

全国高等农业院校教材

# 植物营养原理

孙 羲 主编

农学 园艺 桑茶等专业用

中国农业出版社

## 内 容 简 介

本书主要论述了植物对养分的吸收、运输、转化及其与外界环境之间的关系。它涉及很多学科，对指导合理施肥，改善土壤和农业生态环境，提高作物产量品质都有很大帮助。该书内容共13章，分别从植物吸收养分，体内物质运输，各种大量、微量元素的营养作用及其肥料的成分、性质和施用，有机肥和绿肥利用及其对土壤肥力的作用等方面作了详细叙述。最后还介绍了植物营养与农业生态，植物营养遗传特性的研究进展。

本书为高等农业院校农学类专业所用的教材，也可供农业科技工作者参考。

主 编 孙 羲 (浙江农业大学)  
副主编 郭鹏程 (沈阳农业大学)  
          何念祖 (浙江农业大学)  
编 者 孙 羲 (浙江农业大学)  
          郭鹏程 (沈阳农业大学)  
          张耀栋 (南京农业大学)  
          何念祖 (浙江农业大学)  
          章永松 (浙江农业大学)  
          林咸永 (浙江农业大学)  
主审人 史瑞和 (南京农业大学)

## 前 言

1989年受全国高等农业院校教材指导委员会委托，我们承担了《植物营养原理》的教材编写任务，由浙江农业大学、沈阳农业大学、南京农业大学三校参加编写。在编写过程中，因主编孙羲教授同时肩负农业百科全书《农化卷》的撰写和组织领导工作，任务十分繁重，故本书编写计划未能如期完成。1994年1月31日我国著名农业化学家、农业化学学科主要开拓者孙羲教授不幸逝世。在他生命的最后一息，仍坚持不懈地进行此书的编辑工作，充分体现了孙羲教授对党的教育和科学事业的高度热爱和忠诚。当本书即将出版之际，谨此表示我们对孙羲先生的无限怀念。

全书除绪论外，共分十三章。第一章着重阐述植物对养分吸收的机理，影响植物吸收养分的内外因素。第二章介绍植物体内物质的运输及源库关系。第三至第九章分别介绍各种营养元素的营养作用，土壤中各养分元素的含量、形态及转化，肥料的成分、性质、施用和效果。第十章叙述植物有机营养机理及主要有机肥料种类、性质和施用。第十一章介绍生物固氮的意义和主要绿肥作物类型及绿肥的利用。第十二章阐明植物营养与农业生态的关系。第十三章论述植物营养遗传性的研究进展。绪论由孙羲、饶立华编写，第一章由章永松编写，第二、三、六、七章由郭鹏程编写，第四章由张耀栋编写，第五章由蒋廷惠编写，第八、十二章由何念祖编写，第九章由何念祖、林咸永合编，第十章由罗安程编写，第十一章由倪吾中编写，第十三章由林咸永编写。

本书初稿完成后，曾于1994年12月在杭州浙江农业大学召开审稿会，进行过一次初审。与会同志对各章分别提出修改意见，会后又进行过一次修订。本教材第二稿形成后，即送交南京农业大学土化系史瑞和教授主审。他认真细致地审阅修改了全部书稿，同时提出了不少宝贵意见，我们按照他的意见，又进行了认真地修改。沈阳农业大学金耀青，为本书绘制了部分插图，对此一并致以衷心感谢。

由于近年来植物营养学科进展较快，编者学识有限，内容难免有错误疏漏之外，热忱地希望使用本教材的广大师生与读者多多提出宝贵意见，以便再版时改正。

编 者

1995年5月于杭州

# 目 录

## 前言

绪论 .....	1
第一节 植物营养原理的目的与任务 .....	1
第二节 植物营养科学的发展概况 .....	1
第三节 植物营养原理的主要内容和研究方法 .....	5
第一章 植物对养分的吸收 .....	7
第一节 植物的营养成分 .....	7
第二节 根的构造 .....	11
第三节 养分往根表迁移 .....	13
第四节 生物膜的结构与性质 .....	14
第五节 植物对养分的吸收 .....	17
第六节 养分离子间的相互关系 .....	25
第七节 作物各生育期的营养特性 .....	26
第八节 影响植物吸收养分的内外因素 .....	27
第九节 作物根际土壤的营养特性 .....	41
第二章 植物体内物质的运输 .....	45
第一节 短距离运输 .....	45
第二节 长距离运输 .....	47
第三节 源与库的关系 .....	56
第四节 矿质营养对植物体内激素平衡的关系 .....	59
第三章 植物氮素营养与氮肥 .....	62
第一节 土壤中的氮 .....	62
第二节 植物的氮素营养 .....	71
第三节 氮肥种类和施用 .....	88
第四章 植物磷素营养与磷肥 .....	97
第一节 土壤中的磷 .....	97
第二节 植物的磷素营养 .....	106
第三节 磷肥种类和施用 .....	122
第五章 植物钾素营养与钾肥 .....	134
第一节 土壤中的钾 .....	134
第二节 植物的钾素营养 .....	144
第三节 钾肥种类和施用 .....	159
第六章 植物钙镁硫的营养与钙镁硫肥 .....	163
第一节 钙 .....	163

