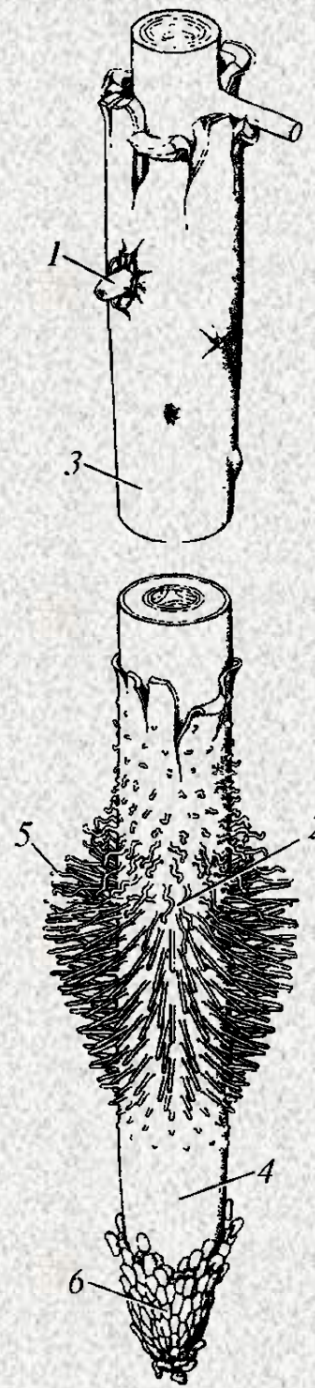


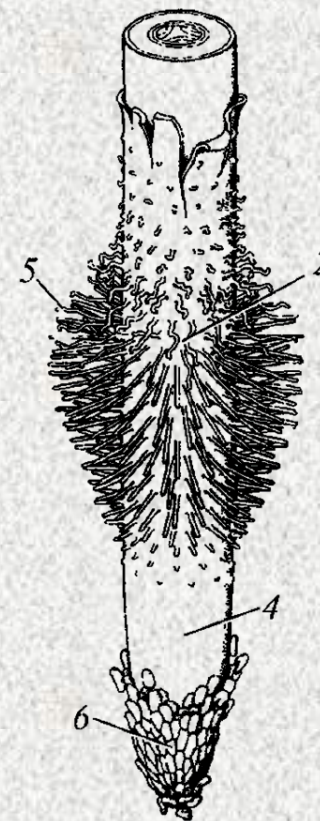
МОРФОЛОГИЯ КОРНЯ

Главный корень

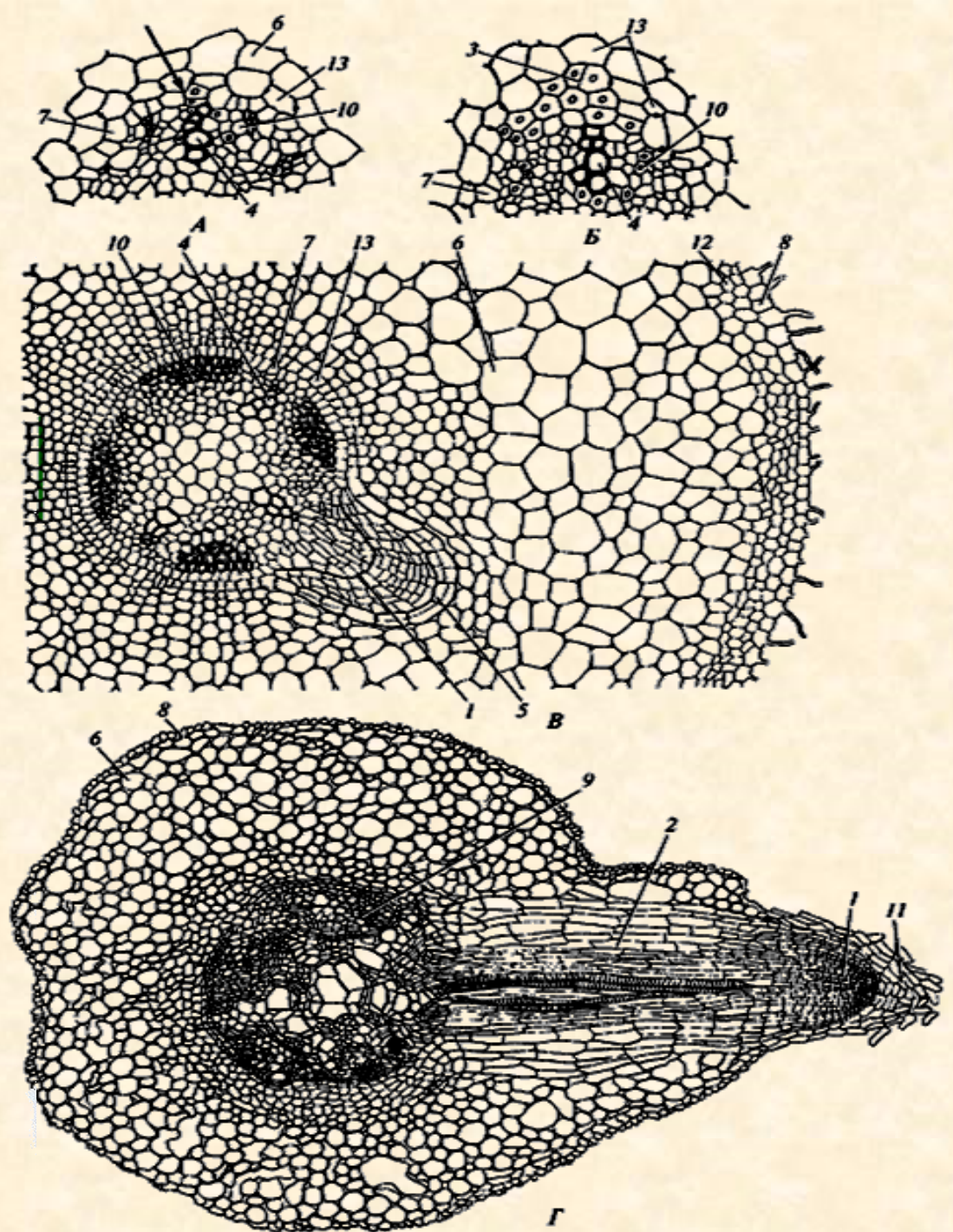
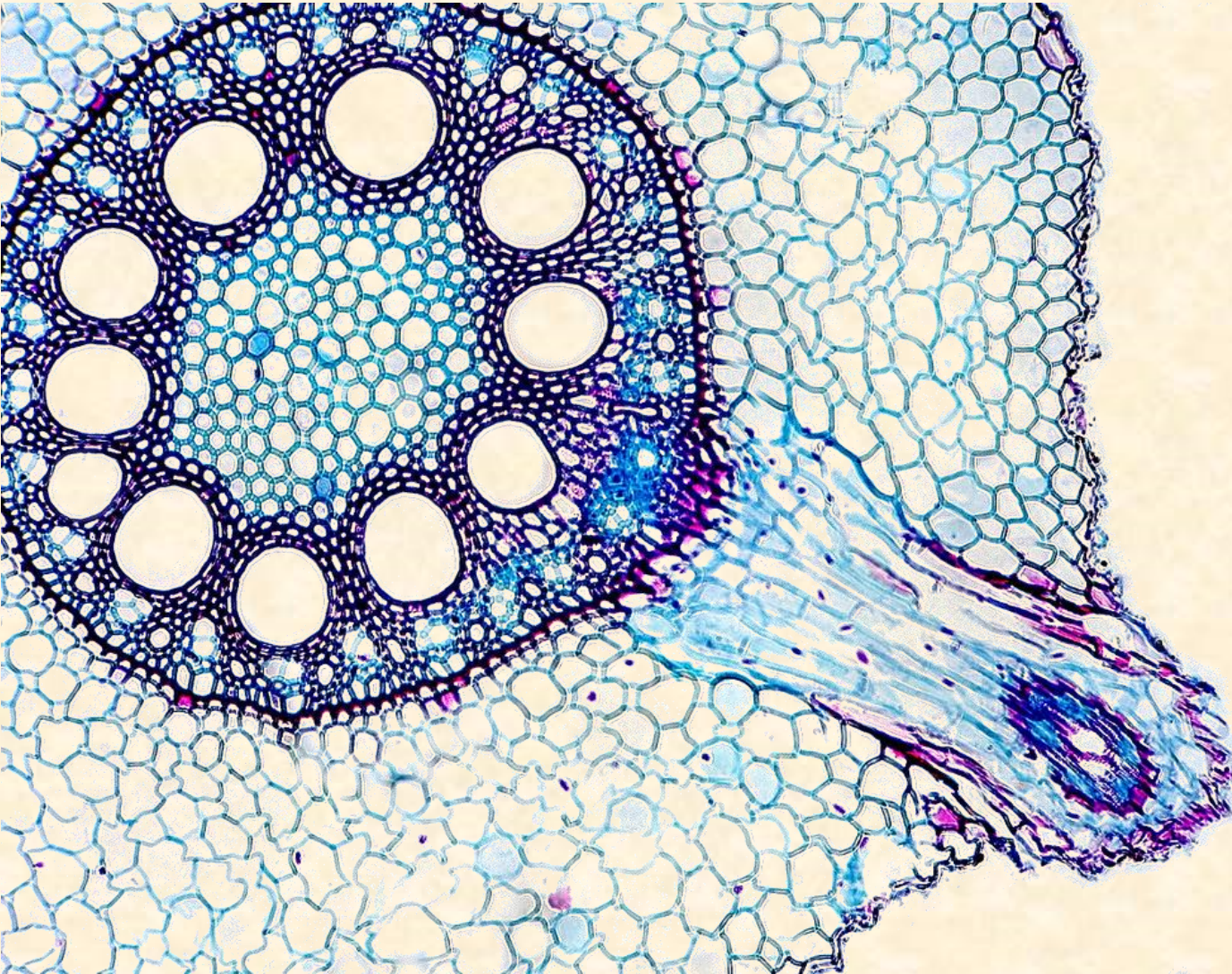


