

Морфология и анатомия корня

1. Корень – определение, функции.
2. Зоны корня.
3. Первичное строение корня.
4. Переход ко вторичному строению. Вторичное строение.
5. Особенности строения корней многолетних древесных растений.
6. Анатомические особенности строения корнеплодов.

1. Корень – это осевой вегетативный, орган растения, обладающий неограниченным верхушечным ростом, положительным геотропизмом (т.е. растет по направлению к центру Земли) и радиальной симметрией.

Основные функции корня:

- поглощение воды и растворенных в ней минеральных солей;
- прикрепление растений к субстрату;
- накопление питательных веществ;
- вегетативное размножение;
- синтез органических веществ - в корне синтезируются некоторые органические вещества, такие как цитокинины, амиды;

В почве корень взаимодействует с микроорганизмами различных систематических групп: цианобактериями, бактериями, водорослями, грибами. Сообщество микроорганизмов составляет его *ризосферу*.

Основные отличия корня от побега

морфологические:

- положительный геотропизм,
- не имеет метамерного строения,
- не образует почек и листьев,
- апикальная (верхушечная) меристема прикрыта корневым чехликом,
- как и стебель, корень способен ветвиться, но боковые корни эндогенны, они закладываются внутри корня в особом слое – перицикле, в то время, как боковые выросты стебля имеют экзогенное происхождение;

- корень нарастает только верхушкой, в то время как для побега характерен еще и вставочный (интеркалярный) рост.

Сразу следует оговориться, что ни один из этих признаков не выдерживается с абсолютной строгостью: то есть, встречаются, например, корни, не имеющие лучевой симметрии, или корни без чехлика; в некоторых случаях боковые корни развиваются экзогенно. И даже безлистность корня далеко не абсолютна, так у некоторых эпифитных орхидей корни принимают внешний облик листьев и фотосинтезируют, правда, сохраняя при этом ряд характерных для корней *анатомоморфологических черт*.

анатомические:

- корень имеет особый всасывающий слой, состоящий из корневых волосков;
- корень имеет особую опробковевшую внутреннюю кору - эндодерму;
- проводящие и механические ткани в корне сосредоточены в центре, а в стебле вынесены на периферию;

Корни исполняют иные функции, чем стебли, и поэтому неудивительно, что и строение их во многом совершенно иное. Корню не нужна жесткая структура стебля, но в то же время он должен быть достаточно прочным и гибким, чтобы надежно удерживать растение в почве, особенно при сильном ветре. Поэтому ксилема вместе с механической тканью сосредоточены в центре корня, где они придают ему максимальную прочность на разрыв, а также обеспечивают предельную гибкость.

- на поперечном срезе через корень первичного строения большую часть его объема занимает первичная кора, а меньшую часть стела (центральный осевой цилиндр); в стебле же все наоборот.

2. Зоны корня

Переходя к изучению зон корня, прежде всего, рассмотрим строение молодого корневого окончания.

В отличие от воздушных стеблей корням приходится прокладывать путь в твердой почве, поэтому апикальная меристема корней защищена специальным образованием, называемым корневым чехликом (лат. название *caliptra*). Наружные клетки чехлика выделяют обильную слизь, которая облегчает продвижение в почве, и активно слущиваются.

Поскольку клетки чехлика постоянно слущиваются, необходимо их регулярное пополнение, поэтому, в отличие от побега, апикальная меристема корня откладывает клетки не только внутрь, но и наружу (пополняя чехлик), то есть работает в двух взаимно-противоположных направлениях.

Средняя продольная (или осевая) часть чехлика называется колумеллой (columella), она состоит из клеток, содержащих большое количество крахмальных зерен. Предполагают, что именно эта зона определяет положительную геотропическую реакцию корня. Крахмальные зерна колумеллы являются статолитами. При изменении положения корня в пространстве статолиты под действием силы тяжести пассивно перемещаются и надавливают на клеточные стенки, вызывая характерное возбуждение. Природа этого возбуждения пока недостаточно ясна. Однако экспериментально показано, что растения, у которых корневой чехлик удален, геотропическую реакцию утрачивают.

Корневой чехлик в общем более мощно развит у корней долго растущих растений. Слабо развитый чехлик имеют многие сапрофиты, верески, тонкие корни которых расположены в торфе или рыхлой почве. Вовсе лишены чехлика корни многих водных растений, в том числе рясок, водокраса.

