

УДК 581: 576.1 DOI 10.21685/2500-0578-2026-1-1

ГОМОРИЗНЫЕ ОДНОЛЕТНИКИ И ИХ РОЛЬ В ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Д. О. Грушенков¹, М. В. Марков², В. З. Юсуfoва³^{1, 2, 3} Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия¹ dmgrushenkov.mos@yandex.ru, ² markovsmail@gmail.com, ³ viola.yusufova@mail.ru

Аннотация. Стереотип в представлениях об обязательном присутствии у однолетников стержневой корневой системы, проявляющийся как в описаниях, так и в изображениях однолетних растений, обсуждается как живучее и пока не изжитое досадное недоразумение. Среди объектов представлены, помимо обычных видов, виды редкие, занесенные в региональные Красные книги. Цель настоящего исследования – охарактеризовать разнообразие корней и корневых систем однолетних растений, произрастающих в воде и на суше в условиях повышенной влажности, акцентируя внимание на различных вариантах динамики формирования вторичной гоморизии, которая, как будет показано, встречается и у двудольных однолетних растений из наземных местообитаний, в которых влажность почвы выше ее средних значений; а также структурное разнообразие аэренхимы, свойственной растениям, произрастающим в этих экологических условиях. У всех перечисленных объектов настоящего исследования, используя фиксированный в 70 % этаноле материал, изучали морфологию корневых систем и анатомию корней на поперечных срезах, сделанных бритвой от руки или на санном микротоме с замораживающим столиком и применяли флуоресцентный краситель с концентрированной HCl для окрашивания лигнифицированных элементов среза. В работе приведены иллюстрированные цветными фотографиями материалы о некоторых водных или околоводных однолетних растениях с особым акцентом на формирование в их онтогенезе вторичных гоморизных корневых систем, которое как правило сопряжено с очень ранним отмиранием или прекращением роста главного корня зародыша или, что реже, отсутствием главного корня и образованием на коллете корней, которые можно с одинаковым основанием рассматривать как боковые и как придаточные. Анатомия окрашенных индикатором на одревеснение поперечных срезов, сделанных с чрезвычайно тонких корней этих видов проанализирована с самых ранних стадий прорастания и затрагивает присутствие аэренхимы в ее разных версиях, а на продольных срезах – наличие микоризы. Стереотип в представлениях об обязательном присутствии у однолетников стержневой корневой системы, проявляющийся как в описаниях, так и в изображениях однолетних растений, должен быть, без всякого сомнения, преодолен. Необходимость преодоления ряда сложившихся в ботанике стереотипов обсуждается наряду с обоснованием включения дополнительного материала по анатомии и морфологии корней и корневых систем вместе с ксилохронологией, позволяющей уточнять характеристику жизненных форм, в ботанические учебные пособия для спецкурсов университетов.

Ключевые слова: однолетние растения, корневые системы, гетероризия, вторичная гоморизия, ксилохронология

Для цитирования: Грушенков Д. О., Марков М. В., Юсуfoва В. З. Гоморизные однолетники и их роль в водных и околоводных экосистемах // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2026. Vol. 11 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2026-1-1>

HOMORRHIZAL ANNUAL PLANTS AND THEIR ROLE IN AQUATIC AND PERIAQUATIC ECOSYSTEMS

D.O. Grushenkov¹, M.V. Markov², V.Z. Jusufova³^{1, 2, 3} Moscow State Pedagogical University, Moscow, Russia¹ dmgrushenkov.mos@yandex.ru, ² markovsmail@gmail.com, ³ viola.yusufova@mail.ru

Abstract. The stereotype of the obligatory presence of a taproot system in annual plants, evident in both descriptions and images of annual plants, is discussed as a persistent and yet unresolved, unfortunate misunderstanding. Among the objects presented are, in addition to common species, rare ones listed in regional Red Data Books. The purpose of this article is to characterize the diversity of roots and root systems of annual plants growing in water and on land under conditions of high humidity, focusing on various patterns of secondary homorhysis

formation dynamics, which, as will be shown, also occurs in dicotyledonous annual plants from terrestrial habitats with soil moisture levels above average, as well as the structural diversity of aerenchyma characteristic of plants growing in these environmental conditions. For all the subjects listed in this study, using material fixed in 70 % ethanol, we examined the morphology of the root systems and root anatomy in transverse sections made with a razor blade or on a sled microtome with a freezing stage. Phloroglucinol with concentrated HCl was used to stain the lignified elements of the sections. This article presents data, illustrated with color photographs, on several aquatic or semi-aquatic annual plants, with a particular emphasis on the development of homorrhizal root systems during their ontogenesis. This development is typically associated with the very early death or cessation of growth of the primary root of the embryo or, less commonly, the absence of the primary root and the formation of roots on the collets, which can be considered either lateral or adventitious. The anatomy of lignification indicator-stained transverse sections taken from extremely fine roots of these species was analyzed from the earliest stages of germination, revealing the presence of aerenchyma in its various forms and, in longitudinal sections, the presence of mycorrhiza. The stereotype of the obligatory presence of a taproot system in annuals, evident in both descriptions and images of annual plants, is discussed as a persistent and yet unresolved unfortunate misunderstanding. The need to overcome a number of established stereotypes in botany is discussed, along with the rationale for including additional material on the anatomy and morphology of roots and root systems, along with xylochronology, which allows for a more precise characterization of life forms, in botanical textbooks for specialized university courses.

Keywords: annual plants, root systems, heterorhizia, secondary homorhizia, xylochronology

For citation: Grushenkov D.O., Markov M.V., Jusufova V.Z. Homorrhizal annual plants and their role in aquatic and periaquatic ecosystems. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2026;11(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2026-1-1>

Введение

Экосистемы олиготрофных озер представляют в настоящее время особый интерес для экологов растений и фитоценологов. Связано это как с тем, что число таких озер катастрофически сокращается из-за очень часто, почти повсеместно происходящей эвтрофикации водоемов, так и с очень интересным видовым и биоморфологическим составом этих экосистем, включающим виды из Красных книг разных уровней. Относительно недавно мы уже привлекали внимание ботаников к этому вопросу, опубликовав статью об уникальном Бельском озере Тверской области [1]. Основной акцент в той статье был сделан на рассмотрении лобелии Дортманна – одного из наиболее ярких компонентов экоморф «изоэтиды». Позднее выяснилось, что помимо лобелии в эту группу в Бельском озере входят и другие чрезвычайно интересные виды, такие как полушники: озерный и колючеспоровый – растения также многолетние, как и лобелия Дортманна. Но в ботанический состав экосистемы другого олиготрофного озера Белого из Осташковского района Тверской области входит редкое однолетнее водное растение из группы изоэтиды – *Subularia aquatica*, а также однолетники несколько иной биоморфологии: повойничек перечный *Elatine hydropiper* и бутерлак портулаковый *Lythrum portula*. Всем этим однолетним растениям, принадлежащим к разным семействам, свойственна вторичная гоморизия, которая развивается в ходе онтогенеза вопреки устоявшемуся

в ботанике стереотипу – утверждению постоянного присутствия у однолетников главного корня. В настоящем исследовании мы проанализируем варианты гоморизии у однолетних растений, произрастающих либо в воде, либо в условиях повышенной влажности. Обсуждаются адаптации к бедности ресурсами (элементами минерального питания и CO₂) среды обитания (утилизация углерода из оседающих на дно частиц и микосимбиотрофия).

В тех природных экосистемах, где активно участвуют и хорошо заметны однолетние растения, а таких экосистем нам известно относительно немного, если не учитывать агроэкосистемы, мы можем попытаться проанализировать экологию (экологические режимы в их динамике), чтобы узнать, какие экологические факторы важны и способствуют нормальному росту и развитию однолетних растений, не обладающих высокой конкурентной способностью, связанной с их мелкими размерами и некоторыми физиологическими свойствами. Одна из слабых сторон однолетних растений как компонентов природных сообществ вытекает из необходимости ежегодно проходить фазы прорастания семян и приживания проростков, которые связаны с повышенным риском для растения.

Краткость жизненного цикла, продолжительность которого даже не дотягивает обычно до года и ограничивается одним сезоном вегетации, предполагает либо чрезвычайно короткий вегетативный рост, опережающий развитие генеративных органов, которое от него зависит в случае детерминированного варианта онтогенеза,

либо быстрый (буквально на стадии проростка с семядолями!) переход в генеративное состояние с дальнейшим совмещением или идущими параллельно процессами формирования как вегетативных, так и генеративных структур (при версии онтогенеза с индетерминированным ростом). Но быстрый рост требует ресурсов, а потому для него нужны продуктивные местообитания, в которых однолетникам с их весьма быстрым ростом могут конкурентно противостоять и часто противостоят многолетние растения с их более высокой конкурентоспособностью и возможностью расти дольше – несколько лет, переживая одну или несколько зимовок и ряд последовательных сезонов вегетации с ежегодным отращиванием от подземных органов, накопивших ресурсы как веществ, так и почек.

Корни, как в большой степени скрытая от глаз подземная структура, явно недополучают внимания ботаников [2]. Это касается как морфологии корневых систем, так и внутреннего (анатомического) строения корней. Проблемы углубленного изучения корней очевидны и связаны они, прежде всего, с его трудоемкостью, хотя, на основании приведенной выше цитаты, можно предполагать и недооценку важности сведений о внешнем и внутреннем строении корней из-за бытующего мнения о том, что их строение очень сходно у всех цветковых травянистых однолетних растений. Вместе с тем недостаток информации по данной теме явственно ощущается в ботанической литературе. Одним из свидетельств недостаточной изученности выступает проявление явного стереотипа в оценке разнообразия корневых систем и анатомического строения корней.

В ранее опубликованных работах [3, 4] нам уже приходилось сетовать на стереотипность представления о корневой системе двудольного однолетника проломника нитевидного – *Androsace filiformis* Retz. (сем. Primulaceae) только как о стержнекорневой гетероризной [2]. И это даже в тех изданиях, которые претендуют на широкий охват объектов и профессионально точную прорисовку деталей [4], но при этом, к примеру, дают искаженную информацию о корневой системе этого растения.

При создании системы жизненных форм растений И. Г. Серебряков [5] почти не использовал информацию о корневых системах – упор по понятным причинам был им сделан на морфологии систем надземных органов.

Переход к парадигме метамерной (модульной) природы роста цветковых растений, которому способствовали исследования отечественного классика физиолога растений Д. А. Сабинаина [6], не изменил ситуации с недостаточным вниманием

к учету разнообразия корневых систем из-за того, что корням не свойственна та метамерность (модульность), которую в яркой форме проявляют надземные структуры. Дальнейшее развитие ботанической науки было связано с появлением учения об архитектурных моделях у тропических деревьев [7]. Но и в этом случае корням снова «не повезло» – Т. И. Серебрякова [8], адаптируя это учение к особенностям нашей природы и объектов, не столь монументальных, как тропические деревья, ориентировала отечественных исследователей природы на изучение моделей побегообразования с меньшим вниманием к структуре корневых систем.

К рассмотрению классификации корневых систем И. Г. Серебряков [9] обращался в завершающей главе своей классической монографии. Согласно его воззрениям, корневой системой следует называть совокупность всех корней, развивающихся на растении вне зависимости от их происхождения – вырастающих из зародышевого корня или побега. Упоминает И. Г. Серебряков и не снискавшую популярности классификацию Л. И. Казакевича (1913), который предложил разделить корневые системы на простые, когда в течение всей жизни растения не только сохраняется, но и остается основным стержнем главный корень, и сложные, когда зародышевый корень не играет роли главного стержня [10].

Подобающее внимание биоморфологическому разнообразию корневых систем у травянистых растений разных жизненных форм в исследованных типах растительных сообществ (заливного луга, лугового болота и широколиственного леса) было уделено В. Н. Голубевым [11], посвятившим иллюстрированному (371 рисунок) описанию подземных органов 366 видов растений, включая виды центральной лесостепи в объемную монографию [12]. В его статье [12], ввиду обширности материала, невозможно было даже приведение полного списка исследованных им растений, фигурирует сводная таблица, объективно отражающая, на наш взгляд, ситуацию с изученностью разнообразия корневых систем у однолетних растений. Перечислив различные варианты жизненных форм многолетних и двулетних трав, с обозначением присущих им типов корневых систем (стержнекорневые, стержне-кистекарневые, кистекарневые, кистекарневые с ползучими побегами, корневищные, столонообразующие, ползучие с укореняющимися побегами корнеотпрысковые, клубневые, луковичные и луковично-клубневые), В. Н. Голубев ограничился указанием в этом ряду, среди прочих, жизненной формы, которую обозначил просто как «однолетники». Отсутствие каких-либо пояснений не могло не создать впечатления,

что в понятии «однолетники» уже фигурирует исчерпывающая информация о корневых системах растений этой группы, и притом таких, которые мыслятся однотипными.

