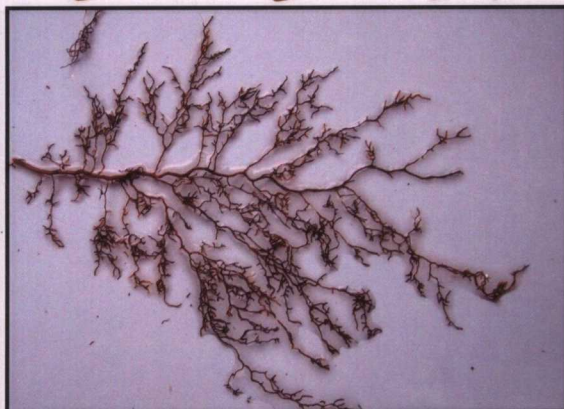




杨洪强 束怀瑞 主编

苹果根系研究



STUDIES ON APPLE ROOTS



科学出版社
www.sciencep.com

苹果根系研究

杨洪强 束怀瑞 主编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

根系研究目前已成为植物学和农学领域的研究热点之一。本书是作者在多年来进行苹果根系研究的基础上撰写的,以理论研究为主,并与实践相结合。内容包括苹果根系的分类、演化与解剖结构,新根发生习性与根系生长节律,根系生长发育的细胞与分子机制,根系的生理功能与特性,根系对环境胁迫的识别与反应,逆境信号传递与地上地下的相关性,根域环境与根系结构和功能的关系,根构型、根系密度、根系营养空间以及基于根系理论研究的苹果栽培与根系调控技术等。

本书适合从事果树学、林学、植物学以及其他相关领域研究的工作者参考阅读。

图书在版编目(CIP)数据

苹果根系研究/杨洪强,束怀瑞主编. —北京:科学出版社,2007

ISBN 978-7-03-018917-2

I. 苹… II. ①杨…②束… III. 苹果-根系-研究 IV. S661.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 063128 号

责任编辑:李悦 彭克里 刘晶 / 责任校对:李奕莹

责任印制:钱玉芬/封面设计:王浩

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

双青印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2007年5月第一版 开本:787×1092 1/16

2007年5月第一次印刷 印张:17 1/4

印数:1—1 500 字数:391 000

定价:52.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

编著者名单

主 编 杨洪强 束怀瑞
编 者 (以姓氏拼音为序)
范伟国 侯立群 吕德国 毛志泉
束怀瑞 杨洪强 叶宝兴

前 言

果树根系作为植株的一个重要组成部分，是技术管理、接收和发出生物信号的主要作用体。它影响和调控植物地上部分的生长发育，与地上部是相互依存的关系。根系通常生长在土壤中，随土壤环境的不同而发生形态、功能的敏感变化。不同种质的根系对土壤的适应性有很大差异，土壤结构与功能的演变通过对根系的影响而使其产量和质量发生很大变化，因此根系是影响生产力的主要功能器官。根系在调控技术、环境变化的影响下发生补偿效应和适应性冗余生长，正负效应并存，这是导致生产障碍和产量变异的重要因素。

由于根系生长在土壤中，观察研究有许多困难，故其研究进展不及植物的其他部分，但根系研究的重要性在植物生产中日益显著。从不同学科领域、不同层次水平上对根系及根际环境进行研究已成为国际上十分重视的新课题之一。山东农业大学果树学科从事苹果根系生物学研究已有 50 年的历史，主要是在根窖、盆栽及大田条件下，结合实验室分析，对其生物学特性进行观察，得到一些平时难以了解的特性，并依此特性在栽培中进行调控研究，按减少逆境干扰、养根壮树、提高效能的原则，解决不同生态条件下发生的一些生产问题，取得了很好的成效。通过总结群众在栽培实践中的经验，发现提高土壤管理并建立稳定、缓冲性能好、无干扰的环境，可以保证地上器官建造进程和质量；同时依靠对地上结构的调控来保证根系非强势、稳定节奏的发生与功能发挥，创造了连续 7 年亩产 10 000kg、优质果率在 70% 以上的业绩。由此可见，通过根系管理来提高生物的生产效率有很大潜力，从而增强了对根系研究重要性的认识，拓宽了研究领域与学科交叉的逐步深入。我们将这些年的工作进行总结写成此书，供进行此类研究的同行参考，并希望大家提出批评指正。

