果都表明水稻叶片吸收和向根系运輸氧气有着很大的潛在能力，只要有部分叶片暴露在空气中它就可吸收大量氧气供应其它部分。在生产实践中常看到当水稻等植物受到淹涝时，只要有部分叶尖露出水面就不致使整株受到窒息，其原因可能就在于此。

在水中发芽的水稻，由于缺乏氧气，幼芽鞘伸得特别长[10]，但其細胞分裂受到抑制，同时胚根与幼叶的生长也显著受阻[11]。可是胚芽鞘尖一旦伸出水面这种情况立刻改变；芽鞘停止伸长，胚根、幼叶迅速生长。我們的試驗証实了芽鞘尖露出水面后，它能吸收大量的氧气来供給淹水的下部(表3)。因此在水稻育秧时(尤其是水秧田)，避免长时間的将幼芽淹在水下，对防止烂秧、培育壮秧来說是重要的一环。

表3　水稻胚芽鞘的运氧作用

处　　理	20株总耗 O_2 量(μl/小时)
芽鞘在水面下 1mm	13
芽鞘伸出水面 1mm	40
3 mm 长的离体芽鞘尖在空气中	8

綜上所述，沼生的水稻和一些旱生植物的水培幼苗暴露在空气中的茎叶都能向淹在水下的部分及根系輸送氧气。稗草与水稻較旱生植物向根系輸送氧气的比例大，这无疑是它在系統发育与个体发育中长期适应沼生环境的結果。在水培条件下沼生与旱生植物的根系都处在缺氧环境中，茎叶向根系供应的氧气对根系进行有氧呼吸、維持正常的吸收与合成功能一定起着重要作用。

[1] Van Raalte M. H., *Ann. Jard. Bot. Biutenzorg*, **50**, 99—113 (1940).
[2] 相見灵三，日作記，**29** (1)，51—54 (1960)。
[3] Barber D. A., Ébert M., Evans N. T. S., *J. Exp. Bot.*, **13**, 397—403 (1962).
[4] Brown R., *Annals of Bot.*, **11**, 417—437 (1947).
[5] 山田登、树田吉男、长田明夫、猪山純一郎，日作記，**22** (3,4)，55—56 (1954)。
[6] 有門博树，日作記，**28**，1—3 (1959)。
[7] Солдатенков С. В., Чжао Сянь-дуан, *Физиол. Раст.*, **8** (4), 386—394 (1961).
[8] 娄成后、白克智、宋茂山，实驗生物学报，**8** (3,4)，566—575 (1963)。
[9] 杰姆斯，《植物的呼吸作用》，科学出版社出版，第91—109頁，1959。
[10] 娄成后、薛应龙、閻龙飞，中国科学，**2**，49—68 (1951)。
[11] 朱　澂、湯佩松，植物学报，**8**，202—214 (1959)。

高等植物幼苗茎叶向根系运輸氧气的研究

II. 茎叶向根系运氧的途径与状态

娄成后　白克智　殷蔚蕙

(中国科学院植物研究所　北京农业大学)

对于植物体內氧气运輸的途径和状态有两种不同的意見[1]。van Raalte[2]、山田登等[3]发現水稻根系的空气間隙中氧气的浓度有自上而下降低的趋势，因而認为氧气是由相互連通的空气間隙从茎叶扩散下运到根部的。Barber[4] 等用放射性 O^{15} 所得的結果支持上述观点。Brown[5]、相見[6]、Солдатенков等[7]則認为空气間隙在組織中所占的比例很小，氧气在其中的扩散速度很慢，强調茎叶对根系有"主动"运氧的作用。Рубин[8] 曾提出氧气可能形成过氧化物向組織內部轉移。Ullrich[9] 認为韧皮部的过

氧化物酶系統可以分解結合态氧，供气态氧难于达到的韌皮部組織呼吸之用。

若茎叶与根系間的氧气运輸是以气态通过扩散的方式下运，則运輸量应与根系空气間隙所占的比例有关；若氧气以結合态或溶解态下运，則物質运輸最活跃的維管束系統应是主要通道。本文是报导从这两方面检驗的結果。

