

УДК 582.572.4:581.436

ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИИ ВОЗДУШНЫХ КОРНЕЙ

***CLIVIA MINIATA* LINDL. (BOSSE.)**

Черятова Ю. С., Митичкин Д. Е.

Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева, Москва, Россия
E-mail: u.cheryatova@rgau-msha.ru

В статье представлены результаты изучения анатомического строения воздушных корней *Clivia miniata* (Amaryllidaceae), широко культивируемой в декоративном садоводстве. Придаточные по происхождению воздушные корни растения на всем протяжении сохраняли первичное анатомическое строение и были покрыты веламеном. Клеточные стенки веламена формировали внутренние спиральные утолщения, а их тонкие места были снабжены перфорациями. Первичная кора корня начиналась экзодермой, которая наряду с эндодермой, выполняла пропускную функцию. Центральный цилиндр воздушных корней *C. miniata* представлен однослойным перициклом и полиархным радиальным проводящим пучком. Экспериментально установлено, что анатомическая адаптация *C. miniata* к периодическим засушливым условиям, привела к возникновению воздушных корней, длительно сохраняющих на своей поверхности веламен.

Ключевые слова: *Clivia miniata*, Amaryllidaceae, воздушные корни, веламен, анатомический анализ.

ВВЕДЕНИЕ

Представители семейства Амариллисовых (Amaryllidaceae) распространены как в тропических, так и в субтропических регионах земного шара, но занимают видное место в трех различных географических точках, включая Андские районы Южной Америки, Средиземноморский бассейн и юг Африки. Эдафические факторы для этих растений имеют важнейшее значение, однако они проявляются на фоне общеклиматических условий. Одним из растений, которое в последнее время привлекает внимание ученых, является кливия киноварная (*Clivia miniata*) – многолетнее корневищное декоративное растение, широко культивируемое в оранжерейной и комнатной культуре [1]. Растение также применяется в традиционной медицине. В лекарственных целях используют в основном корневище с корнями, которые содержат алкалоиды ликорин, кливмин и кливатин [2]. Лекарственные препараты на основе кливии применяют при лихорадке, а также проведении комплексной противоопухолевой терапии [3].

В литературе приводится морфологическое описание воздушных корней кливии [4]. Однако в настоящее время литературные данные об анатомическом строении воздушных корней кливии отсутствуют. Необходимо при этом добавить, что работы, посвященные изучению анатомии воздушных корней цветковых растений, немногочисленны. В основном достаточно хорошо изучены лишь корни эпифитных Орхидных и некоторых Ароидных [4–6]. Знание анатомического строения

воздушных корней растений необходимо для лучшего понимания морфологической дифференциации корней, что поможет ближе подойти к пониманию механизмов адаптации растений к экологическим условиям произрастания [7–12]. Более того, анатомический анализ является важным методом идентификации лекарственного растительного сырья различных морфологических групп [13]. Поэтому результаты работы могут послужить основой при проведении фармакогностического анализа лекарственного сырья корней *C. miniata*.

Как известно, у растений существуют разнообразные механизмы избегания высыхания (опасного уменьшения гидратуры протопласта), с помощью которых им удается при сухости воздуха и почвы сохранять как можно дольше хорошее состояние воды в тканях. Это достигается различными путями. В отношении *C. miniata* есть литературные сведения о том, что растение преодолевает засушливый период путем запаса воды в воздушных корнях [14, 15]. Поэтому изучение особенностей анатомии воздушных корней кливии является актуальным исследованием в области экологии растений.