第二节 镁 .....	170
第三节 硫 .....	177
第七章 植物的微量元素营养与微量元素肥料 .....	189
第一节 土壤中的微量元素 .....	189
第二节 植物微量元素的营养 .....	199
第三节 微量元素肥料的种类和施用 .....	223
第八章 复混肥料 .....	227
第一节 复混肥料的种类、优点和发展动向 .....	227
第二节 复合肥料 .....	229
第三节 掺混复肥 .....	232
第九章 植物生长的有益元素和其它元素 .....	239
第一节 硅 .....	239
第二节 钠 .....	245
第三节 钴 .....	249
第四节 硒 .....	253
第五节 钒 .....	257
第六节 铝 .....	258
第七节 稀土元素 .....	263
第八节 其它元素 .....	265
第十章 有机肥料 .....	274
第一节 有机物质对植物的营养作用 .....	274
第二节 有机肥料的种类、性质和施用 .....	280
第三节 有机肥料对土壤肥力的作用 .....	291
第十一章 生物固氮作用与绿肥 .....	296
第一节 生物固氮作用 .....	296
第二节 绿肥作物的类型与栽培要点 .....	304
第三节 绿肥的作用及其合理利用 .....	310
第十二章 植物营养与农业生态 .....	316
第一节 植物适应逆境的机理 .....	316
第二节 施肥与环境污染 .....	322
第三节 植物营养与人体健康 .....	329
第十三章 植物营养的遗传特性 .....	336
第一节 研究植物营养遗传特性的意义和原则 .....	336
第二节 植物营养基因型差异的形态学、生理学和遗传学特性 .....	339
第三节 植物营养遗传特性的研究技术和改良方法 .....	348
参考文献 .....	355

# 绪 论

## 第一节 植物营养原理的目的与任务

植物营养原理是研究并阐述植物对养分的吸收、运输和转化过程的科学，也是研究植物与外界环境之间进行营养物质和能量交换的科学。根是植物吸收养分的主要器官，此外，植物叶片和幼嫩的茎也可吸收养分。根吸收养分后即可进行同化过程，也可将所吸收的养分及同化物如  $\text{NO}_3^-$  及氨基酸等从根运至地上部。运输与同化可同时进行。根系同化物运至地上部促进了地上部的生长；地上部的同化物也运到根系，促进根的生长及对养分的吸收利用，从而促进植物生长及产量形成过程。研究植物营养原理的目的在于阐明植物营养的规律性，从而通过改善环境条件调节植物生长发育和代谢过程；同时也可将遗传工程技术应用于植物营养工作中，培育养分利用率高的品种，使植物的生长发育更符合人类的需要，获得更高的经济效益及社会效益。

植物的生长发育同产量形成一方面受植物本身遗传性的制约，另一方面又受环境条件的影响，改善环境条件，例如，通过配合施用有机、无机肥料，改善土壤结构，增加土壤肥力以及合理排灌等都可提高作物产量和品质。根据不同植物的营养特性，应用现代科学技术来研究合理施肥的理论和措施，应用于生产，可发挥最大的肥效。我国人口多，耕地少，而人类的衣、食、住、行又基本上都靠植物生产，所以掌握植物营养的规律性，根据不同植物的营养特性及人类生活的需要，努力改善土壤、肥料、良种等农业生产条件，不断提高农业生产能力，为发展我国高产优质高效农业，为我国农业现代化服务，是我们的重要任务。

## 第二节 植物营养科学的发展概况

### 一、中国植物营养科学的发展

中国劳动人民在长期的农业生产实践中积累了丰富的施肥经验。早在公元前1世纪汉朝的《礼记·月令》中已有“烧草取灰，或沤草作肥”的经验。西汉《汜胜之书》中已有施用基肥、种肥和追肥的经验记载，书中提出了“区田法”，为一种集中使用肥、水的丰产措施，方法是平整土地后，将地挖成小方块的“区”（意同窝），在区中施足基肥、盖土、浇水后下种。书中还叙述了“溲种法”，即用牛、马、羊骨汁或蚕矢汁（即蚕粪汁），煮成浆状，用以浸种，使幼苗健壮，其作用如同现在的种肥；此外，还有“树高一尺，以蚕矢粪之”的叙述。公元3世纪西晋时已有栽培绿肥专供肥田的记载，在郭义恭的《广志》一书中指出，水稻于秋冬收割后播种苕子，次年春翻耕“可以美田”，作谷子的肥料。南宋的陈敷《农书》（1149年）中对水稻施肥有细致的描述。他提出制造火粪（即焦泥灰）的技术，

堆肥发酵技术和沤肥积肥等措施，并引证当时的农谚，把施肥比作“粪药”，总结了当时因土施肥，看苗施肥的经验。陈敷还指出了土壤不是愈种愈瘠，而是可以常新壮的原则，即使如烧埆之土，信瘠恶矣，但只要粪壤滋培，即其苗茂盛而实坚粟也。到元朝（公元14世纪）《王桢农书》“粪壤篇”中，把肥料分成六大粪：大粪、踏粪、苗粪（绿肥）、草粪（野生绿肥）、火粪（草木灰、焦泥灰、石灰）、泥粪。

到明末《沈氏农书》介绍了水稻看苗施肥的经验：“下接力，须在处暑后苗做胎时，在苗色正黄之时。如苗色不黄，断不可下接力；到底不黄，到底不可下也。……切不可未黄先下，致好苗而无好稻”。

清朝杨岫的《知本提纲》在施肥方法上讲究与耕、灌相结合，并指出施肥要注意“因时制宜”、“因地制宜”“因物制宜”，做到天尽其时，地尽其利，物尽其用。实际上就是看天（季节）、看地（土壤）、看苗（作物）施肥。

