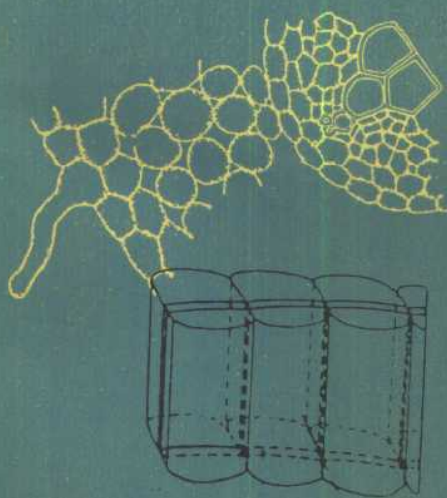


植物和矿质营养

〔英〕 J. F. 萨克利夫 著
D. A. 贝 克



科学出版社

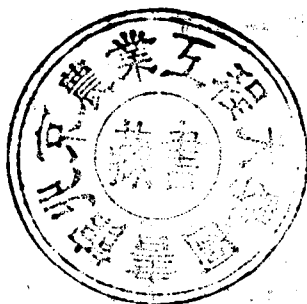
Q945.1
3

植物和矿质营养

〔英〕 J. F. 萨克利夫 著
D. A. 贝 克

王惠君 王爱琳 译
范淑琴 书 文

张永平 校



科学出版社

1986

EP56/27-20

内 容 简 介

本书为英国《生物学研究》丛书之一。作者以简明扼要的方式介绍了植物矿质营养的各个方面，包括植物与土壤的关系，必要元素的作用，细胞吸收矿质元素的机制，矿质元素在细胞之间的运输、在韧皮部和木质部中的分配以及盐生植物的生理等。还试图将矿质营养的传统问题同现代关于离子吸收的生物物理学研究结合起来。此原书在1974年初版，1976、1978年都曾重印，1981年出版增订的第二版。本书是根据第二版翻译的。可供植物生理、生物学和农业科学等方面的教学和研究参考。

J.F.Sutcliffe D.A.Baker
PLANTS AND MINERAL SALTS
EDWARD ARNOLD 1981
Second Edition

植物和矿质营养

[英] J.F. 萨克利夫 著
D.A. 贝 克

王惠君 王爱琳 译
范淑琴 书 文

张永平 校

责任编辑 梁淑文

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院植物研究所印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经销

1986年6月第一版 开本：787×1092 1/32

1986年6月第一次印刷 印数：8

印数：0001—3,200 字数：64,000

统一书号：13031·3191

本社书号：4868·13—6

定价：0.75 元

第二版前言

植物除需要二氧化碳和水以外还需要各种矿质元素，这些矿质元素主要是以离子形式从土壤中获得。植物吸收、运输、利用和有时排出离子的过程，是最近五十年间广泛、深入研究的论题，并且积累了大量的文献资料。尽管离子运输问题在生物学中相当重要，但一般教科书对这个植物生理学问题的阐述却是不够深入的，至于为专家们所编写的专著及评论不但难于弄到手，而且阅读起来也往往费力而耗时。

编写本书的目的是想以简明扼要的形式向读者介绍植物矿质营养的各个方面，包括植物与土壤的关系、必要元素的作用，细胞吸收矿质元素的机制，矿质元素在细胞之间的运输、在韧皮部和木质部中的分配，以及盐生植物的生理等。特别是，我们曾试图使有关矿质营养的许多传统问题同现代关于离子吸收的生物物理学研究结合起来。根据最近的发现第二版内容在许多地方作了修订和补充。

我们感谢西澳大利亚 (Western Australia) 大学教授 J. F. Loneragan 对 § 2 的编排和内容提出了有益的意见，感谢 E. J. Hewitt 博士为我们提供了缺盐症状的照片，最后还要感谢苏塞克斯 (Sussex) 大学植物生理组的同事们对我们的鼓励和支持。

J. F. S. 和 D. A. B.

(王惠君 译)

