

第四章 同化物的运输

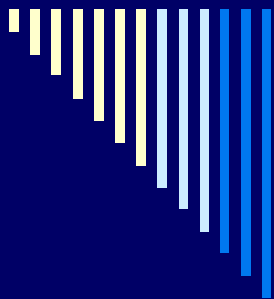


浙江大学农业与生物技术学院
陈进红



本章主要内容

- 1物质运输的途径、形式和速度
- 2有机物运输的机理
- 3有机物的分配与调控



§ 1 物质运输的途径、形式和速度



- 一. 物质运输的途径
- 二. 有机物运输的形式
- 三. 有机物运输的方向与速度



运输类型

- 短距离运输: 根外介质中的养分从根表皮细胞进入根内经皮层组织到达中柱的迁移过程。也称横向运输。包括共质体途径和质外体途径
- 长距离运输: 养分从根经木质部或韧皮部到达地上部的运输以及养分从地上部经韧皮部向根的运输过程。也称纵向运输。



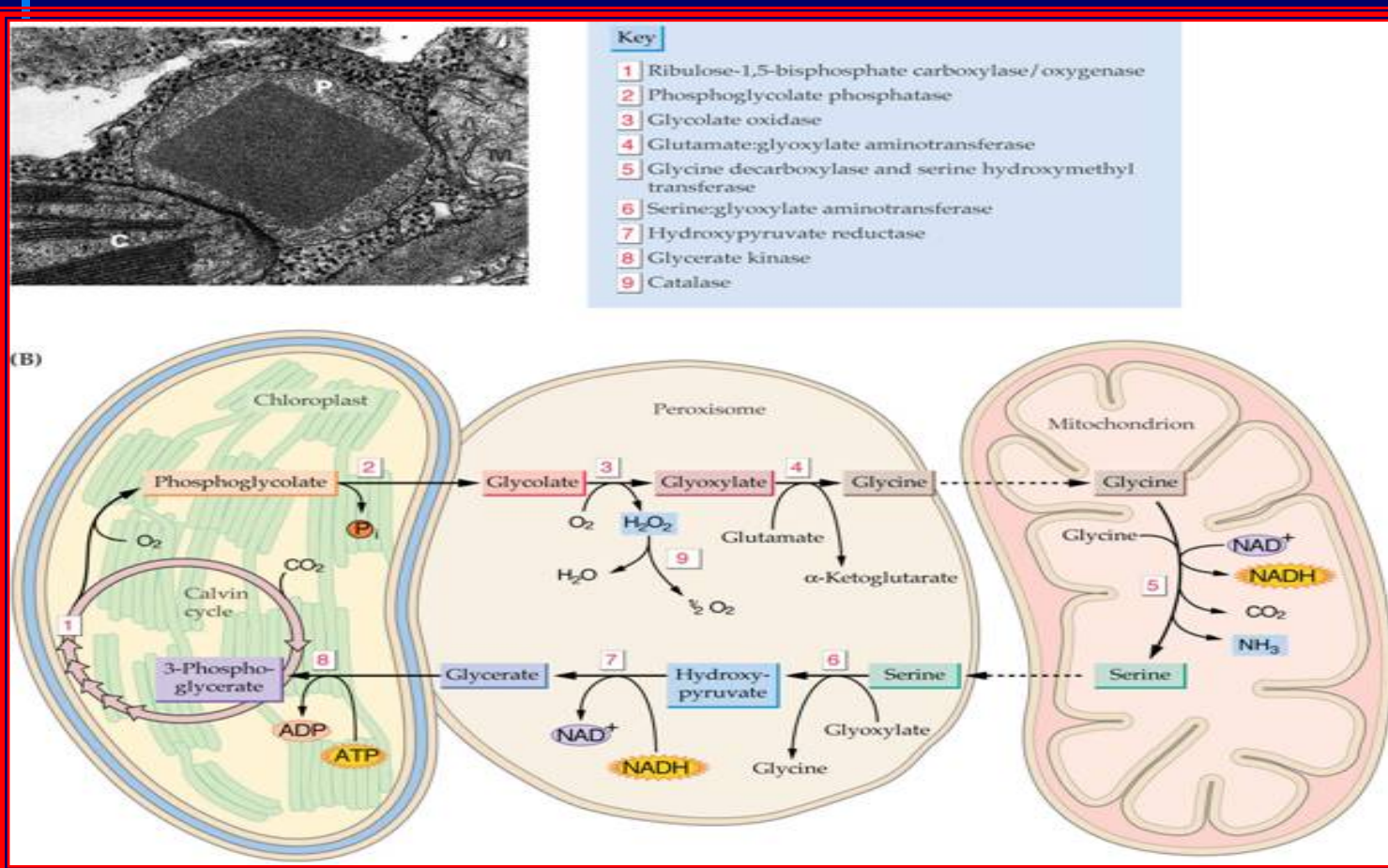
一. 物质运输的途径

1. 短距离运输

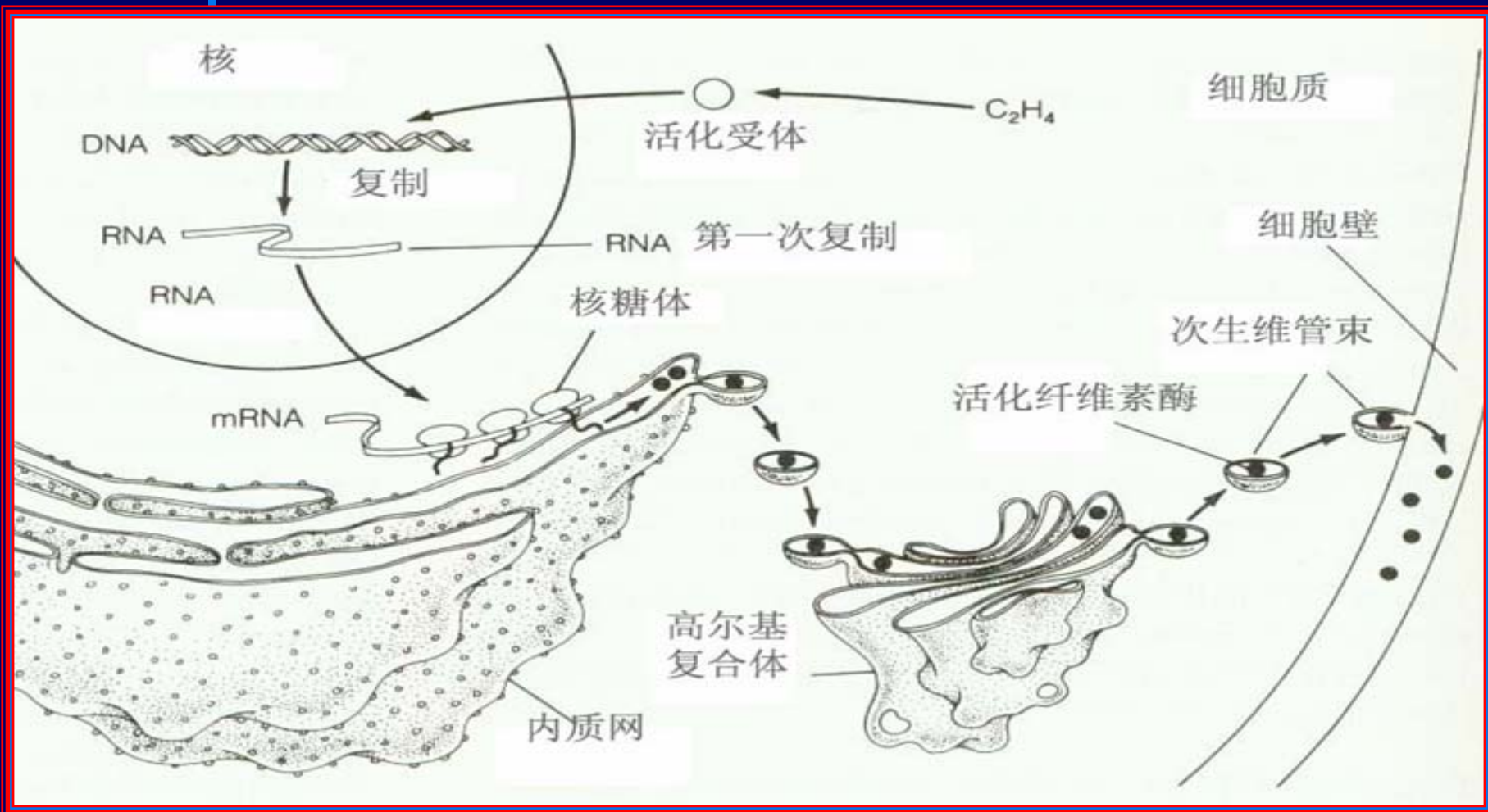
(1) **胞内运输**: 指细胞内、细胞器之间的物质交换。
有分子扩散、微丝推动原生质的环流、细胞器膜内外的物质交换, 以及囊泡的形成与囊泡内含物的释放等。

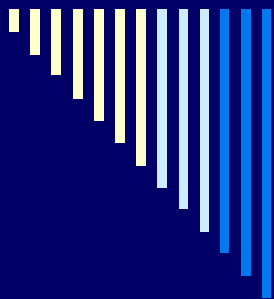
主要方式 { 扩散
原生质环流
细胞器膜内外的物质交换

如: 光呼吸途径中, 磷酸乙醇酸、甘氨酸、丝氨酸、甘油酸分别进出叶绿体、过氧化体、线粒体。



在内质网和高尔基体内合成的成壁物质由高尔基体分泌小泡运输至质膜，然后小泡内含物再释放至细胞壁中等过程均属胞内物质运输。





(2) 胞间运输

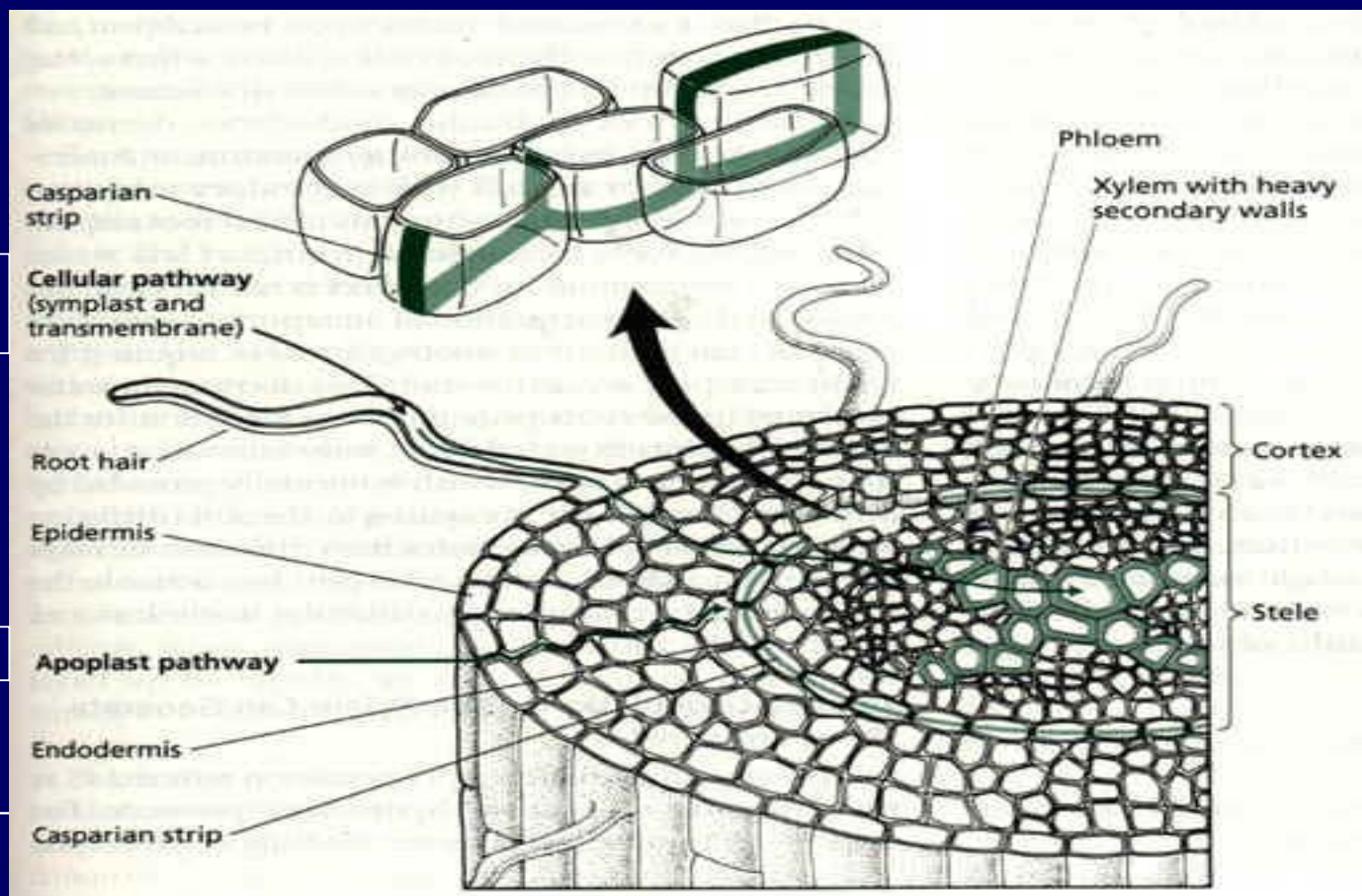
概念

- ① 共质体运输 (symplast pathway)
- ② 质外体运输 (apoplast pathway)
- ③ 共质体与质外体之间的交替运输

根中离子横向运输的质外体及共质体途径示意图

共质体
途径

质外体途径

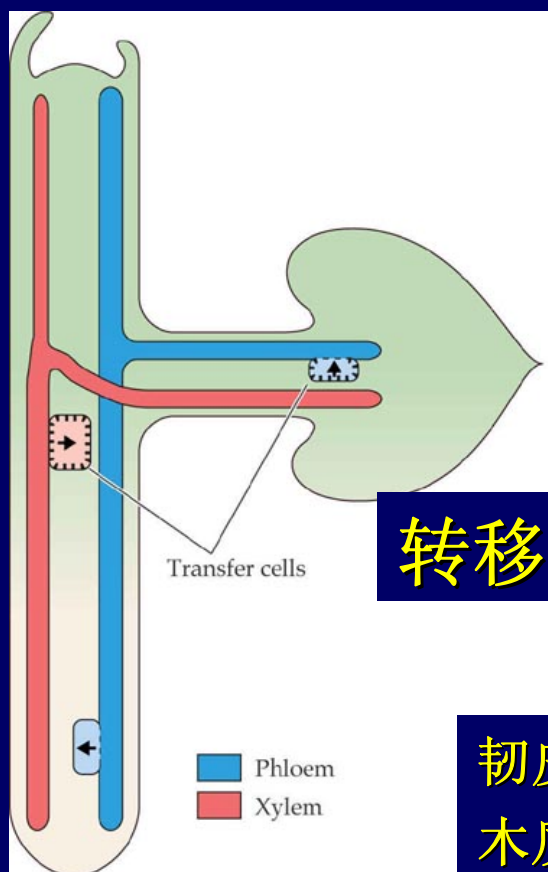




质外体和共质体

- 质外体是由细胞壁和细胞间隙所组成的连续体。质外体与外部介质相同，是水分和养分可以自由出入的地方，养分迁移速率较快。在质外体途径中，养分从表皮迁移到达内皮层后，由于凯氏带的阻隔，不能直接进入中柱，而必须首先穿过内皮层细胞原生质膜转入共质体途径，才能进入中柱。
- 共质体是由细胞的原生质组成，穿过细胞壁的胞间连丝把细胞与细胞连成一个整体，这些相互联系起来的原生质整体称为共质体。共质体通道是靠胞间连丝把养分从一个细胞运到相邻的细胞中，借助原生质的环流，带动养分的运输，最后向中柱转运。

