

生命科学专论

原理与应用

根系生物学

严小龙 主编
廖红年 副主编



科学出版社
www.sciencep.com



根系生物学

原理与应用

严小龙 主 编
廖 红 年 海 副主编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书系统地介绍了植物根系的主要类型、根的结构及其功能,阐述了不同类型根系的发育过程、调控机理以及环境条件对根系发育的影响,探讨了植物根形态、根构型、根系分泌物等根系特性与养分有效性的关系及其定量分析方法,讨论了根瘤、菌根等根系共生系统的形成过程、影响因素以及它们在生态系统中的营养作用,论述了根系性状遗传改良的原理及其应用途径。全书以作者和有关实验室多年来的根系生物研究成果为依据、结合国内外相关研究进展编著而成,反映了根系生物学的最新研究成果,对该领域的研究和应用工作有一定参考价值。

本书可供植物学、植物营养、土壤、农学、园艺、植保、林学和生物学等专业的高校师生以及科研和生产部门的科技人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

根系生物学:原理与应用/严小龙主编. —北京:科学出版社, 2007
ISBN 978-7-03-019035-2

I. 根… II. 严… III. 根系-生物学-研究 IV. Q944.54

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2007)第 077126 号

责任编辑:霍春雁/责任校对:李英莹

责任印制:钱玉芬/封面设计:耕者设计工作室

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>

天时捷色印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2007 年 9 月第 一 版 开本: B5 (787 × 1092)

2007 年 9 月第一次印刷 印张: 19 3/4

印数: 1—2 000 字数: 397 000

定价: 80.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换〈双青〉)

前 言

根系生物学是一门新兴学科,近年来发展迅速,不断涌现出令人兴奋的研究结果,并蕴藏着巨大的学科发展潜力。但迄今国内外尚未有关于根系生物学的专著。十多年来,本书作者及其合作者在国家科技部“973”项目、国家自然科学基金和美国 McKnight 基金等资助下,开展了根系生物学原理及其在植物营养学中的应用研究,取得了一定的研究进展,深感有必要撰写一本关于该学科的系统专著,以介绍作者和国内外有关实验室关于根系生物学的研究成果,为在我国进一步开展该领域的研究和应用工作提供参考。

本书由严小龙、廖红、年海等编著。全书共分六章,第一章介绍了植物根系的主要类型、结构、功能及其生长特性,由严小龙执笔;第二章阐述了主根、侧根、不定根、根毛等的发生发育过程及其调控机理,由王金祥执笔;第三章探讨了植物根形态和根构型与养分有效性的关系及其定量分析方法,由廖红、严小龙执笔;第四章探讨了根系分泌物特性与养分有效性的关系及其定量分析方法,由沈宏执笔;第五章讨论了根瘤、菌根等根系共生系统的形成过程及其在生态系统中的营养作用,由廖红执笔;第六章论述了根系性状遗传改良的原理和各种应用途径,由年海、杨存义、王秀荣执笔。全书以作者所在实验室多年来的根系生物研究成果为依据、结合国内外相关研究进展编著而成,为此谨向本实验室的师生和国内外同行的辛勤劳动表示衷心的感谢。

在编著本书的过程中,得到了刘耀光教授、吴平教授、王小菁教授等的帮助和支持,张福锁教授、李晓林教授等对本书的撰写提出了宝贵意见,王占义、翟志扬、刘鹏等同学帮助绘制了部分图表,一些同行提供了未发表资料和图片,在此一并表示感谢。

本书涉及的作者的研究结果得到了国家科技部“973”项目、国家自然科学基金重点项目、美国 McKnight 基金会国际合作作物研究项目等的资助。本书由国家科学技术学术著作出版基金资助出版。

作 者

绪 论

俗话说：根深叶茂，这是长期以来人们对自然界植物生长的一般认识。不过，很少人对这句成语所蕴含的科学意义“刨根问底”。比如说，为什么有些植物根深、有些植物根浅？是否根深就一定会叶茂、根浅就会叶稀？植物能否根据需要深根变浅、浅根变深？影响植物根系深浅的内因是什么、外因又是什么？除了根系深浅变化以外，植物根系的类型、大小、形态、构型以及分泌活动等特性是如何形成的？这些特性能否随不同的生长环境而变化？这些变化如何影响根系对养分、水分的吸收利用及其对不良环境的适应性？其原理是什么？这些原理对植物资源保护利用、农作物产量和品质的改良等应用工作有什么指导意义？

