

“十一五”国家重点图书

生态农业与农业生态丛书

作物根系

生理生态学

ZUOWU GENXI SHENGLI SHENTAI XUE



蔡昆争 主编



化学工业出版社

作物根系

生理生态学

ZUOWU GENXI SHENGLI SHENGTAI XUE

● 蔡昆争 主编



化学工业出版社

·北京·

本书对作物根系的形态结构及生理生态功能、根系与地上部生长发育和产量的关系、根系对不同环境因子（水分、养分、光照、温度、污染等）和耕作方式的生理生态反应、根系研究方法等进行了论述。书后还附有对国际根系研究组织的介绍及近年来国际上根系文献的计量学分析。该书力求反映国内外有关作物根系生理生态的最新研究成果，尤其是突出一些国际研究热点，具有较强的参考价值。

该书主要作为生态环境、农业科学等领域的科研人员和管理部门的科技人员的参考书，也可作为农学、土壤、植物营养、生态、园艺、植物生理等专业高年级本科生及相关专业本科生、研究生的参考书或教材。

图书在版编目 (CIP) 数据

作物根系生理生态学/蔡昆争主编. —北京：化学工业出版社，2010.12

“十一五”国家重点图书

生态农业与农业生态丛书

ISBN 978-7-122-09623-4

I. 作… II. 蔡… III. ①作物-根系-植物生理学
②作物-根系-植物生态学 IV. S184

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2010) 第 231260 号

责任编辑：刘兴春

文字编辑：张林爽

责任校对：周梦华

装帧设计：周 遥

出版发行：化学工业出版社（北京市东城区青年湖南街 13 号 邮政编码 100011）

印 装：大厂聚鑫印刷有限责任公司

787mm×1092mm 1/16 印张 12 1/4 字数 315 千字 2011 年 1 月北京第 1 版第 1 次印刷

购书咨询：010-64518888(传真：010-64519586) 售后服务：010-64518899

网 址：<http://www.cip.com.cn>

凡购买本书，如有缺损质量问题，本社销售中心负责调换。

定 价：48.00 元

版权所有 违者必究

《作物根系生理生态学》编者名单

主 编：蔡昆争

编写人员：蔡昆争 郎有忠 葛少彬

林威鹏 王 维 蔡一霞

文晓慧 王冰清 陈 怡

前　　言

根系不仅是作物吸收和运输水分和养分的重要器官，也是氨基酸、激素等微量活性物质合成与转化的重要器官，是土壤资源的直接利用者和产量的重要贡献者。对于根系的重要性，早在 20 世纪 30 年代著名根系研究专家 Weaver 就明确指出，“要科学地理解作物生产，就必须全面地认识作物根系发育、根群分布、不同生育时期根系吸收水分养分的活力，以及不同环境下根系的变化”。但由于根系生长于土壤下面，准确取样、测定、观察存在一定困难，特别是研究方法欠缺、采样破坏性大、工作量大，阻碍了根系研究的深入开展。传统的根系研究方法如挖掘法、剖面法、盆栽法、土柱法、容器法等仍在大量使用。近 20 多年来随着放射性同位素示踪、X 射线断层扫描、微根室法、三维模拟等在国际上普遍使用，使根系的研究方法前进了一大步。与此同时国外也出版了一系列的根系研究方法的学术著作，如 Bohm 主编的《Methods of Studying Root Systems》(1979)，Smit 主编的《Root Methods》(2001)，Y. Waisel 等著的《Plant Roots: The Hidden Half》(2002)，P. Gregory 所著的《Plant Roots: Growth, Activity and Interactions with The Soil》(2006)。此外，国际上早在 1982 年就成立了国际根系研究学会 (International Society of Root Research, ISRR)，分别在奥地利 (1982)、瑞典 (1988)、奥地利 (1991)、哈萨克斯坦 (1994)、美国 (1996)、日本 (2001)、奥地利 (2009) 召开了七届国际根系研究大会。日本也专门成立了日本根系研究学会 (Japanese Society of Root Research, JSRR)。国内有不少单位如中国农业大学、华南农业大学、河南农业大学等建立了相应的根系研究机构和实验室。我国相应出版了《小麦的根》(马元喜，1999)、《作物根系与土壤水利用》(张喜英，1999)、《根系生物学原理》(严小龙等，2007) 等学术专著。但结合农业生产，以作物根系生理或生态为主要内容的综合性专著和教材仍缺乏。本书将国内外有关作物根系相关的研究成果做系统整理，尤其是突出最新的一些国际研究热点如根系生理与逆境胁迫、根际营养与养分吸收利用、根系发育与农业生产、根系研究新方法 (如微根室法、X 射线断层扫描法、根系三维模拟、同位素示踪法、电子探针等)。

本书共分七章。第一章介绍根系的形态和结构、侧根和根毛、根瘤和菌根及根系的不同功能；第二章对根系特性与地上部生长及产量的关系进行了阐述；第三章介绍了土壤水分对根系生长及生理特性的影响、根系调控措施和根系的逆境信号传导；第四章介绍了主要营养元素 N、P、K 和微量元素对根系生理生态性状的影响；第五章介绍光照、温度、CO₂ 增加和重金属污染等环境条件对根系的影响；第六章从保护性耕作、间作等不同农业耕作方式对根系的影响进行了阐述；第七章为作物根系的研究方法，介绍了传统的和现代的根系研究方法，并列举了根系指标的测定方法；最后为附录，简要介绍了国际作物根系学会和日本根系研究学会的基本情况，并通过 SCI 数据库分析了近 10 年作物根系的文献状况。该书主要作为生态环境、农学、植物营养、园艺植物等领域的科研人员及管理部门的科技人员的参考书，也可作为农学、土壤、植物营养、生态、园艺、植物生理等专业高年级本科生及相关专业本科生、研究生的参考书或教材。

