

ANATOMICKÁ STAVBA KOŘENE ROOT ANATOMY

Kořen a stonek tvoří osu rostlinného těla. Stavba kořene se v mnoha znacích liší od stavby stonku. Kořen není podélně členěn na nody a internodia. Nevznikají na něm výrůstky podobné listům. Laterální, postranní kořeny se tvoří endogenně z pletiv uvnitř kořene. Obvykle vznikají v pericyklu v poměrně zralých diferencovaných částech kořene vzdálených od vrcholu. U stonku vznikají laterální orgány, postranní stonky a listy, z povrchových vrstev apikálního meristému prýtu.

Vrchol kořene je kryt kořenovou čepičkou, která chrání apikální meristém kořene a nemá v případě stonku žádnou analogii. Pokožka kořene, rhizodermis, má odlišnou stavbu a funkci než pokožka stonku. Její buňky tvoří v určitých oblastech kořene výrůstky, kořenové vlásky, které zvyšují příjem vody a živin. Vodivá pletiva, primární xylém a floém, netvoří společné svazky tak jako u stonku, ale radiálně se střídají. Primární xylém kořene je exarchní, první xylémové elementy tedy dozrávají na periférii pólů xylému a proces diferenciacce probíhá v těchto pólech centripetálně, směrem do středu kořene. Endarchní primární xylém ve stoncích se diferencuje opačným směrem, centrifugálně.

Vrchol kořene

Kořenový vrchol (kořenová špička) obsahuje apikální meristém kořene. Ten však není umístěn na samém vrcholu kořene, je lokalizován subapikálně a kryt kořenovou čepičkou (obr. 7). Apikální meristém kořene tvoří distálním směrem buňky kořenové

Roots have several characteristic anatomical features that differ from those of the stem. The root is not segmented into nodes and internodes. No appendages similar to the leaves on the stem are formed by the root. Lateral roots develop inside the root body, usually from the activity of the pericycle within the relatively mature part of the root distant from the apex. In the stem, leaves and branches originate from the surface layers of shoot apical meristems.

The root apex is covered by a root cap which has no analogy in the stem and which protects the root apical meristem where cell divisions occur. The root epidermis (also called the rhizodermis) has a different structure and function from the stem epidermis. Its cells form outgrowths called root hairs which are active in the absorption of water and solutes. The strands of vascular tissues, primary phloem and xylem, do not form common bundles (as in the stem), but alternate radially. The primary xylem of the root is the exarch, the first xylem elements mature in the periphery of the xylem poles and maturation proceeds centripetally whereas the primary xylem of the stem is endarch.

The root apex

The root apex grows and penetrates the soil but the root apical meristem is sub-apical and usually covered by the root cap (Fig. 7). The root apical meristem can be organized in various ways; however, it always forms root cap cells distally and cells of the root body proximally.

čepičky a proximálně buňky vlastního kořene. Apikální meristém kořene může být organizován různým způsobem.

APIKÁLNÍ MERISTÉM KOŘENE

O organizaci apikálního meristému kořene (RAM, z anglického root apical meristem), který je předmětem intenzivního studia rostlinných anatomů a cytologů již více než sto let, bylo formulováno několik hypotéz. V jeho organizaci totiž existují mezidruhové odlišnosti a některé z nich mají fylogenetický význam.

Velmi jednoduchou stavbu RAM nacházíme u některých výtrusných cévnatých rostlin, např. kapradin, kde je jediná iniciála (apikální buňka). U kapradin je iniciála výrazně větší než buňky z ní vznikající, má tetragonální (čtyřstěnný) tvar a centrální umístění v rámci apikálního meristému. Tvoří deriváty dělením ve všech směrech a vznikající dceřiné buňky tvoří předchůdce všech typů pletiv kořene, včetně kořenové čepičky.

