

灌溉土壤中植物根系對水土吸收之作用*

省立屏東農專農業工程科助教

林 芳 明 譯

一、前 言

於地球上自然發現 90 多種之化學元素中，只有 24 種在活的組織中扮演機能性之角色，此類營養物質之大部分皆屬礦物元素，而對陸地上之生命言，其大部分之來源即為土壤，它們藉着植物之根進入陸地上之生物圈；由是之故，根乃成為自然界化學經濟中許多步驟裡的一個關鍵作用者。此步驟使土壤釋放其所貯存之無機養分，若缺乏此類無機養分，地球上將無吾所知之生命存在。

動物可藉鹽之直接使用來補充其食物，草食動物亦可藉其所吃下之一些帶草土壤而達到補充之效果，但大部分土壤中所存之主要營養元素與在大氣中以二氧化碳存在之碳相同，為動物所無法獲得此類元素，也唯有當綠色植物葉藉着一種叫「光合作用」之過程將大氣中之碳轉為碳水化合物後，動物始能得到此類元素；也唯有植物根藉着一種叫主動運輸（active transport）之過程將土壤中之礦物養分吸收後，動物才得以獲得它們。當食物被嚼食後，其由根和葉所獲得之物質便進入動物界之食物鏈也。

根於所有植物組織中從事甚多極普遍之生理、新陳代謝之活動；它們生長、發育、呼吸、合成並分解若干化合物。唯在此吾人主要仍須考慮其所特有之功能——從土壤中「開採」礦物性食料。

植物體之乾重有百分之五為礦物質。構成此項相當大之數目量之八種元素為：鉀、鈣、鎂、氮、磷、硫、氯和矽。在正常狀態下，此等元素皆以極低之濃度存於土壤溶液——土壤裡之含水中。如葉一般，根必自存量極少之環境中吸收營養元素，例如：被葉所同化之二氧化碳在大氣中之濃度僅 0.03%，而被根所吸收之磷在土壤中之存量，典型的僅是百萬分之一；是以此種吸收工作之本質，對根之演進影響甚大，

而使它成為一種吸收器官，且造成根和葉許多相同之處。

二、根系之幾何形式與解剖 (Root Geometry and Anatomy)

按吾人觀測高等動物之物理外型，而以一隻兔子或一個人言之，有關其表面積在量之大小方面，此等動物演化之趨勢一直是在儘量減少其表面積，俾能符合其機能上之要求，如：移動或感覺。此種向最小表面積演進之趨勢，不單調整動物之熱力學效率，同時亦使得可能因暴露而受傷之表面減至極小之程度。但在植物之情形却相反；不論其在地上或地下，植物皆包含有廣大之表面系統，舉例言之；一棵樹之葉其表面積即為其樹冠所覆蓋地面積之好幾倍；讓吾人以另一比喻言之，如此大之表面積乃是為了一連串負有雙重功能器官在工程上之需要，因為葉不單要從它周圍空氣中獲得一種存量極少之氣體，同時仍須攔截另一種甚為分散的資源——太陽輻射能。故葉面積愈大，則植物體和此等稀薄之輸入品間之接觸面便愈大。

在根系中，與前述同樣之因素則更為受重視。蓋根連着土壤，並從中吸收濃度甚低而以無機離子存在之養料。且因土壤溶液皆未受攪擾，又從別處來取代之離子的擴散作用乃係一種甚為緩慢之過程，故與根接觸區之養分離子可能瞬即被耗盡。而相較之下，葉則甚少與同一堆之空氣分子接觸。故根之工作對象為一些在土壤中較不易流動之物質。

為適應諸此土壤之特性——養料之極度稀釋和不流動性，「演化」使得植物之根系，藉着積極之分枝和再分枝，而造成一個令人驚奇的大表面積來與土壤接觸，更由於「根毛」之生長而使得接觸之面積愈形加倍。根毛，乃係一種大約和根軸成直角分枝出來的、像手指同樣的表皮細胞。在 1930 年代，愛荷華州

