

植物根系吸收土壤中离子的途径

刘芷宇

(中国科学院土壤研究所)

土壤中的离子态养分如何被植物根系摄取并成为其组成成分,无论在理论上和生产实践上都是一个有意义的问题。因此,近30年来曾引起了土壤化学家和植物生理学家的广泛注意。但是,植物根系吸收土壤中的离子是一个十分复杂的过程,涉及到几个界面间离子转移的机制问题,其中包括:(1)离子从土壤颗粒表面向根表面移动,以及从远根处向近根处移动的机制,(2)离子从根细胞外表面向根细胞内表面移动的机制,以及(3)离子从根部向植株地上部运转的机制等。在这些机制中,离子从根部向地上部运转的研究完全由植物生理学家所承担,目前注意于离子在根内的合成、分解以及向地上部分运输的形式与机制问题。根细胞内外界面离子的移动问题,虽然研究工作较多,但已有的资料对机制的阐明尚有距离,有待进一步研究与揭发。注意较少的是离子从土壤颗粒表面向根表面移动机制的研究。土壤化学家较多地从土壤本身研究离子移动的问题;而植物生理学家又往往回避土壤条件来研究离子的吸收机制。因此,使这一方面的工作显得较为薄弱。本文主要阐述近年来有关上述界面间离子移动机制的第(1)(2)两方面的一些研究概况。

一、土壤中离子向根表面的移动

关于离子从土壤颗粒表面向根表面移动以及从远根处向近根处移动的机制问题,只在近十年来,才有比较具体的成果。有关这方面的研究看来应该包括两个部分,一是离子从土壤的远根处向近根处移动,另一是近根处的离子到达根系表面。

(一)离子从土壤的远根处向近根处移动

近年来,认为离子向根系方向的移动除扩散作用外,也可以通过土壤中水分的移动被携带到植物根部。这种移动的动力与方向主要是植物吸收水分的结果。因此,在一定程度上与植物的蒸腾作用密切相关。Russell 和 Barber^[49] 曾就蒸腾

作用对离子吸收的影响做过评论,认为在一定条件下,蒸腾的水量与养分吸收量之间有很好的相关性。但是,当加入呼吸抑制剂或遮阴时,蒸腾和吸收之间的相关性就受到影响。这种不一致的原因看来是由于试验大都在溶液培养或充分搅拌的条件下进行。因而,蒸腾和吸收的关系可能主要受到离子从根部向地上部分移动速率的影响,而离子如何到达根表面就不成为吸收的限制因素。因此,离子和水分的吸收量之间既可以有相关,也可以没有相关。但是,植物从土壤中吸收离子与上述溶液培养的情况迥然不同。Kemper^[35]、Fried 和 Shapino^[21] 以及 Brown^[5] 都曾指出离子在土壤中随水流向根部移动的重要性。Danielson 和 Russell^[8] 从研究土壤水分含量和玉米根系吸收钾的相互关系中,认为当土壤水分含量较高时,钾吸收量的增加是由于水膜的存在,离子可以借助这层水膜而扩散。Wiersum^[53] 也指出,当介质中钾的浓度较低时,增加介质的水分含量可以增加钾的吸收量。因为这样可以增加离子的扩散速率。Fried 和 Shapino 等^[20,50] 研究了土壤体系中磷的移动,认为磷酸盐向根系移动的机制可能是随水流的移动。他们发现在盆栽土壤中,人为地造成土壤水分的不断循环可以增加磷酸盐的吸收。因为土壤中水分的补偿作用影响到根系附近离子的更新,土壤水流中离子的移动又有助于保持近根处溶液中离子的浓度。同时,根据一般的测定结果,土壤中的磷不论在溶液中或颗粒上,它们的扩散系数都是很小的,仅仅依靠扩散作用到达根表面以满足植物的不断吸收,其可能性较小。

Walker 和 Barber^[52] 利用同位素放射自显影的方法研究了镭-90的移动,发现在用 Hoagland 溶液配制的琼胶上培养的根系,其附近有明显的镭-90 聚集,这表明:沿着植物根系所形成的水分梯度,随水流携带了多于根系所能吸收的镭-90。

有关这方面的工作,Barber^[2] 曾做了系统的

論述,对到达根表面离子总量的影响因素归纳为如下的公式:

$$J = D_1 \frac{dC_1}{dx} + D_2 \frac{dC_2}{dx} + C_3 v + a$$

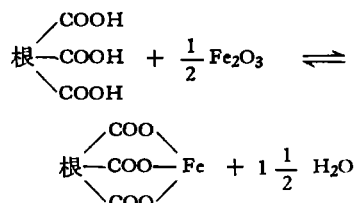
其中 J 是单位时间到达单位根表面的离子总量, D_1 是离子在土壤溶液中的扩散系数, D_2 是离子在土壤颗粒表面上移动的扩散系数, C_1 是土壤溶液中离子的浓度, C_2 是固体表面上可移动离子的浓度, C_3 是以速度 v 流向根表面的溶液中离子的浓度, a 是补充因素。上式中的前两项即土壤溶液中扩散移动的离子量和土壤颗粒上扩散移动的离子量,取决于各自的扩散系数和浓度梯度。而第三项随水流移动的离子量,则取决于溶液的流动速度和浓度。这三项中的任何一项在特定条件下可以大到足以掩盖其它两项的作用。虽然,水向根部移动的速度比离子扩散要迅速;但是,只要存在着浓度梯度,扩散作用就能够发生。并且,在非常短的距离中扩散作用应该是相当重要的。而随水流的移动在较长的距离内则更为有效。至于这两种机制的相对重要性,目前尚无一致的意见。其原因主要是试验证据不足,特别是关于随水流向近根处移动的机制问题,更多地停留于概念。

(二)土壤中近根处的离子向根表面的移动

一般认为,土壤中近根处的离子向根表面移动的机制主要是离子交换。对于交换的方式有两种假设,一是通过液相的交换,即根系的代谢产物——碳酸与近根土壤微粒间溶液中的阴、阳离子进行交换扩散;另一是直接的交换,并不需要溶液作媒介,称为接触交换。下面将着重讨论接触交换的移动机制。

接触交换的学说是 Jenny^[31,32] 在 1939 年提出的,他认为离子可以直接由土壤颗粒的交换点上迁移到根表面的交换点上去,不需经过土壤溶液的中間步骤。这是由于土壤颗粒表面与根系表面两者的扩散层的振荡容积相重叠。离子可以在土壤颗粒表面的双电层内扩散,由于根系吸收所造成的浓度梯度使离子能沿着土壤颗粒迁移并向根部扩散。以后 Jenny 和 Glauser 等^[6,23,33] 又详细地研究了铁离子的接触交换问题。根据 Frey-Wyssling 和 Scott 的工作,模拟了根系表面和土壤颗粒接触的情况。并进一步证实,在其试验的条件下,絕大多数的铁离子当其与根系直接接触时,是以阳离子接触交换的形式通过细胞壁的多

孔体而被摄取的,其反应如下:



同时,根据颗粒的平方线形移动方程式 $\bar{x}^2 = 2Dt$ (x = 距离, D = 扩散系数, t = 时间) 计算出交换性铁的微分子通过 1 微米厚的苜蓿根系细胞壁所需的平均时间为 2.8 秒。最近 Jenny 和 Grossenbacher^[34] 用电子显微镜所做的观察,揭示了根系与土壤接触区的亚微结构。指出在根的表皮细胞壁与矿质土壤颗粒接触时,两者之间为一层粘胶 (Mucigel) 所充满。此层粘胶与土壤颗粒表面的接触甚为紧密,从而提供了根系与土壤颗粒间化学作用的条件,引起了土壤颗粒上的离子通过粘胶层和细胞壁到细胞质的接触交换与阳离子的表面迁移。此外, Grossenbacher^[24] 曾对接触效应做了一些补充,认为固相接触中既有有利的接触交换效应,也有因带正电荷的胶粒与带负电荷的根系表面接触导致双电层破坏,使某些阳离子成为无效的不利方面。此外,对于接触交换效应也有不同看法,例如 Lagermerff^[39] 提出,当培育时间较长时在吸附剂上培育所得到的离子吸收量,并不高于平衡溶液培育所得的结果,从而认为近根处离子到达根系表面的机制主要是接触交换的概念应修改。对 Jenny 等的试验结果,认为只是在液相和固相离子不平衡的条件下取得的。如果两相离子达到平衡,则根系摄取近根处的离子将完全通过液相。

二、离子从根细胞表面向根细胞内部的移动

关于离子在根细胞内外界面上移动的机制,曾有过广泛的研究。Epstein、Gauch、Robertson、Laties 和 Fried 等^[11,21,22,40,48] 都对此问题进行过评述。目前,一般认为离子进入细胞内部可以区分为迅速的与延缓的两个吸收阶段。即当以吸收量与吸收时间作图时,在开始的一段时间内吸收量上升迅速,呈双曲线型,随后为一直线型的延缓过程。前者称为吸收的初始阶段,后者称为稳定的吸收阶段。稳定阶段的特征为吸收与呼吸代谢过程密切相关,并受呼吸抑制剂的影响。这一

阶段是有氧的过程并具有较高的温度系数。而初始阶段则一般认为是非代谢的过程, 可以无氧进行, 并具有典型的物理化学过程的特征。因此, 从与代谢作用有无联系的角度出发, 也将初始吸收阶段称为被动吸收过程, 稳定吸收阶段称为主动吸收过程。

