

## ТЕМА 2 КОРЕНЬ, ЕГО ФУНКЦИИ И ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО И АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ

### 1 Морфологическое строение корня

Корень – осевой орган, обладающий радиальной симметрией и неопределенно долго нарастающий в длину благодаря деятельности апикальной (верхушечной) меристемы. От стебля он морфологически отличается тем, что на нем никогда не возникают листья, а апикальная меристема всегда прикрыта чехликом. Функции корней разнообразны. Главной функцией является обеспечение почвенного питания растения: поглощение и проведение воды и растворенных в ней минеральных веществ из почвы. Корни закрепляют («заякоривают») растение в почве, делают возможным вертикальный рост и вынесение побегов вверх. В корнях может осуществляться синтез биологически активных веществ (аминокислот, гормонов, алкалоидов и пр.), которые затем передвигаются в другие органы растения, а также – запасание веществ. Корни могут обеспечивать дыхание и вегетативное размножение растений. При взаимодействии корней с корнями других растений, микроорганизмами и грибами, обитающими в почве, образуются симбиозы или взаимовыгодные сожительства (микоризы, бактериальные клубеньки).

**Корень, его происхождение, типы корневых систем.** Предполагают, что филогенетически корень возник позднее стебля и произошел от корнеподобных образований первых наземных растений – риниофитов, тело которых состояло из осевых органов, ветвившихся дихотомически. Одни из ответвлений расстилались по земле, образуя корнеподобные веточки – ризоиды, которые поглощали воду с минеральными солями. В ходе дальнейшей эволюции некоторые ответвления стали углубляться в почву и дали начало корням, приспособленным к более совершенному почвенному питанию. Настоящие корни первоначально появились у плауновидных и папоротниковых. Эволюционное развитие корня привело к появлению специализированных тканей. Образование корней было крупным эволюционным шагом, благодаря которому растения смогли осваивать более засушливые местообитания и образовывать крупные побеги, поднимающиеся вверх, к свету.

Корень закладывается уже в зародыше семени. Развивающийся из зародышевого корешка корень называют первичным. По происхождению различают главный, боковые и придаточные корни. Главный корень развивается из зародышевого корешка; образуется у семенных растений. Придаточные корни – корни, образующиеся на любой части побега (на стеблях, листьях, клубнях, луковицах). Боковые корни – корни, образующиеся на корнях любого происхождения (как главных, так и придаточных).

Совокупность всех корней одного растения независимо от их происхождения и структуры называют корневой системой растения. В основе классификации корневых систем лежат происхождение (генетический принцип), форма и характер ветвления (морфологический) и отношение к субстрату (экологический). Чаще всего выделяют три типа корневых систем:

1) система главного корня – состоит из главного корня, его боковых корней первого, второго и последующих порядков, а также придаточных корней, возни-

кающих на перечисленных корнях. Такая корневая система характерна для многих трав (особенно однолетних) и для деревьев, не образующих придаточных корней на стеблях. Систему главного корня часто называют стержневой;

2) система придаточных корней. Корневая система растения может быть составлена системой главного корня и возникающими затем на стебле системами придаточных корней (например, у подсолнечника, фасоли и др.). Систему главного корня с возникающими затем на стебле придаточными корнями часто называют смешанной;

3) система стеблеродных придаточных корней – составлена исключительно системами стеблеродных придаточных корней, т.е. образующихся в основном на стебле. При этом различают два случая: а) у многих семенных растений (злаков – пшеница, ячмень, овес и др., осок, лилейных) главный корень развивается слабо, быстро отмирает и заменяется придаточными корнями с их боковыми ответвлениями; б) у высших споровых (плаунов, хвощей, папоротников и др.) с самого начала развития особи образуются только придаточные корни, а главный корень у таких растений вообще отсутствует.

В случае системы стеблеродных придаточных корней очень часто используют понятие мочковатых систем. Общий признак мочковатых систем – главный корень отсутствует или не заметен среди многочисленных придаточных корней.

**Морфологическое разнообразие корней, метаморфозы корня.** Корни исключительно многообразны по форме. Они могут быть нитевидными, шнуровидными, конусовидными, веретеновидными, клубневидными и др. У многих видов в процессе эволюции корни приспособились к выполнению особых функций, в связи с чем строение их изменилось. Под метаморфозом понимают резкое наследственно закрепленное видоизменение органа, вызванное сменой функции.