В иллюстрированной классификации корневых систем травянистых растений лесостепи В. Н. Голубева [12] представлены малолетники со стержнекорневыми, многоосевыми ветвистыми и стержне-кистекарневыми системами. Из комментария в тексте узнаем ряд морфологических нюансов, а также деталей экологии местообитаний. У вероники весенней – *Veronica verna* L., которую В. Н. Голубев рассматривает в качестве озимого эфемера весенне-раннелетнего цикла цветения, на ранних стадиях отмечено наличие главного корня [12, с. 480], что, по мнению автора, не позволяет с уверенностью относить ее к растениям с гоморизной карневой системой. От основания главного корня озимого эфемера весенне-раннелетнего цикла цветения вероники полевой – *Veronica arvensis* L. отходят более длинные боковые корни, чем в остальной его части, и распространяются в стороны с некоторым углублением вниз. Про отнесенную же к стержне-кистекарневым растениям незабудку редкоцветную – *Myosotis sparsiflora* Pohl сказано противоречиво: главный корень не выделяется, но в начале онтогенеза он, без сомнения, развивается (!?).

В потере функционального значения главного корня проростка и его отмирании большую роль, очевидно, играют условия в достаточной степени обильного водоснабжения, провоцирующего усиленное отращивание придаточных корней [10, 13, 14].

В наших ранее опубликованных статьях [15] мы уже пытались привлечь дополнительное внимание отечественных ботаников к формированию у многих растений на границе между главным корнем проростка и гипокотилем характерного вздутия, иногда покрытого ризоидами. Эта структура получила в зарубежной литературе название collar «коллар» или collet «коллет», а история его, ведущая свое начало с работ А. Левенгука [по Sundberg 17] уже обсуждалась в ряде публикаций. В переводах этого термина на русский язык фигурируют только технические понятия (втулка, воротник), что заставило нас применять его без перевода, прибегая к простой транслитерации.

Эпидермальные волоски, формирующиеся на коллете, закоривают проросток на субстрате, способствуют проявлению гравитропической реакции и всасыванию воды в период, предшествующий развитию карневых волосков [16]. Волоски коллета очень похожи на карневые волоски, а для их обозначения было использовано

много разных терминов. Долгое время в зарубежной литературе их называли «branch roots» – так, согласно [17] впервые называл их в 1693 г. А. Левенгук (Leeuwenhoek), «prop-hairs» или «skirt of prop hairs» [18], опорными волосками или юбочкой из опорных волосков, ризоидами коллара [19, 20], карневыми волосками [21–23], ризоидами гипокотилиа [16]. Однако, как было установлено позже, коллет (collar) отличается от остальной части гипокотилиа анатомически [24, 25], а недавние клеточные и молекулярные исследования показали на примере резуховидки Таля – *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., насколько коллет отличается и от корня, и от гипокотилиа по процессам миграции ядер в его ризоидах и эндорепликация [26].

Цель настоящего исследования – охарактеризовать разнообразие корней и карневых систем однолетних растений, произрастающих в воде и на суше в условиях повышенной влажности, акцентируя внимание на различных вариантах динамики формирования вторичной гоморизии, которая, как будет показано, встречается и у двудольных однолетних растений из наземных местообитаний, в которых влажность почвы выше ее средних значений; а также структурное разнообразие аэренхимы, свойственной растениям, произрастающим в этих экологических условиях.

Задачи: 1. Рассмотреть варианты оформления в ходе онтогенеза гоморизии у однолетних, и в том числе двудольных, с учетом наиболее ранних стадий активной части онтогенеза, начиная с прорастания семян.

2. Изучить морфологию и анатомию разных вариантов коллета (коллара) и формирующихся на нем или внутри него боковых и (или) придаточных корней.

3. Рассмотреть различные типы аэренхимы в корнях и иных органах у объектов-однолетних.

4. Выяснить вопрос о возможности формирования и степени развития микоризы в корнях водных и околводных однолетних.

5. Оценить возможность применения ксилонхологии как средства уточнения типа жизненной формы у однолетних со стержневой карневой системой.

Материалы и методы

Наши модельные виды за исключением лесных однолетних из рода *Impatiens*, произрастающих преимущественно в сообществах мезофильных широколиственных лесов из класса *Quercus-Fagetea* Br. Bl. et Vlieger 1937, на богатых почвах, связаны преимущественно с фитоценозами, относящимися к синтаксонам из класса

Isoëto-nanojuncetea Br. Bl. et Tx. 1943; порядка Nanojuncetalia Klika 1935; союза Elatini-Eleocharition ovata Fietch 1965 – сообществами песчано-илистых отмелей и пересыхающих в середине лета участков дна с участием таких диагностических видов, как *Limosella aquatica*, *Cyperus fuscus*, *Gnaphalium uliginosum*, *Alisma lanceolatum*, *Eleocharis acicularis*, *Pulicaria vulgaris*, *Psammophillicella muralis*, *Plantago major ssp. intermedia*, *Potentilla supina*.

С учетом того, что формирование гоморизных корневых систем наиболее характерно для растений влажных местообитаний, для настоящего исследования были выбраны наши материалы по видам однолетников с соответствующей экологией, получившим в экологической шкале Н. Ellenberg [27] баллы не ниже 5–7 при максимальном – 10 (у водных): *Persicaria hydropiper* 8=; *Androsace filiformis* – 7; *Impatiens noli-tangere* – 7; *Impatiens parviflora* – 5; *Impatiens glandulifera* – 8=; *Myosurus minimus* – 7=; *Limosella aquatica* – 8=; *Elatine hydropiper* – 8=; *Subularia aquatica* – 10; *Lythrum portula* – 8=; *Eleocharis ovata* – 8= (знаком равенства после баллов шкалы влажности обозначена выявленная устойчивость вида к подтоплению и явному ограничению аэрации). Материал собирался в течение 5 лет в Московской и Тверской областях.

Можно видеть, что в перечне объектов представлены различные жизненные формы однолетников как с безрозеточными (длиннопобеговыми) или верхнерозеточными (горец перечный – *Persicaria hydropiper* (L.) Delarbre (см. Polygonaceae); недотрога обыкновенная – *Impatiens noli-tangere* L. (см. Balsaminaceae); недотрога мелкоцветковая – *Impatiens parviflora* D. A. Webbe (см. Balsaminaceae); недотрога железконосная – *Impatiens glandulifera* Royle (см. Balsaminaceae); ситняг яйцевидный – *Eleocharis ovata* (Roth) Roem. et Schult. (см. Cyperaceae), так и с ниже-розеточными ортотропными главными побегами шильница водная – *Subularia aquatica* L. (см. Brassicaceae), проломник нитевидный – *Androsace filiformis* Retz. (см. Primulaceae); мышехвостник маленький – *Myosurus minimus* L., а также с укореняющимися плагиотропными простратными побегами с наземными столонами лужница водная – *Limosella aquatica* L. (см. Scrophulariaceae) или без столонов повойничек перечный – *Elatine hydropiper* L. (см. Elatinaceae), бутерлак портулаковый – *Lythrum portula* (L.) D. A. Webb (см. Lythraceae). При этом для всех наших модельных видов характерна вторичная гоморизия, принимающая иногда в ходе онтогенеза очень своеобразные по габитусу варианты. Виды с наиболее низкими значениями

баллов по шкале увлажнения, как например у *Androsace filiformis* (7), мы нашли целесообразным включить в число наших объектов, принимая во внимание их экологию и рассмотрение этих видов в составе флоры гигрофитов Ю. В. Рычина. В работе Рычина [28] этому растению в тексте ошибочно приписано, а у Е. Л. Нухимовского [4] и пририсовано наличие стержневого корня. Но в той же монографии Ю. В. Рычина [28] приведена морфологически более точная, противоречащая этому утверждению, вполне реалистичная графическая иллюстрация.

У всех перечисленных объектов настоящего исследования, используя фиксированный в 70 % этаноле материал, изучали морфологию корневых систем и анатомию корней на поперечных срезах, сделанных бритвой от руки или на санном микротоме с замораживающим столиком, и применяли флороглюцин с концентрированной HCl для окрашивания лигнифицированных элементов среза. Для анализа анатомического строения использовали микроскоп и цифровую камеру Cannon IXUS851S.

Результаты и обсуждение

Порядок рассмотрения видов-объектов в настоящей статье будет согласован с экологическими особенностями сообществ, в составе которых эти виды встречаются, и местообитаний, а в первую очередь фактором (режимом) влажности в них, от наземных вариантов до водных (земноводных) и подводных, а в пределах каждого варианта влажности – от длиннопобеговых биоморф до розеточных.

Варианты гоморизии у длиннопобеговых однолетников с безрозеточными ортотропными главными побегами

К этой группе из двудольных относятся незимующие однолетние растения рода Персикария (*Persicaria*), рода Недотрога (*Impatiens*), а из однодольных – ситняг яйцевидный – *Eleocharis ovata*.

Гипокотиль – это во многих отношениях удивительная и, по-видимому, еще не в должной мере понятая структура. Находясь на позиции между побегом (плюмулой у проростка) и корнем (корневой системой), он получил не очень много внимания со стороны анатомов растений, хотя известны и теоретические, и эмпирические исследования переходной зоны побег-корень [29]. Как и в других случаях, в учебники по анатомии растений попало лишь крайне ограниченное число вариантов хода пучков в гипокотиле. А между тем спектр таких вариантов весьма широк.

Из числа наших объектов В. Н. Голубев [30] приводит данные только о горце перечном – *Polygonum hydropiper* L. (*Persicaria hydropiper* (L.) Delarbre), который им отнесен к яровым однолетникам и у которого, помимо вертикально углубляющегося главного корня от гипокотилия и первых междоузлий главного побега формируются многочисленные придаточные корни, простирающиеся горизонтально у поверхности или углубляющиеся вниз. Иногда главный корень не различается, а корневая система представлена

придаточными и густо разветвленными боковыми корнями. Встречаются особи с горизонтально простертым главным корнем, а глубинными являются некоторые придаточные корни. Таким образом, В. Н. Голубев [30] допускает у этого вида вариант формирования своеобразной гоморизии с участием не только придаточных, но и боковых корней. На рис. 1 показано, что у *Persicaria hydropiper* гипокотильные придаточные корни рассредоточены по всей длине гипокотилия от самого семядольного узла.



Рис. 1. Корневая система ювенильной особи *Persicaria hydropiper*

Fig. 1. Root system of a juvenile *Persicaria hydropiper*

Углубленное исследование формирования в онтогенезе корневых систем у видов недотрог – *Impatiens* позволило выявить ряд интересных деталей и даже убедило в необходимости ввода новых для отечественной литературы терминов, обозначающих представленные здесь морфологические структуры. Ведь даже в пределах одного семейства (к примеру *Ranunculaceae*) известны случаи, когда гипокотиль либо сохраняется и заметен в течение всей жизни растения (например у *Myosurus minimus*, см. ниже), либо (как у лютика ядовитого – *Ranunculus sceleratus* L.) становится совершенно незримым, а уж тем более из-за израстания становится неразличимой эфемерно оформляющаяся у проростка такая мелкая структура, как коллет или коллар. Об этом приходится говорить потому, что в недавно опубликованном «Анатомическом атласе...» [31] часть представленных там срезов вегетативных органов взрослых особей околотовидных растений была сделана якобы через коллет, хотя, как можно было выявить эту область, у фигурирующих там в качестве объектов взрослых растений, очень трудно себе даже представить.

У некоторых растений полезность гипокотилия начинает проявляться уже с момента прорастания, когда он обеспечивает вынос семядолей со значительной глубины почвы на ее поверхность (как у недотроги обыкновенной), а его нижняя и часто несколько вздутая часть

на самой границе с корнем (коллет или коллар) формирует ризоиды еще до образования корневых волосков. Это более длинные (чем корневые волоски) ризоиды. От настоящих корневых волосков, отходящих только от клеток ризодермы трихобластов, чередующихся с атрихобластами, которые волосков не несут, они отличаются тем, что формируются от всех клеток ризодермы подряд без пропусков. Очень важной представляется и роль гипокотилия как структуры, выносящей семядоли на поверхность при надземном типе прорастания.

В прямом зародыше семени любого из трех исследованных видов недотрог гипокотиль в нижней части контактирует с несколько вздутым коллетом округлой формы, внутри которого находятся зачатки корней. Коллеты (обведены красными кругами) появляются из отверстий (микропиле), открывающихся в кожуре при прорастании семян (рис. 2).

На рис. 3 приведены последовательные этапы прорастания семени *Impatiens noli-tangere* и процесс формирования своеобразной «пластинки» из отходящих под прямым углом от гипокотилия первичных корней, заложившихся еще в зародыше. Обращают на себя внимание красноватые (природное окрашивание антоцианом) апексы и корневые чехлики на кончиках развивающихся на коллете корней, а также сине-зеленая окраска семядолей.

