



普通高等教育农业部“十二五”规划教材

高级植物营养学

第2版

Gaoji Zhiwu Yingyangxue

● 李春俭 主编



中国农业大学出版社

ZHONGGUONONGYEDAXUE CHUBANSHE



23-2
普通高等教育农业部“十二五”规划教材

高级植物营养学

第2版

Gaoji Zhiwu Yingyangxue

● 李春俭 主编



中国农业大学出版社

ZHONGGUONONGYEDAXUE CHUBANSHE

内 容 简 介

本书为研究生高级植物营养学课程教材。全书系统阐述了矿质元素的基本作用和生理功能,土壤中的矿质元素如何到达根表,穿过质外体后跨膜运输进入根系,经长距离运输到达地上部,在地上部还原、同化并参与不同生理生化反应等基本概念和基础知识。此外,本书还具有以下特点:介绍了不同的植物生长介质和培养方法;补充了根系的结构和功能,以及影响根系生长的内外因素,这是正确理解植物吸收矿质养分的基础;引进了根际生物学的概念,重点介绍了根际过程和根际生物互作对土壤中矿质元素有效性及植物根系吸收养分的影响;植物在生长过程中不可避免地遭受各种非生物胁迫,近年来关于植物对不同非生物胁迫的适应性反应及可能的调节机制研究进展在书中有所反映;植物体内的矿质养分循环是植物正常生命活动的基本过程,这部分内容的介绍能够增加对植物冠根间关系的理解;植物营养分子生物学是近年来国内外发展最快的研究领域,也是本书重点介绍的内容之一。

本书可供植物营养学、土壤学、资源与环境科学、生物学、农学、林学和园艺等专业的高等院校师生及科技人员使用。

图书在版编目(CIP)数据

高级植物营养学/李春俭主编. —2版. —北京:中国农业大学出版社,2015.1
ISBN 978-7-5655-1152-3

I. ①高… II. ①李… III. ①植物营养-高等学校-教材 IV. ①Q945.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2014)第 295790 号

书 名 高级植物营养学 第2版

作 者 李春俭 主编

策划编辑 席 清

责任编辑 王艳欣 韩元凤

封面设计 郑 川

责任校对 王晓凤

出版发行 中国农业大学出版社

社 址 北京市海淀区圆明园西路2号

邮政编码 100193

电 话 发行部 010-62818525,8625

读者服务部 010-62732336

编辑部 010-62732617,2618

出版部 010-62733440

网 址 <http://www.cau.edu.cn/caup>

e-mail cbsszs@cau.edu.cn

经 销 新华书店

印 刷 涿州市星河印刷有限公司

版 次 2015年1月第2版 2015年1月第1次印刷

规 格 787×980 16开本 28印张 520千字 彩插3

定 价 56.00元

图书如有质量问题本社发行部负责调换

第2版编写人员

主 编 李春俭

编 者 (以姓名拼音为序)

冯 固 李 隆 米国华 苏德纯

张俊伶 邹春琴 左元梅

第2版前言

2013年,《高级植物营养学》入选普通高等教育农业部“十二五”规划教材。为了能够补充近年来植物营养领域研究的新进展,对教材做了修订和更新。新版书的结构没有变动,各章节也基本保持不变。但每章的内容有了不同程度的变化,更新了部分图、表及参考文献。第十章和第十一章标题分别由原来的“根际生物对话”和“环境胁迫”改为“根际生物学”和“植物对环境胁迫的适应性”。

新版书由李春俭主编,并负责全书的校稿。参加本书第1版编写的部分教师继续对教材的修订和更新做出了贡献:米国华参加了第四章、第六章和第九章的编写;邹春琴参与了第六章的编写;左元梅参与了第九章和第十章的编写;李隆参加了第十章的编写;冯固参加了第十一章的编写。

编者

2014年10月于中国农业大学资源与环境学院

第1版前言

近年来,国内外植物营养学领域的研究迅猛发展。植物营养学研究不仅仅是为了回答与植物营养相关的基本科学问题和进行科学探索,其研究成果可以直接服务于高产高效农业生产,并指导农业可持续发展和生态环境保护,具有重要意义。

