

УДК 634.11:581.43

УЛЬТРАСТРУКТУРА СОСУЩИХ КОРНЕЙ ЯБЛОНИ

Ф. Н. ПИЛЬЩИКОВ, Н. В. ПИЛЬЩИКОВА

(Кафедры плодоводства и физиологии растений)

Корневая система яблони характеризуется функциональной неоднородностью. Она представлена скелетными, полускелетными и обрастающими корнями, среди которых различают проводящие, ростовые, переходные, а также сосущие корни (рис. 1). Последние, являясь укороченными корневыми окончаниями

корней высших порядков ветвления, образуются уже после того, как сформировалась основная структура корневой системы. На сосущие корни приходится до 90 % всего количества корней у взрослого дерева, они специализируются на поглощении воды и растворенных веществ [7].

Для типично сосущих корней в отличие от ростовых, также способных к усвоению веществ, характерны небольшая протяженность (4—7 мм) и недолговечность. Обычно они живут и функционируют 2—4 недели, а затем отмирают. Апикальные меристемы сосущих

корней рано прекращают свою деятельность, поэтому корневые волоски доходят почти до кончика сосущего корня, а сами корни сохраняют на протяжении всей своей жизни первичное строение [7, 9].

Узкая специализация и фактическая однородность по длине сосущих корней делают их удобным объектом для изучения структурной организации поглотительной функции корня. В настоящее время проводится широкое электронно-микроскопическое изучение строения корней [1, 2, 4, 6]. Однако в качестве объекта исследований используются 3—5-дневные проростки. В литературе практически отсутствуют данные по ультраструктуре корней, взятых из естественных местообитаний. В связи с этим нам представлялось интересным продолжить исследования [10, 11] и систематизировать материал по субмикроскопическому строению клеток на пути радиального транспорта веществ в сосущих корнях яблони в период полного плодоношения.

Объект и методика

Объектом исследования служили корни яблони Антоновки обыкновенной в возрасте 25—28 лет (подвой — *Malus silvestris* Mill.). Пробы сосущих корней брали на глубине 30—50 см в совхозе имени Ленина Московской области и Мичуринском саду Тимирязевской академии во время весенней (май) и осенней (октябрь) волн роста корней. Почва дерново-подзолистая среднекультуренная.

Подготовку материала к электронномикроскопическим исследованиям проводили наиболее широко распространенным методом двойной фиксации с последующим позитивным контрастированием ультратонких срезов [16, 17]. Для этого небольшие отрезки сосущих корней (1 мм) фиксировали в 2,5 % растворе глутаральдегида в течение 3 ч и затем в 1 % растворе осмииевой кислоты 2 ч. Оба раствора готовили на

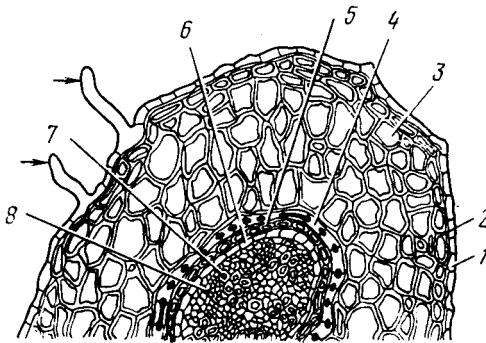


Рис. 1. Строение сосущего корня.
1 — ризодерма; 2 — экзодерма, 3 — паренхима корня, 4 — арматурное кольцо, 5 — эндодерма, 6 — перицикл, 7 — сосуды ксилемы, 8 — флоэма. Стрелками указаны корневые волоски.

фосфатном буфере (рН 7,2), фиксацию проводили при температуре 1—2°. Фиксированный материал тщательно промывали охлажденным буфером и обезвоживали этиловым спиртом возрастающей концентрации — 30, 50, 70, 80 %, 2 смены 96 %, 2 смены 100 % по 15—20 мин. В абсолютном спирте срезы контрастировали 1 % уранилацетатом в течение 12 ч. Затем после 30-минутной обработки пропиленоксидом срезы пропитывали 10—12 ч заливочной смесью и в желатиновых капсулах заключали в ЭПОН-812. Полимеризация эпоксидной смеси проходила при ступенчатом повышении температуры от 35 до 60° в течение 2 сут.

Ультратонкие среды, изготовленные на микротоме LKB-4800A, контрастировали цитратом свинца и исследовали под элект-

ронным микроскопом УЭМБ-100 Б или JEM-7 при увеличении 11 000—27 000.

Условные обозначения к рисункам:

A — амилопласт; *B* — вакуоль; *BO* — вторичная оболочка; *ГЭР* — гранулярный эндоплазматический ретикулум; *П* — пластины; *Ут* — утолщение клеточных стенок; *ТВ* — таниноносная вакуоль; *Д* — диктиосома; *Кр* — крахмальное зерно; *КС* — клеточная стенка; *М* — митохондрия; *Мкл* — межклетник; *Нп* — нуклеоплазма; *OB* — осмиефильное вещество; *Пд* — плазмодесма; *Р* — рибосомы; *Tx* — трахеиды; *Ут* — утолщение клеточной стенки; *Эр* — эндоплазматический ретикулум; *Я* — ядро; *Ядр* — ядрышко.

Результаты исследований и обсуждение

На поперечном срезе сосущего корня четко видны кора и центральный цилиндр (рис. 1). Наружный слой коры представлен ризодермисом, характерным для корней с сильно развитой поглотительной функцией. Именно ризодерма как пограничная ткань прежде всего ответственна за избирательное поступление веществ в корень. Корневые волоски чрезвычайно увеличивают поверхность корня и повышают таким образом его эффективность как органа поглощения. По данным И. А. Муромцева [9], у яблони на 1 мм² корня формируется 230—400 волосков, благодаря чему всасывающая поверхность увеличивается примерно в 18 раз. На продольном срезе закончившего рост корневого волоска (рис. 2) хорошо видны его сильная вакуолизация, наличие только пристенного слоя цитоплазмы, который в субапикальной части имеет более значительную толщину. Такое поляризованное распределение органелл связано с апикальным характером роста трихобластов, который довольно широко

распространен в растительном мире [5]. Поверхность корневого волоска покрыта слизью, что облегчает преодоление механического сопротивления почвы при росте, увеличивает адсорбционную способность и, вероятно, является местом локализации ряда ферментов, выделяемых корнем. В литературе есть данные о способности корней активно воздействовать на определенные субстраты внеклеточными ферментами, среди которых каталаза, тирозиназа, аспарагиназа, уреаза, амилаза, инвертаза [15].

