

УДК 581.432

НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ У ТРЕХ ВИДОВ НЕДОТРОГ *IMPATIENS* (BALSAMINACEAE)

© 2013 г. М. В. Марков, В. З. Юсуfoва

Московский педагогический государственный университет

119991 Москва, ул. Малая Пироговская, д. 1, стр. 1

E-mail: markovsmail@gmail.com

Поступила в редакцию 27.12.12 г.

Окончательный вариант получен 01.02.13 г.

Показано своеобразие развития морфологической и анатомической структуры корневой системы у проростков трех видов недотрог на самых ранних и следующих за ними этапах онтогенеза. Обсуждается соответствие выявленной структуры экологическому своеобразию видов, в особенности у аборигенного вида недотроги обыкновенной, у которой аллоризию можно выявить лишь на анатомическом уровне.

Ключевые слова: структура зародыша, ранний онтогенез, аллоризия, гоморизия, главный, боковые, придаточные корни.

DOI: 10.7868/S0475145013040071

ВВЕДЕНИЕ

Еще совсем недавно ботаники, занимающиеся происхождением и основными эволюционно значимыми признаками цветковых растений, интересовались только эволюцией цветков, плодов, листьев и стеблей, почти не уделяя внимания корням. Видя причину такой ситуации отчасти в скрытости корней от глаз в почве или под водой и их меньшей внешней эффектности, Чарльз Хеймш (Heimsch, Seago, 2008), тем не менее, отметил, что корни могут обеспечить исследователя набором признаков весьма важных для познания эволюции и филогении наземных растений. В процитированной выше большой обзорной статье, посвященной организации апикальной меристемы корня (далее АМК) у цветковых (затронуто 45 порядков и 132 семейства) авторы, являясь представителями авторитетной научной школы, пришли в результате обобщения к выводу о некотором преобладании по числу семейств с исключительно закрытым типом АМК над семействами с исключительно открытым типом. При этом они отметили, что многие семейства включают представителей с АМК обоих названных типов и что предковыми, вероятно, следует считать АМК открытого типа, т.е. без четко выраженных слоев и границ между эпидермисом, кортексом, корневым чехликом и даже без инициалей стели. В отноше-

нии экологической обстановки, в которой могли эволюционировать ранние цветковые и их корни, авторы обзора, со ссылкой на коллег палеоботаников (Field et al., 2004; Friis, 2004) называют либо водоемы, получающие полный солнечный свет, или затененные и притом нарушенные местообитания на влажных почвах (“dark and disturbed” habitats in moist soil). Отсюда логичным выглядит предположение авторов о большом значении для этих ранних (базальных) цветковых вегетативного размножения, сопряженного с формированием придаточных корней. Особое внимание предлагается обратить на корни *Cabomba*, что, по мнению авторов обзора, может обеспечить наилучшее уяснение происхождения, развития, структуры и функций АМК. Нельзя не отметить, что многое из того, что представлено в обзоре, было намечено и, отчасти, осуществлено в статьях Н.С. Воронина (1964) и Н.В. Воронкиной (1974, 1975), на которые ссылаются авторы обзора. Уже в этих статьях было проиллюстрировано большое разнообразие анатомической структуры корней и высказаны мысли относительно примитивности открытых (как у голосеменных) и продвинутой закрытых типов. Следует подчеркнуть при этом целесообразность изучения онтогенетической динамики развития корня с установлением соотношения аллоризии-гоморизии, чтобы всегда из текста было понятно,

анатомическое строение какого именно корня из всей корневой системы проанализировано. Так, например, в обобщающей таблице обзора Хеймша на основании данных о строении первичного (главного) корня (primary root) характерным для семейства Balsaminaceae назван только один тип (HTD – Tiered or closed euDicot with Hypodermis) строения АМК – слоистый или закрытый тип с гиподермой, характерный для собственно двудольных (eudicots). Такая информация представляется далеко не полной, если обратиться к углубленному изучению развития корней в онтогенезе у отдельных видов семейства Balsaminaceae, представители которого фигурируют не только среди аборигенных видов флоры России (недотрога обыкновенная *Impatiens noli-tangere*), но и среди агрессивных заносных видов – адвентиков (н. мелкоцветковая и н. железконосная *I. parviflora* и *I. glandulifera*), даже попавших в Черную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009). Экологическое своеобразие этих незимующих однолетников (по сравнению с другими однолетними растениями) состоит, кстати, в способности произрастать в уже упомянутых выше затененных нарушенных местообитаниях на почвах повышенной влажности. Сложившийся в науке стереотип, априори приписывающий всем однолетникам ярко выраженную аллоризию и ведущий свое начало от автора этого понятия Карла Гебеля (Groff, Kaplan, 1988), уже не раз приводил к появлению досадных ошибочных не только описаний, но даже изображений однолетних растений и, в том числе, недотрог (см. например, Губанов и др., 2003).