编者多年从事植物营养学基础研究和应用基础研究,并长期承担研究生高级植物营养学课程讲授,感觉到研究生在课程学习过程中需要一本内容丰富的教材,在学位论文工作中需要一本好的参考书。研究生教材不仅应介绍植物营养学的基本知识、理论以及经典的研究成果,更应该引进植物营养学新的研究方法、研究进展和理念,以期开阔视野,对研究生的创新性研究有所启迪。本书正是在这一背景和指导思想下,浓缩多年的教学素材,并总结近年来国内外植物营养学领域的研究进展,历经近两年时间编写而成的。

本书由李春俭主编,并负责全书的统稿。苏德纯参与了第一章的编写;张俊伶参与了第三章和第十章的编写;米国华参与了第四章、第六章、第八章和第九章的编写;邹春琴参与了第六章的编写;左元梅参与了第九章和第十章的编写;李隆参与了第十章的编写;冯固参与了第十一章的编写。

本书的出版,希望能够有助于植物营养学科及相关学科研究生的学习,也能够对研究生和相关研究人员的科研工作有所启发和帮助。尽管编者在本书的编写过程中尽了最大努力,但在内容、图表和文字方面难免有欠妥之处,敬请读者及各位同行指正。

编者

2008年11月

目 录

第一章 植物生长介质	(1)
第一节 陆生植物的生长介质——土壤	(1)
第二节 土壤中养分的迁移和有效性	(5)
第三节 植物的生长介质	(12)
第二章 植物的根系	(16)
第一节 根系的形态及其在土壤中的分布	(16)
第二节 根系的结构	(19)
第三节 排根、根瘤与菌根	(31)
第四节 根系生长及其影响因素	(34)
第三章 根际	(56)
第一节 根际范围	(57)
第二节 根际化学变化	(58)
第三节 根际微生物	(67)
第四节 根际物理过程	(68)
第五节 根鞘的形成及其功能	(68)
第四章 水分及矿质养分吸收	(72)
第一节 质外体和细胞壁	(72)
第二节 质膜的结构和功能	(76)
第三节 跨膜运输	(79)
第四节 沿根轴对离子和水分的吸收	(92)
第五节 养分吸收的影响因素	(93)
第五章 矿质养分的运输及其循环	(107)
第一节 水分与离子在根中的径向运输	(107)
第二节 木质部长距离运输	(113)
第三节 韧皮部运输	(126)
第四节 植物体内的养分循环	(146)

第五节 矿质养分的再利用	(155)
第六章 矿质元素及其生理作用	(159)
第一节 必需元素及其分类	(159)
第二节 大量元素	(162)
第三节 微量元素	(205)
第四节 有益元素	(242)
第七章 缺素症状与营养诊断	(253)
第一节 营养失调的外观诊断	(253)
第二节 植株诊断	(257)
第八章 植物对矿质元素胁迫的形态、生理适应性反应及其调节	(264)
第一节 植物根系对缺氮胁迫的适应性反应及其调节	(264)
第二节 植物对缺磷胁迫的适应性反应及其调节	(273)
第三节 植物对缺铁胁迫的适应性反应及其调节	(280)
第四节 植物对铝毒的适应性反应	(283)
第九章 植物营养分子生物学	(289)
第一节 氮素吸收与运输的分子生物学	(289)
第二节 磷吸收的分子机制	(294)
第三节 钾吸收的分子机制	(296)
第四节 硫吸收与同化的分子机制	(301)
第五节 铁吸收与同化的分子机制	(304)
第六节 锌及其他金属转运蛋白	(314)
第七节 质子泵	(317)
第八节 水通道蛋白	(317)
第九节 根瘤固氮相关的养分跨膜运输基因	(318)
第十章 根际生物学	(323)
第一节 根际对话及其对植物生长的影响	(323)
第二节 生物固氮	(324)
第三节 菌根	(341)
第四节 非侵染性根际微生物	(349)
第五节 植物根系间的相互作用	(352)