U semenných rostlin je v apikálním meristému kořene vždy skupina buněk – iniciál; v poslední době bývají nazývány i kmenovými buňkami. Iniciály jsou buňky, které jsou schopny dělit se tak, že jedna z dceřiných buněk zůstává iniciálou a udržuje si schopnost se dělit po celou dobu fungování meristému a druhá, tzv. derivát iniciály, se dělí jen omezenou dobu a takto vzniklé buňky se diferencují v nové buňky v jednotlivých buněčných sloupcích. Soubor iniciál a jejich bezprostředních derivátů je označován termínem promeristém (též protomeristém). U kořenů je promeristém krytý kořenovou čepičkou.

Historicky prvním konceptem organizace apikálních meristémů jak kořene, tak

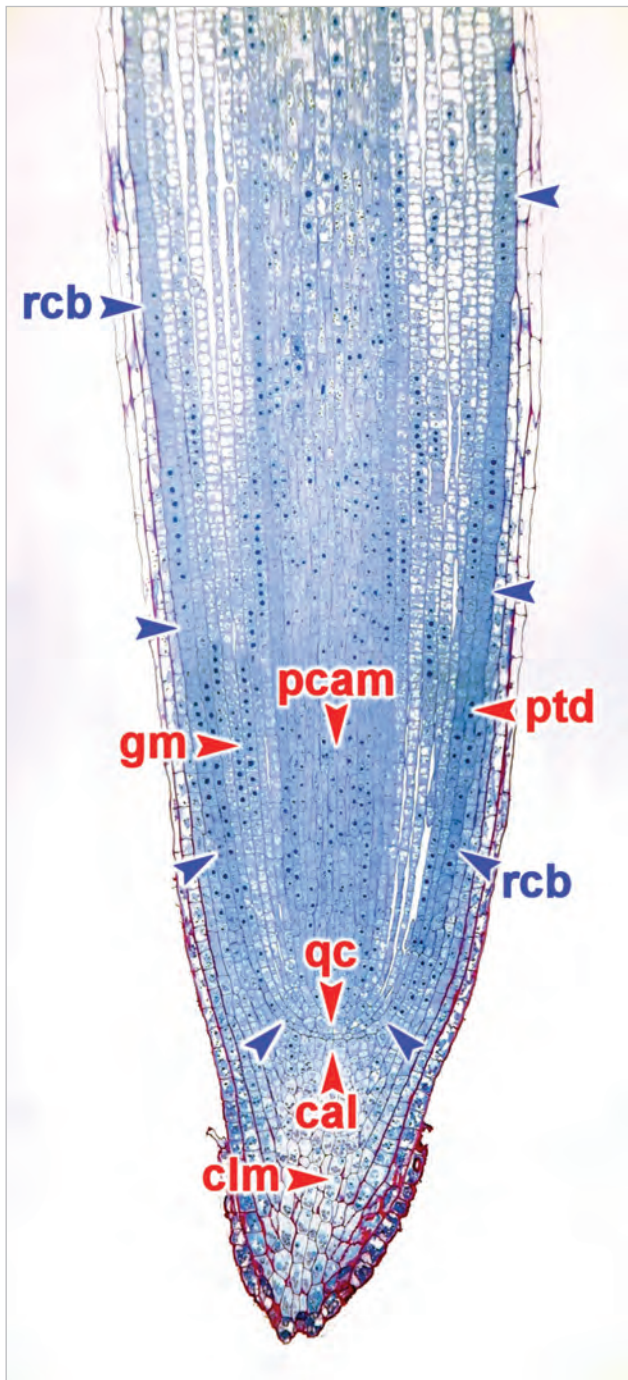
THE ROOT APICAL MERISTEM

Root apical meristems (RAM) have been the subject of investigation by plant anatomists and cytologists for a long time and several hypotheses have been published about their organization. There are also some interspecific differences and some features of RAM organization are of phylogenetic significance.

The simplest organization of the RAM occurs in some lower vascular plants, like ferns, which have a single central initial (or apical cell). In ferns, this cell is distinguished by having a large size, a tetragonal shape and a central position within the apical meristem. The initial cell produces derivatives by division in all directions and these daughter cells form the predecessors of all root tissues, including the root cap.

