

根系在植物生命活動中的意義

薩 比 寧 著

科學出版社

Q945.153N

根系在植物生命活動中的意義

Д. А. 薩比寧 著

雷宏俶 張靜蘭 譯

吳相鉦 王天鐸 校

科 學 出 版 社

1956年6月

內 容 提 要

本書根據作者自己的工作和其他作者的研究成果，對植物根系的作用作了系統的敘述和論證。全書共分三章。第一章揭示水分進入根系和在根內運轉的機制；第二章敘述根在植物礦質營養過程中的作用；第三章論述根系在植物生長過程中進行着某些生理活動物質的合成。讀者可以從本書的資料進一步了解植物的重要器官之一——根——的多方面的作用。

根系在植物生命活動中的意義

О значении корневой системы

в жизнедеятельности

Растений

原 著 者	[蘇聯] 薩比寧 (Д.А.Сабинин)
翻 譯 者	雷 宏 倏 張 靜 蘭
編 輯 者	蘇聯科學院植物生理研究所
校 訂 者	吳 相 鈺 王 天 鐸
出 版 者	科 學 出 版 社
	北 京 東 皇 城 根 甲 42 號
	北京市書刊出版業營業許可證出字第 061 號
原 文 出 版 者	蘇 聯 科 學 院 出 版 社
印 刷 者	上 海 啓 智 印 刷 廠
總 經 售	新 華 書 店

1956 年 6 月 第 一 版

書號：0465 印張：1 5/8

1956 年 6 月 第 一 次 印 刷

開本：787×1092 1/32

(滬) 0001—6,380

字數：30,000

定價：(11)0.30 元

引 言

選擇這個題目列入季米里亞捷夫紀念集中必須加以說明。關於根系是滋養植物的器官這一觀念，很久以前就已經獲得肯定；證明根系在植物水分營養和礦質營養方面的作用的許多觀察和試驗也是衆所周知而無庸置疑的。那麼自然要問：是不是應該再一次地講解根系的功能呢？

根系活動的某些方面，確實已經明瞭，並且充分地研究過，但是根系生活中最重要的和最有趣的現象，直到最近幾年才被我們發現，根系和地上部器官發育之間的相關性，直到最近才獲了解。最近建立了這樣一個觀點，認為根的吸收活動和葉的光合活動是通過物質與能量代謝過程聯繫起來的。

從“植物的生活”（1878）出版後七十年來，季米里亞捷夫（К. А. Тимирязев, 1875; 1904）和其他研究者們的著作，已經廣泛而全面地闡述了葉的作用。但是根系及在根系中所進行的過程的研究，七十年來，却遠遠地落後於葉的功能觀念的發展。依植物生理學家看來，葉是有機物的最初合成的器官，是激素物質的製造場所，是許多複雜的生物合成過程的基地。而近代生理學却以為根系是簡單的吸收水分與礦物質的器官，有時甚至更狹隘地把它當作僅僅是水和礦質營養元素進入的器官。

每一個多年從事根系活動的研究的人，每一個注意這方面知識的發展的人，都明瞭根在植物生活中所起的作用，

比一般所了解的要大得多。在這篇報告中，我希望盡我的能力，說明根系活動和地上部器官的活動之間驚人的相關性。

下面我們將研究根系在植物的生活活動的三個方面的作用：(1)根系在水分吸收方面的作用；(2)根系在鹽類吸收方面的作用；(3)根系在植物生長過程中的作用。可以證明，根參加上述這些過程的基礎是根的活細胞中所進行的代謝作用。在這些過程中，根把從地上部器官得到的同化產物加以改造。在有機物的改造過程中所釋放的能，就用來運輸水、積累鹽類、並製造某些生理活動物質——植物激素。

具有同化日光能力的地上部器官和根系之間的聯系，大概就是這樣。當我們個別地分析根系的生理功能時，就會看到這種聯系是如何實現的。

目 錄

引言·····	i
一、根系是植物的水分營養器官·····	1
二、根系在植物礦質營養過程中的意義·····	22
三、根系在植物生長過程中的意義·····	33
結論·····	42
參考文獻·····	43