Главный корень

Боковые корни

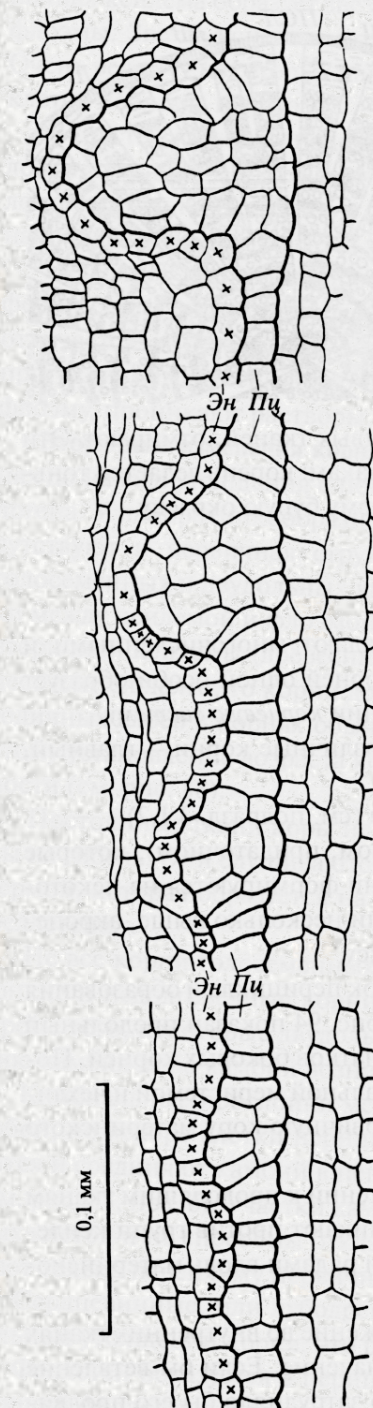


Стадии ветвления корня семенных растений





Заложение боковых корней
Butomus umbellatus



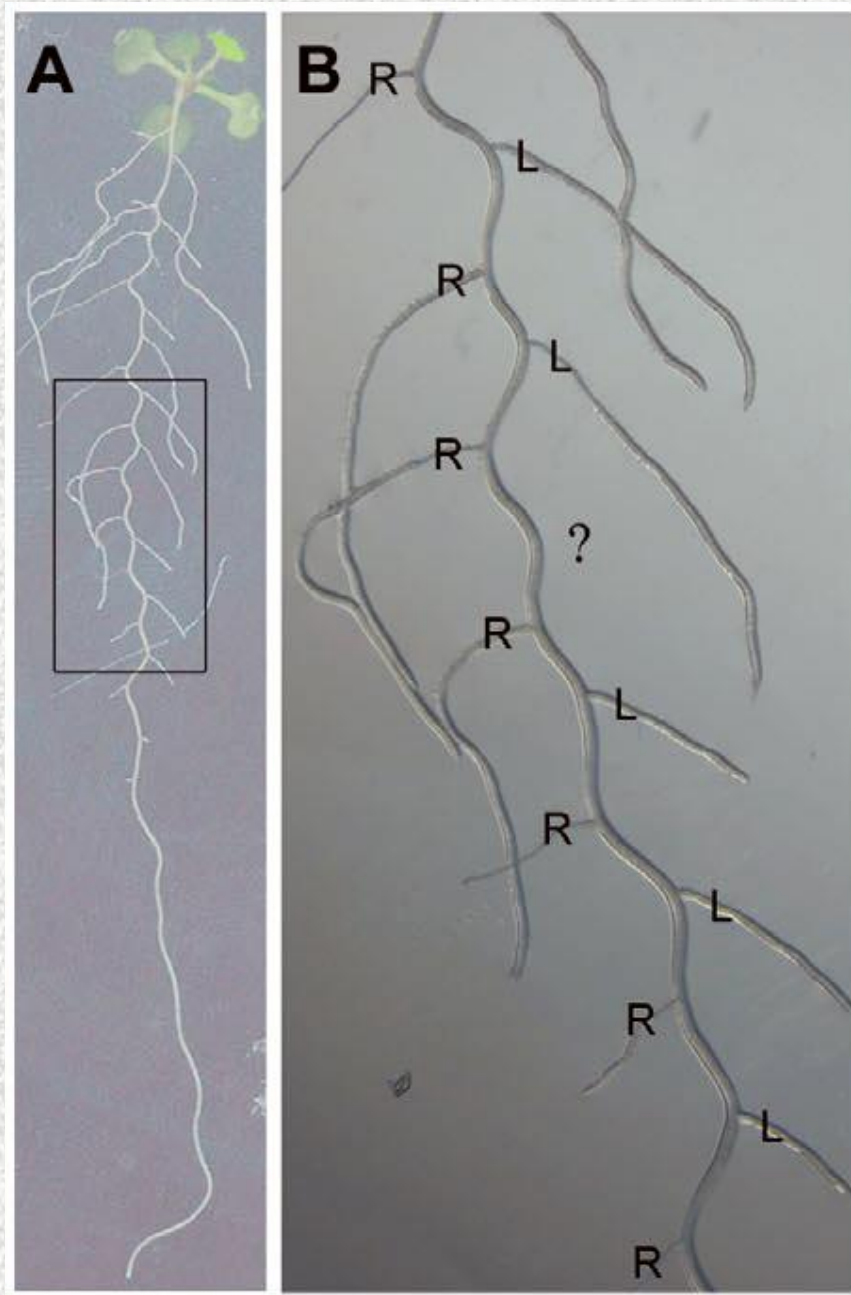


Схема заложения боковых корней



Ждущие корни *Linum usitatissimum*



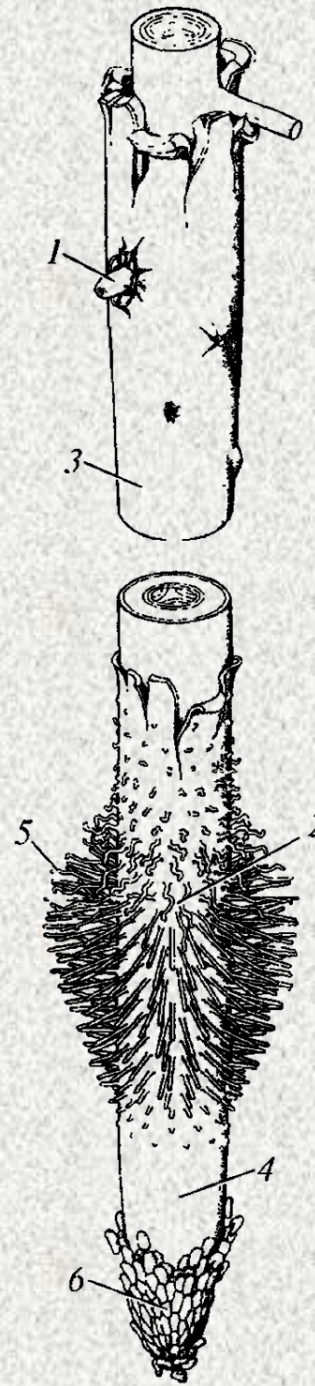
Ризостихи *Raphanus sativus*

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

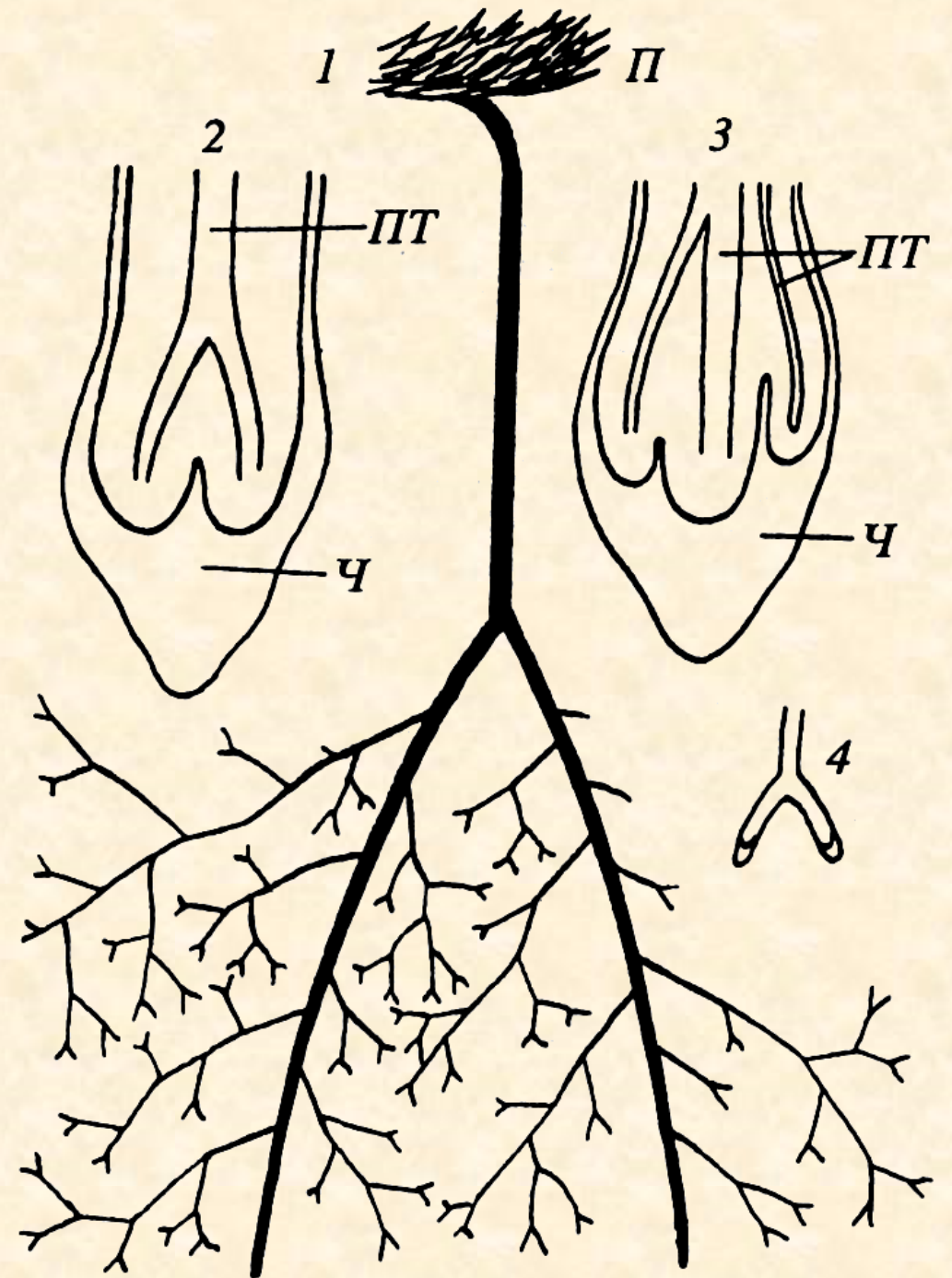
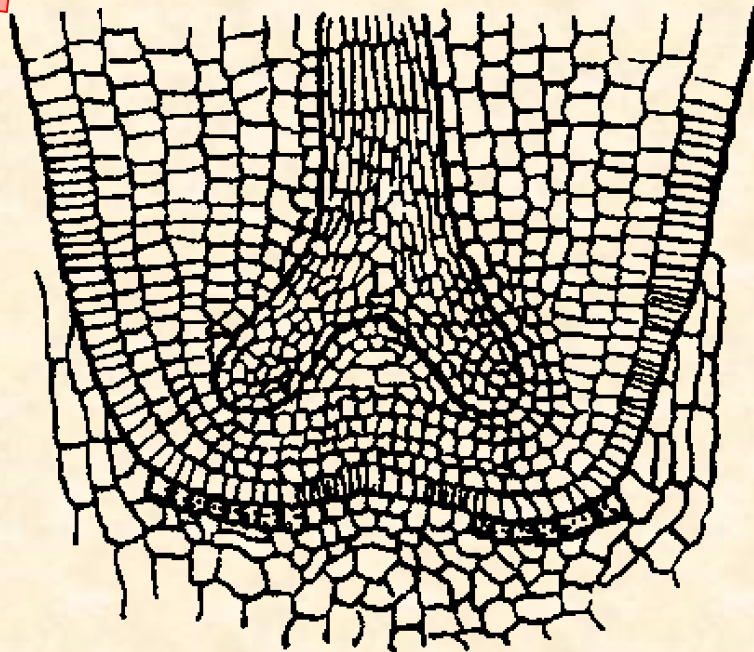
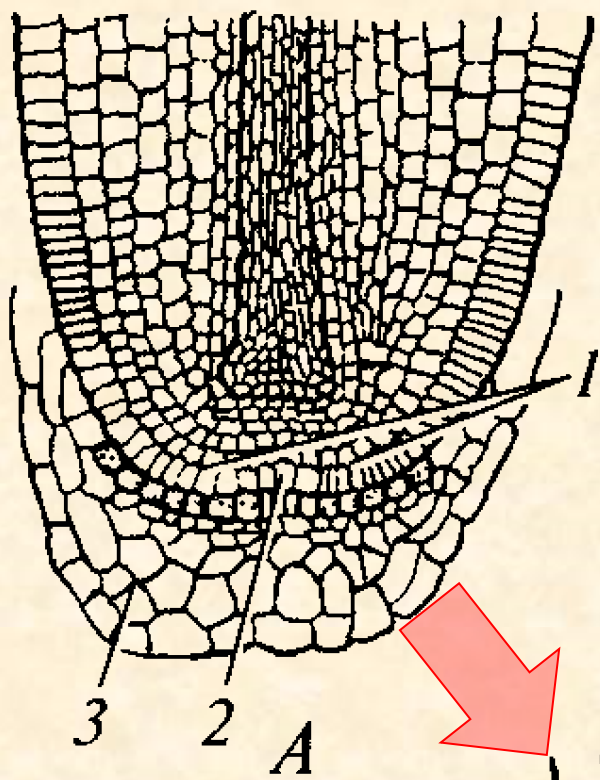
Главный корень

Боковые корни

Придаточные корни



**Ветвление
корней
Lycorodium sp.**





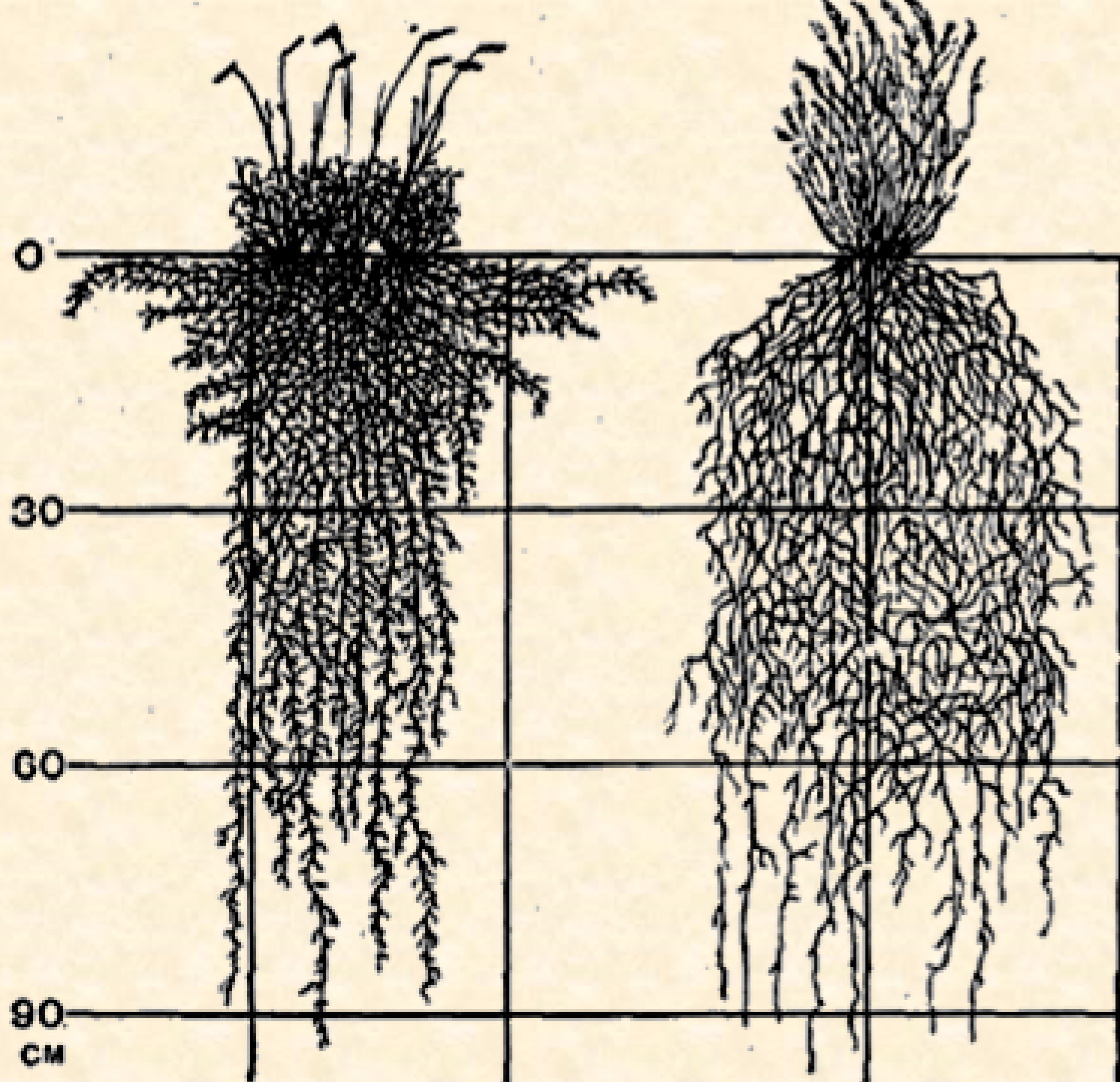
Гоморизная корневая система *Lycopodium selago*

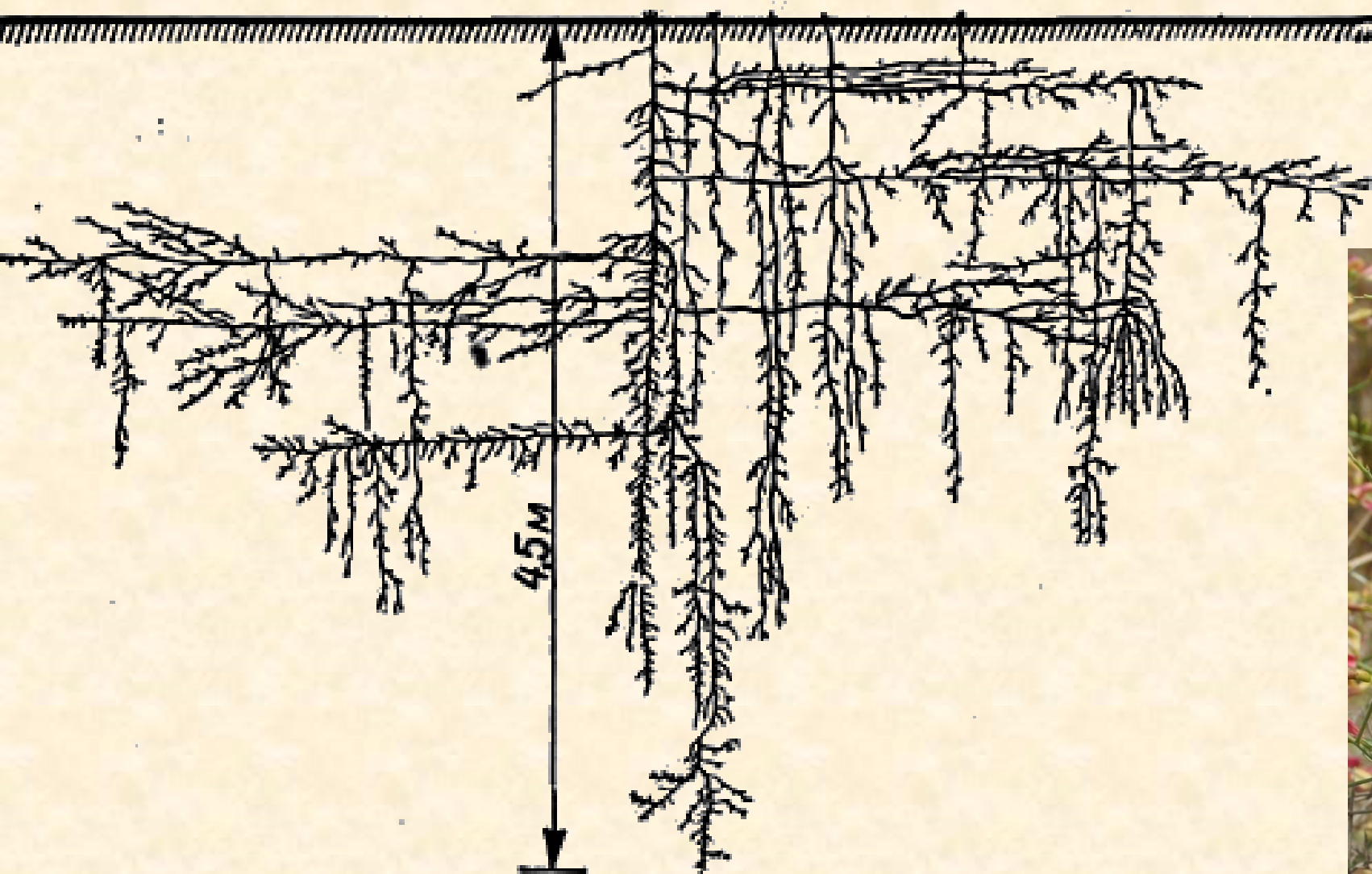
Корневые системы

злаков:

Aristida purpurea
(справа)

Bouteloua gracilis
(слева)

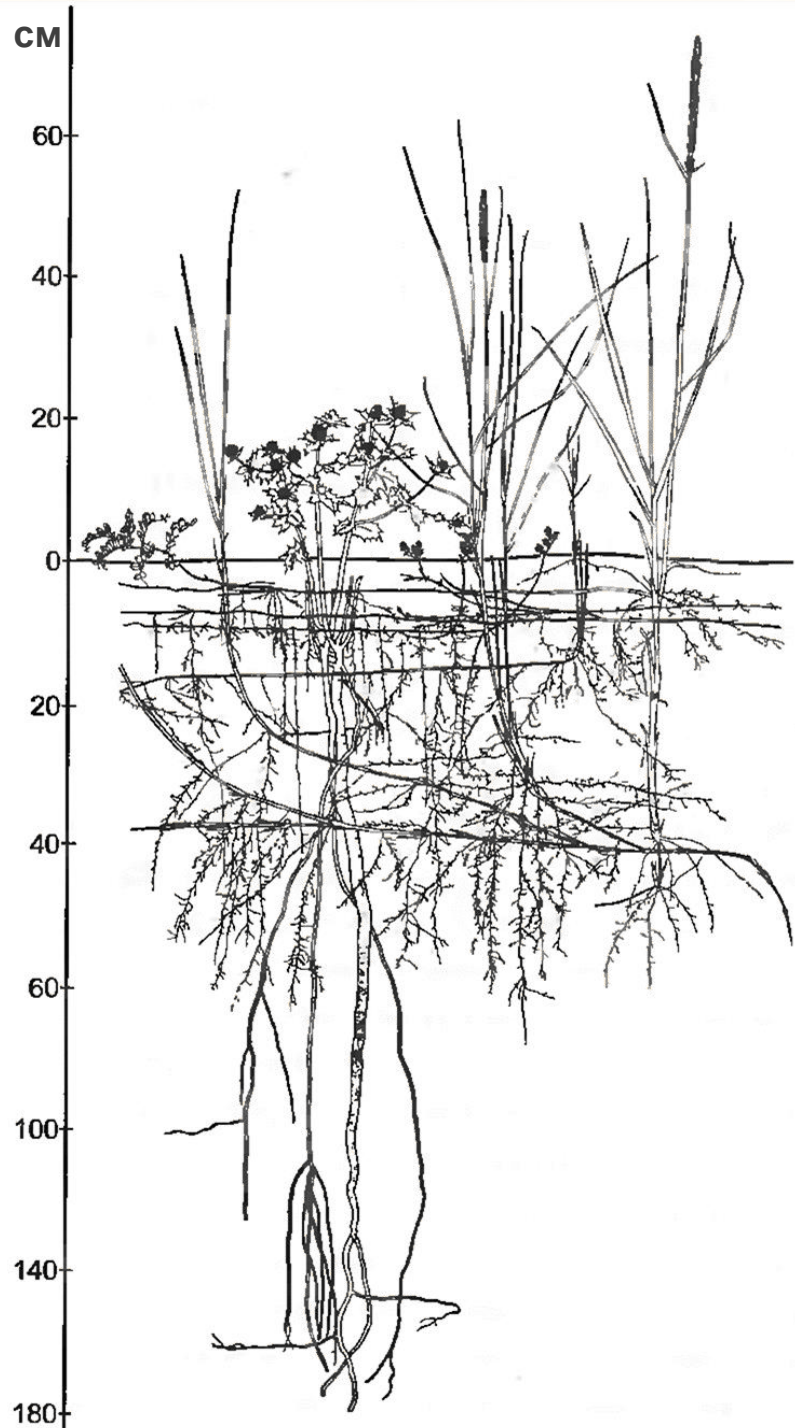




Alhagi pseudalhagi



Корневая система молодой верблюжьей колючки



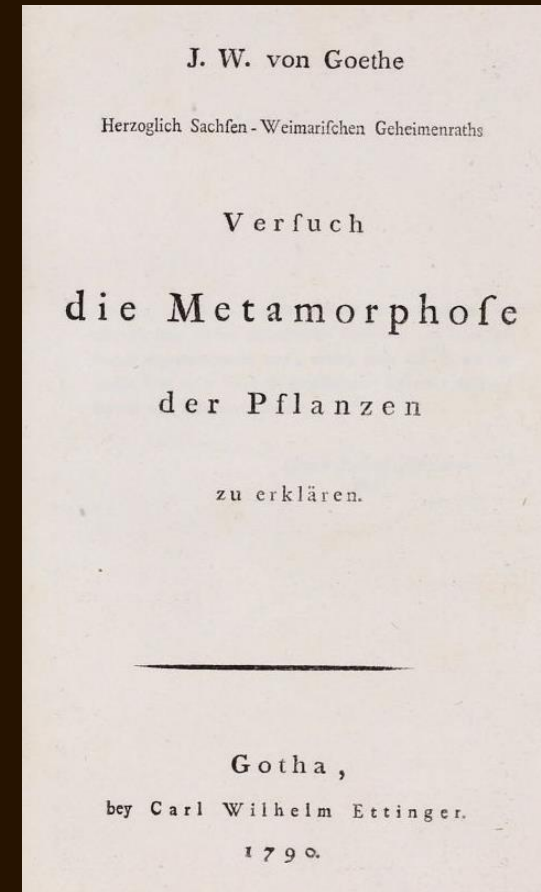
**Ярусность корневой системы на
песчаных дюнах Балтийского моря**

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.