* 譯自 Roots — Emanuel Epstein, Scientific American, Vol. 228, No. 5, May, 1973,

立大學之 Howard J. Dittmer 做了一些實驗，由這些實驗中，吾人可看出根系所達到的面積之大小。其將一棵多麥植物 (*Secale cereale*) 放在一個裝有土壤之 12 平方吋寬、22 吋深之箱子裡，讓它在裡面生長四個月之久。當四個月後，彼細心地把植物之根取出，並除去所有土壤，再量其長度和面積；若把根毛除去，則其根之總長為 387 哩，總表面積為 2,554 平方呎；當彼將根毛亦計其中，則總值變成 7,000 哩和 7,000 平方呎。

根之功能所顯示之根與土壤之密切聯繫植物所以固定不動之理。在陸地上，一種移動之有機體是無法從土壤中獲取養分者，若欲自土壤中獲取養分，則其須被固定，然一種有機體既不能為固定不動，亦不能為可移動者，是故，一種靜止不動之存在即不會提供演化上選擇之壓力——此為一種對老練的感覺器官與協調良好之身體的運動或是此種器官及運動所需之中樞神經系統細膩之挑選。吾人可帶有自信預言，如在宇宙其他地方發現有生存於固體陸地上具有智慧的生命的話，則彼地之生命將與地球上者相同，係由兩個界所組成者，亦即植物界與動物界。亦即可移動的有機體才會發展其智慧，也只有靜止之有機體，始能從固體培養基中獲得為生活物質行使其功能所需之營養元素。

植物根若清楚地解剖可反映出其所須執行之三種功能；第一種係從土壤溶液中吸取養分和水分，此功能為根表面及鄰近之皮層細胞所完成之。而皮層之最內圈則為一層單層細胞，謂之內皮細胞 (Endodermis)。此三列細胞共同圍繞根之中柱，如同三層套筒一般。其另兩個功能在於養分和水分之向上運送，藉諸蒸散流 (transpiration stream) 把它們帶至植物體之各部分去，並把糖及其他光合作用之產物帶至不能行光合作用之其他各部分之向下移動，在此許多部分中包含着根本身，因其被遮蔽着而照不到陽光之故。

根之中柱細胞進行後者二種功能：其一為向上的輸送發生在中柱的木質部部分，一種長而中空的特別「管子」裡，這些管子係由細胞所構成者，它們首尾相接，且其中內含物皆已消失，亦即因它們是中空的，故可充導管之用，當水分自植物之葉而蒸發時產生一種拉力，而水分與溶液中之礦物質之上升亦即是此種拉力之結果。此種向上流動之水與礦物質分即稱蒸散流。向下的輸送發生於篩管中，篩管係一些中柱的一部分叫做韌皮部者的活細胞所構成，篩管之細胞亦

是首尾互接，光合作用之產物即藉着篩管細胞之胞質向下流動，在兩細胞連接之處，它們通過位於細胞端點之無數小孔，而由一個細胞進入另一細胞也。

三、輸送之探究 (Transport Studies)

吾人知道礦物質養料從土壤溶液中進入植物根之表皮細胞，且繼續進行下去，直至被蒸散流從一個木質導管向上帶走為止，它們到底是經由何種途徑來流動的呢？因為對於土壤溶液的化學組成的適當控制是不可能的，故此一方面之實驗是很少在野外進行的，做實驗者用來取代之法乃是利用以「溶液培養」方法栽培的植物；植物被保存在盛有營養液的容器裡，此溶液被暴露於空氣中以提供植物根所需之氧氣，同時並以溶解的無機鹽加入此溶液中以供給植物生長所必需之元素。像樹如此大之植物，以此種方法亦甚易達到成熟之地步。

為實驗目的計，通常此種培養溶液皆係特別製備；對那些令調查者感興趣之礦物元素，通常完全沒有或以極低的濃度存於培養液中。因此種策略，能使植物根全然缺乏那種礦物質。在此狀況下經過一段相當時期生長後，此類植物根即被切下，浸在含有以放射標記狀態 (radioactively labeled form) 存在之該種礦物質之溶液裡。此被切下之根留置於這些被標記之溶液裡其時間甚為短暫，在 Davis 加州大學之實驗室裡，典型的代表是浸 10 至 12 分鐘。