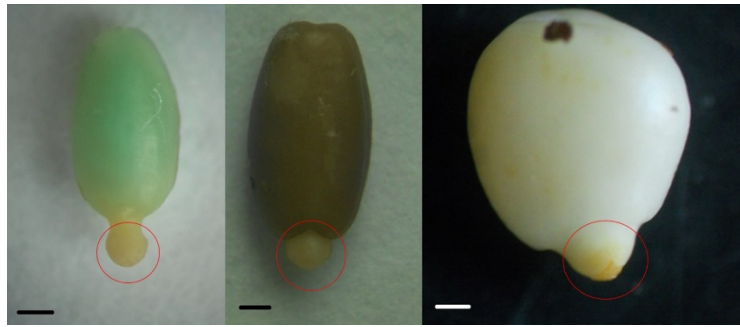


Рис. 2. Появление коллетов (обведены кружками) из растрескавшейся кожуры у наклюнувших семян недотрог. Масштабная линейка: 100 мкм

Fig. 2. Collets (circled) emerging from the cracked skin of newly sprouted *impatiens* seeds. Scale bar: 100 μ m

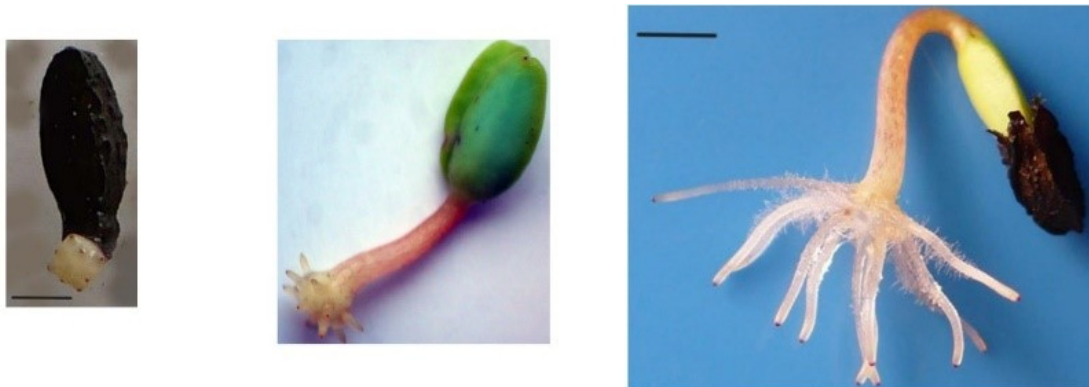


Рис. 3. Стадии прорастания семени *Impatiens noli-tangere*. Масштабная линейка: 100 мкм

Fig. 3. Germination stages of *Impatiens noli-tangere* seeds. Scale bar: 100 μ m

На рис. 4 показана анатомия коллета недотроги обыкновенной как на продольном (слева), так и на поперечном (справа) срезах, можно видеть прекративший рост главный корень зародыша (radicle) с двумя боковыми корнями.

На поперечном срезе видны заложившиеся напротив лучей первичной ксилемы 4 корня (обозначены единицами), которые, судя по месту их заложения, можно считать боковыми, а не придаточными.

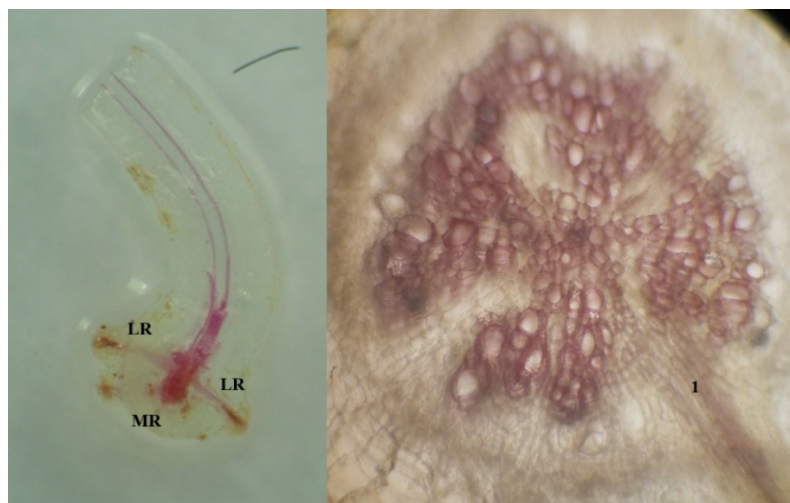


Рис. 4. Анатомия коллета недотроги обыкновенной. Слева: MR – прекративший рост главный корень (radicle); LR – два боковых корня. Справа: 1 – четыре боковых корня, заложившиеся напротив лучей первичной ксилемы (цифрой 1 обозначен один боковой корень! Остальные три только наметились)

Fig. 4. Anatomy of the *Impatiens noli-me-tangere* collet. Left: MR – the main root (radicle) that has ceased growing; LR – two lateral roots. Right: 1 – four lateral roots that have developed opposite the primary xylem rays (number 1 indicates one lateral root! The other three are just emerging)

На рис. 5 можно видеть слева (нижняя часть гипокотилия) и справа (растение целиком) корневую систему молодой генеративной (с образующимися в ходе онтогенеза раньше других (хазмогамных) клейстогамными плодами) особи недотроги обыкновенной, а по центру – фрагмент иллюстрации – хазмогамно цветущая особь из знаменитого труда Д. П. Сырейщикова [32]. На всех трех рисунках фигурируют как «пластинка», окруженная горизонтально ориентированными первичными отходящими от коллета корнями типичного для корней анатомического строения, так и расположенные выше по гипокотилию выросты, которые автор очерка о недотроге в Biological Flora of the British Isles зоолог Hatcher [33] назвал протуберанцами из-за явно большего их диаметра, мясистости

и сходства по анатомии со стеблем. Нам же, ботаникам, не обратившим до этого внимания на своеобразие этих выростов, остается применять предложенный им термин для их названия (хотя и нельзя признать его вполне удачным) и только сожалеть по поводу нашей недостаточной внимательности и стереотипности представления о корневых системах однолетних растений. Следует подчеркнуть, что лишь у Д. П. Сырейщикова [32] мы находим профессионально правильное до деталей изображение корневой системы недотроги обыкновенной. Другие попытки изобразить корневые системы недотрог грешат неточностями из-за все того же стереотипного побуждения обязательно нарисовать главный корень у двудольного однолетника [34].



Рис. 5. Молодая генеративная (с клейстогамными плодами) особь недотроги обыкновенной слева и справа с «пластинкой», обрамленной первичными корнями (Pr) и расположенными выше протуберанцами (Prot); (по центру) иллюстрация – хазмогамно цветущая особь – иллюстрация из флоры Д. П. Сырейщикова (обозначения те же)

Fig. 5. Young generative (with cleistogamous fruits) specimen of *Impatiens noli-me-tangere* on the left and right, with a "plate" framed by primary roots (Pr) and protuberances (Prot) located above; (center) illustration – chasmogamous flowering specimen – illustration from D.P. Syreishchikov's flora (symbols are the same)

Процедура анатомирования позволяет проиллюстрировать ксилемную часть (преимущественно из сосудов с одревесневшими стенками) зоны проведения микрофотографиями. Даже на черно-белых фотографиях продольного среза коллета хорошо виден ход проводящих пучков, который позволяет констатировать полную остановку роста главного корня у недотроги обыкновенной, далеко зашедшую дифференцировку проводящей сосудистой ткани, а также, уже на поперечных срезах, завершившийся вторичный рост: четыре массива вторичной

ксилемы, расположенные между лучами тетраархной первичной ксилемы, разделены паренхимой радиальных лучей, а от участков периферии, расположенного против протоксилемы, отходят боковые (обозначенные 1 единицами) корни (см. рис. 4).

Уже среди зачатков, появляющихся у проростка первых пяти корней у недотрог мелкоцветковой и железконосной, выделяются главные, занимающие центральное положение и окруженные четырьмя боковыми корнями, отходящими под прямым углом от оси главного (рис. 6).



Рис. 6. Начальные стадии прорастания недотроги мелкоцветковой (слева) и железконосной (справа). Масштабная линейка: 100 мкм

Fig. 6. Initial stages of germination of *Impatiens parviflora* (left) and *Impatiens ironifera* (right). Scale bar: 100 μ m

Иную картину наблюдаем у недотроги обыкновенной: из шарообразного коллета одновременно (синхронно) отрастают от 4 до 12 ориентированных горизонтально корней, каждый из которых на кончике (апексе) несет корневой окрашенный природой антоциановый чехлик (см. рис. 3). Эти корни фигурируют затем на протяжении всего онтогенеза особи, а на гипокотиле выше них

закладываются уже совсем другие корни, а точнее протуберанцы, не имеющие типичного корневого анатомического строения – с избытком обычно не свойственной корням центральной паренхимы, которая ответвляется от сердцевинки гипокотилия, окружена кольцом коллатеральных эустелических пучков и по своему виду повторяет анатомическое строение гипокотилия (рис. 7).

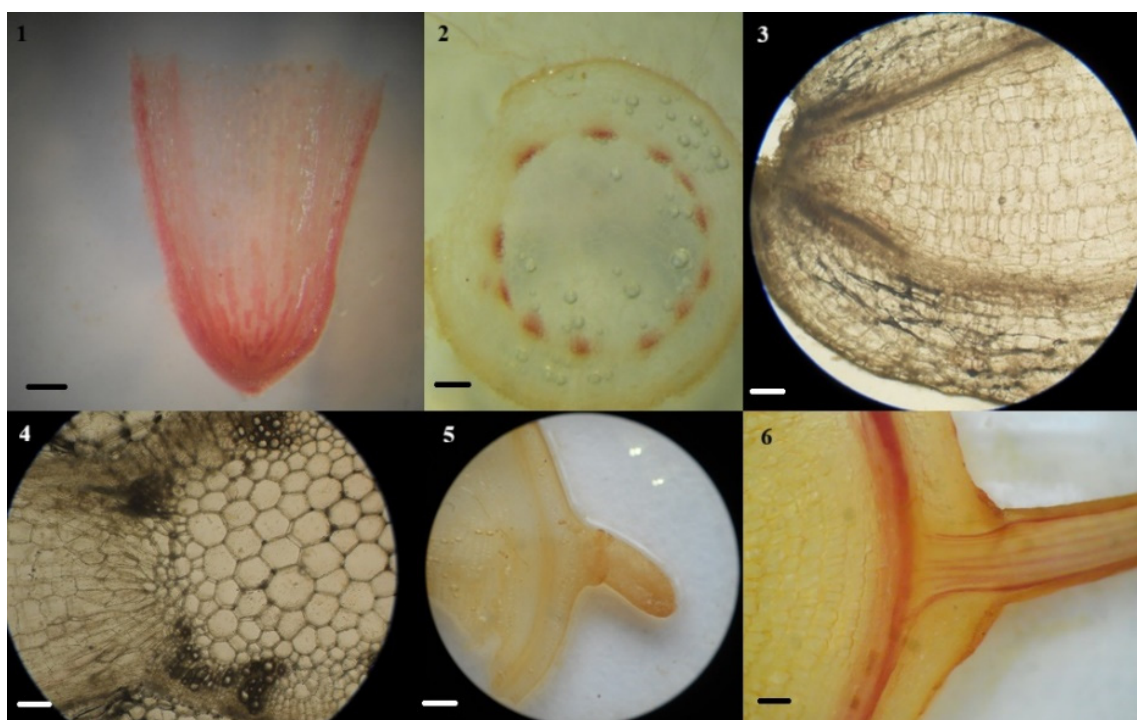


Рис. 7. Морфологическая структура протуберанцев недотроги мелкоцветковой: 1 – продольный срез апекса протуберанца; 2 – поперечный срез протуберанца с эустелическим кольцом коллатеральных пучков, окружающих сердцевину; 3, 4 – продольный срез протуберанца ближе к апексу и ближе к основанию; 5, 6 – ход пучков от проводящей системы гипокотилия в протуберанцы кольцевой валик в месте выхода наружу протуберанца. Масштабная линейка: 100 мкм

Fig. 7. Morphological structure of the protuberances of *Impatiens parviflora*: 1 – longitudinal section of the prominence apex; 2 – transverse section of the prominence with a eustellitic ring of collateral bundles surrounding the core; 3, 4 – longitudinal sections of the prominence closer to the apex and closer to the base; 5, 6 – the course of the bundles from the hypocotyl vascular system into the prominences annular ridge at the prominence exit. Scale bar: 100 μ m

Протуберанцы у недотрог могут формироваться и выше гипокотиля – у *Impatiens noli-tangere* это удалось наблюдать при подтоплении, тогда как у двух других видов они формировались к осени, вопреки мнению Голубева [35], выше гипокотиля без контакта с водой и даже с почвой (рис. 8).

У характеризующихся в настоящей статье модельных видов коллеты лишены ризоидов, но,

по данным Е. Salisbury [18], виды с коллетами, покрытыми ризоидами, отнюдь не редкость: в его работе, посвященной пионерным растениям высыхающего ила, он приводит более десяти таких видов, сопровождая текст убедительными иллюстрациями.

На рис. 9 представлены коллеты с ризоидами у проростков некоторых наших модельных видов.