Базальная часть корневого волоска глубоко внедряется в коровую паренхиму, что сокращает путь и облегчает транспорт воды и растворенных веществ в сосуды ксилемы. За счет извилистой поверхности клеточной стенки базальная часть на значительном протяжении контактирует с клетками коровой паренхимы. Безволосковые клетки ризодермисса имеют плоское основание, граничащее только с наружной

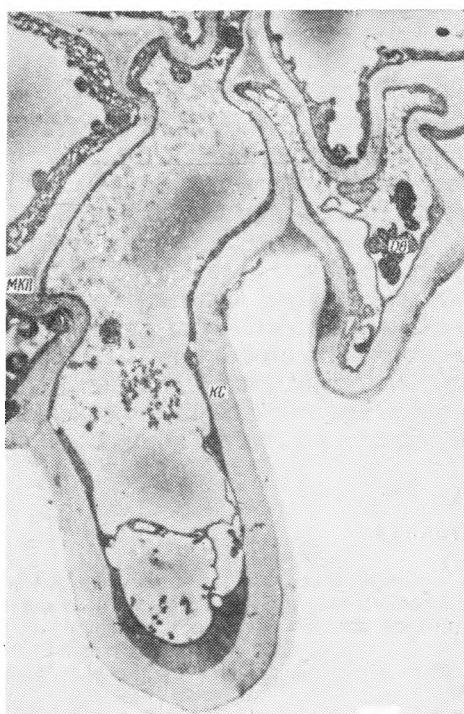


Рис. 2. Продольный разрез корневых волосков ($\times 11\,000$).

стенкой субэпидермальной клетки. Это подтверждает представление, что питательные вещества не только поглощаются главным образом волосковой клеткой, но и стекают в нее из других, безволосковых клеток ризодермы и уже через ее основание передаются в кору [3].

Коровая паренхима представлена 3—7 концентрическими слоями клеток. У ростовых корней их значительно больше (8—28). Клетки коровой паренхимы (рис. 3) имеют овальную форму, крупные, основной объем их занимает центральная вакуоль. Цитоплазма расположена неширокой лентой вдоль клеточных стенок, а иногда тонкими различно ориентированными тяжами пересекает вакуоль. Цитоплазма характеризуется наличием большого количества высокоструктурированных митохондрий с хорошо развитой системой крист и электронноплотным матриксом, она насыщена гранулярным эндоплазматическим ретикулумом. Это свидетельствует о ее высокой синтетической активности. Здесь, вероятно, происходит первичная ассимиляция поступающих ионов, и в первую очередь нитрата и аммония, а также временное депонирование в вакуолях избыточно поступающих веществ. Клеточные стенки коры сохраняют первичное строение и входят в систему апопласта, по которому осуществляется дальний транспорт веществ.

Электронная микроскопия позволила выявить в сосущих корнях осенней волны роста слой клеток, прилегающий к эндодерме, с характерным утолщением клеточных стенок, выполняющих механическую функцию (рис. 4). Ранее считалось, что механическая ткань, названная В. Ф. Раздорским [13] арматурной, свойственна только более мощным ростовым корням [14, 18]. Клетки механической ткани сосущих корней отличаются от остальных клеток коры более тесным смыканием (почти полное отсутствие межклетников) и мощным неравномерным утолщением радиальных стенок, как и у типичных клеток колленхимы (утолщения имеют серцевидную форму). В месте утолщения видно чередо-

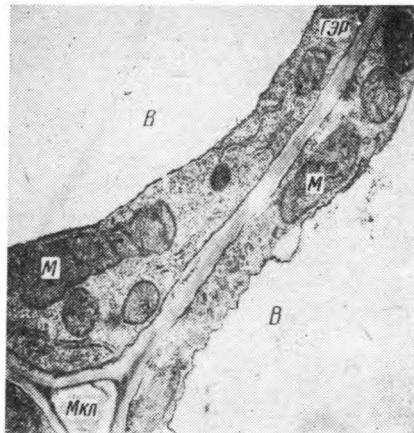


Рис. 3. Граница трех клеток коровой паренхимы ($\times 17\,000$).

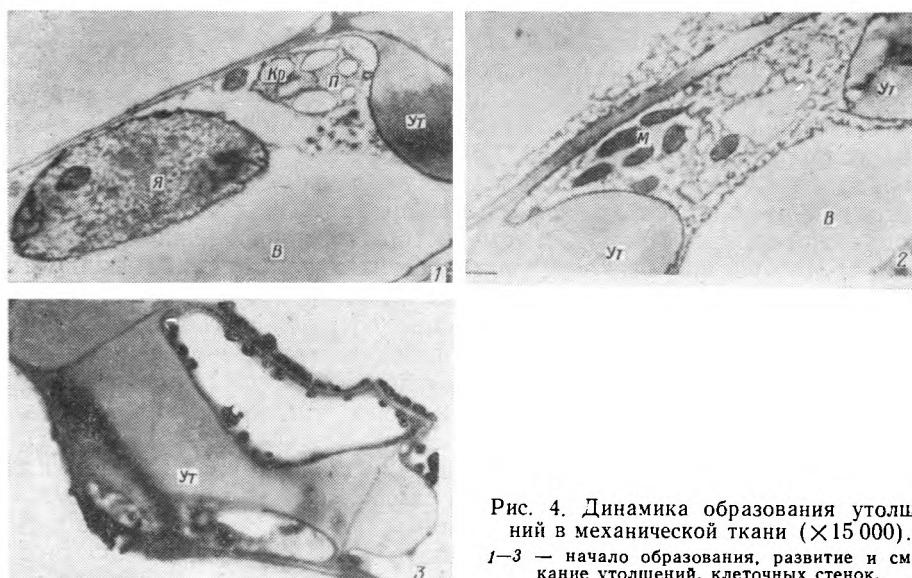
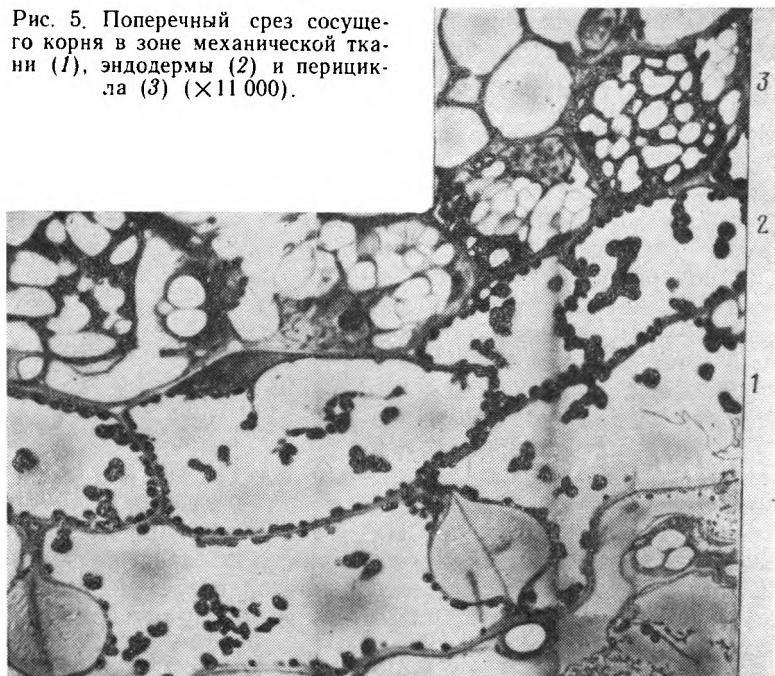


