

УДК 581. 432, 581.435

Марков М.В., Юсуfoва В.З., Тляшев И.И.

(г. Москва)

ПРИМОРДИИ БОКОВЫХ КОРНЕЙ В ЗАРОДЫШАХ СЕМЯН
НЕКОТОРЫХ ДВУДОЛЬНЫХ ОДНОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ

Аннотация. На материале фотографий анатомических срезов рассмотрены примеры заложения примордиев боковых корней в первичных (зародышевых) корнях покоящихся семян ряда однолетних растений. Обсуждается возможная биологическая роль раннего ветвления корня в эмбриогенезе. Число лучей первичной ксилемы (у исследованных объектов их было по 4) имеет важное значение в формировании корневой системы, и его влияние можно наблюдать иногда вплоть до репродуктивной фазы. У *Impatiens noli-tangere* формирование примордиев, а затем и самих боковых корней наблюдалось как от ксилемных, так и от флоэмных групп.

Ключевые слова: гипокотиль, коллет, примордий, зародышевый корень, *Impatiens*, *Echinocystis*, инициали боковых корней.

M. Markov, V. Yusufova, I. Tlyashev

(Moscow)

THE LATERAL ROOT PRIMORDIA IN THE SEED EMBRYO
OF SOME DICOTYLEDONOUS ANNUAL PLANTS

Abstract. Some examples of lateral root primordia formation in the embryo primary roots of the dormant seeds in some annual plants are shown. The biological importance of early root branching during the embryogenesis is discussed. The number of a primary xylem rays (there were 4 in all our objects) is of value in a root system formation and its influence could be observed sometimes until reproductive phase. In *Impatiens noli-tangere* root primordia and then lateral roots formation was observed from primary xylem as well as from primary phloem groups.

Key words: hypocotyle, collet, primordium, embryo primary root, *Impatiens*, *Echinocystis*, lateral root initials

Несмотря на весьма важную роль корней в жизни растений, включая культурные возделываемые растения, в усилении которых в первую очередь заинтересован человек, до сих пор в литературе обнаруживается меньшее внимание к корневым системам по сравнению с системами побегов и, как следствие, меньшая изученность анатомии и морфологии корней и корневых систем. Лишь относительно недавно осознание

большого своеобразия, а подчас и уникальности строения проростков злаков привело к существенному уточнению терминологии и введению многих новых терминов: узел щитка, коллет, колеоптилярный узел, мезокотиль, колеориза [23; 24].

В настоящее время можно наблюдать снижение интереса к анатомическим исследованиям растений. Причины этого видятся не только в известной трудоемкости проведения подобных исследований, но и в создавшейся иллюзии завершенности наших знаний по данной тематике. И все же, несмотря на значительный возраст анатомии растений как науки, ведущей свое начало от первых представлений о клетке, полученных Робертом Гуком и другими микроскопистами, приходится признать далекими от окончательного решения многие вопросы внутреннего строения растений и особенно подземных органов в их онтогенетической динамике. Хотя в конце XIX и начале XX века [2] вопросы ветвления корней, начиная с корня зародыша в эмбриогенезе, попали в учебные руководства, до сих пор налицо неустоявшаяся и недостаточно развитая терминология, необоснованное сужение набора объектов вплоть до уровня хрестоматийного учебника, исключение анатомических признаков из описаний онтогенезов растений и, как следствие, — недооценка одного из важнейших показателей структурного биологического разнообразия растений земного шара. Признавая важность концентрирующих внимание исследователей модельных объектов, подобных резуховидке Таля (*Arabidopsis thaliana*), конечно же, нельзя недооценивать наблюдающегося в природе разнообразия, затрагивающего строение и развитие даже таких консервативных органов, как корни.

Для примера процитируем всего две работы, претендующие на обобщение наших знаний о формировании корней. За исключением первичного корня, вся корневая система развивается в постэмбриогенезе [14, с. 212]. Положение инициалей боковых корней на вертикальной оси предсказать сложно, хотя заложение их (боковых корней) вблизи кончика материнского корня исключено [17, с. 68].

