

УДК 581.8

ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ И ВЕТВЛЕНИЯ КОРНЕЙ ОДНОДОЛЬНЫХ В СВЯЗИ С ОТСУТСТВИЕМ ВТОРИЧНОГО УТОЛЩЕНИЯ*

М.Е. Площинская

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва

Анатомическое строение и особенности ветвления корней современных покрытосеменных растений отличаются высоким единообразием, что затрудняет выявление возможных путей эволюции этих структур. Однако, несмотря на единство плана строения, проводящие пучки корней однодольных и двудольных имеют существенные различия, обусловленные отсутствием в корнях однодольных любых типов вторичного утолщения. Показано, что разнообразие вариантов строения полиархных пучков однодольных выше, чем олигоархных пучков двудольных, и зависит от систематического положения таксона. Обособление инициальных клеток боковых корней в перицикле возле ксилемы у покрытосеменных оказалось очень консервативным признаком, почти не изменившимся даже при отсутствии камбия у однодольных. Пор. Poales – единственный таксон, в котором была реализована возможность инициации боковых корней возле тяжей флоэмы, что привело к появлению возможности присоединения ксилемы бокового корня к двум тяжам ксилемы материнского корня.

Ключевые слова: корни, боковые корни, однодольные, анатомия, вторичное утолщение.

DOI: 10.26456/vtbio18

Введение. Покрытосеменные растения представляют собой эволюционно наиболее молодой таксон высших растений, поэтому в этой группе анатомическое строение корней уже вполне стабильно и отличается высоким единообразием. Каким образом проходила эволюция корня в пределах этого класса, до сих пор неизвестно. Корни всех покрытосеменных на стадии первичного строения имеют радиальный проводящий пучок, состоящий из расположенного в центре лопастного тяжа ксилемы, в котором лопасти представлены

* Работа выполнена в рамках госзадания МГУ им. М.В.Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

протоксилемой, и расположенными между ними отдельными тяжами флоэмы, число которых равно числу тяжей протоксилемы. На периферии проводящего пучка расположен однослойный перицикл, проводящий пучок окружен однослойной эндодермой с поясками Каспари, выполняющей преимущественно барьерную функцию. Корни двудольных растений сохраняют первичное строение очень недолго, и после дифференциации камбия переходят к вторичному утолщению. Корни однодольных растений сохраняют первичное строение на протяжении всего онтогенеза, камбий в них не дифференцируется.

Несмотря на единство общего плана первичного строения корней покрытосеменных растений, у однодольных и двудольных есть заметные различия. Типичный проводящий пучок двудольных узкий, с олигоархной ксилемой (от 2 до 5 тяжей, редко 6), середину пучка занимает метаксилема. В эндодерме выражены пояски Каспари. У однодольных растений радиальные проводящие пучки полиархные, широкие, с нестабильным числом тяжей ксилемы; тяжей протоксилемы больше, чем тяжей метаксилемы. Середина проводящего пучка часто занята паренхимой. Стенки клеток эндодермы часто приобретают U-образные утолщения (Тимонин, 2007).

Для всех семенных растений характерно латеральное эндогенное ветвление. Боковые корни представляют собой уникальные органы, так как их инициальные клетки, за редким исключением, не являются непосредственно производными апикальной меристемы, а дифференцируются в перицикле, иногда на значительном расстоянии от апекса. Вслед за К. Эсау (1980) мы будем называть боковыми только те корни, примордии которых закладываются на корнях, имеющих первичное строение, а все остальные относить к придаточным. Это дает возможность сравнивать особенности ветвления корней у однодольных и двудольных.

Положение инициальных клеток бокового корня всегда ассоциировано с определенным типом проводящих тканей (Lloret, Casero, 2002). У двудольных развитие боковых корней всегда происходит возле тяжа протоксилемы, случаи инициации боковых корней возле тяжа флоэмы неизвестны, и вероятно, невозможны. Наличие в корнях двудольных камбия и образование большого массива вторичных проводящих тканей создает структурный запрет на положение бокового корня возле первичной флоэмы.

Характерной особенностью анатомии корней однодольных растений является отсутствие в них любых типов вторичного утолщения. Показано, что оно стало следствием не только утраты