Рис. 8. Слева: Протуберанцы (Prot), сформированные на стеблях выше гипокотиля у *I. noli-tangere* (в условиях подтопления) и справа: у *I. parviflora* (без подтопления). Сходную картину можно наблюдать и у *I. glandulifera*

Fig. 8. Left: Protuberances (Prot) formed on the stems above the hypocotyl in *I. noli-tangere* (under flooded conditions) and on the right: in *I. parviflora* (without flooding). A similar picture can be observed in *I. glandulifera*

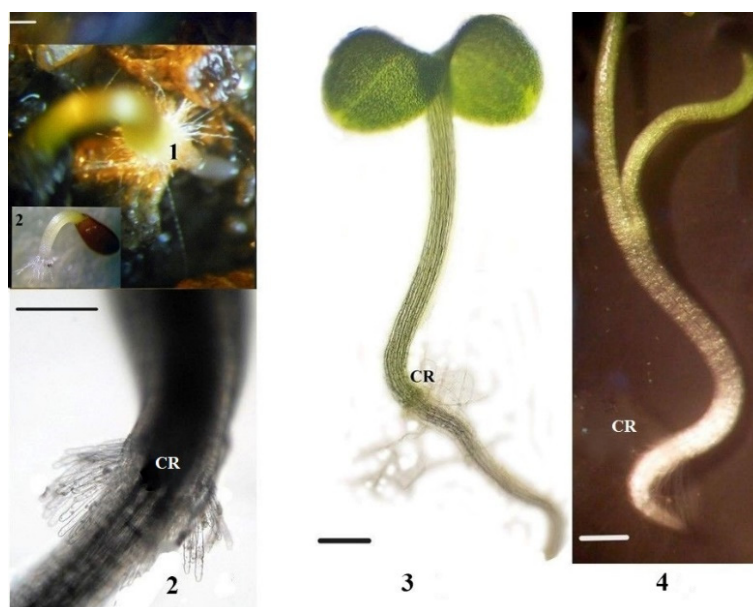


Рис. 9. Коллеты с ризоидами (CR) у проростков наших объектов: 1 – *Persicaria hydropiper*; 2 – *Myosurus minimus*; 3 – *Lythrum portula*; 4 – *Subularia aquatica*. Масштабная линейка: 100 мкм

Fig. 9. Collets with rhizoids (CR) in seedlings of our subjects: 1 – *Persicaria hydropiper*; 2 – *Myosurus minimus*; 3 – *Lythrum portula*; 4 – *Subularia aquatica*. Scale bar: 100 μ m

Для сравнения с гоморизными системами длиннопобеговых двудольных с ортотропными побегами рассмотрим морфологию и анатомию однолетника из класса однодольных семейства осоковых, а затем – вторично-гоморизные системы розеточных двудольных и видов с плагиотропными простратными побегами.

На рис. 10 представлены побеговая и очень слабая гоморизная корневая система *Eleocharis ovata*, которому, как и большинству других од-
нодольных из группы граминоидов, присущ

изомодульный тип роста [36] с накоплением в ходе роста чрезвычайно однотипных модулей, большинство которых у ситняга яйцевидного несут на верхушке колосовидное соцветие, но не несут настоящих листьев. Можно видеть (рис. 10) телескопический вариант структуры таких однотипных модулей, со стеблями, покрытыми снаружи клетками эпидермиса с частично склерифицированными (и потому окрашенными) наружными стенками и либо чешуевидными, либо влагалищными листьями.

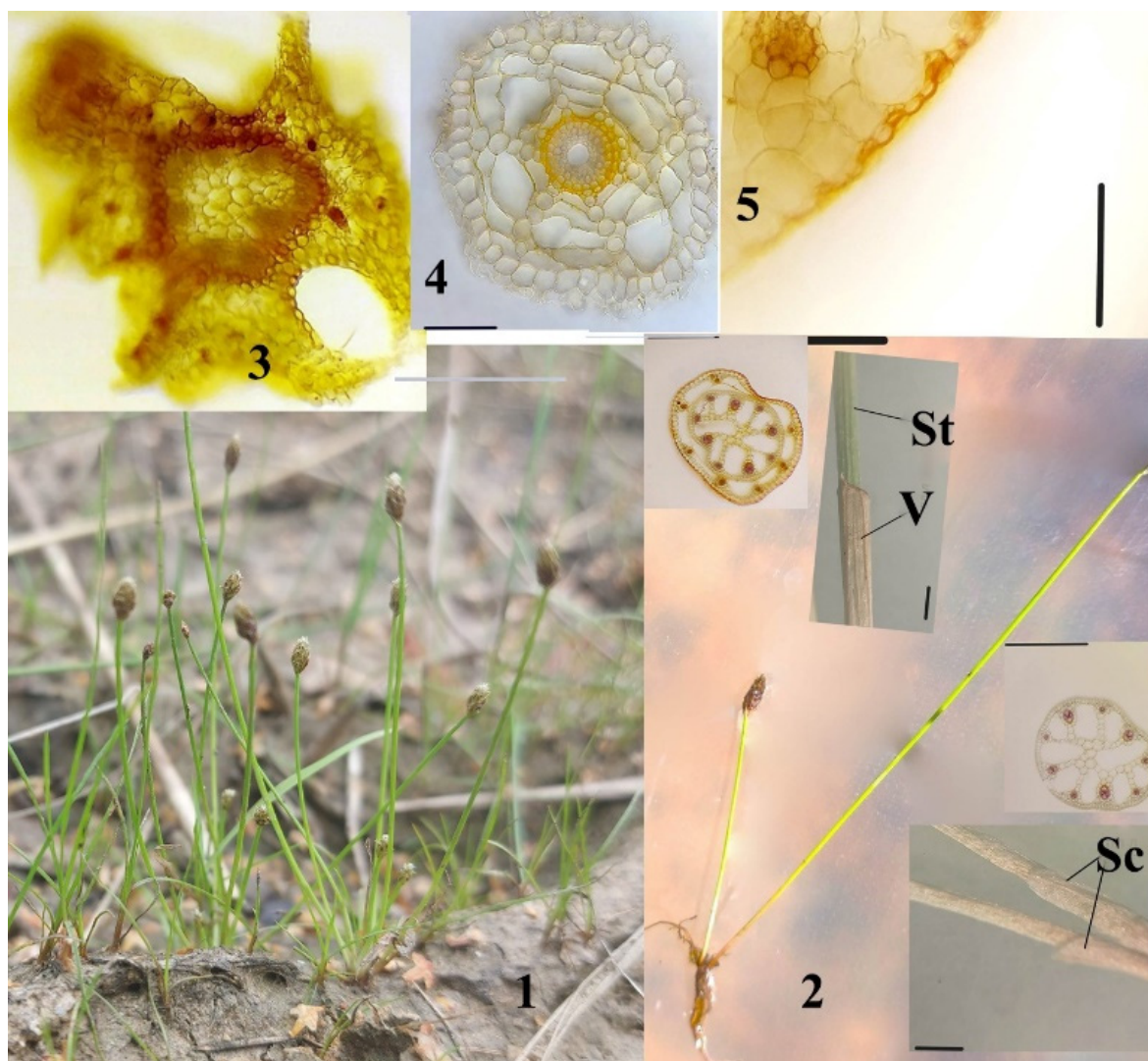


Рис. 10. Популяционный локус, составленный генеративными особями болотницы яйцевидной *Eleocharis ovata* (1); наименьшая по размерам особь из одного модуля; ее слабая гоморизная корневая система и анатомия: поперечный срез нижней части побега (телескопическая структура), влагалищный лист (V), стебель (St); верхняя часть модуля с чешуевидными листьями (Sc) и выше ее поперечный срез (2); поперечный срез через основание зоны кущения особи (3); поперечный срез корня (4); сектор поперечного среза влагалищного листа с эпидермисом и окрасившимися элементами частичного одревеснения оболочек эпидермальных клеток (5). Масштабная линейка: 100 мкм

Fig. 10. Population locus composed of generative individuals of the ovate marsh grass *Eleocharis ovata* (1): the smallest individual from a single module; its weak homorrhizal root system and anatomy: cross-section of the lower part of the shoot (telescopic structure), sheath leaf (V), stem (St); the upper part of the module with scale-like leaves (Sc) and a cross-section above it (2); cross-section through the base of the tillering zone of the individual (3); cross-section of the root (4); sector of the cross-section of the sheath leaf with epidermis and colored elements of partial lignification of the epidermal cell walls (5). Scale bar: 100 μ m

Морфологические детали гоморизии двудольных однолетников

Интересно отметить, что гоморизные однолетники представлены во многих семействах двудольных, где они могут реализовать различные версии гоморизии, выраженные морфологическими средствами, присущими тому или иному семейству. В качестве примера хорошо подходит род проломник – *Androsace*, в котором из обычных для нашей флоры четырех малолетних видов

этого рода гоморизия свойственна лишь одному проломнику нитевидному – *Androsace filiformis* (рис. 11,5), развивающему очень тонкие придаточные корни, подобные корням однодольных однолетников, таких как ситняг яйцевидный (см. рис. 10). На рис. 11 представлена полезная для сравнения в контексте нашего исследования информация о розетках аллоризного проломника северного – *Androsace septentrionalis* (рис. 11,1) с главным корнем и проломника нитевидного со вторично гоморизной корневой системой.

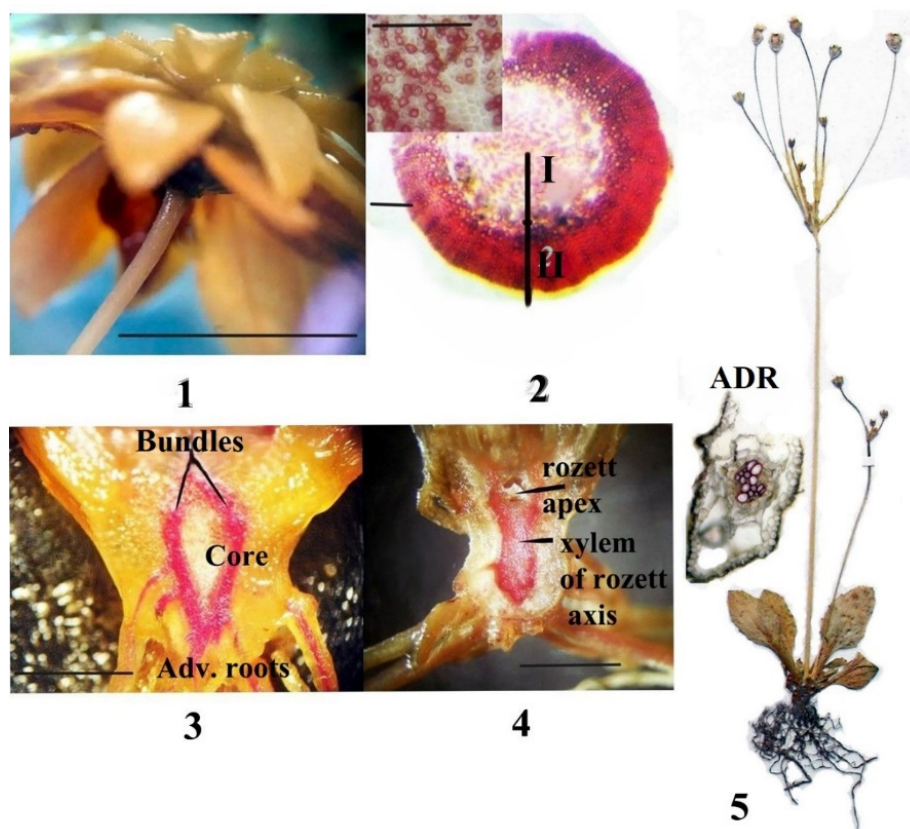


Рис. 11. Розетка проломника северного со стержневым корнем (1) поперечный срез этого корня (2), свидетельствующий о двулетности I и II (ксилохронология); продольный срез через розетку проломника нитевидного (3): Bundles – проводящие пучки, ответвляющиеся в придаточные корни (Adv. Roots), Core – сердцевина; и через розетку мышехвостника (4): rozett apex – апекс розетки; xylem of rozett axis – ксилема оси розетки; генеративная особь проломника нитевидного с гоморизной корневой системой (5); слева (ADR) поперечный срез придаточного корня с диархной первичной ксилемой и крупными полостями аэренхимы в коре. Масштабная линейка: 1 мм

Fig. 11. Northern rhizome rosette with a taproot (1) cross-section of this root (2), indicating biennial stages I and II (xylochronology); longitudinal section through Northern rhizome rosette (3): Bundles – vascular bundles branching into adventitious roots (Adv. Roots), Core – pith; and through the Myosotis rosette (4): rozett apex – rosette apex; xylem of rozett axis – xylem of rosette axis; generative Northern rhizome individual with a homorhizal root system (5); on the left (ADR) cross-section of an adventitious root with diarch primary xylem and large aerenchyma cavities in the cortex. Scale bar: 1 mm

На рис. 11,2 изображен поперечный срез главного корня проломника северного свидетельствующий, с учетом подходов ксилохронологии, о его двулетности [37, 38].

На рис. 11,3 изображен продольный срез через розетку проломника нитевидного, где отчетливо

заметно отхождение от слегка утолщенной из-за разросшейся сердцевины, розеточной оси тонких придаточных корней при полном уже отсутствии к этому моменту главного корня. Любопытно, что фитохимическое исследование видов рода проломник (*Androsace*) с учетом наличия

определенных тритерпеновых гликозидов и карисистематических данных позволило уточнить существовавшую до этого систему рода и выделить вид *A. filiformis* в новую для науки секцию *Filiformes* [39]. Нам же интересно отметить, что в ряду наших обычных европейских видов проломников, это единственный вид, у которого в соответствии с его гигрофильностью формируется вторично гоморизная система из одинаково тонких придаточных корней. При этом остальные три вида проломника нашей флоры (*A. septentrionalis*, *A. elongata*, *A. maxima*) явственно аллоризные.

На рис. 11,4 приведен продольный срез гипокотили и расположенной на его верхушке розетки *Myosurus minimus*. Показан слегка уплощенный, если не вогнутый, апекс розеточной

оси, а также вторичная ксилема оси гипокотили и розетки, от которой отходят придаточные гипокотильные корни, формирующие вторичную гоморизную систему этого гигрофильного зимующего однолетнего растения. На рис. 12,1–3 показано прорастание семени и начало формирования гоморизной корневой системы у *Myosurus minimus*, у которого главный корень прекращает рост очень рано, заменяясь придаточными корнями, способными ветвиться. Редко в условиях особо высокой влажности воздуха придаточные корни могут закладываться даже на цветоносе (рис. 13). Розетки с разросшимися в толщину и сохраняющимися на протяжении всей жизни особей гипокотилиями и с розеточными и гипокотильными придаточными корнями гоморизных систем можно видеть на рис. 14.

