

УДК 581.432

НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА ПРИДАТОЧНЫХ КОРНЕЙ У КСИЛЯРНЫХ ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

П. Н. ОРЛОВ

(Кафедра ботаники)

Рассмотрены процессы формирования придаточных корней у ксиллярных двудольных растений. Показана последовательность образования апикальной меристемы корня из лучевых клеток камбиальной зоны стебля. Описаны взаимодействия клеток сердцевинного луча и инициальных клеток камбиальной зоны, которые приводят к формированию апекса придаточного корня, дериватов стебля и образованию базипетальной связи придаточного корня со стеблем. Гистоструктура базальной части придаточного корня целиком формируется тканями стебля.

Представление о придаточных (адвентивных) корнях формируется по принципу: все корни, развивающиеся не на основе корневой меристемы зародыша, а иным способом, являются придаточными. Данный термин относится к корням, онтогенез которых связан с надземными частями растений, подземными корневищами и корнями вторичного анатомического строения. В этой связи придаточные корни могут быть стеблеродными (кладогенными) и корнеродными (ризогенными), а у камбиальных растений делиться, в свою очередь, на постоянные придаточные корни, обладающие камбием, и эфемерные (временные) бескамбиальные придаточные [3]. Корни, возникающие у ги-

покотила, листа или его частей, у лепестков и чашелистиков цветка, т. е. на частях растения, где они вообще не должны были бы появиться при обычных условиях роста, также являются придаточными.

Меристемы придаточных корней возникают эндогенно вблизи проводящих тканей той морфологической части растения, где они развиваются. В связи с тем, что морфология корней широко варьирует, структура апикальных меристем, формирующих их первичное тело, также разнообразна. По мнению Э. Синнота [15, с. 96), "... строение кончиков корней, несомненно, более разнообразно, чем верхушек побегов". Однако при всем многообразии апикальных меристем их гистоморфо-

логическое строение имеет общие определяющие черты, позволяющие достоверно отличать их от апикальных меристем побега. Это прежде всего наличие корневого чехлика и отсюда субтерминальное положение дистальной части апикальной меристемы. Апекс корня может быть представлен одной инициальной клеткой или группой клеток, а их производные прослеживаются в сторону чехлика и тела корня до тканевых зон центрального цилиндра, коры и покровной ткани.

Проблема адвентивного ризогенеза рассмотрена с позиций регенерации, полярности и гормональной регуляции, фотосинтеза и некоторых других обменных процессов и реакций метаболизма [5, 7, 16, 19 и др.]. Поэтому понятен оптимизм исследователей, считающих проблему кладогенного ризогенеза в значительной мере решенной. Так, К. Эсау [18, с. 446] пишет: "Вопросы, связанные с развитием придаточных корней на черенках, уже в значительной степени изучены, особенно в связи с исследованием веществ, стимулирующих рост". В то же время в этой проблеме остается неопределенность в каждом частном явлении. Даже в таком, казалось бы, простом вопросе, из каких клеток стебля образуется корневой зачаток, нет единого мнения: считается, что зачаток может формироваться в камбиальной области [2, 11], перичикле [6], во флоэмной области [22]. Вместе с тем общая топография образования корневых зачатков у молодых и старых стеблей остается постоянной: в молодых стеблях клетки, образующие корневой зачаток, обычно происходят из межпучковой паренхимы, в старых — из радиальных лучей [10, 14]. Такое расположение молодых придаточных корней в непосредственной близости к флоэме и ксилеме материнской оси облегчает

установление связей между проводящими тканями обоих органов, однако К. Эсау [18, с. 447] считает, что в этом аспекте "... процесс дифференциации проводящих элементов не подвергался еще критическому изучению". Следует заметить также, что, помимо установления тканевой связи придаточного корня со стеблем, нет полной ясности и в том, как происходят первые деления клеток, в результате которых образуется зачаток придаточного корня, и какая именно гистоструктура образуется первоначально, а также какова в связи с этим дальнейшая последовательность гистогенеза. Кроме того, доподлинно неизвестно, имеется ли вообще единый "план" морфогенеза придаточных корней, поскольку различные вариации в происхождении придаточных корней можно обнаружить даже у одного и того же растения, что само по себе предполагает их различный генезис [11].

Методика

Для анатомических исследований материал фиксировали в смеси этилового спирта с глицерином по прописям Н. А. Наумова, В. Е. Козлова [8]. Стебли по длине материнского побега, а также высаженные на укоренение черенки фиксировали (внимая их из субстрата) в 70 % спирте с добавлением глицерина 1:4 по объему с периодичностью 1, 3 и 5 дней в период укоренения и затем в конце вегетации, перед закладкой укорененных черенков на зимнее хранение.

Камеральную обработку фиксированного материала, включающую анатомические и цитогистологические исследования, проводили на кафедре ботаники Тимирязевской академии, используя традиционное оборудование, красители и химикаты анатомической лаборатории.