目 录

第二版前言	iii
1. 盐分的供应	1
1.1 无机盐的来源	1
1.2 植物灰分的组成	3
1.3 盐含量的遗传控制	6
1.4 环境的影响	7
1.5 盐分的吸收和生长	9
1.6 溶液培养	10
2. 植物对盐分的需要	14
2.1 必要和非必要元素	14
2.2 必要元素	15
2.3 氮、硫和磷	18
2.4 钙、镁和钾	21
2.5 铁	25
2.6 铜、锰和锌	27
2.7 钼和硼	31
2.8 氯和钠	34
2.9 有益的元素	35
2.10 矿质元素的有毒作用	36
3. 细胞对离子的吸收	39
3.1 膜电势	39
3.2 自由空间的吸收	42
3.3 载体概念	44
3.4 主动运输的力能学	48
3.5 在细胞质和液泡中的积累	51

3.6 影响离子吸收的因素	52
4. 植物对离子的吸收	56
4.1 从土壤中吸收	56
4.2 自由空间中的运输	58
4.3 共质体中的运输	61
4.4 内皮层	62
4.5 根的溢泌作用	63
4.6 水分与离子运输间的关系	64
4.7 叶片对离子的吸收	65
5. 离子的分布	67
5.1 离子分布的类型和循环	67
5.2 木质部内的运输	70
5.3 韧皮部内的运输	72
5.4 贮藏器官中的积累	75
5.5 离子在发芽种子中的分布	77
5.6 盐生植物的盐分关系	80
推荐读物	86
参考文献	87

1. 盐 分 的 供 应

1.1 无 机 盐 的 来 源

植物对养分的吸收是不易察觉的，所以为了真正摸清光、空气和土壤各自的作用，人们花了几百年的时间去观察和研究它。绿色植物在光照情况下把来自空气的二氧化碳和来自土壤的无机盐转化成为有机物的过程，对动、植物都极为重要，因为即使是食肉动物也是把光合作用作为它们食物的最终来源的。

大多数植物是通过根来吸收它们所需要的矿质元素，但有时可通过叶片吸收一部分盐分。沉水的水生植物是通过整个植株表面来吸收矿质元素，而其根在这方面只起着极小的作用。生长在树枝和树干上的附生植物和覆盖在森林地面上的苔藓植物也主要依靠叶子来吸收由雨水从上层叶子淋溶下来的无机养分。寄生植物和半寄生植物发展了特殊的吸收器官（吸器），依靠这种吸收器，它们从寄主的维管组织中吸取矿质盐类。

矿质盐由岩石圈中的岩石风化而来，在风化过程中，复杂的晶体结构通过物理和化学过程缓慢地分解成为可溶性化合物。这些化合物在水中或多或少地离解成像钾（ K^+ ）、钙（ Ca^{2+} ）和铁（ Fe^{2+} 和 Fe^{3+} ）这类带正电荷的离子以及像氯（ Cl^- ）、硫酸根（ SO_4^{2-} ）和磷酸根（ $H_2PO_4^-$ 、 HPO_4^{2-} 、 PO_4^{3-} ）这类带负电荷的阴离子。它们被雨水、小溪及河流带至土壤、湖泊和海洋；由此，一些离子被吸收并结合到生