(一) 初始吸收阶段

目前, 一般认为这一阶段可包括两方面。首先是离子进入细胞的“自由空间”, 其次是离子与细胞组织中同符号的离子进行吸附交换。

(1) 离子进入“自由空间”: 所谓“自由空间”是植物组织的一部分, 这部分组织与环境之间的离子移动是以自由扩散的形式相联系的, 即溶质可以无障碍地进入到细胞的这一部分组织中^[3,4,12,42]。就目前的了解, “自由空间”包含两个部分, 一是“水分自由空间”, 这部分实际上可以认为是环境的延伸部分。水分和扩散离子或分子服从简单的扩散原则进入此空间, 直到与外界溶液达到相同的浓度。另一是“道南自由空间”, 认为此空间中含有不扩散的离子。介质中的阳离子和阴离子往往是不等量地进入这一空间, 其中与不扩散离子电荷相同的离子的浓度将小于介质中所含的浓度; 而相反电荷的离子的浓度则大于介质中的浓度, 即进入此空间的离子数量和种类服从道南平衡的原则。

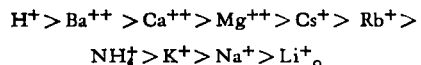
有关“自由空间”的概念, 首先由 Hope 和 Stevens^[29] 等人提出。他们从蚕豆根的膜电位研究中, 发现无机离子扩散经过或进入原生质膜。以后又借助外界溶液的电导测定, 发现 KCl 在蚕豆根系上有可逆的扩散作用, 平衡时间约为 20 分钟, 表现扩散系数为 4×10^{-7} 厘米²秒⁻¹。对“道南自由空间”存在的证明, 则是根据阳离子的初始吸收量总是大大地超过阴离子^[51]。同时, 吸收曲线与外界浓度的关系类似于 Freundlich 吸附等温曲线^[26]。Brigg 等根据额外吸收的阳离子量(阳离子吸收量减去阴离子吸收量的差值), 计算出“道南自由空间”中不扩散阴离子的数量, 认为当外界浓度为 1—20 毫当量/升时, 不扩散阴离子量是常数值 (10—13 毫当量/公斤鲜重), 从而认为在“道南自由空间”中, 阴离子进入的可能性很小。推测阴离子主要是通过“水分自由空间”而进入的。

关于“自由空间”概念的提出还是近 10 年的事, 但是, 已经受到广泛的注意。因为它可能用以

解释根系界面上离子吸收的许多难以解释的现象。例如, 植物根系虽然有很强的选择性, 但往往含有一些周围环境中存在较多而并不为植物所必需的离子(如钠), 以及对某些大分子化合物的吸收问题等。特别是离子的吸收转运在时间上如此迅速, 是否可能由于部分离子不必通过层层细胞的吸收障碍, 直接依靠组织中“自由空间”的相互联系传递给输导系统? 有关这一概念的最大缺陷是缺乏直接的证据。

(2) 离子的吸附交换过程: 离子吸附交换过程存在的事实, 主要是初始阶段离子吸收的速度、温度系数、可逆性等特点符合于胶体化学中吸附交换的特点。例如, Сабинин 和 Колосов^[37] 就曾观察到小麦幼苗根系对铅的吸收, 在起始 10 分钟内已达到 22 小时吸收总量的三分之二。由于活化能小, 因此吸附的温度系数亦小, 不同温度下的吸附速率都一样。同时, 所吸附的离子还可以与介质中相同电荷的离子进行交换。Epstein 和 Leggett^[10] 的结果表明, 离体大麦根吸收镉-89 后, 再放入含稳定性镉的溶液中时, 镉-89 很快地由根表面释放出来。

吸附交换过程的研究目前主要限于阳离子方面, 这与根系的表面性质有关。Williams 和 Coleman^[54] 研究根系悬液效应的结果证明根系表面有氢离子羧存在, 当加入中性盐时, 悬液效应逐渐减小, 说明根系表面有双电层存在。H⁺ 以代换态与根系表面结合, 并能为其它阳离子所代换。这种代换能力的大小符合于感胶离子序:



关于根系上进行阳离子吸附交换的区域, Lundegårdh 等^[43,44] 认为细胞质是产生固定负电荷的主体。近年来, Jansen^[30] 较明确地认为植物组织的离子交换特征属于细胞壁上果胶质的羧基。而 Knight^[36] 的结果, 则与糖醛酸的含量呈正相关。

至于吸附交换过程与离子主动吸收累积过程的直接关系问题, 目前尚不十分清楚, 仅有某些间接材料论及对阳离子累积的影响^[16,45,46]。

(3) 阴离子初始吸收的研究: 涉及到这一方面的研究较少。近年来, Lundegårdh^[44] 在小麦根系吸收氯离子的工作中, 认为阴离子吸收的初始阶段与阳离子相似, 也对温度不敏感。一般在 15 分钟内达到饱和状态。其与浓度的关系在

