

ЗАВИСИМОСТЬ ПРОЦЕССОВ РОСТА И ДЕЛЕНИЯ КЛЕТОК В КОРНЕ ОТ ЕГО ДИАМЕТРА

© 2018 г. Е.И. Быстрова, Н.В. Жуковская*, В.Б. Иванов**

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН

127276 Москва, Ботаническая улица, д. 35

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

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

Поступила в редакцию 07.05.2017 г.

Были изучены корни проростков 98 видов из разных семейств однодольных и двудольных и придаточные корни 24 видов однодольных, полученных при проращивании луковиц и корневищ. У каждого вида после начала стационарного роста были измерены: скорости роста корней, диаметры корней, длины меристемы и зоны растяжения, число меристематических клеток в одном ряду коры, длины закончивших рост клеток коры и вычислены продолжительности митотических циклов и относительные скорости растяжения клеток. У всех видов длина меристемы была равна примерно двум диаметрам корня. При сравнении разных видов показано, что скорость роста корней возрастала с увеличением их диаметра. Это было обусловлено увеличением числа меристематических клеток в ряду и в меньшей степени удлинением закончивших рост клеток. Продолжительность митотических циклов и относительная скорость растяжения клеток не коррелировали с диаметром корня. Высказано предположение, что размер меристемы зависит от уровня притока к ней соединений сверху и таким образом контролируется поддержание размера меристемы при дальнейшем росте.

Ключевые слова: диаметр, корень, меристема, рост, корреляция, однодольные, двудольные

DOI: 10.7868/S0475145018020027

ВВЕДЕНИЕ

Растущая часть корня состоит из меристемы, где клетки делятся, и зоны растяжения, на протяжении которой они достигают окончательной длины в результате быстрого роста. Граница между зонами четко видна на продольных срезах корней или при изучении интактных тонких корней под микроскопом, так как с началом растяжения длина клеток начинает резко возрастать с удалением от кончика корня. Это обусловлено скачкообразным увеличением относительной скорости роста клеток, а не просто прекращением их делений (Иванов, 2011). Именно место начала резкого удлинения клеток принимают за границу между зонами. Данный подход используется в разных работах (Dello Ioio et al., 2007). Надо отметить, что в некоторых корнях может быть участок, где клетки уже не делятся, но еще не растут с высокой относительной скоростью. Тогда говорят о наличии переходной зоны между меристемой и зоной растяжения. Она четко выражена в корнях арабидопсиса (Verbelen et al., 2006). Однако в более толстых корнях некоторых видов (например, *Vicia faba* L., *Allium cepa* L.) клетки могут делиться и в начале зоны растяжения (Ivanov, Dubrovsky, 2013). В данной работе место начала

резкого удлинения клеток считалось границей меристемы и зоны растяжения.

Корни разных видов существенно различаются по длине и диаметру (Kutschera et al., 1982, 1992). Это проявляется уже у корней проростков и не связано с особенностями вторичного утолщения корней. В одной корневой системе по мере ветвления корней первого, второго и следующих порядков происходит их последовательное утоньшение, что приводит к увеличению удельной поверхности корней и более интенсивному поглощению воды и ионов.

До сих пор практически не изучено, как зависят рост и деление клеток в растущей части корня от его диаметра. Решению этих вопросов посвящена настоящая работа, в которой был измерен диаметр и определены различные показатели, характеризующие рост и деление клеток в корнях разных видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования служили первичные корни проростков 35 видов растений, относящихся к классу однодольных, 63 видов, относящихся к классу двудольных, а также придаточные корни 24 видов,

относящихся к классу однодольных, полученные при проращивании луковиц и корневищ. Кроме того, были изучены боковые корни первого порядка у 11 видов и боковые корни второго порядка у двух видов. У изученных нами видов радиальное расширение корней заканчивалось в начале зоны растяжения, и мы не исследовали вторичное утолщение корней, которое происходит много позже и не у всех видов. Семена проращивали в чашках Петри на смоченной отстоянной водопроводной водой фильтровальной бумаге при температуре $23 \pm 2^\circ\text{C}$ в темном термостате. Луковицы и корневища высаживали в затемненные стеклянные сосуды с отстоянной водопроводной водой так, чтобы основание луковицы или корневища было на 0.5 см в воде. Кончики стационарно растущих корней длиной 1.0–1.5 см фиксировали в 70% этаноле. Более толстые корни перед фиксацией разрезали вдоль лезвием бритвы. Тонкие корни после фиксации ополаскивали дистиллированной водой и переносили в 50% глицерин. Более толстые корни или их продольные срезы вначале осветляли по методу (Malamy, Benfey, 1997) и затем помещали в 50% глицерин. На временных препаратах под микроскопом (Olympus CX-41) с помощью окулярной линейки измеряли: диаметр корня в начале зоны растяжения (D), длину меристемы (L_m) и зоны растяжения (L_e), длину меристематических (l_m) и закончивших рост клеток (l_e) в ряду клеток коры. Скорость роста корня (V) составляла $V = \Delta L / \Delta t$, где ΔL – прирост корня за период Δt , равный в наших опытах 24ч. Также был определен вес семян (P) у изученных видов.

На основании измеренных параметров по формулам вычисляли: число меристематических клеток (N_m) в ряду коры ($N_m = L_m / l_m$), относительную скорость растяжения клеток коры (K_e) ($K_e = V / L_e$) и длительность митотического цикла (T) ($T = \ln 2 N_m l_e / V$). Кроме того определяли соотношение L_m / D .

