

Лекция 3. ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ. КОРЕНЬ

Вопросы:

1. *Общие закономерности строения.*
2. *Онтогенез зародыша, проростка, формирование корневой и побеговой систем.*
3. *Общие закономерности строения корня. Классификация корневых систем по происхождению и строению.*
4. *Анатомия корня. Первичное строение корня.*
5. *Вторичное строение корня.*
6. *Специализация и метаморфозы корней.*

1. Общие закономерности строения.

Орган – это часть организма, имеющая определенное строение и выполняющая определенные функции. Органы высших растений подразделяют на две группы: вегетативные и репродуктивные, или генеративные.

Вегетативные органы составляют тело растения и выполняют основные функции его жизнедеятельности, т. е. служат для поддержания индивидуальной жизни данной конкретной особи, а иногда и ее вегетативного размножения. К ним относят корень, стебель и лист.

Репродуктивные органы служат для воспроизведения особи в ряду последующих поколений. У покрытосеменных это цветок и его производные (семя и плод). У прокариот, низших растений и грибов вегетативных органов нет. Их тело, недифференцированное на органы, называется слоевищем или талломом.

В процессе эволюции расчленение тела высших растений на органы произошло в связи с переходом их из воды на сушу и приспособлением к условиям наземного существования.

Органам растений свойственны некоторые общие закономерности. Полярность – это различия между противоположными полюсами организма, органа или отдельной клетки. Полярность проявляется как во внешнем строении, так и в физиологических функциях

Морфологически верхняя часть растения называется *апикальной*, нижняя – *базальной*. Физиологические различия между апикальной и базальной частями растения хорошо известны в са-

доводстве. При размножении растений черенками их сажают в почву морфологически нижним концом, в противном случае из части черенка, находящейся над почвой, разовьются придаточные корни, а в почве – побеги.

Физиологические различия между полюсами растения находят свое выражение и в явлении тропизма. Тропизмы связаны с воздействием света, силы тяжести, химических и других факторов, сообразно которым их называют фототропизмом, геотропизмом, хемотропизмом и т.д. Если изгиб происходит в сторону раздражающего фактора, тропизм положительный, в противоположную сторону – отрицательный.

Геотропизм – это способность органов растения ориентироваться в пространстве определенным образом. В каком бы положении ни лежало семя в почве, корень всегда растет вниз под действием земного притяжения (положительный геотропизм), а стебель – вверх (отрицательный геотропизм). Осевые органы – стебель и корень – располагаются вертикально к поверхности земли (ортотропные органы), а листья – горизонтально или под углом (плагиотропные органы).

Симметрия (соразмерность) – такое расположение частей предмета в пространстве, при котором плоскость симметрии рассекает его на зеркально-подобные половины. Различным органам растений свойственна определенная симметрия.

Радиальные (полисимметричные) органы – это органы, через которые можно провести три и более плоскости симметрии (стебель, корень); *билатеральные* (бисимметричные) органы – можно провести только две плоскости симметрии (стебли кактусов опунций, листья ириса); *моносимметричные* – можно провести лишь одну плоскость симметрии (листья многих растений, цветок гороха); *несимметричные* (асимметричные) – нельзя провести ни одной плоскости симметрии (листья вяза, цветки валерианы, канны).

Метаморфизированные (видоизмененные) органы – это такие, у которых под действием среды обитания или в зависимости от определенной функции произошли наследственно закрепленное усиление одной функции, сопровождающееся резким изменением формы, и потеря других. Метаморфизированные органы – это реальное выражение приспособительной эволюции. Их подразделяют на *аналогичные* и *гомологичные*.

Аналогичные органы выполняют сходные функции и морфологически (в широком плане) подобны, но имеют разное происхождение (колючки, защищающие растения от уничтожения животными и снижающие транспирацию в аридных областях, могут быть видоизмененными побегами, листьями и корнями). Сходство аналогичных органов связано с развитием сходных признаков у разных органов в связи с приспособлением к сходным условиям внешней среды.

Гомологичные органы различаются морфологически и часто выполняют различные функции, но имеют одинаковое происхождение, т. е. это видоизменение какого-либо одного органа – стебля, листа или корня.

2. Онтогенез зародыша, проростка, формирование корневой и побеговой систем.