Рис. 4. Динамика образования утолщений в механической ткани ($\times 15\,000$).
1—3 — начало образования, развитие и смыкание утолщений, клеточных стенок.

Рис. 5. Поперечный срез сосущего корня в зоне механической ткани (1), эндодермы (2) и перицикла (3) ($\times 11\,000$).



вание в поперечном направлении темных и светлых участков, отчего оно выглядит морщинистым (рис. 4, 1 и 5). Утолщение появляется ближе к наружной тангентальной стенке клетки; сначала оно незначительное, затем, расширяясь, образует округлые выступы, в некоторых клетках (у 2—3 в кольце) они смыкаются (рис. 4, 3).

В цитоплазме клеток арматурного кольца много органелл (рис. 4, 1, 2). Ядро хотя и утрачивает центральное положение в результате вакуолизации, но сохраняет ультраструктуру, свойственную высокоактивным ядрам (рис. 4, 1). Оно имеет вытянутую эллипсоидную форму, электроннодenseную нуклеоплазму, ядрышко овальной формы, часто крупное. Многочисленные митохондрии располагаются в цитоплазме более или менее равномерно, но иногда большие скопления их наблюдаются в местах разрастания клеточных стенок (рис. 4, 2). Эти органеллы достаточно крупные, морфологически хорошо дифференцированные, имеют развитую систему крист, свободно располагающихся в электроннодenseном матриксе. В. Ф. Машанский [8] показал, что такие особенности ультраструктуры митохондрий прочно связаны с их высокой дыхательной активностью и обусловлены сопряжением окисления с фосфорилированием. Таким образом, митохондрии арматурной ткани находятся в активном состоянии и способны поддерживать высокий энергетический уровень метаболических процессов. Групповой характер расположения митохондрий (по 6—7 шт.) у радиальных утолщенных стенок свидетельствует о том, что здесь находятся центры повышенной дыхательной и функциональной активности. Пластиды достигают очень больших размеров (рис. 4, 1). Крахмальные зерна в запасающих пластидах занимают значительный объем. В некоторых случаях пластида превращается в так называемое «сложное крахмальное зерно»: сохраняется оболочка и одиночные ламеллы между отдельными крупными зернами крахмала. В строме пластид обнаруживаются беспорядочно расположенные рибосомоподобные частицы. Часто встречаются крупные осмиефильные капли, не ограниченные мембраной. Им свойственна очень высокая электронная плотность. Эндоплазматический ретикулум встречается преимущественно в гранулярной форме и иногда сильно развит (рис. 4, 2). В таких случаях он рассматривается как система синтеза и внутриклеточного транспорта белка. Итак, ультраструктура этой ткани свидетельствует о ее высокой метаболической активности, обусловленной формированием

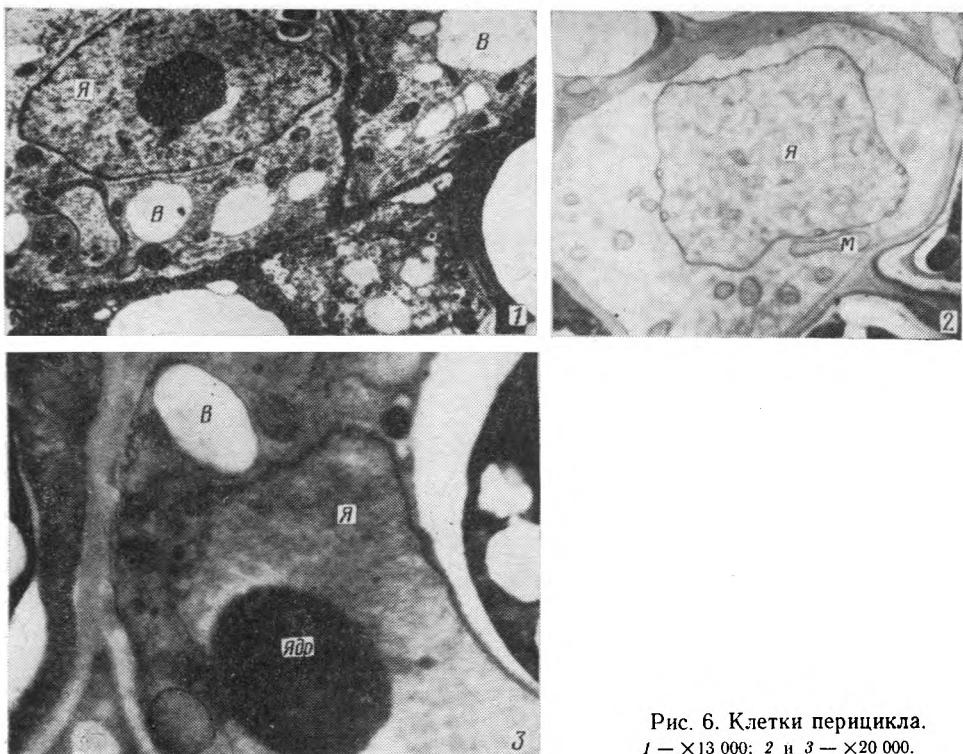


Рис. 6. Клетки перицикла.
1 — $\times 13\,000$; 2 и 3 — $\times 20\,000$.

