УДК 581.14

ЗАВИСИМОСТЬ РАЗМЕРОВ МЕРИСТЕМАТИЧЕСКИХ И ЗАКОНЧИВШИХ РОСТ КЛЕТОК КОРНЕЙ ОТ СОДЕРЖАНИЯ ДНК В РАСЧЕТЕ НА ГАПЛОИДНОЕ ЧИСЛО ХРОМОСОМ

© 2016 г. Н. В. Жуковская*, Е. И. Быстрова, В. Б. Иванов**

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, 127276, Москва, Ботаническая, 35

*E-mail: zhukovskayanv@rambler.ru;

**E-mail: ivanov_vb@mail.ru

Поступила в редакцию 19.05.2016 г.

Окончательный вариант получен 04.07.2016 г.

Измерены длины меристематических (l_m) и закончивших рост (l_e) клеток в корнях проростков 118 однодольных и двудольных видов травянистых растений из 20 семейств покрытосеменных. Результаты сопоставлены с данными для тех же видов по содержанию ДНК в расчете на гаплоидное число хромосом (C_{val}), имеющимися в базе данных Kew Botanical garden (<http://data.kew.org/cvalues>). Широта диапазона значений l_m , l_e и C_{val} для изученных видов различалась: у однодольных видов он был шире, чем у двудольных. Между размерами l_m и l_e у однодольных растений и l_m у двудольных имелась четкая положительная корреляция с величиной C_{val} . У диплоидных и полиплоидных видов, как однодольных, так и двудольных растений зависимость l_m и l_e от C_{val} была одинаковой. Средняя длина клеток в корнях разных видов различалась в меньшей степени, чем длина их корней.

Ключевые слова: корень, меристематические клетки, клетки, закончившие рост, содержание ДНК в расчете на гаплоидное число хромосом, однодольные, двудольные

DOI: 10.7868/S0475145016060094

ВВЕДЕНИЕ

Цитологами уже давно установлена положительная корреляция между размерами ядра и клетки (Greilhuber, Leitch, 2012). Объем ядра коррелирует с содержанием ДНК, что показано при сравнении как диплоидов и полиплоидов одного вида, так и разных видов, отличающихся по содержанию ДНК в нереплицированном гаплоидном наборе хромосом C_{val} или 1С (Mowforth, Grime, 1989; Melaragno et al., 1993; Kudo, Kimura, 2002). Последнее варьирует у разных видов от 0.06 (*Genlisea aurea* A.St.-Hil.) до 152.6 пг (*Paris japonicum* Franchet) (Greilhuber, Leitch, 2012).

Для замыкающих клеток устьиц и основных клеток эпидермы листьев у большого числа видов была найдена положительная корреляция между размерами клеток и C_{val} (Beaulieu et al., 2008; Hodgson et al., 2010). Для менее вакуолизованных клеток устьиц эта корреляция была выражена в большей степени, чем для основных клеток эпидермы листа (Beaulieu et al., 2008). Анализ данных Прайса (Price et al., 1973), проведенный нами, показал наличие положительной корреляции ($r = 0.67$) между C_{val} и размерами клеток верхушечной меристемы для одиннадцати видов.

В литературе имеется мало данных о размерах клеток в корнях разных видов растений, а о причинах и механизмах, обуславливающих те или иные различия между ними, сведений практически нет. В настоящей работе мы хотели выяснить, имеется ли корреляция между размерами меристематических (l_m) и закончивших рост (l_e) клеток и C_{val} у корней как однодольных, так и двудольных видов травянистых покрытосеменных растений из разных семейств. С этой целью в корнях 118 видов нами были измерены l_m и l_e и результаты сопоставлены с имеющимися в базе данных Kew Botanical garden (<http://data.kew.org/cvalues>) значениями C_{val} у тех же видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе были изучены корни проростков 96 видов, а также придаточные корни 22 видов, полученные из луковиц. Семена проращивали в темноте в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной отстоянной водопроводной водой. Луковицы проращивали в затемненных стеклянных сосудах с водопроводной водой при естественном освещении. Температура воздуха в опытах составляла 22–25°C. У корней, перешедших к стационарному росту, отрезали кончики длиной 1.5–2.0 см и

