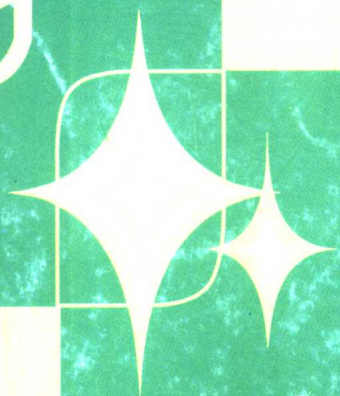




全国高等农业院校教材



园艺植物营养 与 施 肥

● 马国瑞 主编

● 土壤与植物营养 园艺 农学等专业用

中国农业出版社

全国高等农业院校教材

园艺植物营养与施肥

马国瑞 主编

土壤与植物营养 园艺 农学等专业用

中国农业出版社

全国高等农业院校教材
园艺植物营养与施肥

马国瑞 主编

责任编辑 贺志清

出 版 中国农业出版社
(北京市朝阳区农展馆北路2号)

发 行 新华书店北京发行所

印 刷 中国农业出版社印刷厂

* * *

开 本 787mm×1092mm16 开本

印 张 14 字数 317 千字

版、印次 1994 年 11 月第 1 版

1998 年 11 月北京第 2 次印刷

印 数 2,301~4,300 册 定价 15.20 元

书 号 ISBN 7-109-03120-9/S • 2009

ISBN 7-109-03120-9



9 787109 031203 >

主 编 马国瑞 (浙江农业大学)
编 者 马国瑞 (浙江农业大学)
李春九 (浙江农业大学)
石伟勇 (浙江农业大学)
主审人 郭鹏程 (沈阳农业大学)
审稿人 刘宜生 (中国农业科学院蔬菜花卉研究所)
庄伊美 (福建省亚热带植物所)

编 者 说 明

本书是由农业部教育司下达的一本教材。在编写时，我们依据下列三个原则：一是不强求系统性，有资料的多写，无资料的少写或不写；二是加强施肥与农产品品质的联系，以达到高产、优质的目的；三是强调施肥的经济效益，以期降低成本，增加收益。

全书共分五章。第一章、第四章、第五章由马国瑞编写；第二章由李春九编写，其中一、四两节由马国瑞撰稿；第三章由石伟勇编写，其中第一节由马国瑞撰稿。最后由马国瑞作总的修改，定稿。

本书由沈阳农业大学郭鹏程教授主审，中国农科院蔬菜、花卉研究所刘宜生研究员及福建省亚热带植物所庄伊美研究员分别对蔬菜和热带果树部分进行了审阅，在此一并致谢。

在编写本书的过程中，始终得到浙江农业大学有关领导的大力支持。由于园艺植物营养与施肥的内容比较广泛，而编者学识浅薄，错误和不当之处在所难免，热诚希望读者批评指正。

编 者

1992年5月

内 容 提 要

本书系统地介绍了园艺植物施肥的基本理论，果树、蔬菜、花卉植物的需肥特点和施肥技术，以及园艺植物营养与施肥的研究动向等内容。取材以近期研究成果为主，并着力把有关基础知识和实用技术有机地联系在一起，是一本既有理论又有应用技术的实用指南。它既可供大专农业院校师生阅读，又可供广大农业科技工作者参考。

