

УДК 581:576.1
DOI: 10.26456/vtbio201

РАЗНООБРАЗИЕ КОРНЕЙ И КОРНЕВЫХ СИСТЕМ У МАЛОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ КЛАССА ДВУДОЛЬНЫХ

М.В. Марков, В.З. Юсуфова, Т.А. Шестова, Д.О. Грушенков
Московский педагогический государственный университет, Москва

Зри в корень!
Козьма Прутков

Исторически сложившийся в ботанике стереотип представлений об аллоризном строении корней и корневых систем малолетних (одно-двулетних) растений из класса Двудольных может стать серьезной помехой для объективной оценки разнообразия этой интереснейшей группы жизненных форм цветковых растений. При более внимательном изучении морфологии и анатомии корней в динамике их онтогенетического развития выявляется существенная неполнота наших знаний в этой области и отсутствие необходимого уровня развития терминологии, которые сказываются на содержательности изданных учебных пособий. Рассмотренные в этих пособиях хрестоматийные примеры дают далеко не полную картину природного разнообразия морфологической и анатомической структуры корней и в них, часто бывают недооценены или просто опущены важные детали в процессе их развития. К числу таких деталей относится коллет – структура в переходной зоне между главным корнем и гипокотилем, которой свойственна своя анатомия и морфология (развитие волосков или ризоидов), включая примордии боковых корней, закладывающихся внутри коллета иногда еще в ходе эмбриогенеза.

Ключевые слова: *главный корень, придаточные корни, аллоризия, вторичная гоморизия, коллет, протуберанцы.*

Введение. Несмотря на часто цитируемый и, безусловно, философски мудрый совет Козьмы Пруткова, фигурирующий в эпиграфе к настоящей статье, современными ботаниками уделяется слишком мало внимания корням и корневым системам. Их характеристика как органов, не участвующих в формировании физиономии живого растения (корни, как правило, скрыты в субстрате от наблюдателя), по обыкновению не присутствует в описании жизненных форм или форм роста, архитектурных моделей (Вох, 1987; Клаузен-Вокхофф, 2001). Лишь в немногих работах анализируются взаимоотношения (включая взаиморасположение в пространстве и способ контакта) корней с побегами и побеговыми системами (Groff,

Kaplan, 1988) и обсуждаются эвристические концепции, подобные концепции аллоризии и гоморизии Карла фон Гёбеля (Goebel, 1928-1933).

Гёбель раскритиковал существовавшую в то время в ботанике парадигму с доминантой схемы строения двудольного однолетника: биполярного зародыша, развивающегося в растение с корнем и побегом, контактирующими только через гипокотиль (рис. 1), сильно влиявшую как на преподавание ботаники, так и на проведение научных ботанических исследований (Groff, Kaplan, 1988). Он обосновал необходимость различать помимо таких растений, названных им *аллоризными*, растения *гоморизные* (имея в виду в первую очередь Птеридофиты - Pteridophyta), которые не имеют биполярных зародышей и несут только стеблеродные или, точнее, побегородные (shoot-born - образованные побегами) корни.

Действительно преобладающий (но далеко не единственный!) среди двудольных однолетних растений аллоризный вариант строения (рис. 1-1) со времен Ю. Сакса и В. Тролля весьма часто иллюстрируется в ботанической и особенно учебной литературе изображением общего плана (groundplan, bauplan, organization type, archetype), на деле – идеализированного и схематизированного медианного продольного среза тела однолетника (Sachs, 1882; Troll, 1935-1943; Kaplan, 2001). В. Тролля (Troll, 1954) и его последователи неоднократно видоизменяли и дополняли эту схему: от аллоризного аксиллярно ветвящегося однолетника с предельно ограниченной меристематичностью был осуществлен «переход» ко вторично гоморизным (рис. 1-2 и 1-3) вариантам (Strasburger et al., 1962) и далее (рис. 1-4) – к варианту с корневым (З) и гипокотильным (Г) ветвлением (Серебряков, 1952) и, наконец, варианту (рис. 1-4) с меристемами, активизирующимися в листьях, корнях и побегах (Foster, Gifford, 1974).

Можно видеть, что в каждом последующем звене этой «цепи» презентации разных дополняемых деталями архетипов постепенно нарастает степень сохраняющейся в теле растения вегетативной меристематизации и вместе с ней возможности дополнительного корнеобразования как следствия возрастающей активности меристем.

Направление представленных изменений обратное тому, которое намечается известным редуccionным рядом жизненных форм, т. е. мы по сути дела удаляемся от архетипа однолетнего растения в сторону свойств, способных вместе с более длительным сохранением вегетативной меристематизации обеспечить в условиях сезонного климата способность к вегетативному размножению и переннизацию, в норме не свойственные однолетним и двулетним (=малолетним) растениям. Следует только подчеркнуть, что монокарпичность и

вместе с ней одно-двулетность морфологически узаконены гетеромодульным типом роста (гетеромодульной архитектурой) двудольных, а у однодольных со свойственным им изомодульным типом роста и изомодульной архитектурой такой морфологической предпосылки нет. Именно поэтому при обязательности развития системы придаточных корней (вторичной гоморизии) однолетность и, тем более, двулетность однодольных (Марков, 1991) бывает обусловлена только физиологическими механизмами с частым сохранением шансов на переннизацию.

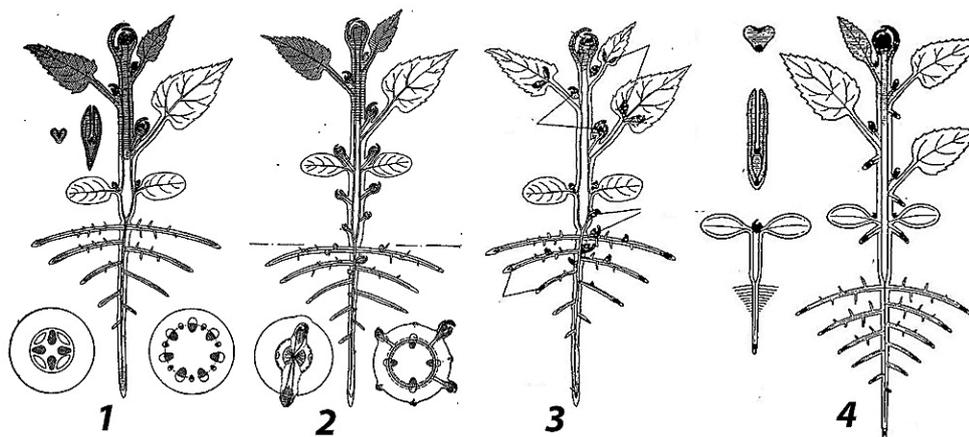


Рис. 1. 4 варианта общего плана строения (groundplan, bauplan, organization type, archetype), на деле – идеализированного и схематизированного медианного продольного среза тела растения (авторство указано в тексте)

Однако, борясь со стереотипами в ботанической науке и подчеркивая наличие биологического разнообразия в строении корневых систем, Гёбель невольно способствовал закреплению стереотипа в представлении о неизменной аллоризии двудольных однолетних растений. Сложившийся в науке стереотип, априори приписывающий всем двудольным однолетникам ярко выраженную аллоризию, который не изжит до сих пор, 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; Hatcher, 2003, Жмылев и др., 2017, Нухимовский, 2020). Превалирование интереса к деталям строения надземных структур растений, на особенностях которых традиционно строится определение, по-видимому, отвлекало от столь же внимательного, аккуратного отношения к подземным органам, из-за чего последние характеризовались и изображались чересчур схематично или просто неточно. В конце 1990-х годов за рубежом на почве осмысления возможностей дендрохронологии возникла волна

интереса к изучению годичных слоев в древесине корней многолетних травянистых двудольных растений (Dietz, Ullmann, 1997; 1998; Dietz, Schweingruber, 2001; Schweingruber, Poschlod, 2005). Исследователи пришли к выводу, что, по крайней мере, в условиях сезонного климата умеренных широт анализ годичных колец, когда они выражены достаточно четко, у многолетних трав сулит получение важной информации, как в биологическом, так и в экологическом аспектах. По аналогии с дендрохронологией сам анализ приростов вторичной ксилемы у трав было предложено называть «гербохронологией» (Dietz, Ullmann, 1997). Позднее в отечественной литературе появились два обзора по обозначенной проблеме (Степанова, 2011; 2016), а для метода был предложен наиболее удачный во всех отношениях термин «ксилохронология» (Гамалей, 2006). Во всех выше цитируемых работах объектами служили многолетние травянистые растения, поскольку у однолетников предполагалось наличие лишь одного годичного слоя вторичной ксилемы. Однако, и у однолетников, а тем более у двулетников при определенных условиях их произрастания (например, в аридном климате пустынь) в ксилеме может наблюдаться слоистость, и такие случаи признаны сложными для рассмотрения в аспекте ксилохронологии.

