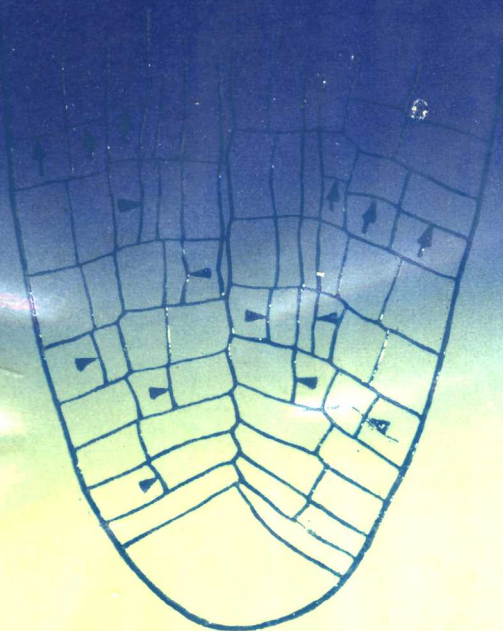


作物根的发育与功能

[英] P·J·格雷戈里等 编著

陈 放 周桂梅 陈 浩 编译



四川大学出版社

作物根的发育与 功 能

〔英〕P. J. 格雷戈里等编著
陈放 周桂梅 陈浩 编译
李 平 校

高等学校博士点专项基金资助项目

国家自然科学基金资助项目

国家教委资助优秀年轻教师基金项目

四川大学出版社

1992年·成都

〔川〕新登字 014 号

内 容 简 介

本书从实验生物学角度讨论了种间或同种,但不同栽培条件下的植物,在自然环境中的各种因素(温度、光、地心引力以及土壤的机械阻力等)对根的发育和生理功能的影响,而且这些影响都从细胞、组织、植物个体和植物群落四个方面表现出来,即从微观至宏观的探讨各种因素对根系发育和功能的影响。研究结果填补了上述领域知识的空白。为植物学,植物生理学,植物育种与遗传研究的科技工作者提供了翔实的资料。

本书适用于综合性大学,农业院校师生及从事植物学,植物生理学,遗传与育种的科研人员参考。

技术设计:马佑国

责任编辑:马佑国

封面设计:冯先洁

作物根的发育与功能

〔英〕P. J. 托雷克 著

陈放 周桂梅 陈浩 译

四川大学出版社发行(成都市望江路 29 号)

四川新华书店经销 成都前进印刷厂印刷

开本 787×1092 毫米 1/32 印张: 8.5 字数 180 千

1992 年 11 月第 1 版 1992 年 11 月第 1 次印刷

印数: 0001—1000 册

ISBN 7-5614-0541-3/Q·15 定价: 4.20 元

编 译 序

本书是1985年春在班哥北威尔士大学,实验生物学会环境生理专委会,英国生态学会和应用生物学家协会联合召开的学术年会中,精选的论文汇编而成。

本书作者从实验生物学角度出发,深入研究并详细描述了物理环境因素(温度,地心引力,光和土壤阻力等)对多种主要农作物(水稻、玉米、大麦、小麦等)根的发育与功能的影响,包括了这些因素对植物根细胞、组织及植物个体和群落的影响。采用了较先进的研究方法,在大量实验的基础上,深入分析、归纳总结出了一些主要的结论和规律,对大田作物研究有重要的参考意义。

本书采用的先进技术和研究方法,对我国在作物研究上有重要的参考价值,同时为使本书便于教学,我们决定编译出版。以供我国从事农业生产和实验生物学工作者参考,也可作为相应专业的本科生、研究生教材或参考书。

本书共十章,第一章概述了环境中的物理因素以及这些因素与其它环境因素与植物根之间的相互作用。第二章阐述世界环境的变化在根发育过程中对细胞的影响,并提出如何弥补和修正干扰。第三章用实验结果来讲解在千变万化的土壤条件下根细胞的生理功能及其相互作用的特性。第四章是运用植物发育解剖学的方法和技术研究禾本科植物根结构中的一些新发现,以及其他科学家的工作。第五章包含二部分