Зародыш семенных растений находится в семени. В нем уже заложены основные вегетативные органы. Он состоит из зародышевого корешка и зародышевого побега. Зародышевый корешок обычно представлен только конусом нарастания, прикрытым корневым чехликом. Зародышевый побег представлен зародышевым стебельком (осью) и зародышевыми листьями (семядолями) в числе двух (у двудольных), одной (у однодольных) или нескольких (у хвойных). На верхнем конце оси находится конус нарастания или уже почечка зародыша, в которой заложены зачатки следующих за семядолями листьев. Место сочленения оси и семядолей называют *семядольным узлом*. Участок оси под семядолями до базальной части зародышевого корешка называют *подсемядольным коленом (гипокотилем)*.

При достаточном количестве влаги, тепла и воздуха зрелые семена прорастают. Первым обычно появляется зародышевый корешок, укрепляющий проросток в почве. Одновременно растет и гипокотиль, проталкивая корешок в почву. Семядоли в зависимости от типа прорастания ведут себя по-разному. В ходе развития проростка из зародышевого корешка образуется корень первого порядка, или главный корень. У большинства растений он довольно быстро начинает ветвиться: возникают боковые корни второго, третьего и в дальнейшем все более высоких порядков. Главный корень со всеми боковыми разветвлениями составляет систему главного корня. Параллельно этому из зародышевой почечки или конуса нарастания

развивается побег первого порядка, или главный побег. В большинстве случаев при этом на апексе закладываются новые листовые зачатки (примордии), ранее заложенные разворачиваются, а участки между ними разрастаются, образуя междоузлия. Участок стебля между семядолями и первым листом называют *надсемядольным коленом (эпикотилем)*. В большинстве случаев главный побег в дальнейшем также ветвится, образуя боковые побеги второго, третьего и более высоких порядков, формируется система главного побега. На гипокотиле и в нижних узлах стебля могут довольно рано образовываться придаточные корни. Таким образом, растение уже в относительно раннем возрасте представляет собой совокупность побеговой и корневой систем, связанных гипокотилем.

3. Общие закономерности строения корня. Классификация корневых систем по происхождению и строению.

Корень – осевой орган, обладающий радиальной симметрией и нарастающий в длину до тех пор, пока сохраняется апикальная меристема. От стебля корень морфологически отличается тем, что на нем никогда не возникают листья, а апикальная меристема, как наперстком, прикрыта корневым чехликом. Ветвление и заложение придаточных почек у корнеотпрысковых растений происходит эндогенно (внутриродно) в результате деятельности перицикла (первичной латеральной меристемы).

Функции корня. Корень поглощает из почвы воду с растворенными в ней минеральными веществами; выполняет якорную роль, закрепляя растение в почве; служитместилищем питательных веществ; принимает участие в первичном синтезе некоторых органических веществ; у корнеотпрысковых растений выполняет функцию вегетативного размножения.

По происхождению корни делят на *главный, придаточные и боковые*.

Корень, развивающийся из зародышевого корешка семени, называется **главным**; корни, возникающие на других органах растений (стебле, листе, цветке), называются *придаточными*.

В молодых стеблях зачатки придаточных корней формируются из клеток межпучковой паренхимы, в старых – из паренхимы вблизи камбия сердцевинных лучей, т. е. камбия паренхимного происхождения.

Боковые корни образуются на главном и придаточном корнях.

В результате их дальнейшего ветвления появляются боковые корни более высоких порядков. Чаще всего ветвление происходит до четвертого-пятого порядков.

Главный корень обладает положительным геотропизмом; под влиянием земного притяжения он углубляется в почву вертикально вниз. Рост корней в длину идет периодически – обычно весной и осенью, в толщину – начинается весной и заканчивается осенью.

По отношению к субстрату, или среде обитания, в которой развиваются корни, они бывают следующих типов: *земляные*, *водные*, или плавающие; *воздушные*; *чужеядные*, или корни-присоски (у растений-паразитов), – находятся в тканях растения-хозяина.