Вокруг корней высших растений находится прикорневая зона – ризосфера, в которой обитает множество микроорганизмов, привлеченных корневыми выделениями. Многие микроорганизмы и гифы грибов, обитающие в ризосфере, проникают в корень. Эти контакты корней с бактериями и грибами носят симбиотический характер.

Корневые окончания многих растений срастаются с гифами грибов, образуя грибокорень, или микоризу (греч. *mykes* – гриб и *rhiza* – корень). Грибной компонент облегчает корням получение воды и минеральных веществ из почвы, а также передает им некоторые органические вещества. Гриб получает от высшего растения углеводы и другие питательные вещества. Различают два типа микоризы: эктотрофную и эндотрофную. Гифы эктотрофной микоризы охватывают корень только снаружи, иногда проникая в межклетники коровой паренхимы (сосна, береза, дуб, бук, ива, некоторые кустарники, пшеница, просо, лен). При эндотрофной микоризе грибной чехол вокруг корня не образуется, корневые волоски не отмирают, гифы гриба проникают глубоко в корень и внедряются в клетки коровой паренхимы (яблоня, груша, земляника, томат, злаки, орхидные и др.). Растения, питающиеся с помощью микоризных грибов, называют микотрофными.

Симбиоз корня с бактериями хорошо известен у бобовых растений. В коровой паренхиме корней поселяются почвенные бактерии из рода *Rhizobium*. Они проникают в кору корня через корневые волоски, питаются органическими веще-

ствами, усиленно размножаются и заполняют полость паренхимных клеток. Появляется бактериальная ткань, образующая выросты на поверхности корня – бактериальные клубеньки. Клубеньковые бактерии способны фиксировать атмосферный азот, недоступный для непосредственного усвоения зеленым растением, и превращать его в азотистые соединения, которые растения усваивают. Этот симбиоз важен для сельского хозяйства, как так способствует обогащению почвы азотом.

Достаточно широко распространены среди растений запасные корни. Видоизменение связано с разрастанием вторичной паренхимы проводящих тканей и накоплением в ней запасных веществ. По происхождению и внешней структуре различают два типа запасных корней: мясистые корни, или корнеплоды, и корневые шишки. Корнеплоды образуются за счет разрастания главного корня, но в образовании их могут принимать участие нижние междоузлия стебля и в первую очередь подсемядольное колено (гипокотиль). Гипокотиль образует большую часть корнеплода свеклы, репы, редиса, а собственно корнем является только нижняя часть корнеплода, на котором правильными рядами развиваются боковые корни. Запасные продукты у корнеплодов (крахмал, инулин, различные сахара) могут откладываться в паренхиме вторичной коры (морковь, петрушка) или в паренхиме древесины (редька, репа, редис). Обычно в корнеплоде бывает хорошо заметный на срезах один слой камбия (монокамбияльность – редис), но в некоторых случаях образуется несколько слоев камбия (поликамбияльность – свекла).

Корневые шишки, или корневые клубни, возникают при разрастании боковых корней разного порядка ветвления и боковых ветвлений придаточных корней. Корневые шишки, запасные питательные вещества, развиваются у георгина, чистяка, ятрышника, батата. От подземных стеблевых клубней они отличаются отсутствием редуцированных чешуйчатых листьев.

У растений, обитающих чаще всего в экстремальных условиях, встречаются втягивающие корни (контрактильные). Они при сокращении втягивают в почву клубень, луковицу, корневище или гипокотиль и базальную часть побегов с почками возобновления на оптимальную глубину для сохранения в почве в период летней засухи или сильных морозов. Такой тип корней характерен для многих корневищных, луковичных и клубнелуковичных растений, а также для ряда сельскохозяйственных растений (клевер, гречиха, люцерна, морковь, свекла).

Для паразитирующих растений характерны корни-гаустории (лат. *haustor* – черпающий, пьющий), или присоски – видоизмененные корни, с помощью которых растения-паразиты поглощают питательные вещества из клеток растения-хозяина. Встречаются у омелы, повилики, заразихи и др.

Воздушные корни объединяют группу корней, разнообразных по морфологии и часто выполняющих особые функции.