Анатомические срезы получали на ручном микротоме, стараясь не нарушить анатомически целостную структуру стебля и придаточного корня. Срезы делали по длине стебля так, чтобы они проходили поперек отходящего от стебля придаточного корня в одном случае и вдоль корня, но поперек стебля — в другом. В результате получились на одном непрерывном срезе вначале продольный срез стебля и корня, а затем продольный — корня и поперечный — стебля.

При изучении процессов лигнификации и суберинизации клеточных стенок их окрашивали флороглюцином с соляной кислотой и суданом III. Для окраски срезов использовали гематоксилин (по Делафильду), хризоидин и водный синий; красители готовили по прописям М. Н. Прозиной [13]. Промеры клеток выполняли с помощью окуляр-микрометра МОВ-1-16 с объектом-микрометром. Окрашенные временные препараты заключали в глицерин и затем просматривали с помощью бинокулярного микроскопа МБИ-3; фотографии срезов сделаны с помощью фотонасадки.

Результаты

Процесс образования придаточных корней у зеленых черенков начинается с перестройки проводящих тканей стебля в направлении формирования нового органа — придаточного корня. У каждого из высаженных на укоренение черенков с заведомо различным состоянием ростовых процессов индивидуальные потенции образования придаточных корней развиваются на основе той системы тканей, которая оформилась в них ко времени черенкования. Однотипные изменения зоны корнеобразования зеленых черенков связаны с реактивацией

деятельности инициального слоя камбия и его митотической активностью в формировании молодых клеток радиального прироста и затем придаточных корней [9]. Строение зрелой гистоструктуры прироста древесины в зоне корнеобразования зеленых черенков имеет типичные особенности: формирующие ее васкулярные элементы уменьшены в 1,5–2,5 раза по сравнению с аналогичными структурами древесины стебля перед укоренением черенков, а осевая и особенно лучевая паренхима, напротив, представлена клетками в 1,5–2 раза крупнее [12, 17].

Во время развития радиального прироста в зоне корнеобразования четко выделяются 2 этапа формирования молодой древесины: до образования меристематических зачатков придаточных корней и после их образования. На начальном этапе прироста древесины проявляются структурно выраженные потенции формирования придаточных корней, поэтому его можно охарактеризовать как проторизный. Последующий этап, когда в прирост включаются ткани основания корней, можно назвать каулеризным [11]. В период образования стеблеродных корней именно в проторизной древесине наблюдаются цитоморфологические перестройки некоторой части клеток сердцевинного луча. В частности, растяжение клеток лучевой паренхимы сопряжено обычно с образованием первичного меристематического бугорка придаточного корня на лучевом участке камбиальной зоны — типичной области формирования корневых меристем в системе тканей стебля двудольных растений. В то же время в составе каулеризной древесины отсутствуют протоксилемные элементы придаточного корня, что свидетельствует об образовании этой древесины лишь производным

ми стебля. Как выяснилось [11], комплекс тканей каулеризной древесины, находящийся в основании придаточного корня, целиком формируется дериватами стебля, что также связано с особенностями формирования апикальной меристемы придаточных корней.

Наблюдаемый в начале укоренения радиальный прирост стебля черенка в зоне корнеобразования идет за счет образования проторизной древесины. Увеличение числа слоев клеток проторизной древесины сопровождается их ростом и растяжением. Значительному радиальному растяжению подвергаются лежащие клетки сердцевинного луча древесины, особенно первичные многорядные. Промеры клеток сердцевинных лучей в основании придаточного корня показали, что уже в первых двух слоях радиального прироста лучевой паренхимы происходит заметное растяжение лучевых

клеток (рис. 1). Это увеличение линейных размеров клеток сердцевинного луча быстро прекращается. Однако благодаря их воздействию в последующих слоях прироста формируется паренхимная ткань с иной ориентацией клеток, чем в сердцевинном луче.

У зеленых черенков яблони клетки сердцевинного луча, прилегающие к инициальному слою камбия, удлиняются на одну треть, у вишни войлочной, крыжовника, жимолости — в 2, а отдельные клетки многорядных лучей жимолости — в 3 раза. В результате активного растяжения клеток лучевой паренхимы в пределах проторизной древесины находящаяся перед сердцевинными лучами камбиальная зона смещается вместе с ними в радиальном направлении, образуя в проекции сердцевинного луча и по его высоте бугорки, состоящие из меристематических клеток кам-