目 录

编者说明

第一章 园艺植物营养与施肥的基本理论	1
第一节 园艺植物的营养成分	1
一、植物体内的元素含量	1
二、植物的必需营养元素	2
第二节 园艺植物对养分的吸收	4
一、生物膜	4
二、土壤中有效养分向根部迁移	5
三、根部对阳离子的吸收	6
四、根系对阴离子的吸收	10
五、根部对有机养料的吸收	10
六、叶面对养分的吸收	11
第三节 影响植物吸收养分的因素	13
一、植物矿质营养遗传特性	13
二、天气条件对养分吸收的影响	18
三、土壤条件对养分吸收的影响	20
四、根际和根内微生物对养分有效性的影响	32
第二章 果树营养与施肥	35
第一节 果树的营养特性	35
一、生命周期长, 营养要求高	35
二、树体营养和果实营养要均衡	35
三、砧穗组合与营养关系密切	35
四、菌根影响果树的养分吸收	36
五、要求良好的立地条件	36
第二节 仁果类果树的营养与施肥	36
一、苹果营养与施肥	36
二、梨树营养与施肥	46
第三节 浆果类果树营养与施肥	55
一、葡萄根系特点与施肥的关系	55
二、葡萄的营养特点	57
三、葡萄的施肥技术	61
第四节 柑桔营养与施肥	64
一、柑桔的营养特点	64
二、土壤与柑桔生长的关系	70
三、施肥技术	72

第五节 香蕉、荔枝的营养与施肥	75
一、香蕉营养与施肥	75
二、荔枝营养与施肥	83
第三章 蔬菜营养与施肥	92
第一节 蔬菜作物需肥特点	92
一、蔬菜是喜肥作物	92
二、蔬菜是喜硝态氮作物	92
三、蔬菜是嗜钙作物	93
四、蔬菜含硼量高	93
第二节 叶菜类蔬菜营养与施肥	94
一、大白菜营养与施肥	94
二、结球甘蓝营养与施肥	106
第三节 茄果类蔬菜营养与施肥	118
一、番茄营养与施肥	118
二、茄子营养与施肥	128
三、辣椒营养与施肥	135
第四节 瓜类蔬菜营养与施肥	144
一、黄瓜营养与施肥	144
二、西瓜营养与施肥	155
第五节 豆类蔬菜营养与施肥	160
一、菜豆的营养特点	161
二、土壤条件与菜豆生长	162
三、菜豆施肥及其效应	162
第六节 根菜类蔬菜营养与施肥	165
一、萝卜的营养特性	165
二、土壤条件与萝卜生长	167
三、萝卜施肥及其效应	168
第七节 葱蒜类蔬菜营养与施肥	170
一、大蒜的营养与施肥	170
二、洋葱的营养与施肥	173
第八节 棚室蔬菜施肥问题	174
一、盐分浓度危害	175
二、气体危害	176
三、CO ₂ 肥料的应用	177
第四章 花卉营养与施肥	179
第一节 花卉的营养特点	179
一、花卉的营养含量	179
二、营养元素对花卉生长发育的影响	179
三、营养元素与花卉颜色的关系	183
四、花卉营养元素的适宜比例	183
第二节 花卉的需肥特性	185
一、不同生育期内吸收养分的动态	185
二、花卉吸收养分的速度	183

第三节 花卉的施肥技术	184
一、花卉施肥特点	185
二、常见花卉的施肥要点	187
第五章 园艺植物营养与施肥的研究动向	192
第一节 营养诊断指导施肥	192
一、植物营养诊断的内容	192
二、诊断的器官和取样时期	196
三、营养诊断的研究动向	200
第二节 营养元素对植物体内激素含量的影响	200
一、氮与激素的关系	201
二、磷、钾与激素的关系	202
三、微量元素与激素的关系	203
第三节 施肥对水果、蔬菜品质的影响	204
一、氮肥与水果、蔬菜品质的关系	204
二、磷肥与水果、蔬菜品质的关系	207
三、钾肥与水果、蔬菜品质的关系	207
四、钙肥与水果、蔬菜品质的关系	209
五、微量元素肥料与水果、蔬菜品质的关系	211
六、肥料配合使用对水果、蔬菜品质的影响	211
主要参考文献	213

第一章 园艺植物营养与施肥的基本理论

园艺植物在生长过程中,除需二氧化碳和水外,还不断地从外界环境中吸收矿质养分,以满足生长的需要。因此合理施肥,不仅要了解肥料的本身特性,而且还应考虑作物的营养特点、气候条件和土壤性质,才能使肥料发挥较大的增产效果。