Таблица 1. Список исследуемых видов (C_{val} – содержание ДНК в расчете на гаплоидное число хромосом, l_m – длина меристематических клеток, l_e – длина, закончивших рост клеток)

Объект (Однодольные)	C_{val} , пг	l_m , мкм	l_e , мкм	Объект	C_{val} , пг	l_m , мкм	l_e , мкм
<i>Aegilops squarrosa</i> auct. (tauschii Coss.)	5.10	7.0 ± 0.1	179 ± 12	<i>Hyacinthus orientalis</i> L.	21.33	20.0 ± 1	245 ± 6
<i>Aegilops umbellulata</i> Zhuk.	5.05	7.0 ± 0.1	187 ± 5	<i>Iris reticulata</i> M. Bieb.	7.05	17.0 ± 0.8	161 ± 10
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	3.50	6.5 ± 0.1	106 ± 4	<i>Lilium longiflorum</i> L.	35.20	19.8 ± 0.7	245 ± 18
<i>Allium aflatanense</i> B. Fedtsch.	24.93	8.0 ± 0.2	202 ± 4	<i>Lolium perenne</i> L.	2.09	6.3 ± 0.3	147 ± 4
<i>Allium altissimum</i> Regel.	19.33	9.7 ± 0.2	218 ± 6	<i>Luzula elegans (purpurea)</i> Lowe	4.30	7.0 ± 0.2	130 ± 4
<i>Allium caeruleum</i> Pall.	11.73	11.4 ± 0.3	296 ± 11	<i>Narcissus pseudonarcissus</i> L.	11.75	15.8 ± 0.2	218 ± 8
<i>Allium carinatum</i> L.	11.20	14.0 ± 0.3	225 ± 6	<i>Nectaroscordum siculum</i> Lindl.	38.85	8.9 ± 0.7	249 ± 6
<i>Allium cepa</i> L.	16.75	10.8 ± 0.2	148 ± 5	<i>Ornithogalum umbelatum</i> L.	24.85	16.3 ± 0.5	246 ± 12
<i>Allium cristophii</i> Trautv.	22.25	14.5 ± 0.3	143 ± 7	<i>Oryza sativa</i> L.	0.50	6.6 ± 0.1	83 ± 5
<i>Allium porrum</i> L.	29.30	13.5 ± 0.2	190 ± 7	<i>Panicum miliaceum</i> L.	1.04	8.5 ± 0.2	160 ± 9
<i>Allium sativum</i> L.	16.23	11.1 ± 0.2	180 ± 2	<i>Paris quadrifolia</i> L.	60.10	24.0 ± 1.3	203 ± 6
<i>Allium schoenoprasum</i> L.	8.45	12.4 ± 0.2	200 ± 14	<i>Pennisetum americanum</i> (L.) Leeke	2.40	9.1 ± 0.4	145 ± 3
<i>Allium tuberosum</i> Rottler ex Spreng.	32.09	14.0 ± 0.2	140 ± 2	<i>Phalaris canariensis</i> L.	3.83	8.7 ± 0,1	187 ± 2
<i>Allium unifolium</i> Kellogg.	16.33	15.6 ± 0.9	218 ± 14	<i>Phleum pratense</i> L.	4.15	6.5 ± 0.2	140 ± 10
<i>Allium ursinum</i> L.	30.17	13.6 ± 0.8	269 ± 8	<i>Puschkinia scilloides</i> Adams	6.63	9.0 ± 0.3	91 ± 2
<i>Allium victorialis</i> L.	19.05	13.0 ± 0	154 ± 5	<i>Scilla siberica</i> Andrews	31.65	15.0 ± 0.6	247 ± 8
<i>Lilium martagon</i> L.	37.17	20.0 ± 0.6	245 ± 18	<i>Secale cereale</i> L.	8.28	10.0 ± 0.2	195 ± 8
<i>Avena pilosa</i> L.	4.73	8.0 ± 0.2	92 ± 5	<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	1.68	8.0 ± 0.1	180 ± 8
<i>Avena sativa</i> L.	13.23	11.5 ± 0.2	183 ± 4	<i>Triticale</i> Wittm. & A. Camus	16.80	10.4 ± 0.2	203 ± 10
<i>Avena strigosa</i> Schreb.	4.00	8.6 ± 0.3	115 ± 5	<i>Triticum aestivum</i> L.	17.30	11.5 ± 0.4	192 ± 7
<i>Dactylus glomerata</i> L.	3.30	7.2 ± 0.7	100 ± 5	<i>Triticum dicocum</i> Schrank	12.03	11.8 ± 0.3	220 ± 5
<i>Eragrostis tef</i> (Zuccagni) Troffer	0.70	8.3 ± 0.5	65 ± 3	<i>Triticum dicoccoides</i> (Körn. ex Asch. & Graebn.) Schweinf.	12.28	10.3 ± 0.2	220 ± 7
<i>Festuca glauca</i> Vill.	7.11	8.5 ± 0.4	160 ± 8	<i>Triticum durum</i> Desf.	12.66	10.5 ± 0.1	220 ± 10
<i>Festuca rubra</i> L. subsp. rubra	4.73	8.8 ± 0.1	100 ± 5	<i>Triticum monococcum</i> L.	6.23	8.5 ± 0.1	171 ± 3
<i>Fritillaria imperialis</i> L.	42.95	18.8 ± 0.8	281 ± 15	<i>Triticum spelta</i> L.	18.90	12.3 ± 0.6	206 ± 7
<i>Fritillaria persica</i> L.	3.88	16.5 ± 0.4	201 ± 15	<i>Triticum timopheevii</i> (Zhuk.) Zhuk.	11.30	10.5 ± 0.4	191 ± 6
<i>Galanthus nivalis</i> L.	52.65	12.5 ± 0.3	125 ± 6	<i>Tulipa tarda</i> Stapf.	23.75	17.5 ± 1	176 ± 4
<i>Hordeum bulbosum</i> L.	8.28	9.0 ± 0.4	147 ± 4	<i>Zea mays</i> L.	2.73	10.0 ± 0.2	180 ± 6
<i>Hordeum vulgare</i> L.	5.50	8.5 ± 0.2	141 ± 5				