第十一章 植物对环境胁迫的适应性·····	(356)
第一节 植物的进化与适应·····	(356)
第二节 矿质营养的遗传基础和养分效率·····	(358)
第三节 矿质元素胁迫·····	(361)
第四节 氧化胁迫·····	(385)
第五节 水分胁迫·····	(387)
参考文献·····	(396)

第一章 植物生长介质

绿色植物生长除需要光照、热量、空气、水分和养分 5 个基本要素外,还需要有生长介质。植物能立足自然界,能经受风雨的袭击,不倒伏,是由于根系生长在土壤中,获得土壤机械支撑之故。土壤是陆生植物生长的介质,水体则是水生浮游植物的生长介质。

第一节 陆生植物的生长介质——土壤

土壤学家将土壤定义为:土壤是地球表面生物、气候、母质、地形、时间等因素综合作用下形成的能够生长植物、具有生态环境调控功能、处于永恒变化中的矿物质与有机质的疏松混合物。简单地说,土壤就是地球表面能够生长植物的疏松表层。它是绿色植物生长的重要介质,也是农业最基本的生产资料。在人类赖以生存的物质资料中,人类消耗的约 80% 以上的热量、75% 以上的蛋白质和大部分的纤维都来自土壤。

一、土壤的基本构成

土壤是由固相、液相和气相 3 相物质构成的。土壤固相是土壤的骨架,主要由土壤矿物质、有机质及生物体组成。土壤的固相也称为土壤基质(soil matrix),它是一个分散和多孔体系。土壤液相是指土壤水分,实际上是溶液。土壤气相是指存在于土壤中的各种气体。图 1-1 为土壤基本物质组成示意图。

每一类土壤都有其特殊的基质特征。土壤基质中各级粗细土粒的数量和比例,称为土壤的粒径分布或土壤的机械组成。土壤基质特征是土壤成土过程的产物,是物质和能量在土壤中保持和运动的基础。

二、土壤的基本物理性质与植物生长

土壤容重(soil bulk density):指单位容积的原状土壤的干重,单位为 g/cm^3 。土壤容重可作为表示土壤松紧程度的一项指标。疏松的土壤容重小,紧实的土壤则容重大。土壤的松紧状况直接影响植物根系的生长和发育。过松的土壤使植物根系难以扎稳,过紧的土壤对根系生长穿插的阻碍作用很大。植物根系在容重为

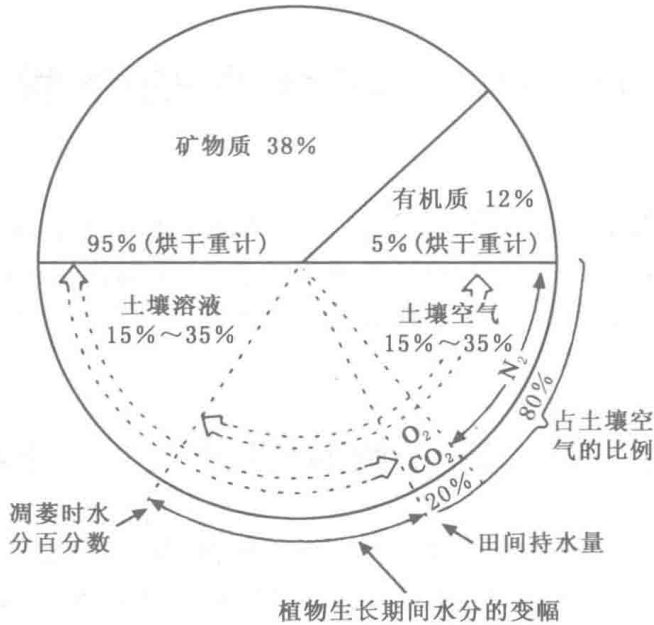


图 1-1 土壤基本物质组成示意图。(引自吕贻忠,李保国,2006)