Цель, настоящей статьи – рассмотреть биоморфологическое разнообразие однолетних растений в аспекте развивающихся у них корневых систем, уточнить ризологическую терминологию и с учетом современной информации об особенностях роста и ветвления корней доказать необходимость внимательного рассмотрения корневых систем в их онтогенетической динамике и корректного их изображения в иллюстрациях определителей растений и ботанических атласов. Помимо морфологических аспектов будут затронуты и анатомические аспекты, а также терминология, используемая при анализе анатомии разных по происхождению и строению корней, формируемых однолетними растениями.

Методика. В качестве материала использованы оригинальные данные, полученные автором при анализе популяций малолетних растений центра Русской равнины. Хотя эти данные будут, в основном, рассмотрены в аспекте морфологии и анатомии, учет популяционного аспекта, а значит, неременный учет поливариантности онтогенезов у видов-объектов, равно как и их экологических особенностей, представляется весьма целесообразным. Если принять во внимание существование у растений известных корне-побеговых отношений, то рассмотрение структуры только лишь подземных органов без всякой связи с надземными было бы нелогичным. Поэтому сопряжению метамерности (модульности), хорошо проявляющейся в побеговых системах, со строением корневых

систем тоже уделено внимание. Анатомию изучали на продольных и поперечных срезах свежего или зафиксированного в 70%-ном этаноле материала, сделанных при помощи микротомы с замораживающим столиком или вручную техническими лезвиями, применяя окрашивание лигнифицированных структур флороглюцином с концентрированной HCl. Препараты фотографировали под микроскопом, используя цифровую камеру Nikon Coolpix L22.

Результаты и обсуждение

Общий план строения наземного растительного организма

Выход растений на сушу происходил постепенно с появлением способности использовать вместо субаквальной «наземную», т.е. просто гораздо менее влажную почву. Жидкая фаза этой почвы – почвенный раствор гарантировал контакт растения с водой, при том, что наземные органы освоили еще менее влажную и менее плотную воздушную среду. Освоение еще одной новой среды и определило ускорение дифференциации тела растения: развитие корневых систем, продолжающих контактировать со «старой знакомой» водной средой, но видоизмененной из-за полифазности наземной почвы при появлении (а точнее, если учесть имеющую место уже у многоклеточных водорослей функцию прикрепления к субстрату ризоидами – совершенствовании) новой функции заякоривания. Прогрессивное увеличение размеров наземных органов растений и, в первую очередь, высоты побегов потребовало соответствующего возрастания мощности корневой системы, выдерживающей тянущие нагрузки. При этом второй вариант решения этой проблемы – простратность или лианоидность – тоже реализовался при определенных условиях местообитания – чаще при повышенной влажности субстрата – с развитием многих корневых систем (придаточных корней) вместо одной. Рассмотрим для примера, как реализуется на основе алло- и гоморизии функция заякоривания. Наибольшими размерами среди однолетников нашей флоры (по Маевский, 2014) отличаются растения с прямостоячими стеблями: подсолнечник (*Helianthus annuus* – высота 30-250 см, недотрога железконосная – *Impatiens glandulifera* ROYLE – высота до 200 см) и лиана колючеплодник лопастной (*Echinocystis lobata* Torr. et A. Gray - длина главного побега – до 400 см).

Системы заякоривания взрослых особей двух крупных (чемпионов среди прямостоячих однолетников по размерам) недотроги железконосной и подсолнечника были морфологически и анатомически изучены с применением экспериментально создаваемых тянущих механических нагрузок (Ennos et al., 1993). Было выяснено, что проблема заякоривания у сравниваемых видов решается либо на основе аллоризии - формирования стержневого корня с 20-30 сильно

ветвящимися боковыми ветвями, растущими в радиальных направлениях и в глубину (у подсолнечника), либо на основе гоморизии – формирования большого числа мясистых придаточных корней, заглубляющихся в ходе отрастания их от расширенного основания стебля (у недотроги). При этом корни двух сравниваемых видов существенно отличаются и по анатомическому строению. Если у недотроги корни по своей анатомии весьма напоминают стебли, имея (что, в общем-то, обычно не свойственно корням) паренхимную сердцевину и расположенные по периферии лигнифицированные ткани с сосудами, то у подсолнечника прочность корней обеспечивается в сильной степени одревесневающими элементами стели, дополняющимися в ходе существенного вторичного утолщения. Корни обоих видов устойчивы к напряжениям, а ближе к основанию растения – к изгибам.

У лианы колючеплодника лопастного, несмотря на большие размеры растения проблемы заякоривания и необходимости поддерживать тело в пространстве, не возникает, благодаря наличию растений-опор, хотя относительно слабая вторично-гоморизная система из боковых корней формируется у этого вида уже в зародыше (Марков и др., 2013; Markov, 2019).

В цитируемой выше статье Энноса с соавт. (Ennos et al., 1993) не отмечено, что у недотрог и, в частности, того вида *Impatiens glandulifera.*, с которым работали они, развиваются корни разного строения, а те, что упомянуты авторами, представляют лишь один из трех реально существующих вариантов. Именно такие корни, формирующиеся у всех трех видов недотрог нашей флоры, включая *Impatiens parviflora* и *I. noli-tangere* П. Хатчером (Hatcher, 2003) за особое строение были названы протуберанцами. Термин этот вряд ли можно признать удачным, но за неимением лучшего и с учетом приоритета мы будем его использовать для придаточных корней, пробивающих кору гипокотилия и имеющих паренхимную сердцевину, расположенные по кругу проводящие пучки, ответвляющиеся от пучков главной оси и собственную кору, сходную по структуре с корой гипокотилия (рис. 2). По-видимому, далеко не все закладывающиеся протуберанцы могут участвовать в реальном заякоривании особи. Поздно или на слишком высоко расположенных узлах заложившиеся протуберанцы и их отростки могут, не успевая до наступления холодов проникнуть в почву (рис. 3), прекратить рост.

