



世界农业
丛刊

水稻生理 生态译丛

(三)

北京市农业学校
图书专用章

农业出版社

水稻生理生态译丛

(三)

薛德榕 主编

农业出版社

水稻生理生态译丛 (三)

薛德椿 主编

• • •

责任编辑 李永庆

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092毫米 16开本 11.25印张 244千字

1985年8月第1版 1985年8月北京第1次印刷

印数 1—1,220册

统一书号 16144·2970 定价 2.00元

目 录

水稻根部皮层崩解的生理学意义.....	河野恭广 (1)
地上部供给氮素与水稻根部生长的关系.....	巽 二郎 河野恭广 (15)
稻株完整根系对氮素的吸收与输送	
——不同节位根系功能的比较试验.....	巽 二郎 河野恭广 (23)
关于稻田物质收支的研究 (第1报)	
——关于霞浦流域稻田氮素和磷素的动向与收支.....	高村義亲等 (31)
关于稻田物质收支的研究 (第2报)	
——关于新利根川流域水田氮素和磷素的收支与排出.....	高村義亲等 (42)
稻株残根对土壤氮素动态的影响.....	岡田秀夫 木曾誠二 (49)
稻田试验地粗大植物残体的分解过程 (第1报)	
——粗大植物残体的重量和含碳率的定时变动.....	木村真人等 (56)
厩肥对淹水变性土化学动态与水稻生长的影响	J. C. Katyal (65)
水稻和小麦根系阳离子交换量 (CEC) 与其产量的关系	
.....	L. Singh S. Singh (71)
水稻的锌与磷的交互作用.....	M. Singh S. P. Singh (73)
关于水稻黑色壤土中铁—锌相互作用的研究.....	
.....	A. S. Chavan N. K. Banerjee (81)
施用磷和锌对淹水水稻土中有效态锌、铜、铁、锰和磷的影响.....	
.....	L. N. Mandal M. Haldar (84)
酸性硫酸盐土与水稻.....	N. V. Breemen L. J. Pons (90)
水分状况对水稻生长、产量和氮素吸收量的影响.....	
.....	C. S. Khind F. N. Ponnampereuma (102)
地下水位高低和耕作方法对水稻植株水分状态和产量的影响.....	
.....	P. R. Maurya R. Lal (109)
通过 ¹⁵ N 掺合测定水稻品种、有机物质与化合态氮对水稻根际作用的影响	
.....	P. B. B. N. Charyulu D. N. Nayak 等 (113)
水稻土的固氮作用	
I. 影响固氮作用的因素	Hidenori Wada 等 (113)
水稻土的固氮作用	
II. 水稻土的模拟试验.....	Supamard Panichsakpatana 等 (127)
水稻土的固氮作用	
III. 土壤和根际的固氮作用及其活动部位.....	

.....	Supamard Panichsakpatana等	(128)
水稻地上部的基部在联合固氮中的作用.....	Iwao Watanabe等	(132)
印度某些水稻土的固氮作用.....	P. B. B. N. Charyulu等	(137)
影响水稻根际固氮的因子.....	Y. R. Dommergues G. Rinaudo	(141)
磷肥对稻田红萍生长的影响.....	Iwao Watanabe等	(150)
矿质养分状况对红萍—鱼腥藻共生固氮的影响	渡边道彦等	(155)
稻作科学基础——水稻的生长和发育.....	吉田昌一	(163)

水稻根部皮层崩解的生理学意义

河野恭广

关于水稻根部皮层空隙发达程度与稻田土壤空气状况的关系，自三浦氏作过观察以来，已经进行了许多的研究。

这个领域的研究历史，可分两个时期，即五十年代中期以前为一个时期，此后为另一个时期。

前一个时期的研究，主要在于阐明外界环境与皮层崩解现象的因果关系。许多研究者把沼生植物根部所证实的皮层空隙看成是，根部呼吸所需的氧气经地上部输送到根端的通路，同时认为是适应通气不良的生育环境的一种产物。后一个时期，随着根端生长点研究的兴起，在阐明外界环境与皮层崩解现象的因果关系方面，增加了组织发生学的观点，并且进一步阐明其发生机制。

在此类研究的发展过程中，可以指出两个重要的事实，不仅推测和观察到皮层崩解的发生与侧根发根的关系，不仅证实皮层崩解现象只限于沼生植物的根部以及处于嫌气条件下的根部，而且观察到生育于极端干旱地区的植物根系。

再者，迄今文献上报道的作为研究对象的植物，按科分类的话，有Gramineae 10 个科，Ranunculaceae 2 个科，Sagittariaceae 1 个科。另外，山崎曾经调查 17 个科 38 个种植物的耐湿性，对所观察的植物按皮层细胞的排列状态以及细胞和组织是否木质化等，大致分为 8 群。这些植物之中，若按皮层空隙记载的标准划分各科，那么就有Gramineae 10 科，Nymphaeaceae 2 科，Cyperaceae 2 科，Araceae, Iridaceae, Commelinaceae, Pontederiaceae, Alismataceae, Umbelliferae, Juncaceae 各 1 科。这些植物都具有根状的须根系，根部中柱完全不能进行次生长，即便能够进行也非常微弱，这是其共同的特点。

在前述两点事实的基础上，还有三个事实，对皮层崩解现象只是对嫌气环境的一种适应现象的观点提出疑问，同时在出现皮层崩解现象的植物发育中再次进行研究，以及进一步阐明其意义的必要性。

在禾本科植物方面，已经知道，侧根对于扩大根系吸收表面积起着重要的作用。

Dittmer 曾经对播种后第 4 个月的冬黑麦 (*Secale cereale*) 根群进行定量研究，并且阐明，单株冬黑麦的根群，由主根 143 条，在其上形成的第一次侧根 35,607 条，由此依次分枝的第二次侧根 2,296,651 条，第三次侧根 1,148,371 条，以及在其表面分别形成的根毛 3,481,463 条，244,196,860 条，5,775,159,861 条，8,312,730,104 条所构成，其总表面积 6,875.4 平方英尺的 99.99% 是从主根发生伸出的侧根（包括第二次和第三次侧根）以及侧根表面所形成的根毛的表面积。这个数值因不同植物种类而异，也因生育环境而不同，故不能全盘套用于水稻。但是，必须指出，在禾本科植物，侧根作为吸收器官，无论如何都处于极其重要的地位。