Целью работы являлось установление анатомических особенностей воздушных корней *C. miniata*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Экспериментальная работа проводилась на кафедре ботаники, селекции и семеноводства садовых растений ФГБОУ ВО Российского государственного аграрного университета – Московской сельскохозяйственной академии имени К. А. Тимирязева в 2021 году. Объектами исследования служили свежесобранные воздушные корни растений *C. miniata*, полученные из фондовой оранжереи Главного ботанического сада имени Н. В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН). Для микроскопического анализа готовили временные водно-глицериновые окрашенные микропрепараты поперечных срезов корней 10 модельных растений (в 5-ти кратной повторности) по методике Ю. С. Черятовой [16]. Исследование проводили с помощью микроскопа Carl Zeiss Primo Star и цифровой фотокамеры Canon Digital IXUS 105.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Воздушные корни *C. miniata* адвентивные, закладывались на базальной части стебля растения. У воздушных корней растения, помимо морфологического строения, обнаруживается целый ряд особенностей анатомического и физиологического свойства. В анатомической структуре воздушных корней *C. miniata* можно было выделить следующие анатомо-топографические зоны: покровную ткань, первичную кору и центральный цилиндр. Воздушные корни *C. miniata* снаружи покрыты многослойным веламеном, число слоев клеток которого в корнях варьировалось от 7 до 10 (рис. 1 а).

В молодых воздушных корнях веламен молочно-белого цвета, а в более зрелых корнях становился темнее. Веламен формировался в онтогенезе корня растения из дерматогена. Дерматоген, дифференцируясь в веламен, подвергался периклинальным делениям клеток, в результате чего образовывался многослойный

покров. Клетки веламена многогранные, почти изодиаметричны, несколько вытянуты в направлении радиуса корня. Клеточные стенки веламена характеризовались внутренними спиральными утолщениями. Более тонкие места клеточных стенок были снабжены перфорациями. Вследствие этого, сформировавшийся веламен представлял собой систему капиллярных пространств сообщающихся между собой и с внешней средой. Известно, что веламен может всасывать воду в количестве до 80 % от веса корня. Имея веламен, воздушные корни могут поглощать и хранить в большом количестве не только капельно-жидкую воду, но и конденсировать водяные пары атмосферы.

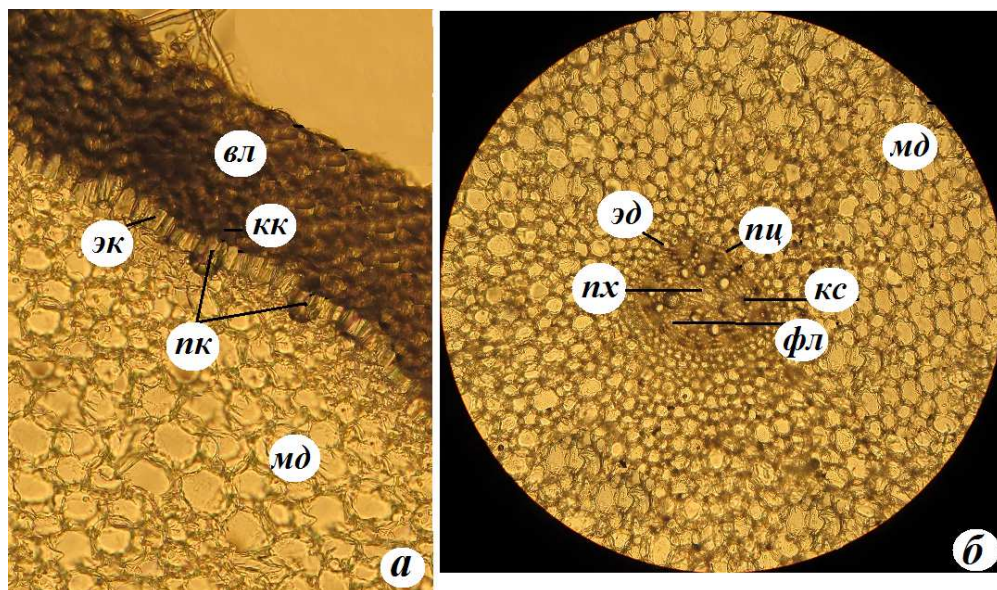


Рис. 1. Анатомическое строение поперечного среза воздушного корня *Clivia miniata*. Условные обозначения: а – покровные ткани корня ($\times 200$): вл – многослойный веламен; кк – кроющие клетки веламена; э – экзодерма; пк – пропускные клетки экзодермы; мд – мезодерма; б – центральная часть корня ($\times 100$): мд – мезодерма; эд – эндодерма; пц – однослойный перицикл; кс – первичная ксилема; фл – первичная флоэма; пх – паренхима.