这些问题，还有关于根系更多的其他问题，就是根系生物学要研究的内容。十九世纪以来，科学技术日新月异，其中包括植物科学在内的生命科学更是突飞猛进。遗憾的是，作为植物不可或缺的一部分，根系总是埋藏在黑暗的土壤之中而鲜为人知。由于研究难度和人们的认识水平等原因，人们一直以来对植物研究的重点大都在地上部，而对根部的研究不太重视。然而，“万物土中生”，根系是连接土壤与植物地上部之间物质交换的重要桥梁，而且一个强壮的根系是支撑和哺育蓬勃茂盛株冠的基础。不了解根系在土壤中的发生发育，我们不可能全面地理解植物地上部的生长发育现象；不知道根系在土壤中的生理过程，我们就很难完整理解植物地上部的生理功能。因此，我们必须深入研究植物根系的生物学特性，才能全面地了解植物的整体生物学特性及其功能，从而为保护和利用植物资源、提高作物生产力提供重要的理论依据。

根系研究一直以来只是作为植物生物学的一部分。大约在十多年前，国外对植物根系的专门研究日趋重视，从而兴起了一门新的前沿学科——根系生物学（root biology 或 radical biology）（Flores et al. 1998）。从此根系生物学的研究如火如荼，从根系的形态学到生理学，从根系的发育生物学到分子生物学，从根系性状遗传改良到根系综合利用，均开展了系统深入的研究。其中如下几个方面的研究工作是人们的关注重点：

首先是关于根系形态构型的原位观察测定和定量分析研究。由于植物根系形态构型十分复杂，且埋藏在不透明介质中，难以进行实时定位观察和测定，因而根形态构型的定量研究一直是根系生物学研究的难点之一（Lynch 1995）。随着现代测量和计算机技术的发展和研究方法的突破，根形态构型的定量研究已成为可能，并已取得了一定的突破。就根系的原位观察而言，继根室、微根室等经典

的根系观测方法后,人们创建了营养袋纸培系统、分层式磷控释砂培系统等根系栽培系统,结合计算机扫描及图像分析技术,将二维观测与三维观测相结合,为定量研究根构型提供了很大的方便(Liao et al. 2001)。国外有人将计算机断层显像、核磁共振成像等先进技术应用到根系研究中,这为获得根形态构型的原位参数提供了更有力的工具(MacFall 1998)。然而,虽然可以取得根系的原位参数,但目前尚无较好地定量描述植物根系形态构型的数量化指标。因此人们试图通过拓扑学模型、分形几何等方法去描述植物根系的形态构型特性,在一定程度上能定量地分析植物根系的形态构型特性及其与养分吸收的关系(Fitter 1996; Nielsen et al. 1997)。但是,根形态构型的定量分析不是由一个或个别可测量的参数所能确定,而是需要较多的直接和间接的试验数据,借助一定的模型研究才能得到比较理想的结果。因此,建立计算机数学模型来模拟仿真根形态构型是近年来的研究热点。美国宾州大学 Lynch 教授实验室开发了一个专门用于研究根构型与养分吸收效率的计算机模型软件“SimRoot”(Lynch et al. 1997)。该模型可以模拟不同土壤养分状态、不同植物密度等条件下的根构型特性及其与养分吸收效率的关系,是定量描述植物形态根构型方面很有前途的一种手段(Rubio et al. 2001)。不过,SimRoot 在根系数据结构构建、构型参数生长计算以及三维图形显示方面尚有一定的不足,亟待改进和更新,华南农业大学根系生物学研究中心以直根系与须根系作物大豆与水稻为代表材料研制出一套集根系原位观测、数字图像重建、计算机建模为一体的根系动态模拟与仿真系统,建立了我国目前惟一的根系生长原位观测温室系统,为根构型的定量分析创建了重要的研究平台(廖红等 2001; 罗锡文等 2004; 朱同林等 2006)。

其次是关于根系的发育生物学和分子生物学基础研究。根系具有胚后发育的特点,因此根系生物学的核心科学问题是环境信号对根系发生发育的调控,其中包括:根系对水分、养分胁迫信号感受、转导与其他信号途径的(如激素信号途径)互作;根系趋水性与趋肥性的分子与发育生物学基础;根系水分、养分高效利用系统相关基因的表达、调控与关键节点等。近年来这方面的研究取得了较大的进展,其中较为经典的工作是利用拟南芥为材料研究根系对 NO_3^- 的趋向性,发现侧根的趋向性反应是基因调控的结果,并且确定了一个由 NO_3^- 诱导表达的基因——ANRI (Zhang and Forde 1998)。据认为该基因是通过编码 MADS 基因家族中的某些转录因子而影响侧根的趋向性,并可能通过 ABA 信号途径进行调控。此外,人们用拟南芥研究了磷饥饿信号植物根系发生发育的调控机理,发现磷信号与激素(如生长素、细胞分裂素等)信号之间存在着一定的相互作用,但仍未明确信号感受与转导的具体途径及与激素作用的关键节点(Martin et al. 2000)。研究清楚这些问题,可丰富植物营养学、胚后发育生物学等学科的基础理论,从而带动研究复杂性状功能基因组学、代谢组学、营养组学等前沿学科的