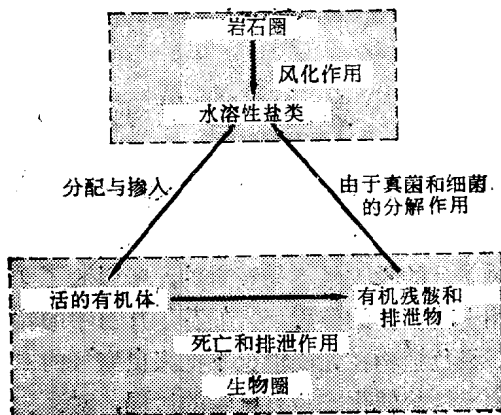


图1-1 矿质元素循环

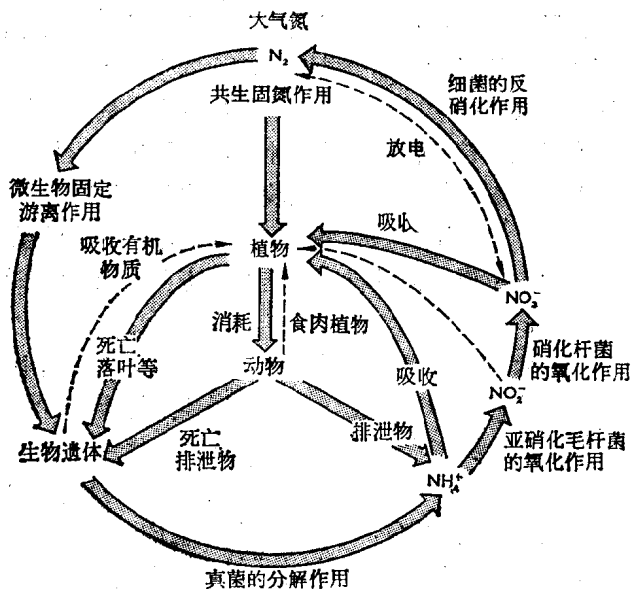


图1-2 氮循环。小循环途径用虚线箭头表示

物圈中。通过真菌和细菌对动、植物体和废物的分解，无机物以这种方式又再次进入循环（图1-1）。

有一种重要的、岩石中所没有的元素——氮，在土壤和天然水中是以亚硝酸（ NO_2^- ）、硝酸（ NO_3^- ）和铵（ NH_4^+ ）离子的形式存在着，此种氮主要来源于含氮的有机化合物，特别是动、植物蛋白的分解；也有少数来源于因放电和微生物活动而固定的大气氮（图1-2）。

当农作物茂盛生长时，会迅速地消耗掉土壤中的必需养分，特别是氮、磷和钾。实行轮作制可减轻这种状况，因为不同种类的作物对各种养分的需要量略有不同，即使如此，为了保持高产，也必须施肥。人造肥料，特别是那些含氮、磷、钾、钙的肥料当今已广泛地被应用。

1.2 植物灰分的组成

当植物在空气中燃烧时，有机质被破坏，剩下的是无机盐（即灰分），燃烧期间，有机组织中的元素，无论是作为有机分子成分的还是作为不溶性盐的晶状沉积物的或是处于离子形式的，大都变成它们的氧化物。这些氧化物能溶解在像浓盐酸这样的强酸中，这种溶液稀释后可用化学的或物理的方法进行分析。经分析发现了许多组成成分（图1-3），但是，由于氮在燃烧时变成氨及气态氧化物，故其含量极微，甚至没有。其他元素，主要是磷和硫，可以呈挥发性物质而散失，不过其程度较轻。为了减少这类损失，在研究工作中通常采用一种称之为“湿法灰化”（wet ashing）的程序，即在控制的温度下，用高氯酸和盐酸消化干物质。

发射法或原子吸收火焰分光光度法（atomic absorption flame spectrophotometry）是测量溶液中钾、钠、钙

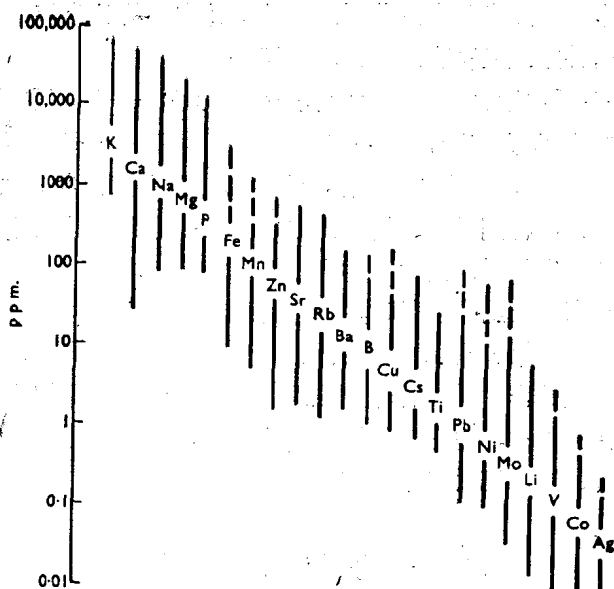


图1-3 植物灰分中各种元素的含量排列（以干物质的百万分之一表示）。虚线表示异常值（重绘自Mitchell, R.L., 1954, *Analyse des Plantes et Problèmes des Engrais Minéraux*, Paris.）