同时, 这个数值还表明, 从植物体对全部物质经济利用的观点来看, 根系表面积扩大, 意味着植物本身能够调节其维持发达的侧根根群所需能量的生理机能存在于其体内的可能性。

1. 种根的基本结构与组织形成

水稻的根群是由不同龄期和发根节位的根部构成的。而且单条根也因部位不同, 其根龄也各异。为了研究水稻本身具有的根部发育的调节机能, 有必要以根龄和发根节位以及地上部生长为实验材料, 进一步予以阐明。对此, 利用发芽的特点, 看来有可能明确这个问题。

为了阐明组织发生学所见的皮层崩解现象, 这里首先谈谈种根的基本结构与组织形成。

(1) 基本结构 如图 6 所示, 若对距根端 2 毫米部位的横切面进行观察, 则种根是由一层表皮以及皮层和中柱构成。皮层的构成是: 由外侧一层外表皮和排列不规则的小细胞组成的一层厚壁组织, 以及由 5—8 层薄壁细胞组成的内皮层和一层内皮。

中柱最外侧具有内鞘, 其内侧具有维管束系。维管束系是外原型辐射中柱, 基本上是具有 6 个木质部和 6 个韧皮部的 6 个原型, 但有时也有木质部和韧皮部各 5 个的实例 (图 1—图 3)。

(2) 根端生长点机构与组织形成 根端生长点机构属于玉米同样的类型 (图 4、图 5)。如图 5 所示, 表皮和皮层均由原始细胞产生, 而中柱和根冠则分别由各个原始细胞群形成。

1) 表皮和皮层 表皮和皮层均由原始细胞发生初级并周分裂分化而成, 于是表皮是其下侧细胞连续发生垂周分裂而生成。

同时, 上侧的细胞经过反复多次的垂周和并周两种分裂, 于是便形成包含着外皮、厚壁组织、内皮层以及内皮的整个皮层。内皮层及内皮的层数, 决定于距离表皮和皮层原始细胞大约 45 微米的部位。在这个部位, 与不定根の場合相同, 依次进行垂周分裂, 并转变为皮层最内侧的细胞 (图 5)。

厚壁组织的生成是: 在距离表皮和皮层原始细胞大约 30 微米的部位, 紧靠外皮内侧的一排皮层细胞进行着并周分裂; 其后, 若就横切片来看, 通过垂周分裂以形成不规则的小型细胞层 (图 6、图 7、图 8)。

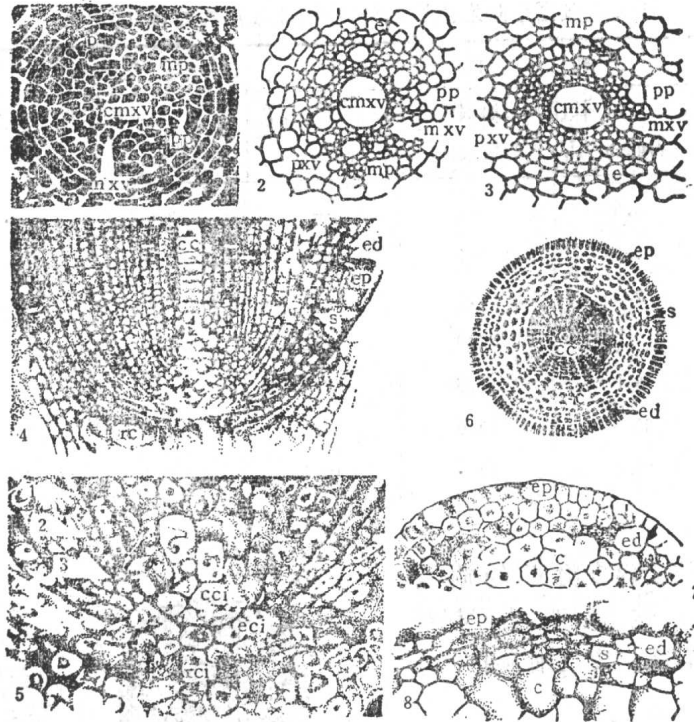
另外, 离生细胞间隙形成极早, 且距表皮和皮层原始细胞大约 25 微米的部位, 也即是皮层仍然不断增加层数以及维管束系任何成分也未分化的部位出现。

2) 中柱 维管束系就在这个部位形成, 但因从纵切片上观察相当困难, 所以应用横切片的累积法进行观察, 结果已经知道, 维管束系的分化是自基部向根端的方向发展。其大概发生部位, 如表 1 所示。

表 1 维管束系各成分的发生部位

(播种后第 5 天, 沙耕)

维 管 束 系	自表皮—皮层原始细胞的距离 (微米)
中央次生木质部导管	—30
次生木质部导管	90—105
次生韧皮部筛管	90—115
原生韧皮部筛管	115—135
原生木质部导管	—



- 图1 沙耕,播种后第3天的根切片,距离表皮—皮层原始细胞160微米的中柱横切片 ($\times 310$ 倍)
cmxv:中央次生木质部导管;e:内皮;mxv:次生木质部导管;mp:次生韧皮部导管;pp:原生韧皮部筛管;
p:内鞘;pxv:原生木质部导管
- 图2 氧化区,播种后第3天根基部中柱横切片,6个原型 ($\times 300$ 倍)
- 图3 还原区,播种后第3天,同上部位,5个原型 ($\times 300$ 倍)
- 图4 沙耕,播种后第3天根端正中央纵切片 ($\times 300$ 倍)
- 图5 同上部位的原始细胞群 ($\triangle$ 的部位)放大 ($\times 720$ 倍)
e:内皮层;cc:中柱;ed:外皮层;ep:表皮;s:厚壁组织;rc:根冠;eci:表皮—皮层原始细胞;cci:中柱原始
细胞;rci:根冠原始细胞; $\triangle$ 符号1,2,3表示皮层细胞的并周分裂向内侧进行的状态
- 图6 沙耕,播种后第3天,距离根端2毫米部位的横切片 ($\times 75$ 倍)
- 图7 同上,距离根端3毫米的部位 ($\times 310$ 倍)
- 图8 同根的基部,表皮脱落与厚壁组织的细胞壁明显肥厚 ($\times 310$ 倍)