$2 \times 10^{-3} M$ 到 $2 \times 10^{-2} M$ 范围内接近于直线。但是,这一阶段可被 KCN 所抑制。因此,认为阴离子的吸附交换点应属于细胞质本体,与粒体上的细胞色素系统有关。Elgabaly 等^[13,14,15] 在研究氯离子的吸收机制时,认为阴离子与阳离子不同之处在于它首先遇到负电荷占优势的根细胞表面。由此产生的静电阻力阻止了两相界面上离子的相互穿透。但是,如果根系培育在带正电荷的胶体或树脂上,根系与介质两者的表面不完全是平面,而是某些点的接触,则这种抗拒力可能要减小得多。因为,两个带电表面接触的距离小于第拜(Debye)长度(10^{-18} 静电单位 $\times$ 厘米)时,即导致接触点上根系表面负电位减低。阴离子通过静电阻力较小的这些点进入根细胞。因此,在他们的试验中,在氯饱和的阴离子交换树脂上小麦根系吸收的氯量要大于在平衡溶液中所吸收的。交换树脂的粒径愈小,接触点愈多,吸收的氯量也愈多。氯化物中相伴的阳离子价数愈高,吸收的氯量也愈大。后者可能是相伴的阳离子在中和根系表面的负电荷上起着主要作用的缘故。

此外,对阴离子吸收的初始阶段是否是离子交换吸附的问题,一般的回答是否定的。Leggett 和 Epstein^[41]、Kylin 和 Hylmö^[38] 通过硫酸根的研究认为,即使有吸附交换过程存在,但与阳离子比较,也是属于可以忽略的数量范围。

(二)主动吸收过程

根系吸收离子的选择特性和逆浓度吸收的过程,目前普遍被认为是某种代谢产物携带离子进入质膜的结果,即离子吸收的载体学说。这一学说的概念起源于 Pfeffer、Osterhout 和 Brooks 等人,后来又为许多其他学者所补充和发展。其基本内容为离子不能单独地通过原生质膜,必须在质膜表面与某一代谢产物(即载体)结合,然后才能被携带入原生质。该结合物在液胞膜处离解,将离子累积于液胞中,离解后的载体可再重复运载离子。此学说基于以下几方面的事实:

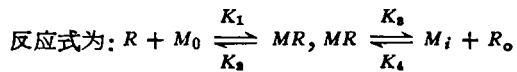
(1)同位素交换试验证明,代谢性吸收的元素不与同一种类或带有相同电荷不同种类的离子进行交换。也就是说,这部分离子进入细胞以后不但向细胞外扩散,也不发生离子交换。由此推想,在细胞内外之间存在着—层障碍物,阻止离子单独通过。这些离子必须与其它物质结合以后才能通过。Sutcliffe^[51]、Epstein 和 Leggett^[10] 在不同根系吸收放射性 K^+ 、 Br^- 、 Sr^{++} 、 SO_4^- 的试验中

都观察到这种不能交换的现象。

(2)浓度的影响:许多工作都表明,吸收速率与外界溶液浓度的关系在低浓度时成正比。当浓度增高到一定程度后,吸收速率就不再增加,这表明有一种与离子结合的物质存在。此种物质与离子结合时有一定的饱和度。

(3)离子间的相互关系:在吸收过程中,离子间的关系是错综复杂的。往往某一离子的存在可以抑制另一离子的吸收,而对其它离子则无影响。这种离子间的互相干扰,提供了载体运转的可能性。同时,这种特定的结合能力可以认为是选择吸收的化学基础。事实也正是如此,例如 Epstein 和 Hagen^[9] 在大麦离体根的试验中发现 K^+ 、 Cs^+ 和 Rb^+ 有竞争作用,而 Na^+ 只有在高浓度下才与 Li^+ 和 Rb^+ 有这种作用。 Cl^- 和 Br^- 之间有竞争作用,而 NO_3^- 的存在对它们没有影响。 Ca^{++} 的存在可以促进 NH_4^+ 、 K^+ 和 Rb^+ 的吸收等等。看来,化学性质相近的离子在吸收过程中是相互抑制的;而性质相差较远的离子则没有这种影响,因而推想离子与某些专一性载体相结合。相互竞争的离子具有相同的载体位置。

关于与载体结合的离子的运转速率问题,Epstein 等^[12] 认为受三种因素所支配:(1)具有运载离子能力的载体数量,(2)载体被离子饱和的程度,(3)载体逆转的速率。其中载体位置的数目是特定组织具有的特征。载体位置负荷的程度取决于基质中离子的浓度,或者取决于其它离子对相同载体的竞争。载体逆转的速率则决定于组织的种类和影响代谢逆转的各种因素,如温度、 θ_2 、浓度和抑制剂等。有关这三种因素的定量测定,Epstein 和 Hagen^[9] 曾创造性地运用酶动力学假设对离子-载体结合的动力学关系作了一些分析。



