

УДК 581.43:582.671.1

## ПОЛИМОРФИЗМ КОРНЕЙ И КОРНЕВЫХ СИСТЕМ В СЕМЕЙСТВЕ *RANUNCULACEAE*

Р.П. Барыкина

В соматической эволюции цветковых растений наряду с побегом крупные адаптивные изменения претерпели корни и корневые системы. В настоящее время имеется обширная литература, касающаяся общих вопросов происхождения и эволюционных преобразований корней и корневых систем (Воронин, 1964), онтогенетических изменений макро- и микроструктуры корней (Кондратьева-Мельвилл, 1979; Барыкина, Гуленкова, 1985), специализации их отдельных тканей (Данилова, 1974) и других. Но вместе с тем относительно мало исследований, ставящих задачу познания сопряженности развития подземных и надземных органов растения как целостного динамичного организма, находящегося в состоянии непрерывного развития и изменения, в конкретном таксоне.

Нами предпринята попытка обобщения результатов многолетнего (с 1970 по 1995 г.) изучения структурной организации корней и корневых систем представителей семейства *Ranunculaceae*, включая особенности их развития и формирования в онтогенезе особи, анализ морфолого-функциональной дифференциации, характер адаптации к условиям обитания. Подобного рода исследования в отдельной систематической группе позволяют определить размах экологической и морфологической пластичности корней и корневых систем, степень специализации, эволюционные тенденции, уточнить природу метаморфизированных структур (в частности таких, как "корневые клубни"), сущность партикуляции, относительно которой высказываются разные суждения, ее биологическое значение и др.

Нами установлено, что структурная эволюция лютиковых с их широким спектром жизненных форм (листопадные и вечнозеленые кустарники, лианы, стержне- и кистекорневые, надземноползучие, корневищные, столоно- и клубнеобразующие травянистые поликарпики, однолетники, наземные и водные) сопровождалась выработкой почти всех известных у покрытосеменных биологических типов корней и корневых систем. В ходе онтогенеза формирование их идет в тесной связи с изменением возрастного состояния растения.

### 1. Аллоризная и аллогоморизная корневая система, особенности формирования в онтогенезе

Аллоризная система присуща относительно небольшому числу представителей, преимущественно произрастающих в суровых условиях тундры, степей, полупустынь, высокогорий. При этом у видов родов

*Aconitum*, *Aquilegia*, *Atragene*, *Clematis*, *Delphinium*, некоторых однолетников (*Adonis*, *Aconitum*, *Consolida*, *Garidella*, *Nigella*) первичная стержневая корневая система сохраняется до конца большого жизненного цикла. У других растений к ней рано добавляются придаточные гипокотильные и стеблевые корни, формируется смешанная (аллогоморизная) система. Так, у *Paraquilegia grandiflora* (Fisch.) Drum. et Hutch., обладающей формой компактной заполненной моноподиальной подушки (Rauh, 1939), наряду с мощным главным корнем, погруженным в скальный субстрат на глубину более 16 см, имеются многочисленные отходящие от заглубленных участков скелетных побегов ростовые придаточные корни. Они закладываются близ узла в камбиальной зоне в местах пересечения первичных сердцевинных лучей и нередко до выхода на поверхность развиваются по типу "внутрифлоэмных", т.е. растут некоторое время вертикально вниз по вторичной флоэме стебля. Тонкие поглощающие ответвления их пронизывают заполняющую торфянистую массу (Барыкина и др., 1991). Как главному, так боковым и придаточным корням присуща контрактильность, благодаря которой почки возобновления и розетки ассимилирующих листьев удерживаются у поверхности субстрата.

В состав аллоризной корневой системы входят различающиеся темпом роста и функциональной ролью опорные, ростовые, поглощающие, реже запасные корни и корни, выполняющие функцию вегетативного расселения и размножения. Например, разрастающийся в толщину главный корень ювенильных особей у видов родов *Eranthis*, *Aconitum* (*A. nasutum* Fisch., *A. sczukinii* Turcz.); участвует вместе с гипокотилем и последующими нижними метамерами побега в формировании первого клубня, сохраняющемся живым в течение нескольких (3—7 у *A. nasutum*) последующих лет (Барыкина, 1995а). Образование клубня обусловлено возрастающей деятельностью камбия, который откладывает преимущественно элементы сильно паренхиматизированной вторичной флоэмы, и делением клеток хорошо развитого в корне центрального паренхимного тяжа.

