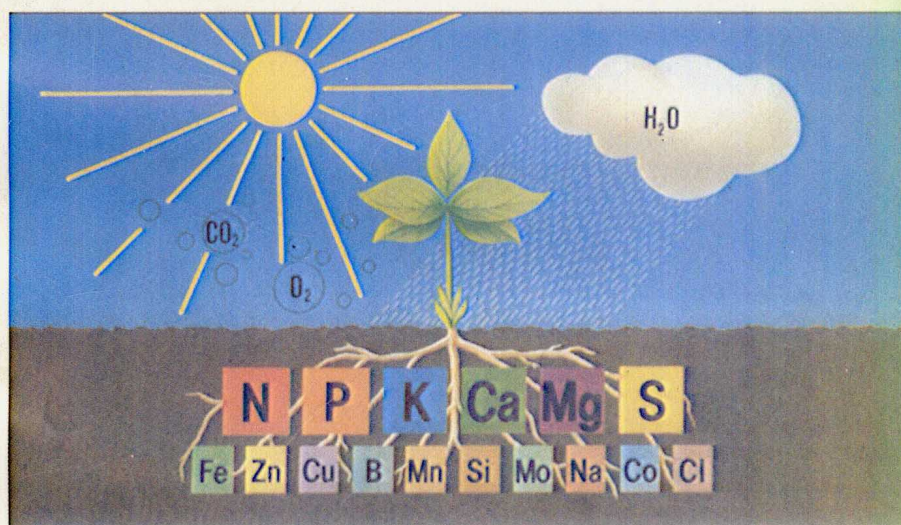


植物营养

生态生理学和遗传学

● 张福锁主编



● 中国科学技术出版社

植物营养的生态生理学和遗传学

张福锁 主编

中国科学技术出版社

• 北 京 •

(京)新登字 175 号

图书在版编目(CIP)数据

植物营养的生态生理学和遗传学/张福锁著. —北京:
中国科学技术出版社, 1993. 12

ISBN 7-5046-1110-7

I. 植…

II. 张…

III. ①植物营养-生态生理学 ②生态生理学-植物营养
③植物营养-生态遗传学-生态遗传学-植物营养

IV. Q945

中国科学技术出版社出版

北京海淀区白石桥路 32 号 邮政编码: 100081

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

北京丰华印刷厂印刷

※

开本: 850×1168 毫米 1/32 印张: 13 字数: 337 千字

1993 年 7 月第 1 版 1993 年 7 月第 1 次印刷

印数: 1—3000 册 定价: 13.00 元

内 容 简 介

本书以胁迫条件下植物营养特性的生态生理学和遗传学基础为主题,综合评述了植物对营养缺乏和毒害的适应机理,植物的有机营养、植物营养胁迫与病害、虫害的关系,植物营养的生态效应以及植物、杂草基因型差异与植物营养的关系等共十五章。全书内容系统丰富,可供植物、植物生理、植物遗传育种、植物生态、植物营养、园艺、农学、土壤和植物保护等专业有关科研单位和技术人员使用,也可供高等院校有关师生参考。

编写人员

- 主 编:张福锁 (北京农业大学植物营养系)
- 编写者:张福锁 (北京农业大学植物营养系)
(第一、三、四、五、七、八、十、十二章)
- 张西科 (北京农业大学植物营养系) (第一、十章)
- 严小龙 (华南农业大学土壤农业化学系) (第二章)
- 杨肖娥 (浙江农业大学土壤农业化学系) (第三章)
- 陈 清 (中国农业科学院原子能研究所) (第四章)
- 沈振国 (南京农业大学农学系) (第五章)
- 沈其荣 (南京农业大学土壤农业化学系) (第五、九章)
- 罗安程 (浙江农业大学土壤农业化学系) (第六章)
- 章永松 (浙江农业大学土壤农业化学系) (第六章)
- 王 珂 (浙江农业大学土壤农业化学系) (第七章)
- 高希武 (北京农业大学植保系) (第八章)
- 毛达如 (北京农业大学植物营养系) (第十章)
- 林咸永 (浙江农业大学土壤农业化学系) (第十一章)
- 王建林 (中国科学院南京土壤研究所) (第十一章)
- 周文龙 (广东省农科院土壤肥料研究所) (第十二章)
- 李晓林 (北京农业大学植物营养系) (第十二章)
- 王敬国 (北京农业大学植物营养系) (第十三章)
- 吴启堂 (华南农业大学土壤农业化学系) (第十四章)
- 由振国 (北京农业大学农学系) (第十五章)
- 刘全清 (陕西省洛南县土地管理局) (第三、十章)

