

УДК 581.144.2

ЭВОЛЮЦИЯ МОРФОГЕНЕЗА ПРИДАТОЧНЫХ КОРНЕЙ

П. Н. ОРЛОВ

(Кафедра ботаники)

Исследовали гистроструктуру области перехода оси стебля к оси придаточного корня. Показано, что у стебля формируется особый проводящий комплекс, соединяющий ксилему стебля и корня в единую непрерывную структуру. При этом изменение продольного направления проводящих тканей на радиальное (в сторону оси корня) обеспечивают дериваты стебля. Благодаря инверсии тканей стебля они становятся параллельными стелярным производным придаточного корня, которые в процессе соединения со стеблем не меняют осевой направленности. Инверсия проводящей системы стебля в придаточный корень наблюдается и во всех филилах гоморизной группы высших споровых. У плаунов, хвощей и папоротников деривация проводящих тканей стебля сопровождается образованием протяженной зоны с особой структурой стели, получившей название «вставки». Наличие стелярной вставки между стеблем и придаточным корнем является обязательным этапом новообразования корней и детерминирующей основой трансформации побеговой оси в корень.

Изучение эволюции морфогенеза корней ставит задачей проследить их генезис, изменения их специфического и predetermined гено-типом облика. Реально познать эволюцию морфогенеза возможно лишь на основе анализа способов появления придаточных корней в филогенетических группах современных гоморизофитов и далее у аллоризофитов и, в частности, у двудольных, обладающих не только диффузным, но и камбияльным ростом.

В древних группах высших растений не сохранились промежуточные «пробные» состояния перехода проводящей системы (стели) стебля в проводящую систему (стель) корня. Попытки реконструировать филогенетический ряд корневой стели с использованием палеоботанического материала не увенчались успехом [15, 17]. Водопроводящая система корня всех известных форм — от ископаемых до ныне живущих — имеет принципиально одинаковое

строение: протоксилема всегда выдвинута к перикциклу и занимает промежуточное положение между тяжами флоэмы. Возникновение экзархной актиностели, приспособленной для свободного восприятия воды на уровне зоны всасывания и ее транспорта — на уровне зоны проведения, не оставило места для альтернативных, т. е. функционально равноценных или превосходящих ее структур.

Из ныне живущих растений лишь 2 типа морфологической организации, а именно — высшие споровые и семенные, имеют корни. Известно, что корень характеризуется отсутствием хлорофилла, листьев (афиллией), эндогенным происхождением, наличием чехлика, короткой зоной роста и корневыми волосками. Эта характеристика корня слишком общая, и ни один из перечисленных показателей не имеет абсолютного значения. Так, голые ризофоры селлагинелл, являясь переходной зоной между корнем и стеблем, могут нести листья; имеют корни экзогенного происхождения, лишённые корневых волосков, способные к фотосинтезу и т. д. При культуре изолированных корней, травмах корни могут синтезировать вещества, аналогичные синтезируемому стеблем и листом [3, 22]. В свою очередь, стебель может быть безлистным (столоны нефролеписа), обладать короткой зоной роста и т. д. Между стеблем и корнем у ряда сосудистых споровых практически не существует внутренних различий. Оба эти органа имеют одинаковое положение полей дифференциации ксилемы и формируют принципиально одинаковую анатомическую структуру оси. У молодых корней и стебля *Lycopodium clavatum* сходство проявляется не только в окраске (они зеленые), но и в анатомической структуре: экзархная актив-

ность стебля не отличается от таковой у корня [23]. Следует отметить также, что корень *L. clavatum* с увеличением порядка ветвления прогрессивно теряет число полей дифференциации ксилемы и к 8—9-му порядку становится монархным. Подобно этому, стебель *L. Selago* подобиархный в области первого ответвления становится монархным к верхушке.

Наряду с отсутствием абсолютных показателей, отличающих побег от корня, обращает внимание принципиально одинаковое анатомическое строение корня в филогенетических группах от ископаемых видов до ныне живущих и принципиально одинаковый переход от оси корня к оси стебля у семенных растений. В области гипокотыля всех семенных растений радиальная ксилема корня с очереднорасположенной флоэмой прямо переходит в стебель с флоэмой супротивнорасположенной, образуя телескопическую связь экзархной протостелической структуры корня с эндархной сифоностелической структурой стебля. Эта телескопическая связь протоксилем и протофлоэм главного корня и стебля хорошо известна [2, 7, 9, 24, 26]; она контрастно представляет различия в анатомической структуре этих органов, которые являются двумя полюсами одной оси.

При общей хорошей изученности гипокотыльной связи главного корня со стеблем формирование тканевой связи стебля с придаточным корнем остается недостаточно исследованным. Изучению тканевых структур, посредством которых осуществляется переход от разноустроенных осей стебля к одинаково устроенной оси корня, посвящена настоящая работа. Интерес к исследованию гистогенеза зоны базипетальной связи придаточного корня со стеблем определен в данной работе не только недостаточной полнотой

фактического материала, полученного ранее [4—6], но и новыми возможностями филогенетической интерпретации морфогенеза придаточных корней.

Методика

Опыты по укоренению зеленых черенков садовых культур, а также сбор материала, его фиксацию, приготовление анатомических срезов и их гистохимическую окраску проводили по методике, описанной ранее [6]. Анализировали укорененные черенки разного возраста, чтобы не пропустить ни одного этапа дифференциации тканей придаточного корня и стебля. Поперечные срезы корня производили до его основания, включая ткани стебля. Последовательную серию этих срезов затем просматривали с помощью микроскопа МБИ-3 с апохроматными объективами 10, 20, 40. Участки срезов, где видна деривация тканей стебля в область корня, выделяли из общего среза и затем мацерировали бертолетовой солью с азотной кислотой. Промеры клеток выполняли общепринятыми методами, рисунки делали в масштабе, удобном для восприятия, фотографии срезов — с помощью фотонасадки.

Результаты

Способность к новообразованию корней у большинства двудольных растений распространяется на все их части, где имеется камбий. Каждый элемент морфологически зрелого побега — будь то узел, междоузлие или почка — способен в определенных условиях среды воспроизвести корень путем перестройки тканей своего тела. Осуществляется такая тривиальная форма репаративной регенерации у двудольных благодаря стимулятивной ре-

активации инициального слоя камбия. Именно на основе митотических делений его инициальных клеток и их последующего взаимодействия формируется апикальная меристема придаточного корня. Многоступенчатый процесс трансформации развития латеральной меристемы побега в сторону новообразования первичной меристемы корня происходит в определенной последовательности.