俟此段時間過去後，此類根由溶液中取出，然後，利用一種記數計來測定植物根所吸收之帶有標記礦物質的量；在此短時間的實驗中，所欲測定者僅為根之表皮及皮層細胞之吸收而已，因為其在此短暫時間裡，礦物質養分移轉至中柱之輸導組織之量可略而不計。

讓吾人觀察在此實驗中發生些什麼。當根被浸至做有標記之溶液中時，各種溶解之營養鹽類之帶正、負電之離子，迅即擴散入表皮與皮層細胞多孔細胞壁之空間內，此種移動純粹為物理現象，和土壤中及任何其他暴露於溶液中多孔的模子之擴散完全一樣。

從開始，吾人似查不出理由以解釋為何養分離子不能如此輕易地經由細胞壁之空隙繼續向內過濾，直至達到中柱之輸導用木質導管為止。但事實上，此一通路在一層單一系列之內皮細胞分隔開皮層和中柱地方即被切斷，鑲嵌於內皮細胞上有一種稱為卡氏帶之結構（此係按 19 世紀，第一個描述它的德國植物學家 R. Caspary 而命名的）。卡氏帶係一種似鑲嵌之物

質所構成者，其對水與帶電之粒子而言，乃是不可透性者，所以會阻止離子之再擴散。

在此吾人若遇到一個似是而非之論調時；顯然地，卡氏帶造成了一個阻止礦物質養料在植物體內進一步移動之不可滲透的障礙，而事實上，吾人知道養料全然地離開根而由莖向上流動，然而，到底又有那些路為可行？唯一之可能性係此類離子藉着連接細胞之胞質與細胞壁之細胞膜，但此通路看來又似乎為不可能者，因為知卡氏帶一樣，此油脂性之細胞膜係一種滲透之障礙，它絕不會容許像礦物離子之類的帶電粒子經由它來擴散。

四、內部之通路 (The Inside Track)

甚為僥倖者，此項似是而非之論調有一個解答辦法；吾人不單從經驗中知道離子係由根進入莖者，吾人同時可以拿出證據來證明之，它們是以某種方法滲透過細胞膜而造成此一移動的。例如，吾人把根置於以放射性氯化鉀標記之溶液中，吾人可用鉀⁴²或氯³⁶或兩者同時使用來作此種標記。在適合於活躍細胞新陳代謝之溫度與通氣條件之下，經一段時間之浸漬，吾人將根從溶液中取出並徹底沖洗它們，經沖洗後，不僅把附着於根表面帶有標記之溶液洗去，同時亦把擴散至表皮及多層多孔之細胞壁間之溶液洗去矣！

如此種定量之試驗，顯示出離子通過細胞膜運送之許多出神入化之特徵。例如，吾人可把一棵實質上不含氯之大麥根暴露於含有百萬分之 0.2 濃度放射性氯的溶液中，在一小時內，根內之氯濃度升高到百分之 40，這個量是外面溶液濃度之 200 倍。當我們再把根轉移到不含有氯之溶液中時，即使活動因子適合這種擴散，此種被根吸收之帶標記氯却不再向外擴散。吾人以某些種類植物為材料，將其暴露於溶液中數天後，在植物體內之礦物濃度和外面濃度之比可高達 1,000 比 1。故顯然地，此種過程需要能量，而此能量之來源在於根細胞之新陳代謝。

根對於離子之吸收係為一種新陳代謝上主動過程。此事實可以別種實驗來證明；若吾人不用空氣而以氯氣通入試驗之溶液，藉以使植物根無法獲得氧氣，那麼，離子之吸收便可停止。相同的情形發生在當吾人為了實驗目的而把為數甚多，對新陳代謝有害之物質中的任何一種加入溶液，或使溶液變冷使根之新陳代謝作用減緩時。在 Berkeley 加州大學 Dennis R. Hoagland，其係 1930, 1940 年代對離子吸收之先驅調查者，為強調此離子吸收在新陳代謝上之主動

