

全国高等农业院校教学参考书



〔德〕 H·马斯纳 著
曹一平 陆景陵等 译
土壤与植物营养、农学、园艺等专业用

高等植物的矿质营养

北京农业大学出版社

全国高等农业院校教学参考书

高等植物的矿质营养

〔德〕H·马斯纳 著
曹一平 陆景陵 等译

土壤与植物营养、农学、园艺等专业用

北京农业大学出版社

高等植物的矿质营养
〔德〕H·马斯纳 著
曹一平 陆景陵 等译

*

责任编辑 黄天珍
北京农业大学出版社出版发行
(北京市海淀区圆明园西路二号)
北京市丰台区丰华印刷厂印刷
新华书店经销

*

787×1092毫米16开本 21.25印张 516千字
1991年5月第1版 1991年5月第1次印刷
印数: 1-4600

ISBN 7-81002-201-6/S·202

定 价: 5.50元

译者前言

我国农业院校原设的土壤及农业化学专业，已于1986年改为土壤及植物营养专业，研究生攻读的专业中也设有作物营养与施肥专业。因此，关于植物营养学科有关的课程亟待增设和加强。目前国内出版的相应教材尚少；阅读国外一些高水平的教学用书，对我们教学质量的提高是有助益的。

本书著者 H·Marschner 教授是联邦德国著名的植物营养学家，他的科研论著和教学经验都非常丰富。A. Lauehli 和 R.L. Bisleoki 主编的植物生理学百科全书第15卷《植物无机营养》(1983)中第5—60页的第一章“植物无机营养导论”(参考文献285篇)也是 Marschner 撰写的。他对于矿质元素的短、长距离运输，无机营养与产量形成的生理(库-源关系)，甜菜、菠菜和耐盐植物体内以钠代替钾功能的作用，植物缺铁反应的机理，根际pH的变化和土壤养分的有效期，施用厩肥、污泥和污水对作物生产和环境污染的影响等方面都有较深的造诣。近年来他根据多年累积的科学研究资料 and 教学实践成果编著成这部内容新颖、系统性很强的教科书。全书分营养生理学和土壤-植物之间的关系两部分，共16章。前部份12章约占全书篇幅的四分之三。

这部教材与一般植物营养学书籍的侧重面不同。它主要是从矿质营养生理的角度来论述植物摄取离子的机理以及矿质养分在植物体内的运输机理和在植物生长发育中的功能，反映了欧洲植物营养学派的主要观点。书中对于植物与周围环境之间的相互作用，根际养分的交换，共生和非共生固氮菌以及菌根对作物获取和利用氮、磷及其它养分元素和水分的作，植物缺素和中毒的诊断，植物的抗逆境适应性以及有关生态学和环境污染等内容都有完整、扼要的阐述和讨论。阅读此书，不仅能获得高等植物矿质营养多方面的新知识，还能启发我们如何去考虑本学科未来的发展方向，激励我们致力于更多的有成效的研究。

本书原著行文简练，可读性好；论述深入浅出，易于理解；各章论证资料丰富，并配有大量实验数据和图表；明晰的高倍显微照片和模式图，使发生在微观层次的植物细胞内部的各种生理变化很形象化；书中列有近200篇参考文献和详细的主题索引，便于读者进一步查证和学习。这是一本适于具有植物生理、生化和土壤学基本知识的研究生或本科土壤及植物营养专业和植物生理及生物化学专业学生和教师的教学用书，也可供有关科研人员阅读参考。为此，译者征得著者 Marschner 教授的同意，不揣浅陋，将本书英文版译成汉语本。参加翻译的有易小琳(第1, 2, 4章)，曹一平(第3, 5章)，张承东(第5章)，王兴仁(第6, 11章)，李晓林(第7, 16章)，陆景陵(第8章)，张福锁，郭延亮(第9章)，毛达如(第10章)，张淑民(第12章)，邵则瑶(第13, 14章)。全书由胡儒堂(第一编)，刘念祖(第二编)负责校对，张乃凤、夏荣基主审。由于译者外文水平和专业知识所限，如有误译和不妥之处，敬希读者指正。