Цель настоящей работы — оспорить два процитированных тезиса, показать примеры заложения (первоначального развития) боковых корней в эмбриогенезе и различий в анатомии зародышей семян и проростков ряда двудольных однолетних растений и, обсудив терминологические сложности, предложить и/или уточнить ряд терминов для усовершенствования языка анатомии семенных растений как классической ботанической дисциплины.

Объекты и методы

Объектами послужили однолетние растения из семейств Balsaminaceae (*Impatiens noli-tangere*, *I. parviflora*, *I. glandulifera*, *I. balsamina*) и Cucurbitaceae (*Echinocystis lobata*), корни которых анатомировали со стадии зачатков в зародышах семян. Продольные и поперечные срезы делали техническими лезвиями от руки или на замораживающем микротоме. Фотографирование срезов после окрашивания (флороглюцин + HCl) или других процедур, способствующих просветлению и контрастированию объекта (обработка глицерином, иногда подсушивание срезов), осуществляли при помощи цифровой камеры Nikon L-22. Фотографии начальных стадий прорастания позволили выявить локализацию в гипокотиле и корнях проростков антоциана, маркирующего апикальные меристемы корневых примордиев у недотрог.

Результаты и их обсуждение

На фото 1, 2 можно видеть поперечный срез зародыша свежесозревшего семени недотроги обыкновенной, зафиксированного сразу после раскрытия автомеханохорного плода. Можно видеть восемь корневых примордиев, располагающихся крест-накрест по четыре (показано стрелками).

На фото 2, кроме того, показаны две начальных стадии прорастания семени недотроги обыкновенной: появление коллета с окрашенными антоцианом кончиками корневых примордиев и превращение примордиев в боковые корни, а также срез через коллет зародыша семени, прорастание которого уже началось.

Фото 1. Поперечный срез через корневую (и гипокотильярную) часть зародыша свежесозревшего семени недотроги обыкновенной.

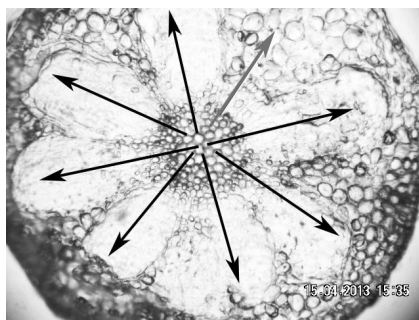
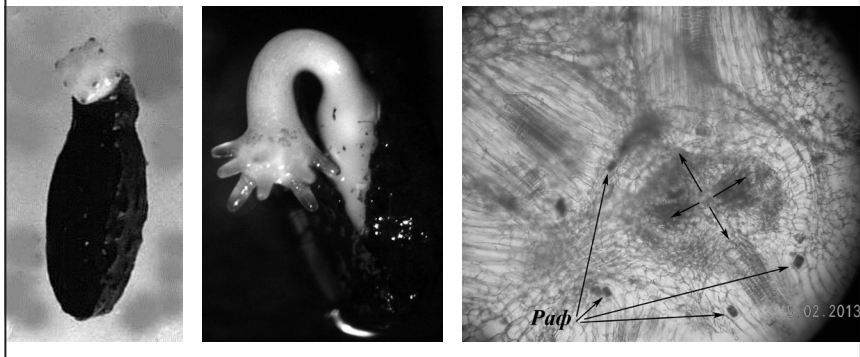


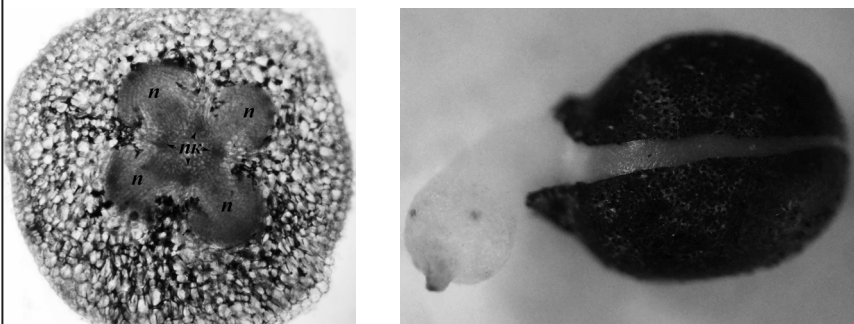
Фото 2. Антоциановые «маркеры» тронувшихся в рост примордиев боковых корней, вид коллета с отходящими от него боковыми корнями и поперечный срез через коллет с показом ориентации проводящих пучков едва начавших рост боковых корней и рафид (Раф) у недотроги обыкновенной.