工作，第一部分探讨土壤中的水和营养物质通过根的皮肤组织到达木质部的机制。第二部分报道物理环境是如何影响这种机制。第六章报道土壤温度、水分含量、氧气以及土壤强度对根系起源、分枝与分布的影响。第七章评价以根部必需的碳源的加工为基础，估测作为能量的碳源代谢场所的相对大小。第八章简要探讨了物理环境和生物环境及其对根影响的相互作用，试验了影响生长的四个主要的物理抑制因素，并提出今后研究的方向。第九、十章讨论自然群落中根系间的生存竞争，以及根对自然环境的反应，并提出今后研究的目标。全书各章都给出大量的参考文献。

本书第一、二、三章由周桂梅编译，第四、五、六、七章由陈浩编译，第八、九、十章由陈放编译。全书由李平审校。

编译对全书中印刷上的个别错误已作出修正，全书图版按章节进行了编排，删减了与本书内容无关的参考文献，但由于水平有限，编译中难免有错误或其他不足之处，恳请读者批评指正。

编译者

1991. 10 于成都

前 言

编写此书时，我们力求对根的发育和功能写出相同份量的内容，而且也竭力在书中编写进与这两方面有关的各种自然环境因素。这些因素包括：温度，地心引力，光和土壤的机械阻力。但是物理因素与化学因素之间没有截然不同的界线，此处我们列举的物理因素包括溶于土壤溶液中主要养料的离子浓度相互作用的水，还包括土壤的通气性，该因素与氧气进入土壤有关，而且还影响到根或土壤产生气体的排放。所有这些因素都随着土壤的深度，存在的时间不同而异，这就大大增加了该项研究的复杂性。

物理因素还影响与根伴生的微生物，但是正如实验证实的，它们对菌根或固氮菌的影响是有限的。

我们尽可能地进行定量的讨论，包括种间或同种，以及不同栽培条件品种之间的比较。这种方法一方面可以避免得出是似而非的基本规律，也可从事遗传与育种的科研人员提供资料。

书中，我们将探讨物理环境中的互相作用的因素对根发育和功能的影响，每一因素对植物的影响都表现在四个方面——细胞、组织、植物个体和植物群落。本书为我们提供了一个填补该领域空白的极好机会。

1985年3月26日至28日在班哥北威尔士大学，实验生

物学会环境生理组，英国生态学会和应用生物学家协会联合召开了学术年会。本书由大会论文精选汇编而成。上述三个组织给我们编写工作提供了慷慨的经济资助，在此我们深表感谢。

本书编写与出版过程中，各位论文作者提供了精心撰写的手稿，同时得到 L. D. 因可博士（里得斯大学）和 C. 马歇尔博士（北威尔士大学），以及剑桥大学出版社全体职工的大力协助。在此，我们一并表示感谢。

P. J. 格雷戈里

J. V. 莱克

D. A. 罗斯

目 录

第一章 植物根与环境因素间的相互作用	(1)
§ 1.1 引言	(1)
§ 1.2 温度	(1)
§ 1.3 引力	(2)
§ 1.4 光	(3)
§ 1.5 机械阻力	(4)
§ 1.6 水	(5)
§ 1.7 土壤通气性	(6)
§ 1.8 结论	(7)
参考文献	(7)
第二章 根的细胞组织及其对物理环境的反应	(9)
§ 2.1 引言	(9)
§ 2.2 细胞分裂过程	(10)
§ 2.3 分生细胞的细胞骨架	(10)
§ 2.4 核分裂周期	(15)
§ 2.5 细胞分裂及细胞类型	(21)
§ 2.6 细胞分化	(29)
§ 2.7 总结	(33)
参考文献	(34)
第三章 根尖细胞的功能	(45)
§ 3.1 引言	(45)
§ 3.2 对矿物营养的要求	(45)

