

TRANSPORT OF NUTRIENTS IN PLANTS

〔英〕A. J. 皮尔 著

植物体内的 养分运输

科学出版社

植物体内的养分运输

[英]A. J. 皮尔著

陆 定 志 译

倪 晋 山 校

科 学 出 版 社

1 9 8 3

内 容 简 介

本书对植物体内养分运输的途径、运输物质的种类和“装卸”、运输速率和方向的控制和测量、韧皮细胞的超微结构和运输机理的各种学说和假说、以及运输和代谢能的关系、同时双向移动、水分和内源激素的运输、“激素指引”养分运输等各个方面，扼要而综合地介绍了早期和当代生理学家们的研究工作以及他们的见解和评论，内容比较客观而全面，可供植物生理学、生物学和农业科学等各方面的教学和科研人员的参考。

A. J. Peel

TRANSPORT OF NUTRIENTS IN PLANTS

Butterworths, London, 1974

植物体内的养分运输

[英] A. J. 皮尔 著

陆定志 译

倪晋山 校

责任编辑 黄宗甄

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

1983年4月第一版 开本：787×1092 1/32

1983年4月第一次印刷 印张：9 1/4

印数：0001—6300 字数：207,000

统一书号：13031·2209

本社书号：3019·13—10

定价：1.45元

译 者 的 话

植物体内养分的运输对植物生长发育的调节起着重要的作用。本世纪三十年代前后, Mason和Maskell对棉花植株养分运输的研究工作, 以及Münch提出的压力流学说, 推动了运输生理研究向前发展。但是由于这个生理过程的复杂性, 所以对它还缺乏明确的认识, 以致在一般植物生理学教科书中, 运输生理往往只占很少的篇幅。

最近几十年来, 放射性同位素、电子显微镜以及蚜虫吻刺采样法等新技术的应用, 在运输生理领域中积累了很多资料, 并出现了许多学说和假说。为了使大家对此有一个比较全面的了解, 作者为大学生、研究生和研究工作者写了这本综论性质的专著。

在运输生理研究的许多领域中, 生理学者之间常常有不小的分歧意见。本书介绍了尽可能多的研究者的看法。作者认为, 坚持一种假说而排斥其他假说是“徒劳无益”的。对于各派学者的工作, 我们只能根据实验证据而不是用自己的成见来进行评议。译者非常同意原作者的这个观点, 在科学园地中, 一方面要百花齐放和百家争鸣; 另一方面也要尊重事实, 实事求是, 这样才能推动我们的科学工作沿着正确的方向向前发展。

运输生理工作中, 现在已经从资料的积累逐步进入到理论的探讨。基础理论研究的比重日益增加。但在“纯”理论的科研项目中, 往往可以孕育着“实际应用”的问题。例如, 日益完备的韧皮部生理研究, 常可给杀虫剂和生长调节物等的应用以有益的启示; 控制运输速率和方向的研究, 也肯定会对农学家有所帮助。译者翻译本书的目的也在于此。

18/10

本书附有详细的参考文献,在本书中叙述不详尽之处,可参看文献的原文。

译者水平有限,译文中错误和词不达意之处一定很多,恳切希望读者提出批评。

陆 定 志

于杭州浙江农业科学院

序

植物运输过程向人们提出了植物生理学各领域中若干最迷人和最复杂的问题；但目前还没有被作为高等植物生活中不可缺少的方面而引起普遍的重视。虽然养分运输的研究工作可以说在十八世纪就已由 Stephen Hales 开始（顺便提一句，他的著作《植物静力学》曾在1961年重印，并为每个认真学习运输的人所研读），但是过去二百年来的进展是零星的。除了在二十世纪二十年代后期到三十年代初期，主要由于 Mason 和 Maskell 的工作而造成一个活动高峰外，仅在最近十五年左右，才又进入一个高涨时期。

毫无疑问，近年来，这种高涨是由于新技术的发现或老技术的革新，可以用来探索那些埋藏在其他组织中并将溶质传遍植株的细胞的奥秘所激起的。在这些技术中，首先是放射性示踪、养分流动（nutrient stream）的切割或穿刺取样法以及电子显微镜技术等。