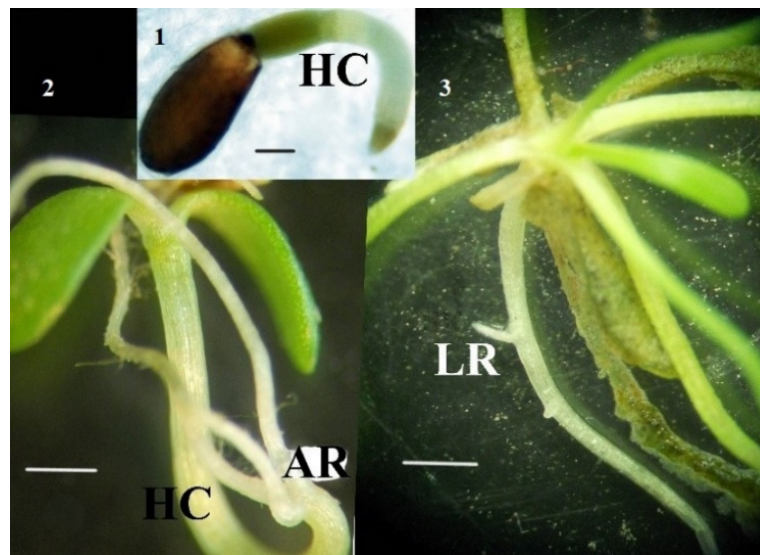


Рис. 12. Прорастание и начало формирования гоморизной корневой системы у мышехвостника *Myosurus minimus* (HC – гипокотиль появляющегося проростка; AR – адвентивные (придаточные) корни; LR – боковые корни на одном из придаточных корней). Масштабная линейка: 100 мкм

Fig. 12. Germination and the beginning of the formation of a homorhizal root system in the mouse-tail *Myosurus minimus* (HC – hypocotyl of an emerging seedling; AR – adventitious roots; LR – lateral roots on one of the adventitious roots). Scale bar: 100 μ m

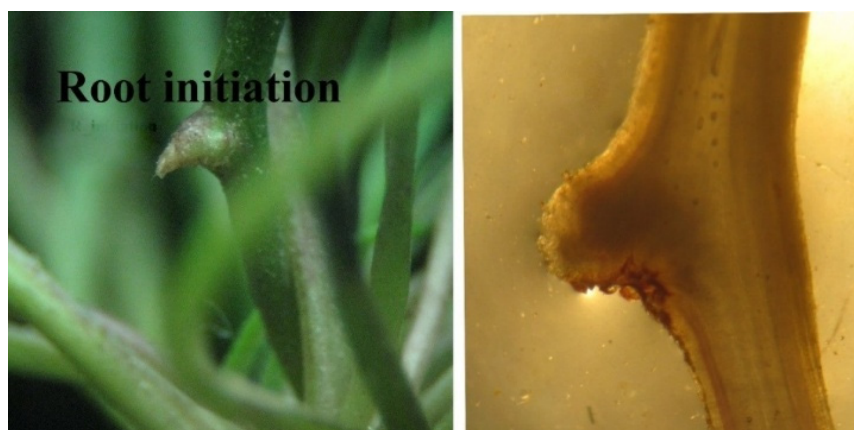


Рис. 13. Заложение придаточного корня (root initiation) на цветоносе *Myosurus minimus*

Fig. 13. Adventive root initiation on the peduncle of *Myosurus minimus*

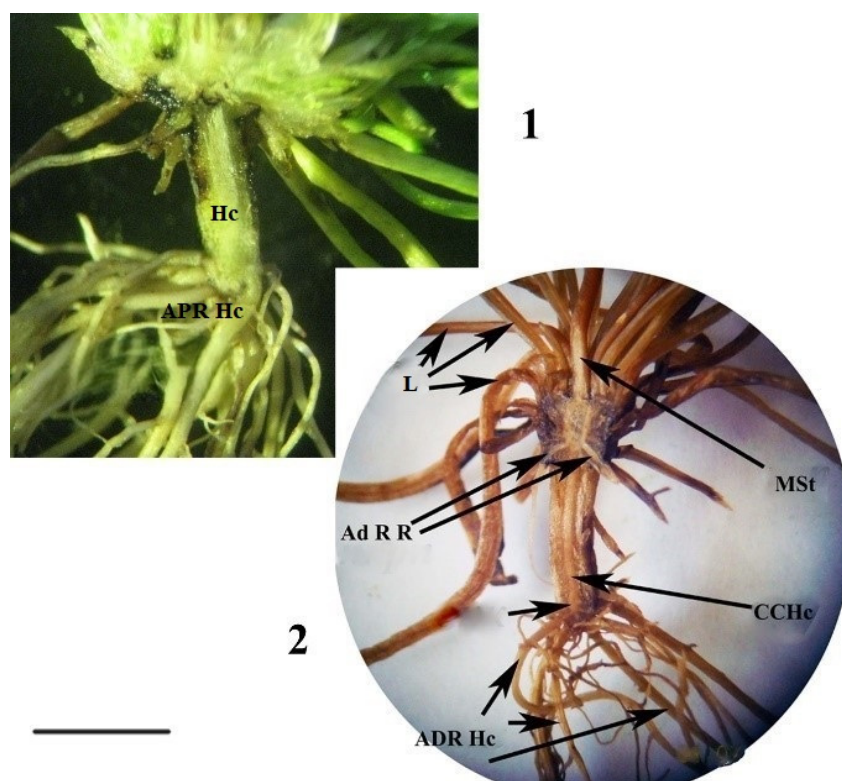


Рис. 14. Разросшийся в толщину из-за сердцевины гипокотиль Hc с гипокотильными придаточными корнями (ADR Hc) у *M. minimus* (1); анатомия розетки с гипокотилем (L – розеточные листья; Mst – сердцевина стебля; Ad R R – розеточные проводящие пучки в адвентивные (придаточные) корни; CCHc – центральный цилиндр гипокотилия; ADR Hc – гипокотильные придаточные корни мощной генеративной особи (2). Масштабная линейка: 1 мм

Fig. 14. A hypocotyl Hc thickened by the pith with hypocotyl adventitious roots (ADR Hc) in *M. minimus* (1); anatomy of a rosette with a hypocotyl (L – rosette leaves; Mst – stem pith; Ad R R – rosette vascular bundles into adventitious roots; CCHc – central hypocotyl cylinder; ADR Hc – hypocotyl adventitious roots of a vigorous generative individual (2). Scale bar: 1 mm

У двудольных растений первичный корень (radicle) возникает экзогенно, а у однодольных, иногда например у злаков, эндогенно, окруженный чехлом поверхностной ткани – coleorизой. По мнению И. Г. Серебрякова [9], лишь образование coleоризы дает возможность четко отграничить у злаков корни от остальных органов проростка, а у двудольных, как мы видели на примере недотроги обыкновенной, в природе антоцианом окрашены, помимо наружных клеток гипокотилия, и кончики всех корней, отходящих горизонтально от якоревидно расширенной «пластинки» в нижней части гипокотилия проростка. При этом каждый из них в ходе роста формирует зону корневых волосков (трихальную зону), что особенно хорошо заметно на рис. 3.

При эндогенном заложении корней в стебле их зачатки ориентируются перпендикулярно к продольной оси материнского побега. В этом положении они сохраняются, дальше углубляясь в субстрат и лишь затем изменяют направление своего роста. Но в некоторых случаях у некоторых видов растений, к примеру у *Lycopersicon*, изменение направления роста происходит

еще в коре, и тогда корни растут как «коровые корни» или «внутренние корни, выходя наружу на значительном удалении от места их возникновения» [9]. На рис. 15 можно видеть, что такие «внутренние корни» могут формироваться и у ряда однолетних цветковых (*Myosurus minimus* и *Subularia aquatica*).

Если главный корень прекращает рост, не ветвясь, полностью и так рано, что уже у несущего семядоли проростка его торможение роста или отмирание сразу же стимулируют формирование преимущественно гипокотильных придаточных корней, которые могут ветвиться как у *Myosurus minimus*, то возможны варианты, когда эти корни очень сходны и не ветвятся (как у *Subularia aquatica*, см. ниже) или когда очень рано начавшие рост придаточные корни формируются на частично или полностью распростертом простратном стебле, как у *Lythrum portula*, *Elatine hydropiper*, или на столонах, как у *Limosella aquatica*, и могут ветвиться. Рассмотрим формирование гоморизных систем на примере остальных наших объектов, относящихся по габитусу к несколько различающимся жизненным формам.

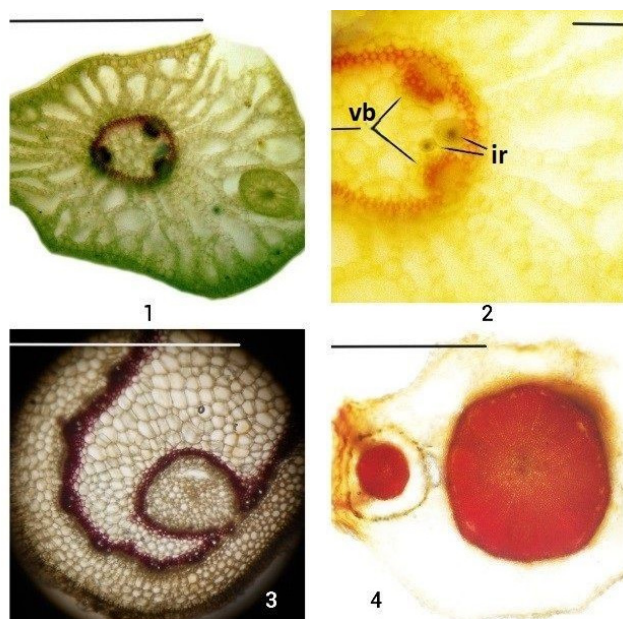


Рис. 15. Внутренние корни (ir) у *Subularia* (1, 2), недотроги обыкновенной (внутренний протуберанец) (3) и мышехвостника (4). Масштабная линейка: 1 мм

Fig. 15. Internal roots (ir) in *Subularia* (1, 2), *Impatiens noli-me-tangere* (internal protuberance) (3), and *Myosotis* (4). Scale bar: 1 mm

**Гоморизные системы у видов
с простратными укореняющимися
в узлах главными побегами или столонами**

Бутерлак портулаковый – единственный из наших объектов, который, проявляя диморфизм, встречается в природе в виде двух вариантов

биоморф, причем наземная форма может быть как с ортотропными почти прямостоячими побегами и сохраняющимся одним главным корнем, так и с распростертыми побегами, мелкими супротивными листьями и появляющимися из узлов по одному придаточными корнями (рис. 16).

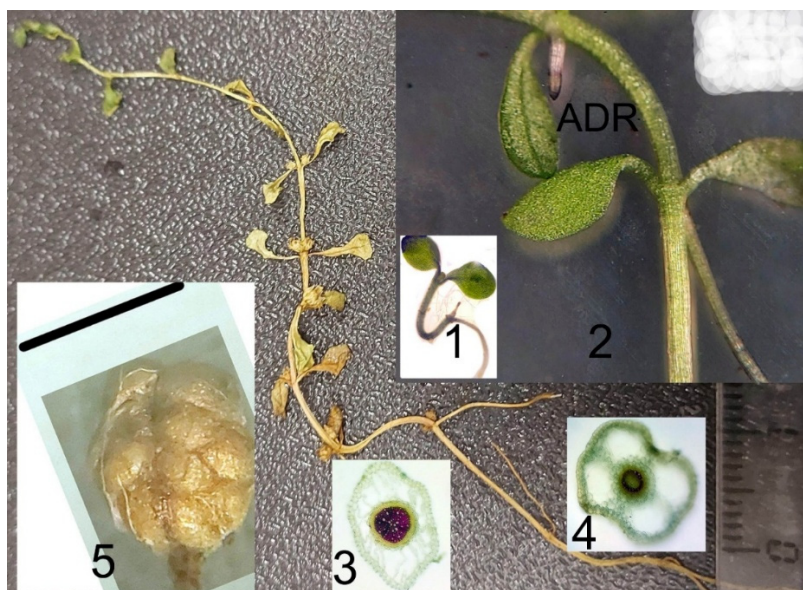


Рис. 16. Водная форма бутерлака. Проросток бутерлака (1) с прекратившим рост главным корнем (на рисунке ориентирован вверх) и первым крупным придаточным корнем (ориентирован вниз). Генеративные особи бутерлака с простратным неветвящимся (слева) и ветвящимся приподнимающимся (справа) главными стеблями, укореняющимися придаточными корнями (ADR) в узлах, плод с семенами (5) и поперечный срез корня (радиальная лизигения – 3) и стебля (4) с четырьмя крупными воздухоносными полостями в кортексе. Придаточные корни в узлах образуются по одному, а размер междоузлий зависит от непосредственных экологических условий произрастания (водная форма или наземная)

Fig. 16. Aquatic form of water purslane. A water purslane seedling (1) with a ceased growth of the main root (oriented upward in the figure) and the first large adventitious root (oriented downward). Generative specimens of water purslane with a spread unbranching (left) and branching ascending (right) main stems, rooting adventitious roots (ADR) at the nodes, a fruit with seeds (5) and a cross section of the root (radial lysigeny – 3) and stem (4) with four large air cavities in the cortex. Adventitious roots at the nodes are formed one at a time, and the size of the internodes depends on the immediate environmental conditions of growth (aquatic or terrestrial form)

Генеративные особи водной и наземной форм *Lythrum portula* представлены на рис. 16, 17. Показано, как рано могут прекращать рост формирующийся в ходе прорастания главный корень проростка и трогаться в рост придаточные корни. Обращает на себя внимание и очень сильно развитая аэренхима как в стеблях (четыре крупных воздухоносных полости), так и

в корнях (радиальная лизигения). Благодаря прозрачности стенки зрелого плода видно, что плод коробочка плотно заполнен мелкими (0,09 мг) семенами, каждое из которых имеет одну плоскую и одну выпуклую стороны. Число семян, формирующихся в плоде, можно определить из-за прозрачности стенки достаточно точно.