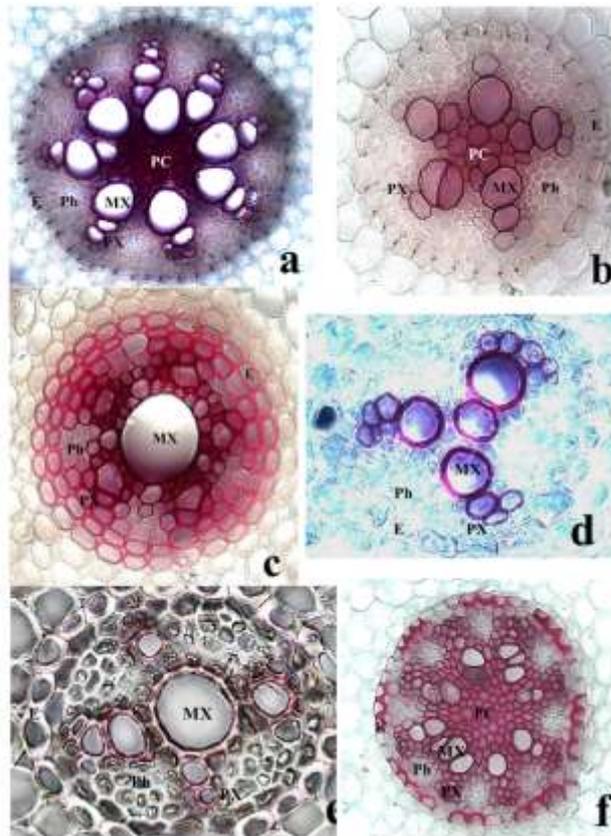
однодольными камбия в процессе эволюции, но и следствием особенностей дифференцировки тканей радиального проводящего пучка в корне, делающими невозможным аномальные способы вторичного утолщения, которые у однодольных иногда реализуются в стеблях (Тимонин, 1995). Вероятно, именно этим фактором и объясняются различия в анатомическом строении корней. В корнях двудольных число дуг пучкового камбия равно архности корня, следовательно, выгоднее иметь олигоархные радиальные пучки. У однодольных вторичные проводящие ткани отсутствуют, поэтому выгоднее сразу сделать радиальный проводящий пучок широким, с большим числом тяжей проводящих тканей. Структурные особенности полиархного проводящего пучка делают возможным появление вариаций в его строении, в отличие от жестко детерминированной структуры олигоархных пучков. Кроме того, из-за отсутствия вторичного утолщения у однодольных отсутствуют структурные запреты положения инициальных клеток боковых корней относительно проводящих тканей – теоретически оно может быть любым. Данная работа посвящена рассмотрению того, каким образом были реализованы у однодольных появившиеся возможности возникновения вариаций в структуре корня и способе его ветвления.

Методика. Было изучено анатомическое строение корней и локализация инициальных клеток боковых корней относительно проводящих тканей у 21 вида из 12 семейств, относящихся к 4 порядкам однодольных: пор. Acorales: *Acorus calamus* L. (Acoraceae); пор. Alismatales: *Calla palustris* L. (Araceae), *Butomus umbellatus* L. (Butomaceae), *Alisma plantago-aquatica* L. (Alismataceae), *Scheuchzeria palustris* L. (Scheuchzeriaceae); пор. Liliales: *Paris quadrifolia* L. (Melanthiaceae); пор. Asparagales: *Convallaria majalis* L., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce (Asparagaceae), *Iris pseudacorus* L. (Iridaceae); пор. Poales: *Typha latifolia* L. (Typhaceae), *Juncus effusus* L., *Juncus tenuis* Willd., *Luzula pilosa* (L.) Willd. (Juncaceae), *Carex sylvatica* Huds., *Carex pilosa* Scop., *Eriophorum vaginatum* L., *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla, *Scirpus sylvaticus* L. (Cyperaceae), *Zea mays* L., *Agrostis stolonifera* L., *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. (Poaceae). Кроме того, изучена анатомия корней и локализация боковых корней у водных двудольных из сем. Nymphaeaceae (*Nuphar lutea* (L.) Sm., *Nymphaea candida* C. Presl) и Menyanthaceae (*Menyanthes trifoliata* L., *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) Kuntze). Растения, кроме *Zea mays*, собирали в природе в июне-июле 2014 и 2015 г. в окрестностях Звенигородской биостанции им. С.Н. Скадовского (Одинцовский р-н Московской области). Для изучения корней *Zea mays* использовали 10-дневные проростки, которые выращивали в культуре в

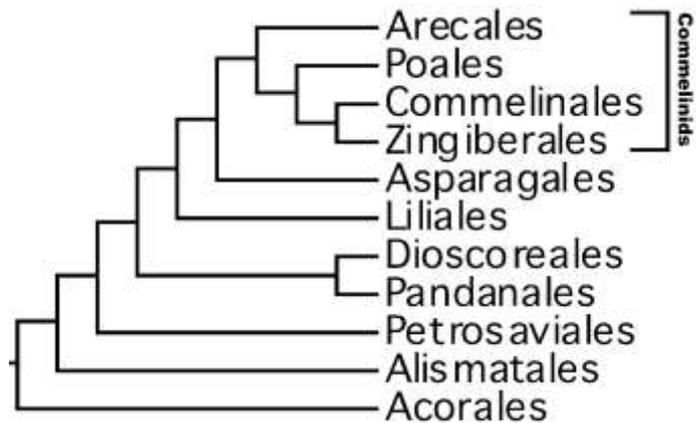
лабораторных условиях. Семена сорта Алмаз обеззараживали слабым (1-2%) раствором формалина и проращивали в водопроводной воде на влажной фильтровальной бумаге в темноте при t° 27°C. Корни растений фиксировали 70% спиртом или фиксатором Кларка (96% спирт/ уксусная кислота, 3:1) на 12 ч, хранили в 70% спирте. Срезы выполняли опасной бритвой от руки или с помощью микротомы по стандартной методике (Паушева, 1980), далее обрабатывали флороглюцином с соляной кислотой или окрашивали по Аксенову. Препараты изучали при помощи светового микроскопа AxioPlan 2 imaging и фотографировали камерой AxioCam MRc, программа AxioVision 4.9.

