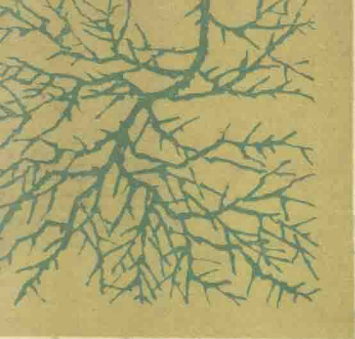
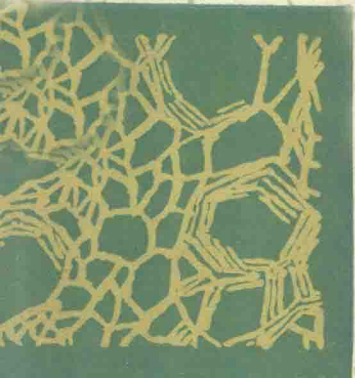




[英] D. J. F. 鲍林 著

植物根系的 离子吸收

ZHIWUGENXI
DE LIZI XISHOU



科学出版社

植物根系的离子吸收

〔英〕D. J. F. 鲍林 著

邱泽生 张大宏 译

赵微平 校

科 学 出 版 社

1 9 8 1

内 容 简 介

本书介绍了关于植物根对无机离子吸收的研究历史及其研究工作的最新进展。作者把这个过程综合为四个环节——离子在土壤中向根表面的运动；离子吸收进入根；离子通过根的运输以及它们经由木质部向枝叶的运动。这四个主要环节各自成章，其他章节涉及较多盐类吸收的理论方面，例如主动运输的动力学和主动运输的机理与假说等。最后一章概括了植物在一定条件下的主要情况以及这方面研究工作的展望。

本书开辟了一些新的处理方法，并提出了研究的新途径，如近代电生理的研究在本书中得到特殊的重视。

本书可供植物生理学、作物栽培学和土壤学的科学工作者以及高等院校有关师生阅读及参考。

D. J. F. Bowling

UPTAKE OF IONS BY PLANT ROOTS

Chapman and Hall, England, 1976

植物根系的离子吸收

[英] D. J. F. 鲍林 著

邱泽生 张大宏 译

赵微平 校

*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1981 年 3 月第 一 版 开本：787×1092 1/32

1981 年 3 月第一次印刷 印张：5 7/8

印数：0001—4,220 字数：130,000

统一书号：13031·1499

本社书号：2061·13—10

定 价： 0.92 元

前 言

我把根对盐类的吸收作为由四个环节组成的连锁或链条进行了探讨。即：土壤里的盐类到根表面的运动；吸收进入根内；穿过根的运输以及从木质部到枝叶的运动。链条中的步骤按时间顺序作为独立的章节安排，其间穿插着盐类吸收的侧重于理论方面的章节。在最后一章，我试图概括植物在一定的条件下的主要情况。在盐类吸收链的个别的步骤方面已经做了许多工作，但我认为收集这方面知识，并把盐类吸收看作是整体植物的过程来探讨，肯定对未来有价值。正如一链条的强度决定于它的最薄弱的环节一样，植物对盐类吸收的整个速率总是取决于链条组成过程之一的工作速率。鉴别受限制的各步骤并了解其特征，将有可能预测关于整个植物体发生的盐类关系。

曾经指出，植物细胞不是鱿鱼轴突或血细胞。同样，必须强调根细胞既不是藻类细胞，也不是绿叶细胞。因此，我力图避免按盐类吸收规律比较清楚的大细胞藻的结论，去推断根的吸收情况。我的目标曾经是概括我们掌握的关于根对离子吸收的直接知识，但在某些领域中这方面的材料结果是意外地少。因此，读者将找不到特地为生物膜写的章节。这一部分被省略的原因是，我不认为根细胞中膜结构与盐类运转的关系已有充分的了解。在力所能及的范围内，当我努力提供这个领域内有关知识的对比描写时，不适当的偏见和人为的缺点肯定是不可避免的。当然，我在描述中尽可能达到准确，而对那些著作可能被我曲解或误传的每个作者表示歉意。我试