Цель настоящей статьи – исследовать своеобразие развития морфологической и анатомической структуры корневой системы у проростков трех видов недотрог на самых ранних и следующих за ними этапах онтогенеза, коррелирующее с их экологическим своеобразием.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Семена и начальные этапы активной части онтогенеза трех названных видов недотрог были изучены в лабораторных условиях, но на материале, собранном в природных лесных популяциях, с осени маркированных для последующего отыскания при еще не сошедшем снежном покрове. Дело в том, что необходимая для нормального прорастания семян холодовая стратификация наилучшим образом проходит на поверхности почвы (или близко к ней) именно под снегом, где оптимальным образом сочетаются требуемые температура и влажность. К концу зимы (последняя декада февраля и первая декада марта) семена бывают на

100% готовы к немедленному прорастанию при переносе в лабораторию – в условия более высокой температуры (~20°C).

Взятые из-под снега семена, а их размеры и четкие отличительные признаки позволяли это, были немедленно выделены из субстрата (отделены от подстилки и почвы) и помещены на фильтровальную бумагу в чашки Петри для проращивания. Первые этапы сразу же начинавшегося прорастания были сфотографированы под бинокулярной лупой цифровой камерой Nikon L22, а чуть позже у проростков, ювенильных и молодых вегетативных особей гипокотиль, переходная зона и корневая система были анатомированы, при помощи замораживающего микротомы или от руки, и после окрашивания временных препаратов поперечных и продольных срезов флороглюцином с HCl зарисованы и сфотографированы той же камерой. Полученные цветные фотографии позволили выявить локализацию в проростках и ювенилах антоциана, а также четко распознать ткани из клеток с одревесневшими стенками и даже типы сосудов в первичной и вторичной ксилеме.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Прямой зародыш в покоящихся семенах недотрог обыкновенной и мелкоцветковой уже под семенной кожурой имеет несколько расширенную и закругленную корневую часть (рис. 1а и 2а). На этом расширении или вздутии нижней части гипокотили, которое не получило в отечественной литературе никакого названия, а в англоязычной обозначено термином “collet” (Hartmann et al., 2010) – в это время не удастся разглядеть ни одной инициальной зоны предстоящего в скором будущем корнеобразования.

На самых начальных этапах прорастания семян (рис. 2а–2в и 4а, 4б) хорошо видно, что у недотрог железконосной и мелкоцветковой с момента наклеивания семени сразу выделяется отходящий от этой несколько расширенной нижней части гипокотили главный корень, чего нельзя сказать о проростке н. обыкновенной (рис. 1а–1е). Яркообразно расширенная нижняя часть гипокотили (collet) у последнего вида поначалу, у наклюнувшегося семени, как и у других, абсолютно круглая, но после формирования окрашенных антоцианом бугорков инициалей “выпускает” сразу до 12 одинаковых корней. Развиваться эти корни могут не всегда абсолютно синхронно, но ни один из них не выделяется и потому не может быть признан главным.

Четыре боковых корня как у н. мелкоцветковой, так и у н. железконосной, подобно главному,

