

植物生理 与农业研究

程炳嵩 主编



中国农业科技出版社

植物生理与农业研究

主 编 程炳嵩

副主编 田纪春 李德全 孟庆伟 陈德富 董新纯 冷 强

编 委 (以姓氏笔划为序)

王 玮	田纪春	许长成	吕宗言
陈喜文	陈德富	李 岩	李德全
冷 强	吴尔福	张元湖	张秀省
孟庆伟	赵世杰	高辉远	黄舜阶
程炳嵩	董新纯		

(京)新登字061号

图书在版编目(CIP)数据

植物生理与农业研究/程炳嵩主编.-北京:中国
农业科技出版社, 1995.8

ISBN 7-80026-719-9

I.植… II.程… III.作物-栽培学:植物生理学 IV.S3

中国版本图书馆CIP数据核字(95)第10771号

责任编辑

责任校对

出版发行

经 销

印 刷

开 本

印 数

版 次

定 价

张 荣 菊

李 漪

中国农业出版社

(北京海淀区白石桥路30号)

新华书店北京发行所发行

北京市海淀区东华印刷厂

787×1092毫米 1/16 印张: 27.5

1—1600册 字数: 660 千字

1995年8月第一版 1995年8月第一次印刷

40.00元

发 展 植 物 生 理
科 学 指 导 作 物
栽 培 生 产

李振声



一九五五年
秋

序

植物生理学是研究植物如何进行生命活动的科学。在生物界里，植物和其它生物的生命活动有许多共同的地方，但也有不少特殊之处。这主要是因为植物能进行自养代谢，它可利用太阳能将二氧化碳和水等无机物合成有机物和释放出氧气。不仅植物以此维生，它也间接为其它无数生物的生存与繁荣提供着它们生活所需的物质与能量。

与植物独有的自养代谢相联系，陆生植物的生长发育、结构功能及它和环境的关系都相应地和其它生物有显著差异。这些不同之处吸引着许多人们的注意和研究。这不仅在生物学中具有巨大理论意义，并且对农业等生产实践也非常重要。

农业生产的基础是植物种植业，因为养殖业和副业是需要植物产物作饲料或原料的。种植植物（包括各种作物、树木和牧草等）就是要按照植物的生命活动规律来栽培植物，采取各种措施来尽可能满足它们的需要，并且调节它们的代谢，力求使植物能生产出更多、更好的符合人们需要的产物。要做到能按植物的生命活动规律来栽培植物，就得要有植物生理知识来指导和进行有关的研究。

山东农业大学从事植物生理教学和研究40多年的程炳嵩教授，在他70寿辰之际，主编了这本《植物生理与农业研究》专著，由他的学生们和部分科技同行撰稿。这无疑是很好的庆祝纪念方式，可以预期此本专著将对科技兴农有良好的促进作用。

沈允钢

1995年8月14日序于上海

序

1995年是恩师程炳嵩教授的70寿诞，部分弟子和同行们倡议为先生举行一次庆祝活动。作为一个毕生从事高等教育工作的老一辈科学家，最感欣慰的莫过于看到自己培养的学生在各条战线上做出了出色的成绩，为此，弟子们认为最好的庆贺方式还是将各自的研究成果写成论文或综述由先生亲自编撰成书，这样，一则可检阅多年来在先生的谆谆教诲下成长起来的晚辈们的工作业绩，二则可以展示部分植物生理学界同行们在植物生理学及其与农业生产关系的研究领域方面近年来的工作进展。

炳嵩教授是我的植物生理学启蒙导师，记得我于1952年怀着一股为我国农业发展贡献力量热情考入山东农学院之后，不久，便被先生所讲授的植物生理学所吸引，那时候植物生理学对植物生命现象的认识与现在相比还十分肤浅，然而先生对生命奥秘的娓娓动听的讲述深深地打动了，所以立志于毕业后在植物生理学领域继续深造。后来果真如愿以偿，在北京农业大学姜成后教授门下攻读研究生。可以说，最初把我领进植物生理学这所百花园大门的，就是炳嵩教授。从那时起，我就在导师们的指引下，在这所百花园中耕耘至今。