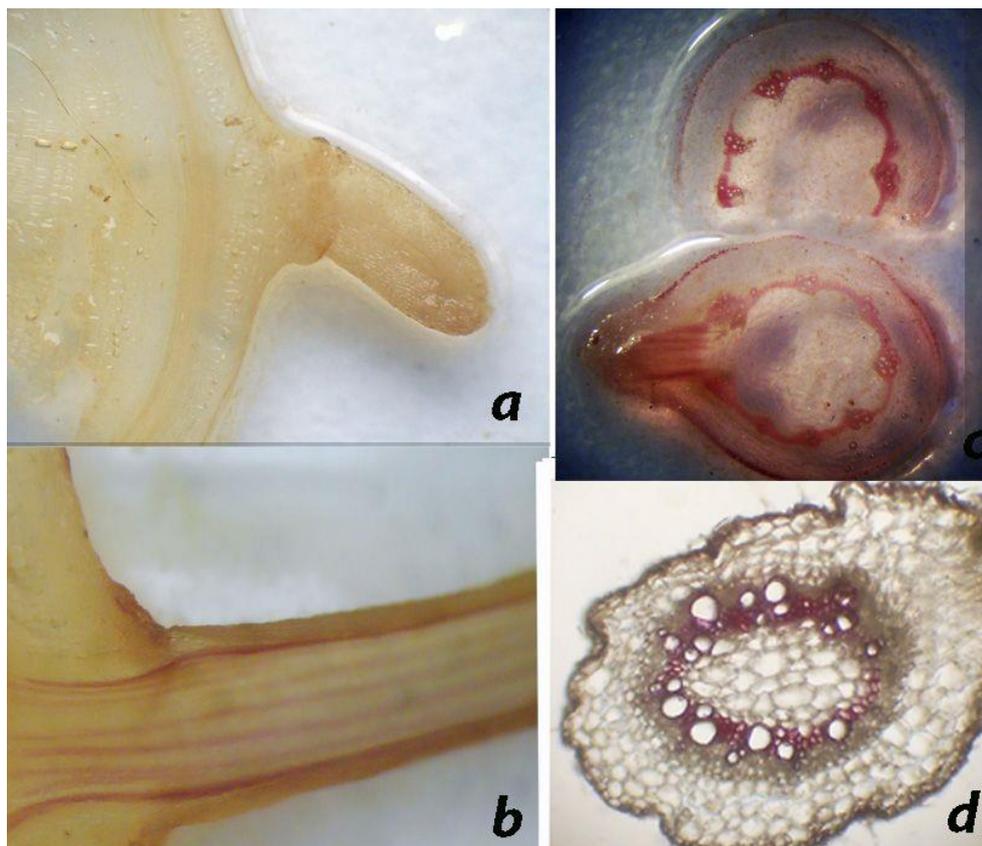


Рис. 2. Анатомия своеобразного придаточного корня (протуберанца) недотроги мелкоцветковой: а – молодой протуберанец, пробивающий кору гипокотыля; b – продольный срез протуберанца с показом хода проводящих пучков, ответвляющихся от центрального цилиндра в протуберанец; с – поперечный срез основания протуберанца с хорошо выраженной корой и расположенными по кругу вокруг паренхимной сердцевины проводящими пучками; d – поперечный срез протуберанца, заметно утончившегося к своему концу

Формирующаяся в онтогенезе первой корневая система недотроги мелкоцветковой закладывается еще в процессе эмбриогенеза во вздутой нижней части гипокотыля коллете и состоит из очень слабо выделяющегося главного корня и четырех боковых, которые быстро догоняют по длине главный и, приобретая очень сходный с ним облик, формируют гоморизную корневую систему (рис. 4). Заложение этих корней напротив полюсов (архов) – лучей первичной ксилемы (рис. 4с) доказывает, что это именно боковые, а не придаточные корни. Рисунки из книги Е.А. Кондратьевой-Мельвиль, где у проростка и ювенильной особи недотроги мелкоцветковой показаны хорошо выраженные главные чуть было не стержневые корни (рис. 5) представляются совершенно нереалистичными (рис. 6)

и, скорее всего, могут быть свидетельством проявления выше упомянутого стереотипа.



Рис. 3. Протуберанцы, не реализованные в корни у *Impatiens glandulifera* (слева) и у *Impatiens parviflora* (справа – показаны стрелками) и корень - вырост протуберанца (вверху)

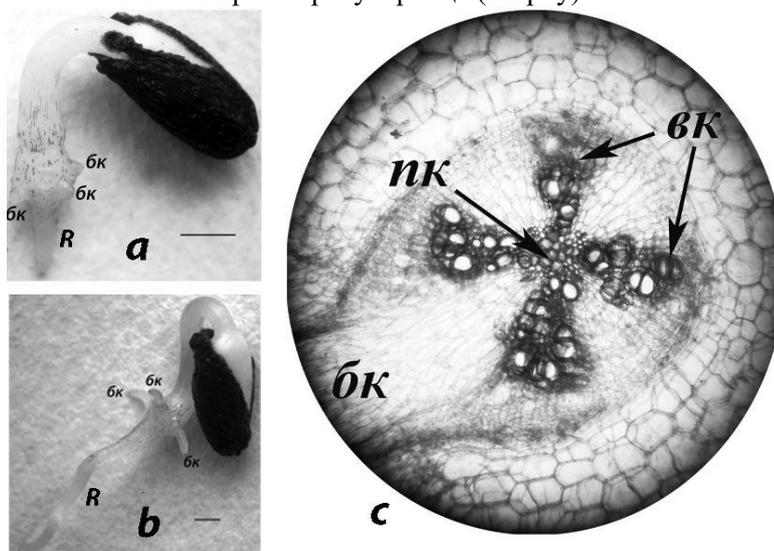


Рис. 4. а и в – стадии прорастания семени недотроги мелкоцветковой со слабо выделяющимся главным корнем R и с отходящими от коллета примордиями боковых корней (бк), тронувшимися в рост и догоняющими главный. с – поперечный срез коллета с боковыми корнями (бк) заложившимися напротив протоксилемных групп первичной ксилемы (пк); масштабные линейки – 2,5 мм

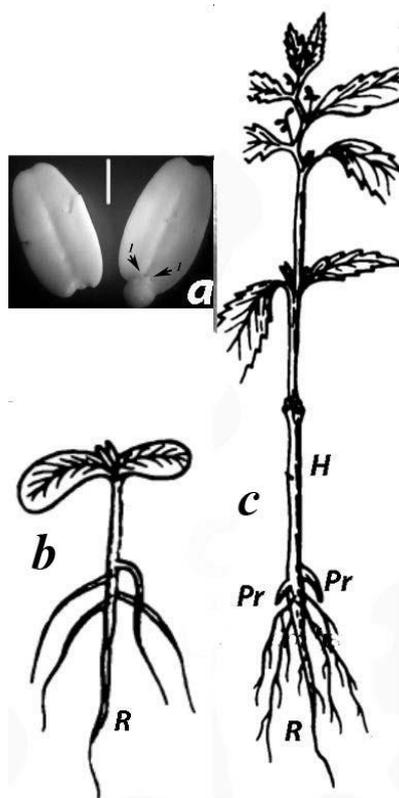


Рис. 5. Зародыш из семени недотроги мелкоцветковой с примордиями двух настоящих листьев в почке (показаны стрелками) и рисунки проростка и ювенильной особи из книги Е.А.Кондратьевой-Мельвиль (1979):
H – гипокотиль; Pr – протуберанцы; R – главный корень, который в реальности совсем не выражен

У разных жизненных форм названные два основных варианта корневых систем (аллоризия и вторичная гоморизия) представлены по-разному. Не обладающие способностью ко вторичному росту и, отсюда, к предельному увеличению размеров однодольные, и среди них граминоиды, обходятся системами придаточных корней, тогда как у двудольных, особенно многолетних, растений более популярна версия с системой главного корня. Эта же версия реализуется большинством двудольных однолетников, хотя здесь она не подкрепляется необходимостью использовать корни как органы длительного запаса и переннизации.

Если обратиться к системе APG III (Chase et al., 2009) для выяснения таксономического разнообразия вторично-гоморизных малолетних двудольных, то можно отметить впечатляюще широкий набор семейств (табл. 1), к которым они относятся.

