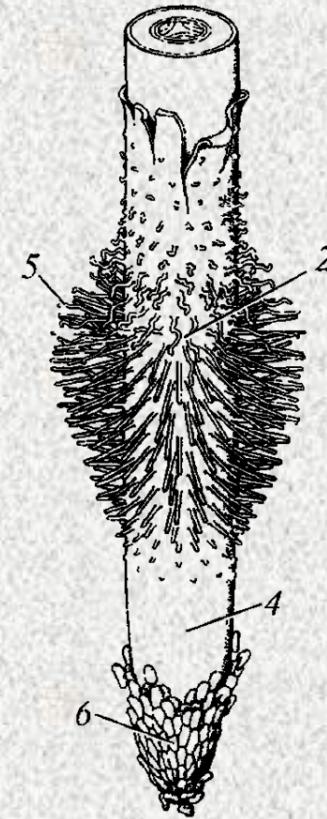
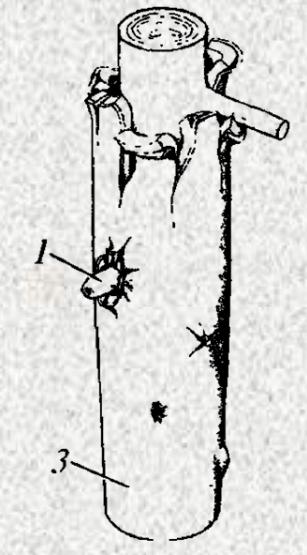


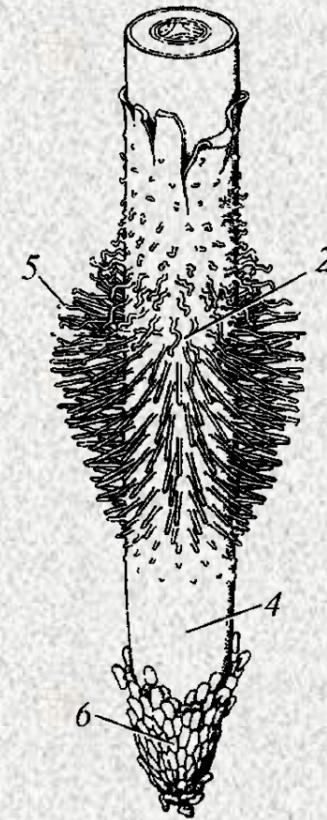
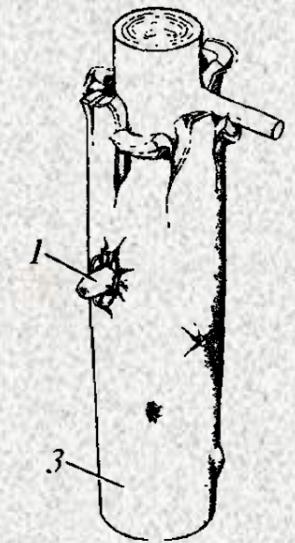
МОРФОЛОГИЯ КОРНЯ

Главный корень

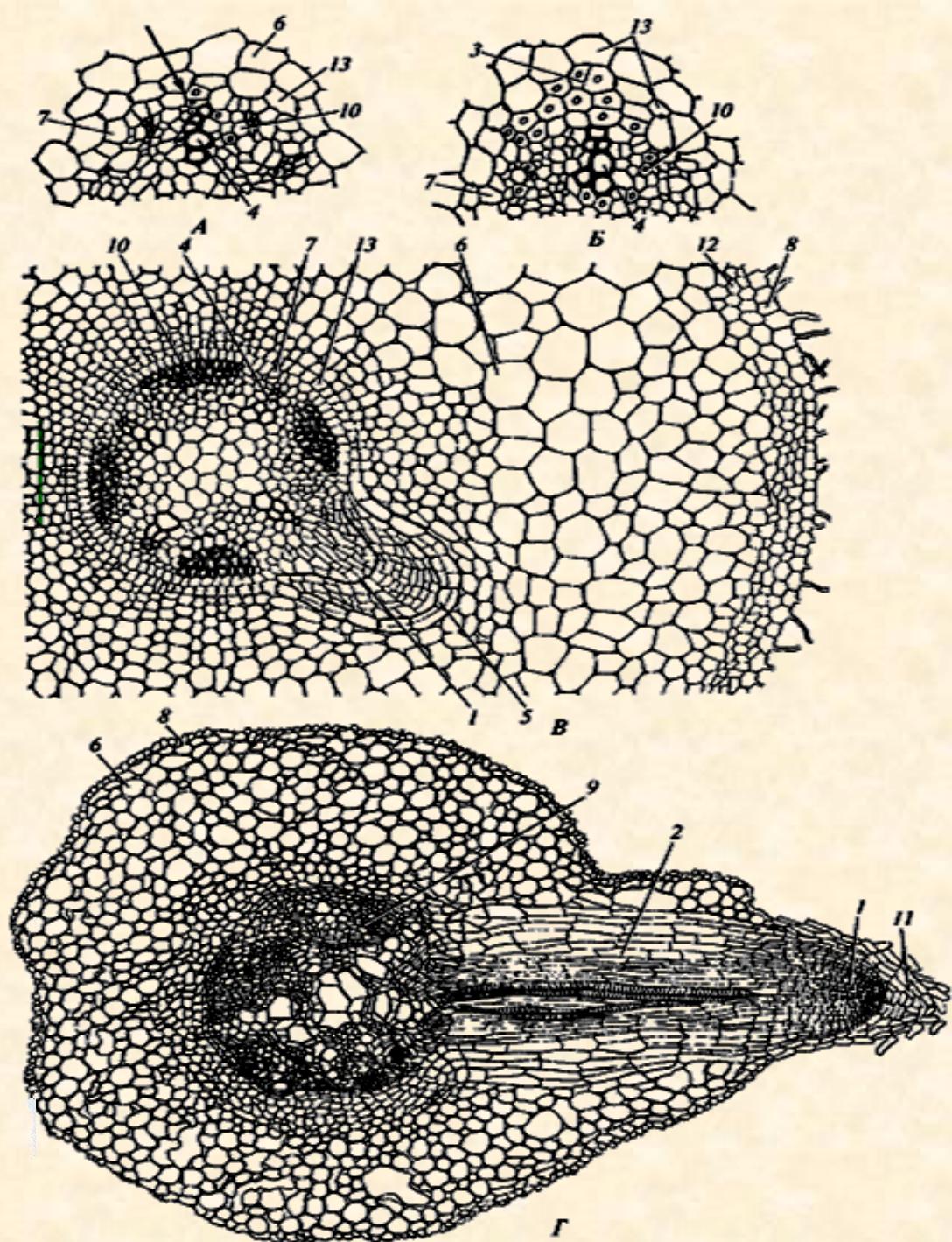
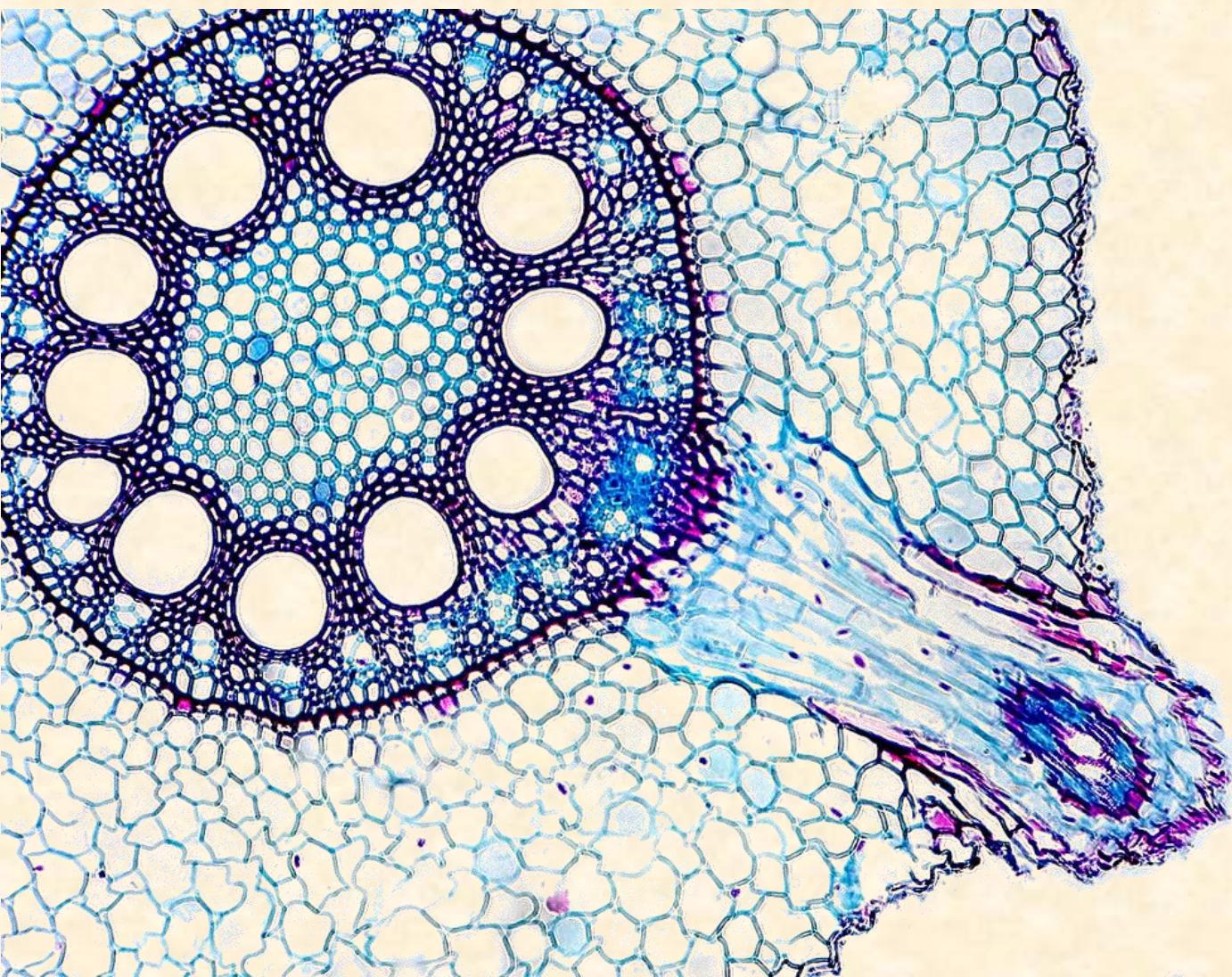


Главный корень

Боковые корни



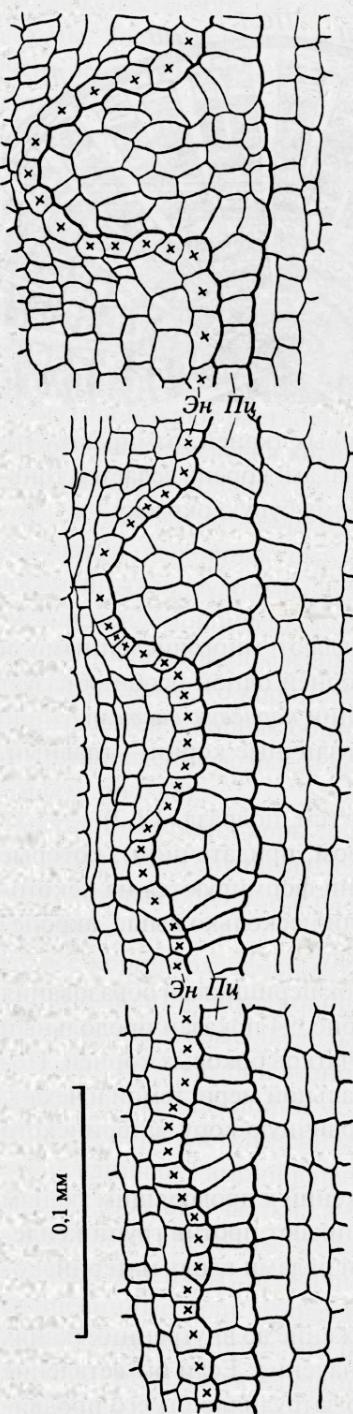
Стадии ветвления корня семенных растений





Заложение боковых корней

Butomus umbellatus



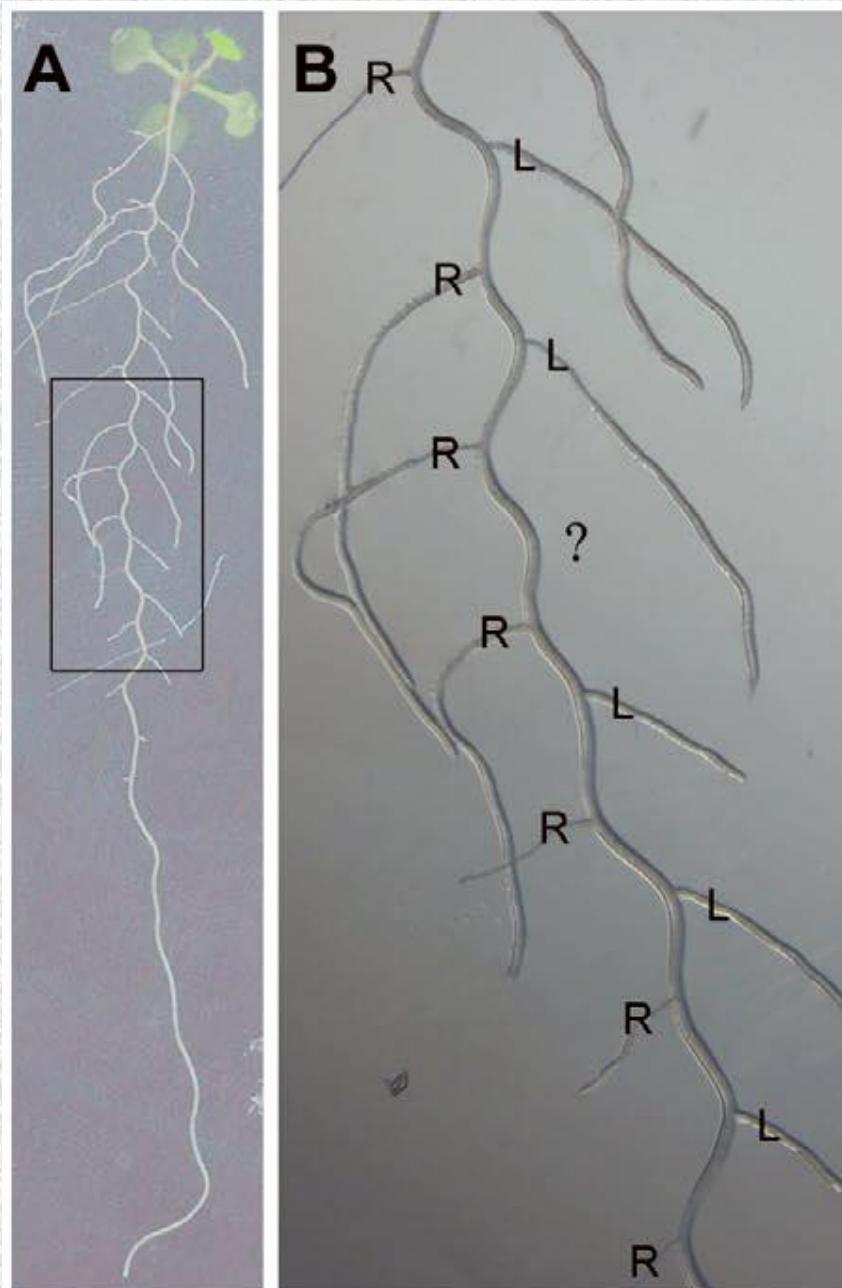


Схема заложения боковых корней



Ждущие корни *Linum usitatissimum*





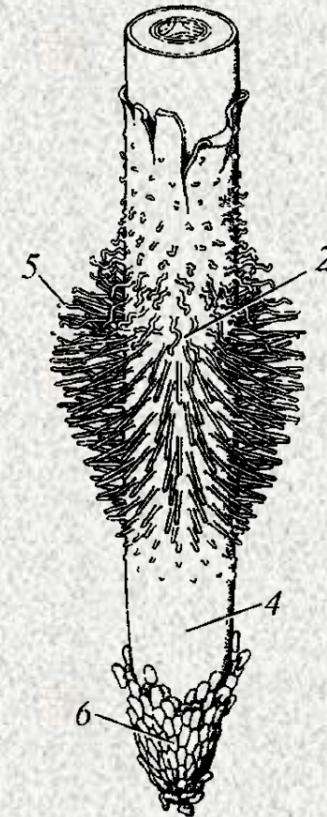
Ризостихи *Raphanus sativus*

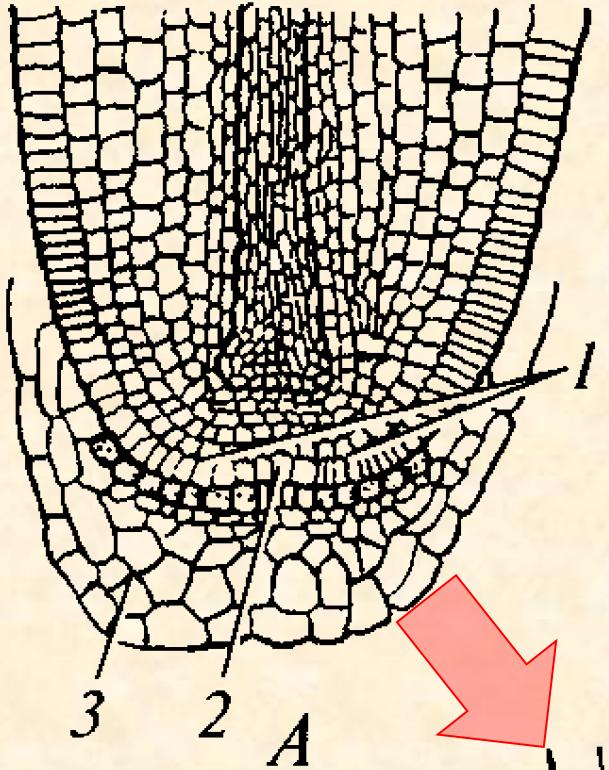
*В результате
ветвления формируется
корневая система –
совокупность всех
корней растения*