觀點，特將此過程稱為「主動運輸」。

但到底此項主動運輸是如何運轉。從 1930 年代起，植物生理學家即在應用一種稱為「攜帶者」(Carriers) 之化學實體概念來做為工作之假設，他們認為此一攜帶者幫助離子通過細胞膜障礙的。故今天我們仍可將成立的假設大略的表明如下：當攜帶者出現在細胞膜之外表面且浸浴在外在的溶液中時，它們能和溶液中之離子形成複合物，而礦物養料通過細胞膜到它的內表面時，則以此種攜帶者加離子之複合物形式，而不以自由游離離子之狀態存在。在細胞膜之內表面，因攜帶者分子結構改變之結果，離子即被釋放至細胞之胞質中，然後，此一卸了貨之攜帶者再次輪迴到細胞膜之外表面，並再恢復使它能和另一離子形成複合物的化學結構，同樣之情形即依此重覆地發生。被以此法帶過細胞膜之離子現又被捕捉在細胞膜之內表面上，而因為細胞膜對帶電粒子之不透性，使它們無法向外滲透過細胞膜，又因攜帶者當存在於細胞膜內表面時，其化學結構乃是釋放離子之形式而不是和它們結合成複合物的形式，所以它們亦無法藉着與攜帶者形成複合物而重回到外表面去。

五、輸送之特例

(Transport Anomalies)

甚多離子之吸收速率很明顯地係依其周圍離子濃度而定者；由甚低之離子濃度至大約每升 0.02 毫莫耳 (millimole) 之間，吸收速率隨着濃度之增加而呈急遽之增大，當濃度達於一個每升為 0.1 毫莫耳之值時，吸收率變得甚為穩定，此種穩定之吸收率一直繼續至濃度達到每升 1 毫莫耳時為止。在此一個相當大之範圍內，實質上，穩定之吸收率顯示攜帶者之機械功能已臻飽和狀態。

雖其如此，在更高濃度時，吸收率又會比那個穩定量多出一個相當之量，此種現象暗示着當離子濃度大於每升 1 毫莫耳時，有一個第二種的運輸作用即開始產生作用。通常在土壤溶液中發現之養料濃度乃係相當於在此之整個濃度範圍低濃度之一邊，高濃度之土壤溶液，歸根究底，皆屬不尋常者。

對於所謂運輸之「選擇性」或「特定性」之觀察給下列之假設提供了力量；那即存在有兩個不同之輸運機械功能，一個是在低離子濃度時操作者，另一個係在高濃度下作用的。例如，大麥根在含有不同濃度之鉀和鈉中對鉀之吸收即曾被測定過。當溶液中鉀的度甚低時，不論其中鈉濃度是高、是低，或是零，

大麥根對於鉀之吸收皆為相同的；鉀和鈉是很親近的化學親屬，它們在週期表之第一族中為相鄰的元素；既然如此，鉀離子之運輸機械功能顯然地即在低濃度時對鉀離子才有效，而不受大量存在之鈉親屬所抑制，但對於在存有高濃度離子時之運輸機能而言，即不能成立；當溶液中鉀離子濃度升高於每 1 升毫莫耳時，溶液中鈉離子之存在即大為降低對鉀之吸收作用。

但我們如何證明此種反應在大自然環境下對植物為有利者乎？我們僅能考慮在鉀為低濃度時植物體所進行之機能。此種選擇性地吸收鉀的能力，在甚多場合下可能對植物具有極度重要性；在許多為植物所需之礦物質中，鉀是需要量最大的一個，無論如何，在甚多土壤中土壤溶液裡，鉀的濃度是極低的，每升為一毫莫耳或更少。在世界上乾旱或半乾地帶土壤溶液中，鈉之濃度常是超過這個水準的，因此主動運輸對鉀具有選擇性之機能即成為使植物能存於供給其所需鉀之環境裡而同時防止它們被鈉所覆沒之本領；大部分植物對鈉之需求量極小，甚至根本沒有。