Таблица 1. Окончание

Объект (Двудольные)	C_{val} , ПГ	l_m , МКМ	l_e , МКМ	Объект	C_{val} , ПГ	l_m , МКМ	l_e , МКМ
<i>Agoseris retrorsa</i> (Benth.) Greene	3.20	9.5 ± 0.2	123 ± 5	<i>Glycine max</i> (L.) Merr.	1.14	10.4 ± 0.5	137 ± 3
<i>Agoseris heterophylla</i> L.	1.15	6.3 ± 0.1	89 ± 6	<i>Helianthus annuus</i> L.	2.43	11.5 ± 0.4	160 ± 6
<i>Anacyclis radiatus</i> L.	5.25	10.4 ± 0.6	88 ± 4	<i>Impatiens balsamina</i> L.	1.34	9.5 ± 0.8	170 ± 11
<i>Anthemis austriaca</i> L.	4.80	8.3 ± 0.2	130 ± 6	<i>Lactuca sativa</i> L.	2.65	8.0 ± 0.1	110 ± 2
<i>Anthemis cota</i> L.	7.90	8.5 ± 0.4	102 ± 2	<i>Lathyrus latifolius</i> L.	10.80	10.8 ± 0.3	157 ± 2
<i>Anthemis tinctoria</i> (L.) J. Gay ex Guss.	3.75	9.2 ± 0.2	125 ± 6	<i>Lathyrus odoratus</i> L.	8.60	9.0 ± 0.1	115 ± 8
<i>Artemisia absinthium</i> L.	3.65	10.0 ± 0.2	105 ± 6	<i>Lathyrus tingitanus</i> L.	9.05	9.8 ± 0.4	87 ± 7
<i>Artemisia annua</i> L.	1.88	7.1 ± 0.1	87 ± 4	<i>Lepidium ruderales</i> L.	0.53	5.60 ± 0.1	72 ± 2
<i>Beta vulgaris</i> L.	1.25	9.5 ± 0.3	191 ± 7	<i>Linum ussitatissimum</i> L.	0.78	9.6 ± 0.2	113 ± 4
<i>Brassica napus</i> L.	1.16	6.5 ± 0.1	145 ± 5	<i>Lupinus polyphylus</i> Lindl.	0.85	10.5 ± 0.6	155 ± 4
<i>Brassica juncea</i> (L.) Czern.	1.53	7.5 ± 0.1	157 ± 3	<i>Lycopersicon esculentum</i> L. ssp. Cultum	2.55	7.0 ± 0.1	148 ± 3
<i>Brassica nigra</i> L.	0.70	8.0 ± 0.4	150 ± 6	<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	2.88	6.6 ± 0.1	178 ± 6
<i>Brassica rapa</i> L.	0.80	8.1 ± 0.2	127 ± 3	<i>Nicotiana alata</i> Link & Otto	2.43	7.0 ± 90.1	115 ± 3
<i>Capsella bursa pastoris</i> (L.) Medik.	0.40	6.4 ± 0.5	60 ± 3	<i>Nicotiana plumbaginifolia</i> Viv.	4.15	8.0 ± 0.2	89 ± 4
<i>Capsicum annum</i> L.	3.60	11.3 ± 0.3	118 ± 3	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	5.85	8.0 ± 0.1	80 ± 6