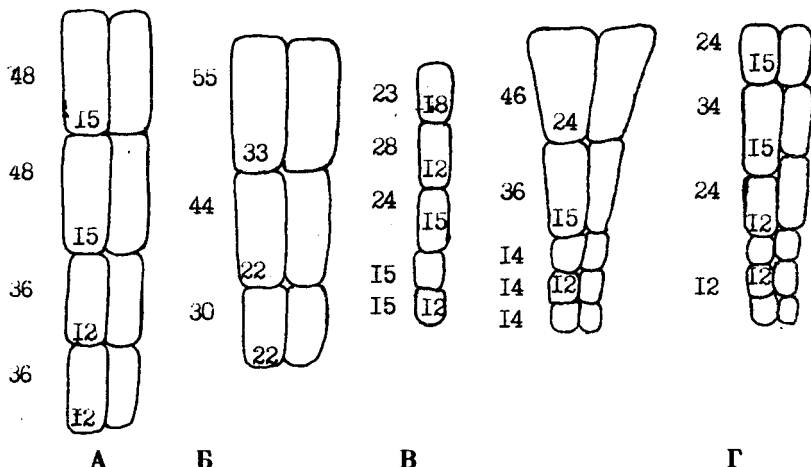


Рис. 1. Схема растяжения лежащих клеток сердцевинного луча в проторизной древесине зоны корнеобразования зеленых черенков садовых растений.

А — яблоня 54-118; Б — крыжовник Русский; В — жимолость съедобная (слева — однорядный, справа — многорядный); Г — вишня войлочная.

Числа вне клеток — их длина (мкм), внутри — ширина.

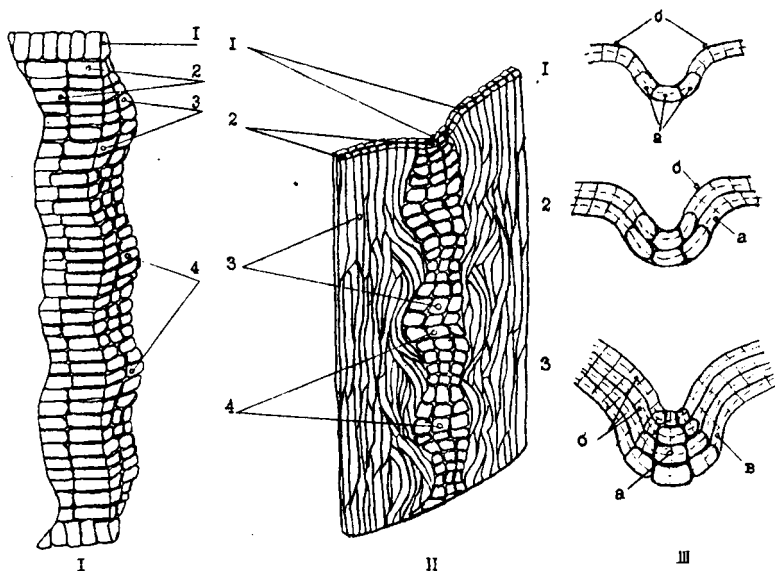


Рис. 2. Схема гистоморфологических изменений в камбиальной зоне стебля зеленого черенка на начальном этапе формирования меристемы первичного бугорка придаточного корня.

I – фрагмент первичного сердцевинного луча гетерогенного строения высотой 37 и шириной 3 клетки; 1 – стоячие клетки луча; 2 – лежащие клетки; 3 – лежащие клетки в процессе растяжения по длинной оси; 4 – неравномерное выпячивание лежащих клеток и образование бугорков по высоте луча.

II – фрагмент камбиальной зоны стебля со стороны инициального слоя камбия в области сердцевинного луча (обратить внимание на изменение топографии лучевых и веретеновидных инициалей камбия под действием растяжения клеток сердцевинного луча); 1 – ближайшие производные древесины на поперечном срезе; 2 – лучевые и веретеновидные инициали камбия на поперечном срезе; 3 – лучевые и веретеновидные инициали камбия в плане (обратить внимание на изменение ориентации веретеновидных инициалей в основании бугорков); 4 – бугорки, образовавшиеся под действием растяжения лежащих клеток лучевой паренхимы.

III – последовательные этапы формирования меристемы первичного бугорка придаточного корня в результате двух делений лучевых инициалей камбия; 1 – конфигурация инициального слоя камбия на поперечном срезе бугорка; а – лучевые инициали; б – веретеновидные; 2 – первое периклиналильное деление клеток инициального слоя камбия: а – клетки инициального слоя камбия, б – первый слой производных древесины; 3 – второе периклиналильное деление инициального слоя и первое деление его производных: а – меристема первичного бугорка придаточного корня, образованная лучевыми инициалами камбия; б – деривация веретеновидных инициалей и производных камбия в основании бугорка; в – инициальный слой камбия. Пунктирной линией обозначены периклиналильные деления клеток в камбиальной зоне.

биальной зоны. На разных уровнях от основания к вершине по оси бугорка находятся неодинаковые клетки инициального слоя камбия: латерально и у основания — веретеновидные, а на вершине — изодиаметрические; внутрь от веретеновидных и лучевых инициалей — производные древесины, а снаружки — производные луба. Периклиналильные деления этих клеток, как и всех других клеток камбиальной зоны, стабильно детерминированы к аддитивным делениям, и инициали камбия могут совершать редкие антиклиналильные деления при мультипликативном росте. В результате одного-двух митотических делений клеток на вершине бугорка лучевые инициали камбия образуют меристему первичного бугорка придаточного корня (рис. 2).