转移细胞



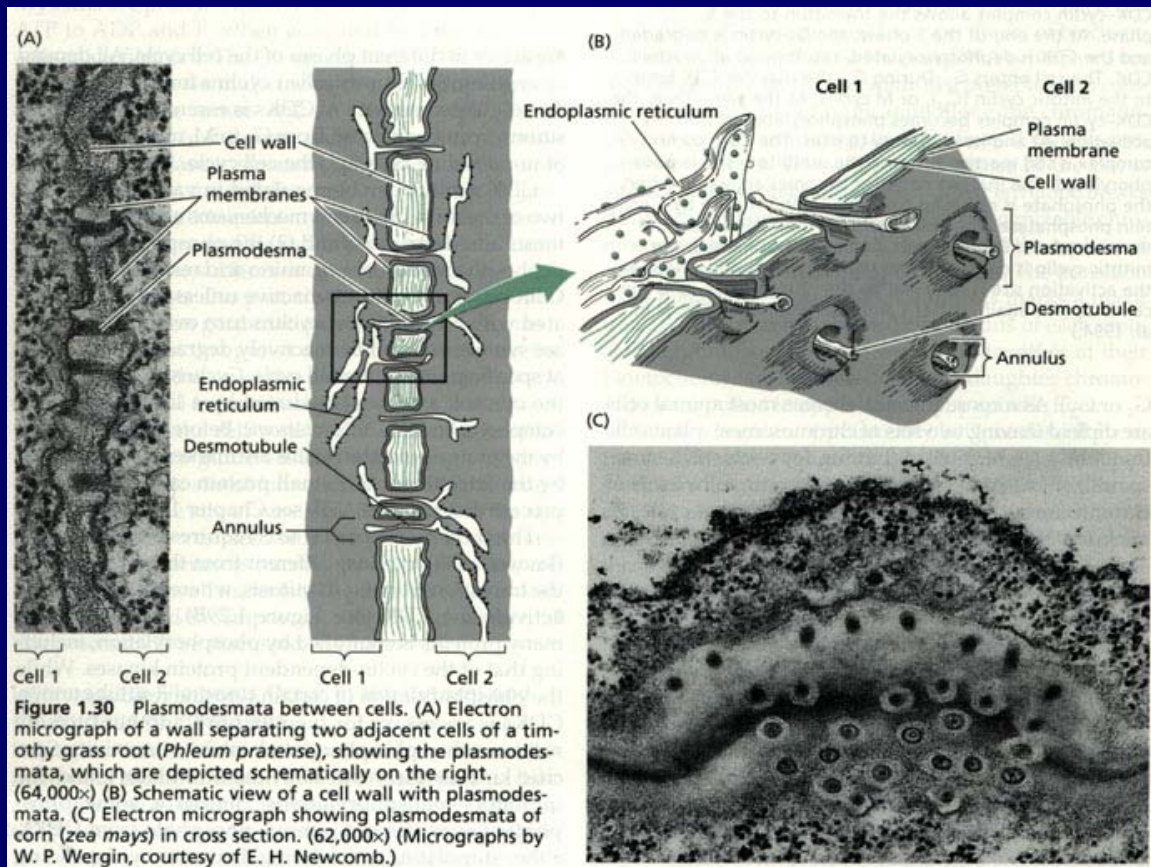
转移细胞

韧皮部
木质部

也叫转运细胞，传递细胞。在共质体与质外体的交替运输过程中，需要一种特化的薄壁细胞对物质起转运过渡的作用，这种细胞称转移细胞。

胞间连丝的结构

- **胞间连丝**：在共质体运输中，胞间连丝起着沟通相邻细胞间养分运输的桥梁作用。
- 细胞内**胞间连丝**的**数目**和**直径**的**大小**对养分的运输都具有重要意义。

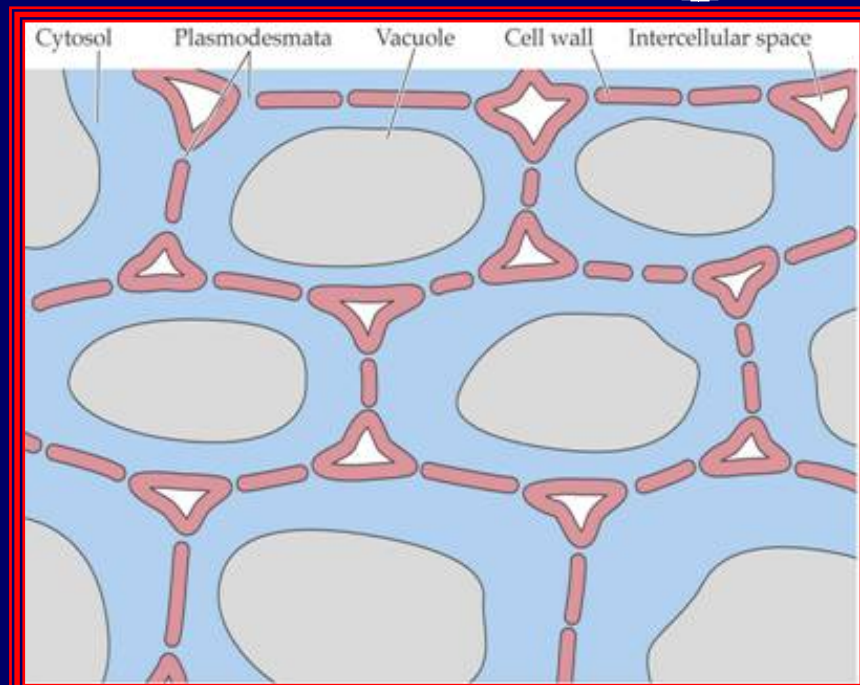


细胞之间短距离的质外体、共质体以及质外体与共质体间的运输



❖ 质外体运输

- 1) 质外体中液流的阻力小，物质在其中的运输快。
- 2) 质外体没有外围的保护，其中的物质容易流失到体外。
- 3) 另外运输速率也易受外力的影响。



❖ 共质体运输

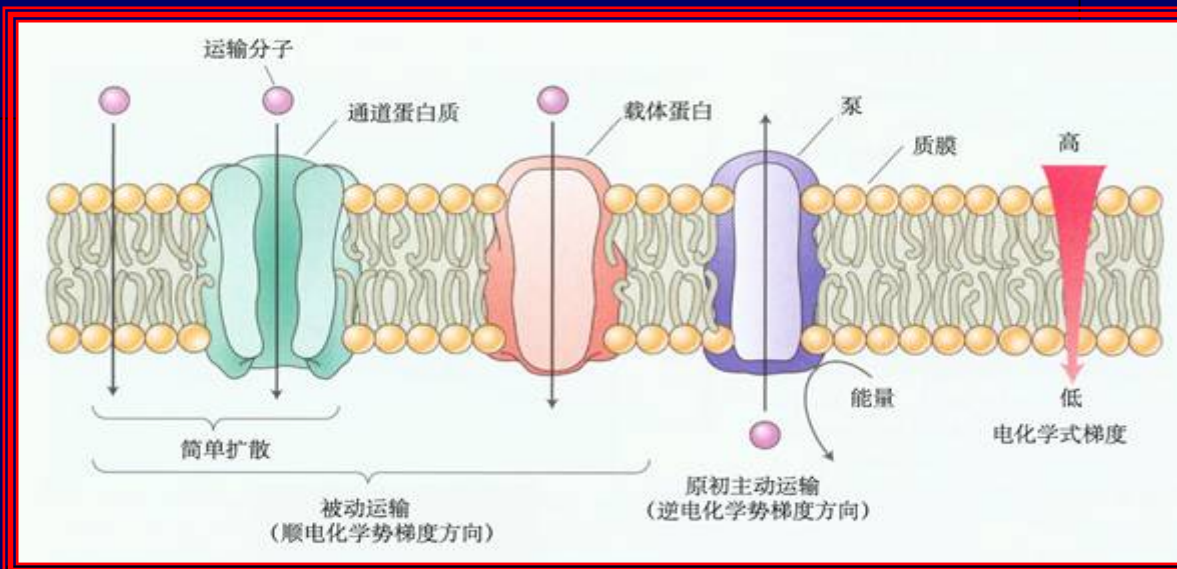
- 1) 共质体中原生质的粘度大，运输的阻力大。
- 2) 共质体中的物质有质膜的保护，不易流失于体外。
- 3) 共质体运输受胞间连丝状态控制。

❖ 质外体与共质体间的运输—交替运输

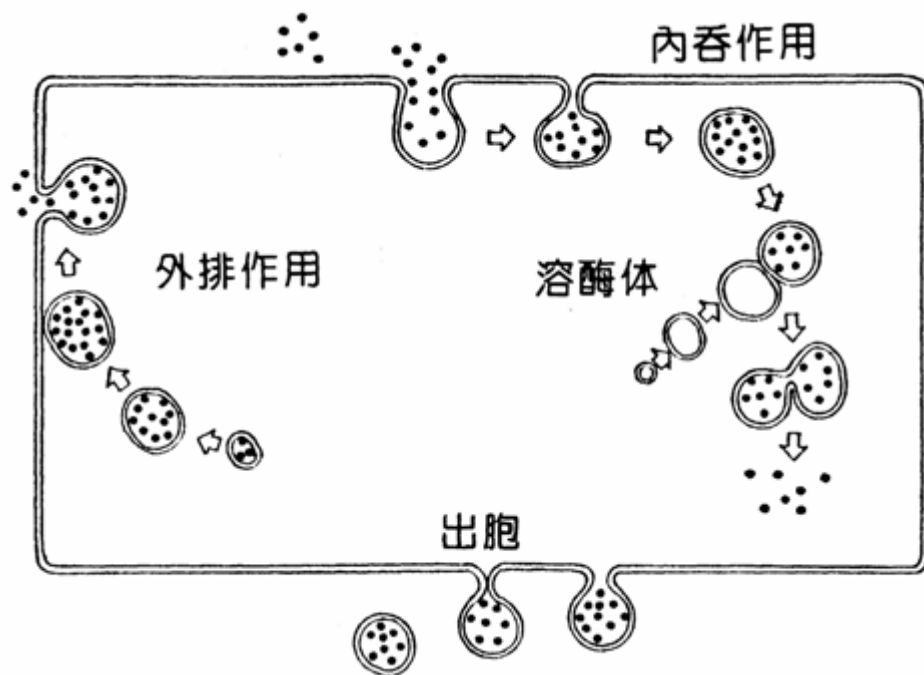
即为物质进出质膜的运输。物质进出质膜的方式有三种：

- (1) 顺浓度梯度的**被动转运**，包括自由扩散和通过通道或载体的协助扩散；
- (2) 逆浓度梯度的**主动转运**，包括一种物质伴随另一种物质而进出质膜的伴随运输；

(3) 以小囊泡方式进出质膜的**膜动转运**，包括内吞、外排和出胞等。



溶质穿过膜的被动转运与主动转运

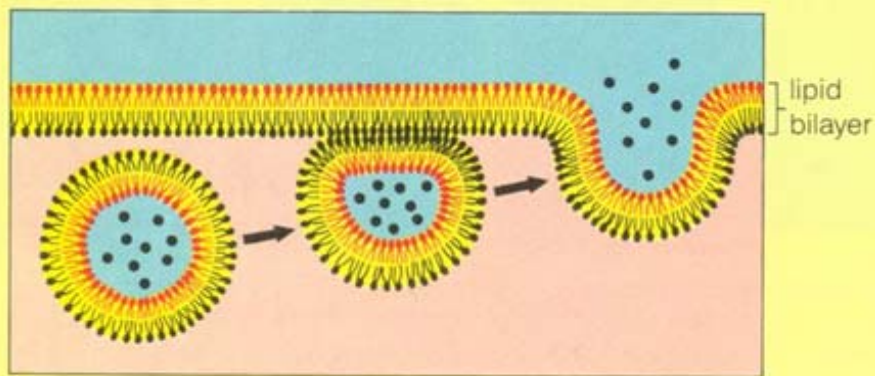


膜动转运示意图

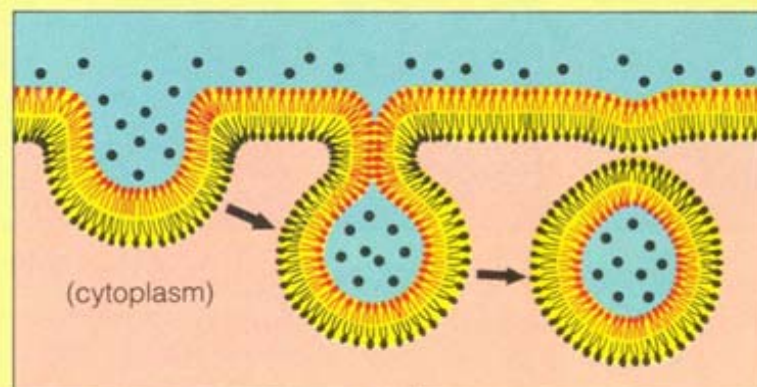
内吞作用：细胞外的物质通过吞噬(指内吞固体)或胞饮(指内吞液体)作用进入细胞质的过程；

外排作用：将溶酶体或消化泡等囊泡内的物质释放到细胞外的过程；

出胞现象：通过出芽胞方式将胞内物质向外分泌的过程。



a Exocytosis



b Endocytosis

➤植物体内物质的运输常不局限于某一途径。如共质体内的物质可有选择地穿过质膜而进入质外体运输；在质外体内的物质在适当的场所也可通过质膜重新进入共质体运输。这种物质在共质体与质外体之间交替进行的运输称共质体-质外体交替运输。

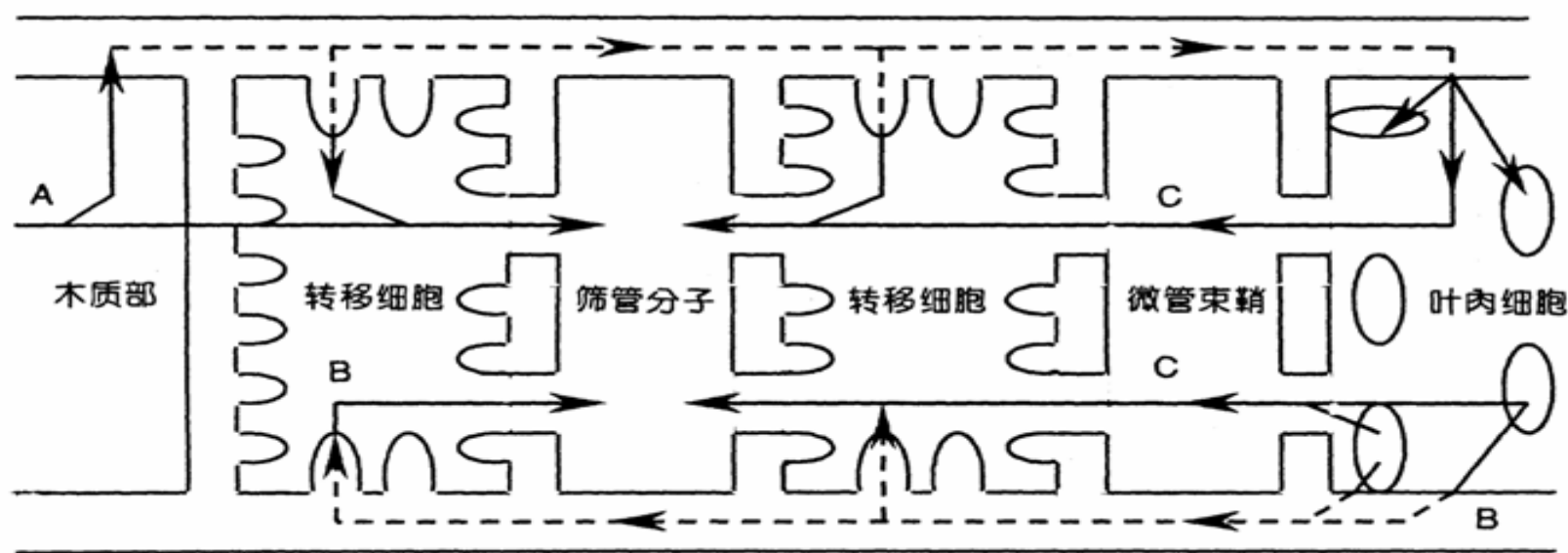


图 胞间运输途径示意图

实线箭头表示共质体途径，虚线箭头为质外体途径。A--为蒸腾流，B--为同化物在共质体-质外体交替运输，C为共质体运输。



决定养分运输途径的因素

养分通过共质体途径还是质外体途径运输，主要由以下因素决定：

- 1、养分种类
- 2、养分浓度
- 3、根毛密度
- 4、胞间连丝
- 5、菌根侵染



决定养分运输途径的因素

1、养分种类

- 以主动吸收方式吸收的养分(如 K^+ 、 NO_3^- 、 $H_2PO_4^-$)，以**共质体途径为主**。
- 以被动吸收为主的养分（如 Ca^{2+} ），则以**质外体途径为主**。
- 以分子态被吸收的养分等，常以**质外体途径为主**。



决定养分运输途径的因素

2、养分浓度

- 外界养分浓度低，根际呈亏缺状况时，以**共质体途径**为主。通常土壤溶液中磷和钾的浓度都很低，根系的吸收速率大于土壤的供应速率，根际呈亏缺状况。这两种养分的横向运输主要通过共质体途径。
- 如果外界养分浓度较高，根表皮细胞已达到最大吸收速率，尚有过剩的养分有机会进入自由空间，则可通过**质外体途径运输到中柱**。如石灰性土壤中的钙、镁。



决定养分运输途径的因素

3、根毛密度

根毛对多种养分的吸收有十分重要的作用，尤其对土壤中移动性小的养分如磷和钾更是如此。根毛所吸收的养分直接进入共质体。根毛越多，共质体途径越重要。



决定养分运输途径的因素

4、胞间连丝

胞间连丝的数量决定共质体运输的潜力，根毛细胞的胞间连丝数量较多。若胞间连丝数量不多，则会降低共质体的运输能力，从而迫使更多的养分转入质外体途径。



决定养分运输途径的因素

5、菌根侵染

菌根菌丝侵入皮层细胞内，根外菌丝从土壤中吸收的养分通过菌丝直接运输到皮层细胞，而不需要经过质外体空间。菌根侵染率越高，则有更多的养分可直接进入皮层细胞内，质外体运输养分的比例越少。
菌根吸收的养分直接进入共质体运输。