Рис. 17. Наземная форма бутерлака

Fig. 17. Ground form of water purslane

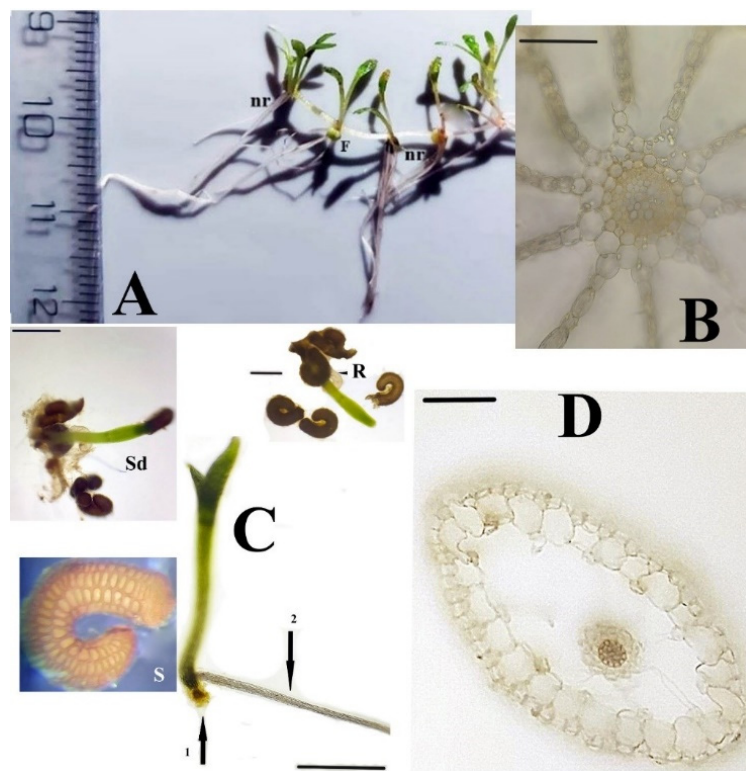


Рис. 18. Генеративная особь повойничка перчатого *Elatine hydropiper* с укореняющимися новыми раметами (nr) и цветком F (A); поперечный срез стебля с его центральным цилиндром (радиальная лизигения) (B); семя (S) с имеющей своеобразную скульптуру кожурой (C), появление первой семядоли (Sd) проросток с главным корнем, прекратившим рост (R) и первым придаточным корнем (2); поперечный срез придаточного корня с ризодермой, однослойной гиподермой (радиальная лизигения в кортексе) (D). Масштабная линейка: 100 мкм

Fig. 18. A generative specimen of the pepper plant *Elatine hydropiper* with rooting new ramets (nr) and a F flower (A); a cross-section of the stem with its central cylinder (radial lysigenous) (B); a seed (S) with a uniquely sculptured seed coat (C), the emergence of the first cotyledon (Sd); a seedling with a main root that has ceased growing (R) and the first adventitious root (2); a cross-section of an adventitious root with rhizodermis and a single-layer hypodermis (radial lysigenous in the cortex) (D). Scale bar: 100 μ m

На рис. 18 представлена генеративная особь повойничка (*Elatine hydropiper*), ранние этапы его онтогенеза, начиная с чрезвычайно мелких семян (0,06 мг), имеющих характерную изогнутую форму и очень характерную скульптуру семенной кожуры. Проросток вскоре после прорастания начинает формировать первый придаточный корень, поскольку главный корень прекращает рост и отмирает. На горизонтально простертом главном побеге от узлов формируются немногочисленные дочерние розетки, укореняющиеся небольшими пучками белых придаточных корней и приступающие к формированию генеративных структур – сидячих одиночных цветков. Представленные на рисунке анатомические срезы стебля демонстрируют радиальную лизигению, особенно хорошо заметную на более крупном срезе центрального цилиндра. Такая же радиальная лизигения фигурирует в кортексе на поперечном срезе придаточного корня, у которого имеется однослойная гиподерма из более крупных, чем в ризодерме, клеток и очень мелкий проводящий пучок в центре. Отмеченные у наших объектов как у водных, так и околоводных, варианты аэренхимы хорошо иллюстрируют, как решаются у них проблемы аэрации всех вегетативных органов.

Генеративная особь *Limosella aquatica* с укорененными дочерними розетками на столонах представлена на рис. 19, 1. У проростка этого вида, развивающего коллет с ризоидами, ветвящиеся придаточные корни на главном побеге, образуются очень рано, а их биомасса у генеративных особей обычно превосходит биомассу надземных органов. Кроме таких корней, формируемых на главном побеге, столоны в местах расположения дочерних розеток укореняются ветвящимися придаточными корнями самостоятельно, способствуя как поступлению элементов минерального питания, так и закреплению растения в типичных для него прибрежных местообитаниях с частым механическим воздействием воды на заплесках. Быстрое формирование гоморизной системы, как и удивительно быстрый переход в генеративное состояние, можно рассматривать как залог успешного выживания *Limosella aquatica* в условиях высоких рисков от непредсказуемого изменения влажности в ее местообитаниях. Поперечный срез столона указывает на наличие в нем, помимо полостей аэренхимы в кортексе и клеток с хлоропластами, механической ткани, что может быть полезным при произрастании в придорожных лужах, где возможно влияние фактора вытаптывания.

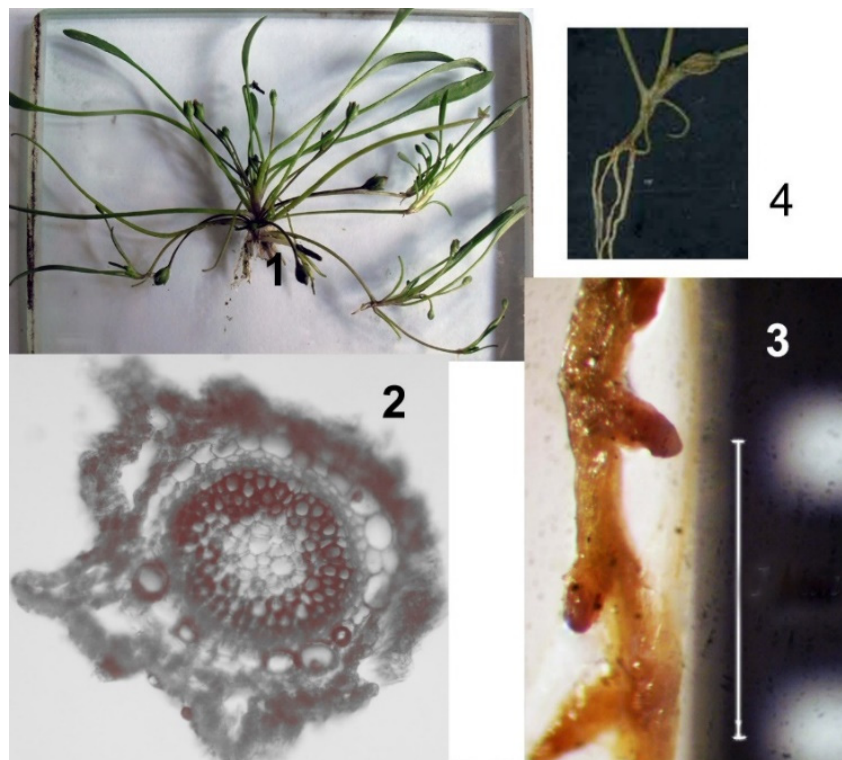


Рис. 19. Генеративная особь *Limosella* с укорененными столонами (1); поперечный срез столона (2); ветвление придаточного корня (3); формирование гоморизной системы (ранняя стадия) у проростка лужницы (4). Масштабная линейка: 1 мм

Fig. 19. Generative *Limosella* specimen with rooted stolons (1); cross-section of a stolon (2); branching of an adventitious root (3); formation of the homorhizal system (early stage) in a marsh grass seedling (4). Scale bar: 1 mm

Однолетним растением, «вобравшим» в себя в ходе эволюции все признаки, вроде бы не характерные для однолетних растений выглядит *Subularia aquatica*, позволяя превозмочь все основные стереотипы.

При высокой требовательности огромного большинства однолетних растений к условиям освещения она, являясь розеточным растением, произрастает на дне олиготрофных озер с неминимумом в таком местообитании ослаблением интенсивности света. Проблема обеспечения достаточной концентрацией двуокиси углерода тоже решается весьма своеобразно. Корни гоморизной кистекорневой системы способны не только выполнять заведомо свойственные корням функции закоривания и поглощения элементов минерального питания, но в данном случае, как было отмечено еще Л. А. Курсановым [40] и функцию поглощения углерода из осадочных частиц, опускающихся на дно водоема (что и наблюдается у *Subularia*, как и у прочих представителей экологической группы «изоэтиды», к которой она принадлежит). Здесь нам предоставляется

возможность преодолеть и еще один вариант стереотипа, связанного с систематическим положением объектов. В семействе Brassicaceae с его своеобразной биохимией, к которому принадлежит *Subularia aquatica*, в отличие от других семейств, по данным литературы, микориза образуется очень редко ~ 8 % видов, но у нее микориза имеется, решая таким образом еще одну проблему, связанную с бедностью воды элементами минерального питания в олиготрофных озерах. У водных и околоводных однолетников из группы изоэтиды, по-видимому, нередко формируется микориза, выявляемая специальным окрашиванием трипаном голубым в лакто-глицероле. Именно таким методом, помимо подтверждения констатированного в литературе наличия микоризы у шильницы водной [41], микориза была выявлена нами у *Elatine hydropiper* в форме везикул и арбускул (рис. 20), что должно способствовать преодолению стереотипного представления об отсутствии микоризы у водных, и особенно у водных однолетних растений.

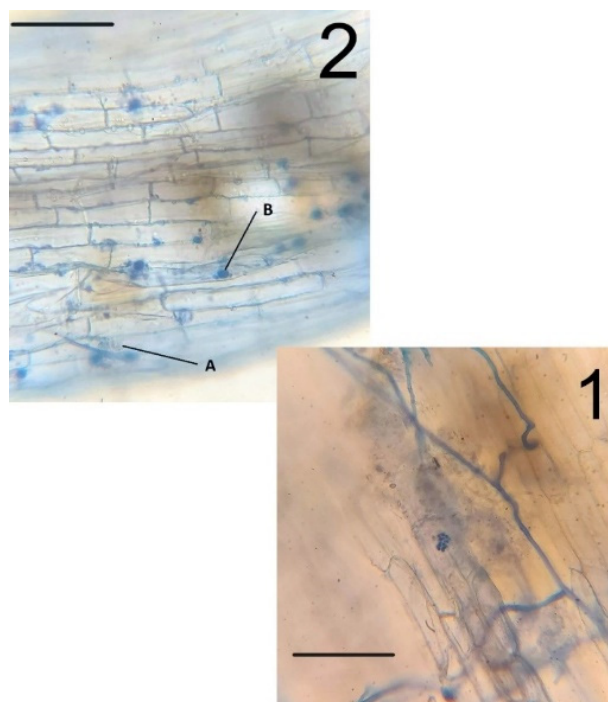


Рис. 20. Микориза в корнях шильницы (1) и повойничка (2). Масштабная линейка: 100 мкм

Fig. 20. Mycorrhiza in the roots of awl (1) and scaly-leaved rhizomes (2). Scale bar: 100 μ m

Морфологию и анатомию *Subularia aquatica* можно анализировать по материалам на рис. 20, наблюдая обратный конус оси главного розеточного побега с многочисленными белыми прямыми неветвящимися одинаковыми по виду (очевидная гоморизия) придаточными корнями, отходящими как от узлов, так и от междоузлий стебля. На поперечном срезе в нижней части конуса стебля (рис. 21) видно отхождение

придаточных корней от центрального цилиндра с лигнифицированной и потому прокрашившейся эндодермой. Помимо придаточных корней, отходящих от оси под прямым углом, нередко случаи, когда они растут первое время через соседние ткани под иными углами, попадая в пределы поперечного среза образующего их органа, и тогда вслед за Serebryakov [9] их можно именовать внутренними.

