

УДК 581.144.1:635.132

## ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ КОРНЕПЛОДА И ВСАСЫВАЮЩИХ КОРНЕЙ У ДВУЛЕТНИХ МОНОКАРПИКОВ (НА ПРИМЕРЕ МОРКОВИ КУЛЬТУРНОЙ)

И.П. ИГНАТЬЕВА

(Кафедра ботаники)

В статье обсуждается терминология, используемая в агрономических и ботанических учебниках при описании корнеплодных растений. Проведен анализ изложения этого материала в современной учебной литературе и сделан вывод о ряде ошибочных представлений и непрофессиональных описаний. Предлагается терминология, построенная на морфологической основе, которую можно было бы использовать как унифицированную (единообразную). Большую часть статьи составляет описание основных этапов развития корнеплода и всасывающих корней у двулетних монокарпиков на примере моркови культурной, основанное на анализе литературных источников и главным образом на экспериментальных макро- и микроскопических исследованиях автора.

Представителям ряда жизненных форм как двудольных, так и однодольных, обитающих в различных климатических зонах Земного шара, свойственно образование метаморфизированных корней, служащих вместилищем питательных веществ и воды. Для таких корней характерно развитие большого количества запасающей паренхимы, что приво-

дит к их утолщению и формированию клубня. У стержнекорневых травянистых растений клубни образуются вследствие метаморфоза главного и боковых корней, у кисте-корневых и корневищных — придаточных.

Клубни некоторых видов (чистяк, маниок и др.) вследствие ограниченного роста в длину и сильного

утолщения имеют округлую, яйцевидную, овальную и другую форму, не ветвятся и функционируют как специализированные запасующие органы. У таких растений наряду с клубнями всегда развиваются типичные всасывающие корни, тонкие и хорошо ветвящиеся (рис. 1,А).

Однако у преобладающего числа двудольных и однодольных клубень является лишь метаморфизированной частью корня (базальной, срединной, верхней), где происходит накопление запасных веществ. На остальном протяжении корень имеет обычное строение и образует всасывающие боковые корни. Для некоторых видов характерно формирование всасывающих корней также и у клубней. Таким образом, корни растений этой группы совмещают функции запасаения органических веществ и поглощения почвенных растворов (рис. 1,Б).

Запасующие боковые и придаточные корни независимо от наличия или отсутствия специализации называют «корневыми клубнями». То же название применяют и к главному корню, у которого клубень сформирован в средней или верхней части. Однако в том случае, когда вместилищем запасных веществ является базальная часть главного корня, она рассматривается как составная часть корнеплода (рис. 1,Д).

*Корнеплод* — агрономический термин, вызывающий обычно нарекания в связи с алогичностью и неточностью. Но надо иметь в виду, что это образное выражение, в котором под плодом корня подразумевается не истинный плод в морфоло-

гическом аспекте, а продуктивная часть корня. И поскольку этот термин широко распространен в отечественной литературе, не только агрономической, но и ботанической, отказываться от него в настоящее время, видимо, нецелесообразно. Замена термина «корнеплод», как предлагают некоторые авторы, на «мясистые корни» [12, 18], «редьковидный корень» [19] или «мясистая структура» [31] представляется нам неудачной. Основанием для этого мнения служит материал, излагаемый ниже.

На наш взгляд, «корнеплод», с позиций морфологии, следует трактовать как ортотропную структуру (гр. *orthos* — прямой), состоящую из *вегетативной части главного побега*, представленной прикорневой розеткой (агр. «головка») и *клубня* (рис. 1,В,Г,Д). Клубень обычно образован утолщенными гипокотилем («шейка») и базальной частью главного корня («собственно корень»), реже в его состав входит также утолщенный стебель нескольких метамеров прикорневой розетки («головка»). Необходимо отметить, что в литературных источниках термины «шейка» и «собственно корень» интерпретируются согласно написанному выше. Однако под термином «головка» большинство авторов [3, 4, 12, 22, 23, 29 и др.] подразумевают только стебель прикорневой розетки (с чем нельзя согласиться!) и лишь немногие [5, 13, 14, 24, 25] — прикорневую розетку в целом.

Образование корнеплода свойственно стержнекорневым двудольным с полурозеточным типом главного побега, которые обладают хо-

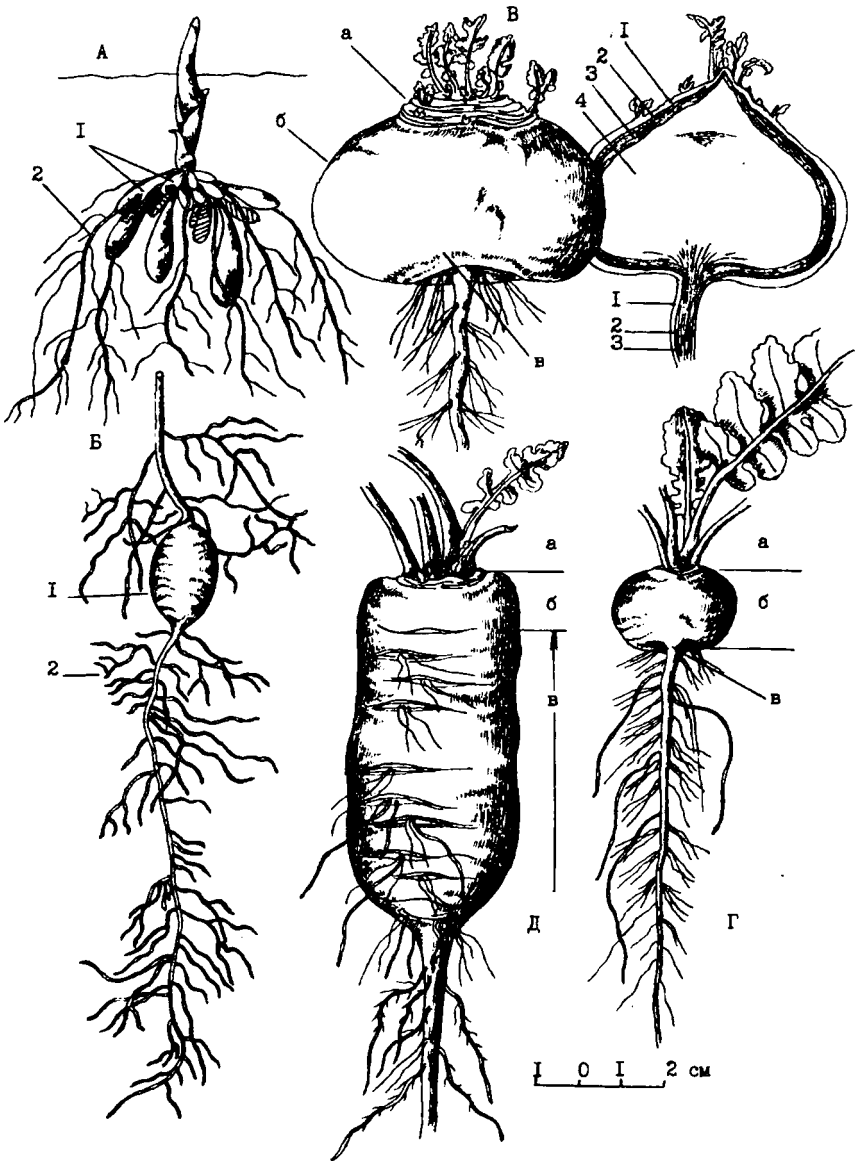


Рис.1. Корневые клубни и корнеплоды.