Главный корень

Боковые корни

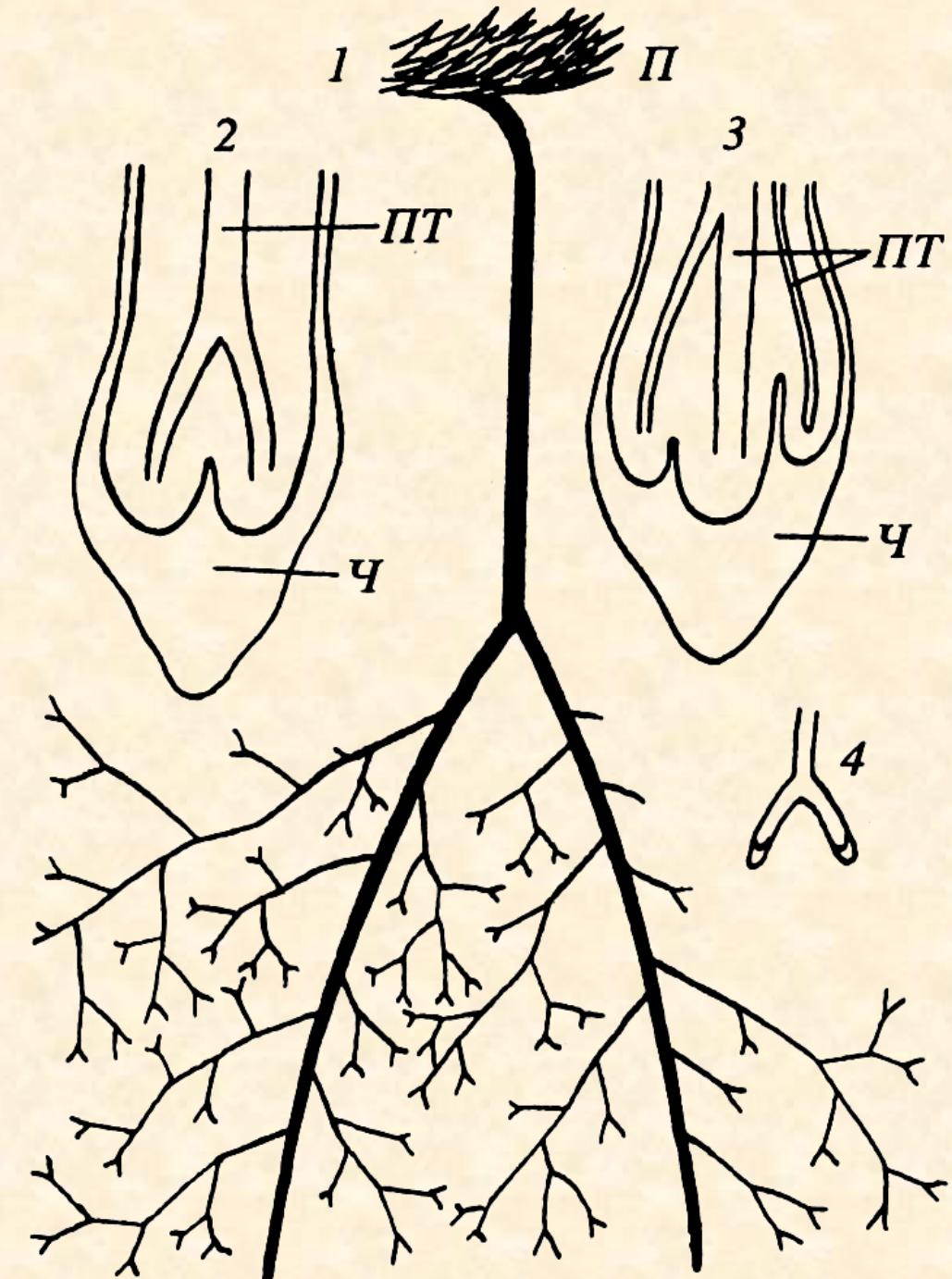
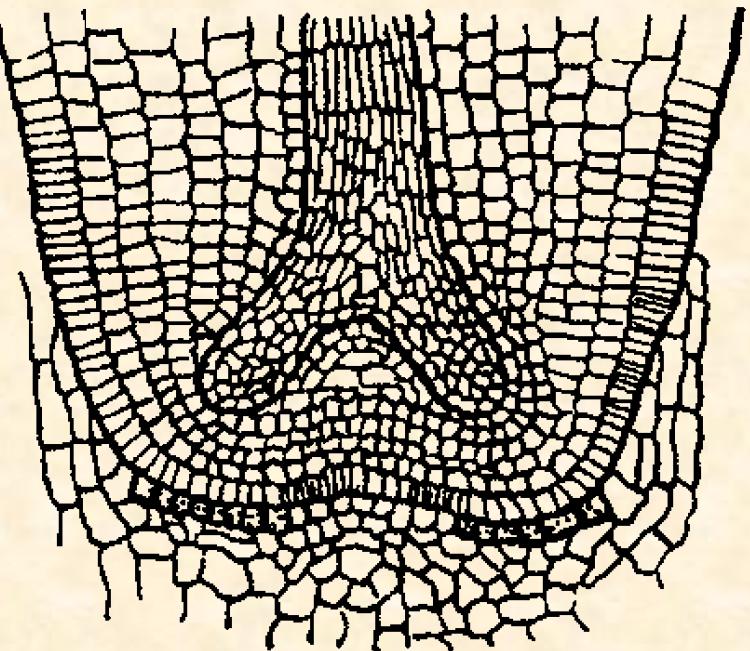
Придаточные корни





Ветвление корней

Lycopodium sp.





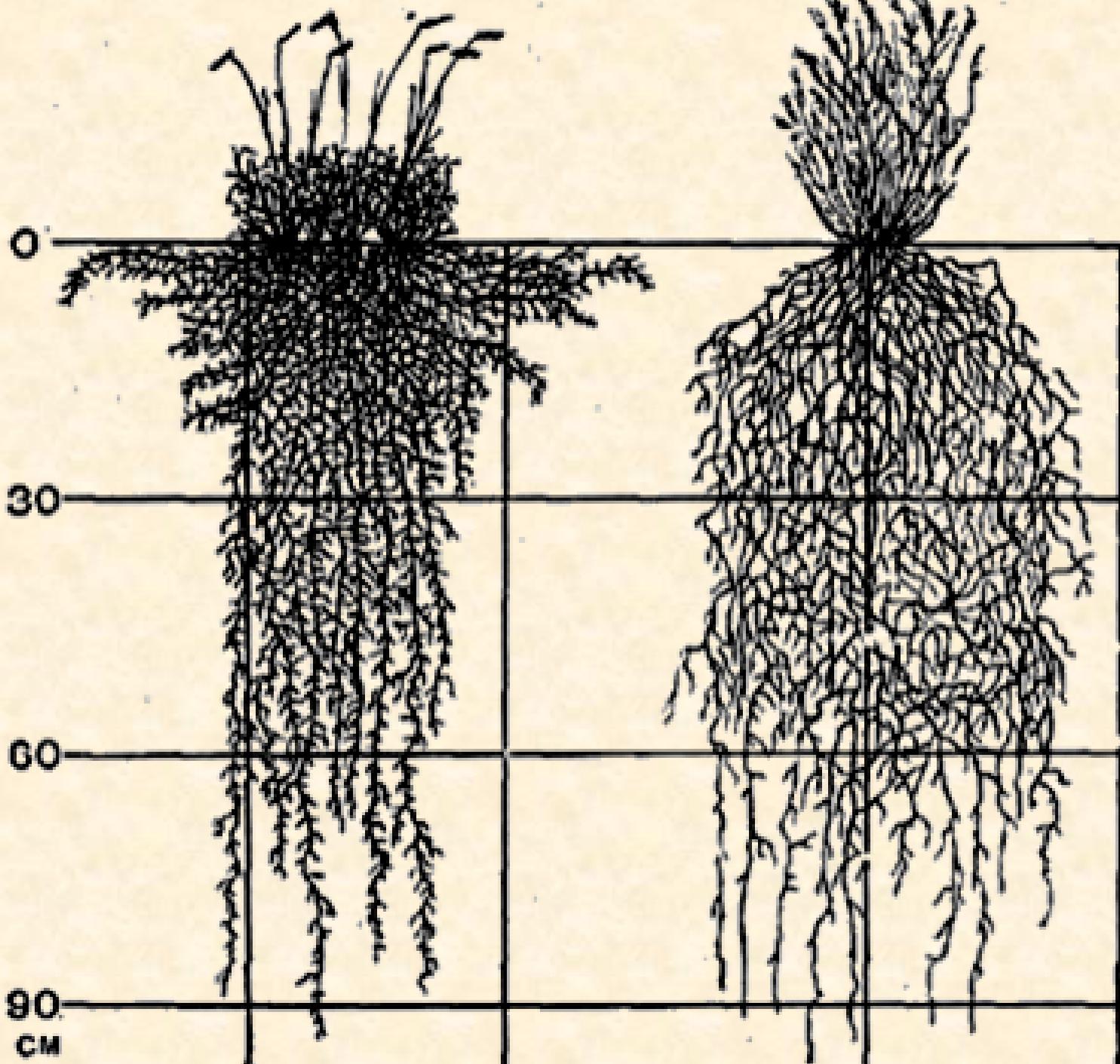
Гоморизная корневая система *Lycopodium selago*

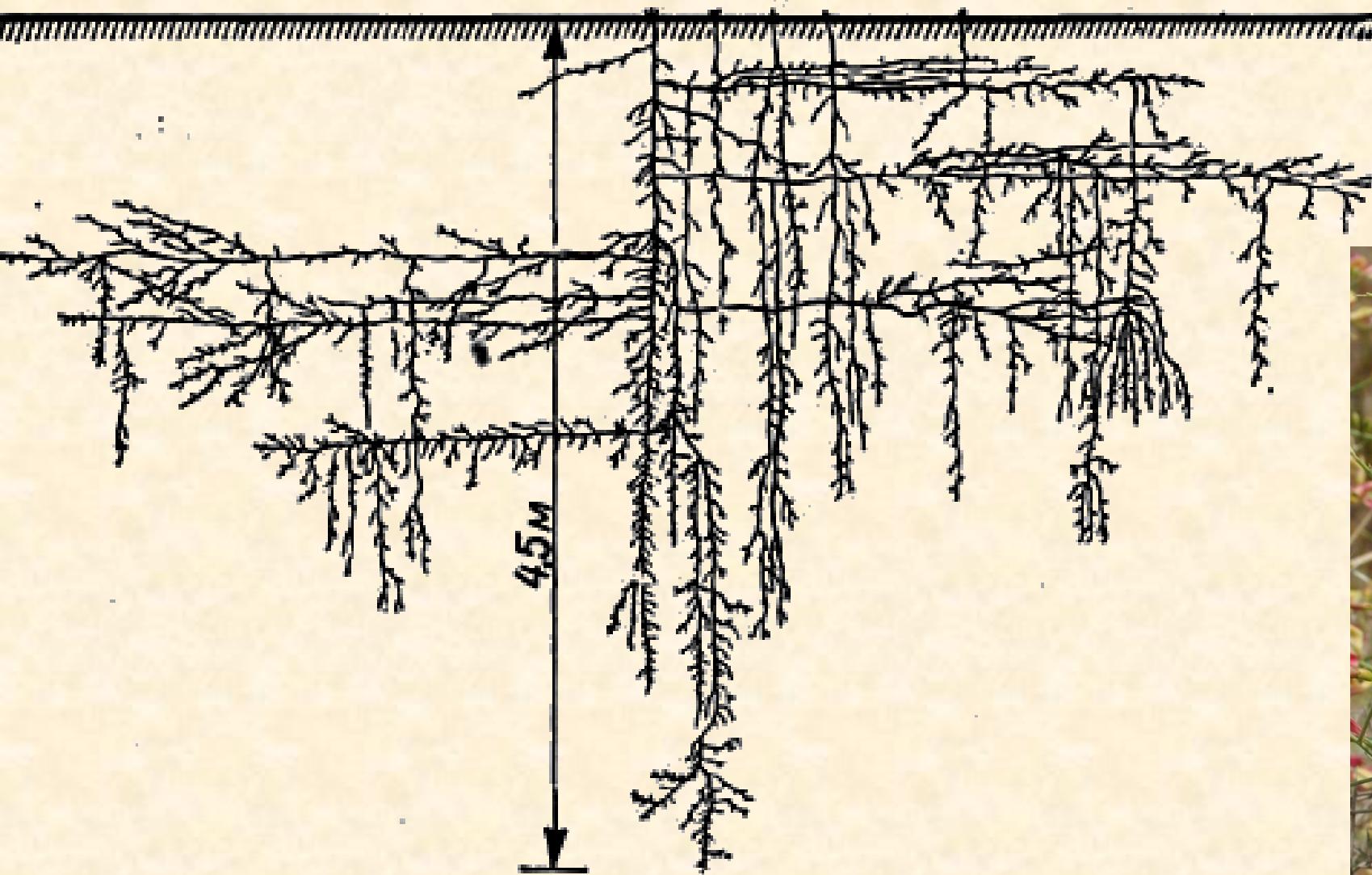
Корневые системы

злаков:

Aristida purpurea
(справа)

Bouteloua gracilis
(слева)

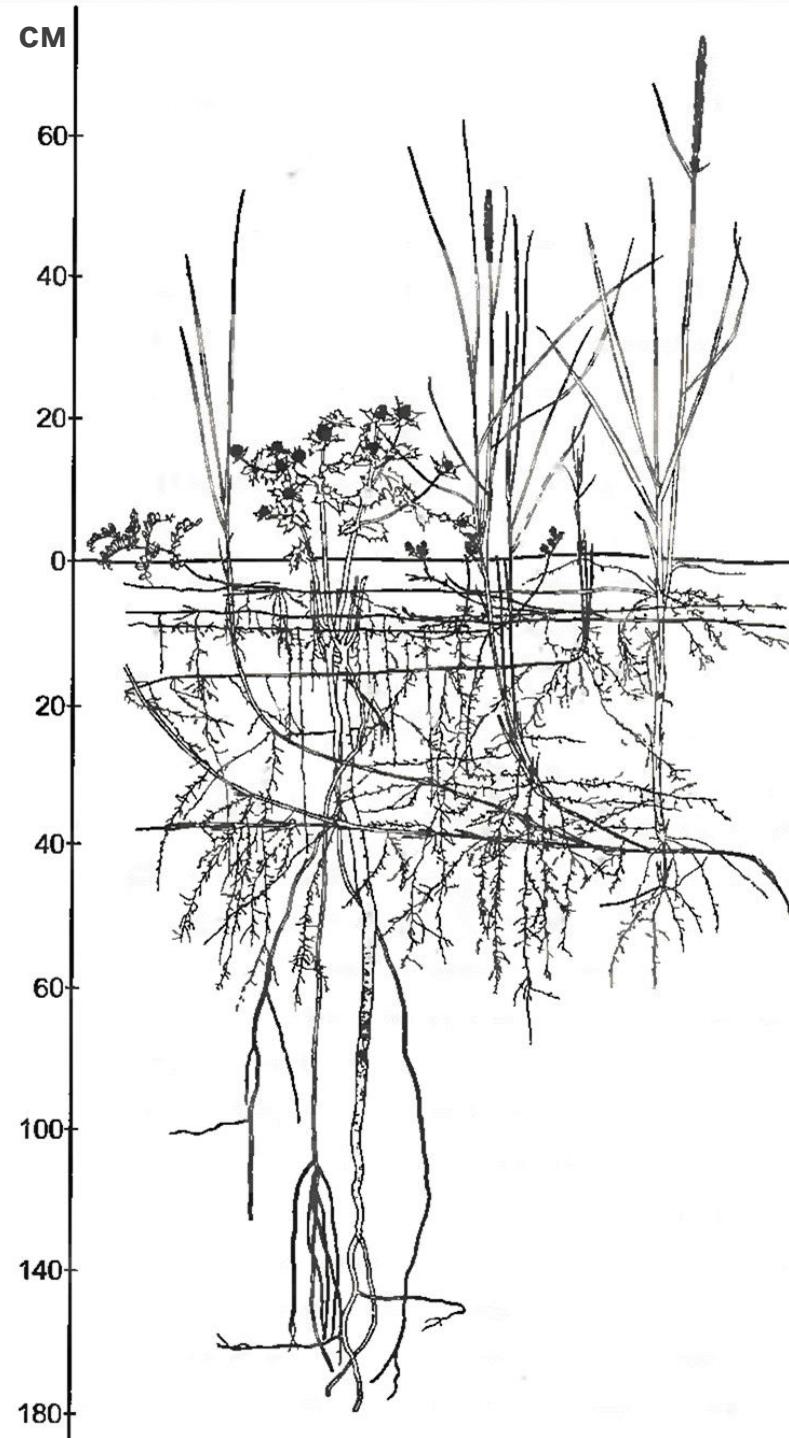




Alhagi pseudalhagi



Корневая система молодой верблюжьей колючки



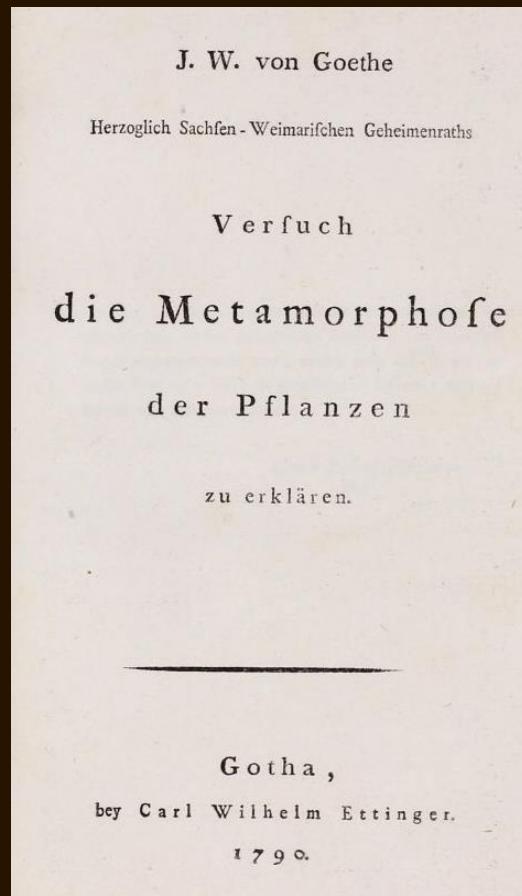
**Ярусность корневой системы на
песчаных дюнах Балтийского моря**

МЕТАМОРФОЗЫ КОРНЯ



Johann Wolfgang von Goethe
28 VIII 1749 – 22 III 1832

*Метаморфоз – процесс
превращения органа в иные
многообразные формы в
результате приспособления
растений к изменяющимся
условиям среды в ряду
многих поколений.*