从上述可见，中国古代对作物营养与合理施肥有非常丰富的经验，这在世界农业史上也是罕见的成就，可惜由于长期封建社会制度的统治而未能在理论上加以概括和提高，因而未能在世界范围内发扬光大。

解放以来我国植物营养与肥料学科发展较快。中国农业科学院土壤肥料研究所于1981年以后，在全国有关单位的协作下，形成了全国肥料试验网，完成了田间氮磷钾化肥试验达5000多个，长期定位肥料试验100多个，分布在23个省区，有的已达5年之久。此项研究已取得大量丰富的资料，为合理施肥，培养地力以及今后需要化肥的预测提供了依据。中国科学院南京土壤研究所研究全国（除台湾省外）主要土类的有机质、氮、磷、钾和微量元素的含量、形态和分布，并绘制成中国土壤磷、钾和微量元素分布图，这为我国化肥的合理分配提供了有效的参考。

在植物营养方面，南京土壤研究所开展了根际营养研究，用电子显微镜、电子探针显微分析及微电极等对于根际养分状况进行微观的研究，从而能较深入地了解根际营养元素的分布规律。浙江农业大学在植物有机营养研究方面做了不少工作，采用灭菌培养和同位素示踪技术，研究家畜、家禽粪中各种糖分、氨基酸和RNA，几乎都能被水稻吸收利用，其中有些营养成分如组氨酸、甘氨酸和RNA等都超过相应的无机养分。近年来，植物营养遗传学在我国也开始得到重视，并已在多个单位开展了植物营养性状改良方面（包括养分效率、耐酸性、耐盐性以及耐重金属性等）的基础研究以及遗传育种实践。

在肥料试验研究方面，通过全国肥料试验网的试验结果看出，氮肥的增产作用最为显著，硝态氮肥在水田的肥效不如铵态氮肥。碳铵在小麦、棉花、玉米等旱作上施用，肥效不如硫铵。为防止碳铵挥发，将其制成球粒状有较好效果。氮肥深施可大幅度提高氮肥肥效，北方地区的底肥深施，追肥沟、穴施等，一般比表施提高肥效10%—20%。另外，还研究了一些主要作物合理施用氮肥的技术。

磷肥试验研究方面，对磷矿粉的直接施用问题研究得比较清楚。磷矿粉直接施用的效果，首先和磷矿性质有关，其次，与土壤pH、作物种类等有关。此外总结出了低产田施磷，豆科作物以磷增氮，禾本科作物氮磷配合以及磷肥做基肥或种肥集中施，水稻蘸秧根等一整套经济有效的施用技术。

钾肥试验研究方面，70年代中期以后，逐渐明确了钾肥在我国南方的肥效，钾肥在南

方 16 种作物上不仅有增产效果，而且可增强作物的抗病、抗逆能力，提高产品质量，同时，在我国北方也发现了一些局部缺钾的地区。钾肥的有效施用条件，主要取决于土壤中速效钾的含量，同时也受土壤缓效钾含量及其释放程度的影响。氮肥的施用水平和氮磷钾的合理搭配以及是否施用有机肥料，也是影响钾肥肥效的主要因素。

微量元素试验研究方面，中国农科院油料作物研究所很早就发现甘蓝型油菜缺硼不实症，一般土壤有效硼含量在 0.4mg/kg 以下就会发生，低于 0.2mg/kg，严重缺硼。华中农业大学研究棉花缺硼症，当土壤有效硼低于 0.2mg/kg 就会产生“蕾而不花症”，另外试验证明钼肥对豆科作物有良好增产作用，锌肥对矫治水稻“矮缩病”、玉米“花白苗病”、果树“小叶病”等有良好效果，铁肥对树木“失绿黄化病”的防治有较好的反应。

在有机肥、绿肥、菌肥方面国内也做了不少试验工作，取得较大的成果。综上所述，我国植物营养与施肥方面的研究正逐步深入，随着物理学、化学、植物学、作物遗传育种以及各种新的测试技术的发展，学科之间又相互渗透，植物营养科学对我国工农业的发展，对我国农业现代化建设将作出应有的贡献。

## 二、国外植物营养科学的发展

德国学者李比希 (J. V. Liebig) (1803—1873) 于 1840 年发表《化学在农业和植物生理学上的应用》一书，否定了当时流行的腐殖质营养学说，提出了矿质营养的理论。他明确提出，植物不能吸收腐殖质，它是在土壤中通过分解，不断地产生  $\text{CO}_2$ ，形成碳酸，促进土壤中矿质养分的释放。李比希通过大量的化学分析，提出了“土壤中矿物质是一切绿色植物唯一的养料，厩肥及其它有机肥料对于植物生长所起的作用，并不是由于其中所含的有机质，而是由于这些有机质在分解时所形成的矿物质”。这种观点在当时即称为“植物矿质营养学说”。李比希还指出，由于不断地栽培作物，引起土壤中矿质养分的损耗，如不将作物从土壤中吸取的那些矿物质归还给土壤，最后将使土壤变得非常贫瘠；要恢复土壤中损耗的物质，就必须施用矿质肥料，使土壤中矿质养分的损耗与归还之间保持一定的平衡。李比希这些论点在科学上称为“归还学说”。以后李比希又指出在各生长因子中，如有一最小的生长因子，则其他生长因子虽然丰富也难以提高作物产量，作物产量是受最小养分所支配。此即“最小养分律”。李比希的这些主张促进了当时化学肥料工业的兴起，使农业生产获得飞速发展。马克思对李比希的科学研究给予很高的评价。李比希的三个学说（定律）对农业化学的建立和发展影响最大，至今对生产实践和科学研究仍有一定指导意义。