一. 根系是植物的水分營養器官

當我們研究作為植物的供水器官的根系的作用時，就會明瞭要對根系在整個植物生活活動中的作用問題進行生理分析是很繁難而複雜的。看起來，研究根系生活活動的這一方面不應該有大的困難，但是實際上，它和研究根系其他基本功能時所遇到的許多複雜問題都有聯系。

根的活細胞對於植物水分的供應有雙重作用。它的性質隨着植物中水流的速度而變更。在水流速度低時，根系將鹽類和有機物的水溶液向上壓送，保證着植物的水分供應。蒸騰低的時候，通過被動排水孔的溢泌水的分泌，證明根能維持整株植物中的緩慢水流，直到輸導組織的末梢。觀察被切斷了的水液培養的植物的傷流時就可以看到，在數小時內，傷流仍能保持穩定的強度。在傷流時，根從外界溶液所吸收的水的體積，大約等於所分泌的傷流液的體積。因此，可以認為傷流是通過根系的液流。這個重要的原理，蘭諾(Renner, 1929)早已確定了。這個結論的原則性的意義是很明顯的，因為它完全擯棄了當時解釋植物傷流的各種說法，例如，認為傷流是在切斷植物莖時，由於受傷而引起的液體分泌。

承認了傷流是經過活的根系的液流，在研究這個過程時，就有可能提出一些問題。關於物質流的形成，我們可以採用歐姆定律：

$$\text{流力} = \frac{\text{動力}}{\text{阻力}}。$$

在我們所研究的情況下，流力用傷流速度表示，就是單位時間內分泌的液汁量。把毛細管連接到割斷了的植物莖上，觀察毛細管中彎月面移動的情形，就容易正確地估計出這個數值。在我們的試驗中，靈敏度約為 0.01 立方毫米，準確度約為 5%。可見，傷流的速度能夠測定到一定的精確度，完全滿足於生理測定的要求。但是，在植物傷流情況下，保證液流產生的力，其性質和大小是怎樣的呢？

研究滲透活性物質對傷流的影響，可以了解這種力的性質問題。以滲透壓極高的溶液來代替水培植物根系周圍的水時，植物的傷流就變慢、停止、甚至毛細管的彎月面朝相反的方向移動。根據這些簡單的試驗看來，傷流的動力，按其性質來講，就是滲透壓。如同所有的滲透過程一樣，植物傷流也需要有活的原生質存在。根的死亡或者主要生活過程速度的減低，都會引起傷流的停止或延滯。

從滲透過程來認識植物傷流現象，就有可能測定傷流動力的大小。正如用質壁分離法測定細胞液的滲透壓一樣，把根系放在各種不同濃度的溶液中，測定在那一種濃度的溶液中傷流停止。恰使傷流停止分泌的溶液的滲透壓就等於傷流動力。但是，這種測定傷流動力大小的方法是很困難的。

二十五年以前，我曾建議用動態方法測定傷流動力（Сабинин, 1923）。這個方法係根據一個簡單的假定：傷流速度與液流動力之間成直線關係。因此，依照這個假定，傷流動力等於零時，傷流的速度也等於零。那麼，以上的假定就導出下面的公式

$$V_1 = K_1 P_i,$$

其中 V_1 ——傷流速度，用分泌液汁的體積計算；

P_i ——傷流動力，以大氣壓為單位；

K_1 ——比例常數。

假使我們把根系放在滲透壓為 P_e 的溶液中，在起初溶質還未能透過根的活細胞時，傷流的滲透動力看來是減少了 P_e ，因之上面所寫的公式，對於放在滲透壓為 P_e 的溶液中的根，應當是