Таблица 1

Таксономическое разнообразие придаточно-корневых
(вторично-гоморизных) малолетников

Виды	Семейство
<i>Callitriche palustris</i> L.	Callitrichaceae
<i>Androsace filiformis</i> L.	Primulaceae
<i>Limosella aquatica</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Myosurus minimus</i> L.	Ranunculaceae
<i>Ceratocephala falcata</i> (L.) Cramer	Ranunculaceae
<i>Ranunculus sceleratus</i> L.	Ranunculaceae
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	Balsaminaceae
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	Balsaminaceae
<i>Impatiens glandulifera</i>	Balsaminaceae
<i>Elatine hydropiper</i> L.	Elatinaceae
<i>Subularia aquatica</i> L.	Brassicaceae
<i>Persicaria hydropiper</i> L.	Polygonaceae
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) Á.Löve	Polygonaceae
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	Caryophyllaceae
<i>Sagina procumbens</i> L.	Caryophyllaceae
<i>Veronica persica</i> Poir.	Plantaginaceae
<i>Veronica arvensis</i> L.	Plantaginaceae
<i>Senecio vulgaris</i> L.	Asteraceae
<i>Peplis portula</i> L.	Lythraceae
<i>Lamium purpureum</i> L.	Lamiaceae

Из того, что было сказано выше, видное место среди вторично-гоморизных однолетников принадлежит семейству Balsaminaceae с центральным родом *Impatiens*, который издавна пользовался вниманием со стороны ботаников. Очевидное своеобразие морфологии и анатомии видов растений этого рода было причиной появления публикаций, среди которых есть и наши (Марков, Юсуфова, 2013а, б) характеризующие специфику корнеобразования у растений этого рода, которая проявляется с самых ранних этапов онтогенеза (эмбриогенеза и прорастания семян). Первые волоски из тех, которые формирует проросток вслед за прорастанием, появляются в районе коллета - в точке соприкосновения и зоне перехода между гипокотилем и первичным корнем. Эти волоски коллета называли гипокотильными волосками или ризоидами коллара. Их важность состоит в первичном закоривании проростка на его субстрате (например, почве), обеспечении гравитропизма и обеспечения извлечения воды до того, как разовьются корневые волоски. Волоски коллета возникают синхронно из всех эпидермальных клеток (трихобластов), находящихся в зоне коллета, тогда как формирующиеся позднее

корневые волоски формируются последовательно (через одну) из чередующихся (перемежающихся) ризодермальных клеток.

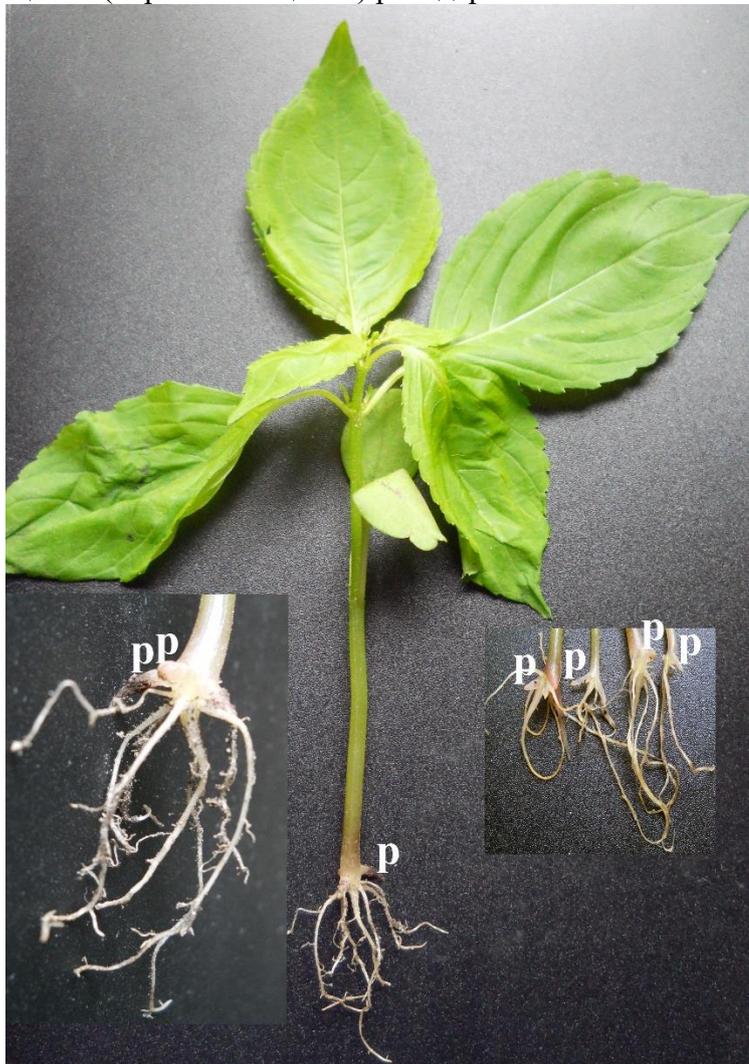


Рис. 6. Вторично-гоморизные системы ювенильных особей недотроги мелкоцветковой, р – зачатки протуберанцев

Коллет (=коллар) распознавали и обозначали этим термином с 1849 года (Clos, 1849 по Compton, 1912).

Из особенностей морфологии, интересных в важном для нас аспекте, здесь необходимо поставить длительное сохранение гипокотилия вместе с возможностью формирования гипокотильных придаточных корней и протуберанцев, о которых речь уже шла выше. Наше предположение о важности этой морфологической детали подкрепляется примерами из семейства лютиковых (виды родов *Ceratocephala* и *Myosurus*), для которых она тоже очень характерна,

обеспечивается процессом вторичного утолщения гипокотилия и играет важную роль в формировании вторичной гоморизии.



Рис. 7. Малолетние виды проломников с розеточной структурой главного побега: слева – направо: *Androsace maxima*, *A. elongata*, *A. septentrionalis*, *A. filiformis*

Немалый интерес представляют и роды, в пределах которых виды демонстрируют на фоне преобладающей аллоризии варианты вторично гоморизного строения, при том, что морфологическая конструкция у всех видов чрезвычайно однотипна (например, род Проломник *Androsace*, виды которого имеют розеточное строение главного побега – рис. 7). Чтобы ответить на вопрос, с чем здесь можно связать появление вторично-гоморизной корневой системы, приходится обратить внимание на экологические особенности вида – единственный в нашей флоре вид проломника, у которого наблюдается вторично-гоморизная корневая система (*Androsace filiformis*) составленная тонкими придаточными корнями, первый из которых появляется уже на гипокотиле проростка (рис.8 а, б) отличается гигрофильностью. Представленный на рис. 8 поперечный срез придаточного корня проломника нитевидного указывает на

первичное строение этого корня и диархность, хорошо выраженную эндодерму и наличие аэренхимы в мезодерме коры – признак гигрофильности. Другим видам проломника, и в том числе факультативному двулетнику *Androsace septentrionalis*, свойственны толерантность к режиму ксеротермных местообитаний и коррелирующая с ней ярко выраженная аллоризия. На рис. 9 можно видеть мощную розетку проломника северного и поперечный срез главного корня, демонстрирующего ксилохронологическую анатомию аллоризного двулетника с присутствием двух четко выраженных годовичных колец (Марков и др., 2017).

К сожалению, и в этом случае приходится констатировать опубликование рисунков и описаний с досадными неточностями. На рис. 10 можно видеть нарисованные Е.Л. Нухимовским (2020) и у проломника нитевидного, и у мышехвостника несуществующие стержневые корни.

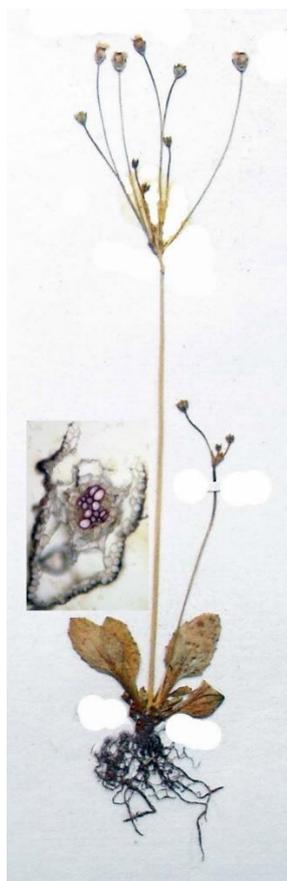


Рис. 8. Проломник нитевидный со вторично гоморизной системой придаточных корней; поперечный срез придаточного корня и проросток с зачатком первого придаточного корня в нижней части гипокотыля



Рис. 9. Мощная розетка проломника северного и поперечный срез стержневого корня с годовыми слоями. (см. пояснения в тексте)