第一节 园艺植物的营养成分

一、植物体内的元素含量

新鲜植物一般含75—95%的水分和5—25%的干物质。若把干物质煅烧,就可证明组成植物的主要元素是碳、氢、氧、氮四种,它们约占干物质的95%。植物体燃烧后的残留部分称为灰分,约占干物质的5%左右。它的成分十分复杂,有磷、钾、钙、镁、硫、铁、锰、锌、铜、钼、硼、氯、硅、钠、钴、硒、铝等。采用现代分析技术测定表明,在植物体内可检出70余种矿质元素,自然界里存在的元素在植物体内几乎都有它的踪迹。植物体中化学元素的平均含量列于表1—1。

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	元 素	含 量
氧 (O)	70	氯 (Cl)	1×10^{-2}	镍 (Ni)	5×10^{-5}
碳 (C)	18	锰 (Mn)	1×10^{-3}	砷 (As)	3×10^{-6}
氢 (H)	10	铬 (Cr)	5×10^{-4}	钴 (Co)	2×10^{-5}
钙 (Ca)	8×10^{-1}	铷 (Rb)	5×10^{-4}	氟 (F)	1×10^{-5}
钾 (K)	8×10^{-1}	锌 (Zn)	3×10^{-4}	锂 (Li)	1×10^{-6}
氮 (N)	3×10^{-1}	钼 (Mo)	3×10^{-4}	碘 (I)	1×10^{-5}
硅 (Si)	1.5×10^{-1}	铜 (Cu)	2×10^{-4}	铅 (Pb)	$n \times 10^{-5}$
镁 (Mg)	7×10^{-2}	钛 (Ti)	1×10^{-4}	镉 (Cd)	$n \times 10^{-6}$
磷 (P)	7×10^{-2}	钒 (V)	1×10^{-4}	铯 (Cs)	$n \times 10^{-6}$
硫 (S)	5×10^{-2}	硼 (B)	1×10^{-4}	硒 (Se)	$n \times 10^{-6}$
铝 (Al)	2×10^{-2}	钡 (Ba)	$n \times 10^{-4}$	汞 (Hg)	$n \times 10^{-7}$
钠 (Na)	2×10^{-2}	锶 (Sr)	$n \times 10^{-4}$	镭 (Ra)	$n \times 10^{-7}$
铁 (Fe)	2×10^{-2}	锆 (Zr)	$n \times 10^{-5}$		

二、植物的必需营养元素

植物体的元素分析结果，只能表示植物从介质中吸收的元素种类和数量，而不能直接证明这些元素就是必需元素。为了查明某种元素对于植物生长发育是否必需，有两种方法，即从生长发育实验判断其必需性，和从机能方面探讨其必需性。至今已证明的必需养分元素都是通过生长发育实验判断的，而从机能方面研究其必需性是起着验证由生长发育实验得出来的结论。但是，今后研究必需性的营养元素，是一些植物体内含量甚微的元素，可以预计，如果采用欠缺培养的方法是极其困难的，所以从机能方面研究有着广阔的前景。

Arnon和Stout (1939) 对高等植物进行了精密的水培实验后，提出植物必需营养元素应符合以下三个标准。这就是：

1. 若缺乏这个元素，植物就不能完成营养生长或生殖生长的全过程。
2. 这个元素的缺乏症状是特异的，只有给予这个元素后才能恢复，而其它元素不能代替。
3. 这个元素必须与植物的营养和代谢作用直接有关，而不是伴随植物环境条件改善的附属作用。

通过反复研究发现，植物必需的营养元素有碳、氢、氧、氮、磷、钾、钙、镁、硫、铁、硼、锰、锌、铜、钼、氯等16种元素。其中，碳、氢、氧、氮、磷、钾、钙、镁、硫等9种元素植物需要量大，称大量元素；铁、硼、锰、锌、铜、钼、氯等7种元素植物需要量小，称微量元素（表1—2）。植物对营养元素的需要量虽有多少之分，但它们都是同等重要，彼此不能代替的。尽管微量元素需要量小，但缺少时同样会产生某些病症。如甜菜的心腐病（缺B）、花椰菜的开垦病（缺Cu）及鞭尾病（缺Mo），以及苹果小叶病（缺Zn）都是由于缺少微量元素引起的。