发展。

最后就是养分高效和高产相关重要根形态构型指标的确定及其生理与遗传基础研究。从农业生产的角度来看,一个优良的作物品种应拥有合理的根系性状,才能有效地利用土壤储蓄的水分和养分,从而实现地上部的优良性状(株型、叶型、光合效率、收获指数等)。以作物磷效率的遗传改良为例,已有较多的研究结果表明,植物在磷效率方面存在显著的基因型差异,可以应用遗传育种方法予以改良(李继云和李振声 1995; 严小龙和张福锁 1997)。通过遗传育种途径来改良作物对磷的吸收利用效率已有一些尝试,但由于未能找到密切相关的形态和构型指标,也不明确有关性状的生理和分子生物学机理,以致在选育工作中还存在着一定的盲目性,因而选育效率不高。随着现代遗传学和生物技术的进展,分子标记、基因克隆等技术已应用于作物产量、品质、抗病性等重要性状的遗传基础研究和遗传改良,并且在作物育种中的应用前景越来越广阔,其中在作物根系性状的遗传改良中也应有很大的潜力。实际上,已有研究结果显示很多植物根系性状与磷效率高低密切相关,而且是可遗传的性状,因而可作为磷效率遗传改良的重要指标(Zobel 1996; Zhao et al. 2004)。应用分子标记技术对菜豆进行的研究表明,一些根系形态和构型特性是植物对低磷胁迫适应性变化的遗传特性,而且控制这些特性的数量性状基因座(QTLs)与控制菜豆田间磷吸收效率的QTLs连锁,从而从分子水平上证实菜豆根系形态和构型与磷吸收效率密切相关(Liao et al. 2004; Yan et al. 2004)。然而,磷胁迫诱导根形态构型变化相关基因的精确定位和克隆工作尚鲜有报道。因此,目前首要的关键工作应是揭示与磷吸收利用效率密切相关的根形态构型指标,并对相关基因进行精确定位和克隆,寻找到相应的分子标记或关键目标基因,从而为应用分子标记辅助选择(MAS)、转基因等现代生物技术改良作物的磷效率打下基础。

我国是农业大国,根系生物学研究意义重大。今后应系统开展植物根系生物学基础研究,深入了解植物的整体生物学特性及其功能,从而为保护和利用植物资源、提高作物生产力提供重要的理论依据。

目 录

前言

绪论

第一章 植物根系概述	1
第一节 根系的主要类型	1
第二节 根的形态结构	3
第三节 根系的主要功能	13
第四节 根系的向性生长	22
第二章 植物根系的发育及其调控	30
第一节 主根的发育及其调控	30
第二节 侧根的发育及其调控	43
第三节 不定根的发育及其调控	54
第四节 根毛的发育及其调控	62
第三章 植物根形态构型的营养特性与定量分析	72
第一节 根系形态构型的基本概念	72
第二节 养分有效性对根系形态构型的调控	75
第三节 根系形态构型特征与养分吸收	95
第四节 根系形态构型的定量描述与分析	101
第四章 根系分泌物的营养特性与定量分析	115
第一节 根系分泌物种类与性质	115
第二节 根系的分泌过程及其调节机理	122
第三节 根系分泌作用与植物矿质营养	134
第四节 根系分泌物研究方法	147
第五章 根系共生系统与养分吸收	158
第一节 根瘤共生系统与氮营养	158
第二节 菌根共生系统与养分吸收	194
第六章 根系性状的遗传改良	218
第一节 根系性状的遗传改良潜力	219
第二节 根系性状的常规遗传改良	222
第三节 根系性状的生物技术改良	236
主要参考文献	279

第一章 植物根系概述

根 (root) 是植物体的地下部分。对于大部分高等植物, 根一般生长在土壤中, 是植物长期适应陆地条件而形成的一个重要器官, 具有锚定植株、吸收输导土壤中的水分养分、合成和储藏营养物质等生理功能。根的发育过程比较复杂, 而且因不同种类的植物和环境条件而异, 从而形成了不同的根系类型、形态结构、生理功能及生长特性。

