

УДК 581.431

О БОКОВОМ ВЕТВЛЕНИИ КОРНЕЙ

А. К. Тимонин

ON THE ROOT LATERAL BRANCHING

A. C. Timonin

Summary

The endogenous lateral branching of the roots is proposed to be considered as a result of evolution of their inherent ability to produce adventive organs rather than as a result of evolutionary transformation of the apical dichotomous branching as it was proposed by K. Goebel earlier. The hypothesis proposed here is based on more general grounds than Goebel's one and allows the explanation of some observed patterns of the root branching in Angiosperms in the same position.

Боковое ветвление корней происходит эндогенно в противоположность экзогенному ветвлению побегов. Это различие двух органов становится известно ботанику с первых его шагов в науке и поэтому, вероятно, представляется слишком тривиальным, чтобы служить предметом специального обсуждения. Между тем в рамках господствующих представлений об эволюции тела высших растений (см., например, Тахтаджян, 1954, 1956) объяснение данного различия побегов и корней далеко не очевидно. И побег и корень (за исключением, возможно, развивавшихся на стигмариях корней¹ некоторых Лусородиофиты) выводят из системы дихотомировавших осей исходных высших растений.

¹ Широко принятое отождествление (придатков/боковых) стигмарий с корнями не является общепризнанным (Мейен, 1987).

Процесс эволюционной дифференциации системы осей на побег и корень сопровождался переходом от дихотомии к боковому ветвлению вследствие неравного развития и перевершинивания дочерних осей, возникавших при дихотомическом ветвлении. Почему же боковое ветвление корней в отличие от такового побегов стало эндогенным?