未来的养分运输研究者未必一定是植物生理学家。对于有志于生物化学的人（他们对韧皮部和其他维管组织的代谢过程比较地所知不多），对于有志于电子显微镜或光学显微镜技术的人、以及其他对植物学有兴趣的人，这一领域的大门都是敞开着的。如果前几年兴趣高涨时期的那股劲道能够继续维持下去的话，那末可以预见，一些重大问题可能会在不久的将来获得解决。

植物体内的溶质，既有以微米计算的短距离运输，也有以厘米或米计算的长距离运输。虽然这两者对所有多细胞植物的生长是同等重要的；但是，假使单从距离的角度来考虑，对

人们更具吸引力的却是以高等植物韧皮部和木质部为代表的长距离运输系统。

对木本植物中长距离运输的重要性是容易理解的。在这些植物中,养分的吸收和合成的两大场所——根和叶,恰好位于一个长轴的两端。在最高的红杉中,这种轴可长达100米。这样,水分和矿质盐类必须经过如此长的距离,才能从根部运送到顶端的叶部。同时,来自叶部的同化物质亦必须运送出去,即使从下部枝条运输到根部,也有可观的距离。

尽管这些运输过程对陆生植物的生长发育有着明显的重要性,我们对于养分的运输是怎样引起和怎样控制的,还缺乏明确的认识。这或许是许多植物生理学教科书中关于养分运转部分的篇幅短少的原因。然而,尽管我们知识贫乏,在过去四、五十年间(特别最近十年间),还是累积了可观的资料,只是它们尚未编辑成适用于大学生或研究生水平的书本。

本书大部分叙述韧皮部的生理学和细胞学。这并不意味着韧皮部的功能比木质部更重要。它仅仅反映了韧皮部在结构和功能上,比木质部相对地更为复杂而已。必须记住,木质部和韧皮部本来不是互相孤立的;二者不仅在解剖学上联系在一起,在生理学上也是密切相关的。

本书的重点放在植物组织的功能上。显然,功能和结构不能割裂开来考虑;但关于维管组织解剖学已有不少完善的著作,无需多加赘述,所以这里讨论的,主要限于与筛管分子超微结构有关的问题。

第1章介绍由细胞组成的运输途径方面的研究。第2章叙述溶质移动性的测定和在韧皮部及木质部移动的化学物质类别。然后讨论关于移动速度和速率的概念。

本书其余部分叙述韧皮部运输的特性和筛管分子的超微结构,包括移动的控制、溶质的装卸机理、运输对代谢能的依

赖关系、韧皮部的双向运输和水分移动等课题。最后叙述内源生长调节物质的移动,并对“激素指引的”(hormone-directed)运输作一简要的评价。

对于慷慨提供韧皮部细胞学图片的Behnke、Cronshaw、Gunning和Thaine博士,免费制备插图的赫尔(Hull)大学植物学系的同事们,以及打印原稿的E. Sharpe小姐等,表示深切的感谢。最后对我的夫人帮助校对原稿亦表谢意。

著 者

目 录

译者的话

序

绪论	1
1. 长距离运输的途径	5
1.1 溶质从根部向叶部的移动	5
1.2 溶质从植株的成长叶向根部和未成长地上部分的移动	27
1.3 溶质在径向和切向运输系统中的移动	35
2. 在植物体内运输的溶质的类别	43
2.1 移动性的测定	43
2.2 在木质部中运输的溶质	46
2.3 韧皮部中运输的溶质	48
2.4 在径向和切向运输系统中运输的溶质	55
3. 溶质在源和壑中装卸的控制	57
3.1 一般探讨与溶质“势”概念	57
3.2 筛管的选择性	60
3.3 糖分进入筛管的机理	63
3.4 合成化合物进入筛管的移动	69
4. 速度和质量转移的测量和概念	72
4.1 速度的测量	73
4.2 质量转移速率的测量	82
5. 韧皮部运输的速率和方向的控制	85
5.1 源与壑的控制	86
5.2 运输管道的控制	93
5.3 环境因素对运输的影响	94