前 言

植物营养学既是生物科学的组成部分,又是环境科学的重要内容之一。经典植物营养学在经历一百多年的发展过程中,不仅在理论上建立了完整的科学体系,而且在应用上为人类的生产和发展作出了卓越的贡献;现代植物营养学继承了经典植物营养学的基础理论和研究方法,并与其相关学科如土壤学、植物学、植物生理学、植物生物化学、植物病理学、植物生态学、微生物学、动物及人体营养学、植物遗传育种和现代生物技术等学科在多方面进行互相渗透,逐步形成了自己新的发展方向 and 重点。本书试图就这方面近年来的新进展作以评述。

编写本书的想法是在第三届全国青年土壤科学工作者学术讨论会期间由浙江农大、华南农大、南京农大、中科院南京土壤研究所和北京农大等单位十几位从事植物营养教学和研究的朋友酝酿而成的,主要目的是总结国内外植物营养生态生理和遗传学研究的新进展,为在我国开展这方面的综合研究工作提供资料。此后,又在南京详细讨论了写作提纲,经过大家的努力,终于于今年初完成初稿。在此,我们热忱地感谢北京农大、南京农大、华南农大、浙江农大和南京土壤所许多老师和作者的鼓励和指导。北京农大植物营养系陆景陵教授,植保系张元恩教授,生物学院张蜀秋副教授详细审阅和修改了部分章节,在此表示感谢。陕西省洛南县土地管理局刘全清从审稿、改稿到打印和编排,自始至终做了大量工作,在此谨致衷心感谢。同时也感谢国家自然科学基金会的资助和联邦德国经济合作署(GTZ)爱迪特博士(Dr. D. Albrecht)的支持。由于编者认识水平有限,书中缺点、错误和不足之处在所难免,请读者给以指正。

张福锁

1993年6月于北京

目 录

第一章	植物矿质营养的生理和遗传特性研究进展	(1)
	一、引言	(1)
	二、植物营养特性基因型差异的生理学特征	(2)
	三、植物营养特性基因型差异的遗传性及改良	(4)
第二章	植物营养性状的遗传学改良原理与应用	(14)
	一、引言	(14)
	二、植物营养性状的基因潜力	(15)
	三、植物营养性状的遗传控制	(17)
	四、植物营养性状基因型差异的生理生化基础	(20)
	五、植物营养性状的遗传学改良方法	(24)
	六、结语	(31)
第三章	植物适应氮、磷、钾营养胁迫机理的研究进展 ...	(36)
	一、引言	(36)
	二、植物适应氮营养胁迫的生理及遗传特性	(37)
	三、植物适应磷营养胁迫的生理及遗传特性	(53)
	四、植物适应钾营养胁迫的生理及其遗传特性	(63)
第四章	植物适应微量元素缺乏的机理	(77)
	一、引言	(77)
	二、缺铁	(81)
	三、缺铜	(96)
	四、缺锰	(100)
	五、缺硼	(104)
	六、缺锌	(106)

第五章	植物矿质营养与内源激素	(114)
	一、生长素(IAA)	(114)
	二、细胞分裂素(CYT)	(119)
	三、赤霉素(GA).....	(122)
	四、脱落酸(ABA)	(125)
	五、乙烯	(127)
	六、问题与展望	(130)
第六章	植物的有机营养	(138)
	一、植物对有机态氮的吸收	(138)
	二、植物对有机态磷的吸收	(145)
	三、结语	(147)
第七章	植物营养与病害	(150)
	一、植物抗病机理及其与植物营养的关系	(150)
	二、营养元素与病害	(159)
	三、防治病害的施肥对策	(170)
	四、展望	(174)
第八章	植物矿质营养胁迫对昆虫和螨类的影响	(179)
	一、植食性昆虫和螨类对寄主植物的适应性	(179)
	二、植物营养状况对虫害的调控	(181)
	三、昆虫对植物矿质营养胁迫的反应	(182)
	四、森林和农田生态系统中植物矿质营养胁迫 对昆虫的影响.....	(196)
	五、植物矿质营养胁迫对其抗虫性的影响	(197)
	六、植物矿质营养胁迫对其次生代谢产物的影响	(198)
第九章	作物耐盐性及其改良的土壤调控研究	(206)
	一、引言	(206)
	二、作物盐害机理	(207)
	三、作物耐盐的机理	(212)