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

Исследовали по 8 корней каждого вида в двух повторностях. Данные представлены как средние значения. Для оценки взаимосвязи между диаметром корня и измеренными и вычисленными показателями роста корня, а также весом семян были определены коэффициенты корреляции (r). Для обработки данных использовали программу Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Варьирование диаметра корня у разных видов и его зависимость от веса семени, содержания ДНК в расчете на гаплоидное число хромосом и размера меристематических клеток.

Результаты измерений диаметров корней, длин меристем, а также соотношения L_m / D в корнях разных видов представлены в табл. 1 а, б.

Диаметр первичных корней проростков варьировал от 97 до 970 мкм у однодольных и от 109 до 1117 мкм у двудольных. У изученных придаточных корней однодольных он варьировал от 278 до 1420 мкм. Таким образом, существенных различий у трех изученных групп по диаметру корня не наблюдалось.

Нами были выявлены корреляции между диаметром корня и измеренными и вычисленными параметрами роста, а также весом семени и содержанием ДНК в расчете на гаплоидное число хромосом (табл. 2).

Диаметр корня проростков положительно коррелировал с весом семени (у однодольных $r=0.78$, $n=35$, у двудольных $r=0.7$, $n=63$). У однодольных диаметр корня слабо коррелировал с содержанием ДНК в расчете на гаплоидное число хромосом ($r=0.23$ у корней проростков и $r=0.18$ у придаточных корней). У двудольных эта корреляция была также небольшой ($r=0.29$). Корреляции между диаметром корня и длиной меристематических клеток были у корней однодольных ($r=0.39$ (корни проростков)) и $r=0.41$ (придаточные корни)) и $r=0.67$ – у корней проростков двудольных.

Диаметр боковых корней был меньше диаметра первичных корней и варьировал от 154 до 515 мкм. Чем больше был диаметр материнского корня, тем больше были диаметры, образующиеся на них боковых корней (рис. 1).

Зависимость скорости роста корней от их диаметра.

Чем толще были корни, тем с большей скоростью они росли. Эта зависимость была особенно резко выражена у корней проростков и слабее у придаточных корней (рис. 2). Во время стационарного роста скорость роста корня (V) обратно

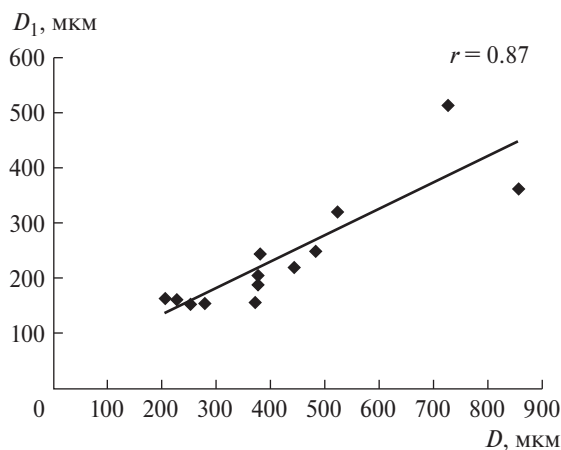


Рис. 1. Зависимость диаметра бокового корня (D_1) от диаметра первичного корня (D) для 11 видов.

Таблица 1а. Диаметр (D), длина меристемы (L_m), отношение длины меристемы к диаметру корня (L_m/D) первичных корней проростков однодольных, двудольных и придаточных корней однодольных (*)