утолщения клеточной стенки и ее функционированием в качестве опорной ткани. В клетках, в которых утолщение клеточных стенок закончилось (полностью сформированы полуокружности или произошло полное слияние их), количество органелл уменьшается, в некоторых из них обнаружаются только крупные осмиефильные капли, протопласт обычно отмирает, остатки его рассеяны в клеточной полости (рис. 4, 3). Эта ткань при довольно высокой механической прочности стенок не препятствует росту органа в толщину и длину. Это связано прежде всего с наличием тонких участков оболочки, а также со способностью клеток долго расти благодаря сохранению деятельности протоплазмы.

Арматурную ткань можно рассматривать как толстостенную паренхиму, выполняющую опорную функцию. В ней, как и в колленхиме, сочетается значительная прочность на разрыв с гибкостью и пластичностью, благодаря чему корни приспособляются к условиям обитания. Корни в естественных условиях испытывают большую механическую нагрузку при обработке почвы и ее оседании весной. Так, И. А. Муромцев [9] в радиокариях наблюдал вертикальное смещение первичных корней на 15—20 мм от первоначального их положения. В процессе эволюции у яблони появилась способность образовывать тончайшие корешки со слабо развитой корой, один из слоев которой выполняет функцию опорной ткани. Это позволяет сократить путь воды и растворенных веществ в сосуды ксилемы, обеспечивает хорошую аэрацию клеток и достаточную динамическую прочность сосущим корешкам.

Эндодерма расположена между двумя функционально различными системами тканей — корой и центральным цилиндром (рис. 5). По происхождению она относится к коре. Эндодерма играет роль осмотического барьера между данными тканями, о чем свидетельствует контрастность условий, особенно аэрации, наличие «эндодермального скачка» в градиенте водного потенциала по радиусу корня, разные метаболическая активность и способность к аккумуляции веществ у коры и цилиндра. Этот барьер обеспечивает повышение гидростатического давления в центральном цилиндре и поступление воды и ионов в мертвые трахеальные элементы. При формировании эндодермы в радиальных и попереч-

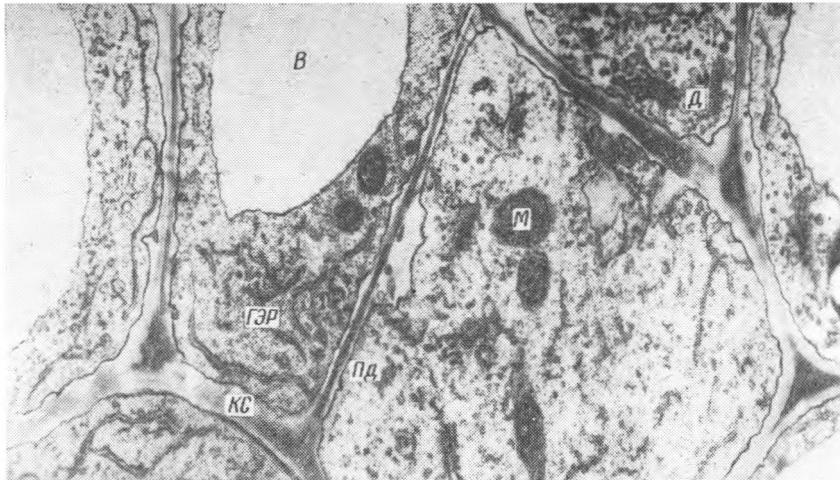


Рис. 7. Группа дифференцирующихся трахеид первичной ксилемы ($\times 10\,000$).

ных клеточных стенках в световом микроскопе обнаруживается прослойка материала, дающего положительную реакцию на лигнин и суберин. Это так называемый поясок Каспарии. При электронно-микроскопических исследованиях в этой зоне не выявляется никаких особых структурных изменений, поскольку лигнин и суберин просто импрегнируют аморфный материал, главным образом пектиновые вещества матрикса. Вследствие лигнификации и отложения суберина порозность клеточной стенки в данной зоне уменьшается и сильно возрастает сопротивление движению воды по микрокапиллярам. Это, а также тесный контакт плазмалеммы с клеточной стенкой приводит к тому, что путь по апопласту прерывается и ток воды с растворенными веществами поступает под контроль живого содержимого клеток эндодермы. Особенно богаты цитоплазмой и насыщены органеллами пропускные клетки, расположенные напротив лучей ксилемы (рис. 6, 1).

Центральная часть корня занята центральным цилиндром, состоящим из проводящих тканей и связанной с ними паренхимой. Наружный слой паренхимных клеток, называемый перициклом, сохраняет еще значительные меристематические потенции. У исследованных сосущих корней перицикл однослоистый (рис. 5), хотя обычно у плодовых пород, как указывает И. А. Муромцев [9], перицикл состоит преимущественно из двух или большего числа рядов клеток. Клетки перицикла плотно прилегают друг к другу, почти не образуя межклетников, их радиальные стенки не совпадают с радиальными стенками эндодермы, а упираются в тангенциальные (рис. 5). Высказывались предположения, что именно с этим связана удивительная способность неспециализированных клеток перицикла пропускать огромные количества веществ, поглощаемых корнем [15]. Исследование распределения плазмодесм в этой однослоистой ткани у проростков ячменя показало, что около 90% их примерно поровну распределено между тангенциальными стенками на входе в перицикл из коры и радиальными стенками вдоль дуги [2]. Отсюда был сделан вывод о том, что перицикл корня служит кольцевым коллектором, который собирает вещества, поступающие в него из коры, и кратчайшим путем, по дуге направляет их к сосудам ксилемы [3].