Ходульные корни образуются у растений своеобразных растительных сообществ – мангровых зарослей, обитающих по берегам тропических морей в зоне приливов и отливов. Установлено, что это дыхательные корни, поглощающие кислород во время отливов. Кроме того, образовавшиеся на стволах мангровых деревьев воздушные корни растут вниз и, укрепившись в почве, прочно удерживают растение в мягком иле. Ходульные корни встречаются у некоторых неболь-

ших деревьев тропического дождевого леса, у некоторых пальм, панданусов, некоторых трав тропического дождевого леса и даже у кукурузы. Способность этих корней-якорей противостоять нагрузкам как на разрыв, так и на сжатие объясняется наличием механических тканей в пучках, расположенных на периферии и в центре корня.

Досковидные опорные корни наиболее характерны для крупных деревьев тропического дождевого леса, особенно для деревьев самого высокого яруса. В отличие от ходульных досковидные корни – это боковые корни. Расположенные у самой поверхности почвы или над ней, они развивают более или менее плоские прилегающие к стволу вертикальные надземные выросты.

Вентиляционные (дыхательные) корни, или пневматофоры, развиваются у ряда тропических деревьев, растущих на бедных кислородом почвах. Дыхательные корни образуются из подземных боковых корней и растут вертикально вверх, поднимаясь над почвой или водой, т. е. для них характерен отрицательный геотропизм. Пневматофоры снабжают подземные части корня воздухом, чему способствуют постоянно слущивающаяся тонкая кора, многочисленные чечевички и сильно развитая система воздухоносных межклетников.

Воздушные корни тропических эпифитов образуются у орхидных, ароидных и бромелиевых. Эпифиты (греч. *epi* – на, над и *phyton* – растение) – растения, поселяющиеся на других растениях, главным образом на их стволах и ветвях. Они не паразитируют на деревьях, а используют их в качестве субстрата – опоры для подъема в условия лучшего освещения. Воздушные корни эпифитных растений свободно висят в воздухе и приспособлены к поглощению капелек дождя или росы. У них образуется особая многослойная всасывающая ткань – веламен (по происхождению соответствует ризодермису).

## 2 Анатомическое строение корня

**Первичное анатомическое строение корня.** В строении молодого корешка, покрытого корневым чехликом, выделяют несколько участков (зон), которые отличаются морфолого-анатомическими особенностями и выполняют различные физиологические функции. Это зона деления, зона роста, зона всасывания, зона проведения.

Корневой чехлик представляет собой многоклеточную структуру из паренхимной ткани, которая покрывает кончик корня в виде наперстка. Новые клетки корневого чехлика постоянно образуются внешним слоем клеток апекса, в то время как наружные, наиболее старые клетки, покрытые слизью, постепенно слущиваются. Корневой чехлик защищает апикальную меристему от трения о почвенные частицы; способствует продвижению корня благодаря образованию слизи при слущивании клеток чехлика в процессе роста корня и продвижения его между почвенными частицами. У многих однодольных в меристеме кончика корня синтезируются гормоны – ауксины, стимулирующие рост корня. Корневой чехлик контролирует реакцию корня на гравитацию (геотропизм). Слизь корневого чехлика создает благоприятные условия для поселения полезных бактерий, может влиять на доступность почвенных ионов.

Под корневым чехликом находится зона деления, или корневой апекс, – это апикальная меристема корня, его точка роста. Она имеет длину от 1 до 5 мм и состоит из мелких многогранных клеток, которые активно делятся в результате митоза, обеспечивая рост корня.

В зоне растяжения (роста) прекратившие деление клетки переходят к растяжению в направлении к оси корня, что обуславливает удлинение органа. Объем корня увеличивается за счет общего опухания клеток и появления крупных вакуолей. Протяженность зоны роста не превышает нескольких миллиметров.

За зоной роста следует зона всасывания. Клетки прекращают растяжение, начинается их дифференциация. На покровной ткани (ризодерма) возникают многочисленные выросты – корневые волоски. Здесь начинают формироваться первичные ткани корня и осуществляться его основная функция – всасывание почвенных растворов.

Наращение корня сопровождается включением старых участков зоны всасывания в вышерасположенную зону – зону проведения. Зона проведения обладает хорошо развитой проводящей тканью и передает почвенные растворы выше по органу. Корневые волоски вместе с клетками ризодермы погибают, и формируется покровная ткань корня. В этой зоне появляются боковые корни, поэтому ее часто называют зоной боковых корней. Переход от одной зоны к другой происходит постепенно, без резких границ.