运输部位

根尖：生理活动旺盛，吸收能力强，但由于该部位的输导系统尚未形成，不能将养分及时输出，养分运输量低。

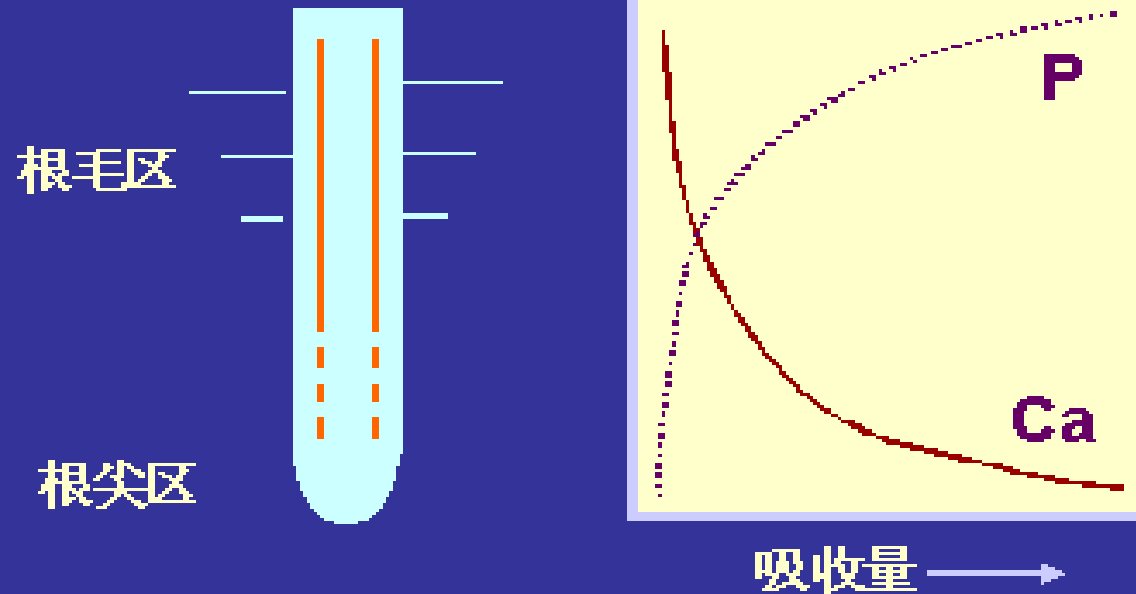
伸长区：初生维管系统形成，内皮层尚未形成完整的凯氏带，养分可以通过质外体直接进入木质部导管。这个区域是**质外体运输养分的主要吸收区**，对依靠质外体运输的养分最为重要，如Ca、Si这些养分在该区的横向运输量大。



运输部位

- **根毛区**：凯氏带较完整，阻止质外体途径，以共质体途径运输的养分则影响不大。如P、K、N等。
- **根毛区后**：是根的较老部分，这部分根的外周木栓化程度较高，水分和养分都难以进入，显然对养分的横向运输也是及其微弱的。

根不同区域对P和Ca的吸收量



不同根区P和Ca的吸收量示意图



养分进入木质部

养分进入机理

- 介质中的养分经质外体或共质体到达内皮层后，都并入共质体途径，进而进入中柱。除尚未分化完全的木质部导管含有细胞质外，其余导管都不含细胞质，形成中空的质外体空间。养分从中柱薄壁细胞向木质部导管的转移过程，实际上是离子自共质体向质外体的过渡过程。



养分进入机理

- 离子以“**双泵模型**”的形式进入木质部。
 - 离子进入木质部导管需经两次泵的作用，第一次是将离子由**介质或自由空间**主动泵入**细胞膜内**，进入共质体；**(泵入)**
 - 第二次是将离子由木质部**薄壁细胞**主动泵入木质部**导管**。**(泵出)**
- 离子进入木质部与代谢活动相耦联。
 - 离子进入木质部的过程中，**薄壁细胞起重要作用**，它们紧靠木质部导管外围，是离子进入导管的必经之路。这些细胞含有**浓厚的细胞质**和**发达的膜系统**，还有**大量的线粒体**，这些都是细胞具有旺盛代谢能力和离子转运能力的特征。



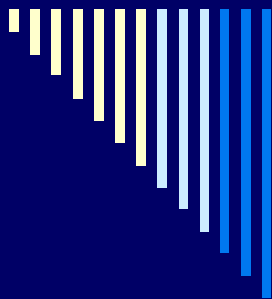
影响离子进入木质部的因素

- 引起根木质部中离子移动的动力是根压和蒸腾作用。
- 根压：当离子进入木质部导管后，增加了导管汁液的离子浓度，使水势下降，引起导管周围的水分在水势差的作用下扩散进入导管从而产生一种使导管汁液向上移动的压力，即根压。
- 由于根压的作用使水分和离子在导管中向地上部移动，因此在植物叶尖或叶缘泌出水珠，即吐水现象。若把幼苗茎基部切断，可以收集到木质部汁液，既伤流液。



影响离子进入木质部的因素

- **蒸腾作用**：蒸腾作用的拉力要高于根压，但有昼夜节律。蒸腾对养分在木质部的运输的作用大小因植物生育阶段、元素种类、离子浓度、植物器官而不同。

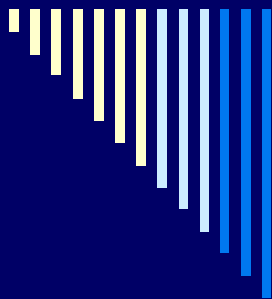


影响木质部汁液养分浓度与总量的因素

- 木质部汁液的离子浓度与体积的乘积就是离子进入木质部导管的总量，其数量大小决定于**外部环境条件、养分特性以及植物代谢活性**等诸多因素。

1. 外界离子浓度：当介质离子浓度增加时，进入木质部的离子增加，浓度也随之提高。渗透压提高，增加吸水能力，从而木质部汁液体积增大；但是，如果**外部介质浓度过高，水势太低**时，则会出现**水分难以进入**，而导致**木质部汁液体积下降**。由此可见，只有外部介质离子浓度适中时，进入木质部的离子总量才会最大。

■ 启示：作物生产养分管理（施肥量）



影响木质部汁液养分浓度与总量的因素

介质浓度对向日葵伤流液中K⁺含量的影响

介质K ⁺ 浓度 mmol.L ⁻¹	0.1	1.0	10
伤流液K ⁺ 浓度 mmol.L ⁻¹	7.3	10.0	16.6
伤流液体积 ml	4.0	4.5	1.6
总K ⁺ μg	29.2	45	26.6

影响木质部汁液养分浓度与总量的因素



2. 温度 介质温度影响木质部汁液的体积和离子浓度，其中**对体积的影响大于浓度**。

- 随着温度的升高，水分的黏滞度降低，因而更易于扩散进入木质部，使木质部汁液的体积增加。
- 对离子浓度的影响比较复杂。离子种类不同，其影响也不同。例如随温度上升， K^+ 浓度上升，而 Ca^{2+} 的浓度则下降。这是由于**根质膜的选择性随温度的提高而增加**，从而使钾容易被吸收，但对钙不利。

影响木质部汁液养分浓度与总量的因素



3. 呼吸作用 缺氧使伤流液体积大大减少，但并不影响其中的 K^+ 、 Ca^{2+} 浓度。与温度效应相反，当呼吸作用受抑制时， K^+ 和 Ca^{2+} 的运输量减少，但不改变 K^+/Ca^{2+} 的比值。



2 长距离运输

(1) 木质部运输

□ 动力和方向

根压和蒸腾作用

它们在运输中所起作用的大小取决于诸多因素。



木质部运输:动力和方向

- 一般在蒸腾作用强的条件下，蒸腾起主导作用；由于根压力量较小，所以作用微弱；而在蒸腾作用微弱的条件下，根压则上升为主导作用。
- 由于根压和蒸腾作用只能使木质部汁液向上运动，而不可能向相反方向运动，因此，木质部中养分的移动是单向的，即自根部向地上部的运输。



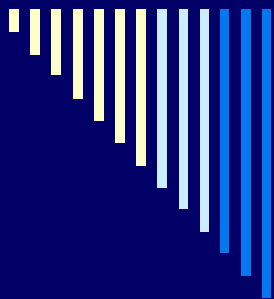
木质部运输:运输机理

- 木质部中养分的移动是在死细胞的导管中进行的，移动的方式以质流为主，汁液在运输过程中，还与导管壁以及导管周围薄壁细胞之间有重要的相互作用，表现在：
 - 阳离子与导管壁的交换吸附；
 - 薄壁细胞对离子的再吸收；
 - 导管周围的活细胞（木质部薄壁细胞和韧皮部）向导管释放有机化合物等。



木质部运输:运输机理

1 交换吸附: 木质部导管有很多带负电荷的阴离子基团, 它们与导管汁液中的阳离子结合, 将其吸附在管壁上。所吸附的离子又可被其它阳离子交换下来, 继续随汁液向上移动, 这种吸附称为交换吸附。其强弱取决于离子种类、浓度、活度、竞争离子、导管电荷密度等因素。



木质部运输:运输机理

竞争阳离子与根分泌物对离体菜豆茎中 ^{45}Ca 长距离运输的影响*

植物测定部位	处 理		
	$^{45}\text{CaCl}_2$	$^{45}\text{CaCl}_2 + \text{Ca}^{2+}, \text{Mg}^{2+}, \text{K}^+ \text{ 和 } \text{Na}^+$	$^{45}\text{CaCl}_2 + \text{根分泌物}$
初生叶	0.04	4.7	1.8
茎	12-18cm	7	11
	8-12cm	28	40
	4-8cm	84	61
	0-4cm	159	81

* ^{45}Ca 转移的数量以 $\mu\text{mol/g}$ 干重表示。

加入含有机配合物的根分泌物可以降低钙离子的活度，增加其在木质部中的移动性。



木质部运输:运输机理

2 再吸收: 溶质在木质部导管运输的过程中, 部分离子可被导管周围薄壁细胞吸收, 从而减少了溶质以达茎叶的数量, 这种现象称为**再吸收**。再吸收影响离子向地上部所需器官的转运, 可能导致养分供应不足。



木质部运输:运输机理

番茄和菜豆植株中钼的含量

植物部位	含 Mo 量 (mg/kg 干重)	
	番茄	菜豆
叶片	325	85
茎	123	210
根	470	1030

由于再吸收作用，菜豆植物株中的钼多集中于根部，使地上部器官钼含量不足。



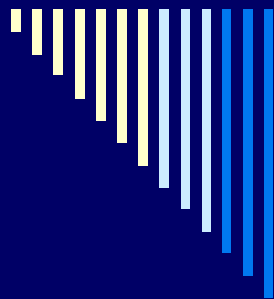
木质部运输:运输机理

3 释放: 木质部周围的薄壁细胞将从木质部中吸收的离子再释放回导管中。对木质部汁液的成分起调节作用。例如,当植物根部养分供应充足时,木质部汁液养分浓度高,再吸收作用强,部分养分储存在导管的周围细胞中;当根部养分供应不足时,导管中的养分浓度下降,此时,储存在薄壁细胞中的养分又可释放到导管中,以维持木质部汁液中养分浓度的稳定性。

木质部运输:蒸腾与木质部运输



- 蒸腾作用的拉力要高于根压，但有昼夜节律。蒸腾对养分在木质部的运输的作用大小因植物生育阶段、元素种类、离子浓度、植物器官而不同。



木质部运输:蒸腾与木质部运输

蒸腾强度对甜菜木质部运输 K^+ 和 Na^+ 的影响 ($\mu mol/株.4h$)

介质浓度 (mmol/L)	K^+		Na^+	
	低蒸腾	高蒸腾	低蒸腾	高蒸腾
1 K^+ +1 Na^+	2.9	3.0	2.0	3.9
10 K^+ +10 Na^+	6.5	7.0	3.4	8.1

蒸腾对溶质在木质部运输速率的影响大小,因不同离子而异。

1、以质外体途径运输的离子,受蒸腾作用的影响较大。

木质部运输:蒸腾与木质部运输



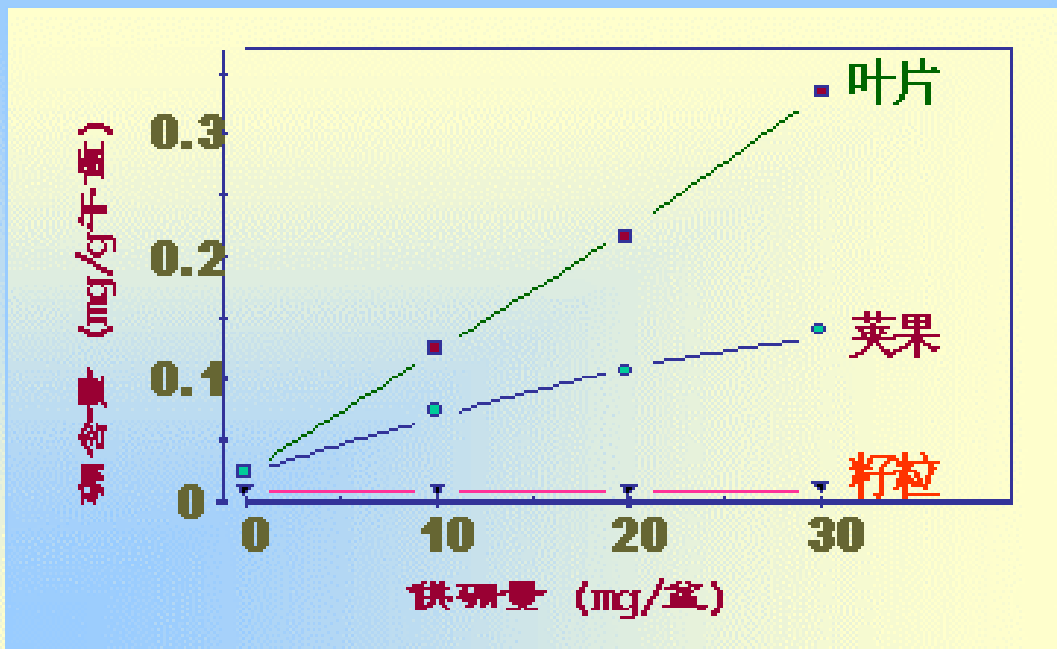
燕麦植株蒸腾（耗水）与硅吸收的计算值和实测值间的关系

收获前的天数	蒸腾作用 (ml/株)	硅吸收实测值 (mg/株)	硅吸收的计算值 (mg/株)
44	67	3.4	3.6
58	175	9.4	9.4
82	910	50.0	49.1
109	2785	156.0	150.0

土壤溶液中硅的浓度为54mg/L

2、以分子态运输的离子，其木质部运输也受蒸腾作用的强烈影响。

木质部运输:蒸腾与木质部运输



土壤施硼对油菜地上部各器官中硼分配的影响

1.不同器官的蒸腾强度不同，影响到离子向该器官的积累。

木质部运输:蒸腾与木质部运输



红辣椒结果期地上部蒸腾率对其果实中矿质元素含量的影响

相对蒸 腾率	矿质元素含量 (mg/g 干重)			果实干重 (g/个)
	钾	镁	钙	
100	91.0	3.0	2.75	0.62
35	88.0	2.4	1.45	0.69