图提出在我们知识范围内的明显空白，而且尝试提出某些领域未来研究的可能线索。要是有谁在读完这部书以后，受到鼓励去填补其中一些空白的话，那么此书的目的就算达到了。

正如植物的盐类吸收是一个链条一样，这个链条也是一本书成功的保证。我觉得我只不过是这个链条中的一个环节，因此我非常感谢许多人对这项工作进行的帮助和影响。我特别感谢我的导师 Paul E. Weatherley 教授，他推荐这个题目给我并在以后的进程中给予鼓励。Frank Cusick 博士、Ian Alexander 博士、James Hart 博士和 Alan Macklon 博士阅读了部分底稿并提出了许多有益的意见和建议。Cusick 博士绘制了图 1.1，Alexander 提供了图版 1 和 3，Richard Johnson 博士和 David John 准备并照了图片 2 的材料。James Dunlop 博士提供了图片 4 和 5 的照片，Lorna Forbes 和 Suan Fraser 绘制了图，Edward Middleton 安排了某些相片，Hella Murray 写了插图说明。最后，我非常感谢我的妻子用了很长时间打印草稿和底稿。

D. J. F. 鲍林

1975 年 2 月于阿伯丁

目 录

前 言	v
1. 根是吸收器官	1
形态学	1
生理解剖学	2
发育	7
土壤中的根	8
水培	10
2. 离子通过土壤-根界面的传递	12
细胞壁	12
道南相	13
根和土壤的阳离子交换能力	16
土壤-根的传递	19
Passioura 方程	22
3. 在液泡中积累	24
一些早期的研究	24
各种因子对于在液泡中积累的影响	25
温度	25
氧分压	25
碳水化合物水平	27
与呼吸作用的关系	28
外界盐浓度的影响	30
pH 值	32
离子之间的相互作用	33

年龄的影响	35
微生物的影响	38
菌根	38
细菌和非菌根的真菌	40
4. 主动运输	42
主动运输的准则	42
Nernst 电势	46
根内的膜电势和 Nernst 方程的应用	47
膜电势差的起因	59
Ussing-Teorell 方程	63
5. 动力学的研究	64
酶动力学对植物根的应用	64
两种机理的定位	68
酶动力学探讨的评论	70
示踪物通量的测定	75
透性系数	80
同位素通量资料解释的某些评论	81
6. 机理和假说	87
一般性讨论	87
质子和电子流	88
化学渗透理论	90
阳离子促进 ATP 酶	93
胞饮作用	99
7. 通过根的运输	101
极性运输	101
是极性共质-运输途径还是自由空间?	110
自由空间	110
共质	112

离子通过根分布的纵剖面图·····	116
盐类进入导管是分泌还是渗漏? ·····	119
渗漏 ·····	119
分泌作用 ·····	124
8. 运输到植物的气生部分·····	126
根和枝之间的代谢关系·····	126
水通量的影响·····	129
在木质部内的运输·····	137
离子在植物体内的循环·····	139
9. 一些结论和展望·····	143
参考文献·····	151
索引·····	176

1. 根是吸收器官

形 态 学

高等植物生长、繁殖需要十六或十七种元素。其中只有碳、氢、氧三种元素是植物通过气生部分获得的。其余靠根从土壤中吸取。某些元素,包括钙、钾、镁、氮、硫和磷,需要量比较大,叫常量元素。其他元素,如铁、硼、锰、铜、锌、钼和氯,需要量小,称为微量元素。对于某些生长在盐碱地的种类,钠也是必需元素。某些必需元素,尤其是微量元素,在土壤中含量往往是很小的。根能寻找和吸收这些元素并常常在组织中大量积累的事实,证明了根作为吸收器官的效能。Epslein (1972b) 在描述根在土壤中采集无机物时,反映了在他以前许多研究者的观点。