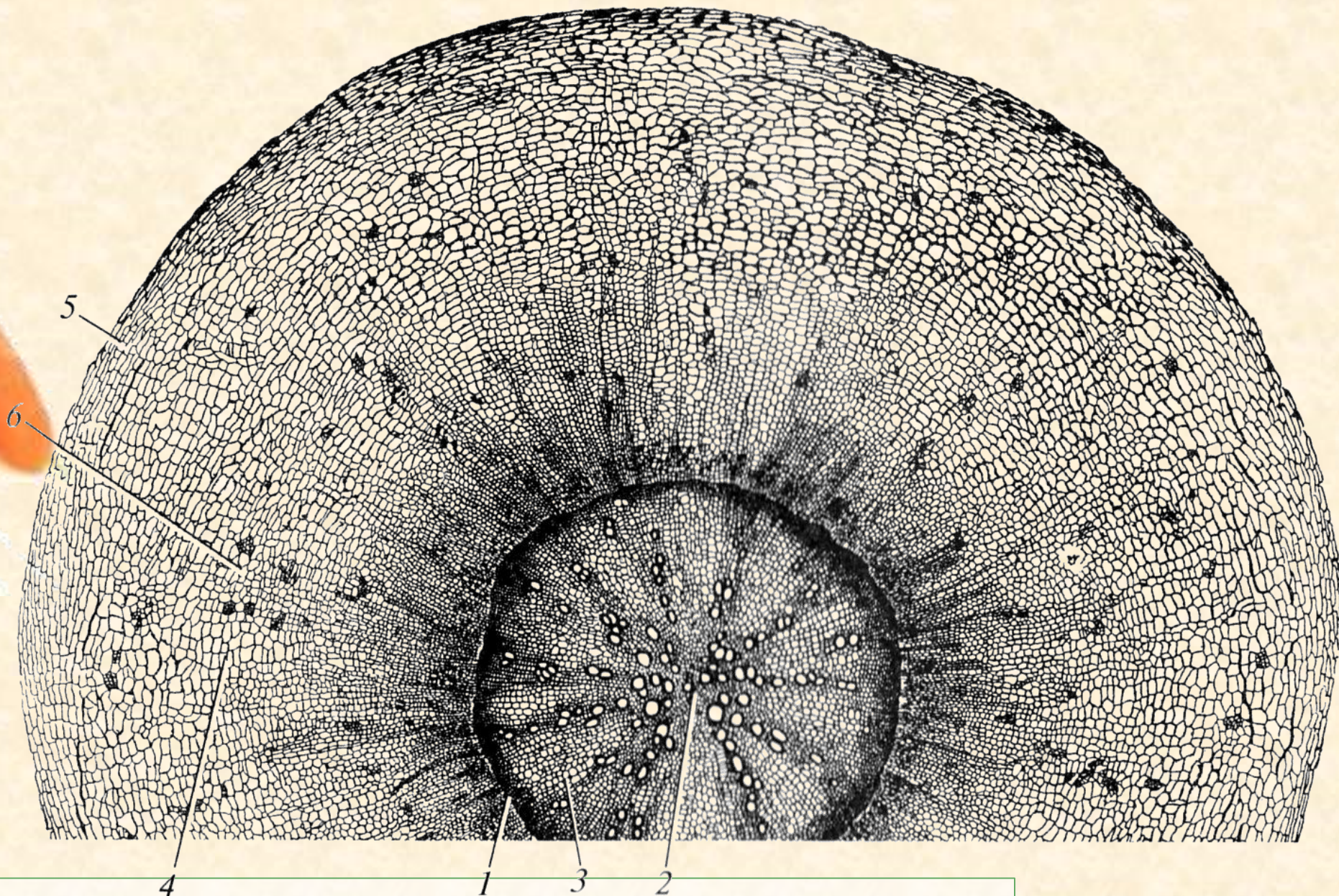


Метаморфоз (в ботанике) —
генетически закрепленное
изменение строения органа,
связанное с изменением,
расширением или усилением
его функций

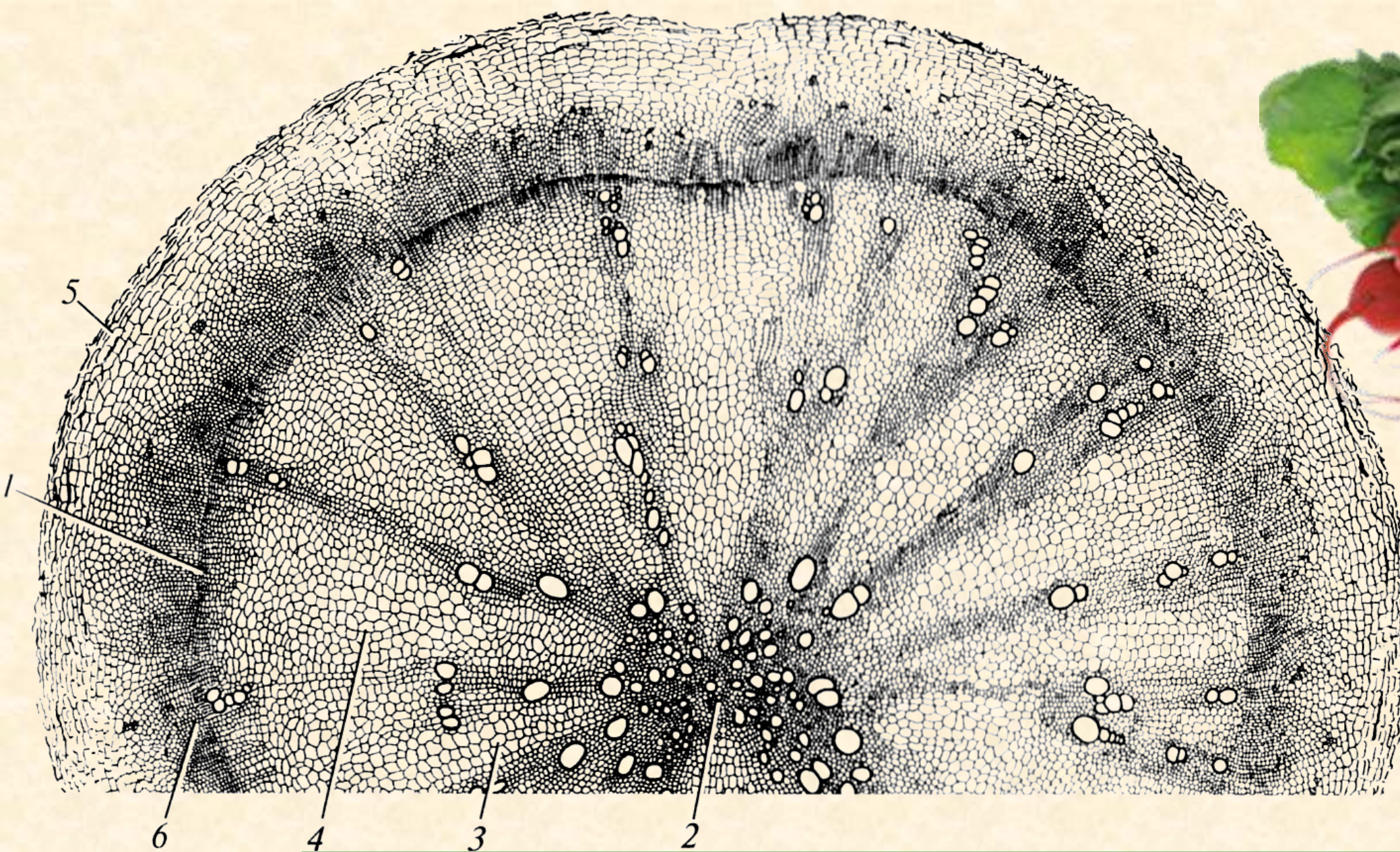
Критерии гомологии:

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

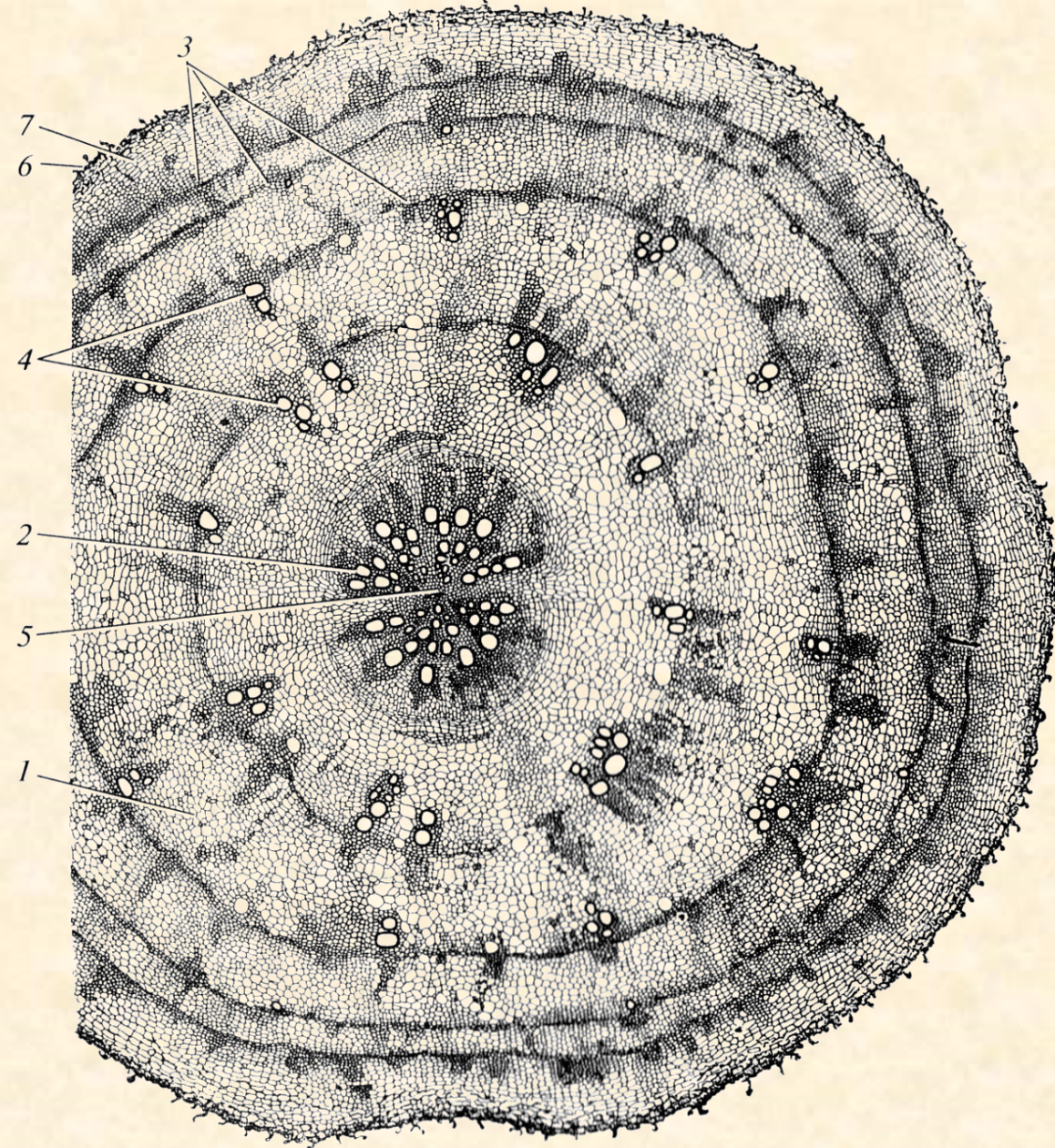
Корнеплоды



Daucus sativa



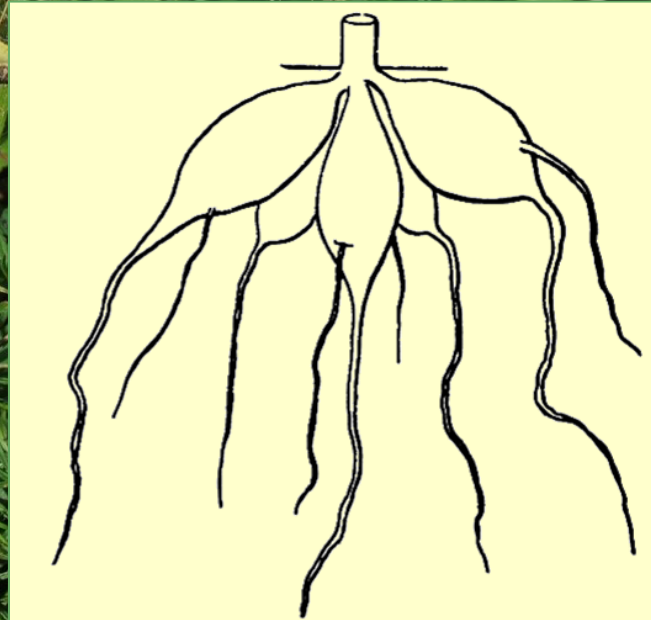
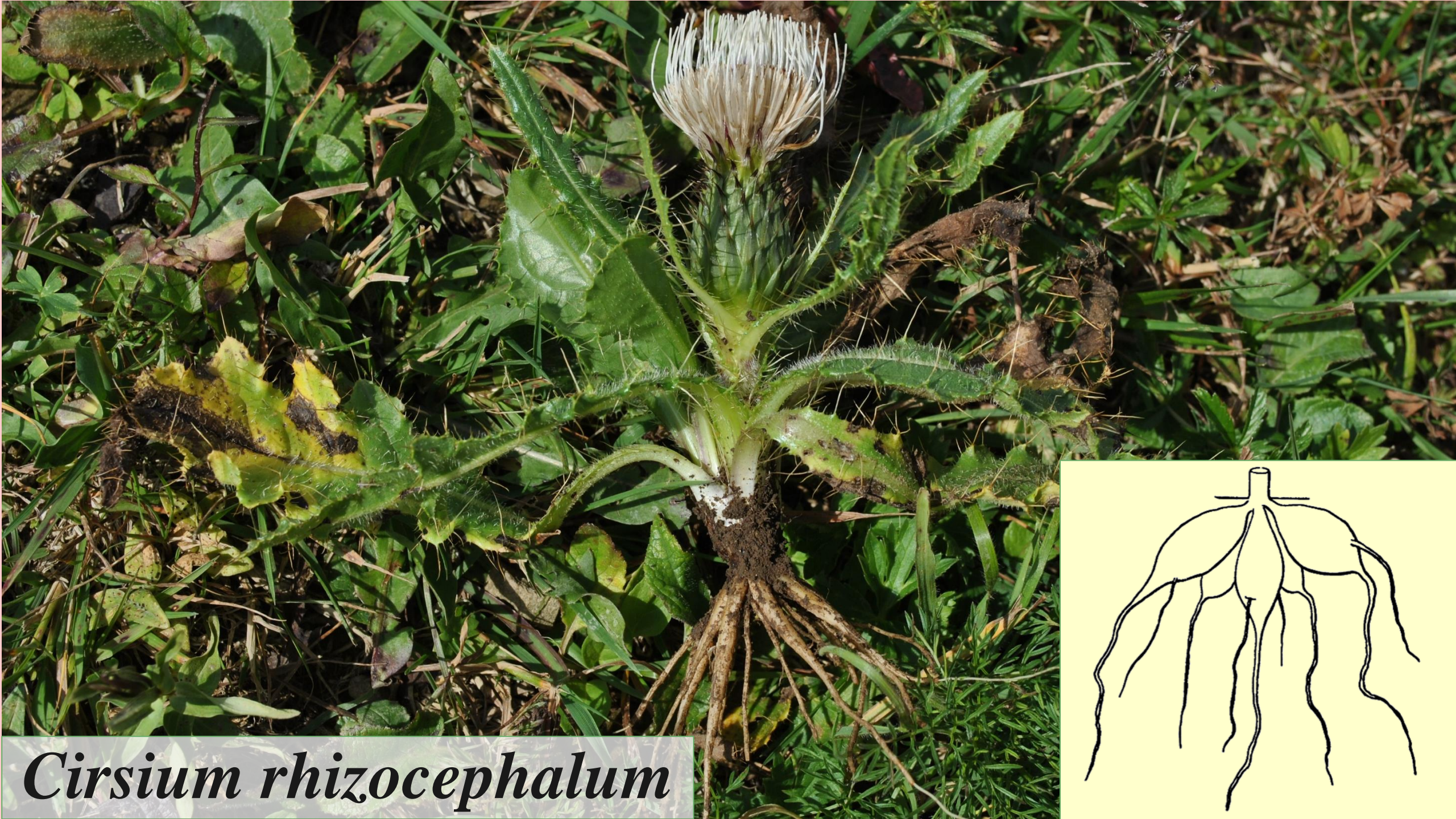
Raphanus sativus



Beta vulgaris

Корневые клубни

(корневые шишки)

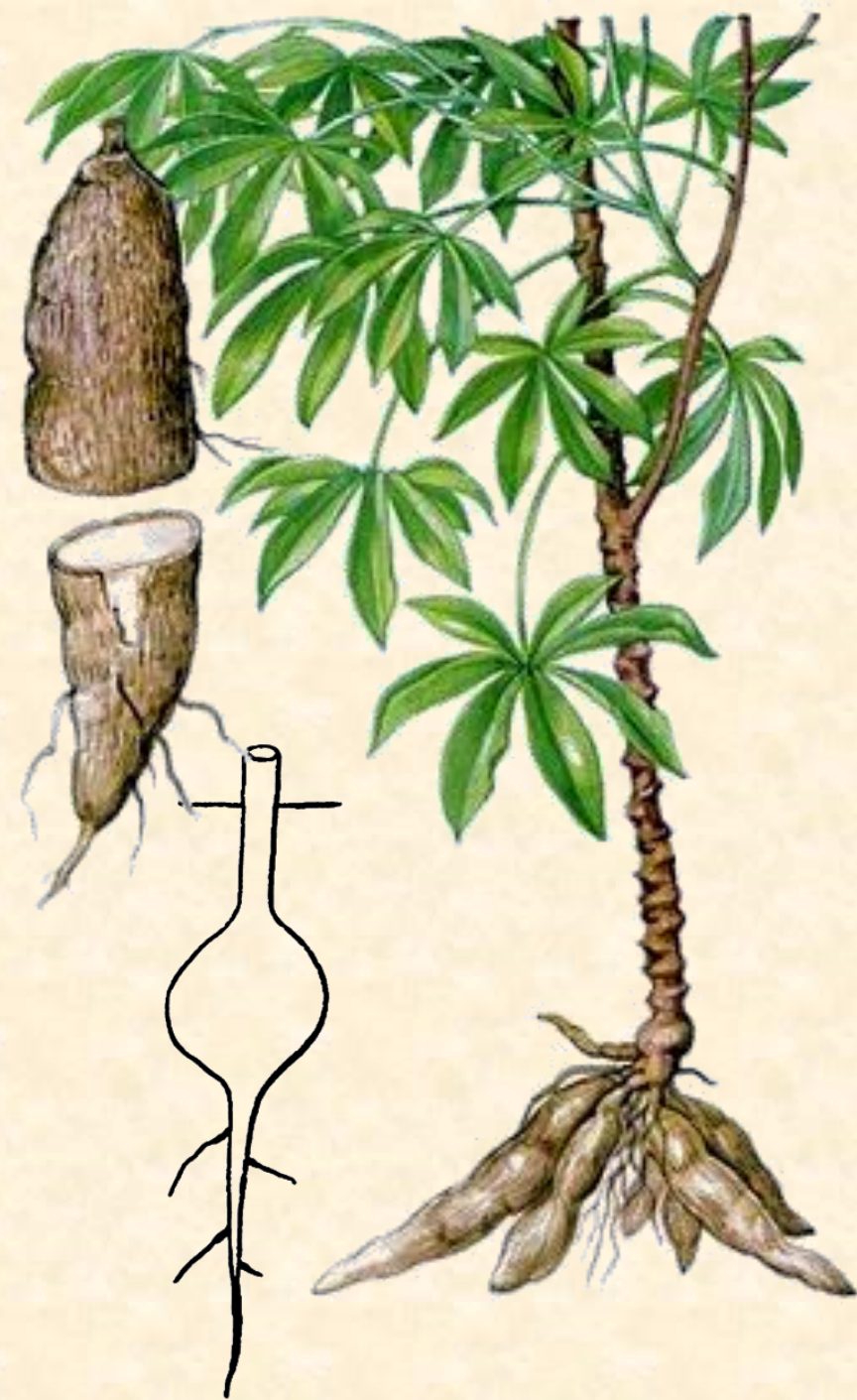


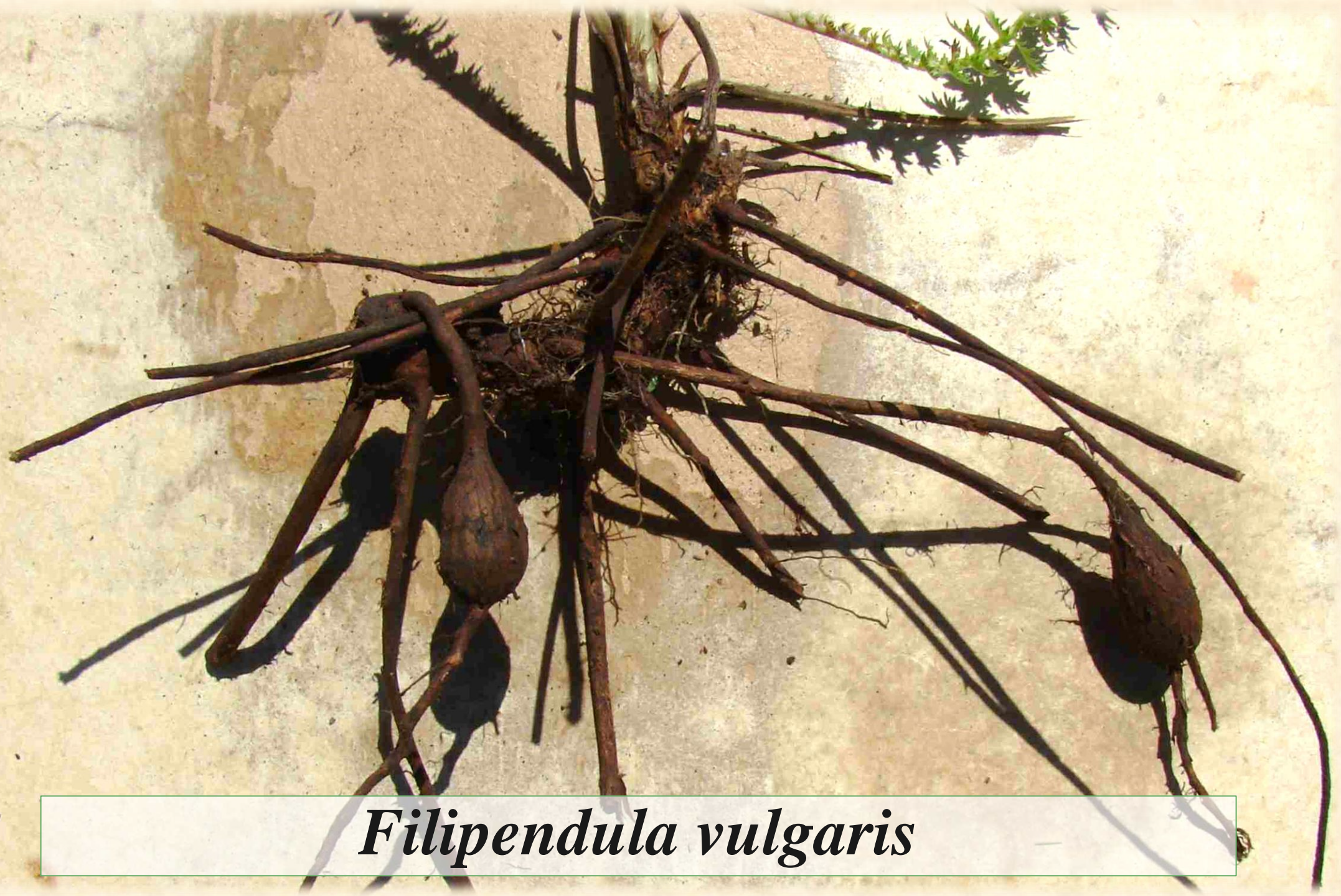
Cirsium rhizocephalum



Dahlia sp.