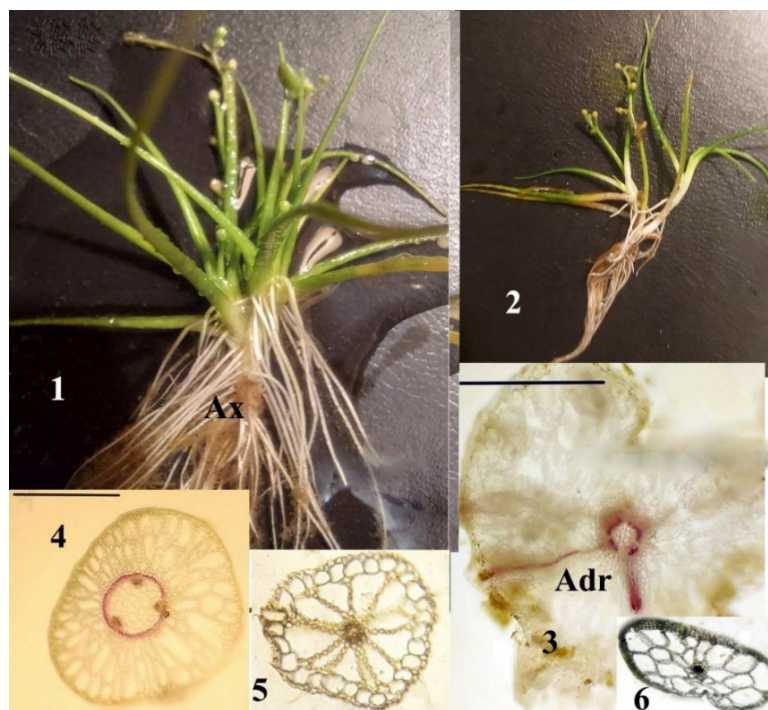


Рис. 21. Морфология и анатомия шильницы водной *Subularia aquatica*:

1 – генеративная особь *Subularia* Ax – ось розетки; 2 – крайне редкий случай разветвления надвое особи *Subularia* с самостоятельным укоренением каждого из двух фрагментов придаточными корнями; 3 – поперечный срез в нижней части главной оси особи с отхождением от центрального цилиндра двух придаточных корней (Adr); 4 – поперечный срез стебля цветоносного побега с корой, заполненной сотоподобной аэренхимой и тремя проводящими пучками в центральном цилиндре; 5 – поперечный срез придаточного корня, окруженного двуслойной ризодермой в центре и слабо выраженными проводящими тканями центрального цилиндра (радиальная лизигения); 6 – поперечный срез розеточного листа, заполненный схизогенной сотоподобной аэренхимой. Масштабная линейка: 100 мкм

Fig. 21. Morphology and anatomy of the water owl *Subularia aquatica*: 1 – generative *Subularia* specimen.

Ax – rosette axis; 2 – an extremely rare case of a *Subularia* specimen branching in two, with each of the two fragments independently rooting with adventitious roots; 3 – cross-section through the lower part of the main axis of the specimen with two adventitious roots (Adr) extending from the central cylinder; 4 – cross-section of the stem of a flowering shoot with bark filled with honeycomb-like aerenchyma and three vascular bundles in the central cylinder; 5 – cross-section of an adventitious root surrounded by a two-layered rhizoderm in the center and poorly defined vascular tissues of the central cylinder (radial lysigeny); 6 – cross-section of a rosette leaf filled with schizogenous honeycomb-like aerenchyma. Scale bar: 100 μ m

Кроме мощной генеративной особи *Subularia aquatica* с кистекорневой системой (рис 20,1) можно наблюдать крайне редкий случай разветвления надвое особи *Subularia* с самостоятельным укоренением каждого из двух фрагментов придаточными корнями (рис. 20,2). Ось розетки густо покрыта белыми неветвящимися придаточными корнями, причем часть этих корней располагается выше по оси расположенных здесь же листьев. На поперечном срезе, сделанном в нижней части главной оси особи, видно отхождение от центрального цилиндра проводящих пучков двух придаточных корней. Поперечный срез стебля генеративного побега имеет кору, заполненную сотоподобной аэренхимой, и центральный цилиндр с тремя коллатеральными проводящими пучками, внедряющимися своими слабо развитыми ксилемными частями

в паренхимную сердцевину. На поперечном срезе придаточного корня, окруженного двуслойной ризодермой, просматривается радиальная лизигения и слабо выраженные проводящие ткани центрального цилиндра. Поперечный срез розеточного листа заполнен расположенной вокруг проводящего пучка жилки схизогенной сотоподобной аэренхимой.

Перечень стереотипов

Для наиболее краткого обозначения и рассмотрения стереотипов, которые следует учитывать, анализируя биоморфологию однолетних растений, процитируем данную Ю. В. Гамалеем [37], обосновавшим до того представления о сценарии колонизации суши растениями в ассоциации с бактериями и микоризными грибами,

характеристику элементов сценария частичной деколонизации суши, которая была связана с возвратом растений в водную среду (появлением вторично-водных или погруженно-водных растений). По Ю. В. Гамалею [37], в ходе редукции растительного покрова в холодном и аридном климате неогена имели место обратные освоению суши процессы: утрата микоризы, корневого питания, сосудов ксилемы, устьичного аппарата, кутикулы, транспирации. К этому следует добавить уже упомянутый выше ведущий свое начало от работ К. Goebel (1929–1933) стереотип представления только о стержнекорневых вариантах корневых систем однолетников и о систематике микоризных видов.

В процессе развития широких сравнительных исследований микоризы список наземных растений, обеспеченных ею, постепенно разрастался, и в конце концов выяснилось, что среди немногих в целом исключений, которым не свойствен симбиотический контакт с грибами, крупной группой являются только погруженно-водные растения [42], а среди семейств цветковых самый низкий процент микоризных видов выявлен у крестоцветных (8 %).

Заключение

Тот факт, что гоморизные системы встречаются у двудольных однолетников значительно реже, чем аллоризные, не дает оснований игнорировать, да и просто даже недооценивать наличие гоморизии у некоторых из них. Нет никаких обоснованных поводов называть вторично гоморизные однолетние растения стержнекорневыми, как это в рамках упомянутого стереотипа делает П. Ю. Жмылев [43]. Даже объективно полагая, что в экономике однолетнего растения корням как структурам, лишенным хлорофилла и потребляющим ассимиляты, но не участвующим непосредственно в их созидании, закономерно ожидать некоторое снижение роли корневых систем, не учитывать нормальное функционирование двудольных гоморизных однолетников и называть их стержнекорневыми, конечно же, недопустимо.

Для двудольных однолетников формирование гоморизной системы придаточных корней в достаточной степени естественно, а у некоторых из них главный корень вообще не выражен (как у недотроги обыкновенной, рассмотренной выше) или прекращает рост на самых ранних стадиях онтогенеза. Нет никаких оснований называть вторично гоморизные однолетние растения стержнекорневыми, как это в рамках упомянутого стереотипа указано в литературе [43]. Вторичная гоморизия характерна в наибольшей

степени водным и околородным однолетниками, произрастающим в условиях влажных поверхностных почвенных горизонтов. Не редко очень рано, буквально сразу после прорастания, придаточные корни начинают развиваться на гипокотиле, формируя кистекорневую систему как у *Subularia aquatica* (см. рис. 19).

Варианты аэренхимы у объектов исследования

В соответствии с несколько повышенной влажностью как особенностью местообитаний наших объектов в их внутренней структуре находим разные варианты запасаания воздуха в виде аэренхимы. Объем, занимаемый этой тканью в теле растения, равно как и строение, форма и пути формирования различны. Терминология и варианты классификаций типов аэренхимы наиболее подробно разработаны зарубежными учеными. В них учтены как морфологические детали строения, так и пути формирования. В ряде работ использован термин экспансиогения, подразумевающий формирование лакун, наполненных воздухом, путем раздвигания имеющихся клеток соседних тканей, происходящего без повреждения их стенок. В отечественной литературе принят термин схизогения, одним из вариантов которой выступает сотоподобная схизогения (*honeycomb schizogenie*) с характерными шестиугольными клетками, заполняющими либо кору, либо, что значительно реже, место сердцевины в центральном цилиндре осевых органов или пластинке листа. По форме клеток выделяют обычно и типы лизигении либо тангентальную, либо радиальную.

При анализе поперечных срезов осевых органов наших объектов выявлены следующие различные типы (варианты) аэренхимы:

- у двудольных: тангентальная сотоподобная схизогенная аэренхима в корнях и стеблях; радиальная лизигенная (в корнях); колесовидная (в корнях), сквозная трубчатая (в стеблях);

- у однодольных: тангентальная паутинообразная (в корнях) сквозная трубчатая (в стеблях).

В структуре одного и того же органа может быть представлен не один тип аэренхимы. Так, на поперечном срезе оси розетки у *Subularia aquatica* можно видеть поперечные срезы сформированных там внутренних придаточных корней, расположенных в центральном цилиндре среди паренхимных клеток сердцевин.

Нередко формирующейся морфологической структурой у однолетников, особенно предпочитающих влажные и переувлажненные (вплоть до водных) местообитания, является коллет (коллар) как несколько вздутый участок

гипокотили на границе с главным корнем в его двух вариантах с ризоидами или без них. Важно также подчеркивать отличие ризоидов коллета от формирующихся позже корневых волосков, отходящих только от трихобластов, чередующихся с атрихобластами, а не от каждой клетки наружного слоя ризодермы. Покрытому ризоидами коллету обычно приписывают функцию обеспечения правильной гравитропической ориентации проростка на субстрате, что может иметь особое значение при произрастании в толще воды. По нашему мнению, уже пора включать коллет как заслуживающую внимания морфологическую структуру в учебную литературу по ботанике на спецкурсах в вузах.

Корни гоморизной кистекорневой системы способны не только выполнять заведомо своиственные корням функции закоривания и поглощения элементов минерального питания, но иногда и функцию поглощения углерода из осадочных частиц, опускающихся на дно водоема (у *Subularia aquatica*, как и у прочих представителей экологической группы «изоэтиды»). Здесь

нам предоставляется возможность преодолеть и еще один вариант стереотипа, связанного с систематическим положением объектов – семейство Brassicaceae, к которому принадлежит *Subularia aquatica*, фигурирует среди таковых, у которых микориза образуется очень редко ~ 8 % видов.

У водных и околководных однолетников из этой группы, по-видимому, микориза формируется нередко и может быть достоверно выявлена специальным окрашиванием трипаном голубым в лактоглицероле. Таким методом, помимо подтверждения констатированного в литературе [42] наличия микоризы у шильницы, микориза в форме везикул и арбускул была выявлена нами у повойничка *Elatine hydropiper* (рис. 20), что должно способствовать преодолению стереотипного представления об отсутствии микоризы у водных, и особенно у водных однолетних растений и видов крестоцветных. Заслуживает внимания в данном случае и сопряжение наличия микоризы с чрезвычайной мелкосемянностью повойничка.

Список литературы

1. Марков М. В. К изучению полушниковых олиготрофных озер Тверской области: фотосинтезирующая биота как индикатор их трофического статуса // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017. Vol. 2. С. 1–19.
2. Таршис Л. Г., Мамаев С. А. Идентификация таксономической принадлежности подземных органов высших сосудистых споровых растений по комплексу структурных признаков // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2007. Т. 16, № 1-2. С. 115–122.
3. Марков М. В., Юсуфова В. З., Шестова Т. А., Грушенков Д. О. Разнообразие корней и корневых систем у малолетних растений класса Двудольных // Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология. 2021. Т. 2. С. 107–133.
4. Марков М. В. О неблагоприятной ситуации, сложившейся в отечественной биоморфологии // Бюл. МОИП. 2022. Т. 127, № 6. С. 33–37.
5. Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 3. Теория интегральной соматической эволюции. М. : Тривант, 2020. 674 с.
6. Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. С. 146–205.
7. Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М. : Изд-во Акад. наук СССР, 1963. 196 с.
8. Halle E., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin : Springer-Verlag, 1978. 312 p.
9. Серебрякова Т. И. Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М. : Наука, 1979. 268 с.
10. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. : Советская Наука, 1952. 371 с.
11. Казакевич Л. И. Материалы к биологии растений Юго-Востока России // Изв. Саратовской обл. с.-х. опытн. станции. 1922. Т. 34, № 3-4.
12. Голубев В. Н. Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений // Ботанический журнал. 1957. Т. 42, № 7. С. 1155–1072.
13. Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Воронеж : Изд-во Воронежского ун-та, 1962. 511 с.
14. Казакевич Л. И. Экология корневых систем. Саратов : Отчет отд. Прикладной ботаники Саратовской обл. с.-х. опыт. станции за 1924 год, 1925. 50 с.
15. Серебряков И. Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюл-летень МОИП. 1955. Т. 29. С. 71–91.
16. Марков М. В., Юсуфова В. З. К анатомии и морфологии коллета как особой структуры у проростков некоторых видов растений // Труды IX Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (К 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова). 2014. Т. 2. С. 306–309.
17. Parsons R. F. Hypocotyl hairs: an historical perspective // Aust J Bot. 2009. Vol. 57. P. 106–108.
18. Sundberg M. D. Vascular development in the transition region of *Populus deltoides* Bartr. ex Marsh. Seedlings // Amer. J. Bot. 2011. Vol. 70. P. 735–743.
19. Salisbury E. J. Vegetation of drying mud and retarded germination // The Naturalist. 1921. Vol. 332. P. 365–366.