第一节 根系的主要类型

植物根的总和称为根系 (root system)。种子植物的根系一般分主根系 (tap root system) 和须根系 (fibrous root system)。此外还有一些特殊的根系类型。

一、直根系

大部分双子叶植物 (dicotyledonous plants 或 dicots), 如大豆、油菜、拟南芥等的根系为直根系。直根系植物种子萌发后, 首先产生胚根 (radicle), 进而发育为初生根 (primary root)。对于直根系植物, 初生根逐渐发育为主根 (main root 或 tap root), 然后在主根再分化出侧根 (lateral root)。侧根上面还可以进一步分化出次级侧根 (next-order lateral root), 如二级侧根 (second-order lateral root)、三级侧根 (third-order lateral root) 等。长出各级侧根的根 (主根或侧根) 有时候也称母根 (maternal root)。此外, 直根系在一定条件下也会在上胚轴 (epicotyl)、下胚轴 (hypocotyl)、茎、叶或老根上长出一些根, 由于这些根发生的位置不确定, 所以称为不定根 (adventitious root)。

直根系的重要特征是主根和侧根区别明显, 主根粗大而长, 而且具有强烈的向地性, 总是垂直向下生长; 侧根则相对较短而细, 一般沿一个角度围绕着母根生长。这样就形成了主根垂直向下、侧根沿一个角度向四周生长的“伞状”根系 (图 1-1a)。这种根系往往生长得较深, 其深扎的主根有利于吸收深层土壤的水分, 周边分散的侧根容易吸收土壤表层的有效养分, 因而是一些农作物根系的理想根构型。

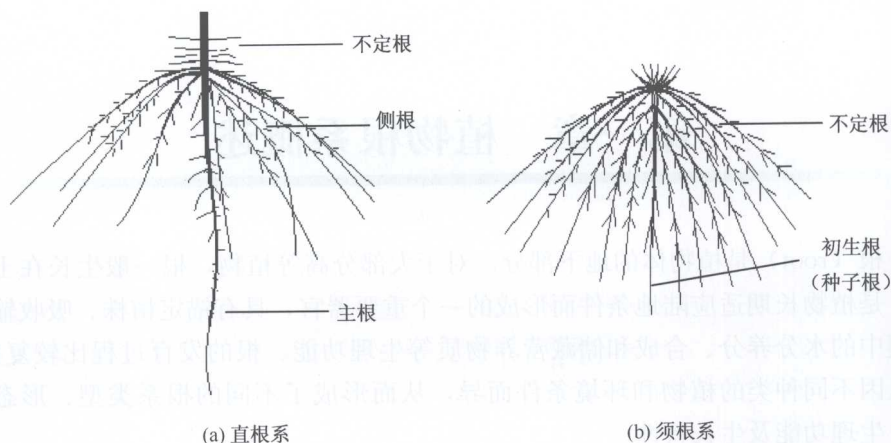


图 1-1 植物根系示意图

二、须根系

大部分单子叶植物 (monocotyledonous plants 或 monocots), 如水稻、小麦以及葱、蒜、百合等的根系为须根系。对于须根系植物, 种子萌发后也会产生初生根, 也称种子根 (seminal root)。但是初生根一般会退化甚至消亡, 同时在茎的基部分化产生大量细小而且均匀的不定根。不定根上面也可以进一步分化出次级侧根。

须根系的重要特征是众多的不定根无主次之分, 因而根系呈须状, 因此称之为须根 (图 1-1b)。须根系由于没有主根, 其不定根和侧根一般都向周围生长, 因此整个根系往往分布得较浅, 而且根的分布密度较大。这样有利于吸收土壤表层的有效养分, 但对吸收深层土壤的水分不利。但是也有例外的情况, 例如在黄土高原上, 小麦的须根系在极端干旱的条件下可以深扎到 2—3m 的土层中, 说明根系的深浅可以在一定程度下受到环境条件的调节。

三、特殊根系类型

除了典型的直根系和须根系以外, 植物根系还有一些特殊的结构类型, 例如膝根 (knee root)、板根 (buttress root 或 tabular root)、簇生根 (cluster root 或 fascicled root)、念珠根 (moniliform root)、通气根 (pneumatophores) 以及支柱根 (prop root 或 stilt root) 等 (图 1-2)。其中一些特殊根系的结构特点及