Семейство и вид	D , мкм	L_m , мкм	L_m/D	Семейство и вид	D , мкм	L_m , мкм	L_m/D
Однодольные							
<i>Amaryllidaceae</i>				<i>Melanthiaceae</i>			
<i>Allium aflatunense</i> B. Fedtsch. *	494	1173	2.4	<i>Paris incomplecta</i> L.*	560	576	1.0
<i>Allium altissimum</i> Regel. *	689	1472	2.1	<i>Paris quadrifolia</i> L.*	560	592	1.1
<i>Allium caeruleum</i> Pall. *	452	804	1.8	<i>Poaceae</i>			
<i>Allium carinatum</i> L.	280	560	2.0	<i>Aegilops squarrosa</i> auct. (tauschii Coss.)	375	728	1.9
<i>Allium cepa</i> L.	340	740	2.2	<i>Aegilops umbellulata</i> Zhuk.	399	778	1.9
<i>Allium cepa</i> L.*	1042	1885	1.8	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	97	120	1.2
<i>Allium cristophii</i> Trautv. *	578	1038	1.8	<i>Avena pilosa</i> L.	272	334	1.2
<i>Allium porrum</i> L.	310	615	2.0	<i>Avena sativa</i> L.	530	1240	2.3
<i>Allium sativum</i> L.	400	825	2.1	<i>Avena strigosa</i> Schreb	298	580	1.9
<i>Allium schoenoprasum</i> L. *	790	1480	1.9	<i>Dactylus glomerata</i> L.	125	200	1.6
<i>Allium tuberosum</i> Rottler ex Spreng.	380	740	1.9	<i>Eragrostis tef</i> (Zuccagni) Troffer	168	250	1.5
<i>Allium unifolium</i> Kellogg. *	500	976	2.0	<i>Festuca glauca</i> Vill.	213	302	1.4
<i>Allium ursinum</i> L. *	742	1269	1.7	<i>Festuca rubra</i> L. subsp. rubra	192	308	1.6
<i>Allium victoriális</i> L. *	523	977	1.9	<i>Hordeum bulbosum</i> L.	410	725	1.8
<i>Galanthus nivalis</i> L. *	456	683	1.5	<i>Hordeum vulgare</i> L.	350	750	2.1
<i>Narcissus pseudonarcissus</i> L. *	957	1688.0	1.8	<i>Lolium perenne</i> L.	247	470	1.9
<i>Nectaroscordum siculum</i> (Ucria) Lindl *	484	1240	2.6	<i>Oryza sativa</i> L.	377	729	1.9
<i>Asparagaceae</i>				<i>Panicum miliaceum</i> L.	400	900	2.3
<i>Hyacinthus orientalis</i> L. *	877	1602	1.8	<i>Pennisetum americanum</i> (L.) Leeke	438	847	1.9
<i>Iris reticulata</i> M. Bieb. *	622	914	1.5	<i>Phalaris canariensis</i> L.	265	591	2.2
<i>Ornithogalum umbelatum</i> L. *	689	973	1.4	<i>Phleum pratense</i> L.	151	205	1.4
<i>Puschkinia scilloides</i> Adams *	278	474	1.7	<i>Secale cereale</i> L.	450	970	2.2
<i>Scilla siberica</i> Andrews*	440	843	1.9	<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	470	920	2.0
<i>Juncaceae</i>				<i>Triticale</i> Wittm. & A. Camus	492	980	2.0
<i>Luzula elegans</i> L.	120	135	1.1	<i>Triticum aestivum</i> L.	490	950	1.9
<i>Liliaceae</i>				<i>Triticum diccocus</i> Schrank	483	976	2.0
<i>Fritillaria imperialis</i> L. *	1104	1288	1.2	<i>Triticum dicoccoides</i> Schweinf.	520	1050	2.0
<i>Fritillaria persica</i> L. *	1420	1762	1.2	<i>Triticum durum</i> Desf.	480	980	2.0

Таблица 1а. (продолжение)

Семейство и вид	D , мкм	L_m , мкм	L_m/D	Семейство и вид	D , мкм	L_m , мкм	L_m/D
<i>Lilium longiflorum</i> L. *	1058	1489	1.4	<i>Triticum monococcum</i> L.	471	923	2.0
<i>Lilium martagon</i> L. *	938	1198	1.3	<i>Triticum spelta</i> L.	537	1044	1.9
<i>Tulipa tarda</i> Stapf. *	370	638	1.7	<i>Triticum timopheevii</i> Zhuk.	430	862	2.0
				<i>Zea mays</i> L.	970	1680	1.7
Двудольные							
Apiaceae				<i>Cucumis sativus</i> L.	400	750	1.9
<i>Coriandrum sativum</i> L.	315	665	2.1	<i>Cucurbita pepo</i> L.	570	1200	2.1
<i>Daucus carota</i> L.	250	485	1.9	Fabaceae			
Asteraceae				<i>Glycine max</i> (L.) Merr.	472	920	1.9
<i>Agoseris retrorsa</i> (Benth.) Greene	285	544	1.9	<i>Lathyrus articulatus</i> L.	762	1493	2.0
<i>Agoseris heterophylla</i> L.	241	456	1.9	<i>Lathyrus latifolius</i> L.	570	1015	1.8
<i>Anacyclis radiatus</i> L.	205	408	2.0	<i>Lathyrus odoratus</i> L.	550	1090	2.0
<i>Anthemis austriaca</i> L.	158	283	1.8	<i>Lathyrus tingitanus</i> L.	443	873	2.0
<i>Anthemis cota</i> L.	160	243	1.5	<i>Lupinus polyphylus</i> Lindl.	570	1100	1.9
<i>Anthemis tinctoria</i> (L.) J. Gay ex Guss.	170	320	1.9	<i>Pisum sativum</i> L.	725	1370	1.9
<i>Artemisia absinthium</i> L.	136	216	1.6	<i>Vicia faba</i> L.	1117	2250	2.0
<i>Artemisia annua</i> L.	120	160	1.3	<i>Vicia grandiflora</i> Scop.	411	775	1.9
<i>Carthamus tinctorius</i> L.	520	1160	2.2	<i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray	248	464	1.9
<i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	205	361	1.8	<i>Vicia sativa</i> L.	577	1192	2.1
<i>Crepis capillaris</i> L.	153	261	1.7	Linaceae			
<i>Crepis tectorum</i> L.	249	486	2.0	<i>Linum usitatissimum</i> L.	350	970	2.8
<i>Helianthus annuus</i> L.	455	940	2.1	Onagraceae			
<i>Lactuca sativa</i> L.	200	370	1.9	<i>Epilobium hirsutum</i> L.	135	220	1.6
<i>Pyrrohopappus caroliniana</i> L.	262	488	1.9	Papaveraceae			
Balsaminaceae				<i>Papaver nudicaule</i> L.	150	205	1.4
<i>Impatiens balsamina</i> L.	300	580	1.9	<i>Papaver orientale</i> L.	200	310	1.6
Brassicaceae				<i>Papaver somniferum</i> L.	220	315	1.4
<i>Brassica napus</i> L.	254	462	1.8	Polygonaceae			
<i>Brassica juncea</i> (L.) Czern.	340	700	2.1	<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench.	440	774	1.8
<i>Brassica nigra</i> L.	370	900	2.4	<i>Rumex thyrsiflorus</i> Fingerh.	243	450	1.9
<i>Brassica rapa</i> L.	224	451	2.0	Ranunculaceae			
<i>Camelina sativa</i> (L.) Crantz	195	410	2.1	<i>Nigella damascena</i> L.	295	500	1.7
<i>Capsella bursa pastoris</i> (L.) Medik.	130	215	1.7	Solanaceae			