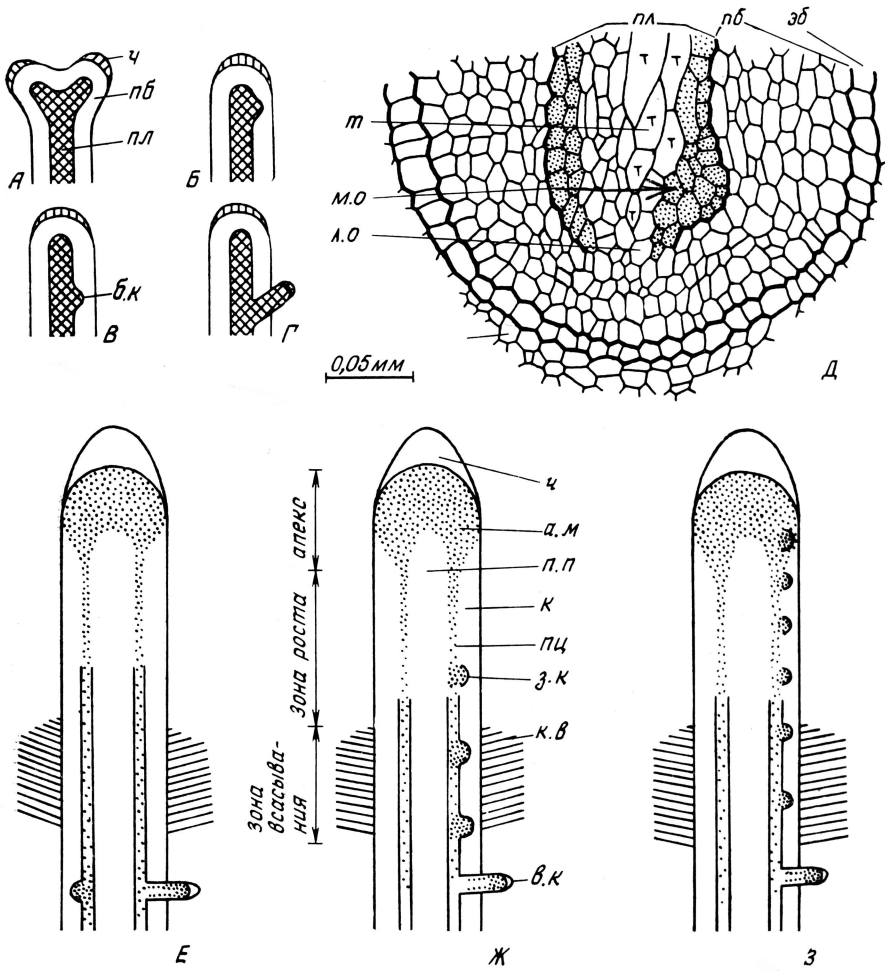


Рис. 1. Схема эволюции ветвления корня, по К. Goebel (1928); (А—Г); Д — аннотомия корня *Lycoperidium clavatum*, по Н. С. Воронину (1964); Е—Ж — предлагаемая схема эволюции бокового ветвления корня; а.м — апикальная меристема; б.к — боковой корень; з.к — зачаток бокового корня; к — кортекс с эпibleмой; к.в — корневые волоски; л.о — лидирующая ось, возникшая в результате аннотомии; м.о — меньшая ось, возникшая в результате аннотомии и смещенная в боковое положение; пб — перibleма; пл — плерома; пц — перицикл; п.п — радиальный проводящий пучок корня; т — трахеиды; ч — чехлик; эб — эпibleма

По-видимому, первую (и единственную известную мне) попытку объяснить эндогенность бокового ветвления корней предпринял К. Goebel (1928) (рис. 1, А—Г). Он обратил внимание на то, что даже в типичном дихотомическом ветвлении корня уже проявляется некоторая эндогенность, так как его апикальная меристема располагается не по-

верхностно, а прикрыта снаружи корневым чехликом. У исходных форм эндогенность усиливалась и тем, что дихотомия начиналась в плероме и лишь позднее охватывала периблему. Неравное развитие дочерних осей и перевершинивание в процессе эволюции смещались на самую раннюю стадию ветвления — стадию разделения плеромы (рис. 1, Б). Фактически это и привело к эндогенности заложения бокового корня. В ходе дальнейшей эволюции место заложения бокового корня смещалось от апекса базипетально (рис. 1, В, Г).

В пользу именно такого представления об эволюционном преобразовании апикального дихотомического ветвления корня в боковое эндогенное могут свидетельствовать некоторые случаи ветвления корней у *Lycopodium clavatum* L., которые Н. С. Воронин (1964) интерпретировал как резкую анизотомию (рис. 1, Д). По Н. С. Воронину, дихотомия начинается в плероме, причем лидирующая ветвь получает большую часть ее инициалей и непосредственно продолжает материнскую ось. Меньшая ветвь получает небольшой объем плеромы материнской оси и оказывается практически в боковом положении. Существенно, что никаких признаков дихотомии в периблеме и дерматогене на этой стадии заметить еще невозможно. Эта стадия реального ветвления корня у *L. clavatum*, по существу, полностью соответствует постулированной К. Goebel (1928) гипотетической переходной стадии от дихотомии к эндогенному боковому ветвлению корней высших растений (ср. рис. 1, Б и Д).

Эндогенное заложение бокового корня и базипетальное смещение места его заложения от апекса материнского корня может быть объяснено также и с позиций адапционистской доктрины. Апекс корня снаружи прикрыт чехликом, защищающим его от повреждений при продвижении в грунте. Возникающий зачаток бокового корня вначале лишен чехлика, и эндогенность позволяет ему вплоть до формирования собственного чехлика использовать в качестве защитного образования периферические ткани материнской оси (Goebel, 1928).

Следует также учитывать, что апекс корня в отличие от апекса побега перемещается сквозь плотную среду — почву. Если бы на его поверхности возникали боковые придатки, они бы механически отрывались от материнского корня (Charlton, Watson, 1982). Не случайно, по-видимому, при дихотомическом ветвлении интенсивно удлиняющихся корней («ризофоров») некоторых *Selaginella* дочерние апексы до окончания удлинения материнской оси остаются малоактивными и иногда прикрытыми чехликом материнской оси (Webster, Steeves, 1963, 1967). Именно невозможность появления боковых придатков на поверхности продвигающейся в плотной среде апикальной части корня обусловила эволюционную тенденцию как к сохранению эндогенности заложения боковых корней, так и к задержке их выхода из материнского корня до того времени, когда соответствующий участок материнского корня перестает перемещаться в почве. Важным направлением эволюции является так называемая рационализация онтогенеза (Шмальгаузен, 1969). Рационализация бокового ветвления корня, очевидно, проявилась в задержке самого момента заложения зачатка бокового корня, что неизбежно привело к базипетальному смещению места заложения бокового корня от апекса материнского. Так могло возникнуть типичное для большинства сосудистых споровых и семенных растений эндогенное заложение боковых корней проксимальнее зоны растяжения материнского корня.

