

УДК 581.543.6

«СПЯЩИЕ КРАСАВИЦЫ»: КРАТКИЙ ОБЗОР РАЗНООБРАЗИЯ ПРОДЛЕННОГО ПОКОЯ У РАСТЕНИЙ

П.Ю. Жмылев¹, И.В. Татаренко², М.Г. Вахрамеева³, Е.Ю. Воронина⁴, Г.А. Лазарева⁵,
В.П. Прохоров⁶

К настоящему времени продленный покой зафиксирован в популяциях 112 видов травянистых споровых и семенных растений из 58 родов и 21 семейства. Однако природа этого явления остается неясной. Сделан краткий обзор таксономического разнообразия, приведены гипотезы и закономерности продленного покоя. Подчеркивается, что понятие «продленный покой» требует уточнения, поскольку за ним скрыты разные явления.

Ключевые слова: покой растений, продленный покой, покой почек, покой корней, популяции растений, микориза.

Покой – неотъемлемая часть жизни организмов, этап их развития, позволяющий пережить неблагоприятные внешние условия. Образно говоря, его можно определить как состояние, аналогичное сну принцессы в сказке Шарля Перро. При этом причины, продолжительность и механизмы такого «сна», а также уровень снижения метаболической активности могут быть различными. К настоящему времени описано большое число типов или форм покоя, границы между которыми не всегда резко очерчены (Keilin, 1959; Withers, Cooper, 2010; Liu et al., 2015; Considine, Considine, 2016).

В онтогенезе растений состояние покоя могут испытывать семена, вегетативные диаспоры и особи. В связи с этим отечественные ботаники выделяют первичный (покой семян) и вторичный⁷ покой, которые контролируются либо внешними условиями (экзогенный или вынужденный покой), либо внутренними факторами (эндогенный или глубокий покой).

В сезонном климате после окончания неблагоприятного для роста и развития периода года (зимнего или летнего покоя) растения возобновляют рост своих побегов и корней. Однако иногда этого не происходит. В результате в по-

пуляциях некоторых видов отдельные особи в течение всего года или на протяжении нескольких лет остаются в состоянии так называемого продленного покоя. Поскольку такие «заколдованные особи» никак не проявляют своего присутствия (нет надземных побегов), то при популяционных исследованиях они остаются неучтенными, что сказывается на адекватности интерпретации динамических процессов в ценопопуляциях. Несмотря на то, что столь необычное поведение растений известно с середины прошлого столетия (Tamm, 1948; Wells, 1967; Rabotnov, 1969), его специальное изучение началось относительно недавно (Lesica, Steele, 1994; Shefferson, 2009; Reintal et al., 2010; Gremer, 2010; Gremer, Sala, 2013; и др.). В сказке Ш. Перро все кажется однозначным, а в природе зачастую весьма сложно определить, что именно сыграло роль «веретена» и спровоцировало начало продленного покоя особи, и что носит маску «принца», стимулирующего возобновление роста после долгого «сна». Нередко считают, что обе роли выполняет микориза растений, хотя вопрос о правомочности такого заключения остается открытым. Все вышеизложенное побудило нас кратко рассмотреть

¹ Жмылев Павел Юрьевич – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (zhmylev@gmail.com); ² Татаренко Ирина Васильевна – ст. науч. сотр. УНБЦ Московского государственного педагогического университета, канд. биол. наук (tulotis@yandex.ru); ³ Вахрамеева Мария Георгиевна – вед. науч. сотр. кафедры геоботаники биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (mvakhrameeva@gmail.com); ⁴ Воронина Елена Юрьевна – доцент кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (mvsadnik@list.ru); ⁵ Лазарева Галина Александровна – доцент кафедры экологии и наук о Земле гос. университета «Дубна», канд. биол. наук (lazarevg@mail.ru); ⁶ Прохоров Владимир Петрович – профессор кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (prokhorovvp@mail.ru).

⁷ В физиологии растений и ряде других дисциплин под вторичным покоем понимают экзогенный покой семян (Кузнецов, Дмитриева, 2005; Considine, Considine, 2016).

и обсудить результаты изучения продленного покоя у растений.

Основные понятия

К сожалению, современные представления о покое организмов характеризуются терминологической неопределенностью (Considine, Considine, 2016), что вынуждает нас уточнить использование некоторых понятий.

П о к о й р а с т е н и й. Обычно под этим понимают физиологическое состояние диаспор, почек, запасующих органов (клубень, луковица и т.п.) или всего растения (особи), во время которого прекращается видимый рост, но могут сохраняться скрытые процессы развития, такие как внутривитальный рост (Терминология ..., 1982; Жмылев и др., 2005). Поскольку рост растений связан прежде всего с апикальными меристемами, то традиционно изучение вторичного покоя сосредоточено на покое почек, который может иметь форму глубокого, вынужденного или коррелятивного покоя (Lang et al., 1987; Chao et al., 2015; Considine, Considine, 2016). Однако покой особи и покой почек, даже в случае клубневых и луковичных геофитов, зачастую не одно и то же (Rohde, Bhalerao, 2007; Anderson et al., 2010; Okubo, 2012; Eshel, 2015). Поэтому мы используем термины «покой растения» или «покой» применительно к особи в целом, а не к отдельным органам (здесь используются такие понятия, как покой почек, покой корней и т.д.).

В т о р и ч н ы й п о к о й. Следуя сложившейся в биоморфологии практике, к этой форме покоя мы относим сезонный (зимний или летний) покой особи, у которой после прорастания семени или вегетативной диаспоры сформировался первый надземный побег. Такой экзогенный или эндогенный покой продолжается в течение всего неблагоприятного для роста и развития периода года, но после его окончания из зимующих почек или почек возобновления развиваются новые побеги.

П р о д л е н н ы й п о к о й. Это понятие (prolonged dormancy) не имеет строгой дефиниции. Оно было введено для обозначения такого явления, когда у многолетних травянистых растений с наступлением сезона вегетации не развиваются надземные побеги, а подземные органы сохраняются живыми (Lesica, Steele, 1994)⁸.

Такой покой может продолжаться в течение одного или нескольких лет, но после его окончания растение не отмирает, а начинает снова развивать надземные побеги. В связи с этим необходимо подчеркнуть следующее:

1) очевидно, что речь идет о растениях, которые по каким-то причинам не вышли из вторичного покоя с наступлением вегетационного сезона, при этом характер их продленного покоя остается неизвестным (вынужденный или эндогенный);

2) практика использования понятия «продленный покой» его авторами и зарубежными коллегами свидетельствует о том, что обязательность отсутствия при таком покое подземного роста побегов или корней вообще не оговаривается, однако к продленному покою точно не относится длительное развитие проростков под землей, как в случае микоризома орхидных;

3) у вегетативно размножающихся растений продленный покой особи, а не «счетной единицы», определить сложно, исключая случаи, когда все особи клона приобретают такое состояние (Татаренко, неопубликованные данные).