Способностью к образованию придаточных почек обладают как главный (базальная его часть), так и боковые корни, обычно горизонтально распростертые в верхнем (у *Clematis glauca* Willd. 10—15-сантиметровом) слое почвы. Зачатки почек возникают эндогенно в камбиальной зоне вторично утолщенного корня на продолжении широкого первичного сердцевинного луча близ места отхождения тонких боковых ответвлений (Чубатова, 1989). Раз-

вивающиеся отпрыски оказывают в свою очередь значительное влияние на корневую систему растения. Оттекающие из них ассимиляты вызывают сильное утолщение материнского корня в их основании и нередко его ветвление. При этом часть корней разрастается поверхностно, другие уходят в глубь почвы и становятся основой "вторичностержневой" (по терминологии И.С. Михайловской, 1981) корневой системы быстро растущего отпрыска.

## 2. Гоморизная корневая система, особенности строения, развития, эволюционные тенденции

Наиболее широко распространена у лютиковых вторичная гоморизия: кистевидная (мочковатая) и "бахромчатая", характеризующаяся обильным новообразованием придаточных корней, их недолговечностью и постоянным обновлением. Она присуща как наземным, так и водным растениям, одно- и многолетним, разной жизненной формы. Кладогенные корни расположены преимущественно в поверхностном слое почвы на глубине от 3—4 до 50 см, лишь отдельные корни, в частности у *Thalictrum collinum* Wallg. (= *Th. minus* L.), могут проникать в почву до 93 см (Мухитдинов, Калматаев, 1984). Придаточные корни разнообразны по структуре, генезису, выполняемым функциям. Они могут быть узловыми, подузовыми (в этом случае зачатки корней развиваются до выхода на поверхность побега по типу интракорткальных или интрастелярных, удаляясь от места возникновения на некоторое расстояние), междуузлевыми, гипокотильными, почковыми. Многие из них контрактильны.

У короткокорневищных геофитов (виды родов *Hepatica*, *Ranunculus* и др.) кистевидная корневая система, состоящая из нескольких ярусов сближенных узловых корней, обладающих контрактильностью, обуславливает втягивание розеточного побега в субстрат и превращение его в эпигеогенное корневище (Барыкина, Гулянян, 1974а). Такие корни постоянно возникают в нарастающей части побега или корневища, но они недолговечны и отмирают вместе с соответствующим стареющим участком последнего. Корни, формирующиеся на симподиально возобновляющемся гипогенном корневище у основания его ортотропной части, нередко испытывают мощное вторичное утолщение и наряду со своими прямыми функциями приобретают способность накапливать в значительном количестве питательные вещества (*Anemone*) (Барыкина, Потапова, Степанов, 1986). Локальные утолщения узловых корней около пазушных почек характерны и для длиннокорневищных форм с "бахромчатой" корневой системой (*Thalictrum filamentosum* Maxim.), и для кистекорневых (*Th. tuberiferum* Maxim.). Мочки корней в основании терминальных почек возобновления, нередко преобразованных в корневые шишки, свойственны также столонообразующим видам родов *Delphinium*, *Ranun-*

*culus*, *Thalictrum* и др. В связи с тем, что уровень специализации корневых шишек сравнительно с запасающим корнем выше, вместе с ними всегда развиваются поглощающие корни (Барыкина, Черняковская, 1986).

В ряде случаев наблюдается укоренение самих почек (терминальной, пазушных, придаточных). При этом число запасающих корней у разных видов колеблется в значительных пределах: от 1 до 5 у *Thalictrum sultanabadense* Stapf (Луферов, 1984), от 5 до 11 у *Ranunculus pedatus* Waldst. et Kit. (Черняковская, 1986).

