

## УЛЬТРАСТРУКТУРА ТКАНЕЙ КОРНЯ КУКУРУЗЫ В ЗОНЕ КОРНЕВЫХ ВОЛОСКОВ

М. Ф. ДАНИЛОВА, Е. Ю. СТАМБОЛЦЯН  
(БИН АН СССР, кафедра ботаники ТСХА)

### SUMMARY

Electronic-microscopic investigation of root tissue of 2 days corn seedling in the zone of mature root hairs showed that differentiation of tissues took place not simultaneously but in consecutive order, the absorption apparatus developing earlier than conduction apparatus. Only the smallest protoxylem vasculars are fully differentiated in a root up to 50 mm in length. Other vasculars are in the process of differentiation. These data confirms the hypothesis of "test-tube" which says that the basis of xylem exudate consists of the content of the vacuole which fills the cavity of tracheidal element after disintegration of the protoplast.

Проблема поглощения и транспорта ионов является актуальнейшей проблемой физиологии растений, так как она непосредственно связана с вопросами почвенного питания растений [4].

Как показал анализ литературы, многие исследователи привлекают теперь результаты анатомического и, что особенно важно, ультраструктурного изучения корня для обсуждения возможных путей и механизмов передвижения веществ [1, 2]. Поэтому возникает необходимость в точной цитологической характеристике тканей, участвующих в процессе поглощения и передачи ионов в растение.

Цель нашей работы — получение данных по гистогенезу и ультраструктуре тканей корня кукурузы как растения, часто используемого для исследований поглощения веществ корнем.

### Материал и методика

В работе использовали корни 2-дневных проростков кукурузы длиной 45—50 мм, выращенных в термостате при 26°. Участки корней в 3 мм отрезали последовательно начиная с апекса. Первые три отрезка охватывали зону меристемы, начало зоны растяжения, собственно зону растяжения и начало дифференциации. Четвертый — выбирали в зоне развитых корневых волосков (от 25 до 30 мм от кончика корня), что соответствовало зоне максимального поглощения веществ. Полученные отрезки корней фиксировали в 3% растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере (рН 7,0) в течение 2 ч при комнатной температуре. Затем материал промывали в 0,05 молярном фосфатном буфере и дополнительно фиксировали в 2% растворе четырехокси осмия. Средой для заливки служил Эпон-812.

Срезы готовили на ультратоме Reichert и ЛКВ, контрастировали на сеточках уранилацетатом и цитратом свинца. Материал исследовался и фотографировался на электронном микроскопе JEM-7A.

### Результаты исследования

В этой статье дается подробная характеристика тканей корня только в зоне развитых корневых волосков, являющейся, по мнению большинства исследователей, зоной максимального поглощения веществ. Однако нами прослежены все последовательные этапы формирования структуры взрослого корня начиная с меристематической фазы во всех тканях, что позволяет делать сопоставления разных фаз развития.

У корневого волоска в стадии роста клеточная стенка довольно толстая и наружный ее слой явно отличается от остальной части (рис. 1, а). Плазмалемма, отчетливо видная в базальной и средней частях корневого волоска, в апикальной части кажется несколько размытой, что, несомненно, связано с включением в ее состав пузырьков Гольджи. По-видимому, на этой стадии центральная вакуоль не сформирована, идет автолиз тонких тяжей цитоплазмы между отдельными вакуолями.

Безволосковая клетка в самом начале зоны корневых волосков (рис. 1, б) только что закончила рост и дифференциацию. Клеточная оболочка в апикальной части значительно утолщена, и центральная часть клетки занята вакуолью, цитоплазма и ядро оттеснены к периферии. Матрикс цитоплазмы более электроннопрозрачный благодаря уменьшению числа свободных рибосом, но еще выявляются полисомы в значительном количестве. Интенсивно развит эндоплазматический ретикулум, причем его мембраны ассоциированы с полисомами, покрывающими цистерну на всем протяжении. Лишь изредка встречаются мембраны агрегулярного эндоплазматического ретикулума. Большое количество диктиосом активно отчленяют пузырьки, как правило, с плотным содержимым. Много митохондрий с хорошо развитой системой крист и электронноплотным матриксом. Весь облик клетки свидетельствует о ее высокой метаболической активности.