В отличие от меристемы клетки перицикла всасывающих корней характеризуются некоторой вакуолизацией (рис. 6, 1), ядра вытягиваются в направлении клеточной оси, иногда имеют неправильную — лопастную — форму, за счет чего сильно увеличивается поверхность ядра и усиливается контакт ядерной оболочки с цитоплазмой. Основной объем ядра занят мелкозернистой электронноплотной нуклеоплазмой (рис. 6, 1, 2, 3). Ядрышко компактно и имеет более высокую электронную плотность. Митохондрии перицикла плотные, с хорошо развитой системой

крист, образующие местами большие скопления (рис. 6, 1, 3). По-видимому, можно считать, что митохондрии находятся в оптимальном состоянии и способны поддерживать необходимый энергетический уровень для протекания метаболических процессов, связанных с функционированием этой ткани. Встречается большое количество лейкопластов с крупными сложными крахмальными зернами — амилопласти (рис. 5). Рибосомы свободно располагаются в цитоплазме, заполняя все пространство между крупными органеллами. Эндоплазматический ретикулум, как правило, гранулярной формы (рис. 6, 1). Мембранные, образующие каналы эндоплазматического ретикулума, несут рибосомы и замкнуты на концах. Содержимое цистерн эндоплазматического ретикулума не сообщается с гиаплазмой, но, вероятно, входит в контакт с содержимым перинуклеарного пространства, о чем свидетельствует часто встречающаяся непрерывность ретикулярных мембран и наружной мембраны ядерной оболочки (рис. 6, 1). Такая высокая заполненность клеток органеллами, ответственных за метаболизм, и низкая вакуолизация, по мнению М. Ф. Даниловой [5], являются характерными для перицикла.

Однако оказалось, что не все клетки перицикла заполнены протоплазмой, часть из них образует вместилища запасных веществ. Встречаются клетки перицикла, полностью заполненные крахмалом (рис. 5), клетки с таниноносными вакуолями (рис. 6, 2, 3), липидными веществами. Перицикл функционирует как зрелая пограничная ткань центрального цилиндра, выполняя барьерно-транспортные и синтетические функции, не теряя в то же время реализующихся впоследствии меристематических потенций. Наличие большого количества зрелых митохондрий, заполненных лейкопластами и хорошо развитого эндоплазматического ретикулума еще раз свидетельствует о секреторной функции этих клеток.

Остальные клетки паренхимы центрального цилиндра по сравнению с перициклом имеют более тонкий постенный слой цитоплазмы. Топопласт, ограничивающий вакуоль, почти соприкасается с плазмалеммой. Вакуоли паренхимных клеток имеют различное содержимое. Они обычно служат хранилищем запасных питательных веществ, которые откладываются в них в форме крахмала или жиров. Это связано с тем, что возникшие в период осеннего роста сосущие корни в большинстве своем не отмирают зимой. Они накапливают органические вещества, необходимые для жизнедеятельности в весенний период.

Проводящие ткани центрального цилиндра корня представлены трахеальными элементамиproto- и метаксилемы. На поперечных срезах сосущего корешка (рис. 7, 8) четко просматривается группа дифференцирующихся трахеид в стадии отложения вторичной оболочки. Они пред-

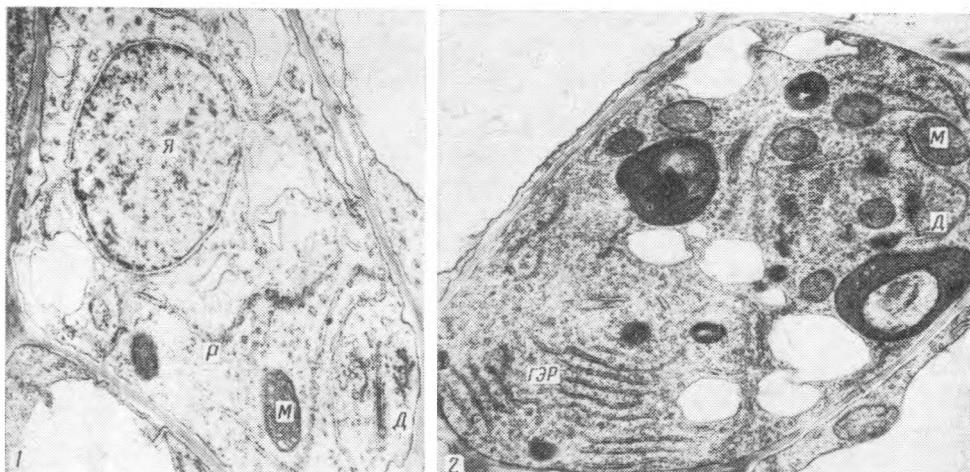


Рис. 8. Поперечные срезы дифференцирующихся трахеид в стадии отложения вторичной оболочки ($\times 12\,000$).

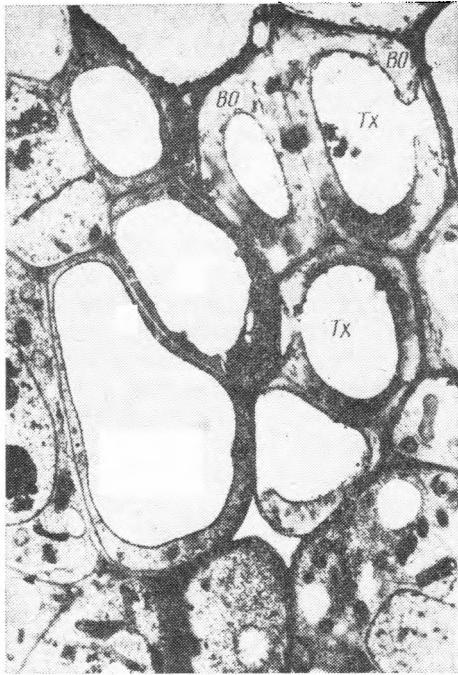


Рис. 9. Поперечный срез зрелых трахеи первичной ксилемы ($\times 8\,000$).