本书由蔡昆争主编，其中蔡昆争参与前言、第一章、第二章、第三章、第六章、第七章、附录 1、附录 2 的内容编写，郎有忠参与第二章、第四章、第五章的内容编写，葛少彬

参与第四章、第五章的内容编写，林威鹏参与第四章和附录 3 的内容编写，王维参与第三章的内容编写，蔡一霞参与第二章的内容编写，文晓慧参与第五章的内容编写，王冰清参与第七章的内容编写，陈怡参与第五章的内容编写。该书部分内容反映了作者课题组 10 多年来从事这方面研究的工作成果。在本课题组从事该领域的研究过程中，得到国家自然科学基金“水稻根系竞争强度和产量形成的关系研究（39770138）”、“水稻覆膜旱作增产的根系生理生态学机制（30100107）”、“基于近等基因系水稻抗旱性根系性状及其构型特征研究（30600376）”以及广东省自然科学基金和教育部博士点基金的多项有关根系研究的课题支持，在此表示衷心感谢。还要特别感谢华南农业大学的骆世明教授、严小龙教授、廖红教授以及暨南大学的段舜山教授长期以来对课题组研究工作的关心和支持。

该书作为“十一五”国家重点规划图书，其编写和出版得到了化学工业出版社的大力支持和帮助，在此表示感谢！

由于时间和水平的限制，书中的疏漏和不足之处在所难免，恳请读者指正。

编者

2010 年 7 月于华南农业大学

目 录

第一章 作物根系的结构及基本功能

第一节 根系的基本形态	1	一、根瘤	13
第二节 根系的其他生态类型	2	二、菌根	14
第三节 根系的结构	5	第七节 根系的功能	15
一、根尖分区和伸长生长	5	一、根系的支撑功能	15
二、根的初生结构	6	二、根系的吸收功能	16
三、根的次生生长和次生结构	8	三、根系的疏导功能	17
第四节 侧根的发生	9	四、根系的贮藏功能	18
一、侧根发生的特点	9	五、根系的代谢功能	18
二、侧根的形成	11	六、根系的产品功能	18
第五节 根毛的发生	12	七、根系的繁殖功能	18
第六节 根瘤与菌根	13	参考文献	19

第二章 作物根系与地上部生长发育的关系

第一节 不同生育时期根系的发育动态	20	五、根系与地上部生理特性的关系	30
一、不同生育时期作物的根系形态	20	六、断根对作物生长的影响	31
二、作物根系的发育、分布	21	第三节 作物根系与产量及产量构成之间的	
第二节 作物根系与地上部生长的关系	25	关系	33
一、根系在系统进化与个体发育中的地位		一、根系特性与产量的关系	34
和意义	25	二、不同层次根系与产量及产量构成的	
二、根系与地上部株型的关系	25	关系	34
三、根系与地上部生长性状的关系	26	三、根系活力与产量及产量构成的关系	35
四、根系与地上部衰老的关系	28	参考文献	36

第三章 作物根系的水分生理生态

第一节 根系吸收水分特征与土壤水分的		一、根系活力	45
关系	39	二、根系伤流量和呼吸速率	45
第二节 土壤水分对根系形态和生长发育		三、根系质膜透性、保护酶活性	46
的影响	40	四、渗透调节物质	48
一、根系发育	40	五、根系激素	49
二、根系生长特性	40	第四节 提高作物水分利用效率的根系调控	
三、根系分布	42	措施	51
四、根系冗余与作物的抗旱性	43	一、选用适宜的作物种类和品种，提高	
第三节 土壤水分对根系生理特性的影响	44	作物的水分利用效率	52

二、以肥调根，以根调水	52	第五节 水分亏缺条件下的根系逆境信号转导	55
三、合理适时适量灌溉	53	一、根源逆境信号的确定	56
四、采用合理的耕作技术	54	二、逆境信号转导的主要因子	58
五、合理密植，适期播种	55	参考文献	60

第四章 土壤养分对作物根系生理生态特性的影响

第一节 作物根系对矿质营养元素的吸收和利用	64	二、钾素营养对作物根系形态及结构的影响	83
一、作物根系对矿质养分的吸收	64	三、钾素营养对作物根系生理生化特性的影响	85
二、作物根系对矿质养分的利用	67	第五节 微量元素对作物根系生理生态特性的影响	88
第二节 氮素对作物根系生理生态特性的影响	68	一、铁(Fe)对根系的影响	89
一、氮素对根系形态及结构的影响	68	二、硼(B)对根系的影响	91
二、氮素对根系生理生化特性的影响	74	三、锰(Mn)对根系的影响	92
第三节 磷素对作物根系生理生态特性的影响	76	四、铜(Cu)对根系的影响	93
一、磷素对根系生长的影响	77	五、锌(Zn)对根系的影响	94
二、磷素对根系构型的影响	77	六、钼(Mo)对根系的影响	96
三、磷素对作物簇生根(排根)形成的影响	78	七、氯(Cl)对根系的影响	96
四、磷素营养对根系激素及根系分泌作用的影响	80	八、镍(Ni)对根系的影响	97
第四节 钾素对作物根系生理生态特性的影响	82	参考文献	98
一、土壤中钾的形态与转化	83		