На рис. 1, в показаны две клетки корневой паренхимы. Клеточная стенка между ними пересекается большим ко-

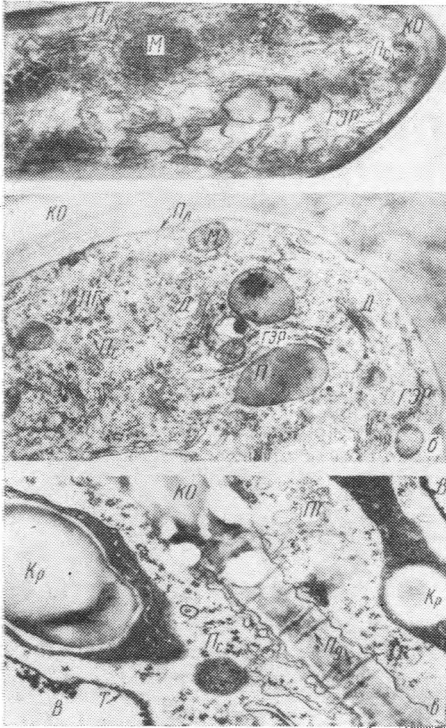


Рис. 1. Фрагменты клеток ризодермы и коры корня кукурузы в зоне развитых корневых волосков.

*а* — корневой волосок в стадии роста; *б* — апикальная часть безволосковой клетки; *в* — плазмодесма между двумя клетками коревой паренхимы; *В* — вакуоль; *ГЭР* — гранулярный эндоплазматический ретикулум; *Д* — диктиосома; *М* — митохондрия; *Кр* — крахмал в пластиде; *КО* — клеточная оболочка; *П* — пластиды; *Пд* — плазмодесмы; *Пла* — плазмалемма; *Пс* — полисома; *ПГ* — пузырьки Гольджи; *Т* — тонопласт.

личеством плазмодесм. Клетки полностью дифференцированы, имеется центральная вакуоль, а цитоплазма занимает пристенное положение. В ней не видно преимущественного развития какой-либо органеллы. Пластиды (большой частью с крахмалом), митохондрии, цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, диктиосомы более или менее равномерно расположены в цитоплазме. Секреторная активность диктиосом слабеет, чем у ризодермы, о чем можно судить по уменьшению числа везикулярных элементов.

Внутренний слой коры — эндодерма — в зоне корневых волосков имеет пояска Каспари на радиальных и поперечных стенках (рис. 2, *а*). Клетки эндодермы слегка плазмоллизированы, поэтому особенно отчетливо проявляется специфическая особенность плазмалеммы в этих клетках — «слипание» ее с поясском Каспари. Видно, что плазмалемма, обычно имеющая волнистые очертания и не прилегающая плотно к клеточной стенке эндодермы (как и во всех остальных типах клеток), в районе пояска Каспари не отходит при плазмоллизе от оболочки. Никакого периплазматического пространства в этом месте нет. Клет-

ки эндодермы вакуолизированы, но, как можно было судить по состоянию тканей на предыдущих уровнях, переход эндодермы в стадию полной вакуолизации наступает позже, чем у рядом расположенных паренхимных клеток. Поэтому на рассматриваемом уровне корня цитоплазма эндодермы относительно богаче органеллами и клетки кажутся менее зрелыми, чем соседние слои коры. В клетках эндодермы еще много свободных рибосом (часто собранных в полисомы), довольно многочисленны митохондрии в конденсированной форме. Эндоплазматический ретикулум, хотя и не так сильно развит, как в клетках ризодермы, но все же занимает довольно заметное место. Он представлен гранулярной и агранулярной формами. Диктиосомы довольно активно отчленяют везикулярные элементы, среди которых наблюдаются и так называемые «окаймленные» пузырьки.

Следующий за эндодермой слой клеток — перикцикл, являясь пограничным слоем между корой и центральным цилиндром, непосредственно граничит с проводящими элементами протоксилемы и протофлоэмы. На рис. 2, *б* две клетки перикцикла примыкают к ситовидному элементу протофлоэмы. Эти клетки перикцикла крупнее прилегающих к протоксилемным элементам.