1.3~1.4 g/cm³ 的土壤中容易生长。黏质土容重在 1.5~1.6 g/cm³ 时,轻质土在 1.7~1.8 g/cm³ 时,植物根系就很难扎进去。

土壤孔隙度(soil porosity):指单位土壤容积内各种大小孔隙所占百分数,也是反映土壤松紧程度的一项重要指标。土壤松紧程度与土壤容重、孔隙度的关系见表 1-1。植物的幼根粗细不同,例如冬小麦的种子根直径为 0.39~0.45 mm,一级侧根直径为 0.32~0.37 mm,二级侧根直径为 0.30~0.37 mm,根毛的直径为 8~12 μm。玉米、豌豆等大粒种子的幼根则比小麦粗很多。土壤中有大小合适的孔隙,根就能长进去,如果没有孔,但土壤疏松,根也能在土壤中生长。

表 1-1 容重、孔隙度与土壤松紧程度的关系。(引自吕贻忠,李保国,2006)

土壤松紧程度	容重(g/cm ³)	孔隙度(%)
最松	<1.00	>60
松	1.00~1.14	60~56
适合	1.14~1.26	56~52
稍紧	1.26~1.30	52~50
紧	>1.30	<50

土壤结构(soil structure):土壤结构一般定义为土壤中土粒的排列和组织。土壤结构大致可分为3类,即单粒的、大块的和团粒的。由于自然界中土粒的排列极其复杂,很难用简单的几何特征说明,因而没有直接测定土壤结构的实际方法。土壤结构包含两方面的含义:一是指各种不同结构体的形态特征,如土团、土块、土片等土壤实体,这些不同形态的结构体在土壤中的存在状况影响土壤的孔隙状况和土壤肥力;二是泛指具有调节土壤物理性质的“结构性”。

根系在土壤中生长受土壤松紧、干湿及肥力高低的影响。土壤基质对根系生长穿插有阻碍作用。除了土壤裂隙及大孔隙(如蚯蚓通道)可以直接提供给根系生长的通道外,当土壤比较紧实时,土壤容重增加,大孔隙数量减少,根系所必需的使土粒变形并取代土粒位置的能力很易受到限制,根系伸长速率也就随之下降。在一定土壤容重条件下,土壤干燥可增加机械阻力。因为干燥后的土壤颗粒移动性下降,使土壤颗粒变形并取代其位置的力量要加大,这就相应地阻碍了根的伸长。

土壤中包含有5个主要成分:矿物质、含有溶质的水分(土壤溶液)、气体、土壤生物和有机质(Epstein和Bloom,2005)。在不同类型土壤中及不同环境条件下,5种成分所占的比例变化很大。土壤矿物质主要由铝氧化物和硅氧化物组成。土壤有机质含有束缚态氨基、羧基和羟基。这些矿物质和有机质在土壤颗粒表面形成带有负电荷的基团。土壤颗粒越小,单位体积中的土壤颗粒越多,带有负电荷基团的表面积越大,土壤与带有正电荷的离子(阳离子交换系数)或水分的相互作用越强烈。土壤粒径是土壤的一个重要特征,可以根据土壤颗粒大小对土壤进行分类(表1-2)。

表1-2 不同类型土壤特征。(引自 Epstein和Bloom,2005)

土壤	粒径 (μm)	表面积 (m^2/g)	形状	黏合力	吸胀能力	阳离子交换量 ($\text{meq}/100\text{g}$) ^a
粗沙	2 000~200	<1	球形	忽略	忽略	<3
细沙	200~20	1~10	球形	忽略	忽略	3~7
粉沙	20~2	10~100	不规则球形	低	低	6~12
黏粒 ^b						
高岭石	5~0.1	5~20	六方晶体	低	低	3~15
伊利石	2~0.1	100~200	不规则片状	中	中	15~40
蒙脱石	1~0.01	700~800	不规则片状	高	高	80~100