Таким образом, предложенное К. Goebel (1928) объяснение возникновения эндогенного бокового ветвления корней согласуется с не-

которыми реально наблюдаемыми фактами, а постулированные им этапы этого возникновения оказалось возможным интерпретировать с адапционистских позиций, что в современной биологии оценивается весьма высоко. Однако при внимательном рассмотрении обнаруживается, что гипотеза К. Goebel основана на ряде допущений, справедливость которых априорно не очевидна. Так, настоящая дихотомия и разные варианты анизотомии и перевершинивания корней достоверно известны, по-видимому, только у плаунообразных. Эти особенности экстраполируют на ветвление корней остальных сосудистых растений. Принципиально такая экстраполяция допустима, поскольку в родственных филах на единой структурной основе нередко параллельно формируются одинаковые признаки (Татаринов, 1987). Поэтому можно было бы считать, что и эволюция корневых систем, независимая в разных группах сосудистых растений, следовала одним и тем же закономерностям. Однако расхождение плаунообразных и остальных сосудистых растений произошло, вероятно, очень рано, еще на уровне крайне примитивных теломных форм (*Zosterophyllopsida* и *Rhyniopsida* соответственно) (Bierhorst, 1971; Мейен, 1986, 1987). Это вызывает определенные сомнения в том, что конструктивное сходство таких форм было достаточным для того, чтобы обусловить параллельное и одинаковое преобразование ветвления корней у плаунообразных и остальных сосудистых растений; идентичность формирования побегов у этих групп неоднократно оспаривалась (Тахтаджян, 1956; Мейен, 1987; и др.).

Корни *Lycopodium*, подобно корням семенных растений, имеют довольно многочисленные апикальные клетки, среди которых невозможно различить с уверенностью инициали плеромы и периблемы (Воронин, 1964). Было достаточно убедительно показано (Иванов, 1987), что у семенных растений именно апикальные клетки представляют собой относительно малоактивные инициали апикальной меристемы. Основная доля клеток корня возникает не непосредственно из инициалей, а в зоне, примыкающей снизу к инициалам, клетки которой интенсивно делятся преимущественно антиклинально (рис. 2, А). Можно думать, что и у *Lycopodium* рост корня происходит так же². При истинном дихотомическом ветвлении инициали апикальной меристемы делятся только антиклинально, причем интенсивность их делений меняется таким образом, что формируются две новые зоны активных антиклинальных делений по бокам от медианной плоскости корня, перпендикулярной плоскости ветвления (Vignop, 1980) (рис. 2, Б). Соединяясь с зоной антиклинальных делений материнского корня, они дают две зоны антиклинальных делений (по одной на каждую дочернюю ветвь), обеспечивающих рост дочерних ветвей.

При анизотомии происходит соответствующее изменение локализации этих зон (рис. 2, В). Однако при очень резкой анизотомии, когда одна из ветвей смещается практически в боковое положение, формирующаяся новая зона антиклинальных делений оказывается параллельной зоне антиклинальных делений материнского корня (рис. 2, Г). Поэтому зачаток дочерней оси оказывается неспособным к продольному росту. Кроме того, деятельность этой новой зоны будет неизбежно приводить к смещению вбок лидирующей оси (рис. 2, Г). Следовательно, возможность смещения в полностью боковое положение одной из двух ветвей, возникших в процессе дихотомии, весьма проблематична. Но

² Это согласуется с изображениями продольных срезов верхушек корней плауна в работе Н. Врuchmann (1874).

если бы такое смещение и было осуществимо, оно не привело бы к погружению зачатка дочерней оси в глубь ткани материнского корня. И в этом случае заложение оставалось бы экзогенным, как и при типичной дихотомии.