1965年，当我从北京农业大学又“打回老家”来的时候，山东农学院植物生理教研室在郑广华、程炳嵩教授的带领下，已经在植物生理学为农业生产服务方面独具特色，在植物生理学与产量的关系上首次提出“光合性能”的概念，在设备简陋的条件下，自力更生、研制仪器，在小麦、棉花、烟草等作物上开展光合性能的研究，而炳嵩教授则是当时研究工作的主力和尖兵。此后逐渐形成了作物“栽培生理”这一边缘、交叉学科，在指导作物高产、优质等方面发挥了极其重要的作用。在“栽培生理”学科的形成与发展过程中，炳嵩先生做出了重要贡献。

自1979年开始，我校植物生理学科在程炳嵩教授的主持下，开始招收硕士研究生，至今已培养硕士生85名，其间，于1986年举办了一期20人的研究生班，炳嵩先生亲自担任班主任。他对学生的亲切关怀、热心指导，他锲而不舍的治学精神，都已变成宝贵的精神财富，永记在学生们的中心。如今这些弟子们不但遍布全国各地，而且已有不少赴美、欧、日等国继续深造，真可谓名符其实的“桃李满天下”。本书中大部分篇幅正是这些学生们的工作，他们在各自的岗位上，正依照导师所嘱，在认识植物的生命本质和服务于农业生产的道路上孜孜以求，进行着开创性的劳动。所以说，庆贺导师70大寿，没有比出版这部著作更合适的方式了。写到这里令我想起毛泽东同志的诗句：**待到山花烂漫时，她在丛中笑。**炳嵩先生在教育事业上付出的心血已经开出了烂漫的山花，在步入不稀的“古稀”之年时，先生一定会在捧到这部著作的时候，为他所开创的事业后继有人、兴旺发达而发出会心的微笑。

邹琦

1995年7月19日序于山东农业大学

内容提要

本书包含四部分内容：植物栽培与栽培生理；植物营养与品质生理；植物水分生理与逆境生理以及植物细胞与分子生物学。各部分分别由二三十篇或更多篇相对独立而又互有一定联系的综述及科研论文组成。其中部分英文文章系山东农业大学在国外的博士生等有关校友潜心研究的部分成果。

本书可供高等农林院校及中等农林学校有关师生及各有关科研部门同行以及基层农业技术人员参考。

目 录

第一篇 植物栽培与栽培生理

高等植物接触型态建成研究进展.....	郭玉海等 (1)
从C ₃ 和C ₄ 植物的元素利用看C ₃ 和C ₄ 植物比较营养学的建立.....	何新华 (4)
旱地小麦植株性状及产量与施肥关系的研究.....	元新华等 (7)
小麦高产优质栽培及其数学模型的研究.....	李延奇等 (13)
施肥对旱作冬小麦植株吸收与分配利用氮素的影响.....	刘 芳等 (20)
冬小麦灌浆期吸钾活力及其分配的动态变化.....	陈学留等 (25)
高产小麦需肥规律探讨.....	赵宪吉等 (27)
小麦冠层内二氧化碳浓度的调查.....	曹曰昆 (33)
特定电磁波对植物的生物学效应.....	贾隽永等 (36)
特定电磁波对小麦幼芽蛋白质合成的影响.....	贾隽永等 (39)
大麦冠层叶面积配置与籽粒千粒重关系的研究.....	吕敬先 (42)
夏玉米施用稀土的研究.....	施岗陵等 (45)
山东省不同地区夏玉米生产潜力的估算.....	张建华等 (48)
外源脯氨酸对大豆气体交换日进程的影响.....	高辉远等 (52)
花生高产栽培中N、P、K配比及用量研究.....	姚君平等 (57)
不同烟草品种光合作用特性的比较研究.....	郑国生等 (61)
多效唑对番茄生长及若干生理生化特性的影响.....	王建华等 (64)
叶面喷施高效植物丰产素对马铃薯的影响.....	傅连海等 (67)
辐照大蒜的有关生物学特性及贮存效果研究.....	王守经等 (69)
满天星育苗合成基质的组配及其理化特性研究.....	陈振德等 (71)
合成基质对满天星幼苗生长和养分吸收的影响.....	陈振德等 (75)
苹果幼苗根参数间相关性测定.....	董淑富等 (78)
不同时期修剪对苹果树体内源生长素和脱落酸含量的影响.....	毕桂红等 (82)
苹果树体内源激素发生规律与生长发育关系.....	毕桂红等 (86)
套袋技术对苹果果实品质的影响研究.....	程瑞平等 (91)
苯甲醛对杏树生长与延迟开花的生理效应.....	王景安等 (93)
土壤环境条件对植物根系生长发育的影响.....	董淑富 (96)
大气CO ₂ 浓度增加对C ₃ 和C ₄ 植物生理特性的影响.....	何新华 (99)
农田林网小气候效应的观测研究.....	李秀芬等 (104)
Role of fructans in yield physiology of wheat; response to pre-and-post-anthesis shading.....	Meng Qing-wei et al (108)
Direct effects of elevated CO ₂ concentrations on plants-A Review.....	
.....	Liu Shan-yin (117)
Studies of Zingiber officinale Rosc. in solution culture I.....	