表1—2 植物必需营养元素的平均含量

(Epstein, 1965)

元 素	干物质中的元素含量（大约值）			
		%或mg/kg	微克分子/g	以Mo作为1时的原子比
大 量 营 养 元 素	H	6 %	60000	60000000
	C	45 %	40000	40000000
	O	45 %	30000	30000000
	N	1.5 %	1000	1000000
	K	1.0 %	250	250000
	Ca	0.5 %	125	125000
	Mg	0.2 %	80	80000
	P	0.2 %	60	60000
	S	0.1 %	30	30000

(续)

元 素	干物质中的元素含量 (大约值)			
		%或mg/kg	微克分子/g	以Mo作为1时的原子比
微量 营 养 元 素	Cl	100mg/kg	3.0	3000
	B	20mg/kg	2.0	2000
	Fe	100mg/kg	2.0	2000
	Mn	50mg/kg	1.0	1000
	Zn	20mg/kg	0.3	300
	Cu	6 mg/kg	0.1	100
	Mo	0.1mg/kg	0.001	1

从生理观点看, 根据植物组织中营养元素的含量分为大量元素和微量元素并非合理, 因为在某些情况下, 大量元素和微量元素含量的差异并不大, 如植物组织中铁和锰的含量有时可以接近硫和镁的含量。同时, 微量元素含量有时大大超过其生理上的需要, 如氯在光合作用中的需要量甚微, 但在许多植物中氯的含量却相当高。可见, 植物体内营养元素含量并不能反映植物生理和生化过程的实际需要量。因此, 把植物营养元素按其生化作用和生理功能进行分类或许更为合适 (表1—3)。

表1—3 植物营养元素的分类

营养元素	吸 收 形 态	生 物 化 学 功 能
第一组 C、H、O、N、S	CO ₂ 、HCO ₃ ⁻ 、H ₂ O、O ₂ 、 NO ₃ ⁻ 、NH ₄ ⁺ 、N ₂ 、SO ₄ ²⁻ 、SO ₂ 离子来自土壤溶液 气体来自大气	是有机物质的主要组成成分, 是酶催化过程中原子团的必需元素。通过氧化还原反应而同化
第二组 P、B、Si	来自土壤溶液中的磷酸盐、硼酸或硼酸盐、硅酸盐	与植物中天然醇类进行酯化作用, 磷酸酯参与能量转换反应
第三组 K、Na、Mg、Ca、 Mn、Cl	来自土壤溶液的离子	一般功能: 形成渗透势 特殊功能: 使酶蛋白的构造成为最佳状态, 以利酶的活化作用。两种作用物之间的桥梁联结, 使非扩散和扩散的阴离子平衡
第四组 Fe、Cu、Zn、Mo	来自土壤溶液的离子或螯合物	主要以螯合物结合于辅基内, 通过这些元素原子价的变化而传递电子

此外, 还有些元素如钠、硅、钴、硒等, 虽然不为所有植物所必需, 但它们为部分植物所必需。例如盐土植物盐生草、囊滨藜和某些C₄植物需要钠, 水稻、毛竹是典型的需硅

植物，大豆、豌豆等豆科植物固氮时需要钴，黄芪则是需硒植物。毋庸置疑，随着科学技术的进步，一定会探明更多的元素在植物生长中所起的重要作用。

第二节 园艺植物对养分的吸收

土壤中的有效养分如何被植物吸收，并成为植物的组分，这是一个既重要又复杂的问题。据植物生态学家估计，地球上的陆生植物，每年生产的干物质约为 $1 \times 10^{10} \text{t}$ ，按植物干物质含矿物质 5% 计算，则每年陆生植物将从土壤中摄取 $5 \times 10^8 \text{t}$ 的矿物质，它们基本上是通过根系从介质中吸收到植物体内的。然而，植物对养分的吸收，不论是根和叶，都必需通过原生质膜才能进入到细胞内。因此，可以把离子吸收过程看作是离子通过质膜的运转，从广义来看，可看作是离子通过生物膜的运转。