<i>Capsicum baccatum</i> L.	3.71	8.4 ± 0.3	129 ± 3	<i>Nigella damascena</i> L.	10.55	11.0 ± 0.3	185 ± 8
<i>Capsicum chinense</i> Jacq.	3.42	10.0 ± 0.3	114 ± 2	<i>Noccaea caerulescens</i> L. (Thlaspi)	0.34	7.1 ± 0.2	67 ± 3
<i>Capsicum frutescens</i> L.	3.40	10.9 ± 0.3	112 ± 5	<i>Papaver nudicaule</i> L.	1.75	8.9 ± 0.4	115 ± 11
<i>Capsicum pubescens</i> Ruiz & Pav.	4.47	12.0 ± 1.3	140 ± 8	<i>Papaver orientale</i> L.	8.93	10.0 ± 0.2	100 ± 2
<i>Carthamus tinctorius</i> L.	1.40	12.0 ± 0.3	155 ± 6	<i>Papaver somniferum</i> L.	3.80	10.1 ± 0.1	102 ± 1
<i>Citrullus vulgaris</i> Schrad.	0.45	11.4 ± 0.4	126 ± 2	<i>Pisum sativum</i> L.	4.88	13.0 ± 0.2	178 ± 4
<i>Coriandrum sativum</i> L.	2.05	9.1 ± 0.2	135 ± 4	<i>Pyrrhopappus caroliniana</i> L.	6.28	9.5 ± 0.1	103 ± 0.3
<i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	1.55	9.5 ± 0.1	78 ± 3	<i>Rhaphanus sativus</i> L.	0.55	9.5 ± 0.4	185 ± 11
<i>Crepis capillaris</i> L.	2.10	7.5 ± 0.2	85 ± 2	<i>Rumex thyrsoiflorus</i> Fingerh.	3.90	9.0 ± 0.2	170 ± 4
<i>Crepis tectorum</i> L.	3.38	8.3 ± 0.4	88 ± 4	<i>Sinapis alba</i> L.	0.50	7.5 ± 0.2	140 ± 6
<i>Cucumis melo</i> L.	0.95	7.4 ±	227 ±	<i>Tropaeolum majus</i> L.	1.33	8.0 ± 0.1	209 ± 5
<i>Cucumis sativus</i> L.	0.90	8.5 ± 0.7	190 ± 4	<i>Vicia faba</i> L.	13.33	14.5 ± 0.6	153 ± 8
<i>Cucurbita pepo</i> L.	0.55	13.0 ± 1.4	165 ± 12	<i>Vicia grandiflora</i> Scop.	3.35	11.7 ± 0.6	127 ± 3
<i>Daucus carota</i> L.	1.00	8.0 ± 0.4	95 ± 2	<i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray	3.98	9.8 ± 0.2	142 ± 5
<i>Epilobium hirsutum</i> L.	0.30	7.0 ± 0.1	75 ± 2	<i>Vicia sativa</i> L.	2.25	11.5 ± 0.2	161 ± 5
<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench.	1.44	13.0 ± 0.2	157 ± 6