其功能将在本章第三节详细描述。

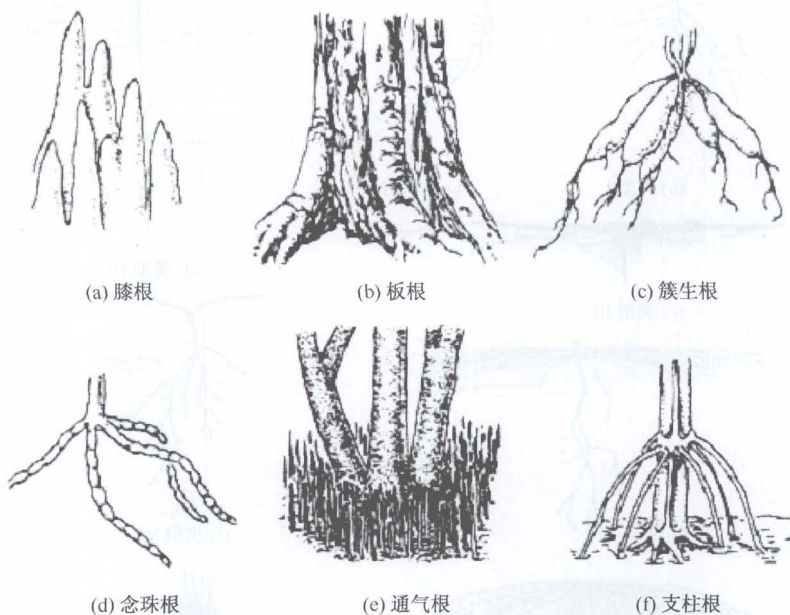


图 1-2 植物根系的一些特殊类型

四、根系类型的分类

为了便于观察和研究, Cannon (1949) 试图对不同的根系进行分类, 他建议将根系分成十种不同类型 (图 1-3)。这种分类有一定的意义, 但是由于根系的结 构太复杂, 而且受环境影响极大, 这种分类系统实际应用起来比较困难。因此人们至今仍然沿用直根系、须根系和特殊根系类型这种简单的分类系统。