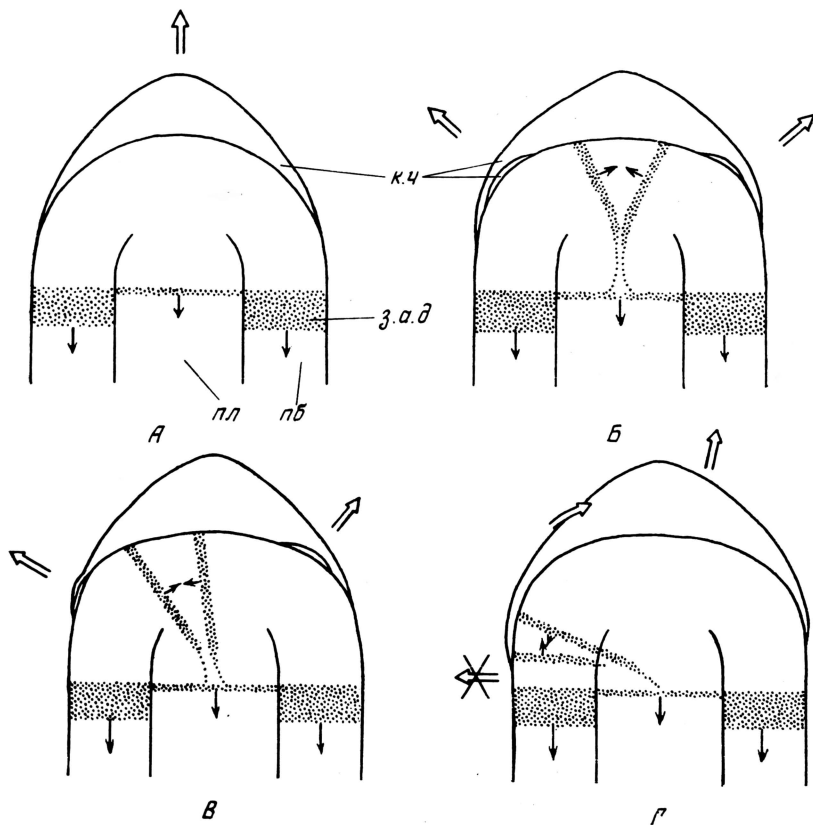


Рис. 2. Схемы строения верхушек корней: неветвящегося (А) и ветвящихся дихотомически изотомически (Б), анизотомически (Б) и резко анизотомически (Г); з.а.д — зона антиклинальных делений; к.ч — корневой чехлик; пб — перилема; пл — плерома; простой стрелкой показано направление, в котором откладываются клетки вследствие активности зоны антиклинальных делений; двойной — направление роста апексов в результате деятельности зоны антиклинальных делений

Поэтому я сильно сомневаюсь в принципиальной возможности возникновения бокового эндогенного ветвления из дихотомического посредством перевершинивания осей. Отмеченный же Н. С. Ворониным (1964) случай резкой анизотомии корня плауна, характеризующийся не только антиклинальными, но и периклинальными делениями клеток периферического слоя плеромы, может быть, вообще не имеет отношения к дихотомическому ветвлению, а представляет собой случай очень раннего эндогенного заложения бокового корня (эндогенное заложение корней в перицикле корня у плаунов известно — Bierhorst, 1971).

Имеются и другие факты, трудноинтерпретируемые с позиций гипотезы К. Goebel (1928).

Во-первых, заложение боковых корней проксимальнее зоны растяжения, по К. Goebel, конечный, следовательно, самый совершенный

этап эволюции ветвления корней (рис. 1, А—Г). Однако у многих растений с такой локализацией зачатков боковых корней корнеродная ткань состоит из уже частично или полностью дифференцированных клеток (McCully, 1975; Данилова, Сердюк, 1982), а иногда (*Zea mays* L.) и одревесневших (Karas, McCully, 1973). При этом корнеродные клетки сначала дифференцируются, расходуя пластические вещества и энергию, а затем дедифференцируются, возвращаясь в меристематическое состояние и вновь затрачивая на этот процесс пластические вещества и энергию. Следовательно, заложение боковых корней проксимальнее зоны растяжения в ряде случаев оказывается энергетически менее выгодным, чем их заложение непосредственно в апикальной меристеме. Мне трудно представить силы, направляющие эволюцию ветвления корней к энергетически менее выгодным состояниям. Следует также отметить, что заложение боковых корней в значительно дифференцированной ткани свойственно таким таксонам (Gramineae), которые при любой интерпретации эволюции покрытосеменных нельзя признать примитивными.

Во-вторых, в рамках гипотезы К. Goebel остается необъясненной строгая приуроченность появления зачатков боковых корней к перициклу (семенные растения, хвощи) или эндодерме (папоротники), даже в тех относительно немногих случаях, когда они появляются вблизи или непосредственно в апикальной меристеме (*Cucurbita* — Mallory et al., 1970; *Pistia*, *Hydrocharis*, *Eichhornia* — McCully, 1975; Clowes, 1985; и др.), где поперечная зональность корня выражена еще очень слабо. Эта инвариантность локализации зачатков боковых корней никак не вытекает из принятых постулатов гипотезы и противоречит принципу примитивного полиморфизма (Мамкаев, 1967; Ланге, 1979; Meyer, 1973): ведь заложение бокового корня в апексе материнского, по К. Goebel (1928), относительно примитивно.