第五章 环境条件对根系生理生态特性的影响

第一节 光照对作物根系的影响及其调控机制	104	第三节 CO ₂ 浓度增高对作物根系生理生态特性的影响	117
一、光照强度对作物根系的影响	104	一、根系生长发育	118
二、光照时间对作物根系的影响	107	二、根系生理特性	122
三、光质对作物根系的影响	109	三、植物根际微生物	124
第二节 温度对作物根系的影响及其调控机制	112	四、丛枝菌根真菌(AMF)	126
一、温度对根系生长的影响	113	第四节 重金属污染对根系的影响	126
二、温度对物质分配和根系生理活性的影响	113	一、根系形态	127
三、温度对根系吸收矿质离子的影响	115	二、根际pH、Eh	127
四、温度对根系水分代谢的影响	116	三、根系分泌物	128
五、温度对根系激素代谢的影响	117	四、根际微生物	129
		参考文献	130

第六章 耕作方式对根系生理生态特性的影响

第一节 少耕、免耕对根系的影响	135	三、少、免耕对作物根系吸收面积及养分吸收的影响	138
一、少、免耕对根系分布的影响	135	四、不同耕作深度对根系的影响	139
二、少、免耕对根系特性的影响	136		

第二节 土壤紧实度对根系的影响	139	影响	144
第三节 间作对根系的影响	141	三、间作对根际微生物活性和根系分泌物 的影响	145
一、间作对根系生长特性的影响	141		
二、间作对根系养分吸收及根系分泌物的		参考文献	146

第七章 作物根系研究方法

第一节 传统研究方法	149	二、微根室法	156
一、挖掘法	149	三、计算机辅助拓扑学和核磁共振法	157
二、土钻法	149	四、植物根系 X 射线扫描分析系统	158
三、土柱法	151	五、根系三维模拟	160
四、容器法	151	六、模型研究法	161
五、网袋法	152	七、展望	162
六、分根法	153	第三节 根系及根际土壤有关指标的测定方法	163
七、水上种植法	153	一、根系生长指标	163
八、玻璃壁法	154	二、根系生理指标	168
九、根室法	154	三、根际的研究方法	171
第二节 现代研究方法	155	四、根系分泌物测定	175
一、同位素放射示踪法	155	参考文献	177
附录 1 国际根系研究学会 (ISRR) 介绍	181		
附录 2 日本根系研究学会介绍	184		
附录 3 SCI 收录有关作物根系研究文献计量分析报告——以 SCI-EXPANDED 数据库为例	185		

第一章 作物根系的结构及基本功能

根是高等植物在长期适应陆地环境过程中发展起来的一种向地生长的重要营养器官。在所处的不同环境条件下，不同植物的根有其独特的生长特性；通过长期的进化和对环境条件的适应过程，形成了多种类型的根系，具有特定的结构，并由此而产生了植物根系的多种功能。

第一节 根系的基本形态

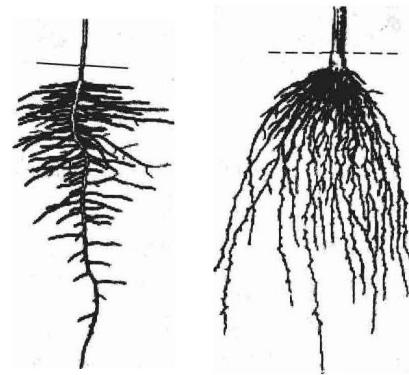
一棵植株所有根的总体称为根系。植物从种子萌发开始，胚根从种皮中伸出并向下生长，这种从胚中长出的根称为主根，随着生长过程的进行，又会在主根上长出侧根，而当侧根长到一定的时候又会长出次一级的侧根，这样不断生长就形成了一个植物的根系。

植物种类不同，主根及其侧根的生长情况也不一样。按照植物根系形态的不同，一般可将根系分为直根系和须根系两种类型（图 1-1，图 1-2）。

1. 直根系 (tap root system)

根系由一明显的主根（由胚根形成）和各级侧根组成。大部分双子叶作物如大豆 [*Glycine max (L.) Merr.*]、棉花 (*Gossypium hirsutum L.*)、甜菜 (*Beta vulgaris*)、油菜 (*Brassica napus*)、萝卜 (*Rapana sativus L.*)、番茄 (*Lycopersicon esculentum Miller*) 等的根系都是直根系。直根系的特点是主根和侧根区别明显，从主根上生出侧根，主次分明。主根粗大而长，发育强盛，垂直向下生长；侧根则短而细，沿主根周围而生长。