根除吸收作用外,还履行许多机能,并且它们形态学上的广泛差异取决于它在植物生活中所起的作用。根系的最基本类型是由主轴和较细的分枝组成的直根系。主根通常叫做初生根,它的分枝叫做次生根。次生根又能产生分枝叫做三级根。这种分枝类型可在图版 1 的北美云杉(*Picea sitchensis*)根看到。四级根也可以观察到(Dittmer, 1948)。直根系的主轴能够进入土壤深处使植物得以固定位置。在有些植物种类,直根系的主轴非常膨大,执行贮藏的机能。水分和无机离子的吸收主要由次生根和三级根进行,这些根于生长点之后向顶地产生。

另一重要类型的根系叫须根系。它与直根系不同,没有

明显的主轴。须根系通常存在于单子叶植物中，如包括许多普通谷类植物在内的禾本科植物。例如，大麦幼苗的根是由胚根发育形成的，它是一种有大量分枝的许多细轴。这些根叫种子根。较老的植物，根也由茎的基部产生。这些根常常比种子根的直径大，而且具有较少的分枝。这些根称为节根。从种子根和节根发育的分枝叫侧根。

根据干重，根经常不及植物的 50% (Curtis 和 Clark, 1950)，但它的表面积总是大大超过枝叶。Dittmer (1937) 曾仔细研究了单株黑麦的根，而且测定了其地下部分表面积，相当于地上部分的 130 倍。为了达到这样大的表面积，根的长度相当发展。Dittmer (1948) 发现 4—6 年的幼年榆树，根系大约有二公里长。具有吸收机能的根有接近土壤表面的趋势，以致根系的侧向伸展经常大大超过植物气生部分的侧向伸展。

生 理 解 剖 学

如果我们观察离根尖约 1 厘米处幼根的横切面，我们现在解剖学上比较简单。这可能与地下生境比较均一有关。从根的外部至中心可以看到四种组织：表皮、皮层、维管系统和有时有髓(图 1.1)。

构成根的外表面的表皮是由单层纵向伸长的细胞组成的。表皮的一个特性是向外壁伸展形成根毛(见图版 1)。在某些条件下缺少根毛，例如，当有些根生长在水溶液培养的条件下根毛不发展，但是在土壤正常的条件下根毛经常出现。Dittmer (1949) 检查了三十七种植物，发现全部都有根毛。根毛产生于生长点之后的成熟细胞，沿根持续数厘米，但在较老的部分一般都死去。根毛产生的数量可相当大，Haberlandt (1914) 报道玉米和豌豆每平方毫米的根毛密度分别为 425 条