Крупномасштабный снимок позволил не только выделить сформированные крест-накрест четверками (по причине тетрархности) и тронувшиеся в рост примордии боковых корней, но и отметить присутствие в их клетках рафид.

На приведенном срезе едва начавшего набухание зародыша семени *I. balsamina* можно видеть также четверку немедленно тронувшихся в рост боковых корней, но заложились они напротив флоэмных групп. При этом у всех примордиев уже хорошо выражены кармашки, содей-

Фото 3. Слева – поперечный срез через коллет зародыша семени недотроги бальзаминовой, едва начавшего набухать, с 4 корневыми примордиями (п), отходящими от флоэмных групп, а не от лучей первичной ксилемы (пк) и хорошо выраженными кармашками; справа – наклюнувшееся семя с «клювиком» главного корня и антоциановыми «маркерами» примордиев боковых корней



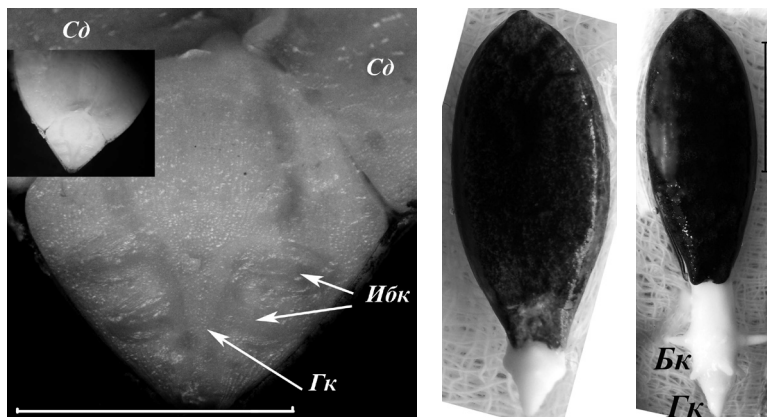
ствующие развитию и выходу боковых корешков через кору главного корня [4]. У остальных двух видов недотрог (н. мелкоцветковой и н. железконосной) 4 примордия боковых корней обнаружены также в семенах, не начавших прорастание.

Таким образом, наблюдаемая картина позволяет усомниться и в процитированном выше категорическом отрицании Дж. Малами возможности заложения боковых корней в непосредственной близости от кончика главного корня, и в утверждении В. Грюнвальда с соавторами, что вся корневая система за исключением зародышевого корня развивается в постэмбриогенезе. Уже в ходе эмбриогенеза семени у представителей семейства *Balsaminaceae* недотрог имеет место ветвление главного (зародышевого) корня и уход в состояние зимнего покоя зародышей с отчасти преформированной корневой системой.

Фото 4 дает наглядное представление о том, как выглядят примордии (инициали) боковых корней на продольном срезе зародышевого (главного) корня в семени эхиноцистиса лопастного и развитие в ходе прорастания боковых корней из примордиев, заложившихся еще в ходе эмбриогенеза.

В отличие от корней, развивающихся из корневой меристемы зародыша, а следовательно, возникающих на его корневом полюсе, и всех их ответвлений, образующихся в обычной последовательности, корни, развитие которых происходит иными способами, называют придаточ-

Фото 4. Семядоли (Сд), главный (Гк) и инициали боковых (Ибк) корней на срезе набухшего, но не прорастающего семени эхиноцистиса (слева вверху в двух масштабах, длина масштабной линейки 1 мм) и стадии прорастания с активизацией роста главного (Гк) и боковых (Бк) корней (длина масштабной линейки 5 мм).