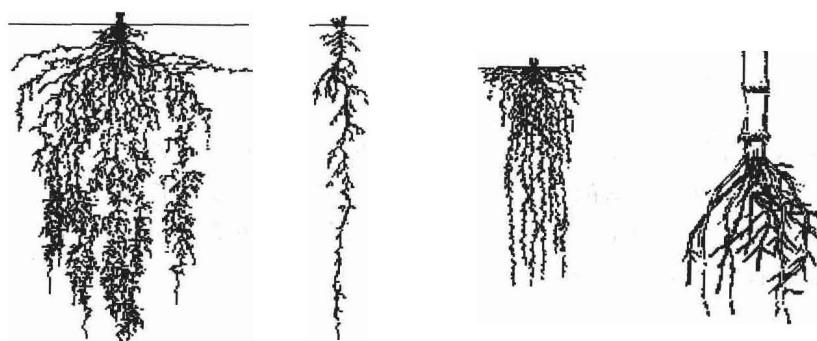
一般直根系入土较深，其侧根在土壤中的伸延范围也较广，如木本植物的根系其伸延直径可达 10~18m，常超过树冠的好几倍；草本植物如南瓜，其伸延直径达 6~8m。



(a) 棉花的直根系

(b) 小麦的须根系

图 1-1 作物的根系



(a) 菜豆直根系

(b) 深入土中，次生
根很少的直根系

(c) 须根系 (禾本科)

(d) 玉米须根系，示茎
基部的不定根

图 1-2 作物根系的形态

2. 须根系 (fibrous root system)

大部分单子叶植物，如高粱 (*Sorghum vulgare Pers.*)、香附子 (*Cyperus rotundus L.*) 等是须根系。禾本科植物如水稻、小麦、玉米、各种杂草、苜蓿以及葱、蒜、百合等的根系都是须根系。须根系的特点是种子萌发之后，胚根生长不久，就停止了生长而由下胚轴和茎下部的节上长出许多丛生须状的根，这些根不是来自老根，而是来自茎的基部，是后来产生的，称为不定根 (adventitious roots)。例如，玉米、高粱等作物茎靠近地面的部分有不定根伸向土中，起了支持的作用，使植物稳定不倒 (图 1-3)。须根系的特点是众多的不定根无主次之分，根系呈须状，一般根系分布较浅，而根的分布密度则较大。此外，多年生植物的老根上有时长出新的侧根，有些植物的茎和叶上也可长根。这些根都属不定根之列。



图 1-3 玉米的不定根

此外，根系在土壤中的分布与植物生长有很大关系。在自然条件下，一般植物根系所占土地面积往往相当于茎、叶面积的 5~15 倍。根据根系在土壤中分布的状况可分为两类：深根系和浅根系。深根系的主根发达，垂直向下生长，往往扎入土壤深层；浅根系的主根不发达，侧根和不定根向四面扩张，长度远远超过主根，根系大部分分布在土壤表层。

以水稻为例，水稻根系主要集中在 0~20cm 的耕作层内，占总根量的 90% 以上。在生育前期根系主要横向发展，生育中期根系才穿过犁底层，伸入

土壤下层，迅速向下发展，到抽穗前后就基本停止生长。浮根在幼穗分化期形成，分布在 5cm 的表土层中，在抽穗后继续伸长，直到成熟。稻根的颜色有白色、黄褐色和黑色之分，不同的颜色表示不同的根系活力。白色根的活力最强，黄褐色根活力下降，而黑根已基本失去活力。这和我们人的头发从黑发到花白再到白色的变化正好相反。通过栽培管理，保持根系活力，减少黑根的发生，是获得水稻高产的重要保障。水稻根系与地上部生长发育有密切关系。只有根系发达，地上部器官生长才能旺盛，“根深叶茂”就是这个道理。

第二节 根系的其他生态类型

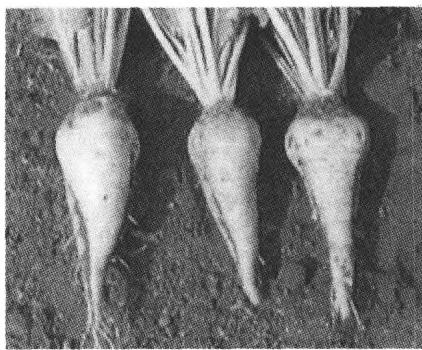
除了直根系和须根系的分类之外，根系还有以下特殊类型，也称根系的变态。

1. 肉质根

由主根或有胚轴参加而形成的贮藏根。这类根常常由于养料（淀粉或糖）的不断积累和贮藏，而显得粗壮肥厚，其一部分或全部变得柔嫩多汁，这类根经常被称为肉质根。如甜菜、萝卜、胡萝卜的变态根（图 1-4）。它们是由主根以及胚轴的上端等部分膨大形成，不同肉质根的肥大成因是不完全相同的，胡萝卜大都是由次生韧皮部增长而成，萝卜则由次生木质部增大所致。在肥大的主根中，薄壁组织细胞内贮存大量养料，可供植物越冬和次年生长之用。这部分也是食用的部分。

2. 块根

有些植物的根常常是一部分或全部由于异常的次生生长使大量的薄壁组织成为贮藏养料（葡萄糖、淀粉）的仓库，这种特殊肥厚的根，其状如块，故称为块根。例如马铃薯、番薯、木薯等（图 1-5）。一般块根是由侧根或不定根增长肥大发育而成的，是适应于贮藏养料和越