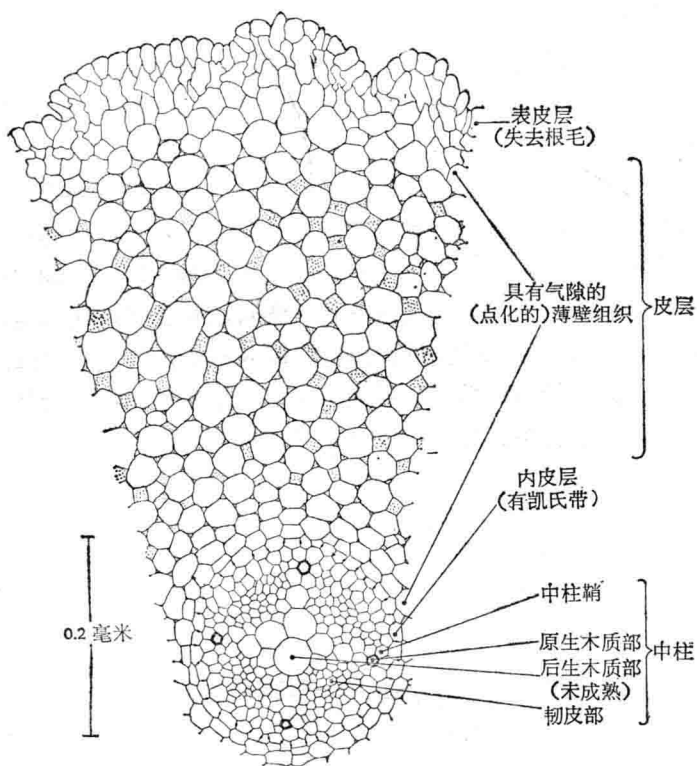


图 1.1 毛茛 (*Ranunculus repens*) 根的距顶尖约 1 厘米处横切面。Frank Cusick 绘制

和 232 条。Drew 和 Nye (1969) 发现黑麦草根每毫米长度内平均有 98 条根毛。

皮层是体积最大的根部组织,它是由具有无数气隙的、大细胞的同心层组成。皮层细胞的细胞壁一般不加厚,但某些单子叶植物的皮层细胞却发生木质化。皮层大小变化很大。在表皮与维管系统之间,初生根可能有十五层细胞的深度,而三级根可能少至五层细胞。在细胞之间,可以观察到连接原

生质的胞间联丝,但关于它们的出现率的精确资料是缺少的。Tyree (1970) 引证了由数位研究者的资料计算来的数值,洋葱成熟的皮层细胞的统计数字是每平方厘米含有 1.5×10^8 个。

维管柱被一层紧密的细胞层包围着,这层细胞使维管组织与皮层之间形成一明确的界线。这就是在根组织中经常存在的内皮层。解剖学家把它看作是皮层的最内层。它的主要特点是,每一个细胞的径向壁有一条带状物或类带状物结构(图 1.1 和 1.2)。按照它的发现者 R. Caspary 的名字叫做凯氏带。凯氏带的化学成分不太清楚,它似乎是由纤维素和木栓质的混合物组成的 (van Fleet, 1961)。

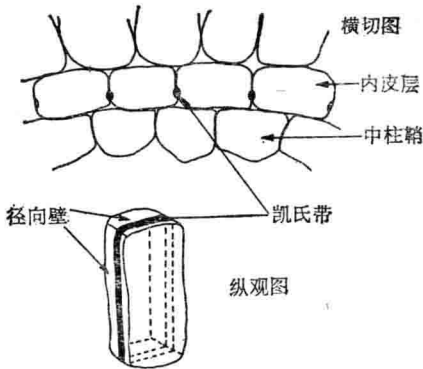


图 1.2 图解表示凯氏带在内皮层中的位置

间接的证据有力地表明,内皮层和其凯氏带一起是皮层与中柱之间在细胞壁水分运动中的屏障,但是缺少有利于这一点的充分的实验证据。推测凯氏带中的木栓质是用来阻塞内皮层径向壁的微纤维之间的毛细作用。所以水和盐分在通向中柱途中必须穿过内皮层的细胞质膜,这就使根具有控制盐类和水分运动的能力。

倘若内皮层在离子与水分的运输中是通过象分泌那样起主动作用的话，那必然可望在电子显微镜下展示出细胞质有关这些活性的结构基础。然而，没有证据说明内皮层细胞的细胞质结构有任何独特性。Bonnett (1968) 用电子显微镜研究了田旋花 (*Convolvulus arvensis*) 的内皮层，但没有发现有利于分泌作用的细微结构方面的证据。可是，他观察到胞间联丝联系着内皮层和所有的相邻细胞。Helder 和 Boerma (1969) 用电子显微镜研究大麦幼根时估计，内皮层每一个切向壁有近二万个胞间联丝。也就是说，每平方厘米有 5×10^8 条胞间联丝。这已被 Clarkson、Robards 和 Sanderson (1971) 证实。因此，尽管有少量的证据说明内皮层对盐分的运输起主动的作用，但胞间联丝大量的存在说明它较适应于按比较被动的调节方式使盐分运输到中柱。

具有充分发育的凯氏带的幼期内皮层称为初生内皮层。较老的根，尤其是那些越冬的根，内皮层的径向和内切向壁经常产生木栓质的次级沉积物和纤维素的三级沉积物，有时也有酚类和醌类物质的沉积物。在这些细胞中，物质通过细胞壁的运输大概停止，但是常常保存少数没有这些次级、三级沉积物的细胞，可能继续执行运输的机能。这些细胞叫做通道细胞。通道细胞虽然缺乏二级和三级的加厚成分，但具有凯氏带，它起的作用与初生内皮层很相似。事实上，初生内皮层可以被看作全部是由通道细胞组成的。