Обычно перед образованием придаточных корней инициалы камбия усиленно делятся, что приводит к радиальному утолщению стебля в той его части, где затем появятся корни. Оно осуществляется не только за счет аддитивных делений клеток камбиальной зоны, но и мультипликативных делений инициалей камбия, сопровождаясь разрастанием камбиальной зоны в основном за счет производных древесины [4]. Камбиальная зона увеличивается радиально, в ней возрастает число слоев недифференцированных клеток древесины, что ведет к увеличению протяженности ее внешней границы. Вместе с ростом протяженности увеличивается поверхность камбиальной зоны, которая не может быть компенсирована тангентальным растяжением инициальных клеток камбия и вынуждает их к мультипликативным делениям. Формирующие камбиальную зону производные, уже выйдя из митотического цикла, не могут сразу дифференцироваться в зрелые гистоструктуры и некоторое время остаются незрелыми предшественниками древесины и луба. Благодаря вынужденным мультипликативным делениям камбия его инициальный слой обогащается молодыми, лабильно детерминированными инициалами, способными к дальнейшим перестройкам. Именно на основе активно делящихся лучевых инициалей камбия заклады-

вается первичный бугорок корневого зачатка [5, 6]. Он, в свою очередь, 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. До этого момента все ткани, формирующие первичный бугорок корневого зачатка, а затем примордий придаточного корня, являлись производными латеральной меристемы стебля и тканями корня фактически не были.

При образовании придаточного корня в камбиальной зоне на любом из участков целостной структуры побега проходят последовательные этапы вначале гистогенной, а затем органогенной деятельности камбия [6]. На первом ее этапе возникают производные древесины, которые можно назвать проторизными по причине их появления перед образованием корней. В дальнейшем проксимальные полюса появляющихся вблизи поверхности молодой древесины примордии придаточных корней постепенно погружаются в продолжающую радиально разрастаться проторизную древесину. Слои этой древесины в топографическом смысле оказываются неоднородными, а принадлежащими отчасти стеблю, а отчасти — основанию будущего корня, что позволяет называть вновь образуемую древесину стебля каулеризной. Ее ткани ориентированы вдоль стебля для выполнения функций осевого проведения, а взаимодействующие с ними ткани основания зарождаю-

щегося корня ориентированы вдоль оси последнего, т. е. перпендикулярно оси стебля.

Образование каулеризной древесины осуществляется на основе проторизной древесины новыми перестройками клеток камбиальной зоны в связи с формированием зачатка придаточного корня. Гистоморфологическое оформление апекса придаточного корня хронологически отстает от процессов дери-вации вновь образуемых производных камбия вокруг базального полюса оси корня. Отклоняющиеся в направлении оси корня молодые клетки древесины при дифференциации еще более смещают инициали камбия, которые воспроизводят новые генерации клеток проводящей ткани в области базального полюса корня параллельно его оси, а в области стебля — в обычной для себя ориентации. Нарастание стебля и его дериватов вокруг основания корня регулируется камбием, который обеспечивает в дальнейшем синхронность радиального роста и стебля, и корня при их взаимно перпендикулярном положении. В начале гистогенной деятельности апекса корня его прокамбиальные производные оказываются в геометрическом центре не только базального полюса собственной оси, но и окружающих молодых дериватов стебля.

Дальнейший сбалансированный со стеблем рост корня в толщину обязан переходу корня ко вторичному строению, иначе говоря, к зарождению камбия на основе клеток центрального цилиндра. Объединению камбия корня с камбием дериватов стебля не имеется препятствий, по крайней мере топографических, и камбий стебля свободно продолжается в корень. О реальном существовании взаимодействия камбиев и прямого продол-

жения камбия стебля в камбий корня можно судить по их взаимным производным, которые различаются не только гистологическим составом образуемых комплексов древесины и луба, но и размерами клеток в идентичных структурах [6].

Следует заметить, что у многих двудольных ранние дериваты стебля, образовавшиеся в основании придаточного корня, как и первые клетки базального полюса собственно корня, в дальнейшем не полностью дифференцируются в проводящие ткани, в большинстве своем оставаясь паренхимными. Они утрачивают прямое функциональное значение, оказавшись погребенными под новыми слоями древесины в основании корня. Невооруженным глазом можно наблюдать такую паренхиму у ризофоры, где новообразование корней достигло высокой степени естественности и паразитической мощи.

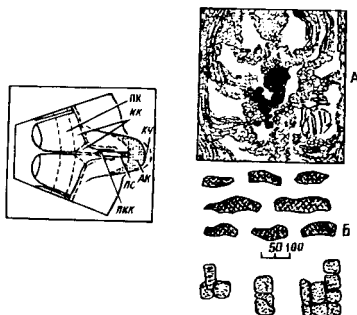
Объединяя многочисленные фактические сведения и абстрагируя от некоторых частных явлений, можно представить последовательность новообразования корней у двудольных как образование проторизной, затем каулеризной древесины и затем тканей корня. Размещение тканей, возникающее в процессе ризогенеза, представлено на схеме (рис. 1), там же показаны начальные этапы дифференциации проводящих элементов в каулеризной древесине (А) и формы клеток проводящей ткани, которые осуществляют деривацию стебля в направлении оси придаточного корня (Б). Во всей совокупности клеток от первых, отклонившихся в сторону придаточного корня, до последних производных стебля, расположенных в основании корня, не выявлено элементов первичной ксилемы корня. Последние развиваются выше по оси, продольная ориентация

клеток первичной ксилемы строго осевая, ее структуры взаимодействуют с параллельными себе клетками, т. е. дериватами стебля.

На всем просмотренном материале не обнаружено зрелых элементов первичной ксилемы корня, которые отклонились бы от оси центрального цилиндра корня в сторону оси стебля. Сохранение осевой ориентации водопроводящей системы корня легкообъяснимо, оно связано пространственными возможностями деятельности апикальной меристемы, однако непричастность осевых тканей корня к активному установлению базипетальной связи со стеблем позволяет не согласиться с представлением о пассивной природе придаточного корня. В то же время среди многочисленных

Рис. 1. Схема (слева) микроскопической организации апикальной меристемы придаточного корня и его базипетальной связи со стеблем на этапе выхода за пределы покровных тканей стебля.