А — чистяк весенний (конец августа); 1 — корневые клубни; 2 — всасывающие корни; Б — придаточный корень спаржи шпренгера; 1 — клубень; 2 — всасывающие боковые корни; В — репа Петровская (внешний вид и продольный разрез); Г — редис Ранний красный; Д — редис Красный великан; а — головка, б — шейка, в — собственно корень, 1 — вторичная кора, 2 — камбий, 3 — вторичная ксилема, 4 — сердцевина.

рошо выраженными и длительно живущими гипокотилем и главным корнем. Это представители семейств *Ariaceae*, *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae*, *Campanulaceae*, *Parvaceae* и многих других. У однодольных вследствие крайне редуцированного гипокотыля, а также слабо развитого и быстроотмирающего главного корня формирование корнеплода исключено.

Корнеплоды с мясистыми клубнями особенно характерны для двулетних монокарпиков, многие из которых хорошо известны как корнеплодные овощные, кормовые и технические культуры (морковь, петрушка, сельдерей, пастернак, свекла, турнепс, брюква, редька, рапунцель и др.). Однако этот метаморфоз свойственен и многочисленным видам травянистых поликарпиков (цикорий, скорцонера, козлородник, одуванчик, кок-сагыз, женьшень, платикодон, восточный мак и др.).

В пределах вида у сортов корнеплодных растений степень участия стебля вегетативной части главного побега, гипокотыля и базальной части главного корня в образовании клубня различна (рис. 1, В, Г, Д). У короткокорнеплодных сортов, для которых характерен округлый или плоский клубень (рис. 1, В, Г), большая часть его представлена разросшимся гипокотилем (пастернак Круглый, редис Ранний красный, редька Зимняя черная, репа Петровская, свекла Египетская и др.). Клубень длиннокорнеплодных сортов (рис. 1, Д) этих же видов состоит в основном из утолщенной базальной части главного корня, по сравнению с которой доля гипокотыля незначи-

тельна (пастернак Студент, редис Красный великан, редька Грайворонская, репа Бортфельдская, свекла Эрфуртская и др.). Однако удлинокорнеплодного сорта кормовой свеклы Эккендорфская красная хорошо выражены все перечисленные выше части, при этом стебель вегетативной части главного побега составляет 30—45% клубня, гипокотиль и базальная часть главного корня — соответственно 20—30 и 45%.

Как у двулетних монокарпиков, так и травянистых поликарпиков корнеплод формируется в 1-й период вегетации. Запасные вещества клубня корнеплода обеспечивают жизнедеятельное состояние почек возобновления в течение неблагоприятного периода года (засушливого в аридных областях, холодного — в умеренных), но главным образом используются растением на начальных этапах развития побегов и корней весной следующего года.

У двулетников весной 2-го года жизни из верхушечной почки прикорневой розетки главного побега развивается репродуктивная часть, из пазушных — боковые репродуктивные побеги; одновременно у клубня формируются всасывающие корни новой генерации. Растение цветет и по окончании плодоношения полностью отмирает. Продолжительность жизни клубня корнеплода ограничивается обычно 1,5 календарными годами [2, 5, 22, 26, 28 и др.].

Клубень корнеплода травянистых поликарпиков остается жизнедеятельным в течение нескольких, иногда многих лет [8—11, 14, 19, 28 и

др]. С возрастом размеры его увеличиваются вследствие продолжающегося вторичного роста. Ежегодно благодаря фотосинтезирующей деятельности листьев в *новообразующихся* запасающих тканях клубня к осени накапливаются органические вещества, за счет которых идет формирование побегов возобновления и корней в следующем году.

Для всех корнеплодных растений характерно наличие в клубне большого количества паренхимы, которая сосредоточена в ксилеме, флоэме, а иногда и в сердцевине [32]. Клетки паренхимы выполняют запасающую функцию. Они имеют тонкие неодревесневшие стенки и богаты клеточным соком. Запасные вещества — преимущественно углеводы (крахмал, сахара, инулин и др.).

В учебной литературе, как агрономической, так и ботанической, материал о корнеплодах излагается, как правило, стереотипно. При этом до настоящего времени встречается ряд ошибочных представлений, а иногда и непрофессиональных описаний, которые продолжают кочевать из одного учебника в другой. В значительной мере это связано с тем, что научные исследования в данной области немногочисленные и в большинстве случаев статичные, число изученных видов мало, терминология не унифицирована и пр.

Прежде всего следует отметить, что в учебниках ботаники «корнеплод» традиционно помещают в раздел «корень». При этом в названии подраздела, где рассматривается этот метаморфоз, всегда упоминается только один орган — корень. Например: «метаморфозы корня» [9, 24],

«видоизменения корней» [23], «формы и видоизменения корней» [4], «мясистые корни» [18], «запасающие корни» [19], «корень как орган запаса» [31], «запасающие корнеплоды» [25] и др.

Однако с этими названиями нельзя согласиться, так как в них не принимается во внимание важнейшая особенность строения корнеплода — обязательное единство двух органов: побега (прикорневая розетка и гипокотиль) и базальной части главного корня. Необходимо также учитывать, что в образовании клубня короткорнеплодных растений главную роль играет побег, в то время как участие корня крайне незначительно. На этом основании, по нашему мнению, «корнеплод» следует выделить в самостоятельный раздел, что будет способствовать лучшему пониманию строения и функций этого метаморфоза.

Ниже, в виде цитат, приведены формулировки ряда второв. В цитатах такие формулировки выделены курсивом и сопровождаются комментариями.

Дудка И.А., Вассер С.П., Голубинский И.Н. [7, с.113]. «*Корнеплоды — корневые клубни, образующиеся из верхней части главного корня...*». — Это абсурд (прим. автора).

Тихомиров Ф.К. [23, с.31]. «*Нижняя часть корнеплода по своему происхождению — главный корень, верхняя относится к стеблю, между ними нет заметной разницы*». — А где же гипокотиль? (прим. автора).

Воронин Н.С. [4, с.150]. «Морфологически корнеплоды образованы не только утолщенными мясистыми

корнями, в их состав входит и стебель. Именно верхняя часть корнеплода, на которой растут листья, представляет собой видоизмененный стебель; средняя, не образующая листьев, образована гипокотилем; наконец, нижняя, на которой возникают боковые корешки, относится собственно к корню». — Боковые корни образуются и на гипокотиле (прим.автора).

Лейсле В.Ф. [13, с.67]. «*Корнеплод — это сильно разросшийся мясистый главный корень, служащий растению для запаса питательных веществ. В строении корнеплода различают головку, шейку и корневое тело*». — Из текста следует, что головка и шейка являются частями мясистого главного корня. Это нелогично и неправильно (прим. автора).

Курсанов Л.И., Комарницкий Н.А., Мейер К.И. и др. [12, с.244]. «У многих двулетников в первый год жизни образуется лишь розетка прикорневых листьев и сильно утолщается главный корень (а где же гипокотиль? — прим.автора); на второй год из почки, находящейся среди розетки отмерших листьев, развивается цветущий и плодоносящий стебель» (цветет и плодоносит побег, а не стебель — прим. автора), после чего все растение отмирает». «То, что называется у них корнем, в морфологическом смысле представляет не только корень: *верхняя часть его* (корня? — прим. автора) — «головка», несущая листья, является укороченным стеблем; под ней находится гладкая, без корешков, «шейка», являющаяся подсемядольным коленом, и, наконец, нижняя часть с отходящими от

нее боковыми корешками есть собственно корень». — Ошибки выделены курсивом. Примечания излишни.