In seed plants there is always a group of initials. The term “initial cell” (also called stem cell) is defined as a meristematic cell that divides to two cells, one of them remains as an initial cell in the meristem. The second cell (derivative) divides and produces several generations of cells gradually differentiating into specific cell types. The complex composed of initials and their immediate derivatives is called the promeristem (also protomeristem). In roots the promeristem is covered by the root cap.

The first concept of RAM as well as shoot apical meristem organization in seed plants was the “histogen theory” of Hanstein which maintains that the origin of individual tissues in the root is from clearly determined initials located in a region between the root cap and root body called the promeristem. Initials are cells that are able to divide such that one derivative cell remains as an initial



Obr. 7 Podélný řez středem vrcholu kořene lilku rajčete (*Solanum lycopersicum* L.) – uzavřený typ apikálního meristému kořene.

cal – kalyptragen; **clm** – sloupek; **gm** – základní meristém; **pcm** – prokambium; **ptd** – protoderm; **qc** – klidové centrum; **rcb** – hranice kořenové čepičky.

Fig. 7 Median longitudinal section through a root apex of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) – closed type of root apical meristem.

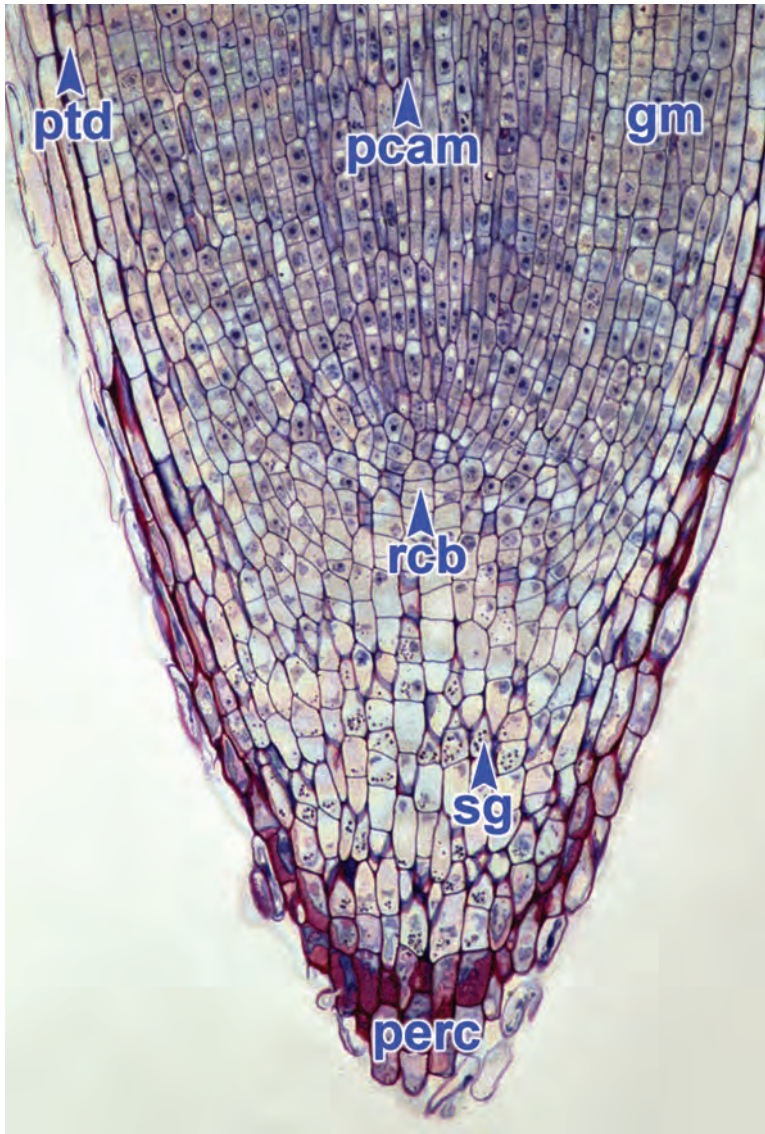
cal – calyptragen; **clm** – columella; **gm** – ground meristem; **pcm** – procambium; **ptd** – protoderm; **qc** – quiescent center; **rcb** – root cap boundary.