ются и с 5 лучами (пентархный тип). Между лучами ксилемы расположены участки флоэмы (рис. 1, 2). Флоэма начинает дифференцироваться раньше ксилемы. Первые ситовидные трубки, лишенные сопровождающих клеток, образуются около перицикла и составляют протофлоэму. Следующие по времени возникновения элементы флоэмы — ситовидные трубки с клетками-спутниками формируются ближе к центру корня и образуют метафлоэму. Более раннее по сравнению с кси-

ставляют собой длинные остро-конечные клетки, сообщающиеся между собой через множество пор (рис. 7). Цитоплазма этих клеток насыщена органеллами. Значительный объем ее занимают ядро (рис. 8, 1) с хорошо выраженной двумембранный оболочкой, высокоструктурированные митохондрии, шероховатый эндоплазматический ретикулум, часто встречаются диктиосомы. Все это свидетельствует о высокой синтетической активности цитоплазмы во время дифференциации трахеид. Формирование вторичной клеточной стенки заканчивается, когда клетка достигает своих конечных размеров за счет развития крупной центральной вакуоли. Лигнификация клеточной стенки сопровождается полным автолизом цитоплазмы (рис. 9). Трахеальные элементы метаксилемы на поперечном срезе образуют звездочку (рис. 1, 2) чаще с 3 лучами (триархный тип), встреча-

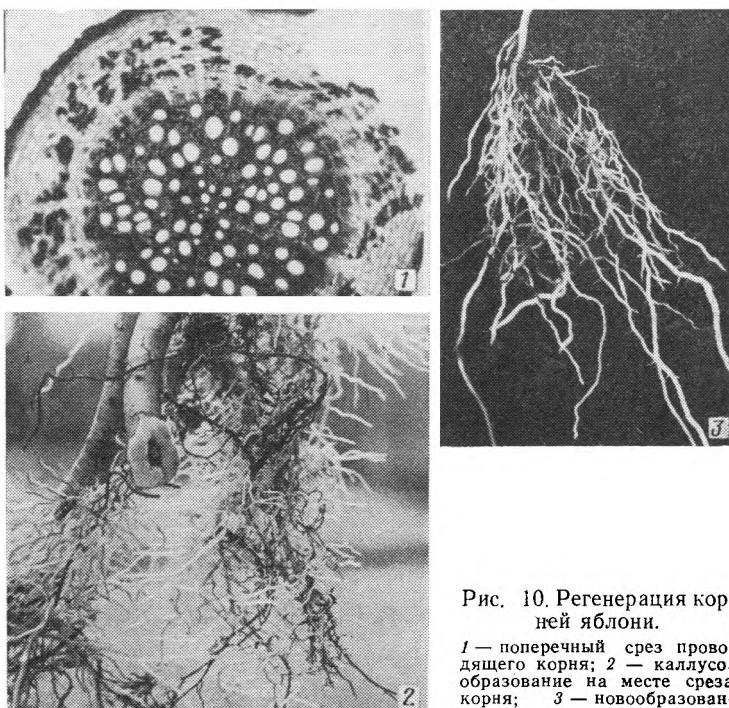


Рис. 10. Регенерация корней яблони.

1 — поперечный срез проводящего корня; 2 — каллусообразование на месте среза корня; 3 — новообразованные корни.

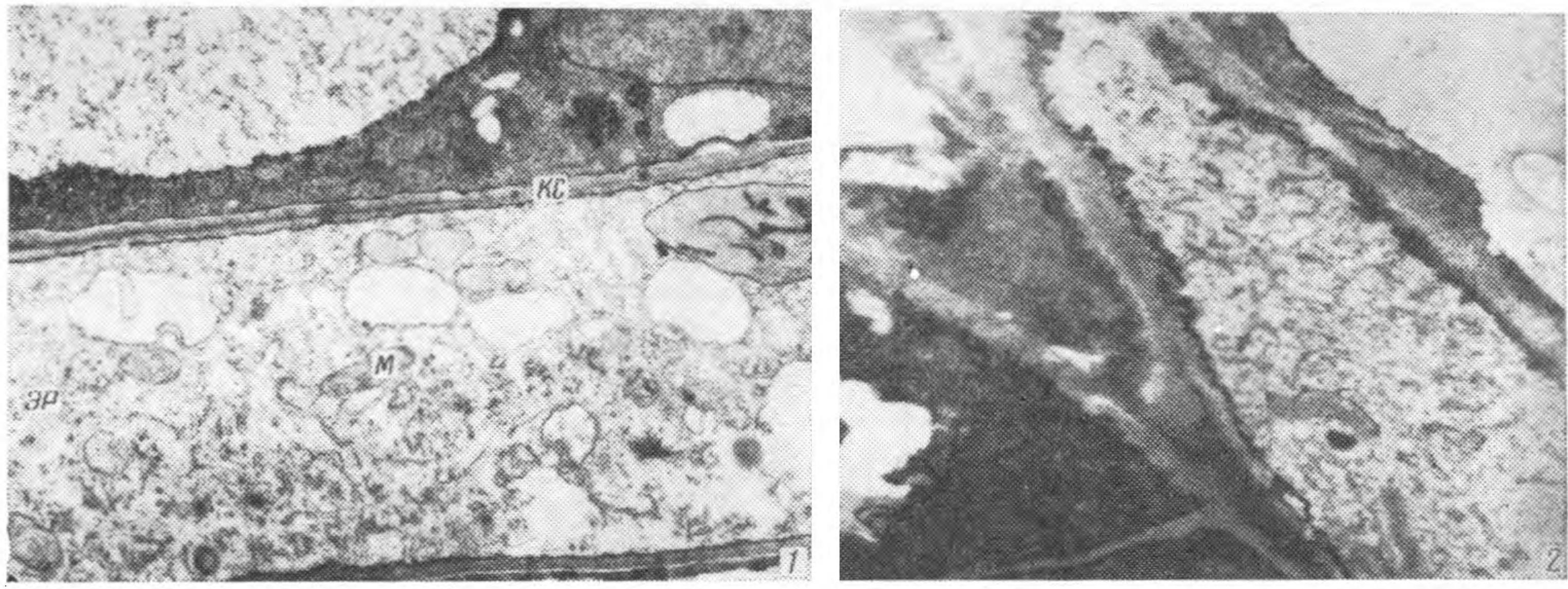


Рис. 11. Фрагменты камбимальных клеток ($\times 17\,000$).

лемой формирование клоэмы можно объяснить тем, что по протофлоэме к апексу корня доставляются пластические вещества, необходимые для деятельности меристем.