Помимо чехлика, в молодом корневом окончании традиционно выделяется еще 4 зоны.

Зоны корня - структуры, последовательно сменяющие друг друга по мере роста корня в длину.

Зона деления.

Зона растяжения.

Зона поглощения или всасывания.

Зона проведения или окончательной дифференциации тканей.

Зона деления (апикальная меристема корня)

Конус нарастания, представленный верхушечной образовательной тканью, обеспечивающей рост корня в длину за счет непрерывного деления клеток. Зона деления прикрыта корневым чехликом. Клетки зоны деления тонкостенные и заполнены

цитоплазмой, вакуоли отсутствуют. Зону деления можно отличить на живом корешке по желтоватой окраске, длина её около 1 мм.

Зона роста (растяжения)

Вслед за зоной деления располагается зона растяжения. Зона корня, в которой увеличивается размер клеток и начинается их специализация. Она также невелика по протяжённости всего несколько миллиметров, выделяется светлой окраской и как бы прозрачна. Клетки зоны роста уже не делятся, но способны растягиваться в продольном направлении, проталкивая корневое окончание вглубь почвы. Обеспечивает рост корня растяжением. Клетки вытягиваются за счет увеличения вакуоли. В пределах зоны роста происходит разделение клеток на ткани. Закладываются элементы первичной ксилемы.

Кроме традиционно выделяемых поперечных зон в молодом корневом окончании хорошо различимы продольные слои – гистогены. Гистогенами называют меристематические тяжи (слои), из которых развиваются определенные постоянные ткани.

Всего в кончике корня выделяется 3 таких гистогена:

- 1) внутренний тяж называется плерома, из него в дальнейшем образуется центральный осевой цилиндр;
- 2) наружный многоклеточный тяж периблема, который дает начало первичной коре корня и, наконец,
- 3) внешний однорядный слой клеток дерматоген, из которого развивается ризодерма (всасывающая ткань корня).

Зона поглощения (всасывания)

Окончание зоны роста хорошо заметно по появлению многочисленных корневых волосков. Корневые волоски располагаются в зоне всасывания. Длина её от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. В отличие от зоны роста участки этой зоны уже не смещаются относительно частиц почвы. Участвует в поглощении воды и минеральных веществ. Перемещающаяся по мере роста зона, где происходит специализация клеток в различные ткани и всасывание воды из почвы при помощи корневых волосков. Корневые волоски способны выделять особые кислоты, растворяющие минеральные вещества. Благодаря корневым волоскам площадь всасывания увеличивается в 10 раз.

Зона проведения

Зона корня, расположенная выше зоны всасывания, где по сосудам передвигаются вода и минеральные соли, а по ситовидным трубкам – углеводы. У многих голосеменных и у двудольных растений корень в этой зоне покрыт пробковой тканью. Функция - проведение поглощенных веществ в надземную часть.

3. Первичное строение корня формируется в зоне всасывания и характеризуется наличием трех анатомических зон — 1) покровно-всасывающей эпидермы с корневыми волосками (эпиблемы), 2) первичной коры и 3) центрального цилиндра. На поперечном сечении корня первичного строения выделяется широкая первичная кора, занимающая большую часть сечения среза и сравнительно узкий центральный осевой цилиндр. Такое соотношение тканевых комплексов - характерная особенность корня, в стебле все по-другому: большую часть поперечного сечения стебля занимает стела.

Снаружи молодые корневые окончания покрыты эпиблемой. Эпиблема дифференцируется из самого наружного слоя верхушечной меристемы, называемого дерматогеном. Она достигает полного развития в зоне поглощения, где ее клетки образуют корневые волоски. В зоне проведения эпиблема довольно быстро слущивается. Поступление воды из почвы в корневые волоски и через кору в клетки ксилемы можно объяснить физическими процессами. Вода, окружающая в почве корневые волоски, содержит в растворенном виде минеральные вещества и некоторые органические соединения, но концентрация их довольно низка (гипотонична) по сравнению с их концентрацией в корневых волосках. Поэтому вода диффундирует из зоны с более высокой ее концентрацией, т.е. из почвы, в зону с меньшей концентрацией воды внутри корневых волосков. Процесс поступления воды осуществляется под действием осмотических сил, так как вода проникает через полупроницаемую мембрану клеток корневых волосков.