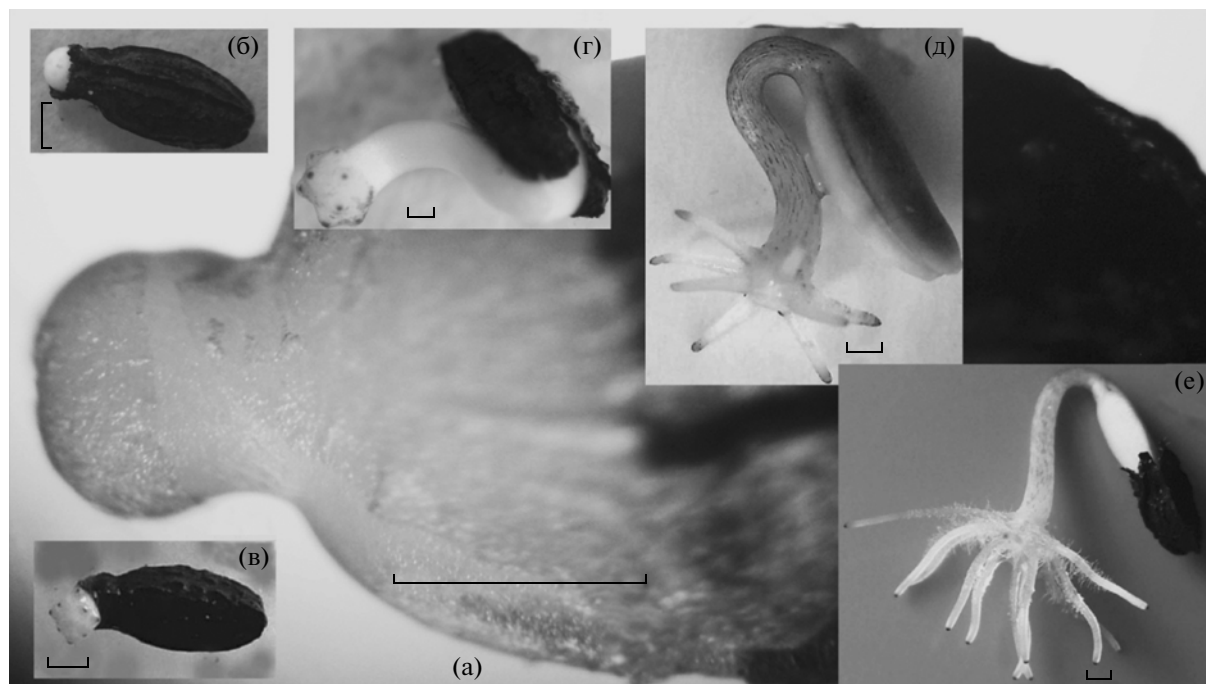


Рис. 1. Строение корневой части прямого зародыша семени (а) и динамика заложения окрашенных антоцианом инициалей (б, в, г) и синхронного формирования боковых корней, отходящих от якорсообразного расширения (collet) в основании гипокотиля (д, е) с трихальными зонами (е) у недотроги обыкновенной. Здесь, как и на всех других фото, длина любого масштабного штриха – 1 мм.