一、根系的空气間隙与氧气下运的关系

根系的空气間隙是用我們設計的比重法測量的[10]。茎叶向根系的运氧則用比重呼吸計測量[11]。測量水培的与旱生的（根系在湿度飽和的空气中培养）水稻与豌豆幼苗根系的空气間隙与氧气下运量，結果列于表 1 。水稻較豌豆根系的空气間隙大得多。氧气下运的比例也較大。同种植物中水培苗的空气間隙与氧气下运比例較旱生苗大。从水下根系由茎叶所得氧气为同一根系在空气中吸氧的百分数中，也可以看出水稻苗大于豌豆苗、水培苗大于旱生苗的情况。上述結果可以解释为：水培苗的根系一直生长在氧气供应困难的靜水中，皮层的內部特別缺氧，其中某些細胞的解体造成了較大的裂生間隙，增大了茎叶向根系运氧的通道；旱生苗在氧气充足的环境里培养，只是在測量时根系才处于缺氧的水下，原来的間隙既小，氧气下运量也少。水稻較豌豆的空气間隙大、氧气下运量多，大約是它能生长在沼生环境里的主要原因。

表 1

项目 \ 作物	水稻		豌豆	
	水培苗	旱生苗	水培苗	旱生苗
根系空气間隙的%（距根尖 2—3 cm 处）	30—40	10—20	4—5	>1
水下根系由茎叶得到的氧气为根系在空气中吸氧量的%	50—80	30—40	50—70	20—30
茎叶向其水下根系輸送的氧气占叶片总吸氧量的%	30—60	10—20	20—30	5—10

Barber 等[12]研究放射性 O^{15} 通过大麦与水稻幼苗茎叶向根系的运輸，并曾检驗根系空气間隙的比例与 O^{15} 下运的关系，发現大麦根的空气間隙小于 1 %，水稻根則为 5—30%，大麦根中的 O^{15} 也較水稻少得多。从表 1 的結果中可以更明显地看出空气間隙的大小与氧气下运量的正相关。

二、組織的空气間隙充水、环割根系皮层或切断維管束对氧气下运的影响

（1）将水稻与小麦幼苗于眞空下滲入蒸餾水，然后用比重呼吸計測量其呼吸强度。由比較充水苗与正常苗剪断水下根系前后茎叶吸氧量的差异，检查充水对氧气下运的影响，結果見表 2 。正常植株（对照）切去根系后吸氧量明显降低；而充水植株切根前后茎叶的吸氧量几乎沒有差异。这表明空气間隙被水堵塞之后氧气卽不再向水下根系运輸。

表 2

	处理	带根的茎叶吸氧 μl/株/小时	切去根的茎叶吸氧 μl/株/小时
水稻	充水	11	10
	对照	22	12
小麦	充水	30	30
	对照	38	31

（2）取生长 15 天的豌豆幼苗在根基部将外围的皮层环割，只保留中柱的維管束使茎叶与根系相連（見图 1b）；或切断維管束保留皮层（見图 1c），手术后用比重呼吸計測量其吸氧量，結果見表 3 。环割皮层的植株在切去水下根系前后茎叶吸氧量的差

