

УНИФИКАЦИЯ ТЕРМИНОЛОГИИ ПРИ ОПИСАНИИ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ КУКУРУЗЫ

Н. П. СОКОЛОВА, И. В. ИВАНОВА

(Кафедра ботаники)

Выявлены принципиальные положения в схеме структуры корневой системы кукурузы и предложена унифицированная классификация с соответствующей терминологией: зародышевые (семенные) корни включают главный (зародышевый) корень с его боковыми корнями и придаточные (адвентивные), которые образуют два яруса: I — мезокотильные (щитковые) и II — колеоптильные; стеблеузловые корни, которые образуются на 3-м и последующих узлах, формируя соответствующие ярусы придаточных корней.

Корневая система кукурузы представлена корнями разного происхождения, выполняющими неодинаковые функции, и неоднозначными в отношении интенсивности корневого питания. Однако сопоставление данных, полученных разными исследователями, осложнена тем, что терминология для обозначения морфологически различных частей корневой системы часто выбирается произвольно. Уместно напомнить замечание известного анатома и морфолога, работающего с сельскохозяйственными культурами, И. В. Красовской [18] о том, что недооценка распознавания органов физиологами и биофизиками часто приводит к недоразумениям и противоречивым выводам.

Особенно нуждается в упорядочении терминология в физиологических работах, где рассматривает-

ся вопрос о роли отдельных ярусов корней в снабжении растений элементами минерального питания [19], в том числе эпикотильных корней [11, 12], хотя этот термин применяется в отношении разных по происхождению корней. Отсутствие унифицированной терминологии затрудняет использование данных зарубежных авторов [44, 35, 36, 43].

В отечественной литературе существует несколько классификаций корневой системы кукурузы [1, 2, 14, 15, 23, 32]. Однако они страдают либо отсутствием принципа классификации, либо не опираются на морфологическую природу корня. У зарубежных авторов терминология по корневой системе более унифицирована, так как выполнение требований к идентификации обозначений этапов формирования отдельных корней (по аналогии с

этапами развития листа) является непременным условием для сравнения результатов исследования [37].

Морфологический анализ корневой системы, который мы проводили в ходе выполнения настоящей работы, позволил выявить ряд принципиальных положений в схеме структуры корневой системы кукурузы и на ее основе, с учетом данных других авторов, предложить унифицированную классификацию с соответствующей терминологией.

Поскольку, как показали наши исследования, различия между корневыми системами изученных генотипов кукурузы принципиальны и носят лишь количественный характер, в предлагаемой классификации они не отражены. Это позволило нам использовать для иллюстраций наряду с оригинальными рисунки ряда известных авторов [30, 31, 34, 43], внося в обозначения элементов корневой системы некоторые коррективы.

Строение корневой системы 3-дневного проростка кукурузы показано на рис. 1, где хорошо виден зародышевый (или главный) корень, который первым трогаются в рост. Его природа не имеет однозначного толкования [5]. Некоторые исследователи на основании изучения эмбриогенеза считают, что по происхождению он является боковым и возникает на первых этапах органогенеза эндогенно внутри главного истинно зародышевого корня — колеоризы (рис. 1, КЛЗ), но так как он очень рано принимает на себя функцию главного корня, его традиционно называют главным [28, 33].

На осевой части зачаточного побега зародыша над основанием главного корня расположен узел щитка (щитковый узел) и следующий за ним — узел колеоптиля (колеоптильный узел). Между эти-

ми узлами образуется до 4—5 корневых зачатков, которые затем на проростке развиваются в придаточные (адвентивные) корни (рис. 2, 3 — ПК). Рядом авторов они обозначаются как гипокотильные [1, 2, 23]. Однако как в зародыше, так и на проростке кукурузы гипокотиль морфологически не выражен, что характерно для всех просовидных злаков. Невидимый снаружи анатомический переход структуры корня в структуру стебля осуществляется очень быстро, в узле щитка, в пределах так называемой пластинки [18], но не в базальной части корня, как у других злаков, где гипокотиль четко выражен. При развитии корневой системы проростков происходит разрастание в объеме коревой части щиткового узла [6], что вызывает видимое простым глазом утолщение в осевой части «корень — стебель» (рис. 3, У). Именно его, по-видимому, и принимают за гипокотиль [31], а отходящие от него впоследствии корни ошибочно называют гипокотильными.