	四、作物耐盐性改良的土壤调控	(224)
第十章	锰毒胁迫下植物的适应机制	(231)
	一、引言	(231)
	二、植物锰毒害的生理机制	(231)
	三、植物耐锰能力差异的生理机制	(236)
	四、耐锰植物品种的选育	(242)
	五、展望	(243)
第十一章	植物对铝毒胁迫的适应机制	(248)
	一、铝在植物营养中的作用	(248)
	二、铝对植物的毒害及其机理	(249)
	三、植物耐铝毒胁迫的机制	(264)
	四、铝毒的防治	(277)
	五、进一步研究的方向	(282)
第十二章	VA-菌根与植物矿质营养	(291)
	一、引言	(291)
	二、VA-菌根增加磷素吸收的机制	(291)
	三、VA-菌根对氮素营养的影响	(303)
	四、VA-菌根对其它营养元素吸收的影响	(305)
	五、结语	(307)
第十三章	根际微生物的植物基因型特征	(313)
	一、引言	(313)
	二、根际微生物的能源和碳源的植物基因型差异	(315)
	三、根际微生物区系的植物基因型差异	(322)
	四、根际微生物和寄主植物相互关系的专一性	(328)
第十四章	植物根系吸收养分的数学模型	
	联结土壤化学与植物营养的数量纽带	(342)
	一、引言	(342)

二、与植物营养联系起来的土壤化学模型	(342)
三、植物根系吸收的数学模型	(350)
四、展望	(360)

第十五章 杂草与作物间的基因型和表现型差异与

植物营养关系	(365)
一、杂草的定义及其在基因型和表现型上与作物的区别	(365)
二、杂草与作物之间基因型和表现型异同的进化关系根源	(379)
三、杂草与作物之间基因型和表现型异同的遗传关系根源	(384)
四、杂草与作物之间基因型和表现型异同的栽培关系根源	(385)
五、杂草与作物之间的碳素营养关系	(386)
六、杂草与作物之间的矿质营养关系	(388)
七、杂草与作物间的水分利用关系	(392)
八、杂草与作物间的光能利用关系	(394)

第一章 植物矿质营养的生理 和遗传特性研究进展

一、引 言

植物生产是人类赖以生存的条件之一,而植物生产本身又完全取决于植物的遗传特性和植物赖以生存的土壤和环境条件。不同作物之间,甚至同一作物的不同品种之间的营养特性相差很大。表 1 是不同作物在同一标准营养液中培养 20 天后地上部养分含

表 1 各种作物苗期地上部养分含量比较^[4]

(营养液养分浓度: P 10, K 80, Na 46, Ca 80, Mg 48,

Fe 2, Mn 1, Zn 0.2, Cu 0.01 mg/kg, 培养时间: 20 天)

作物	P	K	Na	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Cu
	%					mg/kg			
春 菊	—	5.01	1.46	0.64	0.42	153	134	82	9.1
叶用莴苣	—	3.92	0.30	0.80	0.61	259	264	98	7.4
辣 椒	—	3.41	0.07	1.09	0.74	145	102	44	4.1
番 茄	0.36	6.32	0.17	1.09	0.67	139	166	79	8.6
胡 萝 卜	—	3.93	0.41	1.39	0.79	173	240	89	8.5
大 豆	0.28	3.33	0.03	0.99	0.59	148	120	65	7.2
红 小 豆	0.68	3.65	0.04	1.07	0.72	331	317	97	5.7
豌 豆	—	3.07	0.11	0.66	0.37	157	109	80	7.3
白 菜	—	3.67	0.37	1.57	0.72	141	162	93	4.4
萝 卜	—	4.67	0.44	2.03	0.81	97	126	102	4.9
甜 菜	0.41	2.50	5.37	0.41	0.90	166	333	82	7.4
水 稻	0.28	2.75	0.05	0.37	0.30	295	504	78	21.2
小 麦	0.41	4.61	0.04	0.49	0.32	101	88	52	10.7
大 麦	0.51	—	—	—	—	93	63	48	7.5
玉 米	0.48	5.77	0.03	0.39	0.36	86	65	62	7.3
平 均 值	0.43	4.04	0.64	0.93	0.59	168	186	77	8.1
变异系数(%)	31	28	221	53	34	46	66	24	59