prýtu semenných rostlin byla Hansteino-va „histogénová teorie“. Ta předpokládala, že původ jednotlivých pletiv kořene je dán zřetelně determinovanými iniciálami nebo skupinami iniciál umístěnými v oblasti pro-meristému. Z těchto skupin iniciál vznikají tři histogeny – dermatogén, z něhož dále vzniká rhizodermis, periblém, z něhož vzniká primární kůra, a plerom, prekursor středního válce. Později se k tomuto konceptu připojil další histogen, kalyptrógén, přítomný například u trav, vytvářející kořenovou čepičku (kalyptru). Vztah mezi iniciálami histogénů a diferencovanými pletivy nebyl přijat jako univerzální princip, protože determinace iniciál k tvorbě určitého histogenu byla vyvrácena. Kromě toho v kořenech nemá pokožka své vlastní iniciály, ale má iniciály společné buď s primární kůrou, nebo s čepičkou. Přes tyto výhrady se však termíny dermatogén, periblém, plerom a kalyptrógén stále používají, i když obvykle ne v přesném původním smyslu.

Podle současných znalostí založených na analýze vztahů mezi pletivy kořene a iniciálami se rozlišují dva základní typy organizace RAM, otevřený a uzavřený typ. Otevřený typ RAM (obr. 8) je považován za fylogeneticky původnější. Nachází se u rostlin nahosemenných a je běžný i u mnoha dvouděložných a primitivních jednoděložných. Uzavřený typ RAM je považován za odvozený, fylogeneticky mladší; nachází se u mnoha jednoděložných rostlin (např. u trav; obr. 9), ale i u řady čeledí dvouděložných rostlin. V uzavřeném RAM lze buňky středního válce, primární kůry a čepičky sledovat k určitým skupinám iniciál, přičemž rhizodermis vzniká buď z iniciál společných s primární kůrou, nebo s čepičkou. Hranice

and the other differentiates into a new cell in a cell file. These initials were assumed to give rise to three groups of histogens: the dermatogen, precursor of the root epidermis, the periblem, precursor of the cortex and the plerome, precursor of the vascular cylinder (stele). Later, another histogen layer was added to this concept, the calyptrógen, which generates only the root cap and is present in some species, e.g., in grasses. The relationship between the histogen initials and differentiated tissues was not accepted as a universal principle because the determination of initials to formation of specific histogens was not proved. This aside, there are no individual initials for root epidermis. Root epidermis shares the initials either with the cortex or with the root cap.

From recent information based on an analysis of the relationships between root tissues and initials, two main patterns of RAM organization exist: the open type and the closed type. The open type of meristem (Fig. 8) is thought to be phylogenetically primitive and exists in gymnosperms and many angiosperms (dicotyledons and in some primitive monocotyledons). In this case, the RAM is formed by a large number of small, mitotically active cells (initials), which cannot be separated into distinct zones. The closed type of meristem is thought to be phylogenetically derived and occurs in many monocotyledonous (e.g., grasses; Fig. 9) and dicotyledonous families. The boundary between the root proper and the root cap is distinct with three tiers of initials for the vascular cylinder, cortex and root cap/epidermis. In grasses the epidermis can have a common origin with the cortex and the root cap has a specific initial tier.



Obr. 8 Apikální meristém kořene hrachu setého (*Pisum sativum* L.) – otevřený typ apikálního meristému. **gm** – základní meristém; **pcam** – prokambium; **perc** – periferní buňky; **ptd** – protoderm; **rcb** – hranice kořenové čepičky; **sg** – škrobová zrna.