С учетом особенностей локализации стеблеродных придаточных корней в пределах семейства можно построить морфогенетический ряд, в котором отражена тенденция к перемещению зоны окоренения надземных и подземных побегов с узлов основания терминальных и боковых почек; оно сопровождается нередко специализацией корней в качестве основных запасающих органов и уменьшением их числа до одного у последнего члена этого ряда. Повышение степени интеграции между двумя основными органами растения, "перенос" части функций с подземного побега на корень в результате их метаморфоза отчетливо выражены в роде *Aconitum* (Барыкина и др., 1977а; Барыкина, Гуленкова, 1990). Ежегодное развитие у короткокорневищных форм клубневидно утолщенного узлового корня близ места отхождения побега возобновления обусловило формирование своеобразного симподиального корневища сложной побегово-корневой природы (*Aconitum nasutum* и др.). Дальнейшее усиление запасающей функции корней, приуроченность их непосредственно к почкам возобновления и сокращение до одного при одновременном укорочении соединяющих горизонтальных участков корневища постепенно привели к появлению клубнеобразующих форм с пучками многолетних (*A. zeravshanicum* Steinb.) и далее двулетних (*A. villosum* Reichenb.) клубней.

Установлено, что большая часть такого клубня имеет корневое происхождение, участие стеблевой части почки возобновления в его формировании незначительно и варьирует у разных видов (Барыкина и др., 1977б). Окоренение почки происходит в ранней фазе ее развития, корень закладывается в первом или втором базальном узле. При этом дочерний клубень располагается либо вплотную к материнскому (*Aconitum variegatum* L.), либо на коротком столоне (*A. sczukinii*), образованном интеркалярно удлиняющимся гипоподиом (реже и мезоподиом).

Сходна с клубнями *Aconitum* морфологическая природа клубней, возникающих в пазухах розеточных и стеблевых листьев *Ficaria verna* Huds.; мощный запасающий корень, составляющий значительную часть почко-корневого клубня, верхушкой ориентирован почти полярно противоположно точке роста почки, образуя с ней единое целое (Барыкина, 1995б). Следовательно, так называемые "корневые

клубни", вопреки существующему мнению, формируются исключительно в аксиллярном комплексе фотофильного (*Ficaria*) или метаморфизированного подземного побега (*Aconitum*) по типу гемморизоге-неза с гипертрофией запасавшей функции у корня. Имеющая при этом место терминальная аббревиация в развитии корня привела к возникновению новой структуры — почко-корневых клубней. Их развитие запрограммировано генетически, происходит автономно, независимо от внешних условий.

Придаточные корни облигатно корнеотпрысковых *Anemone dichotoma* L., *A. sylvestris* L., отходящие от узлов эпигеогенного корневища, распростерты горизонтально в поверхностном слое почвы или в лесной подстилке, специализированы в связи с выполнением функции вегетативного размножения и расселения. Адвентивные почки регулярно закладываются в перидикле корня обычно рядом с отмирающими тонкими микоризными эфемерными всасывающими боковыми корнями. Скопление здесь продуктов распада и приток питательных веществ благоприятствуют формированию очагов меристемы (Барыкина, 1995а).

Заслуживают особого внимания корни водных лютиков, о структурных особенностях и функциях которых в литературе высказывают разные, порой противоречивые суждения. Водные лютики представлены преимущественно укореняющимися гомо- или гетерофилльными вегетативными малолетниками, реже однолетниками. Корневые системы их мочковатые или "бахромчатые". У гидатофитов (*Ranunculus circinatus* Sibth., *R. divaricatus* Schrank) корнеобразовательная способность присуща всем метамерам побега, вплоть до самого верхнего (Барыкина, 1988). Наиболее полно она реализуется в конце вегетационного сезона, обеспечивая закрепление полегающего побега в субстрате и вегетативное размножение растения после перезимовки. У однолетних же видов (*R. polyphyllus* Waldst. et Kit., *R. rionii* Lagg.), а также у наземных форм многолетних водных лютиков заложение корней ограничено несколькими базальными метамерами побега. Корням свойственны слабое развитие корневого чехлика (толщиной до 5 клеток), продолжительное функционирование корневого кармашка, относительно низкая способность к ветвлению и образованию корневых волосков, отсутствие камбия, утрата в связи с недолговечностью функции запасания, которая осуществляется исключительно побегом.