一、生物膜

膜的基本成分是类脂、蛋白质及少量的糖。糖与蛋白质、类脂结合，形成糖蛋白、糖脂，其平均含量大体是：类脂占 40%，蛋白质占 55%，糖占 5%。生物膜的厚度一般为 7—10nm。组成生物膜的类脂以磷脂为主，磷脂具有双亲媒性，既具有在脂肪性溶剂中易于溶解的非极性的疏水尾部（脂肪酸侧链或碳氢链），又有一个在水中易于溶解的极性的亲水头部。膜中的磷脂分子呈双分子层排列，亲水端向膜的表面（上、下层）、疏水端（亲脂部分）则向膜的中央。蛋白质分子借助于分子间引力和极性物质间的静电吸引而镶嵌在膜内类脂双分子层中，甚至穿透膜的内外表面（图1—1）。由于蛋白质在膜上分布不均匀，所以膜结构也是不对称的。水分子可以通过蛋白质之间孔隙进入细胞内，一些脂溶性的化合物也能通过。由于膜中类脂（主要是磷脂）是双分子层，当 K^+ 、 Na^+ 、 NH_4^+ 、 H_2PO_4^- 、氨基酸和糖等亲水溶质通过时，将受到阻碍，所以这些养分吸收后也不易向细胞外扩散。在膜上还存在着各种酶，如ATP酶以及从细菌细胞膜上分离出的钾离子透过酶、钙离子透过酶等，其作用是专门负责某种分子或离子进入膜内。

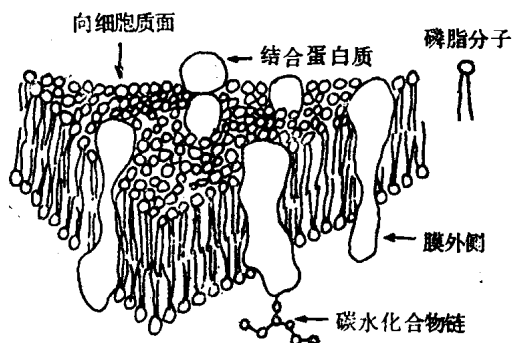


图1—1 生物膜示意图
(Mengel, 1982)

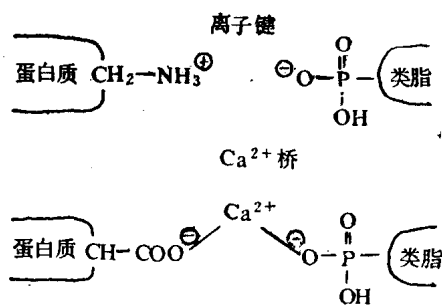


图1—2 pH和 Ca^{2+} 对膜稳定性影响
(Mengel, 1988)

生物膜的稳定性，主要受pH和 Ca^{2+} 的影响（图1—2）。图1—2上方表示类脂和蛋白质分子间以离子键结合在一起，这种离子键对极端高低的pH是非常敏感的。假设把pH从7提高到9， $-\text{NH}_3^+$ 将脱去质子，即 $-\text{NH}_3^+ \longrightarrow -\text{NH}_2 + \text{H}^+$ ，于是离子键互解，类脂和

蛋白质分离,生物膜的稳定性也相应受到影响。同样,在极端低的pH下,如pH2—3时,类脂上的磷酸基团质子化而成电中性,因此离子键也遭到破坏。可见,在极端pH时,生物膜将不再是离子的屏障。图1—2下方是另一种键合方式,其中 Ca^{2+} 起着重要作用。在正常情况下,类脂上的磷酸基团和蛋白质分子上的羧基都带负电荷, Ca^{2+} 介于两者之间,将两个基团连接在一起,使膜结构保持稳定。当然,这种键合形式在 H^+ 浓度很高时,因 H^+ 能替代 Ca^{2+} ,使两个基团都质子化而呈电中性,于是键合结构破坏,使膜失去屏障作用。可见,膜的稳定性对养料的吸收至关重要。