По форме корни также весьма разнообразны. Форму отдельного корня называют *цилиндрической*, если на протяжении почти всей длины он имеет одинаковый диаметр. При этом он может быть **толстым** (пион, мак); **шнуровидным**, или струновидным (лук, тюльпан), и **нитевидным** (пшеница). Кроме того, выделяют *узловатые* корни – с неровными утолщениями в виде узлов (таволга) и *четковидные* – с равномерно чередующимися утолщениями и тонкими участками (заячья капуста). *Запасающие* корни могут быть **коническими**, **реповидными**, **шаровидными**, **веретеновидными** и др.

Совокупность всех корней одного растения называется **корневой системой**.

Классификация корневых систем *по происхождению*:

система главного корня развивается из зародышевого корешка и представлена главным корнем (первого порядка) с боковыми корнями второго и последующих порядков. Только система главного корня развивается у многих деревьев и кустарников и у однолетних и некоторых многолетних травянистых двудольных;

система придаточных корней развивается на стеблях, листьях, иногда на цветках.

смешанная корневая система широко распространена как среди двудольных, так и однодольных.

Классификация корневых систем **по форме**. Система главного корня называется **стержневой**, если главный корень заметно превышает по длине и толщине боковые; при сходной величине главного и боковых корней корневая система **мочковатая**. **Смешанная** корневая система также может быть стержневой, если главный корень значительно крупнее остальных, мочковатой, если все корни по величине относительно одинаковы.

4. Анатомия корня. Первичное строение корня.

Зоны молодого корня – это разные части корня по длине, выполняющие неодинаковые функции и характеризующиеся определенными морфологическими особенностями.

Апикальная меристема корня защищена, словно живым наперстком, *корневым чехликом*. Он отсутствует лишь у некоторых водных растений и паразитов. Чехлик состоит из живых клеток и постоянно обновляется. Клетки его продуцируют слизь, покрывающую поверхность молодого корня, благодаря чему снижается его трение о почву. Под чехликом находится *зона деления*, представленная апикальной меристемой, в результате работы которой формируются все прочие зоны корня. Ее протяженность менее 1 мм. Выше располагается *зона растяжения*, или *роста*. В ней клетки почти не делятся, а сильно растягиваются (растут) вдоль оси корня, проталкивая его кончик вглубь почвы. Протяженность зоны растяжения несколько миллиметров. В пределах этой зоны начинается дифференциация первичных проводящих тканей. Зона корня, несущая корневые волоски, называется *зоной всасывания*. Название отражает ее функцию. В более старой части корневые волоски постоянно отмирают, а в молодой – постоянно образуются вновь. Эта зона имеет протяженность от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров.

Выше зоны всасывания, там, где исчезают корневые волоски, начинается *зона проведения*, которая простирается вдоль всей остальной части корня. По ней вода и растворы солей, поглощенные корнем, транспортируются в вышележащие органы растения. Строение этой зоны на разных ее участках неодинаково.

Первичное строение корня – дифференциация тканей корня происходит в зоне всасывания. По происхождению это первичные ткани, так как они образуются из первичной меристемы зоны роста. Поэтому микроскопическое строение корня в зоне всасывания называют первичным. При первичном строении в корне различают *центральный цилиндр* и *первичную кору*, покрытую одним слоем клеток с корневыми волосками – *эпibleмой* или *ризодермой*.

Корневые волоски появляются в виде небольших выростов. Благодаря образованию волосков общая поверхность всасывающей зоны увеличивается в десять раз и более. Их длина 1–2 мм, а у злаков и осок она достигает 3 мм. Корневые волоски недолговечны.

Продолжительность их жизни не превышает 10–20 дней. После их отмирания ризодерма постепенно сбрасывается. К этому времени подстилающий ее слой клеток первичной коры дифференцируется в защитный слой – *экзодерму*. Ее клетки плотно сомкнуты, после опадения ризодермы их стенки опробковевают. В мощно развитой экзодерме нередко встречаются пропускные клетки с неопробковевшими стенками.

Остальная часть первичной коры – *мезодерма*, за исключением самого внутреннего слоя, дифференцирующегося в эндодерму, состоит из паренхимных клеток, наиболее плотно расположенных в наружных слоях. В средней и внутренней частях коры, клетки мезодермы имеют более или менее округлые очертания.

Самый внутренний слой коры – *эндодерма*, выполняет роль барьера, контролирующего перемещение веществ из коры в центральный цилиндр и обратно.