.....	Cheng Bing-song et al (132)
Studies of Zingiber officinale Rosc. in solution culture III	
.....	Cheng Bing-song et al (134)
Studies on physiological and biochemical effect of BR, GA, Ti etc. to	
Spinage and Lettuce	Cheng Bing-song et al (136)

第二篇 植物营养生理与品质生理

我国小麦品质研究进展及加快优质小麦生产的建议	田纪春 (138)
优质、高产小麦选育的指标和技术路线	田纪春等 (142)
优质、高产小麦的育种方法	田纪春等 (146)
硫与小麦品质	孙希香等 (152)
作物的硫营养	王空军 (154)
冬小麦主要推广品种更替中形态及生理特性的演变	高荣歧等 (160)
高、低蛋白小麦糊粉层形态和解剖结构的比较	崔德才等 (164)
小麦品种籽粒形成期间蛋白质含量积累动态的研究	庞祥梅 (168)
不同条件下冬小麦优化施肥的研究	田奇卓等 (171)
高压静电场对小麦根 NO_3^- 吸收动态的影响	冷 强等 (177)
用利SC2053进行小麦化学杀雄配制杂交种技术	赵世杰等 (179)
高产潜力不同的玉米品种籽粒库容量差异及其影响因素	高荣歧等 (182)
玉米健壮素在配制玉米杂交种中的应用研究	吕宗言等 (186)
浅谈玉米杂交制种高产的主要途径和措施	胥 力等 (189)
甘薯新品种鲁薯 8 号的品质分析	庞祥梅等 (192)
高产优质抗病多用途甘薯新品种——泰薯 2 号的特性与应用	庞祥梅 (194)
有机营养对棉花纤维细胞分化突起和伸长的效应	郭玉海等 (196)
N、P、K 肥配施对烤烟生理及营养的影响	马玉增等 (201)
大白菜杂种 F_1 软叶率与双亲选择关系	李慧敏等 (207)
硼素营养与甘蓝型油菜结实性的研究新进展	张秀省等 (210)
稀土对小红萝卜产量和品质的影响	彭 涛等 (212)
西洋参植株生长过程及其营养成分含量变化	罗文熹等 (215)
稀土在苹果上应用效果的研究	张元湖等 (220)
采收期对圆铃枣采后生理特性影响的研究	张培正等 (223)
杉木种子发育生理及涩籽形成原因的研究	史忠礼等 (227)

第三篇 植物水分生理与逆境生理

抗旱鉴定方法、指标及其在抗旱育种中的应用	王 玮等 (233)
高等植物同化物运输模型中的水分关系	花宝光等 (237)
苹果虎皮病的防治研究进展	张元湖等 (241)
植物病毒防治剂的研究	吴尔福 (244)
自然干旱条件下冬小麦地上器官有关生理特性及其对产量的影响	苘辉民等 (246)