Сизова М.А. [20, с.17]. «*Формирование корнеплода идет в основном из гипокотыля. Все, что синтезируется растением в течение 1-го года вегетации, накапливается в гипокотиле, который превращается в мясистый корнеплод*». «В первый период роста растений гипокотиль больше растет в длину до образования 4—5 настоящих листьев». — Корнеплод формируется не только из гипокотыля. К тому же наибольшей длины гипокотиль достигает в фазу семядолей (прим.автора).

Волкова А.А. [22, с.155]. «*Головка стеблевого происхождения; она развивается из надсемядольного колена (эпикотыля) и несет на себе розетку листьев*. — Эпикотиль — это первое междоузлие главного побега, от узла которого отходит только один лист. Прикорневая розетка образуется в результате развития верхушечной почки главного побега и состоит из стебля вегетативной части, листьев, верхушечной и пазушных почек (прим. автора).

Волкова А.А. [22, с.200]. На рис. 45 даны формы головки. Однако из рисунка и текста к нему следует, что за головку в данном случае принимается гипокотиль. Это противоречит предыдущей цитате, в которой написано, что головка развивается из эпикотыля. — Впрочем, неверно и то и другое (прим. автора).

Волкова А.А. [24, с.264]. «*Корнеплод моркови представляет собой мясистое утолщение корня;*

участие надсемядольного и подсемядольного колена в образовании корнеплода небольшое». — Подсемядольное колено (эпикотиль) в состав клубня моркови не входит, исключения такого рода очень редки; гипокотиль, напротив, входит всегда и у короткокорнеплодных сортов составляет значительную часть клубня (прим. автора).

Волкова А.А [24, с.163]. «Морковь — двулетнее растение; в первый год жизни образует розетку листьев и корнеплод, на второй — семена». — Согласно этой фразе, прикорневая розетка в состав корнеплода не входит, а значит, не входит и упомянутый ранее эпикотиль (прим.автора).

Эдельштейн В.И. [29, с.207]. «В образовании корнеплода принимают участие три органа растения: надсемядольное колено (*эпикотиль*), из которого развивается головка корнеплода, подсемядольное колено (*гипокотиль*), из которого обычно образуется шейка, и собственно корень». — Перечисленные части растения (эпикотиль, гипокотиль и собственно корень) не являются органами; головка не может развиваться из эпикотиля, так как это междоузлие; она формируется из верхушечной почки главного побега (прим. автора).

Жуковский П.М. [9, с.196]. «Взрослый корнеплод состоит из трех морфологических частей: «головки», «шейки» и «собственно корня». Головка составляет верхнюю часть корнеплода и несет на себе розеточные листья; она возникает из надсемядольного колена (эпикотиля), например, у моркови, или из его верхней части (у репы, свеклы,

брюквы). Шейка развивается в одних случаях из эпикотиля, в других — из части эпикотиля и гипокотиля, в третьих — из верхней части гипокотиля (нижняя его часть покрыта придаточными корнями). Собственно корень — нижняя часть «корнеплода», образовавшаяся из главного корня или из нижней части гипокотиля... На второй год жизни из таких корнеплодов развиваются стебли, цветки, семена. — Ошибки, выделенные курсивом, настолько очевидны, что комментарии, видимо, излишни (прим. автора).

Приведенные выше цитаты, взятые из современной агрономической и ботанической литературы, с очевидностью показывают, что для описаний, связанных с корнеплодными растениями, необходима морфологически правильная и унифицированная (единообразная) терминология. В связи с этим дальнейшей целью нашей работы явилось описание (в качестве примера) морфогенеза корнеплодного двулетнего монокарпического растения с использованием изложенной выше терминологии и предлагаемой нами в качестве унифицированной.

Для данной цели была выбрана морковь Нантская. Предпочтение, которое было оказано этому сорту, основывалось главным образом на наличии значительного числа морфологических исследований [6, 15—17, 20, 22, 28, 29, 33, 34], в том числе микроскопических. Перечисленные работы весьма разноплановые и, как правило, статичные. Исключение составляет описание онтогенетического морфогенеза мор-

кови Нантской, исследование которого было проведено К.Г. Габдулиновой [5]. При изучении этих работ была выявлена общая характерная особенность — отсутствие достаточно полного и последовательного описания морфогенеза корнеплода и всасывающих корней системы главного корня в течение жизненного цикла растений.

Это послужило основанием для того, чтобы в излагаемом ниже материале главное внимание сосредоточить на описании формирования упомянутых структур в 1-й и 2-й годы жизни растений. В работу входили анализ и обобщение литературных данных, макро- и микроскопические исследования автора и выполнение рисунков с натуры.

Для расширения представления об упомянутых процессах и степени их закономерности одновременно вели наблюдения за развитием корнеплодов и всасывающих корней у ряда других корнеплодных двулетних монокарпиков (морковь Мирзои желтая, петрушка Бордвикская, сельдерей Яблочный, репа Петровская, редисы Ранний красный и Красный великан, редька Маргеленская, свекла Египетская плоская).

**Морковь культурная** (*Daucus sativus* (Hoffm.) Roehl, сем. *Ariaceae*) — культиген. Возделывается от Полярного круга до тропиков. Центры происхождения: Переднеазиатский (каротинные сорта) и Среднеазиатский (желтые сорта). Это монокарпическое двулетнее стержнекорневое растение с полурозеточным типом главного побега.

При весеннем посеве семян к концу 1-го периода вегетации развива-

ется корнеплод, состоящий из вегетативной части главного побега и клубня — мясистой структуры, образованной утолщенными гипокотилем и базальной частью главного корня. В зависимости от сорта клубень корнеплода может быть коротким округлым тупоконечным (Парижская каротель), полудлинным цилиндрическим тупоконечным (Нантская), длинным коническим остроконечным (Валерия) и др.

К осени, когда клубень достигает технической спелости, растение имеет следующее строение (данные, приводимые ниже, относятся к сорту Нантская).

Вегетативная часть главного побега (головка) представлена прикорневой розеткой с длинночерешчатыми трех- и четырехперисто-рассеченными листьями, число которых у хорошо развитых растений 15—20. Пазушные почки, как правило, спящие. Стебель розетки имеет небольшие размеры (длина и диаметр 1—2 см). Его базальная часть обычно плоская и поэтому 3—5 первых листьев расположены на одном уровне, последующие отходят от ортотропной части; однако плоской части может и не быть и тогда стебель ортотропный. Для микроскопической структуры стебля характерны узкие кора и ксилема, сильно развитая сердцевина (рис. 2, Д, Е, 9).

Осенью, при закладке корнеплодов на хранение для целей пищевой промышленности, головку рекомендуется удалять [28]. В противном случае при нарушении стандартных условий хранения (в частности, при температуре выше 2° С) спустя не-