其中 M_i 和 M_0 是存在于细胞内外的离子, R 是具有特殊结合点的载体, MR 是离子-载体结合的中間产物, K 是各个反应的速率常数,其中 K_3 是限制速率, K_4 基本上不存在。在时间 t 时,吸收离子的总量与 MR 的浓度成比例,即 $V = K_3 t [MR]$, 加上体内已有的 $[MR]$, 则应写成 $V = K_3 t [MR] + [MR]$ 。当离子浓度较高时, R 将全部被离子所饱和,即 $[MR] = [SR]$, 其中 $[SR]$ 是载体的浓度,即单位体积中能离子结合的全部载体量。他们又根据 Michaelis-Menten 方程式,在培养基质的

浓度稳定的情况下, 导出吸收的速度方程式为:

$$V = -K_m \frac{V}{[M]} + V_{\max}.$$

此处 K_m 是 MR 的表

观离解常数, 等于 $\frac{K_3 + K_2}{K_1}$, $V_{\max}$ 是最大吸收量。利用上述方程式可以求出三个生物常数, 即载体的浓度 $[SR]$, 速率常数 K_3 和表观离解常数 K_m 。这些常数曾运用于解释吸收中的一些现象。例如, 对于磷酸盐的吸收 Hagen 等^[25] 认为存在着两种相对独立的载体位置, 其中一种是负责 $H_2PO_4^-$ 吸收的, 另一种是负责 HPO_4^{2-} 吸收的。Noggle 等^[47] 比较了不同植物的 K_m 值, 认为当介质中磷的浓度相差 25 倍时, 不同种类的植物的 K_m 值只相差 2—3 倍; 但 SR 值的差异十分明显。因而, 认为在不同植物之间吸收能力上的差异主要是载体浓度不同。Fried 等^[19] 还测得一价阳离子 Na^+ 、 K^+ 、 Rb^+ 的反应速率常数 K_3 是相似的, 为 1×10^{-3} 克分子·载体克分子⁻¹·秒⁻¹, 而 Sr 则为 8×10^{-5} 克分子·载体克分子⁻¹·秒⁻¹。看来, 这可能是由于两价离子逆转的速率要慢一些。此外, 这样的分析方法也应用于离子间的相互关系方面^[9]。但是, 最近 Bange^[1] 的研究对上述分析方法提出了不同的意见, 认为根据上述方程式, 以吸收量与时间作图得到的截距来计算吸收离子的载体浓度是不恰当的。从他的试验中, 往往不能得到理想的结果, 当介质浓度和相伴离子不同时, 截距都不一样。

此外, 关于根据细胞内部与介质的电化学位差以阐明离子吸收的机制问题, 近来也有一些工作。其研究^[7] 的出发点是认为离子可以不消耗能量而通过质膜。但它至少要受两种物理的力的作用, 一是化学位梯度引起的, 另一是电位梯度引起的, 分别以 $\frac{du}{dx}$ 和 $zF \frac{d\psi}{dx}$ (焦耳·克分子⁻¹·厘米⁻¹) 表示, 其中 u 是化学位, z 是离子价数, F 是法拉第常数, ψ 是电位。除此之外, 当水通过膜时也会产生一种作用于离子的力。在忽略后一种力的情况下, 作用于一个离子的全部力为 $\frac{du}{dx} + zF \frac{d\psi}{dx}$, 即 $\frac{d(u + zF\psi)}{dx} = \frac{d\bar{u}}{dx}$ (这里 $\bar{u}$ 是离子的电化学位)。因此, 认为离子是在电化学位梯度的影响下移动的。以往的许多生理学家忽视了这方面的事实, 仅设想离子是由于浓度梯度而移动, 这种看法是不全面的。显然, 这种电化学位差可以用 Nernst 方程式表示, 即 $\bar{u}_0 = \bar{u}_i; \mu_0 + zF\psi_0 = \mu_i + zF\psi_i$,

$$\text{也即 } RT \ln a_0 + zF\psi_0 = RT \ln a_i + zF\psi_i, \psi_i - \psi_0 = E = \frac{RT}{zF} \ln \frac{a_0}{a_i}.$$