ными корнями — по К. Эсау [9, с.418]. А далее читаем — у злаков некоторые из *придаточных корней закладываются еще в зародыше*, в котором в этом случае, помимо первичного корешка, можно наблюдать еще два или более корневых примордия, расположенных на гипокотиле. Все эти примордии по большей части объединяют под названием «зародышевые корни» [9, с. 419].

У кукурузы первичный корень зародыша покрыт колеоризой и начинает расти вскоре после набухания. У зрелой зерновки в основании первого междоузлия побега бывает развито обыкновенно два или более адвентивных «семинальных» корней [16]. На 45–50-й день после опыления зародыш содержит 5–6 листовых примордиев, полностью дифференцированный примордий главного (первичного) корня и примордии одного или двух вторичных корней. Почему эти так называемые семинальные корни считаются адвентивными (т. е. придаточными), авторы оставляют без пояснений.

И.Г. Серебряковым [7] в его классической монографии корням уделяется очень мало места — в основном, в последней главе. В частности, он пишет, что «при боковом ветвлении боковые корни появляются ниже, позади точки роста корня, отделяясь от нее зоной роста и корневых волосков. Они с самого начала занимают подчиненное боковое положение на растущем корне, который здесь и является главным корнем. Как правило, боковое ветвление протекает в акропетальном порядке, но, в отличие от побега, — эндогенно» [7, с. 342].

В англоязычной зарубежной литературе главный (он же зародышевый) корень обозначают специальным термином *radicle*, а боковые и придаточные корни называют, соответственно, *lateral roots* и *adventitious roots* [22].

Характеризуя ветвление главного корня, Серебряков [7] отмечает, что боковые корни располагаются на перицикле не случайно, а в определенном порядке и последовательности, образуя вертикальные ряды (ортостихи или ризостихи — М.М.) или серии корней. Далее следует подкрепленное иллюстративной схемой утверждение о том, что увеличение числа рядов боковых корней вдвое связано с тем, что они располагаются не против лучей ксилемы, а по сторонам их, иногда с небольшим отклонением, иногда с отклонением в 45°, иногда с большим отклонением. Таким образом, И.Г. Серебряков и в малой по объему главе о корнях отметил многие важные моменты, но о случаях раннего заложения примордиев корней в зародышах семян ему в то время, по-видимому, не было известно. А между тем еще в начале XX в. об этом писал Ван-Тигем [2], а позднее, в 1947 г. (за 12 лет до выхода

книги И. Серебрякова) была опубликована статья [21], констатирующая наличие этого явления у многолетнего представителя семейства Euphorbiaceae (*Jatropha cordata*). В этой хорошо иллюстрированной фотографией работе автор приходит к выводу о ранней дифференциации в зародыше четырех примордиев корней, которые он почему-то называет придаточными (adventitious). Биоэкологическое значение наблюдаемого явления не обсуждается.

Так, Д. О'Делл и Д. Фоард [20] отметили, что если факты присутствия у зрелых зародышей некоторых видов, например кукурузы, придаточных (adventive) корней известны, то об обнаруженных ими в зародышах семян гречихи выростах перицикла с явными признаками примордиев боковых (lateral) корней, т. е. о формировании примордиев боковых корней в процессе эмбриогенеза, публикаций, по-видимому, не было. В своей короткой статье они сообщили о присутствии примордиев истинных боковых (true lateral) корней в зародышевом корешке зрелого зародыша не проросшего пока ореха гречихи. На фотографиях в этой статье показаны самые начальные стадии инициации – едва заметные бугорки – буквально изгибы перицикла на микротомном продольном срезе главного корня.