束怀瑞

2006. 8. 15

目 录

前言

导论	1
主要参考文献	4
第一章 苹果根系的分类、演化与解剖结构	5
第一节 根系的分类及演化	5
第二节 当年生新根的解剖学特征	8
第三节 当年生根系形态结构差异	12
主要参考文献	14
第二章 苹果根系生长的节律性	15
第一节 苹果根系年生长节律的基本类型	15
第二节 苹果单根生长发育动态	16
第三节 大小年树根系周年生长动态	18
第四节 根系的自疏与更新	20
第五节 影响根系生长发育的因素	21
主要参考文献	27
第三章 苹果新根发生习性	29
第一节 幼树新根发生的动态	29
第二节 成年树新根发生习性	33
第三节 新根发生的表层效应	35
第四节 新根发生的顶端优势与界面效应	35
第五节 新根发生的年龄与季节差异性	37
第六节 土壤质地对新根发生的影响	38
主要参考文献	39
第四章 苹果新根发生与生长的机制	41
第一节 根体系的建立	41
第二节 根的延长和加粗生长	42
第三节 根系导管的分化与发育	43
第四节 程序性细胞死亡与根系发育	47
第五节 激素与根的发生和生长	52
第六节 根系生长发育的基因调控	60
主要参考文献	63
第五章 根域环境与根系结构和功能的关系	66
第一节 自然条件下的根域特征	66
第二节 人工栽培条件下的根域特征	67

第三节	局部根域与根系的整体功能	70
第四节	生产中“局部根域”改良与利用	83
第五节	根域环境对新根解剖结构的影响	87
第六节	根域环境对根系物质分配的影响	89
第七节	苹果根系对根域环境的影响	91
	主要参考文献	98
第六章	苹果根系密度与根构型	100
第一节	根系密度的表示方法	100
第二节	不同类型植株的根密度与分布	102
第三节	土壤物理性状与苹果根系密度相关性分析	105
第四节	根构型的基本特征	108
第五节	苹果根构型分类	112
第六节	根构型与营养物质的关系	116
第七节	土壤质地对根构型的影响	123
第八节	生长调节剂对根构型的影响	126
	主要参考文献	131
第七章	苹果根系的生理功能与特性	133
第一节	苹果实生根系个体的差异性	133
第二节	苹果根系吸收特性	136
第三节	根系碳氮代谢的动态变化	151
第四节	根系内源激素合成与动态变化	159
第五节	不同新根的功能关系及根系寿命与效益	165
第六节	有机物料对根系生理特性的影响	167
	主要参考文献	170
第八章	根系对环境的识别与逆境信号传递	172
第一节	逆境信号传递途径	172
第二节	根系对环境的识别与感知	173
第三节	逆境信号的胞内转导	174
第四节	根源逆境信使脱落酸的产生	178
第五节	根源逆境信使 ABA 由根系向地上部的传输	182
第六节	基于根冠通讯理论的水分有效利用策略	183
	主要参考文献	189
第九章	根系对干旱胁迫的反应与适应	191
第一节	干旱胁迫下根的直径、长度和密度的变化	191
第二节	干旱胁迫对侧根和根毛的影响	192
第三节	干旱胁迫下根系水分移动阻力的变化	193
第四节	干旱胁迫下根构造的变化	195
第五节	干旱胁迫下根系的生理反应与适应	196
	主要参考文献	200

第十章 根系与地上部生长发育的相关性	202
第一节 地上地下的物质和信息交流.....	202
第二节 根梢类型与分布的相关性.....	203
第三节 根梢生长的相关性.....	205
第四节 砧木与接穗的相互作用.....	207
第五节 根冠关系及其与水分有效利用.....	209
第六节 地上地下相关性的全息与分形解释.....	214
第七节 基于地上地下相关性的幼树促根管理.....	216
主要参考文献.....	217
第十一章 苹果根系生长发育调控	219
第一节 苹果根系诱导与更新.....	219
第二节 根系生长发育的营养调控.....	228
第三节 根系“生长冗余”与苹果根系限制.....	233
第四节 自由基和壳聚糖对根系生长发育的调控.....	238
第五节 有机物料对根系生长发育的影响.....	243
主要参考文献.....	245
第十二章 根系营养空间、施肥与土壤管理	247
第一节 根系营养空间特性.....	247
第二节 土壤施肥效应.....	248
第三节 起垅覆草与沟肥养根.....	257
主要参考文献.....	262
后记	263