6.	韧皮细胞的结构	103
6.1	韧皮细胞的个体发育	104
6.2	筛管分子在运转时的发育时期	107
6.3	韧皮部的超微结构	110
6.4	韧皮部的堵塞	124
7.	筛管运输机理的假说	129
7.1	“被动”机理	132
7.2	“主动”机理	140
8.	代谢能和运输	155
8.1	韧皮部的“代谢势”	156
8.2	局部使用低温、代谢抑制剂和缺氧对运输 的影响	168
9.	同时双向移动和多示踪物试验的动力学	183
9.1	同时双向移动	183
9.2	多溶质单向运输	198
10.	筛管分子渗透性质和韧皮部中水分移动	202
10.1	筛管分子的渗透性质	202
10.2	筛管中水分移动的证据	211
11.	天然生长调节物, 它们的移动和对养分运输 的影响	223
11.1	生长调节物的运输	223
11.2	“激素指引的”运输	231
	结束语	238
	参考文献	240
	术语说明	261
	缩写表	262
	作者索引	263
	名词索引	273

绪 论

虽然本书的主要重点将放在木质部和韧皮部的运输上，但不可能将这两条运输途径割裂开来。水和盐类在进入木质部之前必须横过根的皮层，而在叶细胞里制造的糖和其他溶质也必须移入筛管分子。另外，后面还将提到，在韧皮部和木质部之间还很容易发生径向运输（radial transport）。

关于溶质在比较未特异化的（从运输的意义上说）叶、根薄壁细胞与主轴之间的移动，以及在这些细胞与特异化的长距离运输管道之间的移动，共质体-非原质体系统或许是个最重要的概念（Münch, 1930）。这个概念设想：植物体可以分为两个虽然密切相关但又显著不同的部分。其中之一是共质体，由植物体内整个活质所构成。细胞的各个原生质体各有一外层界膜（即质膜）包围着，而细胞的液泡则包围在液泡膜中。质膜通过细胞壁上的孔而向外伸展，成为胞间连丝的外套，从而成为被复在植物整个细胞质外的一层连续膜。与共质体相反，非原质体是由植物的无生命的细胞壁组成。质外体也像共质体那样形成一个连续系统贯穿整个植物体，保护并包含了共质体，从而维持了植物的形态。图0.1是共质体-非原质体系统的示意图。

植物必须划分成生命的和非生命的两个系统，意味着溶质在共质体和非原质体中能以十分不同的机理移动。在非原质体中，溶质的移动或者是靠扩散作用，或者是靠溶液的膨胀流（bulk flow）。一旦到达了共质体外缘的质膜，溶质就必须靠缓慢的扩散过程或者更普遍的是靠一种主动运输机理穿过这个透性屏障（permeability barrier）。

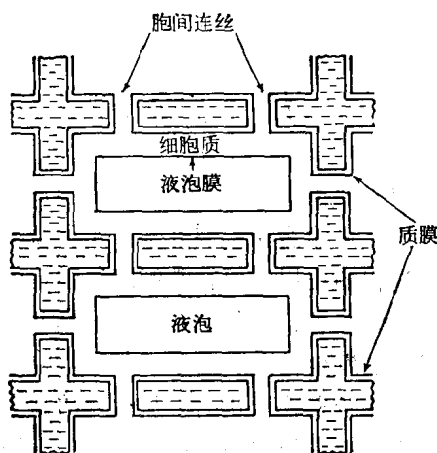


图0.1 共质体-非原质体系统示意图 有短划的部分表示细胞壁

一旦穿过了质膜，溶质在细胞内的运输可能是靠细胞质流动。至于在共质体细胞间的移动，大概主要通过胞间连丝。溶质经过胞间连丝的移动，虽然看来是完全自由和无选择性的，但大部分可能仍然是扩散性的。胞间连丝的电子显微照片，例如Evert与Murmanis (1965) 论文中图5射线薄壁细胞胞间连丝的照片，显示出横过胞间连丝的一些黑带，这就是透性屏障。因此，某些溶质经过胞间连丝的移动，还可能包括主动运输过程。

对甘蔗的一些研究 (Hawker, 1965) 结果指出，参与细胞间糖分运输的，与其说是胞间连丝，毋宁说是非原质体细胞壁。但是柳树韧皮部中糖分的运输却又不存在这种情况 (Peel和Ford, 1968)。或许，对作为细胞之间的运输系统来说，非原质体和胞间连丝的相对重要性是因植物种类而不同的。

在我们结束细胞间短距离运输这个主题之前，应当提一下对特化薄壁细胞的一些观察。Gunning和Pate (1969) 卓越的工作证明，某些细胞有细胞壁原料的内生长，因而它们的