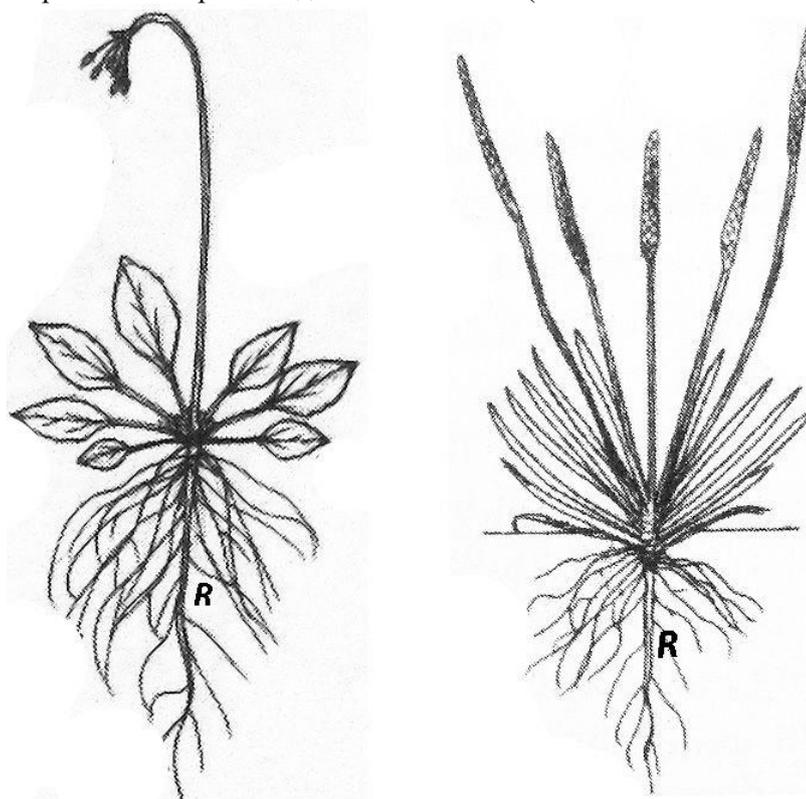


Рис. 10. Несуществующие стержневые корни у проломника нитевидного и мышехвостника, ошибочно нарисованные Е.Л. Нухимовским (2020)

Вероники (Марков, Грушенков, 2019) также как и проломники, демонстрируют ряд форм с вариантом вторичной гоморизии (*Veronica persica*, *Veronica arvensis*).

Связь вторичной гоморизии с повышенным увлажнением очевидна: фигурирующие в таблице *Elatine hydropiper*, *Subularia aquatica*, *Peplis portula*, *Limosella aquatica*, *Persicaria hydropiper*, *Ranunculus sceleratus*, *Callitriche palustris* L., *Sagina procumbens* – это водные, земноводные или околводные растения, а мезофильные *Stellaria media*. *Veronica persica*, *Veronica arvensis*, *Senecio vulgaris*, *Fallopia convolvulus* и *Lamium purpureum* L. – это сеgetальные малолетники нормально увлажненных или увлажняемых сельскохозяйственных почв. Для первых трех видов характерна простратность, и это еще одна важная морфологическая деталь, которая часто сочетается со вторичной гоморизией. Реже, помимо простратности у однолетников наблюдается способность к образованию столонов как у лужницы (*Limosella aquatica*), демонстрирующей способность отодвигать дочерние розетки, способные к самостоятельному укоренению, от главной розетки в ходе разрастания особи (рис. 11). Внешнее сходство такой особи с клоном вегетативно размножающегося растения дополняется экспериментально проверенной возможностью дочерних розеток развиваться после разрушения распростертых стеблей – коммуникаций, но без способности к перезимовке и переннизации. На примере гигрофильных видов малолетников рассмотрим и такой интересный вопрос как аллокация биомассы. По аналогии с показателем, называемым репродуктивным усилием воспользуемся относительным вкладом биомассы в корневую систему, обозначив его как корневое усилие. Принимая во внимание неспособность корней к ассимиляции и статус их как органов, потребляющих ассимиляты, сопоставим аллоризные системы с гоморизными по величине корневого усилия. К сожалению, не всегда удается использовать при сопоставлении растения со сходной морфологической конструкцией, как, скажем, у проломников, где корневое усилие вторично-гоморизного вида проломника нитевидного в полтора раза выше, чем у других трех аллоризных видов проломника. У большинства однолетних видов с типичной аллоризной корневой системой корневое усилие обычно не превышает 10%, тогда как у видов со вторично-гоморизной системой оно бывает гораздо выше. При этом следует учесть, что покатель этот в популяциях варьирует, как и другие функционально важные показатели. В популяции фиалки полевой, например мы наблюдали варьирование от 5,1 до 46% при среднем значении $17,3 \pm 0,52\%$. А у лужницы водной в выборках наиболее крупных особей-клонов корневое усилие составило от 17,4 до 69,6 при

среднем $38,4 \pm 1,58$. Следовательно, формирование вторично-гоморизной системы обходится малолетникам дороже, чем формирование аллоризной системы.

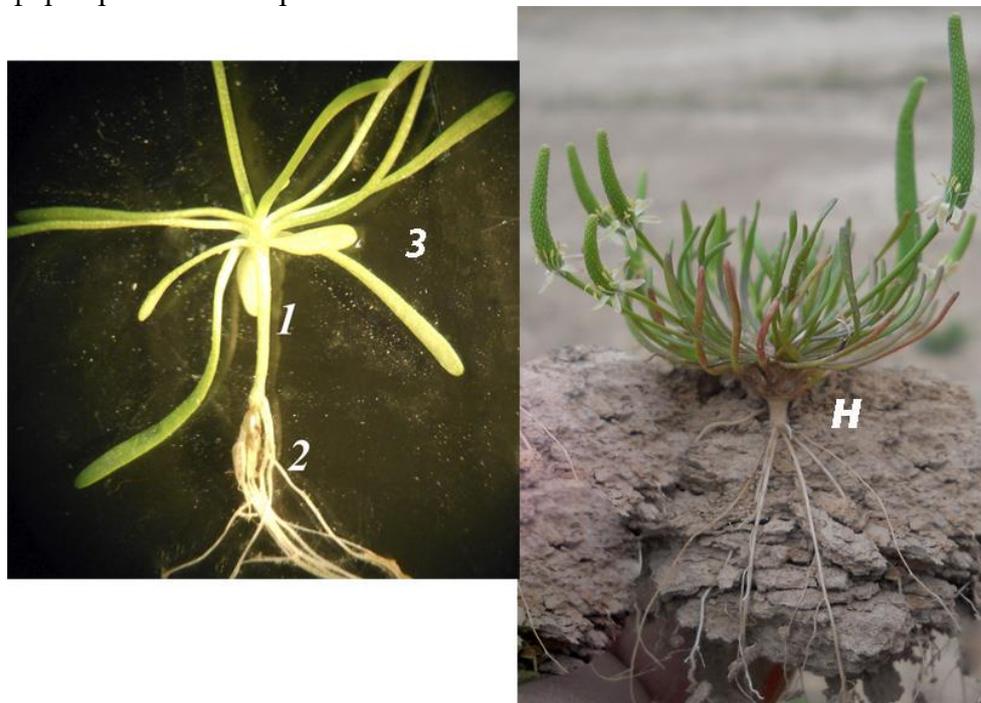


Рис. 11. Слева – Ювенильная особь мышехвостника (1 – гипокотиль; 2 – с придаточные корни; 3 – семядольные и настоящие розеточные листья); справа – взрослая генеративная особь мышехвостника (H – гипокотиль)



Рис. 12. Генеративные особи лужницы водной: слева - в природе; справа – в гербарии (S – столон; D – дочерние розетки; R – придаточные корни главной розетки)

Сегеталы *Senecio vulgaris* и *Fallopia convolvulus*, произрастая на почвах, подверженных периодическим вспашкам, часто оказываются в ситуации с искусственным заглублением нижних частей растений, и

тогда на этих частях формируются придаточные корни (рис. 12) и таким образом возникает вынужденная вторичная гоморизия.



Рис. 13. Генеративная особь крестовника обыкновенного (слева) с массой придаточных корней; придаточные корни, вынужденно образованные после засыпания влажной почвой нижней части стебля горца вьюнкового

Корневая система растения, обеспечивающая осмотрфное поглощение растворенных в воде элементов минерального питания и заякоривание в почве, взаимодействует с побеговой системой, которая в свою очередь посылает гормональные сигналы корням. Изначально у проростка корневая система чаще всего представлена первичным (зародышевым) корнем, формируемым за время эмбриогенеза и сохраняющим делящиеся меристематические клетки на его кончике.