А — продольный тангентальный по отношению к стеблю анатомический срез каулеризной древесины (обратить внимание на изгибы периферийных проводящих элементов древесины стебля вплоть до их перпендикулярного положения в центре среза); Б — несколько форм клеток после мацерации каулеризной древесины: трахеиды, сосудистые трахеиды, осевая и лучевая паренхима; ПК — проторизная древесина; КК — каулеризная древесина; ПКК — дифференцированные проводящие элементы первичной ксилемы корня; ПС — участок прокамбиальной стелы, не дифференцированной в проводящие ткани; АК — апекс корня; КЧ — корневой чехлик.



способов тканевой связи корня со стеблем не обнаруживаются перестройки в стелярных тканях корня, изменения их осевой направленности в базальной области. Стелярные производные корня дифференцируются и становятся микроскопически различимыми позже прошедшей деривации проводящих тканей стебля. Лишь появившись, они сразу оказываются в центре бокового комплекса молодых, митотически активных тканей стебля.

Анализ базипетальной связи придаточных корней, заложившихся в каллусе, у многолетнего стебля между корой и древесиной, корней, растущих в тканях коры параллельно стеблю, заложившихся внутри стебля в сторону сердцевины, субэпидермальных корней (настурция, сердечник), позволяет заключить, что дальнейший рост таких корней предопределен не фактом их существования, а потенциями развития их тканевой связи с породившими структурами. Так, на черенках вишни, яблони, черной смородины можно наблюдать придаточные корни, в основание которых не заходит камбий стебля. Существующая локальная связь таких корней со стеблем не обеспечена синхронизированным со стеблем радиальным ростом, отчего придаточный корень погружается основанием в радиально нарастающую древесину стебля. Внешние слои древесины таких корней не перемещаются вместе со слоями древесины стебля, у них не возникает гармоничной связи со стеблем, отчего эти корни имеют слабый радиальный рост и недолговечны.

У айвы можно наблюдать нарушение реализации ризогенеза не только в последовательности установления тканевой связи со стеблем, но и в образовании апикальной меристемы придаточного корня. Первичный бугорок корневого зачатка, формируемый, как обычно, в

проекции сердцевинных лучей, оканчивается погребенным в радиально растущую ксилему стебля. Не имея камбиальной связи со стеблем и не достигнув зрелой гистоструктуры апикальной меристемы, меристематическая ткань бугорка разрастается в форме сферического тела, оставаясь паренхимой, включенной в древесину стебля черенка.

Импульс к новообразованию корневой исходит от органа, у которого формируется корень; само новообразование не сводится к трансформации латеральной меристемы органа в апикальную меристему корня, а реализуется в последовательном ряде цитогистологических перестроек. При заложении корня на стебле вначале образуется молодая древесина, на ее поверхности обособляется путем деления лучевых инициалей меристематический бугорок будущего корня. На этапе полярного растяжения бугорка его базальный полюс утолщается, отклоняя от себя клетки камбиальной зоны, что приводит к инверсии инициалей камбия в направлении оси корня. Этим процессом создаются постоянно растущие дериваты ксилемы стебля, в которые постоянно погружается базальный полюс оси корня. Почти одновременно дистальный полюс зачатка организуется в апикальную меристему. Первые стелярные производные апекса попадают в центральную часть массива молодых производных камбия стебля, дифференцируясь вместе с ними в зрелые ткани. Аксиальные проводящие структуры корня, таким образом, с начала зарождения оказываются окруженными молодыми производными стебля, их взаимодействие с тканями стебля осуществляется параллельными связями и в равных возрастных условиях.

В результате между осью стебля и собственно корнем образуется во-

допроводящая вставка из ориентированных в сторону корня проводящих структур стебля, что является непрременным условием заложения корня и его долговременного взаимодействия со стеблем. Если же вставки в форме бокового выроста стебля не формируются и камбий стебля не продолжается в корень, базипетальные связи водопроводящих тканей корня со стеблем сужаются, что приводит к ограничению последующей функциональной деятельности корня и к сокращению продолжительности его жизни. В садоводческой практике такие корни называют эфемерными, они быстро появляются и быстро отмирают, в чем легко убедиться, поставив стебли черной смородины в воду на несколько дней. Обычные же придаточные корни, формирующие со стеблем общую каулеризную древесину, развиваются всю жизнь корнесобственной особи. Заметим, что, вероятно, и ветвление корня на уровне прокампбиальной оси или позже при вторичном строении проводящего цилиндра имеет общие черты гистогенеза с придаточным корнем на стебле, т. е. деривация проводящих структур в направлении бокового корня осуществляется тканями материнской оси.

Придаточные корни, развиваясь на основе тканей побега, на базе предопределенных и направленных перестроек его тканей не принимают прямого участия в этом процессе до морфогенетического оформления собственной апикальной меристемы. Деятельность же апикальной меристемы придаточного корня сохраняет стойкий консерватизм в формировании тканевых элементов собственного тела. Образующиеся корни гистоструктуры строго подчинены деятельности апикальной меристемы, ткани его первичного тела не меняют своей осевой направлен-

ности при взаимодействии со стеблем, пассивно вовлекаясь в создаваемые стеблем тканевые комплексы.

Обсуждение результатов

Наряду с семенными растениями почти все группы сосудистых криптогамных имеют корень. Он отсутствует у представителей порядков Rhyniales, Philotales, у видов семейства Salvinaceae и у некоторых вымерших видов. В семействе Lycopodiaceae анатомические структуры стебля и корня очень сходны, так что некоторые анатомы склонны не считать настоящими корнями корни плаунов [23].

У высших споровых (кроме мхов, разумеется) происходит постоянное новообразование корней. Первый недолговечный корень спорофита развивается у зародыша, а последующие — у взрослой особи в соответствии с динамикой ее роста, старения и отмирания. У спорофита, таким образом, первый корень образуется в результате клеточных делений зиготы, т. е. эмбриогенеза, а последующие — формируются многократно на базе постоянных тканей стебля взрослой особи. Придаточные корни спорофита эндогенного происхождения, их зарождение чаще эндодермическое (у папоротников), редко — перициклическое (у плауновых и хвощей). Они всегда образуются на участке стебля, где указанные тканевые структуры — эндодерма и перицикл — обладают меристематической активностью. При удалении от апекса эти ткани совершенно теряют способность к корнеорождению [20], поскольку у споровых отсутствует вторичный рост. Теоретически допуская заложение придаточного корня на уровне зрелых проводящих тканей стебля, трудно предположить, на основе каких тка-

невых элементов будет формироваться апекс придаточного корня, как будет устанавливаться базипетальная связь и преодолевать возрастной разрыв между прокамбиальной стелью корня и дифференцированной стелью стебля, так как первая неспособна расти проксимальным концом, а стебель — нарастать радиально. При заложении придаточных корней вблизи апекса побега на уровне его внутренних меристем и незрелых проводящих тканей происходит формирование апикальной меристемы корня, со-

стоящей из группы инициальных клеток или из единственной инициальной клетки с участием как самого внутреннего слоя периллемы (эндодермы), так и клеток самого внешнего слоя плеромы (перидикла).