Таблица 1а. (окончание)

Семейство и вид	D , мкм	L_m , мкм	L_m/D	Семейство и вид	D , мкм	L_m , мкм	L_m/D
<i>Lepidium ruderae</i> L.	109	210	1.9	<i>Capsicum annuum</i> L.	374	745	2.0
<i>Noccaea caerulea</i> (J. Presl & C. Presl) F.K. Mey	152	268	1.8	<i>Capsicum baccatum</i> L.	384	832	2.2
<i>Rhaphanus sativus</i> L.	430	875	2.0	<i>Capsicum chinense</i> Jacq.	219	451	2.1
<i>Sinapis alba</i> L.	470	1000	2.1	<i>Capsicum frutescens</i> L.	308	578	1.9
Caryophyllaceae				<i>Capsicum pubescens</i> Ruiz & Pav.	262	560	2.1
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	203	399	2.0	<i>Lycopersicon esculentum</i> L. ssp. Cultum	276	567	2.1
Chenopodiaceae				<i>Nicotiana alata</i> Link & Otto	120	227	1.9
<i>Beta vulgaris</i> L.	370	733	2.0	<i>Nicotiana plumbaginifolia</i> Viv.	117	137	1.2
Cucurbitaceae				<i>Nicotiana tabacum</i> L.	117	190	1.6
<i>Citrullus vulgaris</i> Schrad.	378	795	2.1	Tropaeolaceae			
<i>Cucumis melo</i> L.	460	1080	2.3	<i>Tropaeolum majus</i> L.	630	1270	2.0

Таблица 1б. Диаметр (D), длина меристемы (L_m), отношение длины меристемы к диаметру корня (L_m/D) боковых корней первого и второго (*) порядков проростков однодольных и двудольных

Вид	D , мкм	L_m , мкм	L_m/D
<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench.	222	401	1.8
<i>Beta vulgaris</i> L.	157	305	1.9
<i>Pisum sativum</i> L.	515	941	1.8
<i>Pisum sativum</i> L.*	370	360	1.0
<i>Lycopersicon esculentum</i> L. ssp. Cultum	154	283	1.8
<i>Citrullus vulgaris</i> Schrad.	245	487	2.0
<i>Citrullus vulgaris</i> Schrad.	189	418	2.2
<i>Brassica rapa</i> L.	163	301	1.8
<i>Brassica rapa</i> L.	155	297	1.9
<i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	165	210	1.2
<i>Capsicum annuum</i> L.	207	354	1.7
<i>Triticum durum</i> Desf.	250	365	1.4
<i>Carthamus tinctorius</i> L.	320	643	2.0
<i>Zea mays</i> L.	363	893	2.4
<i>Zea mays</i> L.*	270	320	1.1

пропорциональна продолжительности митотического цикла (T) и прямо пропорциональна числу меристематических клеток в одном ряду (N_m) и длине клеток, заканчивающих рост (l_e) (Иванов, 1974; Ivanov, Dubrovsky, 1997):

$$V = \frac{\ln 2 N_m \cdot l_e}{T}$$

Наблюдалась четкая положительная корреляция между диаметром корня и числом меристематических клеток в ряду, которая была особенно четко

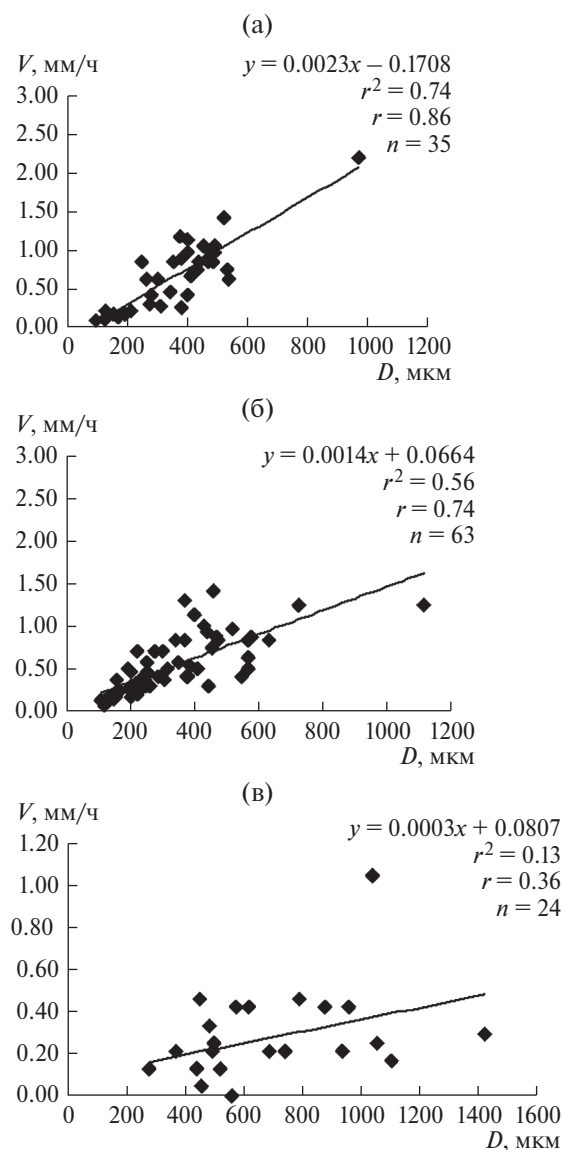


Рис. 2. Зависимость скорости роста первичного корня (V) от диаметра (D) у проростков однодольных (а), двудольных (б) и у придаточных корней однодольных (в)