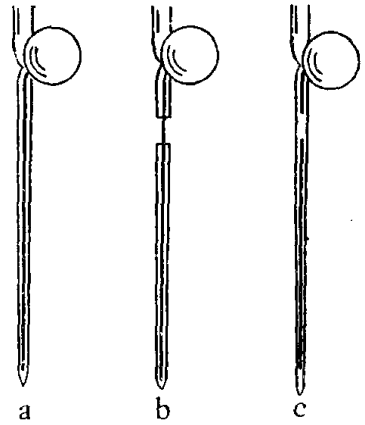


图 1　豆类幼苗切割处理示意图

a. 对照，不加切割

b. 环割皮层

c. 切断（或穿刺）中柱的維管束

异极小，对照植株切去根系后吸氧量明显降低，这表明环割皮层后茎叶吸收的氧气几乎完全不能下运到根系。切断維管束的植株剪根后吸氧量降低的比

表 3

处　　理	带根的茎叶吸氧μl/株/小时	切去根的茎叶吸氧μl/株/小时
环割皮层	250	245
切断維管束	220	180
对　　照	255	195

例与对照相似，說明切断維管束并未影响茎叶向根系运氧。

最近崔郁英与邹琦切割蚕豆幼苗胚根的試驗（待发表資料）也証明：当胚根基部的皮层被环割后（如图 1 b），若放在通气的条件下（湿潤空气或不断通气的水中），則根尖的生长接近正常；但若胚根从环割处起全部浸沒在靜水中时，根尖的生长完全停滯，与缺氧的处理相似。

所有上述的試驗結果都支持氧气运送的被动机制。氧气是通过茎叶皮层的空气間隙以气态沿浓差陡度扩散到根部的。

Brown 等[5-7]認为，茎叶主动运氧的主要根据是：将植物茎叶与根系分别密封在上下二室內，若下室中充以氮气或氫气，上室的氧气可以通过茎部传导到根部；但切除茎叶后根系不能通过暴露在上室中的切口吸收氧气。我們用比重呼吸計測量时，当切去叶片后茎部暴露在气相中的部分过短时，水下根系也不能吸收气相中的氧气。但这一現象不足以作为茎叶主动运氧的証据。大家知道，氧气在水里的溶解度很低，扩散速率很慢，因而一层水膜可能严重阻碍气态氧的通过。茎基部的切口不断有伤流外溢，复盖在切口表面的伤流液可能成为氧气向根部传导的主要障碍。这已由 Takao 等[13] 的試驗所証明，多种植物組織有微量水膜复盖时即使其吸氧速率大大降低，作者認为是組織的空气間隙被水堵塞，組織內部不能得到充分氧气之故。

最近，Солдатенков 等[14]报导，根系密封在氫气中的菜豆植株当用燙伤法环剝茎部后，根系即不能再从叶片获得氧气，作者据此認为氧气下运的途径是韌皮部。这一結論似不够全面，因燙伤既堵塞了韌皮部，同时也破坏了皮层的空气間隙。

氧气形成过氧化物等結合态或以溶解态在植物体內运輸的可能性是存在的，但从本試驗的結果来看，茎叶向根系运送的大量氧气是以气态沿組織中的空气間隙下运的。

[1] 戶苅义次等編，《作物的生理生态》，科学出版社出版，第 94—99 頁，1962。

[2] van Raalte M. H., *Ann. Jard. Bot. Biutenzorg*, **50**, 99—113 (1940).

[3] 山田登、树田吉男、长田明夫、猪山純一郎，日作記，**22** (3, 4), 55—56 (1954)。

[4] Barber D. A., Ebert M., Evans N. T. S., *J. Exp. Bot.*, **13**, 397—403 (1962).

[5] Brown R., *Annals of Bot.*, **11**, 417—437 (1947).

[6] 相見灵三，日作記，**29** (1), 51—54 (1960)。

[7] Солдатенков С. В., Чжао Сянь-дуан, *Физиол. Раст.*, **8** (4), 386—394 (1961).

[8] Рубин Б. А., Логинова Л. Н., *Успех Совр. Биол.*, **55** (3), 465—480 (1963).

[9] Ullrich W., *Planta*, **57**, 402—429 (1961).

[10] 娄成后、薛应龙、闔龙飞，中国科学，**2**, 49—68 (1951)。

[11] 娄成后、白克智、宋茂山，实驗生物学报，**8** (3,4), 566—575 (1963)。

[12] 殷蔚薏，植物生理学通訊，**3**, 55 (1963)。

[13] Takao O., Howell R. W., *Plant Physiol.*, **35**, 184—188 (1960).

[14] Солдатенков С. В., Чиркова Т. В., *Физиол. Раст.*, **10**, 535—543 (1963).