(a) 甜菜



(b) 萝卜

图 1-4 作物根系的肉质根

冬的变态根。

3. 气生根

指从植物地上部基干生出于空气中的根，它生长在地表以上的空气中，能起到吸收气体或支撑植物体向上生长的作用，常见于多年生的草本或木本植物中（图 1-6）。一般气生根不具根毛，向下悬垂，在其外部包被若干层大型的死细胞，组成根被层。这些细胞可以通过管孔相互沟通，并从周围的空气中吸收大量水分或暂时贮存，或渗到根的组织中去。其功能因种类而异。以支持作用为主的气生根，称为支柱气生根，番茄、玉蜀黍等茎的下部长出的即是支柱气生根。热带植物的露兜树、印度榕树以及许多红树科植物的气生根，一方面支持植物体，另一方面钻入地下具有吸收根的作用。紫葳、百脚蜈蚣、龟背竹等植物的气生根，具有攀缘他物的作用。许多属于附生植物的根，亦称为气生根。



图 1-5 番薯的块根



图 1-6 花卉的气生根

4. 呼吸根

生长在热带海岸或泥泞的沼泽地带的一些乔木、灌木和多年生草本植物，根系会产生相当多的向上生长的支根，这些根伸出泥土表面以帮助植物体进行气体交换，因此称为呼吸根。这种根的结构中有发达的通气组织（气道），根的顶端生有皮孔，以与空气相接触；它能背地向上生长，伸出地面进行呼吸。如红树、海桑、水龙等植物均有呼吸根（图 1-7）。

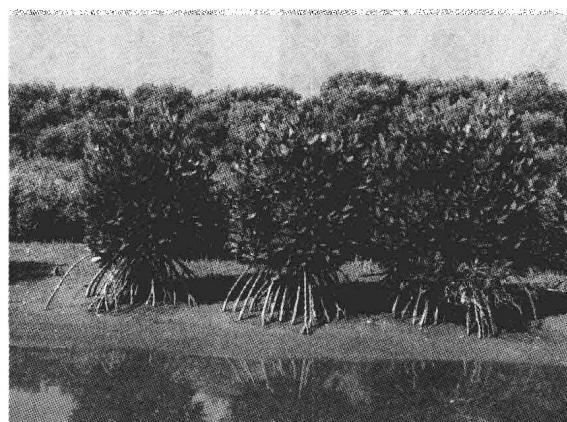


图 1-7 红树 (*Rhizophora* spp.) 植物的呼吸根

5. 不定根

这是由植物的叶或茎在受到一定的刺激后所发生的根，它们没有一定发生位置，有扩大植物吸收面积和增强固着或支持植物体的功能。农业上及花卉栽培中，常利用植物和花卉的茎、叶能产生不定根的特性，进行扦插、压条等营养繁殖。在组织培养中，由愈伤组织长出的根也称为不定根，可以从它诱导产生芽而形成小植株。

6. 支柱根

由茎节上长出的一种具有支撑作用的不定根，为某些植物的辅助根系（图 1-8）。如甘蔗、玉米在接近地面的第一至第三茎节上，轮生着许多粗大的支柱根，斜向伸入土壤中，起着支持作用，加强茎秆直立，减少倒伏。同时在土壤中大量分支，兼有吸收水分和养分的作用。

7. 寄生根

寄生根是一类伸入其他植物体内吸收水分和养料的变态根。如菟丝子、桑寄生、槲寄生、列当及独脚金等，可作为药用，也容易成为杂草或入侵植物。

菟丝子是一种生理构造很特别的寄生植物，其组成的细胞中没有叶绿体，利用爬藤状构造攀附在其他植物，并且从接触宿主的部位伸出尖刺，戳入宿主直达韧皮部，吸取养分以维持生长（图 1-9）。菟丝子的寄主范围相当广，多数草本双子叶（如豆科、藜科）及某些单子叶植物都可能成为菟丝子的寄生对象，因此在作物的栽培上，俨然为一种杂草或入侵植物；但在药用上菟丝子也有相当的地位，它能治各种疮毒及肿毒，又能滋补强壮治黄疸，故亦为一种中医良药。当菟丝子侵害植物时，会长出吸器伸入植物体内，吸收寄主的养分，继续长出其他分支，危害农作物。菟丝子的防除，最便捷的方法为使用除草剂。另外，亦可在耕作前提早翻耕并灌水，以促使菟丝子在发芽后找不到寄主而死亡。调整作物的耕作时期，再配合施用除草剂，可达良好的防除效果。

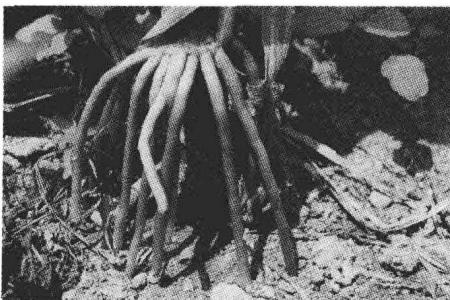


图 1-8 玉米的支柱根

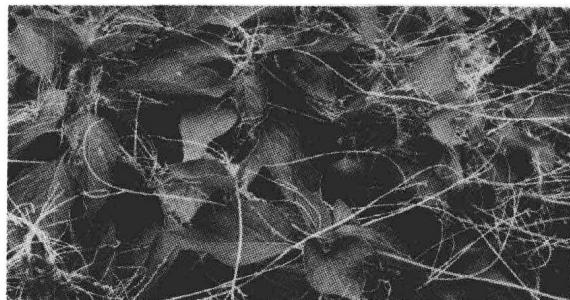


图 1-9 菟丝子的寄生根

此外，尚有水生根、附着根、攀缘根、收缩根等。

第三节 根系的结构

根系的外观是圆柱形的，从根基部到根尖逐渐变细。如果把根从根尖向根基部观察，可依次分为根冠、分生区、伸长区和成熟区（根毛区）这4个部分。如果从根的横切面从外向根内观察，可分为表皮、皮层和中柱3个部分。