В работе по анатомии и морфологии проростка кукурузы [34] на схеме латерального среза прорастающей зерновки хорошо видны зачатки этих корней над узлом щитка (рис. 4, АК). Чтобы убедиться в правильности этой схемы, нами было проведено анатомическое изучение места заложения зачатков корней на поперечных срезах. Серия срезов подтвердила местоположение зачатков над уровнем щиткового узла, но не под ним. Это является свидетельством того, что образующиеся из этих зачатков корни не могут быть отнесены к гипокотильным. Таким образом, речь идет о корнях, которые по признаку их генезиса могут быть названы придаточными корнями щиткового узла.

В онтогенезе корневой системы



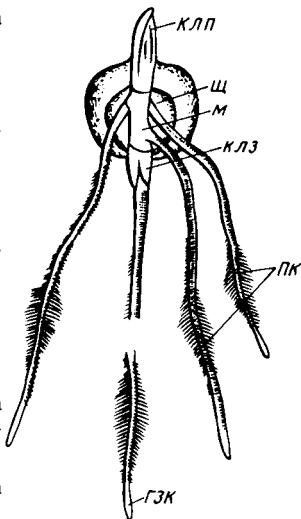
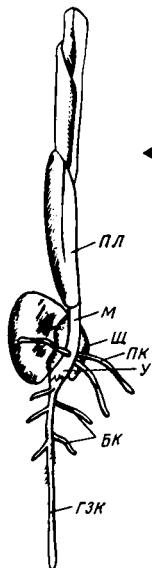
◀ Рис. 1. Общий вид 3-дневного проростка с противоположной щитку стороны.

Условные обозначения к рис. 1—7:

КЛП — колеоптиль; КЛЗ — колеориза; ГЗК — главный зародышевый корень; Щ — щиток; М — мезокотиль; ПК — придаточный корень; ПЛ — 1-й лист; У — утолщение в осевой части «корень — стебель»; БК — боковые корни; ТР — точка роста; АК — адвентивные корни; КЛР — колеориза; ПККУ и ПКШУ — придаточные корни соответственно колиоптильного и щиткового узла; ППК — придаточные корни колеоптиля; МК — мезокотильные корни.

Рис. 2. Общий вид 5-дневного проростка с противоположной щитку стороны. ▶

◀ Рис. 3. Общий вид 7-дневного проростка с противоположной щитку стороны.



◀ Рис. 4. Схема продольно-латерального среза прорастающей зерновки.

корней (рис. 3, 6, 7). Они возникают акропетально, т. е. сначала образуются на базальной части главного корня. Иногда их принимают за гипокотильные [4]. В то же время широкое применение термина «боковые корни» по отношению не только к истинно боковым, но и к явно придаточным, в агрономических исследованиях [9, 13, 21, 27, 29] является довольно распространенной неточностью, которая, возможно, пришла из старой работы И. В. Кожухова [20].

кукурузы эти корни выходят за пределы зерновки и становятся хорошо заметными как со стороны щитка, так и с противоположной через 2—3 дня после появления главного корня. Вначале, когда они пробиваются через перикарп, их рост характеризуется отрицательным геотропизмом, затем становится положительным, поэтому они имеют петлевидную форму (рис. 5, ПКШУ). После появления придаточных корней щиткового узла начинается процесс ветвления главного корня с образованием боковых

У 14-дневного проростка, кроме разветвленного главного корня и придаточных щитковых корней, хорошо видны образовавшиеся после их появления придаточные корни в зоне колеоптиля. Их верхушки прорывают последний при основании (рис. 6, ПКК).

Совокупность придаточных щитковых и колеоптильных корней кукурузы часто называют по-разному: гипокотильные, мезокотильные,

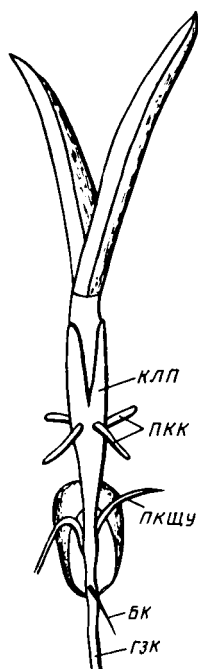


Рис. 5. Общий вид 9-дневного проростка с противоположной щитку стороны.

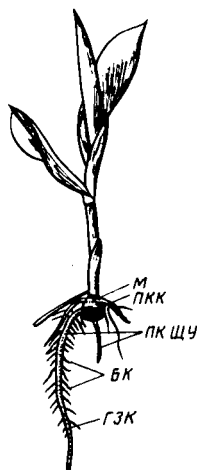


Рис. 6. Общий вид 14-дневного растения кукурузы (фаза 4-го листа).