Разнообразие

К настоящему времени были предприняты две попытки анализа таксономического разнообразия растений, в популяциях которых обнаружены особи с продленным покоем. Первая из них охватывает 52 вида из 27 родов и 10 семейств (Shefferson, 2009), вторая – 64 вида из 34 родов и 14 семейств (Reintal et al., 2010). К сожалению, в этих обзорах не учтены работы отечественных ботаников, кроме того, за последние годы появились новые данные. Проведя анализ всех доступных нам сведений о продленном покое, мы составили новый список растений, который насчитывает 112 видов из 58 родов и 21 семейства (табл. 1)⁹. При составлении этого списка мы руководствовались принципом «бережного сохранения указаний» и не исключали сомнительные, на наш взгляд, случаи (знак «?» в таблице). Это касается корнеотпрысковых и длиннокорневищных растений, а также видов, для которых не указана продолжительность продленного покоя. Для четырех видов (*Burcardia umbellata*, *Scirpus lacustris*, *Solanum berthaultii* и *S. tuberosum*) мы не обнаружили в первоисточниках однозначных

⁸ В том же смысле в зарубежной литературе используют словосочетания «vegetative dormancy» и «extended dormancy». В отечественных ботанических публикациях для обозначения собственно вторичного и продленного покоя используется одно понятие – «вторичный покой».

⁹ Для сокращения списка литературы для многих видов в таблице 1 указаны не первоисточники, а обзорные работы, в которых они приведены.

сведений о наличии у них продленного покоя. Все они были исключены из списка, несмотря на то, что фигурируют в предыдущих обзорах (Shefferson, 2009; Reintal et al., 2010).

Обнаружить продленный покой в популяциях растений весьма непросто. Требуется проведение многолетних¹⁰ наблюдений за фиксированными особями в течение вегетационного сезона. При этом число видов, у которых обнаружено это явление, постоянно увеличивается (*Polypodiopsida*, *Ophioglossopsida*, *Dicotyledones* и *Liliopsida*). Можно согласиться с широко распространенным суждением о более широком, чем это известно, распространении среди сосудистых растений продленного покоя. Однако при этом необходимо отметить следующее.

Во-первых, все известные к настоящему времени примеры (табл. 1) касаются только травянистых многолетников, среди которых преобладают геофиты (83%).

Во-вторых, немногим более половины (57%) всех видов (табл. 1) представляют сем. *Orchidaceae*.

В-третьих, среди перечисленных в табл. 1 примеров очень много охраняемых и редких видов. Впрочем, как и в случае с орхидными, это может отражать не биологические особенности растений с продленным покоем, а более пристальное внимание ботаников к динамике популяций редких и исчезающих видов.

И, наконец, последнее. Примерно у трети из перечисленных видов в той или иной степени выражено вегетативное размножение (табл. 1). Очевидно, что все они требуют особого внимания. К сожалению, в изученных публикациях не всегда ясно указано, что наблюдения проводились за особями (простыми индивидуумами), а не за «счетными единицами». При этом однозначно достоверных данных о продленном покое клона в целом крайне мало. Например, у орхидных вероятность перехода особей в продленный покой снижается среди длиннокорневищных, корнеотпрысковых и столонообразующих растений (Татаренко, 1996).

Закономерности

Насколько нам известно, к настоящему времени опубликовано около 100 работ, в которых содержатся сведения о продленном покое рас-

тений. В целом это весьма противоречивый материал. Однако даже при беглом на него взгляде обнаруживается следующее:

1) продленный покой зафиксирован пока только в тех популяциях растений, которые расположены в районах с умеренным климатом;

2) несмотря на значительное разнообразие жизненных форм травянистых растений, у которых обнаружен продленный покой (стержнекорневые, дерновинные, длиннокорневищные, корнеотпрысковые и др.), среди них преобладают короткокорневищные и клубневые геофиты (табл. 1);

3) для 80% видов зафиксирована максимальная продолжительность продленного покоя в интервале от 1 года до 5 лет (1 год – 11%, 2 года – 23%, 3 года – 19%, 4 года – 17%, 5 лет – 10%)¹¹. Более длительный покой (до 18 лет) встречается существенно реже (табл. 1)¹²;

4) Обычно в популяциях среди особей с продленным покоем преобладают те, у которых его продолжительность не превышает 1–2 года, при этом отдельные особи могут впадать в продленный покой несколько раз в течение своей жизни (например, *D. fuchsii* и *D. incarnata*);

5) доля особей, которые находятся в состоянии продленного покоя, в популяции непостоянна и может изменяться по годам от 0 до 100% (табл. 1), однако считается, что обычно она не превышает 25% (Lesica, Steele, 1994; Lesica, Crone, 2007);

6) склонность к продленному покою у близкородственных видов неодинакова.

Гипотезы

К сожалению, механизм продленного покоя пока не известен. Поскольку в благоприятный для роста растений период года у них не развиваются надземные побеги, то напрашивается аналогия с эндогенным покоем почек. Однако хорошо известно, что в сезонном климате к началу вегетации почки возобновления даже у растений с глубоким вторичным покоем находятся в состоянии вынужденного покоя. Это дает основание предполагать, что если продленный покой и не связан с эндогенным покоем почек, то все равно он контролируется какими-то внутренними, а не внешними сигналами. В частности, он может быть связан с «синдромом углеродного голода-

¹⁰ Считается, что не менее 3–5 лет наблюдений (Sather, Anderson, 2010).

¹¹ Виды без определения этого параметра и со знаком «?» в табл. 1 не учитывались.

¹² Мы не включили 25-летний покой у *Sephalanthera rubra* (Summerhayes, 1951) как очень сомнительный.

Т а б л и ц а 1

Перечень видов, в популяциях которых встречаются особи с продленным покоем

Вид	1	2	3	4	5
<i>Allium amplexans</i>	3	58,5 (38)%	Hawryzki et al., 2011	Геофит, Л	?
<i>Asclepias incarnata</i>	2		Reintal et al., 2010	Гемикриптофит, КК	нет
<i>A. meadii</i>	5		Alexander et al., 2009	Геофит, КО	да
<i>Astragalus microcymbus</i>	15		DePrenger-Levin et al., 2013	Гемикриптофит, С	нет
<i>A. scaphoides</i>	5	20%	Gremer te al., 2012	Гемикриптофит, Ка	нет
<i>Bolboschoenus laticarpus</i>	?		Shefferson, 2009	Геофит, ДК и КЛ	да
<i>B. maritimus</i>	8?	100%	Куркин, 1976	Геофит, ДК и КЛ	да
<i>B. planiculmis</i>	?		Shefferson, 2009	Геофит, ДК и КЛ	да
<i>Botrychium australe</i>	2	14%	Reintal et al., 2010	Геофит, КК	?
<i>B. campestre</i>	1	100%	Reintal et al., 2010	Геофит, КК	да
<i>B. dissectum</i>	2	(21%)	Shefferson, 2009	Геофит, КК	?
<i>B. gallicomontanum</i>	2	50%	Reintal et al., 2010	Геофит, КК	?
<i>B. hesperium</i>	4	20%	Shefferson, 2009	Геофит, КК	нет
<i>B. lunaria</i>	?		Reintal et al., 2010	Геофит, КК	нет
<i>B. matricariifolium</i>	3	(13%)	Reintal et al., 2010	Геофит, КК	нет
<i>B. mormo</i>	6		Reintal et al., 2010	Геофит, КК	?
<i>B. paradoxum</i>	3	38%	Shefferson, 2009	Геофит, КК	?
<i>Botrychium simplex</i>	2	50%	Reintal et al., 2010	Геофит, КК	нет
<i>B. watertonense</i>	1	20%	Shefferson, 2009	Геофит, КК	?
<i>Caladenia amoena</i>	4		Tremblay et al., 2009	Геофит (?), К	?
<i>C. argocalla</i>	4		Tremblay et al., 2009	Геофит (?), К	?
<i>C. clavigera</i>	4		Tremblay et al., 2009	Геофит (?), К	?
<i>C. elegans</i>	4		Tremblay et al., 2009	Геофит (?), К	?
<i>C. graniticola</i>	4		Tremblay et al., 2009	Геофит (?), К	?
<i>C. macroclavia</i>	4		Tremblay et al., 2009	Геофит (?), К	?
<i>C. oenochila</i>	4		Tremblay et al., 2009	Геофит (?), К	?
<i>C. rosella</i>	4		Tremblay et al., 2009	Геофит (?), К	?
<i>C. valida</i>	4		Tremblay et al., 2009	Геофит (?), К	?
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	8		Уланова, 1995	Гемикриптофит, Д	?
<i>Callianthemum miyabeianum</i>	2		Shefferson, 2009	?	?
<i>Calochortus lyallii</i>	3	18%	Shefferson, 2009	Геофит, Л	нет
<i>C. macrocarpus</i>	3	26%	Shefferson, 2009	Геофит, Л	нет
<i>Calypso bulbosa</i>		1–5%	Вахрамеева и др., 2014	Гемикриптофит, К	да
<i>Cephalanthera longibracteata</i>	?	?	Татаренко, 1996	Геофит, К	нет
<i>C. longifolia</i>	3	(20,6%)	Shefferson, 2009	Геофит, КК и КО	да
<i>C. rubra</i>	4		Kull, 2002	Геофит, КО	да
<i>Chaerophyllum prescottii</i>	?		Работнов, 1984	Геофит, К	нет