Особенности микроструктуры корней: наличие нормально функционирующих, хотя и немногочисленных, корневых волосков, сосудов с простыми перфорациями, неспособность плавающих в толще воды проростков и ювенильных растений к дальнейшему развитию подтверждают мнение некоторых авторов (Hochreutiner, 1896; Потапов, 1950; Sculthorpe, 1967; и др.) об активном участии корней укореняющихся гидрофитов в минеральном пита-

нии. Относительно слабое развитие межклетников в корнях погруженных растений, видимо, можно объяснить длительным анаэробным дыханием (Laing, 1940; Антипов, 1964). Интенсивное аэробное дыхание у их наземных форм, представляющих собой однолетние летнезеленые гигрофиты, и у гетерофилльных аэрогидатофитов (*Ranunculus peltatus* Schrank, *R. polyphyllus*), наоборот, стимулирует развитие в корнях крупных схизогенных воздухоносных полостей.

Как при аллоризной, так и при гоморизной корневой системе часть ежегодно образующихся корней и их боковых ответвлений остаются тонкими, эфемерными. У большинства видов они сохраняют первичную организацию и имеют наряду с корневыми волосками везикулярную или везикулярно-арбускулярную эндомикоризу (Стрелкова, 1956; Крюгер, 1961; Катенин, 1962; Барыкина, Гулянян, 1975; Барыкина, Чубатова, 1983; Барыкина и др., 1991; и др.).

### 3. Характер преобразования анатомической структуры корней в зависимости от возраста органа и онтогенетического состояния растения у разных жизненных форм

Наряду с морфологией в ходе онтогенеза претерпевает возрастные и модификационные изменения и микроструктура корней. Степень вариабельности ее неодинакова у представителей разных таксонов и определяется как внутренними причинами, так и факторами внешней среды. В целом онтогенетические преобразования в анатомии корней протекают более плавно, чем в побеге. У стержнекорневых форм они в основном связаны с камбиальной деятельностью и партикуляцией.

Главный корень, как правило, диархный, испытывает значительное вторичное утолщение. Наиболее высока активность камбия в корнях длительноветвляющихся однолетников (типа *Consolida regalis* S.F. Gray); она стимулируется ростом и ветвлением всего фотофильного побега. Особенно интенсивно откладываются элементы вторичной ксилемы: по мощности развития она в несколько раз превосходит годовые слои в опорных корнях ближайших многолетних родственников с тем же типом морфологической организации растения (Барыкина, 1992). При этом у розеткообразующих форм вторичная ксилема нередко включает 2—3 прироста как следствие ритмичности работы камбия, связанной с дифференциацией различных морфо-функциональных зон в пределах монокарпического побега. Первый слой с большим числом крупнопросветных сосудов возникает в период формирования и функционирования розеточных листьев, второй, третий — при развитии удлиненно-го участка побега, его ветвлении и заложении репродуктивных органов. Усиленное формирование вторичных трахеальных элементов адаптивно оправда-

но, особенно для растений аридного климата. Стержнекорневым однолетникам свойственно и более мощное развитие в корнях механических тканей в фазе образования цветоносного побега, что обеспечивает эффективность их опорной функции.

Вторичное разрастание центрального цилиндра корней не только у однолетников, но и у большинства травянистых многолетников не сопровождается формированием вторичной покровной ткани. Функцию защиты выполняют эндодерма и перидикл, клеточные оболочки которых метакутинизируются. Лишь в многолетних корнях у видов *Atragene* и *Clematis* наряду с пробкой образуется мощная корка (Барыкина, Чубатова, 1983).