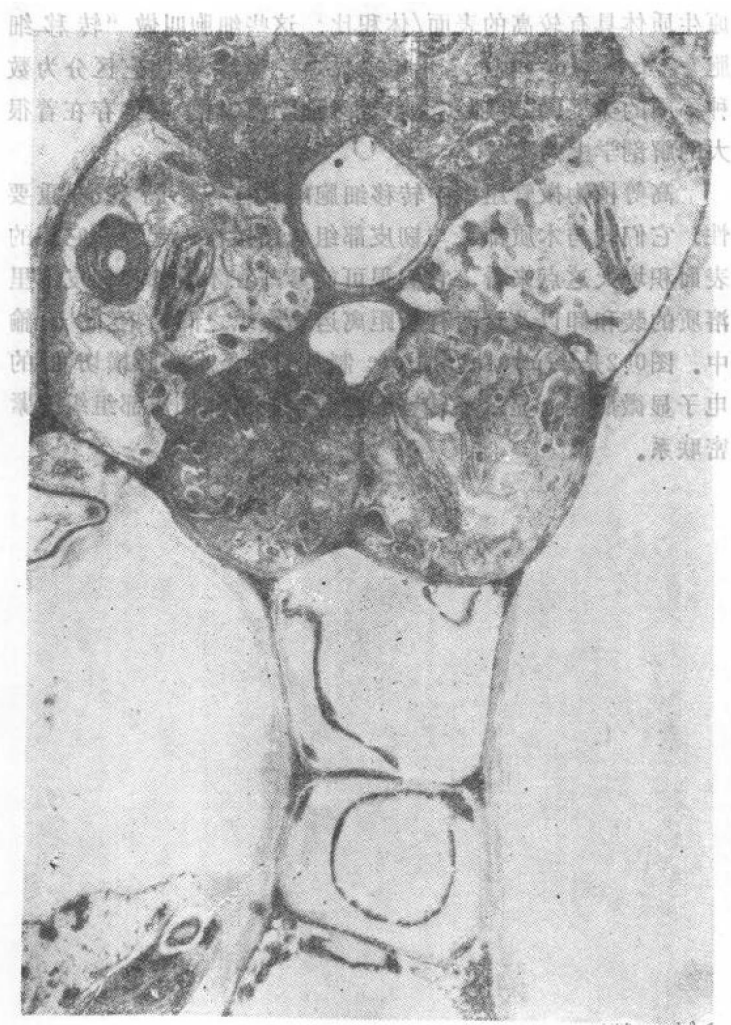


图0·2 一条叶脉的电子显微照片显示转移细胞的两种形式 其中一种形式的转移细胞和叶脉的维管细胞间存在着胞间连丝,因此,此种形式的转移细胞可包含在叶肉细胞至筛管分子的溶质移动及木质部中运输的溶质在叶脉间的环流中(引自 Gunning和pate,1974,经作者和 McGraw-Hill 出版社的同意而复制)

原生质体具有较高的表面/体积比。这些细胞叫做“转移细胞”(transfer cell),用电子显微镜观察,可将它区分为数种不同的类型,并发现在大多数多细胞植物中,它们存在着很大的解剖学上的差异。

高等植物微管组织中转移细胞的存在有着特殊的重要性。它们既与木质部又与韧皮部组织连接在一起。从它们的表面积增大这点来看,它们很可能参与在木质部和韧皮部里溶质的装和卸以及这两种长距离运输组织之间的径向运输中。图0.2是 Gunning和Pate 制备的一条小叶脉横切面的电子显微照相,显示了转移细胞与木质部和韧皮部组织的紧密联系。

1. 长距离运输的途径

1.1 溶质从根部向叶部的移动

1.1.1 从土壤溶液横过根的皮层向木质部导管的运输

溶质从外界环境进入木质部导管的径向移动，主要是研究离子的运输。这是因为横过根系统的大量溶质，至少在自然状况下，是以离子状态运输到叶部和其他地上部分去的。不少研究者将离子横过根的皮层作为研究主题，至少已有五十年的历史；虽然如此，仍有不少问题存在，对于运输的途径和机理，也还没有一致的看法。

在详细剖析根部离子向心运输系统的工作之前，对要解决的问题解释一下看来是必要的。从根本上说，这些问题可以归纳为：离子横过根皮层的移动，是通过共质体系统调节的主动需能过程，还是通过非原质体系统随着蒸腾植株的水流把离子带过去的被动运输过程。后面我们将会看到，这两种途径很可能都参与在运输过程中，而各途径在离子总流量中的作用大小则依赖于许多因素，其中两个最主要的是蒸腾速率和植物的“盐分状态”（salt status）。图1.1表示离子运输系统中可能的途径和机理。