Продолжение табл. 1

Вид	1	2	3	4	5
<i>Cleistes bifaria</i>	4	47 (30)%	Shefferson, 2009	Геофит, КО	да
<i>C. divaricata</i>	3		Shefferson, 2009	Геофит, КО	да
<i>Coeloglossum viride</i>	1		Shefferson, 2009	Геофит, К	нет
<i>Corallorhiza odontorhiza</i>	2?	85%?	Shefferson, 2009	Геофит, КК	да
<i>Cyclopogon cranichoides</i>	2	5,7%	Reintal et al., 2010	Геофит (?), КК	?
<i>Cypripedium acaule</i>	5		Shefferson, 2009	Геофит, КК	?
<i>C. andrewsii</i>	3	(40%)	Shefferson, 2009	Геофит, КК	?
<i>C. calceolus</i>	5	75%	Brzosko, 2002	Геофит, КК	да
<i>C. candidum</i>	6	(33,9%)	Shefferson, 2009	Геофит, КК	?
<i>C. fasciculatum</i>	5		Ellis et al., 2012	Геофит, КК	?
<i>C. macranthon</i>			Shefferson, 2009	Геофит, КК	да
<i>C. parviflorum</i>	7	(32%)	Reintal et al., 2010	Геофит, КК	да
<i>C. reginae</i>	4	(12,3%)	Shefferson, 2009	Геофит, КК	да
<i>C. ventricosum</i>	2		Вахрамеева и др., 2014	Геофит, КК	да
<i>C. yatabeanum</i>	?		Вахрамеева и др., 2014	Геофит, ДК	да
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	4	(15%)	Вахрамеева, 2006	Геофит, К	нет
<i>D. incarnata</i>	7–8		Tamm, 1972	Геофит, К	нет
<i>D. sambucina</i>	2		Tamm, 1972	Геофит, К	нет
<i>D. traunsteineri</i>			Вахрамеева и др., 2014	Геофит, К	нет
<i>Delphinium gypsophyllum</i>	9		Reintal et al., 2010		
<i>Dryopteris carthusiana</i>	?		Reintal et al., 2010	Гемикриптофит, КК	нет
<i>D. dilatata</i>	?		Reintal et al., 2010	Гемикриптофит, КК	нет
<i>D. expansa</i>	?		Reintal et al., 2010	Гемикриптофит, КК	нет
<i>Epipactis albensis</i>	11		Shefferson, 2009	Геофит, КК	да
<i>E. atrorubens</i>	3		Shefferson, 2009	Геофит, КК	да
<i>E. helleborine</i>	18		Reintal et al., 2010	Геофит, КК	да
<i>E. microphylla</i>	?		Вахрамеева, нд		
<i>Epipogium aphyllum</i>	7?		Вахрамеева и др., 2014	Геофит, КК	да
<i>Festuca pratensis</i>	3		Ермакова, 1989	Гемикриптофит, Д	нет
<i>Fritillaria meleagroides</i>	3		Марков, Идрисова, 1998	Геофит, Л	?
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	3		Reintal et al., 2010	Гемикриптофит, КК	
<i>Herminium monorchis</i>	2		Wells et al., 1998	Геофит, К и Ст	да
<i>Himantoglossum hircinum</i>	3		Reintal et al., 2010	Геофит, К	нет
<i>Ipomoea leptophylla</i>	2		Reintal et al., 2010	Геофит, Ка	нет
<i>Isotria medeoloides</i>	2	20%	Shefferson, 2009	Геофит, КК	?
<i>Lactuca tatarica</i>	5		Былова, 1975	Геофит, КО	да
<i>Lathyrus vernus</i>	>1		Ellis et al., 2012	Гемикриптофит, КК	нет
<i>Liatrix scariosa</i>	>1		Ellis et al., 2012	Геофит, Ка (?)	нет