此外，作者 H·马斯纳的教授为译著撰写中文版序言，并提供原版所用全部照片，李酉开教授为译本撰写译者前言并翻译序言，陆景陵教授为译本复制全部图片，在此一并感谢。

中文版序言

我写这本书的意图在于反映植物摄取矿质营养的机理、矿质营养的功能以及与矿质营养有关的植物-土壤之间相互关系的最新知识。后一内容是考虑到能更好地理解植物从土壤获得矿质养分和植物对逆境土壤的化学和物理条件的适应性而奉献于读者的。

我非常感谢我的北京农业大学的同事们，特别是李酉开教授和毛达如教授，把本书的英文版译成中文本的积极性和付出的辛劳。基于我曾多次访问中华人民共和国，我对中国农业的不少问题相当熟悉。我希望本书能有助于全国教学和科研特别是植物营养学科的改变，并能对运用多学科途径进一步增加中国的作物生产有所贡献。

U. Chandrasekhar

1988年10月

序 言

矿质营养对植物生长和发育是必需的，因而植物的矿质营养对基础科学和应用科学都是十分重要的领域。最近几十年来，我们对营养吸收的机理及其在植物代谢中的功能的理解，都有了深刻的进展；同时，通过施肥提供矿质养分以增加作物产量也有了不断的提高。这本教材的主要目的就在于根据我们当代的知识来阐述植物矿质营养的各项原理。讨论的重点虽然是栽培作物，但是，在更能表达某些矿质营养的原理，不论是在细胞水平的机理或者是对逆境土壤化学条件适应性的特殊机理，也引述了一些包括低等植物在内的非栽培植物的实例。

植物营养作为一门学科，是与土壤学、植物生理学和生物化学等其他学科密切关联的。在本书中，关于土壤中的矿质营养部分只论述到能理解植物根系如何从土壤获得矿质养分，或根在土壤—根界面上如何改变土壤化学性质所需的知识。至于植物生理和生化的基础过程，例如光合作用和呼吸作用，主要是从它们如何，以及在多大程度上受矿质养分的影响或控制的观点来讲述的。作物生理学也包括在内，因为它对农学和园艺学是有基础和实际重要性的领域，特别是关于矿质营养和植物激素对源—库关系的影响。

植物的矿质营养涉及的面很广，因而不可能把所有有关问题都作应有的详尽论述。本书对某些方面的问题讨论得很详细，因为它们或则是近年来对我们理解矿质营养特别重要的问题，或则是最近十年来在某一领域内有很多进展的问题。当然，作者个人的研究爱好和评估，也是影响选择教材内容的因素。主要的重点放在矿质元素的短距离和长距离运输，源—库关系，和植物—土壤之间的关系。本书也力求使读者能更好地了解植物对逆境土壤化学条件适应性的机理，因此强调了矿质营养的遗传学基础，以及“使作物适应于各种土壤”的可能性和限制性，特别是在热带和亚热带地区。

这本教材是为已具有植物生理、生化和土壤学渊博学识的农学、生物学和环境科学等各学科的研究生和研究工作者写的。我着重于运用典型事例的表、图和图解来说明矿质营养的各方面问题，而不作基本过程的广泛解释。像这种广阔范围的教材，一般化是不可避免的，但我引用了有关文献，以供进一步和更详细的研读。在文献中，优先推介最新的出版物，但在各节中也引列了有权威贡献的代表性文献。

〔以下致谢部份从略〕

〔德〕 H·马斯纳

1985，8月于斯图加特，霍恩海姆

目 录

第一编 营养生理学

1 矿质养分的引言、定义和分类	(1)
2 单个细胞和根的离子吸收机制：短距离运输	(3)
2.1 概述	(3)
2.2 溶质从外部溶液进入根的途径	(4)
2.3 质膜的结构和组成	(7)
2.4 溶质的跨质膜运输	(11)
2.5 根部吸收离子的特性	(17)
2.6 沿根的离子吸收	(34)
2.7 跨根的横向运输	(35)
2.8 离子释放入木质部的机理	(37)
2.9 影响离子释放进入木质部的因素：吐水与泌泌	(38)
3 木质部与韧皮部的长距离运输及其调节	(42)
3.1 概述	(42)
3.2 木质部运输	(43)
3.3 韧皮部运输	(49)
3.4 矿质元素长距离运输中韧皮部和木质部的相对重要性	(54)
3.5 矿质养分在地上部与根部间的环流	(54)
3.6 矿质养分的再利用	(55)
3.7 钙的长距离运输：木质部与韧皮部运输	(59)
4 叶片和植物其它地上部分对矿质元素的吸收	(62)
4.1 通过气孔吸收气体	(62)
4.2 溶质的吸收	(62)
4.3 叶面施用矿质养分	(65)
4.4 矿质元素从叶片淋洗	(67)
5 库源关系与产量	(69)
5.1 概述	(69)
5.2 光合作用及有关过程	(69)
5.3 呼吸作用和氧化磷酸化	(74)
5.4 同化物的韧皮部运输及其调节	(75)
5.5 库—源关系的转变	(80)
5.6 植物激素在库—源关系调节中的作用	(82)
5.7 源和库对生长速率和产量的限制	(90)
6 矿质营养与产量效应	(94)
6.1 概述	(94)