第二节 根的形态结构

尽管植物根系千差万别, 但是到个体水平上的根形态结构却有一定的共性。下面分别从根的分区和根的结构来讨论根形态结构的一些基本特征。

一、根的分区

无论是哪一种类型的根系, 根在个体水平上可分为主根、侧根和不定根三大

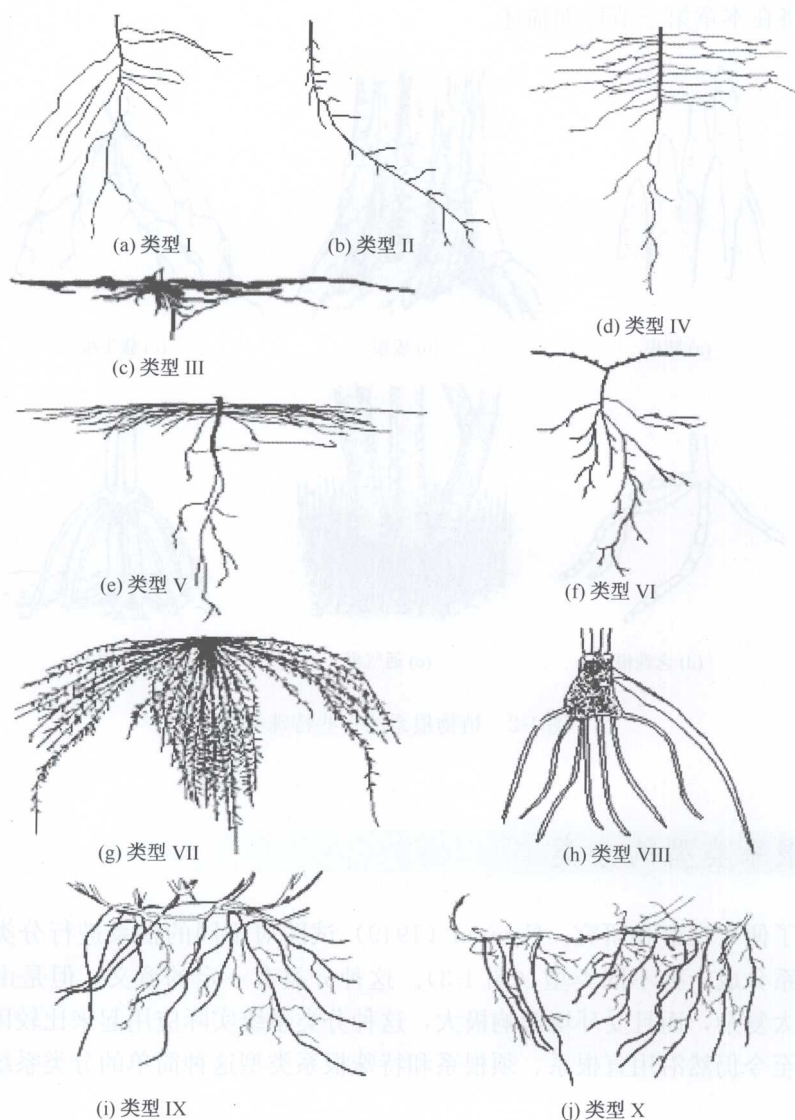


图 1-3 植物根系的分类系统 (Cannon, 1949)

类。从外部表现形态来看，主根、侧根和不定根是基本一样的，一般可分根尖 (root tip)、根体 (root body)、根基 (root base) 等几大区域 (图 1-4)。

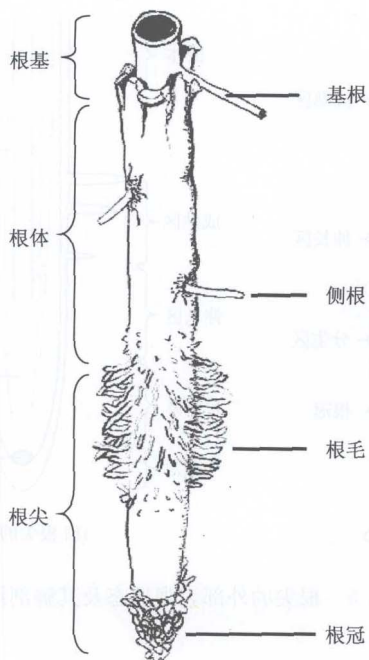


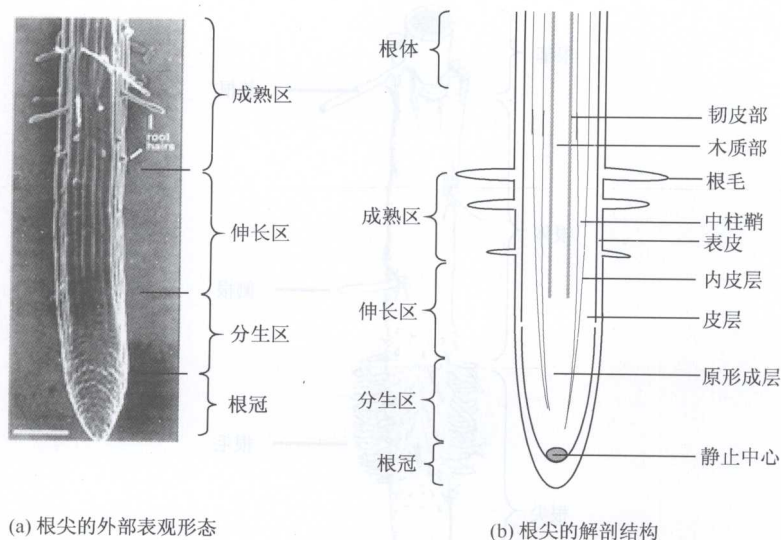
图 1-4 幼根的外部表现形态及其分区

(一) 根 尖

根尖是指根的顶端到着生根毛的这一段区域，是每条根生长最活跃的部分。根尖可再分为根冠（root cap）、分生区（meristematic zone）、伸长区（elongation zone）和成熟区（maturation zone）等四个部分（图 1-5）。

1. 根冠

根冠是指根尖顶端呈帽状结构的组织。如图 1-6 所示，根冠由多层排列不规则的薄壁细胞组成，外层的细胞排列疏松，称为根冠外周细胞（peripheral cell）；内层的细胞排列稍为紧密，并与根的顶端分生组织相连，这部分细胞成为柱细胞（columnar cell）。据认为根冠主要有三个功能。一是保护根尖的顶端分生组织。根尖生长时，根冠外层细胞不断解体和脱落，形成一个保护罩，使根尖不直接暴露在土壤中仍能正常生长。根冠内侧的根尖顶端分生组织不断进行细胞分裂来补充根冠细胞的消耗，从而使根冠始终保持一定厚度的帽状结构，保护根尖顶端分生组织，所以这部分细胞有时也称保护细胞或边缘细胞（border cell）。