Эндодерма состоит из плотно сомкнутых клеток. В молодых корнях ее клетки имеют пояски Каспари – участки стенок, характеризующиеся наличием веществ, химически сходных с суберином и лигнином. Некоторые клетки остаются живыми, тонкостенными, их называют *пропускными*. Они обеспечивают физиологическую связь между первичной корой и центральным цилиндром. Обычно пропускные клетки расположены против тяжей ксилемы.

Центральный цилиндр корня состоит из двух зон: *перициклической* и *проводящей*. Перицикл представляет собой меристему, так как он играет роль корнеродного слоя – в нем закладываются боковые корни, а у корнеотпрысковых растений – придаточные почки. У двудольных и голосеменных растений он участвует во вторичном утолщении корня, образуя феллоген и частично камбий.

Первичные проводящие ткани корня составляют сложный проводящий пучок, в котором радиальные тяжи ксилемы чередуются с группами элементов флоэмы.

Корням однодольных свойственны полиархные пучки.

У однодольных и папоротниковидных первичное строение корня сохраняется в течение всей жизни (вторичное строение у них не формируется). С увеличением возраста однодольных растений у корня происходят изменения первичных тканей. Так, после слущивания эпиблемы покровной тканью становится экзодерма, а затем, после ее разрушения, — последовательно слои клеток мезодермы, эндодермы и иногда перицикл, стенки клеток которых опробковева-

ют и одревесневают. В связи с этими изменениями старые корни одностолбчатых имеют меньший диаметр, чем молодые.

5. Вторичное строение корня.

Принципиального различия между голосеменными, двудольными и однодольными растениями по первичному строению корней нет, но в корнях двудольных и голосеменных рано закладываются камбий и феллоген и происходит вторичное утолщение, приводящее к значительному изменению их структуры.

Обычно еще до появления камбия перициклического происхождения дуги камбия начинают откладывать внутрь клетки, дифференцирующиеся в элементы вторичной ксилемы, прежде всего широкопросветные сосуды, а наружу – элементы вторичной флоэмы, отодвигающие к периферии первичную флоэму. Под давлением образовавшейся вторичной ксилемы камбиальные дуги выпрямляются, затем становятся выпуклыми, параллельными окружности корня.

В результате деятельности камбия снаружи от первичной ксилемы между концами ее радиальных тяжей возникают коллатеральные пучки, отличающиеся от типичных коллатеральных пучков стеблей отсутствием в них первичной ксилемы. Камбий перициклического происхождения продуцирует паренхимные клетки, совокупность которых составляет довольно широкие лучи, продолжающие тяжи первичной ксилемы, – первичные сердцевинные лучи.

В корнях с вторичным строением первичной коры, как правило, нет. Это связано с заложением в перицикле по всей его окружности пробкового камбия – феллогена, при делении клеток которого снаружи образуется пробка (феллема), а внутрь – клетки феллодермы. Непроницаемость пробки для жидких и газообразных веществ вследствие пропитывания ее стенок суберином является причиной отмирания первичной коры. Впоследствии в ней появляются разрывы и она опадает – происходит линька корня.

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

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

6. Специализация и метаморфозы корней.

Микориза. Часто корни выполняют особые функции, в связи с чем меняется и их строение. Корневые окончания многих растений срастаются с гифами грибов, образуя микоризу, или грибокорень. Чаще всего гифы гриба внедряются в коровую часть корня в зоне всасывания. Апикальная меристема и ростовые корни остаются свободными от гриба. Грибы поселяются на корнях как травянистых, так и древесных растений. У луговых и лесных растений на кончиках корней образуется микориза. К каждому виду растения приспособлен определенный вид гриба. Многие микоризные грибы со съедобными плодовыми телами относятся к шляпочным грибам (белый, масленок, рыжик, подосиновик, подберезовик и др.). Высшее растение и гриб извлекают из такого сожительства взаимную пользу, т. е. находятся в состоянии симбиоза.