Строение корня различно от кончика до основания и меняется в соответствии со сменой функциональной нагрузки по зонам корня (зона деления, зона растяжения, зона всасывания, зона проведения).

Верхушечная меристема корня (зона деления) откладывает клетки наружу и внутрь. Наружу формируются клетки корневого чехлика, внутрь – ткани остальной части корня. У покрытосеменных растений верхушечная меристема корня содержит несколько инициальных клеток. У двудольных они расположены 3-мя слоями. Наружний слой формирует первичную меристему (дерматоген) и далее дает начало клеткам чехлика и ризодермису. Средний слой образует основную меристему (периблему), которая дает начало первичной коре.

Внутренний слой формирует прокамбий (или плерому), из которого развивается центральный цилиндр. У однодольных и голосеменных растений ризодермис формируется из наружного слоя перилеммы. В зоне растяжения, или роста, клетки увеличиваются в объеме, начинают появляться первые признаки их дифференциации.

Первичная анатомическая структура корня формируется уже в зоне всасывания и одинакова для корней всех голосеменных, покрытосеменных и большинства высших споровых.

На первичной стадии развития постоянных тканей корня выделяют три системы тканей: ризодермис (система покровной ткани), первичную кору (система основной ткани) и систему проводящих тканей, представляющую собой либо сплошной цилиндр (лютик), либо полый цилиндр вокруг паренхимы (кукуруза, ирис).

Ризодермис (эпиблема) – всасывающая ткань молодых корней, которая абсорбирует воду и минеральные соли благодаря корневым волоскам. Корневой во-

лосок представляет собой асимметричный вырост клеток эпиблемы. Цитоплазма в этой волосконосной клетке расположена постенным слоем, вакуоль общая для основной клетки и ее выроста, ядро смещается в корневой волосок, что свидетельствует о его высокой физиологической активности. Оболочка волоска тонкая, кутикула отсутствует, что облегчает всасывание воды из субстрата. Продолжительность жизни корневых волосков 10-20 дней (затем отмирают). Нередко корневые волоски выделяют кислоты (угольную, а при недостатке кислорода – уксусную и муравьиную), растворяющие минеральные частицы почвы. Корневые волоски играют и механическую роль: дают опору верхушке корня, пробивающейся при росте между частицами почвы и способствуют «заякориванию» корневой системы в земле.

Молодые клетки ризодермиса большей частью имеют тонкую кутикулу, что ограничивает проницаемость клеточной оболочки для воды и минеральных веществ. Поверхность многих корней покрыта слизистым чехлом. Первичная кора располагается под ризодермисом. Клетки первичной коры паренхимные, округлые, живые с жизнедеятельной цитоплазмой, ядром, содержат лейкопласты, органические и минеральные включения. В коре обычны секреторные клетки, смоляные ходы, млечники, клетки с кристаллами и т. д. Хлорофилл есть только в клетках корней, произрастающих на свету (у водных растений, у эпифитов, имеющих воздушные корни).

Коровая паренхима, располагаясь радиальными рядами, образует многочисленные межклетники, имеющие большое значение для аэрации корня, и многочисленные связи через плазмодесмы клеток. В первичной коре ряда растений можно выделить 3 части: экзодерму, мезодерму и эндодерму.

Клетки экзодермы таблитчатые, нередко опробковывают и выполняют защитную функцию после сращивания ризодермиса. Клетки мезодермы более или менее округлые, между ними четко выражены межклетники. Клетки мезодермы снабжают ризодермис пластическими веществами и участвуют в проведении веществ, которые перемещаются как по системе протопластов (симпласту), так и по стенкам клеток (апопласту).

Внутренний слой коры – эндодерма – контролирует перемещение веществ из коры в центральный цилиндр и обратно. Клетки эндодермы расположены плотно, без межклетников, и характеризуются наличием на антиклинальных (т. е. перпендикулярных поверхности корня) в клеточных стенках поясков Каспари. Они представляют собой участки клеточной стенки, кутинизированные, иногда пропитанные суберином и лигнином, выполняющие роль барьера для передвижения веществ через клеточные оболочки (у двудольных и голосеменных). У хвойных изменения клеточных оболочек в эндодерме оканчиваются отложением субериновой пластинки. У однодольных растений образуются подковообразные утолщения клеточных стенок, затем происходит одревеснение стенок и отмирание протопластов клеток. При этом некоторые эндодермальные клетки (напротив ксилемы) могут оставаться тонкостенными, только с поясками Каспари. Их называют пропускными.