(a) 根尖的外部表现形态

(b) 根尖的解剖结构

图 1-5 根尖的外部表现形态及其解剖结构

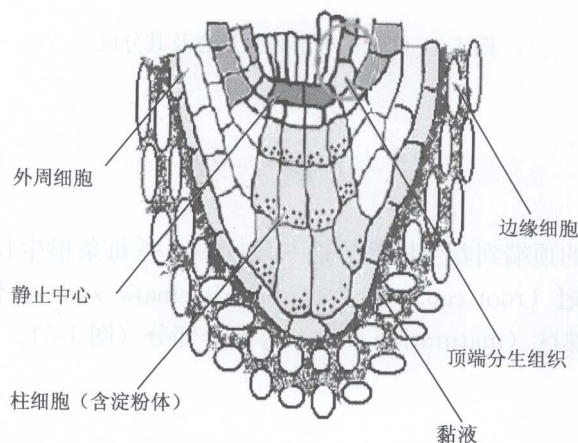


图 1-6 根冠的解剖结构

根冠的另一个功能是分泌黏液 (mucilage)。根冠外层细胞的细胞壁上有丰富的黏液，其分布可以从根冠一直延伸到成熟区。黏液的主要成分是果胶等多糖类物质，并伴有氨基酸等活性物质。据认为这些黏液是在根冠细胞的原生质体内合成，储存在细胞高尔基体囊泡中，然后与质膜融合并分泌至细胞壁中，最后释放到根冠细胞外壁而形成了黏液鞘 (mucilage sheath)。黏液除了可以润滑根冠、

减少根尖在土壤生长时的磨损以外,还有促进根际微生物生长、活化与螯合一些营养物质等功能(关于黏液等根系分泌物的营养作用将在第四章作详细介绍)。根冠还有一个功能是感受重力,控制根的向地性生长。观察发现根冠的柱细胞中通常存在着淀粉体(amyloplast),又称重力石(statoliths),这是根对重力反应的一种平衡物质,与生长调节物质(如生长素等)和合成与运输有关,因而可能参与了调节根的向地性生长(关于淀粉体对根向地性的调节作用及其机制将在后面作详细介绍)。

2. 分生区

根的分生区也称生长锥(growing cone)或生长点(growing point),是根生长活跃的部位。根分生区全部由分生组织细胞组成,具有极强的分裂能力,产生大量的新细胞,这些细胞一部分用于补充根冠解体和脱落的细胞,另一部分用于发育分化为根的各种组织结构。

根分生区由顶端分生组织(apical meristem)细胞及其后面相邻的细胞组成。顶端分生组织位于根冠之后,由活跃分裂的原始细胞及其衍生细胞组成,也称原分生组织(promeristem)。种子植物根尖的顶端分生组织通常有两种类型,一种类型是由三层明显不同的原始细胞组成,它们分别发育成维管柱、皮层和根冠;另一种类型是由分层不明显的原始细胞组成,这些细胞可以发育成根内的各种结构。

在顶端分生组织后面的相邻细胞中,一部分细胞分化为初生分生组织(primary meristem),包括原表皮(protoderm)、基部分生组织(ground meristem)和原形成层(procambium)三个部分。原表皮位于最外层,细胞呈长方体,以径向分裂为主,最后发育成为表皮(epidermis);基部分生组织位于中间,细胞体积大,呈多面体形,可沿各个方向分裂,最后形成皮层(cortex);原形成层位于内侧,细胞小,呈长圆柱体形,最后发育成为中柱(stele),或称维管柱(vascular cylinder)。

观察发现在根尖分生区靠近根冠的一端有一团原始细胞,既不分裂也不分化,基本上处于不活动状态,所以这一区域被称为静止中心(quiescent center)。在早期发育的胚根和幼根侧根原基中不存在静止中心,但是随着根的生长,静止中心逐渐形成。静止中心的有丝分裂频率明显降低甚至停止分裂,但并非没有分裂能力,当根尖受伤害时,静止中心可以恢复细胞分裂,重新形成分生组织细胞。因此静止中心被认为是根尖再生细胞的后备,也可能是一些激素的合成场所。

3. 伸长区

伸长区紧接于分生区后面,是分生区细胞发育分化的结果。伸长区中的细胞已基本停止分裂,但细胞生长并未有停止,细胞液泡化程度加强,细胞显著伸长,是原来细胞的几倍甚至几十倍;细胞体积也在不断扩大,结果导致这一部分根区域的迅速伸长和增粗。根的生长是分生区和伸长区共同作用的结果,而根的纵向生长则主要是伸长区的延伸,推动根尖在土壤中的生长。同时,伸长区的细胞也开始分化,逐渐形成原生木质部(protoxylem)导管和原生韧皮部(proto-phloem)筛管。