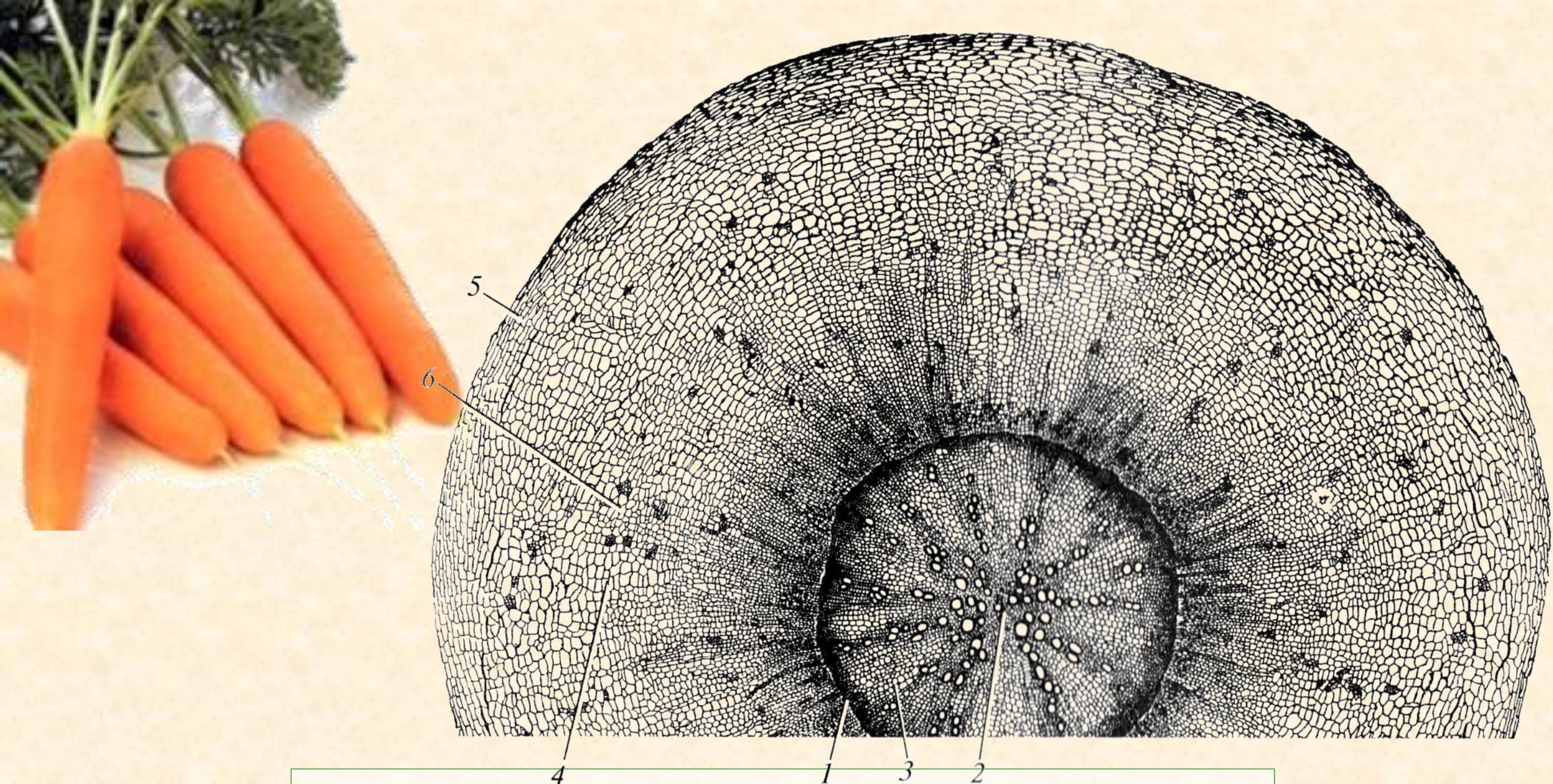


Метаморфоз (в ботанике) —
*генетически закрепленное
изменение строения органа,
связанное с изменением,
расширением или усилением
его функций*

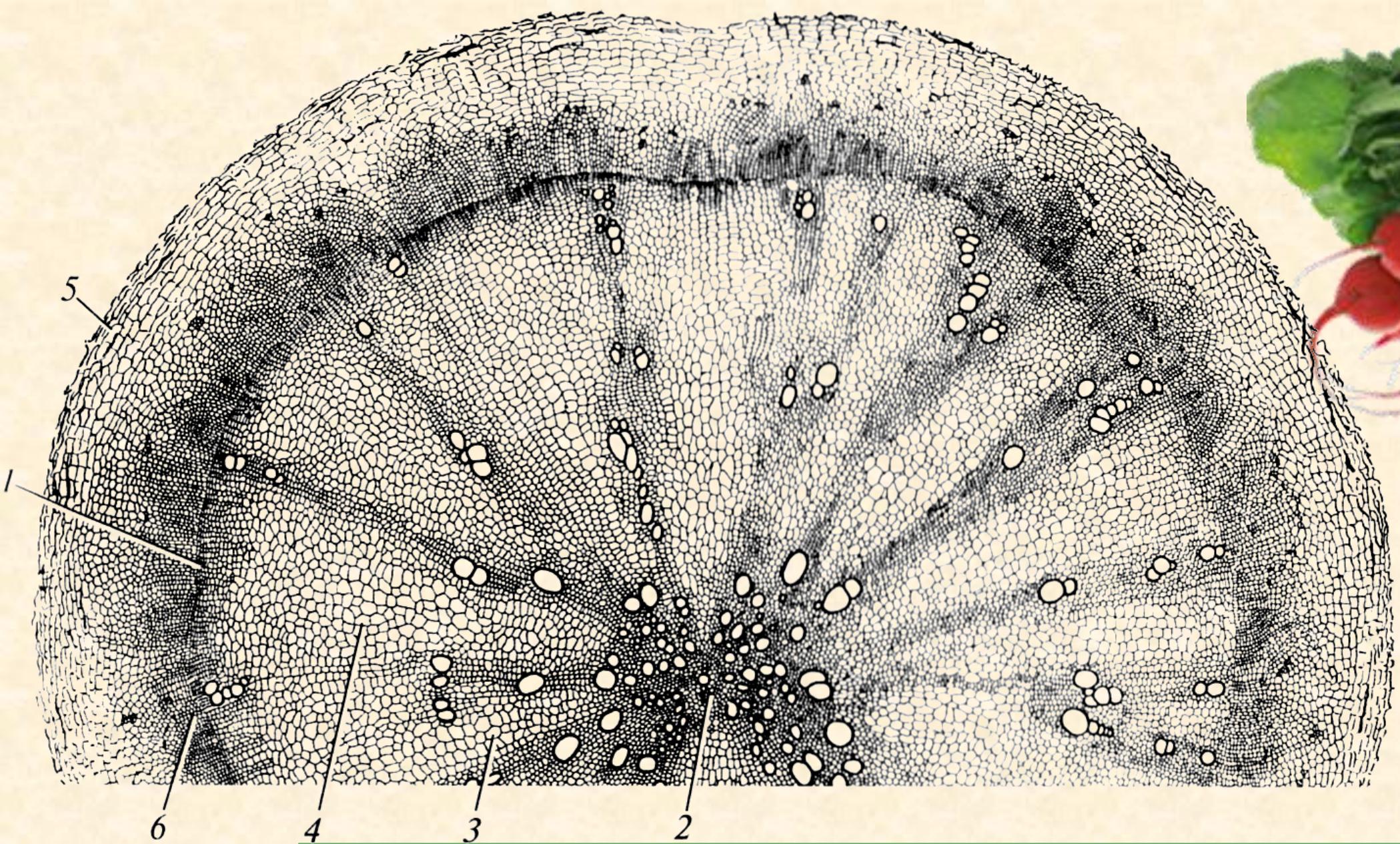
Критерии гомологии:

- критерий положения
- критерий специального качества
- критерий переходных форм
- онтогенетический критерий
- тератологический критерий