3) 根冠 要辨认根冠原始细胞是有困难的,它们是由位于表皮和皮层原始细胞下方的几个细胞群发生垂周分裂和并周分裂而形成(图5)。

2. 形态学上所看见的皮层崩解的发生及其发展

皮层空隙是由旱地状态(以下称为氧化区)和淹水状态(以下称为还原区)土壤条件下生育的根部以及根部开始伸长期的根基部所形成。当根进入旺盛伸长期,根端附近便急剧进行着皮层崩解。此时,可以确认根端附近已经形成侧根原基,而侧根原基的形成与皮层崩解的发现之间,已证实有着密切关系(表2)。

皮层崩解的发生部位,最初必定出现于厚壁组织下方1—3层皮层细胞,并向其内侧发展。这一点与不定根的发生过程稍有差异。

皮层崩解的发生和发展,有赖于相邻的内皮层细胞(以下称为皮层细胞)的“分离”和“收缩”(图9至图12)。图9,辐射状排列的皮层细胞列数,大约22排。图12“带状”排列的

表 2 皮层崩解发生部位*与侧根原基形成部位*的关系

播种 后天数 (天)	项 目	氧 化 区			还 原 区		
		根 长 (厘米)	皮层崩解发生 部位 (厘米)	侧根原基形成 部位 (厘米)	根 长 (厘米)	皮层崩解发生 部位 (厘米)	侧根原基形成 部位 (厘米)
2		3.0	—	—	2.0	0.3	—
3		5.0	2.5	3.0	3.3	2.5	2.2
4		7.3	5.5	5.7	5.1	4.5	4.7
5		13.0	12.0	11.2	8.3	7.5	7.8
7		19.0	17.5	17.4	11.8	10.5	9.8
9		20.5	19.0	18.7	13.0	11.5	11.3
13		21.0	20.0	19.1	13.8	13.0	12.5

* 自根基部的距离

皮层空隙隔膜数，位于内皮附近的附着点，大约也是22排。这就表明，皮层崩解的发生和发展过程有赖于皮层细胞的“分离”和“收缩”。

另外，从图11、图12中可以看出，在皮层外侧部位皮层空隙的隔膜呈“Y”字形，而皮层外侧部位的细胞进行着辐射状分裂。据此，可以推测相邻细胞的亲缘关系，即便是皮层细胞的“分离”和“收缩”之际，也可能是其再现的结果。

若以氧化区和还原区于播种后24小时所形成的部位进行比较，并未发现侧根原基与侧根密度之间有多大差异(图13)，但是氧化区的侧根在发根后的初期生育比还原区要优越。及至生育后期，还原区则比氧化区优越，最终的侧根长度也以还原区领先(图14)。

正如图15所示，皮层崩解的程度(以下称为空隙率)，在氧化区和还原区都随着种根的生长而急剧增大。若就空隙率来看，与皮层崩解的形态观察相同，在种根的发育初期以氧化区为旺盛；至发育后期则还原区超过氧化区。这段时间两区空隙率的差异现象，是发生可播种后第4—5天期间，而侧根长度在相同期间也呈现这种现象(图16)。

但是，侧根的生长以播种后24小时所形成的部位最长者代表之，因此可以说它能够正确表示该部位全部侧根的生长量。所以，比较客观地表示全部侧根生长量的侧根体积，如图16所示。这时，与侧根长度和空隙率的变化相同，都是在播种后第4—5天，氧化区与还原区发生着差异的现象。

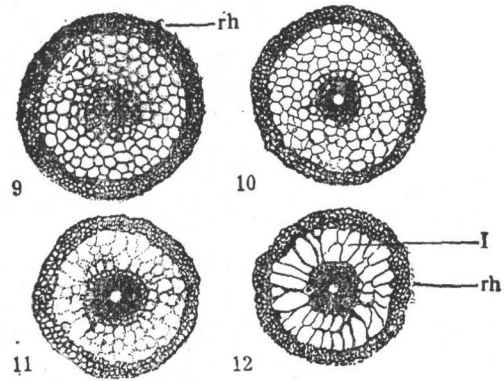


图9—12 播种后第5天距离还原区根部根端大约1—厘米部位的手工切片像片(×70倍)

图9 厚壁组织下方1—3层内皮层细胞发生“分离”现象

图10 若干部位发生“分离”现象，并向内侧发展

图11 “分离”现象发展的结果，在皮层空隙内可以发现“Y”字形隔膜

图12 大体完成的状态。I：空隙；rh：根毛

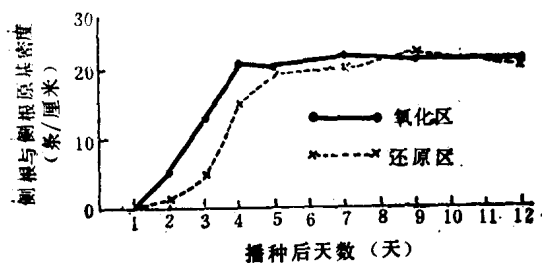


图 13 随着生育氧化区和还原区的侧根原基密度的变化 (播种后24小时形成的部位进行调查的数值, 即距离根基部, 在氧化区为 0.9 厘米, 在还原区为 0.6 厘米部位)

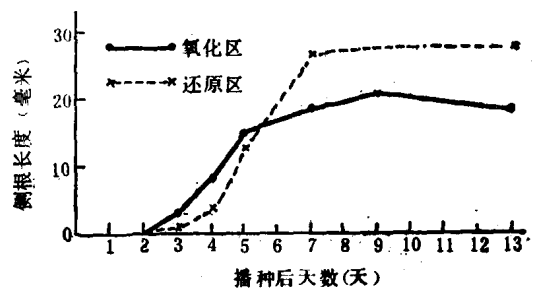


图 14 随着生育侧根长度的变化 (与图13所用材料相同, 侧根长度以各天的最长表示)