和镁这些元素的最适宜的方法。植物汁液中的很多元素，尽管其中有些元素含量极低，都可用灵敏的光谱法分析出来（图1-3）。从某些木本的被子植物中已经发现自然界较稀有的一种元素——镭，其含量极少，只占干物质的 10^{-9} ppm。

元素含量随植物的种类而有很大的差别，并且受植物生长条件的影响（见下面），但从某些方面来看，所有植物的灰分都很相似。通常主要的成分是钾，它几乎占灰分总重量的50%。钾（potassium）这个英文名称即起源于“锅灰”（pot ashes），因为过去人们制钾时一般是先用水抽提海藻及其他植物原料，再用平锅蒸发其水分。一般来说，动物

组织中钾的含量要少得多，而钠的含量却较高。动、植物之间这种差异的原因至今仍不清楚。这或许与大多数植物细胞所特有的大液泡偏爱积累钾有关（图1-4）。而分生细胞，尽管只有很小的液泡，但其厚钾薄钠的倾向甚至更大（Sutcliffe和Counter, 1962）。很明显，在进化过程中，动物所保持的内部环境，与大多数植物所保持的相比，更类似于海的环境。所以在草食性牲畜（如牛）的食物中必须加入食盐。

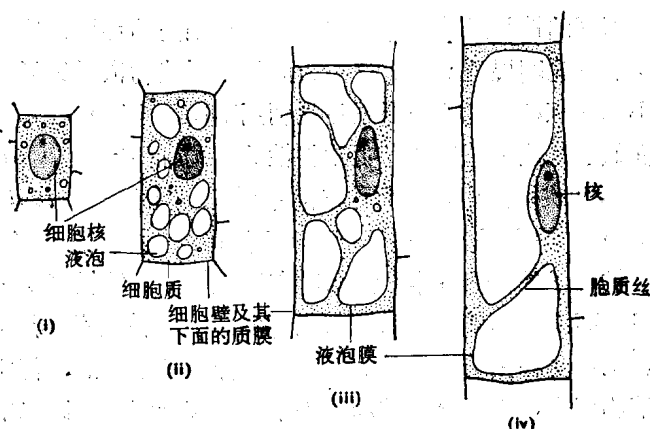


图1-4 根伸长区薄壁组织细胞的各发育阶段。(i)分生组织细胞，(ii—iii)液泡形成阶段；(iv)液泡发育成熟的细胞（C. Mortlock绘）

在植物灰分中含量最丰富的元素，除了钾以外就是钙，不过钙在各种植物灰分中的含量极其不同，如在玉米（*Zea mays*）粒中其含量甚微，而在成熟的向日葵（*Helianthus annuus*）叶子中，却超过其干重的7%。与钾不同，钙主要以结合的形式存在，它或者与细胞壁结合在一块，或者以晶状沉积物（如草酸钙）这种难溶钙盐的形式存在于细胞质

中。镁在植物灰分中的含量也相当高，它是某些有机分子（包括叶绿素）的成分，在细胞液中也有游离的镁离子。植物灰分中，磷主要以五氧化二磷的形式存在，它来自燃烧时有机和无机磷酸盐的氧化。植物种子的灰分中，磷的含量特别丰富，它们大多由肌醇六磷酸钙镁（一种常见的贮存磷酸盐）衍生而来。