Первичная кора обычно дифференцируется из периблемы. Она образована паренхимными клетками. Первичная кора рыхлая и имеет систему межклетников, по которой вдоль оси корня циркулируют газообразные вещества, необходимые для дыхания и поддержки обмена веществ. У некоторых водных и болотных растений система межклетников развита настолько сильно, что первичная кора превращается в аэренхиму. Таким образом, мощность воздухоносной системы напрямую зависит от аэрации субстрата. Кроме того, кора является той частью корня, через которую активно проходит радиальный (ближний) транспорт воды и растворенных солей от эпиблемы к осевому цилиндру.

Первичная кора подразделяется на экзодерму, мезодерму и эндодерму. Экзодерму составляет 3—4 слоя крупных, плотно сомкнутых клеток с частично опробковевшими оболочками. Выполняет защитную и опорно-пропускную функции. Под корневыми волосками находятся пропускные клетки, через которые осуществляется обмен веществ. Мезодерма — многослойная запасаящая часть, составляет основную массу первичной коры. Мезодерма выполняет также транспортную и воздухоносную функции. Эндодерма — самый внутренний, обычно однорядный слой первичной коры, граничащий с центральным цилиндром, выполняющий опорно-пропускную функцию. Она дифференцируется в корне на уровне начала зоны всасывания. В отличие от стебля, в корне клетки эндодермы заметно отличаются морфологически от прочих клеток. Это связано с особой функцией эндодермы, выполняющей функцию барьера, который контролирует передвижение веществ из коры в осевой цилиндр и обратно. На ранних этапах развития эндодерма состоит из живых, тонкостенных клеток.

Позднее ее клетки приобретают некоторые характерные особенности. В частности, на их радиальных стенках появляются особые утолщения - пояски Каспари, с помощью которых перекрывается передвижение растворов вдоль клеточных стенок.

Пояски Каспари перекрывают путь веществ по апопласту (вдоль клеточных стенок) и определяют их движение по симпласту (через протопласт) осуществляя избирательность передвижения веществ из коры в центральный цилиндр и обратно. У многих двудольных и голосеменных растений образованием поясков Каспари обычно заканчивается дифференциация эндодермы.

У однодольных растений клетки эндодермы имеют весьма своеобразные подковообразные утолщенные оболочки, пропитанные суберином. Напомним, жироподобное вещество – суберин непроницаемо для воды и газов, поэтому эндодерма прекрасно выполняет свою пограничную функцию.

Однако изоляция стелы от первичной коры не может быть сплошной, поэтому среди клеток эндодермы обнаруживаются отдельные клетки, не имеющие характерных утолщений оболочки. Это пропускные клетки; через них осуществляется физиологическая связь между первичной корой и осевым цилиндром. Они работают как своеобразные ворота, по которым вещества могут перемещаться из коры в стелу и обратно и располагаются обычно напротив лучей первичной ксилемы.

В тканях коры осуществляется активный синтез метаболитов и откладываются запасные питательные вещества.

Теперь самая сложная часть корня - *центральный осевой цилиндр или стела*. Сложная, потому что развитие проводящих тканей необходимо рассмотреть в динамике.

Из гистогена – плеромы образуется две первичные меристемы – перицикл и прокамбий. Наружный слой центрального цилиндра – *перицикл*, состоит из одного ряда живых паренхимных клеток. Перицикл представляет собой образовательную ткань, длительно сохраняющую меристематическую активность.

Перицикл играет роль "корнеродного" слоя, так как в нем закладываются боковые корни, которые, таким образом, имеют эндогенное происхождение. У двудольных он участвует во вторичном утолщении корня, отчасти образуя камбий и феллоген.

Из прокамбия образуются все остальные ткани стелы корня. Наиболее важно рассмотреть особенности формирования проводящих тканей: флоэмы и ксилемы.

Первой в корне закладывается флоэма. Закладывается она снаружи прокамбиального тяжа, как говорят, экзархно. Это означает, что на периферии тяжа группы клеток прокамбия превращаются в элементы флоэмы. Далее во флоэму превращаются все более внутренне расположенные слои прокамбия, т.е. ее развитие идет центростремительно, т.е. по направлению к центру корня.

Ксилема по времени закладывается позднее и тоже снаружи прокамбиального тяжа, т.е. также экзархно. Как и флоэма она развивается по направлению к центру прокамбиального тяжа. Однако в своем развитии ксилема обгоняет флоэму и первой достигает центра корня.