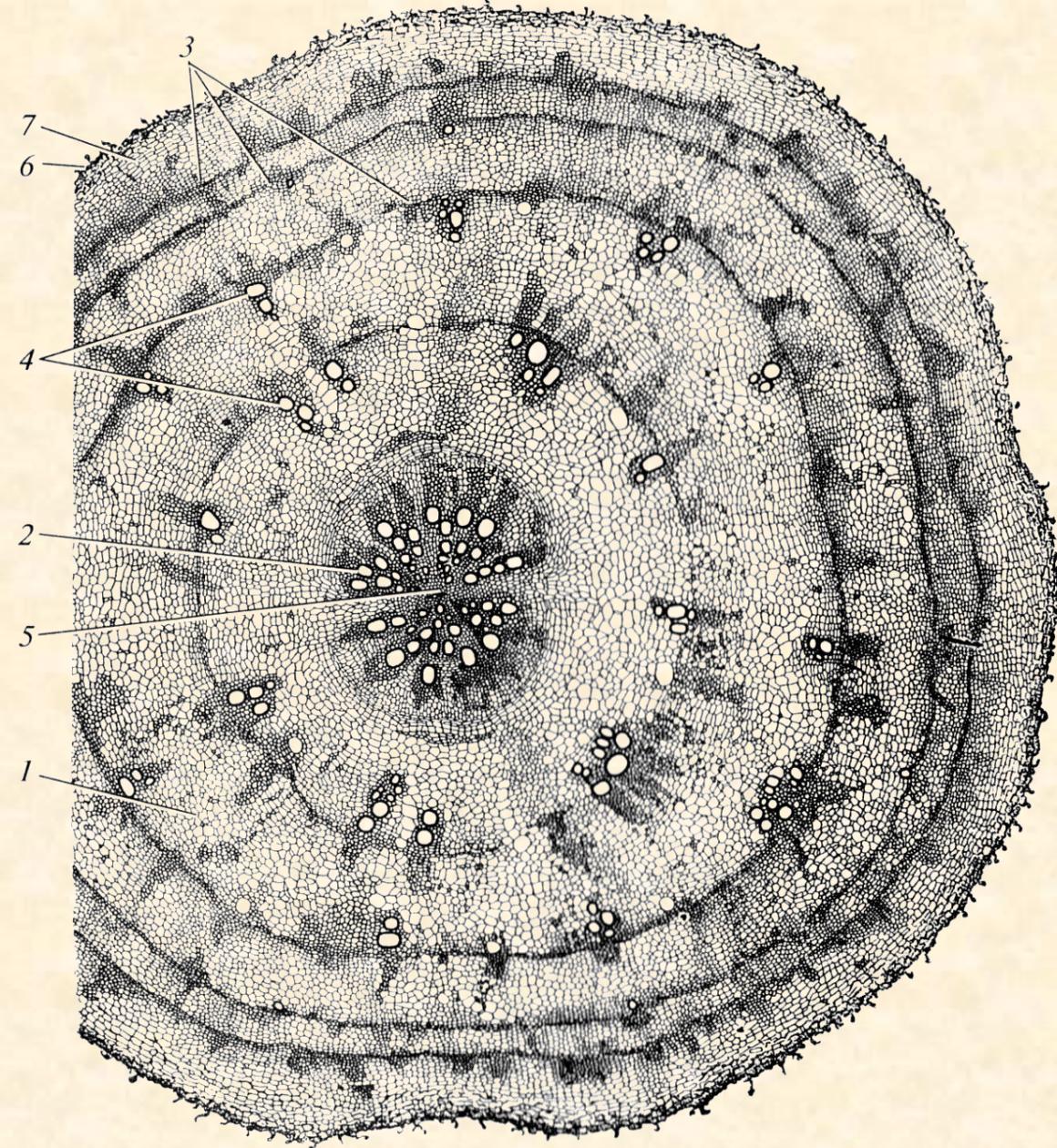
Корнеплоды



Daucus sativa

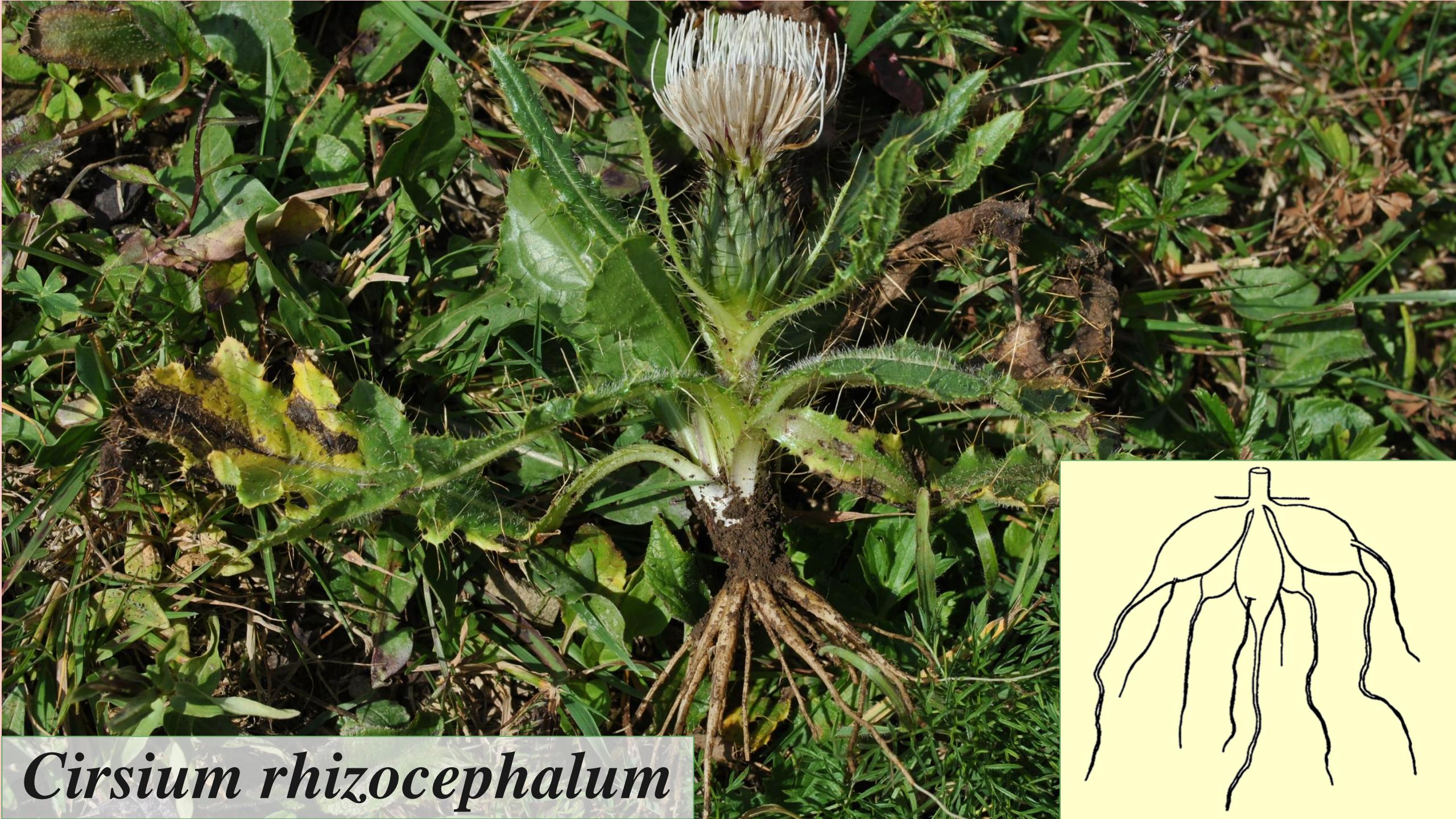


Raphanus sativus



Beta vulgaris

Корневые клубни *(корневые шишки)*



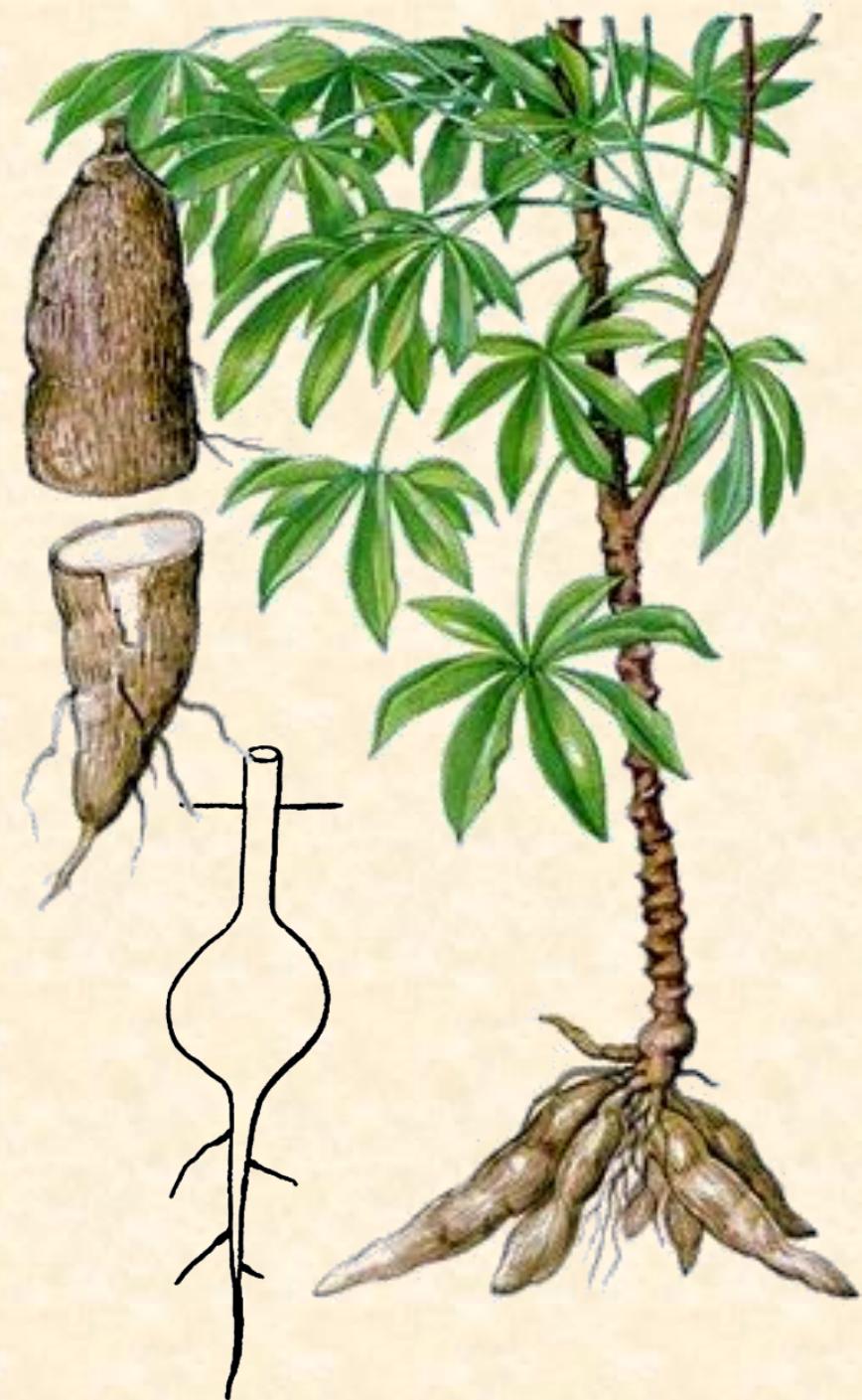
Cirsium rhizocephalum

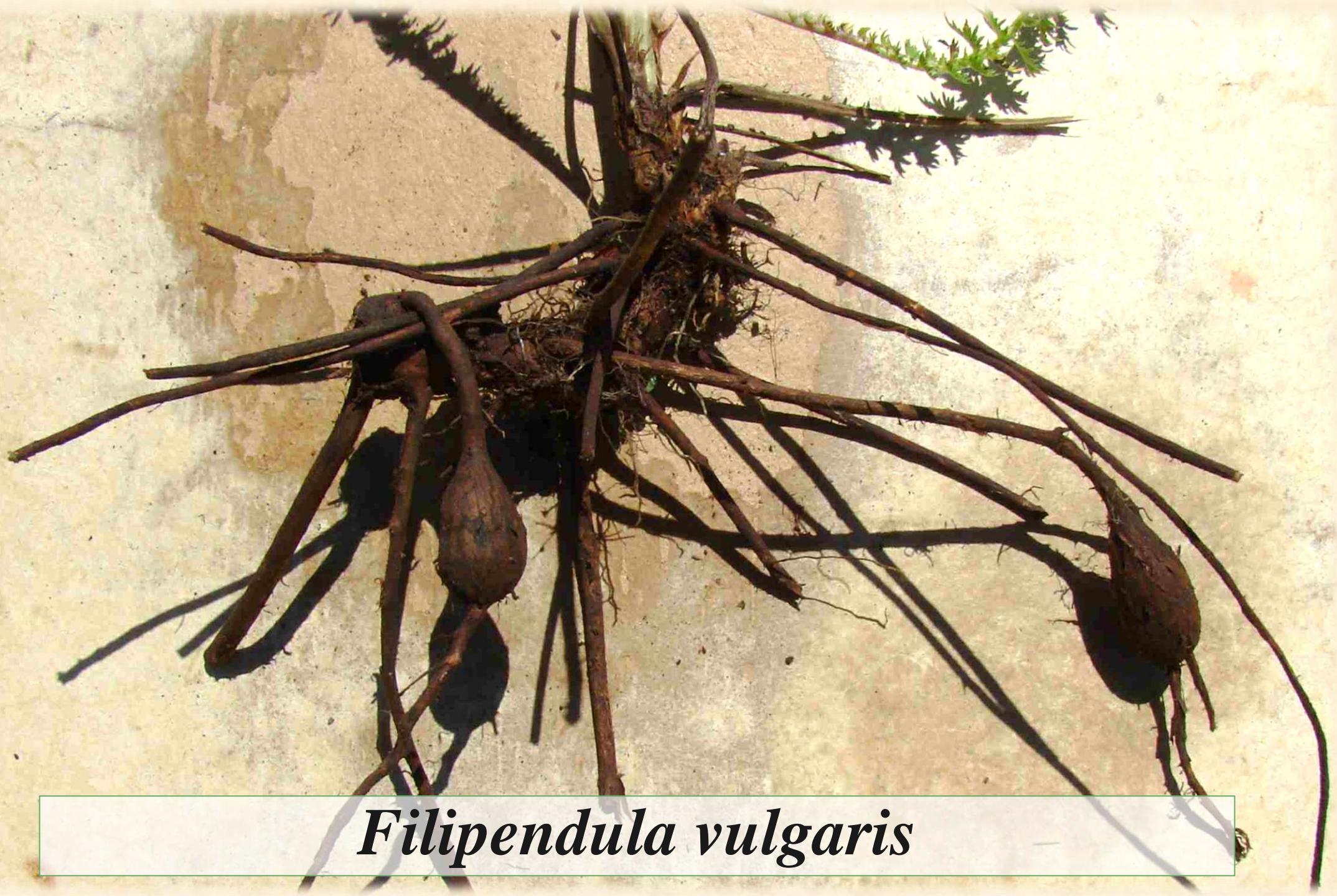


Dahlia sp.



Manihot esculenta

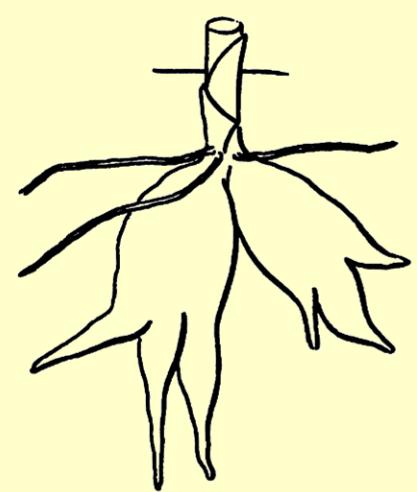
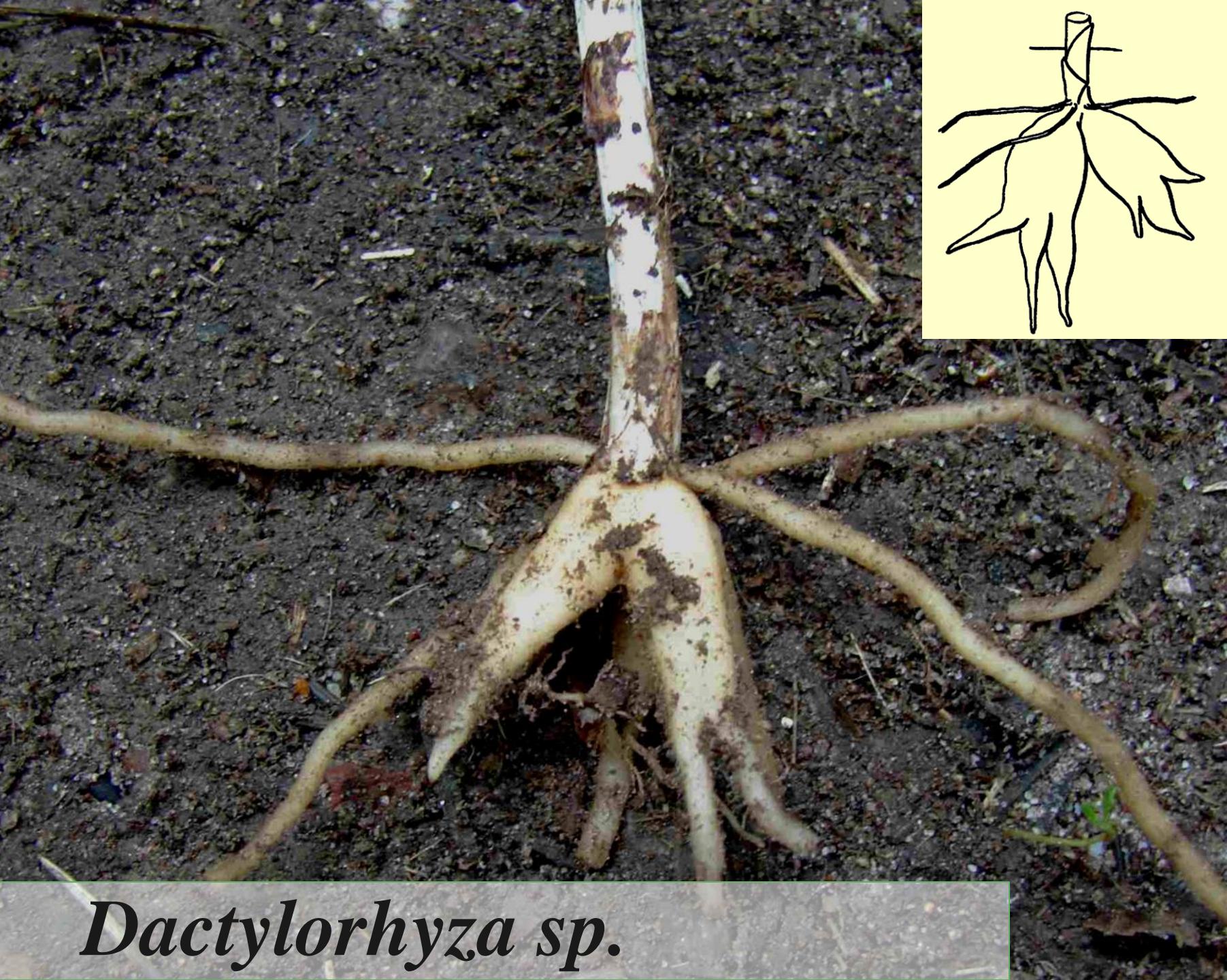




Filipendula vulgaris

Sedum maximum





Dactylorhiza sp.



Facaria verna

Воздушные корни

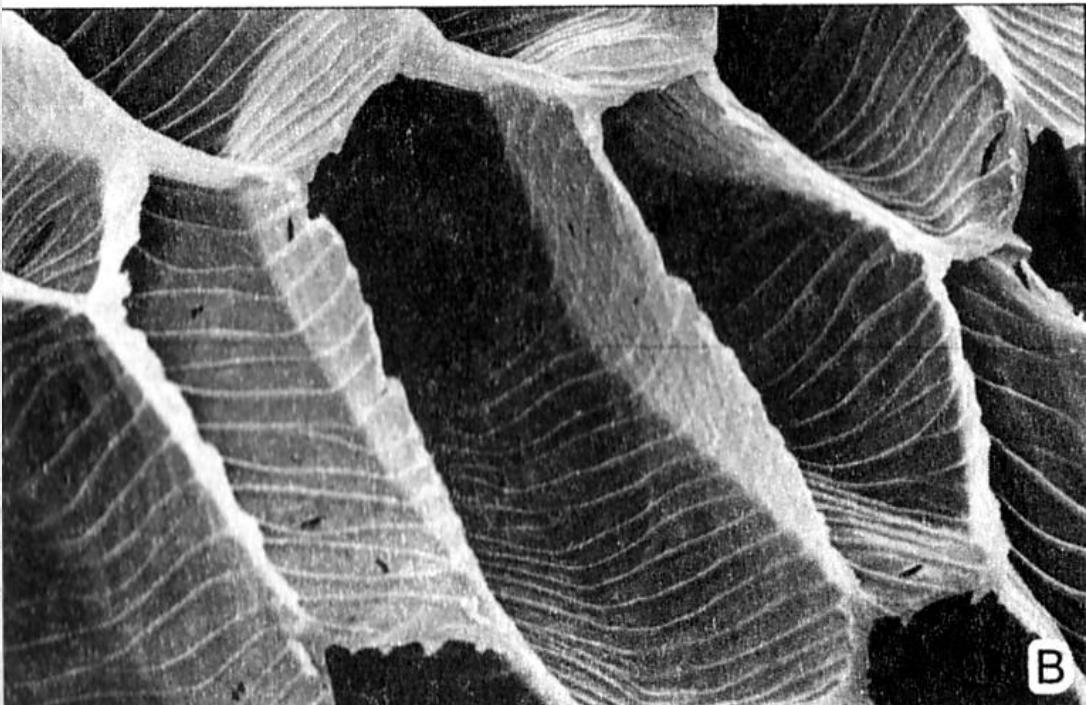
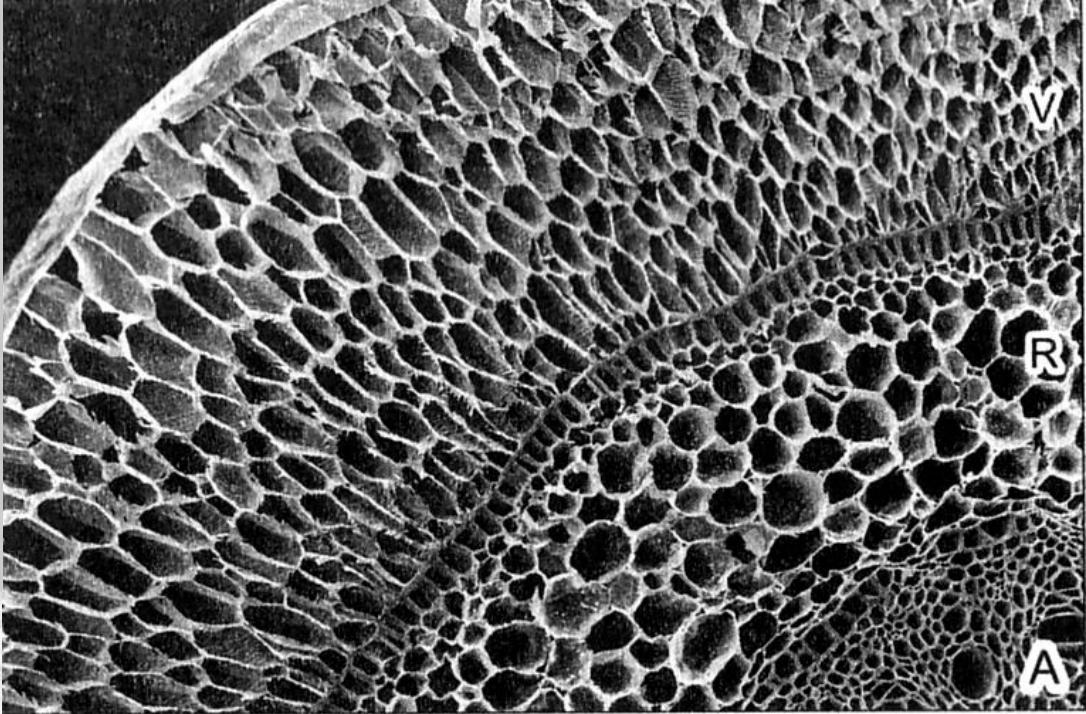
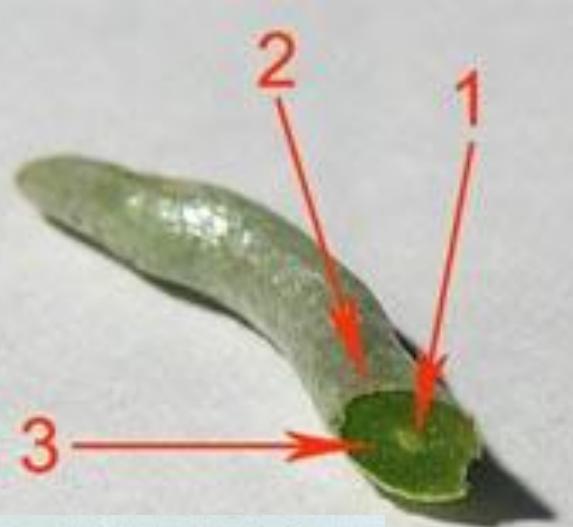
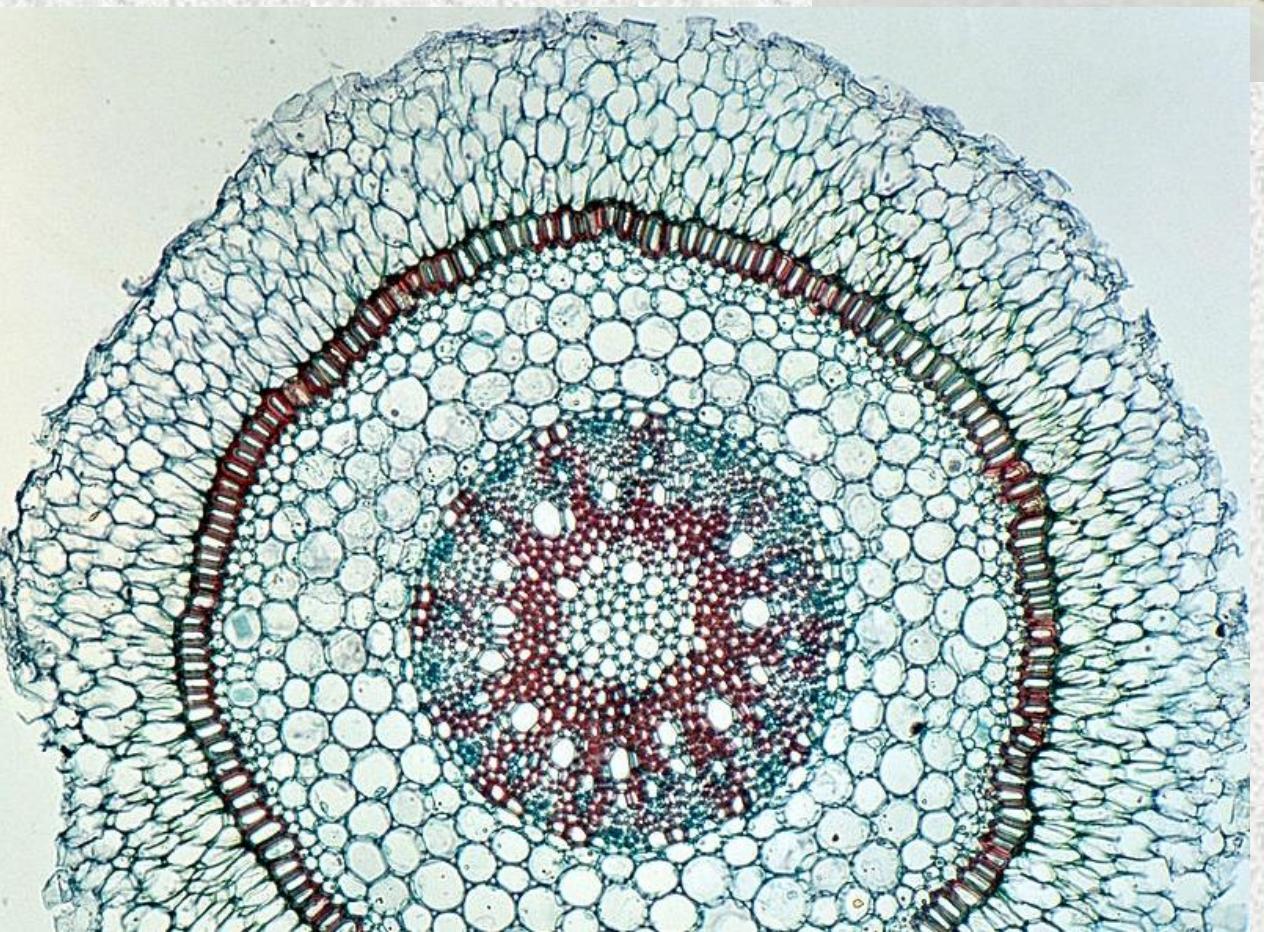