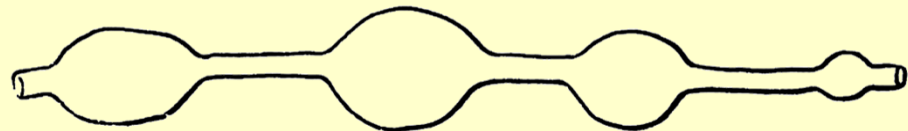
Manihot esculenta

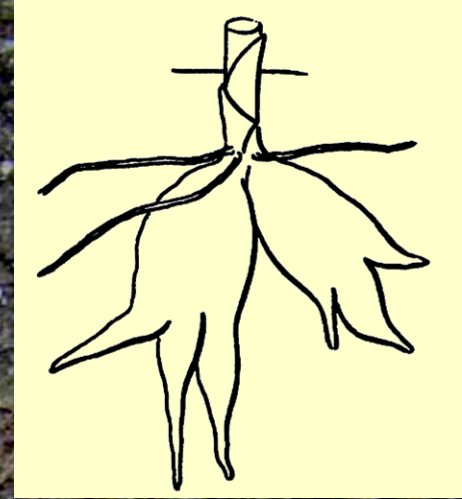
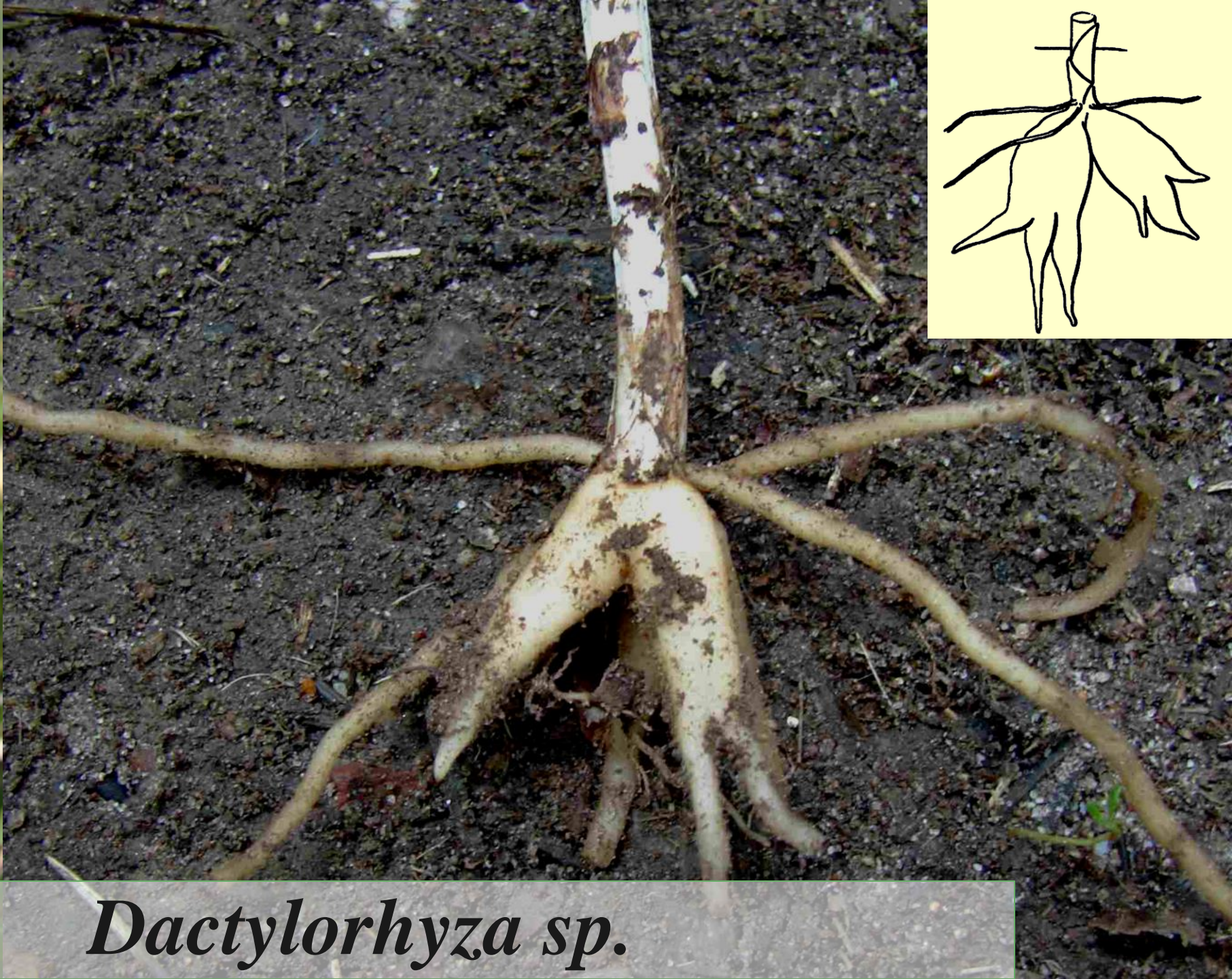




Filipendula vulgaris

Sedum maximum





Dactylorhiza sp.



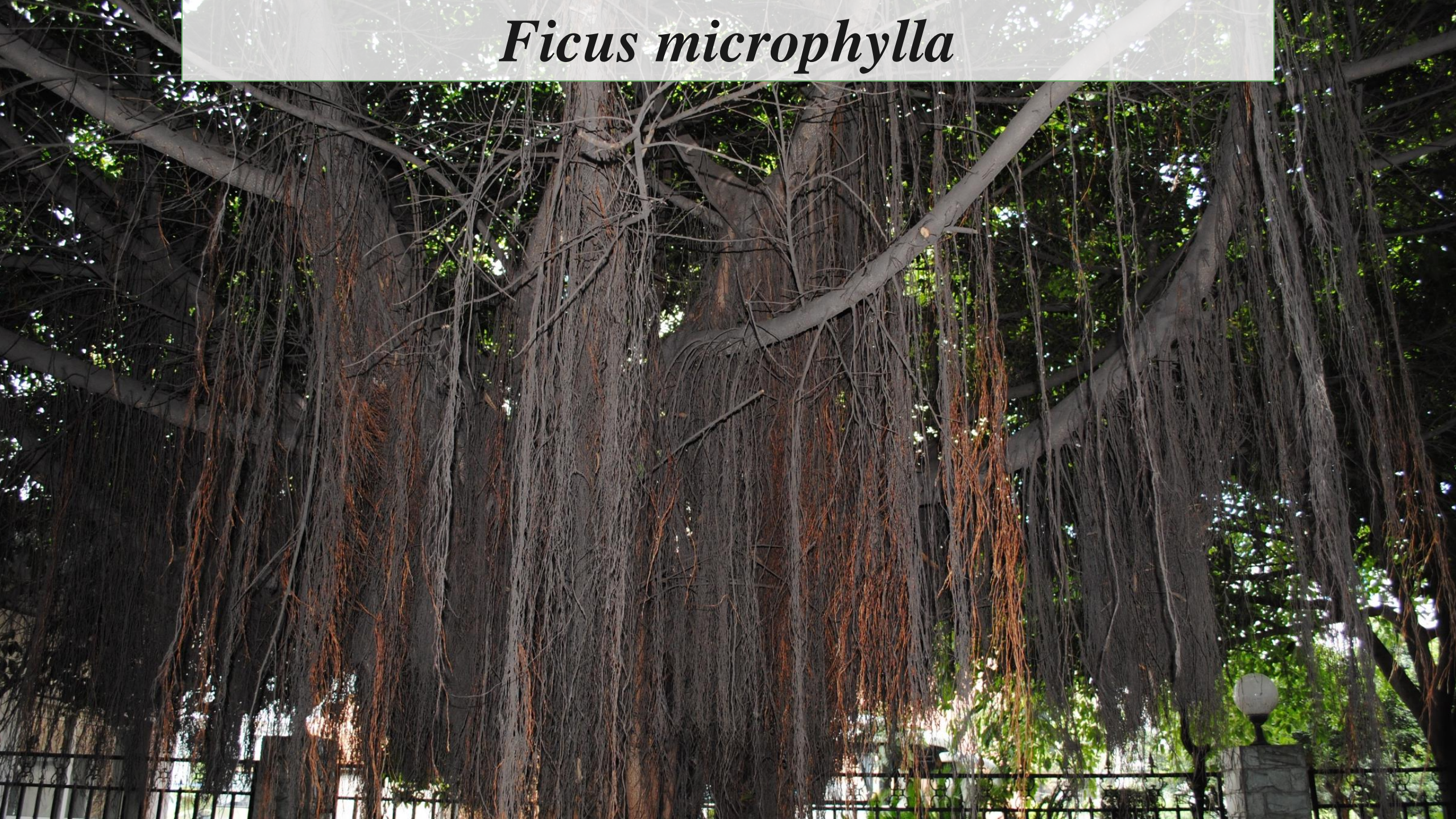
Facaria verna

Воздушные корни

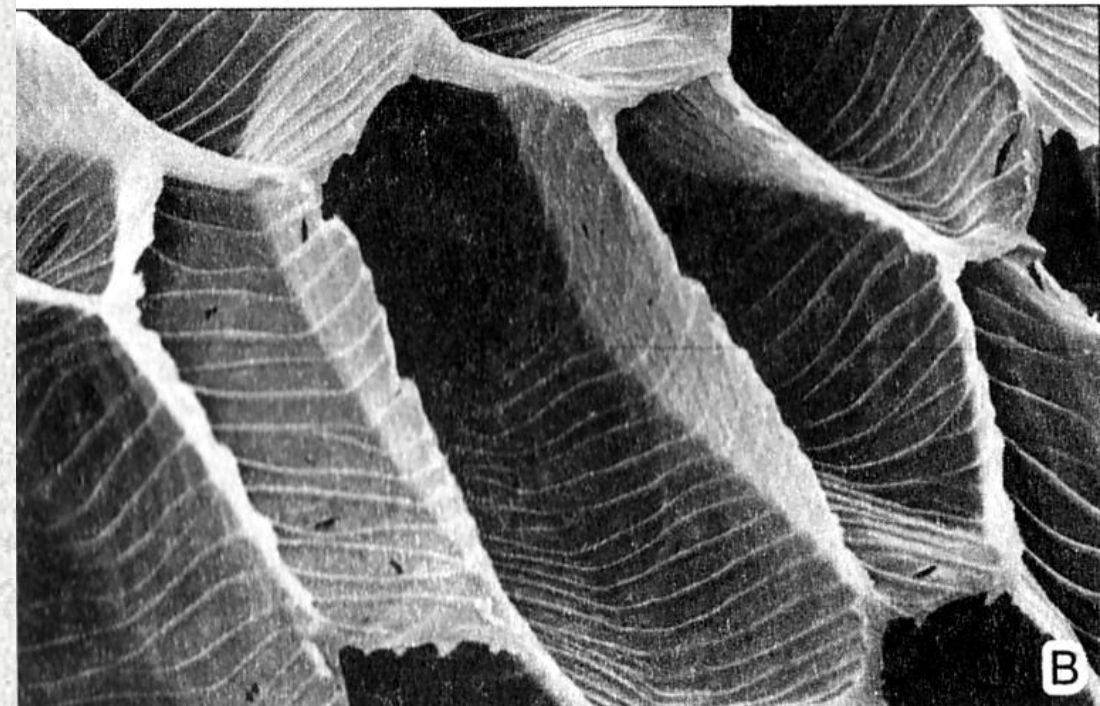
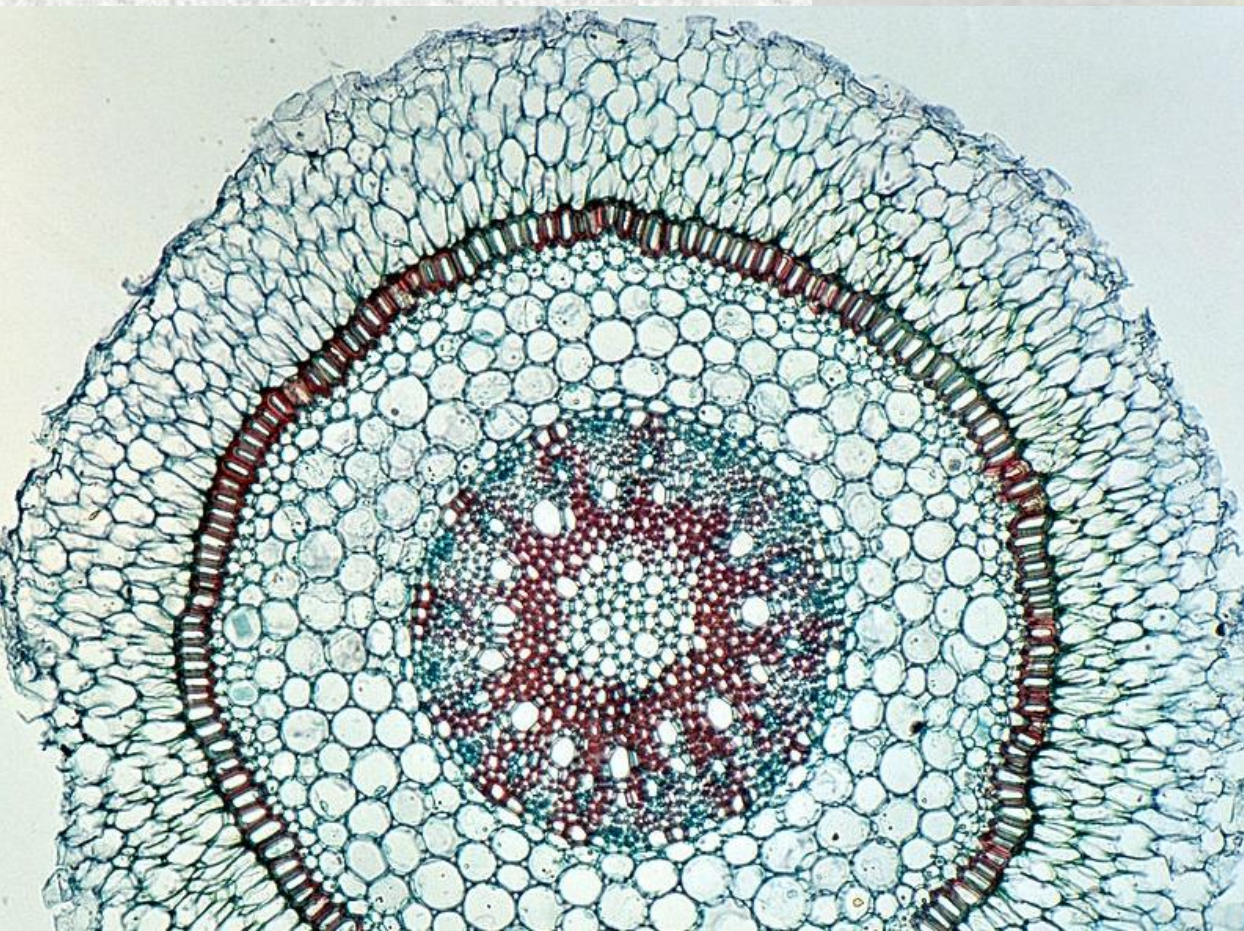
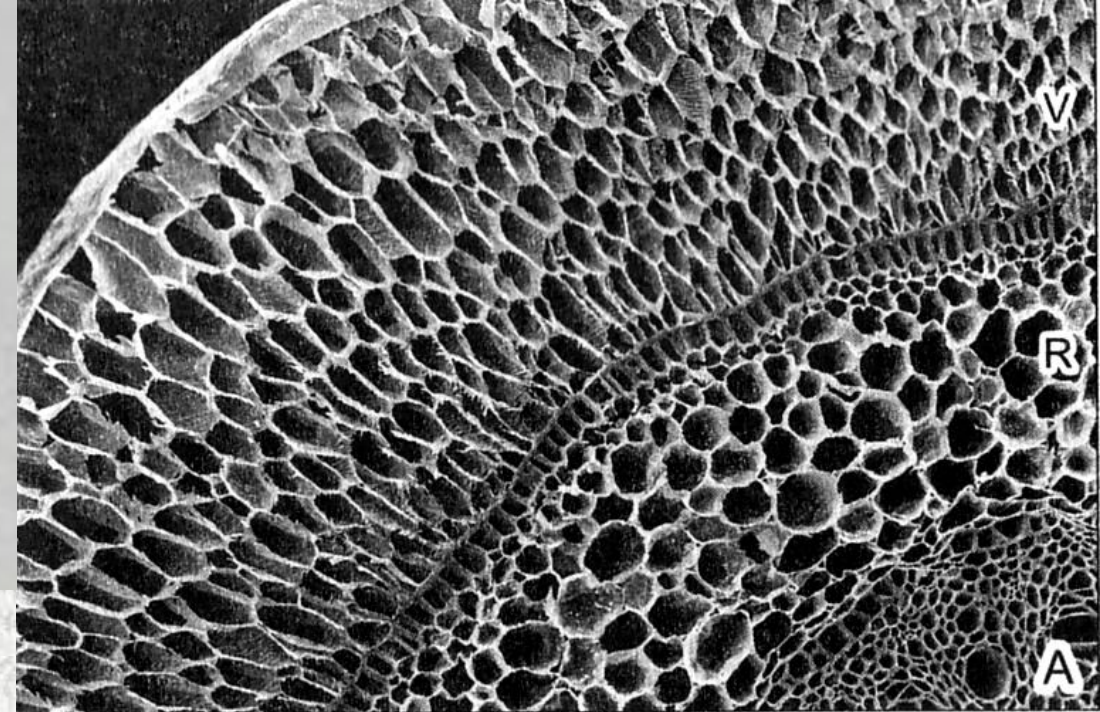
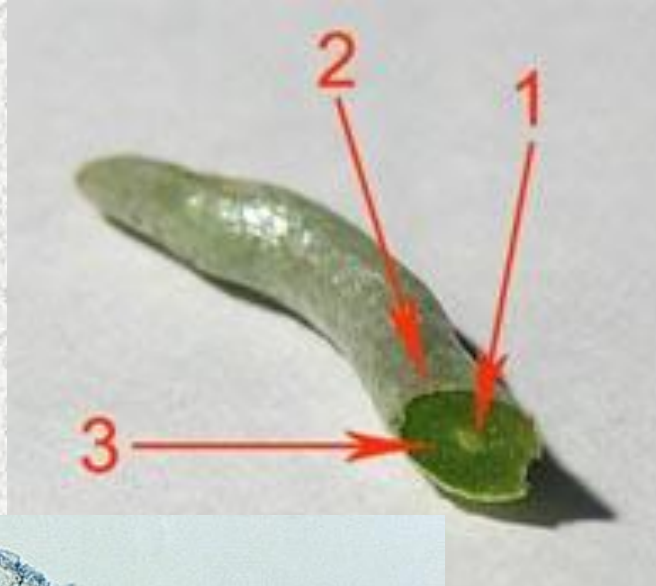