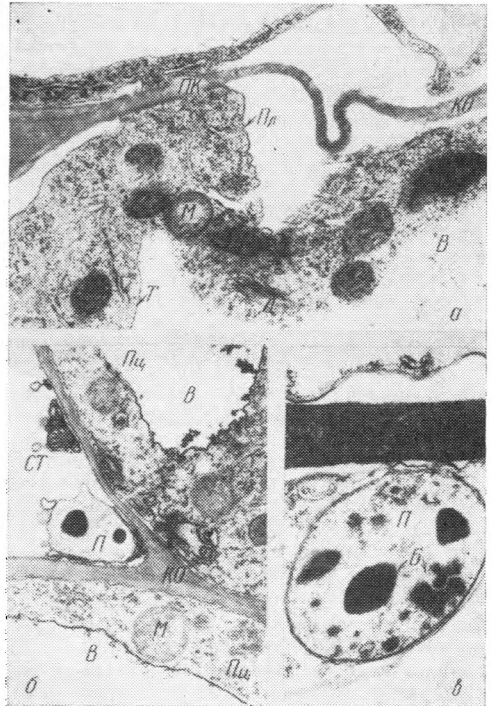


Рис. 2. Фрагменты клеток эндодермы, перикцикла и флоэмы в корне проростка кукурузы.

*а* — радиальная стенка между двумя клетками эндодермы с поясском Каспари; *б* — ситовидная трубка протофлоэмы и 2 клетки перикцикла; *в* — пластиды в метафлюэомном элементе; *К* — пояска Каспари; *б* — ситовидная трубка; *Б* — белок; *Пц* — перикцикл. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

В зоне развитых корневых волосков клетки перикала даже по сравнению с эндодермой сохраняют большую «меристематичность». Однако они имеют центральную вакуоль и иногда довольно тонкий слой цитоплазмы, делающийся массивным в местах расположения ядра. О меристематичности перикала говорят некоторые черты ультраструктуры цитоплазмы: обилие свободных рибосом, прозрачность матрикса митохондрий, некоторая «ювенильность» диктиосом. Интересно отметить, что стенки клеток перикала толще клеток коры.

Ситовидный элемент протофлоэмы (рис. 2, б) был дифференцирован еще в зоне меристемы, очень близко к кончику корня. Ядро дегенерирует, тонопласт разрушается. По мере того, как клетка созревает, все больше изменяется состав и количество органелл. В зоне корневых волосков в ситовидном элементе можно обнаружить только пластиды и митохондрии. Протофлоэмные клетки довольно узкие и много мельче, чем соседние с ними клетки перикала и стелярной паренхимы. У метафлоэмы (рис. 2, в) в отличие от протофлоэмы больше элементов, и клетки ее крупные. Цитоплазма на этом уровне богата органеллами: встречаются рибосомы, свободные или связанные с цистернами эндоплазматического ретикулума, диктиосомы, большое количество митохондрий и пластид. Пластида в клетке метафлоэмы, представленная на рис. 2, в, имеет блок в фибриллярной и кристаллической формах.

Материнские клетки протоксилемных элементов закладываются в перикале. При этом, если они не претерпевают периклиналильных делений, сосуд непосредственно граничит с эндодермой. Иногда, однако, членики сосуда протоксилемы представляют собой внутренние производные периклиналильных делений клеток перикала; в этом случае они отделены от эндодермы сестринскими клетками перикала. Иногда несколько элементов ксилемы имеют более или менее одинаковые размеры и одинаковый характер вторичных утолщений (спиральные утолщения) и по этим признакам могут быть отнесены к протоксилеме. Однако они, как правило, отстают по темпам дифференциации от самых первых протоксилемных элементов. Протоксилемные и часть метаксилемных элементов располагаются по радиусам цепочкой, которая отделена от более крупных сосудов и флоэмных групп паренхимными клетками.

В зоне развитых корневых волосков полностью дифференцирован только один сосуд протоксилемы. На рис. 3, а видно, что сосуд, расположенный рядом с дифференцированным, также имеет вторичные утолщения, однако цитоплазма сохраняется и очень богата органеллами: много митохондрий, активных диктиосом, развит гранулярный эндоплазматический ретикулум. Паренхимные клетки, граничащие с сосудами протото- и метаксилемы, находятся на разных стадиях дифференциации, различаются по размеру и степени вакуолизации. Так, околососудистая клетка на рис. 3, а выглядит