2. 果实蒸腾量较低, 对于只能依靠木质部运输的元素, 如钙, 容易产生生理缺素症。

木质部运输:蒸腾与木质部运输



3. 在同一片叶中，因不同部位的蒸腾量差异，可能导致养分积累的不均匀。叶尖的蒸腾量最大，在高浓度养分供应条件下，可能会导致毒害症状。



(2) 韧皮部运输

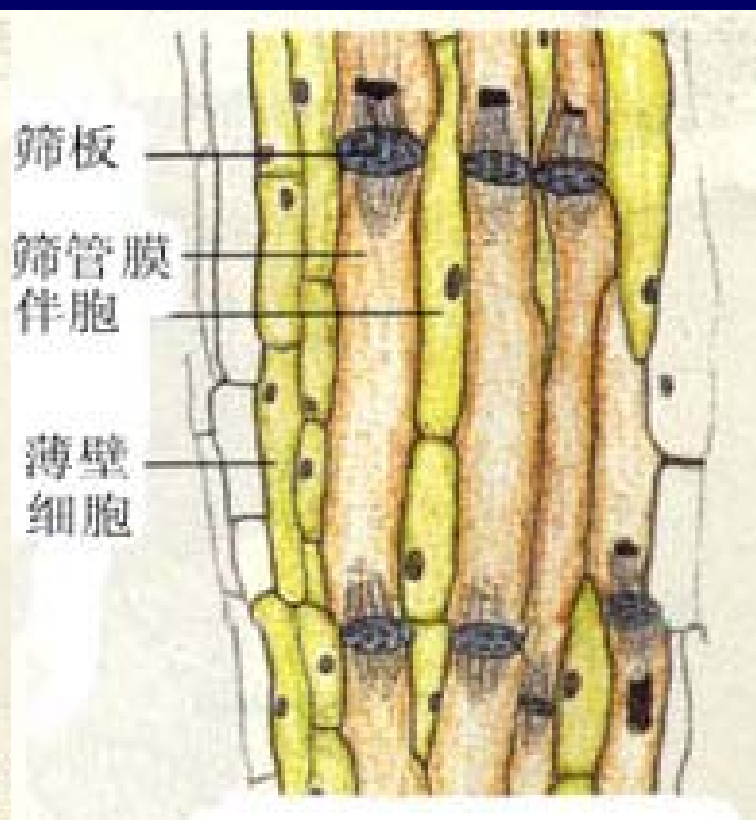
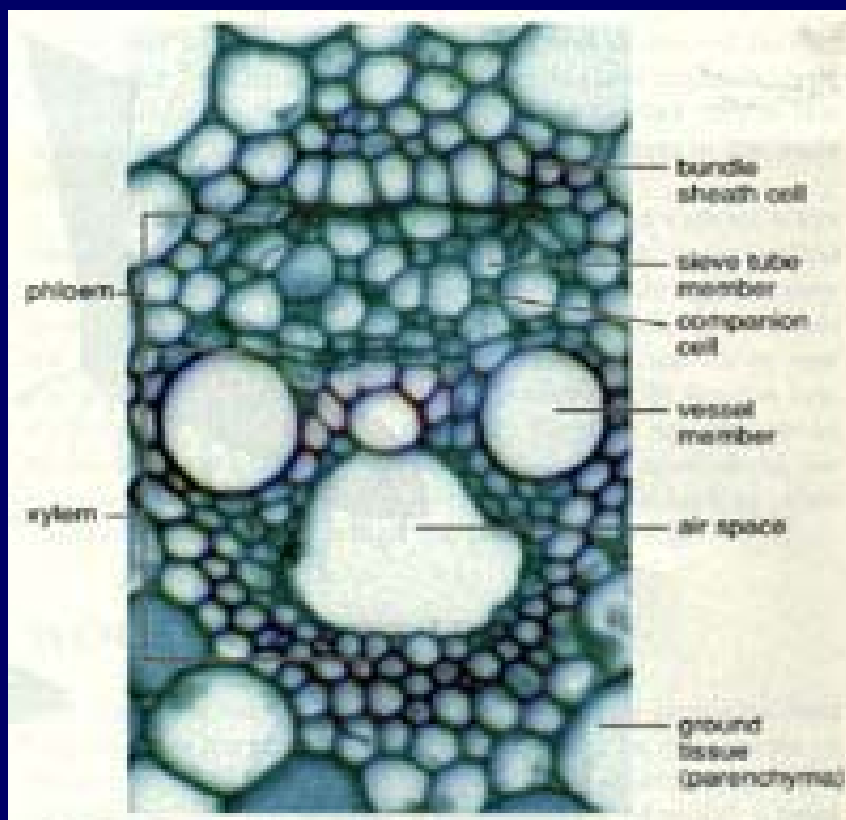
□ 韧皮部运输的特点:

- 养分在活细胞内进行,
- 具双向运输功能。一般来说,以下行为主
- 养分在韧皮部中的运输受蒸腾作用的影响很小。

韧皮部运输:韧皮部的结构

韧皮部由筛管、伴胞和薄壁细胞组成

玉米维管束





韧皮部运输: 韧皮部汁液的组成

□ 与木质部相比, 韧皮部汁液的组成有以下特点:

- ⑩ pH值较高(偏碱性)。原因可能是 HCO_3^- 和 K^+ 等阳离子含量较高;
- ⑩ 干物质和有机化合物含量高。
- ⑩ 某些矿质元素, 如 B、Ca的含量极低。

烟草韧皮部与木质部汁液的养分组成比较



物 质	韧皮部汁液（茎切） pH7.8-8.0 ($\mu\text{g/ml}$) ^a	木质部汁液（导管） pH5.6-6.9 ($\mu\text{g/ml}$) ^a	韧皮部/木质部 浓度比
干物质	170-196 ^b	1.1-1.2 ^b	155-163
蔗糖	155-168 ^b	ND	—
还原糖	没有	NA	—
氨基化合物	10808.0	283.0	38.2
硝酸盐	ND	NA	—
铵	45.3	9.7	4.7
钾	3673.0	204.3	18.0
磷	434.6	68.1	6.4
氯	486.4	63.8	7.6
硫	138.9	43.3	3.2
钙	83.3	189.2	0.44
镁	104.3	33.8	3.1
钠	116.3	46.2	2.5
铁	9.4	0.60	15.7
锌	15.9	1.47	10.8
锰	0.87	0.23	3.8
铜	1.20	0.11	10.9

ND: 检测限以下; NA: 无效数据。 b. mg/ml.

韧皮部运输:韧皮部中矿质养分的移动

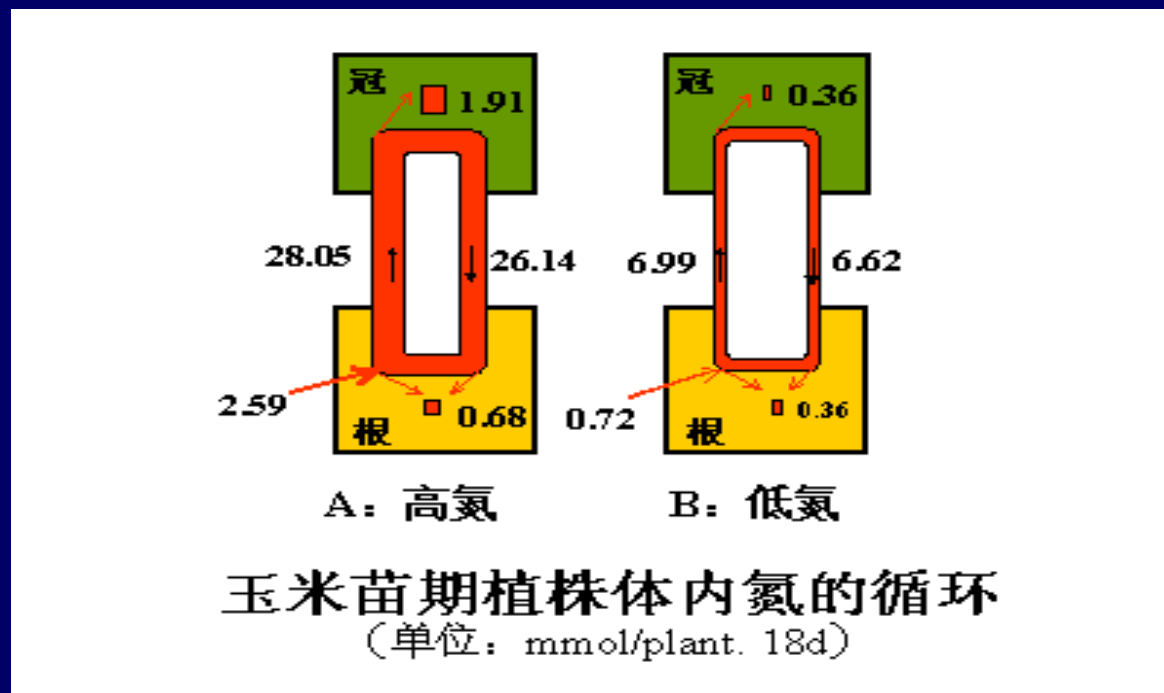


- A. 养分在地上/根间的循环: 一些养分从根运输到地上部以后, 其中一部分通过韧皮部回流到根中, 这部分养分如果不被利用, 还可以再转入木质部, 构成养分的循环。

韧皮部运输:韧皮部中矿质养分的移动



玉米幼苗期植株体内氮的循环:



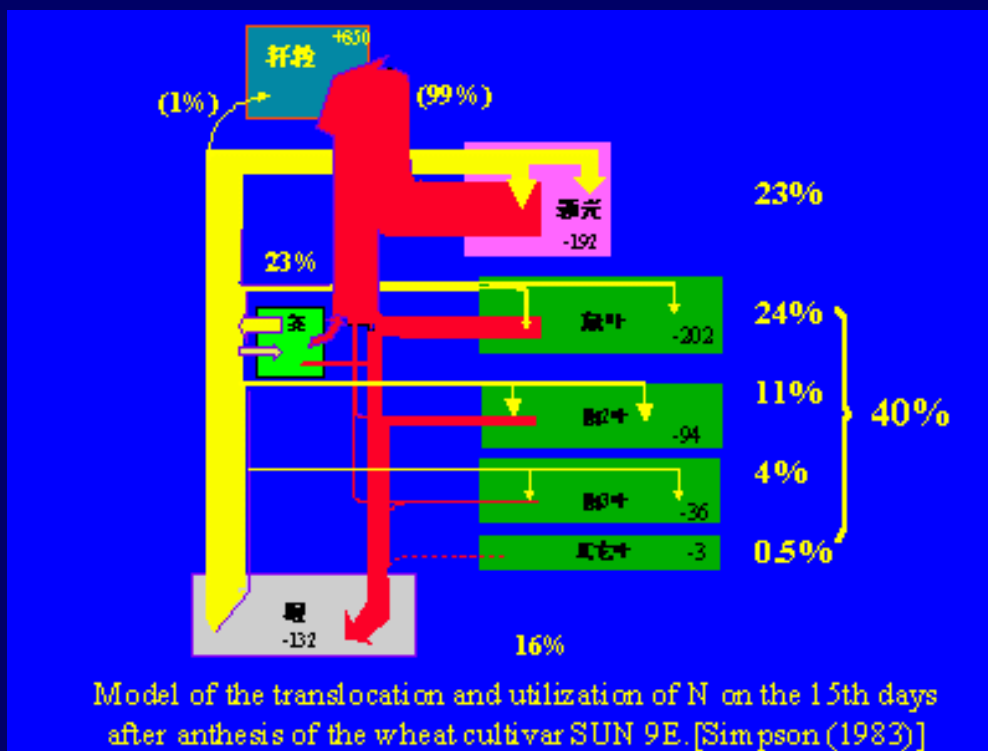
(李燕婷等, 2001)

韧皮部运输:韧皮部中矿质养分的移动



- B 养分的再利用: 运到某一器官被利用的养分, 在一定条件下可以被释放出来, 再转入韧皮部, 运输到新的器官被重新利用。

韧皮部运输:韧皮部中矿质养分的移动



在小麦籽粒形成期，氮素从衰老叶片及茎中输出，通过韧皮部转运到籽粒，先或通过韧皮部转运到根，再经木质部系统转运回地上部（主要到颖壳中），最后再由韧皮部转运到籽粒，供籽粒蛋白质合成所需，根据情况的不同，这部分氮要占籽粒总积累氮的60-100%。营养器官中的其它一些元素也可以不同程度地转运到籽粒，影响籽粒的矿质营养品质。

注：在本实验中，开花后氮素供应停止，故籽粒氮素全部来自于氮素的再利用。

韧皮部运输:韧皮部中矿质养分的移动



缺素症状表现部位与养分再利用程度之间的关系

矿质养分种类	缺素症出现的主要部位	再利用程度
氮、磷、钾、镁	老叶	高
硫	新叶	较低
铁、锌、铜、钼	新叶	低
硼和钙	新叶顶端分生组织	很低

韧皮部运输:韧皮部中矿质养分的移动



- C. 养分的移动性: 不同养分在韧皮部中的移动性有很大差异, 这与植株养分缺乏症的表现部位有密切联系。移动性小的元素往往再利用程度低, 养分缺乏症主要出现在幼叶、茎尖、果实等部位。



韧皮部中矿质元素的移动性比较

移动性大	移动性小	难移动
氮	铁	硼
磷	锰	钙
钾	锌	
镁	铜	

韧皮部运输:有机物长距离运输

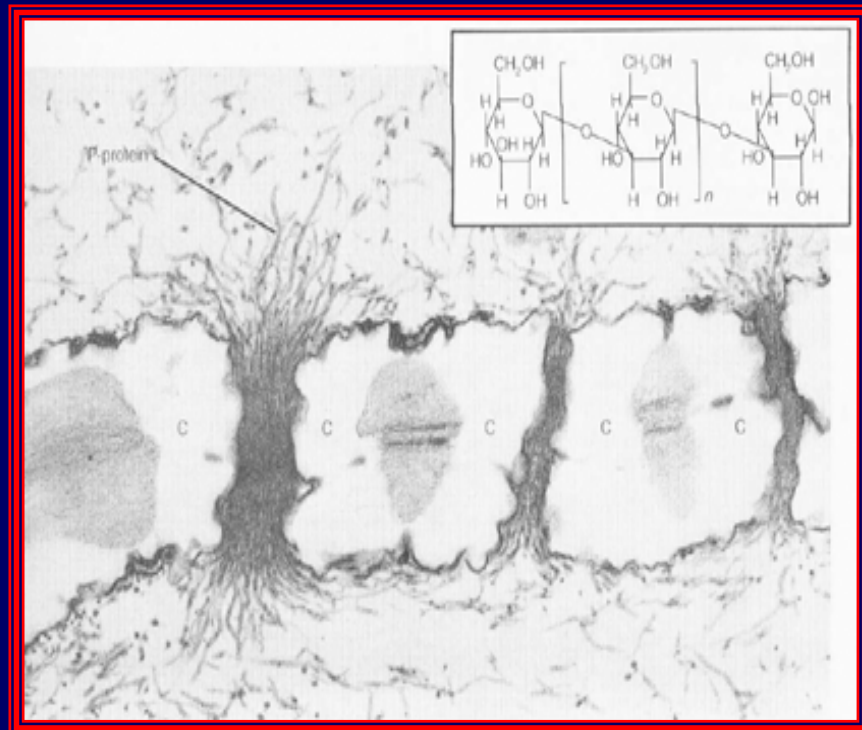


筛管分子---伴胞(SE—CC)复合体

□P—蛋白(韧皮蛋白):指存在于筛管中的蛋白质,主要位于筛管的内壁。是被子植物筛管细胞所特有,利用ATP释放的能量进行摆动或蠕动,推动筛管内有机物质的长距离运输。

P-蛋白

- **功能：**当韧皮部组织受到损伤时，处于高膨压状态的筛管分子其细胞质的正常状态就会受到破坏，从而迫使细胞内含物迅速向受伤部位移动，这样P蛋白就会在筛孔周围累积并形成凝胶，堵塞筛孔以维持其他部位筛管的正压力，同时减少韧皮部内运输的同化物的不必要的损失。



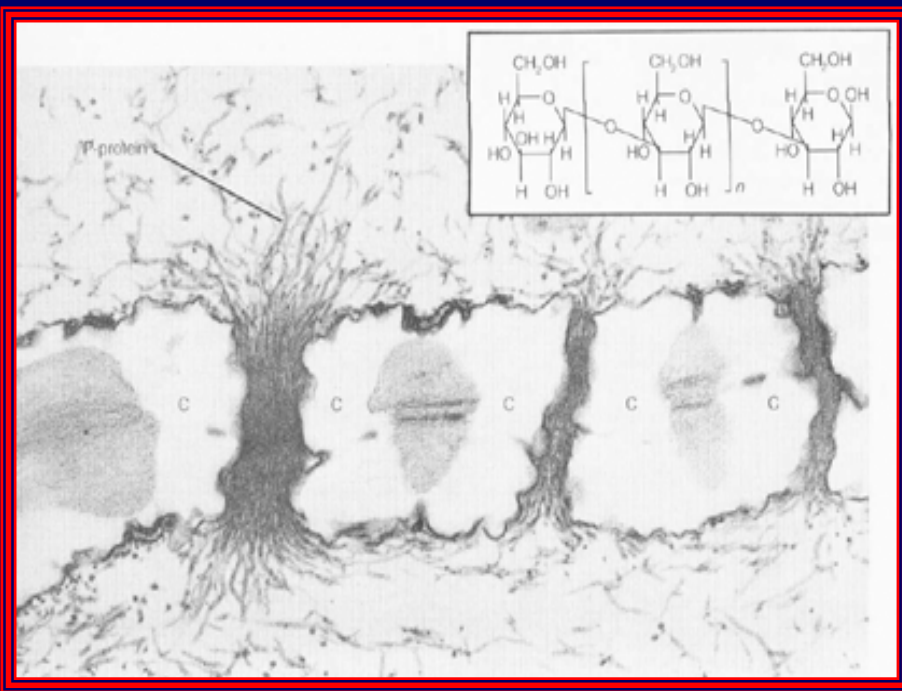
胼胝质 (callose)