Asplenium nidus

Ficus microphylla



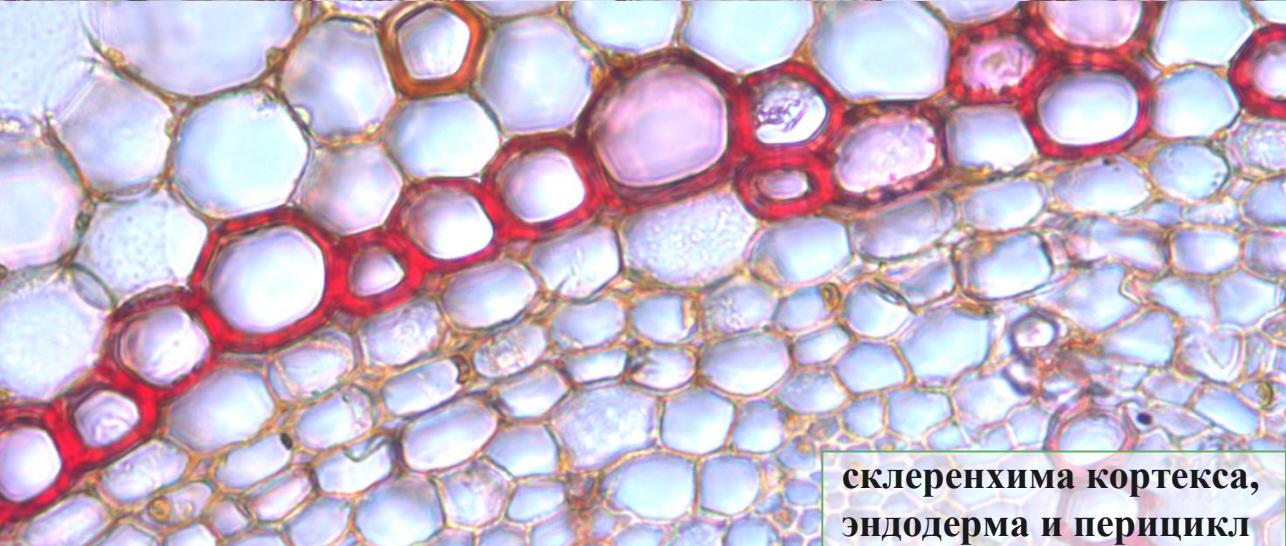
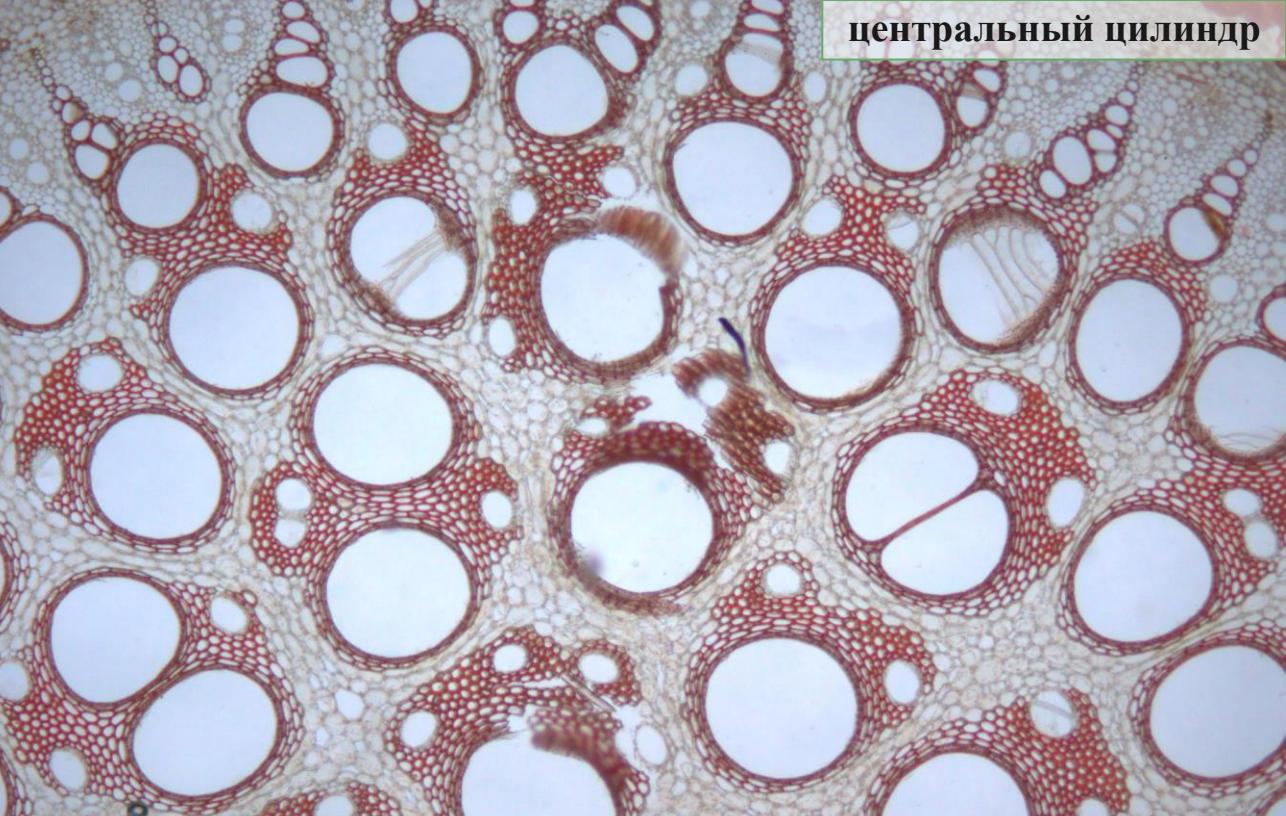
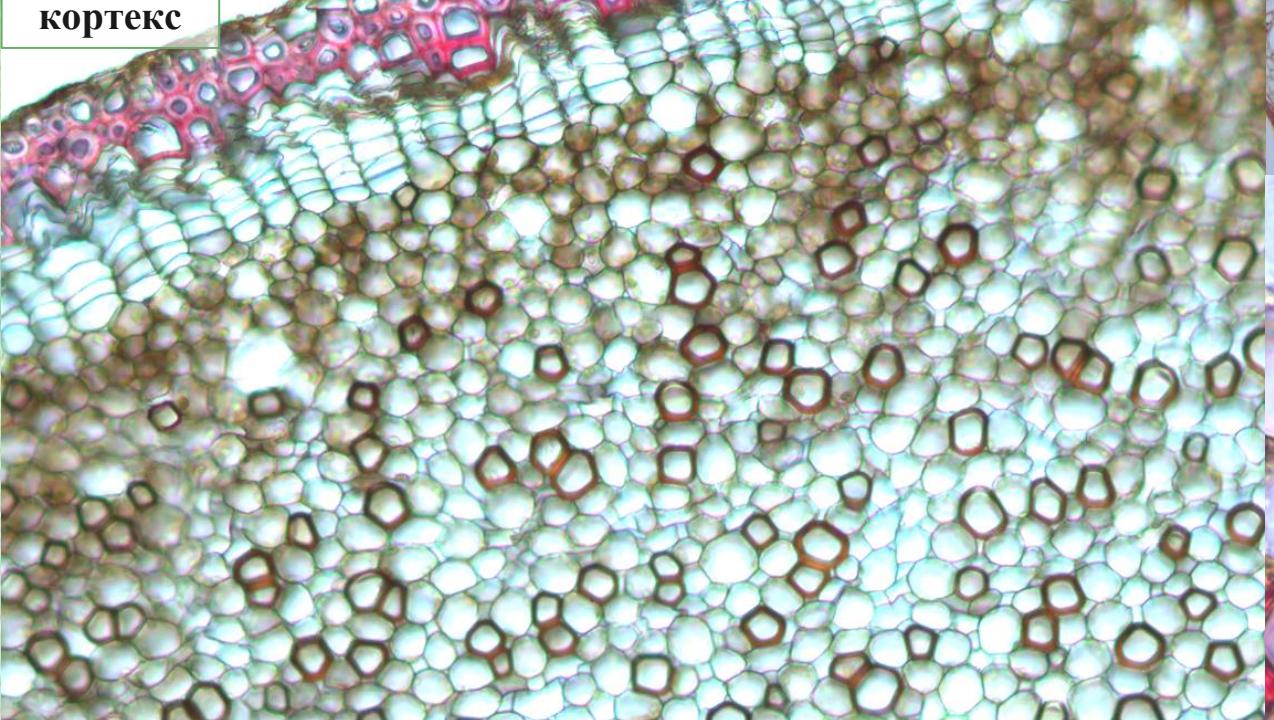
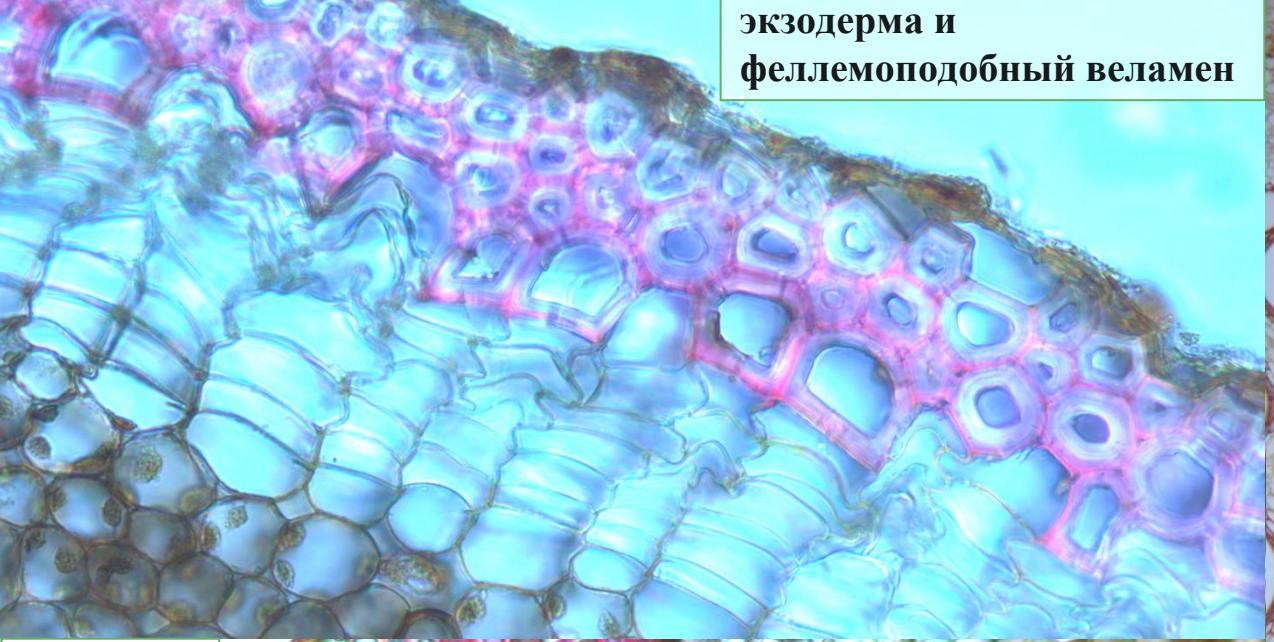
Велáмен орхидéй







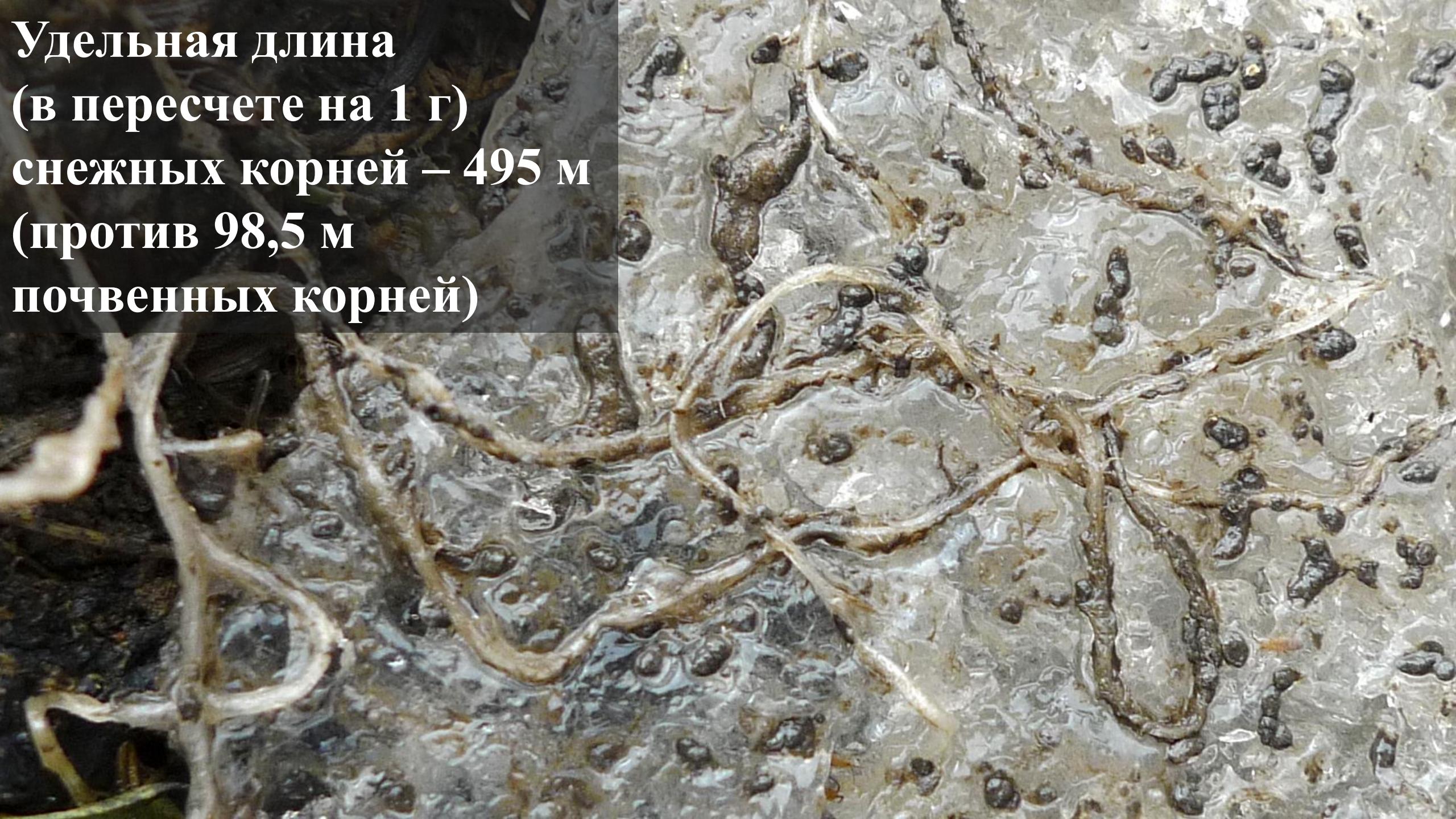
Воздушный корень *Epipremnum giganteum*



Воздушный корень *Eriprettum giganteum*

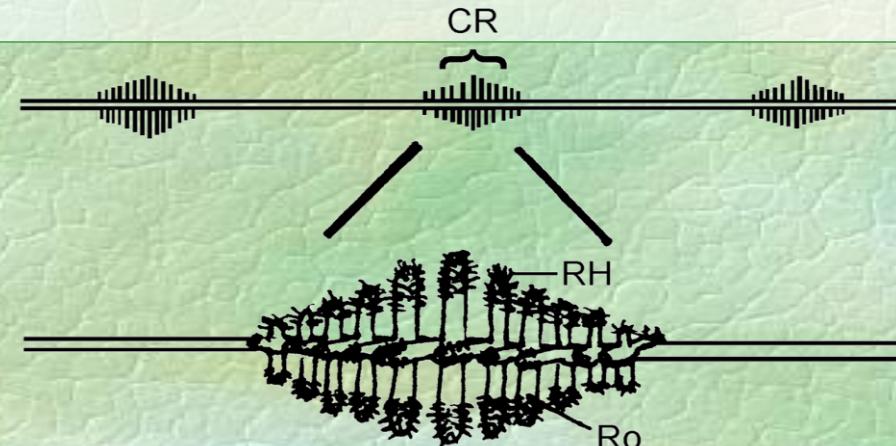
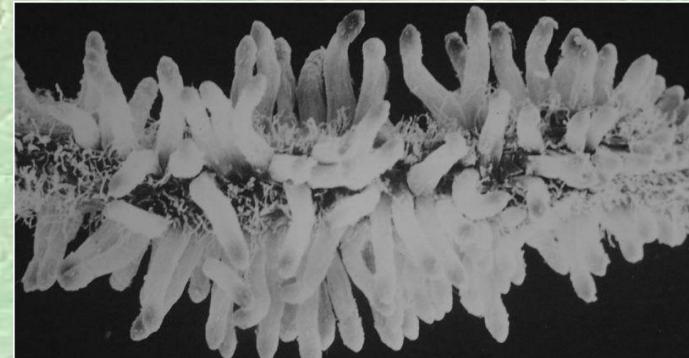
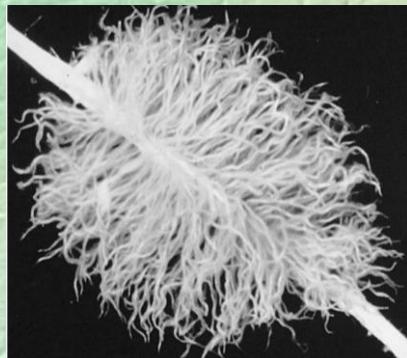
Снежные корни

Удельная длина
(в пересчете на 1 г)
снежных корней – 495 м
(против 98,5 м
почвенных корней)



Кластерные корни

Некоторые растения Южной Африки и Австралии, обычно *не имеющие микориз*, образуют так называемые "кластерные корни" (cluster roots), специфические структуры, имеющие вид ершика. Эти корни улучшают фосфорное питание растений на бедных почвах за счет *выделения в среду H⁺* (*подкисление*), *хелатирующих агентов* и *фосфатаз*. Выделение этих агентов происходит в *пульсирующем режиме*. Всплеск выделения цитратов из кластерных корней происходит в течение нескольких дней. Показано, что кластерные корни поглощают примерно в 10 раз больше фосфора, чем некластерные.



Кластерные корни развиваются у представителей различных семейств (преимущественно *Proteaceae*, а также *Casuarinaceae*, *Fabaceae*, *Myricaceae*).