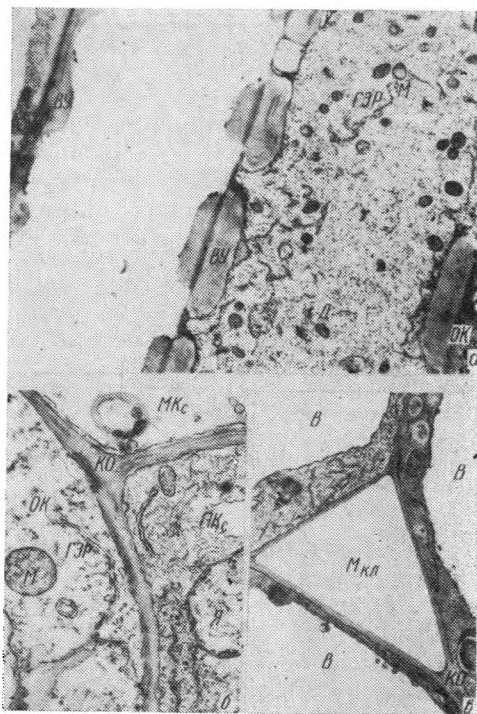


Рис. 3. Фрагменты протоксилемных элементов, околососудистой и стелярной паренхимы в корне проростка кукурузы.

а — 2 сосуда протоксилемы (слева — полностью дифференцирован); б — фрагмент трахеальных элементов и околососудистой паренхимной клетки; в — межклетник между тремя клетками стелярной паренхимы; ВУ — вторичное утолщение; Мкс — метаксилема; Мкл — межклетник; ОК — околососудистая клетка; ПКс — протоксилема; Я — ядро. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

довольно меристематичной, у нее плотная цитоплазма и вакуолизация только начинается. На рис. 3, б клетка околососудистой паренхимы имеет центральную вакуоль и пристенный слой цитоплазмы, в котором довольно «рыхло» распределены органеллы. Клетки такого типа подобны клеткам коры на этом же уровне. Клетки центральной (стелярной) паренхимы (рис. 3, в) также сходны с клетками коры. Их характерная черта — рыхлое расположение благодаря наличию крупных межклетников. У всех этих клеток обширная центральная вакуоль и сравнительно тонкий пристенный слой цитоплазмы. Набор органелл и их распределение самое обычное, характерное и для клеток коры: пластиды с крахмалом, относительно небольшое количество митохондрий и диктиосом. Наиболее развитой органеллой является гранулярный эндоплазматический ретикулум.

Метаксилема (рис. 4) в корне проростка кукурузы представлена сосудами более широкополостными, чем сосуды протоксилемы; расположены они ближе к центру корня. Интересно, что дифференциация в сосудах метаксилемы начинается раньше, чем в протоксилемных элементах, но протоксилемные сосуды заканчивают

## Обсуждение результатов

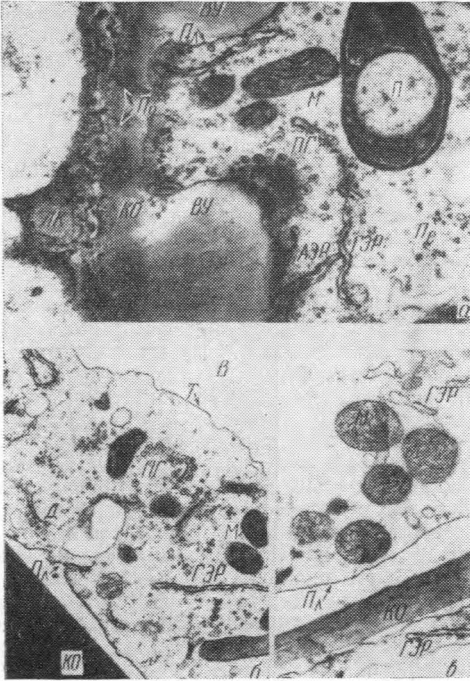


Рис. 4. Фрагменты сосудов метаксилемы в корне проростка кукурузы.

*a* — формирование вторичного утолщения в стенке сосуда метаксилемы; *б* — участок цитоплазмы в метаксилемном элементе; *в* — фрагмент центрального сосуда; ЛК — липидная капля; АЭР — агранулярный эндоплазматический ретикулум. Остальные обозначения те же, что на рис. 1, 2 и 3.