Fig. 8 Root apical meristem of pea (*Pisum sativum* L.) – open type of apical meristem. **gm** – ground meristem; **pcam** – procambium; **perc** – peripheral cell; **ptd** – protoderm; **rcb** – root cap boundary; **sg** – starch grains.

mezi vlastním tělem kořene a kořenovou čepičkou je v tomto případě výrazná, zejména tam, kde má čepička své vlastní iniciály. U otevřeného typu RAM nejsou patrné jednotlivé skupiny iniciál a ani hranice čepičky a vlastního kořene není u tohoto typu dobře rozlišitelná. Ačkoliv typ RAM je druhově specifický, není vždy konstantní po celou dobu existence kořene. U rostlin s uzavřeným typem meristému dochází často k jeho přeměně na otevřený během stárnutí kořene, kdy ustává jeho růst. Dobře dokumentovaným příkladem je huseníček rolní (*Arabidopsis thaliana*).

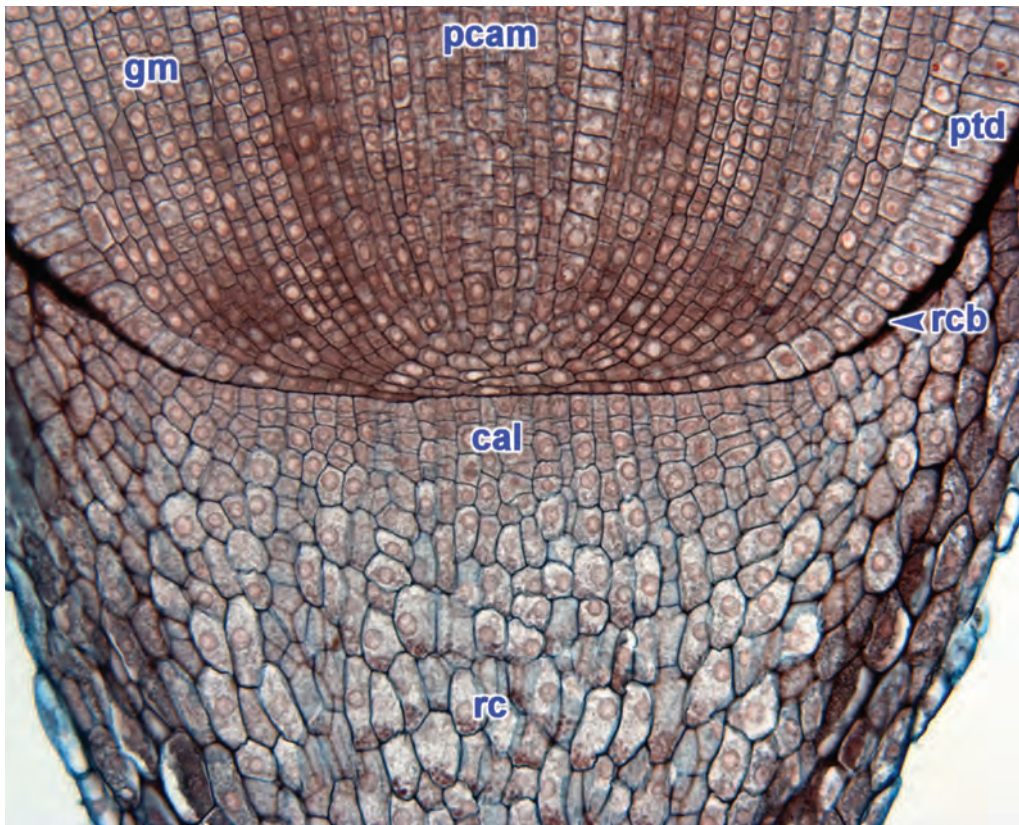
Bazipetálně od promeristému dochází k postupnému odlišení tzv. primárních meristémů, protodermu, základního meristému a prokambia. Jako protoderm se označuje zevní vrstva primárních meristémů, která se diferencuje v pokožku, a to bez ohledu na to, z jakých iniciál vzniká. Základní meristém se diferencuje v primární kůru a prokambium ve střední válec s primárními vodivými pletivy.