Репродукция клеток в процессе развития примордия бокового корня, по мнению И. Дубровского [11; 12], интересна, поскольку она протекает быстро и сопровождается сложными морфогенетическими процессами, но изучали пролиферацию клеток развивающегося примордия всегда на примере растений, у которых боковые корни появляются после прекращения растяжения клеток главного корня [26]. Вместе с тем, как уже говорилось выше, неоднократно публиковались сведения о растениях, у которых примордии боковых корней присутствуют уже в семенах. Дубровским [3] было показано, что зачатки боковых корней присутствуют в сухом семени огурца и что они формируются из клеток кортикального (включая эндодерму) и прокамбиального (включая перицикл) происхождения. Дубровскому удалось пронаблюдать, что развитие тканей зачатка бокового корня протекает быстро и завершается уже к концу второго дня после набухания. Автор ставил перед собой задачу изучить кинетику репродукции клеток в развивающемся примордии. Он собирался выяснить, зависит ли раннее ветвление корня только от присутствия зачатков боковых корней уже в семени, и предложил адекватный термин «латентная зародышевая корневая система», который, однако, почему-то до сих пор никем не используется.

Интересно отметить, что все авторы, сообщавшие о заложении примордиев в зародыше семени, подчеркивали, что до них об этом не

сообщалось. Это, безусловно, свидетельствует о редкости подобных наблюдений, что соотносится с редкостью соответствующих публикаций. Сходным в определенном отношении фактам преформированности побегов в почках в литературе было уделено куда больше внимания.

Раннее заложение примордиев боковых корней уже в процессе формирования семени может служить ускорению оформления и активизации корневой системы у проростка в ходе его приживания в условиях резких колебаний температуры. Особенное значение это явление, безусловно, имеет для незимующих однолетних растений с резко регламентированной продолжительностью короткого жизненного цикла. Дифференцировка примордиев у зародыша, сопровождаемая периодом глубокого покоя с непреложно требуемой продолжительной зимней холодовой стратификацией, обеспечивает впоследствии чрезвычайно быстрое формирование поверхностной первичной корневой системы и закрепление проростка.

Формирование коллета (вздутого основания гипокотыля), по-видимому, сопрягается с заложением корневых примордиев, а у недотрог сопровождается формированием на свету в результате медуллярного роста усиления еще одного более мощного вздутия гипокотыля, располагающегося на уровне поверхности почвы. От него у взрослого растения отходят расположенные по четырем ризостихам мощные придаточные корни с хорошо развитой сердцевинной [1], за что они получили название протуберанцев [15]. Протуберанцы, способные также ветвиться, выполняют роль опорных корней, что весьма важно для высокорослых растений недотрог (особенно н. железконосной, у которой наблюдается наиболее сильное ветвление протуберанцев – фото 5).

Интересно отметить, что у эхиноцистиса и всех изученных нами недотрог, кроме недотроги обыкновенной, среди корневых примордиев в коллете выделяется центральный, соответствующий главному, а у последнего вида ни один примордий не занимает центрального положения, а главный корень никогда не бывает различим (см. фото 2) [5; 6]. Очень сходная картина описана американскими исследователями, изучавшими североамериканский вид недотроги *Impatiens pallida* [18; 19]. Впоследствии коллет недотрог может быть отделен от упомянутого второго мощного вздутия фрагментом гипокотыля разной длины, что, вероятнее всего, бывает связано с прорастанием семян с разной глубины. Хотя следующей же весной все семена, образованные в данном году, прорастут, и потому чаще всего они прорастают на поверхности почвы или вблизи нее, некоторые семена оказываются заглубленными после завершения первичной автомеханохорной дисперсии, и тогда об

этом свидетельствует увеличенное расстояние между коллетом и вторым вздутием.

В основательном обзоре, посвященном связи побеговой и корневой систем (иногда о ней говорят как о корне-побеговой связи), авторы [13] рекомендуют не употреблять термина «адвентивные» корни в случаях, когда речь идет о нормальном, свойственном тому или иному виду корнеобразовании, а использовать более корректные термины «стеблеродные корни» (shoot-born roots) и корнеродные побеги (root-born shoots). Следует отметить, что предложенные авторами обзора для обозначения характера нормальных, закономерных корне-побеговых связей не слишком лаконичные термины стеблеродные (порожденные побегами) корни и корнеродные (порожденные корнями) побеги в нашей литературе непопулярны. Им соответствуют отечественные термины «придаточные корни» и «корневые отпрыски». Первый термин в русском языке не предполагает какой-то ненормальной ситуации, если не употреблять его как синоним термина «адвентивные».