一、根尖分区和伸长生长

根一般可以分为主根、侧根和不定根三种类型。从外部形态来看，主根、侧根、不定根均可分为根尖、根体和根基几个区域。

根尖（root tip）即根的尖端部分，每条主根、侧根和不定根从着生根毛处至顶端的一段称为根尖。根尖是根的最幼嫩、生命活动最旺盛的部分，也是根生长、延长以及吸收水液的主要部分，根的伸长生长、吸收作用以及根内部的组织分化等主要都是在根尖进行的。无论一年生或多年生植物，从顶端向后根尖可依次分为根冠、分生区（即生长点）、伸长区和成熟期（根毛区）4个部分（图1-10），但水生植物根常不具根冠。

1. 根冠 (root cap)

根冠是包围在分生区外的帽状结构，处于根尖的顶端，由许多薄壁细胞

组成，它的作用是保护上面幼嫩的分生区，使之免受土壤磨损。根冠由多层松散排列的薄壁细胞组成，细胞排列不很规则，外层细胞常黏液化，当根端向土壤深处生长时，可以起润滑的作用，有利于根尖推进生长。随着根不断伸长，根冠细胞不断被磨损破坏，由分生区细胞分裂加以补充，始终保持一定的厚度和形状。此外根冠细胞内常含有淀粉体，可能有重力的感应作用，与根的向地性生长有关。

2. 分生区 (meristem zone)

分生区也叫生长点，是具有强烈分裂能力的、典型的顶端分生组织，位于根冠之内，总长为1~2mm，前端为原分生组织，后部为初生分生组织（包括原表皮、原形成层、基本分生组织三种）。分生细胞是幼嫩的、尚未分化的细胞，它们终生保持着分裂的能力，持续不断地提供新细胞，补充根冠，并产生新的细胞使根得以继续生长。其细胞形状为多面体，个体小、排列紧密、细胞壁薄、细胞核大、细胞质浓，液泡很小，外观不透明。

3. 伸长区 (elongation zone)

分生区之后为伸长区，伸长区的细胞是分生细胞分裂的产物，它们逐渐停止分裂，但能迅速伸长生长，几个小时就能伸长到原长的十倍以上，并产生大液泡，使细胞体积扩大，并显著地沿根的长轴方向伸长。一般长约2~5mm，是根部向前推进的主要区域，其外观透明，洁白而光滑。伸长区的后部逐渐分化出最早的输导组织如导管和筛管，是分生区与成熟

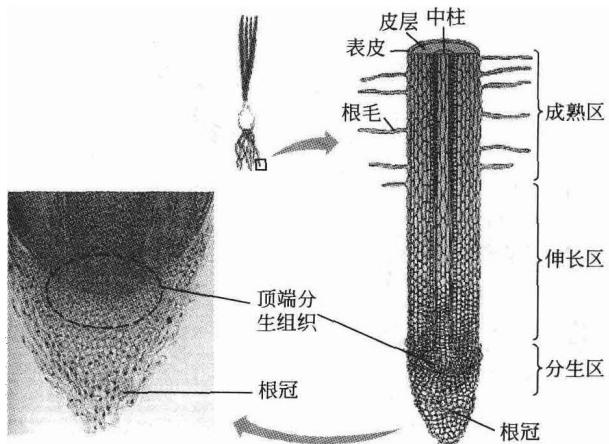


图 1-10 植物根尖的结构

区的过渡区域。许多细胞迅速伸长，是根尖深入土层的主要推动力。

4. 根毛区 (root hair zone)

根毛区内部组织全部分化成熟，故也称成熟区。此区的各种细胞已停止伸长生长，并已分化成熟，形成各种组织。此区最显著的特征是细胞已完成分化，表面密被根毛。根毛是表皮细胞向外突出形成的顶端密闭的管状结构。根毛的形成大大地扩大了根表皮吸收面积，因此，根毛区是根行使吸收水分和矿物质功能的主要区域。

二、根的初生结构

由根的初生分生组织（原表皮、原形成层、基本分生组织）分裂产生的细胞经生长和分化形成的各种成熟组织组成的结构称为根的初生结构。从根毛区的横切面上可以看到根从外到内共含3个部分（图1-11，图1-12），即表皮、皮层和位于根中心的中柱（刘穆，2008）。