Рис. 1. Распределение видов по длинам клеток меристемы (l_m) (а) и клеток, закончивших рост (l_e) (б), а также содержанию ДНК в расчете на гаплоидное число хромосом (C_{val}) (в) у однодольных (1) (57 видов) и двудольных (2) (61 вид).

Рис. 2. Зависимость средних значений длин клеток меристемы (l_m) (а) и клеток, закончивших рост (l_e) (б), от содержания ДНК в расчете на гаплоидное число хромосом (C_{val}) у однодольных (57 видов). Приводится уравнение регрессии и коэффициенты корреляции (r) и регрессии (r^2).

помещали в 70% этанол. Базальная часть кончиков представляла собой зону клеток, закончивших рост и перешедших к дифференцировке. Более толстые корни перед помещением в спирт разрезали вдоль лезвием бритвы. Непосредственно перед измерением тонкие корни после ополаскивания дистиллированной водой переносили в 50% глицерин, и далее они уже были пригодны для анализа под микроскопом. Более толстые корни или их продольные срезы, имеющие более плотные слои меристематических клеток, осветляли по методу (Malamy, Benfey, 1997) и затем помещали в 50% глицерин. Измерения длины клеток коры в

меристеме и после окончания растяжения проводились под микроскопом с помощью окулярной линейки; для каждого вида в 6–8 корнях в двух повторностях. Данные представлены как средние значения и их стандартные ошибки. При оценке взаимосвязи между l_m и l_e с C_{val} вычислены коэффициенты корреляции (r).

Всего были изучены корни 57 видов однодольных и 61 вида двудольных травянистых растений, принадлежащих к 20 семействам. Список приведен в таблице 1.

Данные о C_{val} были взяты из базы данных Kew Botanical garden (<http://data.kew.org/cvalues/>).

Рис. 3. Зависимость средних значений длин клеток меристемы (l_m) (а) и клеток, закончивших рост (l_e) (б), от содержания ДНК в расчете на гаплоидное число хромосом (C_{val}) у двудольных (61 вид). Приводится уравнение регрессии и коэффициенты корреляции (r) и регрессии (r^2).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из приведенных гистограмм у изученных видов следует, что значения l_m , l_e и C_{val} у однодольных растений колебались в более широких интервалах, чем у двудольных (рис. 1а, 1б, 1в).

У однодольных растений l_m и l_e увеличивались с увеличением C_{val} (рис. 2а, 2б). Коэффициенты корреляции между l_m и C_{val} и l_e и C_{val} были равны соответственно 0.73 и 0.50 (данные для 57 видов).

У двудольных растений l_m также увеличивалась с увеличением C_{val} ($r = 0.37$), но для l_e такой зависимости не наблюдалось ($r = 0.03$) (рис. 3а, 3б).

Следует отметить, что зависимость l_m и l_e от C_{val} четко выявлялась и при сравнении средних значений длин клеток в разных интервалах значений C_{val} (рис. 4).