Analýza délky trvání buněčného cyklu jednotlivých buněk v RAM odhalila existenci skupiny buněk v promeristému, které se dělí jen zřídka. Tato oblast se označuje jako klidové centrum. Klidové centrum má polokulovitý tvar a je tvořeno skupinou mitoticky málo aktivních buněk, tedy buněk s dlouhou dobou trvání jednoho buněčného cyklu. Deriváty buněk klidového centra, které se nacházejí na jeho okrajích, se naopak dělí intenzivně. Vzhledem k tomu, že pomalu se dělící buňky klidového centra jsou zdrojem všech buněk kořene, mohou být považovány za iniciály. Existuje však i alternativní názor, považující za iniciály intenzivně se dělící buňky v sousedství klidového centra.

Even though the RAM type is species specific, it need not be constant and may vary during ontogenesis. In many plants with closed organization, the RAM becomes open when the root ages and terminates its growth. The thale cress (*Arabidopsis thaliana*) is a good example of this pattern.

Above the promeristem, the dividing cells gradually change shape and three primary meristems, protoderm, procambium, and ground meristem, can be distinguished. These meristems are precursors of primary tissues. The protoderm is gradually differentiated into root epidermis, ground meristem into cortex and procambium into central cylinder.

Analysis of the duration of the cell cycle of individual cells within the RAM indicates the existence of a group of cells that divide infrequently. This area has been called the quiescent center (QC). The QC is a hemispherically shaped aggregation of mitotically and metabolically relatively inactive cells. These cells may serve as a reservoir of cells relatively resistant to accidental injury and in the maintenance of the geometry of the RAM. Derivatives of the QC divide frequently and represent “temporary initials” of individual tissues. The quiescent center of the primary root is developed during embryogenesis or at the beginning of germination. The size of the QC depends on root size. In the tiny roots of thale cress (*Arabidopsis thaliana*) it is formed by 4–7 cells only, whereas in the thick adventitious roots of maize (*Zea mays*) it contains about 1000 cells. The size of the QC may vary during root development. It is the largest in actively growing roots and disappears after termination of the root growth. QC cells may also



Obr. 9 Podélný řez středem vrcholu kořene kukuřice seté (*Zea mays* L.) – uzavřený typ apikálního meristému. S poděkováním UC Davis, CA, USA. **cal** – kalyptrogen; **gm** – základní meristém; **pcam** – prokambium; **ptd** – protoderm; **rc** – kořenová čepička; **rcb** – hranice kořenové čepičky.

Fig. 9 Median longitudinal section through a maize root apex (*Zea mays* L.) – closed type of apical meristem. Courtesy of UC Davis, CA, USA. **cal** – calyptrogen; **gm** – ground meristem; **pcam** – procambium; **ptd** – protoderm; **rc** – root cap; **rcb** – root cap boundary.

Klidové centrum zabezpečuje geometrii RAM a při poškození části meristému nebo kořenové čepičky se jeho buňky začnou intenzivně dělit a nahrazují poškozené části. Další funkcí klidového centra je pravděpodobně syntéza cytokininů. Velikost klidového centra je závislá na velikosti kořene. U jemných kořenů huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*) je klidové centrum tvořeno jen 4 až 7 buňkami, zatímco v tlustých adventivních kořenech kukuřice seté (*Zea mays*) obsahuje asi 1 000 buněk. Velikost klidového centra může kolísat i v průběhu vývinu kořene. Největší klidové centrum je v aktivně rostoucích kořenech a při ukončení růstu kořene zaniká.

Dělení buněk jednotlivých pletiv končí v různé vzdálenosti od apexu kořene. Buňky, které se obvykle jako první přestávají dělit, jsou buňky vodivých pletiv (floému a xylému), poslední se přestávají dělit buňky pericyklu. Rozsah meristemické zóny (zóny buněčného dělení) u jednotlivých druhů kolísá a je také ovlivňován vnějšími podmínkami, na kterých závisí rychlost růstu. Může kolísat od méně než jednoho milimetru po několik milimetrů od špičky kořene. Po ukončení dělení se buňky začnou prodlužovat. Mezi zónou buněčného dělení a zónou rychlého prodlužování buněk existuje přechodová zóna. Tato zóna je významná jak z různých hledisek vývinu kořene, tak pro reakci kořene na vnější prostředí, například při tropických pohybech kořene.