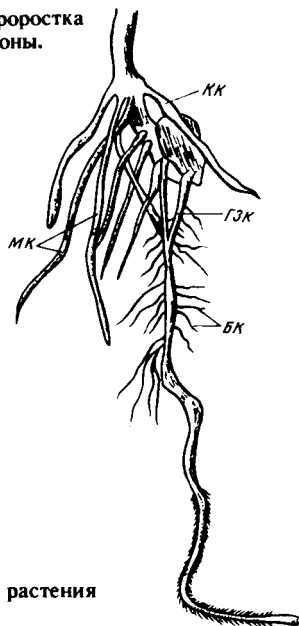


Рис. 7. Общий вид растения кукурузы (корневая система) в фазу 12-го листа.

эпикотильные, узловые, подколеоптильные, надколеоптильные [3, 7, 8, 39]. Большая же часть исследователей термины «мезокотильные» и «эпикотильные» корни неверно используют как синонимы [21, 22, 26].

Путаница вызвана не только тем, что термины используют без учета морфологической природы корня, но и неоднозначностью в трактовке отдельных частей зародыша злаков.

Если щиток большинством авторов рассматривается как семядоля (семядольный лист), то ось между щитковым и колеоптильным узлами в зависимости от представлений о природе самого колеоптиля обозначают по-разному. Когда колеоптиль принимают за влагалищную часть семядольного листа, то ось представляют как растянутый узел и называют ее мезокотилем [38, 44].

В том случае, когда колеоптиль трактуется как гомолог второго настоящего листа, что следует из анализа эмбриогенеза и постэмбрионального развития проростка, ось представляет собой не растянутый узел, а междоузлие между первым (щиток) и вторым (колеоптиль) листьями, поэтому использование термина «мезокотиль» лишено смысла [34]. Однако в значительно более поздней работе [18] показано, что корни у злаков не возникают на междоузлиях и их основаниях, а выходят из узла. Этот вывод получен в результате анализа развития проводящей системы проростков кукурузы, у которых зона щиткового узла растягивается непосредственно над выходом жилки, и вдоль всего растянутого участка образуются придаточные корни. Автор, таким образом, считает, что растягивается

участок между двумя частями семядоли, поэтому эту зону можно обозначить как мезокотиль. Мы полагаем, что термин «мезокотильные корни», являясь синонимом «щитковые корни», удобен в описательном плане и соответствует морфологической природе органов.

Следует использовать также термин «колеоптильные корни» для обозначения придаточных корней в зоне основания колеоптиля.

С еще большим разнообразием приходится сталкиваться при анализе экспериментальных работ, выполненных на взрослых растениях кукурузы. При описании узловых корней используются термины «стеблеузловые», «стеблеродные», «воздушные», «опорные» и другие. Остается также неясным вопрос о порядке нумерации узлов стебля, на которых возникают корни. Чаще всего указывается, что узловые корни I яруса возникают в фазе 2 или даже 3 листьев, и с образованием каждой новой пары листьев возникает новый ярус корней [15, 32].

На основании изложенных выше данных о корневой системе, считаем такой отсчет узлов неточным. Первым узлом (отсчет акропетальный), как сказано выше, является узел щитка, вторым — колеоптильный, третьим — первого настоящего листа и т. д. Таким образом I ярус корней — это щитковые корни, или мезокотильные, II ярус — колеоптильные и так далее над каждым узлом стебля.

Корни, образующиеся на надземной части стебля, сильно различаются по морфологии и обозначаются как воздушные или опорные [42]. Однако этот подход к терминологии основан не на генезисе органов, а носит экологический характер, поэтому при классификации корней в пределах системы надземные корни правильнее обо-

значать по отсчету ярусов. Иначе говоря, корни в узле первого настоящего листа (следующего после колеоптиля) следует называть придаточными корнями III яруса, второго настоящего листа — IV яруса и т. д.

Кроме приведенной выше терминологии, при описании корневой системы кукурузы ряд авторов делят корневую систему на первичную и вторичную [16, 17, 25]. Это деление в описательном плане совершенно неприемлемо с позиций классической анатомии и морфологии, поскольку вторичные корни не могут быть у однодольных растений, сохраняющих в течение всей жизни первичное строение. Даже в корректных с морфологической точки зрения работах [6], к сожалению, используется неудачный термин — «первичная корневая система». Применительно к корневой системе кукурузы допустимо использование термина «зародышевая корневая система» [24], или «зародышевые корни», хотя в иностранной литературе этот термин и не принят, а «первичным» называют только один зародышевый корень.