Результаты и обсуждение. Анатомическое строение корней изученных нами представителей однодольных, несмотря на единство общего плана, отличается большим разнообразием. Для представителей пор. Acorales и Alismatales характерны полиархные проводящие пучки с небольшим числом тяжей ксилемы и флоэмы (7-8), часто встречаются пентархные пучки с устойчивым числом тяжей (рис. 1). Число тяжей прото- и метаксилемы в этих пучках одинаково, характерные для эндодермы корней однодольных U-образные утолщения не образуются, имеются выраженные пояски Каспари; центр проводящего пучка занят или паренхимой, или единственным очень крупным элементом метаксилемы. Таким образом, представители порядка проявляют в анатомическом строении корней признаки сходства со строением корней двудольных. Пор. Acorales и Alismatales по молекулярно-филогенетическим данным представляют собой базальные таксоны однодольных (рис. 2), поэтому сходство вполне ожидаемо.

Строение корней представителей порядков Asparagales и Liliales также отличается высоким разнообразием (рис. 1). Здесь встречаются олигоархные проводящие пучки с постоянным для вида числом тяжей проводящих тканей (3-5) и типичными поясками Каспари в эндодерме, практически неотличимые от таковых у двудольных (напр., *Paris quadrifolia* (Melanthiaceae)). В некоторых случаях у таких проводящих пучков центр занимает крупный элемент метаксилемы (*Polygonatum odoratum* (Asparagaceae)). С другой стороны, в этих порядках корни большого числа видов имеют типичное для однодольных строение: полиархный проводящий пучок с неодинаковым числом тяжей прото- и метаксилемы, паренхимной сердцевинной, U-образными утолщениями в эндодерме (*Convallaria majalis* (Asparagaceae), *Iris pseudacorus* (Iridaceae) и др.).

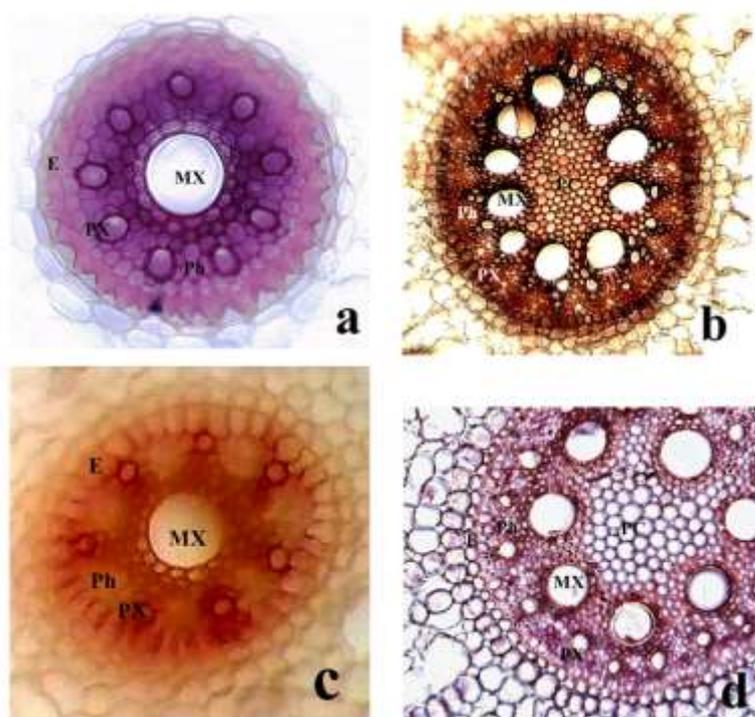


Р и с . 1 . Поперечные срезы корней однодольных. а: *Acorus calamus* (пор. Acorales); б: *Calla palustris*, в: *Alisma plantago-aquatica* (пор. Alismatales); д: *Paris quadrifolia* (пор. Liliales); е: *Polygonatum odoratum*, ф: *Convallaria majalis* (пор. Asparagales). МХ — метаксилема, РХ — протоксилема, Ph — флоэма, Е — эндодерма, РС – паренхимная сердцевина.



Р и с . 2 . Филогенетические связи между порядками однодольных растений по молекулярно-филогенетическим данным (APG IV, 2016).