Окончание табл. 1

Вид	1	2	3	4	5
<i>Limodorum abortivum</i>			Вахрамеева и др., 2014	Геофит, КК	нет
<i>Liparis liliifolia</i>	2		Shefferson, 2009	Геофит, гемикриптофит, К	?
<i>L. loeselii</i>	2		Вахрамеева и др., 2014	Геофит, гемикриптофит, К	нет
<i>Listera ovata</i>	2	3%	Shefferson, 2009	Геофит, КК	нет
<i>Lythrum salicaria</i>	1		Shefferson, 2009	Гемикриптофит, геофит, Ка, КК	нет
<i>Malaxis monophyllos</i>	3		Вахрамеева, 2007	Геофит, гемикриптофит, К	нет
<i>Mercurialis perennis</i>	?		Смирнова, Торопова, 1975	Геофит, ДК	да
<i>Moneses uniflora</i>	7?	100%?	Жмылев, нд	Ко	да
<i>Neotinea ustulata</i>	6	(54%)	Reintal et al., 2010	Геофит, К	нет
<i>Neottianthe cucullata</i>	10		Вахрамеева и др., 2014	Геофит, гемикриптофит, К	нет
<i>Ophrys apifera</i>	2		Shefferson, 2009	Геофит, К	нет
<i>O. sphegodes</i>	8	67,7 (30%)	Hutchings, 2010	Геофит, К	нет
<i>Orchis mascula</i>	3	17%	Reintal et al., 2010	Геофит, К	нет
<i>O. militaris</i>	8	25%	Вахрамеева и др., 2014	Геофит, К	нет
<i>O. morio</i>	1		Wells et al., 1998	Геофит, К	нет
<i>O. purpurea</i>			Jacquemyn et al., 2010	Геофит, К	нет
<i>O. simia</i>	2		Shefferson, 2009	Геофит, К	нет
<i>Oreorchis patens</i>			Вахрамеева и др., 2014	Геофит, КЛ и КК	да
<i>Pogonia japonica</i>	2		Tatarenko, Kondo, 2006	Геофит, КО	да
<i>Platanthera bifolia</i>	6		Вахрамеева, 2007	Геофит, К	нет
<i>P. chlorantha</i>	3		Вахрамеева, 2007	Геофит, гемикриптофит, К	нет
<i>P. ophryoides</i>	?	?	Татаренко, 1996	Геофит, КК	
<i>P. praeclara</i>	8		Sather et al., 2010	Геофит, К	?
<i>Polygonatum multiflorum</i>	1		Reintal et al., 2010	Геофит, КК	да
<i>P. odoratum</i>	1		Reintal et al., 2010	Геофит, КК	да
<i>Potentilla erecta</i>			Варлыгина, 1983	Гемикриптофит, геофит, КК	да
<i>Prasophyllum correctum</i>	5		Reintal et al., 2010	Геофит, К	нет
<i>Sanguisorba officinalis</i>	5		Ерамкова, 1994	Гемикриптофит, Ка, КК	да
<i>Schwalbea americana</i>	?		Tremblay et al., 2009	Гемикриптофит	нет
<i>Scirpus lacustris</i>	?		Shefferson, 2009	Гемикриптофит, КК	да
<i>Silene spaldingii</i>	6	79%	Shefferson, 2009	Геофит, С	нет
<i>Solidago missouriensis</i>	10		Shefferson, 2009	Гемикриптофит, ДК	да
<i>Spiranthes delitescens</i>	2		Reintal et al., 2010	Геофит (?), КК	?
<i>S. diluvialis</i>	3		Heidel, 2001	Геофит (?), КК	нет
<i>S. spiralis</i>	1		Shefferson, 2009	Геофит (?), КК	нет
<i>Trillium grandiflorum</i>			Shefferson, 2009	Геофит, К	
<i>Tulipa systola</i>	1		Reintal et al., 2010	Геофит, Л	да

Обозначения: 1 – максимальная длительность продленного покоя (годы), 2 – максимальная (средняя) доля особей с продленным покоем, 3 – источники (нд – неопубликованные данные), 4 – жизненная форма (Д – дерновинный, ДК – длиннокорневищный, К – клубневой, Ка – каудексовый, КК – короткокорневищный, КЛ – клубнелуковичный, КО – корнеотпрысковый, Л – луковичный, С – стержнекорневой, Ст – столонный), 5 – вегетативное размножение (? – сомнительные случаи).

ния» (Tarancón et al., 2017), однако распространять такие выводы на все случаи продленного покоя вряд ли целесообразно. Тем более, что покой растений контролируется сложной сетью внешних и внутренних сигналов, которая сопряжена с циклической самоорганизацией апикальной меристемы (van der Schoot, Rinne, 2011; Liu et al., 2015). Кроме того, характер вторичного покоя может изменяться с возрастом растения (Heide, Prestrud, 2005; Shefferson, 2009). К настоящему времени высказаны очень разные суждения относительно причин и значения продленного покоя. Условно их можно объединить в группы, между которыми отсутствуют резкие разграничения¹³:

И з б е г а н и е с т р е с с а. Наиболее распространенное представление, согласно которому продленный покой представляет собой адаптацию вида к непредсказуемой флюктуации условий местообитания (Lesica, Steele, 1994). Предполагается, что неблагоприятные условия вегетационного сезона, такие как засуха, переувлажнение, весенние заморозки и т.п., стимулируют вхождение растений в состояние продленного покоя (Shefferson et al., 2005; Reintal et al., 2010; Gremer, 2010; Nawryzki et al., 2011 и др.).

О с о б ы е м е с т о о б и т а н и я. На основании анализа экологических шкал сделано предположение, что продленный покой чаще всего встречается у растений, предпочитающих хорошо освещенные, сухие местообитания с бедными почвами (Reintal et al., 2010).

И з м е н е н и я к л и м а т а. Как и в двух предыдущих случаях, считается, что продленный покой индуцируется внешними условиями. Предполагается, что дальнейшее изменение климата будет провоцировать увеличение числа случаев продленного покоя (Shefferson et al., 2017).

И з б е г а н и е к о н к у р е н ц и и. Иногда утверждается, что нарушения почвы (порои) или напочвенного покрова (пожары) уменьшают выраженность продленного покоя в популяциях, т.е. снижение конкуренции стимулирует выход особей из этого состояния (Rabotnov, 1969; Coates et al., 2006).

З а т р а т ы н а р е п р о д у к ц и ю. Одно из часто высказываемых суждений, которое прямо связано с общепринятыми представлениями относительно механизмов «перерыва в цветении»

и «смерти от истощения» (монокарпического старения). Согласно этой точке зрения, вероятность перехода особи к продленному покою возрастает после ее интенсивного цветения и плодоношения (Lesica, Crone, 2007).

М и к о р о ф и я. Самое первое предположение относительно причин продленного покоя касалось связи этого явления с микорризой (Wells, 1967). В настоящее время предполагают, что метаболические затраты растения на такой покой могут восполняться за счет микотрофии (Kull, 2002; Schefferson, 2006, 2009; Tremblay et al., 2009).

П о в р е ж д е н и я р а с т е н и я. Нередко отмечают, что переход к продленному покою растений может быть связан с повреждением их побегов или корней (Gremer, 2010).

Д о л г о л е т и е. Очень редко предполагают, что продленный покой увеличивает продолжительность жизни особи (Pfeifer et al., 2006; DePrenger-Levin, 2013).

Каждая из перечисленных гипотез имеет свои весомые доводы и не менее существенные контраргументы. Так что их анализ представляет собой самостоятельную непростую задачу, которая выходит за рамки данного обзора. Именно поэтому мы ограничились только краткими формулировками. Однако необходимо отметить следующее. Во-первых, подавляющее большинство высказанных суждений, по сути, сводятся к одному вопросу: следует ли рассматривать продленный покой в рамках адаптационной парадигмы? Во-вторых, хотя и редко, но все же подчеркивается, что это явление очень разнообразно по своей природе (Nawryzki et al., 2011; Gremer et al., 2012). И последнее. Нам представляется, что основной вопрос заключается не в том, зачем растения впадают в продленный покой, а почему они не выходят из вторичного покоя в вегетационном сезоне. Однозначного ответа на него пока нет. Можно предполагать разные причины, включая, например, и несформированность почек возобновления. В связи с этим нам кажется целесообразным рассмотреть возможную связь продленного покоя с покоем корней, микорризой и судьбой особей.

Покой корней

На первый взгляд, предположение, что продленный покой связан с сезонным ростом кор-

¹³ Для уменьшения списка литературы число ссылок на публикации сокращено.

ней кажется настолько бесспорным, насколько развитие побегов растений вообще зависит от функционирования их корневых систем. Однако данных, подтверждающих это предположение, почти нет. Одним из немногих исключений стали наблюдения за развитием побегов и корней *Tulipa systola* при разных режимах увлажнения и температуры воздуха (Boeken, 1991). В популяциях этого луковичного зимнезеленого геофита в продленном покое иногда находится до 70 и 80% взрослых и молодых особей соответственно. Причем в начале сезона вегетации у них могут раскрываться почки возобновления, но побеги вскоре замирают не выходя на поверхность почвы из-за быстрой остановки роста придаточных корней в условиях засухи (Boeken, 1991). К сожалению, о покое корней известно крайне мало¹⁴.