Růst kořenové špičky je výsledkem dělení buněk a jejich prodlužování, je to však především prodlužování buněk, které tlačí špičku kořene včetně meristému vpřed. Hranice prodlužovací zóny je několik milimetrů až po přibližně jeden centimetr od špičky

divide and replace the injured meristem or root cap. Another possible function of the QC is as the site of cytokinin synthesis.

The mitotic activity of cells in different tissues ceases at different distances from the root tip. Usually the first cells to stop dividing are cells of vascular tissues (xylem and phloem), and the last are cells of the pericycle. The extent of the meristematic region (zone of cell division) varies between species and is also influenced by the external conditions that affect the speed of growth. This varies from less than a millimeter to several millimeters from the root tip. After cessation of mitosis, the cells start to elongate. A distinct transition zone has been discovered between the meristem and the zone of rapid cell elongation. This zone is important in several aspects of root development and in the response of roots to their environment. In particular, cells of this region seem to be indispensable for root penetration into compact soils and for all tropic movements of roots.

The growth of the root tip is a result of cell divisions and cell elongation, but it is the elongation of cells that is mainly responsible for pushing the root tip, including the meristem, onward. The limit of the zone of cell elongation is several millimeters from the root tip to about one centimeter. Its extent is also species specific and regulated by external conditions. The zone of cell elongation merges gradually with the zone of cell maturation. No distinct boundary exists because the differentiation of the cells proceeds slowly. Moreover, some cell types differentiate and mature close to the apex (protophloem), whereas others (metaxylem) can mature at considerable

kořene. Její rozsah je rovněž druhově specifický a je ovlivňován i vnějšími podmínkami. Zóna prodlužování postupně přechází do zóny diferenciacie buněk; mezi jednotlivými zónami neexistuje žádná přesná hranice. Diferenciacie buněk probíhá postupně a pomalu; některé typy buněk dozrávají blízko vrcholu kořene (protofloém) zatímco jiné (metaxylém) mohou dozrávat ve velké vzdálenosti (až mnoha centimetrů) od vrcholu. Pozice, ve které probíhá diferenciacie buněk, je výrazně ovlivněna rychlostí růstu kořene. V rychle rostoucích kořenech probíhá dále od kořenové špičky, zatímco v pomalu rostoucích kořenech k diferenciaci dochází blíže kořenové špičky.

KOŘENOVÁ ČEPIČKA

Kořenová čepička kryje a chrání špičku kořene. Čepička jen zřídka přesahuje délku několika desetin milimetru. Chrání apikální meristém kořene a usnadňuje díky sekreci polysacharidového slizu pronikání rostoucí kořenové špičky půdou. Její další funkcí je gravipercepce, registrace vlivu zemské tíže.

Kořenová čepička se skládá ze dvou odlišných oblastí: kolumely ve střední části a periferní zóny na obvodu (obr. 10). Buňky kolumely jsou pokládány za místo kontroly pozitivně gravitropického růstu kořene. Obsahují amyloplasty s agregáty škrobových zrn, označované termínem statolity. Buňky, které je obsahují, se proto označují jako statocyty. Jádra v těchto buňkách jsou v horní, proximální části, zatímco velké amyloplasty a početné membrány endoplazmatického retikula jsou ve spodní, distální části buněk. Podle „statolitové teorie“ statolity přenášejí gravitační vliv na plazmalemu nebo na endoplazmatické retikulum. Pokud ko-

distances (many centimeters) from the root tip. The position of differentiation events is also a function of root growth rate. In fast growing roots events happen farther from the root tip and in slow growing roots those events occur closer to the root tip.