精胺对离体小麦叶片中超氧化物歧化酶同工酶的影响·····	马俊莹等 (251)
精胺对离体小麦叶片乙烯释放的影响·····	马俊莹等 (253)
高压静电场对小麦SOD的影响·····	冷 强等 (255)
外源GA ₃ 对盐胁迫玉米伸长生长和干物质积累的效应·····	王宝山等 (257)
土壤水分亏缺对大豆叶片类脂组成的影响·····	许长成等 (260)
植物病毒防治剂(TS粉剂、乳剂)对烟草花叶病毒病的防治及生理效应分析·····	吴尔福 (263)
乙烯对结球白菜贮藏过程暴球黄衰的影响·····	王 延等 (267)
土壤水分对大白菜某些生理生化特性的研究·····	张振贤等 (270)
冷逆境下番茄幼苗叶片三种二元羧酸含量的变化·····	衣海青等 (273)
暗与照光下番茄低温幼苗叶片叶绿体膜脂肪酸组成的变化动态·····	衣海青等 (275)
济南市郊区菜田环境与蔬菜产品污染的研究·····	于贤昌等 (278)
PEG渗透处理刺槐种子的研究·····	曹邦华 (281)
刺槐优良无性系耐旱生理特性研究·····	有祥亮等 (285)
火炬树抗旱生理特性的初步研究·····	郝金标等 (289)
农用抗生素S-921的实验室分离纯化方法研究·····	刘训理等 (292)
Plants Sense and respond to changes in soil water availability·····	Li De-quan et al (297)
Effect of upper soil dried on growth rate of maize plants(<i>Zea mays</i>)·····	Li De-quan et al (299)
The relationship between the effects of spermine on senescence and free radical Scavenging system of wheat leaves·····	Cheng Bing-song et al (308)
Effects of spermine on dark-induced senescence of detached leaves and the relationship between the effects and activated oxygen metabolism·····	Cheng Bing-song et al (311)

第四篇 植物细胞生理与分子生物学

细胞周期研究新进展·····	崔德才等 (313)
植物抗病毒病基因工程的研究现状·····	温孚江 (319)
植物的转基因技术·····	孟祥栋等 (324)
分子生物技术在作物育种与改良上的应用·····	阎先喜等 (328)
植物水分亏缺时基因的表达及其功能·····	厉秀茹等 (332)
花药和花粉特异基因的表达、调控及其应用·····	赵吉平等 (338)
植物体内的胆碱能系统·····	冷 强等 (343)
乙酰胆碱的植物生物学效应·····	冷 强等 (346)
细胞膜电位的理论与测量·····	冷 强 (353)
植物人工种子研究名录·····	陈德富等 (358)
低温和液体石蜡在植物人工种子贮藏中的作用研究·····	陈德富等 (365)
长期继代的玉米花粉胚性细胞再生植株的种子寿命·····	曹孜义等 (369)

嵌合启动子的合成及其在烟草转化植株中的表达.....	崔德才等 (373)
苧麻无菌发芽及子叶直接再生研究.....	陈喜文等 (377)
农杆菌转化苧麻叶片的研究初报.....	陈德福等 (381)
结球生菜体细胞胚胎发生的研究.....	刘选明等 (383)
长豇豆花粉败育的细胞形态学研究.....	樊继莲等 (387)
白首乌脱分化及愈伤组织某些生长规律的研究.....	董新纯等 (389)
西洋参悬浮培养研究.....	徐卫辉等 (393)
中华猕猴桃耐盐变异体叶绿体超微结构的电镜观察.....	冷 强等 (398)
微型月季的组织培养.....	唐前瑞等 (401)
木槿离体培养中体细胞胚发生的生理生化研究.....	杜希华等 (403)
巴梨2-2-4型嵌合体芽变的细胞组织学.....	王强生等 (408)
Genetically engineering resistance to virus diseases in crop plants.....	
.....	Yang Yan-ming (410)
Transformation of Brassica napus using Agrobacterium tumefaciens.....	
.....	Meng Xiang-dong et al (420)
编后记.....	(424)

第一篇 植物栽培与栽培生理

高等植物接触形态建成研究进展^①

郭玉海¹

冷 强²

花宝光³

(北京农业大学 北京 100094)

(山东农业大学 泰安 271018)

(北京农学院 北京 102206)

提要 本文概述了高等植物接触形态建成的研究进展。探讨了植物器官局部感受机械刺激而引发的电化学波传递及其与器官生长的联系,以及短期机械刺激引发的植物生长和发育的长期效应。

机械刺激对植物的生长发育起着调节作用,受机械刺激诱导和调节的植物生长发育称植物接触形态建成(Thigmomorphogenesis)。30年代, Burn已注意到物理因子对生物形状的影响[7]。70年代, Jaffe从植物卷须感受到机械性接触刺激的生长反应,证实了机械接触刺激对卷须生长的调节作用,首次提出“植物接触形态建成”[8]。近年来,机械接触刺激作为一项农业措施的应用,已陆续报道[4,5]。本文概述了植物接触形态建成的研究进展。