Воздушные корни кливии, достигая почвы, укоренялись. Структурной их особенностью было то, что при этом они не утрачивали свой покров из веламена. В подземных (укорененных воздушных) корнях веламен характеризовался светло-коричневой окраской благодаря пигментации.

За веламеном располагалась экзодерма первичной коры корня, состоящая из полиэдрических клеток, тесно соединенных друг с другом радиальными стенками. Клеточные стенки экзодермы были заметно утолщены и суберинизированы. Значение экзодермы в воздушных корнях резко отличается от корней, лишенных веламена. Известно, что у большинства корней экзодерма, благодаря суберинизации

клеток, несет лишь функцию защитной покровной ткани после отмирания эпиблемы. В воздушных корнях *C. miniata* экзодерма выполняла пропускную функцию наряду с эндодермой. В экзодерме корней растения есть особые пропускные клетки – тонкостенные живые короткие клетки, через которые вода подается из веламена во внутреннюю часть первичной коры, а оттуда большая часть воды направляется в ксилему центрального цилиндра. Клетки веламена, примыкающие к пропускным клеткам – кроющие, отличались от других клеток формой и структурой внутренней стенки.

За экзодермой в корне следовала многослойная мезодерма. Мезодерма состояла из живых круглых паренхиматических клеток, расположенных радиальными рядами, в которых размер клеток уменьшается внутрь корня. Внутренний слой коры – эндодерма содержала пропускные клетки, расположенные напротив ксилемных лучей. Особенностью воздушных и подземных корней является то, что она на всем протяжении находится на первой ступени своего развития. Клетки эндодермы были тесно соединены между собой.

Центральный цилиндр воздушных и подземных корней *C. miniata* представлен однослойным перициклом и полиархным радиальным проводящим пучком (рис. 1 б). К перициклу на равных расстояниях по периферии примыкали ксилемные группы радиального проводящего пучка. В этих группах снаружи располагались мелкие кольчатые и спиральные сосуды, а дальше выделялись более крупные пористые сосуды в центральной части. Группы клеток ксилемы расширялись к центру и суживаются к периферии, в связи с чем, ксилема воздушных корней приобретала лучистый характер. Число лучей первичной ксилемы изменялось по длине одного и того же корня – от 12 до 16. Здесь следует отметить, что отличительным структурным признаком воздушных корней *C. miniata* можно рассматривать амплитуду количества лучей ксилемы радиального пучка, абсолютное число которых не является наследственно закрепленным признаком. Чередуюсь с лучами ксилемы, располагались группы первичной флоэмы, состоящей из ситовидных трубок с сопровождающими клетками и лубяной паренхимой. Флоэмные группы не заходили так глубоко к центру корня, как сосуды ксилемы. Центральная часть корня была занята неспециализированной паренхимой. Эту центральную паренхиму, с прослойками паренхимы между ксилемой и флоэмой и с перициклом, можно рассматривать как одну ткань центрального цилиндра. В заключении следует особо отметить, что веламен и структура первичной коры сохранялась даже у старых подземных корней *C. miniata*. С возрастом корня возрастало лишь число одревесневших элементов в его центральной части.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В анатомическом строении воздушных корней *C. miniata* обнаруживаются зримые черты экологической приспособленности к условиям произрастания и водоснабжения. Морфо-функциональная адаптация *C. miniata* к периодическим засушливым условиям повлекла за собой возникновение анатомических особенностей корней растения, длительно сохраняющих на своей поверхности веламен. Поэтому гистологические особенности воздушных корней кливии связаны