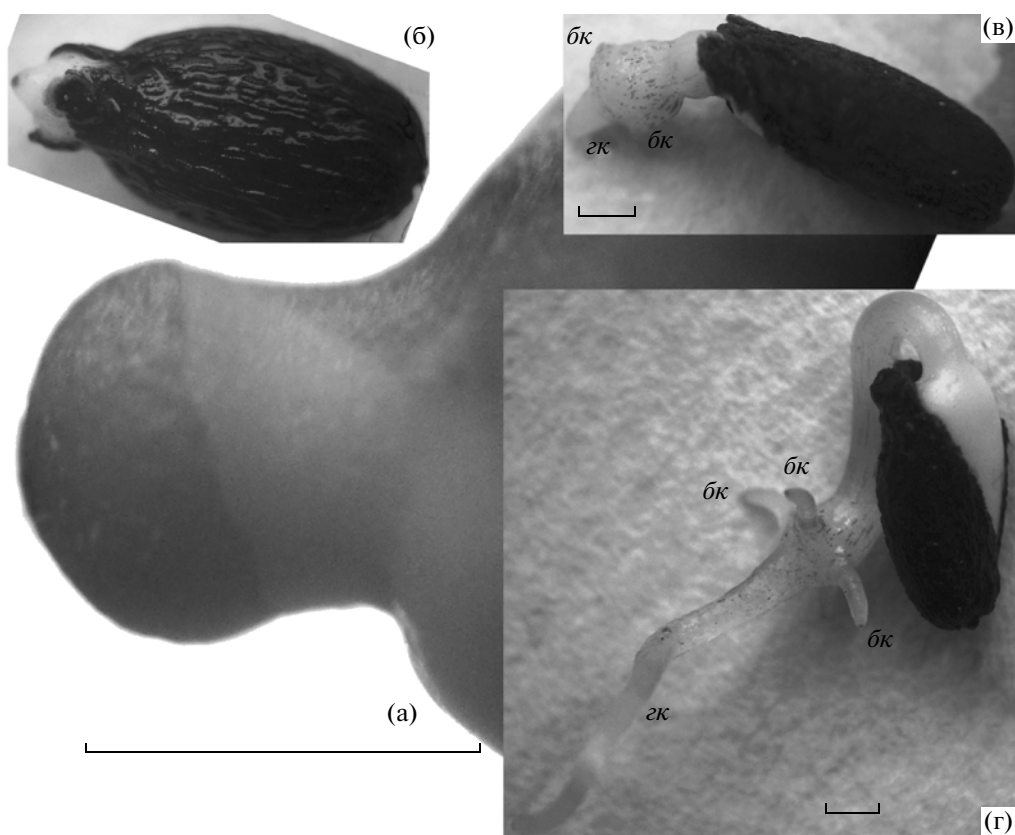


Рис. 2. Строение корневой части прямого зародыша семени (а), наклонувшееся семя с инициалью главного корня (б), формирование главного (гк) и боковых (бк) корней (в, г) у недотроги мелкоцветковой.