Партикуляция, частичная или полная, главного корня наиболее ярко выражена у горно-лесных видов *Aconitum* секции *Lycocotnum* DC. (*A. orientale* Mill.), приуроченных к альпийским и субальпийским лугам видов *Pulsatilla* (*P. aurea* (N. Busch) Juz., *P. violacea* Rupr.), обитателей скальных и каменистых субстратов (*Paraquilegia grandiflora*). Она начинается с ранних фаз онтогенеза (с 2—5 лет) и обусловлена сильной паренхиматизацией органа. Партикуляция проявляется в обособлении и разрастании вокруг групп трахеальных элементов ксилемы одного или, реже, одновременно 2—3 рядом расположенных пучков дуг васкулярного камбия; концы каждой дуги полностью или почти полностью смыкаются, образуя несколько колец вторичной меристемы. Клетки межпучковой паренхимы разрушаются и лизируются. В обособившихся, защищенных с поверхности в большинстве случаев мощной перидермой партикулах на протяжении многих лет продолжается работа камбия, благодаря чему происходит регулярное увеличение и обновление запасочных и проводящих тканей, главным образом элементов вторичной флоэмы, а также обеспечивается контрактильность корней (Барыкина, Гуляян, 1974; Барыкина и др., 1976). Отделившиеся корневые партикулы с участком побега, несущим спящие почки и придаточные корни, обладая способностью к образованию вторичных боковых корней, могут существовать как самостоятельные особи, т.е. выступать в качестве особой формы факультативного вегетативного размножения в условиях динамичного горного субстрата. Таким образом, результаты наших исследований позволяют рассматривать партикуляцию, начинающуюся уже у ювенильных особей и сопровождающуюся атипичным вторичным утолщением органа, как одно из проявлений адаптивной специализации высокогорных растений.

У растений, в большом жизненном цикле которых система главного корня замещается системой придаточных корней, онтогенетические преобразования микроструктуры последних наиболее разнообразны, специфичны для вида или таксона более высокого ранга (Барыкина, Гуленкова, 1985). Они могут быть то менее, то более значительными и

глубокими. Так, у видов *Caltha*, *Ficaria*, *Ranunculus*, которым свойственны быстрое обновление корней и непродолжительность их функционирования, возрастные изменения выражены крайне слабо. Деятельность камбия в них низкая или совсем не выражена, число тяжей первичной ксилемы и флоэмы на протяжении онтогенеза сохраняется относительно небольшим (от 2 до 4), центральный паренхимный тяж, как правило, отсутствует. Существенные преобразования обычно связаны с морфо-функциональной дифференциацией корней в корневой системе, их специализацией и метаморфозом. Тонкие эфемерные поглощающие корни, сохраняющие первичное строение, обычно диархные. Запасочные корни три-, пентархные, с хорошо развитым центральным участком паренхимы. Они претерпевают интенсивный рост в толщину, функцию запасания выполняет преимущественно сильно паренхиматизированная вторичная флоэма (в результате ее разрастания формируются и корневые шишки), реже вторичная ксилема (виды *Anemone*), основным же местом накопления питательных веществ у видов *Ranunculus* служит широкая первичная кора, которая в течение онтогенеза не испытывает заметных изменений.

У некоторых клубнеобразующих видов *Aconitum*, например у *A. confertiflorum* (DC.) Worosch., в зоне гипертрофированного роста придаточного корня, участвующего в формировании почко-корневого клубня, отмечается активизация меристематической деятельности в разных участках центрального цилиндра. Наряду с разрастанием дуг васкулярного камбия вокруг трахеальных элементов первичной и вторичной ксилемы, приводящем к возникновению нескольких центров локального вторичного утолщения, меристематическими становятся нередко и группы тонкостенных паренхимных клеток, находящихся в центральной части корня, а также в первичной флоэме. Делясь, они образуют очаги мелкоклеточной ткани, дифференцирующиеся в амфикириальные, коллатеральные или неполные пучки. В камбиальной зоне некоторых сформировавшихся открытых проводящих пучков закладываются зачатки боковых корней. Своеобразное утолщение клубневидных корней было отмечено и у других видов рода *Aconitum* (Kumazawa, 1937; Metcalfe, Chalk, 1950; Tamura, 1964). Клетки сердцевинных лучей и межпучковой паренхимы в результате разрастания многочисленных пучков в толщину сдавливаются и частично разрушаются. Первичная кора также деформируется, клетки ее облитерируются, а их оболочки метакутинизируются. В старых (двулетних) почко-корневых клубнях пучки разъединяются; на поверхности их к этому времени бывает хорошо выражена продольная ребристость и небольшая поперечная исчерченность. Особенности анатомического строения таких мясистых корней и своеобразное вторичное утолщение свидетельствуют о скры-

той тенденции их и клубней в целом к партикуляции.