雖吾人無攜帶者在化學性質上之直接證據，但認為攜帶者是負責輸送礦物離子，使通過植物細胞之細胞膜的作用者，這個假設却是依據實驗之基礎發展而來的。這並不是生物化學裡唯一之情況；早在人們確定基因之化學成分是去氧核糖核酸（deoxyribonucleic acid）前，就有人主張基因係遺傳之主要因子。另外，酵素在被證明為一種蛋白質前；亦早就被公認為生物轉變之催化劑矣！在 Purdue 大學的 Thomas K. Hodges 及與其他工作同仁所作的工作，現已證實負責植物體內離子輸送的攜帶者為腺嘌呤核苷三磷酸（ATP）這一羣中之某種酵素為可能性。腺嘌呤核苷三磷酸酶（ATP ase）是利用腺嘌呤核苷三磷酸的能量來從事礦物離子通過細胞膜的此種需能工作之蛋白質。

ATP ases 已被顯示與在動物體內離子通過細胞膜之運輸有關，然從植物組織中把它分離後却甚為困難，且植物之 ATP ases 很顯然地與其在動物界中之對當物有着極大之差異。無論如何，植物根如此通過細胞膜之離子攜帶者之假設其可能已瀕於被直接之化學證據證實之階段。若能提供此項證據，則此攜帶者將會加入基因和酵素之行列，形成一種在它們化學身分被確立以前相當之時間內，其運作方式即被瞭解或猜測之物質。（一種相反之情形是激素（Auxin）的例子，激素是一種植物體內能促進生長之物質，人們知道其化學身分業已幾十年了，然它們

運作之型式却仍無法查覺。）

雖然根之表皮與皮層細胞於累積礦物養分中擔任重要的角色，但根僅保存其自土壤中吸取來之礦物質之一小部分量罷了，大部分之離子自皮層轉移至中柱，次再進入木質部之導管，於導管內，它們如旅客般經蒸散流向上移至植枝之梢。植物生理學家均極其同意在此段旅遊之第一部係上述經細胞質膜之單向通行，進而經由連接細胞之細胞質束，由某一細胞流至下一細胞之移動，在此以後之情形即少有相同之意見也！

顯然地，若移動中之離子欲至於木質部之導管，其必再次地通過胞膜，在此情形所指之細胞膜即是中柱細胞之胞膜，而此種通行係一種向外之移動，即為從胞質移至更深層之多孔細胞壁之空間。但此類離子如何通過細胞膜？顯然地，中柱細胞與皮層細胞之胞膜必有其差異存在；皮層細胞之胞膜讓離子向內輸送，反之，中柱細胞之胞膜却讓離子以反方向游動。

六、次通過（再通過）之情形 (Second Crossing)

至今皆為人們所喜愛之假設乃解釋離子係從中柱細胞之細胞質出來的；中柱之細胞膜不像皮層之細胞膜，它是可透性的，故從中柱細胞到木質導管的移動即變成一種簡單之擴散。但現有四組（一在英國、一在德國、一在澳洲，及在 Davis 的美國組）之調查工作人員對此假設已發生懷疑；彼等認為更可能為最可能之情形乃中柱細胞之細胞膜擁有基本上和皮層細胞膜同樣運作，僅方向相反之顛倒的攜帶者機能，把離子由細胞質輸送到細胞壁間隙去而已。

最直接又能支持此一信念之證據係利用電子探針分析器（Electron-probe analyzer）作實驗，此項儀器能使一束狹窄之電子通過在調查下的植物組織之一個斷面，當電子撞擊到存在於組織中之礦物元素時，則可釋放具有此元素特性波長之 X 光。吾人曾經用此種方法掃描根組織之切片來決定其所含之鉀量，由表皮細胞開始再橫向移至中柱。在與木質導管相連部分之中柱細胞中，鉀之含量則被證明為多於其他地方之含量。

由此一發現之故，使得認為中柱之活細胞為被動者，且有漏隙之說法變成極不可能。反之，它們似乎扮演一個主動角色；指其累積高濃度之養料，再把其壓過細胞膜而進入多孔之細胞壁之空間裡。然遇此離子進入時，即可自由地藉簡單之擴散進到木質導管中

一下轉 57 頁一