Так как диапазон значений C_{val} значительно шире для однодольных растений, чем для двудольных растений, представляло интерес сравнить r между средними значениями длин клеток и C_{val} у однодольных и двудольных видов внутри одинакового диапазона C_{val} . Из табл. 2 видно, что в диапазоне значений C_{val} 0–13.3 пг, в котором есть и однодольные и двудольные виды, r между

Рис. 4. Зависимость средних значений длин клеток меристемы (l_m) (а) и клеток, закончивших рост (l_e) (б), от содержания ДНК в расчете на гаплоидное число хромосом (C_{val}) у однодольных (1) и двудольных (2) в разных интервалах значений C_{val} .

l_m и C_{val} был выше у однодольных, чем у двудольных, в то время как средние значения длины клеток были одинаковы. У однодольных r между l_e и C_{val} был равен 0.66, а у двудольных корреляции практически не наблюдалось ($r = 0.05$). Среднее

значение l_e было заметно больше у однодольных, чем у двудольных.

Как уже отмечалось, значения C_{val} у однодольных растений были заметно выше, чем у двудольных. Для изученных нами растений максималь-

Таблица 2. Коэффициенты корреляции (r) между l_m , l_e и C_{val} и средние значения l_m и l_e при разных диапазонах C_{val}

	Количество видов, n	Диапазон C_{val} , пг	$r, l_m/C_{val}$	$r, l_e/C_{val}$	l_m , мкм	l_e , мкм
Однодольные	57	0–60.1	0.74*	0.45*	11.5 ± 0.5	180 ± 6.9
	33	0–13.3	0.58*	0.66*	9.4 ± 0.4	162 ± 8.8
	24	13.3–60.1	0.50*	0.22	14.5 ± 0.8	205 ± 8.7
Двудольные	61	0–13.3	0.37*	0.05	9.3 ± 0.2	129 ± 4.8

* $P < 0.01$.

Рис. 5. Зависимость средних значений длин клеток меристемы (l_m) (а) и клеток, закончивших рост (l_e) (б), от содержания ДНК в расчете на гаплоидное число хромосом (C_{val}) у однодольных диплоидных (1) и полиплоидных (2) видов.

ные значения C_{val} составляли для однодольных 60.1 пг, а для двудольных 13.3 пг. Так как l_m и l_e увеличивались у однодольных с увеличением C_{val} , средние значения l_m и l_e были больше у однодольных, чем у двудольных. Таким образом, различия между средними значениями этих величин для однодольных и двудольных видов определялись тем, что сравнивались виды в разных интервалах C_{val} .

Также нами не были обнаружены различия в зависимости l_m и l_e от C_{val} между видами, отличающимися по уровню пloidности. У диплоидных и полиплоидных видов, как у однодольных, так и двудольных растений зависимость l_m и l_e от C_{val} была одинаковой (рис. 5а, 5б и 6а, 6б).

Наши расчеты показали, что за время растяжения клетки увеличивались у однодольных видов в

7.7–28 раз и в 8.2–30.7 раз у двудольных видов. Величина отношения l_e к l_m не зависела от C_{val} и очень слабо снижалась с увеличением l_m и у однодольных и двудольных видов.

Таким образом, проведенные измерения показали, что средние l_m и l_e возрастали с увеличением C_{val} в разной степени. Ранее на большом числе видов (Beaulieu et al., 2008; Hodgson et al., 2010) было показано, что в листьях имеется четкая зависимость между размерами менее вакуолизированных замыкающих клеток устьиц и C_{val} и выраженная в меньшей степени зависимость между размерами более вакуолизированных основных клеток эпидермы и C_{val} . Аналогичная закономерность, найденная этими авторами для листьев, наблюдалась и нами при изучении корней: зависимость разме-

Рис. 6. Зависимость средних значений длин клеток меристемы (l_m) (а) и клеток, закончивших рост (l_e) (б), от содержания ДНК в расчете на гаплоидное число хромосом (C_{val}) у двудольных диплоидных (1) и полиплоидных (2) видов.

ров клеток от C_{val} в большей степени была выражена для клеток меристемы, чем для более вакуолизованных клеток, закончивших рост.