В-третьих, когда боковые корни закладываются вблизи апекса или в самом апексе материнского корня, в их образовании у семенных растений может участвовать будущая эндодерма (*Hordeum* — Данилова, Сердюк, 1982; *Zea*, *Pisum* — McCully, 1975; *Pistia* — Clowes, 1985) или эндодерма и 1—3 слоя клеток паренхимы кортекса (*Arachis hypogaea* L. — Mallory et al., 1970). Однако возникшие из них ткани бокового корня (чехлик — *Zea* — McCully, 1975; чехлик и эпилема — *Pistia* — Clowes, 1985; или чехлик и кортекс — *Pisum sativum* L. — McCully, 1975; *Cucumis sativus* L. — Дубровский, 1986) недолговечны и вскоре по выходе его из тела материнского корня сбрасываются и замещаются аналогичными тканями, образованными апикальной меристемой бокового корня, возникшей в перицикле материнского (Guttenberg, 1963; McCully, 1975; Эзау, 1980; Дубровский, 1986). Необходимость такой замены тканей неперипицического происхождения структурно и функционально равноценными им тканями, возникающими в конечном счете из перицикла материнского корня, никак не вытекает из схемы эволюции ветвления корня, предложенной К. Goebel (1928), и в отношении вещественно-энергетических затрат едва ли оптимальнее, чем дихотомическое ветвление.

Разумеется, при большом желании каждой группе фактов можно подобрать объяснение, укладывающееся в рамки гипотезы К. Goebel (в крайнем случае сославшись на неполноту знания). Но это будет, вероятнее всего, объяснения ad hoc. Мне кажется, что целесообразнее попытаться найти общее объяснение.

Поскольку надежда на то, что палеонтология прольет свет на решение вопроса об эволюции ветвления корней, в настоящее время

мала, в поисках нового объяснения неизбежно приходится обращаться к аналогиям.

У большинства семенных и споровых растений боковые корни в типе закладываются далеко от апикальной меристемы. Этим они напоминают так называемые придаточные органы (корни и побеги). Сходство усиливается и тем, что как локализация (Peterson, 1975), так и ранние стадии развития (Guttenberg et al., 1957; Эзау, 1980) тех и других идентичны. В сущности, только традиция называть придаточными органы, возникающие на неоднородных им органах, заставляет сохранять за корнями, закладывающимися на корнях вдали от апекса, название боковых.

Какова же локализация зачатков придаточных корней и побегов? И те и другие могут возникать экзогенно («ризоморфы» и иногда возникающие на их месте побеги в углах стебля у *Selaginella* — Webster, Steeves, 1967; корни над пазушными почками у ряда крестоцветных — Серебряков, 1952; гипокотиллярные почки у *Linum usitatissimum* L. — Link, Eggert, 1946) или эндогенно в камбии (корни и побеги на корнях у *Euphorbia esula* L. — Peterson, 1975; возможно, корни на стебле-ризоморе у *Isoetes* — Paolillo, 1982), в феллогене (почки *Populus* и *Rorippa* — Peterson, 1975; корни на корнях у *Rumex acetosella* L. и *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. — Воронин, 1964) или перицикле (наиболее обычный тип для семенных растений). На первый взгляд в этом многообразии нет никакой закономерности. Однако общим для всех придаточных органов является то, что они закладываются, по К. Goebel (1928) и И. Г. Серебрякову (1952), в меристемах, локализация которых и определяет локализацию зачатков придаточных органов.

По моему мнению, и локализацию зачатков боковых корней следует рассматривать в связи с локализацией меристематических тканей³. При этом мне представляется правомерным рассматривать в качестве потенциально корнеродных тканей не только собственно меристемы, но и любые наименее дифференцированные ткани из имеющих в данной части органа. Именно такие ткани способны наиболее легко дедифференцироваться и изменять траекторию своего онтогенеза.

Какие же ткани корня могут дольше всего сохраняться в недифференцированном или слабо дифференцированном состоянии?

Корень возник в процессе эволюции как специализированный орган поглощения веществ почвы. Поэтому логично предположить, что основным направлением его эволюции было не только совершенствование способности поглощения, но и ускорение начала функционирования в онтогенезе. Это могло быть достигнуто только быстрой дифференциацией наружных клеток корня в специализированные поглощающие клетки.