Корни представителей пор. Poales более единообразны и отличаются «типичным» для однодольных строением (рис. 3). Олигоархный проводящий пучок с относительно небольшим нестабильным даже в пределах вида числом тяжей протоксилемы и флоэмы (10-15, реже до 25), число тяжей метаксилемы меньше. Центр проводящего пучка занимает паренхима, часто одревесневающая либо один крупный сосуд метаксилемы; эндодерма имеет типичные U-образные утолщения. Пор. Poales по молекулярно-филогенетическим данным относят к высшим однодольным (рис. 2), что подтверждается сходным и характерным для однодольных строением их корней.



Р и с . 3 . Поперечные срезы корней представителей пор. Poales.

a: *Juncus tenuis* (Juncaceae); b: *Typha latifolia* (Typhaceae);

c: *Schoenoplectus lacustris* (Cyperaceae); d: *Zea mays* (Poaceae).

MX — метаксилема, PX — протоксилема, Ph — флоэма, E — эндодерма,

PC – паренхимная сердцевина.

В базальных группах однодольных растений строение проводящих пучков проявляет выраженные признаки сходства с таковыми у двудольных. У эволюционно более молодых порядков это сходство исчезает, и корни становятся все более «однодольными». В корнях наиболее специализированных (рис. 2) пор. Zingiberales и Commelinales, согласно литературным данным (Riopel, 1966, 1969;

Uma, Muthukumar, 2014), полиархные проводящие пучки в большинстве случаев имеют очень большое число тяжей протоксилемы и флоэмы (25-35), меньшее число тяжей метаксилемы, паренхиму в центре проводящего пучка и типичные U-образные утолщения в эндодерме, т.е. также совершенно типичное для однодольных строение.

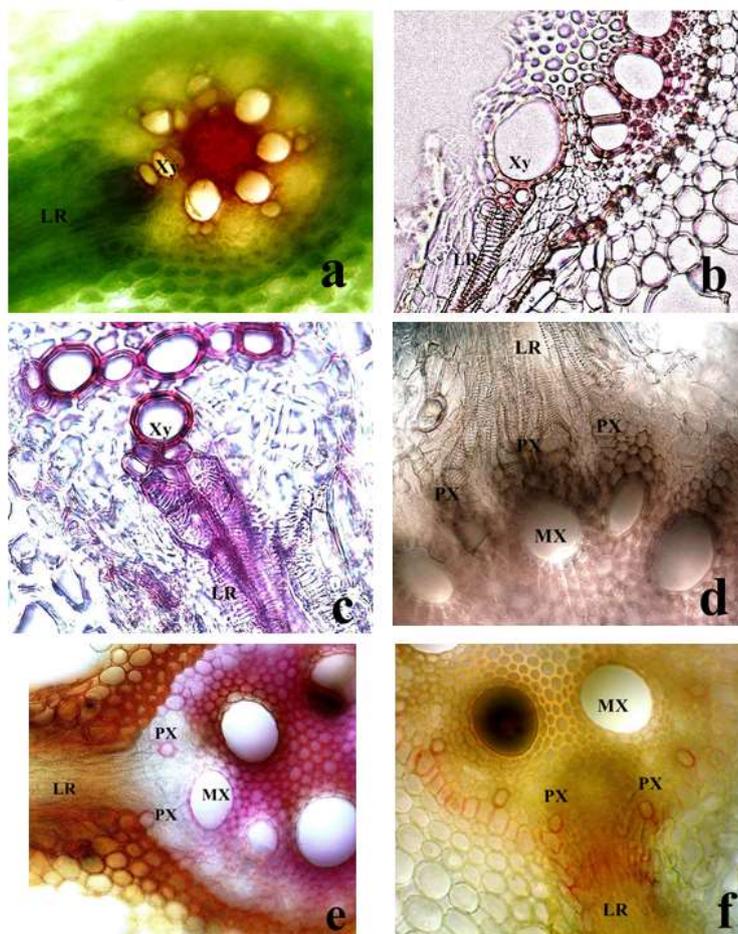


Рис. 4. Положение боковых корней относительно проводящих тканей материнского корня у однодольных. а. *Acorus calamus* (пор. Acorales); б. *Scheuchzeria palustris* (пор. Alismatales); в. *Paris quadrifolia* (пор. Liliales); д. *Typha latifolia* (пор. Poales, сем. Typhaceae); е. *Juncus effusus* (пор. Poales, сем. Juncaceae); ф. *Scirpus sylvaticus* (пор. Poales, сем. Cyperaceae).

MX — метаксилема, PX — протоксилема, Xy — ксилема,
LR — боковой корень.

Положение боковых корней относительно проводящих тканей материнского корня оказалось существенно более консервативным признаком, нежели анатомия проводящих пучков. Единство

происхождения корней и корневых систем покрытосеменных растений позволяет предположить изначально единый для всех паттерн латерального эндогенного ветвления. Так как у двудольных покрытосеменных единственно возможное место инициации боковых корней связано с протоксилемой, у базальных однодольных было бы логично ожидать такого же положение боковых корней. Но у более эволюционно продвинутых порядков однодольных можно ожидать изменений в расположении боковых корней, связанных с утратой способности к вторичному утолщению. Однако у всех изученных нами объектов, кроме представителей пор. Poales, боковые корни ассоциированы с протоксилемой так же, как у двудольных (рис. 4 а-с). Отсутствие камбия и появление полиархных проводящих пучков у материнских корней не привели к изменению положения инициальных клеток бокового корня.