Clarkson、Robards 和 Sanderson (1971) 观察了大麦根距根尖约 45 厘米的基部区域内三级内皮层的发育情况。他们发现高达 40% 的磷酸盐和水分运输到枝叶，是通过这些具有三级内皮层的根的基部区域。虽然通道细胞很少，每一千个内皮层细胞大约只有一个。假如按所有离子和水分的移动都取道于通道细胞来计算液流的速率的话，获得的是一个不可

能实现的高数值。因此，大部分运输似乎是通过加厚细胞进行的。电子显微镜揭示了大量通过内皮层加厚区域的胞间联丝。除由于加厚在其端部有些收缩外，它们与非加厚细胞的胞间联丝看来是相似的。假设胞间联丝是盐分和水分的主要通道，Clarkson 等推算了磷酸盐液流是每平方厘米每秒钟为 $1.8 - 9.7 \times 10^{-9}$ 克分子，而水流是每平方厘米每秒钟为 $1.20 - 4.78 \times 10^{-4}$ 立方厘米。了解初生内皮层细胞切向壁通过胞间联丝运输盐分和水分的比例将是很有意义的。

中柱是根的中心筒状部分，它被紧挨着内皮层内侧的一层或多层的中柱鞘包围着。中柱鞘是由薄壁细胞组成的，并且通常是侧根起源的地方。输导组织位于中柱鞘的内侧。木质部和韧皮部交互排列，并且也可能占据根的中心。如果中心不形成木质部，则被大薄壁细胞的组织——髓——所占据。初生木质部成熟时叫原生木质部，存在于木质部束之外侧，而后来成熟的后生木质部是朝向内部，其特点是具有大导管。成熟的导管没有细胞内含物，而且细胞壁常常以含有木质素的沉积物加厚。木质素能使细胞强度增加，能经受由于蒸腾而形成的拉力。中柱的结构如图版 2 所示。

木质部导管经常被分化较少的木质部细胞——木质部薄壁细胞——围绕，这些细胞与皮层细胞相似，但往往较小。Läuchli、Spurr 和 Epstein (1971) 用玉米根对这类细胞进行了超微结构的研究，观察到了大量膜系统的存在。他们提出木质部薄壁细胞能分泌离子进入相邻的木质部导管。他们在这类细胞与传递细胞之间进行了比较，传递细胞是指一类似乎专门运输溶质的细胞，因为这类细胞具有折叠的膜，提供了物质运输巨大的表面积。传递细胞首先为 Gunning 和 Pate (1969) 所确认。他们在植物的不同部位鉴定了它们，但至今未在普通的根中观察到。然而，它们存在于某些特化的固氮

的根中，这些根具有含固氮微生物的根瘤。这可能与固氮产物向植物气生部分的运输有关。可是，在最近的研究中，Läuchli、Kramer、Pitman 和 Lüttge (1974) 用电子显微镜观察了大麦根木质部薄壁细胞的结构，虽然看到许多胞间连丝与相邻活细胞联结，但未发现这样的结构，这些结构表明这些细胞在动态上与传递细胞类似。因此，木质部薄壁细胞在盐分运输方面的作用仍然是个悬而未决的问题。

在幼根中，韧皮部束和木质部交互存在。韧皮部是一种复合组织，它是由包括筛管的一些细胞类型组成的，这些细胞自叶中把碳水化合物和其他有机物运输出来。在根部的韧皮部内似乎没有任何向上的物质运动，而水和无机盐从根部转运到叶几乎完全依靠木质部。不过，已知韧皮部能把离子从叶运输回到根部。多年生的双子叶植物的次生木质部和韧皮部往往在第一生长季末期发育，但当盐类的吸收主要限制在具有初生维管组织的根部时，次生加厚的作用在这里就无需考虑了。