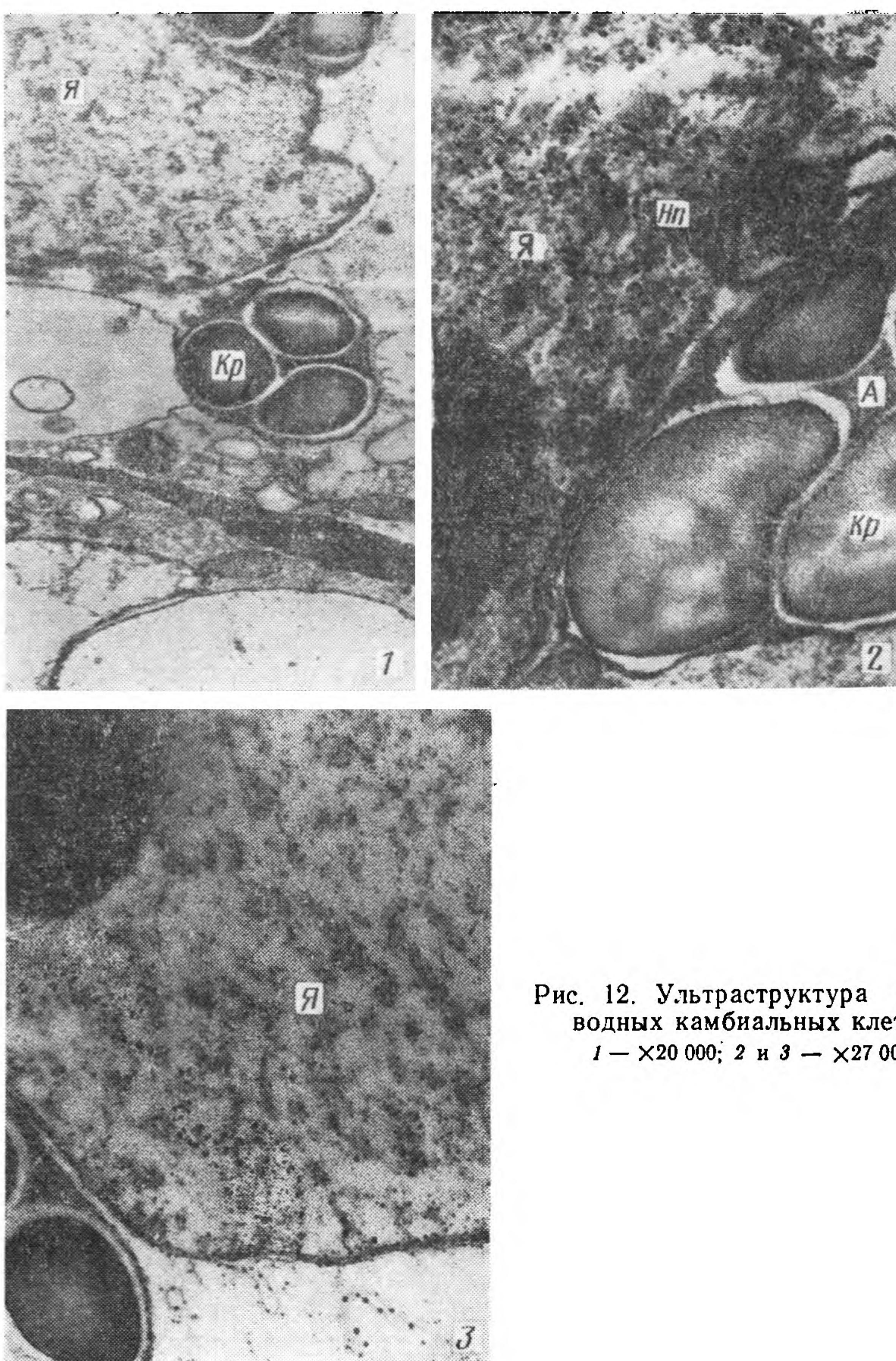


Рис. 12. Ультраструктура производных камбимальных клеток.
1 — $\times 20\,000$; 2 и 3 — $\times 27\,000$.

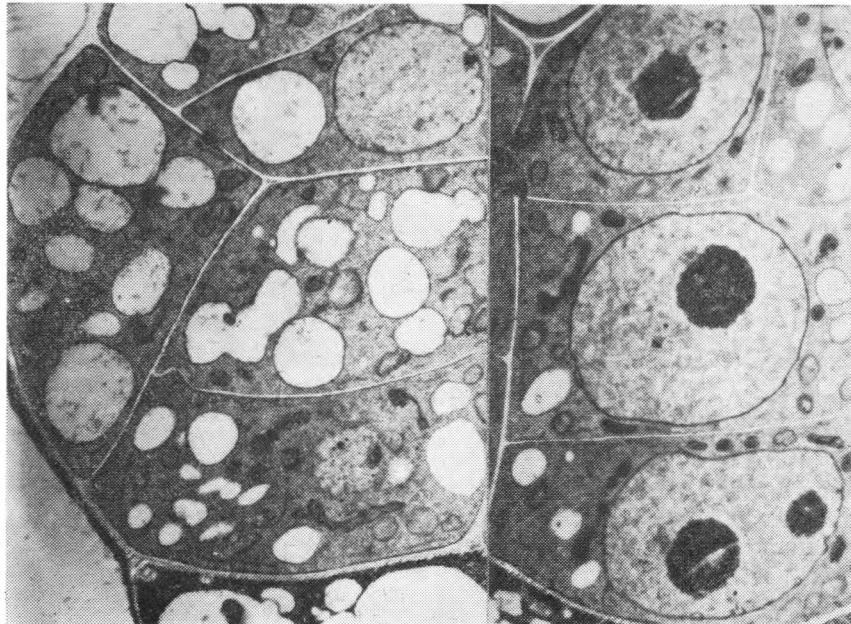


Рис. 13. Начало формирования бокового корня ($\times 15\,000$).

Экзархное заложение проводящей системы и чередование групп ксилемы и флоэмы имеет определенное приспособительное значение: элементы протоксилемы максимально приближены к коре и в них легче, минуя флоэму, могут поступать вода и растворенные вещества.