Кроме того, среда обитания корня, по-видимому, значительно агрессивнее, чем среда обитания побега. Косвенно об этом можно судить по развитию в подземных побегах вместо крахмалоносного влагища типичной эндодермы. Последняя представляет собой дополнительный барьер, ограничивающий внутреннюю среду стебля от воздействия почвенных факторов (почвенных микроорганизмов, грибов, выщелачивающего действия почвенных растворов и т. п.). Развитие такого дополнительного барьера в стебле показывает, что барьер, со-

³ Как ни странно, но К. Goebel (1928) решительно отвергал такой подход при интерпретации эволюции бокового ветвления корней, не указав, однако, причин этого.

стоящий из эпидермы и паренхимы кортекса, для подземных стеблей недостаточно прочен. Я полагаю, что и в корне барьер, отграничивающий его внутреннюю среду от агрессивных почвенных факторов, также не может быть построен только на базе эпиблемы и по необходимости включает достаточно широкую периферическую зону корня. В этом, надо полагать, причина отмеченного еще А. Arber (1941) отсутствия морфогенетических потенций у наружных зон корня.

Функционирование апикальной меристемы, рост клеток в зоне растяжения, секреторная активность клеток чехлика и всасывание веществ почвы корневыми волосками требуют интенсивного притока пластических и энергетических веществ и эффективного оттока поглощенной воды с растворенными в ней веществами почвы. Поэтому проводящие ткани в корне должны дифференцироваться весьма быстро. А так как они локализованы в центре корня, то их быстрая дифференциация приводит к быстрой потере морфогенетических потенций центральной частью корня.

Следовательно, только ткани, расположенные между периферической зоной корня и его радиальным пучком, могут «позволить себе» замедленную дифференциацию. И действительно, у семенных растений паренхима перицикла дифференцируется медленнее других тканей (Rohweder, Endress, 1983). Судя по микрофотографии (Charlton, 1983, Plate 1), то же справедливо и для эндодермы *Marsilea coromandelica*. Неудивительно, что у семенных растений боковые корни закладываются в перицикле, а у *M. coromandelica* — в эндодерме. Хотя паренхима перицикла и эндодерма, дающие начало боковому корню, могут быть значительно дифференцированными, они, по-видимому, все же остаются на данном уровне корня наименее дифференцированными тканями из всех имеющихся. Мне кажется, что это достаточно правдоподобное объяснение появления боковых корней в заметно дифференцированных тканях.

Как было отмечено выше, заложение корня в частично и тем более в полностью дифференцированной ткани энергетически менее выгодно, чем его заложение непосредственно в меристеме. Поэтому рационализация корнеобразования требует максимальной меристематизации корнеродной ткани (соответственно перицикла или эндодермы). В то же время длительное сохранение перицикла (эндодермы) в меристематическом состоянии, вероятно, ограничивает его специфическое функционирование (связь и обмен веществ между стелой и кортексом), так как таковое требует соответствующей дифференциации клеток. Рационализация онтогенеза корня как всасывающего органа требует, очевидно, существенного ограничения пребывания перицикла (эндодермы) в меристематическом состоянии. Следовательно, эволюционное преобразование ветвления корня требует разрешения противоречия между противоположными тенденциями развития.

Разрешением этого противоречия, очевидно, является более раннее заложение боковых корней, что автоматически влечет за собой и изменение локализации их появления, смещение зачатков боковых корней к апексу материнского корня (рис. 1, E—3). При этом рано или поздно достигается стадия, когда зачаток бокового корня начинает появляться в той зоне материнского корня, которая перемещается в грунт. Выход бокового корня из тела материнского в этой зоне привел бы к его механическому отрыву (Charlton, Watson, 1982). Поэтому акропетальное смещение места заложения боковых корней возможно только при условии изменения ритмики их развития, а именно

выработки покоя или резкого замедления развития после заложения вплоть до того момента, когда соответствующий участок материнского корня перестанет перемещаться в почве. Такой покоящийся или замедленно развивающийся зачаток бокового корня должен относительно долго находиться в зоне активно проходящих ростовых и морфогенетических процессов, где, вероятно, сильны разнообразные морфогенетические влияния. Это обуславливает необходимость выработки дополнительных механизмов устойчивости онтогенеза зачатка корня к чуждым воздействиям. Таким образом, акропетальное смещение места заложения боковых корней требует выработки ряда новых свойств. По-видимому, во многих случаях это оказывается эволюционным запретом для возникновения апикального заложения боковых корней. Преодолеть его смогли не все растения. Вероятно, не случайно заложение боковых корней в апексе часто встречается у водных растений (McCully, 1975), корни которых развиваются обычно в воде или достаточно мягком иле. Поэтому акропетальное смещение места заложения боковых корней у них не требовало обязательного резкого изменения ритмики развития зачатка и повышения устойчивости его онтогенеза.