其中 0 及 i 代表膜的两边,

即细胞的外部 and 内部, a 是离子的化学活度。在 Nernst 方程式中, 由于离子透过质膜的浓度一般都较低。因此, 活度可以用浓度代替, 即可写成 $E = \frac{RT}{zF} \ln \frac{C_0}{C_i} = \frac{58}{z} \log \frac{C_0}{C_i}$ (毫伏)。当一个离子在细胞内的浓度大于细胞外的浓度时, 并不能说明离子是主动运输。因为只有在细胞内部的电化学位高于细胞外部时才对此离子做功。基于上述概念, Higinbotham、Etherton 和 Foster 等曾进行了一些工作。Etherton 和 Higinbotham^[17] 测量了燕麦根细胞内部与外界溶液 (浓度为 $1 \times 10^{-4} M$ KCl) 的电位差, 当其约为 -100 到 -130 毫伏时正好达到钾离子的电化学平衡。也即如这时有流动平衡存在的话, 较高量的钾素累积并不需要消耗能量。增加外界 KCl 的浓度将导致负电位降低, 使电位成为正值。Etherton^[18] 曾得到以下的结果: (1) 外界浓度较高时, K 和 Na 从薄壁细胞中外溢, (2) 中等浓度时, Na 外溢而 K 达到电化学平衡; (3) 浓度较低时, K 出现主动累积而 Na 达到电化学平衡。Higinbotham^[27, 28] 等人还讨论了外界离子浓度的变化对膜电位的影响, 发现 K^+ 、 Na^+ 、 NH_4^+ 、 Mg^{++} 的氯化物溶液的浓度每增加 10 倍, 则分别降低膜的负电位 27、15、32 和 12 毫伏, 而 $CaCl_2$ 却反而增加 26 毫伏, 反映了钙离子在吸收上的特殊作用。

结 束 语

根系吸收土壤中离子的途径, 从上述的许多研究中可以概括为如下的图式:

即土壤中的离子可能通过扩散、随水流移动和接触交换等不同途径到达根表面。然后离子以吸附交换或扩散的方式进入根细胞的“自由空间”, 或与载体结合, 主动通过原生质将离子累积到液泡或输导系统内, 再转运到各个器官中去。

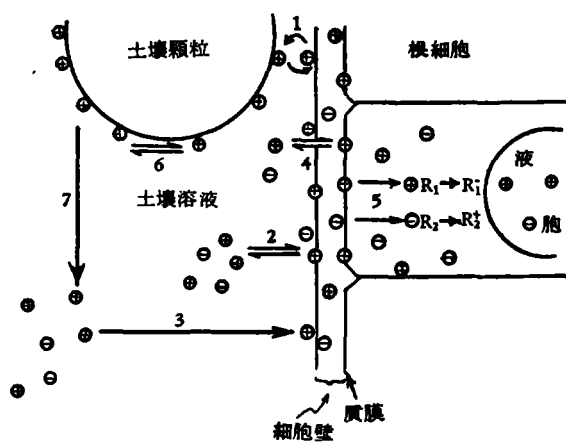
许多年来, 植物根系吸收离子的研究工作, 大都着重于离子的累积过程, 也即离子由细胞外部进入内部的主动吸收过程。虽然, 这一过程的机制到现在为止还不十分清楚, 但与其它过程比较起来累积的资料较多。加以生物化学方面对载体物质的研究, 载体学说目前已受到大多数研究者的公认和重视。然而, 其它的一些过程却显得概

念多于事实,例如土壤中的离子向根表面移动的机制问题,以及土壤胶体特性、根系表面性质和养分、温度、空气、水分等条件对其移动的影响等,目前试验资料都很少。但是,它们对回答实践中所提出的问题,即如何提高植物对土壤养分的利用率方面,有着十分重要的意义。而问题的解决,看来不仅应该研究土壤的胶体化学特性、离子的吸附与解吸性能,而且也应该研究根系吸引离子的表面性质,特别是根系与土壤胶体颗粒两者对离子的竞争性。虽然,这方面的研究在技术上是困难的,但是也是有意义的。其次,关于根系吸收的初始阶段,包括离子扩散与吸附交换过程与根系表面性质的关系,以及它们在离子吸收累积上的作用问题,显得还不清楚,也有待于进一步研究。

在研究方法上,除了已有的化学方法以外,利用电子显微镜研究根区离子状况的微形态学方法对揭示根系吸收土壤中离子的途径,应该是一个新的方向。此外,电化学技术的应用看来也是重要的,它对阐明离子通过质膜进入细胞内部的实质,将会从电化学平衡的角度提供有用的资料,虽然由于准确测定上的技术困难,以及植物细胞解剖学上的复杂性,会给这方面的研究带来不少困难。但这些都有待研究者的进一步努力。

参 考 文 献

- [1] Bange, G. G. J., Gernerden, H. V.: The initial phase of ion uptake by plant roots. *Plant and Soil*, 18, 85, 1963.
- [2] Barber, S. A.: A diffusion and mass-flow concept of soil nutrient availability. *Soil Sci.*, 93, 39, 1962.
- [3] Briggs, G. E., Robertson, R. N.: Apparent free space. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 8, 11, 1957.
- [4] Briggs, G. E., Hope, A. B. and Robertson, R. N.: Electrolytes and plant cells. Botanical Monographs, 1, 73, 1961.
- [5] Brown, D. A.: Cation exchange in soils through the moisture range, saturation to the wilting percentage. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 17, 92, 1953.
- [6] Charley, J. L., Jenny, H.: Two-phase studies on availability of iron in calcareous soils, IV. Decomposition of iron oxide by roots, and Fediffusion in roots. *Agrochimica*, 5, 99,



- ⊕ ⊖ 离子。 R 载体。
1. 接触交换过程;
 2. 溶液扩散过程;
 3. 随水流的移动;
 4. 交换吸附或扩散进入“自由空间”;
 5. 主动吸收过程;
 6. 表面扩散;
 7. 补充过程。

1962.