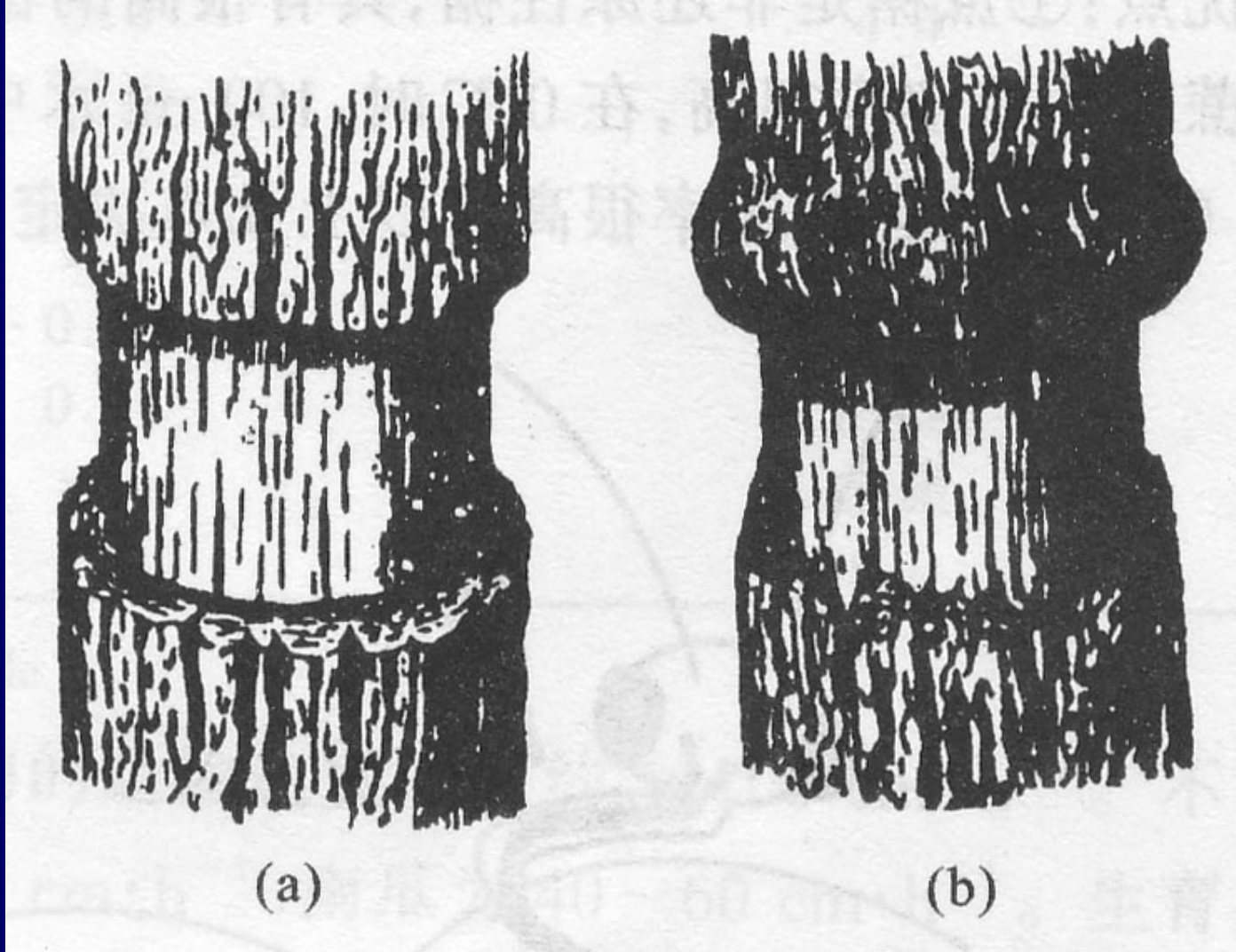


是一种以 $\beta 1, 3$ -键结合的葡聚糖。正常条件下，只有少量的胼胝质沉积在筛板的表面或筛孔的四周。

功能：当植物受到外界刺激（如机械损伤、高温等）时，筛管分子内就会迅速合成胼胝质，并沉积到筛板的表面或筛孔内，堵塞筛孔，以维持其他部位筛管正常的物质运输。

一旦外界刺激解除，沉积到筛板表面或筛孔内的胼胝质则会迅速消失，使筛管恢复运输功能。





树木枝条的环割

a. 开始环割的树干； b. 经过一段时间的树干

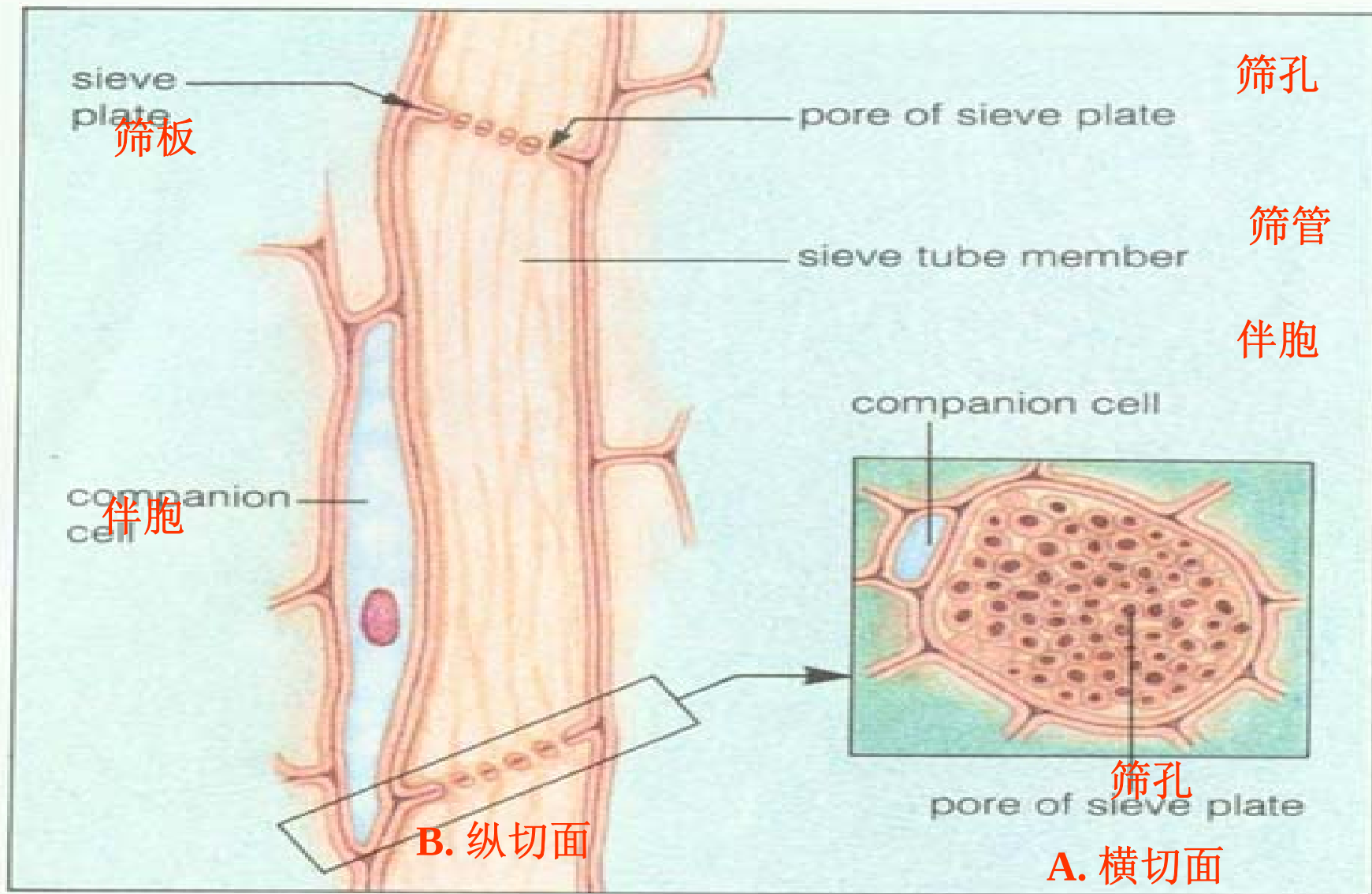


Figure 19.6 Mature sieve tube member and adjacent companion cell. The inset shows one type of sieve plate.



筛管是有机物运输的主要通道

- 由于筛管分子(sieve element, SE)间有筛板, 而筛板的筛孔口径小, 且常含有胼胝质, 再加之筛管中的糖液浓度又较大, 因此筛管流阻力较大, 同化物在其中的流速较慢。
- 筛管通常与伴胞配对, 组成筛管分子-伴胞复合体(sieve element companion cell, SE-CC)。在源端或库端筛管周围不仅有伴胞, 而且增加了许多薄壁细胞。
- 茎中的伴胞比筛管分子小, 而在源端或库端的伴胞或薄壁细胞的体积通常比筛管分子大, 而且这些伴胞或薄壁细胞的细胞质浓, 线粒体密度大, 呼吸旺盛, 代谢活跃, 在功能上还与茎中的伴胞不相同, 它们在对筛管吸收与分泌同化物, 以及推动筛管物质运输等方面起着重要的作用。



韧皮部运输:有机物运输的形式

蚜虫吮刺法、同位素示踪法测定表明:
主要运输形式:蔗糖

(1) 占90%

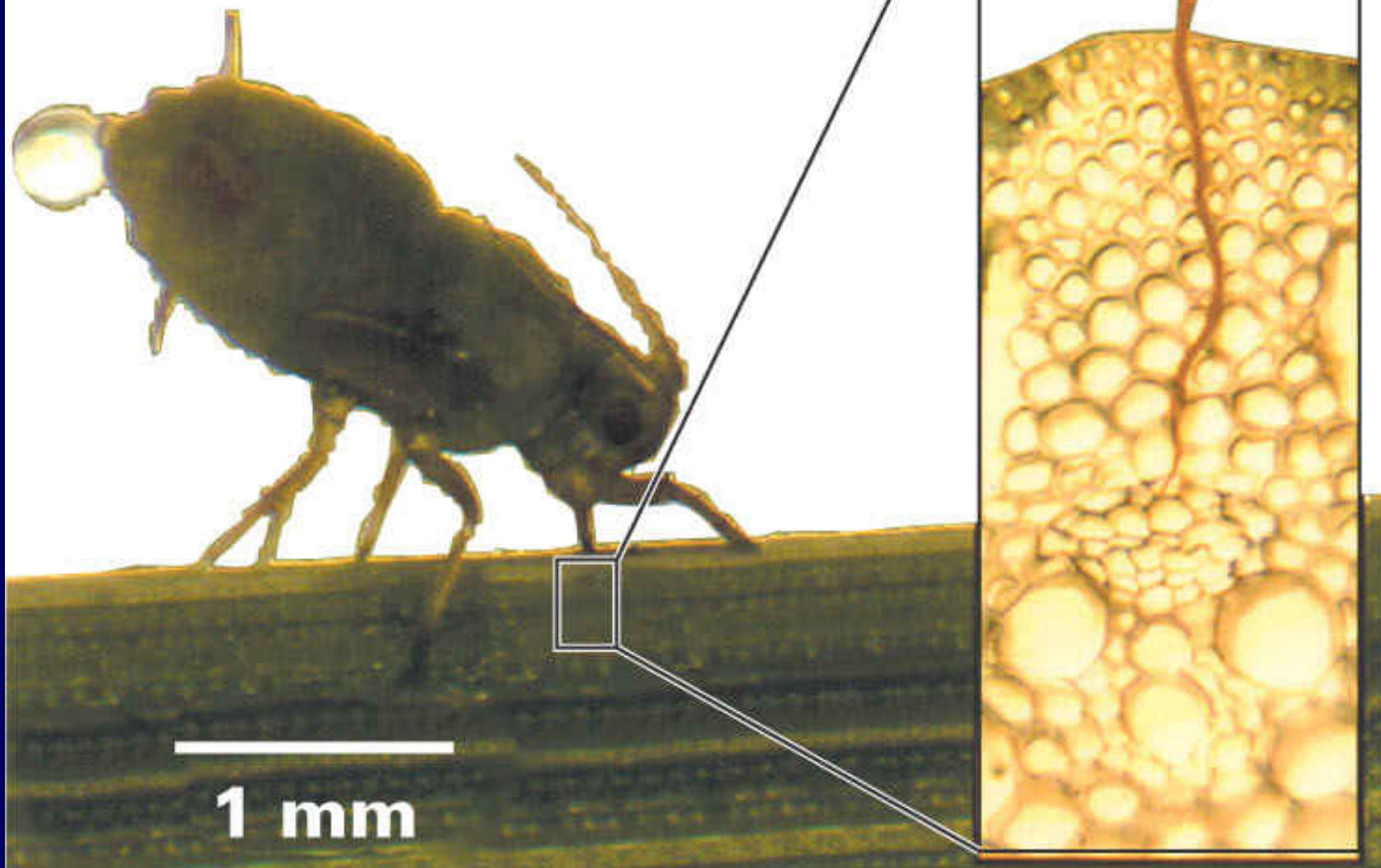
(2) 蔗糖 优点:

- ①溶解度很高(0℃时, 179g / 100ml水)。
- ②是非还原性糖, 很稳定。
- ③运输速率很高。
- ④具有较高能量。

∴ 适于长距离运输

(A)

蚜虫吮刺法



韧皮部汁液

★棉子糖、水苏糖、毛蕊花糖，山梨醇、甘露醇等。

★微量的氨基酸、酰胺、植物激素、有机酸

★矿质元素（ K^+ 最多）

烟草和羽扇豆的筛管汁液成分含量

	烟 草 / mmol L ⁻¹	羽扇豆 / mmol L ⁻¹
蔗糖	460.0	490.0
氨基酸	83.0	115.0
钾	94.0	47.0
钠	5.0	4.4
磷	14.0	
镁	4.3	5.8
钙	2.1	0.16
铁	0.17	0.13
锌	0.24	0.08
pH	7.9	8.0

韧皮部运输: 有机物运输的方向与速度

运输方向: 由源到库

向上 向下 双向 横向

运输速度: 约 $100 \text{ cm} \cdot \text{h}^{-1}$

① 不同植物各异

② 幼苗 > 老植株

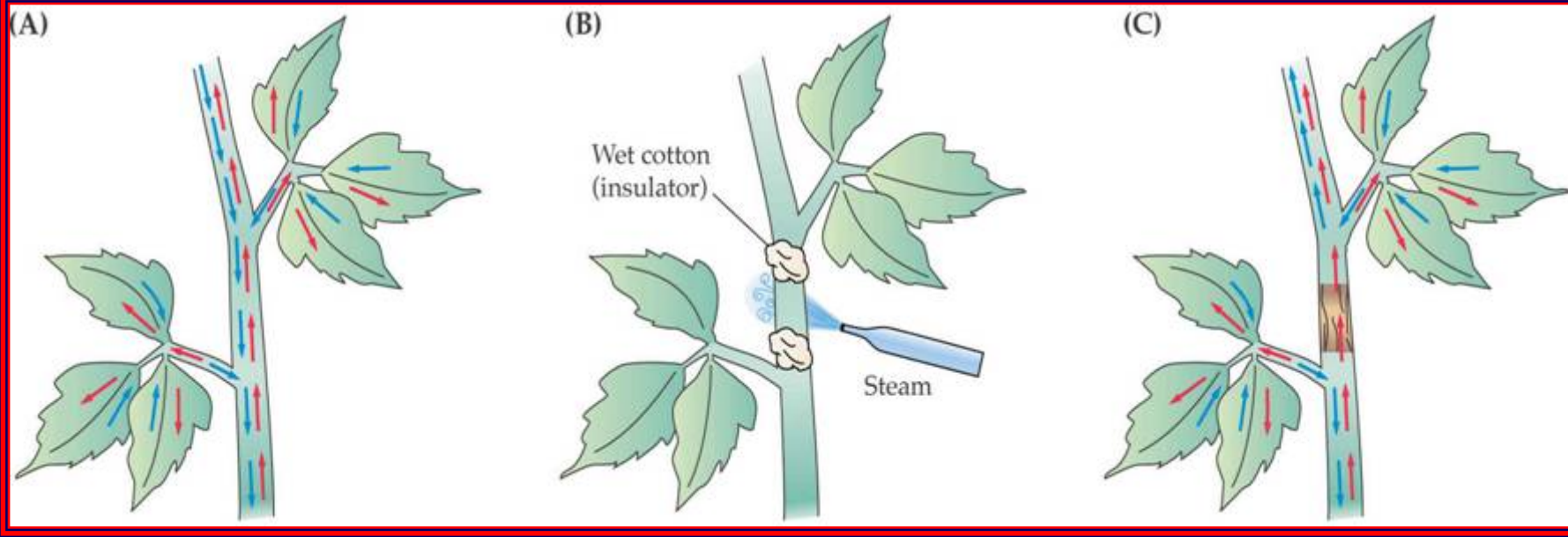
③ 白天 > 夜间

比集运量(比集转运速率) (SMTR)

SMTR = 单位时间内转移的物质质量 / 韧皮部横截面积

$1 \sim 13 \text{ g cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$

蒸汽环割



正常状态下的
物质流

蒸汽环割处理

处理后的
物质流



- 同化物的运输方向决定于源和库的相对位置。韧皮部内同化物运输的方向是从源器官向库器官运输。
- 一个库器官也可能接纳多个源器官供应的同化物，而且这些源库常分布于植株的不同位置。因此，同化物既可能向顶也可能向基运输，韧皮部同化物具双向运输。
- 对某一个筛管来说，通常认为同化物在其中的运输是单向的，而不是双向的。同化物运输的速度一般为 $0.2 \sim 2\text{m} \cdot \text{h}^{-1}$ 。
- 不同植物或不同生长势的植物个体，其同化物的运输速度不一样，生长势大的个体运输速度快。



比集转运速率 (specific mass transfer rate, SMTR) 单位时间单位韧皮部或筛管横切面积上所运转的干物质的量。

$SMTR (g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}) = \text{运转的干物质量} / [\text{韧皮部(筛管)横切面积} \times \text{时间}]$
或 $SMTR (g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}) = \text{运输速度} \times \text{运转物浓度}$

其中：运输速度以 $cm \cdot h^{-1}$ 、运转物浓度以 $g \cdot cm^{-3}$ 表示。

➤如马铃薯块茎与植株地上部由韧皮部横切面为 $0.004 cm^2$ 的地下蔓相连，块茎在50d内增重230g，块茎含水量为75%，则此株马铃薯同化物运输的比集转运速率为：

$$SMTR = 230 \times (1 - 75\%) / (0.004 \times 24 \times 50) \approx 12 (g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1})$$