1.3 盐含量的遗传控制

不同的植物品种，即使它们生长在相同的环境条件下，其含盐量也明显地不同。这一方面是由于植物根系的形状及大小不同（植物的不同根系往往利用不同的土层）；而另一方面似乎是由于植物本身吸收特性的不同而造成。Collander (1941) 指出，当两种车前草（长叶车前——*Plantago lanceolata* 和海滨车前——*P. maritima*）生长在含有等量钾、钠离子的营养液中时，长叶车前吸收的钾比钠多两倍还要多，而海滨车前吸收的钠却比钾多。禾本科植物所含的钙，无论是在田野里生长的还是在营养液里培养的，都比豆科植物要少，但所含的硅却特别丰富。硅元素主要以二氧化硅晶体（蛋白石）和沉积物的形式存在于细胞壁中，其含量占玉米植株干重的1%或更多一些。在一种藻类（如硅藻）中，其细胞壁完全由含硅的物质组成。在硅藻相当丰富的浮游生物的灰分中，硅的含量可多达20%。大多数植物，铝的含量非常少，而在石松（*Lycopodium* spp.）和被子植物如岩梅科中的某些种中，含量却相当高。正因为如此，在早期的染色工业中，人们用这些植物作为媒染剂。某些豆科植物（如黄芪 *Astragalus*）可积累相当多的硒，当它们生长在富含硒的土壤中时，体内将含有大量的硒，以至当动物食后

会造成硒中毒（碱病）。不同植物类群之间的这种差异可能是因有各自的遗传基础。Weiss (1943) 曾用大豆 (*Glycine max*) 的两个品种作育种实验(它们吸收铁的速度不同)，他指出，这种植物从含铁量很少的溶液中吸收铁的能力是受单基因控制的。最近又有人发表了关于单基因控制吸收某些元素的几个实例。但大多数情况下，看来有好几个基因座位 (gene loci) 在起作用，所以，吸收能力的遗传性通常是十分复杂的。

1.4 环 境 的 影 响

在植物遗传因素所容许的范围内，植物的含盐量还受环境因素的控制，而其中往往以养分供应为最重要。植物能吸收其周围环境中的每种元素（至少可吸收微量），甚至还能吸收自然界中不存在的那些元素，如核反应堆所释放出来的铀。当对植物供以大量某种元素时，通常植物中该元素的浓度就增高，而其他一些元素的含量则下降。例如，位于英国哈彭登 (Harpden) 附近的洛桑罗塔姆斯特德试验站

表1 罗塔姆斯特德试验站

草本植物灰分中某些元素的浓度（施以N.P.K或只施N.P肥）

（引自Russell, 1974）

元 素	干 物 质 (ppm)	
	N.P	N.P.K
K	8112	11372
Na	4370	2070
Ca	6500	4284
P	3200	1612

(Rothamsted Experimental Station) 的研究者们曾对作物的矿质营养作过最早的科学调查, 他们指出, 当对牧草场施用钾肥时, 灰分中钾的含量就增加, 其他成分则下降(表1)。

同样, 通常土壤中钙的含量高, 势必引起钾、钠、磷的含量减少。通常土壤中钙含量高则呈碱性, 这对植物的含盐量具有明显的影响。某些元素, 例如铁和镁, 在 pH 高的状况下。之所以不易被吸收是由于易于被吸收的二价铁和二价锰离子变成了更氧化的、不易被利用的三价铁和三价锰离子了。某些“嫌钙”植物 (“Calcifuge” plants), 如杜鹃花, 在含钙的土壤中不能良好地生长的原因在于它不能在这种情况下吸收到足够的铁和镁。若施以螯合形式的元素, 如铁乙二胺四醋酸 (Fe-EDTA) (依他酸) 即可改变这种状

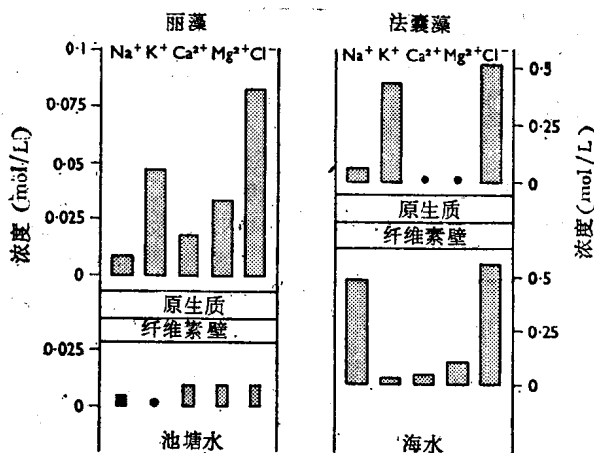


图1-5 图中示出两种藻 (棒状丽藻和大泡法囊藻) 的胞液和生长植物的培养基中各种离子的相对浓度 (重绘自Hoagland D. R., 1944. Lectures on the Inorganic Nutrition of Plants, Chronica Botanica, Waltham, Mass.)