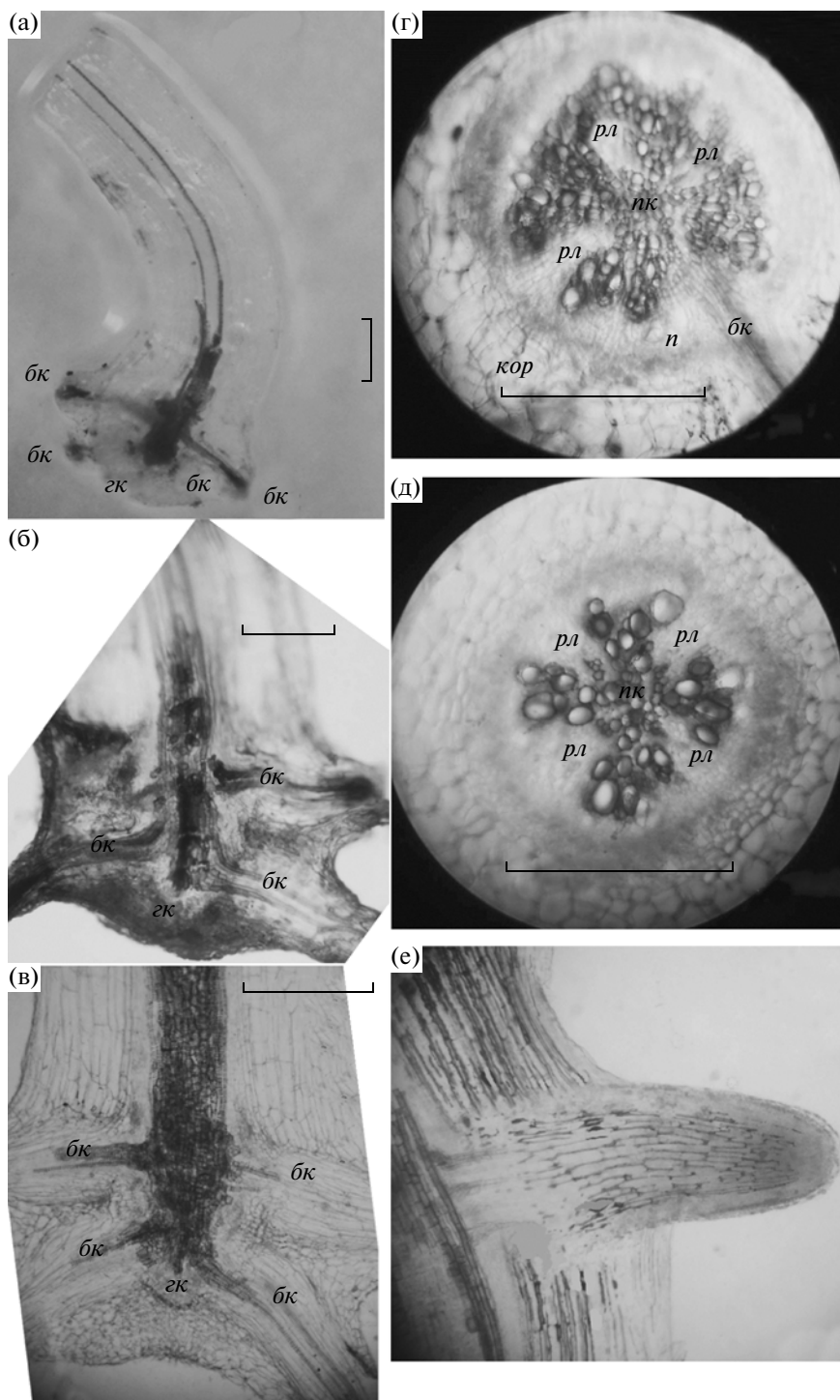


Рис. 3. Продольные (а–в – представленные в разных масштабах) и поперечные (г, д) срезы якоревидного расширения в основании гипокотиля проростков (collet) недотроги обыкновенной, обработанные для окрашивания лигнифицированных тканей, и придаточный корень в начале его формирования (е). *гк* – главный и *бк* – боковые корни; *пк* – первичная ксилема; *рл* – радиальные лучи паренхимы, разделяющие массивы вторичной ксилемы; *кор* – кортекс; *п* – перицикл.

несут корневые чехлики, окрашенные антоцианом (на черно-белых рис. 2а и 2в – это видно по более темным кончикам корней). Окрашены антоциа-

ном, помимо наружных клеток гипокотиля, и кончики всех корней, отходящих от якоревидно расширенной нижней части гипокотиля проростка н.

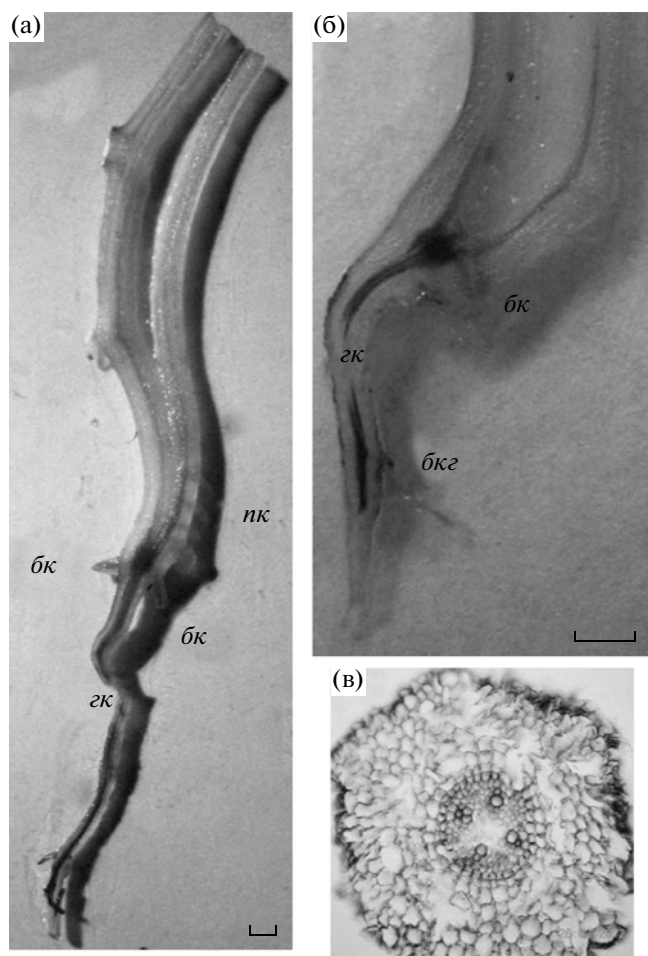


Рис. 4. Продольные срезы через вздутое основание гипокотыля (collet) у проростка недотроги железконосной (а) и мелкоцветковой (б). Поперечный срез главного корня н. железконосной (в). Ход пучков виден благодаря окрашиванию лигнифицированных тканей. *гк* — главный корень; *бк* — боковые корни; *бкг* — боковой корень, отходящий от главного; *пк* — придаточные корни.