➤多数植物韧皮部的SMTR为 $1 \sim 13 g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$ ，最高可达 $200 g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$ 。筛管分子横切面一般占整个韧皮部横切面的20%，上述筛管的SMTR为 $60 g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$ 。

§ 2 有机物运输的机理

一. 有机物在源端的装载

1. 装载途径
2. 装载机理

二. 有机物在库端的卸出

1. 卸出途径
2. 卸出机理

三. 有机物在韧皮部运输的机制

有机物在源端的装载



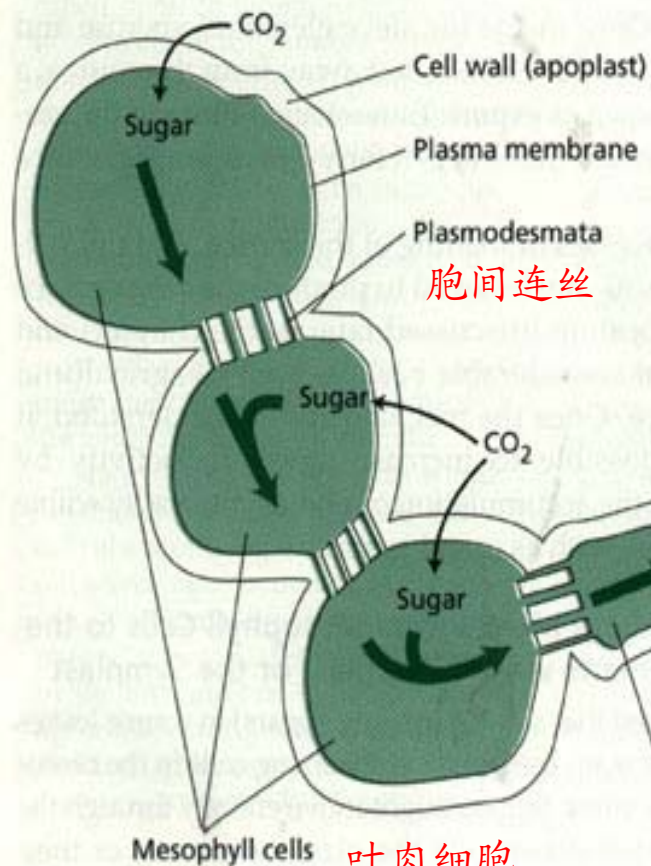
两条装载途径

①共质体途径：胞间连丝→伴胞→筛管

★ ②交替途径：叶肉细胞→质外体→伴胞→筛管分子（共质体—

质外体—共质体途径）

韧皮部运输:同化物向韧皮部的 的装载过程

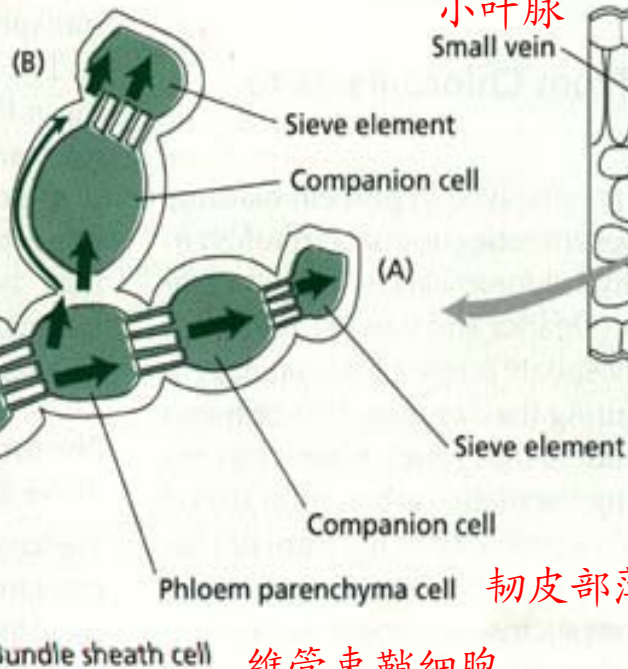


质膜

胞间连丝

叶肉细胞

ments from the apoplast. Sugars loaded into the companion cells are thought to move through plasmodesmata into the sieve elements. Note that this figure is only schematic. The actual structure of a source leaf of a C₄ plant, such as corn, is quite different from that of a C₃ plant, such as sugar beet.



