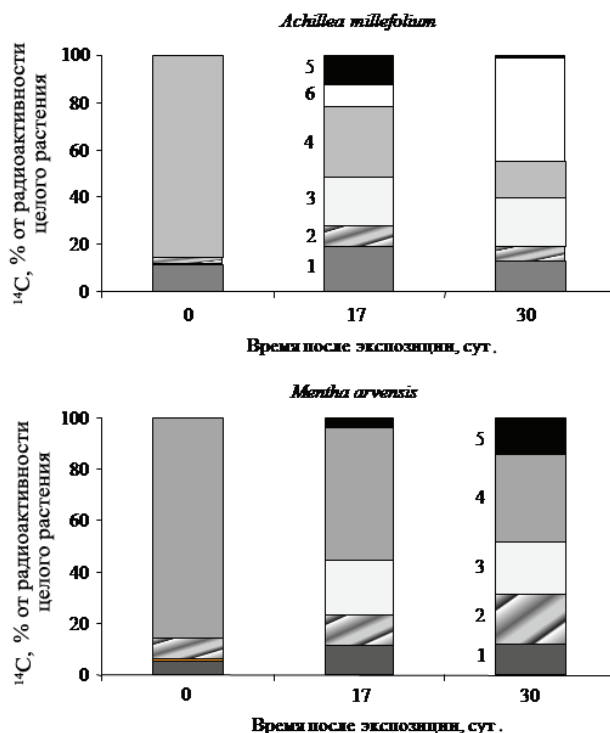


Рис. 4. Распределение ¹⁴C-углерода по органам корневищных растений с летнезеленым феноритмотипом: старые корневища (1), молодые корневища (2), стебли (3), листья (4), генеративные органы (5), молодые розетки листьев сарментов (6)

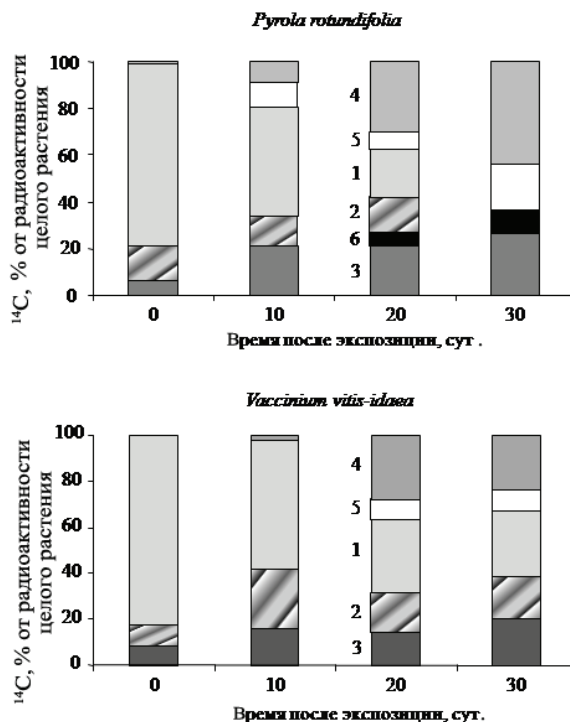


Рис. 5. Распределение ¹⁴C-углерода по органам корневищных растений с вечнозеленым феноритмотипом: перезимовавшие листья (1) и стебли (2), корневища (3), молодые листья (4) и стебли (5), молодые корневища (6)

поступающих из прошлогодних листьев. Через 10 дней в прошлогодних листьях находилось 50% метки, а в молодых листьях – 20% от общего количества метки в растении. Через

месяц после экспозиции большая часть метки (60%) локализовалась во вновь образованных надземных органах. В подземных органах растений *P. rotundifolia* депонировалось около

30% углерода, более 10% которого находилось в молодых корневищах.

У вечнозеленого кустарничка *V. vitis-idaea* отток ассимилятов во вновь образующиеся надземные побеги происходил медленно (рис. 5). Через 10 сут. в молодых листьях *V. vitis-idaea* обнаружено менее 5% ^{14}C , содержащегося в растениях. Основная доля углерода депонировалась в перезимовавших листьях и стеблях вечнозеленого кустарничка, а затем частично использовалась на рост надземных побегов текущего года. Даже через месяц значительная часть ^{14}C (50%) оставалась в стеблях и листьях прошлых лет.