выражена у корней проростков и много слабее у придаточных корней (рис. 3). В более тонких боковых корнях имелись и более короткие меристемы с меньшим числом меристематических клеток в ряду по сравнению с более толстыми корнями.

Чем больше был диаметр корня, тем больше была и длина меристемы, размер которой практически достигал размера двух диаметров корня (рис. 4, табл. 1а). Только у боковых корней второго порядка проростков кукурузы и гороха это отношение было заметно меньше (1.0) (табл. 1б). Длина закончивших рост клеток была тем больше, чем толще был корень. Коэффициенты корреляции

между диаметром корня и числом меристематических клеток в ряду, а также длиной меристемы были больше, чем между диаметром и длиной закончивших рост клеток (табл. 2).

Корреляции между диаметром корня и продолжительностью митотических циклов не наблюдалось (табл. 2). Следовательно, четкая зависимость скорости роста от диаметра корня определяется тем, что чем больше диаметр корня, тем больше число меристематических клеток в ряду и длина меристемы, а также и большей длиной заканчивающих рост клеток в более толстых корнях. Сходные выводы были сделаны в работе (Gazques, Beemster, 2017) при сравнении ряда опубликованных данных разных авторов.

Чем тоньше корень, тем больше его удельная поверхность. Это одна из причин утоньшения корней в корневых системах с увеличением порядков ветвления, что дает выигрыш в поглощающей поверхности. Однако, увеличение удельной поверхности по мере утоньшения корней не приводило к сокращению длительности митотических циклов, а, следовательно, и к увеличению относительной скорости роста меристематических клеток. Аналогичные результаты были получены для растягивающихся клеток. Относительная скорость растяжения клеток не коррелировала с диаметром корня

Таблица 2. Коэффициенты корреляции (r) между диаметром корня (D) и содержанием ДНК в расчете на гаплоидное число хромосом (C_{val}), весом семени (P), а также различными параметрами, характеризующими рост корня: длиной меристемы (L_m), числом меристематических клеток (N_m), длиной меристематических (l_m) и закончивших рост клеток (l_e), скоростью роста (V), длительностью митотического цикла (T) и относительной скоростью растяжения (K_e) у первичных корней однодольных и двудольных и придаточных корней однодольных (*) ($p=0.05$).

Параметры	Однодольные		Двудольные
	$n=35$	$n=24$ (*)	$n=63$
C_{val} , пг	0.23	0.18	0.29
P , г	0.78	—	0.70
L_m , мкм	0.97	0.81	0.99
N_m , кл	0.88	0.30	0.86
l_m , мкм	0.39	0.41	0.67
l_e , мкм	0.61	0.44	0.55
V , мм/ч	0.86	0.36	0.74
T , ч	0.03	-0.05	0.34
K_e , ч ⁻¹	0.19	0.05	-0.13

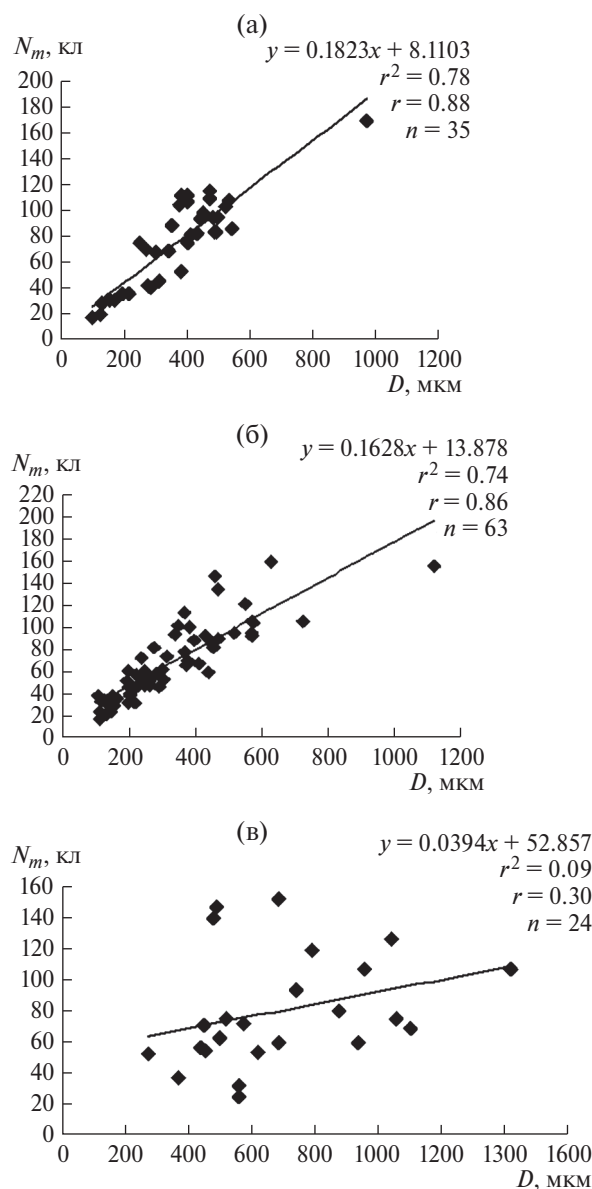


Рис. 3. Зависимость числа меристематических клеток (N_m) в ряду от диаметра корня (D) у проростков однодольных (а), двудольных (б) и у придаточных корней однодольных (в)