^a meq/100 g 表示每 100 g 土壤中的电荷毫克当量;^b 高岭石、伊利石和蒙脱石是硅黏粒的 3 种主要类型。

通过土表可溶性盐的溶解和结合在土表的离子与土壤溶液中离子的交换过程,土壤不断地将矿质元素从固相释放到土壤溶液中。矿质阳离子如 NH_4^+ 和 K^+ 可以吸附在带有负电荷的无机和有机土壤颗粒表面,这对土壤肥力非常重要。被吸附的矿质阳离子不容易被水淋失,成为植物根系吸收有效的养分贮备。以这种方式吸附在土壤表面的阳离子可以被其他阳离子所代换,称为阳离子交换(图 1-2)。土壤能够吸附并被交换的阳离子量的多少称为阳离子交换量(cation exchange capacity, CEC)。阳离子交换量的多少取决于土壤类型(表 1-2)。阳离子交换量越大,表明该土壤的矿质养分贮备量越大。阳离子结合到土壤表面的强度按下列顺序增大:钠,铵,钾,镁,钙,质子。一般来说,土壤溶液中的主要阳离子是钾、钙、镁。钠在半干旱地区土壤中是主要阳离子,质子和铝在酸性土壤中是主要阳离子。土壤溶液中的阳离子可以自由地与那些吸附在固态阳离子交换复合体上的阳离子进行交换。在能够支持植物生长的土壤中,土壤溶液中也会有硝酸根、磷酸根、硫酸根和氯离子等阴离子的存在。由于这些离子在土壤溶液中以游离态存在,也需要有等量的阳离子存在。实际上,活跃生长的根系是“浸没”在含有各种矿质元素的稀释溶液中。

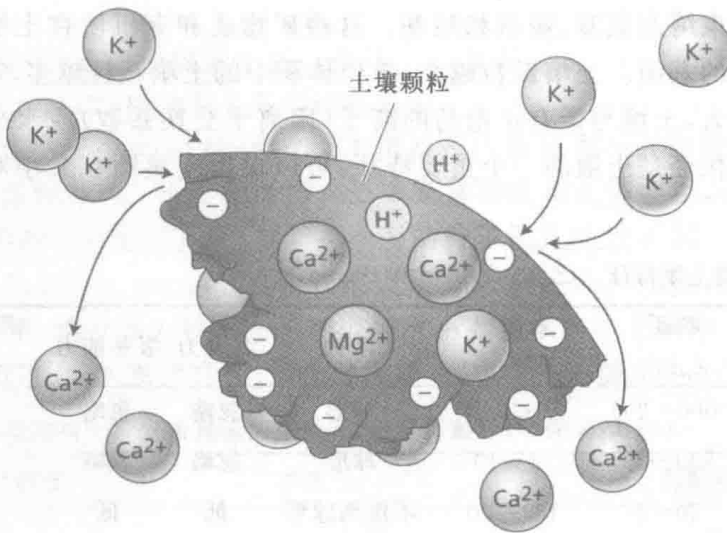


图 1-2 土壤颗粒表面阳离子交换原理。由于土壤颗粒表面带负电荷,阳离子结合在土壤颗粒表面。加入阳离子如 K^+ 能够将其他阳离子如 Ca^{2+} 从其结合位点上取代下来,使其能够被植物根系所吸收。(引自 Taiz 和 Zeiger, 2006)

矿质阴离子受土壤颗粒表面的负电荷排斥,所以与阳离子交换量相比,大多数农田土壤中的阴离子交换量很小。在阴离子中,硝酸根是游离的,因而易被水分淋失。磷(H_2PO_4^-)可以结合在含有铝或铁的土壤颗粒表面,因为带有正电荷的铁或铝(Fe^{2+} 、 Fe^{3+} 、 Al^{3+})带有羟基,可以与磷发生交换。结果磷被紧紧地结合,使其移动性和有效性受到限制,影响植物生长。

土壤溶液是陆生植物最重要的养分来源,是一种稀释的溶液。如果没有矿质元素不断地从土壤颗粒释放,或没有土壤微生物不断地分解有机质,土壤溶液很快就会被耗尽。例如,如果植物在土壤溶液中的磷浓度稳定地维持在 $30 \mu\text{mol/L}$ 的土壤中生长 6 周,根据在生长期末植物体的磷含量计算,土壤中的磷每天至少要更新 10 次(Stout 和 Overstreet, 1950)。