关于离子运输，共质体学说曾获得最大的支持，这个学说的全部要点可以用 Crafts和Broyer (1938)的概念为代表。他们提出：根部正在以最高效率进行积累过程部分的表皮和皮层细胞摄取了离子。然后，离子靠着扩散作用或随着原生质流动，或者靠着这两者的综合，通过连续的共质体直达中心

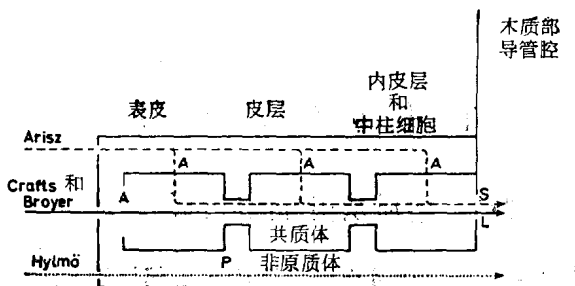


图1-1 离子向心横过根皮层移动的可能途径和有关机理示意图

A. 积累相 (accumulation phase); S. 分泌相 (secretion phase)

L. 渗漏相 (leakage phase); P. 蒸腾流中被动的非原质体运输

柱。他们设想中柱里的细胞由于缺氧而降低了积累能力，从而不能有效地保留离子；于是离子便渗漏到中柱的非原质体再进入木质部导管腔内。皮层细胞壁中凯氏带的栓化，防止了离子向皮层和根周围介质的回渗。对这个共质体学说的主要批评是出于这样的观点：即中柱组织实际上是不至于缺氧的。

多数研究者赞同主动过程只是离子向心运输系统的一个组成部分的概念。离子在表皮和皮层内的运输，如同 Crafts 和 Broyer (1938) 所说那样，是主动过程，或者横过皮层的移动是被动过程，而离子从皮层非原质体进入中柱细胞共质体，随之进入木质部导管，则是个需能步骤 (Arisz, 1945)。

Hylmö. (1953, 1958) 提出了一个完全相反的观点。他认为离子是随着蒸腾流而被动地横过根部的。后面我们将会看到，有可观的迹象表明：离子横过根部的移动，受着根系水流变动的影响。

1.1.2 离子进入根部的部位

离子经过根部进入木质部，明显地限于根尖后面一短段

的部位。根的较老部分已趋向于栓质化，形成了一个相对地不能透过水和离子的屏障。

Wiebe和Kramer (1954)将完整大麦根依次按一定长度部位测定标记离子的试验表明：对离子具有最大摄取能力的部位，是在根尖后面3厘米左右处。根尖能积集离子，只有少量运输出去；而根尖后1—6厘米的部位，则兼有积集和运输两种功能。Canning和Kramer (1958)进一步用标记磷酸盐对玉米、棉花、豌豆幼苗根进行了一系列的试验，情况基本上与大麦相类似，只是棉花和豌豆根尖曾发生某些运转现象。

这些试验结果都说明：离子是通过根尖后数厘米处那些细胞尚未栓化而木质部分子已经成熟的部位而进入木质部的。

1.1.3 去地上部根系的溢泌现象

曾经用过几种（研究）系统来对离子横过根皮层进入木质部的移动进行研究，这就是：应用离体根、应用完整植株和应用去地上部根系（detopped root system）。最后一套研究系统是很流行的，因为从茎基部切口上可以源源不断地获得稀的盐溶液液流，而且已经证实，这种液流是从木质部分子推送出来的。应用这套系统，就可能通过改变根周围溶液的成分来改变液流的流速和溢泌液的成分，也可能从获得的数据引出关于体系两端间流动过程的结论。曾用来研究溢泌现象（exudation phenomena）的草本植物有：向日葵、玉米、番茄和蓖麻等。

在说明溢泌过程的细节以前，有一点似有提醒大家注意的必要。和植物学的许多（研究）系统一样，溢泌现象是人为造成的。植物并不是在去掉地上部的情况下正常生长的，它们具有能营蒸腾作用而失水的地上部分。由于这些部分的