Признается, что в отличие от почек, корни обладают только вынужденным покоем (Серебряков, 1952; van der Schoot, Rinne, 2011). Однако у некоторых растений покой корней сопровождается не только снижением метаболизма, но и изменением морфологии и цитологии их апекса (Shane et al., 2009). Причем в корневой системе в покое могут находиться не все корни, поскольку они расположены на разной глубине. В связи с этим можно предположить, что в сезонном климате многолетние корни растений, аналогично почкам побегов, проявляют коррелятивный, вынужденный и глубокий покой (Жмылев и др., 2012).

Традиционно выход растения из вторичного покоя связывают с началом роста их побегов и корней. При этом у разных видов это происходит неодинаково, что позволяет выделить три варианта: 1) развитие побегов опережает развитие корней, 2) развитие корней опережает развитие побегов, 3) реже побеги и корни развиваются одновременно (Steinaker, Wilson, 2008; Steinaker et al., 2010). Очевидно, что только в двух последних случаях можно предполагать, что продленный покой связан с недоразвитием корней. К таким видам относятся орхидные, для которых характерны 2-я и 3-я модели, а также геофиты, у которых все корни отмирают с наступлением вторичного покоя. При этом нельзя исключить того, что продленный покой у геофитов может быть связан не с остановкой роста корней, а с ослаблением их контрактильной деятельности. Если это действительно так, то осо-

бого внимания заслуживают те виды, которые могут жить не только как геофиты, но и как микриптофиты (например, *Malaxis monophyllos* или *Neottianthe cucullata*).

Микориза

Специальных исследований, связывающих микоризный статус растения с явлением продленного покоя, проведено не было. Однако нельзя не отметить, что для большинства растений с продленным покоем типично образование так называемых «эксплуативных» микориз (Brundrett, 2004). В связи с этим мы считаем необходимым кратко рассмотреть некоторые явления.

М и к о г е т е р о т р о ф и я – тип симбиоза, подразумевающий вовлечение трех партнеров (два растения и один микобионт). Среди них одно из растений (с ограниченными или полностью отсутствующими способностями к фотосинтезу) проявляет себя как паразит мутуалистической микоризы гриба и автотрофного зеленого (обычно древесного) растения, получая из этого источника как органическое, так и минеральное питание. Микогетеротрофия может иметь место как на отдельных онтогенетических стадиях, так и на протяжении всего жизненного цикла (Smith, Read, 2008). Яркий пример растений с продленным покоем – орхидные. Все представители этого семейства микогетеротрофны на ранних стадиях развития, а некоторые сохраняют облигатную зависимость от грибного партнера на протяжении всей жизни.

М и к с о т р о ф и я (частичная микогетеротрофия). В этом случае растение сохраняет способность к фотосинтезу, но использует микобионт в качестве дополнительного источника углерода. «Смешанное питание» часто встречается в самых разных эволюционных линиях растений. При этом разные органы растения получают углерод из разных источников. Согласно данным, полученным методом анализа стабильных изотопов (¹³C), листья и плоды растений-миксотрофов содержат углерод, полученный в основном в результате фотосинтеза, а подземные органы содержат углерод, поступающий от грибного партнера. Вышеизложенное позволяет иначе взглянуть на проблему продленного покоя, по крайней мере, для орхидных (табл. 1). Покоящиеся подземные органы этих растений вполне способны получать углерод от микобионта. Интересно, что альбиносные формы, ха-

¹⁴ В отличие от побегов за покоящиеся корни могут быть приняты прекратившие свой рост детерминированные корни (Shishkova et al., 2008).

рактерные для многих орхидных, в том числе представителей рода *Epipactis*, склонны к более протяженному покою, чем зеленые особи того же вида (Selosse et al., 2017). В пользу гипотезы о том, что микориза способна поддерживать растение, находящееся в состоянии покоя, может свидетельствовать также и то, что у орхидных часто заселяются грибом и служат «депо» микобионта именно долгоживущие и потенциально покоящиеся ризомы, а не быстро отмирающие корни (Smith, Read, 2008).

Мицелиальные сети. Существование мицелиальных сетей, связывающих воедино бесхлорофилльные и автотрофные растения, может иметь отношение и к такому феномену, как синхронность покоя у гетеротрофных растений. По наблюдениям авторов, цветение и образование семян у *Neottia nidus-avis* и *Monotropa hypopithys* происходит одновременно (хотя и не ежегодно) для большого числа особей. Аналогичные данные были получены для американских видов *Monotropaceae*, что авторы исследования объясняют ограниченностью поставляемых микобионтом ресурсов и его фенологией (Merckx, 2013). Однако следует отметить, что выявление роли микоризы в продленном покое растений требует проведения дальнейших исследований.

Судьба особи

Для объяснения продленного покоя важно иметь информацию об особях, которые имеют в истории своей жизни такую стадию. К сожалению, этому не всегда уделяют внимание¹⁵. Фактический материал, имеющийся в нашем распоряжении, позволяет предполагать, что возможны разные ситуации¹⁶.

Размер особи. Для большинства изученных популяций отмечается, что в продленный покой (иногда и весьма продолжительный) чаще впадают небольшие по высоте и мощности побегов особи. Полагают, что это связано с их повышенной чувствительностью к стрессу, по сравнению с крупными особями. Исключений пока крайне мало. Например, в светлых лесах вероятность продленного покоя выше у крупных особей *Orchis purpurea*, тогда как в темных лесах связь между продленным покоем и размером особей этой орхидеи вообще не обнаруживается (Jacquemyn et al., 2010).

Возрастное состояние. Может создаться впечатление, что продленный покой не приурочен к какому-то одному этапу постэмбрионального развития растений. Иногда утверждают, что он не связан с возрастом (Shefferson, 2006)¹⁷.

Однако это не всегда так, по крайней мере, доля особей с таким покоем в разных возрастных группах неодинакова. Например, за несколько десятилетий в одной из подмосковных популяций *Dactylorhiza incarnata* во вторичном покое пребывали 22% ювенильных, 26% имматурных, 42% взрослых виргинильных и 26% генеративных особей. У *Platanthera chlorantha* состояние продленного покоя обычно обнаруживается у ювенильных и имматурных особей (Вахрамеева и др., 2014), у *Tulipa systola* – в основном у молодых (Boeken, 1991), а у *Sanguisorba officinalis* – во всех возрастных состояниях, кроме старых генеративных и сенильных (Ермакова, 1994). Напротив, у *Festuca pratensis* и *Calamagrostis arundinacea* продленный покой известен только для сенильных растений (Ермакова, 1989; Уланова, 1995). Примечательно, что продолжительность продленного покоя у разных возрастных групп также различна (табл. 2).

Длительность жизни. Данные о продолжительности жизни особей, которые пребывали в продленном покое, малочисленны и противоречивы. Часто отмечают, что вероятность смерти особей возрастает с увеличением продолжительности их продленного покоя. Например, у *Caladenia macroclavia* смертность особей после одного года покоя составляла почти 10%, а после двух лет – 80% (Tremblay et al., 2009). Напротив, для других видов указывается, что длительность жизни особей, которые находились в продленном покое, заметно больше по сравнению с особями, у которых такого покоя не было. Так, максимальный срок жизни растений *Platanthera praeclara* в одной из популяций Миннесоты не превышал 14 (цветущие) или 17 лет (вегетирующие). А вот особи, которые хотя бы один раз находились в однолетнем продленном покое, не отмирали в течение 25 лет (Sather, Anderson, 2010). На основании подобных фактов иногда предполагают, что продленный покой увеличивает продолжительность жизни растений (Pfeifer et al., 2006; DePrenger-Levin, 2013) или является проявлением старения (Jacquemyn et al., 2010).