Учитывая характер преобразования макро- и микроструктуры корней в зависимости от возраста органа и онтогенетического состояния растения, можно говорить, как и в отношении побега, о наличии у лютиковых двух типов развития (в понимании Goebel, 1908) корневой системы — гетеро- и гоморизного, с резкими возрастными изменениями или постепенными, плавными, в основном количественными. Несмотря на конвергентность развития,

корневые системы строго видоспецифичны. Разный уровень их специализации у отдельных видов обусловлен происхождением, экологией, систематическим положением последних.

Высокая пластичность корней и корневых систем лютиковых, несомненно, представляет собой один из факторов, который обеспечил им широкие адаптивные возможности, позволил освоить резко различающиеся между собой экологические ниши и способствовал устойчивому процветанию этой группы растений в современную геологическую эпоху.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антипов Н.И. Водно-воздушный режим некоторых растений // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 5. С. 702—707.
- Барыкина Р.П. Особенности структуры и развития водных лютиковых // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 2. С. 134—144.
- Барыкина Р.П. Биолого-морфологические особенности и стратегии структурной адаптации однолетников семейства лютиковых // Там же. 1992. Т. 97, вып. 1. С. 68—80.
- Барыкина Р.П. Поливариантность способов естественного вегетативного размножения и расселения в семействе *Ranunculaceae* // Там же. 1995а. Т. 100, вып. 1. С. 53—64.
- Барыкина Р.П. Чистяк весенний // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. М., 1995б. С. 75—82.
- Барыкина Р.П., Гуланян Т.А. Морфолого-анатомическое исследование *Hepatica nobilis* Garsault // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974а. Т. 79, вып. 2. С. 94—108.
- Барыкина Р.П., Гуланян Т.А. Морфолого-анатомическое исследование *Pulsatilla violacea* Rupr. и *P. aurea* (N. Busch) Juz. в онтогенезе // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. Почвовед. 1974б. № 6. С. 31—45.
- Барыкина Р.П., Гуланян Т.А. Морфолого-анатомическое исследование *Actaea spicata* L. и *A. erythrocarpa* Fisch. в процессе их индивидуального развития // Там же. 1975. № 1. С. 52—69.
- Барыкина Р.П., Гуланян Т.А., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* секции *Lycostonum* DC. в онтогенезе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 1. С. 99—116.
- Барыкина Р.П., Гуланян Т.А., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* секций *Aconitum* и *Anthora* DC. в онтогенезе // Там же. 1977б. Т. 82, вып. 1. С. 132—148.
- Барыкина Р.П., Гуланян Т.А., Чубатова Н.В. К вопросу о направлениях эволюции жизненных форм в роде *Aconitum* L. // Там же. 1977а. Т. 82, вып. 3. С. 114—119.
- Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Онтогенетическая анатомия, ее значение для систематики и филогении // Там же. 1985. Т. 90, вып. 6. С. 82—92.
- Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Метаморфоз и его значение в жизни растений // Там же. 1990. Т. 95, вып. 5. С. 103—111.
- Барыкина Р.П., Потапова Н.Ф., Степанов Б.П. Морфогенез побегов некоторых лесных эфемероидов рода *Anemone* L. // Биол. науки. 1986. № 7. С. 86—92.
- Барыкина Р.П., Черняковская Е.Ф. Сравнительный биолого-морфологический анализ *Ranunculus illyricus* и *R. pedatus* // Там же. 1986. № 5. С. 67—71.
- Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое изучение княжика и его систематическое положение // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 6. С. 62—73.
- Барыкина Р.П., Чубатова Н.В., Алгадаева Г.О. Структурная адаптация подушковидных растений к условиям высокогорья на примере *Paraquilegia grandiflora* (*Ranunculaceae*) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. 1991. № 1. С. 47—54.
- Воронин Н.С. Эволюция первичных структур в корнях растений // Ученые зап. Калужск. гос. пед. ин-та. Вып. 13. Калуга, 1964. С. 3—179.
- Данилова М.Ф. Структурные основы поглощения веществ корнем. Л., 1974. 206 с.
- Катенин А.Е. Эндотрофная микориза у видов лилейных и лютиковых в Арктике // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 9. С. 1273—1282.
- Кондратьева-Мельвилл Е.А. Развитие структуры в онтогенезе однолетнего двудольного растения // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1979. Т. 74, вып. 3. С. 1—115.
- Крюгер Л.В. Эндотрофная микориза травянистых растений некоторых фитоценозов Центрального Предуралья // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 5. С. 617—627.
- Луферов А.Н. Морфолого-анатомическое исследование видов рода *Thalictrum* L. в онтогенезе // Дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 151 с.
- Михайловская И.С. Корни и корневые системы растений: Научно-методическое пособие. М., 1981. 136 с.
- Мухитдинов Н.М., Калматаев О.К. Распределение и биомасса подземных органов растений кустарниково-разнотравного пояса Заилийского Алатау // Экоморфы корневой системы растений в природных сообществах и культуре. Алма-Ата, 1984. С. 118—131.
- Потапов А.А. Вопросы физиологии и экологии погруженных гидрофитов // Успехи совр. биол. 1950. Т. 29, вып. 3. С. 429—441.
- Стрелкова О.С. Микориза растений тундры и лесотундры на Таймыре // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 8. С. 1161—1168.
- Черняковская Е.Ф. Морфолого-биологическая характеристика представителей рода *Ranunculus* L. средней полосы европейской части СССР // Дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 175 с.