В пределах меристематического бугорка лучевые инициали камбиальной зоны формируют вполне поляризованное первичное тело придаточного корня. В морфоструктуре бугорка от основания к верхушке располагаются слои клеток в порядке возрастающего градиента способностей к митотическому делению. Внешнюю полусферу бугорка придаточного корня образуют лучевые инициали камбия, а подстилают их в сторону древесины слои второй, а затем первой генерации клеток. Эти слои являются производными двух последовательных делений инициального слоя камбия и одного деления клеток, образовавшихся в результате первого деления. Все 4 слоя клеток в полусферическом теле бугорка находятся в разном состоянии роста. Внутренние слои клеток могут дифференцироваться в постоянные ткани, а внешние — проявлять меристематическую активность. Такая поляризация бугорка способствует радиальной направленности роста его дистального полюса через ткани

коры стебля и одновременно дифференциации ранних производных проксимального полюса в постоянные ткани (рис. 2, III).

Благодаря полусферической конфигурации слоев клеток в дистальной части бугорка все периклиналильные деления клеток в подножии полусферы являются антиклиналильными по отношению к фигуре митотического деления клеток на вершине полусферы. Поэтому, даже исключая возможные, но редкие антиклиналильные деления клеток инициального слоя, периклиналильные деления его клеток приводят не только к нарастанию массы дистального полюса бугорка, но и к его радиальному перемещению в область коры стебля за счет прироста и дифференциации клеток проксимального полюса. Осевое растяжение тела бугорка ведет не только к образованию примордия придаточного корня, но и к нарушению целостности инициального слоя камбия в стебле черенка, поскольку лучевые инициали камбия сохраняются на дистальном полюсе растущего примордия, а на их прежнем месте оказываются клетки зрелой паренхимы проксимального полюса его оси.

С каждым новым делением дистальный полюс примордия все более приобретает структуру апекса придаточного корня, способного к гистогенезу тканевых комплексов коры и центрального цилиндра, а проксимальный полюс, находясь в окружении веретеновидных инициалей камбия стебля, не только мешает им сомнуться, но еще более отклоняет их в направлении собственной оси. В результате веретеновидные инициали камбия стебля производят молодые клетки древесины в сторону оси стебля и оси зачатка придаточного корня, а снаружки образуют клетки каулеризного луба. Боковой вырост тканей стебля

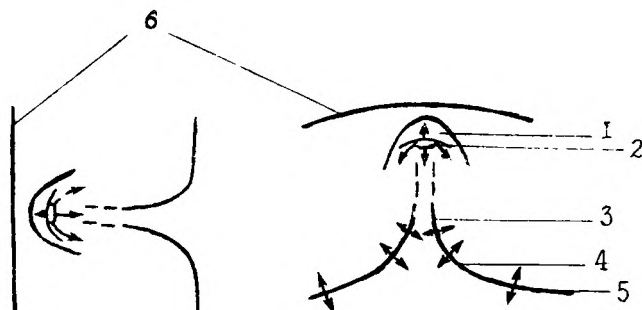
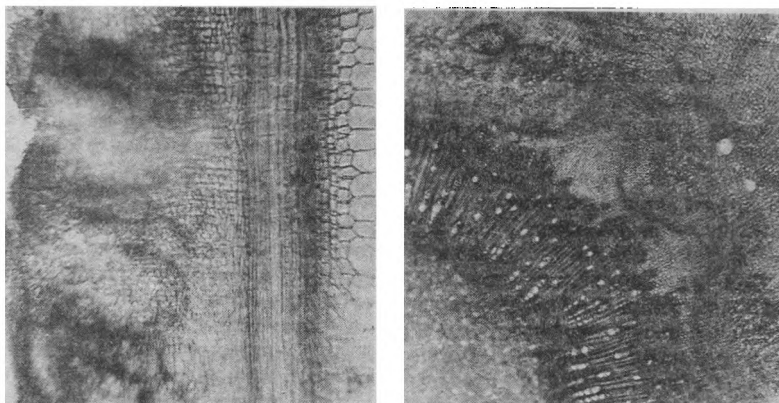


Рис. 3. Микрофотография продольного радиального среза зоны корнеобразования черенка розы Суперстар (слева, $\times 56$) и поперечный срез зоны корнеобразования черенка унаби ($\times 70$) в стадии формирования зачатков придаточных корней. Обратите внимание на топографию камбиальной зоны в стебле и зачатке придаточного корня. Внизу — схема развития камбия в зоне корнеобразования зеленых черенков в период эндогенного роста корневого зачатка (слева — на продольном, справа — на поперечном срезах). 1 — корневой чехлик; 2 — гистогены апикальной меристемы корня; 3 — слой инициальных клеток камбия корня; 4 — зона непрерывного перехода инициального слоя камбия из стебля в придаточный корень; 5 — камбий стебля; 6 — внешняя граница стебля.