第二节 土壤中养分的迁移和有效性

一、土壤中的养分浓度

土壤不仅为陆生植物提供支撑,也为植物生长和发育提供水分和矿质养分。为保证生长,植物需要根系不断地从土壤中吸收水分和养分。植物吸收养分元素的数量取决于植物的养分需要和土壤养分的供应能力,也受与植物生长和土壤养分元素转化过程有关因素的影响。植物对养分元素种类和数量的需要主要受自身代谢过程的控制,与植物的种类和基因型有关。植物的这种养分需要称为植物内部养分需要。与此相对应,植物对介质中的养分也有一定的数量要求。这种数量要求称为植物外部养分需要。植物外部养分需要可以用养分的强度指标,即与满足植物的营养需要相对应的生长介质中养分的浓度来表示。因此,维持土壤溶液中一定的养分浓度对植物的生长是非常必要的。表 1-3 为耕地土壤溶液中矿质养分的年平均浓度。一般情况下,通气良好、pH 中性的土壤中钙、镁、硫的浓度很高,硝酸根的浓度也较高,而铵离子和磷酸根离子,特别是后者的浓度非常低。钾的浓度取决于黏粒含量和黏土矿物的组成。

Reisenauer(1966)调查了众多土壤溶液样品的化学组成(表 1-4),可以看到在许多样品中,大量阳离子和阴离子的浓度都在 $100 \text{ ppm}(0.01\%)$ 以下。

表 1-3 耕地土壤(淋溶土, pH 7.7)溶液(表层 0~20 cm)中矿质养分的年平均浓度。(根据 Peters(1990)的结果重新计算)

养分	年平均浓度	养分	年平均浓度
K	510	$\text{NO}_3^- - \text{N}$	3 100
Na	1 650	$\text{SO}_4^{2-} - \text{S}$	590
Mg	490	$\text{PO}_4^{3-} - \text{P}$	1.5
$\text{NH}_4^+ - \text{N}$	48	Zn	0.48
		Mn	0.002

表 1-4 土壤溶液中的矿质养分浓度。(Reisenauer, 1966)

元素 (样本量)	浓度 (ppm)	样本中所占 比例(%)	元素 (样本量)	浓度 (ppm)	样本中所占 比例(%)
K(155)	0~10	7.7	NO_3^- (879)	0~25	4.9
	11~20	11.0		26~50	14.3
	21~30	12.9		51~100	28.8
	31~40	12.9		101~150	32.2
	41~50	10.3		151~200	10.5
	51~60	7.7		201~300	2.7
	61~80	11.6		301~400	4.9
	81~100	10.3		401~500	1.0
	101~200	10.3		501~1 000	0.4
	>200	5.2		>1 000	0.4
Ca(979)	0~50	23.1	PO_4^{3-} (149)	0~0.030	25.0
	51~100	54.6		0.031~0.06	18.8
	101~200	8.1		0.061~0.10	16.8
	201~300	2.4		0.101~0.15	12.1
	301~400	1.9		0.151~0.20	2.7
	401~500	3.8		0.201~0.25	2.0
	501~600	1.8		0.251~0.30	4.0
	601~700	1.5		0.301~0.40	6.0
	701~800	0.9		0.401~0.50	4.0
	801~1 000	1.3		>0.50	8.1
	>1 000	0.4			

续表 1-4

元素 (样本量)	浓度 (ppm)	样本中所占 比例(%)	元素 (样本量)	浓度 (ppm)	样本中所占 比例(%)
Mg(337)	0~25	9.2	SO ₄ ²⁻ (693)	26~50	21.4
	0~25	16.5		26~50	40.1
	51~100	38.1		51~100	38.6
	101~200	25.2		101~200	3.2
	201~300	0.9		201~400	1.3
	301~500	0.6		401~500	0.1
	501~700	1.8		601~1 000	0.1
	701~1 000	0.0		1 001~2 000	0.3
	>1 000	2.4		>2 000	0.3