6.2	叶面积指数和净光合作用	(95)
6.3	矿质养分的供应, 库的形成及其活性	(97)
6.4	矿质营养与库—源关系	(102)
7	氮素固定	(105)
7.1	概述	(105)
7.2	生物固氮系统	(105)
7.3	固氮的生物化学	(106)
7.4	共生系统	(108)
7.5	自生和联合固氮微生物	(114)
7.6	展望	(117)
8	矿质养分的功能: 大量养分	(118)
8.1	矿质养分的分类和作用原理	(118)
8.2	氮	(119)
8.3	磷	(133)
8.4	钾	(137)
8.5	镁	(145)
8.6	钙	(148)
8.7	钠	(155)
9	微量养分的功能	(163)
9.1	铁	(163)
9.2	锰	(169)
9.3	铜	(174)
9.4	锌	(182)
9.5	钼	(189)
9.6	硼	(195)
9.7	氯	(202)
10	有益矿质元素	(207)
10.1	定义	(207)
10.2	钠	(207)
10.3	硅	(213)
10.4	钴	(218)
10.5	镍	(220)
10.6	硒	(221)
10.7	铝	(222)
10.8	其它矿质元素	(222)
11	矿质营养和植物病虫害的关系	(223)
11.1	概述	(223)
11.2	真菌病害	(224)
11.3	细菌和病毒病害	(230)
11.4	土壤传播的真菌和细菌病害	(231)
11.5	虫害	(233)
11.6	施肥对病虫害的直接和间接影响	(235)

12 矿质养分缺乏和中毒的诊断	(237)
12.1 养分供应和生长效应	(237)
12.2 营养失调的可见症状诊断	(237)
12.3 植物分析	(238)
12.4 组织化学和生物化学方法	(245)
12.5 植物分析和土壤分析	(246)
第二编 土壤—植物之间的关系	
13 土壤养分的有效性	(247)
13.1 土壤化学分析	(247)
13.2 养分向根表的移动	(248)
13.3 根密度的作用	(255)
13.4 土壤水分的分布与养分有效性	(255)
13.5 个体发育期间质流—扩散供应的改变	(256)
13.6 强度/容量比及其对土壤测试的重要性	(257)
14 影响根生长及发育的内外部因素	(258)
14.1 激素的控制	(258)
14.2 土壤化学因素	(258)
14.3 土壤物理因素	(265)
14.4 冠/根比	(268)
15 关于根—土界面(根际)的矿质营养	(270)
15.1 概述	(270)
15.2 根际离子浓度	(270)
15.3 根际 p^H 和氧化电位	(271)
15.4 根分泌物	(274)
15.5 生有簇状侧根的植物	(277)
15.6 有机碳的供应与根际微生物活性	(278)
15.7 菌根	(281)
16 植物对土壤化学逆境的适应性	(289)
16.1 自然植被	(289)
16.2 高投入与低投入途径	(289)
16.3 酸性矿质土壤	(293)
16.4 渍水和淹水土壤	(301)
16.5 碱性土壤	(308)
16.6 盐渍土	(316)

1 矿质养分的导言、定义和分类

两千多年以前，人们就已认识到向土壤中加入矿质元素(例如植物灰分或石灰)，对促进植物生长是有益的。然而，即使在150年前关于矿质元素对于植物生长是否具有养分的功能仍然存在着科学上的争论。李比希(Justus Von Liebig) (1803—1873)的主要功绩就在于他编辑和总结了有关矿质元素对植物生长的重要性方面的零散报道，并把植物矿质营养确立为一门学科。这些成就使得矿质肥料的施用迅速增长。到十九世纪末，尤其是在欧洲，为促进植物的生长，在农业和园艺上大量施用了钾肥、过磷酸钙，后来还施用了无机氮肥。