Основанная на морфологическом изучении стандартизация терминологии для описания корневой системы кукурузы была предложена чешским морфологом и анатомом М. Лиховой [39]. Основной принцип ее — деление корневой системы на корни, возникающие из зародыша семени, включая придаточные, и на образующиеся при дальнейшем росте растений из надземных узлов стебля. Подобной системы деления придерживались и многие из упомянутых выше отечественных исследователей, выделявшие корни эмбриональные (т. е. зародышевые) и узловые [10, 23, 32], однако при конкретизации корней допускались неточности.

В современных зарубежных экс-

периментальных работах используются нередко такие термины, как «семенные» и «узловые» корни [40, 41], что представляется допустимым для удобства в чисто практическом смысле, но нежелательным для описания корней кукурузы в научных исследованиях.

Подводя итог сказанному, можно констатировать, что растения кукурузы имеют смешанную корневую систему, состоящую из системы главного и придаточных корней. Различия по генезису и морфологическим признакам корней позволяют в пределах единой корневой системы разделить их на две группы:

а) зародышевые корни («семенные корни» — в иностранной литературе) включают главный (зародышевый) корень с его боковыми корнями и придаточные (адвентивные) корни, которые (при акропетальном отсчете) образуют два яруса: I — мезокотильные (щитковые) и II — колеоптильные;

б) стеблеузловые корни, которые образуются на 3-м и последующих узлах, формируя соответствующие ярусы придаточных корней.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев С. С. Куперман Ф. М. Физиология кукурузы.— МГУ, 1959.— 2. Априлова М. С. Биологические и хозяйственные приемы заделки семян кукурузы. Зап. Харьк. СХИ им. В. В. Докучаева, т. II.— 3. Байтулин И. О. Корневая система с.-х. культур.— Алма-Ата, АН Каз. ССР, 1976.— 4. Байтулин И. О. Использование особенностей корневой системы в селекции растений и при разработке приемов агротехники и фитомелиорации.— Вестн. с.-х. науки. Казахстан, 1979, № 6, с. 21—22.— 5. Батыгина И. О. Хлебное зерно. Атлас.— Л.: Наука, 1987.— 6. Билык Д. П., Волчкова А. А. К вопросу о развитии первичной (зародышевой) корневой системы кукурузы.— В кн.: Материалы науч. конф. по агрономии. Одесский

СХИ, 1969, с. 43—54.— 7. Билык Д. П., Волчкова А. А. Влияние сроков посева и глубины заделки семян кукурузы на органогенез в связи с разрастанием листьев и корней.— Науч.-техн. бюл. Всес. селекционно-генет. ин-та, 1972, вып. 20, с. 84—87.— 8. Брускова Р. К. Физиологические функции мезокотилей в азотном питании проростков кукурузы.— Автореф. канд. дис. М., 1982.— 9. Говорухин В. П. Развитие корневой системы у разных гибридов кукурузы.— Кукуруза, 1967, № 12, с. 21—22.— 10. Грушка Я. Монография о кукурузе.— М.: Колос, 1965.— 11. Жунько В. С., Дранищев Н. И. Особенности строения и развития корневой системы у гибридов кукурузы разной скороспелости.— Бюл. ВНИИ кукурузы, 1975, вып. 8, с. 21—24.— 12. Жунько В. С., Дранищев Н. И. Роль эпикотильных корней у кукурузы.— Селекция и семеноводство, 1976, № 3, с. 75.— 13. Доровская И. Ф. Рост корневой системы самоопыленных линий и межлинейных гибридов кукурузы.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. М.: Высшая школа, 1962, № 4, с. 137—141.— 14. Задонцев А. И., Бондаренко В. И. Влияние условий выращивания на развитие корневой системы и продуктивность кукурузы.— Агробиология, 1965, № 2, с. 216—224.— 15. Заплатин П. И. Развитие и рост корневой системы кукурузы на черноземных почвах.— Автореф. канд. дис. М.: МГУ, 1964.— 16. Заплатин П. И. О взаимосвязи роста и развития органов кукурузы.— Уч. зап. Тюм. пед. ин-та, 1968. Сб. 37, вып. 4, с. 41—50.— 17. Иванов Н. Н., Никулин А. В. Особенности развития корневой системы у некоторых сортов и гибридов.— Агробиология, 1964, № 5, с. 786—787.— 18. Красовская И. В. Закономерности строения корневой системы хлебных злаков.— Бот. журн., 1950, т. 35, № 4, с. 374—384.— 19. Колев В. М., Желев Р. И. Участие отдельных ярусов корня в снабжении кукурузы фосфором.— Физиология растений, 1975, т. 22, вып. 6, с. 1168—1172.— 20. Кожухов В. И. Число боковых зародышевых корешков у кукурузы.— Тр. по прикл. бот., ген. и селекц., ВАСХНИЛ и ВИР, 1929—1930, т. 24, № 2, с. 255—271.— 21. Кулешов Н. Н. Ботаническое описание кукурузы.— Зап.