в направлении придаточного корня формируется слоем камбия воронковидной формы, где широкое основание переходит в камбий стебля, а узкое трубчатое — в основание зачатка придаточного корня (рис. 3).

Зачаток придаточного корня об-

разует осевые структуры собственного тела в направлении геометрического центра проксимального полюса бывшего примордия и окружающих его молодых производных камбия. До образования в апексе корня типичных гистогенов и появления собственно корневых ткане-

вых структур все ткани, формирующие меристему первичного бугорка корневого зачатка, а затем примордий придаточного корня, являлись производными камбиальной зоны стебля и тканями корня фактически не были.

Морфологическая дифференцировка зачатка придаточного корня из меристемы первичного бугорка (примордия) осуществляется в течение двух-трех суток. За это время обособляется и сфероидально разрастается мелкоклеточная структура его дистального полюса, а на проксимальном полюсе инициальный слой камбия и его производные образуют первые проводящие ткани базальной части придаточного корня. Apex корневого зачатка формируется, по существу, из лучевых инициалей камбия благодаря сложившейся ориентации этих клеток на вершине бугорка, когда их деления происходили во всех плоскостях по отношению к оси бугорка. При объемном росте апикальной меристемы быстро достигается число клеток, необходимое для взаимодействия и функционирования [4, 21] при гистогенной деятельности. Как известно [21], для формирования зачатка бокового корня в перicycle основного корня необходимо "накопление" минимального числа меристематических клеток, равного для бобов 77-162, фасоли - 20-57, гороха - 17 и кукурузы - 12.

Для придаточных корней стебля двудольных это число не определялось, но известно, что в пределах одного черенка формирование меристемы первичного бугорка придаточного корня может начаться с двух, четырех, девяти лучевых инициалей камбия в зависимости от строения сердцевинного луча и особенностей растяжения его клеток во время роста проторизной древесины. Следует отметить, что при первичном формировании апекса при-

даточного корня, когда происходит сфероидальное разрастание его тела, часть клеток ранних генераций может оказаться погребенной внутри растущей апикальной меристемы. Эти клетки, являясь производными инициалей камбия, утрачивают после одного-двух делений митотическую активность и остаются в гистоструктуре апекса в качестве покоящейся группы клеток, напоминающих покоящийся центр Ф. Клоуса [20].

Формируемая апексом прокамбиальная стель придаточного корня топографически является радиальным продолжением сердцевинного луча и находится в центре произведенного камбием массива клеток древесины в базальной части корня. Клетки первичной коры на проксимальном полюсе придаточного корня концентрически соприкасаются с общим массивом луба в базальной каулеризной области стебля, а покрывающая молодой придаточный корень протодерма не образует тканевой связи с клетками коры стебля.

Придаточный корень рано переходит ко вторичному строению. В дифференцированной области его стели обособляется инициальный слой камбия под непосредственным индуктивным влиянием стеблевого камбия, изначально функционирующего на проксимальном полюсе зачатка придаточного корня. В дальнейшем вторичное строение осуществляется обычным путем (акропетально) по мере дифференциации тканей центрального цилиндра корня и заложения в нем камбия.

Строение тела придаточного корня в период его внутрестебельного роста через находящиеся перед ним ткани стебля имеет ряд особенностей. На разных уровнях по оси от места заложения зачатка придаточного корня до выхода за пределы покровных тканей стебля в суб-

страт микроскопическое строение его различно. Основание корня составляют вторичные ткани, образуемые каулеризным камбием, далее по оси корня идет участок, где имеются на определенном протяжении ткани первичной и вторичной древесины, камбия, вторичного и первичного луба, покрытого первичной корой и протодермой, а в непосредственной близости к апикальной части наблюдается типичное первичное строение корня: прокамбиальная стель, первичная кора и протодерма. Апикальная меристема придаточного корня обычно открытого типа [23]. Под группой клеток протомеристемы хорошо разграничены первичные меристемы покровной ткани, коры и центрального цилиндра, по периферической части апекса расположены клетки корневого чехлика.

Радиальный рост в основании корня осуществляется камбием стеблевого происхождения, который получает ориентацию в сторону оси придаточного корня еще при формировании первичного бугорка и затем осуществляет синхронный прирост вторичных проводящих тканей как в стебле, так и в корне. В образуемой камбием каулеризной древесине проводящие элементы стебля и корня ориентированы относительно друг друга почти под прямым углом. Каждый слой радиального прироста древесины этих взаимно перпендикулярных органов хорошо заметен на анатомических срезах по конической форме основания корня, погруженного в древесину стебля и расширяющегося с каждым новым слоем прироста каулеризной древесины. Тканевая непрерывность инициального слоя камбия в стебле и придаточном корне обеспечивает в дальнейшем согласованный рост этих органов в соответствии с внешними условиями среды обитания (рис. 4).