李比希关于矿质元素氮、硫、磷、钾、钙、镁、硅、钠及铁为作物生长所必需的结论，是通过观察与推测而不是通过精确的实验。“矿质元素理论”的根据不足，正是19世纪末从事大量研究工作的原因之一。根据在各类土壤上生长不同种植物矿质成份的各种广泛研究，早在本世纪初人们就已有认识，植物体中某种矿质元素的有无及其含量的高低，均不能作为其必要性的标准。植物对其生长所需的矿质元素，具有有限的选择吸收能力。它们也吸收那些不是生长所需，甚至可能有毒的元素。

因此，某种矿质元素是否属于必需，并不能根据生长在土壤上的植物矿质成分来确定。有意采用排除某个矿质元素的方法进行的水培和砂培试验，一度得到重视。这类技术对较精确地表征矿质元素的必要性提供了可能，并使人们对它们在植物新陈代谢中的作用有了更深的了解。这一研究领域的进展，是与分析化学的发展，特别是化学药品纯化及测定方法的发展有着密切的关系。这种关系反映在发现微量养分必要性的时间表(表1.1)中。

Arnon和Stout(1939)提出了必需矿质元素(或矿质养分)这一术语。他们得出结论是，某一元素被认为是必要的，必须具备以下三条标准：

- ① 植物若缺少该矿质元素则不能完成其生命周期。
- ② 该元素的功能决不能被其它元素所替代。
- ③ 该元素必须直接参与植物的新陈代谢，例如，作为植物某一必需成份如酶的组分，或为某一代谢过程如某一酶促反应所必需。

表1.1 高等植物中微量养分必需性的发现

元 素	发现的年份	发 现 者
铁	1860	J. Sachs
锰	1922	J. S. Me Hague
硼	1923	K. Warington
锌	1926	A. L. Sommer和C. B. Lipman
铜	1931	C. B. Lipman和G. Mackinney
钼	1938	D. I. Arnon和P. R. Stout
氯	1954	T. C. Broyer等

按以上定义，那些能减轻其他元素的毒害作用或者能在某些专一性较低的功能(如维持

渗透压)上简单替代其他矿质养分的元素,都不作为必需元素,但可称为“有益”元素(第10章)。

在讨论到哪些矿质元素为植物生长所必需时,要概括出一个结论仍有困难,尤其在对比高等植物与低等植物时,问题更为明显(表1.2)。现已确定有13种矿质元素对高等植物是必需的,虽然氯仍限于部分植物所需。

表1.2 高等和低等植物矿质元素的必要性

类别	元素	高等植物	低等植物
大量养分	N, P, S	+	+
	K, Mg, Ca		(Ca除真菌外)
微量养分	Fe, Mn, Zn, Cu	+	+
	B, Mo, Cl		(B除真菌外)
微量养分和“有益”元素	Na, Si, Co,	+	±
	I, V	-	±

由于分析技术,尤其是化学药品的纯化技术不断地改进,表1.2的内容完全有可能扩展到那些在植物体内浓度低的必需矿质元素(即作为微量养分),这对于在生物界很丰富的钠和硅尤为适用。业已证明这两种矿质元素对某些高等植物是必需的(第10章)。大多数微量营养元素主要是酶分子的组成,故其需要量很少。相比之下,大量营养元素或作为有机化合物的成份(如蛋白质和核酸),或作为渗透剂。这些功能的差异反映在满足植物正常生长时地上部矿质养分的平均含量上(表1.3)。这些数值在较大程度上随植物种类、植株年龄及其他矿质元素的含量而改变。在第8—10章将讨论有关内容。