При размещении первичной меристемы корня кнаружи от этих слоев образующий прокамбиальный тяж собственно корня топографически приближен основанием к прокамбию стебля и вскоре становится ответвлением стеблевого прокамбия. Базипетальная связь водопроводящих элементов придаточного корня со стеблем устанавливается у высших споровых на этапе позднего прокамбия и затем при его дифференциации в зрелые водопроводящие элементы. Последовательность гистогенеза в прокамбиальной структуре детерминирована определенным образом в прокамбиальных тяжах корня, стебля и листа [1, 23]. У споровых микрофильной линии эволюции водопроводящая структура экзархная как у стебля, так и у корня, а у макрофильной — у стебля эндархная, а у корня и листа — экзархная, чем, вероятно, и объясняются вполне определенное число заложившихся придаточных корней и постоянное их положение по отношению к листьям у папоротников и хвощей и отсутствие такого строгого соответствия в расположении корней и листьев у плаунов и селягинелл (рис. 2).

На базе комплексов центрального цилиндра и коры в результате деления клеток перидикла или эндодермы формируется первичный бугорок зарождающегося корня, строение которого становится собственно корневым лишь после того, как начнет функционировать его апикальная меристема, образуемая клетками бугорка. До обособления апикальной меристемы первичный бугорок остается выростом стебля

Рис. 2. Расположение придаточных корней на стебле плауна и папоротника на схематических перспективных изображениях.

А — *Lycopodium*: корни возникают при основании ветвей, стель корня является боковым ответвлением стели основного побега; Б — *Pteridium*: корни закладываются обычно при основании листьев, стель корня является боковым ответвлением проводящего пучка листа; В — стель *Orhioglossum vulgatum*: 1 — придаточные корни; Л — проводящие пучки листьев; К — основания корней (по [7]).



и далек от анатомического строения корня. Возникновение же апикальной меристемы корня на основе делящихся клеток первичного бугорка закономерно упорядочивает вновь образуемые им ткани в типичные корневые структуры, строение которых predeterminedено деятельностью апекса. Первые тканевые элементы тела корня, его коры и центрального цилиндра соприкасаются с тканями стебля через массив клеток первичного бугорка, оставшихся в основании собственно корня и имеющих стеблевое происхождение. При этом первичный бугорок, начавший развиваться из перицикла, вплотную соприкасается с прокамбием стебля, а идентичный бугорок, развивающийся из эндодермы, имеет в основании слой клеток перицикла и непосредственно с прокамбием не соприкасается.

Находясь в состоянии дифференциации, проводящие ткани стебля могут направленно индуцировать образование аналогичных тканей в корне путем непосредственного прямого и формирующего воздействия на вновь образуемую корнем стель [18]. В случае же заложения корневого бугорка клетками эндодермы индуктивное влияние стебля на дифференциацию тканей корня может осуществляться только через слой клеток перицикла, т. е. опосредованно. Данный факт усложняет использование гипотезы индуктивного воздействия существующих тканей на вновь образуемые для объяснения направленного гистогенеза. Необходимо также учесть, что гистоструктуры корня ориентированы к таковым в стебле перпендикулярно, и это не только ограничивает площадь воздействия продуктов дифференциации стебля на корень, но и пространственно удаляет проводящие структуры корня и стебля с течением времени. Наличие у многих папоротниковых на ограничен-

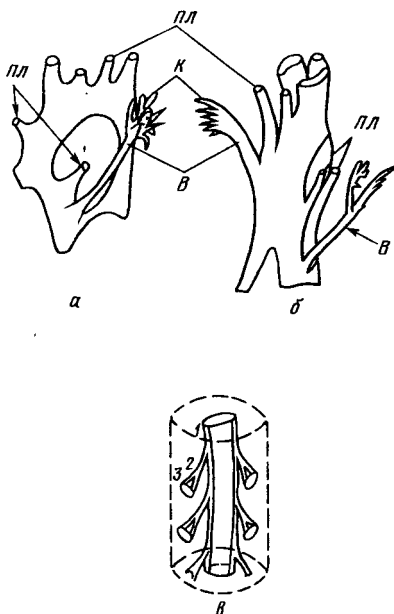


Рис. 3. Новообразование придаточных корней на корневищах папоротников *Scolopendrium* (а) и *Asplenium Serra* (б). На начальном этапе корнеобразования формируется «корнеродный ствол» побеговой сифоностелической структуры, которая затем разделяется на несколько диархных корней (по [21]).

в — схема ветвления корня у папоротников: ответвление центрального цилиндра (1),

которое вильчато раздваивается (2), образуя диархную систему (3) бокового корня (по [10]); ПЛ — проводящие пучки листьев; В — корнеродный ствол (вставка); К — корень.

ном участке и лишь в основании корня вставок, имеющих древнюю протостелическую структуру [8], по-видимому, является следствием сложившихся условий установления базипетальной связи придаточного корня со стеблем, а не ступенчатым изменением в процессе роста корня природы и структуры стелярных производных его апекса.

Стеблевые структуры в основании придаточных корней у папоротников описаны еще Лахманом [21] на

корневища *Scolopendrium*, *Asplenium*, *Phegopteris* и названы им *truncs radicifères* (корнеродные стволы). Они имеют стеблевое анатомическое строение, могут ветвиться, причем каждое такое ответвление заканчивается одним (*Phegopteris*) или несколькими (*Scolopendrium* и *Asplenium*) корнями. Закладываясь эндогенно в основании листа в виде выроста стебля, эта тканевая структура только с течением времени, достигнув нескольких миллиметров, преобразуется в корень (рис. 3, а, б). Последовательная трансформация экзархной сифоностели в диархную корневую структуру осуществляется у *Scolopendrium* и *Asplenium* путем расхождения ее проводящих элементов в несколько корней, а экзархная актиностель у *Phegopteris* — путем постепенного уменьшения объема водопроводящих элементов и смещения флоэмы у полюсов ксилемы, как это свойственно корневой стеле.