(табл. 2). Следовательно, более высокая скорость роста более толстых корней обусловлена большим числом в них меристематических и растягивающихся клеток, а не большими относительными скоростями деления и растяжения.

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящей работе были впервые измерены диаметры корней 122 видов и установлены корреляции между диаметром корня и рядом показателей, характеризующих рост корней на клеточном уровне, а также весом семян и содержанием ДНК

в расчете на гаплоидное число хромосом у данного вида.

При сравнении результатов изучения корней разных видов обращает на себя внимание наличие четких аллометрических соотношений между диаметром корней и размерами меристем (рис. 4). Чем больше диаметр корня, тем больше число меристематических клеток в ряду и больше

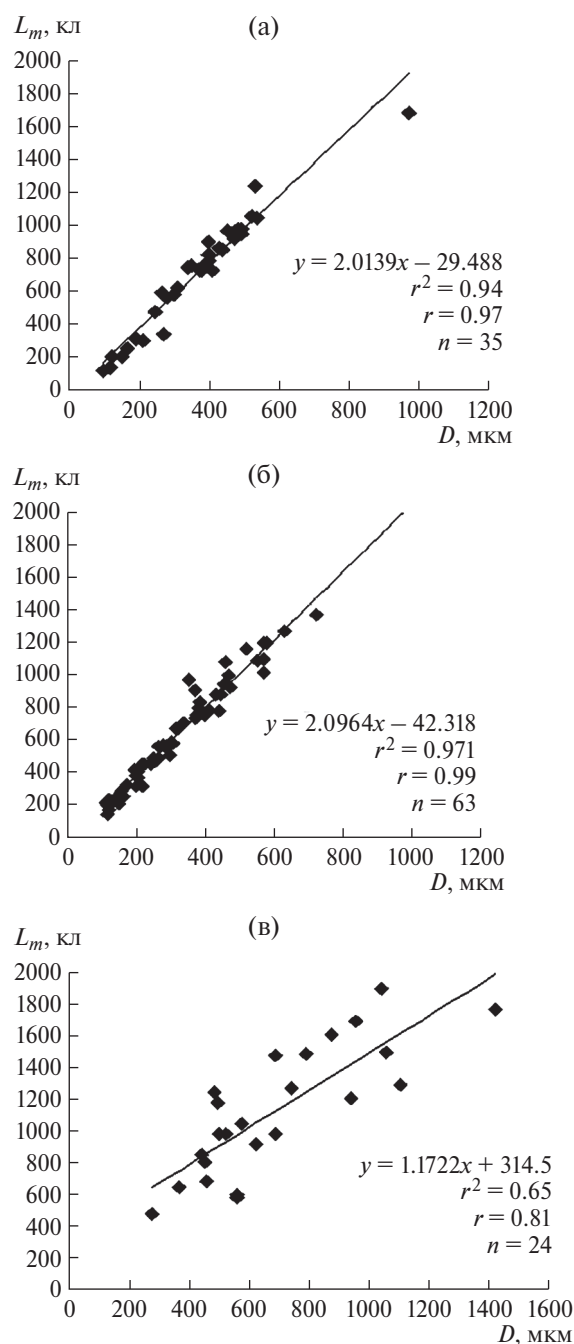


Рис. 4. Зависимость длины меристемы (L_m) от диаметра корня (D) у проростков однодольных (а), двудольных (б) и у придаточных корней однодольных (в)

длина меристемы, которая была близка к двум диаметрам корня (табл. 2). Хотя в литературе практически нет сравнительных измерений диаметра корня и длины меристемы корня на одном объекте, отдельные данные подтверждают этот вывод. В работе (Goodvin, Avers, 1956) сравниваются полученные ими данные при измерении корней *Phleum pretense* L. и *Zea mays* L. (Erickson and Sax, 1956). Диаметр корней *Phleum pratense* L. был 0.18 мм, а длина меристемы — 0.4 мм, а у *Zea mays* L. соответственно — 1.11 и 2.0 мм. Аналогичные результаты получаются при анализе опубликованных фотографий тонких корней или продольных срезов корней, на которых видно, что у корней самых разных растений длина меристемы приблизительно равна двум диаметрам корня (например, *Triticum aestivum* L. (Grif et al., 2002), *Oryza sativa* L. (Shafiq et al., 2017), *Teucrium chamaedrys* L., *Veronica spicata* L., *Carum carvi* L. (Kutschera et al., 1992), *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. (Kutschera et al., 1982), *Zea mays* L. (Kutschera-Mitter, 1972).