量的分析结果。由表 1 可以看出,养分含量变幅最大的是钠,低者为 0.03%,而高者达 5.37%,变异系数为 220%多。锰、钙和铜的含量变异系数为 50~60%,而钾的变异系数相对较小,只有 28%。不同基因型植物营养特性的显著差异为筛选或培育养分高效率的植物新品种提供了可能。

作为植物生长介质的土壤常会因为其特性及所处的生态条件等原因而造成各种各样的养分胁迫问题。Clark (1984)^[5]总结了发生在各主要土类上的养分胁迫问题(表 2),概括起来,主要包括石灰性或碱性土壤的磷、铁、锌、锰、铜、硼等养分缺乏和盐害等;酸性土壤的酸害、铝和锰毒害及缺磷、缺钾、缺镁、缺钙、缺锌、缺钼、缺硼、甚至缺硫等等。表 3 总结了在田间引起各种元素缺乏的土壤条件。由于土壤条件的千差万别,植物在长期进化过程中形成了一系列的适应不同土壤条件的机理,这将在第三、四、九、十、十一、十二、十五章进行详尽的讨论。本文就植物营养基因型差异的生理和遗传特征加以简要综述。

二、植物营养特性基因型差异的生理学特征

对植物营养特性基因型差异的研究报道很多,但绝大多数作者往往把植物的表现型差异当作基因型差异,这虽然不很严格,但在实际研究中却有一定的指导意义。研究植物营养基因型差异的主要生理学和形态学指标见表 4。应用这些指标进行植物营养基因型差异的研究报道较多,表 5 总结了其中的一些工作。但在实际研究中,情况可能要复杂得多。单就根分泌物而言,现在已知的专一性较强的根分泌物也只有禾本科植物缺铁时分泌的植物高铁载体(表 6)。但反过来用植物高铁载体分泌率作为筛选或培育不同铁营养效率的作物品种却困难得多。另外,同一植物个体的不同器官或组织对养分胁迫的抗性不同。表 7 总结了不同植物地上部和地下部对缺磷的抗性强弱。由表 7 可以看出,整株植物对缺磷抗性强的,其地上部和根系的抗性却属中等。而整株抗性中等的,地上

表 2 世界主要土类的养分胁迫^[5]

土 类	土壤性状	营养胁迫	
		缺乏	毒害
Acrisol (强淋溶土)	分布于热带及亚热带地区,强酸性土壤,粘土在下表层富集,盐基量低,风化矿物质含量低;高度淋溶,阳离子交换量低	N P 及其他大部分元素	Al Mn Fe
Andosol (火山灰上的暗色土)	火山灰,发育不良,大部分为风化物,无定形水合氧化物	P B Mo Ca	Al
Arenosol (红砂土)	砂质,发生层分化弱,易淋失含水量低,固持阳离子能力弱	K Zn Cu Fe	
Chernozem (黑钙土)	分布于寒冷和半湿润地区表层有机质含量高,盐基量高,浅层石灰富集,高 pH,低 CaCO_3 可能存在水分胁迫	Zn Fe Mn	
Ferralsol (铁铝土)	分布在热带地区,风化强烈,主要为高岭石、石英和水合氧化物,低盐基交换量,较高的固 P 作用	P Ca Mg Mo	Al Mn Fe (有时 Cr Co Ni)
Fluvisol (冲积土)	冲积作用形成,变化较大,如果不是沼泽及渍水沼泽就没有矿物质元素胁迫,否则,低 pH 时存在 Al Mn Fe 毒害		Al Mn Fe
Gleysol (潜育土)	渍水过多,氧化还原电位低	Mn	Fe Mo
Histosol (有机土)	水分饱和和时间长,表层未分解的有机质层较厚,氧化还原电位低	Si Cu	
Castanozem (栗钙土)	分布于干旱、半干旱地区,表层有机质含量高,盐基化程度高,常有石灰化和水分胁迫	P Mn Cu Zn K	Na
Nitosol (强风化粘磐土)	分布于热带地区,强风化,粘土深层富集,低盐基饱和度、类似于铁铝土	P	Mn(酸性)
Phaeozem (灰色森林草原土)	分布于湿润、温带森林和草类大草原,表层有机质含量高,盐基化程度中等偏高,较深的 CaCO_3 淋溶		Mo(淹水)