В конечном итоге на поперечном сечении корня тяж ксилемы напоминает очертания звезды с различным числом лучей, между которыми располагаются участки флоэмы. Сформировавшаяся структура проводящей ткани получила название радиального проводящего пучка.

Таким образом, обе проводящие ткани в корне закладываются и развиваются одинаково: экзархно и центростремительно. В стебле развитие проводящих тканей происходит по-другому.

Звезда ксилемы может иметь разное количество лучей: два, и тогда ее называют диархной; четыре – тетрархная, пять – пентархная и т.д.

У большинства двудольных "звезда" ксилемы бывает ди-, три-, тетра- или пентархной, т.е. имеет соответственно 2, 3, 4 или 5 лучей. У однодольных она, как правило, многолучевая, или полиархная., т.е. более 6. Это одно из существенных различий корня первичного строения однодольных и двудольных.

Сердцевина нетипична для корня, но иногда заметна в центре в виде небольшого участка механической ткани или тонкостенных клеток, возникающих из прокамбия.

Наличие в центре органа радиального проводящего пучка, склеренхимы или сосудов первичной ксилемы отличает корень от стебля и корневища, у которых центральную часть занимает настоящая сердцевина.

Описанное строение корня получило название первичного. Первичную структуру приобретают корни всех растений. У однодольных и папоротников первичная структура корня сохраняется в течение всей жизни и вторичные ткани не возникают. У двудольных же растений в корне происходят вторичные изменения. Вторичная структура развивается за счет функционирования вторичных меристем: камбия и феллогена (пробкового камбия).

4. Вторичное строение корня.

У голосеменных и двудольных в дальнейшем происходят вторичные изменения и в конечном итоге формируется вторичная структура корня, при которой радиальное расположение проводящих тканей заменяется коллатеральным. Переход ко вторичному строению можно наблюдать на границе зон всасывания и проведения, тогда как в самой зоне проведения уже наблюдается четкая структура вторичного строения.

Образование вторичной структуры корня связано, прежде всего, с деятельностью камбия, который обеспечивает рост корня в толщину. Камбий возникает из тонкостенных паренхимных клеток в виде разобщенных участков с внутренней стороны тяжелой флоэмы между лучами первичной ксилемы. Камбиальную активность вскоре приобретают и некоторые участки перицикла, располагающиеся снаружи от лучей первичной ксилемы. В результате образуется непрерывное извилистое камбиальное кольцо. К центру камбий откладывает клетки вторичной ксилемы, а к периферии - клетки вторичной флоэмы. Внутри кольца сплошными слоями откладывается *вторичная ксилема*, наружу - *вторичная флоэма*. Элементов ксилемы откладывается больше, поэтому камбиальное

кольцо выравнивается и перестает быть извилистым. При этом сам камбий все дальше отодвигается от центра корня.

Вторичное строение корня может быть пучкового типа или беспучкового. *Пучковый тип* формируется в том случае, если межпучковый камбий, образовавшийся над лучами первичной ксилемы, продуцирует паренхиму сердцевинных лучей, а пучковый камбий, лежащий под флоэмой,— вторичную флоэму и ксилему проводящего пучка. Такой тип характерен для травянистых двудольных растений.

При *беспучковом типе* строения кольцо камбия образует сплошные кольца ксилемы и флоэмы. Такое строение характерно для древесных растений.

При беспучковом типе участки камбия, возникшие из перицикла, состоят из паренхимных клеток и не способны откладывать элементы проводящих тканей. Они образуют *первичные сердцевинные лучи*, представляющие собой широкие участки паренхимы между вторичными проводящими тканями. Эти лучи, иногда называемые первичными сердцевинными лучами, обеспечивают физиологическую связь центральной части корня с первичной корой корня.

Позднее могут закладываться *вторичные сердцевинные* возникают дополнительно при длительном утолщении корня, они обычно уже первичных и "связывают" вторичную ксилему и флоэму. Серцевинные лучи обеспечивают связь между ксилемой и флоэмой корня, по ним происходит радиальный транспорт различных соединений.

В результате деятельности камбия первичная флоэма оттесняется кнаружи, а "звезда" первичной ксилемы остается в центре корня. Ее лучи сохраняются долго, иногда до конца жизни корня.