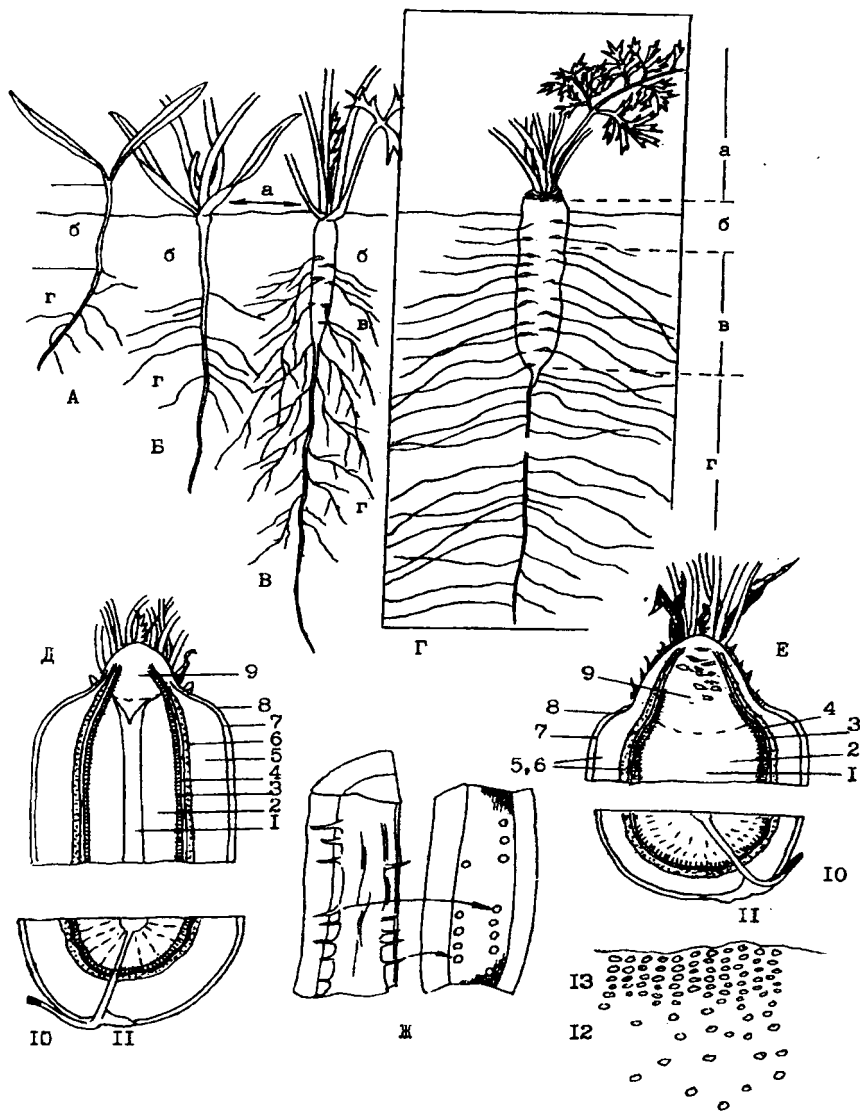


Рис.2. Этапы развития корнеплода моркови.

А — фаза семодолей; Б — фаза 3-го листа; В — фаза 5-го листа; Г — схема строения растения в конце 1-го периода вегетации (ветвление корней 2-го порядка не показано); а — головка, б — шейка, в — собственно корень клубня, г — тонкая часть главного корня; Д, Е — продольный и поперечный срезы корнеплодов моркови (слева) и петрушки (справа); 1, 2 — первичная и вторичная ксилема 1-го года, 3 — вторичная ксилема 2-го года, 4 — камбий, 5, 6 — вторичная флоэма 1-го и 2-го года, 7 — перичкл, 8 — перидерма, 9 — сердцевина стебля головки, 10 — пенек корня 2-го порядка; 11 — каллос перициклического происхождения, 12, 13 — вторичная ксилема соответственно 1-го и 2-го года (редкое и плотное расположение сосудов); Ж — отрезок части клубня корнеплода моркови; справа — вторичная кора, отделенная по камбиальной зоне (видны крупные отверстия каналов, возникших при продвижении зачатков корней 2-го порядка в коре); слева — на переднем плане вторичная ксилема и зачатки корней 2-го порядка.

которое время начинается израстание. — верхушечная и пазушные почки трогаются в рост и формируются зачатки побегов с этиолированными стеблями и листьями. В растущих побегах синтезируются фитогормоны (ауксины, цитокинины, гибберелловая кислота), которые транспортируются в клубень, стимулируя развитие у него всасывающих корней [21, 30]. Образование зачатков побегов и корней вызывает интенсивный отток запасных веществ из клубней, вследствие чего они при хранении теряют товарные качества — их ткани становятся рыхлыми, дряблыми, а поверхность вялой и морщинистой.

*При ведении семеноводства моркови* у выкопанных осенью растений головку корнеплода сохраняют, при этом листья коротко обрезают, оставляя черешки длиной 1,5— 2,0 см [22, 27]. В течение зимы корнеплоды содержат в хранилищах, применяя необходимые меры для хорошей сохранности почек возобновления, и ранней весной высаживают в грунт. Из верхушечной почки главного побега развиваются вначале 4—5 «весенних» листьев вегетативной части, а затем — его продуктивная часть (длина 60—100 см), облиственный стебель которой ветвится до 4-го порядка. Вегетативная часть главного побега также ветвится: побеги 2-го порядка формируются в пазухах упомянутых весенних листьев; почки в пазухах листьев предыдущего года обычно остаются спящими [5]. В конце 2-го периода вегетации у главного побега и большинства боковых побегов образуются семена.

*Гипокотиль (шейка)* у рассматриваемого сорта Нантская в фазу семядолей имеет длину 1,5—2,5 см [33, 34]. На этом этапе гипокотиль несколько толще главного корня (рис.2,В).

При изучении морфогенеза корнеплода моркови следует иметь в виду, что границы гипокотеля — семядольный узел и основание базальной части главного корня — хорошо видны лишь на ранних этапах развития клубня (фаза 5—7-го листа). В этот период их можно фиксировать при помощи констант — двух очень тонких проволочек, одну из которых при помощи иглы протягивают через семядольный узел (между семядолями), вторую — через основание гипокотеля. В дальнейшем константы, не мешая развитию растения, указывают положение семядольного узла и границу между корнем и гипокотилем [10]. Необходимость этого приема связана с тем, что с увеличением возраста и утолщением корнеплода определение упомянутых границ по внешним признакам становится все менее достоверным, так как рубцы от отмерших семядолей покрываются пробкой и становятся незаметными; у гипокотеля появляются ранее отсутствовавшие боковые корни, а форма его верхней части иногда изменяется.

Сильное разрастание верхней части гипокотеля у некоторых растений вызывает образование крупного валика, поднимающегося над нижней частью стебля прикорневой розетки, которая таким образом оказывается во впадине. Однако верхняя часть гипокотеля может быть

плоской и тогда нижняя часть стебля прикорневой розетки находится на одном уровне с ней. Иногда гипокотиль плавно переходит в ортотропный стебель розетки. В пределах данного сорта встречаются все варианты формы верхней части гипокотыля.

**Микроскопическое строение гипокотыля корневого типа.** Первые признаки перехода к стеблевому строению заметны на расстоянии 0,15 см от семядольного узла (2,Д,Е). На уровне 0,10 см группы сосудов ксилемы расщепляются, расходятся и появляется сердцевина [15, 20].

Корневое строение гипокотыля обуславливает образование у него боковых корней, возникающих в результате деятельности перицикла [18]. С позиций морфологии — это придаточные корни (поскольку гипокотиль — элемент побега), заложение которых происходит в типичной для них акропетальной последовательности — по направлению от основания гипокотыля к семядольному узлу. Образование их начинается позже, чем корней у собственно корня корнеплода [16, 20, 31].

Встречающееся в литературе мнение о том, что у гипокотыля моркови боковые корни не развиваются, не соответствует действительности и искажает представление о строении клубня корнеплода [3, 12, 13].

**Базальная часть главного корня («основательно корень»),** входящая в состав клубня корнеплода, утолщается синхронно с утолщени-

ем гипокотыля, с которым она образует единую мясистую структуру. Этот процесс идет обычным путем — в результате активно функционирующего камбия. Утолщение становится хорошо заметным в фазу 4—5-го листа, когда формируется клубень, диаметр которого достигает 0,5 см (рис. 2, А—В). К концу периода вегетации клубень имеет длину 15—20 см при диаметре 3—5 см (гипокотиль составляет 1/8—1/10 его часть).