с функциональной и структурной пластичностью в результате приспособительной эволюции растений. Поскольку *C. miniata* происходит из Южной Африки, она приспособлена к жизни на периодически пересыхающих почвах. При наступлении дождливого периода веламен на корнях растения быстро всасывает влагу, которая отчасти хранится в запасе. Очевидно, что в сухой сезон года мертвые клетки веламена подземных корней *C. miniata* заполнены воздухом и служат в качестве защитной ткани. А при увлажнении почвы вода входит в веламен в силу капиллярности и используется корнями растения. Таким образом, можно рассматривать *C. miniata* как гидростабильный вид, поддерживающий и сохраняющий свой водный баланс в течение всего вегетационного периода достаточно выравненным. Стабилизации баланса растения способствуют резервы воды в корнях с веламеном. Необходимо также высказать предположение, что побочной функцией веламена может являться тепловая изоляция корней *C. miniata*: покров, как плохой проводник тепла, ослабляет при заполненных воздухом клетках ночное охлаждение корней. Это является очень важной функцией, поскольку низкие температуры почвы ухудшают не только минеральное питание растений, но и снабжение его водой.

Таким образом, в результате проведенного исследования были установлены анатомические особенности строения воздушных корней *C. miniata*, которые могут быть использованы в вопросах экологической анатомии растений и таксономии представителей семейства Amaryllidaceae. Резюмируя, следует сказать, что практическая значимость работы заключается еще и в том, что полученные материалы, визуализированное анатомическое строение корней *C. miniata*, могут быть использованы при составлении анатомических атласов декоративных и лекарственных растений.

Список литературы

1. Капанова Н. Н. Кливия [Виды, агротехника, комнатная культура] / Н. Н. Капанова // Цветы в доме. – 2003. – № 8. – С. 46.
2. Nair J. J. Alkaloids of the South African Amaryllidaceae: a review / J. J. Nair, J. Bastida, C. Codina [et al.] // Natural Product Communications. – 2013. – Vol. 8, No 9. – P. 1335–1350.
3. Nair J. J. Cytotoxicity studies of lycorine alkaloids of the Amaryllidaceae / J. J. Nair, J. Staden // Natural Product Communications. – 2014. – Vol. 9, No 8. – P. 1193–1210.
4. Sanford R. Apogeotropic Roots in an Amazon Rain Forest / R. Sanford // Science, New Series. – 1987. – Vol. 235, No 4792. – P. 1062–1064.
5. Hinchee M. A. W. Morphogenesis of aerial and subterranean roots of *Monstera deliciosa* / M. A. W. Hinchee // Botanical Gazette. – 1981. – Vol. 142, No 3. – P. 347–359.
6. Khatun M. M. In vitro root formation and plantlet development in dendrobium orchid / M. M. Khatun, H. Khatun, D. Khanam [et al.] // Bangladesh Journal of Agricultural Research. – 2010. – Vol. 35, No 2. – P. 257–265.
7. Porembski S. Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae / S. Porembski, W. Barthlott // Nordic Journal of Botany. – 1988. – Vol. 8, No 2. – P. 117–137.
8. Mano Y. Varietal difference and genetic analysis of adventitious root formation at the soil surface during flooding in maize and teosinte seedlings / Y. Mano, M. Muraki, M. Fujimori [et al.] // Japanese Journal of Crop Science. – 2005. – Vol. 74, No 1. – P. 41–46.