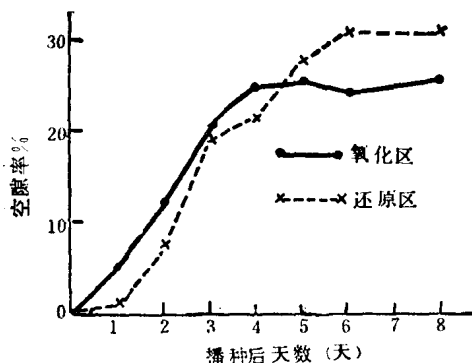


图 15 随着生育, 氧化区和还原区皮层空隙率的变化 (用部位与图13相同)

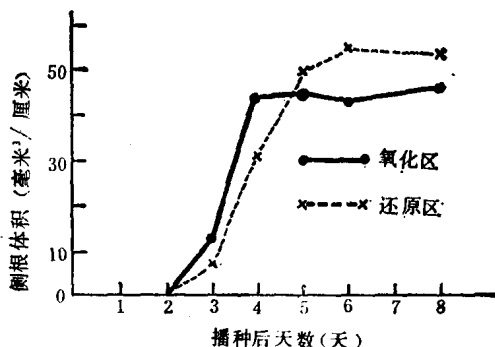


图 16 随着生育, 单位长度的侧根生育量变化 (使用部位与图13相同)

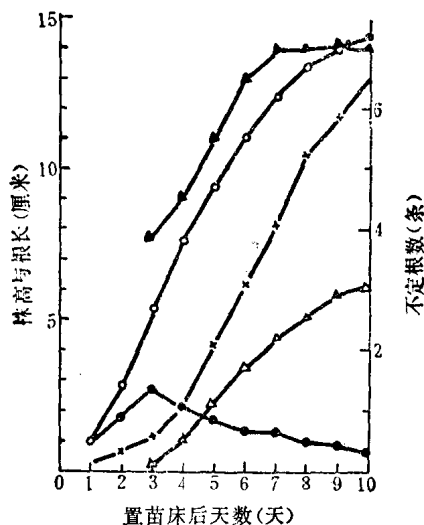
根据上述诸点, 可以指出, 皮层崩解的发生与侧根原基的发生, 无论在位置上或在时间上, 都有密切关系; 其后, 皮层崩解的发展则受侧根的发育速度及发育量所限制。

迄今, 关于“裂生通气组织”形成过程的观察结果在不同研究者之间结果有所不同, 其原因之一, 看来就是未曾考虑这种“裂生通气组织”的发生和发展与侧根的发生及其发育之关系。

3. 幼芽发育所见的皮层崩解的生理现象

幼芽的发育, 如图 17 所示。地上部 (茎叶部) 与种根的伸长在置苗床后急速发展, 而茎叶部的伸长自置苗床后第 3 天才显著。另外, 如果观察种根每天的伸长, 则以置苗床后第 3 天为界限, 以后便出现减退现象。这个时期, 不定根群的发生及其伸长恰好与其开始时期相一致。种根中的侧根原基在置苗床后第 2 天再用解剖显微镜进一步观察, 它向外侧发根, 恰是置苗床后第 3 天 (图18)。正如图 18 中曲线明显所示, 侧根原基发生数量及其向外侧增加的侧根数, 均在置苗床后第 3 天达到最大值。

现在, 如果认为茎叶部和种根是构成幼芽的主轴, 那么对于茎叶部的不定根以及对于种



○—○种根长度；×—×株高；△—△不定根长，
●—●24小时内种根伸长；▲—▲不定根数

图 17 幼芽各器官的发育

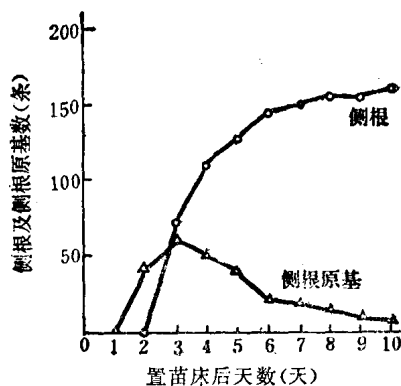


图 18 随着生育，种根的侧根与侧根原基数的变化（每一条种根）

根的侧根，可以看成是侧生器官。若以此为前提来看幼芽各器官的发育，则这些侧生器官在主轴上的发展，对于茎叶部以及种根的伸长或许会产生不良的影响。

另一方面，来源于胚乳的氮和磷转移到幼芽各器官的分配关系，如表 3 所示。

表 3 来源于胚乳的N和P转移到幼芽各器官的分配关系

置苗 床后 天数 (天)	项 目	$-\Delta N/$ 24小时*	$+\Delta N/24$ 小时**			$-\Delta N/$ 24小时*	$+\Delta N/24$ 小时**		
		胚 乳 (毫克)	茎 叶 部 (毫克)	种 根 (毫克)	不定根群 (毫克)	胚 乳 (毫克)	茎 叶 部 (毫克)	种 根 (毫克)	不定根群 (毫克)
1		2.0 (100.0)	1.2 (60.0)	0.8 (40.0)	—	0.25 (100.0)	0.14 (56.0)	0.10 (43.0)	—
2		3.0 (100.0)	1.6 (53.3)	0.7 (23.3)	0.8 (26.6)	0.45 (100.0)	0.29 (44.4)	0.10 (22.2)	0.10 (22.2)
3		4.5 (100.0)	3.3 (73.3)	0.4 (8.9)	0.8 (26.7)	0.50 (100.0)	0.40 (80.0)	0	0.10 (20.0)
4		4.7 (100.0)	3.1 (65.9)	0	1.6 (34.1)	0.55 (100.0)	0.30 (54.5)	0	0.20 (36.3)
5		4.5 (100.0)	3.2 (71.1)	0	1.8 (40.0)	0.70 (100.0)	0.40 (57.1)	0	0.30 (42.9)
6		3.0 (100.0)	1.8 (60.0)	0	1.5 (50.0)	0.50 (100.0)	0.30 (60.0)	0	0.20 (40.0)