4. 成熟区

成熟区位于伸长区的后面,由伸长区细胞分化而成,该区的各部分细胞停止伸长生长,分化出各种成熟组织,因此该区也称分化区(differentiation zone)。对于大部分种子植物,成熟区的特征是表皮上有根毛产生,所以该区亦称根毛区(root hair zone)。根毛是根表皮细胞向外突出、顶端封闭的管状结构物,是根系吸收水分和养分的重要部位。关于根毛的发生发育及其对植物根系养分和水分吸收的贡献将在第二章详细描述。

(二) 根 体

根体是指根尖的成熟区到着根基的一段区域,是根的主体部分。虽然与根尖相比,根体是已经成熟老化的区段,因此生命活动没有根尖那么活跃。然而根体也是根的一个重要部分:一方面是由于根体在进行次生生长后,形成木质化组织,成为根系骨架,在土壤中起锚定和支撑作用;另一方面,根体可通过上面生长的众多根毛和侧根,吸收养分和水分。此外,根体由于木质部和韧皮部组织发达,因此是物质运输和呼吸等生理活动的主要场所。

(三) 根 基

根基是每条根的基部。对于主根而言,根基是根部与地上部交接的部位,通常在下胚轴的下面。对于侧根而言,根基是侧根与主根或母根交接的部位。对于不定根而言,根基是不定根与胚轴、茎、叶或老根交接的部位。

根基对植物的生长发育有一定的作用。作为连接每条根与茎部或母根的枢纽,根基可以调节物质的运输。靠近主根根基的地方输导组织特别发达,可能和这个部位大量的上下物质运输有关系。同时主根根基上往往会长出很多侧根,俗

称基部侧根 (basal lateral root) 或基根 (basal root)。对于大豆、菜豆等直根系植物, 基部侧根是养分吸收的主要场所, 一方面是因为基部侧根比较发达, 比其他部位的侧根长得更长和更粗壮, 因而具有较强的活力和吸收能力。另一方面, 基部侧根在向地性方面具有一定的可塑性, 因而可通过改变基部侧根向地性的角度来改变根系在不同土壤层面上的分布, 从而获得对于养分吸收的理想根构型。关于这方面的内容将会在第三章进行详细描述。

二、根的结构

(一) 根的初生结构

根系的生长是一个循序渐进的过程。在根生长的初期, 根的生长以根尖的顶端分生组织活动为主, 根顶端分生组织经过分裂、生长、分化等几个阶段, 逐渐形成上述的根尖各部分组织。这种由根尖顶端分生组织的活动所引起的生长过程称为根的初生生长 (primary growth), 其形成的组织为初生组织 (primary tissue), 相应地组成根的初生结构 (primary structure)。

以双子叶植物根为例, 在根尖的根毛区做横切面, 植物根的初生结构可划分为表皮、皮层、中柱 3 个部分 (图 1-7)。

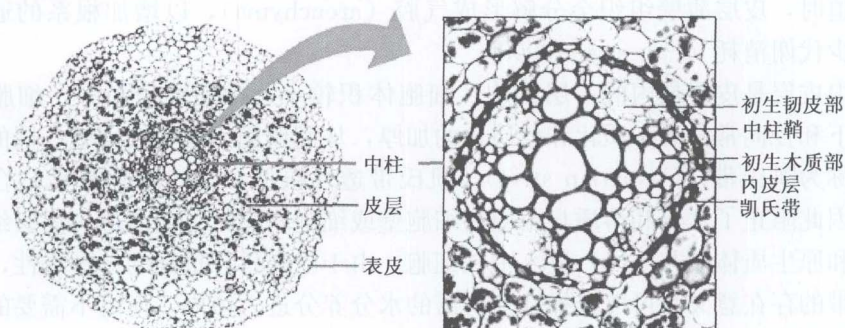


图 1-7 毛茛 (*Ranunculus* spp.) 根的初生结构 (Stern et al. 2003)。

1. 表皮

表皮是根最外面的一层细胞, 由根的初生分生组织原表皮发育而成。表皮细胞在纵切面上看是长方形, 横切面上看近似正方形, 呈砖状结构。表皮细胞紧密排列在根的周围, 是保护根内部组织的一道屏障, 同时也是与外界进行物质交换的主要通道。根尖区域表皮细胞的细胞壁主要由纤维素和果胶质组成, 角质层较