A



B



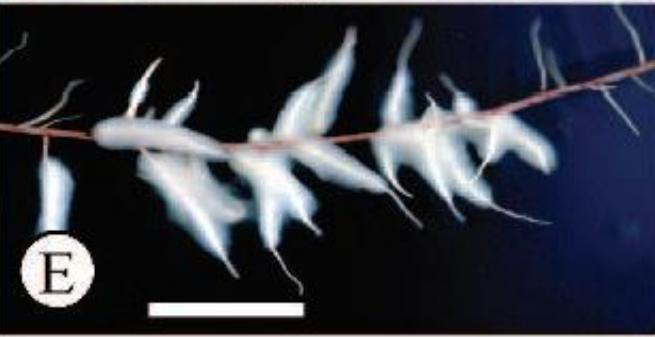
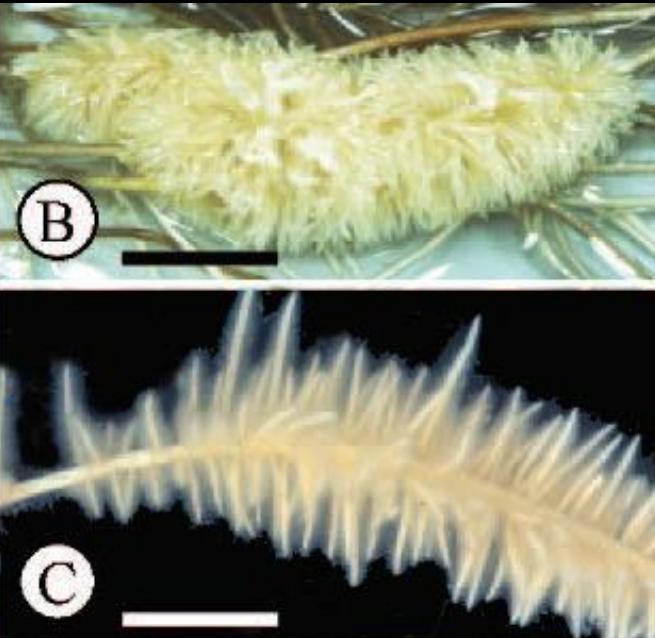
C



D



E



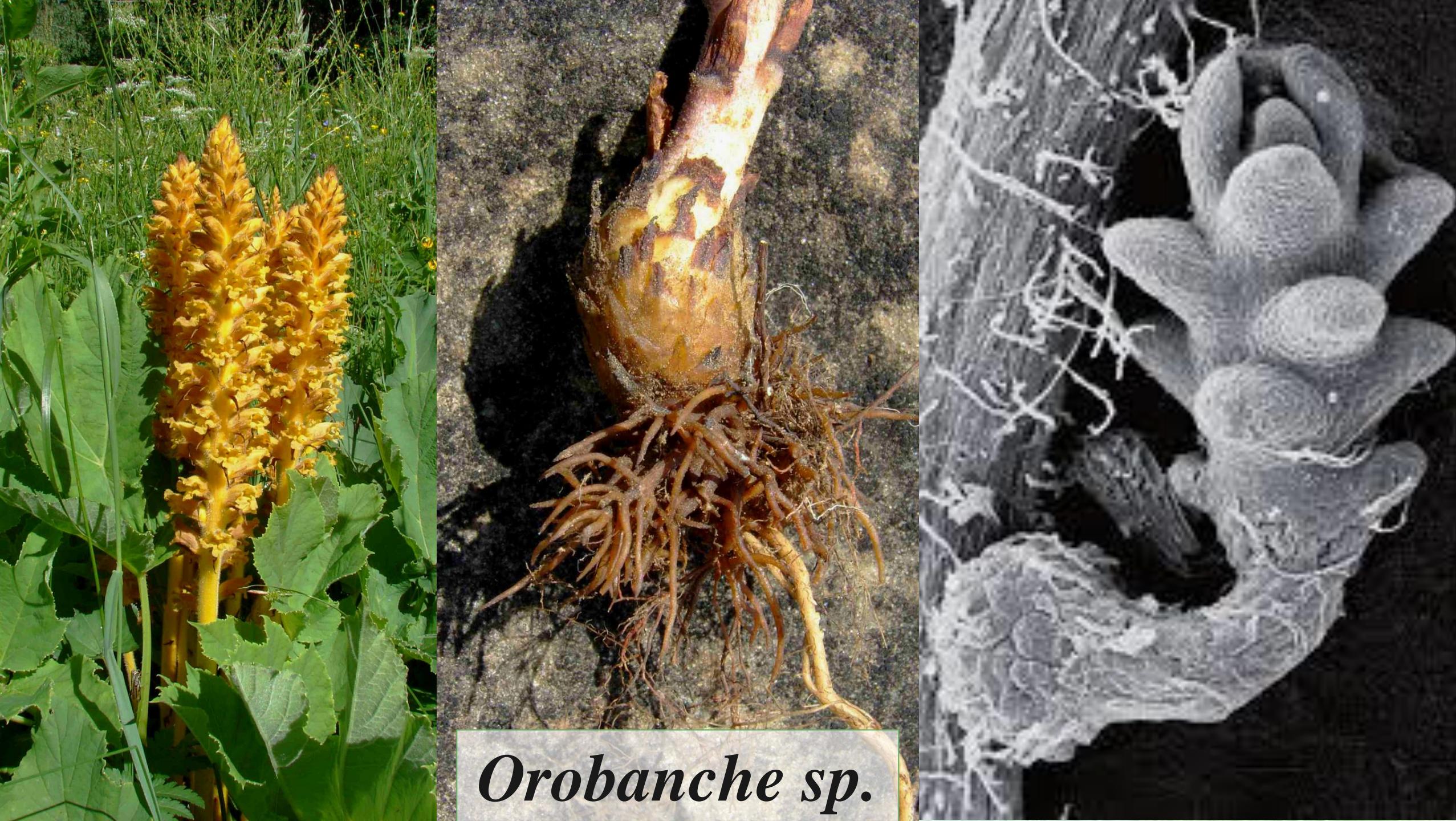
F



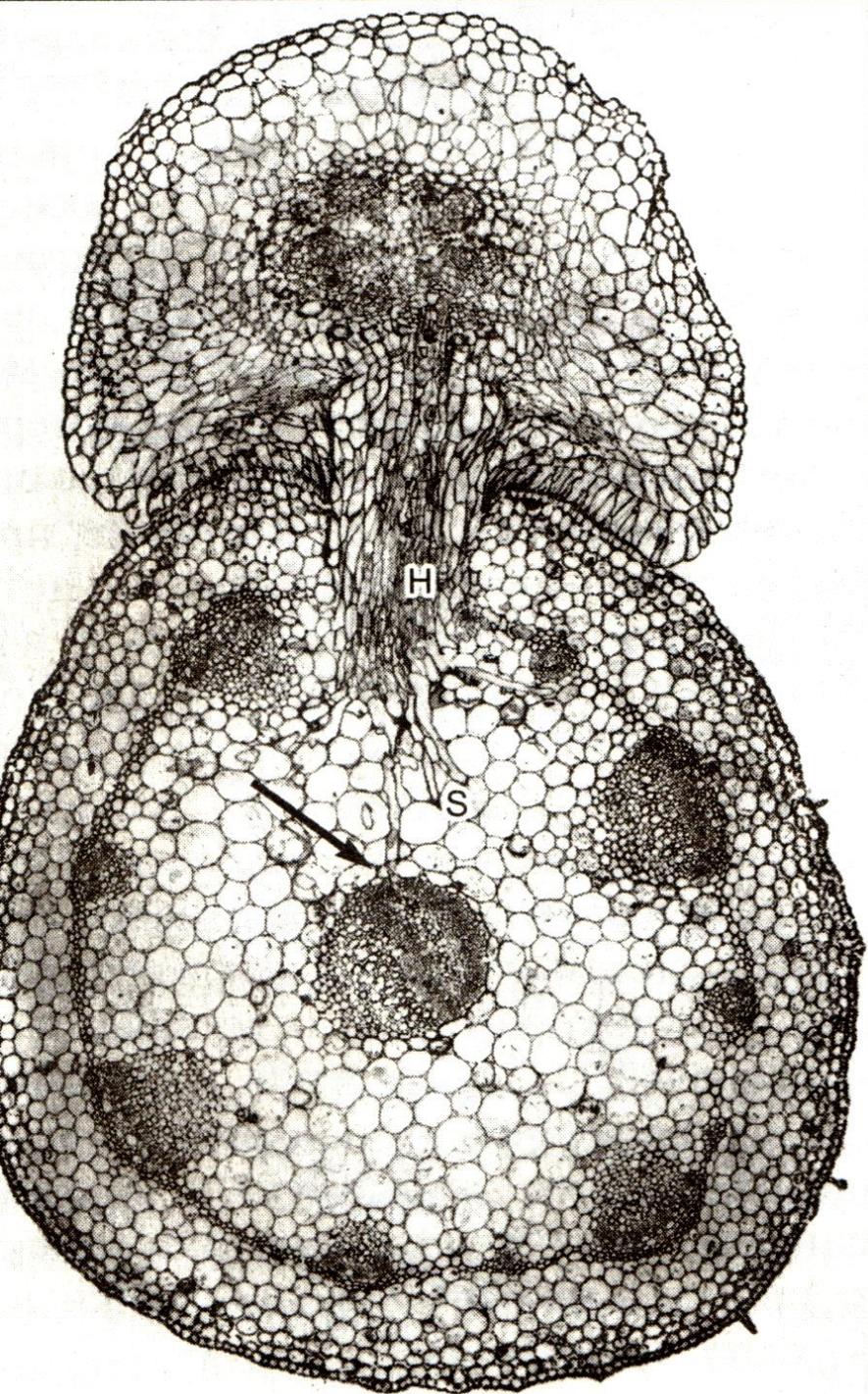
Протейные могут расти при самых низких концентрациях фосфора в листьях (0,33 мг/г сухого листа), у других видов этот показатель обычно не ниже 1 мг/г. Протейные часто угнетаются даже при умеренном содержании фосфора в почве.



Гаустории *(корни-присоски)*

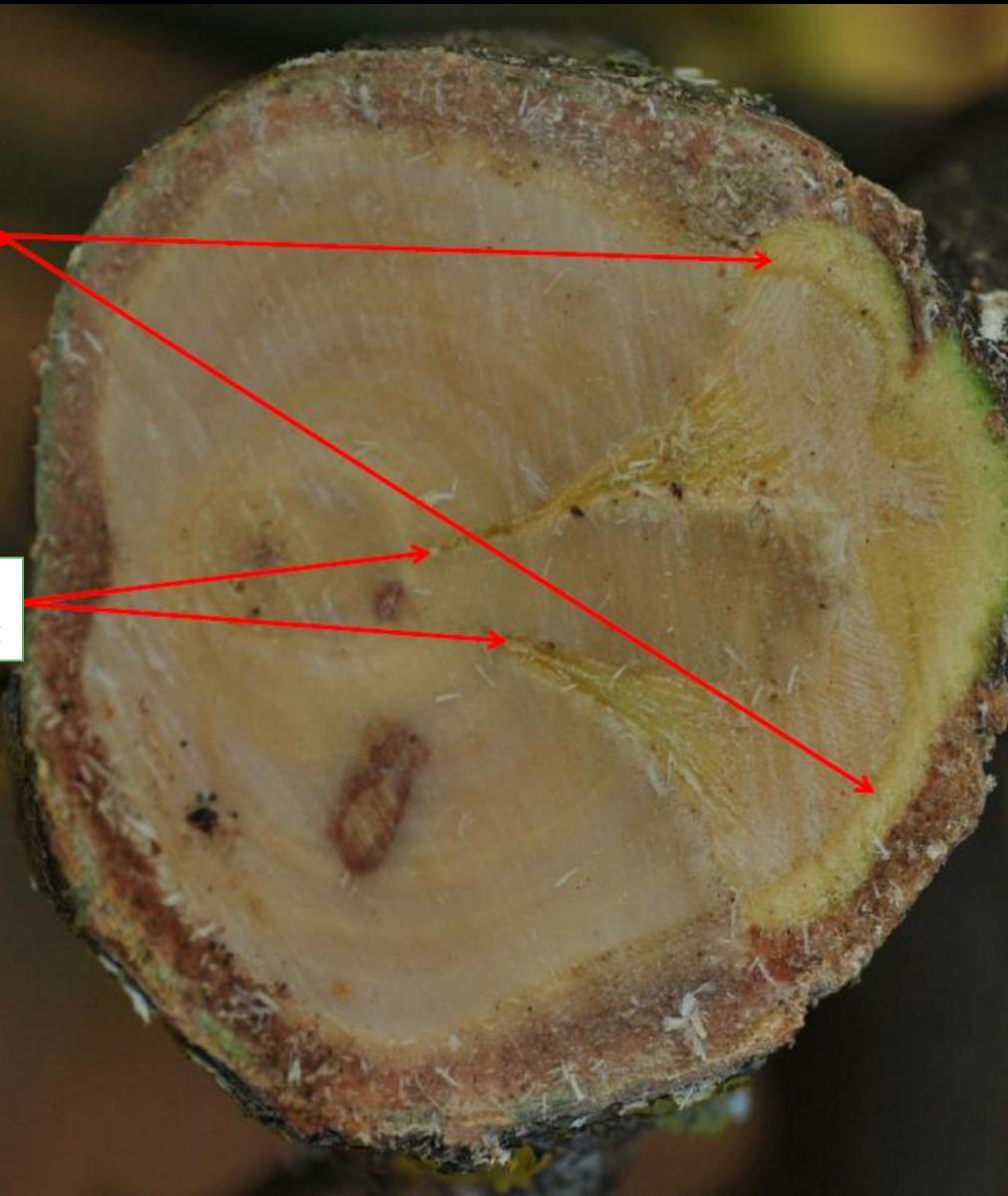


Orobanche sp.



Cuscuta sp.

Гаустории *Viscum album*



Столбовидные корни



Ficus sp.

Ficus sp.





Ficus sp.



Ficus sp.



Ficus sp.



Ficus elastica



Ochrocarpus siamensis (Guttiferae)



Ficus sp.





Ficus altissima

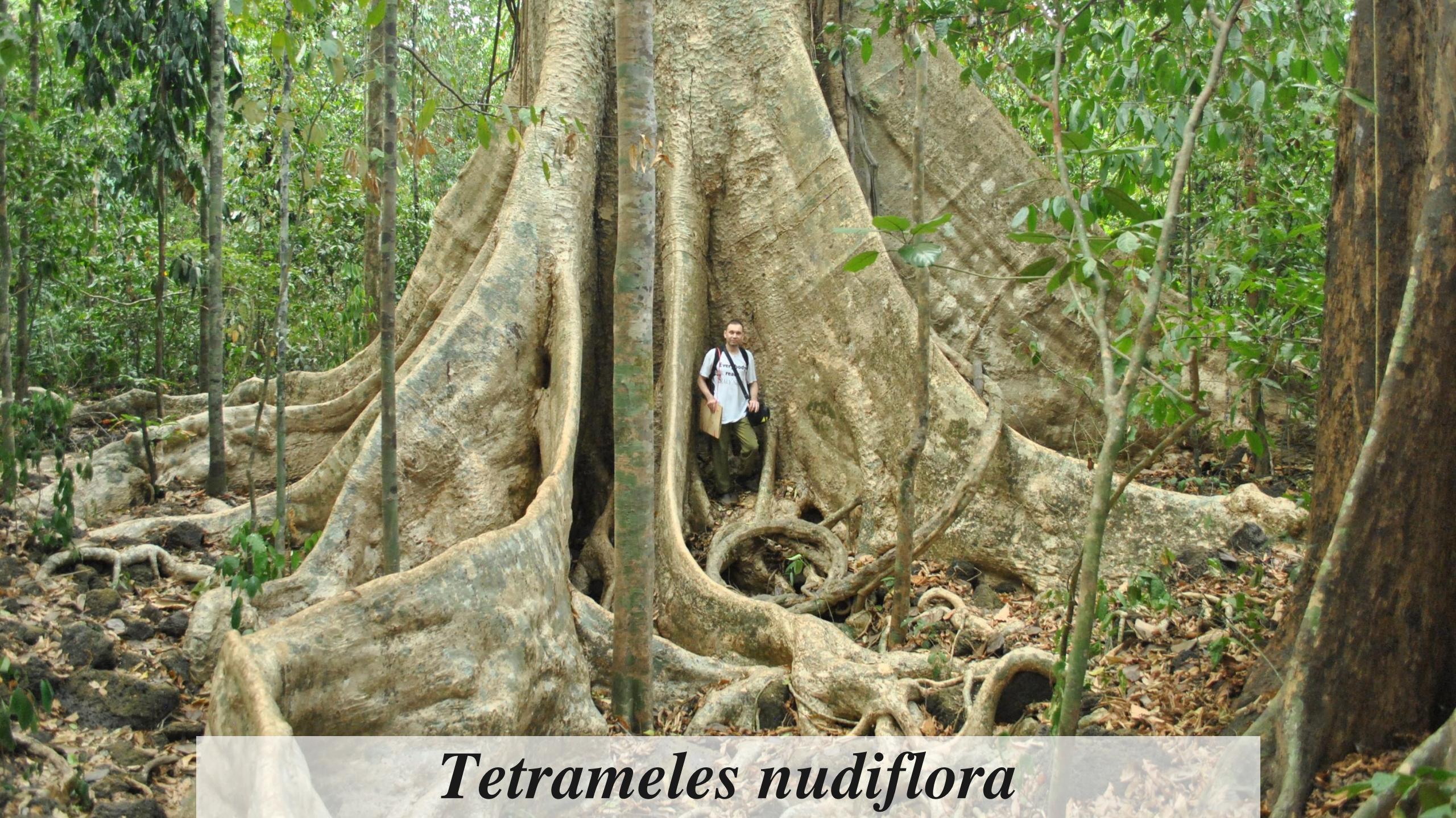
Фикус-душитель
(Ficus chrysolaena)
на Новой Гвинее



Досковидные корни



*Koompassia
excelsa*



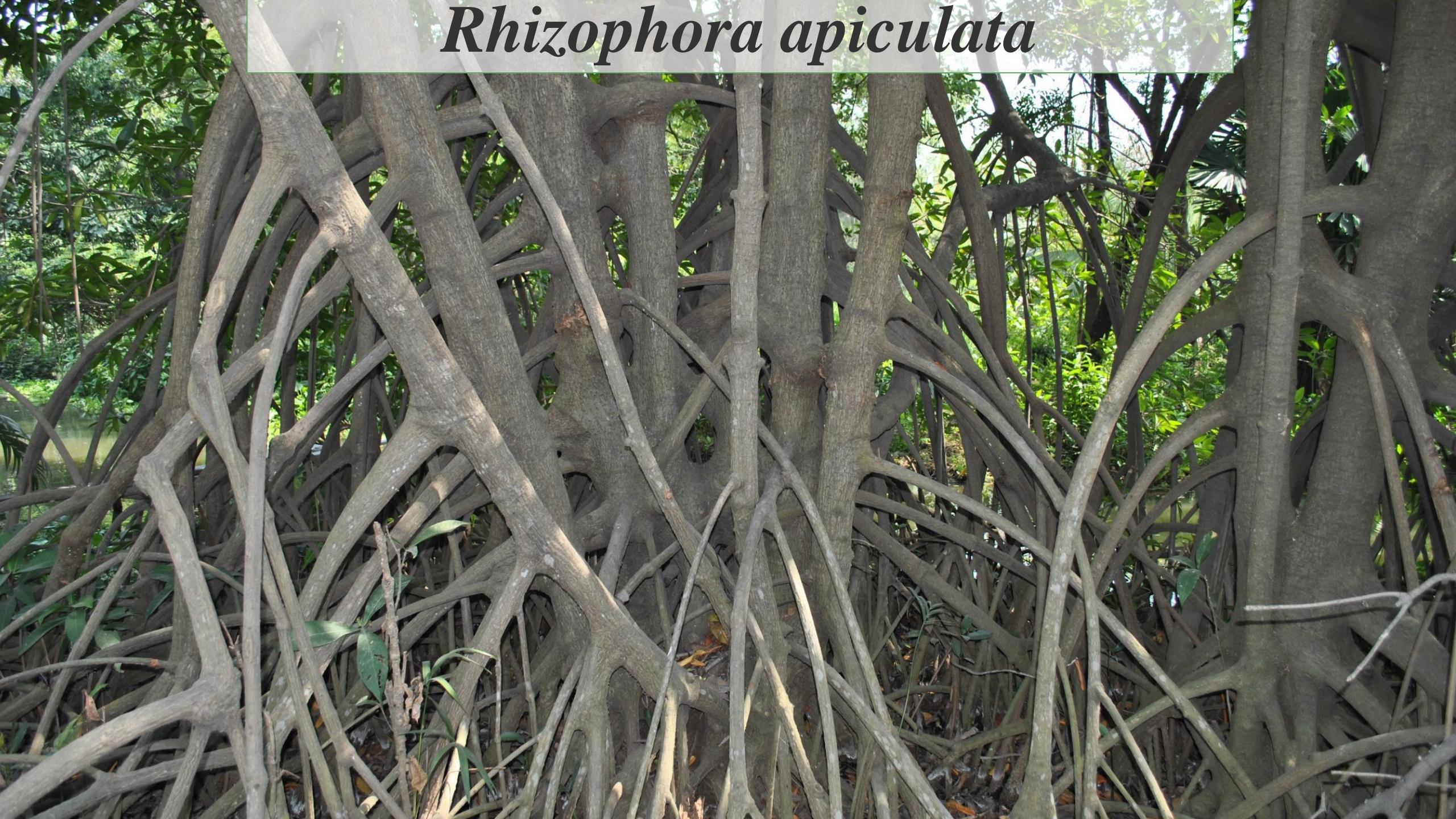
Tetrameles nudiflora

Ходульные корни



Rhizophora sp.