• 24小时以后的时间每100个个体的N或P减少数量（毫克）

•• 同上的N或P增加数量（毫克）

注：括号内的数值分别表示胚乳N与P为100时的数值。

置苗床后第 1 至第 2 天期间，来源于胚乳的氮和磷，分配到茎叶部和种根，前者约占 60%，后者约占 40%。自第 2 至第 3 天期间，出现不定根群，往茎叶部分配的数量暂时减少，约占 50%，而其余 50% 则以大体相同的比例分配到种根和不定根。自第 3 至第 4 天，往茎叶部转移的数量再次升高，而且随着往不定根分配率的增加，往种根转移的磷分配几乎停

止,同时氮分配率也急速降低。自第4天到第5天,给种根供应氮素也几乎中断;与此同时,向茎叶部和不定根群的分配,前者约占60%,后者约占40%。至第7天,仍然维持这种分配关系。

可见,种根在发根后的短暂时间内,几乎不能自胚乳获得N和P的供给。

如图17、图18所示,如果对置苗床后5天内种根的发育与其后至10天内的发育进行比较,则可以看出,5天以后至10天这段期间,种根增长大约50%,侧根原基数增加约20%,侧根数增加约30%。同样,在磷方面,3天以后至10天期间,分别约增加60%。这些项目数值的增加受什么因素的支配,看来阐明这个问题,是解决种根内同时进行的皮层崩解的生理学意义的关键之一。

置苗床后第2天,皮层空隙便开始形成,至第6天达到急剧形成的程度(图19)。正如前面所述,皮层崩解的发生和发展与侧根的发生和发展有着密切关系,关于这个问题,也曾得到实验证明。曾经考查切除侧根的根轴(以下称为根圆柱)中N和P的生理机能,结果两者的含量自置苗床后第3天便开始减少(图20、图21)。再者,根部细胞质蛋白含量的增加率表明,根部伸长速度,以置苗床后1—2天比之置苗床后2—3天的最大值还要大,而置苗床后2—3天,其分解过程已经发展到与合成过程相同的水平(图22)。另外,根部可溶性有

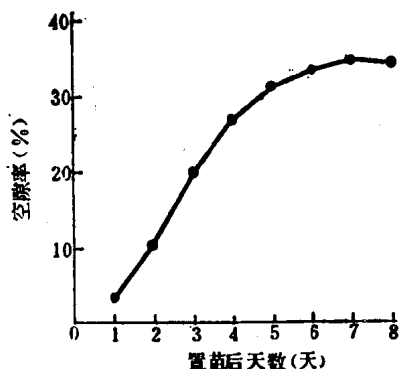


图19 随着生育,种根空隙率的变化

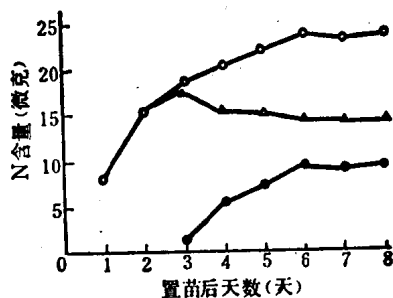


图20 随着生育,种根、根圆柱和侧根N含量的变化(每一条种根)

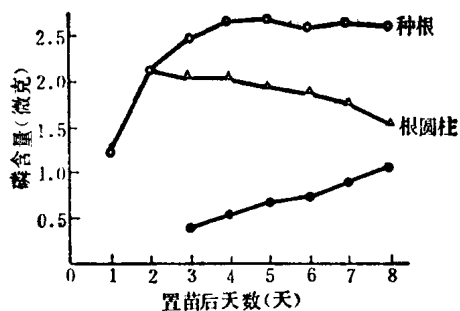


图21 随着生育,种根、根圆柱和侧根磷含量变化(每一条种根)

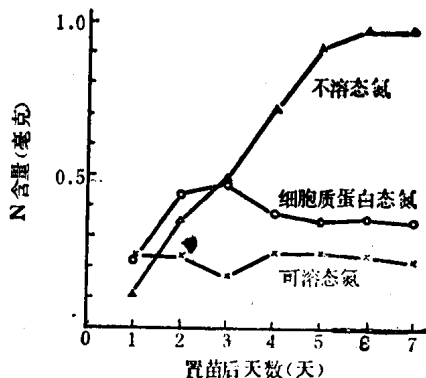


图22 随着生育,种根的氮化物(每100个个体)的变化状况(70%酒精分馏法)

机态磷含量，在置苗床后第4天开始进一步减少；相反，无机态磷含量则增加（图23）。如果认为可溶性有机态磷的机能以 $-P$ 的机能为代表，那么根部的代谢型式，正如通常所说的：从合成性质转变到分解性质，从发育性质转变到贮藏性质。

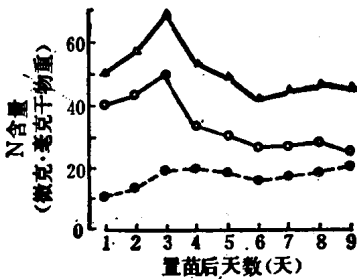
因此，根据上述这些结果，可以认为，从幼芽发育来看皮层崩解的生理学意义，首先在于，来自胚乳的N和P停止对种根的供给以后，又给根轴的生长和侧根的发育提供能量。

4. 幼芽的生长与种根根端生长点性质的变化

一般认为，24小时内重新形成的根圆柱结构和组织形态，是以某种形式反映这段期间幼芽的全部生理活性，然而，这种反映看来是通过根圆柱的产生部位即根端生长点的细胞分裂和伸长而实现的。按此观点，则可以看出，24小时内重新形成的连接于根端生长点的地方，比较近似地表现出24小时后期生长点“分裂和伸长的活动能力”。

在这种前提下，根圆柱重新形成之后距离各部位根端生长点0.5厘米部位制成纵切片，以距离厚壁组织第2—3层的皮层细胞30—50个为对象，测定这些细胞的纵向长度；同时，既从其平均细胞数、也从该龄生长点24小时平均细胞长度来看，都可看成是该龄生长点24小时的表现“细胞伸长的活动能力”；以其平均细胞长度除以24小时形成的根圆柱长度，便可求出细胞数，并认为这是该龄生长点24小时的表现“细胞分裂的活动能力”（如图24所示一图略）。