导 论

根系是植物的“根本”，任何影响根系发育的因子都会影响整个植株的生长发育；根系更是农业生产措施的主要调控中心，人类最基本的农事活动（如施肥、浇水和耕翻等）也都主要是为根系创造最适宜的生长环境与合理的营养空间。果树根系是提高果品产量和改善果实品质的潜力所在，开展根系研究对果树生产具有重要的理论和实践意义。但由于根系埋藏于地下，在研究方法上受到很大限制，故工作难度大，苹果等高大果树更是如此。

自 20 世纪 50 年代我们开始苹果根系研究以来，从最初的根系生物学观察，到根系生理生化与生态学分析，再到根系信号识别与转导及其分子基础的探索等，进行了系统深入的研究，取得了一系列的理论成果。我们提出了“沃土养根，养根壮树”、限根栽培、根系界面效应利用、根系介质转换、隔行交替灌溉及通过断根提高果树水分利用效率等对生产有重要意义的观点，创造了山地果园“地膜覆盖穴储肥水”、平原果园“起垅沟草栽培”等因地制宜地提高苹果产量、改善果实品质的生产技术，形成了山东农业大学果树学研究的优势和特色。

一、苹果根系研究的意义

根系构成了苹果树体的地下部分，它通过吸收水分、矿质养分和合成内源激素等方式对地上部的新梢和叶片生长、碳素同化、花芽分化、果实发育等许多过程产生深刻影响。树体也在其生命活动过程中，通过根系与土壤建立了物质和能量交换的密切关系。苹果根系是在长期陆地生活过程中发展起来的重要器官，是树体最活跃的部分，它按遗传特性发育，但受遗传基因的控制较枝系弱得多，其生长习性极易受到环境影响。由于受到土壤理化性状、生物生态因素及树体其他部分的综合影响，根系表现出的生物时空效应极为复杂，加之分布于地下，具有多年生、结构复杂、体系庞大的特点，致使人们对苹果根系的研究远不如地上部分深入、系统和全面（Faust 1989）。

苹果根系具有较强的可塑性，根系环境因素的轻微变化就会使根系产生较为明显的反应，尤其是根系的生长及其生理功能，受土壤温度和土壤水分的影响更明显。各种削弱根系生长的环境因子和栽培技术都会减弱根系的生长，从而抑制整个树体的生长；不良环境因子常会改变根系的生长发育、形态结构和生物功能，进而改变地上部的生长方向及生长发育进程。实际上，苹果树生长不良，多数是由于根系生长受抑或吸收能力降低造成的。可塑性使苹果根系对环境敏感，易受土壤环境左右，但也使它更易受人为技术措施调控，这给栽培管理提供了内在条件和依据。

人为控制地上环境因子，诸如光、温、湿、气有较大难度，而调控根系生长的土壤环境则容易得多。在大田生产条件下，特别是在逆境条件下，涉及水分、养分等种种问题，它们的影响使根系与树体和环境的关系显得错综复杂，但人们并没有很好地认识这

种关系；在果树栽培实践中，虽然知道树体地上部和地下部相互促进、相互制约，但人们也没有充分利用这种关系。事实上，苹果根系的生长特性、组织结构以及根系吸收、合成、储藏、环境适应等特征，对树体的生长具有重要的调控作用。探索根系生长习性、发育动态、分布、密度、适应性、活力、分化能力、吸收和运输水分及养分的机制，了解不同土壤类型中各层次的水养供应状况，观测根系分布范围，获取相关参数，对果园耕作和肥水管理有重要指导意义。

二、苹果根系主要研究领域

从18世纪初，研究者出于各自的目的，对植物根系进行了多方面的研究。进入20世纪60年代，为认识果树根系发育动态，建成了一系列现代化根系实验室以及能在玻璃板后面观察根系生长发育的地下走廊。从1962年在英国East Malling建成根系实验室原型以来（Roger 1969），全世界已建立了许多人工根系研究室，山东农业大学也于1993年建立了摄像设备、土壤渗漏收集器和根系分析软件等设备比较齐全的专门用于苹果研究的根窖，系统地开展了苹果根系生长动态及其与地上部生长发育相关性等多方面的研究。

近年来，根系研究日益受到重视，多数研究更是趋于专业化、系统化。研究领域更加宽泛，目前已涉及根系生物学、根系生态学、根系生理学、分子生物学、细胞生物学、根际营养学、菌根学及土壤学等（韩振海等 1993；黄勤和唐振尧 1994）。多数研究在探讨根系基本规律的同时，更趋向于解决生产中的具体问题。目前，苹果根系的研究主要集中在以下几个方面：