Asplenium nidus

Ficus microphylla



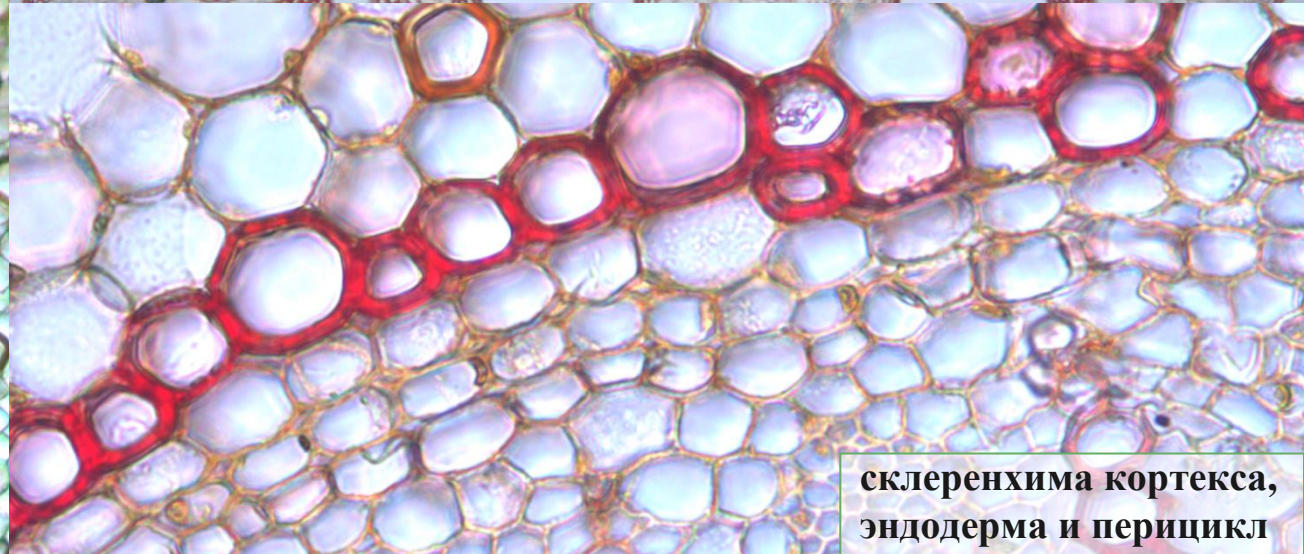
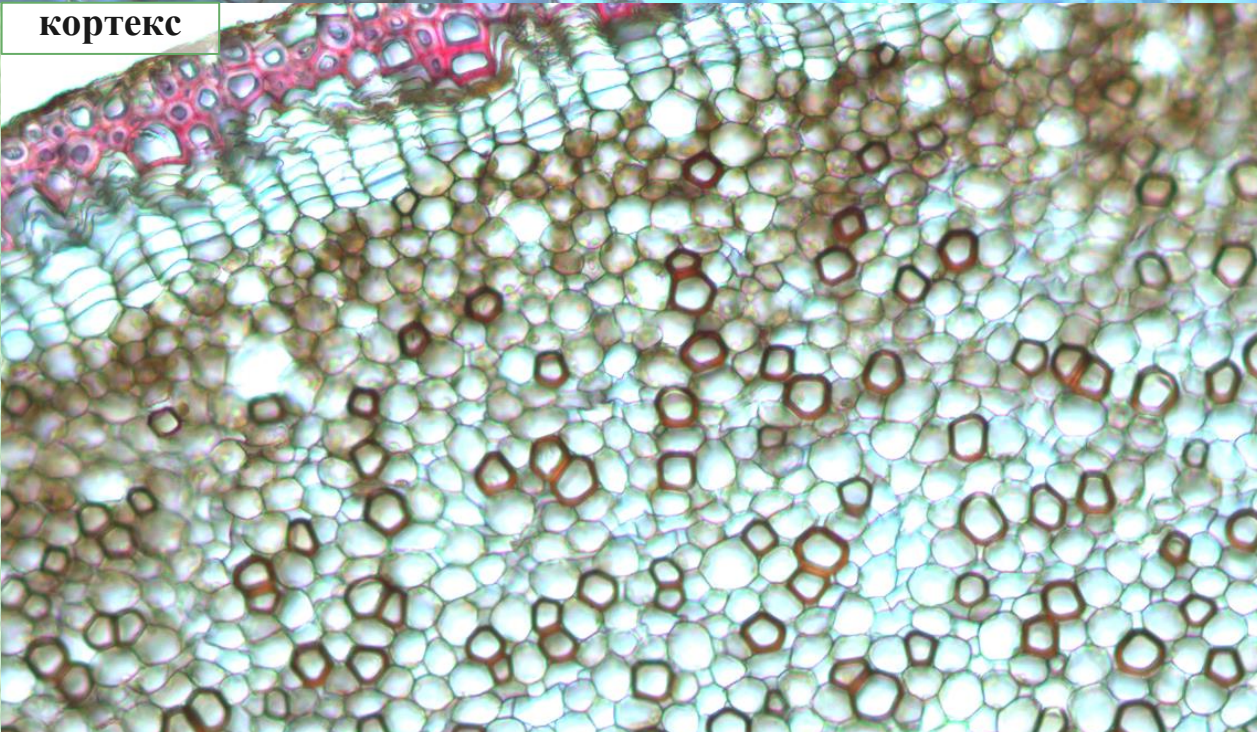
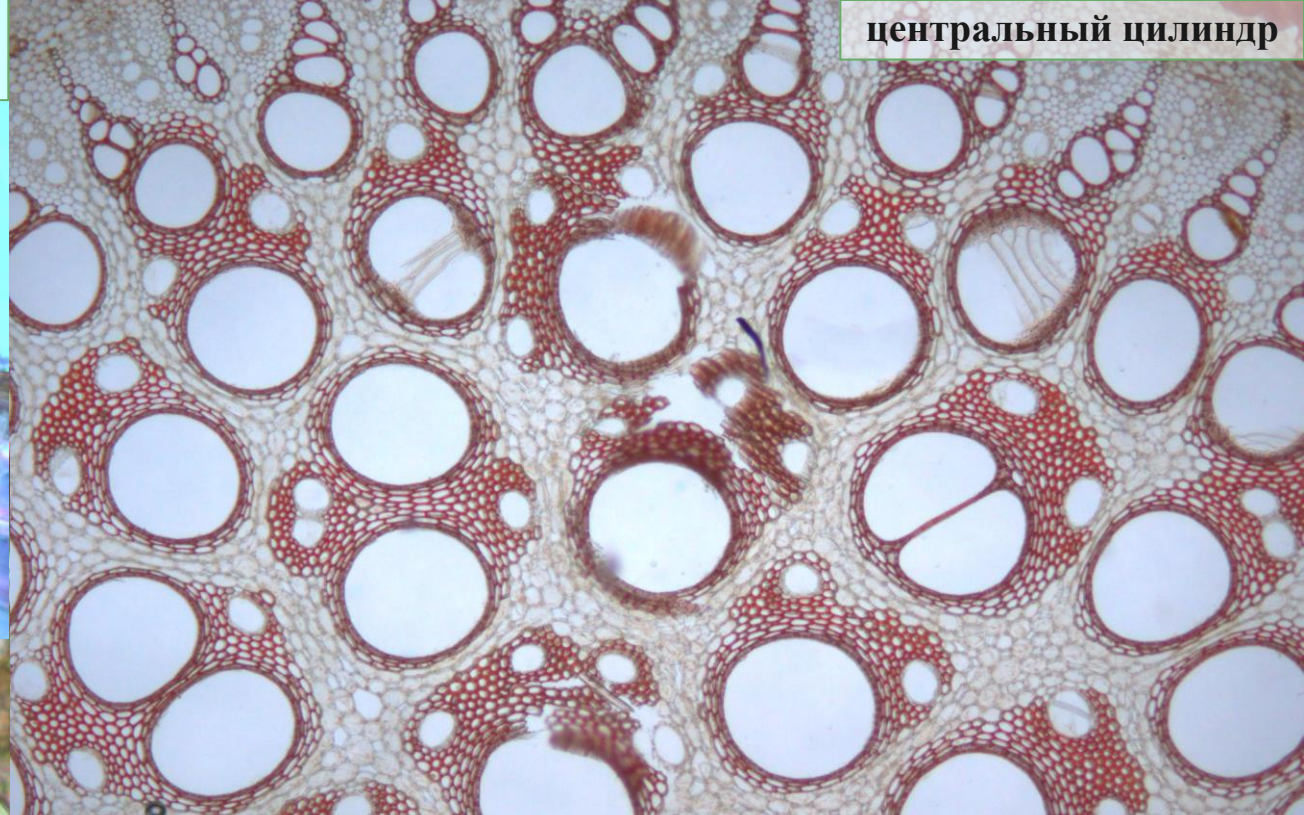
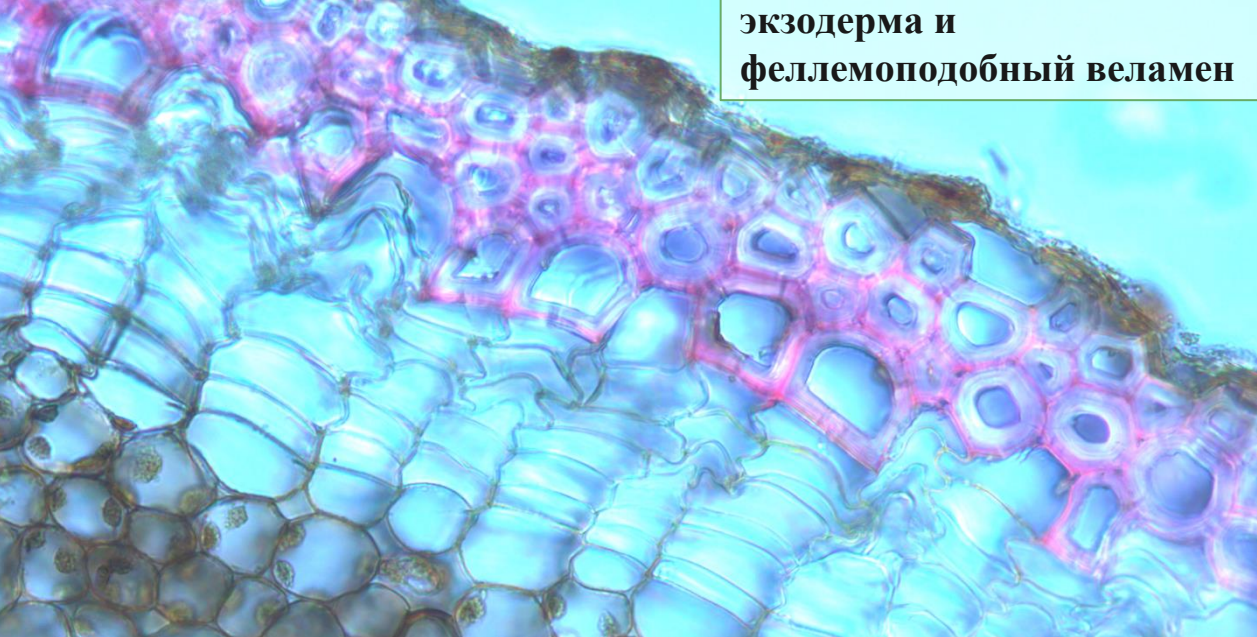
Велáмен орхидей







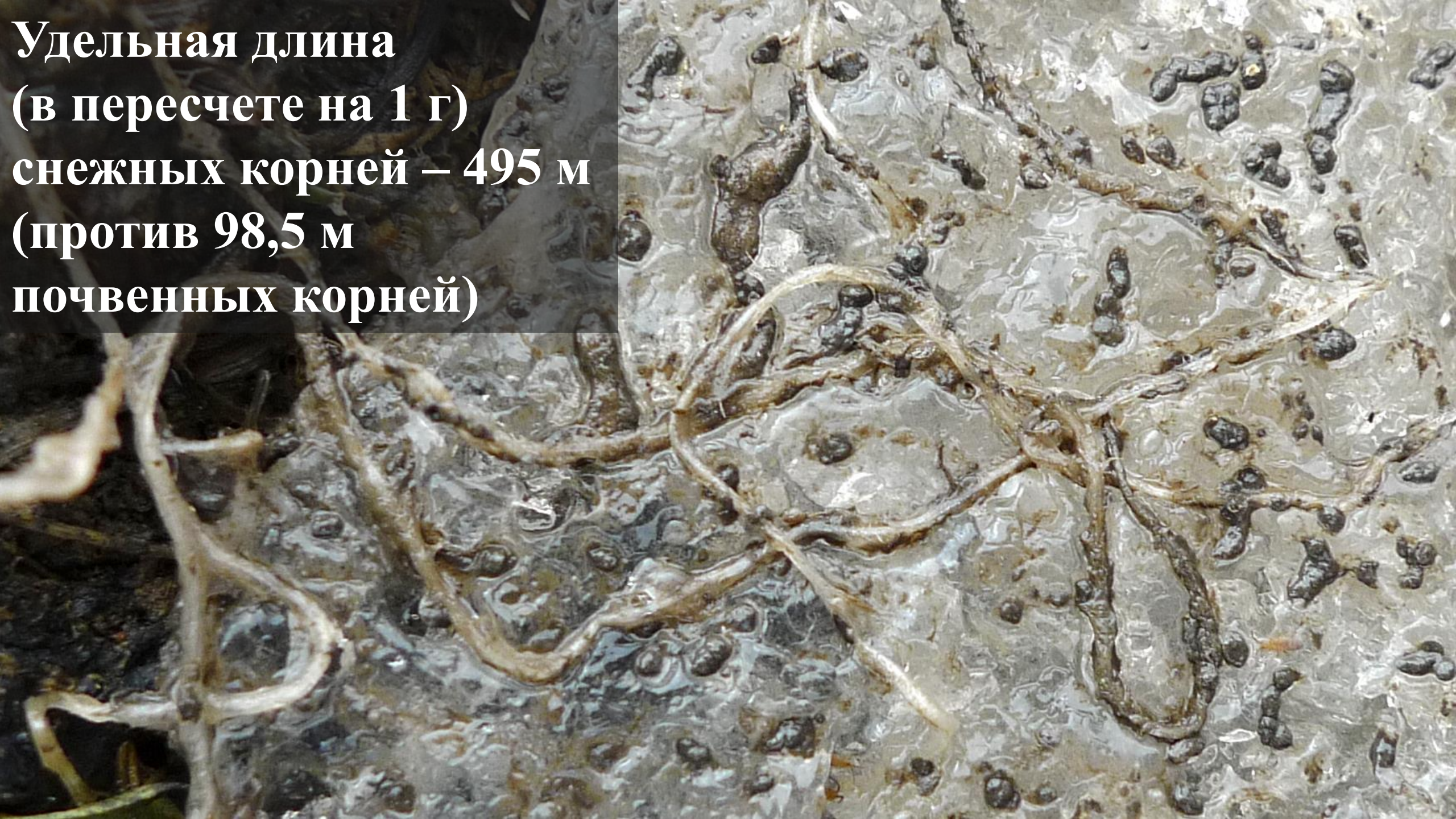
Воздушный корень *Epipremnum giganteum*



Воздушный корень *Epipremnum giganteum*

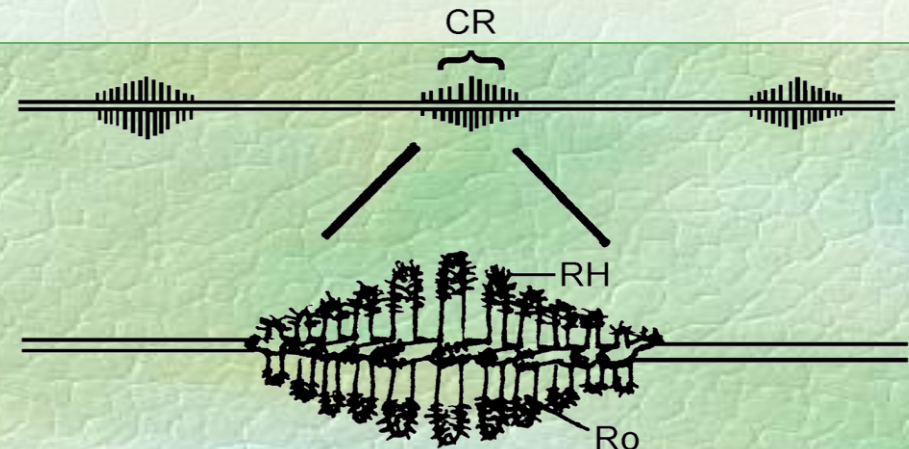
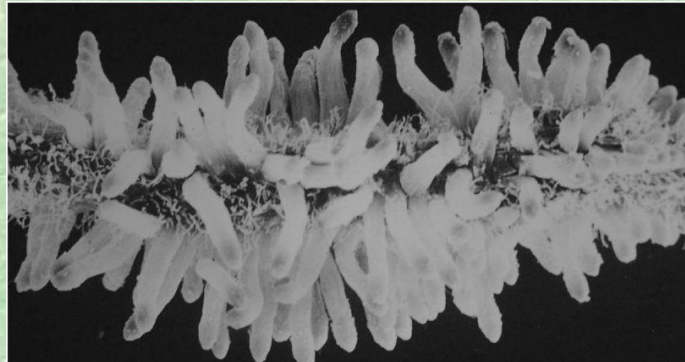
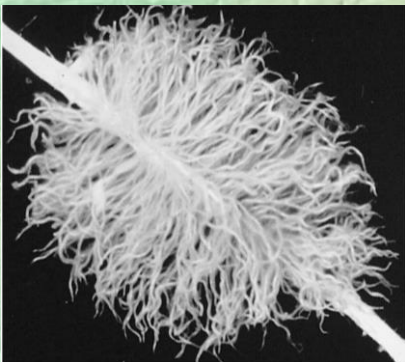
Снежные корни

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

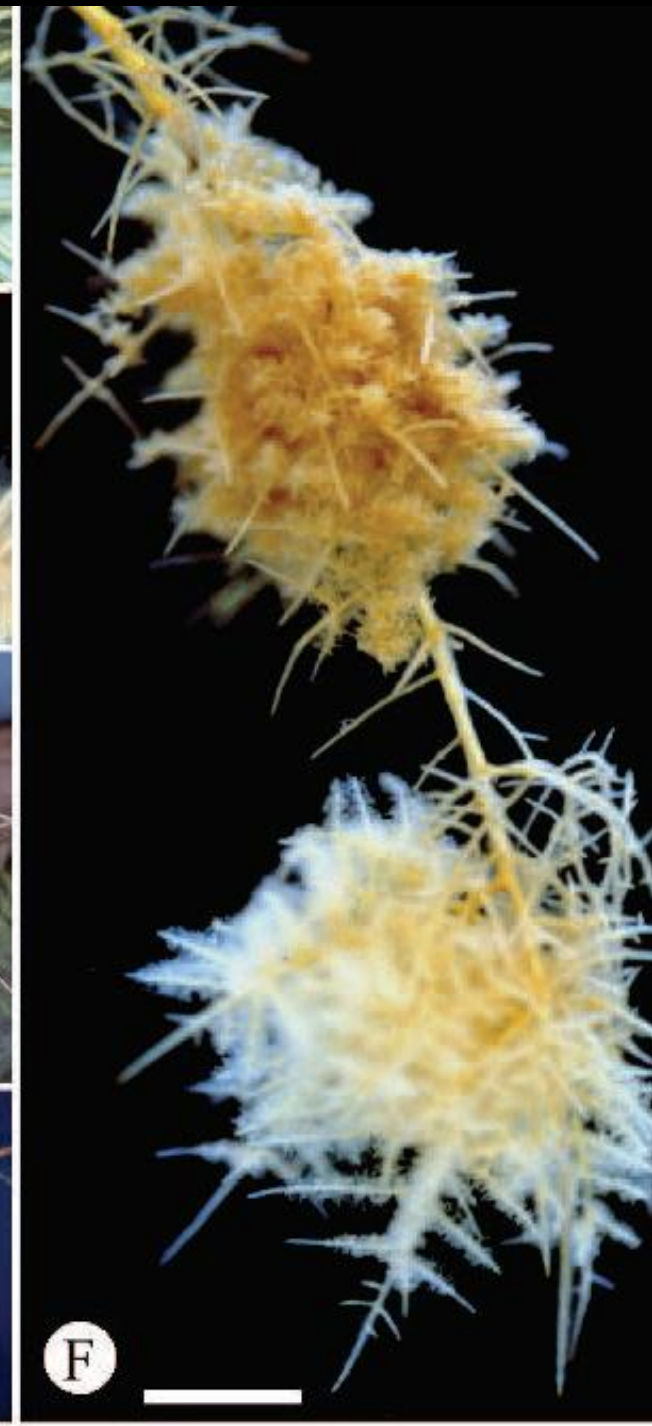
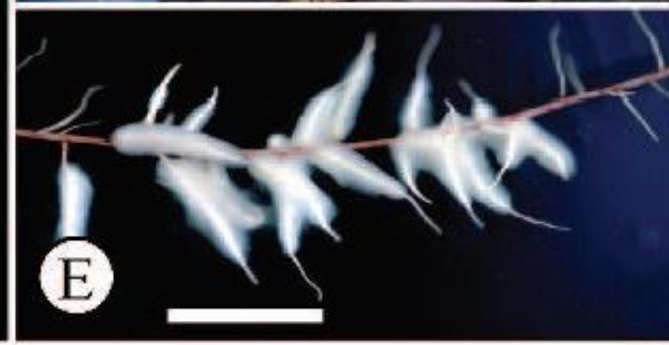
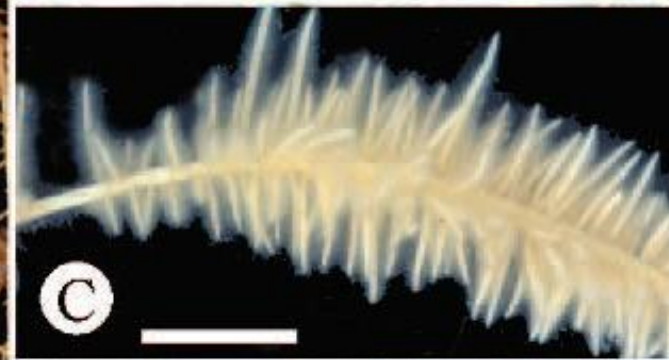


Кластерные корни

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).