Обсуждение результатов

Проведенные исследования показали значительные различия у длиннокорневищных растений с разным ритмом сезонного развития, сроком жизни фотосинтезирующих органов в динамике фитогормонов в подземных побегах. В тканях корневищ летнезеленых видов выявлена более высокая концентрация цитокининов, ИУК и АБК по сравнению с вечнозелеными (рис. 1). Это может быть обусловлено более активным ростом подземных побегов растений с летнезеленым феноритмотипом, формирующих до 15–20 метамеров в течение вегетационного периода, против 3–6 метамеров у вечнозеленых видов. Накопление АБК летом может быть связано с ролью этого гормона в поддержании нормального водного баланса, предохранения от избыточной потери воды в период активного формирования корневищ. Полагают, что накопление АБК связано с увеличением гидравлической проводимости корней в процессе роста растений растяжением [18]. Кроме того, АБК стимулирует приток ассимилятов в акцепторные органы: плоды, семена, клубни, столоны [5, 19–21]. Механизм регуляции водного обмена связан со способностью АБК повышать уровень экспрессии и фосфорилирования аквапоринов, что сказывается на их активности [22].

В осенний период в корневищах летнезеленых растений, в отличие от вечнозеленых видов, обнаружено снижение соотношений АБК/цитокинины и АБК/гиббереллины (рис. 1). Превалирование цитокининов над АБК в конце вегетационного периода может быть результатом снижения активного транспорта этого гормона в надземные органы. Накопление гиббереллинов в корневищах летнезеленых видов осенью, вероятно, происходит за счет транспорта этого гормона из листьев в подземные органы. Высокая концентрация цитокининов и гиб-

береллинов в осенний период связана с интенсивным ростом корневищ у летнезеленых видов, формирующих 500–700 подземных метамеров в расчете на растение. Кроме того, цитокинины участвуют в регуляции синтеза криопротекторных соединений (белков) [23] и поэтому могут повышать устойчивость подземных побегов к низким температурам. Аналогичные результаты были получены ранее для корневищ растений мяты и канареечника: содержание цитокининов достигало максимума в октябре–ноябре [10, 13].

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

Проведенные исследования показали значительные различия у растений с разным ритмом сезонного развития в скорости поглощения и характере распределения ассимилированного углерода. Листья летнезеленых видов характеризовались более высокой ассимиляцией $^{14}\text{CO}_2$ по сравнению с вечнозелеными видами (рис. 3), что может свидетельствовать о большей интенсивности фотосинтеза коротковегетирующих растений. Так, листья летнезеленых растений *Betonica officinale*, *Artemisia absinthium* фотосинтезировали со скоростью 10–30 мг С/г сухой массы, что в 5–15 раз больше, чем листья вечнозеленых видов р. *Pyrola* [2]. Такие различия могут быть обусловлены анатомо-морфологическими особенностями листьев растений с разным феноритмотипом. У видов, вегетирующих круглый год, увеличивается доля нефотосинтезирующих тканей (кутикулы, эпидермиса, склеренхимы) в листе, в результате чего снижается скорость ассимиляции CO_2 [2].

У летнезеленого коротковегетирующего вида *M. arvensis* существенная часть ассимилятов используется на рост молодых корневищ (рис. 4), что приводит к ежегодной морфологической дезинтеграции растений, способствующей обособлению и самостоятельному существованию особей. У летнезеленого вида *A. millefolium*, 50% подземных побегов которого являются сарментами (подземными побегами с диатропно-ортотропной ориентацией роста), большая часть углерода используется на формирование новой ассимилирующей поверхности сарментов, куда и поступает значительная доля ^{14}C -ассимилятов. У *P. rotundifolia* основная часть ассимилированного углерода приходилась на