обыкновенной (см. рис. 1а–1е). При этом каждый из них в ходе роста формирует зону корневых волосков (трихальную зону), что особенно хорошо заметно на рис. 1е.

Природу всех упомянутых выше корней проростков недотрог можно выявить, только анатомировав от руки или при помощи микротомы нижнюю расширенную часть гипокотыля и применяя классическую микрохимическую реакцию на одревеснение — окрашивая срезы флороглюцином в кислой среде. Названная процедура позволяет проиллюстрировать ксилемную часть (преимущественно из сосудов с одревесневшими стенками) зоны проведения микрофотографиями. Даже на черно-белых фотографиях хорошо виден ход прово-

дящих пучков, который позволяет констатировать полную остановку роста главного корня (*гк*) у н. обыкновенной, далеко зашедшую дифференцировку проводящей сосудистой ткани, а также, уже на поперечных срезах, завершившийся вторичный рост: 4 массива вторичной ксилемы, расположенные между лучами тетраархной первичной ксилемы, разделены паренхимой радиальных лучей (*рл*), а от участков перицикла, расположенного против протоксилемы отходят боковые (!) корни (рис. 3а–3д).

На продольных срезах нижней части гипокотылей недотрог мелкоцветковой и железконосной (рис. 4а, 4б) можно хорошо видеть радиальные пучки главных корней (*гк*), тетраархная структура которого у н. железконосной представлена и на поперечном разрезе (рис. 4в). На продольном срезе гипокотыля н. железконосной (рис. 4а) можно также видеть вертикальный ряд (ортостиху) заложившихся придаточных корней (*пк*). Придаточные корни закладываются, таким образом, выше расширенной части гипокотыля — там, где кончается переходная зона, а радиальный пучок главного корня разделяется на расположенные по кругу вокруг выполненной или разрушившейся сердцевинки (эустелически) коллатеральные пучки.

В гипокотыле сразу по выходе его на поверхность почвы медулярный (за счет сердцевинки) рост усиления приводит к формированию заметного у всех особей вздутия, от которого отходят расположенные упорядоченно придаточные корни (рис. 3е).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследований, затрагивающих морфологию и анатомию семян и проростков недотрог с учетом формирования корневых систем, в литературе нами встречено очень мало. В обстоятельной статье Изабель МакКлатчи (McClatchi, 1917) приведены рисунки проростков н. железконосной, причем не только представлены разные варианты, связанные с прорастанием на разной глубине, но и обсуждается частота встречаемости некоторых вариантов. Схематические рисунки прорастающего семени и проростка с корневой системой на ранних этапах, фигурировавшие в статье из цикла “Флора Британских островов”, посвященной н. мелкоцветковой (Soombe, 1956), были воспроизведены в отечественном издании “Сравнительная анатомия семян”. В комментарии к ним сказано, что хорошо развитые дополнительные корни опережают в развитии первичный зародышевый корешок, но пояснения относительно того, какова природа этих

т.н. дополнительных корней не дано. Татеми Шимицу (Shimizu, 1982) использовал разнообразие морфологии проростков для подразделения видов недотроги, произрастающих в Тайланде, на 2 группы (с надземным и подземным прорастанием) и 10 подгрупп, которые различаются соотношением длины гипо- и эпикотила, листорасположением. Статья Шимицу, полагающего, что морфология проростков имеет таксономическую значимость, иллюстрирована фотографиями, качество которых в полиграфическом исполнении оставляет желать лучшего. Именно поэтому особенности подземных органов, как мало интересовавших исследователя, рассмотреть в деталях не представляется возможным. Позднее Нанду и Шимицу (Nandu, Shimizu, 2005) опубликовали и классификацию недотрог по изученным с помощью сканирующего электронного микроскопа морфологическим особенностям семенной кожуры, отнеся н. обыкновенную к секции *Brachycentron*, а н. железконосную – к секции *Microcentron*, но структуру зародышевой семян они не рассматривали.

Автор еще одной статьи из цикла “Флора Британских островов”, посвященной н. обыкновенной, П. Хатчер (Hatcher, 2003) представил крайне схематичные и непонятные рисунки корневых систем, а из описания неведомо, как идет их развитие на ранних этапах.

По нашим данным у н. обыкновенной мы наблюдаем детерминированный крайне непродолжительный рост главного корня на самых ранних этапах активного онтогенеза.