1 机械刺激对普通植物生长发育的调节

机械刺激是植物生活环境中广泛存在的一种因子。它和光照、温度、湿度、重力因子一样,对植物的生长发育起着调节作用。机械刺激的方式包括:风、机械、动物及植物摩擦、降雨对叶片的冲力、土壤颗粒对根的阻力、摇晃、震动等。虽然,机械刺激对植物生长发育效应的研究开始于敏感植物(如:植物卷须生长、含羞草花的发育),但近年来研究发现,许多普通高等植物的生长,乃至发育也受机械刺激的调节。

1.1 蔬菜

矢泽等(1984)用抹布接触刺激子叶期萝卜幼苗的叶片,则促使萝卜块根增粗,食用品质提高[4]。川崎等(1986)用布条接触刺激番茄幼苗,或用电扇吹风使茎叶摇动,7d后测定,株高降低,节间变短,根系较对照发达。用振动刺激黄瓜幼苗,瓜果数增加6.4%,瓜重增加16.7%,在温室内,对番茄喷水,则番茄株高降低60%[5]。

1.2 花卉和观赏树木

接触刺激菊花,茎干伸长受抑。刺激阈值为每天两次,每次4min。接触刺激在上午8点进行,而刺激的作用能持续到深夜。盆栽杜鹃花感受接触刺激,株高降低50%,而着蕾枝增加70%[4]。

1.3 树木

Telewski和Jaffe观察了风对福来氏胶枞树树干生长的作用,迎风面树干节间短,管胞

长度和截面积小,管胞数增加,整个树干变粗。室内试验也证实,振动和风吹福来氏胶树,树干变的短粗,木质部和韧皮部增大。Neel和Harris (1971)对Sweetgum幼树进行摇晃刺激,茎干伸长变慢,冬眠芽出现(一种发育反应)。

1.4 作物

水稻、大麦、玉米幼苗感受接触刺激,株高降低。对拔节期小麦叶片接触刺激,茎秆木质化程度提高,增加小麦抗倒伏性。同时,茎秆变的粗短,籽粒重比例增加,小麦千粒重提高,接触刺激小麦增产[6]。

2 植物接触形态建成的生理机制

植物感受机械刺激而发生茎的形态和花器发育的改变,是经过一系列生理过程来完成的。包括植物体内的电化学波传递,物质运输,激素平衡,某些基因激活及植物生长和发育等。

2.1 电化学波传递

Darwin在1886年首先提出初生成的卷须,在敏感的尖端接触到支持物后,立即向下传递信息,使得卷须缠绕在支持物上,在刺激后25-30s时即产生可见的弯曲运动。若无支持物对卷须的机械刺激,则卷须不产生弯曲运动。当卷须接触到支持物时,迅速弯曲、伸长和加粗,将支持物牢牢地缠绕住,这一过程需十几分钟。而这一过程完成需卷须腹侧敏感部位数以千计的细胞共同协作。从卷曲感受机械刺激的快速反应分析,卷曲的速度远超过通常的膨压性和生长性运动,从而推测会有快速的电化学波传递来协调多个细胞来应付快速动作。Burdon-Sanderson在1873年已测到捕蝇草的捕虫器上触发毛感受昆虫机械刺激的动作电波传递。以后,不仅在少数几种敏感植物中发现电波传递(如含羞草,丝瓜卷须[2]),而且在非敏感植物中也能引发典型的动作电波传递。Staves (1993)在轮藻中记录到机械刺激引发的动作电波[24]。电化学波在普通植物普遍存在[1]。电化学波传递可暂抑制茎的伸长。

2.2 电化学波传递和物质运输

Fromm (1991)在敏感植物含羞草叶中发现,冰水刺激叶首先产生动作电波传递,致使叶枕筛管去极化,膜透性增加,光合产物从共质体向质外体卸出。即物质由原来纵向运输变为横向运输[15]。这种物质供应的改变,可能与植物茎伸长受抑和茎横向细胞层数增加有关,即物质横向卸出刺激了次生形成层活动。我们用电刺激玉米和棉花幼苗胚根(胚根长2~4cm的幼苗)的维管束,则胚根伸长明显受抑,而刺激位点上方(靠种子端)根上长出许多侧根突起。说明胚根维管束受到物理性刺激,种子中物质再分配到不同根段的数量不同而改变根的形态建成。

2.3 激素

机械刺激引起茎伸长降低、茎粗度增加,提示乙烯在其中起作用。机械刺激增加了菜豆体内乙烯数量,用外源乙烯利处理茎得到茎变短粗的形态反应。生长素运输明显受到抑制。赤霉素活性消失。