- [7] Dainty, J.: Ion transport and electrical potentials in plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 13, 379, 1962.
- [8] Danielson, R. E., Russell, M. B.: Ion absorption by corn roots as influenced by moisture and aeration. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 21, 3, 1957.
- [9] Epstein, E., Hagen, C. E.: A kinetic study of the absorption of alkali cation by barley roots. *Plant Physiol.*, 27, 457, 1952.
- [10] Epstein, E., Leggett, J. E.: The absorption of alkaline earth cation by barley roots: kinetics and mechanism. *Amer. J. Bot.*, 41, 785, 1954.
- [11] Epstein, E.: Mineral nutrition of plants: Mechanisms of uptake and transport. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 7, 1, 1956.
- [12] Epstein, E.: Spaces, barriers and ion carriers, ion absorption by plant. *Amer. J. Bot.*, 47, 393, 1960.
- [13] Elgabaly, M. M., Wikslander, L.: The mechanism of anion uptake by plant roots. 1. Uptake of chloride from Cl-resin system and its relation to the electrical properties of roots surfaces. *Soil Sci.*, 93, 281, 1962.
- [14] Elgabaly, M. M.: The mechanism of anion uptake by plant roots, II. Effect of valence of associated cation on Cl-uptake by excised barley roots. *Plant and Soil*, 16, 148, 1962.
- [15] Elgabaly, M. M.: The mechanism of anion uptake by plant roots, III. Effect of the dominant cation in the root on chloride uptake

- by excised barley roots. *Plant and Soil*, **16**, 157, 1962.
- [16] Elgabaly, M. M.: Effect of the cation-exchange capacity of plant roots on Cl-uptake. *Soil Sci.*, **93**, 350, 1962.
- [17] Etherton, B., Higinbotham, N.: Transmembrane potential measurements of cells of higher plants as related to salt uptake. *Science*, **131**, 409, 1960.
- [18] Etherton, B.: The use of microelectrode measurements of cellular potentials in the study of active transport in plant. *Plant Physiol.*, **36**, Supplement xxxvi, 1961.
- [19] Fried, M., Noggle J. C.: Multiple site uptake of individual cation by roots as affected by hydrogen ion. *Plant Physiol.*, **33**, 139, 1958.
- [20] Fried, M., Shapino, R. E.: Soil-plant relations in phosphorus uptake. *Soil Sci.*, **90**, 69, 1960.
- [21] Fried, M., Shapino, R. E.: Soil-plant relationship in ion uptake. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **12**, 91, 1961.
- [22] Gauch, H. G.: Mineral nutrition of plant. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **8**, 31, 1957.
- [23] Glauser, R., Jenny, H.: Two-phase on availability of iron in calcareous soils. III. Contact, and exchange diffusion in ionic membranes. *Agrochimica*, **5**, 1, 1960.
- [24] Grossenbacher, K. A.: Comments on the basis of contact effect. *Soil Sci.*, **63**, 180, 1947.
- [25] Hagen, C. E., Hopkins, H. T.: Ionic species in orthophosphate absorption by barley roots. *Plant Physiol.*, **30**, 193, 1955.
- [26] Higinbotham, N., Hanson, J.: The relationship of external rubidium, concentration to amount and rate of uptake by excised potato tube tissue. *Plant Physiol.*, **30**, 105, 1955.
- [27] Higinbotham, N., Etherton, B. and Foster, R. J.: The source and significance of the electropotential of higher plant cells. *Plant. Physiol.*, **36**, Supplement xxxv, 1961.
- [28] Higinbotham, N., Etherton, B. and Foster, R. J.: Concentration gradient of the major inorganic nutrient ion as related to cell electropotential gradients. *Plant Physiol.*, **37**, Supplement xlvii, 1962.
- [29] Hope, A. B., Stevens, P. G.: Electric potential differences in bean roots and their relations to salt uptake. *Austral. J. Sci. Res.* **B5**, 335, 1952.
- [30] Jansen, E. F., et al.: Pectic metabolism of growing cell walls. *Plant Physiol.*, **35**, 87, 1960.
- [31] Jenny, H., Overstreet, R.: Surface migration of ions and contact exchange. *J. Phys. Chem.*, **43**, 1185, 1939.
- [32] Jenny, H.: Contact phenomena between adsorbents and their significance in plant nutrition. Mineral Nutrition of Plant, p. 107, Uni. of Wisc. press, Madison, Wisc., 1952.
- [33] Jenny, H.: Kinetics of iron transfer as conditioned by iron exchange capacity and structure of roots. *Agrochimica*, **5**, 281, 1961.
- [34] Jenny, H., Grossenbacher, K.: Root-soil boundary zones as seen in the electron microscope. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **27**, 273, 1963.
- [35] Kemper, W. D.: Water and ion movement in thin films as influenced by the electrostatic charge and diffuse layer of cations associated with clay mineral surfaces. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **24**, 10, 1960.
- [36] Knight, A. H., et al.: Cation-exchange capacities of tissue of higher and lower plants and their related to uronic acid content. *Nature*, **192**, 342, 1961.
- [37] Колосов, И. И.: О механизме поглощения анионов корневыми системами растений. *Известия АН СССР. серия био.*, **5**, 529, 1945.
- [38] Kylin, A., Hylmö, B.: Uptake and transport of sulphate in wheat, active and passive components. *Physiol. Plantarum*, **10**, 467, 1957.
- [39] Lagerwerff, J. V.: The contact-exchange theory amended. *Plant and Soil*, **13**, 253, 1960.
- [40] Laties, G. G.: Active transport of salt into plant tissue. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **12**, 87, 1959.
- [41] Leggett, J. E., Epstein, E.: Kinetics of sulfate absorption by barley roots. *Plant Physiol.*, **31**, 222, 1956.
- [42] Levitt, J.: The significance of apparent free space in ion absorption. *Physiol. Plantarum*, **10**, 882, 1957.
- [43] Lundegardh, H.: Mechanisms of absorption, transport, accumulation and secretion of ions. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **6**, 1, 1955.
- [44] Lundegardh, H.: Mechanism of absorption and accumulation of salt, 1. Initial absorption and continued accumulation of KCl by wheat roots, *Physiol. Plantarum*, **11**, 332, 1958.
- [45] Mehlich, A.: Factors affecting adsorption of cations by plant roots. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **17**, 231, 1953.
- [46] Mitsui, S., Ueda, M.: The effect of CEC of soil and plant roots on the uptake of some cation. *Soil Sci. and Plant Nutrition*, **9**, 43, 1963.