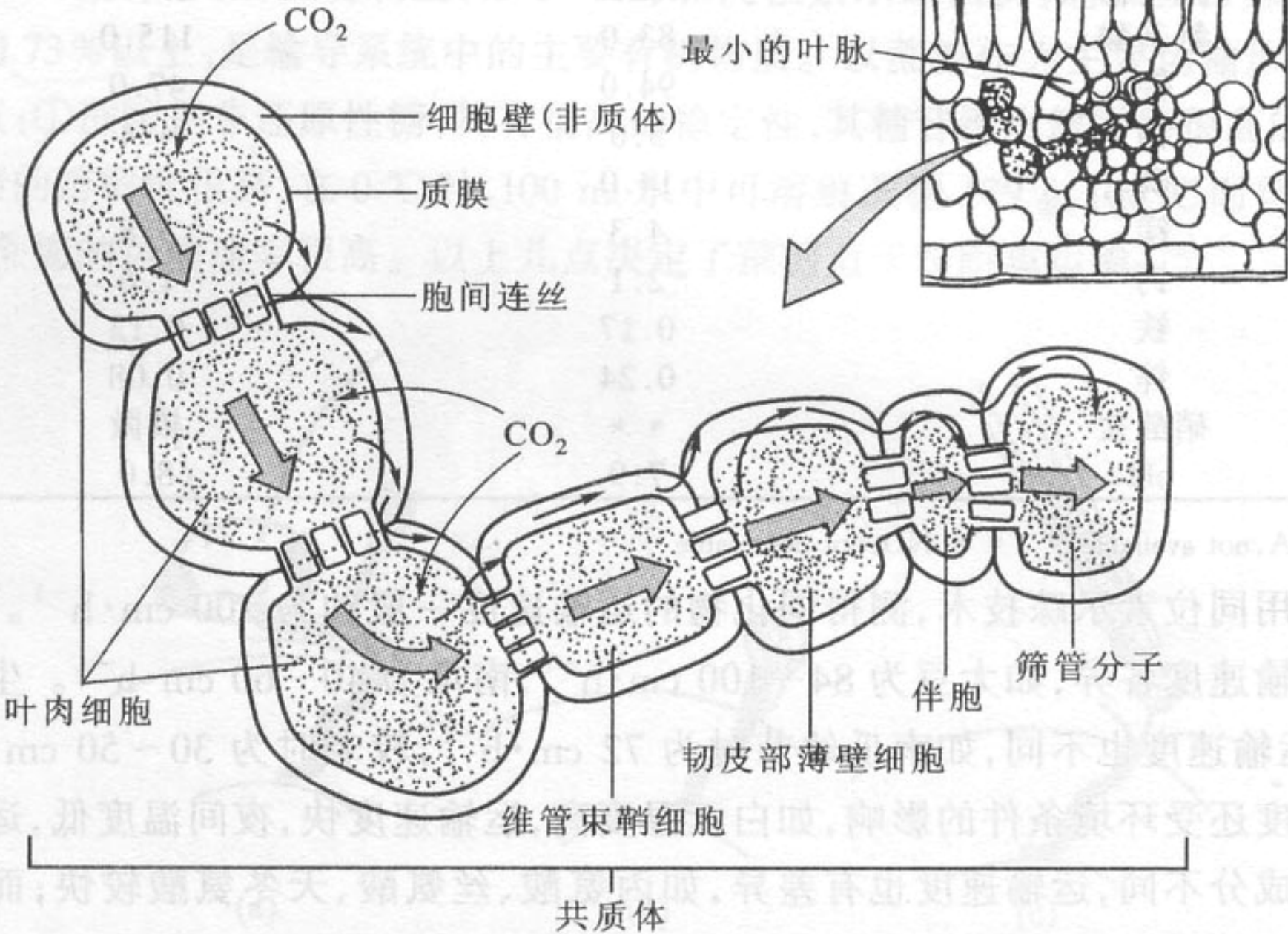
小叶脉

Small vein

韧皮部薄壁细胞

维管束鞘细胞

源叶中韧皮部装载途径



2. 装载机理

是一个主动的分泌过程，受载体调节

装载特点：

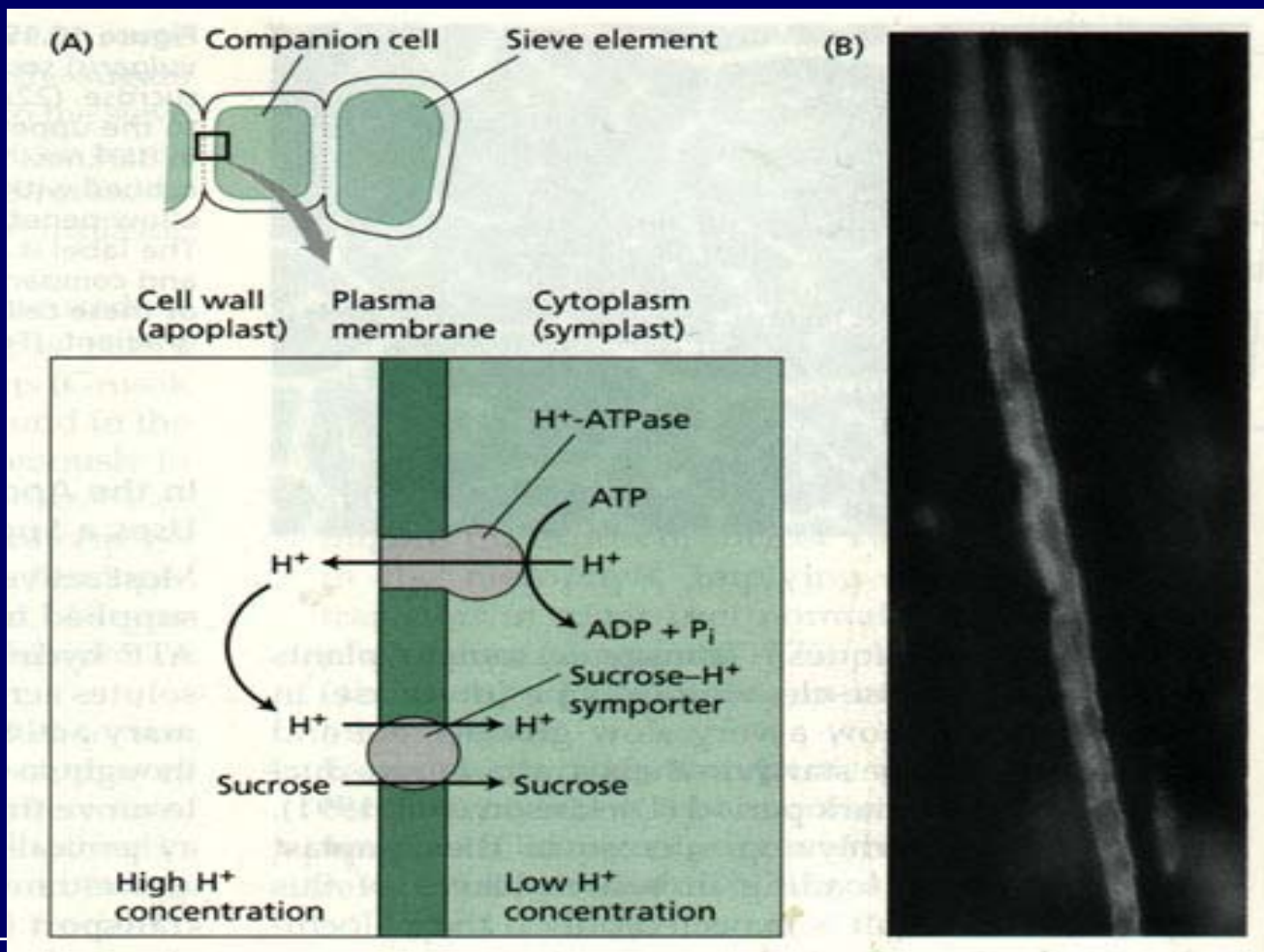
①逆浓度梯度进行

②需能过程，和 H^+ 运输相伴随

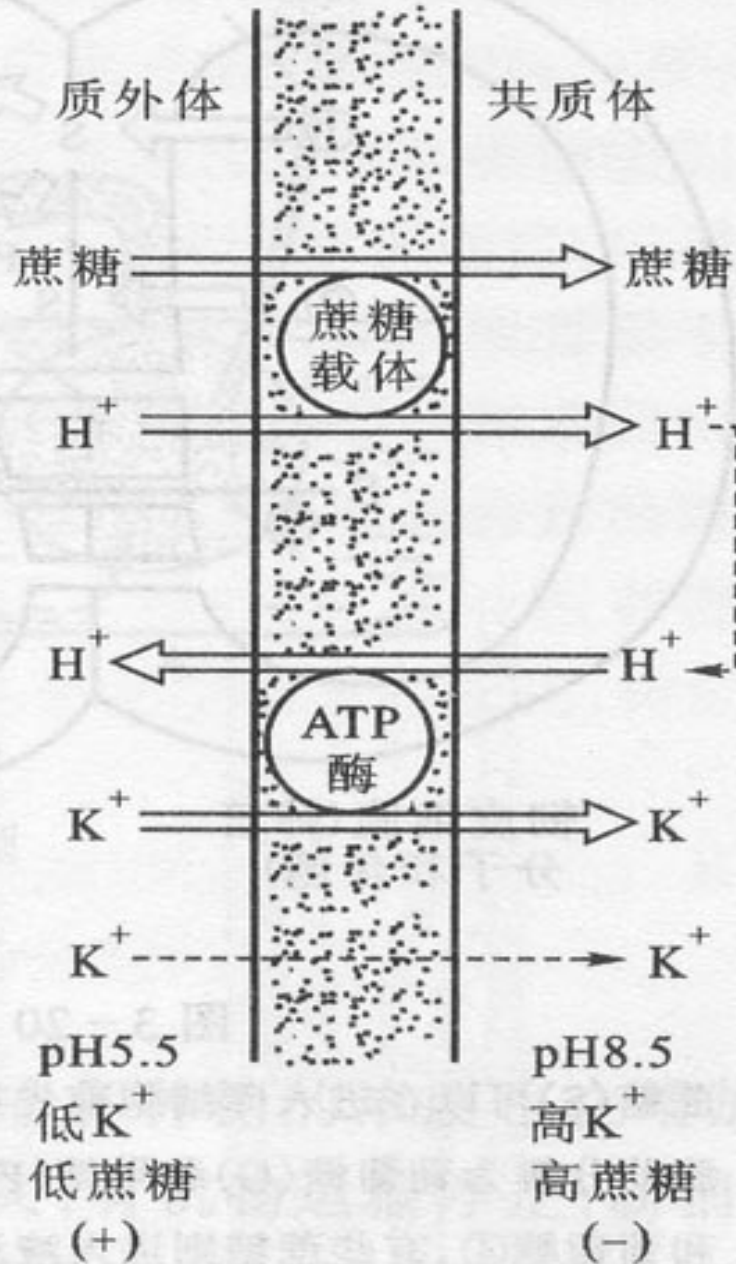
糖— H^+ 协同运输模型

③具有选择性

蔗糖向韧皮部的装载是受载体调节的 主动运输过程



筛管分子
伴胞膜



蔗糖在韧皮部装载示意图

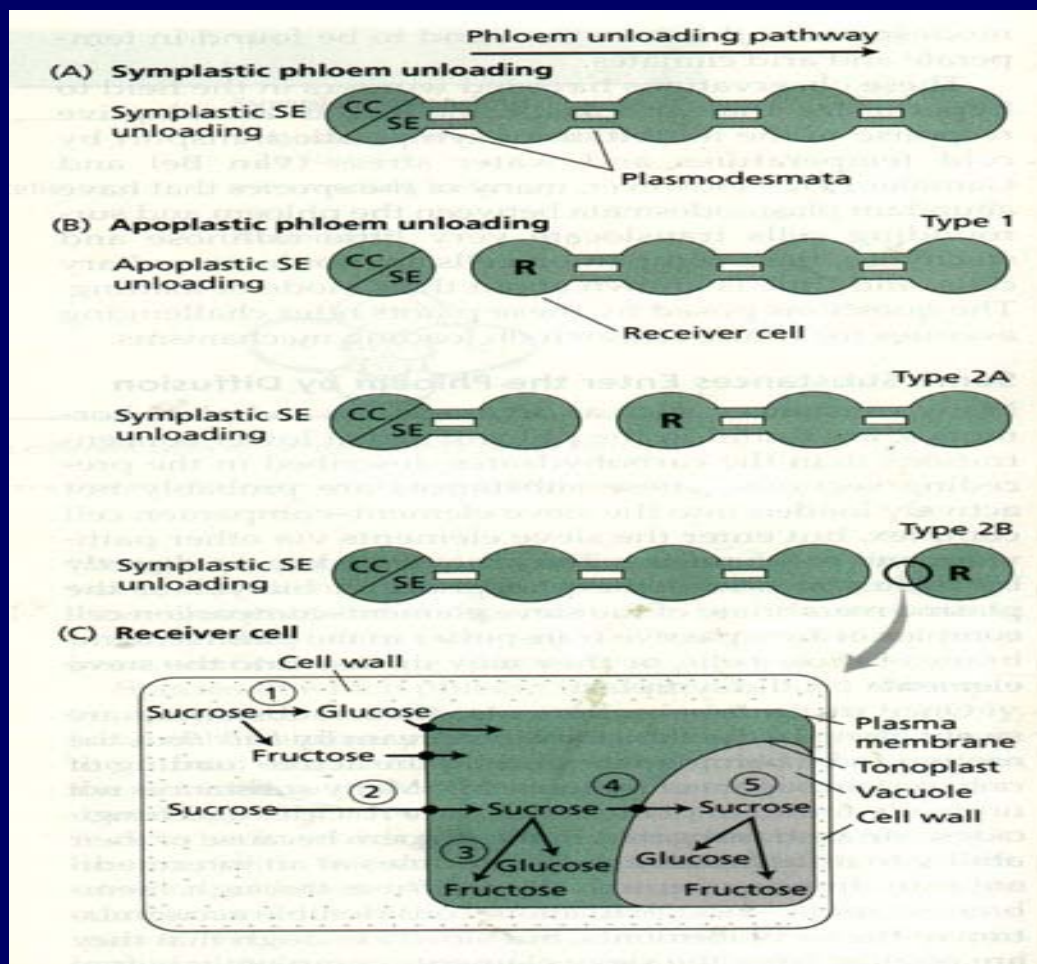
糖—H⁺ 协同运输模型

筛管外
[H⁺] 高
pH5.5

筛管内
[H⁺] 低
pH8.5

韧皮部运输:同化物(蔗糖)从韧皮部卸载

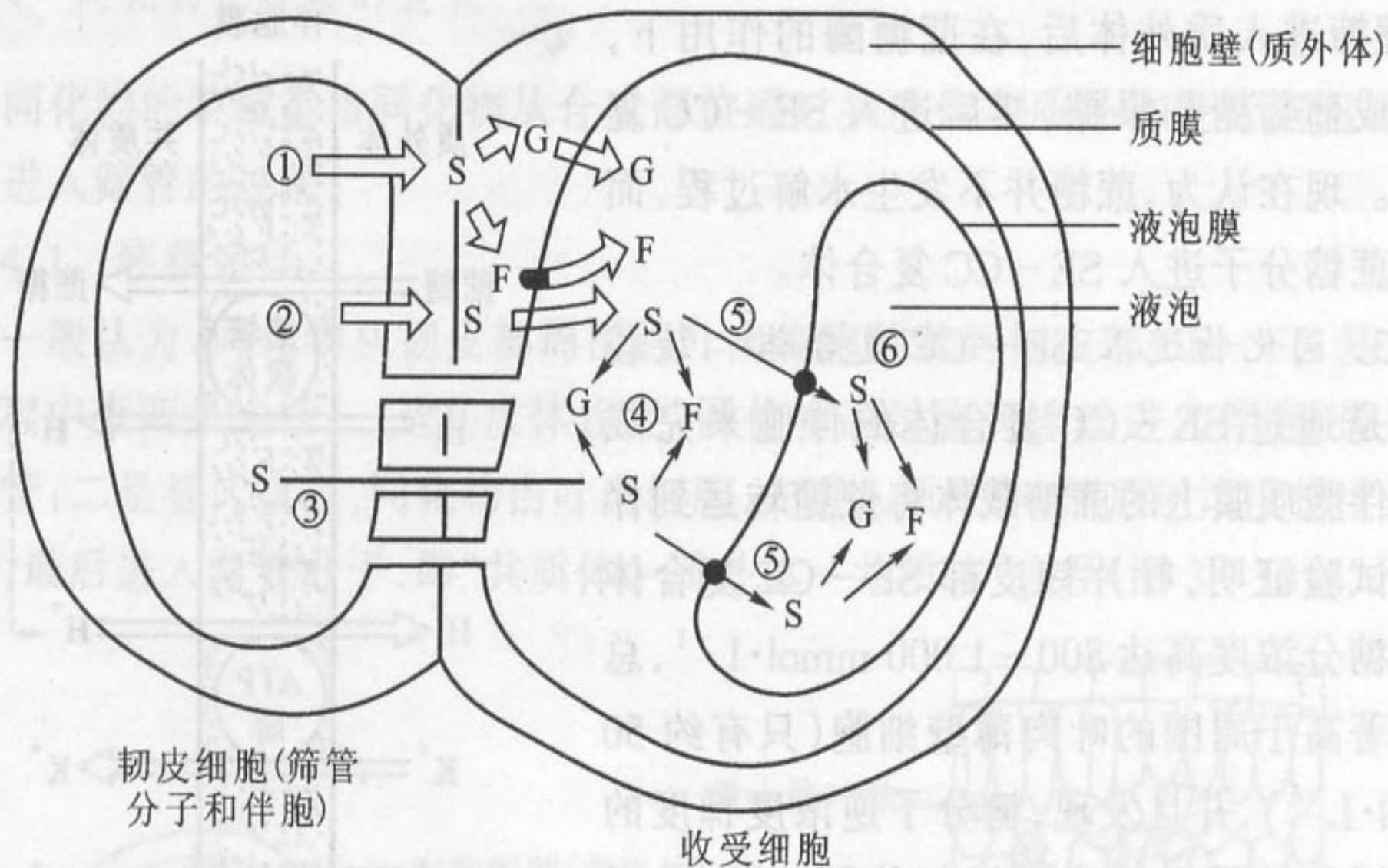
--不同植物的卸载方式有差异



有机物在库端的卸出：卸出途径

两条途径

- ①质外体途径，卸出到贮藏器官或生殖器官时
(不存在胞间连丝)
- ②共质体途径，通过胞间连丝→接受细胞，卸到
营养库(根和嫩叶)



蔗糖卸出到库组织的可能途径

2. 卸出机理

两种观点

- ①质外体中蔗糖，同 H^+ 协同运转，机制与装载一样，是一个主动过程。
- ②共质体中蔗糖，借助筛管与库细胞的糖浓度差将同化物卸出，是一个被动过程。

有机物在韧皮部运输的机制

压力流动学说

德国植物学家明希 (Münch), 1930年提出

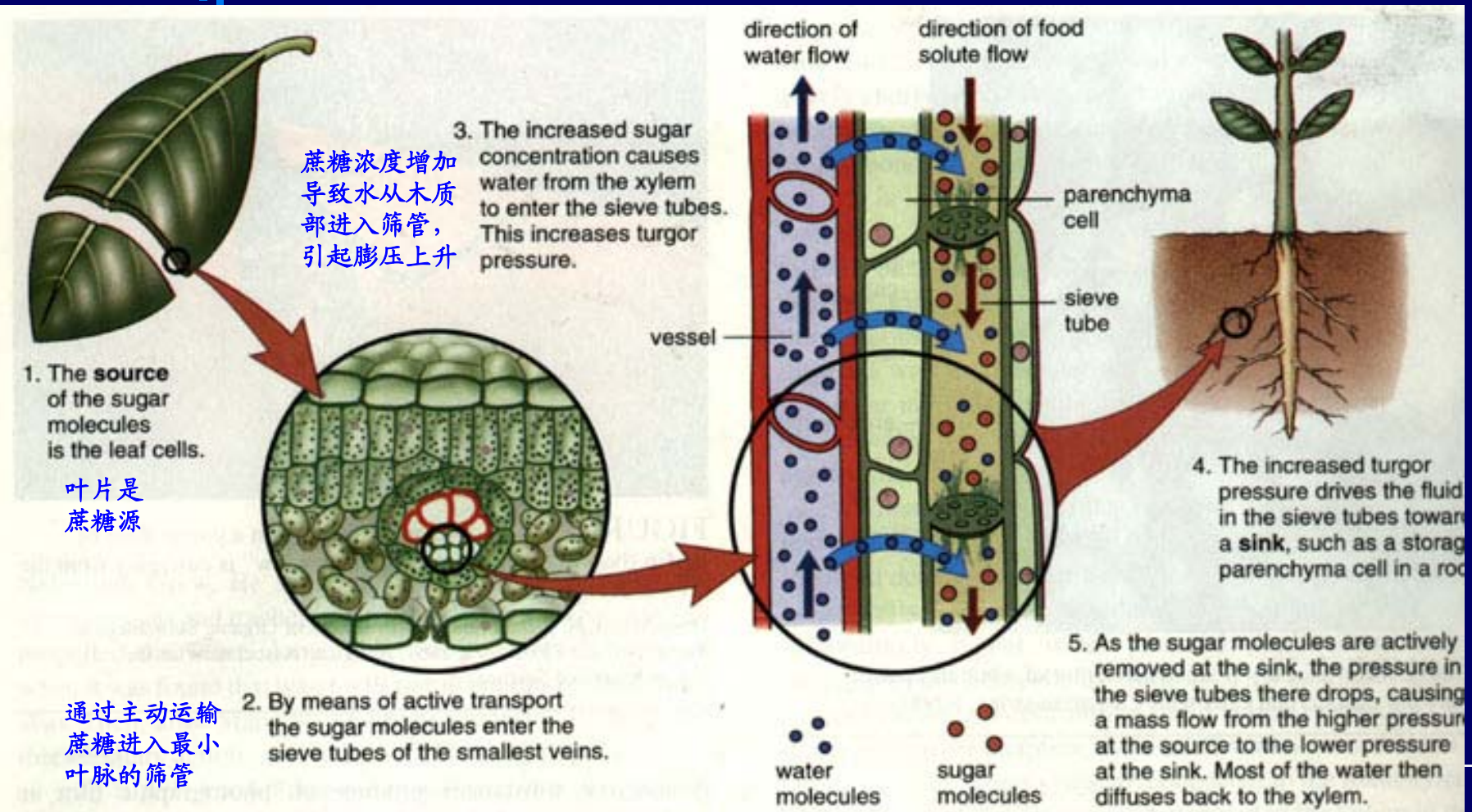
要点:

同化物在SE—CC复合体内随着液流的流动而移动, 而液流的流动是由于源库两端的压力势差而引起的。

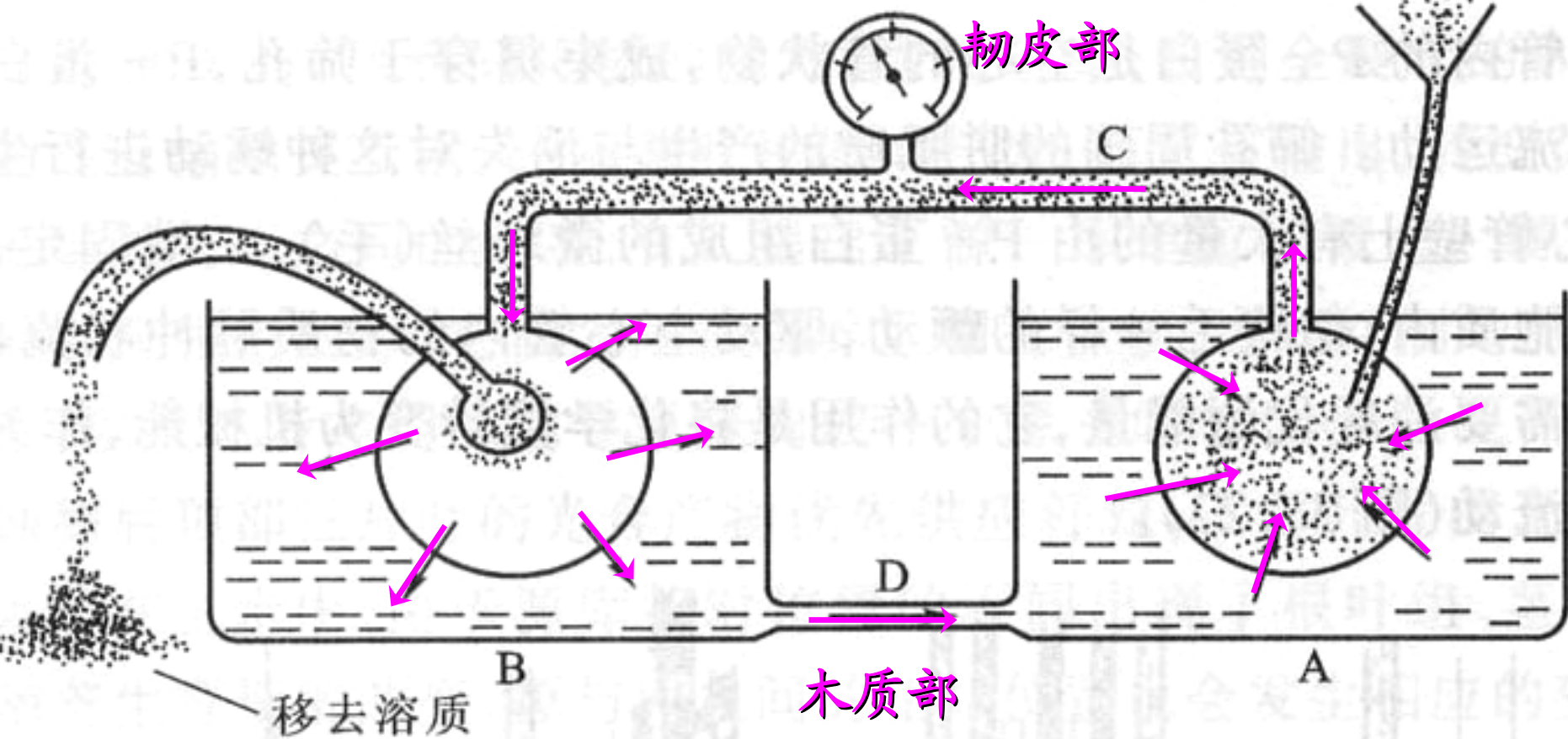


概念

韧皮部运输:同化物在韧皮部 中的运输机理-压力流学说



加入溶质



库端

源端

支持依据:

- ①筛管接近源库两端存在压力势差。
- ②蚜虫吮刺法证明筛管汁液的确存在正压力

不足:

- ①运输所需的压力势差要比筛管实际的压力差大得多
- ②很难解释双向运输
- ③实际上运输是消耗代谢能量的主动过程

§ 3 同化物的分配与调控

一. 代谢源和代谢库及相互关系

二. 同化物分配的规律

三. 光合产物分配与产量的关系

1. 影响同化物分配的三要素

2. 同化物分配与产量的关系

四. 有机物运输与分配的调控

1. 代谢调节

2. 激素调节

3. 环境因素对有机物运输的影响

一. 代谢源和代谢库及相互关系

概念

1. 代谢源(metabolic source)

是指能够制造并输出有机物的组织、器官或部位（提供同化物的器官），如：成熟的叶片。

2. 代谢库(metabolic sink)

是指消耗或贮藏有机物的组织、器官或部位（接收利用同化物的器官），如：幼叶、根、茎、花、果实、种子、贮藏器官等。

3. 相互关系：库对源有依赖作用；库控制源的制造和输出。源库有时是可以相互转化的。



源-库关系

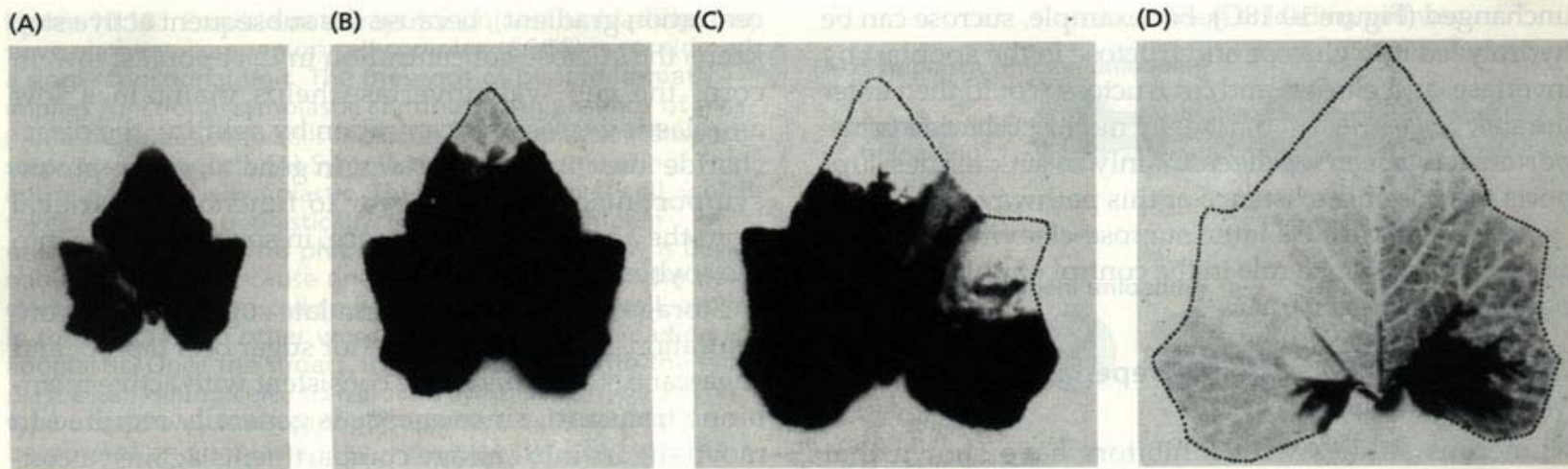
- 源是库的供应者，而库对源具有调节作用。库源两者相互依赖，相互制约。
- 源为库提供光合产物，控制输出的蔗糖浓度、时间以及装载蔗糖进入韧皮部的数量；而库能调节源中的蔗糖的输出速率和输出方向。
- 一般说来，充足的源有利于库潜势的发挥，接纳能力强的库则有利于源的维持。源和库内蔗糖浓度的高低直接调节同化物的运输和分配。源叶内高的蔗糖浓度短期内可促进同化物从源叶的输出速率，例如，短时期增加光强或提高 CO_2 浓度可提高源叶内蔗糖的浓度，从而加速同化物从这些叶片内的输出速率。但从长期看源叶内高的蔗糖浓度则抑制光合作用和蔗糖的合成。只有在库器官不断吸收与消耗蔗糖时，才能长期维持高的同化能力。