Для лучших сортов моркови (Нантская, Парижская каротель и др.) характерно накопление запасных веществ (сахар, крахмал, пектиновые вещества, белки и др.) главным образом в паренхиме сильно развитой вторичной коры клубня и в меньшей мере в паренхиме вторичной ксилемы.

Одновременно с утолщением базальной части главного корня, входящей в состав клубня, ее продолжение — тонкая часть — растет в длину и ветвится (табл. 1, рис. 2,В,Г). В фазу 8-го листа главный корень проникает в почву на глубину около 60 см, а к концу периода вегетации — на 100 см и более; боковые корни распространяются в стороны от главного корня на расстояние около 40 см [6, 22, 29]. Тонкая часть главного корня лишь по небольшой длине вблизи основания имеет диаметр 0,15—0,20 см, на остальном протяжении она не утолщается и остается нитевидной.

Переход от утолщенной части главного корня к тонкой может происходить внезапно, как это характерно для сортов с тупоконечным

**Динамика развития корневой системы моркови (по Галееву Н.А.)**

Фаза	Длина главного корня, см	Число корней 2-го порядка	Длина корней 2-го порядка, см
Семядолей	9,6	5—9	0,3—0,6
1-го листа	12,3	8—12	0,3—1,5
2-го «	15,7	15—20	3,0—5,0
3-го «	21,3	20—40	6,0—8,0
4-го «	30,5	70—80	10—15
5-го «	38,2	90—100	10—25
6-го «	41,5	120—140	10—25
7-го «	49,5	120—170	10—27
8-го «	56,2	130—190	10—43

клубнем (Нантская, Парижская каротель, Шантэне, Геранда) или постепенно — у сортов с коническим остроконечным клубнем (Мирзай желтая, Валерия, Воробьевская). Прекращение утолщения главного корня является следствием ослабления (резкого или постепенного) де-

ятельности камбия, которая находится в прямой зависимости от развития листьев прикорневой розетки. Это подтверждается четко выраженной связью между числом листьев прикорневой розетки, размерами клубня (в частности, диаметра) и его массой (табл.2).

Т а б л и ц а 2

**Зависимость размеров и массы клубней корнеплода моркови Нантской от числа листьев прикорневой розетки (по Габдулиновой К.Г.)**

Показатель	Площадь питания, см <sup>2</sup>			
	1500	100	25	около 1
Число листьев	17,9 (19,8—16,1)	12,3	9,3	6,0
Длина клубня, см	15,2 (16,4—14,6)	11,8	8,1	1,9
Диаметр клубня, см	5,0 (5,4—4,6)	3,2	2,2	0,5
Масса, г	247,4 (305,1—194,2)	92,0	33,9	0,2

**П р и м е ч а н и е.** В скобках показан диапазон колебаний.

При выращивании растений в условиях отсутствия угнетения (площадь питания 1500 см<sup>2</sup>) эти показатели характеризуют особенности сорта — агропопуляции

(см. диапазон колебаний). С уменьшением площади питания до 100 см<sup>2</sup>, 25 см<sup>2</sup> и 1 см<sup>2</sup> последовательно сокращается число листьев прикорневой розетки (17,9—

12,3—9,3—6,0) и соответственно — на определенном этапе — происходит ослабление деятельности камбия, что приводит к прекращению утолщения клубня. Так, его диаметр уменьшается от 5,0 до 0,5 см, длина — от 15,2 до 1,9 см, масса от 247,4 до 0,2 г.

Главный корень ветвится до 4—5-го порядка. Боковые корни нитевидные всасывающие. В культуре при выкапывании корнеплодов осенью нитевидная часть главного корня с боковыми корнями и нитевидные боковые корни клубня отрываются и остаются в почве, т.е. растение полностью теряет всасывающую часть корневой системы (рис.3,А). В течение неблагоприятного периода года у корнеплодов, находящихся в хранилище (в природе — в почве), корней нет и жизнедеятельность стебля прикорневой розетки с почками возобновления сохраняется за счет запасных веществ и воды, содержащихся в клубне.

Весной, после высадки корнеплодов в грунт, запасные вещества и вода клубня энергично поглощаются растущими побегами возобновления и одновременно всасывающими корнями, которые формируются во 2-й период вегетации только у клубня (рис.3,Б).

Микроскопические исследования показывают наличие существенных различий в формировании всасывающих корней у клубня в 1-й и 2-й годы жизни растений.

В 1-й год вегетации корни 2-го порядка развиваются вблизи конуса нарастания главного корня из повторно делящихся дочерних клеток перикарпа, образующих меристематические бугорки непосредственно

под эндодермой, по обеим сторонам первичной флоэмы, на некотором расстоянии (по окружности) от 2 лучей первичной ксилемы [31, 33]. Вследствие этого у формирующегося клубня образуется 4 ряда корней 2-го порядка, вертикальных или спиралеобразно изогнутых, расположенных почти параллельно друг другу.

Заложение зачатков корней 2-го порядка у главного корня происходит в зоне всасывания, т.е. при наличии первичной коры и эпиблемы. В процессе развития и продвижения зачатков через кору молодого клубня у них формируется первичное строение (конус нарастания, корневой чехлик, центральный цилиндр, первичная кора из 2—3 слоев клеток [31, 33]; покровная ткань — наружный слой недифференцированных клеток — протодерма).

Выход корней 2-го порядка на поверхность клубня — в почву совершается в зоне вторичного строения, когда первичная кора «собственно корня» уже сброшена. Таким образом, корень 2-го порядка, начинаясь почти в центре собственно корня (около лучей первичной ксилемы), проходит через вторичную ксилему, камбий, вторичную кору, перикарп и перидерму (рис.2,Д,Е,10).

При выходе корней 2-го порядка в субстрат протодерма дифференцируется в эпиблему с обильными корневыми волосками. «Собственно корень» клубня имеет активно работающий камбий и быстро утолщается. У базальной части корней 2-го порядка, находящейся в его тканях, также образуется камбий, благодаря деятельности которого формируются вторичные ксилема и фло-