ROOT CAP

The root cap covers the root tip. This structure rarely exceeds a length of several hundred micrometers. It protects the root apical meristem and facilitates, by the secretion of mucilage, the penetration of the growing root tip through the soil. Another function of the root cap is graviperception.

The root cap consists of two different regions, the columella in the middle and the peripheral zone around the outside of the cap (Fig. 10). The root cap is best known for its participation in the gravitropic reaction of the root. Columella cells in the center of the root cap are thought to control the geotropic growth of the root. Columella cells contain large aggregate starch grains called statoliths. These cells are sometimes called statocytes. Nuclei in the statocytes are in the upper (proximal) halves of cells, while large amyloplasts (statoliths) and numerous membranes of the endoplasmic reticulum occupy the lower (distal) parts. According to the “statolith theory” certain solid cell inclusions, like the statoliths, transmit gravitational stimuli to the plasmalemma or endoplasmic reticulum complexes of the statocytes. If the root grows vertically, the statoliths are located in the lower part of the cell. In the case of changed root position (to horizontal) the statoliths also change their position and this induces transfer of signals to the root growth zone. The uneven

řen roste vertikálně, statolity jsou umístěny na spodní straně buněk. V případě změny polohy kořene na horizontální statolity také změny polohy a tím indukují signál přenášený do růstové zóny kořene. Nerovnoměrná distribuce auxinu a nerovnoměrný růst spodní a vrchní části kořene způsobují ohyb kořene. Přenos signálu z kořenové čepičky do růstové zóny není doposud zcela vysvětlen.

Buňky periferní zóny kořenové čepičky vylučují do rhizosféry komplex polysacharidů označovaných jako sliz, mucigel (obr. 11). Mucigel pokrývá povrch špičky kořene a také povrch mladých pokožkových buněk. Předpokládá se, že usnadňuje průnik kořene půdou a tvoří kontinuum mezi povrchem kořene a půdou. Vytváří tak v půdě prostředí, které umožňuje uvolňování iontů a jejich difuzi směrem ke kořenu. Mucigel také představuje vhodné prostředí pro mnohé půdní mikroorganismy. Povrchová vrstva periferních buněk kořenové čepičky, hraniční buňky, se uvolňují do půdy, kde dochází k jejich interakci s mikroorganismy ovlivňujícími růst a funkci kořene. Tyto buňky postupně odumírají, po určitý čas však zůstávají živé, a v podmínkách *in vitro* se dokonce mohou i dělit. Hraniční buňky se odlučují více z kořenů s otevřeným typem apikálního meristému než z kořenů s uzavřeným typem meristému. To naznačuje, že různé typy kořenů mohou mít různé strategie kooperace s půdními mikroorganismy. Kořenové čepičky se tvoří na kořenech všech rostlin s výjimkou některých specializovaných typů kořenů, např. haustorií některých parazitických rostlin.

distribution of auxin and the uneven growth of upper and lower root part cause root bending. The transfer of signals from the root cap to the growing zone of the root is still not completely explained.

Peripheral root cap cells secrete complex polysaccharides called slime or mucilage (Fig. 11) into the soil rhizosphere. The mucilage is spread over the surface of the root tip and also covers the epidermal cells. It presumably helps lubricate the passage of the root tip through the soil and it forms a continuum between the root surface and the soil, creating an environment for the soil to release its nutrient ions and for those ions to diffuse more rapidly toward the root. The mucilage also provides an environment for soil-living microorganisms. The outermost root cap cells – the border cells – are released into the rhizosphere where they apparently interact with soil microorganisms favorable to the root. These cells gradually disintegrate and die. However, some of them remain alive for some time and under cultured conditions they may even divide. Border cells tend to be released from roots that have open apical organization but not from roots having closed apical organization. This observation suggests that roots with different types of root apical meristem may have a different relationship or strategies for cooperation with soil microorganisms.

Root caps are formed on the root tips of all plants except for the specialized roots of some parasitic plants.