机械刺激引起电化学波传递,怎样改变激素平衡尚不清楚。但Jaffe (1976)发现,机械刺激菜豆几秒钟后,茎的电阻降低。这说明质膜透性发生了改变,允许离子(如 K^+)迅速从共质体向质外体运动,质外体离子浓度增加,可以解释茎组织的电流增大和电阻降低。膜透性改变,影响激素作用位点的激素数量,并通过激素前体分子的有效性影响后来的激素

合成。

2.4 某些基因激活

Wildon等(1992)首次证明,番茄幼苗子叶感受机械刺激所产生的电化学波传递到第一真叶便激活胰蛋白酶基因。机械刺激(喷水或其它方式) *Arabidopsis* 30min后, *Arabidopsis*中mRNA增加10%~100%受这种机械刺激植株的高度较对照降低50%。mRNA的增加是机械刺激将基因激活所致。机械刺激至少激活4~5个基因。其中一个为钙调素编码基因。另两个是为相关蛋白编码的基因。机械刺激的细胞中,钙的水平提高。因此,钙-钙调素可能是基因激活的第二信使。机械刺激对激活某些基因的研究,将有助于阐明植物感受机械刺激而发生反应的分子机制。

3 结语

机械刺激会引发植物体内的电化学波传递。电化学波有可能是植物感受外界刺激的原初信息。在植物器官间长距离传递的途径是维管束^[3],电化学波经维管束传递,调节着植物的多种功能:激活某些基因,控制光合产物卸出,改变光合和蒸腾等。上述研究,过去主要在敏感植物(如含羞草)中进行,而普通植物器官局部感受机械刺激引起的植株整体即刻效应和短期机械刺激引起植物的长期效应(器官建成,生长发育)及其生理机制仍是急待研究的课题。

主要参考文献

- 1 任海云,王学臣,姜成后.植物生理学报,1993,19 (1): 97~101
- 2 杨文定,姜成后.中国科学(B辑),1994,24,837~844
- 3 姜成后,余叔文主编.植物生理及分子生物学,科学出版社,1991,500~513
- 4 山口聪.今日农业,1986,76~82
- 5 川崎重治,杨健.农业及园艺,1986,64~66
- 6 成田保三郎.农业及园艺,1992,67: 1015~1020
- 7 Burn HS, Proc.of the national academy of sciences, 1943, 163~166
- 8 Jaffe MJ, Planta (Berl.), 1973: 143~157

从C₃和C₄植物的元素利用看C₃和C₄植物 比较营养学的建立

何新华

(云南师范大学 昆明 650092)

提要 从C₃和C₄植物对碳、氮、磷、钾元素利用研究概况出发,认为有必要逐步全面系统地进行它们对营养元素利用的比较研究。C₃和C₄植物比较营养学的建立不但将对植物生理学学科发展及其基础理论研究产生重大影响,而且将为合理开发C₃和C₄植物资源、经济合理施肥和低养分利用植物的遗传学改良提供实践指导依据。

高等植物的光合作用(空气营养)和矿质营养(土壤营养)不但是植物生理学、植物生物化学、遗传育种学的主攻方向之一和自然科学(如化学、物理学等)中的一个重点基础理论研究项目,而且也是植物营养与施肥、作物栽培学以及农业生产技术措施的核心问题。光合作用和矿质营养研究在解决全球粮食和肥料供应上具有十分重要的理论意义和应用价值,与此直接相关的研究至今已获10余次诺贝尔化学奖(最近2次在1988年为细菌光合作用和1992年电子传递Marcus理论)。

本世纪50~70年代, M. Calvin与M. D. Hatch和C. R. Slack先后分别发现了植物光合作用中进行CO₂同化的C₃(获1961年诺贝尔化学奖)和C₄途径。此后人们便把具有这两条途径的植物分别称作C₃和C₄植物,目前大田栽培的农作物几乎都是C₃和C₄植物,但以C₃植物居多。在与栽培作物进行生存竞争的世界10大种杂草中,却以C₄植物占绝大多数,共8种。典型的C₃植物有水稻、小麦、大麦、马铃薯、红薯、豆类、番茄、辣椒等;典型的C₄植物有玉米、高粱、粟、甘蔗等;可见它们与人类生活关系十分密切。一般说来,现已公认C₄植物比C₃植物具有较高的碳素和水分利用效率,但是否它们之间还存在其他营养元素利用效率或其他的生理特性差异?如是,那么进行C₃和C₄植物的比较研究便不仅在植物生理学的基础理论研究上,而且在合理开发利用植物资源、发展农牧业生产实践上具有非常重要的意义。