Центральный цилиндр (осевой цилиндр, или стела) в корне всех семенных растений четко отграничен от коры. Центральный цилиндр дифференцируется

непосредственно из клеток верхушечной меристемы. В нем располагаются проводящие ткани.

Разграничительной полосой между корой и центральным цилиндром является наружный его слой – перицикл (образовательная ткань). Вместе с эндодермой первичной коры перицикл составляет непрерывное монолитное кольцо. В перицикле начинают формироваться боковые корни. У видов с вторичным ростом он участвует в формировании камбия. Перицикл нередко выполняет и другие функции (например, запасающую) или становится вместилищем выделений. При одревеснении перицикл выполняет механическую функцию.

Внутреннюю часть центрального цилиндра у большинства корней занимает радиальный сосудисто-волоконный пучок: тяж первичной ксилемы, образующий к перициклу выступы в виде ребер, между ними размещаются тяжи первичной флоэмы. Таким образом, центральный цилиндр корня является протостелой. Ксилема формируется позже флоэмы. Первые по времени образования сосуды протоксилемы самые наружные, они примыкают к перициклу. В центре располагаются сосуды метаксилемы. Между флоэмой и ксилемой расположена тонкостенная паренхима. В отличие от стебля корни не имеют развитой сердцевины, хотя у некоторых однодольных (например, у кукурузы) сердцевина имеется.

У однодольных растений корни имеют только первичную структуру. С возрастом, после сдувания ризодермиса, защитную функцию выполняет экзодерма, реже мезо- или эндодерма (старые корни в диаметре могут быть меньше молодых).

**Вторичное анатомическое строение корня.** Среди однодольных вторичным приростом обладают лишь древовидные однодольные (драцена, юкка, многие пальмы). Камбий закладывается обычно в перицикле, реже в коровой части корня, и формирует внутрь от себя несколько рядов закрытых проводящих пучков со склеренхимными обкладками, разбросанных в паренхиме, а снаружи – элементы флоэмы. После этого камбий превращается в толстостенную постоянную ткань, а в периферической части коровой паренхимы появляется новый слой образовательной ткани. Образуется следующий ряд проводящих пучков и таким образом происходит утолщение корня.

Типичные вторичные изменения в строении корня характерны для голосеменных и двудольных растений, они обеспечивают рост растений в толщину. Вторичные изменения происходят за счет вторичных меристем – камбия и феллогена (пробкового камбия).

Участки камбия возникают из прокамбия или паренхимных клеток с внутренней стороны флоэмы между лучами ксилемы. Внутрь камбий откладывает клетки, формирующие вторичную ксилему, наружу – элементы вторичной флоэмы, что приводит к формированию коллатеральных проводящих пучков. Через некоторое время между этими участками камбия формируется камбий из перицикла, постепенно происходит смыкание всех участков камбия в кольцо.

Камбий перициклического происхождения откладывает паренхимные клетки, образующие сердцевинные, или радиальные, лучи. Сердцевинные лучи закладываются напротив лучей первичной ксилемы.

Первичная кора в корнях со вторичным утолщением корня отсутствует. В перицикле по всей окружности центрального цилиндра возникает пробковый камбий – феллоген, образующий внутрь клетки феллодермы, а наружу клетки пробки (феллоген, феллодерма и пробка образуют вторичную покровную ткань – перидерму). Стенки клеток пробки пропитываются суберином и клетки отмирают. Это является причиной отпадания клеток первичной коры вследствие нарушения связи с центральным цилиндром (линька корня). В клетках феллодермы могут откладываться запасные питательные вещества.

Ткани, расположенные кнаружи от камбия (флоэма, основная паренхима, феллодерма и пробковый камбий) называют вторичной корой.

Снаружи корни двудольных растений, имеющие вторичное строение, покрыты перидермой, на старых корнях деревьев образуется корка.

Таким образом, этапы перехода корня от первичного строения ко вторичному следующие: 1) появление камбия между лучами ксилемы и флоэмы; 2) образование феллогена перициклом; 3) сбрасывание первичной коры; 4) смена радиального расположения тканей ксилемы и флоэмы коллатеральным.