Протеиновые 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. Протеиновые часто угнетаются даже при умеренном содержании фосфора в почве.



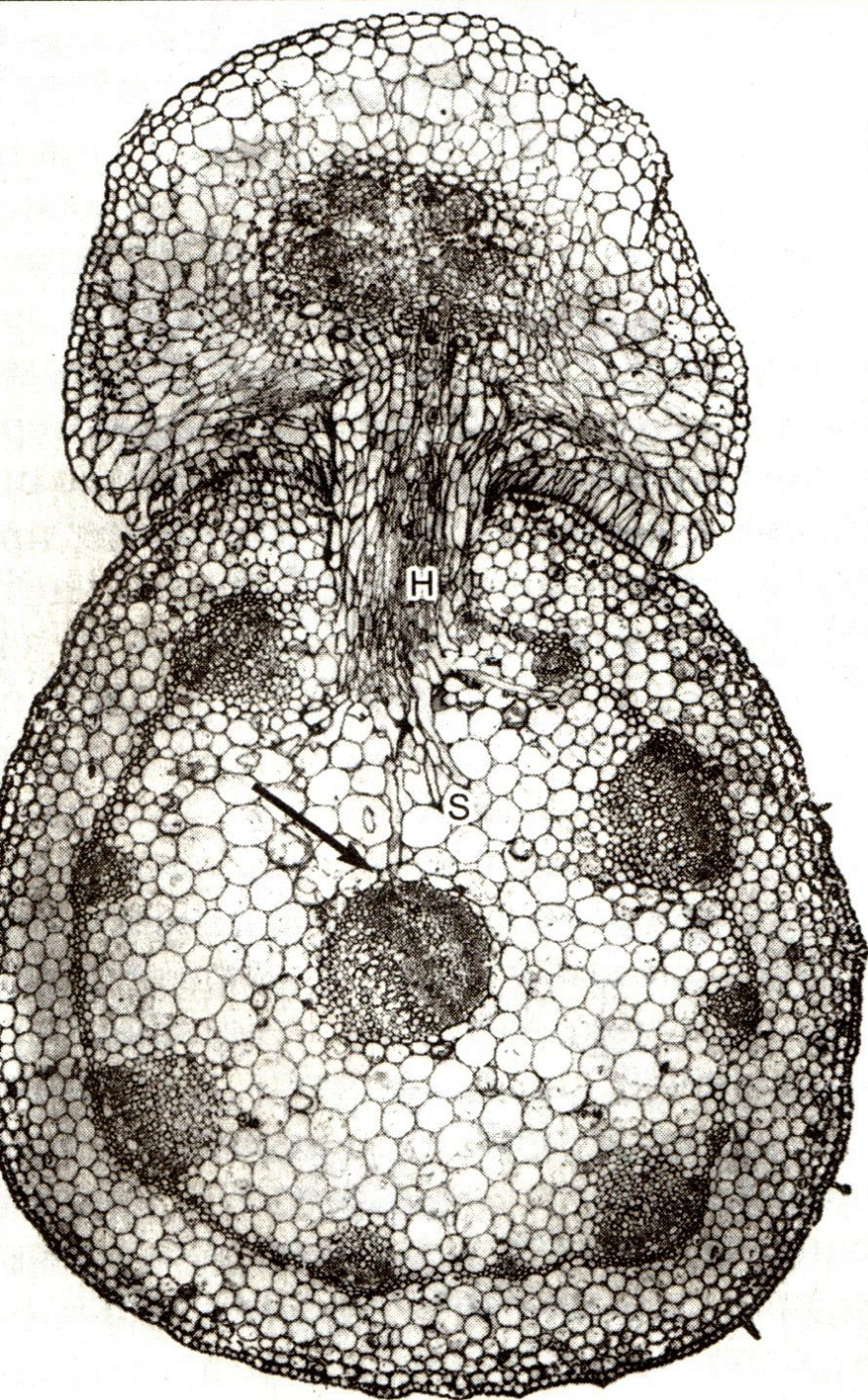
Гаустории

(корни-присоски)



Orobanche sp.



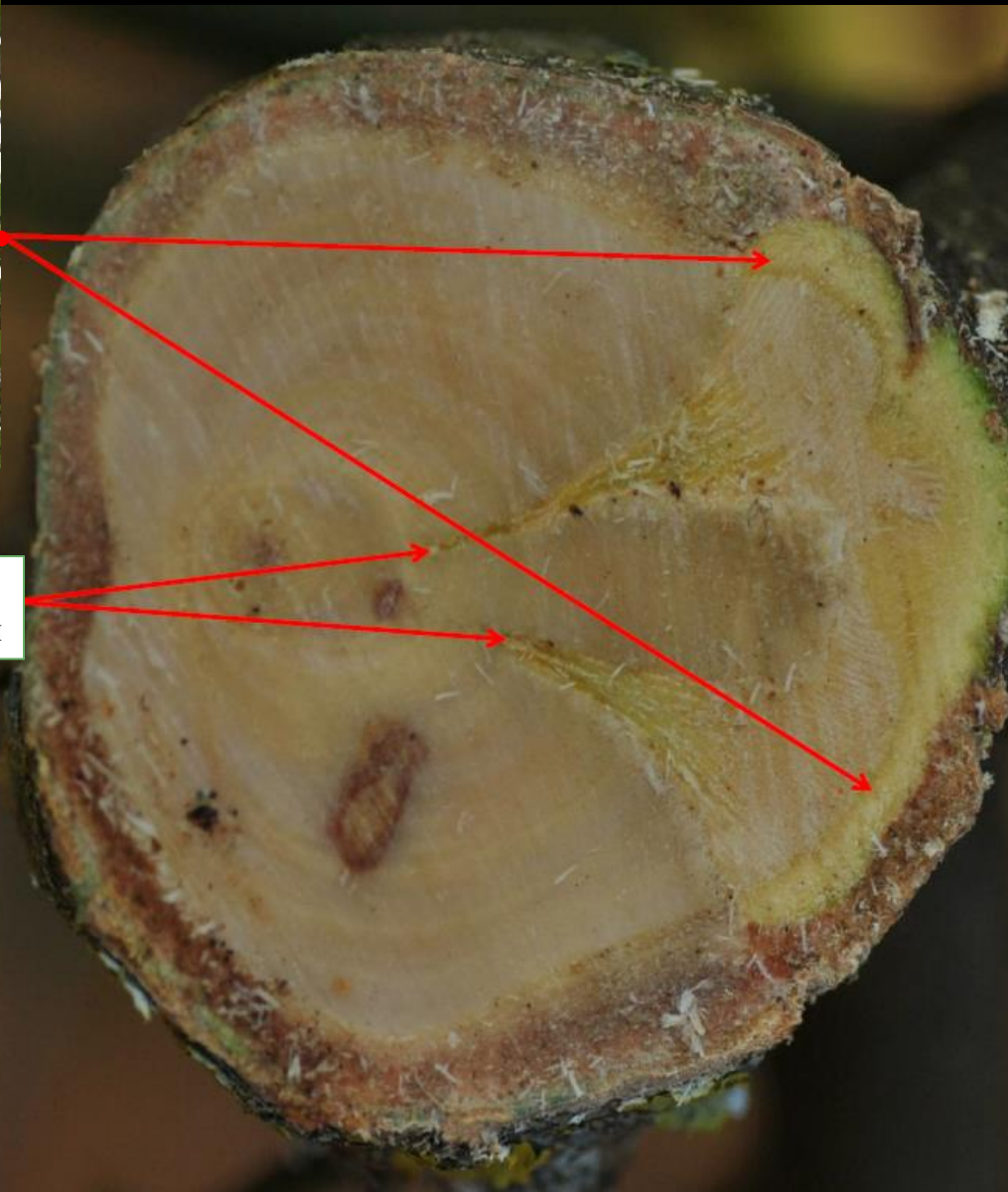


Cuscuta sp.

Гаустории *Viscum album*



апекс
гаустории



Столбовидные корни



Ficus sp.

Ficus sp.





Ficus sp.



Ficus sp.



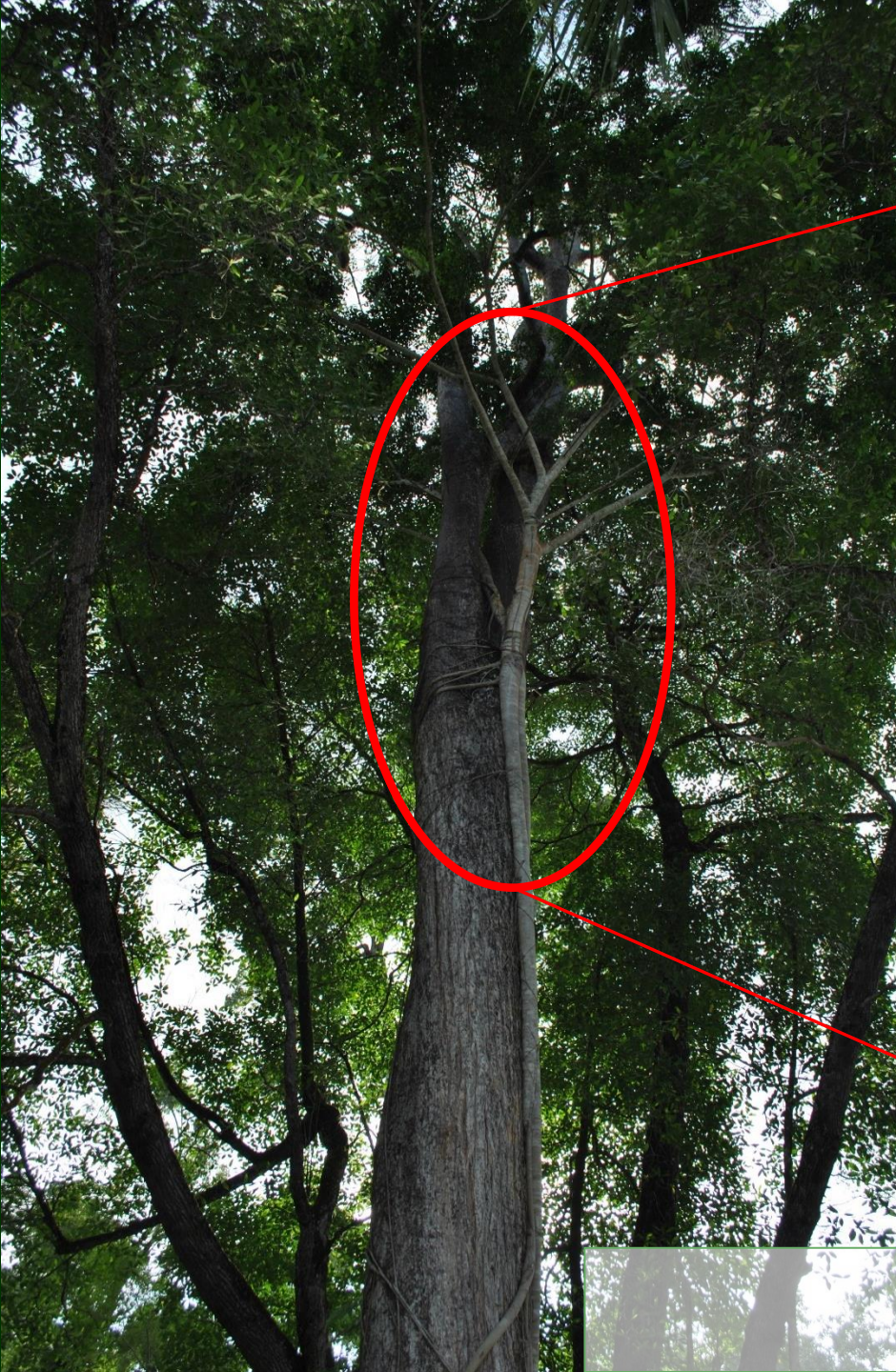
Ficus sp.



Ficus elastica



Ochrocarpus siamensis (Guttiferae)



Ficus sp.