У большинства растений появление корня – это первый знак начала прорастания, ось первого корня возникает из клеток,

находившихся в семени, и у двудольных называется стержневым корнем; такое же название приложимо к любому корню замещения, принимающего на себя роль стержневого в случае повреждения последнего.

Ранние стадии морфогенеза корневых систем могут представлять немалый интерес в аспекте филогении цветковых (Площинская, 2015).

По мере развития проростка некоторые другие клетки первичного корня приобретают способность к делению, формируя в конечном итоге новые корни, называемые боковыми. В конечном итоге эти отходящие от главного корня миллионы ветвей более высоких порядков с общей суммарной протяженностью в сотни метров, концентрирующихся на небольшой площади питания растения ветвей, существенно увеличивающих общую поверхность контакта с почвой и механическую прочность корневой системы, позволяя растению эффективно использовать значительный объем почвенной среды. Новые корни, часто называемые придаточными, могут также формироваться постэмбрионально в области контакта побега с корнем, оптимизируя использование верхних почвенных горизонтов.

Перицикл – это наружный слой центрального цилиндра, состоящий из нескольких клеточных участков, размещенных в соответствии с соседней васкулатурой (Dubrovsky, Rost, 2005; Parizot et al., 2008). У большинства двудольных боковые корни формируются только из клеток перицикла, лежащих снаружи от ксилемы напротив ксилемных лучей. У других видов, особенно у злаков, таких, как кукуруза, рис и пшеница боковые корни закладываются и напротив флоэмных полюсов перицикла. Именно такой способ закладки был выявлен нами у недотроги бальзамической (Марков и др., 2013б). На рис. 11 можно видеть поперечный срез коллета этого вида и формирование 4 зачатков боковых корней, отходящих от соответствующих флоэмных групп. У этого вида недотроги, в отличие от других, нами было установлено и развитие ризоидов на коллете.

Обсуждаемые выше процессы и структуры нельзя рассматривать без учета онтогенетической динамики развития корневых систем и прежде всего – самых ранних этапов их становления с момента прорастания семени. Ведь на этой стадии растению приходится «вспоминать» его эволюционное прошлое и развивать ризоиды, предназначенные не только для контакта с почвенными частицами и существенного повышения успеха всасывания воды с элементами минерального питания, но и приобретения правильной ориентации в пространстве – осуществления гравитропизма. Именно коллет – нижняя, нередко в той или иной степени вздутая (inflated), часть гипокотила – служит

выполнению этой последней функции. Хотя впервые эту структуру у проростков ивы описал (и зарисовал), по-видимому, А. Левенгук, впоследствии выяснилось, что она имеется у многих однолетних растений из разных семейств с их часто очень мелкими семенами, причем часто покрыта ризоидами, опережающими по времени появления корневые волоски. Именно этим ризоидам, отходящим от каждой из клеток наружного слоя и тем отличающимся от появляющихся позднее корневых волосков, приписывают функции обеспечения первичного гравитропизма.

Используя конфокальную микроскопию и трансформируя зеленый флуоресцентный белок зародышей *Arabidopsis thaliana* Э. Сливинской с соавт. удалось проследить на фотографиях изменения, происходящие в клетках отдельных зародышей в процессе их прорастания. Показано, что видимое удлинение корня происходит за счет растяжения не клеток самого корня, а клеток области гипокотыля, примыкающей непосредственно к корню. В этой области, поначалу названной авторами переходной зоной гипокотиль-корень, в процессе прорастания происходит накопление углеводсодержащих телец и формирование тетраплоидных ядер (Sliwinska, Bassel, Bewley, 2009). В более поздней работе авторы уже использовали для названной переходной зоны термин «коллет» (collet) и, констатируя присутствие здесь многочисленных синхронно развивающихся ризоидов, выявили их цитологические особенности, состоящие в протекании в клетках ризоидов множественных эндомитозов (Sliwinska et al., 2012).

Как показано выше, внутри коллета иногда уже на стадии покоящегося зародыша семени можно обнаружить ветвление главного корня с формированием разного числа примордиев боковых корней.

При рассмотрении эмбриогенеза у растений основное внимание уделялось и уделяется формированию побеговой (верхней) части зародыша. В основном по ее форме различают стадии развития зародыша: глобулы, торпеды и пр., а информация о корневой части представляется весьма противоречивой. Сведения о возможности закладки примордиев боковых корней, то есть ветвления первичного корешка (radicle) еще в процессе эмбриогенеза имелись в литературе давно, хотя четкую формулировку мы встречаем лишь в работах Й.Г. Дубровского 1987 г. где он вводит для терминологического обозначения явления понятие «латентная корневая система» зародыша (Дубровский, 1987; Dubrovskii, 1987). По не вполне понятным причинам понятие это не обрело популярности и в настоящее время практически не используется. Говорить о редкости данного явления как о причине неупотребления термина вряд ли логично, если процитировать чрезвычайно авторитетную монографию по биологии растений Дж. Маусета. Эпикотиль зародыша семени может нести

немногочисленные (зачатки? ММ) мелких листьев, а корешок часто (!) содержит несколько примордиев боковых корней в его перицикле (Mauseth, 1995). Закономерен вопрос, а где перицикл зародыша, если ткани этого зародыша еще не дифференцированы и почему известные примеры столь раннего ветвления корня буквально единичны и уникальны, а сам Маусет не приводит их вовсе. Ряд авторов выделяет две группы растений по характеру ветвления главного (первичного) корня. У одних (которых большинство) корень ветвится в зоне, расположенной выше зоны всасывания, а у других - примордии боковых корней закладываются уже в апикальной меристеме корня. Молекулярные и гормональные механизмы такого ветвления активно и успешно изучаются с применением самых современных методов (например, генетической трансформации плазмидами агробактерий) и конфокальной микроскопии. Однако, ветвление корешка в зародыше семени можно увидеть и в обычный световой микроскоп и, таким образом, круг объектов, на которых можно изучать механизм и биологическое значение раннего ветвления корня, фактически можно считать установленным.

Корень арабидопсиса рассматривают как объект, аналогичный *Caenorhabditis elegans* (популярнейшему виду нематоды, использованному в исследованиях, зарегистрированных как открытия) мира растений благодаря относительной простоте его структуры, которая облегчает экспериментальное анатомирование (Casson, Lindsey, 2002). В исследованиях этого модельного организма было получено много информации, но там, где это возможно, необходимо связывать эту информацию с нашим знанием других видов.

Признанный в мировой ризологии - науке о корнях - авторитет Петер Грегори (Gregory) в своей обзорной монографии уделил большое внимание номенклатуре разных типов корней.

В этой книге П. Грегори терминология, предложенная Международным Обществом изучения корней (International Society for Root Research – ISRR), применена везде, где это было возможно, хотя с учетом широко распространенной практики в литературе – использовать несколько разные термины по отношению к двудольным и однодольным – иногда были также учтены, если был цитирован предложивший их автор, а термины не были нечеткими. По мнению П. Грегори, многие термины используемые при описании корней, запутывают картину, поскольку используются не корректно. Например, термин первичный используют в различном смысле и для описания первого корня, который появляется при прорастании, и первых ветвей, появляющихся на этом корне или самый крупный по размеру корень. Даже такой широко используемый многими авторами термин «адвентивные корни» он в своей книге не использует, полагая,

что такие корни появляются в норме у многих растений (Groff and Kaplan, 1988), а это не согласуется с названием «адвентивные». Спорные моменты касаются лишь «посредника» между корнем и побегом, коим является гипокотиль (подсемядольное колено), проводящая (стелярная) система которого действительно уникальна своим переходным характером. Проблемы, казалось бы, легко решить, просто называя, как это уже иногда делается, некоторые корни гипокотильными. Но гипокотильные корни могут быть очень разными и иметь очень сильно различную анатомию, а это влечет за собой необходимость вводить дополнительные термины, как например, термин «протуберанцы». Например, из-за того, что в литературе обычно разграничение семинальных (отходящих от семени) от других корней в книге П. Грегори применяется термины семинальные и узловые оси для злаков. ISRR пытается выработать унифицированную терминологию, основанную в первую очередь на том, от какой части растения отходят корни, а не на учете ткани, из которой был инициирован (заложен) корень.