显然，以置苗床3天为一个界限，根端生长点的生长型式，从分裂性质转变到伸长性质。这种现象，根据根端生长点的N和P代谢也可以看出（图25，图26）。如果按照太田的看法，生长点的生长机制在置苗床后第3天的转变，也可以说是从蛋白质增量的生长（分裂生长），转变到细胞壁物质增量的生长（伸长生长）。不难推测，这在研究根系营养生理方面具有极其重大的意义。



(Δ — Δ : 全N; $\bigcirc$ — $\bigcirc$: IN; $\bullet$ — $\bullet$: SN)
IN: 冷却的10%三氯乙酸不溶态;
N, SN: 冷却的10%三氯乙酸可溶态

图25 随着种根根端生长点的天龄，
N化物干物质成分的变化

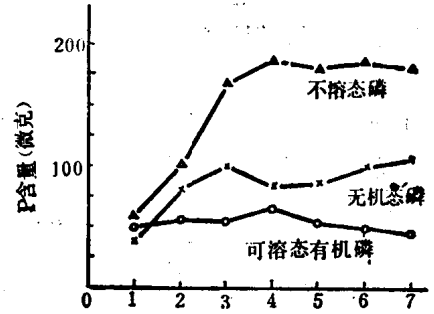
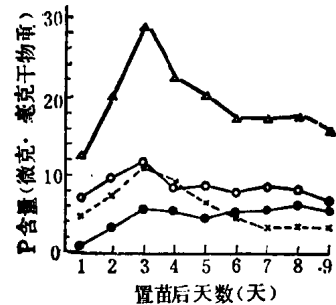


图23 随着生育，种根磷化物变化状况
(每100个个体) (10%三氯乙酸分馏法)



(Δ — Δ : 全P; $\bigcirc$ — $\bigcirc$: INP; $\times$ — $\times$: P_i ; $\bullet$ — $\bullet$: P_0)
INP: 冷却的10%三氯乙酸不溶态P;
 P_0 : 冷却的10%三氯乙酸可溶态有机P;
 P_i : 无机态P

图26 随着种根根端生长点的天龄，
P化物干物质成分的变化

5. 作为贮藏组织的皮层与侧根的发育

根据表 4 所示的结果, 切取根部 24 小时内伸长的部分作为一个单位, 就可以研究构成根轴的各部分随着天龄增长而发生的各种变化 (图 27)。

应用这种方法, 可以对伴随着种根根轴各部分天龄增长而发生的 N、P 代谢, 分为根圆柱和侧根两者进行研究。结果进一步阐明, 胚乳对种根停止 N 和 P 供应后, 由于皮层崩解, 种根继续伸长与侧根继续发育, 能够进一步利用业已形成的根部皮层细胞释出的氮素和磷素。在这种种根的生长过程中, 可以推测, 在种根根轴上具有两种不同生长机制的侧根群在此处伸出。第一种类型的侧根生长, 有赖于蛋白质的增加; 而第二种类型的侧根生长, 则有赖于细胞壁物质的增加。

具有这种不同生长机制的侧根群, 并不是连续发生于种根根轴之上, 而是与各部位的胚乳氮磷依赖关系的阶段性变化相对应。在幼芽生长过程中, 如果胚乳为种根提供的氮素比例按表 3 所示的数据, 则第 1 天为 40%, 第 2 天为 23.3%, 第 3 天为 8.9%, 第 4 天以后为 0%。

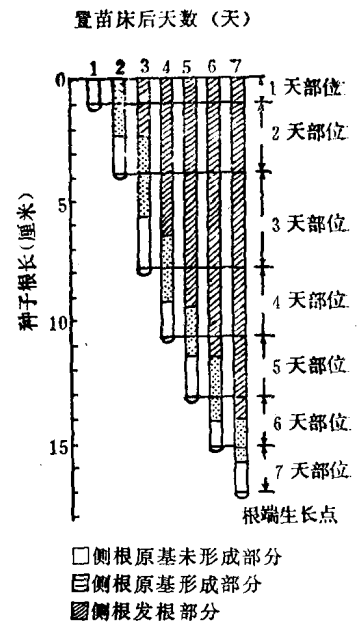


图 27 随着种根的生育天数, 各部位侧根发育状况模式图

表 4 根部伸长的测定结果

	R_1	R_2	R_3	R_4	R_1'	R_2'	R_3'	$R_4'^{**}$
细胞长* (微米)	100.1	102.7	49.1	10.3	100.5	103.1	103.3	102.4

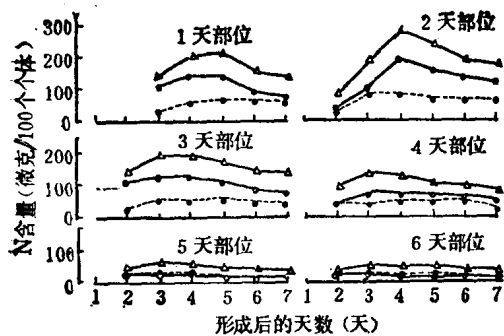
* 根部中央纵切片距皮层外侧第 3 列的 20 个细胞纵向长度平均值

** R_4' 除去根端 3 毫米的部分

		(厘米)						
天	个体号	A	B	C	D	E	F	G
第一天种根长		1.90	2.40	2.50	1.90	1.50	2.00	2.10
第二天种根长		4.10	4.20	3.50	3.10	3.50	4.10	4.50
R_1'		1.60	2.10	2.20	1.60	1.20	1.70	1.80
R_2'		0.10	0.12	0.10	0.10	0.10	0.15	0.13
R_3'		0.90	0.70	0.40	0.40	0.50	0.50	0.40
R_4'		1.50	1.28	0.80	1.00	1.70	1.75	1.17
	平均							