与李比希同时代的法国学者布森戈 (Boussingault, J. B., 1802—1887) 用田间试验与化学分析相结合，研究轮作制中各种不同作物轮作与其收获物成分间的关系，发现轮作中如有豆科植物，则收获物中的总氮量则往往超过肥料中的氮素量，说明栽培豆科植物能丰富土壤中的氮素，可供后作利用。布森戈当时就认为所超出的氮素是植物从空气中获得的。虽然他的试验结果已明确指出，豆科植物有固氮的能力，可是当时对于细菌学还没有正确的概念，因此，对于豆科植物的固氮作用未予应有的注意。一直到 1865 年俄罗斯生物学家伏隆宁 (M. ВОРОНИН) 和 1866 年德国的微生物学家赫尔锐格 (H. Hellriegel) 研究根瘤菌时，才发现豆科植物能丰富土壤中的氮素是由于其根部受到土壤中某些微生物的感染形成了根瘤，产生固氮作用。



萨克斯 (Sachs, J. von) 于 1860 年, 克诺普 (Knop, H.) 于 1861 年用已知成分的无机盐溶液培养植物成功, 奠定了近代的水培技术。20 世纪初, 又有很多植物营养的科学家提出了许多培养液的配方, 不少配方还沿用至今。

1939 年阿尔农 (Arnon, D. I.) 及斯托特 (Stout, P. R.) 提出了必需元素的三条标准, 从而对那些元素是植物正常生长发育所必需及其生理功能有较明确的认识。除氮、磷、钾、钙、镁、硫等大量元素是植物必需元素外, 以后又先后发现了一些植物必需的微量元素: 铁 (Sachs, J. von, 1860), 锰 (Mchague, J. S., 1922), 硼 (Warington, K., 1923) 锌 (Sommer, A. L. 及 Lipman, C. B., 1926), 铜 (Lipman, C. B. 及 Mckinney, G., 1931), 钼 (Arnon, D. I. 及 Stout, P. R., 1938) 及氯 (Broyer, T. C. 等 1954)。随着科学及试验技术的进展, 又发现钠、硅、钴等也对某些植物有一定的生理功能, 特称之为有益元素。今后在科学技术日益发展中, 可能会发现更多的植物必需元素及有益元素。

原苏联学者普里亚尼西尼柯夫 (Д. Н. Прянишников, 1865—1948) 根据生物与环境间相互统一的观点, 将土壤—肥料—植物联系起来, 研究其间的相互关系, 进而用施肥来调节植物营养, 以达到提高作物品质和产量的目的。他在植物氮代谢方面做了一系列的工作, 提出了氨是植物体内氮素代谢的首和尾, 以及氨态氮和硝态氮的营养作用, 这些研究不仅丰富了农业化学的内容, 而且对原苏联氮肥工业的发展也起了一定的作用。在磷肥方面, 他研究难溶性磷灰土在土壤中的变化规律, 指出在酸性土中可使用这类肥料, 借土壤中的酸来溶解, 使其转化为植物可利用的形态; 而在非酸性土壤中, 则可栽培吸收磷能力强的作物, 如羽扇豆、荞麦、芥菜、豌豆等, 这些研究在指导农业生产上都有很大的意义。此外, 他还很重视田间试验, 当他在肥料科学研究所工作时, 曾广泛布置了 3000 多个田间试验, 包括原苏联各种土壤和气候条件, 这些试验结果, 对于原苏联矿质肥料的计划生产和分配提供了极有价值的科学资料。

普里亚尼西尼柯夫一生从事农业化学的研究, 一共发表了 400 多篇论文, 内容广泛而深入。他所著的《农业化学》一书于 1941 年荣获斯大林一等奖。他的科学活动丰富了农业化学的内容, 奠定了生理路线的农业化学基础。

在 80 年代, 由于有关学科的进展及学科间的相互渗透以及新技术的应用, 植物营养学科发展亦较快, 有较多的研究者注意到植物营养的遗传学问题, 并从事于培育及筛选高效基因型植物的研究。选育出高效基因型的植物, 就能充分吸收、利用更多养分, 即使在营养胁迫条件下亦能获得较高的产量。

在防止污染、提高作物产量和质量方面, 不少国家在无菌条件下进行了较大面积的无土栽培或立体栽培, 特别是蔬菜、花卉方面应用较多。

对于植物对养分吸收、运转的机理有更深入的研究, 注意到了生物膜内的各种离子通道以及根细胞质膜及液泡膜中的  $H^+$  泵 ATP 酶的作用等。

80 年代还有一些内容丰富的植物营养专著及教材出版。拉克里 (A. Lauchli) 及贝里斯克 (R. L. Bielecki) 于 80 年代初, 主编了植物生理百科全书中的第 15 卷《植物无机营养》, 分 15A 和 15B 两册, 在 1983 年出版。书中收集了有关植物无机营养的极为丰富的资料。德国学者门格尔 (K. Mengel) 和他的共同工作者克尔伯 (E. A. Kirkby) 合著的《植物营养原理》于 1978 年出版后, 经几次修改再版, 于 1987 年发行了第 4 版, 该书文字

简练扼要，不少国家用作教材。德国学者马斯纳尔 (H. Marschner) 所著《高等植物的矿质营养》于 1986 年出版，至 1989 年已出至第 3 版，该书主要从矿质营养生理的角度，论述植物对离子的吸收及其同化物在植物体内运转的机理；各种矿质养分的生理功能。内容丰富、新颖。