формирование новой розетки листьев, функционирующей в течение года (рис. 5). 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. Анализ содержания неструктурных углеводов показал, что летнезеленые виды характеризовались более высоким фондом растворимых углеводов в корневищах, но существенно уступали вечнозеленым растениям по содержанию сахаров в листьях (рис. 2). Ранее нами было показано [24], что скорость роста и интенсивность дыхания молодых листьев и корневищ *A. millefolium* выше, чем у *P. rotundifolia*. Следовательно, низкая концентрация сахаров в листьях коротковегетирующих растений является, очевидно, результатом высокой скорости окисления сахаров в результате интенсивного дыхания, а также 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. 3). Одним из механизмов поступления ^{14}C -ассимилятов в корневища и сарменты, накопления в них растворимых углеводов может быть сравнительно высокое содержание АБК (рис. 1), аттрагирующая способность которой показана во многих работах [5, 19–21]. Кроме того, обнаружена обратная зависимость между количеством меченых ассимилятов в листьях и содержанием АБК в корневищах растений с разным ритмом сезонного развития ($r = -0.6$).

Накопление низкомолекулярных сахаров в листьях вечнозеленых растений (рис. 2) происходит, очевидно, в результате торможения транспорта и за счет медленного использования на рост, дыхание акцепторных органов – корневищ. Так, у *V. vitis-idaea* значительная часть ассимилятов депонируется в многолетних надземных побегах, а у *P. rotundifolia* – используется на формирование молодых листьев, функционирующих в течение года (рис. 5). Зимующие листья вечнозеленых видов являются основным хранилищем резервного пула ассимилятов и фитогормонов для роста листьев новой генерации в весенний период [15].

Таким образом, результаты исследований свидетельствуют о выраженной гормональной

регуляции корневищ, важной роли фитогормонов в распределении ассимилятов в подземные побеги. Высокое содержание АБК в подземных побегах летнезеленых растений, активное поступление ^{14}C -ассимилятов и накопление в них растворимых сахаров могут свидетельствовать об аттрагирующей роли этого гормона в корневищах в летний период. В осенний период корневища растений с разным ритмом сезонного развития характеризуются высоким содержанием цитокининов и неструктурных углеводов, что повышает устойчивость подземных побегов к низким температурам. У летнезеленых растений, характеризующихся сравнительно высоким содержанием свободных фитогормонов в корневищах, направленность транспортных потоков углерода связана с ростом подземных побегов возобновления сарментов (*A. millefolium*) и корневищ (*M. arvensis*). Медленнорастущие виды с вечнозеленым феноритмотипом значительную часть ассимилятов депонируют в многолетних надземных побегах (*V. vitis-idaea*) или используют на формирование листьев, функционирующих в течение года (*P. rotundifolia*), и характеризуются низкой гормональной активностью в летне-осенний период. Полученные данные демонстрируют взаимосвязь ритма сезонного развития с гормональным статусом корневищ и распределением ассимилированного углерода у длиннокорневищных растений.

Авторы признательны проф. Т.К. Головки за обсуждение полученных результатов, к.б.н. И.В. Скоробогатовой – за помощь в определении фитогормонов.

Список литературы

1. Мокронос А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М.: Наука, 1983. 64 с.
2. Пьянков В.И., Яшков М.Ю., Решетова Е.А., Гангардт А.А. Транспорт и распределение ассимилятов у растений Среднего Урала с разными типами экологических «стратегий» // Физиология растений. 2000. Т. 47. С. 5–13.
3. Crompton H.J., Lloyd-Jones C.P., Hill-Cottingham D.G. Translocation of labelled assimilates following photosynthesis of $^{14}\text{CO}_2$ by the field bean // *Physiol. Plant.* 1981. V. 51. P. 189–198.
4. Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М.: Наука, 1987. 192 с.
5. Маркаров А.М., Головки Т.К., Табаленкова Г.Н. Морфофизиология клубнеобразующих растений. СПб.: Наука, 2001. 208 с.
6. Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. Киев: Логос, 2004. 192 с.