Помимо вторичных изменений, происходящих в центральном осевом цилиндре, существенные перемены происходят и в первичной коре корня. Вследствие быстрого нарастания изнутри вторичных тканей, обуславливающего сильное утолщение корня, первичная кора нередко разрывается. К этому времени клетки перицикла, делясь по всей окружности осевого цилиндра, образуют широкую зону паренхимных клеток, во внешней части которой закладывается феллоген, откладывающий наружу пробку, а внутрь - многослойную феллодерму. Пробка изолирует первичную кору от проводящих тканей, кора отмирает и сбрасывается. Клетки феллодермы и остатки перицикла в дальнейшем разрастаются и составляют паренхимную зону, окружающую проводящие ткани. Клетки

феллодермы и паренхима, образовавшаяся за счет деления клеток перицикла, образуют *паренхиму вторичной коры*, окружающую проводящие ткани

Снаружи корни двудольных, имеющие вторичное строение, покрыты перидермой. Кора образуется редко, лишь на старых корнях деревьев.

Итак, к концу первого вегетационного периода в корне вторичного строения присутствуют следующие ткани (снаружи внутрь):

- перидерма,
- коровая паренхима перициклического происхождения,
- первичная флоэма (волокна и сдавленные тонкостенные клетки),
- вторичная флоэма,
- камбий,
- вторичная ксилема,
- первичная ксилема.

При этом коровая паренхима + первичная и вторичная флоэма составляют вторичную кору. Камбий является границей между корой и ЦОЦ. А ЦОЦ образует ксилема – вторичная и первичная.

5. Многолетние корни древесных растений в результате длительной камбиальной активности нередко сильно утолщаются. Вторичная ксилема (древесина) у таких корней сливается в сплошной цилиндр, окруженный снаружи кольцом камбия и сплошным кольцом вторичной флоэмы (лубом).

Во флоэме корня многолетнего древесного растения выделяют твердый и мягкий луб. Твердый луб представлен элементами механической (мертвой) ткани флоэмы, а мягкий луб – ситовидными элементами и паренхимой, т.е. живыми элементами. При этом на микропрепарате флоэма, а именно твердый луб, будет участками окрашиваться реактивом на лигнин.

Поскольку у древесных растений корень обычно беспучкового типа и в древесине формируются кольца годичного прироста. Деятельность камбия не всегда одинакова - весной камбий откладывает тонкостенные, широкопросветные сосуды ксилемы, а осенью – толстостенные и узкопросветные сосуды, формируя годичные кольца.

Годичное кольцо — это совокупность тканей, образованных камбием за один вегетационный период.

Покровной тканью корней древесных может быть перидерма или корка.

Итак, в корне вторичного строения многолетнего древесного растения присутствуют следующие ткани (снаружи внутрь):

- покровная ткань (перидерма или корка)
- вторичная кора (паренхима перициклического происхождения + участки флоэмы с сердцевинными лучами)
- камбий
- древесина (совокупность вторичной и в центре первичной ксилемы)

Общий план строения корня многолетнего древесного растения сходен со строением древесного стебля. Однако, имеется ряд отличий. В корне луб развит сильнее, чем в стебле, сердцевинные лучи, как правило, шире, границы годичных колец в древесине выражены менее четко, сосуды и трахеиды в поперечном сечении крупнее, механических элементов относительно мало, поэтому древесина корня более легкая. Как и во флоэме, в ней много запасяющей паренхимы.

6. Анатомические особенности строения корнеплодов.

При развитии запасяющей паренхимы главного корня происходит формирование запасящих корней или корнеплодов. В целом для корнеплодов характерен общий план вторичного строения корня.

Различают корнеплоды:

1. *Монокамбиальные* (редька, морковь) - закладывается только один слой камбия, а запасные вещества могут накапливаться либо в паренхиме ксилемы (*ксилемный тип* - редька), либо в паренхиме флоэмы (*флоэмный тип* - морковь);

2. *Поликамбиальные* - через определенные промежутки времени происходит заложение нового слоя камбия (свекла).

В корнеплоде моркови преобладает флоэма, это видно на микропрепарате, а в корнеплоде редьки ксилема. Для свеклы характерно заложение дополнительных слоев камбия, которые в свою очередь способны образовывать проводящие ткани, поэтому на микропрепарате, кроме ксилемы в центре корня, можно увидеть дополнительные проводящие ручки в коре.

Дополнительные слои камбия можно наблюдать и на срезе корнеплода невооруженным глазом.