§ 3.3 根在土壤中的穿伸.....	(51)
§ 3.4 根的向地性.....	(57)
§ 3.5 结论.....	(68)
参考文献.....	(69)
第四章 栽培植物根的结构和发育 (以玉米为例)	(78)
§ 4.1 引言.....	(78)
§ 4.2 根的主要结构.....	(79)
§ 4.3 根——土壤界面.....	(82)
§ 4.4 外部组织至内皮层.....	(84)
§ 4.5 侧根.....	(87)
§ 4.6 供研究结构用的田间根的采集和制备.....	(92)
参考文献.....	(95)
第五章 根组织的营养和水份转运功能	(100)
§ 5.1 引言	(100)
§ 5.2 离子与水运至根木质部的辐射状转运途径	(101)
§ 5.3 自然环境, 根结构及根功能	(116)
§ 5.4 结论	(128)
参考文献	(129)
第六章 根系的起源、分枝与分布	(142)
§ 6.1 引言	(142)
§ 6.2 根的起源	(142)
§ 6.3 的一枝	(146)
§ 6.4 根的分佈	(151)
参考文献	(161)
第七章 生长、呼吸、分泌和共生关系: 碳源转移到根中的	
代谢途径	(170)
§ 7.1 引言	(170)
§ 7.2 分泌	(171)
§ 7.3 生长	(174)

§ 7.4 呼吸	(175)
§ 7.5 共生关系	(186)
§ 7.6 结论	(190)
参考文献	(191)
第八章 植物群落中根系的发育与生长	(198)
§ 8.1 引言	(198)
§ 8.2 物理环境对根发育生长的影响	(199)
§ 8.3 根和植物之间的竞争	(211)
§ 8.4 未来的研究	(214)
参考文献	(215)
第九章 自然群落中根系间的竞争	(225)
§ 9.1 引言	(225)
§ 9.2 地下竞争的证据	(226)
§ 9.3 根系的供给	(229)
§ 9.4 消耗竞争的性质	(233)
§ 9.5 单个根之间的竞争	(239)
§ 9.6 结论	(243)
参考文献	(244)
第十章 根对物理环境的反应：今后研究的目标	(249)
§ 10.1 引言	(249)
§ 10.2 有机体的水平	(249)
参考文献	(261)

第一章 植物根与环境因素间的相互作用

(J. V. Lake)

§ 1.1 引言

植物的根与其生长环境中的每一物理因素都能发生相互作用，并使它出现某些改变，但通常地心引力对根的影响甚微。植物根通常生长在土壤中，但有时在实验室里或自然环境中它们也可能生长在空气和水中。我将依次论述每一种物理因素，并描述这些因素与其他因素间以及与植物根之间的相互作用。多数物理因素会影响植物根的生长与功能，并对土壤也有一定的影响。本文未涉及物理因素对土壤的影响。

§ 1.2 温度

在接近土壤表面的区域，温度梯度是陡峭的，且白天的变化幅度最大。Sinclair 于 1922 年在亚利桑那沙漠中测得在 2—4cm 的大层中的温度梯度大于 $6^{\circ}\text{C}/\text{cm}$ ，在 0.4cm 深处温度变化幅度为 56°C (Sutton, 1953)。以后的许多报道都超出了这

些数据，其中有的数据令人怀疑。相反在土表下 50cm 处，即多数植物的分枝（侧根）区域内，温度虽也随季节而变化，但该区内的日温度基本上是恒定的，但是在沿根的长度方向仍存在着陡峭的、迅速变化的、正的或是负的温度梯度，这无疑的影响着根的结构和功能。但在绝大多数的实验中不考虑这种复杂性。

植物根由于含水特性，当土壤发生干旱时，它与周围土壤相比具有好的导热性，但其热容量较小，因此根与土壤的温度就不可能相差太大。根与其热环境间较大的一种相互作用是由于根的活动结果改变着周围土壤的结构和水份含量引起的。