¹⁵ Зарубежные коллеги обычно выделяют в популяциях только вегетативные и генеративные особи, подразделяя их на группы, в частности, по высоте растений.

¹⁶ См. ссылку ¹³.

¹⁷ Позже этот автор предположил, что вероятность продленного покоя изменяется в онтогенезе, возрастая в начале и в конце жизни особи (Shefferson, 2009).

В ы х о д и з п о к о я. К сожалению, очень редко проводят сравнение особей до и после продленного покоя. Обычно исследователи регистрируют, что генеративные особи после продленного покоя в одних случаях сразу продолжают цвести, в других – не цветут, а если и зацветают, то спустя год или более. Данных об изменениях онтогенетического возраста чрезвычайно мало. В частности, в популяциях *Platanthera bifolia* очень редко встречаются молодые особи, которые после продленного покоя переходят в следующее возрастное состояние (Вахрамеева и др., 2014). Напротив, *Orchis mascula* после вступления в имматурный период развития может на 1–2 года снова вернуться к подземной жизни (Татаренко, 1996). В связи с этим особенный интерес вызывают результаты изучения возрастных переходов в посадках *Fritillaria meleagroides*. В течение четырех лет исходно генеративные особи этого луковичного геофита проявили широкую поливариантность онтогенетического развития, включая все возможные возрастные состояния после выхода из продленного покоя (Марков, Идрисова, 1998). Вегетативное размножение у этого растения происходит с омоложением (Татаренко, неопубликованные данные), что не позволяет полностью исключить сомнения в результатах, которые касаются продленного покоя.

Заключение

Скепсис относительно продленного покоя у растений может быть вызван двумя причинами. Во-первых, поскольку покой вообще связан с

метаболическими затратами, то продленный покой (особенно продолжительный) кажется в этом смысле каким-то несуразным явлением. Во-вторых, существует склонность растений к вегетативному размножению, которая заставляет сомневаться в том, что мы имеем дело с покоем одной и той же особи. Однако все остальное (изложено выше), на наш взгляд, свидетельствует о том, что явление «спящие красавицы» гораздо чаще встречается среди растений, чем это известно сейчас (хотя бы только в сезонном климате или, по крайней мере, среди геофитов). Несомненно, что эти скрытые от наблюдателя особи не только имеют существенное значение в динамике ценопопуляций, но и понижают адекватность интерпретации результатов ее изучения.

Между тем природа продленного покоя остается пока малопонятной. Возможно, она более разнообразна, чем покой почек. Об этом, как нам представляется, свидетельствует изложенный выше материал. Если это действительно так, то в современном восприятии «продленного покоя» мы склонны выделить несколько вариантов (моделей), используя для их обозначения следующие условные названия.

1. «Продленный покой s. str.». Почки возобновления особи не раскрываются в сезон вегетации (побеги и корни не развиваются) в силу ее пониженной жизнеспособности, нарушения механизма вторичного покоя, недостатка запасных веществ или локального «стресса».

2. «Ложный покой». Почки возобновления раскрываются после окончания вторичного

Т а б л и ц а 2

Продолжительность продленного покоя орхидных в разных возрастных состояниях (по: Вахрамеева, 2007). [среднее число лет, в скобках амплитуда в годах]

Вид	Возрастные состояния			
	ювенильные	имматурные	взрослые виргинильные	генеративные
<i>Dactylorchiza fuchsia</i>	1, 5 (1–4)	1,7 (1–3)	1,8 (1–3)	1,3 (1–3)
<i>Dactylorchiza incaranata</i>	2,3 (1–4)	1,7 (1–4)	1,4 (1–3)	1,8 (1–4)
<i>Malaxis monophyllos</i>	1,6 (1–3)	1,3 (1–2)	1,2 (1–2)	1,1 (1–2)
<i>Platanthera bifolia</i>	2,9 (1–4)	1,6 (1–4)	1,7 (1–6)	1,5 (1–4)
<i>Platanthera chlorantha</i>	1,3 (1–3)	1,2 (1–2)	1,3 (1–3)	1,4 (1–3)

покоя, но побеги быстро замирают из-за недоразвития корневой системы и не выходят на поверхность.

3. «Продленный покой как стадия онтогенеза». Особь выходит из вторичного покоя с началом сезона вегетации, но не образует надземных побегов, поскольку подземная стадия является необходимым этапом ее индивидуального развития (исключая первые этапы постэмбрионального развития, например, орхидных). На самом деле этот вариант необходимо исключить из продленного покоя в смысле его понимания зарубежными коллегами (см. пункт 1). Ведь как такового покоя нет, но побег развивается исключительно подземно. Однако это влечет за собой корректировку общепризнанного определения явления продленного покоя.

4. «Старческий продленный покой». Условно мертвая особь, тело которой в силу своей массы отмирает не сразу, так что сохраняющиеся живые почки могут раскрыться в отдельные годы.