Детерминированный рост корня представляет уникальный путь развития, когда меристематические клетки делятся только короткое ограниченное время, после чего претерпевают дифференциацию. Подобный тип роста был описан у некоторых птеридофитов, у кукурузы, у ряда представителей сем. *Cactaceae*: опунции песчаной и у стеноцереуса (Dubrovsky, 1997), а также в некоторых других семействах (Dinkelaker et al., 1995).

Особенности наших объектов состоят не только в очень ранней остановке роста главного корня, который у н. обыкновенной вообще морфологически даже не выделяется, но быстром переходе ко вторичному росту, быстрой дифференцировке вторичных проводящих тканей и очень раннем ветвлении – образовании боковых (а не придаточных,

как можно было бы думать о корнях, отходящих от вздутного основания гипокотыля!) корней. Здесь для доказательства фактической аллоризии и чрезвычайно раннего перехода ко вторичной гоморизии мы сталкиваемся с необходимостью проведения анатомического исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова В.К., Майоров С.П., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2009. 501 с.
- Воронин Н.С. Эволюция первичных структур в корнях растений // Уч. Зап. Калужского пед. ин-та. 1964. № 13. С. 14–20.
- Воронкина Н.В. Анатомическое строение апекса корня *Nymphaeales* J. Schaffner // Бот. Журнал. 1974. Т. 59. № 10. С. 1417–1424.
- Воронкина Н.В. Гистогенез в апексах корней покрытосемянных растений и возможные пути его эволюции // Бот. Журнал. 1975. Т. 60. № 2. С. 170–187.
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России М.: КМК, 2003. Т. 2. 665 с.
- Coombe D.E. *Impatiens parviflora* DC // Journ. of Ecology. 1956. V. 44. № 2. P. 701–713.
- Dinkelaker B., Hengeler C., Marschner H. Distribution and function of proteoid roots and other root clusters // Botanica Acta. 1995. V. 108. № 1. P. 183–200.
- Dubrovsky J.G. Determinate primary-root growth in seedlings of Sonoran Desert Cactaceae; its organization, cellular basis, and ecological significance // Planta. 1997. V. 203. № 1. P. 85–92.
- Field T.S., Arens N.C., Doyle J.A., Dawson T.E., Donoghue M.J. Dark and disturbed: a new image of early angiosperm ecology // Paleobiology. 2004. V. 30. P. 82–107.
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. Araceae from the early Cretaceous of Portugal: evidence on the emergence of monocotyledons // Proceedings of the National Academy of Science, USA. 2004. 101. P. 16565–16570.
- Groff P.A., Kaplan D.R. The relation of root systems to shoot systems in vascular plants // The Botanical Review. 1988. V. 54. № 4. P. 388–422.
- Hartmann H.T., Kester D.E., Davies F.T., Geneve R.L. Hartmann and Kester's plant propagation: Principles and Practices. 8th Edition. Prentice Hall, 2010. 928 p.
- Hatcher P.E. *Impatiens noli-tangere* L. // Journal of Ecology. 2003. V. 91. № 1. P. 147–167.
- Nanda U., Shimizu T. Seed morphology and classification of *Impatiens* (Balsaminaceae) // Blumea. 2005. V. 50. P. 447–456.
- Shimizu T. Seedling morphology in some Thai *Impatiens* and its taxonomic significance // J. Fac. Lib. Arts, Shinsu Univ., Nat. Science. 1982. № 16. P. 85–97.

Initial Stages of the Root System Development in Three *Impatiens* Species (Balsaminaceae Family)

M. V. Markov and V. Z. Yusufova

*Moscow State Pedagogical University, ul. Malaya Pirogovskaya 1, bld. 1, Moscow, 119991 Russia
e-mail: markovsmail@gmail.com*

Abstract—Peculiarities of the development of morphological and anatomical structures of the root system have been studied in the seedlings of three *Impatiens* species at the early and subsequent stages of their ontogenesis. Correspondence between the revealed structure and the ecological originality of species, especially in the case of the aboriginal touch-me-not balsam, whose allorhizy can be revealed only at the anatomical level, is discussed.

Keywords: embryo structure, early ontogenesis, allorhizy, homorhizy, main, lateral, and additional roots.