Рассматривать интерстелярные вставки как этапы трансформации оси стебля в корень, выстраивая филогенетический ряд преобразования стели от «вначале мезархных актино- и сифоностели, а затем экзархных, которые впоследствии подверглись редукции, становясь олигархными, диархными и, наконец, монархными» [14], нет достаточных оснований. Придаточные корни на стебле закладываются во всех случаях на основе тканей стебля в продольно-перпендикулярной ориентации, располагаясь радиально по отношению к материнской стеле; их проводящие структуры перпендикулярны к тем, которые они затем снабжают продуктами своей жизнедеятельности. Понятно, что все придаточные корни имеют тканевую зону продольно-радиального перехода от стебля, восстанавливающую непрерывность оси целостного растения, и судить по этой

зоне о филогенезе корня хотя и допустимо, но необъективно.

Промежуточные структуры, возникающие на границе перехода надземной оси растения в придаточный корень, очевидно, не отражают филогенетической последовательности преобразования стели стебля в стель корня. С филогенетической оценкой интерстелярных зон приходится расстаться не только потому, что изученные анатомические структуры вставок являются лишь ответвлениями материнской стели, не образуя в своей совокупности филогенетически соподчиненного ряда, но еще и потому, что они фактически не представляют у споровых ризофитов хронологические раритеты реального пути трансформации стебля в корень. Кроме того, у многих папоротников в основании боковых корней имеются образования, подобные «протостелическим». Известно [10], что прежде чем боковой корень морфологически оформится и выйдет за пределы коры осевого корня, его основание 1—2 раза вильчато ветвится и только затем каждое ответвление приобретает диархное строение (рис. 3, в).

У папоротников, наряду со вставками между стеблем и придаточным корнем, осевым и боковым корнем, имеются интерстелярные структуры третьей направленности перестройки оси, возникающей при развитии придаточных почек на корнях. В этом случае формируется вставка при переходе анатомического строения корня в стель в процессе заложения и последующего роста адвентивных почек (например, у *Asplenium* и *Platyserium*). По существу, и ризофоры слагинелл, как и некоторых папоротников (*Oleandra walichii*), являются интерстелярными образованиями между стеблем этих растений и собственно корнем.

Не отрицая и не следуя эволю-

ционной интерпретации межствольных структур, а лишь основываясь на фактах присутствия таких структур, заметим, что при образовании придаточных корней у высших споровых все анатомическое разнообразие корнеобразующих стеблей сводится в конечном счете к известному однообразию анатомического строения корней.

Касаясь очевидных примеров эволюции жизненных форм и, в частности, трансформации стебля в ряду от деревьев к травам, следует заметить, что этот процесс имеет мало общего с трансформацией оси в корень уже по той простой причине, что в первом случае происходят структурно-морфологические перестройки одного и того же органа, стебля, а во втором — на базе одного органа воспроизводится другой, новый орган. Поэтому возникновение первого корня у бескорневых растений предполагает прежде всего появление меристематической структуры его зародыша. Только при наличии такого постоянного источника стабильного воспроизведения, а точнее фактического осуществления корня, возможны его эволюционные изменения.

Возникновение корня исторически предопределено новыми условиями существования наземных растений, стимулировавшими развитие процессов геотропного роста оси и вызвавшими формирование ранее не существовавших терминальных меристем, способных осуществлять «геофильный» рост эффективным способом. Корнегенные меристемы могли возникать спорадически на любом из погруженных в субстрат или лежащих на субстрате участков оси и, возможно, у вегетативно неподвижных особей в конусах нарастания ветвящихся ризоидов. Лишь затем, закрепившись генетически, корнеродные меристемы могли стабильно воспроиз-

водиться в последующих поколениях. Естественно, что новообразование апикальной меристемы корней может постоянно возобновляться путем вегетативного размножения с формированием корнесобственного клона, а у вида в целом — еще и в процессе эмбриогенеза через обновляющее воспроизводство первичных меристем при формировании зародыша.

Ботаникам известно, что у современных высших споровых эмбриональное развитие спорофита направлено вначале на образование апикального полюса надземной части оси и затем на образование апекса корня. При этом у современных бескорневых форм (псилотовые, сальвиниевые) у зародыша апекс корня не развивается, и само собой разумеется, что без апикальной меристемы корня не образуется и самого корня. Иными словами, корень как самостоятельный орган существует лишь при наличии формирующей его меристемы. В свою очередь, при такой прямой зависимости меристемы и тела органа характер образования апикальной меристемы корня у молодого и взрослого спорофита должен бы отражать морфологическое многообразие заложения корней, что было бы естественно для полифилетической группы высших споровых растений.

Образование у зародыша корневого меристемы вслед за стеблем и на основе его тканей демонстрирует зависимую природу корня от состояния зрелости надземной оси и уровня детерминированности ее тканей, готовых для перестроек в направлении новообразования апекса корня.

У всех споровых ризофитов апекс придаточного корня воспроизводится лишь молодыми тканями стебля, обычно соответствуя их мощности. Поскольку повторяемые элементы

развития фиксируются цитоморфологической организацией меристемы, она выступает и как средство, и как этап соматической эволюции, обладая некоторыми параметрами адаптивной изменчивости. Отсюда понятно, что анализ способов заложения апикальной меристемы корня у зародыша и взрослого спорофита является реально существующими объектами изучения основных этапов эволюции морфогенеза придаточных корней у высших споровых растений.

Диплоидный зародыш высших споровых формируется в брюшке архегония. У половозрелого гаметофита вслед за образованием гаметангиев осуществляется половой процесс и путем слияния гамет образуется диплоидная клетка-зигота, способная к делению без периода покоя. С первого деления зиготы в брюшке архегония начинается морфологически видимый рост спорофита. Затем, по мере пролиферации его клеток, но до дифференциации их массы на стебель, лист, корень, подвесок и гаусторий, спорофит проходит состояние проэмбрио и после дифференциации элементов тела становится зрелым эмбрионом (зародышем), способным к самостоятельному росту. При наблюдении эмбриогенеза можно различать ранние его стадии, от деления зиготы до инициальной локализации клеток будущих органов (проэмбрио), и более поздние стадии, связанные с образованием органов, гистоструктурой и морфологической стабилизацией тела.