发 育

根尖被根冠包被着，根冠的机能是保护紧靠其后的生长点。生长限于根顶端，生长过程是通过分生组织区的细胞分裂并接着由距顶端更往后的细胞的伸长来完成的。Goodwin 和 Arers (1956) 关于梯牧草 (*Phleum pratense*) 根生长的分析说明，根的伸长部分，包括根冠在内约有 1.22 毫米长。因此，尽管根的长度随种类不同而异，但生长区在根中的比例都比较小。

韧皮部在伸长终止以前就开始成熟，但原生木质部只在伸长已经完成后才成熟。关于内皮层发育的时间存在一些不

同看法。按照 Esau (1965) 的观点, 凯氏带出现在原生木质部成熟的同时或稍迟一些。另一方面, Fahn (1967) 认为, 凯氏带发育在原生木质部成熟之前。根毛在表皮细胞的伸长终止以后才发育。与大多数其他细胞相反, 后生木质部导管在距离顶端几厘米仍可以成熟(表 1.1)。Anderson 和 House (1967) 报道过, 在玉米根直至距尖端 10 厘米, 都存在具有细胞质的木质部成分。Higinbotham、Darvis、Mertz 和 Shumway (1973) 肯定了这一观察, 并发表了玉米根的距离顶端 9.5—10 厘米处, 具有细胞质和细胞核的后生木质部的照片。象表 1.1 内的大麦资料所表明的那样, 后生木质部成熟的速率是易变的, 而且, Läuchli 等 (1974) 观察到, 在他们的大麦材料中距顶端之后仅 1 厘米, 后生木质部导管就没有生活物质。

表 1.1 大麦根的成熟, 根据 Heimsch (1951) 和 Erickson 和 Sax (1956) 的资料

组 织	距顶端的成熟距离 (mm)
原生木质部	0.25—0.75
原生韧皮部	0.4—8.5
后生木质部	0.55—21.6
凯氏带	0.75

土 壤 中 的 根

土壤能够看作是一个由三个组份组成的系统, 土壤颗粒和腐败的有机质形成的固相, 以及在固相之间占据空隙的土壤溶液和气相。

固相的性质因土壤的起源而变化很大, 但土壤颗粒常常含有具有巨大表面积并能持有大量离子的胶体微粒。被束

缚在土壤胶体上的离子通常是可交换的，这种相态称为交换性复合体。离子从交换性复合体溶解到土壤溶液中，直至在固相和土壤溶液之间建立起平衡。阳离子和阴离子两者在两性的交换性复合体上被吸着，但一些象 NO_3^- 、 SO_4^{2-} 和 Cl^- 那样的阴离子仅微弱地被吸着，因此这些离子在土壤溶液中的浓度比较高。另一方面，磷酸盐在交换性复合体中被牢固地吸着，因此，通常在土壤中含量较少。

土壤溶液的成分因土壤矿物成分、有机物存在的数量和 pH 这类因子而变化很大。表 1.2 表示通过 John Innes 盆栽混合肥离心获得的土壤溶液成分（也见表 2.3）。这种盆栽混合肥是一种富含离子的培养基，而天然的土壤一般在它们的土壤溶液中矿物质含量要低的多。磷酸盐和微量养分没有测定，但它们一般以大大低于大量养分的浓度水平存在于土壤中。例如，磷酸盐，一般存在 10^{-2} — 10^{-3} 毫克分子/分米³ (Fried 和 Broeshart 1967)。

土壤的气相对于根是非常重要的，因为根必须含有充分的氧气来维持呼吸作用。土壤通常含有大量的有机体，例如

表 1.2 在田间持水量的情况下 John Innes 2号盆栽混合肥的土壤水的离子成分。土壤水通过 100g 条件下离心 5 分钟获得。资料引自 Ansari 和 Bowling (1972)

离 子	浓度(毫克分子/分米 ³)标准平均误差
K^+	0.75 ± 0.10
Na^+	2.1 ± 0.1
Cl^-	4.2 ± 0.3
NO_3^-	2.0 ± 0.3
SO_4^{2-}	13.9 ± 3.7
Mg^{++}	1.4 ± 0.1
Ca^{++}	7.1 ± 0.9
pH	5.9 ± 0.2