### 第三节 植物营养原理的主要内容和研究方法

#### 一、主要内容

植物营养是以生理、生化的进展为基础，应用它们的原理，研究植物对养分的吸收、运输和同化，研究各种营养元素在植物体内的生理功能，以及各种营养元素的相互作用。采用分析化学、生物化学和酶学诊断，了解作物缺素症，指导合理施肥。

近年来由于分子生物学的迅速发展，以及各学科间的相互渗透，使植物营养的研究内容更趋深入，形成了不少新的分支学科。

1. 植物营养遗传学 (基因型)。研究不同基因型植物的营养特性，选育出能耐瘠薄、耐酸、耐盐 (碱)、耐重金属元素土壤的新品种，以及利用矿质肥料效率高的品种，这样就可以提高化肥利用率和扩大贫瘠土壤的开发利用。

植物吸收养分和运输养分均属基因型。凡是吸收养分速率快，最大吸收率  $V_{max}$  高， $K_m$  值又很小的品种，吸收养分快而且多。例如大麦某品种吸收氯化钾中  $K^+$  离子速率 ( $V$ ) 和最大吸收率 ( $V_{max}$ ) 均较高， $K_m$  值很小，在等量氯化钾浓度条件下，该品种吸收  $K^+$  离子较其他大麦品种多，这就是说栽培该品种能提高钾肥的利用率，从而提高化肥的效益。选用这种品种，可减少钾肥用量，达到省肥高产的目的。

2. 植物根际营养。研究根际微域环境中水分，养分等物质转化和流通过程，探索土壤—微生物—植物根系三者的相互作用，阐述根际物理、化学和生物环境与作物的生长发育、抗逆性和生产力的关系。它已逐渐形成一门新兴的边缘学科，与土壤化学、植物生理学和微生物学有着密切的联系。

3. 环境胁迫与植物营养。研究植物在各种环境胁迫如干旱、洪涝、盐碱、高温、严寒、营养不良、通气性差及遭病虫害等逆境条件下的植物营养性状的变异及其适应性变化的规律，通过施肥调节植物抗逆性的基因型差异。

4. 植物营养的土壤化学。主要研究土壤中各种养分的来源及其化学行为，土壤、水、热、空气诸因素与养分有效性的关系，以及植物营养元素在土壤中的含量、形态、化学反应、变化过程等。

5. 肥料与农业生态。研究施肥与农业生态系统结构、功能和调控途径的关系。合理施肥 (包括有机肥与化肥配施、种植绿肥、放养红萍等) 结合先进农业技术措施可加速和扩大农业生态系统的良性循环，这样不仅能生产更多、更好的农林牧副渔产品，同时也能不断地提高土壤肥力，达到建设高产优质高效农业的要求。

#### 二、研究方法

植物营养的研究方法主要包括田间试验、盆栽试验和化学分析，一般采用生物方法和

化学方法相结合，必要时还可采用示踪原子相结合进行研究。

田间试验是肥料试验的主要方法，因为田间试验是符合生产实际，其结果可直接应用于生产。如果在轮作中进行肥料田间试验，其结果可为制订施肥制提供有力的依据。一个试验成果在应用于生产之前，都应经过田间试验的检验。田间试验有单季试验和定位试验之分，采用随机区组、拉丁方、裂区设计，混杂设计、正交设计、回归设计等不同试验设计方法。

盆栽试验是研究植物营养的重要方法，其种类较多，常用的有土培、砂培和水培法，此外用于特殊目的的还有灭菌培养、分根培养、流动培养、耗竭试验、幼苗试验等方法。研究各种营养元素对作物生长发育的影响及其营养作用，以及各种离子间的协助和颉颃作用，一般采用砂培和水培方法；研究植物营养基因型亦需采用水培法，而研究有机营养则须采取灭菌培养。

化学分析主要包括土壤分析、肥料分析和植物分析三方面。土壤分析主要是土壤的基本农化特性分析；肥料分析主要是测定肥料中某种养分的总量及其有效养分的含量；植物分析主要测定植物体内各种养分含量，分布及其动态变化和蛋白质、糖分、油分等各种品质分析以及各类成分在植物体内代谢过程中的动态变化。

**同位素技术** 利用放射性与稳定性同位素标记的化合物，可追踪植物对养分的吸收、转化和运输分配过程，施入土壤中肥料养分的命运，土壤中养分的移动和转化等。同位素技术灵敏度高、样品制备简单，测定方便，它能揭示其他方法不能深入解决的问题，所以应用甚广。

**仪器分析技术** 如原子吸收光谱、离子选择电极、气相色谱—质谱联用、流动注射分析、电子探针、X射线荧光分析等新分析技术发展极为迅速。电子计算机与仪器分析相结合，使分析操作，仪器控制与数据处理进一步自动化，对土壤、植物分析的改进起到极大的促进作用。现代仪器分析方法应用于植物营养研究工作中，无疑将推动植物营养学科快速进展。

# 第一章 植物对养分的吸收

生物为维持正常的生命活动，需要从外界吸取能量与物质——营养。对植物而言，所需的能量（太阳辐射能）和物质由无机界提供，它们以无机形态进入植物体，然后以有机形态提供给动物和人类，最后经微生物作用回归给无机界，形成了一个物质和能量的生物大循环。因此，植物生产实际上是一个将光能转化为化学能并贮存在有机物质中的过程。所以，提供植物以有机质和矿物质仅仅是狭义的营养，广义的营养还应包括能量，即光能和热能。根系是植物吸收养分和水分的主要器官，也是养分和水分在植物体内运输的主要部位，它在土壤中能固定植物，以保证植物正常受光和生长，并能作为养分的贮藏库。本章着重讨论植物吸收养分的机理和影响养分吸收的因素。