$$V_2 = K_2 (P_i - P_e)。$$

可以認為，根剛放入溶液後，傷流速度的比例常數是不變的。這個數值決定於根從外界介質吸水的吸收表面；水在根的活細胞中移動所受到的阻力，以及水在根的死組織（尤其是木質部的輸導部分）中移動所受到的阻力。這三個決定 K 值的因素中，僅僅第二個因素能夠很快的變化，但在幾分鐘的試驗中，可以認為水在根的活組織內移動所受到的阻力也是不變的。在這種情況下，當外界溶液為 P_e 時，根據

$$K_1 = K_2,$$

測定 V_1 與 V_2 ，就能得到 P_i 值：

$$P_i = \frac{V_1 P_e}{V_1 - V_2}。 \quad (1)$$

利用這個公式，我和我的共同工作者以各種物質的溶液進行試驗，得到了大量的 P_i 值。我們研究同一試驗材料在不同物質溶液中的傷流情況時，測出傷流動力的數值是相近的。因此，我們認為公式(1)所根據的理論假定是正確的。

達吉斯 (Dagys, 1933) 研究植物傷流時得到的有趣

資料，進一步證實了上面的公式。最近幾年，隆德戈爾德 (Lundegårdh, 1945) 對傷流生理問題的研究工作中，關於傷流速度與外界溶液滲透壓之間的關係，曾企圖確定一個與我所提出的不同的規律。根據他的試驗，傷流速度不是與 $P_i - P_e$ 之差成比例，而是與 $\sqrt{P_i} - \sqrt{P_e}$ 之差成比例。據我看來，在這一問題上，隆德戈爾德是不對的，他錯誤的原因是由於試驗方法不正確。

隆德戈爾德爲了測定傷流速度與外界溶液滲透壓的關係，進行了長達 6 小時的試驗。在這樣長的時間內，植物的傷流過程發生了變化，因之就不可能測出最初的 P_i 值。基於我們用各種植物進行的大量試驗，我們知道當根系浸在滲透壓相當高的溶液中時，這個數值是顯著地增長着的。非常可能，傷流速度的比例常數也同時發生變化。下面解釋傷流的機制時，我們將分析 P_i 值在溶液中增長的原因。這裏我們要指出：只有在幾分鐘的短期試驗中，傷流動力值的測定，才能得到穩定而可靠的結果。

這個結論甚至可以用隆德戈爾德自己的結果來證實。在有些試驗中，他不僅在 6 小時以後收集液汁，也曾分別地在根系浸入溶液後 2、4、6 小時收集液汁。正如意料到的那樣，這些時間不同的試驗，結果是不同的。根據測定的數據，試驗開始後 0—2 小時的 P_i 值比試驗開始後 4—6 小時的 P_i 值低得多。

只要看一看根系浸在滲透壓足以使傷流過程發生強烈變化的溶液中，傷流速度的曲線，就可以肯定當測定 P_i 值時，僅考慮試驗開始後 6 小時內所分泌的液汁量是不恰當的。圖 1 引用了這類曲線之一，是我用鳳仙花 (*Impatiens balsamina*) 幼苗作試驗得到的 (Сабинин, 1925)。