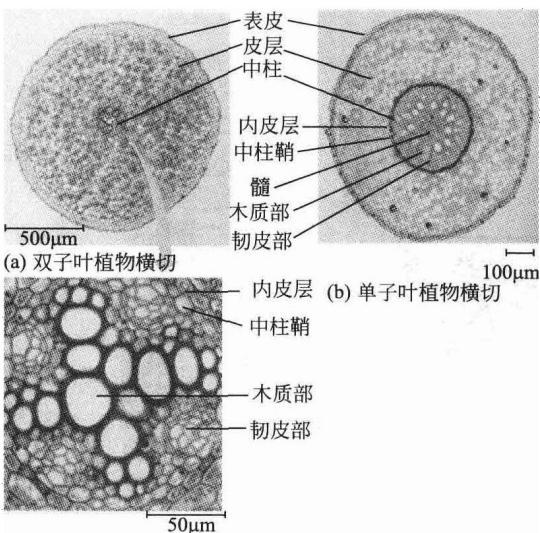


图1-11 植物根的初生结构（幼根横切面）

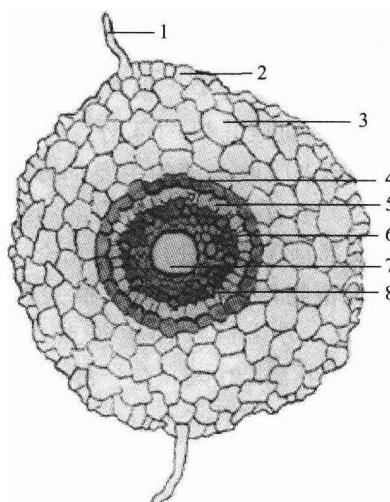


图1-12 小麦初生根的横切面

（示根部中央为后生木质部所占据）

1—根毛；2—表皮；3—（外）皮层；4—内皮层；5—中柱鞘；6—韧皮部；7—次生木质部；8—原生木质部

（一）表皮 (epidermis)

表皮来源于原表皮，是最外一层排列紧密的生活细胞，有根毛。表皮细胞的外壁先长出半球形的突起，突起逐渐延长，最后形成细管状的根毛。根毛壁薄，在土壤中穿过土壤颗粒的间隙而与土粒紧密粘附，有利于吸收土壤中的矿物质和水分。细胞砖形，排列整齐，无胞间隙，壁较薄，一般无角质膜。表皮细胞的主要功能是起吸收作用，但无气孔。

（二）皮层 (cortex)

皮层来源于基本分生组织，位于表皮内方，由多层薄壁细胞构成，细胞排列疏松，多有细胞间隙。在某些植物，皮层中除薄壁细胞外，还有一些厚壁组织和厚角组织。在幼根中起着贮藏、通气和横向输导的作用。细胞质中经常存在一些淀粉粒等物质。

根据皮层细胞的形态结构与功能的不同，又可将其分为以下几部分。

1. 外皮层

最外面、紧靠在表皮层之下的一层细胞。一般都紧密相连，形成一连续的细胞层，细胞壁厚，并且常木栓化，在表皮层破坏死亡后，能代替表皮层起保护作用。

2. 内皮层 (endodermis)

是皮层最里面的一层细胞，排列紧密而整齐，无胞间隙，结构比较特殊。内皮层细胞的特点是细胞的径向壁（即相邻细胞之间的壁）和横壁（即上下面）上有一部分加厚，木质化和木栓化，形成围绕细胞一周的环带，称为凯氏带（Casparian strip）（图 1-13）。这一结构对根的吸收作用有重要的意义，具有加强控制根吸收的物质转移的作用。凯氏带不透水，因而皮层中的水液只能通过内皮层细胞本身而不能通过细胞间隙进入中柱，这样就使水中溶解的物质和各种离子在进入中柱之前必须经过内皮层的一次选择。所以，内皮层细胞有调节物质进入中柱的功能。

3. 皮层薄壁细胞

位于皮层中部，主要是薄壁组织，胞间隙明显，是根毛吸收水和无机盐后输送到维管柱的必经途径，也是根贮藏营养物质的场所，并有一定的通气作用。

(三) 中柱

中柱（vascular cylinder）也称维管柱，位于内皮层内方，是根的中轴部分，来源于原形成层，由初生分生组织中的原形成层发育而来。结构比较复杂，但占有的面积比茎的维管柱小很多，包括中柱鞘（pericycle）、木质部（xylem）、韧皮部（phloem）和薄壁细胞（髓）4个部分（参见图 1-11）。

1. 中柱鞘（维管柱鞘）

紧接内皮层，中柱的最外层，由一层或几层薄壁细胞组成。有潜在分裂能力，在一定条件下可分裂形成侧根、木栓形成层、维管形成层一部分、不定芽、乳汁管等。中柱鞘之内是木质部和韧皮部，合称维管组织（vascular tissue）。

2. 木质部

被子植物的木质部的主要成分是导管分子和管胞，导管分子末端彼此相通，形成直通的长管，即导管；管胞的末端彼此重叠，重叠的壁上有小孔，使管胞上下相通，形成运输通道。

木质部呈辐射状排列，辐射角尖端为原生木质部，较早分化成熟。导管口径较小而壁较厚；近轴中心的部分是后生木质部，较晚分化成熟，导管口径较大且壁较薄。初生木质部这种组织由外至内向心分化成熟的方式称为外始式，是根初生结构的重要特征。初生木质部的主要功能是自下而上将水和溶于水中的无机盐来向上运输到叶片。