- Харьк. СХИ им. В. В. Докучаева, 1955, т. XI.— 22. *Кулешов Н. Н., Марченко Л. А.* К методике изучения корневой системы кукурузы.— Физиология растений, 1962, т. 9, вып. 5, с. 631—634.— 23. *Куперман Ф. М.* Ботаническое описание кукурузы (*Zea mays*).— В сб.: Физиология с.-х. растений. М.: Изд-во МГУ, 1969, т. 5, с. 8—36.— 24. *Марченко Л. А.* Изучение корневой системы и надземных органов кукурузы для обоснования приемов выращивания ее на зерно и силос.— Автореф. канд. дис.— Харьков, 1963.— 25. *Мосолов И. В., Панова А. В.* К вопросу о роли первичных и вторичных корней в питании кукурузы.— Докл. АН СССР, 1958, т. 12, № 2, с. 378—381.— 26. *Никляев В. С.* Реакция корневой системы кукурузы на условия выращивания во влажных тропиках Гвинеи.— В сб.: Приемы повышения урожайности троп. и субтроп. культур. М.: Ун-т дружбы народов им. П. Лумумбы, 1985, с. 17—25.— 27. *Овчинников Н. Н., Сучкова А. В.* Особенности роста первичной корневой системы кукурузы.— Киев: Урожай, 1964.— 28. *Пашков Г. Д.* О морфологической природе корневого влагалища злаков.— Бот. журн., 1951, т. 36, № 6, с. 597—606.— 29. *Портянок В. Ф.* О некоторых закономерностях формирования корневой системы кукурузы.— Укр. Бот. журн., 1959, т. 16, № 4, с. 43—50.— 30. *Сахаров М. Е.* Основные сведения по морфологии, анатомии и физиологии кукурузы.— М.-Л.: Сельхозкоопгиз, 1931.— 31. *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений.— М.: Советская наука, 1952.— 32. *Третьяков Н. Н.* Корневая система кукурузы и агротехника.— Кукуруза, 1962, № 1, с. 28—31.— 33. *Эсау К.* Анатомия семенных растений.— М.: Мир, 1980, с. 229—269.— 34. *Avery G. S.*— *Botgaz.*, 1930, vol. 89, p. 1—39.— 35. *Boone F. R., Veen B. W.*— *Nethelanol Y. Ags. Sc.*, 1982, vol. 30, N 3, p. 187—192.— 36. *Fox R. H.*— *Commun. Soil Sci Plant Anal.*, 1987, N 9, p. 13—39.— 37. *Girardin P., Yordan M. O., Picard D., Trendel R.*— *Agronomil*, 1986, t. 6, N 9, p. 873—875.— 38. *Herman E., Hayward.* The structure of economic plants.— *Mc. Millan Comp. N. Y.*, 1938, p. 116—117, 2524—2537.— 39. *Luxova M.*— *Biologia*, 1972, пос. 27, N 4, s. 299—302.— 40. *Maizlish N. A., Tritlon D. D., Kenell W. A.*— *Agron. Y.*, 1980, vol. 72, p. 25—31.— 41. *Mistrik Ygor. Holobrada.*— *Biologia (ČSSR)*, 1983, t. 38, N 11, s. 1063—1069.— 42. *Ondendork Y. Y., Ketcheson Y. M.*— *Canad. Y. Plant Sci.*, 1972, vol. 52, N 6, p. 1003—1006.— 43. *Troll W.* *Practische Einfuhrung in die.*— *Pflanzenmorphologie.* *Vebl. Gustav Fischer verlag.* *Yena.* 1954, p. 174—177, 197—199.— 44. *Wardell W. G.*— *Ann. Botany*, 1916, vol. 30, p. 509—524.

Статья поступила 10 января 1991 г.

SUMMARY

The mixed root system of corn plant consists of the main root and adventive roots of different origin.

Basic points in the structure of corn root system have been found out and unified classification with corresponding terminology has been suggested: a) embryonic (seed) roots include the main (embryonic) root with its lateral roots and adventive roots which form two layers: 1 — mesocotyle (scutellum) roots and 2 — coleoptile roots; b) stem node roots which are formed on the third and subsequent nodes, forming corresponding layers of adventive roots.