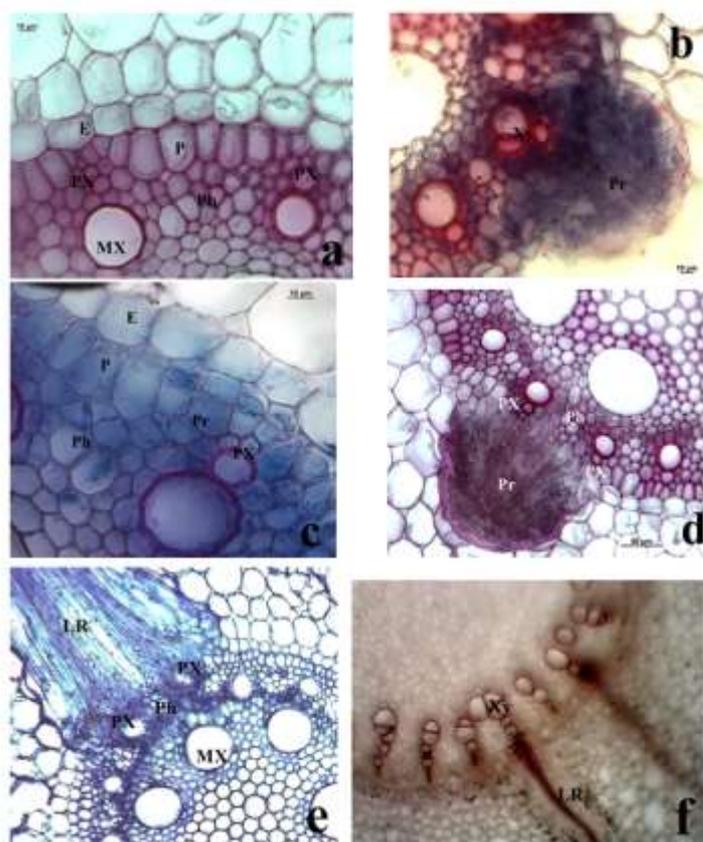
Положение инициальных клеток бокового корня относительно проводящих тканей материнского корня у кукурузы (*Zea mays*) до сих пор оставалось спорным несмотря на то, что порядок инициации и развития примордиев боковых корней кукурузы изучены очень подробно (Bell, McCully, 1970; Karas, McCully, 1973; MacLeod, 1990; Hochholdinger et al., 2004). Согласно одним данным, примордии у кукурузы закладываются напротив полюсов флоэмы, т.е. именно там, где расположены дефинитивные боковые корни (Casero et al., 1995; Jansen et al., 2010). Согласно другим источникам, инициация примордиев происходит возле полюсов ксилемы, но вследствие неравномерного распределения делящихся и растущих клеток центр примордия смещается и оказывается между двумя соседними полюсами ксилемы, напротив полюса флоэмы (Bell, McCully, 1970; McCully, 1995). Наши данные показывают, что у кукурузы могут быть реализованы оба варианта. Перицикл кукурузы неоднородный, клетки, расположенные возле тяжелой протоксилемы, более мелкие, с толстыми одревесневшими стенками. Иногда перицикл прерывается периферическими элементами протоксилемы. Возле тяжелой флоэмы клетки заметно крупнее, с тонкими слабо одревесневшими оболочками (рис. 5а). Исходя из такого строения перицикла, логично было бы ожидать, что инициальными латеральных корней станут именно клетки, расположенные возле тяжелой флоэмы. Действительно, часто наиболее крупные клетки перицикла, расположенные непосредственно возле тяжа протофлоэмы приобретают признаки меристематических клеток, делятся и образуют примордий. Однако мы наблюдали также единичные случаи инициации бокового корня возле тяжа протоксилемы; тогда примордий расположен напротив ксилемного полюса. В этом случае смещения примордия может не происходить, и боковой корень останется расположенным возле

одного из тяжей ксилемы (рис. 5b). Но чаще всего инициальными бокового корня *Zea mays* становятся клетки перцикла, расположенные между полюсами протоксилемы и протофлоэмы (рис. 5 c, d). Известно, что для *Arabidopsis thaliana* минимальное число клеток перцикла, необходимое для инициации бокового корня, составляет от 1 до 3, расположенных в соседних рядах (Dubrovsky et al., 2001). Корень кукурузы крупнее, но, по нашим данным, инициальные клетки примордия также расположены не больше, чем в 3-х соседних рядах. Полиархный проводящий пучок кукурузы имеет 10-15 тяжей протоксилемы, расположенных близко друг к другу; между ними находится 8–10 рядов клеток перцикла, редко их больше. Вероятно, инициальными клетками бокового корня потенциально могут стать клетки любого ряда. Деления инициальных клеток перцикла индуцируют деления в соседних клетках, и таким образом, центр крупного бокового корня располагается напротив тяжа флоэмы (рис. 5e). При таком взаимном расположении проводящих тканей у кукурузы появляется возможность соединить ксилему бокового корня с двумя тяжами ксилемы материнского корня (рис. 5e), а не с одним, как у растений с олигоархными проводящими пучками. При наличии крупного бокового корня и полиархного проводящего пучка с большим числом сближенных тяжей ксилемы такой способ, безусловно, выгоден.