Грибы, живущие на корнях, используют углеводы, которые образуются у зеленых растений в процессе фотосинтеза; в свою очередь, они доставляют растению из почвы воду и минеральные вещества. Благодаря сильному ветвлению гиф гриба у корней, имеющих микоризу, сильно увеличивается поглощающая поверхность. Во многих случаях гифы грибов заменяют корневые волоски. Грибы питаются органическими веществами почвы, частично передавая их растению. Предполагают, что грибы снабжают растения и важными стимуляторами, в том числе витаминами. Благодаря таким взаимоотношениям высшие растения лучше развиваются и интенсивнее растут. Микоризные грибы к самостоятельной жизни не способны, да и растения, приспособившиеся к микоризным грибам, без них развиваются плохо.

Клубеньки. В корнях бобовых растений обитают бактерии из рода *Rhizobium*. Они проникают в кору корня через корневые волоски, усиленно размножаясь и заполняя полости определенной группы паренхимных клеток; одновременно они вызывают усиленное деление этих клеток, в результате чего появляется бактериоидная ткань. В местах ее формирования корень утолщается, образуя на поверхности выросты, которые называются *корневыми клубеньками*.

Бактерии способны фиксировать атмосферный молекулярный азот, переводя его в связанное состояние. Часть образовавшихся

азотистых соединений усваивает высшее растение. С другой стороны, бактерии используют вещества, находящиеся в корнях растения. Этот симбиоз очень важен для сельского хозяйства, так как благодаря ему почва обогащается азотистыми веществами.

Бобовые растения играют важную роль в обогащении почвы азотистыми веществами. Многие из них (люпин, клевер и др.) используются в сельском хозяйстве в качестве зеленого удобрения. Эти растения называют сидератами.

Втягивающие, или контрактильные, корни. Такие корни способны втягивать органы возобновления в почву на определенную глубину, что создает оптимальные условия для развития растений. Втягивание (геофилия) происходит за счет закрепления верхушки корня в почве и сокращения его базальной части, что внешне выражается в появлении на ней поперечной морщинистости и складок.

Втягивание нижней части побегов в почву происходит благодаря сокращению типичных – главного, боковых и придаточных корней – или только специализированных контрактильных корней. Контрактильные корни втягивают под землю луковицы лука, пролески, рябчика, лилий, клубнелуковицы гладиолуса, безвременника, шафрана, корневище ириса и др.

Досковидные корни. Это метаморфизированные крупные плагиотропные боковые корни (обычно второго порядка), по всей длине которых образуется плоский (досковидный) вырост. Досковидные корни характерны для деревьев верхнего и отчасти среднего ярусов тропического дождевого леса, средняя высота которых 35 м. Их стволы, как правило, тонкие и стройные, кроны относительно небольшие. У взрослых деревьев досковидные выросты имеют огромные размеры – вверх по стволу они поднимаются на 3–5 м и примерно на такое же расстояние расходятся в стороны по поверхности почвы. Толщина их, как правило, невелика – 8–10 см (как у доски).

Столбовидные корни (корни-подпорки). Характерны для тропических фикуса бенгальского (баньян), фикуса священного, фикуса каучуконосного и др. У взрослого фикуса от ветвей свисает вниз множество тонких придаточных корней. Большинство из них остаются воздушными и постепенно отмирают.

Внешне столбовидные корни становятся похожими на стволы, в связи с чем их называют также корневыми стволами. Диаметр

наиболее крупных из них 2–3 м. Высота баньяна обычно не превышает 25 м. Дерево разрастается вширь: в течение сотен лет развиваются все новые и новые ветви и соответственно новые столбовидные корни.

Ходульные и дыхательные корни. Сообщество растений, обитающих в приливно-отливной полосе морей и океанов в районах влажных тропиков, называют *мангры*. Растения, слагающие мангры, главным образом вечнозеленые деревья. Растения мангров подвержены наиболее сильному воздействию стихий – мощных прибойных волн и шквальных ветров. Почвы мангров в этой зоне постоянно затопленные и лишенные кислорода. К специфическим приспособлениям растений для жизни в этих экстремальных условиях относятся ходульные и дыхательные корни.

Воздушные корни образуются у многих тропических травянистых эпифитов, которые живут на ветвях деревьев, не паразитируя на них, а используя как подпорку для поднятия вверх к свету. Воздушные корни эпифитов свободно висят в воздухе и приспособлены к поглощению влаги в виде дождя и росы. Для этого на их поверхности образуется *веламен* – мертвая многослойная поверхностная ткань, стенки клеток которой имеют спиральные или сетчатые утолщения. Веламен всасывает воду.