（1）利用分子生物学技术和理论研究根系生长发育过程中基因的时空表达及调控机制，充分开发利用果树种质（基因）资源；利用现代生物技术手段进行遗传工程育种，培育具有高度抗性和广泛适应性的特异砧木。

（2）利用细胞生物学和植物解剖学的理论和技术，揭示根系细胞分裂、分化、死亡的机制及其对环境的反应；综合利用分子与细胞生物学技术和理论，在细胞和分子水平上阐明苹果根系分化的机制，探索果树根系构型及根型构建的机制。

（3）利用细胞信号传递理论和研究手段，揭示根源信号分子的产生及其对根系生长发育的调节、根系对环境变化感知与识别的分子机制等。

（4）利用电子探针、能谱技术、超声波、同位素（ ^3H 、 ^{14}C 、 ^{15}N 、 ^{32}P 、 ^{36}Cl 、 ^{42}K 、 ^{45}Ca 、 ^{85}Cr 、 ^{86}Rb 、 ^{131}I 、 $^{134/137}\text{Cs}$ ）示踪技术研究果树矿质营养、水分在根际区域的运动规律及根系对其吸收运转的特性、代谢机制、动态模型，用以指导果园土壤肥水管理。

（5）利用仿真模拟试验，进行根系土壤物理化学及其与生物因子相互作用的研究，包括离子吸收动力学、根际氧化还原特性、根分泌机制、根瘤、菌根、土壤酶、激素及信息反馈作用等，为通过调控根系指导果树生产提供理论依据。

（6）综合运用常规方法与现代科学技术，采取分根法、层析法、移位根法、容器法（盆栽、根际箱、水培），结合电子扫描和计算机数据图像处理，研究根系的形态学、生理学和生态学等有关问题（Taylor 1986），以揭示果树与环境这一复杂自然体系的深层奥秘。利用数字化技术研究果树根系构型，对根系发育和根型构建进行数字化实时

模拟。

(7) 树木根系生态场研究, 包括不同树种、不同年龄阶段的生态场强度、梯度、范围及时空变化规律, 拟为解决生物与生物、生物与环境之间的相互作用问题提供基本理论和定量方法。

三、苹果根系研究趋势

根系的发生与形成取决于地上部供应的碳水化合物, 地上部的碳素同化和生长发育又取决于根系供应的矿质养分、水分和激素类物质, 特别是生长根的数量和根的生长速度受到树体枝条生长的明显制约 (Bevington and Castle 1985; Bravdo 1992)。同时, 根系与地上部器官之间构成了完整的信号传递系统, 通过信号传递整合根系与地上部的各个器官, 协调优化各个器官的功能, 保证果树整体功能的协调运作, 增强植株环境适应能力。例如, 苹果可通过根尖 ABA 等的合成而感知土壤中可利用水的变化, 使根系在水分亏缺造成损伤之前, 就通过气孔行为、叶片生长速率的改变做出包括基因表达在内的适应性调整, 以使树体做出最优化选择。果树根系不仅具有吸收、合成、储藏等基本功能, 同时还具有感知能力, 能够识别和感知土壤环境变化, 并向地上部传递多种信号, 进而协调和优化果树的整体机能 (杨洪强 1999)。

根系许多特性属于数量遗传。根系生长和生物功能受土壤温度和土壤含水量的强烈影响, 在田间条件下表现出多种多样的类型 (Beukes 1984; Ran et al. 1992)。苹果根系在坡地果园的分布具有明显的不对称性 (李玉鼎等 1993); 根系的年生长模型是一个连续生长过程, 它与环境有密切关系。根系生长模式受负荷量和新梢生长影响极大, 新梢与根系竞争同化产物, 根系生长常间歇性地被枝条生长所打断, 而呈现出节律性的交替生长现象 (Glenn and welker 1993; Head 1967)。根系的物质代谢、根系吸收、生长模型和分泌特性常因环境因子胁迫而改变。根系能够对环境做出生理反应, 以适应不断变化的外界条件。例如, 通过根系分泌而活化和吸收土壤中的矿质元素, 通过渗透调节和弹性调节而增强对于干旱环境的适应。当土壤条件有利时, 许多根全年均可进行生长。对果树根系进行研究, 可深入了解果树对不良环境的适应性, 提高果树对土壤养分、水分的利用率, 准确预测养分供应水平, 为进行抗性育种提供理论和技术指导。