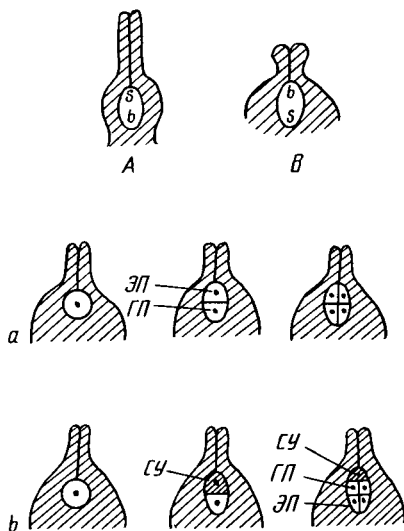
Ранние стадии эмбриогенеза у высших споровых и структурно-морфологическая типология эмбрионов более поздних стадий всесторонне рассмотрены в ботанической литературе [11—13, 17, 19, 27 и др.]. В результате проведенных исследований было показано, что

зародыш спорофита уже с первого деления зиготы формируется как поляризованное тело с главенствующим развитием оси; первый корень латеральный и обычно эндогенного заложения, а также подвесок (суспензор) имеют все зародыши, за исключением Equisetaceae, Isoetaceae и лептоспорангиатных папоротников.

Поляризация зародыша определяется ориентацией вновь образующихся стенок в каждой из двух возникающих клеток при первом делении зиготы. Обычно эти стенки занимают трансверсальное (поперечное) положение по длине архегония, но у осмундовых и лептоспорангиатных папоротников наблюдается промежуточная ориента-

Рис. 4. Положение зародыша в брюшке архегония у высших споровых.

A — экзоскопическое; *B* — эндоскопическое; *s* — терминальное поле оси; *b* — базальное поле оси (по [11]); *a* — первые деления зиготы при формировании зародыша без суспензора; *б* — с суспензором; *СУ* — суспензор; *ЭП* — эпибазальная клетка; *ГП* — гипобазальная клетка (по [14]).



ция оси зародыша, т. е. зигота делится не поперечной стенкой, а косой или продольной. Клетка, из которой будет развиваться будущая ось, является верхушечным полем зародыша, а вторая — противоположная — формирует его базальное поле. Когда вершина будущей оси направлена в сторону шейки архегония, зародыш называют экзоскопным, при обратной ориентации оси — эндоскопным (рис. 4, А, В).

Зародыши, формирующие подвесок, всегда эндоскопные (за исключением *Botrychium Lunaria*, *Ophioglossum*), поскольку дистальная клетка разделившейся зиготы остается подвеском, ориентированным к шейке архегония, а проксимальная клетка делится, образуя эпибазальную и, ближе к подвеску, гипобазальную клетки, которые дают начало развитию эпи- и гипобазальной частям зародыша (рис. 4, а, б). Эпибазальная часть зародыша всегда образует ось с листьями, а гипобазальная — подвесок и гаусторий. У зародышей, не образующих подвесок, дистальная клетка делится, формируя эпибазальную часть зародыша, а проксимальная клетка — гипобазальную (рис. 4). Размеры эпи- и гипобазальной зон зародыша своеобразны у видов и, как правило, неравновеликие; их линейные и объемные соотношения значительно варьируют.

У зрелого зародыша предпочтительно развивается главная ось часто изогнутой формы у эндоскопных зародышей и более или менее прямая — у экзоскопных. В дифференциации элементов тела главной оси, за исключением ее вегетативного апекса, могут принимать участие гипобазальные клетки. В этом случае корневой полюс развивается на гипобазальной половине зародыша (некоторые селлагинеллы, хвощи, лептоспорангиатные папоротники), когда же главная ось

формируется целиком эпибазальными клетками, то и корень развивается на эпибазальной части зародыша (плауны, изэтовые). Зародыши ряда селлагинелл, плаунов образуют корень, который занимает проксимальный полюс, являясь и базипетальным продолжением, и завершением оси. У других видов ликопсид, а также хвощей, папоротников корень образуется сбоку оси зародыша, не являясь ни ее прямым продолжением, ни топографическим завершением. Однако независимо от того, образуется ли корень сбоку главной оси или развивается как ее базальный полюс, дифференцируется эпи- или гипобазальной областью зародыша, он всегда у зародыша один, что нехарактерно для придаточных корней (рис. 5).

Многообразии форм заложения зародышевого корешка в филогенетических группах высших споровых является следствием генетического закрепления многоплановой эволюции спорофита, приведшей к новообразованию корней. Наследование этого признака сопровождается не только уже сложившимся у спорофита механизмом перехода оси от стеблевой анатомической структуры к корню, но и необходимостью освободиться от детерминирующей сущности осевого корня зародыша. Анализ стеллярной структуры молодых спорофитов показал, что между осями стебля и корня образуется протостелическая вставка [8], через которую осуществляется тканевая связь этих осей. Такая же вставка формируется затем при образовании придаточного корня на оси взрослого стебля [21]. В последующей жизни современных споровых ризофитов корни зародыша не имеют главенствующего значения, поскольку с каждым новым этапом роста появляются новые придаточные корни. У одних видов они сбрасываются в началь-

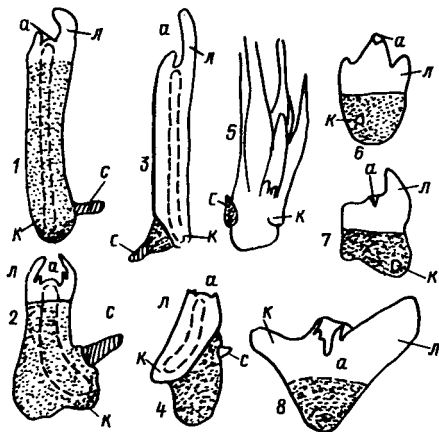


Рис. 5. Зародыши высших споровых. 1—5 — виды, образующие суспензор: 1 — *Selaginella Selaginoides*; 2 — *Selaginella Martensii*; 3 — *Lycopodium Selago*; 4 — *Lycopodium Clavatum*; 5 — *L. cernuum*; 6—8 — зародыши без суспензора: 6 — *Equisetum*; 7 — *Adiantum*; 8 — *Isoetes*; а — ось; к — корень; с — суспензор; л — первый лист, заштрихованная часть — суспензор; оттененная точками — гипобазальная область зародыша; светлая — эпибазальная (по [11]).