由于受土壤水分、土层深度、pH、阳离子交换量、氧化还原电位、土壤有机质含量、微生物活性、季节变化及施肥措施等因素的影响,土壤溶液中矿质养分的浓度变化很大。在高产、肥沃的耕地中,矿质养分的浓度,特别是氮和磷远远超过土壤的平均含量,并且常随肥料的施用而涨落(表 1-5)。

表 1-5 高产冬油菜地表层(0~20 cm)土壤溶液中养分浓度随时间的变化。(Barraclough, 1989)

养分	时 间		
	2月22日	3月28日 ^a	5月15日
NO ₃ ⁻ -N	620	11 300	1 843
NH ₄ ⁺ -N	29	1 100	<1
PO ₄ ³⁻ -P	14	14	10
K	91	202	183
Ca	1 106	5 258	1 558
Mg	34	84	52

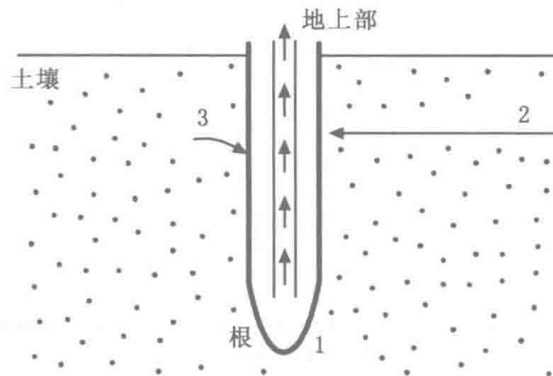
^a分别于2月25日和3月25日两次施用硝酸铵态氮 265 kg/hm²。

二、土壤中养分的迁移

根表与土壤溶液接触是根系吸收养分的前提。根系有两种方式接触土壤:一是根系生长到有养分存在的土壤区域;二是养分从土体迁移到根表。

根系截获的概念是1963年由Barber等提出的,用来描述不需要迁移就能够被根系吸收的那部分养分。当植物根系穿过土壤颗粒生长时,也就进入了表面吸附着有效养分的土壤黏粒空间。根系能够直接截获并吸收所接触到的有效养分。根系截获量的多少取决于三个方面:一是根系接触的土壤中有有效养分的数量多少;二是根容积占土壤容积的百分率(平均为耕层土壤容积的1%);三是整个土壤容积中孔隙的比例(平均为50%)。但主要取决于土壤容重。能够被生长的根系所截获的养分数量等于与根体积相当的土壤体积中的养分数量。根体积一般小于1%土壤体积,即使在根密度较大的农田表层土壤中也是如此。因此,根系截获所能提供给植物的养分少于土壤养分总量的1%。只有极少数例外,如在高钙土壤中,根系截获的钙量超过植物的需求(表1-6)。总之,根系截获对于养分吸收来说似乎并不重要。但一些元素在土壤中的移动性很低,如磷和微量元素。对于这些元素来说,根长密度(单位体积土壤中的根长)对根系吸收总量的贡献就很大(Barber,1995)。

除根系截获外,吸附在土壤颗粒表面的和存在于土壤溶液中的养分只有迁移到植物根表才能被植物根系吸收利用。养分在土壤中的运移包括质流和扩散两种方式(图1-3)。质流是由植物蒸腾作用所引起的土壤中水及溶于其中的养分向根表的运输。质流供应的养分量取决于土壤溶液的养分浓度及单位重量作物地上部器官蒸腾耗水的数量(即蒸腾系数,一般为300~600 L水/kg地上部干重)或每公顷作物的蒸腾量。扩散是养分运移到根表的第二种方式,其贡献大小可以根据有效扩散系数来计算。扩散量的计算比质流量要困难得多。扩散供应的养分量也可



1. 根系截获:根系容积取代土壤容积
 2. 质流:土体土壤溶液随水势梯度向根表迁移(由蒸腾驱动)
 3. 扩散:养分随浓度梯度迁移
- 土壤中的有效养分

图1-3 根系吸收土壤中矿质养分图解。(引自 Marschner,1995)