Вышеописанный характер взаимного расположения ксилемы материнского и бокового корней встречается и у других изученных нами представителей пор. Poales из семейств Poaceae (*Zea*, *Hordeum*, *Agrostis*, *Glyceria* и др.), Cyperaceae (*Carex*, *Eriophorum*), и Juncaceae (*Luzula*, *Juncus*) (рис. 4 e, f; 5e). В корнях *Typha latifolia* (Typhaceae) в проводящем пучке имеется 18–20 тяжей протоксилемы и флоэмы, т.е. тяжи протоксилемы сближены сильнее, чем у других Poales. Инициальные клетки весьма крупных боковых корней, также в отличие от других представителей Poales, обособляются напротив тяжей протоксилемы. Однако по мере роста примордия и дифференциации его собственной проводящей системы, ксилема бокового корня соединяется с тем тяжом протоксилемы, возле которого он сформировался, и с двумя соседними тяжами. Таким образом, у *Typha latifolia* проводящая система каждого бокового корня связана с тремя тяжами протоксилемы материнского корня (рис. 4d).

Интересно, что данный способ взаимного расположения материнского и бокового корней, реализованный в пор. Poales, у других однодольных не обнаружен. Хорошо изучена анатомия корней у представителей разных семейств из пор. Zingiberales и у *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae, Commelinales), весьма

специализированных порядков однодольных (Riopel, 1966, 1969; Uma, Muthukumar, 2014). Было показано, что хотя полиархные проводящие пучки этих растений в норме имеют 25-35 тяжей протоксилемы, инициация боковых корней происходит возле протоксилемы, и соединения проводящих тканей, подобного таковому у Poales, у этих растений не описано. Примордии боковых корней закладываются напротив полюсов протоксилемы, к этому же полюсу присоединена ксилема бокового корня. Возможно, этот вопрос требует более внимательного изучения.



Р и с . 5 . Развитие боковых корней у *Zea mays* (a-e): а: неоднородный перицикл; b: боковой корень возле тяжа протоксилемы; с: первые деления инициальных клеток примордия между тяжами ксилемы и флоэмы и d: положение примордия между этими тяжами; e: боковой корень с ксилемой, присоединенной к двум тяжам протоксилемы материнского корня. f: строение и ветвление корня у *Nuphar lutea*. MX — метаксилема, PX — протоксилема, Xy — ксилема, Ph — флоэма, P — перицикл, E — эндодерма, LR — боковой корень, Pr — примордий бокового корня.

Ранние стадии инициации боковых корней очень подробно изучены у *Arabidopsis thaliana*. На этом модельном объекте было установлено, что инициальные клетки боковых корней становятся таковыми задолго до того, как проявляют первые признаки деления (Dubrovsky et al., 2000; Dubrovsky et al., 2001; De Smet, 2011). Большой объем данных о генетических и гормональных аспектах спецификации инициальных клеток боковых корней в поздней меристеме и зоне растяжения был обобщен в обзоре De Smet (2011). Согласно этим данным, такие клетки детерминируются вследствие поступления сигналов из соседних проваскулярных тканей будущей ксилемы и, следовательно, они могут быть морфогенетически связаны только с ней. Инициация боковых корней возле тяжелой ксилемы у большинства покрытосеменных растений позволяет экстраполировать полученные на модельном объекте данные на все остальные растения, но тогда нужно предположить, что регуляция положения боковых корней у злакоцветных отличается от остальных однодольных, либо принять, что спецификация инициальных клеток не исчерпывается ранее обнаруженными факторами.

В литературе имеются данные, показывающие, что влияние ксилемы на инициацию примордиев боковых корней далеко не так велико, как можно предполагать. Так, у мутантов *lhw Arabidopsis thaliana* в радиальном проводящем пучке в корне половина тяжа ксилемы не развивается, а у мутанта *ivad* проводящие ткани в корне практически отсутствуют (Parizot et al., 2008). Но нарушения в развитии проводящих тканей не вызывают нарушения типичного для *Arabidopsis thaliana* паттерна морфогенеза боковых корней. Их примордии закладываются возле тех участков проводящего пучка, где при нормальном развитии должна находиться ксилема. Вероятно, существуют иные пути регуляции для спецификации клеток перицикла.