ный период постнатальной жизни (плауны), у других отмирают по мере линейного нарастания корневища или плагиатропного наземного побега. Вероятно, постоянное сохранение зародышевого корня могло бы препятствовать в дальнейшем вегетативной подвижности растений, способствуя развитию лишь главной оси.

Многообразие «проб природы» в дифференциации корневого полюса у зародышей криптогамных не сводится, естественно, лишь к «оппадающим» корешкам у плауновых или отсутствию постоянной топографии заложения зародышевого корешка у селлагинелл. Наряду с достаточно полными фактическим материалом по морфогенезу придаточных корней у высших споровых, все-таки есть и

значительный пробел в познании ризогенеза — это никем не проделанный анализ организации апекса зародышевых корней хотя бы у тех же ликопсид, «обвиняемых» в наличии у них ложных корней. Такие сведения были бы полезны как для сторонников полифилетического понимания происхождения придаточных корней, так и сторонников монофилетической их природы. Не исключено, что именно эмбриологический материал о структурной организации апекса придаточных корней у позднего зародыша мог бы способствовать более четкому определению филогенетической соподчиненности апикальных меристем в пределах, по крайней мере, отдельных таксономических групп.

Известно, что у высших споровых встречается 2 типа организации апикальной меристемы: с одной вершущей инициальной клеткой и с группой инициальных клеток [1, 11, 13, 16, 24—26 и др.]. Большинство названных авторов склоняются к мысли, что в эволюции апикальных меристем обозначилось направление трансформации инициальных клеток от их группы к одной или, по крайней мере, исходным типом апикальной меристемы признается апекс с группой инициальных клеток [15, 28].

Однако наличие в апексе одной инициальной клетки вовсе не означает возможности формирования придаточного корня путем обособления в тканях стебля именно той инициальной клетки, последовательные деления которой приводят к формированию всего комплекса апикальной меристемы. Такой моноцеллюлярный тип новообразования придаточного корня маловероятен даже с учетом доводов Ван Тигема Ф. [26] в пользу подобного механизма. Допуская наличие «корнеродной» клетки в эндодерме или перичикле стебля, следует допу-

стить необычайно отлаженную систему гормонального управления гистогенезом, не только приводящим к обособлению в генерации клеток эндодермы или перицикла таких особых клеток, но и предопределяющим их число и особое место в теле растения. Одновременно инициальная клетка апекса корня и по форме, и по пространственной ориентации не имеет ничего общего с клетками эндодермы и перицикла, а субапикальное положение в морфологически зрелом апексе исключает первоначальное размещение инициальных клеток в какой бы то ни было иной позиции к своим производным. Именно наличие в апексе инициальных клеток определяет последующий гистогенез тела корня и физическое осуществление этого органа. Отсюда существование в стебле клеток «ожидания», способных непосредственно формировать целостную систему придаточного корня, не согласуется с реальной картиной гистоструктуры придаточного корня и стебля в области тканевого взаимодействия этих органов.

В общем плане формирование придаточного корня начинается с локального деления меристематически активных клеток вблизи стели корнеродного органа. В результате митотического деления клеток возникает радиальное выпячивание на вертикальной плоскости стели массива живых клеток в форме полусферического бугорка. В пределах бугорка складываются благоприятные условия для клеточных взаимодействий, приводящие к обособлению на вершине бугорка инициальных клеток апекса будущего корня. Затем лишь производные апикальной меристемы образуют путем упорядоченных делений собственно корень, выход которого за пределы тканей корня органа знаменует

переход корня к функциональной деятельности.

На протяжении оси корня до ее соприкосновения с осью корнеродного органа имеются: проводящие ткани собственно корня, образованные апикальной меристемой; ткани основания корня, образованные стеблем во время формирования меристематического бугорка, и, наконец, собственно ткани стебля, функционирующие как его постоянные структуры. Эта триада — стебель, инверсивная вставка и корень, — образующая непрерывную водопроводящую структуру, хорошо различима гистологически как комплекс тканей ксилемы стебля, переходной зоны от вертикальных проводящих элементов стебля к горизонтальным элементам корня и как проводящий комплекс ксилемы собственно корня. Деривация проводящих элементов стебля в боковое ответвление корня происходит в процессе радиального выпячивания молодых тканей стебля подобно ответвлению древних ризоидов, однако дистальный полюс этих ответвлений трансформируется затем в апексы одного или нескольких придаточных корней (рис. 3, а, б).

Боковое ответвление прокампимальной стели, являясь относительно поздним образованием, углублено своим основанием лишь в поверхностные ткани материнской оси, поэтому дифференциация его клеток возможна вместе с дифференциацией периферийных слоев осевого прокампбия. Вовлекаясь в процесс дифференциации стели вместе с поверхностными тканями главной оси, боковой вырост может дифференцироваться только по экзархному типу, независимо от того, происходит ли дифференциация главной оси экзархно или эндархно.

Исходя из таких представлений о заложении и дифференциации инверсивного участка оси, можно

ожидать, что все вставки между осями стебля и корня, существующие у высших споровых, включая ризофоры селлагинелл и некоторых папоротников, формируются вначале как экзархные прото- или сифоностелические образования, витализованные паренхимой в соответствии с материнской стелью.

Выводы

1. Развитие морфоструктуры наземных растений на базе древней поляризации тела привели к разделению оси на листостебельную ассимилирующую сферу и закрепляющую, абсорбирующую, погруженную в субстрат. Эволюция оси осуществлялась, таким образом, в двух средах: воздушной и почвенной, причем в последней более замедленно, так как корень появился позже многих других органов. Появление корня в его современном виде произошло после длительных гистоморфологических преобразований оси в результате значительных адаптивных изменений ассимилирующего и абсорбирующего полюсов.

2. Основой эволюции оси, приведшей к возможности новообразования корня, явилась паренхиматизация стели и, в частности, образование сердцевинных лучей, поскольку непаренхиматизированные протостелические структуры (риния, псилот) не выработали механизма новообразования корней.

3. Морфогенезу корня положила начало особая, иначе организованная меристема, образуемая латеральными выростами оси, вот почему импульс к заложению и формированию меристемы придаточных корней исходит от побега. Его зрелые ткани, в отличие от молодых, не обладают способностью к новообразованию корней. Этим объяс-

няется наблюдаемая тенденция акропетального заложения новых корней у споровых ризофитов, их над- и подузловая локализация у однодольных и произвольная у камбияльных растений.