叶片库、源关系的转换



叶片在未展开时，属于库器官。展开到一定程度后，转变为源器官。

下图展示了一片叶在生长过程中，对老叶标记的 ^{14}C 同化物的积累过程。





二. 同化物分配的规律

1. 按源库单位进行分配

概念: 植物体内供应同化物的叶片（源）与接受该叶片同化物的组织、器官（库）以及连接它们之间的输导系统合称为源库单位。

2. 优先供应生长中心

3. 就近供应，同侧运输

4. 功能叶之间无同化物供应关系

5. 同化物的再分配与再利用



源-库单位

- 同化物从源器官向库器官的输出存在一定的区域化，即源器官合成的同化物优先向其临近的库器官输送。
 - 例1，在稻麦灌浆期，上层叶的同化物优先输往籽粒，下层叶的则优先向根系输送，而中部叶形成的同化物则既可向籽粒也可向根系输送。
 - 例2，玉米果穗生长所需的同化物主要由果穗叶和果穗以上的二叶提供。
- 通常把在同化物供求上有对应关系的源与库及其输导系统称为源-库单位(source-sink unit)。如菜豆某一复叶的光合同化物主要供给着生此叶的茎及其腋芽，则此功能叶与着生叶的茎及其腋芽组成一个源-库单位。

三、光合产物分配与产量的关系



1. 影响同化物分配的3 个因素

- ①**供应能力**—源的同化物能否输出以及输出的多少。“推力”
- ②**竞争能力**—库对同化物的吸引和“征调”的能力。“拉力”
- ③**运输能力**—联系直接、畅通，距离近，库得到的同化物就多。

三、光合产物分配与产量的关系



2. 同化物分配与产量的关系

$$\text{经济系数} = \text{经济产量} / \text{生物产量}$$

- (1) **源限制型**：源小库大，产量限制因素：源的供应能力小，结实率低，空壳率高。
- (2) **库限制型**：库小源大，产量限制因素：库的接纳能力小，结实率高且饱满，但粒数少，产量不高。
- (3) **源库互作型**：产量由源库协同调节，可塑性大。只要栽培措施得当，容易获得较高的产量。



四、有机物运输与分配的调控

1. 代谢调节

(1) 细胞内蔗糖浓度

< 阈值, 非运态;

> 阈值, 可运态;

K/Na比低, 利于淀粉→蔗糖, 输出率提高。

(2) 能量代谢

①作为直接的动力;

②通过提高膜透性而起作用。



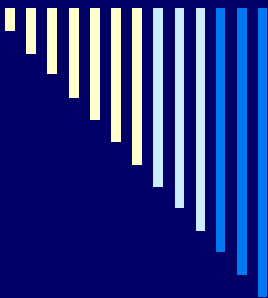
2. 激素调节

除乙烯外，其他内源激素（主要是IAA，GA，CTK）都有促进有机物运输与分配的效应。

根喂生长素与玉米素提高了光合产物向产量器官的分配比例。

(中国农业大学学报, 2001, 6(3): 21-25)

赤霉素能加速黄瓜功能叶片中光合产物的输出，使黄瓜植株各器官¹⁴C光合产物分配比例发生改变，由茎>果实>根转变为果实>茎>根



3. 环境因素对有机物运输的影响

(1) 矿质元素

几十年来，许多人研究了韧皮部与根系营养的关系，期望找出控制同化物在株内分配过程的手段。遗憾的是，很难区别开矿质元素对韧皮部运输的直接影响和它们的间接影响。



矿质元素-N

N: 过多: 体内Pr多、糖少。糖→营养体, 向籽粒分配减少;
过少: 功能叶早衰。

氮素对同化物运输的影响有两个方面:

一是在其它元素平衡时, 单一增施氮素会抑制同化物的外运;
许多试验表明, 增施N素会抑制同化物的外运, 特别是抑制同化物向生殖器官和贮藏器官的运输。如给水稻追施硫酸铵使同化物运出大大减少, 虽然这时的光合作用甚至略有提高。

□ N素过多抑制同化物运输的**可能原因**: 氮供应充分时, 叶片蛋白质合成会消耗大量同化物; 此外, 供氮多枝条和根的生长加强, 成为光合产物的积极需求者, 而使生殖器官和贮藏器官不能得到应有的光合产物。

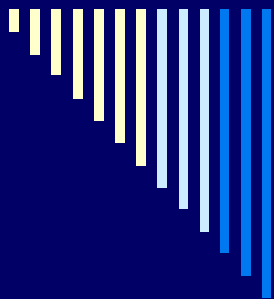
二是缺氮也会使叶片运出的同化物减少。



矿质元素-P

P: 促进运输 (Pi运转器)

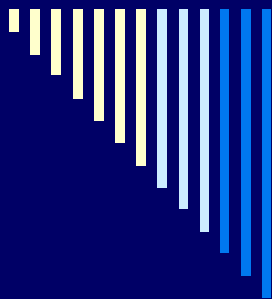
- P水平在同化物运输上，只是在P极缺或过多时才表现出来，P对同化物的影响不是专一的，而是通过参加广泛的新陈代谢反应实现的，其中包括韧皮部物质代谢的个别环节。
- 磷与同化物运输有关的两个功能是：
 - 参加糖的磷酸化作用
 - 参加ATP及其它磷酸核苷系统的能量传递。
- 缺磷初期，通常分生组织的活性受限制，从而同化物向分生组织运输减弱。进一步缺磷时，则涉及到细胞膜的磷脂部分，引起新陈代谢的空间结构的广泛破坏。



Pi转运蛋白

- 植物对于磷素营养的吸收及转运主要是通过不同家族的磷转运蛋白来进行的。
- 在外部介质严重缺磷的环境中，植物体自身会通过诱导或增强磷素转运蛋白基因的表达量提高其对根际和共生菌根菌丝磷素的吸收和利用，同时外界环境中的其他一些因素也会影响磷转运蛋白基因的表达调控。

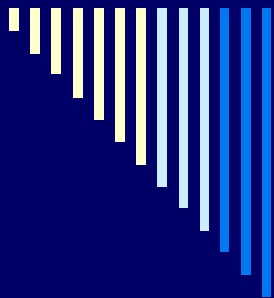
延伸阅读： 植物磷转运蛋白基因及其表达调控的研究进展--
--植物营养与肥料学报 2006 ,12 (4) :584-591



矿质元素-K

K: 促进库内糖→淀粉，维持源库两端的压力差，有利于运输。

- 钾素对韧皮部运输的影响与氮、磷相比是较直接的。它以某种方式促进糖由叶片向贮藏器官的运输。
- 借助于 ^{14}C 对多种作物进行的试验均指出，钾能使韧皮部中同化物运输加强。
- 已知在筛管成分中富含钾，因此不少人试图把它看作韧皮部运输机制本身的必需组成部分。钾的作用可能首先在于维持膜上的势差，这对于薄壁细胞之间的同化物横向交换特别重要。另外韧皮部从质外体装载中， H^+-K^+ 泵也离不开K的参与。

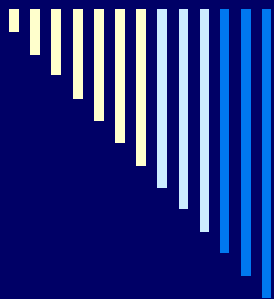


□ B: 促进糖的运输和合成。



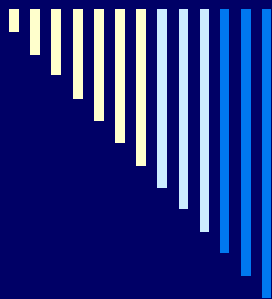
(2) 温度

- 在一定范围内，同化物运输速率随温度的升高而增大，直到最适温度，然后逐渐降低。对于许多植物来说，**韧皮部运输的适宜温度在22~25℃之间**。
- 影响运输方向：
 - 土温 > 气温，向根部分配较多；
 - 气温 > 土温，向顶部分配较多。
- **低温**降低运输的原因：
 - 一是降低了呼吸作用，从而减少了推动运输的有效能量；
 - 二是增加了筛管汁液的粘度，影响汁液流动速度。
- **昼夜温差**对同化物分配有明显影响。昼夜温差小时，同化物向籽粒分配会显著降低；昼夜温差大，夜间呼吸消耗少，穗粒重增大。



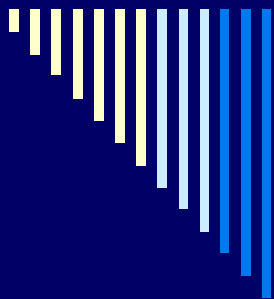
(3) 光

- 光通过光合作用影响到被运输的同化物数量以及运输过程中所需要的能量。
- 光对同化物由叶片外运也有影响。但光作为形成同化物的因素，**只是在叶片中光合产物含量很低的情况下才对外运产生影响**。而在通常的光合作用昼夜节律时，在光照充足的条件下同化物的水平比较高，以致光直接通过光合作用不能控制外运速度。在某些植物(大豆、紫苏、罌粟等)上甚至发现有相反的关系，短暂缺光时外运加强。



(4) 水分

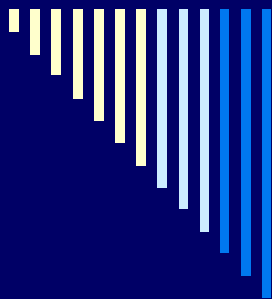
- 水分是影响同化物运输和分配的一个重要因素
- 在水分缺乏的条件下，随叶片水势的降低，植株的总生产率严重降低。其原因可能是：
 - (1) 光合作用减弱；
 - (2) 同化物在植株内的运输与分配不畅；
 - (3) 生长过程停止。
- 土壤总含水量减少引起植株各个器官和组织中的缺水程度不同。缺水越严重的器官，生长越缓慢，对同化物的需求越少，同化物的输入量也越少。因此，土壤缺水时，会造成同化物在各器官中的分配发生变化。
- 总之：水分缺乏一方面通过削弱生长和降低光合作用对同化物运输起间接作用，另一方面，通过减低膨压和减少薄壁细胞的能量水平直接影响韧皮部的运输。



(5)CO₂

□ 个体水平上:

- 总体而言，光合产物向根系的分配比例随CO₂浓度升高而增加。Rogers等(1996)综述了农作物光合产物分配对CO₂浓度升高的响应，结果发现59.5%的结论支持根冠比增加，37.5%的结果表明根冠比下降，另有3%的研究表明根冠比对CO₂浓度升高没有反应。
- CO₂浓度升高对光合产物分配的影响受体内N素和非结构性碳水化合物含量的共同控制。
 - CO₂浓度升高会降低植物各个器官的N含量，植物为确保养分的供应将增加光合产物向根系的分配比例。
 - CO₂浓度升高会增加植物叶片的淀粉含量，使叶片和根系之间产生膨压梯度，导致相对较多的光合产物向根系分配。
 - 在养分匮乏下这种影响较为明显，在养分充足的环境中，CO₂浓度升高不会改变植物的光合产物分配格局。



CO₂



□ 生态系统水平上:

- 养分和水分胁迫时, CO₂浓度升高会促使大多数生态系统的光合产物更多地分配到根系;
- 资源充足时, CO₂浓度升高对光合产物分配没有显著的影响

4. 库组织蔗糖裂解酶活力与同化物分配

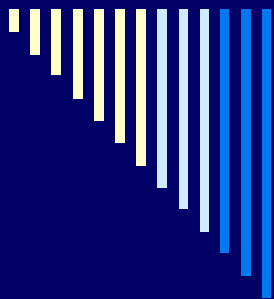


植物利用三种蔗糖裂解酶及其相应途径处理
输入库的蔗糖：

□ 酸性转化酶：存在于胞壁、液泡

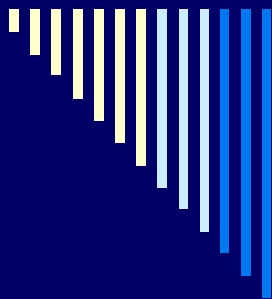
□ 碱性转化酶（中性转化酶）：存在于胞浆
蔗糖——葡萄糖+果糖

□ 蔗糖合酶（sucrose synthase）：存在于胞浆
蔗糖+UDP——UDPG+果糖



有机物分配机理

- 功能平衡假设
- 源汇关系假设
- 相关生长关系假设

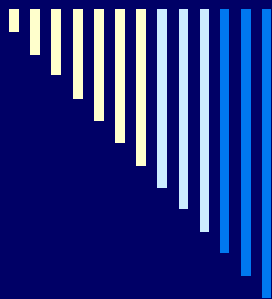


功能平衡假设

functional equilibrium hypothesis



- 该假说将植物分为根冠两部分，根的生长受冠部光合作用碳供应速率的限制，而冠的生长受根系对养分和水分吸收速率的限制。植物受到水分和养分胁迫时将增加光合产物向根系的分配以保证水分和养分的供应；当植物受到光照胁迫时通过增加光合产物向冠部的分配来促进光合作用。在此基础上，一些研究者对功能平衡假说进行了改进，提出了**最优分配理论**(optimal partitioning theory)和**协调理论**(coordination theory)。
 - **最优分配理论**认为，植物通过对光合产物的分配来获取光照、养分、水分和CO₂等资源以达到最大的生长速率。
 - **协调理论**认为，叶片对C的供应及根系对养分和水分的吸收二者之间的协调和平衡决定了植物光合产物的分配，环境因子发生变化后，植物会通过改变光合产物的分配来调整体内C和N的供应以达到平衡。

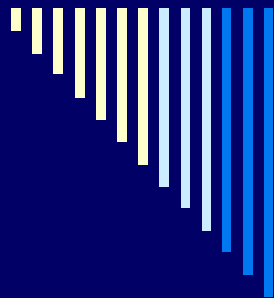


功能平衡假设

functional equilibrium hypothesis



- 功能平衡假说与最优分配理论能较好地反映环境因子对植物光合产物分配的影响。因此，很多研究者基于功能平衡假说构建植物光合产物分配模型，如普遍用于植物生长模型中的**目的模型**(teleonomic model)和**传输阻力模型** (transport resistance model) 等。建立的区域尺度的光合产物分配模型与全球尺度光合产物分配模型，已被耦合到很多陆地生态系统模型中。

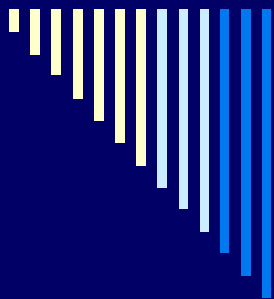


源汇关系假说

source-sink relationship hypothesis



- 植物光合产物分配由源的供应能力、汇的竞争能力及韧皮部对光合产物的传输能力等三方面所决定。同化物的供应遵循就近供给原则，利用 ^{14}C 同位素技术研究发现，顶部叶片会将光合产物分配给顶芽和幼叶，中部叶片将光合产物分配给茎，基部叶片将光合产物分配给基茎和根系，繁殖器官会从就近的叶片获取光合产物。
- 从机理上解释了植物光合产物向各器官的分配，同时可模拟光合产物向繁殖器官的分配。常被用于果树、农作物光合产物分配的模拟。如一些功能结构模型 (functional-structural models) GREENLAB和GRAAL模型得到了应用。



相关生长关系假说 allometric relationship

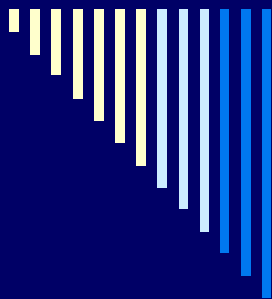


- 该假说认为植物体内生长速率和个体大小之间符合相关生长方程：

$$B = B_0 M^{3/4}$$

B: 相对生长速率, M: 个体大小, B_0 : 系数。

- 该假说反映了生物个体大小对其身体结构和生理过程的影响，进而反映种群、群落甚至更大尺度上的许多生态特征。



相关生长关系假说

allometric relationship



- 基于该假说提出的相关生长关系模型认为：植物体内存在一个“普遍”的生物量分配模式，并假定植物是由根、茎和叶3个功能部分组成，同时满足以下3个假设： 1)茎和根的容重在个体发育过程中保持不变； 2)茎和根的有效截水面积相同； 3)根的长度和茎的长度成正比。
- 相关生长关系体现了生物量在植物体各器官之间的分配关系，并且相关指数与群落组成或环境条件等关系不大。这表明：尽管在进化中出现了物种和生活型等方面的多样性分化，但由于植物个体都遵循相似的最优化设计原则，使得生物量的基本分配模式并没有发生根本变化。