Р. Barlow (1984) выдвинул гипотезу о наличии в корнях растений иного механизма позиционного контроля инициальных клеток. Р. Barlow предлагает выделить «мерофит» – группу клеток, представляющих собой прямых потомков одной клетки апикальной меристемы, иначе "клеточный пакет", и именно его считать структурной единицей корня (Barlow, 1984; Barlow, Adam, 1988;). Мерофиты в корнях относительно хорошо различимы только на стадии деления клеток; уже в зоне растяжения выделить их становится невозможно. Тем не менее мерофит является регулярно повторяющейся структурой, и именно в его пределах могут быть детерминированы инициальные клетки, дающие начало новому модулю – боковому корню. Однако, как отмечает Р. Barlow, далеко не каждый мерофит образует боковой корень; возможно, клетки,

способные к инициации примордия бокового корня, присутствуют в каждом мерофите, но они не переходят к делению. Причину он видит как раз в положении мерофита относительно проводящей системы корня, оказывающей влияние на развитие примордия. В результате боковые корни расположены возле тех проводящих тканей, которые регулируют появление инициалей, а промежутки между ними составляют "стерильные мерофиты". Дальнейшего развития гипотеза Р. Barlow не получила, хотя, возможно, особенности положения инициальных клеток в корнях пор. Poales могли бы быть объяснены посредством концепции мерофитов.

Ключевым признаком, определившим эволюцию строения проводящего пучка и эндогенного ветвления корней покрытосеменных, оказалась принципиальная возможность корня иметь камбий и вторичные проводящие ткани. Среди водных двудольных встречаются растения с корнями, имеющими полиархный проводящий пучок с паренхимой в центре, как у корней базальных однодольных. В таких корнях отсутствует вторичное утолщение. По нашим наблюдениям, у *Nuphar lutea* число тяжей протоксилемы нестабильно и может достигать 20, но, в отличие от проводящих пучков однодольных, число тяжей прото- и метаксилемы всегда одинаково и центр пучка не бывает занят крупными элементами метаксилемы. Инициальные клетки боковых корней в перицикле выявляются возле тяжей протоксилемы, и ксилема развивающегося латерального корня присоединяется только к одному тяжю ксилемы материнского корня (рис. 5f). У *Nuphar lutea* тяжи проводящих тканей расположены так тесно, что для подобного взаимного расположения боковой корень должен быть очень тонким. Действительно, боковой корень тоньше материнского в 10-15 раз (рис. 5f), а его проводящий пучок часто редуцирован до диархного.

Многие представители сем. Nymphaeaceae имеют в своем строении черты как однодольных, так и двудольных, что объясняется их базальным положением в системе покрытосеменных растений. Однако в данном случае особенности строения и ветвления корней связаны с приспособленностью к водному образу жизни и не имеют отношения к эволюционным тенденциям. Подобное анатомическое строение корней мы наблюдали и у водных растений из сем. Menyanthaceae (*Menyanthes trifoliata*, *Nymphoides peltata*), которое относят к высшим двудольным. Появление у двудольных проводящих пучков, подобных по анатомическому строению пучкам однодольных, несомненно связано со вторичной утратой камбия при переходе к водному образу жизни. Однако обнаружение у таких растений изменений в положении боковых корней весьма маловероятно, т.к. у двудольного отсутствия камбия встречается

редко и носит приспособительный характер, и, следовательно, морфогенетический запрет расположения боковых корней возле флоэмы сохраняется.

Таким образом, принципиальная невозможность даже аномального вторичного утолщения в корнях однодольных по неизвестным причинам привела к появлению нестрогой детерминации инициальных клеток боковых корней в перицикле только у представителей пор. Poales. В их корнях с большим числом тяжелой ксилемы в проводящих пучках оказалось структурно возможным присоединение ксилемы латерального корня к двум тяжам ксилемы материнского корня. Почему эта возможность не была реализована у растений из близкородственных порядков Zingiberales и Commelinales, имеющих сходное строение корней, также неизвестно. Вероятно, изучение ранних стадий морфогенеза боковых корней у большого числа видов может прояснить вопросы, связанные с эволюцией корневых систем у однодольных покрытосеменных.