9. Menezes N. L. Rhizophores in *Rhizophora mangle* L.: an alternative interpretation of so-called «aerial roots» / N. L. Menezes // Annals of the Brazilian Academy of Sciences. – 2006. – Vol. 78, No 2. – P. 213–226.
10. Sheridan R. P. Adaptive morphology of the tropical wet montane epiphyte *Anthurium hookeri* / R. P. Sheridan // Selbyana. – 1994. – Vol. 15, No 2. – P. 18–23.
11. Zotz G. Aerial roots of epiphytic orchids: the velamen radicum and its role in water and nutrient uptake / G. Zotz, U. Winkler // Oecologia. – 2013. – Vol. 171, No 3. – P. 733–741.
12. Wells C. E. Marked differences in survivorship among apple roots of different diameters / C. E. Wells, D. M. Eissenstat // Ecology. – 2001. – Vol. 82, No 3. – P. 882–892.
13. Черятова Ю. С. Актуальные аспекты морфолого-анатомического анализа лекарственного растительного сырья лавровишни лекарственной (*Laurocerasus officinalis*) / Ю. С. Черятова // Экосистемы. – 2020. – Вып. 21, № 1. – С. 85–92.
14. Cybularz-Urban T. Influence of temperature and supplementary lighting on growth and flower initiation of *Clivia miniata* Regel / T. Cybularz-Urban, E. Hanus-Fajerska, A. Swiderski [et al.] // Scientia Horticulturae. – 1996. – Vol. 65, No 1. – P. 65–72.
15. Scheres B. J. G. Digging out Roots: Pattern Formation, Cell Division, and Morphogenesis in Plants / B. J. G. Scheres, R. Heidstra // Current Topics in Developmental Biology. – 1999. – Vol. 45, No 5. – P. 207–247.
16. Черятова Ю. С. Анатомия лекарственных растений и лекарственного растительного сырья: учебное пособие / Ю. С. Черятова. – М.: РГАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева, 2010. – 95 с.

DETAILS OF AERIAL ROOTS ANATOMY IN *CLIVIA MINIATA* LINDL. (BOSSE.)

Cheryatova Yu. S., Mitichkin D. E.

*Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia
E-mail: u.cheryatova@rgau-msha.ru*

The article presents the results of studying the anatomical structure of the aerial roots of *Clivia miniata* (Amaryllidaceae), widely cultivated in ornamental gardening. Adventitious in origin, the aerial roots of the plant retained their primary anatomical structure throughout their entire length and were covered with velamen. The study of the anatomical structure of aerial roots made it possible to identify anatomical and topographic zones in their structure: integumentary tissue, primary cortex, and central cylinder. The integumentary tissue of aerial roots of *C. miniata* was represented by multilayered velamen. Velamen cells are multifaceted, almost isodiametric, somewhat elongated in the direction of the root radius. The cell walls of the velamen formed internal spiral thickenings, and their thin places were provided with perforations. The formed velamen was a system of capillary spaces communicating with each other and with the external environment.

The primary root cortex began with the exoderm, which, along with the endoderm, performed a throughput function. In the exoderm of aerial roots, thin-walled living short cells were found, through which water from the velamen passed into the inner part of the primary cortex. The multilayered mesoderm consisted of radial rows of thin-walled round cells, the size of which decreased towards the center of the root. In the endoderm, opposite the xylem rays, there were passage cells that ensured the passage of water from the

primary cortex to the central cylinder. Despite the increase in the age of the roots, the velamen and the structure of the primary cortex were preserved throughout their entire length.

The central cylinder of the aerial roots of *C. miniata* is represented by a single-layered pericycle and a polyarchic radial vascular bundle. The xylem groups of the radial conducting bundle adjoined the pericycle at equal distances along the periphery. In these groups, small annular and spiral vessels were located outside, and then larger porous vessels stood out in the central part. Groups of xylem cells expanded towards the center and narrowed towards the periphery, and therefore, the xylem of aerial roots acquired a radiant character. The number of rays of the primary xylem varied along the length of the same root, from 12 to 16.

In the anatomical structure of the aerial roots of *C. miniata*, visible features of ecological adaptation to the conditions of growth and water supply are found. The morphofunctional adaptation of *C. miniata* to periodic arid conditions led to the emergence of anatomical features of plant roots that retain velamen on their surface for a long time. Therefore, the histological features of clivia aerial roots are associated with functional and structural plasticity as a result of the adaptive evolution of plants. Since *C. miniata* originates from South Africa, it is adapted to life on intermittent soils. When the rainy period sets in, velamen on the roots of the plant quickly absorbs moisture, which is partly stored in reserve. Obviously, during the dry season, the dead velamen cells of the underground roots of *C. miniata* are filled with air and serve as a protective tissue. And when the soil is moistened, water enters the velamen due to capillarity and is used by the roots of the plant. Thus, *C. miniata* can be considered as a hydrostable species that maintains and retains its water balance during the entire growing season, fairly even. Stabilization of the balance of the plant is facilitated by water reserves in the roots with velamen. It is also necessary to suggest that a side function of velamen may be the thermal insulation of *C. miniata* roots: the cover, as a poor heat conductor, weakens the nighttime cooling of the roots when the cells are filled with air. This is a very important function, since low soil temperatures impair not only the mineral nutrition of plants, but also their water supply.