1 C₃和C₄植物营养元素利用比较研究概况

一般说来, C₃植物起源于温凉温带,而C₄植物起源于高温热带。在各自的自然生存环境条件下经历漫长的适应进化, C₃和C₄植物在叶片解剖结构上有着明显的区别。典型的C₄植物具有独特的“Kranz”花环状结构,并在叶肉细胞和维管束鞘细胞里都有叶绿体,且有较高的叶绿素a/b值等。更有甚者,现已发现C₃和C₄植物叶片CO₂和NO₃⁻还原同化所需酶类的细胞定位分布亦不相同。但目前尚无其他营养元素还原同化所需酶类细胞定位分布差异的系统报告。作者认为结构和功能是密切联系的,是统一的。不同的叶片解剖结构和不同的所需酶类细胞定位分布,便造成了C₃和C₄植物的碳素同化即CO₂光合作用和氮素(NO₃⁻和/或

NH_4^+) 同化上的差异。

1.1 C_3 和 C_4 植物的碳素同化差异比较

一般说来, C_4 植物比 C_3 植物具有较强的光合作用即 CO_2 同化。主要表现在: (1) C_4 植物固定 CO_2 的途径比 C_3 植物多。 C_3 植物只有 C_3 循环; 而 C_4 植物除 C_3 循环外还有 C_4 -二羧酸循环。(2) C_4 植物比 C_3 植物固定 CO_2 的能力强。一般 C_4 和 C_3 植物的光合速率分别为 $40\sim 80$ 和 $15\sim 35\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 。(3) C_4 植物比 C_3 植物有较低的 CO_2 补偿点。 C_3 和 C_4 植物的 CO_2 补偿点分别 $0\sim 10$ 和 $30\sim 70\text{ppm CO}_2$ 。(4) C_4 植物比 C_3 植物有较低的光呼吸。 C_3 和 C_4 植物通过光呼吸耗损光合新形成有机物的比例分别为 $2\%\sim 5\%$ 和 $25\%\sim 35\%$ 。

1.2 C_3 植物和 C_4 植物的氮素利用效率差异比较

若以植物单位氮素的生物量生产或 CO_2 固定来表达, 则 C_4 植物比 C_3 植物有较高的氮素利用效率。研究亦表明 C_4 植物比 C_3 植物能更有效地利用叶绿素、可溶蛋白质、Rubisco 和 PEPC。本研究也表明在供试不同苗龄、不同外源 NO_3^- 、有无 NH_4^+ 、不同温度和不同基质下, C_4 植物虽比 C_3 植物有较低的叶片 NO_3^- 积累, 但却具有较高的叶片可溶蛋白质和可溶蛋白质/ NO_3^- 比值、较高的单位氮素干物质、单位氮素碳素、单位氮素的可溶蛋白质生产, 即具有较高的氮素利用率。

1.3 C_3 植物和 C_4 植物的磷素利用效率差异比较

研究表明 C_4 草本植物虽比 C_3 豆科植物具有 $4\sim 8$ 倍较低的磷素吸收效率, 但却具有较高的磷素利用效率。

1.4 C_3 植物和 C_4 植物的钾素利用效率差异比较

研究表明 C_4 饲草植物虽比 C_3 饲草植物有较低的 K^+ 含量, 但却具有较高的单位钾素干物质生产, 即具有较高的钾素利用效率。

2 C_3 和 C_4 植物的比较营养学

前面所述例子虽已说明 C_4 植物比 C_3 植物具有较高的C、N、P、K利用, 但由于除碳氮外, 磷钾的研究较不系统和深入, 而且目前尚无其他植物必需营养元素利用差异的比较研究, 所以还不能得出 C_4 植物比 C_3 植物具有较高养分利用效率的结论。随着这些研究工作的不断开展和深入进展, 作者相信, C_3 和 C_4 植物的比较营养学必将会逐步形成和发展起来。