## 第一节 植物的营养成分

### 一、植物的组成成分

整个植物体由水和干物质两部分组成。一般新鲜植物含有75%—95%的水分和5%—25%的干物质。

水分作为植物的重要组成部分，具有以下特点：

1. 水是地球上含量最为丰富的液体，且易被植物吸取。
2. 与其他物质相比，水具有较高的比热，对环境温度的激烈变化起缓冲作用，保护植物不受伤害。
3. 水有很大的溶解物质能力，并能带随溶质一道在植物的输道组织中快速流动，这对植物养料的吸收、运输和转化具有重要意义。
4. 在植物组织中，水分因存在的状态不同可分为自由水和束缚水。自由水能在植物体内自由移动，起了溶媒的作用。束缚水不能自由移动，是细胞中的胶粒或渗透物质所吸引的水，牢牢地被束缚在胶粒或渗透物质的周围，不起溶媒作用。

在植物的干物质中，有机物质占90%—95%，矿物质占5%—10%。植物体中的有机物质主要有蛋白质和其他含氮化合物、脂肪、淀粉、糖、纤维素和果胶等，它们都是由碳、氢、氧、氮四种元素组成。这四种元素通常称为能量元素。由于这些元素在燃烧过程中发生挥发，所以也称为气态元素。燃烧后残留下来的部分叫灰分，它的成分很复杂，含有磷、钾、钙、镁、硫、铁、锰、锌、铜、钼、硼、氯、硅、钠、钴、硒、铝等元素，称为矿质元素。然而，在这些矿质元素中还有一部分也会在燃烧中损失，特别是氯和硫，还有钾、钙、磷和其它元素也会有所减少。因此，这种植物组织的灰分量仅是组织的矿质元素含量的近似值。现代分析技术研究表明，在植物体内可检测出70余种矿质元素，几乎自然界里存在的元素在植物体内都能找到。

作物体内的元素组成及其含量（表 1—1）主要取决于作物的种类和品种，如豆科植物含有较多的钼和硫，甜菜中积累较多的硼和钠；但也受气候条件、生长环境、栽培技术、植物年龄等因素的影响，如盐土中生长的植物含有较多的钠，酸性红壤上的植物含有较多的铝，而海涂上的植物常含有碘。因此，在栽培时应充分考虑作物的自身特性和环境条件，以满足其生长的需要。

表 1—1 植物体内化学元素的平均含量（%鲜重）  
(Vinogradov, 1982)

元 素	含 量	元 素	含 量
氧	70	铜	$2 \times 10^{-4}$
碳	18	钛	$1 \times 10^{-4}$
氢	10	钒	$1 \times 10^{-4}$
钙	0.3	硼	$1 \times 10^{-4}$
钾	0.3	钡	$n \times 10^{-4}$
氮	0.3	铈	$n \times 10^{-4}$
硅	0.15	铈	$n \times 10^{-5}$
镁	0.07	镍	$5 \times 10^{-5}$
磷	0.07	砷	$3 \times 10^{-5}$
硫	0.05	钴	$2 \times 10^{-5}$
铝	0.02	氟	$1 \times 10^{-5}$
钠	0.02	锂	$1 \times 10^{-5}$
铁	0.02	碘	$1 \times 10^{-5}$
氯	0.01	铅	$n \times 10^{-5}$
锰	$1 \times 10^{-3}$	镉	$10^{-6}$
铬	$5 \times 10^{-4}$	铯	$n \times 10^{-6}$
铷	$5 \times 10^{-4}$	硒	$10^{-6}$
锌	$3 \times 10^{-4}$	汞	$n \times 10^{-7}$
钼	$3 \times 10^{-4}$	镭	$n \times 10^{-14}$

## 二、植物的必需营养元素及其分类

前面提到，植物体所含的矿质元素多达 70 余种，并且它们的组成因植物的遗传特性和环境条件的变化而不同。然而，植物体内所含的这些元素不一定是植物生长所必需的。有些元素可能是偶然被植物吸收的，甚至还能大量积累；反之，有些元素对于植物的需要量

虽然极微，却是植物生长不可缺少的营养元素。因此，植物体内的元素可分为必需元素和非必需元素两类。

正因为植物吸收的不一定是必需的，所以，仅由植物分析不能确定元素的必需性。而水培和砂培试验则是研究营养元素必需性的有力手段。可在培养液中有系统地除去植物灰分中发现的各种元素，观察对植物生长发育的影响，来判断那些属植物生长发育所必需的营养元素和非必需元素。对于植物营养元素的必需性，1939年 Arnon 和 Stout 提出了以下三条标准：

1. 如缺少某种营养元素，植物就不能完成其生活史。
2. 必需营养元素的功能不能由其它营养元素所能代替。
3. 必需营养元素直接参与植物的代谢作用，例如酶的组成成分或参与酶促反应。

必需元素在植物体内不论含量多寡都是同等重要的，任何一种营养元素的特殊功能都不能为其它元素所代替，这就是营养元素的同等重要律和不可替代律。

到目前为止，已确定的植物营养必需元素有碳、氢、氧、氮、磷、钾、钙、镁、硫、铁、锰、锌、铜、钼、硼和氯 16 种。今后随着科学技术的进步，化学试剂纯度和分析方法精度的提高，植物必需营养元素的种数还会增加。表 1—2 是各种植物必需营养元素的发现者和时间。