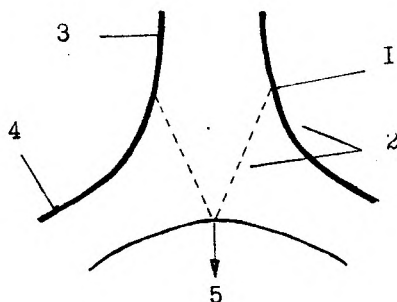
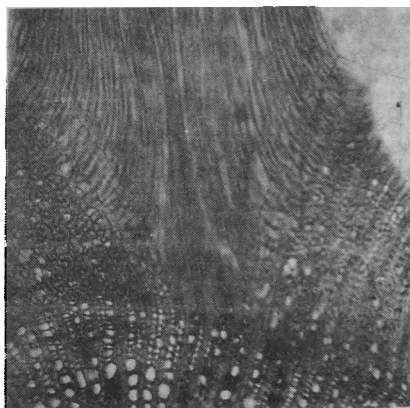


Рис. 4. Микрофотография и схематическое изображение поперечного среза стебля жимолости съедобной, сделанного через основание придаточного корня ($\times 280$). Обратите внимание на характер развития каулеризных структур, обеспечивающих базипетальную тканевую связь придаточного корня со стеблем:

1 — каулеризный камбий; 2 — каулеризные древесина и луб; 3 — камбий собственно корня; 4 — камбий собственно стебля; 5 — древесина стебля черенка (до посадки его на укоренение).

Обсуждение результатов. Во время образования придаточных корней инициали камбия и клетки

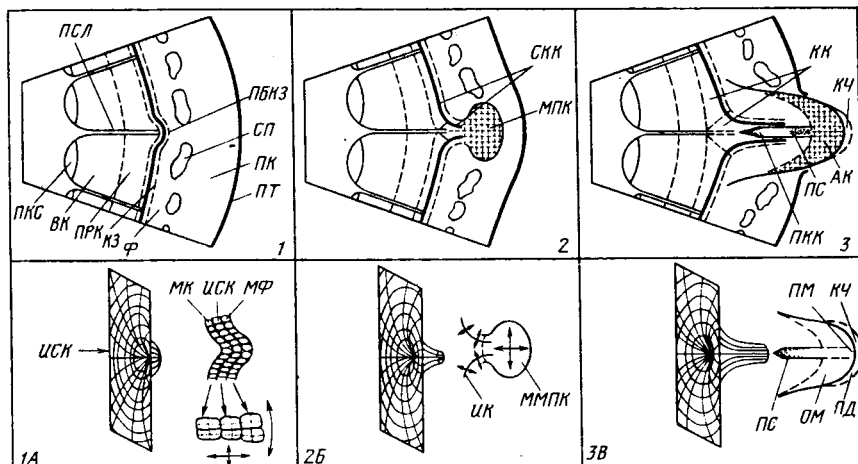


Рис. 5. Основные этапы эндогенного заложения (1) и последующего роста (2-3) придаточного корня в тканях коры зеленого черенка; 1А - 3В - трехмерное изображение инициального слоя камбия на соответствующих этапах формирования апикальной меристемы придаточного корня.

1 - схема микроскопического строения стебля (поперечный срез) на этапе формирования меристемы первичного бугорка в камбиальной зоне под влиянием радиального растяжения лежащих клеток сердцевинного луча; ПКС - первичная и ВК - вторичная древесина; ПРК - прирост проторизной древесины; КЗ - камбиальная зона; Ф - вторичный и первичный луб; ПСЛ - первичный сердцевинный луч; ПБКЗ - первичный бугорок зачатка придаточного корня; СП - периваскулярная склеренхима; ПК - первичная кора; ПТ - покровная ткань.

1А слева - фрагмент инициального слоя камбия в области первичного бугорка зачатка придаточного корня; справа выше - продольный срез камбиальной зоны в области бугорка; МК - ближайшие производные древесины; ИСК - инициальный слой камбия, МФ - ближайшие производные луба; справа ниже - два ряда клеток камбиальной зоны из центральной части первичного бугорка (в пределах клеток штрихами показаны возможные направления делений, а стрелками - направления роста бугорка).

2 - схема микроскопического строения примордия на этапе сфероидального разрастания меристемы дистального полюса и осевого растяжения клеток на проксимальном полюсе; МПК - меристема массы на дистальном полюсе примордия; СКК - инициальный слой каулеризного камбия.

2В слева - фрагмент инициального слоя камбия в области проксимального полюса примордия (обратить внимание на воронковидную форму камбиального слоя и его трубчатое строение в основании примордия); справа - схема топографии примордия по отношению к каулеризному камбию; ИК - инициальный слой каулеризного камбия; ММПК - меристема массы на дистальном полюсе примордия. Стрелками показаны направления делений клеток в камбии и в меристеме дистального полюса.

3 - схема тканевой организации апикальной меристемы зачатка придаточного корня и гистоструктура его связи со стеблем в период выхода за пределы тканей зеленого черенка; КК - каулеризная древесина; ПКК - дифференцированный участок прокамбиальной стели; ПС - прокамбиальная стель; АК - протомеристема; КЧ - корневой чехлик.