2.1 C_3 和 C_4 植物比较营养学的定义

广义地说, 采用比较研究的技术方法, 进行 C_3 和 C_4 植物对营养元素的吸收、转运和同化等的差异比较, 并阐明营养元素在它们体内的不同生理学作用的科学, 叫 C_3 和 C_4 植物的比较营养学, 它属于应用植物生理学的范畴。具体地讲, 目前它主要是研究大量栽培的 C_3 和 C_4 作物, 特别是 C_3 和 C_4 禾本科粮食作物对C、H、O、N、P、K、S、Ca、Mg、Fe、Mn、B、Zn、Cu、Mo、Cl、Ni 等17种植物必需营养元素的吸收、转运和同化利用及其生理学作用。它将以植物生理学、植物生物化学、植物营养原理等为其学科基础, 并将在实践中与作物栽培学、作物营养与施肥、作物遗传育种学、植物基因工程学、植物分类学、植物生理生态学等密切结合。

2.2 C_3 和 C_4 植物比较营养学的主要研究内容

鉴于目前国内外研究的现状, 建议在弄清 C_3 和 C_4 植物资源的基础上, 主要进行以下方面的研究。

2.2.1 C_3 和 C_4 植物的碳素利用比较 这方面的研究已比较系统和深入,但“高光效育种”为何至今未见成效? C_3 和 C_4 植物的光合进化顺序究竟如何? C_3 和 C_4 植物个体发育过程中 C_3 和 C_4 途径相互转换时的 CO_2 利用机制如何?天然的或人工的 C_3/C_4 中间型植物在 CO_2 光合固定中的理论和实践意义如何?特别是全球 CO_2 浓度增高后 C_3 和 C_4 植物的 CO_2 利用比较等。

2.2.2 C_3 和 C_4 植物的氮素利用比较 这方面的研究已有一定基础,在对 NO_3^- 的吸收、 NO_3^- 在叶片内的积累、硝酸还原酶蛋白的形成与活化、硝酸还原酶的活性、单位氮素的可溶蛋白质生产和干物质生产等研究方面也比较系统和深入。但在氨基酸、蛋白质以及其他含氮化合物的合成与转换方面,在对亚硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶、谷氨酸合成酶、谷氨酸脱氢酶以及其他与氮素代谢相关的酶类等的比较研究方面还有大量的工作。同时,阐明 C_3 和 C_4 植物氮素利用效率的差异特点及其机理,将对大田作物的经济合理施用氮肥具有实践指导意义,亦可为借助植物基因工程技术把 C_4 植物的高效氮素利用遗传基因转移给氮素利用效率较低的 C_3 植物之遗传学改良提供理论依据。

2.2.3 C_3 和 C_4 植物的磷素利用比较

2.2.4 C_3 和 C_4 植物的钾素利用比较

2.2.5 C_3 和 C_4 植物的硫素利用比较

2.2.6 C_3 和 C_4 植物的钙素利用比较

2.2.7 C_3 和 C_4 植物的镁素利用比较

2.2.8 C_3 和 C_4 植物的铁素利用比较

2.2.9 C_3 和 C_4 植物的锰素利用比较

2.2.10 C_3 和 C_4 植物的硼素利用比较

2.2.11 C_3 和 C_4 植物的锌素利用比较

2.2.12 C_3 和 C_4 植物的铜素利用比较

2.2.13 C_3 和 C_4 植物的钼素利用比较

2.2.14 C_3 和 C_4 植物的氯素利用比较

2.2.15 C_3 和 C_4 植物的镍素利用比较

2.2.16 C_3 和 C_4 植物的氢素利用比较

2.2.17 C_3 和 C_4 植物的氧素利用比较

2.2.18 C_3 和 C_4 植物对有益元素的利用比较

2.2.19 C_3 和 C_4 植物的根际营养比较

2.2.20 与 C_3 和 C_4 植物营养生理有关的其他研究

3 结束语

鉴于 C_3 和 C_4 植物的基础理论研究和在农林牧生产实践中的重要意义,作者相信将会有越来越多的人从事 C_3 和 C_4 植物营养元素利用的研究。而随着研究工作的不断进行和进展, C_3 和 C_4 植物的比较营养学将逐步形成、完善和建立起来。它的建立和深入发展,不但将对合理开发利用 C_3 和 C_4 植物这一与人类生活关系最为密切的重要植物资源具有实践指导意义,而且必将对植物生理学及其基础理论产生重大的影响。如能扩展和延伸的话, C_3 和 C_4 植物的比较生理学和/或比较生理生态学亦将由此应运而生。