20. Tillich H.-J., Cribb P. J., Cutler P. J., Humphries D. F. Seedlings and systematics in monocotyledons // *Monocotyledons: systematics and evolution*. Kew. 1995. P. 303–352.
21. Sokoloff D. D., Remizova M. V., Conran G. J. [et al.]. Embryo and seedling morphology in *Trithuria lanterna* (Hydatellaceae, Nymphaeales) // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2008. P. 1–23.
22. Diet A., Brunner S., Ringli C. The enl mutants enhance the lrx1 root hair mutant phenotype of *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell Physiology*. 2004. Vol. 45. P. 734–741.
23. Galway M. E. Root hair cell walls: filling in the framework // *Canadian Journal of Botany*. 2006. Vol. 84. P. 613–621.
24. Derbyshire P., McCann M., Roberts K. Restricted cell elongation in *Arabidopsis hypocotyls* is associated with reduced average pectin esterification level // *BMC Plant Biology*. 2007. P. 31.
25. Sundberg M. D. Vascular development in the transition region of *Populus deltoides* Bartr. ex Marsh. Seedlings // *Amer. J. Bot.* 1983. Vol. 70. P. 735–743.
26. Parsons R. F. Hypocotyl hairs: an historical perspective // *Australian Journal of Botany*. 2009. Vol. 57, № 2. P. 106–108.
27. Sliwinska E., Mathur J., Bewley J. D. Synchronously developing collet hairs in *Arabidopsis thaliana* provide an easily accessible system for studying nuclear movement and endoreplication // *J. Exp. Bot.* 2012. Vol. 63, № 2. P. 695–709.
28. Ellenberg H. *Ziegerwerte der Gefaspflanzen Mitteleuropas* // *Scripta geobotanica*. Gottingen. 1974. Vol. 9. 197 p.
29. Рычин Ю. В. Флора гигрофитов. М. : Советская наука, 1948. 448 с.
30. Compton R. H. Theories of anatomical transition from root to stem // *New Phytologist*. 1912. Vol. 11. P. 13–25.
31. Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Воронеж : Изд-во Воронежского ун-та, 1962. 511 с.
32. Schweingruber F. H., Börner A., Schulze E.-D. *Atlas of stem anatomy in herbs, shrubs and trees*. Springer, 2011. Vol. 1. P. 123–142
33. Сырейщиков Д. П. Иллюстрированная флора Московской губернии / под ред. М. Петунникова. М., 1908. 102 с.
34. Hatcher P. E. *Impatiens noli-tangere* L. // *Journal of Ecology*. 2003. Vol. 91, № 1. P. 147–167.
35. Кондратьева-Мельвиль Е. А. Развитие структуры в онтогенезе однолетнего двудольного растения // *Труды Ленинградского общества естествоиспытателей*. 1979. Т. 74, № 3. 115 с.
36. Голубев В. Н. Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений // *Ботанический журнал*. 1957. Т. 42, № 7. С. 1155–1072.
37. Марков М. В. Популяционная биология растений : учеб. пособие. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. 387 с.
38. Гамалей Ю. В. Происхождение сосудов и сосудистых растений // *Ботанический журнал*. 2011. Т. 96, № 7. С. 809–825.
39. Марков М. В., Грушенков Д. О., Попова В. В., Толченникова И. О. К определению возраста и ритма роста малолетних растений по анатомическому строению их корней // *Проблемы популяционной биологии : материалы XII Всерос. популяционного семинара памяти Н. В. Глотова (1939–2016)*. Йошкар-Ола, 2017. С. 148–151.
40. Куваев В. Б., Пирожкова Н. М. Вопросы систематики рода *Androsace* (Primulaceae) // *Ботанический журнал*. 1987. Т. 72, № 7. С. 948–959.
41. Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А., Мейер К. И., Уранов А. А. *Ботаника. Т. 1: Анатомия и морфология*. М. : Изд. Минпрос. РСФСР, 1951. 420 с.
42. Koske R. E., Gemma J. N. A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas // *Mycol. Res.* 1989. Vol. 92. P. 486–505.
43. Каратыгин И. В. Козволюция грибов и растений. СПб. : Труды БИН. Новая серия, 1993. 99 с.
44. Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Морозова О. В. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области. Дубна : Государственный университет Дубна Московской области, 2017. 325 с.

References

1. Markov M.V. Towards the study of semi-snow oligotrophic lakes in the Tver region: photosynthetic biota as an indicator of their trophic status. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017;2:1–19. (In Russ.)
2. Tarshis L.G., Mamayev S.A. Identification of the taxonomic affiliation of underground organs of higher vascular spore plants based on a complex of structural features. *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii = Samara Luka: Problems of regional and global ecology*. 2007;16(1-2):115–122. (In Russ.)
3. Markov M.V., Yusufova V.Z., Shestova T.A., Grushenkov D.O. Diversity of roots and root systems in small plants of the class Dicotyledons. *Vestnik TvGU. Seriya: Biologiya i ekologiya = Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2021;2:107–133. (In Russ.)
4. Markov M.V. On the unfavorable situation that has developed in domestic biomorphology. *Byul. MOIP = Bulletin of Moscow Society of Naturalists*. 2022;127(6):33–37. (In Russ.)
5. Nukhimovskiy E.L. *Osnovy biomorfologii semennykh rasteniy. T. 3. Teoriya integral'noy somaticheskoy evolyutsii = Fundamentals of biomorphology of seed plants. Vol. 3. Theory of integral somatic evolution*. Moscow: Trovant, 2020:674. (In Russ.)

6. Serebryakov I.G. Life forms of higher plants and their study. *Polevaya geobotanika = Field geobotany*. 1964;3: 146–205. (In Russ.)
7. Sabinin D.A. *Fiziologiya razvitiya rasteniy = Physiology of plant development*. Moscow: Izd-vo Akad. nauk SSSR, 1963:196. (In Russ.)
8. Halle E., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Berlin: Springer-Verlag, 1978:312.
9. Serebryakova T.I. *Zhiznennyye formy: struktura, spektry i evolyutsiya = Life forms: structure, spectra and evolution*. Moscow: Nauka, 1979:268. (In Russ.)
10. Serebryakov I.G. *Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy = Morphology of vegetative organs of higher plants*. Moscow: Sovetskaya Nauka, 1952:371. (In Russ.)
11. Kazakevich L.I. Materials for the biology of plants of the South-East of Russia. *Izv. Saratovskoy obl. s.-kh. opyt. stantsii = Bulletin of the Saratov Region Agricultural Experimental Station*. 1922;34(3-4). (In Russ.)
12. Golubev V.N. Materials for the ecological, morphological and genetic characteristics of life forms of herbaceous plants. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1957;42(7):1155–1072. (In Russ.)
13. Golubev V.N. *Osnovy biomorfologii travyanistykh rasteniy tsentral'noy lesostepi = Fundamentals of biomorphology of herbaceous plants of the central forest-steppe*. Voronezh: Izd-vo Voronezhskogo un-ta, 1962:511. (In Russ.)
14. Kazakevich L.I. *Ekologiya korneykh sistem = Ecology of root systems*. Saratov: Otchet otd. Prikladnoy botaniki Saratovskoy obl. s.-kh. opyt. stantsii za 1924 god, 1925:50. (In Russ.)
15. Serebryakov I.G. The main directions of evolution of life forms in angiosperms. *Byulleten' MOIP = Bulletin of Moscow Society of Naturalists*. 1955;29:71–91. (In Russ.)
16. Markov M.V., Yusufova V.Z. On the anatomy and morphology of the collet as a special structure in seedlings of some plant species. *Trudy IX Mezhdunar. konf. po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashch. pamyati I.G. i T.I. Serebryakovykh (K 100-letiyu so dnya rozhdeniya I. G. Serebryakova) = Proceedings of the IX International Conference on Ecological Morphology of Plants, dedicated to the memory of I.G. and T.I. Serebryakovs (On the 100th anniversary of the birth of I. G. Serebryakov)*. 2014;2:306–309. (In Russ.)
17. Parsons R.F. Hypocotyl hairs: an historical perspective. *Aust J Bot.* 2009;57:106–108.
18. Sundberg M.D. Vascular development in the transition region of *Populus deltoides* Bartr. ex Marsh. Seedlings. *Amer. J. Bot.* 2011;70:735–743.
19. Salisbury E.J. Vegetation of drying mud and retarded germination. *The Naturalist*. 1921;332:365–366.
20. Tillich H.-J., Cribb P. J., Cutler P. J., Humphries D. F. Seedlings and systematics in monocotyledons. *Monocotyledons: systematics and evolution*. Kew. 1995:303–352.
21. Sokoloff D.D., Remizova M.V., Conran G.J. [et al.]. Embryo and seedling morphology in *Trithuria lanterna* (Hydrotellaceae, Nymphaeales). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2008:1–23.
22. Diet A., Brunner S., Ringli C. The enr mutants enhance the lrx1 root hair mutant phenotype of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiology*. 2004;45:734–741.
23. Galway M. E. Root hair cell walls: filling in the framework. *Canadian Journal of Botany*. 2006;84:613–621.
24. Derbyshire P., McCann M., Roberts K. Restricted cell elongation in *Arabidopsis* hypocotyls is associated with reduced average pectin esterification level. *BMC Plant Biology*. 2007:31.
25. Sundberg M.D. Vascular development in the transition region of *Populus deltoides* Bartr. ex Marsh. Seedlings. *Amer. J. Bot.* 1983;70:735–743.
26. Parsons R.F. Hypocotyl hairs: an historical perspective. *Australian Journal of Botany*. 2009;57(2):106–108.
27. Sliwinska E., Mathur J., Bewley J. D. Synchronously developing collet hairs in *Arabidopsis thaliana* provide an easily accessible system for studying nuclear movement and endoreplication. *J. Exp. Bot.* 2012;63(2):695–709.
28. Ellenberg H. Ziegerwerte der Gefaspflanzen Mitteleuropas. *Scripta geobotanica*. Gottingen. 1974;9:197.
29. Rychin Yu.V. *Flora gigrofitov = Flora of hygrophytes*. Moscow: Sovetskaya nauka, 1948:448. (In Russ.)
30. Compton R.H. Theories of anatomical transition from root to stem. *New Phytologist*. 1912;11:13–25.
31. Golubev V.N. *Osnovy biomorfologii travyanistykh rasteniy tsentral'noy lesostepi = Fundamentals of biomorphology of herbaceous plants of the central forest-steppe*. Voronezh: Izd-vo Voronezhskogo un-ta, 1962:511. (In Russ.)
32. Schweingruber F.H., Börner A., Schulze E.-D. *Atlas of stem anatomy in herbs, shrubs and trees*. Springer, 2011;1:123–142
33. Syreyschikov D.P. *Illyustrirovannaya flora Moskovskoy gubernii = Illustrated flora of the Moscow province*. Moscow, 1908:102. (In Russ.)
34. Hatcher P.E. *Impatiens noli-tangere* L. *Journal of Ecology*. 2003;91(1):147–167.
35. Kondrat'yeva-Mel'vil' E.A. Development of structure in the ontogenesis of an annual dicotyledonous plant. *Trudy Leningradskogo obshchestva yestestvoispytateley = Proceedings of the Leningrad Society of Naturalists*. 1979;74(3):115. (In Russ.)
36. Golubev V.N. Materials for the ecological, morphological and genetic characteristics of life forms of herbaceous plants. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1957;42(7):1155–1072. (In Russ.)
37. Markov M.V. *Populyatsionnaya biologiya rasteniy: ucheb. posobiye = Population biology of plants: a textbook*. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012:387. (In Russ.)
38. Gamaley Yu.V. The origin of vessels and vascular plants. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 2011;96(7):809–825. (In Russ.)

39. Markov M.V., Grushenkov D.O., Popova V.V., Tolchennikova I.O. On determining the age and growth rhythm of young plants based on the anatomical structure of their roots. *Problemy populyatsionnoy biologii: materialy XII Vseros. populyatsionnogo seminara pamyati N. V. Glotova (1939–2016) = Problems of Population Biology: Proceedings of the XII All-Russian Population Seminar in Memory of N. V. Glotov (1939–2016)*. Yoshkar-Ola, 2017:148–151. (In Russ.)
40. Kuvayev V.B., Pirozhkova N.M. Questions of taxonomy of the genus *Androsace* (Primulaceae). *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1987;72(7):948–959. (In Russ.)
41. Kursanov L.I., Komarnitskiy N.A., Meyyer K.I., Uranov A.A. *Botanika. T. 1: Anatomiya i morfologiya = Botany. Vol. 1: Anatomy and Morphology*. Moscow: Izd. Minpros. RSFSR, 1951:420. (In Russ.)
42. Koske R.E., Gemma J.N. A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. *Mycol. Res.* 1989;92:486–505.
43. Karatygin I.V. *Koevolyutsiya gribov i rasteniy = Coevolution of fungi and plants*. Saint Petersburg: Trudy BIN. Novaya seriya, 1993:99. (In Russ.)
44. Zhmylev P.Yu., Alekseyev Yu.E., Morozova O.V. *Biomorfologicheskoye raznoobraziye rasteniy Moskovskoy oblasti = Biomorphological diversity of plants in the Moscow region*. Dubna: Gosudarstvennyy universitet Dubna Moskovskoy oblasti, 2017:325. (In Russ.)