До сих пор не было изучено, как отличается длина клеток в корнях проростков, отличающихся по размеру семени, которое является источни-

Таблица 3. Средние значения диаметра корня (D), длины меристематических (l_m) и закончивших рост клеток (l_e) в боковых корнях одиннадцати видов

Вид	D боковых корней, мкм	D главных корней, мкм	l_m , мкм	l_e , мкм
<i>Beta vulgaris</i> L.	157 ± 5	370 ± 18	9.0 ± 0.4	109 ± 2
<i>Brassica rapa</i> L.	163 ± 12	224 ± 23	9.0 ± 0.2	87 ± 3
<i>Capsicum annuum</i> L.	207 ± 18	374 ± 25	11.0 ± 0.3	97 ± 4
<i>Carthamus tinctorius</i> L.	320 ± 28	520 ± 12	12.0 ± 0.2	125 ± 2
<i>Citrullus vulgaris</i> Schrad.	245 ± 9	378 ± 28	11.0 ± 0.2	104 ± 6
<i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	165 ± 9	205 ± 8	9.0 ± 0.3	64 ± 5
<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench.	222 ± 14	440 ± 28	13.0 ± 0.2	136 ± 8
<i>Lycopersicon esculentum</i> L.	154 ± 7	276 ± 4	9.0 ± 0.2	96 ± 3
<i>Pisum sativum</i> L.	515 ± 15	725 ± 63	12.0 ± 0.2	162 ± 3
<i>Triticum durum</i> Desf.	250 ± 15	480 ± 6	9.0 ± 0.2	175 ± 5
<i>Zea mays</i> L.	363 ± 12	854 ± 16	8.6 ± 0.3	173 ± 5

ком питательных веществ на начальных этапах развития корня. Кроме того, неизвестно, как отличаются длины клеток в главном и боковых корнях. В литературе имеются данные о том, что вес семени (P) положительно коррелирует с величиной C_{val} (Bennett, 1972; Thompson, 1990; Grime et al., 1997; Knight, Ackerly, 2002). Среди изученных нами растений такая зависимость наблюдалась для двудольных видов ($r = 0.44$) и не наблюдалась у однодольных ($r = 0.05$). С увеличением P у однодольных l_m и l_e практически не менялись, а у двудольных l_m слабо возрастала, а l_e практически не менялась.

На корнях 11 видов мы измерили l_m и l_e в боковых корнях (табл. 3). Оказалось, что l_m у боковых корней и у главного корня почти одинаковые, тогда как l_e у боковых корней меньше. Следует заметить, что диаметр боковых корней на уровне начала зоны растяжения был заметно меньше, чем диаметр главного корня на уровне этой же зоны.

Настоящую работу мы вправе считать первым исследованием, в котором измерены размеры меристематических и закончивших рост клеток в корнях большого числа травянистых однодольных и двудольных видов из разных семейств. Их сравнение показало, что разброс средних длин клеток в корнях разных видов колеблется в относительно узких пределах (рис. 1). Коэффициенты вариации не превышали 30–40%. Наши расчеты по данным (Beaulieu et al., 2008) показали, что размеры замыкающих клеток устьиц и основных клеток эпидермы у травянистых растений имеют близкие коэффициенты вариации. Стоит отметить, что длина корней у разных растений может довольно сильно различаться, по сравнению с длиной клеток у разных растений. Анализ зависимости между l_m и l_e и C_{val} показал, что увеличение размеров клеток обусловлено в большинстве случаев увеличением C_{val} (за исключением l_e у двудольных). Средние l_m больше у однодольных, чем у двудольных, но у однодольных и больший диапазон значений C_{val} . В определенных пределах значений C_{val} , наблюдающихся у однодольных и двудольных, l_m тех и других одинаковы. Однако l_e в среднем больше у однодольных, чем у двудольных (180 и 129 мкм соответственно). Эти различия сохраняются и при одинаковых значениях C_{val} (l_e составляет 162 и 129 мкм для однодольных и двудольных, соответственно). Однако, как мы видим, они не велики. Стоит отметить, что нами не учитывалась степень эндополиплоидии в клетках. Хотя в одной из работ (Jovtchev et al., 2006) было показано, что эндоредупликационные циклы могут способствовать более быстрому росту эндополиплоидных видов по сравнению с неэндополиплоидными видами при одинаковом основном размере генома.