二、土壤中有效养分向根部迁移

养分向根部迁移,一般有三条途径,即截获,质流和扩散。

(一) 截获 截获实际上是一种离子的接触交换,即当根表离子和土壤胶体表面吸附的阳离子,距离小于5nm而使水膜相互重叠时,因离子振动而使两者间的离子产生交换(图1—3)。植物根系截获养分的多少,主要取决于根系表面积。通常,根系直接接触的土壤体积低于5%,所以由截获得到的养分不多,一般只有0.2—10%。从表1—4可以看出,假定根能接触土壤中3%的有效养分,则由根系截获的氮、磷、钾3种元素,只能满足作物需要的6—9%,但根系截获的钙则大大超过它的需要。

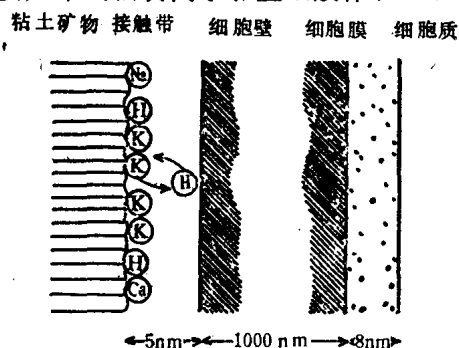


图1—3 粘土矿物和根表皮细胞之间的接触交换

表1—4 玉米养分需要量和根截获的养分量

(Barber, 1963)

元 素	肥沃土壤中养分含量 (kg/ha)	根截获养分量 (kg/ha)	玉米产量为每公顷8000 kg时的养分需要量 (kg/ha)	根截获养分占 养分需要量的 (%)
N	330	10	165	6
P	110	8	33	9
K	330	10	110	9
Ca	4400	132	44	300
Mg	825	25	33	80

(二) 质流 依靠蒸腾作用把土壤中养分运输到根际称为质流。由质流向根表移动的养分决定于植物的蒸腾量和土壤溶液中养分浓度,其数量可通过蒸腾水量乘以土壤溶液中离子浓度而求得。以玉米为例的计算结果可以看出(表1—5),由质流供应的钙和镁超过作物需要,但供应的磷和钾只能满足作物需要的很少一部分。表中虽未列出氮、铜、铁、锰、锌、硼、钼等元素,但通过计算表明,除硼、钼元素外,质流对植物供应氮、铜、铁、锰和锌的作用并不大。

(三) 扩散 根对养分离子的吸收速率常大于离子通过水流迁移到根表面的速率,使

表1—5 质流供应养分数量

(Barber, 1963)

元 素	玉米养分平均含量 (mg/kg)	土壤溶液养分浓度 C (mg/kg)	$C \times 500$	由质流供应占需要量 %
Ca	3000	30	15000	500
Mg	2000	25	12500	625
K	20000	4	2000	10
P	2500	0.05	25	1

根表及根际土壤中的离子浓度降低, 导致根际附近出现某些离子的亏缺现象, 并在根表面与附近的土体间形成浓度梯度, 使养分离子由高浓度向低浓度扩散。扩散速率与植物吸收能力、土壤缓冲性能、土壤水分及离子本身的扩散系数有关。通常, 在植物生长旺盛时期, 凡水分充足的砂性土壤, 其扩散速率比水分不足的粘性土要快得多。在不同离子中, 铵、钾的扩散系数较大, 磷的扩散系数较小。磷在砂性土壤中, 当根际土壤磷浓度亏缺值达50%时, 其亏缺范围约为4mm, 而铵、钾在同样条件下, 根际土壤的亏缺区可超过根表40cm, 两者相差100倍。可见, 铵、钾在土壤中的迁移范围比磷酸离子大得多。