表 1—2 植物必需营养元素的发现年份

元 素	年 份	发 现 者
H、O	化学元素发现之前	—
C	1800	Senebier 和 Saussure
N	1804	Saussure
Fe	1860	Sachs
Mn	1922	McHargue
B	1923	Warington
Zn	1926	Sommer 和 Lipman
Cu	1931	Lipman 和 Mckinney
P、K、Mg、S、Ca	1938	Sprengel
Mo	1938	Arnon 和 Stout
Cl	1954	Broyer 等人

除以上公认的 16 种必需营养元素外，钠、硅、钴、硒和钒是部分高等植物生长所必需的营养元素。比如钠仅是盐土植物盐生草 (*Halogeton glomeratus*) 和囊滨藜 (*Atriplex vesicaria*) 所必需；还有一些  $C_4$  植物也需要钠；在  $C_3$  植物中芜菁、甜菜、糖用甜菜和芹菜在有钠时生长较好。硅是水稻生活所必需的元素。钴是豆科植物共生固氮时所必需的，如供给  $NH_4^+-N$  或  $NO_3^- - N$  作氮源，就不需要钴。硒是有毒元素，一般植物都不需要，但黄芪 (*Astragalus racemosus*) 和黄芪属的其他种类，非但无毒，而且还可在体内积累，这类植物称需硒植物。Ягодина (1982) 将锂、银、镉、镉、铝、硅、钛、铅、铬、硒、氟、镍等 12 种元素列为准必需元素或有益元素。

必需营养元素在植物体内的含量差异很大(表1—3),因此可以根据其在植物体内数量的多少分为大量元素和微量元素。大量元素一般占干物质重的1000mg/kg以上。微量元素一般在100mg/kg以下。由于植物体因环境条件的变化,其元素含量也有很大的变化,所以微量元素和大量元素之间的界限并不分明。如钙、镁和硫这三种元素有时划在大量元素中,有时单独划出来作为一类,称为次量元素或中量元素。

表 1—3 高等植物必需的营养元素及其较适合的浓度

(Stout, P. R.)

营 养 元 素		植物可利用的形态	在干组织中的含量 (mg/kg)
大量 营养 元素	碳 (C)	CO <sub>2</sub>	450000
	氧 (O)	O <sub>2</sub> , H <sub>2</sub> O	450000
	氢 (H)	H <sub>2</sub> O	60000
	氮 (N)	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	15000
	钾 (K)	K <sup>+</sup>	10000
	钙 (Ca)	Ca <sup>2+</sup>	5000
	镁 (Mg)	Mg <sup>2+</sup>	2000
	磷 (P)	H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup> , HPO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	2000
	硫 (S)	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	1000
微量 营养 元素	氯 (Cl)	Cl <sup>-</sup>	100
	铁 (Fe)	Fe <sup>3+</sup> , Fe <sup>2+</sup>	100
	锰 (Mn)	Mn <sup>2+</sup>	50
	硼 (B)	BO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , B <sub>4</sub> O <sub>7</sub> <sup>2-</sup>	20
	锌 (Zn)	Zn <sup>2+</sup>	20
	铜 (Cu)	Cu <sup>2+</sup> , Cu <sup>+</sup>	6
	钼 (Mo)	MoO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	0.1

因为植物体内营养元素的含量受到很多因子的影响,不能完全反映生理的需要。例如生长在酸性土壤上的植物,组织中铁、锰含量往往超过硫或镁的含量;而生长在盐土上的植物,氯的浓度也相当高,超过了它们的需要。这些例子均说明植物器官(根、茎、叶、果)中养分含量并不能反映植物生理生化过程中实际需要的量。因此,按植物体内营养元素含量的多少来分类界限不明确, Mengel 和 Kirkby (1982) 认为根据营养元素的生理功能和生化作用进行分类似乎更为合理。他们把营养元素分为4组(表1—4)。如从生产实际角度出发,按含量多少分为大量元素和微量元素较为方便实用。

表 1—4 植物营养元素分组

(Mengel 和 Kirkby, 1982)

营 养 元 素	吸 收	生理生化功能
第一组 C、H、O、N、S	以 CO <sub>2</sub> 、HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> 、H <sub>2</sub> O、O <sub>2</sub> 、NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> 、NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> 、N <sub>2</sub> 、SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> 、SO <sub>2</sub> 的形态被吸收 离子来自土壤溶液; 气体来自大气	有机物质的主要组成成分; 酶促过程中原子团的必需元素; 在氧化还原反应中被同化

(续)

营养元素	吸 收	生理生化功能
第二组 P、B (Si)	以磷酸盐、硼酸或硼酸盐、硅酸盐的形态存在于土壤溶液中被植物吸收	与植物体中的醇化合物进行酯化作用生成磷酸酯、硼酸酯等，也参加磷脂的代谢
第三组 K、(Na)、Ca  Mg、Mn、Cl	以离子的形式存在于土壤溶液中被植物吸收	一般功能：产生细胞渗透压  特殊功能：活化酶；作为酶与底物之间的桥梁
第四组 Fe、Cu、Zn、Mo	以离子或螯合物的形态存在于土壤溶液中被植物吸收	主要以螯合物存在于辅酶中。通过原子价的变化传递电子