Таким образом, проведенный в данной статье анализ показал, что длина клеток коррелирует с C_{val} . Эта корреляция особенно четко проявлялась для меристематических клеток, а у клеток закончивших рост только для однодольных видов, причем корреляция не отличалась у диплоидных и полиплоидных видов. Физиологические механизмы этих корреляций требуют дальнейшего анализа.

Работа частично поддержана грантом РФФИ (№ 15-04-02502).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Beaulieu J.M., Leitch I.J., Patel S. et al. Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms // *New Phytol.* 2008. V. 179. P. 975–986.
- Bennett M.D. Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants // *Proceedings of the Royal Society of London, Series B.* 1972. V. 181. P. 109–135.
- Greilhuber J., Leitch I.J. *Plant Genome Diversity Volume 2: Physical Structure, Behaviour and Evolution of Plant Genomes.* Springer, 2012. 352 p.
- Grime J.P., Thompson K., Hunt R. et al. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants // *Oikos.* 1997. V. 79. P. 259–281.
- Hodgson J.G., Sharafi M., Jalili A. et al. Stomatal vs. genome size in angiosperms: the somatic tail wagging the genomic dog? // *Ann. Bot.* 2010. V. 105. P. 573–584.
- Jovtchev G., Schubert V., Meister A. et al. Nuclear DNA content and nuclear and cell volume are positively correlated in angiosperms // *Cytogenet Genome Res.* 2006. V. 114. P. 77–82.
- Knight C.A., Ackerly D.D. Variation in nuclear DNA content across environmental gradients: a quantile regression analysis // *Ecology Letters.* 2002. V. 5. P. 66–76.
- Kudo N., Kimura Y. Nuclear DNA endoduplication during petal development in cabbage: relationship between ploidy levels and cell size. *J. Exp. Bot.* 2002. V. 53. P. 1017–1023.
- Malamy J.E., Benfey P.N. Organization and cell differentiation in lateral roots of *Arabidopsis thaliana* // *Development.* 1997. V. 124. P. 33–44.
- Melaragno J.E., Mehrotra B., Coleman A.W. Relationship between endopolyploidy and cell size in epidermal tissue of *Arabidopsis* // *The Plant Cell.* 1993. V. 5. P. 1661–1668.
- Mowforth M.A., Grime J.P. Intra-population variation in nuclear DNA amount, cell size, and growth rate in *Poa annua* L. // *Functional Ecology.* 1989. V. 3. P. 289–295.
- Price H.J., Sparrow A.H., Nauman A.F. Correlations between nuclear volume, cell volume and DNA content in meristematic cells of herbaceous angiosperms // *Experientia.* 1973. V. 29. P. 1028–1029.
- Thompson K. Genome size, seed size and germination temperature in herbaceous angiosperms // *Evolutionary Trends in Plants.* 1990. V. 4. P. 113–116.

Length of Meristematic and Fully Elongated Root Cells Related to Haploid DNA Content

N. V. Zhukovskaya*, E. I. Bystrova, and V. B. Ivanov**

Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276 Russia

**e-mail: zhukovskayanv@rambler.ru;*

***e-mail: ivanov_vb@mail.ru*

Received May 19, 2016; in final form July 4, 2016

The lengths of meristematic (l_m) and fully elongated cells (l_e) were measured in the roots of 118 monocots and dicots species of herbaceous plants from 20 angiosperm families. The results were analyzed using the data on haploid DNA content (C_{val}) for the same species from the website (<http://data.kew.org/cvalues>). The distribution range of l_m , l_e , and C_{val} was wider in monocots plants compared to dicots. Values of l_m and l_e in monocots and l_m in dicots species correlated positively with C_{val} . Dependence of l_m and l_e on C_{val} was similar in diploid and polyploid species, both monocots and dicots. The average length of root cells differed less than the root length.

Keywords: root, meristematic cells, fully elongated cells, haploid DNA content, monocots, dicots