Возникает вопрос, чем определяется это достаточно строгое соотношение между диаметром корня и длиной апикальной меристемы. До сих пор неясно, почему не удается найти тонких корней с длинными меристемами или, напротив, толстых корней с короткими меристемами. Имеется ряд гипотез о роли разных фитогормонов и ряда генов в определении размера апикальных меристем в корнях (Dello Ioio et al., 2007, Galincha et al., 2007, Ubeda-Tomas et al., 2009, Nacham et al., 2011, Su et al., 2011). Однако эти гипотезы не дают ответа на поставленный вопрос, так как остается неясным, как поддерживается необходимое распределение фитогормона.

Возможно, одним из подходов к объяснению имеющейся зависимости может быть гипотеза о роли самой меристемы в поддержании ее размера. Суть ее состоит в том, что интенсивность притока необходимых соединений к меристеме зависит от ее размера и функционального состояния. Меристема получает необходимые питательные вещества от выше расположенных частей. Уменьшение потока ассимилятов к корню при затенении приводит к уменьшению размера апикальной меристемы корня (Шманаева, Леман, 1970, Muller et al., 1998). Это может объяснить выявленную зависимость между весом семени и скоростью роста корня ($r=0.72$, $n=35$ для однодольных и $r=0.41$, $n=63$ для двудольных). Скорость притока веществ к меристеме не может не зависеть от диаметра корня, так как, по крайней мере, в апикальной части меристемы еще нет функционирующей флоэмы.

Большой диаметр корней наблюдается у зародышей более крупного размера. У нас нет данных

о том, насколько отличаются размеры зародышевых корней в семенах разных видов. Однако, визуально видно, что среди изученных видов растений зародышевые корни крупнее в более крупных семенах. Существенно, что среди изученных нами объектов нет видов с недоразвитыми зародышами и длительными периодами прорастания семян (длительность прорастания варьировала от 3 до 30 дней). Поэтому можно предположить, что у видов с более крупными семенами имеются и более крупные зародышевые корни, у которых больший диаметр и длины меристем по сравнению с зародышевыми корнями в более мелких семенах. По мере дальнейшего роста в течение изученного нами периода различия между корнями, растущими из семян разного размера поддерживались. Корни, вырастающие из более крупных семян, росли быстрее, имели более крупные меристемы и закончившие рост клетки, и в силу этого к ним притекало большее количество необходимых соединений из более крупного семени.

Аналогичное явление наблюдалось и при развитии боковых корней. Чем тоньше материнский корень, тем меньше диаметр возникающих на нем боковых корней (рис. 1). Визуально четко видно, что в более тонких корнях, в отличие от более толстых, сформированные примордии боковых корней имеют меньшие размеры перед выходом из материнского корня, чем в более толстых. Из меньшего по размеру примордия возникает более тонкий корень.

Наконец, можно предположить, что имеют значение не только диаметр зародышевого корня или примордия бокового корня, но их размер. Чем больше размер, тем интенсивнее происходит использование притекающих соединений, что, снижая их концентрацию, ускоряет поток. Кроме того, в меристемах происходит синтез цитокининов (Kudo et al., 2010), которые обладают аттрагирующим действием (Werner et al., 2008). Можно предполагать, что, чем больше примордий, тем больше в нем может синтезироваться цитокининов. Хотя детали этих механизмов далеко не выяснены, тем не менее, изложенные в работе простые наблюдения, делают их существование вполне возможным.

Нами показано, что более толстые корни растут быстрее, чем более тонкие. Естественно думать, что при большей скорости роста клеток они чаще делятся. Однако проведенные расчеты показали, что длительность митотического цикла не коррелировала с диаметром корня (табл. 2). Таким образом, большая скорость роста определялась увеличением числа делящихся клеток, а не скоростью их деления. Обратим внимание, что больший приток соединений от верхних частей в более толстых корнях приводит и к удлинению заканчивающих рост клеток.

Наблюдаемая в данный момент скорость роста корня определяется ростом растягивающихся

клеток, так как они растут значительно быстрее, чем меристематические. Однако, для поддержания скорости роста необходим переход новых клеток из меристемы к растяжению. Анализ показывает, что более высокая скорость роста корней с большим диаметром достигается не за счет большей относительной скорости роста растягивающихся клеток (табл. 2), а за счет их большего числа. В этом случае, как и при прохождении митотического цикла, большой поток необходимых соединений приводит не к ускорению самого процесса роста, а к увеличению числа растягивающихся клеток. Это два интересных примера, показывающих, что на клеточном уровне повышение скорости процесса роста может достигаться за счет совершенно разных механизмов.