以往的研究更多地集中于观测苹果根系的生长动态及环境因子对根系生长发育的作用, 大量田间根系生长的资料只是在进行其他目的研究时而附带获取的。许多研究需要改变土壤或根系的培养基质, 从而使根系正常伸长和分布的空间发生改变, 在这种情况下, 表现为没有与其他植株发生竞争、可能存在或者缺乏某些特异的土壤微生物, 研究结果虽有趋向性, 但缺乏规律性, 因此, 对这些研究所得的结果需要做谨慎的解释。以干物质重量为基础的地上部/根重比率, 常不能提供希望得到的根部对植株生长发育的效应, 所以, 在研究根系对植株生长影响时, 宁可侧重根系在土壤剖面的分布, 而不宜过多考虑单位面积根系总重。同一范围的许多根群常常发生木质化或木栓化, 它们不能被认为具有吸收作用的部分, 因此, 依据直径简单地把根系划分为不同等级的做法, 很难对根系活力做出肯定的结论。

土壤管理措施能够通过根系直接影响到果树的发育状态和生产水平。近年来，越来越多的研究从土壤学、植物营养学、根系生理学、根系生态学、根际学、病理学、土壤酶学等角度，研究果树根系与环境的作用及其与地上器官的相互关系，试图更好地解决果树生产中的理论和实际问题。随着现代生物学理论、生物学研究手段和生物技术的不断

进步，果树根系与环境的关系将得到进一步的研究和阐明，为果树生产提供理论依据。

第一章 苹果根系的分类、演化与解剖结构

按照传统的分类方法,苹果根系由骨干根(主、侧根)和须根(吸收根、延长根、输导根、过渡根)组成。而综合考虑根系形态、功能特征及生理特性,苹果根系可划分为两大类:一类是黄褐色具有次生结构的木质化根,主要行使固定、储藏和输导水分与养分的功能;另一类是具有初生结构的白色新根,它依附于其他各类根上,具有独立的特性和功能。白色新根是根系的主要活性部位,又称活跃根,矿质营养的吸收、有机物质及细胞分裂素的合成等都要由新根来完成。这两大类根按形态、结构、功能、演化方向及寿命的差异又可划分为不同类型。

第一节 根系的分类及演化

一、初生根(新根、活跃根)的分类及演化

(一) 生长根

生长根又称延长根,其长度在5mm以上,主要用于扩展根系分布范围和发生各级侧根,同时具有一定的吸收合成能力。这类根可进行不同程度的加粗生长,能够产生次生结构。根据其生长强度及次生生长的不同又可分为以下三种。

1. 迅速生长根

生长势最强,生长长度一般在4~5mm以上,最长可达二十多厘米,直径为0.8~2.1mm,平均1.5mm,形似豆芽。这类根具有极强的顶端优势,整个生长季都可延伸生长,若处于极性部位并有良好营养,越冬后第二年春仍可延续生长。随着其前端的延伸,后部(4~5cm处)初生皮层栓化变褐后逐渐脱落,根直径锐减,成为过渡根;皮层脱落后进行次生加粗生长,形成强势输导根和不同类型的骨干根。盆栽树的迅速生长根一年中可伸长60cm以上,至少20cm,直径在3mm左右。在其伸长生长的同时,伸长区后部开始产生各种不同长势的侧根,输导根产生不定根。如果伸长生长太旺盛(如徒长根),则明显抑制后部侧根的发生;反之长势缓和,则分根量加大。迅速生长根可能与地上部的长梢相对应,是碳氮化合物、生长素和赤霉素的分配中心。迅速生长根多发生于较粗的骨干根或断根的愈伤组织,新定植的一年生树除老根剪口外,主要在根颈下的主轴上发生。

2. 缓慢生长根

生长势弱于迅速生长根,长度一般为1~4cm,2~3cm居多,直径为0.5~0.8mm,平均0.6mm,外形细长;其伸长生长较弱,顶端优势不明显。盆栽条件下一年中伸长