3. 韧皮部

韧皮部与放射状的木质部相间排列，两者之间充以薄壁组织，这是幼根维管系统最突出的特征。韧皮部的功能是将光合作用产物（主要以蔗糖的形式存在）从叶而经茎传送到根以及其他部分。韧皮部中有运输功能的细胞是筛管分子或筛胞（图 1-14）。

筛胞是活细胞，但细胞核退化。细胞两端的壁特化成“筛板”，其上有细孔。上下筛管细胞顺序连接

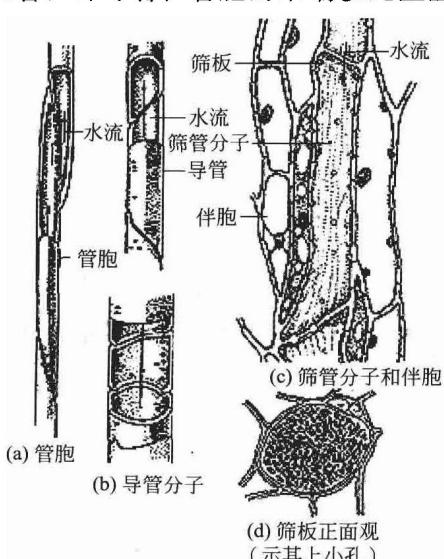


图 1-14 韧皮部的结构

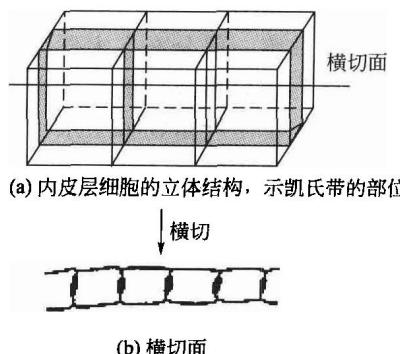


图 1-13 根内皮层及其上的凯氏带

而成筛管。筛管的功能是运输有机物质如糖类等。在横切面上，筛胞一侧的伴细胞有细胞核和浓密的细胞质，和筛胞对比鲜明。

4. 薄壁细胞

薄壁细胞一般分布在木质部与韧皮部之间，其中一层是由形成层保留的未分化的细胞，将来转变为维管形成层的主要部分。另一部分薄壁细胞位于根的中心，称为髓（pith），起贮藏作用。单子叶植物如玉米、高粱等就是这种类型。但多数双子叶植物的木质部分化达到中心，因而缺少髓。

以上所讲表皮、皮层和中柱都是从根顶端分生细胞分裂分化而来的，一概属于初生组织。初生组织的生长只能使根延长，而不可能使根加粗。

三、根的次生生长和次生结构

由根的次生分生组织（维管形成层和木栓形成层）细胞分裂活动使根的直径增粗的生长过程称为次生生长，次生生长产生的各种组织组成的结构称为次生结构（图 1-15~图 1-17）。大多数双子叶植物和裸子植物根能够进行次生生长，产生次生维管组织和周皮，使根不断增粗。

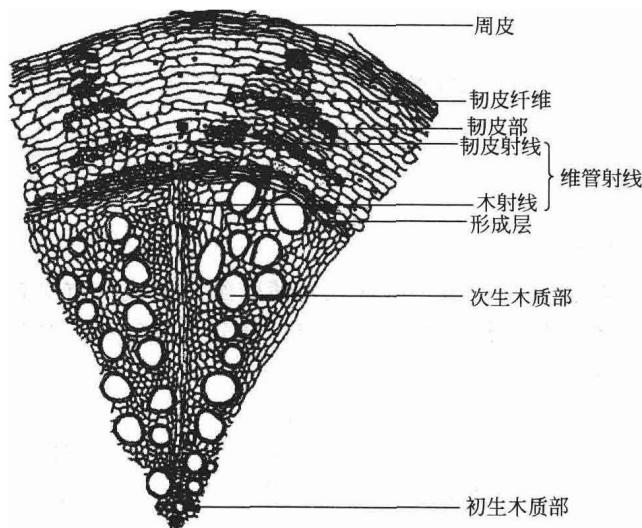


图 1-15 棉花老根的次生结构

(一) 维管形成层 (vascular cambium) 的发生及其活动

维管形成层由两个部位发生：主要部分由初生木质部与初生韧皮部的未分化的薄壁细胞转变而成，另一个小部分由正对原生木质部的中柱鞘细胞恢复分裂形成。维管形成层主要进行切向分裂，向外分化产生次生韧皮部（较少），向内分化产生次生木质部（较多），也进行径向分裂以扩大维管形成层周径。维管形成层只发生一次，发生后可持续活动多年。

次生韧皮部主要由筛管、伴胞、韧皮纤维、韧皮薄壁细胞和韧皮射线组成；次生木质部主要由导管、管胞、木薄壁细胞、木纤维和木射线组成。贯穿在次生维管组织中呈径向排列的薄壁细胞称为维管射线，包括韧皮射线和木射线，起横向输导和贮藏作用。

(二) 木栓形成层 (cork cambium) 的发生及其活动

由于根的加粗，初生的表皮和皮层被破坏。在皮层组织被破坏之前，中柱鞘细胞恢复了分裂能力而成为木栓形成层（图 1-16）。木栓形成层分裂活动向外产生木栓层，向内产生栓内层。木栓层、木栓形成层、栓内层三者共同组成植物根的周皮，代替初生的表皮和皮层，