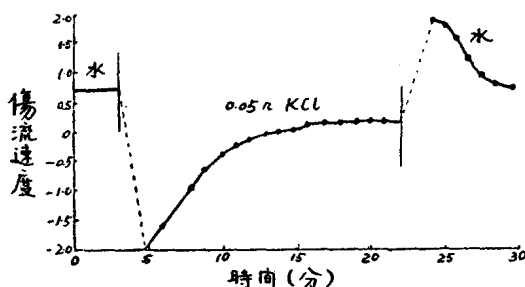


圖 1 鳳仙花幼苗傷流速度曲線(先放在水中,再移入 0.05N KCl 中,然後重新放入水中)。

顯然,在強烈地阻礙液流或者改變液流方向的溶液內,經過幾小時,才測定液汁分泌量,研究者測得的是傷流過程改變的結果,完全不是根系浸入溶液前的傷流動力。

我們檢查一下隆德戈爾德的工作,不僅發現方法上的錯誤(由於這些錯誤,可以認為他所提出的傷流速度與傷流動力大小之間的關係,是毫無根據的),而且也發現他的試驗中,包括了直接證明這種關係成直線性質的資料。因為,當 0.1—0.4 大氣壓的負壓力作用於小麥幼苗的斷面時,隆德戈爾德觀察到傷流速度顯著地增長。試驗中所採取的壓力數值和傷流速度之間,如他的圖 12 所示是很明顯地表現着直線關係。顯然,假使傷流速度實際上與 $\sqrt{P_i} - \sqrt{P_e}$ 之差成比例,這種關係就不應該存在,惟有我們所採取的直線關係存在時,隆德戈爾德才能得到他的試驗結果。

因此,根據現有的試驗資料,可以得到幾條原則性的重要結論:(1)植物傷流是滲透過程;(2)傷流的滲透動力的太小與傷流速度成直線關係;(3)傷流動力的試驗測定指出,它達到很大的數值,幾乎是 1 大氣壓左右。

這些結論對評價根在植物水分營養方面的作用有很大

意義，使我們得以了解根在植物有機體水分代謝中的雙重作用。事實上，假使我們對於通過活的根系的液流採取關於液流速度、動力、及阻力之間關係的一般觀念，那麼我們就會得到傷流在其流動的途徑中遇到很大的阻力的結論。截斷的大蘆的少量液汁升高極小高度所作的功，就如同把動能供給根系木質部輸導組織中緩緩移動的水柱所作的功一樣，是極其微小的，當液流動力等於 1 大氣壓時，它可以忽略不計。因此得出結論：大部分的傷流動力是消耗於克服阻力，這些阻力是怎樣的呢？

可以把阻力分成液流沿着根的死組織運動時所遇到的阻力，和沿着活組織運動時所遇到的阻力。第一種阻力主要是液汁沿着木質部輸導組織運行時所遇到的。關於木質部中水流的運動，許多學者們已作出很多可靠的測定，足以相當正確地表示這個阻力的大小。它的數值很小，在強烈蒸騰情況下所造成的流速，每米通路中才 0.1 大氣壓。根據不同時期不同生理學家所進行的測定，可以認為在中生植物方面，蒸騰強烈時，木質部中水流速度比傷流時的水流速度要大些（大約為 5—10 倍）。在這種情況下，如果認為沿着像毛細管一樣細的木質部輸導組織的液流所遇到的阻力和流速成正比，而傷流試驗時液流在木質部內經歷的長度大約只有 10 厘米，那麼相應的阻力就等於 0.01—0.02 大氣壓。

上面說過，傷流動力可以達到 1 大氣壓左右，那麼根系死組織對液汁運動所加的微小阻力就完全可以忽略。結果，維持液流的力大都消耗在克服根的活組織內的阻力。從根的吸收表面到木質部輸導組織的路程並不長，假定只有根系的纖細分支有吸收作用，而其直徑不超過 1—2 毫

米，那麼這個通路的長度只有 0.5—1 毫米。如果 1 大氣壓的力只能產生出像傷流速度一樣小的流速，可知液流從吸收表面沿着根的活細胞運行到木質部輸導組織腔所遇到的阻力是很大的。

這個結論，完全符合於測定“原生質透水性”所得到的資料，原生質透水性就是與水流運動的阻力方向相反的數值。如所周知，胡伯和赫弗勒 (Huber und Höfler, 1930) 及其他的研究者們曾用各種植物和動物材料測定了原生質透水性的數值。在任何情形下，這個數值是屬於同一大小範圍的。如果用 $\frac{\text{厘米}}{\text{大氣壓} \times \text{小時}}$ 為單位來表示，那麼它約等