土壤中离子迁移的三个过程是同时存在的, 但它们对植物养分的贡献并非一样 (表1—6), 钙、镁、硼、钼由质流供应数量已能满足需要, 氮只是基本满足, 磷、钾则主要是靠扩散供给, 其量占90%左右; 截获提供的钙可满足部分需要, 镁可供三分之一的需要量, 氮、磷、钾仅为1—4%。然而, 在一般情况下, 三者间很难区分。当土壤溶液中离子浓度高、植物蒸腾量大时, 养分供应以质流为主, 反之, 土壤溶液中离子浓度低、蒸腾强度小时, 依靠质流满足植物养分需要的可能性就小, 此时以扩散作用供应养分为主。通过这三个过程的相互补充, 使养分持续地向根表迁移, 供植物对养分吸收的需求。

表1—6 根截获、质流、扩散供应玉米养分的相对重要性

(Barber, 1968)

元 素	每公顷9500kg产量所需养分量 (kg/ha)	供 应 量 (kg/ha)		
		截 获	质 流	扩 散
N	187	2	185	0
P	38	1 (8%)	2 (6%)	30 (91%)
K	192	4 (2%)	38 (10%)	150 (88%)
Ca	38	66	165	0
Mg	44	16	110	0

注: 括号内为相对%。

三、根部对阳离子的吸收

通过截获、质流和扩散到达根部的离子态养分均能进入到细胞内。凡是养分进入细胞

内不需要供给能量的，称被动吸收。养分进入细胞内需要消耗能量的，称为主动吸收。

(一) 被动吸收 迁移到根部的离子态养分首先进入到自由空间（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）。由于细胞壁主要带负电荷，所以阳离子进入根中较阴离子多。在最初阶段，阴、阳离子吸收属被动吸收。

原生质属两性胶体，通常带较多的负电荷和少量正电荷，因而由根呼吸产生的 H^+ 和 HCO_3^- 能被吸附在原生质表面，其中最多的是 H^+ 。当土壤中阳离子通过扩散或质流进入根部时，就与根部吸附的 H^+ 进行交换而被吸收（图1—4）。

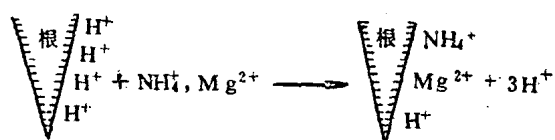


图1—4 根表氢离子和土壤溶液中阳离子的离子交换

(二) 主动吸收 据报道，植物细胞内的离子浓度比介质溶液中的浓度高，有时竟高达数十倍乃至数千倍（表1—7）。同时，植物对养料的吸收又具有选择性，即介质中浓度高的元素，植物吸收并不一定多（图1—5）。因此，单从被动吸收就无法解释。事实上，植物吸收离子有的是以逆电化势梯度进行的，它是一个主动的运转过程，与植物的新陈代谢过程有着密切关系。然而，离子通过细胞膜的机制，至今尚未搞清。但离子泵学说和载体学说有着广泛的实验资料，离子通道也日益被人们所认识。

表1—7 羽衣甘蓝对土壤溶液中各元素的浓缩

(Bowen, 1966)

元 素	土壤溶液中 (mg/L)	羽衣甘蓝叶中 (mg/kg干重)	浓 缩 倍 数
Ca	750	10.000	13
Cl	29	1.100	38
Cu	0.04	1.1	275
Fe	0.25	30	120
K	5.4	6250	1150
Mg	22	385	17
Mn	0.072	3.3	460
N	215	10.600	49
Na	39	730	19
P	0.70	1.100	1600
S	205	4.300	21
Zn	0.2	8.2	41