Вероятно, еще до начала смещения зачатков боковых корней к апексу материнского достаточно жестко закрепилась их приуроченность к перициклу (семенные растения) или эндодерме (папоротники). Поэтому и «съезжание» зачатков в апекс происходило по перициклу (соответственно эндодерме). И даже закладываясь непосредственно в апикальной меристеме, боковые корни сохраняют приуроченность к будущему перициклу (эндодерме), что можно интерпретировать как проявление «памяти», или инерционности, системы.

Возникающий в апексе зачаток бокового корня окружен меристематической тканью. Это создает предпосылки для включения в процесс корнеобразования не только клеток будущего перицикла, но и клеток будущей эндодермы и внутреннего кортекса, поскольку их онтогенетические траектории еще не канализированы жестко и могут быть изменены под морфогенетическим влиянием формирующегося апекса бокового корня. В пользу такого предположения свидетельствует обратная зависимость между степенью дифференцированности эндодермы и степенью ее участия в образовании бокового корня (McCully, 1975). Можно предположить, что устойчивость формирующегося апекса бокового корня вначале слишком слаба, чтобы предотвратить «инвазию» ткани неперичиклического происхождения в зачаток бокового корня. Лишь достигнув определенного размера, боковой корень приобретает способность реализовать «память» о своем перичиклическом происхождении. Это приводит к замене тканей кортикального происхождения на эквивалентные им ткани, происходящие в конечном счете из перицикла материнского корня.

Нетрудно видеть, что предлагаемая схема эволюции бокового ветвления корней (рис. 1, E—3) почти полностью соответствует схеме эволюции ветвления корня, предложенной К. Goebel (1928), но прочитываемой в противоположном направлении. Предлагаемая схема также основана на нескольких допущениях. Прежде всего, это предположение о большем сходстве в генетическом отношении боковых корней с придаточными органами, чем с боковыми побегами. Принимается также рационализация онтогенеза в процессе эволюции, наличие у системы инерционности, или «памяти», и изменение устойчивости системы по мере ее развития. Эти допущения, по моему мнению, имеют те преимущества перед допущениями, принятыми К. Goebel, что одни из них

косвенно подтверждаются фактами (сходство боковых корней с придаточными органами на ранних стадиях развития), а другие представляют собой достаточно универсальные особенности систем (инерционность, изменение устойчивости) и процесса эволюции (рационализация онтогенеза).

В рамках предлагаемой гипотезы возможно подобрать достаточно правдоподобные, на мой взгляд, объяснения с единых позиций ряду наблюдаемых особенностей бокового ветвления корней, которые не получили единой трактовки в гипотезе К. Goebel. Кроме того, предлагаемая гипотеза в отличие от гипотезы К. Goebel допускает признание многократной утраты и возникновения бокового ветвления корней в ходе развития отдельных форм. При этом следует каждый раз ожидать появления одних и тех же вариантов заложения боковых корней, если допустить, что в процессе эволюции неизменно сохраняется замедленная относительно других структур дифференциация перицикла (эндодермы). Общая морфофункциональная организация корня делает такое допущение вполне приемлемым.

Признание возможности неоднократной утраты и возникновения способности корней ветвиться в ходе эволюции отдельных фил позволяет согласовать наличие достаточно примитивных способов заложения боковых корней у тех или иных таксонов с признанием их высокой эволюционной продвинутости. В частности, можно предположить, что у предков злаков ветвление корней было утрачено и затем возникло заново (отсюда и его несовершенство). Это предположение тем более вероятно, что у некоторых современных однодольных, например у видов *Allium*, способность корней (кроме главного корня) ветвиться утрачена.