於 $\frac{10^{-3} \text{ 厘米}}{\text{大氣壓} \times \text{小時}}$ 。就是說，作用於水的力為 1 大氣壓的時

候，活原生質中每小時水流經過的路程是 10^{-3} 厘米，即約 0.01 毫米。

如此看來，水流通過原生質活細胞所遇到的阻力確實很大。關於液流通過活的根系遇到很大阻力的結論（這個結論是從傷流過程的生理分析得到的），不僅在質的方面，並且在量的方面，均符合於直接測定原生質透性時所得到的資料。我們發現：傷流時實際觀察到的根系吸水速度與理論值相符合，這個理論值是把物質隨液體運轉的一般規律應用於植物傷流及根據直接測定原生質透水性而得到的。

假使這個數值大約等於 $\frac{10^{-3} \text{ 厘米}}{\text{大氣壓} \times \text{小時}}$ ，那麼在傷流動

力為 1 大氣壓的作用下，水在根的活細胞內每小時進行 10^{-3} 厘米。因此，在液流滲透力的作用下，根的單位吸收表面上，水分子向着根的中柱移動的距離應當是 10^{-3} 厘米或

0.01 毫米左右。這就是說，根的單位表面上每小時應當吸收 0.01 單位體積，即 0.01 立方毫米。這個理論推測是根據上述原理和資料，至於直接的觀察是如何的呢？

近年來，羅遜 (Rosene, 1941) 研究了植物在傷流情況下根系吸水的情況。她應用很靈敏的方法，測定了離體小片蔥根吸收的水量和分泌的液汁量。因為這兩個體積之比接近於 1，那麼，應當認為羅遜所研究的，實際上是傷流動力作用下通過根系的水流。在她的試驗結果中，我們發現了一定的誤差，但是誤差很小。傷流時根吸收的水的最小值為每小時每平方毫米 0.026 立方毫米，而最大值為 0.086 立方毫米/平方毫米·小時。可見，試驗所測得的傷流時水流速度的大小，完全符合於理論推測。決不能不認為這是有利於上述關於水流經過根部活組織的規律的主要論點。

應當說明，為什麼水經過根的活組織時，遇到這樣大的阻力。

從近來研究動植物細胞方面所奠定的原生質構造學說，我們找到了這個問題的解釋。原生質是液態構造，主要是由親水物質的分子組成。它是連續的介質，沒有任何小孔。過去關於原生質中存在着小孔的觀念，是超濾法假說的根據。“原生質透性”這一名詞，就是這個現今已被擯棄的觀念的反映。“原生質透性”這一名詞引起許多完全不能符合實際的觀念。當我們談到物質透過原生質或原生質的透性時，不禁會以為是物質通過自由的間隙，就和水和溶解物質通過超濾器或其他膜的小孔一樣。但是由“原生質透性”這一名詞所引起的這樣的類比，是毫無實際根據的。

如果水透過活原生質的過程，是水在原生質結構間空隙的移動，這個過程就不可能發生，因為空隙根本不存在

的。但是，參加原生質結構的分子水合膜(гидратационная оболочка молекул)有不穩定的周邊層。假使在與原生質相接觸的介質的持水力作用下，水合膜的周邊層中發生水分子的移動，那麼具有未破壞的水合膜的原生質其他部分的水，就會向這一部分移動。如果原生質係處在兩個持水力不同的介質中間，就引起通過原生質的水流，雖然並不通過任何小孔。

因此，水在活的原生質中運行時，必須克服一種性質特殊的阻力，這種阻力和液體沿着小孔運行時所遇到的阻力不同。在外界溶液的持水力的作用下，或在傷流動力的作用下，原生質中的水發生移動，這時水遇到的阻力，是要把水分子保持在水合膜上的吸引力。即使在原生質高度水合時，這種力也是很大的，它們是造成原生質透水性弱的條件。假使肯定水流通過活細胞，則當然分子運動還遇到液體介質的內部摩擦力。但因傷流時所發生的流速很小，這種阻力與原生質的親水大分子的吸引力所產生的阻力比較起來，乃是極其微小的。