生长一般在 20cm 以内，有次生加粗，直径为 1~3mm，以后仍可进行有限的加粗生长，进而发育成弱势输导根。这类根无论其初生生长状态还是次生加粗状态，都可进行大量、多级次分根，逐渐形成一个扇形的“根组”。缓慢生长根主要发生于老根、迅速生长根和强势输导根，也可以从生长势较强的同类根上发生，若其处于极性部位具有良好营养，也可有与迅速生长根相似的伸长和加粗生长。

3. 吸收生长根

它是生长根中长势最弱的一种，长度为 0.5~3mm，直径 0.3~0.6mm，平均 0.5mm，外形纤细；其皮层一般半个月左右即死亡（但多不脱落），从而成为具次生结构的临时性输导根；它的加粗生长极其有限，直径一般在 1mm 以下。即使处于强势或极性部位，也难以转化为较粗的输导根；因其粗度较小，暂且将它称为“次生根轴”。但是，这类根在初生状态和木质化后，都可发生大量的吸收根，是吸收根的主要发生部位。因此，从某种意义上说，它是“吸收根的母根”，兼有吸收和延长生长的双重功能。吸收生长根主要发生于缓慢生长根或弱势输导根上，迅速生长根、老根上也有少量发生。因此，从各类根着生依附的关系上来讲，迅速生长根一般为一级根，缓慢生长根、吸收生长根则依次为二级、三级根，其最大的共同点是具有次生结构。

(二) 吸 收 根

吸收根长势最弱，长度小于 5mm，直径为 0.3~0.5mm，只具初生结构，很快初生皮层变褐，功能变弱，20 天后死亡脱落，不能发育成具有次生结构的根，但随着死亡又不断发生更新。与生长根相对应，它的功能主要是吸收同化养分，在功能上与地上部的短枝叶片相似。吸收根主要发生于吸收生长根或次生根轴上，其发生量的多少、长势因其母根的年龄、势力不同而有差异。有关初生根的分类、发生部位见表 1.1。

表 1.1 初生根的发生部位（王东升 1991）

根 类	部 位
迅速生长根	一年生树:根颈下主轴,强势输导根剪口,迅速生长根及其次生根 幼树:强势输导根前端,迅速生长根分根处 成龄树:强势输导根中后部
缓慢生长根	主要部位:迅速生长根及强势输导根 次要部位:缓慢生长根及弱势输导根
吸收生长根	主要部位:缓慢生长根及弱势输导根 次要部位:迅速生长根及输导根
吸收根	基本上都发生在吸收生长根及次生根轴上,缓慢生长根及弱势输导根上有少量发生

二、次生根（老根）类型、发根能力和根系更新

生长根发生木质化和栓质化后可演化为次生根，其中迅速生长根当年发育成强势输

导根，并进一步形成多年的永久性输导根；缓慢生长根当年发育成弱势输导根，3~5年后逐渐衰亡；吸收生长根次生化后形成次生根轴，1~2年后死亡。苹果根的类型及演化可见图 1.1。