Ficus altissima

Фикус-душителъ
(Ficus chrysolaena)
на Новой Гвинее



Досковидные корни

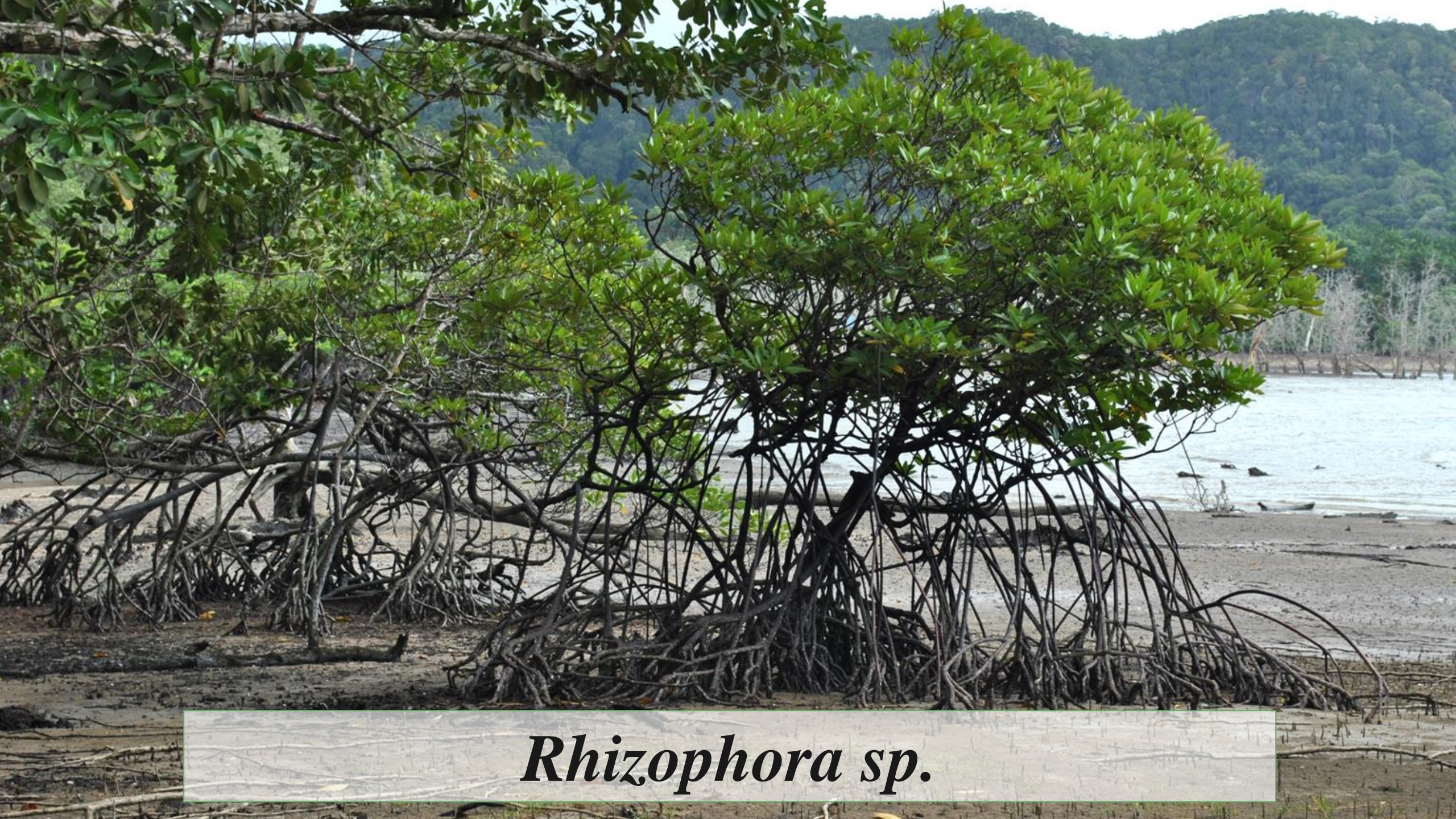


*Koompassia
excelsa*



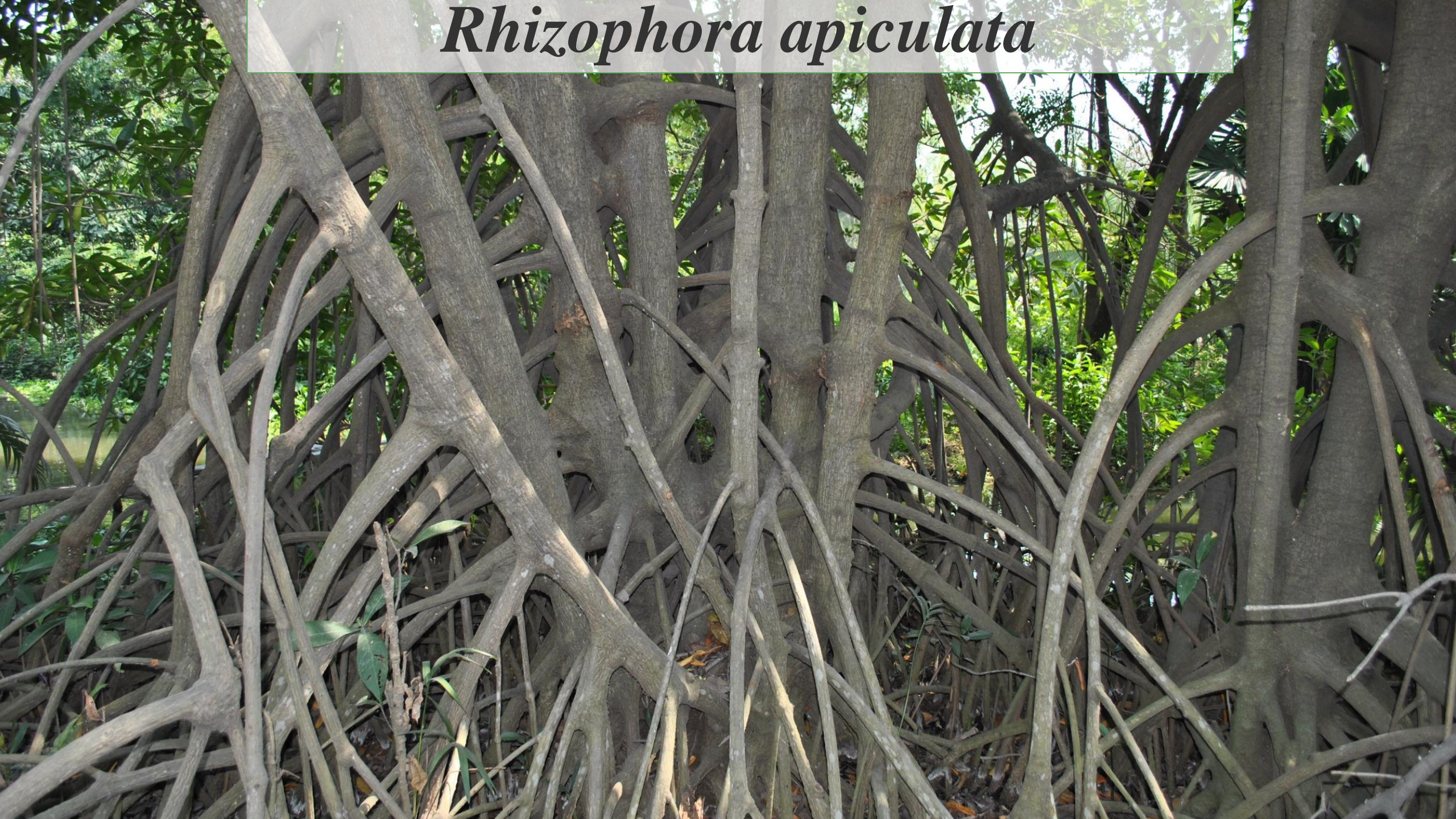
Tetrameles nudiflora

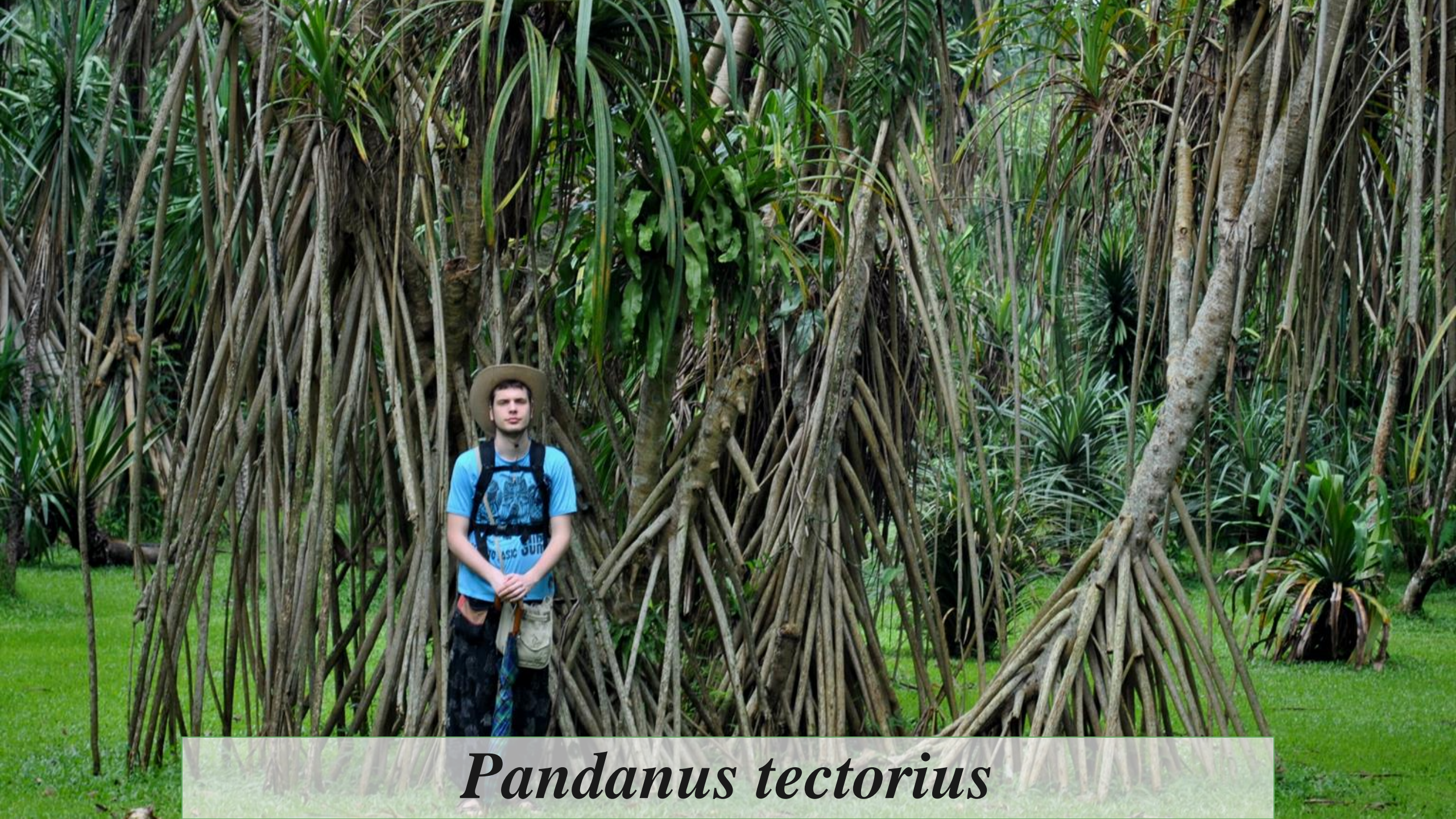
Ходульные корни



Rhizophora sp.

Rhizophora apiculata





Pandanus tectorius

**Втягивающие
(контрактильные)
корни**

Lilium sp.



Дыхательные корни (пневматофоры)



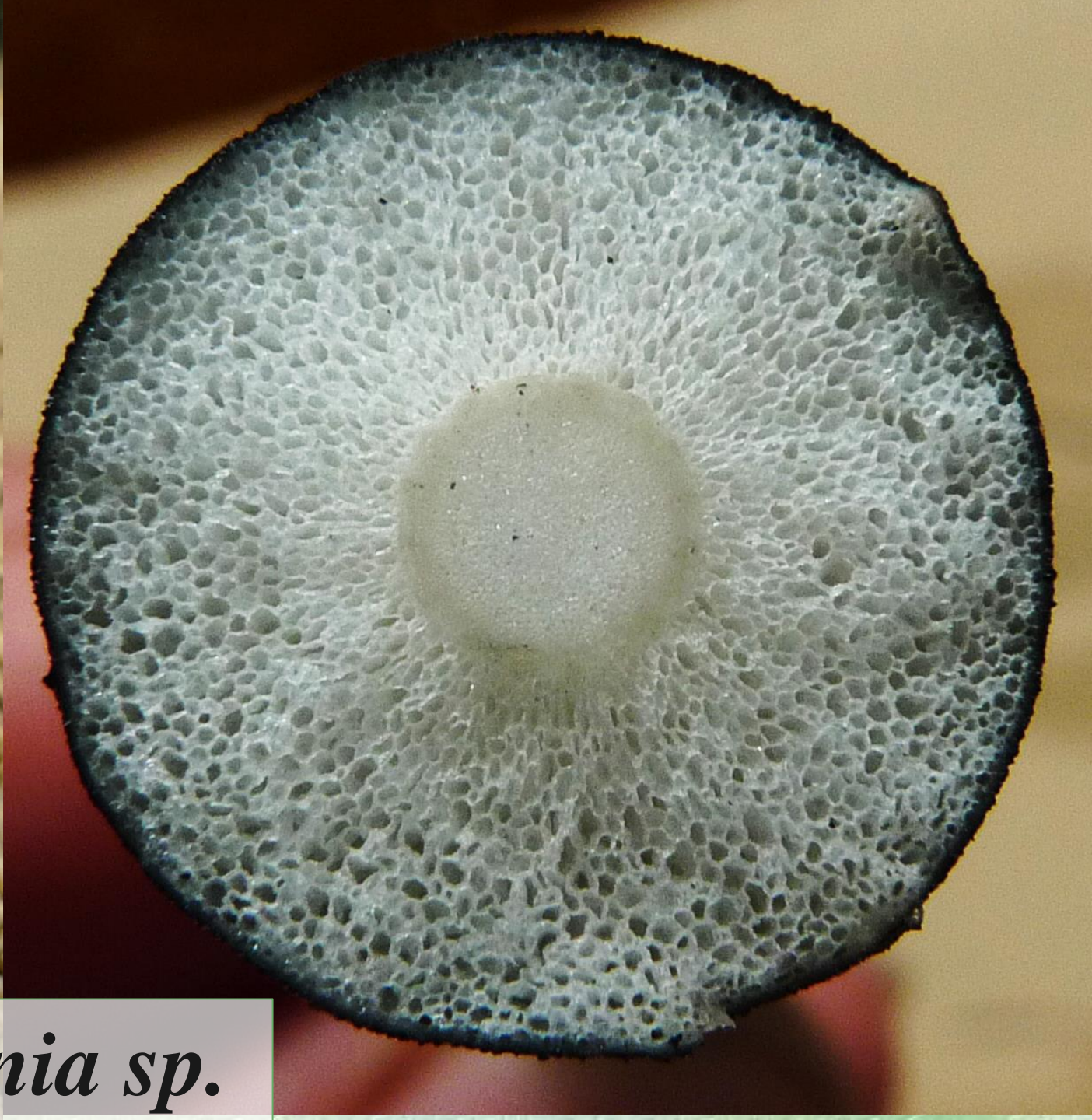
Bruguiera sp.



Bruguiera sp.



Avicennia sp.



Avicennia sp.

*Avicennia
officinalis*



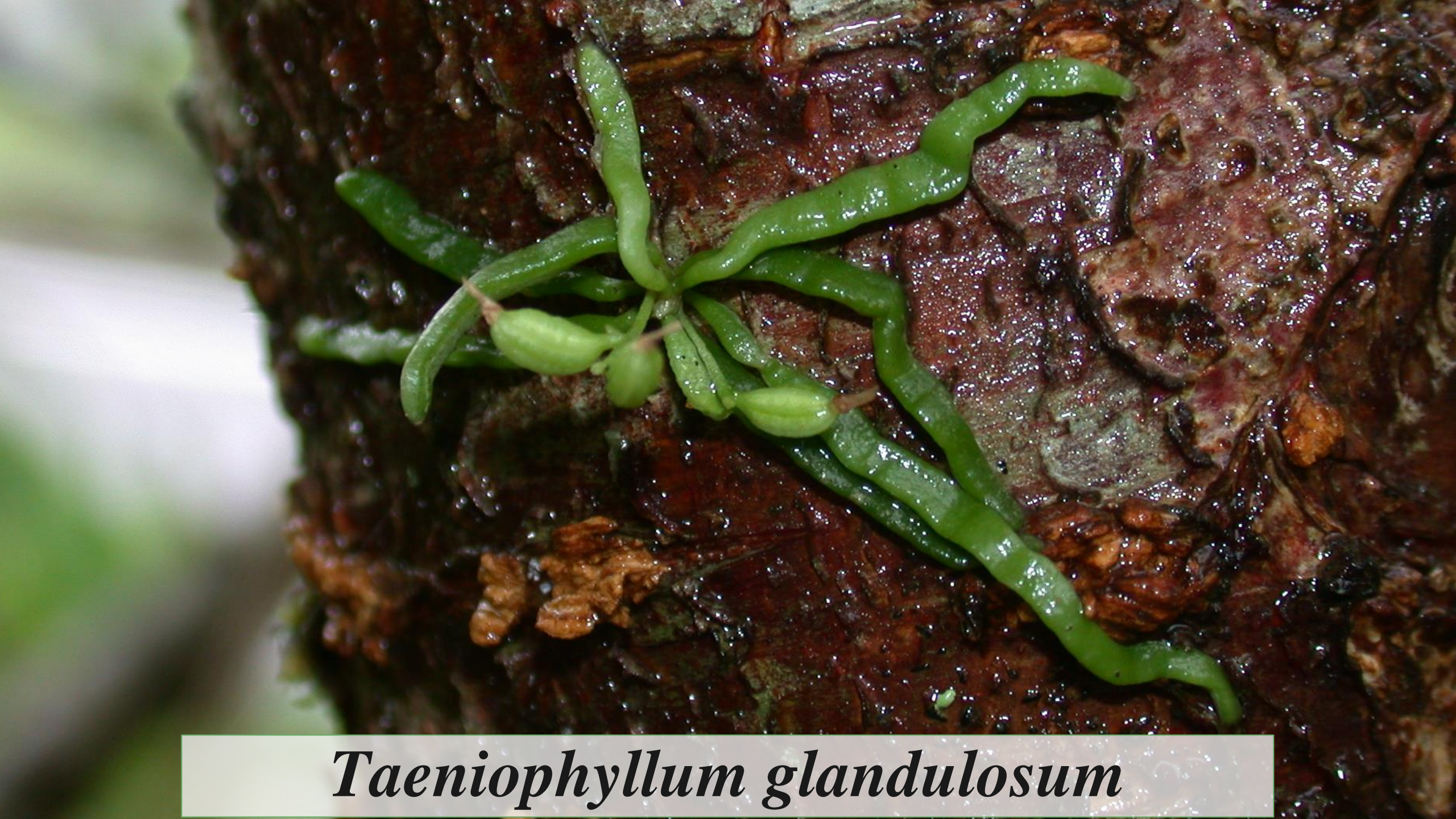


Sonneretia alba

*Taxodium
distichum*



Фотосинтезирующие корни



Taeniophyllum glandulosum



таллоид *Hydrobryum* sp.

Корни-колючки



Cryosophila warscewiczii

Симбиотические изменения корней

Агеотропные корни

Агеотропные 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.

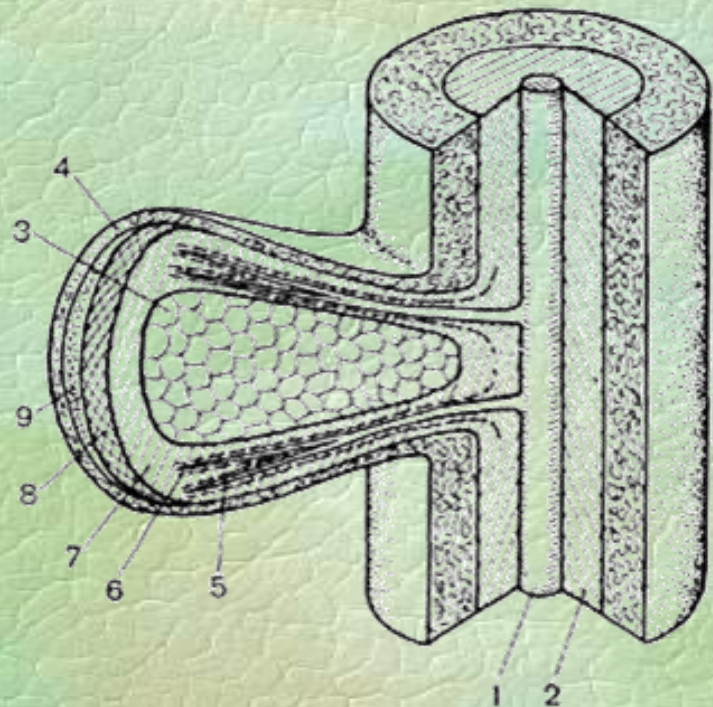




Актиномицеты в клубеньках формируют особые везикулы, в которых локализуется нитрогеназа. Оболочки этих везикул служит для предотвращения проникновения кислорода.

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

Ризобийные клубеньки

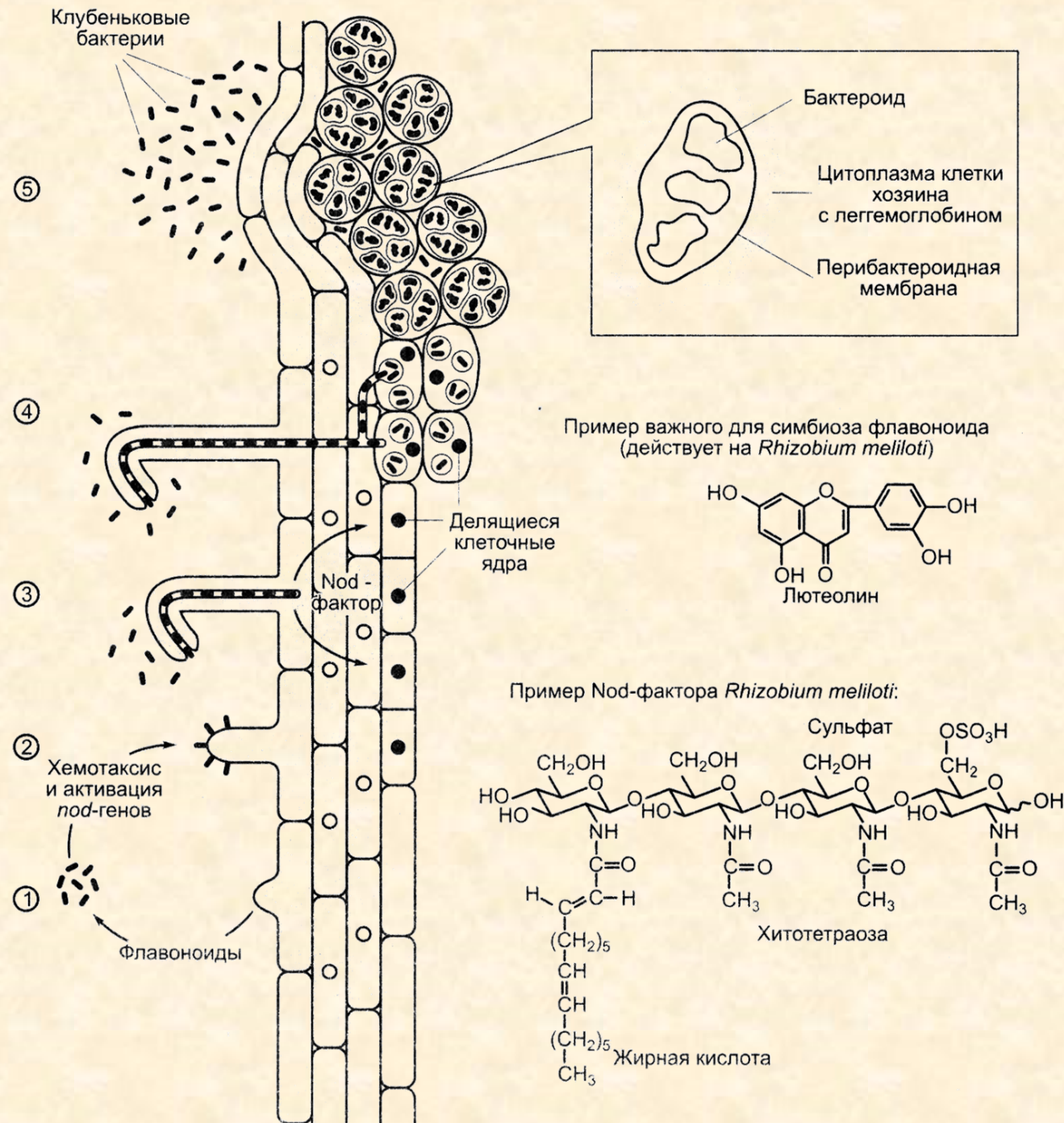


клубенёк



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

- ❑ 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 симбиогенеза 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

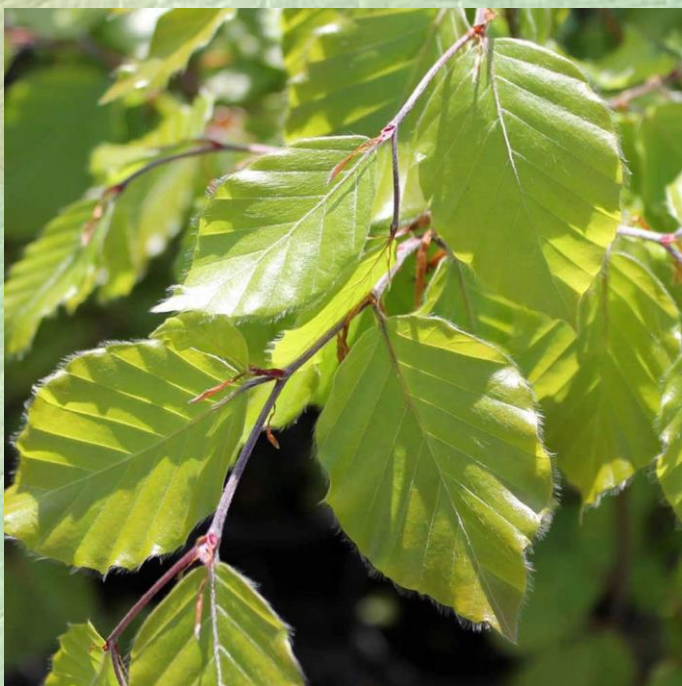
Независимо в разных группах!