下面将介绍温度对根的发育、生长及功能的不同影响。例如，细胞分裂周期或诱导的根原基的温度反应曲线的形状完全不同于细胞生长或根伸长的曲线形状。这些测量的某些结果是可以重复的并且也是可以预测的（即所谓的热时间常数），但至今还未能用生物化学的观点来加以解释。

§ 1.3 引力

引力场在地球表面几乎具有均一的强度和方位。在诸多因素中，引力是唯一决定根生长方向的因素。另一方面，在向同性的均匀环境中，某一特定植物根的相对垂直方向所成角度大小取决于侧根的排列顺序，以及特定植物种或栽培品种对引力响应的强度。虽然得出反应本身的细胞信号处理的基本性质还不了解，但若增加对根细胞生长规律的了解，对人们研究引力反应是尤为有用的。

各环境因素几乎很少单独地影响根的生长和功能。某些植物中,根向地性反应强度取决于抵达根尖的光通量密度,光照持续时间和光谱组份。当植物处于黑暗环境时,其向地性反应强度最小。但是,对可直接观察根的短暂光照,就足以看到向引力方向的弯曲(Lake & Slack, 1961)。这种相互作用和受光谱影响的具体机理仍是一个谜。

§ 1.4 光

在砂土中,光可通过矿质微粒传播,同时其光谱组份也常发生改变(Mandoli 等 1982)。而在一般土壤中,光可通过水膜或土壤裂缝传播。植物根本身就可以起到光导管的作用(Mandoli 和 Briggs, 1984)并改变着传播过程中传播光的光谱组份,并不断与周围环境发生相互作用。

在某些植物中,光对根的生长不起任何作用,但在另一些植物中无论以任何方式抵达根尖的具合适光谱组份的光都将减缓根的伸长并诱发根的向地性(Lake 和 Slack, Loc, eit)。土壤中根系对环境刺激的反应(不同于地心引力)所表现出来的适应能力,无疑地给植物生长带来无比的优越性,使得植物在千万化的环境中能正常生长,并行使其功能,避免了处于时好时坏的环境条件的表土层对植物生长产生的不良影响。

光通过调节植物干物质的合成和干物质在根与茎中的分布来直接影响根的生长。

§ 1.5 机械阻力

根要在土壤中延伸就需挤开周围的土壤颗粒，也需克服机械阻力。若机械阻力过大，而且空间又允许，根则绕过土壤颗粒生长。与之相似，根也可绕过由土壤小颗粒聚合的团粒。机械阻力在每一土壤纵剖面的水平位置上是不相同的，如果耕地工具或车辆把土壤压得太紧，机械阻力在同一层土壤中有时也相差很大。机械阻力也与根的直径有关。

根在土壤中伸展形成通道时也改变着机械阻力，首先是通过根的分泌作用，使根尖润滑，其次是根吸收土壤中的水份供给植物蒸腾作用，从而使土壤干燥；再次是根延伸后已形成的通道的存在，对以后形成的根所受到的有效机械阻力都会产生影响。

土壤的条件，如干燥度，致密度都能增大机械阻力，也影响根对空气、水份和矿质营养的吸收。因此为了估计阻抗对根的实际影响，设计一个完美的实验是必需的。目前只知道机械阻力会减缓根的伸长，但根的发育方面即在细胞分化水平上对根发育能否产生任何影响，至今仍无定论 (Bralow, Chapter 1)。然而有助于识别分化细胞位置的主要因素是与邻近细胞形成的机械压力图样有关，因此阻抗的某些影响仍是可能预测的 (Barlow, 1984)。

§ 1.6 水

在土壤中，除了地心引力外的所有物理因素都受到水的影响。水的传导性和扩散性不仅明显地影响根吸收水的比率，而且两者也是水份含量的复杂函数。根表皮附近不同成分的土壤水位对根的生长和功能影响不同。土壤中含水量和水位都具陡峭梯度是常见的，并沿着根的纵深方向陡峭的含水量梯度与水位梯度是物理和化学环境因素也出现梯度的主要原因。