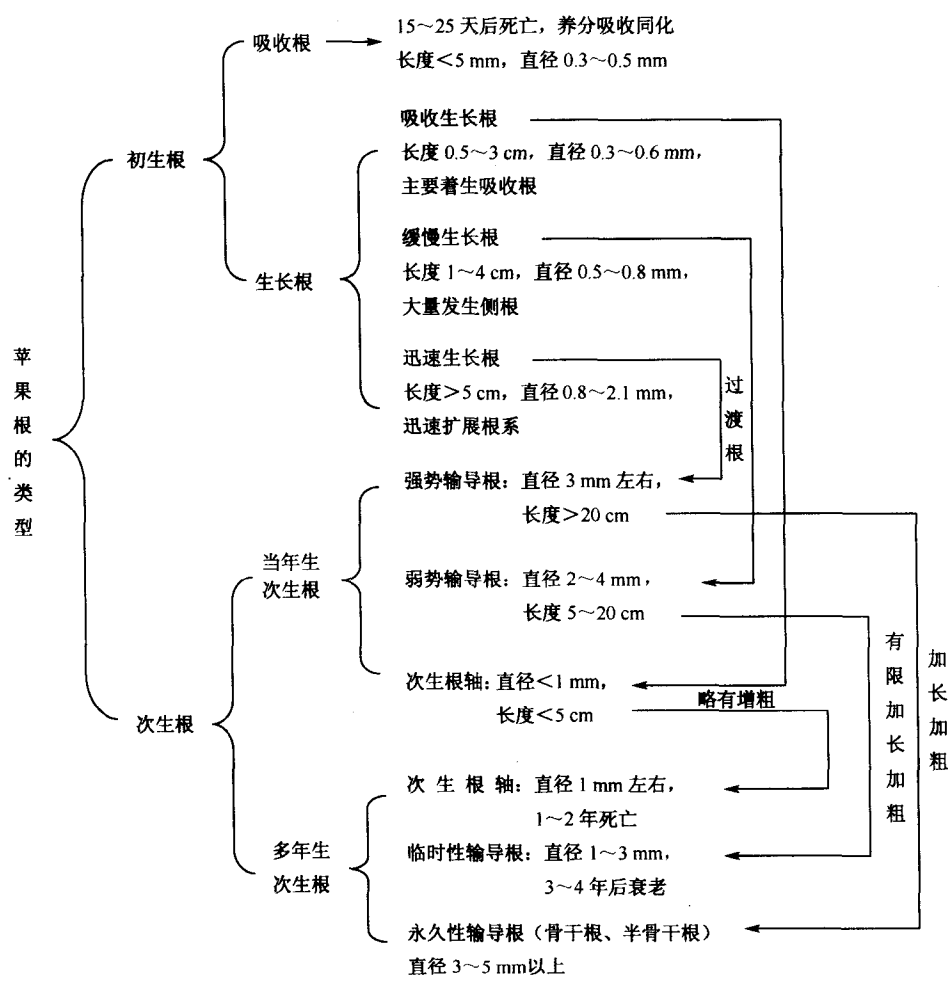


图 1.1 苹果根的类型及演化

1. 次生根轴

由吸收生长根发育而来，次生根轴在几个月或一年内大量发生吸收根，且所发吸收根活力较强。次生根轴上的根大约以 15~25 天为一周期不断更新，以后发根能力减弱，且吸收根变短（1mm 左右），死吸收根比例增加；大约 2 年左右，随着其上吸收根的死亡脱落，根轴逐渐变秃并最终死亡；如果树势较弱或条件不适，一年后就逐渐失去发根能力。

2. 弱势输导根

由缓慢生长根转化而来，其上主要着生吸收生长根及次生根轴。随着次生根轴的死

亡，它可以通过不断发生吸收生长根而更新，使“根组”内的吸收根量相对稳定，但一般 2~3 年后分根能力减弱，随着次生根轴的死亡逐渐光秃，成为临时性输导根；发根能力及维持年限受树势及土壤条件等多方面的影响，此时需要将整个根组更新。

3. 强势输导根

由迅速生长根发育而来，最后形成永久性输导根（半骨干根、骨干根），其上可以分生各种生长根及相应的次生根，且幼树和年龄较小的输导根前端能迅速生长使根延伸；随着输导根年龄的增加，发生侧根特别是缓慢生长根和吸收生长根的能力也减弱，并渐趋光秃；此时，老根后部（主要在其侧根基部或愈伤组织的皮孔处）会发生长势较强的迅速生长根而进行向基更新，这种更新多发生在植株代谢最活跃的夏季（5~7 月），然后迅速生长根再延伸扩展，并经多级多次分支，产生各类生长根和吸收根。

第二节 当年生新根的解剖学特征

一般来说，迅速生长根为主根或一级侧根，缓慢生长根、吸收生长根和吸收根依次为二级、三级、四级侧根。

（一）迅速生长根

迅速生长根中柱鞘由一层薄壁细胞组成，横切面上径向壁长为切向壁的 2.0~2.5 倍，初生木质部与初生韧皮部相向排列，原生木质部为 3 或 4 束，故为三原型或四原型中柱（图 1.2a）。内皮层一层，凯氏带不明显，该层细胞的径向壁、横壁、外切向壁在根进行次生长时往往要加厚。内皮层外为 ϕ 层（ Φ 层），细胞大小不等，形态不一，该层细胞的径向壁、横壁均为木质素强烈加厚，像希腊文的 Φ 字母，故称之为 Φ 层（图 1.2a）。从切向切面来看， Φ 层细胞极像机械组织（图 1.2b），使 Φ 加厚的物质为木质素与纤维等机械组织，与使次生壁加厚的物质的性质一致。电镜观察结果亦表明， Φ 层加厚的中间仍为果胶质的中层和纤维素的初生壁，因此 Φ 细胞在苹果根的幼嫩时期可能起支持作用。