表1.3 满足植株正常生长地上部干物质的矿质养分平均含量

元素	符号	$\mu\text{mol/g}$ 干物质	mg/kg (ppm)	%	与铝相比较的相对原子数
铝	Al	0.001	0.1	—	1
铜	Cu	0.10	6	—	100
锌	Zn	0.30	20	—	300
锰	Mn	1.0	50	—	1000
铁	Fe	2.0	100	—	2000
硼	B	2.0	20	—	2000
氯	Cl	3.0	100	—	3000
硫	S	30	—	0.1	30,000
磷	P	60	—	0.2	60,000
镁	Mg	80	—	0.2	80,000
钙	Ca	125	—	0.5	125,000
钾	K	250	—	1.0	250,000
氮	N	1,000	—	1.5	1,000,000

引自 Epstein (1965)。

2 单个细胞和根的离子吸收机制：短距离运输

2.1 概述

一般说来，土壤或营养液中矿质养分的浓度与植物对其需要量之间存在着很大差异。而且，这些介质中可能含有高浓度而并非植物生长所必需的矿质元素。因此，植物的吸收机制必须是选择性的。在藻类细胞中，这种选择性表现得尤为突出(表2.1)。这些细胞的外部溶液和内部溶液(细胞液)仅由两层膜分开，即原生质膜和液泡膜。

表2.1 基质中离子浓度与丽藻属(*Nitzella*)和法囊藻属(*Valonia*)的细胞液中离子浓度的关系^a

离 子	丽藻属(<i>Nitzella</i>) 浓度(mM)			法囊藻属(<i>Valonia</i>) 浓度(mM)		
	A 池 水	B 细胞液	B/A	A 海 水	B 细胞液	B/A
钾	0.05	54	1080	12	509	42
钠	0.22	10	45	498	90	0.18
钙	0.78	10	13	12	2	0.17
镁	0.93	91	98	580	597	1

^a Hoagland(1946) 改编。

丽藻属细胞液中钾、钠、钙及氯离子浓度高于池水中相应离子的浓度，但各离子的内外浓度比都大不相同。生长在含盐高的海水中的法囊藻属则相反，在细胞液中只有钾大大富集，而钠和钙的浓度与海水中的相比仍较低。

尽管通常并不引人注目，然而离子吸收的选择性也是高等植物的一个典型特性。当植物生长在限定体积的营养液里，几天中外部溶液的浓度就会发生变化(表2.2)。钾、磷酸根和

表2.2 外部(养分)溶液及玉米、蚕豆根汁液中离子浓度的变化

离 子	外部浓度(mM)			根汁液中浓度(mM)	
	4 天 后 ^a			玉 米	蚕 豆
	初 始	玉 米	蚕 豆		
钾	2.00	0.14	0.67	160	84
钙	1.00	0.94	0.59	3	10
钠	0.32	0.51	0.58	0.6	6
磷酸根	0.25	0.06	0.09	6	12
硝酸根	2.00	0.13	0.07	38	35
硫酸根	0.67	0.61	0.81	14	6

^a 未补充因蒸腾而消耗的水分。

硝酸根的浓度明显降低，而钠和硫酸根的浓度甚至可能升高，这表明植物吸收水比吸收这两种离子快。植物种类之间(如玉米和蚕豆)的吸收率，尤其对钾和钙，是不同的。根汁液中的离子浓度一般高于营养液，这对钾、硝酸根和磷酸根来说最为明显。

从低等和高等植物所得结果，表征离子吸收有下列特性：

- ① 选择性。植物优先吸收某些矿物质元素，并摒弃或几乎是排斥另一些元素。
- ② 累积现象。植物细胞液中矿物质元素浓度比外界溶液高得多。
- ③ 基因型。植物种之间在吸收离子的特性上有明显差异。

上述结果引出许多问题。例如，单个细胞和高等植物怎样调节离子吸收？离子吸收仅是反映了一种需求？或者是否也吸收在植物代谢过程中不起作用或有毒的离子？在详细讨论吸收离子在细胞水平上的调节和细胞膜在此过程中的作用之前，先描述一下溶质（带电荷离子·分子）从土壤或营养液进入根组织的途径。因为，(1)高等陆生植物的根是吸收溶质的主要部位，(2)根细胞壁能与溶质相互作用，从而可能促进或抑制溶质向单个根细胞原生质膜上吸收部位的进一步移动。

2.2 溶质从外部溶液进入根的途径

2.2.1 进入表现自由空间的流入量(Influx)