- ❑ 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 арбускулы в их талломе.
- ❑ Плауны и селлагинеллы, *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

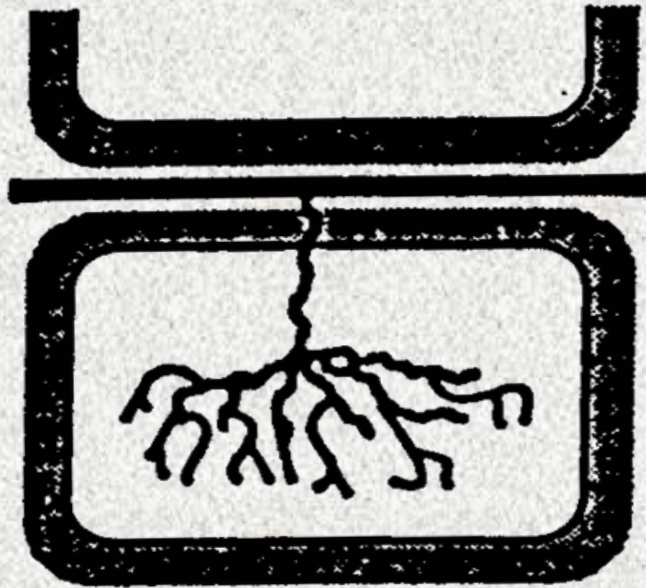
- *Зигомицеты* пор. Endogonales (или в отд.пор. Glomales) около 120 видов грибов из родов *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Glomus* и др. ВАМ грибы некоторые систематики сейчас выделяют в особую ветвь – Glomeromycota.
- ВАМ грибы, имеющие несептированный мицелий, несут ядра из различных геномов, рассматриваемых 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

(a) *Arum-type*



(a) *Paris-type*

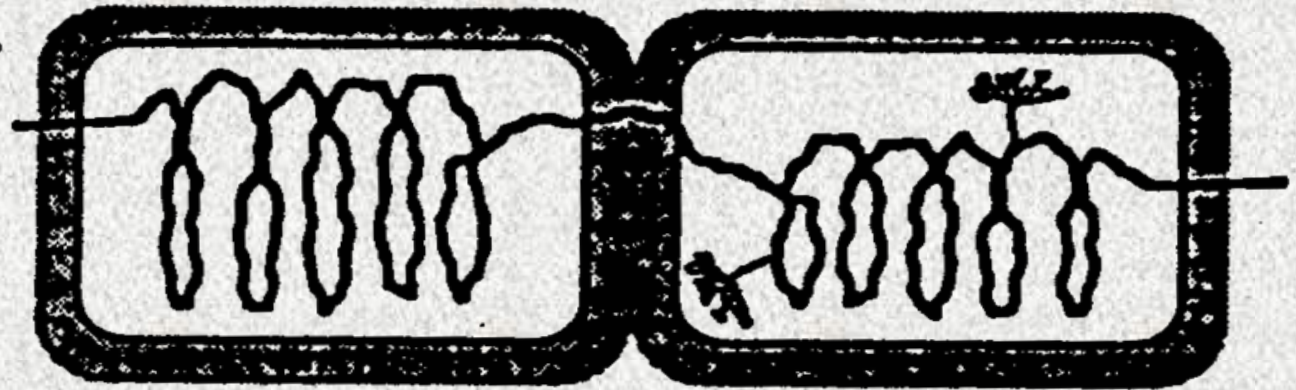


Figure 1. Summary of cortical structures in the two classes of VA mycorrhizas described by Gallaud (1905). The size of arbuscules, especially in *Paris*-types, can vary greatly. From Smith & Smith (1996), with permission.

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 эндогеоных 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 микоризные 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 м/см^3 почвы в прерии и 81 м/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 эктомикоризны
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:

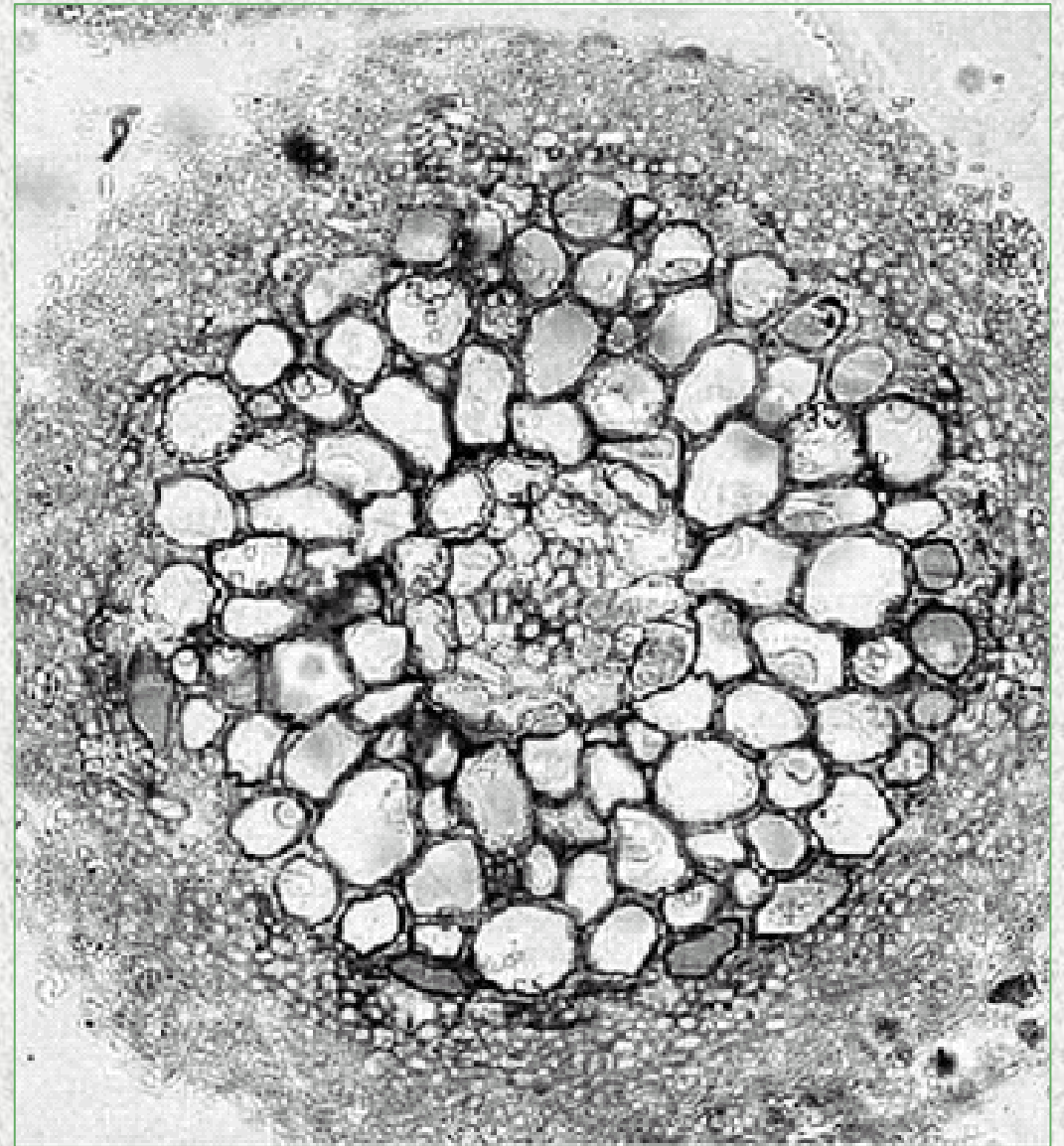
- ❑ 55 видов микоризных грибов для дуба
- ❑ 90 — для сосны
- ❑ 103 — для березы

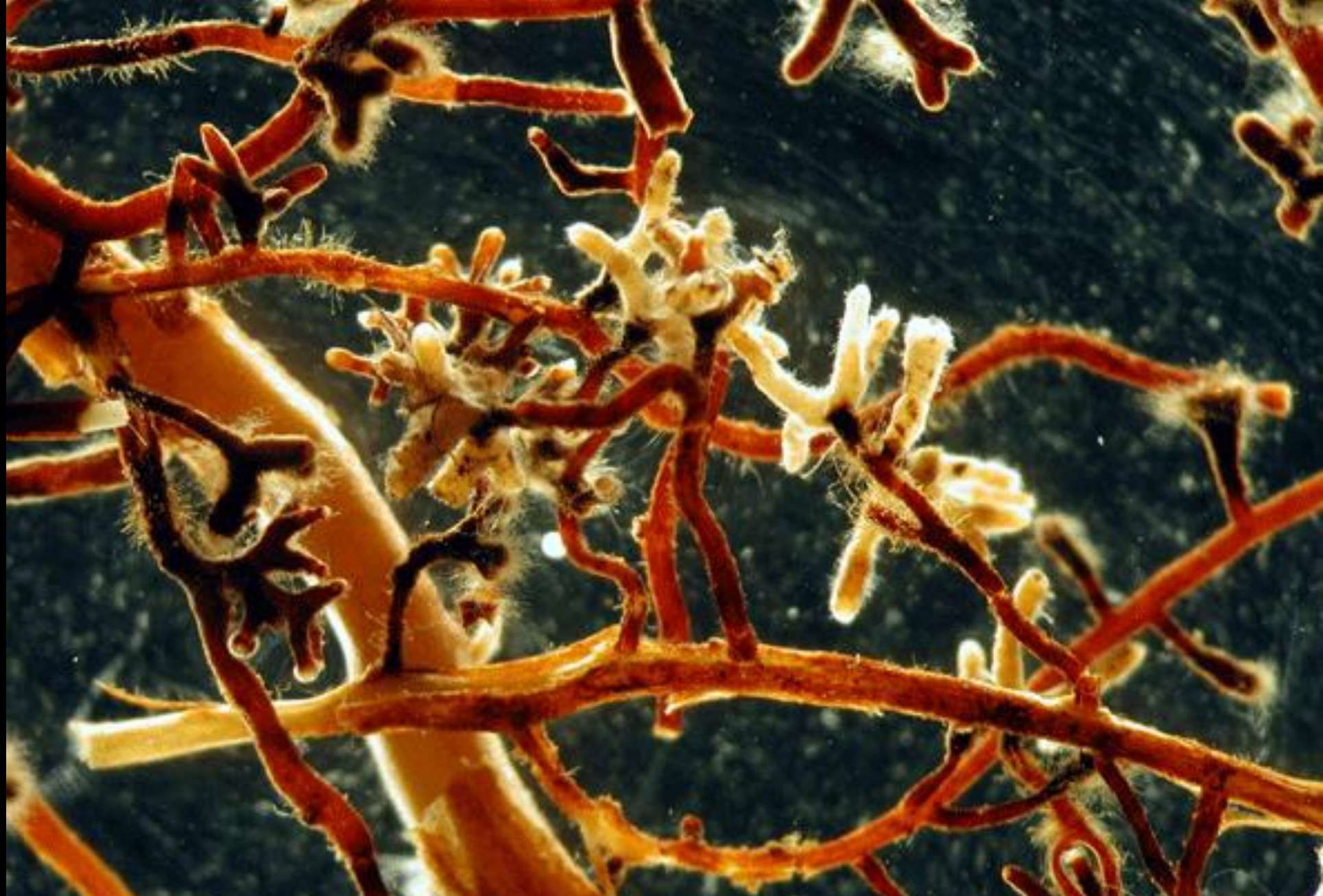


Анатомо-физиологические особенности

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

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





Чехольчатая микориза

Функциональное значение

Обеспечение растений ЭМП (P 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 Ca, сравнимый с поступлением Ca 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

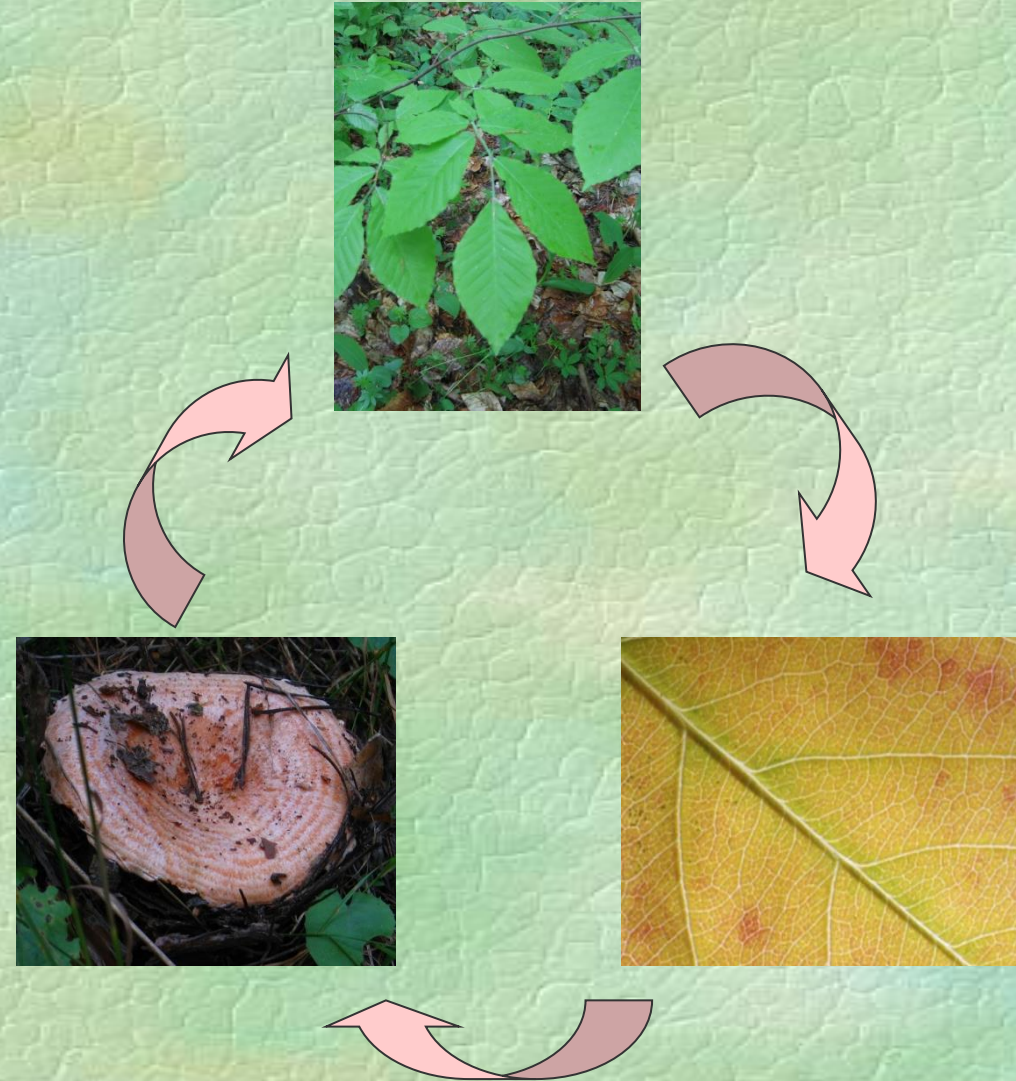
- Удельная поглощающая способность корней (поглощение на 1 г корня за единицу времени) была в 10 раз выше для фосфатов и в 5 раз выше для аммония в случае эктомикоризных корней *Pinus sylvestris* по сравнению с безмикоризными.
- Эктомикоризы увеличивают всасывающую поверхность корней примерно в 60 раз. 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 (глюкозамин, 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) *Ceratorhiza*, *Moniliopsis*, *Epulorhiza*.

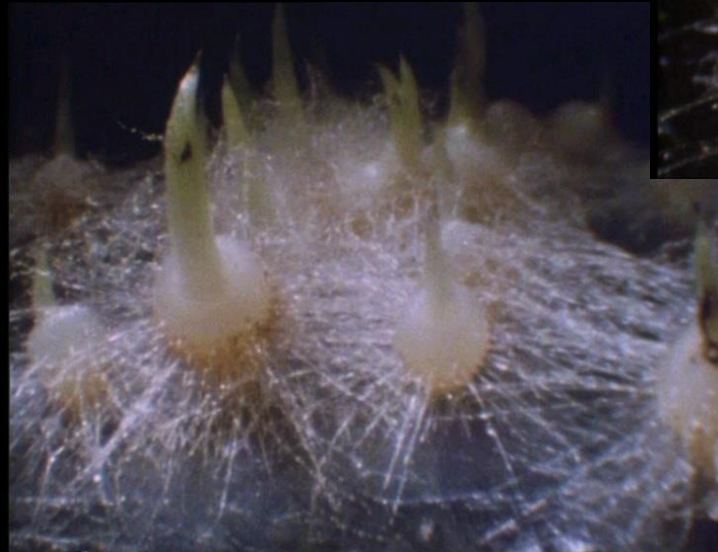
Соответствующие телеоморфы относятся к родам *Tulasnella*, *Ceratobasidium*, *Thanatephorus*.

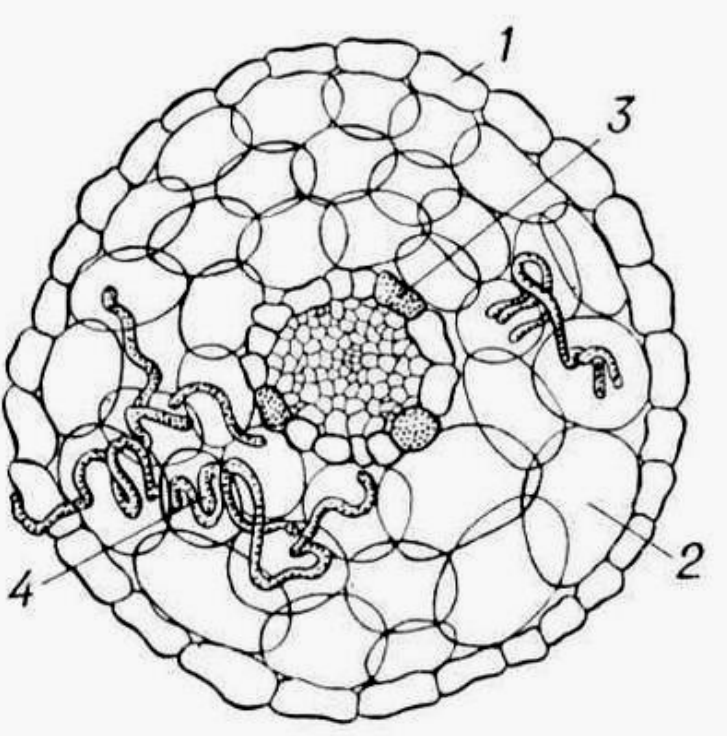
Растения: Orchidaceae.



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