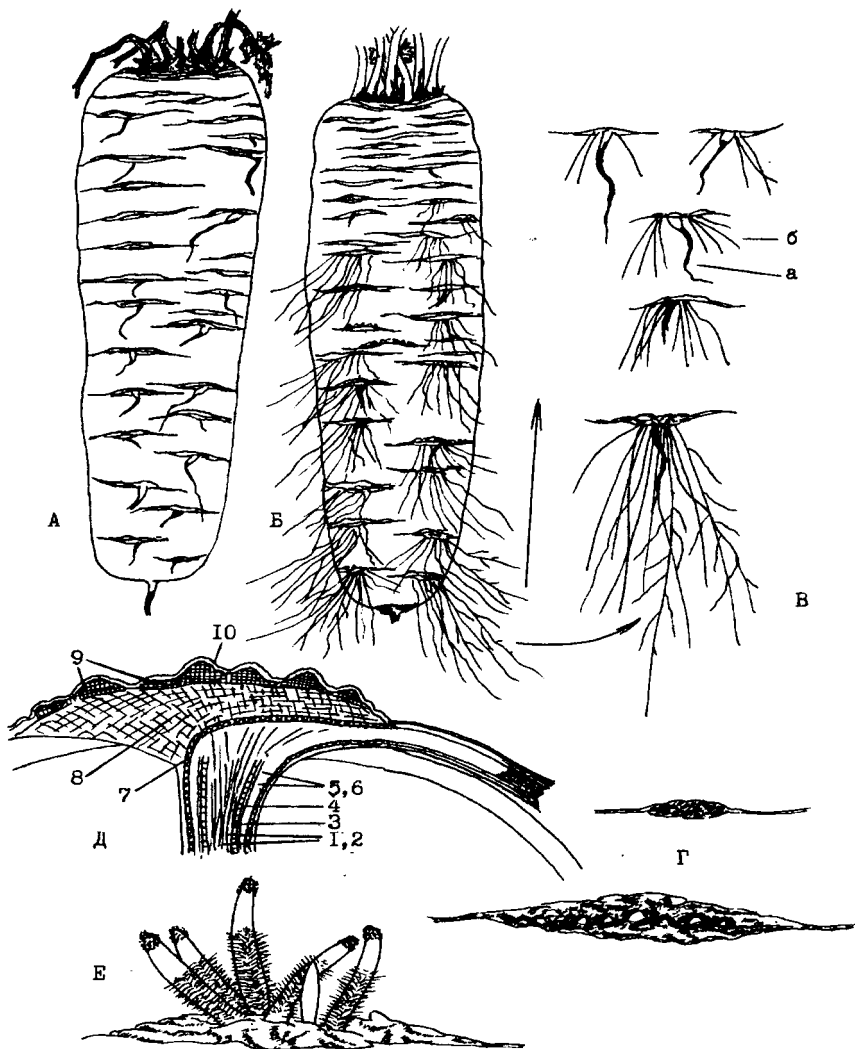


Рис.3. Формирование пучков корней 3-го порядка.

А — внешний вид корнеплода осенью 1-го года (видны: отмирающий остаток тонкой части главного корня и остатки корней 2-го порядка у клубня); Б — образование пучков корней 3-го порядка (3—5-й день после посадки корнеплода в грунт); стрелкой показана базипетальная очередность их развития; В — этапы развития пучков 3-го порядка; а — остаток базальной части корня 2-го порядка (черным показана отмершая часть); б — корни 3-го порядка; Г — чечевицевидные образования: *сверху* — поверхность образования покрыта перидермой, *снизу* — появление зачатков корней 3-го порядка на поверхности; Д — поперечный срез базальной части корня 2-го порядка (в теле клубня) и чечевицевидного образования (схема): 1, 2 — первичная и вторичная ксилемы 1-го года, 3 — вторичная ксилема 2-го года; 4 — камбий; 5, 6 — вторичная флоэма 1-го и 2-го года; 7 — перичикл; 8 — каллюс перичиклического происхождения; 9 — меристематические бугорки, 10 — перидерма; Е — корни 3-го порядка, развивающиеся на поверхности клубня (четко видны: чехлик, зона роста и зона всасывания с корневыми волосками).

эма, за счет которых эта часть несколько утолщается (до 0,2 см). Однако при выходе корней 2-го порядка в почву работа камбия уменьшается, а затем прекращается, так что корни остаются нитевидными. Они имеют первичное строение, лишены способности ко вторичному росту, выполняют функции всасывания и проведения почвенных растворов, а также закрепляют растение в почве.

Зачатки корней 2-го порядка образуют связи с тканями корня, сквозь которые пробиваются наружу. Считают, что их продвижение через ткани клубня корнеплода происходит преимущественно механическим путем [31]. У зрелых корнеплодов осенью на поперечном разрезе клубня обособленность базальной части корней 2-го порядка от тканей главного корня при рассмотрении невооруженным глазом незаметна. Однако она легко обнаруживается, если, сделав продольный разрез клубня до камбиальной зоны, отделить вторичную кору и снять ее. При этом обнажается вторичная ксилема и базальная часть корней 2-го порядка в виде пеньков (диаметр 0,2 см), а в снятой коре остаются соответствующие им каналы с гладкими стенками (рис.2,Ж).

К осени 2-го года вегетации на ярко окрашенной поверхности клубня корнеплода — оранжевой или желтой — в местах отхождения корней 2-го порядка четко выделяются коричневатые образования чечевицевидной формы (длина 2—4 см, ширина до 0,5 см), от которых в обе стороны отходят узкие серые полоски (рис.3,А). Чечевицевидные образования — это скопление меристематических бугорков и зачат-

ков корней 3-го порядка, формирующихся под перидермой. Эти образования могут быть слегка углубленными, плоскими или несколько выпуклыми, что зависит от числа и степени сформированности зачатков корней 3-го порядка. Узкие серые полоски — это тонкие защитные слои из опробковевших клеток, возникающие вследствие разрывов тканей при образовании чечевицевидных образований.

На поверхности выкопанных клубней видны короткие, обычно отмершие остатки наружной части корней 2-го порядка, которые плотно прижаты к ней или расположены вблизи поверхности клубня параллельно. Такое положение наружной базальной части корней 2-го порядка является следствием крутого изгиба их в теле клубня (то же наблюдалось у желтой моркови, петрушки и, вероятно, свойственно корнеплодам других видов). Эта особенность расположения корней 2-го порядка имеет прямую связь с образованием корней 3-го порядка.

Корни 3-го порядка развиваются благодаря деятельности перицикла базальной части корней 2-го порядка. Однако этот процесс своеобразен и отличен от типичного, происходящего при образовании корней 2-го порядка у главного корня.

Зачатки корней 2-го порядка, не доходя до поверхности клубня нескольких мм, дугообразно изгибаются в направлении книзу (к верхушке клубня), в связи с чем при выходе в субстрат оказываются прижатыми к ее наружной стороне (рис.2,Д,Е,10 и рис.3,Д). Изгиб корня перед выходом на поверхность клубня влечет за собой соответствующий изгиб его тканей, в частности

перицикла, что стимулирует деление клеток последнего на протяжении этой дуги параллельно поверхности клубня (тангентально).

Над дугообразной частью корня 2-го порядка в теле клубня образуется масса меристематических клеток — дочерних клеток перицикла (рис.3, Д,8). Вследствие образования этих клеток базальная часть корней 2-го порядка, находящаяся в теле клубня и имеющая цилиндрическую форму, на расстоянии 0,1 см от его поверхности воронкообразно расширяется (на поперечном срезе это расширение имеет треугольное очертание). Микроскопическое строение цилиндрической части этих корней обычное (первичная ксилема, вторичная ксилема, камбий, вторичная кора, перицикл, 2—3 слоя клеток первичной коры и протодерма). В воронкообразном расширении трахеи вторичной ксилемы, параллельные друг другу в цилиндрической части, расходятся косовеерообразно, заканчиваясь перед зоной мелких, плотно расположенных клеток — производных перицикла корней 2-го порядка.

Начало этого процесса можно наблюдать невооруженным глазом в 1-й период вегетации в фазу 4—5-го листа, на поперечных срезах клубня в местах выхода боковых корней на поверхность (рис.2,Д,Е,10,11).

При благоприятных условиях к концу лета из делящихся клеток меристемы перицикла формируются меристематические бугорки, которые преобразуются в конусы нарастания, а затем в зачатки корней 3-го порядка (рис.2,Д,Е). Исходя из того, что меристематические клетки возникают не из *дифференцированных клеток постоянных тка-*

*ней*, а благодаря деятельности *первичной меристемы — перицикла* корней 2-го порядка — это боковые корни 3-го порядка, но отнюдь не придаточные (вопрос считается дискуссионным) [1, 3, 14, 18, 31 и др.].

Число возникающих бугорков и далее конусов нарастания очень велико, так как меристематические клетки сохраняют способность делиться продолжительное время — вплоть до фазы плодоношения [15]. В результате деятельности инициальных клеток конусов нарастания, деления их дочерних клеток и их дифференциации возникает первичное строение зачатков корней 3-го порядка. Трахеи корней 2-го порядка, расположенные перед участком перициклической меристемы косовеерообразно, анастомозируют с трахеальными элементами первичной ксилемы корней 3-го порядка.