3В слева - фрагмент инициального слоя камбия в области зачатка придаточного корня, справа - схема тканевой организации апикальной меристемы зачатка; ПС - прокамбиальная стель; ПМ - протомеристема; ОМ - основная меристема; ПД - протодерма; КЧ - корневой чехлик.

камбиальной зоны стебля дают начало развитию апикальной меристемы корня и обеспечивают постоянную тканевую связь ее молодых стелярных тканей с собственными осевыми тканями. Осуществляется такая связь через стеблекорневую вставку, состоящую из отклоненных в сторону оси корня вторичных тканей стебля и осевых тканей корня. Во время совместного вторичного роста основание придаточного корня и стебель образуют единые каулеризные структуры камбиальной зоны, древесины и луба.

При новообразовании придаточных корней исходным моментом развития корня является образование его апикальной меристемы. Лишь с появлением апекса начинается формирование собственных тканей корня, создающих гистоструктуру его тела, и корень как целое становится самостоятельным органом с присущими ему особенностями строения и выполняемых функций. Однако развитие апикальной меристемы корня происходит не путем саморазвития, а во взаимодействии клеток и тканевых комплексов в пределах исходной группы клеток, из которых развивается придаточный корень, и окружающих корнеобразующую группу клеток тканевых комплексов стебля. В этом развитии придаточного корня можно выделить типичные состояния роста, которые являются характерными этапами его морфогенеза и имеют вполне определенное морфологическое состояние (рис. 5).

Начальным этапом образования апекса следует считать новообразование в камбиальной зоне меристемы первичного бугорка придаточного корня с указанными выше (см. рис. 2, III) особенностями строения. Следующим этапом является осевое растяжение первичного бугорка в радиальном и центробежном по от-

ношению к оси стебля направлении. На этом этапе роста первичного бугорка происходит удлинение его оси и образование сфероидального тела апекса. Новое морфологическое состояние бугорка можно интерпретировать как образование примордия придаточного корня. В состоянии примордия придаточный корень может находиться в пределах камбиальной зоны в неактивном (спящем) положении, перемещаясь с камбиальной зоной в ходе радиального роста стебля. В зеленых черенках примордий придаточного корня обычно продолжает развитие, переходя к следующему этапу роста, а у многих древесно-кустарниковых растений он остается в стебле побегов и веток многие годы [1]. На третьем морфологически различимом этапе образуется зрелая гистоструктура апекса, что ведет к развитию придаточного корня. Именно образование апикальной меристемы корня и ее гистогенов является реальным началом образования собственных тканей придаточного корня, началом формирования первичной гистоструктуры его тела. В этот период наблюдается дифференциация первичных тканей и происходит обычное морфологическое обособление зачатка придаточного корня среди тканей коры стебля зеленого черенка. Во время внутрискелетального роста морфологически оформленный корень остается все-таки зачатком придаточного корня, поскольку на поверхность зоны корнеобразования черенка он еще не появился, а внутри стебля он уже существует и вскоре выйдет в субстрат, становясь видимым на поверхности стебля придаточным корнем.

В целом же в процессе образования придаточных корней выделяются морфологически различные состояния их роста: в период заложения камбием меристемы при-

даточного корня — первичный бугорок корневого зачатка, или меристема первичного бугорка придаточного корня; в период дифференциации меристемы первичного бугорка на дистальный и проксимальный полюса — примордий придаточного корня; в период гистогенной деятельности апекса и эндогенного роста через пограничные ткани стебля — зачаток придаточного корня, или корневой зачаток; при выходе за пределы тканей стебля в субстрат — придаточный корень.

Выводы

1. Перед образованием придаточных корней инициалы камбия стебля усиленно делятся, что приводит к радиальному утолщению в той его части, где затем появятся корни. Камбиальная зона увеличивается радиально, в ней возрастает число слоев недифференцированных клеток древесины и луба.

2. Благодаря делениям камбия его инициальный слой обогащается молодыми инициалами, способными к дальнейшим перестройкам. На основе активно делящихся лучевых инициалей камбия и под влиянием растяжения молодых клеток сердцевинного луча закладывается бугорок корневого зачатка.

3. Являясь поляризованным телом, бугорок придаточного корня дифференцируется в примордий, у которого начинают просматриваться дистальный и проксимальный полюса, и лишь затем дистальный полюс постепенно оформляется в апикальную меристему придаточного корня. По завершении организации апикальной гистоструктуры зрелый апекс придаточного корня приступает к активной гистогенной деятельности, что приводит к образованию собственных постоянных тканей корня.

4. На этапе полярного растяже-

ния бугорка его базальный полюс постоянно отклоняет от себя клетки камбиальной зоны стебля, что приводит к инверсии инициалей камбия стебля в направлении оси корня. В результате создаются постоянно растущие каулеризные структуры, в которые погружается базальный полюс оси придаточного корня.