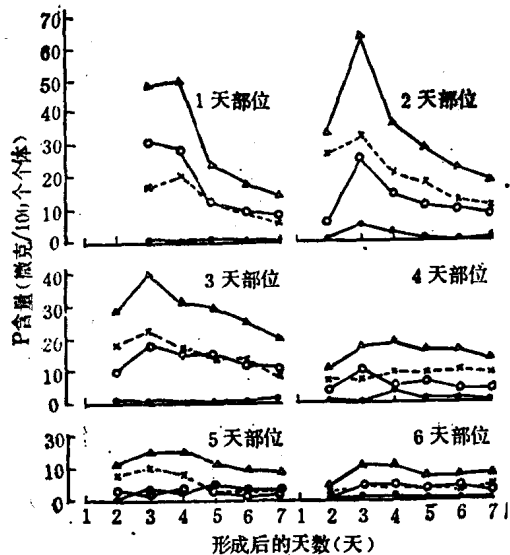
可以认为, 在丰富的氮素供应下形成的第 1 天、第 2 天、第 3 天各部位所发生的侧根群, 属于第一种类型。与此相反, 在胚乳完全停止氮素供应的条件下形成的即第 4 天以后各部位伸出的侧根群, 则属第二种类型 (图 28—图 30)。

侧根生长机制存在着两种类型, 可以推测是与磷代谢有关 (图 29)。侧根这种生长类型的不同, 看来并不是起因于各部位的侧根发根时缺乏可溶态氮。在第 1 天、2 天、3 天根龄的部位, 其氮含量分别为 0.46%、0.55% 和 0.60%, 而第 4 天、5 天、6 天根龄的部位反而增



(为了比较起见,在座标上表示各部位形成后的天数,而含N量则以该部位100个个体表示。△—△,全N;○—○,三氯乙酸不溶态N;●—●,三氯乙酸可溶态N)

图 28 各部位侧根三氯乙酸不溶态N与三氯乙酸可溶态N的变化状况

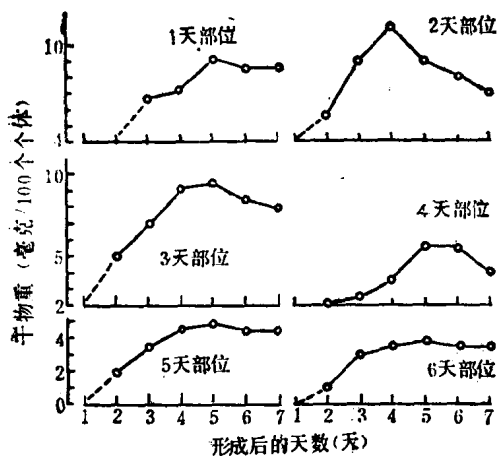


(为了比较起见,横座标表示各部位形成后天数,P含量以该部位100个个体表示。△—△,全P;○—○,三氯乙酸不溶态P;●—●,三氯乙酸可溶态有机磷;×...×,无机态P)

图 29 各部位的侧根三氯乙酸不溶态P、三氯乙酸可溶态有机P及无机态P的变化状况

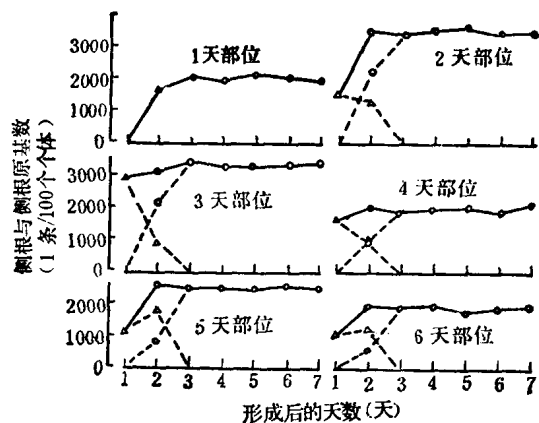
高到 2.00%、1.39% 和 1.50%。作为侧根发生部位的根圆柱体可溶态氮浓度,也是保持同样的倾向。因此,第二种类型的侧根中依赖于细胞壁物质增加的生长,为什么比依赖于蛋白质增加的生长要更加优越呢?这是相当有趣的问题。

在根圆柱体各部位,除了1天龄部位以外,其他部位的形成与侧根原基是同时发生,



(为了比较起见,横座标表示各部位形成后天数,干物重以该部位100个个体表示)

图 30 各部位侧根干物重变化状况



(△,侧根原基数;○,侧根数;●,△+○)

图 31 各部位的侧根与侧根原基数变化状况

然而，根圆柱体的性质，从N和P代谢的角度来看，也包括第1天龄部位，随着侧根的发根而有向着分解性质的趋势。这种变化，与急剧的皮层空隙的形成在时间上能很好地相对应（图31、图32）。

在各部位的根圆柱体，一条根轴每1厘米最初发生的侧根原基密度，若按图31所示计算，则第1天龄的部位为13.3条，第2天龄的部位为6.0条，第3天龄的部位为7.8条，第4天龄的部位为5.6条，第5天龄的部位为5.0条，第6天龄的部位为5.2条。在与此相对应的时间内，皮层空隙率分别为18%，2%，7%，13%，14%，15%。空隙出现率与侧根发生数的比例，甚至到了后期所形成的部位，仍然显著较高（图32略）。

这意味着，在缺氮和缺磷状态下，根部能够利用其本身的氮素和磷素，而后期形成的部位，由于侧根的发生与主根的生长，能够使许多皮层细胞比较迅速地崩解，同时也调整着准备提供氮和磷的机制。这也可以解释为皮层崩解与侧根发生之间有着密切的关系。

再者，第4、第5、第6天龄部位的皮层崩解的发展，与初期形成的部位进行比较，因其空隙率低而提早停止（图32略）。与此同时，侧根长度较短，而其结束伸长也较迅速。这里可以认为皮层崩解的发展与侧根发育有着密切关系（图33略）。在这些部位，其最终的空隙率与初期各部位相比要低，出现这种现象的原因，可能是：根部的大小，决定于皮层细胞层的厚度。根据这种事实，可以推测，在后期形成的各部位，占据根内的皮层细胞层的比例，相应降低。但是，这又不能充分说明，N和P释放过程是在短期内结束，或只是由于它们的释放量不多，因而自这些部位发生的侧根也短。

水稻的种根，在幼芽生育过程中，以胚乳提供的氮和磷为主要养分，并贮存于皮层细胞内。如果氮和磷的供给随着上一个节位的不定根发根而降低，则皮层细胞便开始崩解。例如，在初期形成的根圆柱体中，大约释放出50—60%的氮和磷以构成其本身，同时也维持根端生长点与侧根的发育。