Запасающие корни. Запасающая функция нередко приводит к резкому изменению корней – они становятся толстыми, мясистыми. В плане анатомической структуры общим для всех видов запасавших корней в отличие от типичного анатомического строения корня является сильное развитие запасавшей паренхимы. Она может находиться в первичной (у однодольных) или вторичной коре, а также в древесине или сердцевине (у двудольных). Корневые клубни свойственны представителям разных жизненных форм двудольных и однодольных растений. Они образуются вследствие метаморфоза боковых и придаточных корней.

Корневые клубни растений некоторых видов (чистяк, ятрышник, любка и др.) специализированы – они функционируют только как запасавшие органы; поглощение почвенных растворов выполняют типичные, хорошо ветвящиеся всасывающие корни.

Однако у преобладающего числа видов двудольных и однодольных клубень является лишь частью корня, где происходит накопление запасных питательных веществ – базальной, срединной или верхней (батат, георгина, лилейник и др.). На остальном

протяжении корень имеет типичное строение и ветвится. Таким образом, эти корни совмещают функции запасаания и поглощения почвенных растворов.

Корнеплод – агрономический термин, который является лишь образным выражением. Однако он широко распространен и в отечественной ботанической литературе.

Корнеплод – это осевая ортотропная структура, состоящая из клубня, образованного утолщенным гипокотилем (шейкой), базальной частью главного корня (собственно корнем) и вегетативной частью главного побега (головкой), представленной прикорневой розеткой. Корнеплоды особенно характерны для находящихся в культуре овощных, кормовых и технических двулетних растений.

Корнеплоды растений семейств Сельдереиные (морковь, пастернак, петрушка, сельдерей и др.) и Капустные (репа, редька, редис и др.) имеют вторичное анатомическое строение. Первичная ксилема у корней тех и других диархная. Различия заключаются в соотношении по диаметру корнеплода флоэмы и ксилемы. У растений семейства Сельдереиные запасающая паренхима сильнее всего развита во флоэме, а у семейства Капустные – в ксилеме.

У свеклы (семейство Маревые) утолщение корня происходит своеобразно. Первичная ксилема у корня свеклы также диархная. Переход к вторичному анатомическому строению происходит обычным путем.

Однако деятельность камбия ограничена. После отложения небольшого числа вторичных элементов камбий прекращает свою работу. Утолщение корня продолжается, но уже при участии перицикла. Оно происходит в результате деятельности нескольких возникающих последовательно один за другим колец добавочного камбия. Таким образом, в результате деятельности первого добавочного камбия возникает широкое кольцо паренхимной ткани с погруженными в нее открытыми коллатеральными пучками. Спустя некоторое время начинают делиться и клетки кольца второго добавочного камбия, образуя новую зону меристематической ткани. Наружные клетки этой зоны дифференцируются в третье кольцо добавочного камбия, а внутренние порождают, подобно первому камбию, новое кольцо пучков и основной паренхимы. Третий добавочный камбий, в свою очередь, отчленяет наружу четвертое камбиальное кольцо, и процесс образования вторичных элементов повторяется.

В результате деятельности ряда добавочных камбиев снаружи вторичной флоэмы возникают отчетливо выраженные концентрические кольца, состоящие из мелких пучков и тонкостенной паренхимы между ними, в клетках которой и откладываются основные запасы сахарозы и прочих питательных веществ корнеплода.

Контрольные вопросы

1. Какие функции выполняет корень?
2. Что такое первичное анатомическое строение корня? С какими изменениями связан переход от первичного к вторичному строению корня?
3. Как формируется камбиальное кольцо при переходе корня от первичного строения к вторичному?
4. Какое различие между камбием, откладывающим паренхиму сердцевинных лучей, и камбием, откладывающим элементы ксилемы и флоэмы?
5. Что такое корнеплод, корневой клубень?
6. Какие органы растения принимают участие в образовании корнеплодов?
7. В чем анатомическое отличие корнеплодов представителей семейств Сельдерейные и Капустные?
8. Как формируется корнеплод свеклы?