7. Маркаров А.М., Головки Т.К. Ростовая ориентация подземных побегов многолетних травянистых растений. 3. Морфофизиология подземных побегов и развитие сарментов // Физиология растений. 1995. Т. 42. С. 709–713.
8. Маслова С.П. Влияние апикальной почки на рост боковых почек подземного побега // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 773–776.
9. Маслова С.П., Головки Т.К., Куренкова С.В., Табаленкова Г.Н., Маркаров А.М. Подземный метамерный комплекс в донорно-акцепторной системе корневищных многолетних злаков *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundinacea* // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 839–847.
10. 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. С. 555–561.
11. Полевой В.В. Роль ауксина в регуляции роста и развития растений // Гормональная регуляция онтогенеза растений. М.: Наука, 1984. 87 с.
12. Чайлахян М.Х. Фотопериодическая и гормональная регуляция клубнеобразования у растений. М.: Наука, 1984. 64 с.
13. Кондратьева В.В., Кириченко Е.Б., Сафронова Л.М., Воронкова Т.В. Фитогормоны корневищ мяты различного географического происхождения в годичном цикле ее развития // Изв. АН. Сер. биол. 2000. № 5. С. 563–568.
14. Яшков М.Ю., Борзенкова Р.А. Гормональный статус, распределение ассимилятов и структура биомассы у дикорастущих видов среднего Урала с корневищами разного типа // Тез. докл. Всерос. совещания «Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений». Сыктывкар, 2000. С. 176–178.
15. Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Головки Т.К. Дыхание, азотный и углеводный статус корневищных многолетних растений в связи с реализацией разных адаптивных стратегий // Физиология растений. 2010. Т. 57 (в печати).
16. Скоробогатова И.И., Захарова Е.В., Карсукина Н.П., Курапов П.Б. и др. Изменение содержания фитогормонов в проростках ячменя в онтогенезе и при внесении регуляторов, стимулирующих рост // Агрохимия. 1999. № 8. С. 49–53.
17. Гляд В.М. Определение моно-, ди- и олигосахаридов в одной растительной пробе методом высокоэффективной жидкостной хроматографии // Физиология растений. 2002. Т. 49. С. 311–316.
18. Тимергалина Л.Н., Высоцкая Л.Б., Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р. Содержание гормонов, водный обмен и рост листьев растяжением у растений пшеницы при повышении освещенности // Физиология растений. 2007. Т. 54. С. 715–721.
19. Dörffling K., Tietz A., Fenner R., Naumann R., Dingkuhn M. Einfluß Abscisinsäure auf den Transport und die Einlagerung von Assimilaten // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1984. Bd. 97. S. 87–99.
20. Борзенкова Р.А., Боровкова М.П., Яшков М.Ю. Роль вегетативных запасующих органов в формировании гормонального статуса при адаптации растений к стрессу // Тез. докл. Междун. конф. «Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI в.». Сыктывкар, 2001. С. 172–173.
21. Маслова С.П., Коф Э.М. Интенсивность дыхания и содержание абсцизовой кислоты в подземном побеге столонообразующих растений // Тез. докл. III конф. «Иммуноанализ регуляторов роста». Уфа, 2000. С. 71–74.
22. Schaffner A.R. Aquaporin Function, Structure and Expression: Are There More Surprises to Surface in Plant Water Relations? // Planta. 1998. V. 204. P. 131–139.
23. Таланова В.В., Титова А.Ф., Боева Н.П. Роль фитогормонов в процессах адаптации растений к действию низких и высоких температур // Тез. докл. V междун. конф. «Регуляторы роста и развития растений». М., 1999. С. 66–67.
24. 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. С. 581–590.

PHYTOHORMONE BALANCE OF UNDERGROUND SHOOTS AND DISTRIBUTION OF ASSIMILATES IN LONG-RHIZOME SPECIES

S.P. Maslova, G.N. Tabalenkova

Phytohormone content of the underground shoots and distribution of assimilates in long-rhizome species with different seasonal rhythm of development have been studied. Rhizomes of summer-green species are characterized by a high level of free hormones: cytokinins, auxins and abscisic acid in summer. The labelled carbon is transported to underground shoots' sarments (*Achillea millefolium*) and rhizomes (*Mentha arvensis*). Evergreen species contain low concentrations of hormones in rhizomes and reserve assimilates in perennial aboveground shoots (*Vaccinium vitis-idaea*) or use them for the formation of leaves which grow during the year (*Pyrola rotundifolia*).

Keywords: plant hormones, distribution of assimilates, non-structural carbohydrates, long-rhizome species, seasonal development.