Rhizophora apiculata





Pandanus tectorius

**Втягивающие
(контрактильные)
корни**

Lilium sp.



Дыхательные корни (пневматофоры)

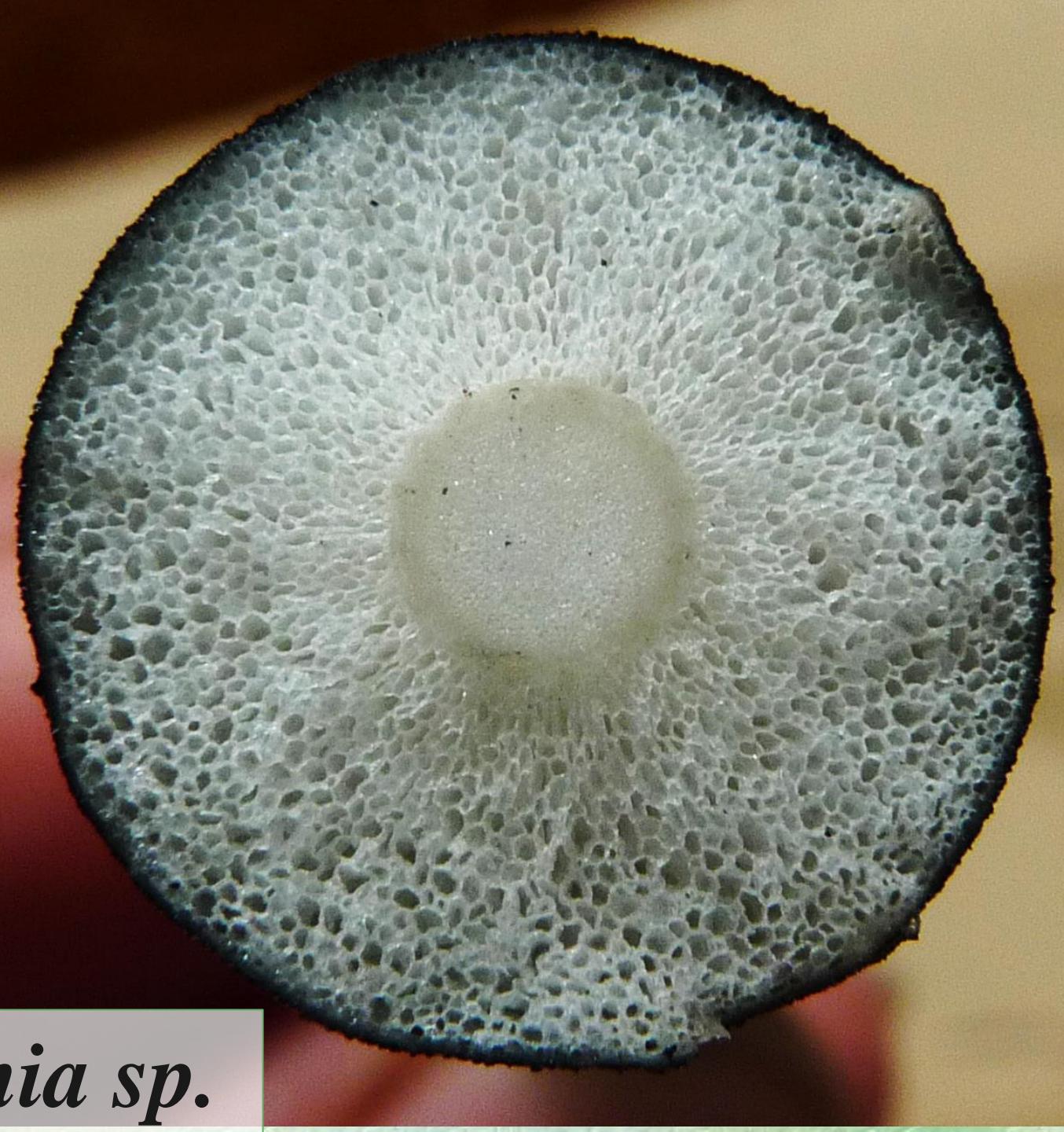


Bruguiera sp.

Bruguiera sp.

A photograph showing a sandy area with numerous young mangrove plants (Avicennia sp.) growing in the sand. The plants have thin, vertical, root-like structures protruding from the ground. In the upper left foreground, there is a small, rectangular white label with a green border containing the text "Avicennia sp." in a black serif font.

Avicennia sp.



Avicennia sp.

*Avicennia
officinalis*





Sonneretia alba



Taxodium distichum



Фотосинтезирующие корни



Taeniophyllum glandulosum

таллоид *Hydrobryum* sp.



Корни-колючки



Cryosophila warscewiczii

Симбиотические изменения корней

Агроотропные корни

Агроотропные корни



Цианеи (*Nostoc*) поселяются в межклетниках первичной коры корня. Высокий процент гетероцист, часто также двойных или тройных, которые практически не встречаются у свободноживущих цианей. Интенсивность азотфиксации примерно в 7 раз выше, чем у свободноживущих цианей.



Zamia sp.



Род *Gunnera* (*Haloragaceae*). Около 65 видов (Африка, Мадагаскар, Центральная и Южная Америка, Новая Зеландия, Индонезия).

Ископаемые представители рода известны из отложений возрастом 95 млн лет.

Актиноризные клубеньки



Клубеньки
Alnus incana

симбиоз с
актиномицетом
Frankia sp.

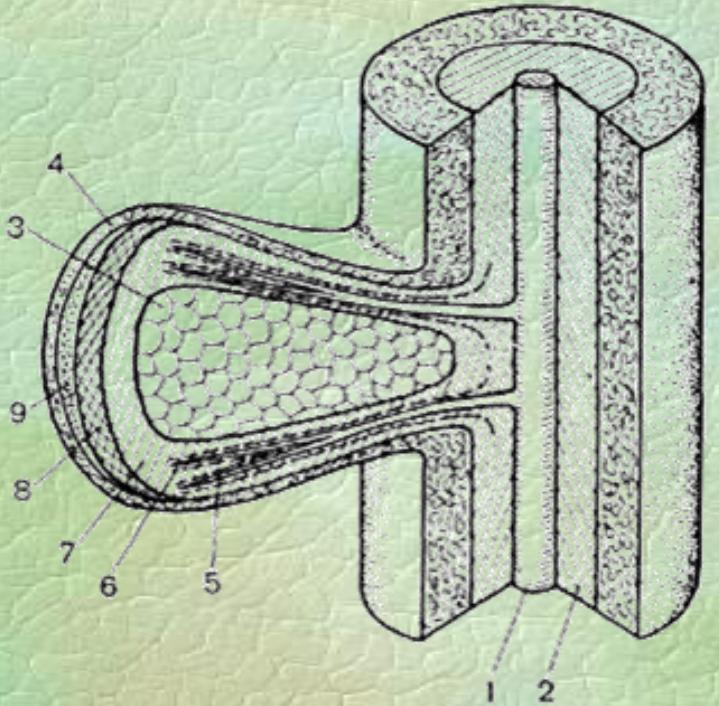




Актиномицеты в клубеньках формируют особые везикулы, в которых локализуется нитрогеназа. Оболочки этих везикул служит для предотвращения проникновения кислорода.

Frankia обладает собственной защитой от высокого парциального давления кислорода и поэтому способна фиксировать азот в свободноживущих (почвенных) стадиях.

Ризобиальные клубеньки

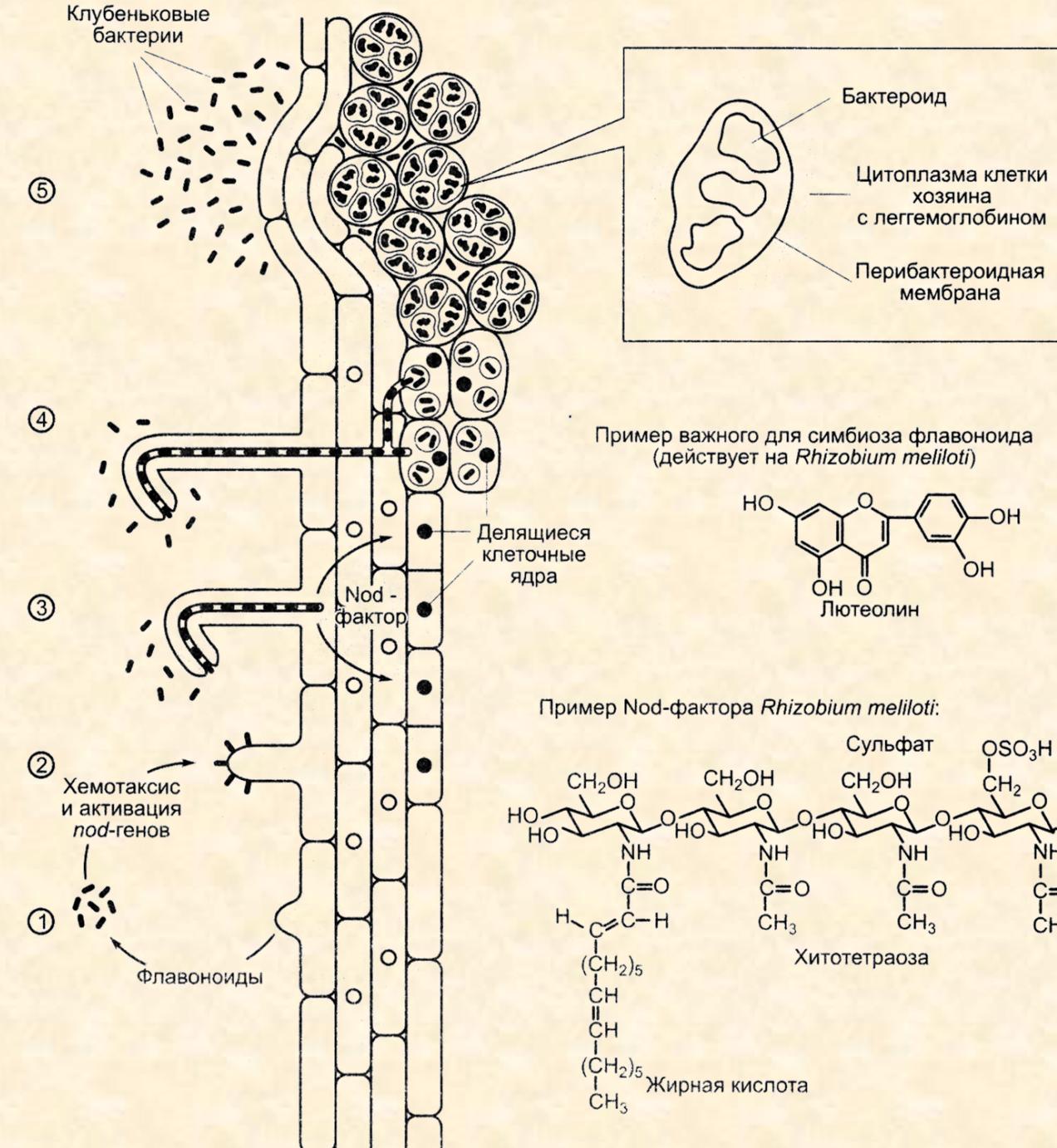


Клубеньки на корнях
бобового – симбиоз с
бактериями *Rhizobium sp.*

клубенёк



- Клубеньки формируются при попадании клубеньковых бактерий из почвы через корневые волоски.
 - Показано, что выделяемые корнями бобовых флавоноиды привлекают этих бактерий и у них активируются nod-гены.
 - При проникновении внутрь клеток бактерии начинают выделять Nod-фактор, стимулирующий образование клубенька.
 - Обычно клубеньки живут менее одного сезона, но у некоторых древесных бобовых клубеньки многолетние.



Клубеньки образуются не всегда в почве. Так у однолетнего тропического бобового *Sesbania rostrata* (Центральная Африка) на стебле образуются "стеблевые мамиллы" – клубеньки верхушек придаточных корней



Микориза

МИКОРИЗНЫЙ
СИМБИОЗ



С.Э. Смит, Д.Дж. Рид. Микоризный симбиоз.
Пер. с 3-го англ. издания. Москва:
Товарищество научных изданий КМК, 2012

**По мнению некоторых авторов,
система восходящего тока стала
следствием симбиогнеза с
микоризными грибами при переходе
растений к наземному образу жизни.**

**Поток азотистых соединений,
переходящий из микоризы в растение,
может достигать почти 100% азотного
питания. Поток сахаров, передаваемых
грибному партнеру, – не менее 20% от
общего количества фотосинтатов.**

Основные типы микориз:

- везикулярно-арбускулярная (ВАМ)
- чехольчатая Эктомикориза
- эрикоидная, арбутоидная и монотропоидная
- микориза орхидных

Возникновение микориз

Независимо в разных группах!

- ВАМ появились 460 млн. лет назад, предшествуя появлению сосудистых растений (ордовик).
- Первые выходцы на сушу уже имели микоризы (*Rhynia*), ещё до появления корней.
- Бриофито-подобные растения в начале девона (400 млн. лет назад) имели эндофитные ассоциации, напоминающие современную ВАМ.
- В настоящее время печеночники и антоцеротовые часто образуют симбиоз с ВАМ грибами, формирующими арbusкулы в их талломе.
- Плауны и селагинеллы, *Psilotum*, а также большинство папоротников имеют ВАМ.



Возникновение микориз

- Развитие эктомикориз, эрикоидных и орхидных микориз связывают с быстрой радиацией покрытосеменных в меловом периоде. Таксоны, в которых представлены эрикоидные микоризы имеют возраст не менее 80 млн. лет.
- Основные ветви эволюции эктомикориз связаны с *Fagales* и *Pinaceae*, в остальных группах этот тип микориз возникал независимо не менее 9 раз!



Везикулярно-арбускулярная микориза (ВАМ)

Грибы

- *Зигомицеты* пор. Endogonales (или в отд.пор. Glomales) около 120 видов грибов из родов *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Glomus* и др. ВАМ грибы некоторые систематики сейчас выделяют в особую ветвь – Glomeromycota.
- ВАМ грибы, имеющие несептированный мицелий, несут ядра из различных геномов, рассматриваемых как разные виды. Это крайне затрудняет молекулярную систематику и идентификацию видов по рибосомальной РНК и делает крайне условным выделение видов.
- Возникновение этого порядка грибов датируется 353-452 млн. лет назад.

Растения

- Большинство растений Земного шара.

Морфологические типы ВАМ

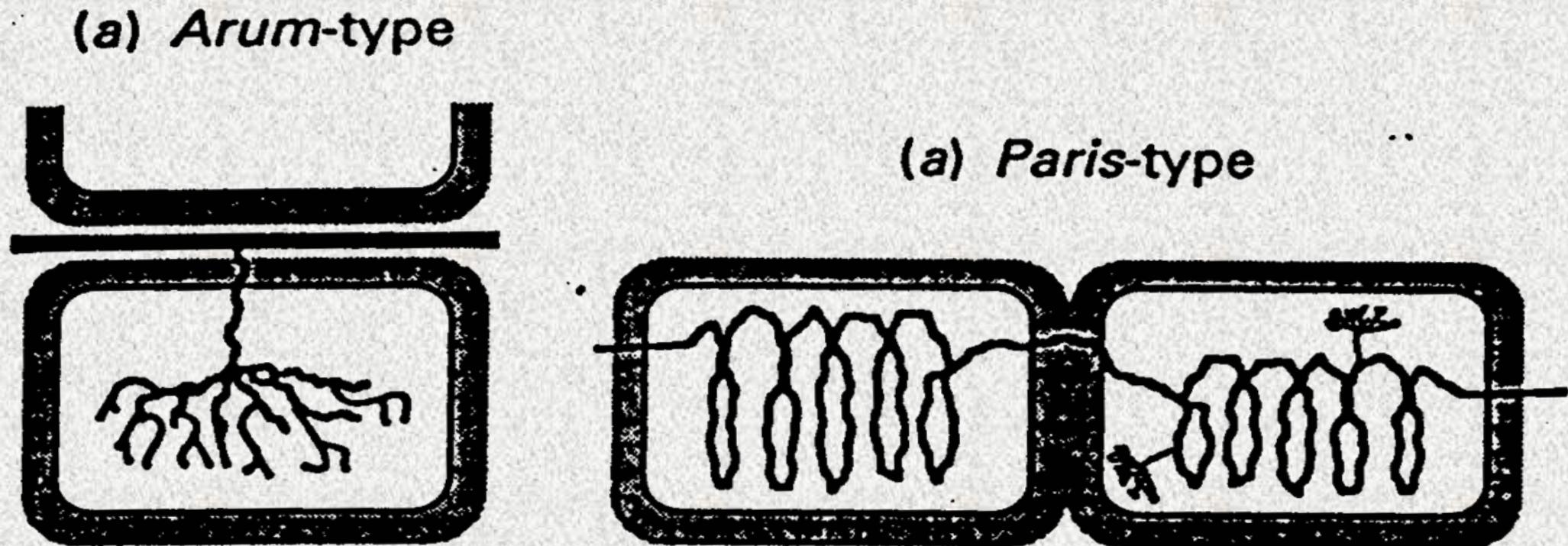


Figure 1. Summary of cortical structures in the two classes of VA mycorrhizas described by Gallaud (1905). The size of arbuscules, especially in *Paris*-types, can vary greatly. From Smith & Smith (1996), with permission.