表2(续)

土 类	土壤性状	营养胁迫	
		缺乏	毒害
Podzol (灰化土)	酸性,铁和腐殖质在亚表层富集,质地粗,过度淋溶及有机物与金属形成复合物而造成矿质养分的胁迫	N K P (也有微量元素)	Al
Planosol (粘磐土)	在水平或下降地形中季节性淹水,表层阳离子交换量低淋溶作用强烈	大多数养分元素	Al
Rendzina (黑色石灰土)	土层较浅,表层有机质含量高,石灰含量较高,矿质养分胁迫与游离的 CaCO_3 有关	Mn Zn Fe P	
Solonchak (盐土)	盐渍化,水分胁迫较严重,阴离子、阳离子在土壤中富集可能会产生毒害		B Na Cl
Solonetz (碱土)	粘土在亚表层累积,钠饱和度高,物理条件差,灌溉条件不利,有效湿润度受到限制	N P K Zn Cu Mn Fe	Na
Vertisol (变性土)	膨胀型粘粒土壤,在干旱时产生深且宽的裂隙,盐基量饱和,以 Ca、Mg 为主有时存在高 pH 和低有机质问题	P N	S (硫化物)
Xerosol (干旱土)	分布于半干旱地区,强烈碱化和钠盐饱和,干旱胁迫,高 CaCO_3 含量,石膏含量较高	P Fe Zn Mg K	Na Cl
Yermosol (漠境土)	干旱,水分胁迫较严重,如有水存在,矿质胁迫则类似于干旱土	P Fe Zn Mg K	

部和根的抗性却都很强。因此,应用这些生理学或形态学特征研究植物矿质营养基因型差异时,既要紧紧抓住其适应性机理的专一性,同时也应考虑其它机理的相互作用。

三、植物营养特性基因型差异的遗传性及改良

不同种类植物和同一种类植物的不同品种间营养效率差异很

表3 引起田间作物缺素的土壤条件^[7]

出现缺乏症状的元素	造成缺素的土壤条件
N	降雨量大、淋洗严重、有机质含量低作物秸秆和残体被焚烧而不能还田
P	酸性土,有机土,淋溶严重的土壤和石灰性土壤,施石灰太多的土壤,重金属污染的土壤
K	沙土,有机土,淋溶严重、被侵蚀土壤施石灰太多和复种指数高的土壤
Ca	酸性土,碱土和盐土,果园和菜园土
Mg	酸性土,碱土和盐土
S	有机质含量低的土壤,施用不含硫的氮磷肥过多、作物秸秆和残体被焚烧的土壤
Fe	石灰性土壤,P、Mn、Cu、Zn或重金属含量高及施石灰多的土壤
Zn	强淋溶酸土,石灰性土壤,Ca、Mg和P含量高的土壤
Mn	石灰性粉沙或粘土,有机质多,石灰性土壤,氧化性微生物多的土壤
B	沙土,自然酸性淋溶土,游离(活性)Ca含量高的碱性土
Mo	高度灰化土,排水良好的石灰性土壤

大。图1总结了12个文献报道的植物耐铝毒、缺磷、缺钾和缺钙的种类和品种间差异大小。由图1可以看出,植物耐铝毒的种间差异远大于品种间差异,耐缺钾和缺钙情况相似,而耐缺磷的种间和品种间差异不大。