П. Грофф и Д. Каплан [13] считают, что термин «адвентивные» (adventitious), как появившиеся не на положенном (=нормальном) месте, не отражает сути дела, а мы должны заключить, что тогда русский термин «придаточные» по смыслу просто нельзя считать синонимом термина «адвентивные», хотя примеры безоглядной и бездумной синонимизации налицо (см. [8]). Авторы обзора, цитируя основоположников концепции архитектурных моделей, напоминают, что в рамках этой концепции в описании архитектурных моделей нет места корням, хотя все деревья – модельные объекты, разумеется, без корней не обходятся. Введенные К. Гебелем понятия аллоризии и гоморизии они советуют применять вдумчиво и корректно, не придавая этим понятиям таксономической значимости, как это пытался сделать В. Тролль [25].

Спорные моменты касаются лишь «посредника» между корнем и побегом, коим является гипокотиль (подсемядольное колено), проводящая (стелярная) система которого действительно уникальна своим переходным характером. Проблемы, казалось бы, легко решить, просто называя, как это уже иногда делается, некоторые корни гипокотильными. Но гипокотильные корни могут быть очень разными и иметь очень сильно различную анатомию, а это влечет за собой необходимость вводить дополнительные термины.

Так, в зарубежной англоязычной литературе для обозначения вздутой нижней части гипокотilea, которая характерна для многих растений и притом из разных семейств (Euphorbiaceae, Polygonaceae, Balsaminaceae, Cucurbitaceae и др.), употребляют термин collet [10].



Фото 5. Основание главного побега с ветвящимися протуберанцами (слева) и поперечный срез коллета (справа) с четырьмя лучами первичной ксилемы (**лк**), отходящими от них четырьмя боковыми корнями и четырьмя массивами вторичной ксилемы (**вк**) у недотроги железконосной

Прямой перевод с английского предлагает только технические варианты (например, втулка), и потому целесообразно использовать данный приоритетный зарубежный термин, не переводя его на русский язык. Нетрудно заметить, что у представителей перечисленных семейств, помимо обособления коллета, отмечено и формирование примордиев латентных зародышевых корней, а, значит, есть основания считать эти процессы каким-то образом связанными друг с другом.

В разных своих частях гипокотиль имеет либо корневое, либо побеговое анатомическое строение. Эндогенно образующиеся корни в «корневой» его части нет никаких оснований считать придаточными, хотя по месту их заложения они тоже могут быть разными и располагаться либо напротив лучей первичной ксилемы, либо напротив первичной флоэмы (см. фото 3, 5). Каждый из ярусов четверок боковых корней, примордии которых обнаружены нами в семенах недотроги обыкновенной, оказывается смещенным на угол 45°, что заставляет предполагать возможность у этого вида обоих вариантов заложения боковых корней — и от протоксилемных, и от флоэмных групп.

Архность корневого радиального пучка имеет очень большое значение на ранних стадиях формирования корневой системы и про-

является весьма долго, а у таких облигатно незимующих однолетних растений, как недотроги – вплоть до репродуктивной фазы, когда её демонстрируют протуберанцы.

Литература:

1. Баранов М.П., Румянцева Л.А. Особенности анатомического строения придаточных корней некоторых травянистых двудольных растений // Вестник Ленинградского университета. – 1975. – № 9. – С. 60–67.
2. Ван-Тигем П. Общая ботаника. – М., 1901. – 703 с.
3. Дубровский И.Г. Латентная зародышевая корневая система огурца // Ботанический журнал. – 1987. – Т. 72. – № 2. – С. 171–176.
4. Крашенинников Ф.Н. Лекции по анатомии растений. – М., Л. 1937. – 445 с.
5. Марков М.В., Юсуфова В.З. Начальные этапы прорастания семени и формирование корневой системы у *Impatiens noli-tangere* L. (Balsaminaceae): первичная или вторичная гоморизия? // Ботанические заметки. – 2011. – № 2 – С. 12–14.
6. Марков М.В., Юсуфова В.З. Начальные этапы развития корневых систем у трех видов недотрог *Impatiens* (Balsaminaceae) // Онтогенез. – 2013. – Т. 44. – № 4. – С. 280–286.
7. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Сов. наука, 1952. – 392 с.
8. Степанова Е.Н. Анатомические особенности адвентивных корней и жизненные формы // Вестник Тверского государственного университета. – Сер. Биология и экология. – 2005. – № 4 (10). – Вып. 1. – С. 117–120.
9. Эсэй К. Анатомия растений. – М.: Мир. – 1969. – 655 с.
10. Davies J., Geneve R.L. Hartmann and Kester's Plant Propagation: Principles and Practices. – 8th ed. Prentice Hall: Upper Saddle River. – New Jersey, 2011. – 343 p.
11. Dubrovskii, I.G. Origin of embryonic lateral root tissues of the cucumber, intertissue interaction, and positional control in its development // Ontogenez. – 1986a. – V. 17 – № 2. – P. 176–190.
12. Dubrovsky J.G. Dynamics of cell reproduction and cell complexes (cell packets) in the embryonic lateral root primordium of the cucumber // Ontogenez. – 1986b. – V. 17 – P. 525–534 (English translation from Russian appeared in *Soviet Journal of Developmental Biology*, New York, N.Y.: Plenum Publishing Corporation, 17: 337–344).
13. Groff P., Kaplan D. The relation of root systems to shoot systems in vascular plants // The Botanical Review. – 1988. – Vol. 54. – № 4. – P. 387–422.
14. Grunewald W., Parizot B., Inzù I D., Gheysen G., Beeckman T. Developmental biology of roots: one common pathway for all Angiosperms? // International Journal of Plant Developmental Biology. – 2007. – P. 212–225.
15. Hatcher P.E. *Impatiens noli-tangere* L. // Journal of Ecology. – 2003. – Vol. 91. – № 1. – P. 147–167.
16. Hochholdinger F., Tuberosa R. Genetic and genomic dissection of maize root development and architecture // Current Opinion in Plant Biology. – 2009. – V. 12. – № 2. – P. 172–177

17. *Malamy J.E.* Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture // *Plant Cell Environ.* – 2005. – V. 28. – № 1. – P. 67–77.
18. *Meyer R. R., Walker E. R.* The vegetative anatomy of *Impatiens pallida* // *Transactions of the American Microscopical Society.* – V. 50 – № 1. – P. 1–19.
19. *Nozzolillo C., Thie I.* Aspects of germination of *Impatiens capensis* Meerb., *formae capensis* and *immaculata*, and *I. pallida* Nutt // *Bull. of the Torrey Bot. Club.* – 1983. – V. 110. – № 3. – P. 335–344.
20. *O'Dell D.H., Foard D.E.* Presence of lateral root primordia in the radicle of buckwheat embryos // *Bull. Of the Torrey Bot. Club.* – 1969. – V. 96. – № 1. – P. 1–3.
21. *Popham R.A.* Developmental anatomy of seedling of *Jatropha cordata* // *The Ohio journal of science.* – 1947. – V. 47. – № 1. – P. 1–20.
22. *Sutton, R.F., Tinus R.W.* Root and root system terminology // *For. Sci. Monogr.* – 1983. – № 24. – 137 p.
23. *Tillich H.J.* Vergleichend morphologische Untersuchungen zur Identitat der Gramineen-Primarwurzel // *Flora.* – 1977. – № 166. – S. 415–421.
24. *Tillich H.J.* Seedling diversity and the homologies of seedling organs in the order Poales (Monocotyledons) // *Annals of Botany* – 2007. – V. 100. – P. 1413–1429.
25. *Troll W.* Vergleichende Morphologie der h heren Pflanzen. 1. Band. Vegetationsorgane, 3. Teil. – Berlin: Gebr der Borntraeger, 1943.
26. *Webster, P. L., MacLeod, R. D.* Characteristics of root apical meristem cell population kinetics: a review of analyses and concepts // *Environ. Exp. Bot.* – 1980. – V. 20. – № 4. – P. 335–358.