低分子量溶质(例如离子、有机质和氨基酸)靠扩散或质流无限制地迁移到根的外表，即根表皮细胞(图2.1)。这些外部的溶质也可进入细胞壁和根皮层充满水分的细胞间隙。

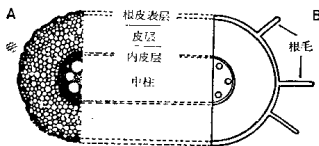


图2.1 A.玉米的分化根区横截面 B.横截面的示意图

这种溶质向根部移动是一种非代谢的被动过程，所受到的主要障碍是单个皮层细胞的原生质膜和内皮层，即皮层细胞的最内层(图2.1)。

在内皮层的辐射状横壁上，一层疏水硬壳(木栓质)-凯氏带-构成了溶质被动迁移至中柱的真正屏障。

自由空间是溶质能被动迁移的根组织体，其体积约相当于幼根总体积的10%。自由空间的存在意味着有足够的，能使单个皮层细胞直接从外部溶液吸收溶质的根内表面。溶质向自由空间扩散的程度，取决于各种因子，如溶质浓度和根毛状况。若外部浓度低，根毛密集时，那么吸收的溶质如钾、磷等，大部分仅限于到达根表皮细胞层(Vakhmistrav, 1967)。生长在土壤中的根尤其是如此(见第2章第10节)。

初生细胞壁由纤维素、半纤维素(包括果胶)和糖蛋白的网状组织构成。此网状组织有大小不同的微孔，即所谓纤维间隙和胶束间隙的空间。由计算得出，萝卜根毛细胞壁上微孔的最大直径为3.5—3.8nm(35—38 Å)，一般植物细胞壁上微孔的最大直径不超过5.0nm(Carpita等, 1979)。然而如下表所示，水化离子如 K^+ 和 Ca^{2+} 的直径比这些微孔的直径小，所以这

些微孔本身不可能限制这些离子在自由空间内的运动。

	直径(nm)
根表皮细胞壁(玉米, 图2.3)	500—3000
皮层细胞壁(玉米)	100—200
细胞壁上的微孔	<5.0
蔗糖	1.0
水化离子	
K^+	0.60
Ca^{++}	0.82

与矿物质养分及低分子量的有机溶质相反, 高分子量的溶质(如金属络合物, 富里酸和毒素)或病毒和其他病原菌因微孔孔径而强烈地被限制或阻止其进入根细胞的自由空间。

果胶是由主要来自胞间体的多聚半乳糖醛酸组成的, 它在网状组织中所占的比例不定。因此, 在根的自由空间里, 羧基功能团($R \cdot COO^-$)担负着阳离子交换体的作用。因而在自由空间里非代谢阶段有阳离子累积, 阴离子则受到“排斥”(图2.2)。

由于这些在质外体(植物组织中细胞壁连续体)细胞壁上的负电荷的存在, Hope和Sleven(1952)引入了“宏观自由空间”的概念(AFS)。它包括离子可自由进入的“水份自由空间”(WFS)以及交换阳离子和排斥阴离子的“道南自由空间”(DFS)(图2.2)。在DFS中离子的分布是发

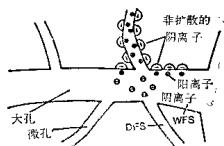


图2.2 表现自由空间的微孔体系示意图。

DFS, 道南自由空间。

WFS, 水份自由空间。

生在带负电荷土壤粘粒表面的典型道南分布。因此, 二价阳离子如 Ca^{2+} 优先结合到这些阳离子交换点位上。不同植物种类的阳离子交换量(CEC), 即细胞壁上阳离子交换点位的数量(固定的阴离子; $R \cdot COO^-$)大不相同, 如表2.3所示。

表2.3 不同植物种类根干物质的阳离子交换量^a

植物种	阳离子交换量meq/100g干物质
小麦	23
玉米	29
四季豆	54
番茄	62

^a 根据 Keller 和 Deuel 的资料 (1957)

通常, 双子叶植物的CEC比单子叶植物的大得多, 完整根的CEC比表2.3中的数值要低得多; 因来自外部溶液的阳离子只能直接进到AFS(并非整个根部)中的交换点位上。尽管如此, 所示数据能反映出植物种间存在的典型差异。