В корневой системе непрерывно идут процессы отмирания одних корней и возникновение других. Это естественное обновление корней может иметь самые различные формы и размеры. В производственных условиях подрезка корней является мощным фактором их обновления и активизации как ростовых процессов, так и поглотительной деятельности. Она является элементом почти каждого агротехнического приема, связанного с обработкой почвы [12]. При обработке почвы в междурядьях сада у одревесневших корней на месте среза образуется каллус сначала в виде кольца (рис. 10, 2), в последующем он полностью закрывает рану и суберинизируется. У высших растений в отличие от животных редки случаи восстановления утраченного органа на прежнем месте или достраивание прежнего его состояния после повреждения в процессе reparativeной регенерации или реституции [19]. Новообразование корней обычно начинается выше места среза за счет интенсивной работы камбия проводящих корней (рис. 10, 1). Уже после формирования каллуса камбимальные клетки между каллусом и поверхностью среза также начинают усиленно делиться и дают начало образованию новых корней по окружности (рис. 10, 3). Повышение камбимальной активности, вероятно, связано с образованием в результате повреждения раневых гормонов. Поскольку камбий — латеральная меристема, то на попечевых срезах корня получаются продольные сечения клеток этой ткани (рис. 11). Камбимальные клетки имеют вытянутую веретенообразную форму, очень тесные контакты, их заостренные концы заходят друг за друга. Эти клетки (рис. 12) характеризуются крупными ядрами с хорошо оформленными ядрышками и электроннoplотной нуклеоплазмой, большим количеством сильно развитых амилопластов с крупными сложными крахмальными зернами. Очень часто наблюдаются тесные контакты ядерной мембранны с амилопластами (рис. 12). Это, видимо, связано с высокой функциональной нагрузкой ядра в делящихся клетках и возможностью ее энергообеспечения за счет гликозида, происходящего не только в гиалоплазме, но и самом ядре. Появляющиеся в результате периклинальных делений камбия клетки делятся периклинально и анти-

клинально, образуя меристематические бугорки — примордии корня. На рис. 13 показан продольный срез этого бугорка, где четко видны инициальные клетки с большими ядрами и ядрышками. Нарастая в длину, примордий пробивает кору и выдвигается наружу. Так на корнях семенного происхождения появляются придаточные корни и формируется смешанная корневая система.

Выводы

1. Сосущие корни яблони характеризуются слаборазвитой корой, наружный слой которой дифференцируется в ризодермис. Базальные части волосконосных клеток глубоко внедряются в субэпидермальные слои и имеют извилистые очертания, что обеспечивает значительную протяженность их контактов с коровой паренхимой.
2. Электронная микроскопия позволила выявить в сосущих корнях механическую ткань. Колленхимообразные сердцевидные утолщения расположены на радиальных стенках, как бы повторяя эндодерму и усиливая ее опорную функцию. Клетки этой ткани отличаются от соседних клеток коры большей насыщенностью высокоструктурированными оргanelлами, что свидетельствует о их высокой функциональной нагрузке.
3. Перицикл однослойный, наряду с типичными для данной ткани клетками, обладающими меристематическими потенциями, встречаются клетки — вместилища запасных веществ.
4. В проводящей системе триархного типа преобладает первичная ксилема, в которой сохраняется живое содержимое.
5. Новообразованию корней предшествует формирование инициальных клеток, характерной особенностью которых является наличие крупных ядер и находящихся в тесном контакте с ними амилопластов.
6. Выявленные особенности ультраструктуры обеспечивают сокращение пути воды и растворенных веществ в сосуды ксилемы, высокую функциональную активность и достаточную динамическую прочность сосущим корням яблони естественных местообитаний.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атлас ультраструктуры растительных тканей. — Петрозаводск: Карелия, 1980.
2. Вахмистров Д. Б., Куркова Е. Б., Соловьев В. А. Некоторые характеристики плазмодесм и ломасомоподобных образований в корнях ячменя в связи с транспортом веществ. — Физиология растений, 1972, вып. 19, с. 951—960.
3. Вахмистров Д. Б. Ионный режим растений: эволюция проблем. — В кн.: Новые направления в физиологии растений. М.: Наука, 1985, с. 214—230.
4. Гамалей Ю. В. Цитологические основы дифференциации ксилемы. — Л.: Наука, 1972.
5. Данилова М. Ф. Структурные основы поглощения веществ корнем. — Л.: Наука, 1974.
6. Данилова М. Ф., Стамболцян Е. Ю. Первичное строение корня и пути транспорта веществ. — Тез. докл. 7-го делегатского съезда Всесоюз. бот. о-ва. Донецк, 11—14 мая 1983. Л.: Наука, 1983, с. 240.
7. Колесников В. А. Методы изучения корневой системы древесных растений. — М.: Лесная пром-сть, 1974.
8. Машанская В. Ф. Субмикроскопическая организация митохондрий. — Цитология, 1964, вып. 6, № 3, с. 317—328.
9. Муромцев И. А. Активная часть корневой системы плодовых растений. — М.: Колос, 1969.
10. Пильщиков Ф. Н., Пильщикова Н. В. Некоторые особенности ультраструктуры клеток центрального цилиндра сосущих корней яблони. — Докл. ТСХА, 1976, вып. 216, с. 12—17.
11. Пильщикова Ф. Н., Пильщикова Н. В. Электронномикроскопическое изучение механической ткани сосущих корней яблони. — Докл. ТСХА, 1976, вып. 221, с. 5—10.
12. Пильщикова Ф. Н., Мазель Ю. Я. Влияние частичной подрезки корней на рост и плодоношение яблони и поглощение ею фосфора. Изв. ТСХА, 1982, вып. 4, с. 103—110.
13. Раздорский В. Ф. Архитектоника растений. — М.: Сов. наука, 1955.
14. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Сов. наука, 1952.
15. Сытник К. М., Книга Н. М., Мусатенко Л. И. Физиология корня. Киев: Наукова думка, 1972.
16. Уикили Б. Электронная микроскопия для начинающих. — М.: Мир, 1976.
17. Электронно-микроскопические методы исследования биологических объектов. — М.: Изд-во АН СССР, 1963.
18. Эсай К. Анатомия растений. — М.: Мир, 1969.
19. Юсупов А. Г. Механизмы регенерации растений. — Ростов: Изд-во Ростовского ун-та, 1982.

Статья поступила 30 июня 1985 г.

SUMMARY

Feeding roots of common Antonovka apple tree (stock — *Malus silvestris* mill.) were studied with electron microscope at the age of 25—28 years.

The article contains pictures proving the expected changes in cell structure towards radial transport of water and solubles in xyleme vessels. Feeding roots are characterized by weakly-developed peel (3—7 cell layers) and well-developed rhizodermes. Basal parts of hair-bearing cells penetrate deeply in subepidermal layers and have curved form, which provides for their higher contacts with parenchyma.

Mechanic tissue has been found in feeding roots. Collenchyma-formed heart-shaped swellings are located on radial walls, strengthening the supporting function of the endoderm. Pericycle is one-layered. Content of reserve materials in the central cylinder, including pericycle cells is found to be high. Ultrastructural characteristics found provide for shorter way of transporting nutrients, high functional activity and sufficient dynamic firmness of feeding roots of apple trees in natural conditions.