皮层薄壁细胞由 9~12 层组成，细胞在横切面上为圆形，纵切面呈长方形（图 1.3b），体积大，液泡大，胞间隙也大。表皮细胞排列紧密，呈长方形，比皮层细胞要长（图 1.3c），绝大部分表皮细胞外壁都外突形成根毛（图 1.3d）。

（二）过渡根

迅速生长根在其次生长开始以后， Φ 层以外的部分变形、脱落，露出变褐的内皮层，脱落处根直径锐减而成为过渡根。过渡根初生木质部和初生韧皮部间的薄壁细胞已恢复分裂能力，成为维管形成层的一部分，形成片段状的形成层（图 1.2b）。这些片段状的形成层向两端扩展，在到达中柱鞘细胞（原生木质部外侧）时，对着原生木质部的

这些中柱鞘细胞也恢复分裂能力成为形成层的另一部分，这两部分合在一起称为维管形成层。维管形成层产生以后，主要进行切向分裂，向外产生次生韧皮部，向内产生次生木质部，同时向内和向外分别产生木射线和韧皮射线，合称维管射线，于是过渡根就发育为强势输导根或骨干根了。

(三) 当年生强势输导根

当年生强势输导根平均直径 3mm 左右，维管形成层能不断地进行切向分裂，产生大量的次生木质部，导管多，口径大。初生韧皮部或次生韧皮部的一些细胞的次生壁不断木质化加厚，形成韧皮纤维（图 1.2c、d）。

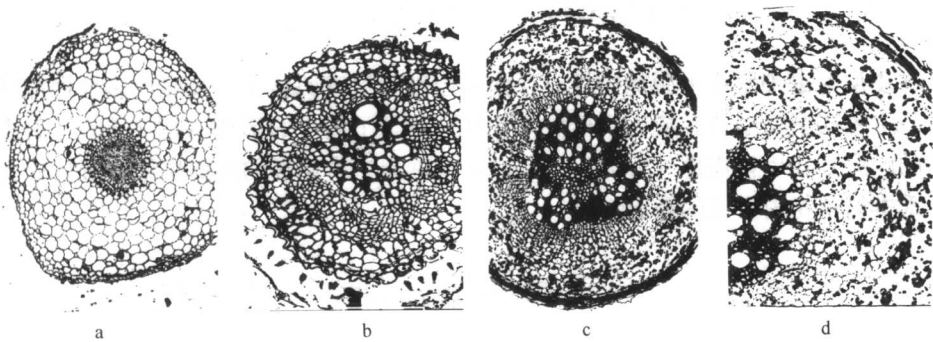


图 1.2 迅速生长根、过渡根及强势输导根解剖结构

a. 迅速生长根，72×；b. 过渡根，145×；c. 强势输导根，145×；
d. 图 c 的部分放大，示木栓层、韧皮纤维、次生木质部等，145×

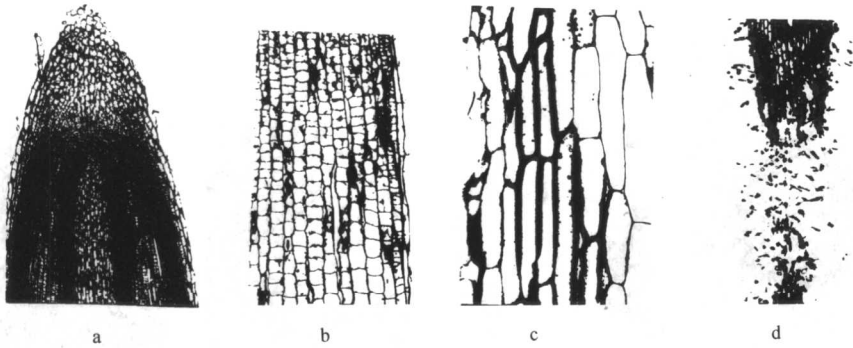


图 1.3 迅速生长根纵切面解剖结构

a. 迅速生长主根根尖，72×；b. 伸长区示表皮细胞的长度，145×；
c. 成熟区 Φ 细胞切向切面，示 Φ 细胞横壁、径向壁加厚，290×；d. 成熟区，示根毛分布

中柱鞘细胞在次生长开始后全面脱分化，恢复分裂能力而形成木栓形成层，过程如下：①中柱鞘细胞切向分裂一次，形成内外两层细胞；②外层细胞再进行一次切向分裂，形成三层；③中间的一层细胞再进行一次切向分裂形成四层细胞（图 1.4）。从外