在质外体AFS中的交换吸附,并非离子吸收或其经原生质膜进入细胞质运输的基本环节。然而,这种优先结合作用使二价和多价阳离子在根质外体内和原生质膜上活性吸收点位周围的含量增高,由于这一间接效应,不同植物种的 $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$ 含量之比与其CEC之间呈正相关(Crooke和Knight, 1962)。采用同种植物但结合不同形态的二价阳离子如锌进行的试验也表明,阳离子在AFS中的结合对其吸收以及随后向地上部运输都具有重要意义(表2.4)。供应无机态锌时(即作为游离 Zn^{2+}),不但根中的,而且地上部分的锌含量都比供应螯合态锌(ZnEDTA)高许多倍,因后者在AFS中未充分结合。另外,AFS的微孔限制了螯合态锌的透过,这可能

表2.4 大麦对锌的吸收和运输^a

锌的供应形态 ^b	吸收及运输量 ($\mu\text{g Zn/g}$ 干物质/24小时)	
	根	地上部
ZnSO_4	4508	305
ZnEDTA	45	35

^a 根据Barner和Lee的资料(1974)。

^b 营养液中锌的浓度: mg/L 。

也是原因之一。

重金属阳离子在AFS中的结合可以是相当专一的。以铜为例,在细胞壁内它可能以非离子形态结合(配位结合)在胞外酶(如磷酸酯酶或过氧化物酶)的蛋白质或糖蛋白的含氮基团上(Harrison等, 1979; van Cutsem和Gillel, 1982)。这种在质外体的结合形式可使相应的阳离子在根的整个阳离子总量中占很大比重,已从一系列有关多价阳离子如铜、锌和铁吸收的研究工作中得到证明。也可参见表2.4中的数据。只要不移走根质外体中可交换态 Zn^{2+} (要移走是相当困难的),那么与螯合态的相比,表2.4中的数据不能作为是根组织的细胞质或液泡内因固定而抑制 Zn^{2+} 向地上部迁移的证据。

2.2.2 进入细胞质和液泡的通道

尽管细胞壁内的阳离子结合有某些选择性(第2.2.1节),阴、阳离子与溶质的主要选择吸收场所是位于单个细胞的原生质膜内。原生质膜是溶质向细胞质扩散(流入)或从细胞质向细胞壁和周围溶液扩散(流出)的真正障碍,同时也是溶质向任一方向主动运输的主要场所。扩散的另一个主要障碍是液泡膜。在大多数充分分化的细胞内液泡占整个细胞体积的90%以上(Leigh等, 1981及图2.3),它是离子累积的主要地方。

阳离子(如 K^{+} 和 Ca^{2+})吸收的短期试验就能表明原生质膜和液泡膜是离子交换和扩散的真正屏障(图2.4)。30分钟内吸收的 Ca^{45}Ca (流入)其大部分仍属交换态的(流出),并几乎肯定是在AFS内。相反,在这30分钟内吸收的 K^{42}K 则小部分是易交换态的,大部分已经跨膜运输进入细胞质和液泡(“内部空间”)。

尽管原生质膜和液泡膜是直接参与根部吸收与运输溶质的主要生物膜,但必需记住,生物膜的分隔作用为活的生物体系所必需。质膜把细胞器(如线粒体和叶绿体)与周围的细胞质分开,溶质进入这些细胞器的运输必然会受到它的管制。在第8章第4节提供了有关磷和糖溶质跨叶绿体外膜进行运输的例子。