Список литературы

- Паушева З.П. 1980. Практикум по цитологии растений. М.: Колос. 304 с.
- Тимонин А.К. 2007. Ботаника. Высшие растения: учебник для студентов высших учебных заведений. М.: Академия. Т. 3. 352 с.
- Тимонин А.К. 1995. Почему до сих пор не описан процесс вторичного утолщения в корнях однодольных? К вопросу о роли структурных запретов в эволюции // Бот. журн. Т. 80. № 2. С. 12-20.
- Эзау К. 1980. Анатомия семенных растений. Кн. 1, 2. М.: Мир. 560 с.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG IV). 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society. V. 181. P. 1-20.
- Barlow P.W. 1984. Positional controls in root development / eds. Barlow P.W., Carr D.J. // Positional controls in plant development. Cambridge University Press. P. 281-318.
- Barlow P.W., Adam J.S. 1988. The position and growth of lateral root axes of tomato, *Lycopersicon esculentum* (Solanaceae) // Pl. Syst. Evol. V. 158. P. 141-154.
- Bell J.K., McCully M.E. 1970. A histological study of lateral root initiation and development in *Zea mays* // Protoplasma. V. 70. P. 179-205.
- Casero P.J., Casimiro I., Lloret P.G. 1995. Lateral root initiation by asymmetrical transverse division of pericycle cells in four plant species – *Raphanus sativus*, *Helianthus annuus*, *Zea mays*, *Daucus carota* // Protoplasma. V. 188. № 1–2. P. 49-58.
- De Smet I. 2011. Lateral root initiation: one step at a time // New Phytologist. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03996.x

- Dubrovsky J.G., Doerner P.W., Colón-Carmona A., Rost T.L. 2000. Pericycle cell proliferation and lateral root initiation in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* V.124. P. 1648-1657.
- Dubrovsky J.G., Rost T.L., Colón-Carmona A., Doerner P. 2001. Early primordium morphogenesis during lateral root initiation in *Arabidopsis thaliana* // *Planta.* V. 214. P. 30-36.
- Hochholdinger F., Woll K., Sauer M., Dembinsky D. 2004. Genetic dissection of root formation in maize (*Zea mays*) reveals root-type specific developmental programmes // *Ann. Bot.* V. 93. P. 359-368.
- Jansen L., De Rybel B., Vassileva V., Beeckman T. 2010. Root Development / eds: Pua E.C., Davey M.R. // *Plant Developmental Biology – Biotechnological Perspectives.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg. V. 1. P. 71-90.
- Karas I., McCully M.E. 1973. Further studies of the histology of lateral root development in *Zea mays* // *Protoplasma.* V. 77. P. 243-269.
- Lloret P., Casero P. 2002. Lateral root initiation / eds.: Y. Waisel, A. Eshel, U. Kafkafi // *Plant roots: the hidden half.* New York: Marcel Dekker, Inc. P. 198-242.
- MacLeod R.D. 1990. Lateral Root Primordia Inception in *Zea mays* L. // *Env. and Exp. Bot.* V. 30. № 2. P. 225-234.
- McCully M. 1995. How do real roots work? // *Plant Physiol.* V. 109. P. 1-6.
- Parizot B., Laplaze L., Ricaud L., Boucheron-Dubuisson E., Bayle V., Bonke M., De Smet I., Poethig S.R., Helariutta Y., Haseloff J., Chriqui D., Beeckman T., Nussaume L. 2008. Diarch symmetry of the vascular bundle in *Arabidopsis* root encompasses the pericycle and is reflected in distich lateral root initiation // *Plant Physiol.* V. 146. P. 140–148.
- Riopel J.L. 1966. The distribution of lateral roots in *Musa acuminata* “Gros Michel” // *Am. J. Bot.* V. 53. P. 403-407.
- Riopel J.L. 1969. Regulation of lateral root positions // *Bot. Gaz.* V. 130. P. 80-83.
- Uma E., Muthukumar T. 2014. Comparative root morphological anatomy of Zingiberaceae // *Systematics and Biodiversity.* V. 12. № 2. P. 195-209.

ROOT ANATOMY AND LATERAL ROOT POSITION IN MONOCOTS IN RELATION TO THE ABSENCE OF SECONDARY THICKENING

M.E. Ploshinskaya

Lomonosov Moscow State University, Moscow

Basic features of root anatomy and pattern of lateral root initiation are largely conservative across angiosperms. This complicates our understanding of root evolution in angiosperms. Nevertheless, some differences between primary vasculature of monocot and dicot roots can be traced. These differences are related to the absence of secondary growth in

monocot roots. Polyarch (heptarch or more) type of stele that is present in monocots is rather diverse, and this diversity to some extent correlates with monocot phylogeny. In contrast, diarch to hexarch steles of dicots are more uniform. Lateral root founder cells are located closer to xylem of the parent root in all dicots and most monocots. The absence of cambium has almost no effect on lateral root position in most monocots. The order Poales is the only monocot group where lateral roots originate from the pericycle cells located next to the phloem poles. In such position of lateral root primordium, the vascular connection between primary and lateral roots occurred with participation of two xylem ranks instead of one in other angiosperms.

Keywords: *roots, lateral roots, monocots, anatomy, secondary growth.*

Об авторе

ПЛОЩИНСКАЯ Мария Евгеньевна – кандидат биологических наук, ассистент кафедры высших растений биологического факультета, ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова», 119234, Москва, Ленинские горы, д.1, стр. 12; e-mail: info@mail.bio.msu.ru

Площинская М.Е. Особенности анатомического строения и ветвления корней однодольных в связи с отсутствием вторичного утолщения / М.Е. Площинская // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 286-300.