Размеры гиф

- Тонкие поглощающие гифы грибов ВАМ имеют диаметр около 2 мкм, корневые волоски 10-20 мкм, тонкие корни 100-500 мкм.
- Скорость роста гиф грибов ВАМ 0,3-3,3 мм в день, а эктомикоризных грибов – 5-8 мм в день.

Размеры гиф

Оценка длины гиф внешнего мицелия у разных видов зависит от свойств корней растений:

Lolium perenne образует 14 м на 1 г почвы, но только 1 м гиф на 1 м длины корней, в то время как для *Trifolium repens* эти величины составили 3 м на 1 г почвы и 46 м на 1 м длины корней.



Функциональное значение

- Обеспечение растений соединениями *фосфора*, малоподвижными в почве. Гифы эндогоновых грибов проникают на расстояние не менее 10-12 см от поверхности корня.
- Перенос NH_4^+ из удаленных источников в почве к корням. В относительно сухих почвах ВАМ грибы обеспечивали 7-49% поглощенного растениями азота почвы из внесенных нитратов и аммония.
- ВАМ может улучшать также снабжение растений *водой*. Гифы грибов, в отличие от корневых волосков, могут проникать в микропоры почвы диаметром 10-20 мкм, где только и сохраняется вода при иссушении почвы, поэтому мицелиевые растения могут быть более устойчивы к засухе.

Экологическая характеристика

Широкий спектр сообществ, но особенно травяные фитоценозы с хорошо развитой дерниной.



Мицелий эндогоновых грибов плотно пронизывает почву. По наблюдениям в травяных сообществах Северной Америки длина внешних гиф достигала $111 \text{ м}/\text{см}^3$ почвы в прерии и $81 \text{ м}/\text{см}^3$ – на пастбище. В то же время длина корней составляет $0,5\text{--}50 \text{ см}$ на см^3 почвы. Длительность жизни гиф – 5–7 дней.

Чехольчатая эктомикориза

Растения

Главным образом,
доминирующие виды
деревьев лесов умеренного
пояса из Betulaceae,
Fagaceae, Leguminosae,
Pinaceae, Salicaceae.

В тропиках эктомикоризы
представители семейств
Dipterocarpaceae и
Myrtaceae (*Eucalyptus*).



Немногие кустарники и травы также образуют микоризу этого типа (Cistaceae, Polygonaceae, Rosaceae).

Грибы

- Шляпочные базидиомицеты пор. Agaricales s.l. + гастромицеты.
- Около 6000 видов, из них примерно 2000 – род *Cortinarius*.
- Примерно 40% всех макромицетов образуют микоризу.



Специализация

Как правило, один вид растения-хозяина формирует микоризу со многими видами грибов.

В Великобритании отмечено:

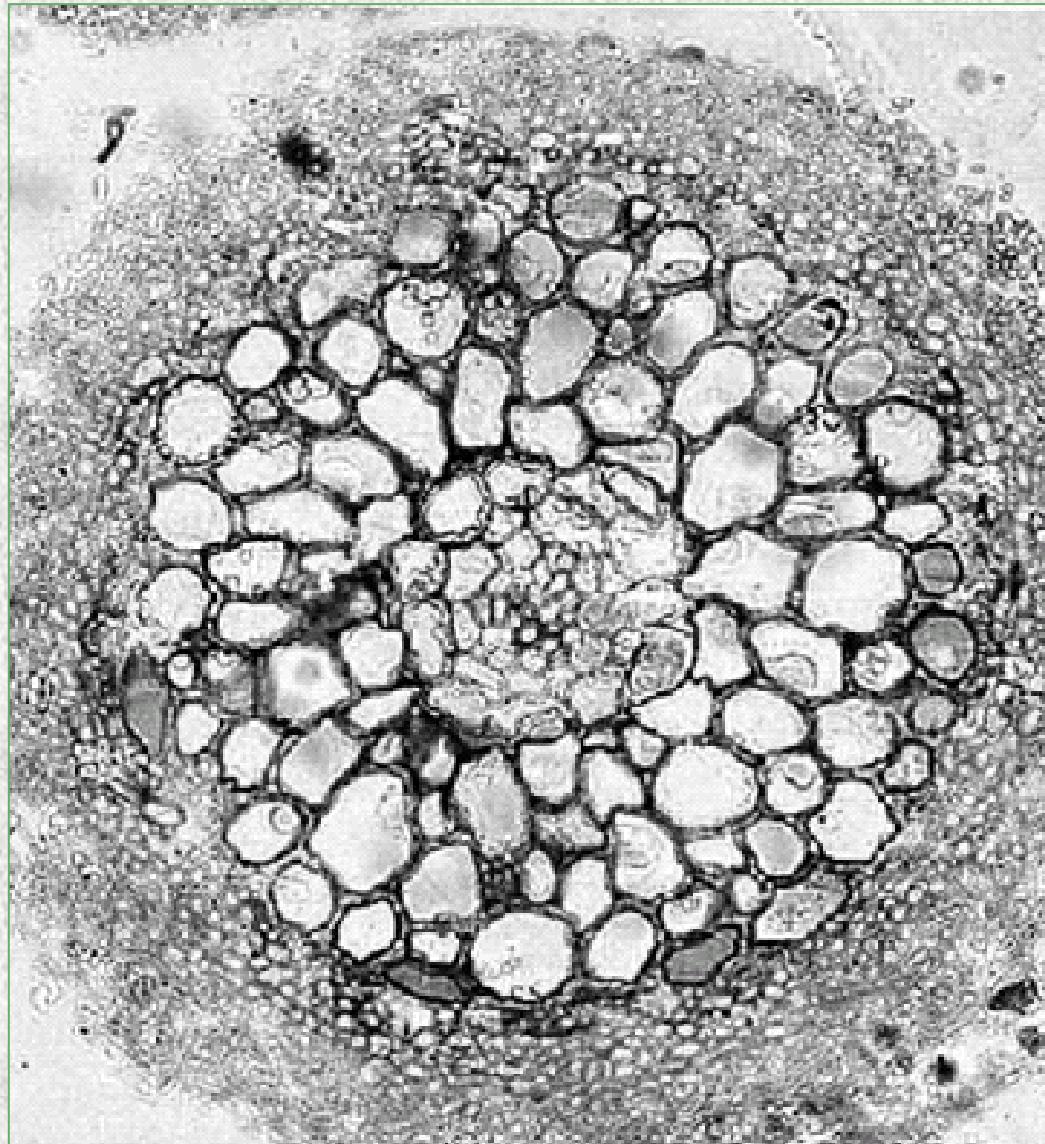
- 55 видов микоризных грибов для дуба
- 90 – для сосны
- 103 – для березы



Анатомо-физиологические особенности

- Образование наружного чехла вокруг тонких корней.
- Сети Гартига (описал Hartig, 1840) – мицелий вокруг клеток первичной коры.

В тонких корнях буквы 34-45% их массы приходится на эктомикоризные грибы. Микоризный чехол может также служить хранилищем ЭМП.





Чехольчатая микориза

Функциональное значение

Обеспечение растений ЭМП (Р и N, Ca, Mg, Fe).

- Эктомикоризные грибы обладают *мощным ферментным аппаратом* и способны расщеплять различные органические соединения в почве.
- Эктомикоризные грибы выделяют низкомолекулярные *органические кислоты*, которые являются активными агентами *выветривания минералов*. Растворение апатита (фосфата кальция) эктомикоризными грибами представляет собой ощутимый источник Са, сравнимый с поступлением Са из атмосферы и при выветривании силикатов.
- Эктомикоризы увеличивают поглощение *железа из биотита*.
- Эктомикоризные грибы могут *снижать токсичное действие Al* на корни деревьев в кислых почвах.

Увеличение поглощающей способности корней

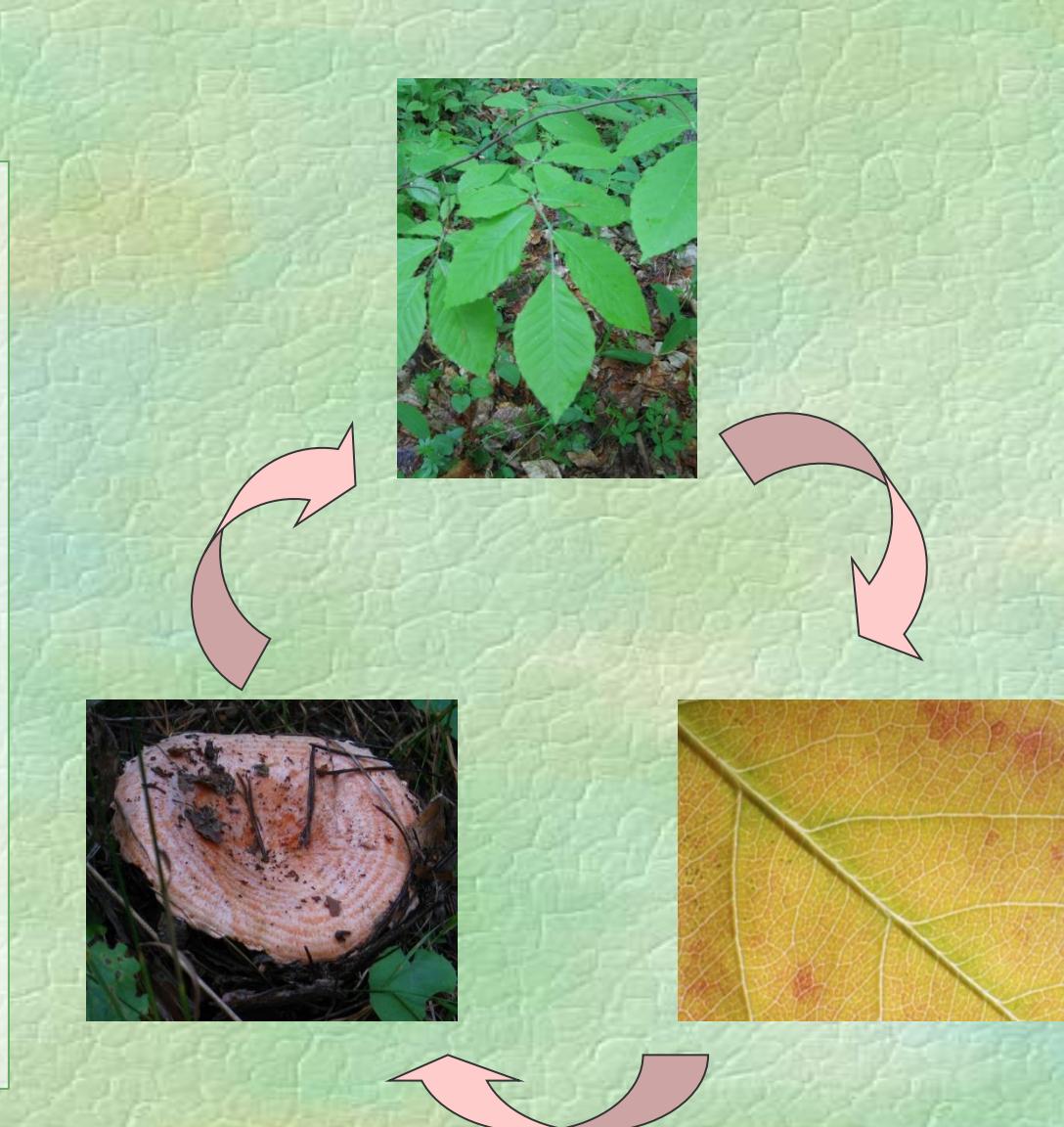
- Удельная поглощающая способность корней (поглощение на 1 г корня за единицу времени) была в 10 раз выше для фосфатов и в 5 раз выше для аммония в случае эктомикоризных корней *Pinus sylvestris* по сравнению с безмикоризными.
- Эктомикоризы увеличивают всасывающую поверхность корней примерно в 60 раз. Поверхность мицелия значительно больше, чем у корней на единицу биомассы.
- Энергетические затраты на построение 1 см корня эквивалентны таковым, требуемым на построение 1000 см эктомикоризных гиф.



Оценка длины гиф внешнего мицелия эктомикоризных грибов: 30-8000 м на 1 м длины корней и 3-600 м на 1 г почвы.

Экологическая характеристика

- Бореальные и листопадные леса умеренного пояса с хорошо развитой подстилкой.
- Микориза развивается, главным образом, на бедных почвах, особенно лимитированных по азоту. Микоризные грибы сокращают цикл круговорота азота до немногих звеньев, что ведет к подавлению развития других растений и снижению флористического разнообразия.



Эрикоидная, арбутоидная и монотропоидная микоризы

Растения

Арбутоидную микоризу формируют растения трех родов (*Arbutus*, *Arctostaphylos*, *Pyrola*).

Эрикоидную микоризу формируют представители семейств *Ericaceae*, *Epacridaceae*, *Empetraceae*.

Монотропоидную – представители сем. *Monotropaceae*.

Главным образом, кустарнички и кустарники.

Примерно 25 родов и 2000 видов кустарничков, кустарников и деревьев.



Эрикоидная, арбутоидная и монотропоидная микоризы

Грибы

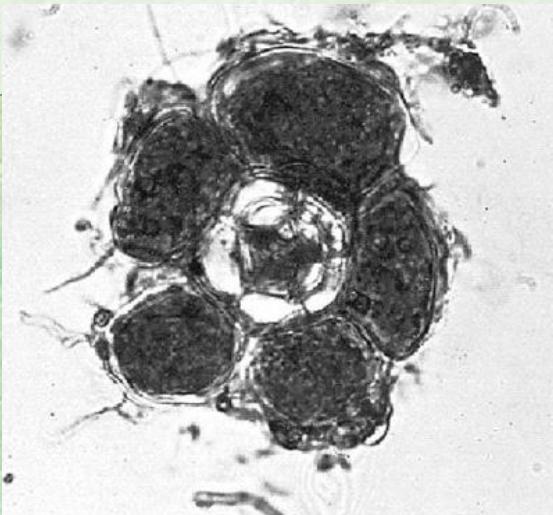
- Эрикоидная – главным образом, дискомицет *Hymenoscyphus (Pezizella) ericae* и редко несовершенный гриб *Oidiodendron*. Оба гриба могут присутствовать в одном корне.
- Арбутоидная – базидиомицеты (*Cortinarius, Amanita*)
- Монотропоидная – базидиомицеты (*Agaricales*)



Анатомо-физиологические особенности эрикоидных микориз

Растения имеют волосовидные корни, после проникновения гриба в клетку и временного контакта отмирает клетка.

В корнях вереска 80% их объема могут занимать гифы грибов.



Функциональное значение

- Обеспечение растений доступными формами P , N и Ca .
- Гриб способен усваивать азот низкомолекулярных *органических веществ*, например, олигопептидов (до 6 аминокислот), а также использовать азот хитина и продуктов его гидролиза (глюказамин, галактозамин).

Экологическая характеристика

Кислые, бедные ЭМП почвы, но богатые органикой (торф) – болота, тундры, верещатники.



Микориза орхидных

Грибы

Базидиомицеты или их несовершенные (анаморфные) стадии, близкие к *Rhizoctonia*.

Европейские орхидеи образуют симбиоз с представителями родов (анаморфы) *Ceratorkiza*, *Moniliopsis*, *Epulorhiza*.

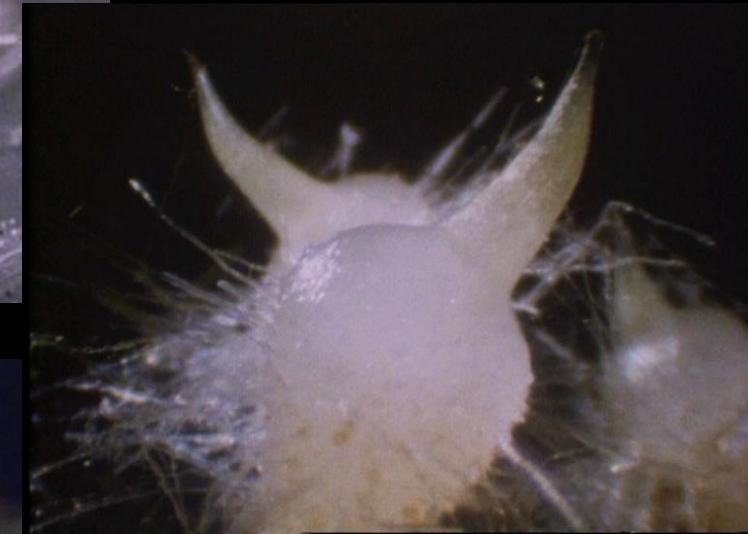
Соответствующие телеоморфы относятся к родам *Tulasnella*, *Ceratobasidium*, *Thanatephorus*.

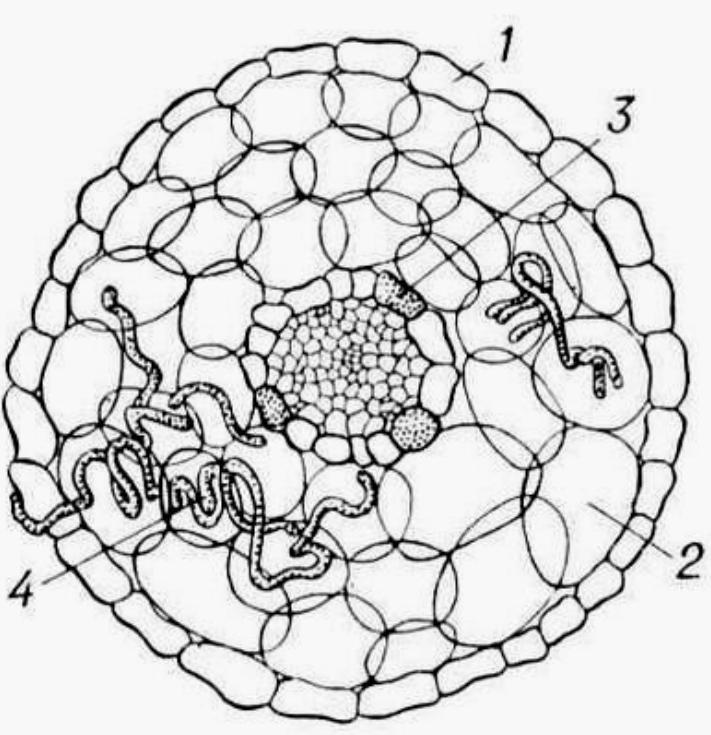
Растения: Orchidaceae.



Анатомо-физиологические особенности

- Паразитизм растений на грибе на ранних стадиях онтогенеза или в течение всего жизненного цикла.
- Гриб образует кольца мицелия в клетке, а затем лизируется клеткой, которая может быть инфицирована несколько раз.
- Развитие орхидных: протокорм 4-20 лет, до появления надземных побегов масса возрастает в 2000 раз и более.





Epipogium aphyllum