生物膜对溶质的运输及调控的能力是与其化学组成和分子结构有密切关系的。因此,在

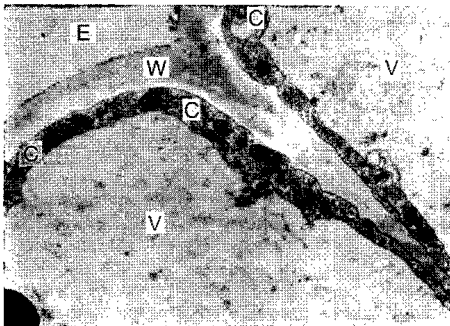


图2.3 小麦根两个表皮细胞的横截面图

V: 液泡; C: 细胞质; W: 细胞壁;
E: 外部溶液。(蒙C. Hecht-Buchholz特许)。

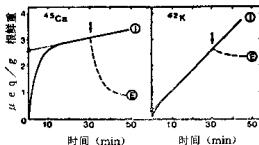


图2.4 大麦离体根中 ^{45}Ca 和 ^{42}K 的流入(I)与流出(E)量随时间的变化

30分钟(箭头处)后部分根转移到未标记的 Ca^{++} 和 K^{+} 溶液中。在表明自由空间中可交换组分的比例是另外推到时间为零的方法来计算的(X)。

详细讨论溶质跨膜运输的机理(第2章第4节和第2章第5节)之前, 最好介绍一下有关生物膜组成和结构的一些基本知识。

2.3 质膜的结构和组成

植物细胞质膜对溶质吸收具有调控的性能, 自19世纪以来就引起广大植物学家的关注。但当时要进行试验在技术上的可能性很有限。然而, 到了20世纪初, 科学家用各种溶质、染料和糖类, 借助光学显微镜研究细胞的质壁分离与复原, 使他们有可能来阐明有关溶质透过原生质膜和液泡膜的一些基本事实。根据对不同直径非电解质的质膜通透性的比较, 提出了超速学说。按照这一理论, 细胞膜有一定大小的微孔, 随分子半径*的增大, 其通透性就会降低。Zimmermann和Stuedle(1970)至少在原则上证实了这一学说的正确性, 如表2.5所示。

* 原文中为“孔径”, 但从表2.5看应是分子半径——译者

表2.5 法囊藻液藻属(*Valonia utricularis*)细胞膜上某些非电解质的反射系数 δ^a

化合物	δ^b	分子半径 (nm)
密三糖	1.00	0.61
蔗糖	1.00	0.53
葡萄糖	0.95	0.44
甘油	0.81	0.27
尿素	0.76	0.20

a 根据Zimmermann和Stuedle(1970)的资料。

b 1.00表示溶质不能通过质膜; 0表示溶质可自由通过质膜。

从表中数据可明显看到,对分子量最高的溶质来说除细胞壁外(第2章第2节),细胞膜也是其运输的真正屏障。这样大多数合成螯合剂如EDTA(参见表2.4)在质膜上其通透性也受限制。据此,利用如聚乙二醇一类的高分子量有机溶质在外部浓度高的条件下作为有效的渗透压剂,来诱导植物缺水是有可能的。

甚至一些早期的研究工作曾表明,某些溶质透过质膜的速率比根据其分子大小所预计的要快得多。这些分子的特点是在有机溶剂中有高的溶解度,即具有亲脂性。因此得出结论,质膜上有亲脂孔它能让甚至较大的亲脂分子快速透过。现在这个观点已被试验结果所怀疑并指出,这些溶质能较快地透过质膜类脂中心单纯是靠其溶解和扩散。

1935年Danielli和Davson提出单位膜模式,把生物膜描述成是由两层类脂分子层组成的单位,其中脂肪酸的疏水尾部朝内。两类脂层的外表面都是亲水的(如由磷脂构成),并为一层蛋白质层所覆盖。这样一类具有连续类脂层的单位膜对包括无机离子在内的极性溶质必然是一种真正的屏障。但这又无法解释溶质,尤其极性溶质能通过膜的主动运输现象。因此,以后这种膜的模式又被亲水模式所取代。新模式中类脂层内镶嵌有蛋白质包被的微孔。

基于用电子显微镜结合细胞与组织冰冻蚀刻等方法(freezeetching)进行研究的结果,Branton(1969)和后来的Singer(1972)提出由蛋白质基质和两层磷脂层组成的流动膜模式;亲水磷脂层的带电荷头部(氨基、磷酸根和羧基)朝向膜表面。蛋白质分子则可以附着在膜表面(外在蛋白),如通过静电结合在质膜表面的膜-结合酶。其他蛋白质可与质膜结合(内在蛋白),甚至可横穿质膜形成“蛋白质通道”(运输蛋白)。这些通道可看作为亲水微孔能运输像离子那样的极性溶质。此模式如图2.5所示。

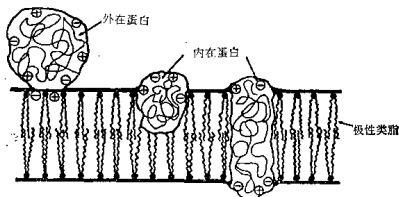


图2.5 具极性类脂和外在或内在、结合蛋白的生物膜模式
内在、结合蛋白可穿过膜形成“蛋白质通道”。