根系通过分泌和吸收作用与土壤水份相互作用，也可以通过其体积收缩或膨胀方式与其相互作用，从而改变根与土壤接触的面积。这个过程可以解释在实验中观察到的有关根功能研究中的一些迷惑不解的难题。因为水是沿土壤水位梯度运输至根中的，若能找到一种在不明显改变水流或影响环境的前提下却能测定根附近水位的仪器，那么，相信它一定会推进植物与水之间关系研究的进程。

当土壤干燥时，土壤液中营养物的离子浓度可能增大到某一特定值，此时土壤中的渗透势在所有水势中占明显优势，虽然渗透势影响根部的水份吸收只是让有关离子半透过根组织中的有关细胞膜。另一方面干旱会损害矿质营养素向根中运输，这是因为干旱可导致扩散系数的降低，致使靠近吸收根的营养素缺乏。

§ 1.7 土壤通气性

在土壤中，根与空气中的气体交换阻力不仅取决于土壤层中充满气体的气孔的体积大小，还取决于气孔空间的几何图形，很明显，这两者都依赖于土壤的结构和水份含量。气孔的几何图形也还取决于土壤通过湿润、干燥或霜冻方式形成裂缝的能力，同时还取决于保持这些裂隙和遗留下来的通道的能力（例如，这些通道可由蚯蚓活动或植物根的生长形成）。

很明显，即使土壤是贫瘠的，在致密的浸没土壤中，氧气和其它气体的分压强度仍与大气压相平衡。氧气的分压梯度来自根的呼吸活动及土壤结构；土壤中的通气现象就是土壤与根相互作用的一个重要例子。

虽然土壤可用它对氧气运输的扩散阻力来表示，但在根表面氧气的分压强还取决于根的呼吸比率的大小，这就是为什么冬季的渍水不具灾难性的原因。在根呼吸受氧气不足限制的条件下，根表面的氧气分压强可能接近于零，氧的流量密度指向传感器的零位，这些方法可用于测定通氧作用 (Blakewell & Wells, 1983)。在稀疏根生长过程中，供氧来源于无氧呼吸微生物的土壤带，而不是直接来自土壤外的大气。

氧气分压强的降低可能会导致土壤微生物和植物根产生更多的乙烯。

乙烯的扩散取决于充气气孔的容积和其几何图形。土壤中不良的通气状况导致植物根中乙烯浓度增高，而乙烯浓度的增高又会导致通气组织——即皮层内充气空隙的形成。通

气组织的形成促进了组织间的氧气向顶部扩散，于是，通气情况在一定程度上得到了恢复。

在某些植物中，不良的通气状况调节或逆转着根的向地生长，有可能是通过乙烯来影响的。这种反应使得植物根总是靠近通气良好的土表层区域生长 (Jackson & Drew, 1984)。

§ 1.8 结论

以上各例阐明了土壤各物理因素之间以及与植物根之间的相互作用，这种相互作用不具累加性。在后几章中我们还得用这些相互作用，只是重点已转移植物本身各种水平的组织间，以及各种必然的环境因素之间的相互作用。

参 考 文 献

- Barlow, p. w. (1984). Positional controls in root development. In Positional Controls in Plant Development, ed. P. W. Barlow & D. J. Carr, pp. 281—318. Cambridge University Press.
- Blackwell., P. S. & Wells, E. A. (1983). Limiting oxygen flux densities for root extension. *Plant and Soil*, 73, 129—39.
- Jackson, M. J. & Drew, M. C. (1984). Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. in Flooding and Plant Growth, ed. T. T. Kozlowski, pp. 47—128. London; Academic press.
- Lake, J. V. & Slack, G. (1961). Dependence on light of geotropism in plant