4. Изучение гистоструктуры перехода оси от стебля к корню показало, что в направлении корня осуществляется деривация проводящих тканей стебля, тогда как стелярные ткани корня не отклоняются, всегда сохраняя свою осевую направленность. На основе анализа топографии тканей в комплексе дериватов стебля и осевых структур корня складывается представление, что терминальные клетки радиально растущих дериватов являются тканевой основой для образования апикальной меристемы корня. Сами же дериваты, через которые осуществляется стелярная связь корня со стеблем, закладываются на оси эндогенно, являются боковыми выростами проводящего цилиндра, дифференцируются экзогенно.

5. Наследственное закрепление корня в эмбриогенезе спорофита воспроизводит сложившуюся последовательность формирования корня на листостебельной части оси. Переход оси побега к оси корня не имеет у зародыша той совершенной гистоструктуры, как у взрослого спорофита, и зародышевые корни недолговечны. Усовершенствование этих связей ведет к моноосному доминированию корня, как это имеет место у семенных растений (при гипокотильном переходе), что не наблюдается у высших споровых.

6. Корень, как и листостебельная часть оси, сохраняет все свойства осевой структуры, образуя боковые корни и придаточные побеги в такой же последовательности, как и при формировании придаточных корней на стебле. Главенствующая роль оси в новообразовании боковых структур сужает филогенетическую

нагрузку термина «придаточный орган», оставляя за этим понятием его морфологическое содержание.

7. Изменения конституции апикальной меристемы корня, как и проявления ее гистогенеза, находятся под единым контролем целостного растения. Адаптивные трансформации тканевой организации тела корня (веломен), его чехлика (унилатеральный, удвоенный, многочисленный), структурно-морфологические перестройки (пневматофоры, присоски) и многочисленные метаморфозы (усики, подпорки, ходульные и др.) демонстрируют не только гомологичные изменения корня (этой филогенетически молодой сферы оси), но и его эволюционные преобразования, преобладающие таковые у побега.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Воронин Н. С.* Эволюция первичных структур в корнях растений.— Уч. зап. Калужского ГИП, 1964, вып. 13, с. 3—222.— 2. *Имс А. Дж., МакДаннел Л. Г.* Введение в анатомию растений.— М.— Л.: Сельхозгиз, 1935.— 3. *Колосов И. И.* Поглощительная деятельность корневых систем растений.— М.: АН СССР, 1962.— 4. *Орлов П. Н.* Корнеобразовательный процесс у легко- и трудноукореняемых садовых роз при размножении их зелеными черенками.— Изв. ТСХА, 1977, вып. 2, с. 142—152.— 5. *Орлов П. Н.* Особенности эндогенного развития придаточных корней у зеленых черенков роз.— Докл. ТСХА, 1978, вып. 239, с. 71—76.— 6. *Орлов П. Н.* Роль камбия при образовании придаточных корней у зеленых черенков.— Изв. ТСХА, 1988, вып. 4, с. 81—95.— 7. *Раз-*

дорский В. Ф. Анатомия растений.— М.: Сов. Наука, 1949.— 8. *Чистякова О. Н.* История развития проводящей системы у хвощей.— Уч. зап. МГПИ им. Потемкина, 1955, т. 29, вып. 3, с. 185—243.— 9. *Эсау К.* Анатомия растений.— М.: Мир, 1969.— 10. *Bertrand Paul.* Les végétaux vasculaires.— Paris, 1947.— 11. *Bower F. O.* Primitive Land Plants also known as the Archegoniatae.— L., 1935.— 12. *Bruchmann H.*— Flora, 1908, vol. 98, p. 487—504.— 13. *Cambell D. H.* The evolution of the land plants (Embryophyta) — L., 1940.— 14. *Emberger L.* Les végétaux vasculaires.— Paris, 1960.— 15. *Goebel K.* Organographie der Pflanzen.— 3 Aufl., 1—3 Teil, Jena, 1928.— 16. *Hanstein J.*— Bot. Abhandl., 1870, Bd 1, S. 1—112.— 17. *Jeffrey E. C.* The anatomy of woody plants.— Chicago, 1930.— 18. *Jost L.*— Ztschr. f. Bot., 1932, Bd 25, H. 10, S. 368—401.— 19. *Johansen D. A.* Plant embryology.— Chron. bot. N. Y.: Waltham (Mass), 1950.— 20. *Kadej F.*— Acta Soc. bot. Poloniae, 1960, t. 29, n 3, s. 74—77.— 21. *Lachmann J. P.* Contributions à l'histoire natur. de la racine des Fougères. Ann. d. l. bot. d. Lyon, Thèse.— Paris, 1889.— 22. *Nobècourt P.*— C. R. Soc. Biol., 1946, N 140, p. 953—954.— 23. *Pitot A.* Contributions à l'étude anatomique de l'appareil radicaire des Lycopodes.— Rec. Tr. inst. bot., Montpellier, 1944.— 24. *Strasburger E.* Lehrbuch der Botanik.— Jena, 1900.— 25. *Troll W.*— Österr. Bot. Ztschr., 1949, Bd 96, S. 444—452.— 26. *Van Tieghem Ph.* Traité de botanique.— Paris, 1891.— 27. *Velenovsky J.* Vergleichende Morphologie der Pflanzen.— Prague, 1907.— 28. *Zimmermann W.* Die Phyloge der Pflanzen. Ein Überblick über Tatsachen und Probleme. 2-te völlig neu beard Aufl.— Stuttgart, 1959.

Статья поступила 7 апреля 1992 г.

SUMMARY

Hystostructure of the area of transition from stem axis to root axis in rooting plants was investigated. It is shown that a specific conducting complex connecting xylem of the stem and that of the root in a common continuous structure is formed, the substitution of radial direction of conducting tissues (in direction

of root axis) for longitudinal direction being provided by stem derivatives. Due to inversion of stem tissues they become parallel to stele derivatives of additional root which do not change their axial direction in the process of joining with the stem. Inversion of the conducting system of the stem into the additional root is also found in all phylls of homorisis group of higher spore plants. In club-mosses, horsetails and ferns derivation of conducting tissues of the stem is accompanied by formation of extended area with specific stele structure that was named "insert". The presence of stele insert between stem and additional root is an indispensable stage in new formation of roots and a determining form in transformation of shoot axis into root.