1. 离子泵学说。指离子泵可以在逆电化势梯度的情况下将离子泵入或泵出细胞膜。这个离子泵就是ATP酶。现用细胞化学技术，已从植物根细胞质膜上分离出ATP酶，也可

用电镜观察到根细胞质膜和液泡膜等部位的ATP酶。这种酶能被 K^+ 、 Rb^+ 、 Na^+ 等离子所活化。细胞膜带负电荷，所以 K^+ 、 Na^+ 易进入根细胞内，促进ATP酶活化，催化ATP水解，产生质子梯度：



由于膜内的电荷分离造成膜内外的电位差和pH梯度，形成通过膜的质子原动力，这种质子原动力参与离子的主动运输。离子泵向膜外泵出质子，造成电位差使阳离子进入膜内，同时 OH^- 随质子外流，外界阴离子由膜上阴离子载体，携载运入细胞内（图1—6）。迄今为止，对ATP酶是否直接参与离子吸收还有争议。Ling认为在泵出 H^+ 的同时，将阳离子运入膜内。另一种观点是质子的泵出和阳离子进入并非同时完成，阴离子运入是由另一组分完成。不过现已普遍认为，根系分泌的 H^+ 是ATP酶的作用结果。

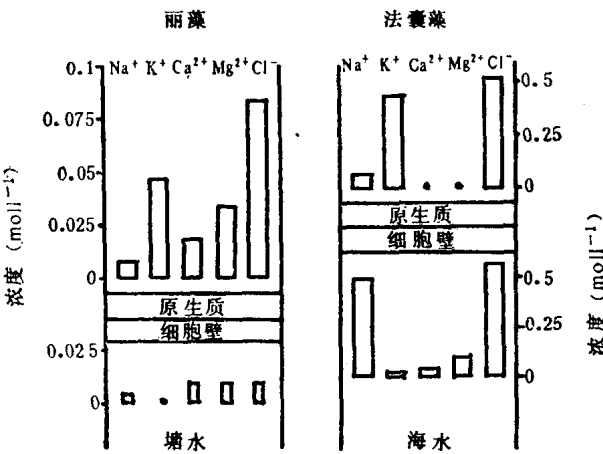


图1—5 丽藻和法囊藻液泡中离子浓度与外面介质中离子浓度的关系
(Hoagland, 1948)

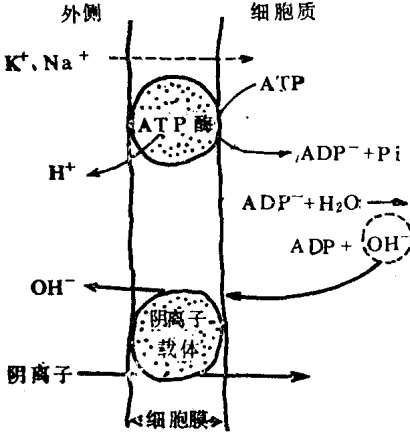
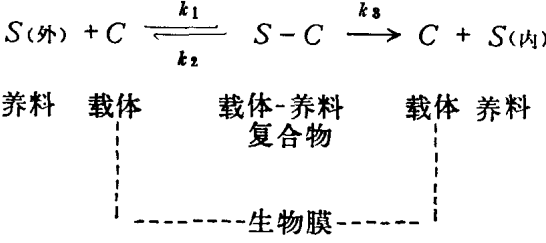


图1—6 ATP酶与阴、阳离子吸收
(仿照Hodges 1973年资料制作)

2. 载体学说。早在1952年, Epstein等就用酶的动力学来解释载体的概念。其反应如下：



这里把运转的养料离子比作底物，载体比作酶，假设离子从膜内运到膜外的速率忽略不计，则外部溶液离子浓度为 S 时的吸收速率应为：

$$v = \frac{V(S)}{K_m + (S)}$$

这里， v 为离子的吸收速率， V 为吸收最大速率， K_m 为米氏常数。由于米氏常数与吸收速率呈反比，因此米氏常数增加，表明离子与载体亲和力减小，离子吸收速率变慢，反之， K_m 值愈小，表明离子与载体亲和力愈大，离子吸收速率愈快。