развитие очень быстро, тогда как дифференциация метаксилемных элементов затягивается. Поэтому в зоне развитых корневых волосков 2-дневного проростка кукурузы полностью дифференцированы только один или два сосуда протоксилемы. Метаксилемные элементы еще находятся на разных стадиях дифференциации, и нет ни одного полностью дифференцированного. Формируются вторичные утолщения в члениках сосудов (рис. 4, *a*), но еще сохраняются плазмодесменные связи, хотя и немногочисленные, с соседними паренхимными клетками (рис. 4, *a*). Цитоплазма богата органеллами, что вообще характерно для дифференцирующихся клеток. Сочетание органелл специфично. В гиалоплазме много свободных рибосом, собранных в гроздевидные комплексы — полисомы (рис. 4, *a* и *б*). Заметное место занимает аппарат Гольджи. Диктиосомы, состоящие из нескольких цистерн, отчлениют большое количество пузырьков с плотным центром. Такие пузырьки встречаются в цитоплазме повсеместно. Эндоплазматический ретикулум, довольно развитый, как правило, несет рибосомы, но часто вблизи вторичных утолщений становится агранулярным (рис. 4, *a*). Митохондрии с плотным матриксом и хорошо выраженными кристами довольно многочисленны (см. фрагмент центрального сосуда метаксилемы на рис. 4, *в*).

У двухдневных проростков зародышевый корень достигает длины 4—5 см, и в нем различаются уже все зоны, причем протяженность зоны корневых волосков довольно значительна. Следовательно, основываясь только на данных внешнего морфологического изучения корня, можно заключить, что аппарат поглощения и транспорта веществ в зародышевом корне проростка двухдневного возраста полностью развит. Однако детальное исследование внутреннего строения корня в зоне корневых волосков не подтверждает этого заключения. Ультраструктурные данные показывают, что ткани, осуществляющие собственно поглощение веществ из наружного раствора, и ткани, участвующие в передаче их из корня в надземные органы, дифференцируются не одновременно, а в определенной последовательности, причем аппарат поглощения веществ развивается раньше аппарата проведения.

В зоне корневых волосков ризодерма как основная поглощающая ткань находится на разных этапах дифференциации в зависимости от уровня корня: в начале зоны корневые волоски еще только начинают расти, а в конце зоны они полностью развиты и не отличаются по ультраструктуре цитоплазмы от безволосковых клеток. Первичная кора находится в I стадии, для которой характерно наличие поясков Каспари в эндодерме и отсутствие вторичных изменений клеточных оболочек в эндодерме и экзодерме. Все клетки первичной коры вакуолизованы, межклетники крупные; в местах контакта клетки сохраняют плазмодесменные связи. С развитием системы крупных межклетников сильно увеличивается свободная поверхность клеток коры и уменьшается площадь контакта между клетками. Это создает условия для более полного поглощения веществ отдельными клетками коры из свободного пространства клеточных оболочек. Вместе с тем, благодаря сохранению плазмодесменных связей кора корня способна осуществлять симпластический транспорт метаболитов в радиальном и продольном направлениях.

С выходом эндодермы из меристематического состояния и вступлением в I стадию развития для многих веществ транспортный путь по свободному пространству клеточных оболочек на уровне эндодермы прерывается. Свободное пространство делится на этом уровне на две части — одна его часть приурочена к коре, другая — к центральному цилиндру; барьерами между ними служат продольные и поперечные антиклинальные стенки эндодермы с поясками Каспари.

Следует сказать, что неоднократно подтвержденная барьерная роль эндодермы по отношению к радиальному транспорту ионов [10, 7] все же не может считаться абсолютной и прежде всего из-за того, что так называемый «радиальный транспорт», по всей видимости, не является строго «радиальным». Элементы минерального питания могут передвигаться диффузионным путем по оболочкам клеток коры в различных направлениях, а не только строго поперек оси

корня — прямо в сосуды ксилемы. При диффузионном передвижении транспортные потоки могут проникать в центральный цилиндр через дистальные участки корня, где пояски Каспари еще не сформированы. Кроме того, как установлено экспериментально, сами эти дистальные участки корня (зона меристемы и зона растяжения) также активно участвуют в поглощении веществ, передвигающихся от наружных слоев клеток к внутренним обоими известными путями — апопластическим и симпластическим, причем апопласт на этом уровне корня не прерывается никакими барьерами.

В связи со сказанным приходится признать, что роль эндодермы как физического барьера к апопластному передвижению веществ из наружных тканей в центральный цилиндр корня довольно ограничена. По всей вероятности, та же самая функция, но обращенная не к поступлению веществ, а к задержке их выхода из центрального цилиндра, может иметь большее значение.