As a result of the study, the anatomical features of the structure of the aerial roots of *C. miniata* were established, which can be used in questions of the ecological anatomy of plants and the taxonomy of representatives of the Amaryllidaceae family. The obtained materials, the visualized anatomical structure of the roots of *C. miniata*, can be used in compiling anatomical atlases of ornamental and medicinal plants.

Keywords: *Clivia miniata*, Amaryllidaceae, aerial roots, velamen, anatomical analysis.

References

1. Kapranova N. N. Clivia [Types, agricultural technology, indoor culture], *Flowers in the house*, **8**, 46 (2003).
2. Nair J. J., Bastida J., Codina C. and Viladomat F., Alkaloids of the South African Amaryllidaceae: a review, *Natural Product Communications*, **8**, 1335 (2013).
3. Nair J. J., Staden J., Cytotoxicity studies of lycorine alkaloids of the Amaryllidaceae, *Natural Product Communications*, **8**, 1193 (2014).
4. Sanford R. Apogeotropic Roots in an Amazon Rain Forest, *Science, New Series*, **235**, 1062 (1987).

5. Hinchee M. A. W. Morphogenesis of aerial and subterranean roots of *Monstera deliciosa*, *Botanical Gazette*, **142**, 347 (1981).
6. Khatun M. M., Khatun H., Khanam D. and Al-Amin M. In vitro root formation and plantlet development in dendrobium orchid, *Bangladesh Journal of Agricultural Research*, **35**, 257 (2010).
7. Porembski S., Barthlott W. Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae, *Nordic Journal of Botany*, **8**, 117 (1988).
8. Mano Y., Muraki M., Fujimori M. and Takamizo T. Varietal difference and genetic analysis of adventitious root formation at the soil surface during flooding in maize and teosinte seedlings, *Japanese Journal of Crop Science*, **74**, 41 (2005).
9. Menezes N. L. Rhizophores in *Rhizophora mangle* L.: an alternative interpretation of so-called «aerial roots», *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, **78**, 213 (2006).
10. Sheridan R. P. Adaptive morphology of the tropical wet montane epiphyte *Anthurium hookeri*, *Selbyana*, **15**, 18 (1994).
11. Zotz G., Winkler U. Aerial roots of epiphytic orchids: the velamen radicum and its role in water and nutrient uptake, *Oecologia*, **171**, 733 (2013).
12. Wells C. E., Eissenstat D. M. Marked differences in survivorship among apple roots of different diameters, *Ecology*, **82**, 882 (2001).
13. Cheryatova Yu. S. Actual aspects of anatomical and morphological research of medicinal plant material of *Laurocerasus officinalis*, *Ecosystems*, **21**, 85 (2020).
14. Cybularz-Urban T., Hanus-Fajerska E., Swiderski A. and De Smedt V. Influence of temperature and supplementary lighting on growth and flower initiation of *Clivia miniata* Regel, *Scientia Horticulturae*, **65**, 65 (1996).
15. Scheres B. J. G., Heidstra R. Digging out Roots: Pattern Formation, Cell Division, and Morphogenesis in Plants, *Current Topics in Developmental Biology*, **45**, 207 (1999).
16. Cheryatova Yu. S. *Anatomy of medicinal plants and medicinal plant raw materials: Textbook*, 95 p. (Moscow: RGAU-MSHA named after K.A. Timiryazev, 2010).