因此，我們可以肯定，大量的傷流滲透動力消耗在克服根的活細胞內水移動的阻力。這個結論有直接的試驗資料證明，這些試驗中，比較了活根和死根中水移動的阻力。蘭諾(Renner, 1929)進行了這樣的試驗，他把抽氣唧筒連接在自莖基部割斷的植物上，觀察抽氣對於活根及因高溫致死的死根中水流速度的影響。他發現根系死亡後，水流經過根系所遇到的阻力大大地降低（在某些試驗中，降低為1/30）。

以上，根據植物傷流時所測得的許多 P_i 值，我們採取它的平均值等於1大氣壓。同時我們指出：在強烈蒸騰的

情況下，植物體內水流速度超過傷流時的水流速度 5—10 倍。如果認為水流通過根系的阻力與流速成正比(這是有充分根據的)，那麼在強烈的蒸騰條件下，水流運動所遇到的阻力應該等於 5—10 大氣壓。這個數值如此之大，因之決不能不認為它是控制蒸騰的因素。我們知道，馬克西莫夫 (Н. А. Максимов, 1917) 首先發表了這方面的有趣而大膽的見解，他認為根部水流運行的阻力，是植物水分代謝的主要因素。這個觀念，經他的共同工作者證明了。但是也許只有在現在，由於能夠從量的方面估計根系在阻礙植物水分消耗方面的作用時，馬克西莫夫的卓見才完全被了解。

活根是水流運動的主要阻力這個觀念，產生了下面的結論：只要蒸騰流足夠快，葉、莖及植物其他器官中就會因達到 5—10 大氣壓的細胞的吸水力而引起飽和差。控制蒸騰強度的重要阻力之一離開蒸騰器官很遠。沿着木質部輸導管周圍分佈着的活組織供給附加阻力，它們減弱了蒸騰流速度加強時所產生的張力作用。

肯定了在不同水分消耗情況下，根在植物水分營養方面的特殊作用的基本概念後，我們就能分析根系吸水的生理過程。近幾年來，大家對傷流的生理和與根系吸收活動有關的問題興趣很大。二十世紀頭 25 年中，有關傷流生理的文章僅僅發表了十來篇，可是在以後的 23 年中，它就接近 100 篇。

要肯定單向水流通過根系時水分吸收的生理過程，應當從下述的業經可靠地肯定的事實出發。

傷流過程只有在具有活根的植物中才能進行。用任何方法使根死亡，都會使傷流終止。雖然到現在我們還不能完全知道根的活細胞中進行着什麼反應，保證着傷流進行

的可能性，但是有關生命活動的某些特徵，無疑地已經完全肯定了。只有在根可能進行有氧呼吸的情況下，植物傷流才發生。

有氧呼吸保證了水流和溶解物質通過活的根系。有氧呼吸所利用的物質的性質，現在我們還不明瞭，但是可以斷定，被利用的是由同化器官供給根系的光合作用產物。因此，關於這個問題，我們所知道的可以概括如下：植物傷流是水和溶解物質的單向流，它決定於同化物質的有氧分解。怎樣才能說明這種單向流的發生呢？

植物生理學上，長期以來，認為植物細胞各部分原生質的透性不同的證明是這個問題的回答，透性較大的一端分泌水和溶解物質，透性較小的另一端則吸收水。只要假定在水流經過根系的途中，存在着一系列的按着滲透性質定向排列的細胞，單向水流產生的方式就得以運用到整個器官——根系。

但是在現在，這種解釋已經不能令人滿意。細胞不同部分原生質透性的不同，不能作為水和溶解物質發生和維持均衡流動的說明。須知事實上，傷流時水和溶解物質的均勻分泌，至少能維持數小時。依靠細胞不同部分原生質透性不同，只能分泌出少量的水和溶解物質，其速度是不斷下降的。顯然，把細胞不同部分原生質透性的不同作為傷流發生的根據，是不對的。為了說明這個過程，必須用較複雜的方式。新的複雜化的觀念的本質，認為維持單向流的生理基礎不僅是原生質透性有局部的不同，並且代謝特性也不同。

假設在原生質體的一部分不斷地進行形成物質 α 的反應，由於這個反應，使得周圍介質的滲透壓增高，也使得能