Что касается динамики развития специализированных клеток центрального цилиндра, то здесь необходимо прежде всего отметить, что наши данные относительно уровня корня, на котором заканчивается дифференцировка прото- и метаксилемных элементов, полностью совпали с приведенными в работах [5, 8] и свидетельствующими о наличии незрелых сосудистых элементов в корне кукурузы на расстоянии 6 см от кончика корня, т. е. в зоне, которая поглощает вещества наиболее активно. Последнее навело ряд авторов [3, 5, 8] на мысль о том, что активную роль в аккумуляции ионов и создании ксилемного экссудата играют сами сосуды, пока они находятся еще в стадии дифференциации. Это представление, известное в литературе под названием «гипотезы пробирки», впервые было описано в 1953 г. [9], но не получило широкого признания. В соответствии с указанной гипотезой ксилемный экссудат является результатом жизнедеятельности протопласта самого членика сосуда, активно собирающего в вакуолю различные элементы в период своего роста и дифференциации. После отмирания протопласта и формиро-

вания сосуда, его вакуолярный сок становится содержимым ксилемы и подается наверх, в уже дифференцированные сосуды. Таким образом, весь сосуд представляется как пробирка, открытая на верхнем конце и закрытая на нижнем, причем дно этой пробирки составляет членик сосуда, который только что закончил дифференциацию. Для структурного обоснования этой гипотезы важен тот факт, что на каждом уровне корня вплоть до зоны, где начинается вторичный рост (у двудольных) или происходит суберинизация экзодермы (у однодольных), наряду со зрелыми трахеальными элементами имеются метаксилемные сосуды, не закончившие дифференциацию, т. е. имеющие активную, богатую оргanelлами цитоплазму и интактные плазмалемму и тонопласт.

Именно такой ход дифференциации клеток центрального цилиндра был выявлен нами в корнях проростков пшеницы, редиса [3] и ячменя [6]. В настоящей работе подтвердились данные, полученные ранее на других объектах. Показано, что на участке корня проростка кукурузы длиной до 5 см дифференцированы только самые мелкие протоксилемные элементы, а все остальные сосуды находятся в процессе дифференциации. Следовательно, в зоне корневых волосков местом наиболее интенсивной дифференциации становится центральный цилиндр, и именно к нему переходит роль ткани, концентрирующей ионы. Особую активность в этом процессе должны проявить клетки, проходящие начальные стадии дифференциации. Ультраструктура дифференцирующихся трахеальных элементов свидетельствует об их высокой метаболической активности и, следовательно, об их способности стать накопителем ионов.

Таким образом, наши данные о динамике развития трахеальных элементов в корне проростка кукурузы подтверждают «гипотезу пробирки» Хильмо. В дальнейшем необходимо уточнить соотношение объема экссудата, создаваемого вакуолярным соком дифференцированного членика сосуда, и общего объема экссудата, выделяемого корнем в целом.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Данилова М. Ф. Структурные основы поглощения веществ корнем. Л.: Наука, 1974.
2. Данилова М. Ф. Специализация тканей в корне как органе поглощения ионов. — Физиол. раст., 1981, т. 28, № 1, с. 169—183.
3. Данилова М. Ф., Стамболдян Е. Ю. Ультраструктура дифференцирующихся клеток первичной ксилемы корня в связи с вопросом о поступлении веществ в трахеальные элементы. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 7, с. 913—926.
4. Мазель Ю. Я. Поглощение ионов различными участками корня (обзор). — Физиол. раст., 1975, т. 22, № 5, с. 1055—1068.
5. Anderson W. P., House C. R. — J. Exper. Bot., 1967, vol. 18, p. 544—556.
6. Danilova M. F. — Structure and Function of Plant Roots./Ed. R. Brouwer et al. L., 1981, p. 77—83.
7. Du Pont F. M., Leonard R. F. — Protoplasma, 1977, vol. 91, N 3, p. 315—323.
8. Higinbotham N., Davis R. F., Mertz S. M., Shumway L. K. — In: Ion transport in plants./Ed. Anderson. L., 1973, p. 493—506.
9. Hylmö B. — Physiol. Plantarum, 1953, vol. 6, p. 333—405.
10. Nagahashi G., Thomson W. W., Leonard R. T. — Sci., 1974, vol. 183, p. 670—671.

Статья поступила 12 мая 1982 г.