Авторы посвящают статью памяти выдающейся исследовательницы корневых систем профессора Л. Кучера. Авторы выражают глубокую благодарность И.В. Серегину за критическое обсуждение полученных результатов. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (Грант РФФИ № 15-04-02502а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жуковская Н.В., Быстрова Е.И., Иванов В.Б. Зависимость размеров меристематических и закончивших рост клеток от содержания ДНК в расчете на гаплоидное число хромосом // Онтогенез. 2016. Т. 47. С. 346–356.
- Иванов В.Б. Клеточные основы роста растений. 1974. М.: Наука, 1977. 202 с.
- Иванов В.Б. Клеточные механизмы роста растений. М.: Наука, 2011. 104 с.
- Шманаева Т.Н., Леман В.М. Влияние временной температуры на морфогенез томатов и содержание нуклеиновых кислот в апикальной меристеме // Известия ТСХА. 1970. Т. 2. С. 25–32.
- Dello Ioio R., Linhares F.S., Scacchi E. et al. Cytokinins determine *Arabidopsis* root-meristem size by controlling cell differentiation // Current Biology. 2007. V. 17. P. 678–682.
- Erickson R.O., Sax K.B. Elemental growth rate of the primary root of *Zea mays* // Proc. Amer. Philos. Soc. 1956. V. 100. P. 499–514.
- Galinha C., Hofhuis H., Luijten M. et al. PLETHORA proteins as dose-dependent master regulators of *Arabidopsis* root development // Nature. 2007. V. 449. P. 1053–1057.
- Gazques A., Beemster G.T.S. What determines organ size differences between species? A meta-analysis of the cellular basis // New Phytol. 2017. doi: 10.1111/nph.14573.
- Goodwin R.H., Avers C.J. Studies on roots. III. An analysis of root growth in *Phleum pratense* using photomicrographic records // Am.J. Bot. 1956. V. 43. P. 479–487.
- Grif V.G., Ivanov V.B., Machs E.M. Cell cycle and its parameters in flowering plants. Cytologia. 2002. V. 44. P. 936–980.
- Hacham Y., Holland N., Butterfield C. et al. Brassinosteroid perception in the epidermis controls root meristem size // Stem cells and Development. 2011. V. 138. P. 839–848.
- Ivanov V.B., Dubrovsky J.G. Estimation of the cell-cycle duration in the root apical meristem: a model of linkage between cell-cycle duration, rate of cell production, and rate of root growth // International Journal of Plant Sciences. 1997. V. 158. P. 757–763.
- Ivanov V.B., Dubrovsky J.G. Longitudinal zonation pattern in plant roots: conflicts and solutions // Trends in Plant Science. 2013. V. 18. P. 237–243.
- Kudo T., Kiba T., Sakakibara H. Metabolism and long-distance translocation of cytokinins // J. Integ. Plant Biol. 2010. V. 52 (1). P. 53–60.
- Malamy J.E., Benfey P.N. Organization and cell differentiation in lateral roots of *Arabidopsis thaliana* // Development. 1997. V. 124. P. 33–44.
- Kutschera L., Lichtenegger E., Sobotik M. Wurzelatlas mitteleuropäischer Grunlandpflanzen. Bd.1. Monocotyledoneae. Gustav Fisher. Stuttgart, Jena, New York. 1982
- Kutschera-Mitter L. Erklärungen des geotropen Wachstums aus Standort und Bau der Pflanzen. Land- und forstwirtschaftliche Forschung in Österreich. 1972. Bd. 5. S. 40–89.
- Kutschera L., Sobotik M., Lichtenegger E. Wurzelatlas mitteleuropäischer Grunlandpflanzen. Bd.2 Pteridophyta und Dicotyledoneae (Magnoliopsida). Teil.1. Morphologie, Anatomie, Ökologie, Vorbereitung, Soziologie, Wirtschaft. Gustav Fisher. Stuttgart, Jena, New York. 1992.
- Muller B., Stosser M., Tardieu F. Spatial distributions of tissue expansion and cell division rates are related to irradiance and to sugar content in the growing zone of maize roots // Plant, Cell and Environment. 1998. V. 21. P. 149–158.
- Shafiq S., Chen C., Yang J. et al. DNA Topoisomerase 1 prevents R-loop accumulation to modulate auxin-regulated root development in rice // Mol. Plant. 2017. doi: 10.1016/j.molp.2017.04.001.
- Su Y-H., Liu Y-B., Zhang X-S. Auxin-cytokinin interaction regulates meristem development // Mol. Plant. 2011. V. 4. P. 616–625.
- Ubeda-Tomas S., Federici F., Casimiro I. et al. Gibberellin signaling in the endodermis control *Arabidopsis* root meristem size // Curr. Biol. 2009. V. 19. P. 1194–1199.
- Verbelen J.P., De Cnodder T., Le J. et al. The root apex of *Arabidopsis thaliana* consists of four distinct zones of growth activities: meristematic zone, transition zone, fast elongation zone and growth terminating zone // Plant Signaling & Behavior. 2006. V. 1. P. 296–304.
- Werner T., Holst K., Pors Y. et al. Cytokinin deficiency causes distinct changes of sink and source parameters in tobacco shoots and roots // J. Exp. Bot. 2008. V. 59. P. 2659–2672.

Dependence of the growth processes and division cells in the root of diameter

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

Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, ul. Botanicheskaya 35, Moscow, 127276 Russia

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

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

Received 07.05.2017

The primary roots of 98 species from different families of monocots and dicots and adventitious roots of 24 monocots species, obtained from bulbs and rhizomes were studied. In each species root growth rate, root diameter, length of the meristem and elongation zones, the number of meristematic cells in a cortical row, and length of fully elongated cells were measured after the onset of steady growth, and the mitotic cycle duration and relative cell elongation rate were calculated. In all species, the meristem length was approximately equal to two root diameters. When comparing different species, the rate of root growth increased with increasing root diameter. This was due to an increase in the number of meristematic cells in a row and to a lesser degree due to increased length of fully elongated cells. The duration of the mitotic cycle and the relative cell elongation rate did not correlate with the root diameter. It is suggested that the meristem size depends on the level of nutrient inflow to it and thereby the meristem size is controlled during further growth.

Keywords: diameter, root, meristem, growth, correlation, monocots, dicots