Таким образом, выведение бокового эндогенного ветвления корней из их способности формировать придаточные органы основано на более общих посылках и в большей мере отвечает требованиям принципа парсимонии при объяснении особенностей ветвления, чем выведение его из верхушечного дихотомического ветвления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронин Н. С. 1964. Эволюция первичных структур в корнях растений//Учен. зап. Калужск. пед. ин-та им. К. Э. Циолковского. № 13. Данилова М. Ф., Сердюк Е. М. 1982. Закладка боковых корней у *Hordeum vulgare* (Poaceae) (данные электронной микроскопии)//Бот. журн. Т. 67, № 2. Дубровский И. Г. 1986. Происхождение тканей зародышевого бокового корня огурца, межтканевые взаимодействия и позиционный контроль в его развитии//Онтогенез. Т. 17, № 2. Иванов В. Б. 1987. Проллиферация клеток в растениях//Итоги науки и техники. Сер. цитол. Т. 5. Ланге А. Б. 1979. Эволюция таксона//Состояние и перспективы развития морфологии. Мат-лы к Всесоюз. совещ. М. Мамаев Ю. В. 1967. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола//Журн. общ. биологии. Т. 29, № 1. Мейен С. В. 1986. Флорогенез и эволюция растений//Природа. № 11. Мейен С. В. 1987. Основы палеоботаники. М. Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. Татаринцев Л. П. 1987. Очерки по теории эволюции. М. Тахтаджян А. Л. 1954. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л. Тахтаджян А. Л. 1956. Высшие растения. Т. 1. От псилофитов до хвойных. М.; Л. Шмальгаузен И. И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л. Эзау К. 1980. Анатомия семенных растений. Кн. 2. М. Арбер А. 1941. The interpretation of root and shoot in the Angiosperms//Biol. Rev. Vol. 16, N 2. Bierhorst D. W. 1971. Morphology of vascular plants. New York; London. Bruchmann H. 1874. Ueber Anlage und Wachstum der Wurzeln von *Lycopodium* und *Isoetes*//Jenaische Zeitschr. Naturwissenschaft. Bd 8. Bugnon F. 1980. Bases fondamentales pour l'étude de la ramification chez les végétaux. Principales modalités de ce phénomène//Bull. Soc. bot. France. Actual bot. T. 127, N 2. Charlton W. A. 1983. Patterns and control of lateral root initiation//Growth regulators in root development. London. Charlton W. A., Watson J. 1982. Patterns of arrangement of lateral appendages on axes

of *Stigmara ficoides* (Sternberg) Brogniart//Bot. J. Linnean Soc. Vol. 84, N 1. Clowes F. A. L. 1985. Origin of epidermis and development of root primordia in *Pistia*, *Hydrocharis* and *Eichhornia*//Ann. Bot. Vol. 55, N 6. Goebel K. 1928. Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Erster Teil. Allgemeine Organographie. Jena. Guttenberg H., von. 1963. Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Berlin. Guttenberg H., von et al. 1957. Embryologische und histogenetische Untersuchungen an Monocotyledonen//Bot. Studien. H. 7. Karas I., McCully M. E. 1973. Further studies of the histology of lateral root development in *Zea mays*//Protoplasma. Vol. 77, N 2. Link G. K. K., Eggers V. 1946. Mode, site and time of initiation of hypocotyledonary bud primordia in *Linum usitatissimum* L.//Bot. Gaz. Vol. 107, N 4. Mallory Th. E. et al. 1970. Sequence and pattern of lateral root formation in five selected species//Amer. J. Bot. Vol. 57, N 7. McCully M. E. 1975. The development of lateral roots//The development and function of roots. London; New York; San Francisco. Meyen S. V. 1973. Plant morphology in its nomothetical aspects//Bot. Rev. Vol. 39, N 3. Paolillo D. J. 1982. Meristems and evolution: developmental correspondence among the rhizomorphs of the lycopods//Amer. J. Bot. Vol. 69, N 6. and function of roots. London; New York; San Francisco. Rohweder O., Endress P. K. 1983. Samenpflanzen: Morphologie und Systematik der Angiospermen und Gymnospermen. Stuttgart; New York. Webster T. R., Steeves T. A. 1963. Developmental morphology of the root of *Selaginella krausiana* A. Br. and *Selaginella wal-lacei* Hieron//Can. J. Bot. Vol. 42, N 12. Webster T. R., Steeves T. A. 1967. Developmental morphology of the root of *Selaginella martensii* Spring//Ibid. Vol. 45, N 4.

Поступила в редакцию
26.10.88

ON THE ROOT LATERAL BRANCHING

A. C. Timonin

Summary

The endogenous lateral branching of the roots is proposed to be considered as a result of evolution of their inherent ability to produce adventive organs rather than as a result of evolutionary transformation of the apical dichotomous branching as it was proposed by K. Goebel earlier. The hypothesis proposed here is based on more general grounds than Goebel's one and allows the explanation of some observed patterns of the root branching in Angiosperms with common positions.