Вслед за первичным корешком (radicle), который обычно появляется первым, последующие корневые оси могут возникать или из мезокотилия, или из гипокотилия и называются базальными корнями, а корни, возникающие из тканей побега над почвой корректнее называть придаточными, т.е. вполне нормальными корнями, появляющиеся в придачу к другим. У граминоидов и, в частности, злаков, таких как кукуруза, пшеница и ячмень, согласно доминирующей терминологии, первый корень и другие корневые оси, отходящие от узла щитка, следует называть семинальными, а оси, отходящие от мезокотилия – узловыми, поскольку они отходят от узлов, находящихся в основаниях листьев; но в литературе встречаются и другие термины для этих корней такие как базальные, адвентивные и пр.

Боковые корни первого порядка отходят от главной корневой оси, а от них в свою очередь ответвляются боковые корни второго порядка. Hackett (1968) предложил альтернативную номенклатуру для боковых корней, и она тоже широко используется в литературе, в которой первые ветви именуется первичными (primary), а отходящие от них ветви – вторичными (secondary) и т.д.

Различные типы вегетативных меристем можно дифференцировать по их положению на растении или, в контексте развития, по тем точкам, в которых они могут формироваться.

Апикальная меристема побега формируется в процессе эмбриогенеза и ее, у растений с выпуклым конусом нарастания, можно найти в дистальной позиции – чуть дальше самого молодого (=наиболее поздно заложившегося) листового примордия.

Пазушные меристемы возникают в ходе деятельности меристемы апикальной в пазухах примордиев и листьев, и впоследствии могут развиваться в побеги, в сущности, неотличимые от главного побега.

У до того момента неактивных (покоящихся) клеток перицикла или других слоев, таких как эндодерма, выборочно реактивируется клеточный цикл, а следующими за этим делениями формируются новые (боковые или латеральные) корневые меристемы. (Casson, Lindsey, 2002).

Адвентивные меристемы возникают заново из уже дифференцированных тканей. Формируемые из них адвентивные побеги обычны у некоторых видов и могут появляться на листьях (или структурах гомологичных листьям), гипокотилых, стеблях или корнях (Kerstetter, Nake, 1997).

У некоторых растений придаточные корни могут формироваться из стебля или гипокотилия. Но если первичная меристема корня ведет свое происхождение от эмбриогенеза, то боковые и адвентивные меристемы корней формируются в постэмбриогенезе и *de novo* (заново) из уже дифференцированных клеток (Casson, Lindsey, 2002).

На другом конце (полюсе) растения корень также продуцирует боковые (латеральные структуры), но они, чаще, не являются прямыми продуктами первичной апикальной меристемы корня (Casson, Lindsey, 2002). Лишь у сравнительно немногих видов растений боковые корни, а точнее – их примордии, возникают уже в зародыше (Марков и др. 2013в), и тогда мы сталкиваемся с чем-то типа ветвления первичной меристемы. Как ни считать заложившиеся уже у зародыша примордии корней за боковые или придаточные, все равно они закладываются в процессе эмбриогенеза из недифференцированных еще клеток в зародыше семени.

Эпидермальные волоски, которые формируются на коллете, прикрепляют проросток к субстрату и способствуют геотропическим реакциям и извлечению воды из субстрата еще до развития настоящих корневых волосков (Parsons, 2009). Волоски коллета, называемые еще ризоидами коллета или гипокотильными волосками, очень похожи на собственно корневые волоски, но несколько длиннее их и отходят от каждой из клеток наружного слоя, тогда как корневые волоски отходят от клеток через одну. Если клетки ризодермы корня практически не меняются по длине в процессе удлинения корешка после прорастания, клетки нижней части гипокотилия, напротив, удлиняются в 1,5 раза, а клетки коллета – почти в 2 раза (Sliwinska et al., 2009).

Если коллет – по определению нижняя вздутая часть гипокотилия, то имевшиеся в зародыше корневые примордии у

недотрог и ряда тыквенных надо бы принимать как придаточные. Однако, коллет в этом случае содержит зародышевый корешок внутри себя и корешок этот у ряда видов (недотрога мелкоцветковая, железконосная и бальзаминовая) позднее выходит наружу, после чего продолжает ветвиться, а у недотроги обыкновенной так и остается внутри, давая до 12 ветвей, которые есть, поэтому, все основания считать боковыми. Отхождение этих ветвей от полюсов (архов) первичной ксилемы (Марков, Юсуфова, 2013а) дает дополнительное к тому основание.

Особенности наших объектов состоят не только в очень ранней остановке роста главного корня, который у недотроги 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 коллета (вздутого основания гипокотилия!) корней. Здесь для доказательства фактической аллоризии и чрезвычайно раннего перехода ко вторичной гоморизии мы сталкиваемся с необходимостью проведения анатомического исследования ряда близких видов растений, то есть на межвидовом уровне.

Выводы: 1. Несмотря на преобладание среди малолетних двудольных растений аллоризной версии строения корневой системы и сложившегося в науке стереотипа представлений об их обязательной аллоризности, ряд видов из, по крайней мере, 12 семейств двудольных все же формируют вторично гоморизные системы.

2. В исключительно редких случаях (в нашем случае только у одного вида *Impatiens noli-tangere*) гоморизная система начинает свое формирование еще в зародыше семени в ходе эмбриогенеза и тогда внешне абсолютно одинаковые корни, без возможности выделить среди них главный, в составе такой системы закладываются как боковые, а убедиться в том, что это вторичная гоморизия можно только путем межвидовых сравнений.

3. Наиболее часто (но не всегда) вторичная гоморизия развивается на основе простратности побегов и, как правило, в условиях повышенной влажности среды произрастания.

4. Избежать ошибочных описаний или изображений корневых систем малолетних растений, которые, увы, фигурируют в литературе, можно только изучая их формирование в онтогенезе изучаемых видов.

5. Формирование вторично-гоморизной системы обходится малолетникам дороже, чем формирование аллоризной системы, что подтверждается величинами корневого усилия как функционального показателя.

Список литературы

- Гамалей Ю.В. 2006. Структурно-функциональный базис дешифрирования метеоинформации растений // Бот. журн. Т. 91. № 3. С. 361-374.
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. 2003. Иллюстрированный определитель растений Средней России М.: КМК. Т. 2. 665 с.
- Дубровский И.Г. 1987. Латентная зародышевая корневая система огурца / Ботанический журнал. Т. 72(2). С. 171-176.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Морозова О.В. 2017. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области. Дубна: Гос. ун-т «Дубна». 325 с.
- Кондратьева-Мельвиль Е.А. 1979. Развитие структуры в онтогенезе однолетнего двудольного растения. Л. Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. Т. 74. Вып. 3. 115 с.
- Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Т-во науч. изд. КМК. 635 с.
- Марков М.В. 1989. Алгоритм популяционно-ботанического анализа малолетних растений: архитектурная модель- жизненная форма – эколого-ценотическая стратегия // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. № 11. С. 90.
- Марков М.В. 1991. Жизненный цикл двулетних растений с общебиологических позиций // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т. 96. Вып. 4. С.51-67.
- Марков М.В., Грушенков Д.О. 2019. О возможности формирования и роли придаточных корней у ряда малолетних вероник // Материалы X Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. С. 131-135.
- Марков М.В., Грушенков Д.О., Попова В.В., Толченникова И.О. 2017. К определению возраста и ритма роста малолетних растений по анатомическому строению их корней // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Н.В. Глотова (1939-2016). С. 148-151.
- Марков М.В., Юсуфова В.З. 2013а. Начальные этапы развития корневых систем у трех видов недотрог *Impatiens* (Balsaminaceae) // Онтогенез. Т. 44. № 4. С. 1-7.
- Марков М.В., Юсуфова В.З. 2013б. Особенности анатомического строения растений рода Недотрога *Impatiens* (Balsaminaceae) // Вестник ТГУ. Т. 18. Вып. 6. С. 3196-3202.
- Марков М.В., Юсуфова В.З., Тляшев И.И. 2013в. Примордии боковых корней в зародышах семян некоторых двудольных однолетних растений // Вестник Московского государственного областного университета. № 3. С. 45-53.
- Нухимовский Е.Л. 2020. Основы биоморфологии семенных растений. Том 3: Теория интегральной соматической эволюции. М. Недра. 676 с.
- Площинская М.Е. 2015. Филогенетические аспекты ранних стадий морфогенеза корневых систем Angiospermae // 50 лет без К.И. Мейера:

- XIII Московское совещание по филогении растений: Материалы международной конференции (2–6 февраля 2015 г., Москва). М.: МАКС Пресс. С. 243-247.
- Серебряков И.Г.* 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. Советская наука. 391 с.
- Степанова А.В.* 2011. Ксилохронология травянистых и полудревесных двудольных растений // Бот. журн. Т. 96. № 6. С. 673-680.
- Степанова А.В.* 2016. Древесина травянистых растений: представления о строении вторичной ксилемы и перспективы анатомических исследований // Бот журн. Т. 101. № 2. С. 206-220.
- Box E.O.* 1987. Plant life forms in Mediterranean environments // *Annals of Botany*. 45. V. 2. P. 7-42
- Casson S.A., Lindsey K.* 2003. Genes and signalling in root development // *New Phytologist*. V. 158. № 1. P. 11-38
- Chase Mark W. Reveal James L.* 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III // *Botanical Journal of the Linnean Society*. V. 161. № 2. P. 122-127.
- Claßen-Bockhoff R.* 2001. Plant Morphology: The Historic Concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber // *Annals of Botany*. V. 88. P. 1153-1172.
- Clos D.* 1849. Du collet dans les plantes. *Ann. Sci. Nat. (Bot.)*, III ser. 1849. V. XIII. № 5.
- Compton R.H.* 1912. Theories of anatomical transition from root to stem // *New Phytologist*. V. 11. P. 13-25.
- Dietz H., Ullmann I.* 1997. Age-determination of dicotyledonous herbaceous perennials by means of annual rings: exception or rule? // *Annals of Botany*. V. 80. P. 377-379.
- Dietz H., Ullmann I.* 1998. Ecological application of «herbchronology»: comparative stand age structure analyses of the invasive plant *Bunias orientalis* L. // *Ann. Bot.* V. 82. P. 471-480.
- Dietz H., Schweingruber F.H.* 2001. Development of growth rings in roots of dicotyledonous perennial herbs: experimental analysis of ecological factors // *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH*. V. 67. P. 97-105.
- Dubrovskii I.G.* 1987. Latent Embryonic Root System in the Cucumber // *Botan. Zhurn.* V. 72. № 2. P. 171-176.
- Ennos A.R., Crook M.J., Grimshawa C.* 1993. Comparative Study of the Anchorage systems of Himalayan Balsam *Impatiens glandulifera* and Mature Sunflower *Helianthus annuus* // *Journal of Experimental Botany*. V. 44. № 258. P. 133-146.
- Foster A.S., Gifford E.M.* 1974. Comparative Morphology of Vascular Plants. 2nd ed. San Francisco: W.H. Freeman and Company.
- Goebel K.* 1928-1933. Organographie der Pflanzen. 3 Aufl. Jena. Fischer
- Gregory P.J.* 2006. Plant roots. Growth, Activity and Interaction with Soils. Blackwell Publishing. 318 p.
- Groff P.A., Kaplan D.R.* 1988. The relation of root systems to shoot systems in vascular plants // *The Botanical Review*. V. 54. P. 387-422.

- Grunewald W., Parizot B., Inze D., Gheysen G., Beeckman T.* 2007. Development biology of roots: one common pathway for all angiosperms? // *International Journal of plant developmental biology*. P. 212-225.
- Hackett C.* 1968. A study of the root system of barley. I. Effects of nutrition on two varieties. *New Phytologist*. V. 67. P.2 87-299.
- Hatcher P.E.* 2003. *Impatiens noli-tangere* L. // *Journal of Ecology*. V. 91. № 1. P. 147-167.
- Kaplan D.R.* 2001. The science of plant morphology: definition, history and role in modern biology // *American Journal of Botany*. V. 88. № 10. P. 1711-1741.
- Kerstetter R.A., Hake S.* 1997. Shoot Meristem Formation in Vegetative Development // *The Plant Cell*. V. 9. P. 1001-1010.
- Mauseth J.D.* 1995. *Botany*, 2nd edition. Saunders College Publishing. 794 p.
- Parsons R.F.* 2009. Hypocotyl hairs: an historical perspective // *Australian Journal of Botany*. 2009. V. 57. № 2. P. 106-108.
- Sachs J.* 1882. *Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie*. Leipzig, Engelmann. 881 p.
- Sliwinska E., Bassel G., Bewley J.D.* 2009. Germination of *Arabidopsis thaliana* seeds is not completed as a result of elongation of the radicle but of the adjacent transition zone and lower hypocotyl // *Journal of Experimental Botany*. V. 60. № 12. P. 3587-3594.
- Sliwinska E., Mathur J., Bewley J.D.* 2012. Synchronously developing collet hairs in *Arabidopsis thaliana* provide an easily accessible system for studying nuclear movement and endoreduplication // *Journal of Experimental Botany*. V. 63. № 2. P. 695-709.
- Strasburger E., Noll F., Schenk H., Schimper A.F.W.* 1962. *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. 28 Aufl. Jena: Fischer. 732 s.
- Schweingruber F.H., Börner A., Schulze E.-D.* 2011. *Atlas of stem anatomy in herbs, shrubs and trees*. V 1. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Schweingruber F.H., Poschlod P.* 2005. Growth rings in herbs and shrubs: life span, age determination and stem anatomy // *Forest Snow and Landscape Research*. V. 79. 3. P. 195-415.
- Troll W.* 1935-1943. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen: Vegetationsorgane*, 1-3. Teil. Berlin: Bornträger.

DIVERSITY OF ROOTS AND ROOT SYSTEMS IN PAUCIENNIAL DICOTS

M.V. Markov, V.Z. Jusufova, T.A. Shestova, D.O. Grushenkov
Moscow Pedagogical State University, Moscow

Historically borned stereotype on allorhizy of pauciennial (annual-biennial) plants from Dicots can be valuable interference for objective representations (describing) of this extremely interesting flowering plant group diversity. Via more attentive and deep research of the morphology and anatomy of roots in their ontogenetic development dynamics we can observe (reveal)

incompleteness of our knowledge in this area and insufficient level of terminology which could have negative influence on our published text-books content. Hackneyed examples that were presented in these text-books can illustrate far from the full picture of natural diversity of root morphology and anatomy with some valuable details of their development obviously underestimated or simply omitted. There is a collet amongst these details – more or less inflated transition zone between radicle and hypocotyl with its own anatomy and morphology features (cover from trichomes or rhyzoides), including lateral roots primordia which can be initiated inside even during embryogenesis.

Keywords: *radicle, adventive roots allorhizy, secondary homorhizy, collet, protuberancies.*

Об авторах:

МАРКОВ Михаил Витальевич – доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет», 119991, Москва, ул. Малая Пироговская, д. 1; e-mail: markovsmail@gmail.com.

ЮСУФОВА Виолетта Закировна – кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет», 119991, Москва, ул. Малая Пироговская, д. 1.

ШЕСТОВА Татьяна Андреевна – магистрант 1 курса института биологии и химии, ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет», 119991, Москва, ул. Малая Пироговская, д. 1.

ГРУШЕНКОВ Дмитрий Олегович – магистрант 2 курса института биологии и химии, ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет», 119991, Москва, ул. Малая Пироговская, д. 1.

Марков М.В. Разнообразие корней и корневых систем у малолетних растений класса Двудольных / М.В. Марков, В.З. Юсуфова, Т.А. Шестова, Д.О. Грушенков // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 2(62). С. 107-133.