这种现象也可能就是：水稻种根的皮层组织，最低限度具有一种氮素或磷素贮藏组织的机能。而且，种根的根轴，显然不只是自基部到尖端的单纯龄期的差异，同时也是由生长机制不同的部位所构成。在考虑上述问题以及与植物整体发育有关的前提下，也许应该研究单条根的发育过程。

6. 侧根的形态学

自各部位发生的侧根，按照根径、中柱以及根部最外层至中柱的三种结构，可分为三种类型。为了便于说明起见，现以图34至图39表示之，以根径为基础，粗者称为T型，细者称为S型，中等者称为M型。

S型侧根缺乏厚壁组织及中央大型导管，韧皮部各成分也难以辨认，而皮层只呈单层，厚壁化。T型侧根具备与种根基本相同的结构，并且产生次生侧根，而韧皮部成分呈现散乱现象。M型侧根缺乏厚壁组织，这一点与S型相类似，然具备中央大型导管，这一点又与T型相类似，而韧皮部成分同样呈散乱现象，等等，故一般认为M型有向S型和T型转变的可能性⁽¹⁾。

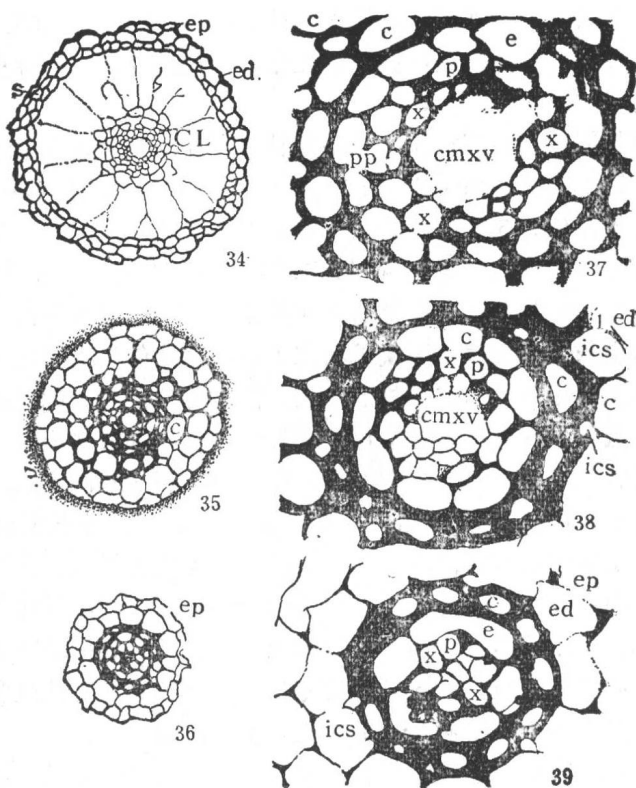
(1) 在S型和M型侧根表皮—皮层原始细胞形成的组织中，发生厚壁化的组织，有人认为属于皮层，也有人持相反见解。Brede de Haan认为这种组织应属纤维，他将其区分为侧根和根毛（即自侧根伸出的幼根）。据其图示，根毛乃属于S型侧根。Juliano等认为厚壁组织不明显或不存在，并可将其看成为皮层。他们将其区分为侧根(branch root)和纤维根或幼根(fibrous or fine rootlet)。若按他们的图片判断，前者属于T型侧根，后者属于M型侧根。

S型和T型两种侧根生长点的基本结构，与种根的此种结构相同。然而，正如前面所述，侧根生长点的生理机能，通过主根生长点——根圆柱体（特别是皮层）而受到幼芽发育过程中营养条件变化的影响。在侧根形态形成过程中，对这种影响的反应特别敏感。这种现象可以解释为，厚壁组织、皮层和中柱是韧皮部的三大成分，通过这些成分彼此的结合而形成侧根的多样化类型。

侧根的多样化是在发育过程中生成的。这样，当考虑控制分化作用的因素时，到底是 $S \rightarrow (M) \rightarrow T$ 转变呢，还是 $T \rightarrow (M) \rightarrow S$ 转变呢？这将成为今后进一步探讨的课题。现今已知各部位的共同特点，就是绝大多数侧根属于S型。因此，根据其发生的机率来看， $S \rightarrow (M) \rightarrow T$ ，也即是支配S型侧根的T型化因素，易于证实。

如图42（略）所示，S型和M型侧根及其根径，越是后期形成的部位就越细，而且其长度也同样有越短的趋势（图43略）。根据前述各点，可以推测，关于主根的营养条件，包含着侧根的S型 $\rightarrow$ T型的分化控制因素。然而，重要的是，越是生育后期的部位，其侧根长度和根径的变幅越小，仅由S型形成的侧根群也趋于单一化。置苗床后第1、2、3天的部位也就是依靠胚乳而来的N和P形成的部位，就其意义来说，它与地上部的关系比较密切，同时受其影响的机会也多。与此相反，置苗床后第4、5、6天的部位，因为它依靠根部本身的皮层中N和P而形成，所以，与其初期形成的部位相比，它与地上部的关系，较不密切，而支配其生理机能的条件，趋于稳定而且单一化。可见，侧根各种性状的变化，或者扩大或者缩小，视与其各部位的地上部之关系密切程度而定，因此，也许可以认为，S型侧根原基的T型化支配因素，是与地上部发育密切有关的条件下才具备的。

7. 根圆柱体与侧根群在吸收养分上的相互关系



c: 皮层; cl: 皮层空隙; cmxv: 中央次生木质部导管; e: 内皮; ex: 外皮层; ics: 皮层内厚膜组织; p: 内鞘; s: 韧皮部; x: 木质部; ed: 外皮层; ep: 表皮; pp: 原生韧皮部筛管

图34 T型侧根

图35 M型侧根

图36 S型侧根

均属中央部位附近的横切片 $\times 400$ 倍

图37 T型侧根的中柱

图38 M型侧根的中柱

图39 S型侧根的中柱

均属中央部位附近的横切片， $\times 1,400$ 倍