Если в течение зимы корнеплоды содержат в хранилище при низкой температуре, развитие корней 3-го порядка не происходит, хотя меристематические бугорки и зачатки корней в теле клубня уже сформированы.

У клубня корнеплодов 2-го года жизни, высаженных в грунт весной, как и в 1-й период вегетации, образуется 4 ряда корней, расположенных не одиночно, а группами. Развитие групп этих корней начинается у «собственно корня» клубня корнеплода через 2—3 дня после посадки в грунт и идет от его верхушки к основанию (к гипокотилу), т.е. в направлении, обратном тому, которое характерно для формирования типичных корней 2-го порядка. Если срезать верхушку клубня, группы корней образуются выше среза на



оставшейся части, но в той же базипетальной последовательности.

Корни 3-го порядка выходят в субстрат в области чечевицевидных образований, поверхность которых представлена в это время рыхлыми белыми тканями, так как перидерма (с одревесневшими и опробковевшими стенками клеток) под напором растущих корней разрывается и сбрасывается. У корней четко видны чехлик, зона роста и зона всасывания с корневыми волосками (рис.3,Е).

Потенциальные возможности клубня в отношении числа формирующихся зачатков корней 3-го порядка очень велики и находятся в прямой зависимости от его размера. Число групп корней в каждом из 4 рядов 10—16, их общее число 40—64; в каждой группе развивается в среднем 10—15, иногда до 30 корней. Таким образом, общее число корней 3-го порядка у небольших клубней 300—400, у крупных — около 1000 и более. На ранних этапах развития корней, когда они короткие, эти группы имеют вид «щеток», в дальнейшем, при удлинении корней — вид пучков.

Своеобразное заложение и развитие корней 3-го порядка на 2-й год вегетации — это экологическое приспособление, имеющее огромное значение для жизни двулетних корнеплодных растений в условиях аридных областей. Весной 2-го года жизни, при наступлении периода дождей и оптимальных температур, корни у них формируются почти одновременно, быстро и в очень большом числе. Образующаяся мочковатая корневая система обеспечивает сильное снабжение почвенными растворами развивающиеся

побеги, которые благодаря этому успевают сформировать фотосинтезирующий аппарат и зацвести, а иногда и принести плоды с семенами до наступления засухи.

Следует отметить, что с особенностями развития и строения этих корней связана также способность растения к неоднократному новообразованию их в случае необходимости (гибели корней при кратковременной почвенной засухе в период вегетации, при пожаре и пр.).

Развитие всасывающих корней и побегов возобновления, особенно на первых этапах, после высадки корнеплодов в грунт идет преимущественно за счет реализации запасных веществ клубня, в строении которого в связи с этим происходят существенные изменения. Изучение состояния клубня на 2-й год жизни в фазу плодоношения растений (середина августа) показало следующее (рис.4). В связи с оттоком запасных веществ из клеток паренхимы вторичной коры ее ткани становятся рыхлыми, ячеистыми, а затем постепенно отмирают и разрушаются в центростремительном направлении. Поверхность клубня, покрытая отмершими остатками вторичной коры, становится коричневато-черной, шероховатой.

В результате разрушения наружных слоев вторичной коры обнажаются вторичная ксилема и базальная часть корней 2-го порядка, обособленная в виде пеньков (рис.4,А). На продольном срезе этих пеньков четко различимы вторичная ксилема и вторичная кора, покрытые остатками отмерших поверхностных тканей вторичной коры клубня (рис.4,Б). На наружной (поперечной) плоскости пеньков сохраняется

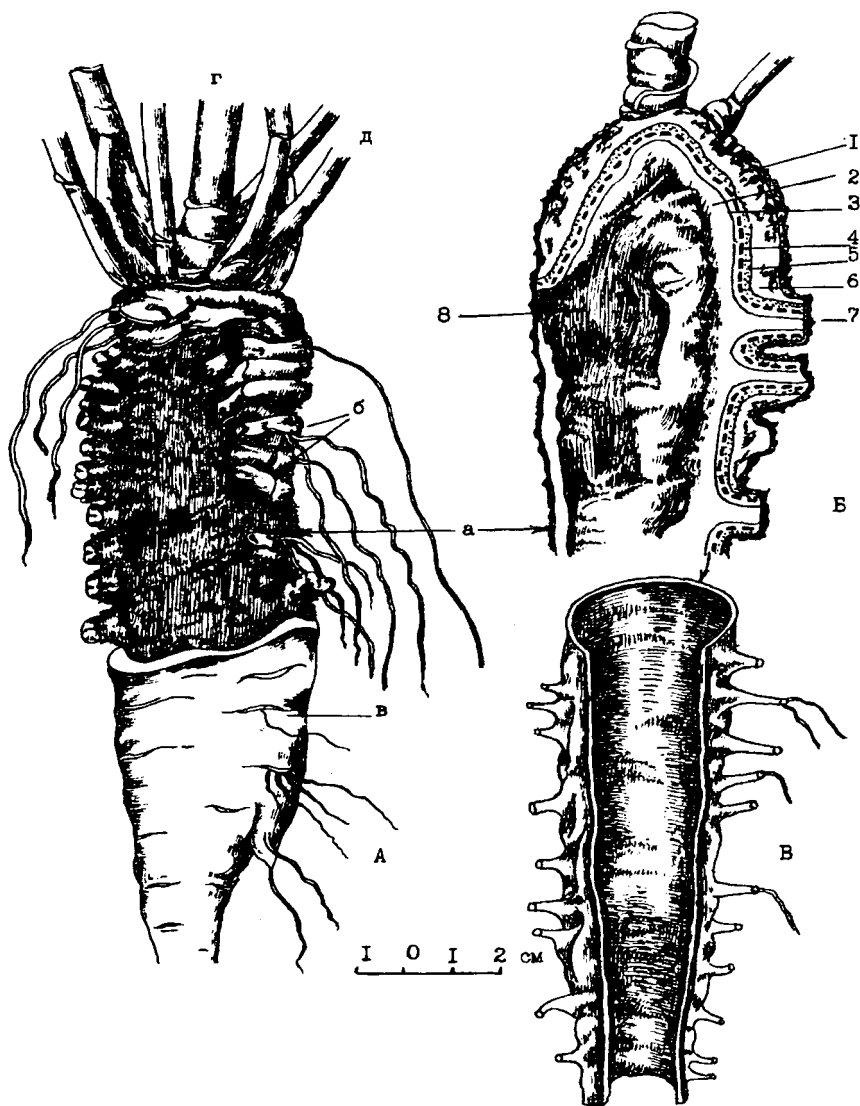


Рис.4. Корнеплод моркови в конце 2-го года жизни.

А — внешний вид корнеплода в фазу плодоношения; а — остатки отмершей вторичной коры, покрывающие поверхность клубня; б — обнажившаяся базальная часть корней 2-го порядка с остатками корней 3-го порядка; в — участок клубня с неразрушенной корой; г, д — базальная часть главного побега и побегов 2-го порядка; Б — продольный разрез клубня с центральной полостью; 1 — вторичная кора; 2, 3 — вторичная ксилема соответственно 1-го и 2-го года; 4 — камбий; 5 — вторичная флоэма 2-го года; 6 — вторичная флоэма 1-го года; 7 — базальная часть корня 2-го порядка; 8 — центральная полость, стенки которой выстланы анастомозирующими волокнами; В — одревесневший каркас клубня из ксилемы 2-го года (передняя часть вырезана) с каркасами базальной части корней 2-го порядка (мягкие сгнившие ткани главного и боковых корней удалены).