Перечисленные варианты (модели) – это конечно предварительная оценка разнообразия явлений, которые скрываются под названием «продленный покой растений». Степень ее адекватности, бесспорно, покажет время. Нам остается только надеяться, что все изложенное будет иметь определенный эффект в познании природы продленного покоя. При этом необходимо заметить, что за бортом этого краткого обзора осталось еще много интересных вопросов. В частности, причастность к продленному покою вирусов, бактерий и немикоризных грибов, которые живут в организме растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Былова А.М. Молокан татарский / Биологическая флора Московской области. Вып. 2. М., 1975. С. 175–186 [Bylova A.M. Molokan tatarskii / Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 2. M., 1975. S. 175–186].
- Варлыгина Т.И. Динамика численности, возрастных спектров и продуктивности ценопопуляций лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.). Дис. ... канд. биол. наук (рукопись). М., 1985. 195 с. [Varlygina T.I. Dinamika chislennosti, vozrastnykh spektrov i produktivnosti tsenopopulyatsii lapchatki pryamostoyachei (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.). Dis. ... kand. biol. nauk (rukopis'). M., 1985. 195 s.].
- Вахрамеева М.Г. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Бот. журн. 2006. № 11. С. 1683–1695 [Vakhrameeva M.G. Ontogenez i dinamika populyatsii *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Bot. zhurn. 2006. № 11. S. 1683–1695].
- Вахрамеева М.Г. Жизнь популяций евроазиатских наземных орхидных. // Вестн. ТвГУ. Сер. Биол. экол. 2007. № 3. С. 75–83 [Vakhrameeva M.G. Zhizn' populyatsii evroaziatskikh nazemnykh orkhidnykh. // Vestn. TvGU. Ser. Biol. ekol. 2007. № 3. S. 75–83].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М., 2014. 437 с. [Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana). M., 2014. 437 s.].
- Ермакова И.М. Поведение вида в широком диапазоне условий (на примере овсяницы луговой) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Вып. 2. С. 113–123 [Ermakova I.M. Povedenie vida v shirokom diapazone uslovii (na primere ovyanitsy lugovoi) // Byul. MOIP. Otd. biol. 1989. Vyp. 2. S. 113–123].
- Ермакова И.М. Поведение кровохлебки лекарственной на лугу и в посеве // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Вып. 1. С. 67–79 [Ermakova I.M. Povedenie krovokhlebki lekarstvennoi na lugu i v poseve // Byul. MOIP. Otd. biol. 1994. Vyp. 1. S. 67–79].
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2005. 256 с. [Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. Biomorfologiya rastenii: illyustrirovanniy slovar'. M., 2005. 256 s.].
- Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А., Жмылева А.П. Сезонное развитие растений: разнообразие вторичного покоя / Актуальные проблемы экологии и природопользования. Вып. 14. Ч. 1. М., 2012. С. 155–160 [Zhmylev P.Yu., Karpukhina E.A., Zhmyleva A.P. Sezonnoe razvitie rastenii: raznoobrazie vtovichnogo pokoya / Aktual'nye problemy ekologii i prirodnopol'zovaniya. Vyp. 14. Ch. 1. M., 2012. S. 155–160].
- Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. М., 2005. 736 с. [Kuznetsov V.V., Dmitrieva G.A. Fiziologiya rastenii. M., 2005. 736 s.].
- Марков М.В., Идрисова Г.И. Поливариантность развития и разногодичного ритма активности особей *Fritillaria meleagroides* в условиях интродукции // Флора и растительность Тверской области. Тверь, 1998. С. 55–81 [Markov M.V., Idrisova G.I. Polivariantnost' razvitiya i raznogodichnogo ritma aktivnosti osobei *Fritillaria meleagroides* v usloviyakh introduktsii. // Flora i rastitel'nost' Tverskoi oblasti. Tver', 1998. S. 55–81].
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 390 с. [Serebryakov I.G. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rastenii. M., 1952. 390 s.].
- Смирнова О.В., Торопова Н.А. Пролесник многолетний / Биологическая флора Московской области. Вып. 2. М., 1975. С. 111–123 [Smirnova O.V., Toropova N.A. Prolesnik mnogoletnii / Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 2. M., 1975. S. 111–123].
- Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с. [Tatarenko I.V. Orkhidnye Rossii: zhiznennye formy, biologiya, voprosy okhrany. M., 1996. 207 s.].
- Терминология роста и развития растений. М., 1982. 96 с. [Terminologiya rosta i razvitiya rastenii. M., 1982. 96 s.].
- Уланова Н.Г. Вейник тростниковидный / Биологическая

- флора Московской области. Вып. 11. М., 1995. С. 72–90 [Ulanova N.G. Veinik trostnikovidnyi / Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Вып. 11. М., 1995. С. 72–90].
- Alexander H.M., Slade N.A., Kettle W.D., Pittman G.L., Reed A.W. Detection, survival rates and dynamics of a cryptic plant, *Asclepias meadii*: Applications of mark-recapture models to long-term monitoring studies // *J. Ecol.* 2009. Vol. 97. P. 267–276.
- Anderson J.V., Horvath D.P., Chao W.S., Foley M.E. Bud dormancy in perennial plants: a mechanism for survival/ Dormancy and resistance in harsh environments. Berlin, 2010. P. 69–90.
- Boeken B. Above-ground emergence in the desert tulip *Tulipa systola* Stapf. in the Negev desert of Israel // *Funct. Ecol.* 1991. Vol. 5. P. 705–712.
- Brzosko E. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (north-east Poland) // *Bot. J. Linn. Soc.* 2002. Vol. 139. P. 67–77.
- Brundrett M.C. Diversity and classification of mycorrhizal associations // *Biol. Rev.* 2004. Vol. 79. P. 473–495.
- Chao W.S., Dogramaci M., Horvath D.P., Foley M.E., Anderson J.V. Dormancy induction and release in buds and seeds / *Advances in Plant Dormancy*. Cham, Switzerland, 2015. P. 235–256.
- Considine M.J., Considine J.A. On the language and physiology of dormancy and quiescence in plants // *J. Exp. Bot.* 2016. Vol. 67. P. 3189–3203.
- DePrenger-Levin M.E., Neale J.M.R., Grant T.A., Dawson C., Baytok Y.E. Life history and demography of *Astragalus microcymbus* Barneby (Fabaceae) // *Nat. Areas J.* 2013. Vol. 33. P. 264–275.
- Ellis M.M., Williams J.L., Lesica P., Bell T.J., Bierzychudek P., Bowles M., Crone E.E., Doak D.F., Ehrlén J., Ellis-Adam A., McEachern K., Ganesan R., Latham P., Luijten S., Kaye T.N., Knight T.M., Menges E.S., Morris W.F., den Nijs H., Oostermeijer G., Quintana-Ascencio P.F., Shelly J.S., Stanley A., Thorpe A., Ticktin T., Valverde T., Weekley C. Matrix population models from 20 studies of perennial plant populations // *Ecol.* 2012. Vol. 93. P. 951.
- Eshel D. Bridging dormancy release and apical dominance in potato tuber / *Advances in plant dormancy*. Springer Publ. Switzerland., 2015. P. 187–196.
- Gremer J.R. Causes and consequences of prolonged dormancy: why stay belowground? Teses diss. ... prof. papers. P. 175. 2010. 132 p.
- Gremer J.R., Crone E.E., Lesica P. Are dormant plants hedging their bets? Demographic consequences of prolonged dormancy in variable environments // *Amer. Nat.* 2012. Vol. 179. P. 315–327.
- Gremer J.R., Sala A. It is risky out there: the costs of emergence and benefits of prolonged dormancy // *Oecol.* 2013. Vol. 172. P. 937–947.
- Hawryzki A.R., Allen G.A., Antos J.A. Prolonged dormancy in the geophyte *Allium amplexans* on Vancouver Island. // *Bot.* 2011. Vol. 89. P. 737–744.
- Heide O.M., Prestrud A.K. Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear // *Tree Physiol.* 2005. Vol. 25. P. 109–114.
- Heidel B. Monitoring Ute ladiesi-tresses (*Spiranthes diluvialis*), in Jefferson County, Montana, 1996–2000 / Report Bureau Land Management. Montana Nat. Heritage Program, Helena, 2001. 10 p.
- Hutchings M.J. The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* Mill. III. Demography over three decades // *J. Ecol.* 2010. Vol. 98. P. 867–878.
- Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. Size-dependent flowering and costs of reproduction affect population dynamics in a tuberous perennial woodland orchid // *J. Ecol.* 2010. Vol. 98. P. 1204–1215.
- Keilin D. The Leeuwenhoek lecture. The problem of anabiosis or latent life: history and current concept // *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 1959. Vol. 150. P. 149–191.
- Kéry M., Gregg K.B., Schaub M. Demographic estimation methods for plants with unobservable life-states // *Oikos.* 2005. Vol. 108. P. 307–320.
- Kull T. Population dynamics of north temperate orchids / *Orchid biology: reviews and perspectives*. VIII. Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 139–165.
- Lang G.A., Early J.D., Martin G.C., Darnell R.L. Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research // *Hort Sci.* 1987. Vol. 22. P. 371–377.
- Lesica P., Crone E.E. Causes and consequences of prolonged dormancy for an iteroparous geophyte, *Silene spaldingii* // *J. Ecol.* 2007. Vol. 95. P. 1360–1369.
- Lesica P., Steele B.M. Prolonged dormancy in vascular plants and implications for monitoring studies // *Nat. Areas J.* 1994. Vol. 14. P. 209–212.
- Liu Z., Zhu H., Abbott A. Dormancy behaviors and underlying regulatory mechanisms: from perspective of pathways to epigenetic regulation / *Advances in plant dormancy*. Springer Publ. Switzerland, 2015. P. 75–105.
- Merckx V. (ed.) *Mycoheterotrophy: The biology of plants living on fungi*. Berlin, 2013. 356 p.
- Pfeifer M., Wiegand K., Heinrich W., Jetschke G. Longterm demographic fluctuations in an orchid species driven by weather: implications for conservation planning // *J. Appl. Ecol.* 2006. Vol. 43. P. 313–324.
- Rabotnov T.A. On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural conenoses // *Vegetatio*. 1969. Vol. 19. P. 87–95.
- Reintal M., Tali K., Haldna M., Kull T. Habitat preferences as related to the prolonged dormancy of perennial herbs and ferns // *Pl. Ecol.* 2010. Vol. 210. P. 111–123.
- Rohde A., Bhalerao R.P. Plant dormancy in the perennial context // *Trends Pl. Sci.* 2007. Vol. 12. P. 217–223.
- Sather N., Anderson D. Twenty-five years of monitoring the western prairie fringed orchid (*Platanthera Sheviak* & Bowles) in Minnesota / 22nd North American Prairie Conference. Tallgrass Prairie Center, Univ. N. Iowa, Cedar Falls, 2010. P. 126–134.
- Selosse M.-A., Bocayuva M.F., Kasuya M.C.M., Courty P.-E. Mixotrophy in mycorrhizal plants: Extracting carbon from mycorrhizal networks/ *Molecular mycorrhizal symbiosis*. L., 2017. P. 451–471.
- Shane M.W., McCully M.E., Canny M.J., Pate J.S., Ngo H., Mathesius U., Cawthray G.R., Lambers H. Summer dormancy and winter growth: root survival strategy in a perennial monocotyledon // *New Phytol.* 2009. Vol. 183. P. 1085–1096.
- Shefferson R.P. Survival costs of adult dormancy and the confounding influence of size in lady's slipper orchids, genus *Cypripedium* // *Oikos*, 2006. Vol. 115. P. 253–262.
- Shefferson R.P. The evolutionary ecology of vegetative dormancy in mature herbaceous perennial plants // *J. Ecol.* 2009. Vol. 97. P. 1000–1009.