## 第二节 根的构造

### 一、根的构造

自根尖沿植物根的纵切面到顶端依次可分为：根冠、分生区、伸长区和根毛区或成熟区（图 1—1）。其中根毛区是植物吸收养分和水分最活跃的区域。

将根的成熟区作横切面，从根的外围至中心可划分为表皮层、皮层和中柱 3 个区域（图 1—2）。

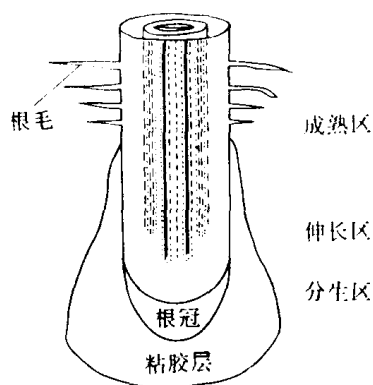


图 1—1 植物根系的纵切面图

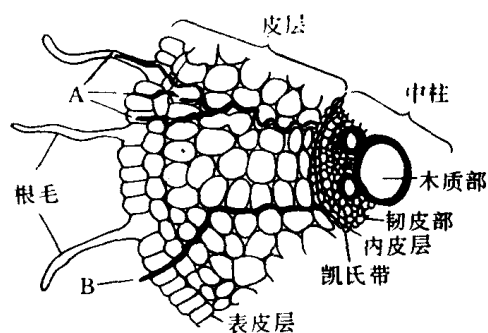


图 1—2 部分玉米根横切面示意图

A. 共质体 B. 质外体

表皮层是最外层排列紧密的细胞，当表皮细胞的伸长受到阻碍时，便向外形成管状突出的根毛，其长度通常为 0.1—1.5mm，直径为 0.005—0.025mm。根毛的数量受环境条件影响很大，一般每平方毫米根表上有 50—500 条根毛。不同植物之间，其根毛的数量和特征均存在着较大差异。根毛对养分的吸收，尤其是土壤中移动性小的养分如磷等，有着



重要作用。

表皮以内是皮层细胞，由多层薄壁细胞组成，这些细胞排列较疏松，气体可通过细胞间隙。水生植物根的皮层细胞间隙很大，如水稻根的通气间隙占根组织体积的5%—30%，而大麦则小于1%。表层的最内一层细胞称为内皮层，排列较紧密，环绕中柱组织。内皮层细胞最明显的特征是其细胞壁上有一木栓质增厚带，称为凯氏带 (Casparian strip)，环绕细胞的径壁和横壁的内方。凯氏带含有较多的木质素和木栓质，成为溶质和水分通行的屏障，从而隔断了皮层与中柱的质外体 (Apoplast, 细胞壁和细胞间隙) 联系。因而，对于主要通过质外体途径吸收的养分如钙，由于凯氏带的阻断，常在内皮层以外积累。因此钙的吸收主要限于根的尖端部分，因为此部分内皮层的凯氏带尚未形成。而像  $K^+$ 、 $H_2PO_4^-$  和  $NH_4^+$  等通过共质体 (Symplast, 环绕液泡、从细胞到细胞的胞间连丝) 途径吸收的养分，则整条根均可吸收。

中柱位于根横切面的最内部，主要包括一层或几层薄壁细胞组成的中柱鞘以及木质部和韧皮部两种输导组织。韧皮部是植物地上部同化产物输送的通道，木质部则是溶质和水分由根系运送到地上部的通道。

## 二、自由空间

自由空间是指植物组织中容易为外部溶质扩散通过的那部分体积，它的内部边界通常是原生质膜。自由空间是由细胞间隙、细胞壁微孔和细胞壁与原生质膜之间的空隙三部分组成。其体积约相当于幼根总体积的10%。细胞壁主要由纤维素、半纤维素 (包括果胶) 和糖蛋白的网状组织构成。此网状组织有大小不同的微孔，即所谓的纤维间隙和胶束间隙的空间。由计算得出，萝卜根毛细胞壁上微孔的最大直径为3.5—3.8nm，一般植物细胞壁上微孔的最大直径不超过5.0nm (Carpita 等, 1979)。然而，一般溶质的水化离子直径均不超过1nm (表1—5)，所以这些微孔本身不可能限制水化离子在自由空间内的运动，成了水分和营养物质进入自由空间的通道。

表 1—5 一些溶质分子或离子的直径 (nm)

溶 质	分子或离子直径	水化离子直径	溶 质	分子或离子直径	水化离子直径
葡萄糖	0.89		$Mg^{2+}$	0.13	0.92
$Na^+$	0.19	0.60	$Ca^{2+}$	0.20	0.88
$K^+$	0.27	0.53	$Cl^-$	0.36	0.50
$NH_4^+$	0.30	0.54	$NO_3^-$	0.41	

与矿质养分及低分子量的有机溶质相反，高分子量的溶质 (如金属络合物、富里酸和毒素) 或病毒和其他病原体因其直径大于这种微孔直径而被限制进入根细胞的自由空间。

由于植物根内的真实自由空间难以测得，Hope 和 Slevens (1952) 引入了“表现自由空间” (AFS) 这一概念。它包括“水分自由空间” (WFS) 和“道南自由空间” (DFS) 两部分。水分自由空间指的是水溶性离子可以自由进出的那部分空间。一般植物的水分自由空间为0.1—0.15ml/g 鲜重。道南自由空间指的是细胞组织 (包括原生质膜) 上所带的负电荷点位而吸持阳离子、排斥阴离子所占据的体积。植物根系的阳离子交换量 (CEC) 与道南自由空间的大小密切相关。因而，不同植物种类的道南自由空间表现出较大差异，如 CEC