Чубатова Н.В. Онтоморфогенез и характер вегетативного размножения *Clematis glauca* Willd. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 6. С. 32—38.

Goebel K. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig; Berlin, 1908. 260 s.

Hochreutiner G. Etude sur les phanérogames aquatiques du Rhône et du Port de Genève. Part 2 // Rev. gener. Bot. 1896. T. 8. P. 158—167.

Kumazawa M. Developmental history of the abnormal structure in the geophilous organ of *Aconitum* // Bot. Mag. Tokyo, 1937. Vol. 51. N 612. P. 914—925.

Laing H.E. Respiration of the rhizomes of *Nuphar advenum* and other water plants // Amer. J. Bot. 1940. Vol. 27. N 7. P. 574—581.

Metcalfe C.R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledones. Vol. 1. Oxford, 1950. 724 p.

Rauh W. Über polsterförmigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen // Nova Acta Leopoldina. N. F. 7 1939. N 49. S. 268—508.

Sculthorpe C.D. The biology of aquatic vascular plants. London, 1967. 610 p.

Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of *Ranunculaceae* // Sci. Rep. Osaka Univ. 1964. Vol. 13. N 1. P. 25—38.

Биологический ф-т МГУ  
119899, Москва, Воробьевы горы

Поступила в редакцию  
24.09.97

### Polymorphism of roots and root systems in the family *Ranunculaceae*

R.P. Barykina

#### Summary

The generalized information on morphology, anatomy and organogenesis of roots and root systems has been given for *Ranunculaceae* with different living forms, longevity, developmental rhythms and ecology. We have revealed the homo- and heteroisos types of root system formation and the main tendency of their development in onto- and philogenesis. Analyzing the fine structure of water crowfoot roots we have concluded they took an active part in the plant mineral nutrition. The latent and evident root particulation accompanied by abnormal secondary thickening is an important adaptive feature of high mountainous species. We have clarified the nature of "radical tubers". The term "gemmo-rhizous tuber" has been introduced. The tendency of rooting zone shifting from maternal shoot axis to the axile or terminal bud has been indicated.