- Shefferson R.P., Kull T., Tali K. Adult whole-plant dormancy induced by stress in long-lived orchids // *Ecol.* 2005. Vol. 86. P. 3099–3104.
- Shefferson R.P., Mizuta R., Hutchings M.J. Predicting evolution in response to climate change: the example of sprouting probability in three dormancy-prone orchid species. // *R. Soc. open sci.* 2017. Vol. 4. P. 160647. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.160647>
- Shishkova S., Rost T.L., Dubrovsky J.G. Determinate root growth and meristem maintenance in angiosperms // *Ann. Bot.* 2008. Vol. 101. P. 319–340.
- Smith S.E., Read D.J. *Mycorrhizal Symbiosis*. N.Y., 2008. 798 p.
- Steinaker D.F., Wilson S.D. Phenology of fine roots and leaves in forest and grassland // *J. Ecol.* 2008. Vol. 96. P. 1222–1229.
- Steinaker D.F., Wilson S.D., Peltzer D.A. Asynchronicity in root and shoot phenology in grasses and woody plants // *Glob. Change Biol.* 2010. Vol. 16. P. 2241–2251.
- Summerhayes V.S. *Wild orchids of Britain*. L., 1951. 366 p.
- Tamm C.O. Observations on reproduction and survival of some perennial herbs // *Bot. Not.* 1948. Vol. 3. P. 305–321.
- Tamm C.O. Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots // *Oikos*. 1972. Vol. 23. P. 23–38.
- Tarancón C., González-Grandío E., Oliveros J.C., Nicolas M., Cubas P. A conserved carbon starvation response underlies bud dormancy in woody and herbaceous species // *Front. Pl. Sci.* 2017. Vol. 8. P. 788. doi: 10.3389/fpls.2017.00788
- Tatarenko I.V., Kondo K. Population biology of *Pogonia japonica* in Russia and Japan // *Pl. Sp. Biol.* 2006. Vol. 21. P. 185–192.
- Tremblay R. L., Pérez M.-E., Larcombe M., Brown A., Quarmby J., Bickerton D., French G., Bould A. Dormancy in *Caladenia*: a Bayesian approach to evaluating latency // *Aust. J. Bot.* 2009. Vol. 57. P. 340–350.
- Van der Schoot C., Rinne P.L. *Dormancy cycling at the shoot apical meristem: transitioning between self-organization and self-arrest* // *Pl. Sci.* 2011. Vol. 180. P. 120–131.
- Wells T.C.E. Changes in a population of *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. at Knocking Hoe National Nature Reserve, Bedfordshire, 1962–65. // *J. Ecol.* 1967. Vol. 55. P. 83–99.
- Wells T.C.E., Rothery P., Cox R., Samford S. Flowering dynamics of *Orchid morio* L. and *Herminium monorchis* (L.) R.Br. at two sites in eastern England // *Bot. J. Linn. Soc.* 1998. Vol. 126. P. 39–48.
- Withers P.C., Cooper C.E. Metabolic depression: a historical perspective // *Prog. Mol. Subcell. Biol.* 2010. Vol. 49. P. 1–23.

Поступила в редакцию / Received 21.09.2017
Принята к публикации / Accepted 18.12.2017

«SLEEPING BEAUTIES»: A REVIEW OF DIVERSITY OF PROLONGED DORMANCY IN PLANTS

P.Yu. Zhmylev¹, I.V. Tatarenko², M.G. Vakhrameeva³, E.Yu. Voronina⁴, G.A. Lazareva⁵, V.P. Prohorov⁶

By now, prolonged dormancy has been observed in populations of 112 species, 58 genera and 21 family of flowering herbs and ferns. However, the reasons causing plant dormancy for longer than usual seasonal break in vegetation, are poorly understood. Here we reviewed a taxonomic diversity, dormancy patterns and hypotheses explaining prolonged dormancy. A wide range of causes and processes behind the prolonged dormancy revealed that it is not uniform; the term itself requires revision.

Key words: plant dormancy, prolonged dormancy, bud dormancy, root dormancy, plant populations, mycorrhiza.

¹ Zhmylev Pavel Jurevich, Geobotany Department, Faculty of Biology, Moscow State Lomonosov University (zhmylev@gmail.com); ² Tatarenko Irina Vasilievna, Research and Education Center, Moscow Pedagogical State University (tulotis@yandex.ru); ³ Vakhrameeva Maria Georgievna, Geobotany Department, Faculty of Biology, Moscow State Lomonosov University (mvakhrameeva@gmail.com); ⁴ Voronina Elena Yurievna, Mycology and Algology Department, Faculty of Biology, Moscow State Lomonosov University (mvsadnik@list.ru); ⁵ Lazareva Galina Aleksandrovna, Department of Ecology and Earth Science, State University “Dubna” (lazarevg@mail.ru); ⁶ Prokhorov Vladimir Petrovich, Mycology and Algology Department, Faculty of Biology, Moscow State Lomonosov University (prokhorovvp@mail.ru).