尽管对植物营养特性基因型差异的表现型描述很多,但对其遗传背景和特性的研究还不多,表8总结了一些有关矿质营养遗传特性的研究结果,但这些结果由于试验材料、方法、条件和选用指标的差异而很难进行相互比较。表9和表10分别举例说明了植物矿质营养遗传性的一些改良方法以及已经培育出的抗缺铁作物新品种,从中也会给我们很多启示。

近年来,由于组织培养、原生质体融合、细胞诱变、特别是DNA重组技术等生物技术手段的飞速发展,为抗性育种提供了新

表4 植物矿质营养基因型差异的形态学和生理学指标^[1]

I、从环境中摄取养分

1. 在养分缺乏条件下根/冠比增加
2. 根系的纵向和横向伸展程度增加
3. 与下列因素有关的单位土体根系密度变化
 - ①次生根的直径
 - ②根毛长度与密度
 - ③特殊形态根的形成
4. 根际环境中的变化
 - ①根系向外分泌的质子增加
 - ②根分泌物组成和数量的变化
 - ③根细胞原生质膜透性的变化及其效应
 - ④根系适应和改变根际环境的能力
5. 根与微生物的相互作用,特别是菌根及其菌丝际的变化

II. 养分的吸收和运输

1. 养分在根自由空间的运转
2. 养分胁迫下根细胞原生质膜结构和性能的变化
3. 通过内皮层的横向运输
4. 向木质部的释放
5. 由根系或地上部或二者共同控制的离子吸收和分配
 - ①养分胁迫时向根或根内或向地上部运输的分步调控
 - ②整株植物总体水平上养分吸收分配的调控

III. 在植物体内的分配和利用

1. 胁迫时养分从老叶到新叶;从营养生长部分向生殖生长部分:
从源到库的运输和分配
 - ①胁迫时养分再运输和再利用的程度
 - ②木质部天然螯合物对养分运输和利用的影响
 - ③韧皮部养分的可移动性及木质部和韧皮部之间的装载和卸载
 - ④叶子脱落的速率和水解作用的强度
2. 在养分胁迫时离子从液泡向细胞质中的释放
3. 当养分供应充足时离子在贮藏组织中分配和定位

IV. 在养分缺乏时生长和代谢的效率

1. 在组织或细胞浓度相对较低情况下维持植物正常生长和新陈代谢的能力
2. 营养元素的替代作用(如钠替钾)

VI. 多倍体和杂种性水平

表5 植物对矿质营养的胁迫的适应机理^[2]

营养问题	作物种类	机理	资料来源
硼中毒	小麦、大麦	排斥	Nable(1988)
磷高效率	白羽扇豆	分泌柠檬酸	Gardner et al. (1982)
	油菜	根际 pH 降低	Hedley et al. (1982)
铁高效率	木豆	分泌番石榴酸	Ae et al. (1989)
	油菜	根表铁的还原	Brown(1978)
	向日葵	分泌质子	Römheld and Marschner(1981)
	白羽扇豆	分泌柠檬酸	Gardner et al. (1982)
	燕麦、小麦	分泌植物高铁载体	Takagi(1976), Marschner et al. (1986)
	大麦	分泌植物高铁载体	Zhang et al. (1991)
耐盐性	<i>Elytrigia— elongatum</i>	在低钠浓度时高亲 合力,高钠浓度时 排斥	Graham(1984)
	小麦	低亲和力,高钠浓 度时无排斥作用	Graham(1984)
铜中毒	剪股颖属	合成金属整合肽	Rauser and Curvetto(1980)
硝态氮的 吸收	玉米	$\text{NO}_3^-/\text{OH}^-$ 逆运 诱导吸收系统	Thibaud and Grignon(1981)
钙磷效率	番茄	低浓度时吸收快、 活化多	Gabelman and Gerloff(1983)
磷钾高效率	菜豆	根和老叶中的吸收和 再活化利用能力强	Gabelman and Gerloff(1983)
锰中毒	菜豆、水稻	不同的内在忍耐性	Kohno and Foy(1983)
	大麦		
	苜蓿、西葫芦	根系对锰的氧化	
	黄瓜、番茄	分泌具有锰氧化能 力的物质	Horiguchi(1987)
锌中毒	水稻	通过硅增加内部抗 性,减轻毒害	Horiguchi(1988)
	剪股颖属	细胞壁对锌的固定	Turner and Marshall(1972)