- [47] Noggle, J. C., Fried, M.: A kinetic analysis of phosphate absorption by excised roots of millet, barley and alfalfa. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 24, 33, 1960.
- [48] Robertson, R. N.: The uptake of mineral. *Encyclopedia of Plant. Physiol.*, 4, 243, 1958.
- [49] Russell, R. S., Barbar, D. A.: The relationship between salt uptake and the absorption of water by intact plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 11, 127, 1960.
- [50] Shapiro, R. E., Armiger, W. H. and Fried, M.: The effect of soil water movement Vs phosphate diffusion on growth and phosphorus content of corn and soybeans. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 24, 161, 1960.
- [51] Sutcliffe, J. F.: The exchangeability of potassium and bromide ion in cell of red beetroot tissue. *J. Exp. Bot.*, 5, 313, 1954.
- [52] Walker, J. M., Barber, S. A.: Ion uptake by living plant roots. *Science*, 133, 881, 1961.
- [53] Wiersum, L. K.: Influence of water content of sand on rate of uptake of Rb-86. *Nature*, 181, 106, 1958.
- [54] Williams, D. E., Coleman, N. T.: Cation exchange properties of plant surface. *Plant and Soil*, 2, 243, 1950.

更 正

(第12卷第1期)

頁	行	誤	正
2	18	分布的趋势。	分布的大势。
2	19	« 汉书: 地理志·齐地 »	« 汉书·地理志·齐地 »
2	23	这可从春秋战国时代	这可从战国时代
3	16	所存在的文献资料	所存在的文献资料,
4	30	土气辛螯	土气辛螯
8	26	与渤海南部、今山东境内	与渤海南部今山东境内
	30	(在今江苏)	全部删去
9	6	土气辛螯	土气辛螯
5	图 1	图中今渤海西海岸的“三条虚线及 I、II、III”三字	全部删去
74	原表 1	灌溉后第 18 天	灌溉后第 8 天
74	原表 1	λ 拦灌溉地 4.54; 比例 1.31:1	λ 拦灌溉地 4.23; 比例 1.22:1
75	原表 2	灌溉地 2.106; 比例 1.09:1	灌溉地 2.604; 比例 1.33:1
74-75	原表 1, 2		表 1 “ λ ” 栏与表 2 “ K ” 栏全部数值互换
75	图 1	左纵座标 $K \cdot 10^8$ 厘米/秒, $\lambda \cdot 10^8$ 厘米·秒·度	左纵座标 $K \cdot 10^8$ 厘米 ² /秒, $\lambda \cdot 10^8$ 卡/厘米·秒·度
		右纵座标 $C_p \cdot 10^8$ 厘米·度	右纵座标 $c_p \cdot 10^8$ 卡/厘米 ² ·度
76	图 2	a) 灌溉土	a) 灌溉地

编 委 会 启