ся 2—3 слоя клеток с одревесневшими стенками — это остатки тканей чечевицевидного образования. От пеньков отходят пучки из корней 3-го порядка, большинство из которых к этому времени отмирает и разрушается.

Отмирание первичной и вторичной ксилемы первого года идет в центростремительном направлении и, если их ткани разрушаются, образуется несколько полостей или одна центральная полость (рис.4,Б). В сохранившейся части вторичной ксилемы четко различимы две зоны. Внутренняя, соседствующая с полостью (у данного клубня до 0,8 см толщиной) — это остатки вторичной ксилемы первого года. Ее паренхимные клетки в основном разрушены. К осени 2-го года все элементы этой вторичной ксилемы лигнифицируются. В местах, где центральная полость достигает слоя ксилемы текущего года образования, поверхность ее выстлана хорошо видимыми невооруженным глазом продольными анастомозирующими волоками.

Итак, хотя в фазу плодоношения клубень в большинстве случаев внешне имеет вид отмершего (поверхностные ткани черные, сгнившие), однако проводящие ткани текущего года (вторичные ксилема и флоэма) еще вполне жизнедеятельны. После сгнивания вторичной ксилемы 1-го года и вторичной коры 1-го и 2-го года (в опыте эти ткани легко удалить под струей воды) остается очень прочный одревесневший каркас (при обработке флороглюцином и соляной кислотой он принимает ярко-малиновую окраску), состоящий из тканей ксилемы 2-го года толщиной 0,1 см (рис.4,В).

Образующаяся в 1-й год жизни клубня вторичная ксилема расположена в центре клубня и сильно паренхиматизирована. Одна из важнейших ее функций — это накопление запасных веществ для возобновления корней и побегов в следующем году. Система главного побега в 1-й период вегетации представлена прикорневой розеткой, для поддержания листьев которой в воздушном пространстве достаточно механических тканей и эпидермы черешка и пластинки.

На 2-й год развивается система массивных побегов (высота до 100 см), тяжесть которых велика и особенно увеличивается в периоды цветения и плодоношения. Для поддержания побегов в вертикальном положении необходима прочная структура клубня, чему и способствует полый цилиндрический каркас из одревесневших тканей ксилемы текущего года. Упрочнение структуры корня дает возможность массивным репродуктивным побегам устойчиво сохранять вертикальное положение.

В итоге данной работы мы приходим к выводу о том, насколько слабо изучена рассматриваемая группа корнеплодных растений. В связи с этим становятся ясны широкие перспективы, которые открываются перед будущими исследователями корнеплодных двулетних монокарпических и поликарпических растений.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В.Г. Анатомия растений. М.: Высшая школа, 1966. — 2. Бугаева С.К. Влияние площадей питания и сроков посева на онтогенетический морфогенез

представителей семейства капустных (кресс-салата, редиса и рапса). — Автореф. канд. дис. М.: ТСХА, 1988. — 3. *Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др.* Ботаника. Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение, 1988. — 4. *Воронин Н.С.* Практикум по анатомии и морфологии растений. М.: Сов.наука, 1953. — 5. *Габдулинова К.Г.* Влияние площадей питания на онтогенетический морфогенез представителей семейства сельдерейных (кориандра, кервеля, укропа и моркови). — Автореф. канд.дис. М.: ТСХА, 1990. — 6. *Галеев Н.А.* Биология роста корневой системы моркови. — В сб.: Биология и агротехника с.-х. культур. Уфа, 1974, с. 153—157. — 7. *Дудка И.А., Вассер С.П., Голубинский И.Н.* Словарь ботанических терминов. Киев: Наукова думка, 1984. — 8. *Жданова Т.Н.* Онтогенетический морфогенез вегетативных органов *Taraxacum officinale* Wigg. в культуре (при семенном и вегетативном размножении) и в природных условиях. — Автореф. канд. дис. М.: ТСХА, 1987. — 9. *Жуковский П.М.* Ботаника. М.: Высшая школа, 1964. — 10. *Игнатьева И.П.* Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. — М.: МСХА, 1989. — 11. *Игнатьева И.П.* Некоторые особенности онтогенеза мака восточного. — Бот.журн. Л.: Наука, 1961, № 9. — 12. *Курсанов Л.И., Комарницкий Н.А., Мейер К.И. и др.* Ботаника. М.: Просвещение, 1958. — 13. *Лейсле В.Ф.* Ботаника. М.: Высшая школа, 1966. — 14. *Михайловская И.С.* Корни и корневые системы растений. — М.: МГПИ им. В.И.Ленина, 1981. — 15. *Нгуен Данг*

*Фонг.* Анатомическое и эмбриологическое изучение культурных и диких форм моркови. — Автореф. канд.дис. М.: МГУ, 1965. — 16. *Орел Л.И., Евстафьева М.Е., Поваляева И.А.* Анатомические особенности моркови. — В кн.: Культурная флора СССР, т.19, с. 347—357. — Л.: Колос, 1971. — 17. *Поваляева И.А.* Анатомические исследования вегетативных органов моркови (*Daucus carota* L.). — Автореф.канд.дис. Л.: ВИР, 1975. — 18. *Раздорский В.Ф.* Анатомия растений. М.: Сов.наука, 1949. — 19. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов.наука, 1952. — 20. *Сизова М.А.* Анатомическое изучение формирования корнеплода уморкови. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 31, вып. 2, с. 170—182. Л.: ВИР, 1957. — 21. *Синнот Э.* Морфогенез растений. М.: ИЛ, 1963. — 22. *Тимофеев Н.Н., Волкова А.А., Чижов С.Т.* Селекция и семеноводство овощных культур. М.: 1960. — 23. *Тихомиров Ф.К.* Ботаника. М.: Высшая школа, 1964. — 24. *Тутаюк В.Х.* Анатомия и морфология растений. М.: Высшая школа, 1980. — 25. *Хржановский В.Г., Пономаренко С.Ф.* Практикум по курсу общей ботаники. М.: Высшая школа, 1979. — 26. *Чижевская З.А.* Анатомия и морфология корня. — В кн.: Ботаника. М.: АПН РСФСР, 1954, с. 116—139. — 27. *Широков Е.П.* Технология хранения и переработки плодов и овощей. М.: Колос, 1970. — 28. *Шредер Р.И.* Русский огород, питомник и плодовый сад. Петроград: Изд-во Девриена, 1918. — 29. *Эдельштейн В.И.* Овощеводство. М.: Сельхозгиз, 1944. Мир, 1980. — 30. *Эзау К.* Анато-

мия семенных растений. Кн. 1 и 2. М.: Мир, 1980. Мир, 1980. — 31. Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. — 32. Яценко-Хмелевский А.А. Краткий курс анатомии растений. М.: Высшая школа, 1961. — 33. Esau K. — Hilgardia, 1940, vol. 13, № 5, p. 175—206. — 34. Havis L. — J. of Agr. Research, 1939, vol. 58, № 8, p. 557—564. *Статья поступила 13 марта 1994 г.*

## SUMMARY

Terminology used in textbooks on agronomy and botany for describing root plants is discussed in the paper. The way of presenting this material in modern educational literature has been analysed, and the conclusion about a number of erroneous ideas and non-professional descriptions was made. The terminology that is constructed on morphological base and could be used as unified (uniform) one is suggested. A large part of the paper is devoted to description of the main stages in development of a root crop and absorbing roots of biennial monocarps, cultivated carrot taken for illustration; this description is based on the analysis of literary sources and mainly on experimental macro- and microscopic research conducted by the author.