5. Последующий сбалансированный со стеблем рост корня в толщину обязан переходу корня к вторичному строению. Не существует препятствий для объединения камбия корня с камбием стебля, по крайней мере топографических, и камбий стебля свободно продолжается в корень.

6. Придаточные корни, развиваясь на основе тканей побега и predeterminedных и направленных перестроек этих тканей, не принимают прямого участия в этом процессе до оформления собственной апикальной меристемы. Деятельность же апикальной меристемы придаточного корня сохраняет стойкий консерватизм в формировании тканевых элементов собственного тела. Образованные корнем гистоструктуры строго подчинены деятельности апикальной меристемы, ткани его первичного тела не меняют своей осевой направленности при взаимодействии со стеблем пассивно вовлекаясь в создаваемый стеблем каулеризный комплекс.

7. По существу, между осью стебля и собственно корнем образуется тканевая вставка из ориентированных в сторону корня проводящих структур стебля, что является непрерывным условием заложения постоянного придаточного корня и его долговременного взаимодействия со стеблем. Если же вставка в форме бокового выроста стебля не формируется и камбий стебля не продолжается в корень, базипетальные связи проводящих

тканей корня со стеблем оказываются недостаточными, что приводит к ограничению последующей функциональной деятельности корня и к сокращению продолжительности его жизни. В отличие от эфемерных, постоянные придаточные корни формируют со стеблем общие каулеризные ткани и сохраняются всю жизнь корнесобственной особи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баранова Е. А. Закономерности образования придаточных корней у растений.— Тр. Гос. бот. сада АН СССР, 1951, т. 2, с. 168—193.— 2. Воронин Н. С. Эволюция первичных структур в корнях растений.— В кн.: Уч. зап. Калуга, 1964, вып. 13, с. 3—179.— 3. Воронин Н. С., Михайловская И. С. Программа сравнительно-анатомического изучения и описания корневых растений.— Бот. жур., 1980, № 7, с. 1029—1036.— 4. Иванов В. Б. Клеточные основы роста растений. М.: Наука, 1974.— 5. Иванова З. Я. Биологические основы и приемы вегетативного размножения древесных растений стеблевыми черенками. Киев: Наукова думка, 1982.— 6. Иис А., Мак Даниэльс Л. Введение в анатомию растений. М.— Л., 1935.— 7. Кефели В. И. Рост растений. М.: Колос, 1984.— 8. Наумов Н. А., Козлов В. Е. Основы ботанической микротехники. М.: Сов. наука, 1954.— 9. Орлов П. Н. Корнеобразовательный процесс у легко- и труднокореняемых садовых роз при размножении их зелеными черенками.— Изв. ТСХА, 1977, вып. 2, с. 142—152.— 10. Орлов П. Н. Особенности эндоген-

ного развития придаточных корней у зеленых черенков роз.— Докл. ТСХА, 1978, вып. 239, с. 71—76.— 11. Орлов П. Н. Роль камбия при образовании придаточных корней у зеленых черенков.— Изв. ТСХА, 1988, вып. 4, с. 81—95.— 12. Орлов П. Н., Фаустов В. В., Асадулаев З. М. Последовательность дифференциации ксилемы в зоне корнеобразования зеленых черенков древесно-кустарниковых пород.— В кн.: Интенсивные способы выращивания посадочного материала садовых культур. М.: ТСХА, 1984, с. 103—111.— 13. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960.— 14. Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М.: Сов. наука, 1949.— 15. Синькот Э. Морфогенез растений. М.: ИЛ, 1963.— 16. Фаустов В. В. Биологические основы технологии зеленого черенкования садовых культур.— Автореф. докт. дис. М.: ТСХА, 1990.— 17. Фаустов В. В., Орлов П. Н. Начальные этапы дифференциации придаточных корней у зеленых черенков садовых растений при обработке регуляторами роста.— Изв. ТСХА, 1985, вып. 4, с. 123—138.— 18. Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969.— 19. Юсуфов А. Г. Механизмы регенерации растений.— Изд. Ростовского ун-та, 1982.— 20. Clowes F. A. L. Apical meristems.— Bot. Monographs. Vol. 2. Oxford, 1961.— 21. Macleod R. D., Thompson A.— Ann. Bot., 1979, vol. 44, p. 435—449.— 22. Satoo S.— Jap. Forest. Soc. J., 1955, vol. 37, p. 314—316.— 23. Von Guttenberg H.— In: Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd 8, T. 3, Berlin, 1960.

Статья поступила 22 апреля 1993 г.

SUMMARY

On anatomical material initial processes in formation of apical meristem of additional root and reconstruction of tissue complex of the stem connected with this process have been examined. It is shown what interactions between the cells of

cambial area of the stem result in formation of primordium of additional root, development of its distal and proximal poles, how derivation of cambium of the stem into the area of the additional root axis is caused. Informations is presented about the passive role of axial root tissues in the development of conductive tissue connection with the stem.