况。磷酸盐的吸收对pH值敏感，因为在酸性溶液中占优势的一价离子 (H_2PO_4^-) 比二价及三价的离子更易于被吸收。

对某些藻类,如棒状丽藻(*Nitella clavata*)和大泡法囊藻(*Valonia macrophysa*)大细胞的泡液抽出来,进行分析,可看出,泡液中各种阳离子和阴离子的浓度甚至比生长植物的池塘水和海水中的离子浓度还要高许多倍(图1-5)。这种事实加之上面提及的关于植物选择性地吸收离子的观点(甚至在得出精确的证据之前)就可以导致“吸收是一种依赖代谢能的‘主动过程’”这样的结论。另外“吸收受温度和通风这些因素的影响,而这些因素又影响代谢”(见§3和§4)。这就进一步为上述观点提供了证据。

1.5 盐分的吸收和生长

盐分的含量和生长之间有着密切的相关性,这并不奇怪,因为影响生长的环境因素与影响盐分吸收的环境因素相同。营养体(无论是整株植物还是单个细胞)快速生长期,含盐量也大量增加;而当生长缓慢时,吸收亦随之减弱。幼苗生长的早期阶段,含盐量往往比干物质上升得快,但后来情况便反过来了;这时,尽管总的含盐量仍继续上升,但以干物质的百万分之几来表示的含量却开始下降。正在生长的细胞之泡液中,离子浓度的变化也有类似的情况,它既决定于盐分吸收的速度,又决定于相伴随的水分吸收的速度。在根细胞的快速延伸生长时期,因为对水分的吸收比对盐分的吸收更快,所以细胞液中的离子浓度往往暂时下降。因此,当解释以“占干物质多少(ppm)”或以“单位含水量含盐多少(如 m mol/L)”表示的含盐量之变化时,

要特别加以小心。

植物的不同部位，含盐量显然不同，并且在它们生长期间，不同器官中的含盐量变动也很大。这主要是因为韧皮部中物质从开始衰老的器官重新被分配到生长旺盛的器官中去（见 § 5）。

1.6 溶 液 培 养

众所周知，如果将植物的根沉浸在通气的营养液中，多数植物都能生长得极好。现在称为“溶液培养”的这种办法，早在十七世纪，John Woodward在研究薄荷(*Mentha* sp.) 植株的营养时就采用了，后来又被十九世纪著名的德国植物生理学家Sachs、Knop和Pfeffer广泛使用过（图 1-6）。这种方法除了用于矿质营养方面的研究之外，还有着商业价值。如今，用溶液培养方法可培植许多作物并可获经济效益。为了使植物得到支撑，通常把根栽种在中性物质，如蛭石（水合硅酸镁-铝盐）、珍珠岩、塑料或玻璃珠之间，再把营养液倒向它们。为了弥补溶液的消耗，既可定期地更换溶液，也可让溶液不断地流过根部。有关溶液培养方法的技术细节可参看Hewitt (1966)。

为了使植物生长得最好，营养液必须含有植物所需要的全部元素并以适合的形式和近似正确的比例配制。表 2 所列出的几种溶液的成分对多数植物都适用。对所有植物都适用的溶液是没有的，为此Homès (1963) 发明了一种系统程序 (systematic procedure)，用来改变主要养分的浓度，从而得到适合于某一种植物的正确比例。溶液的 pH 值也是关键性的并且通常按照需要靠加酸 (HCl) 或加碱 (NaOH) 把溶液调到最适值（通常约为 pH 6.5）。

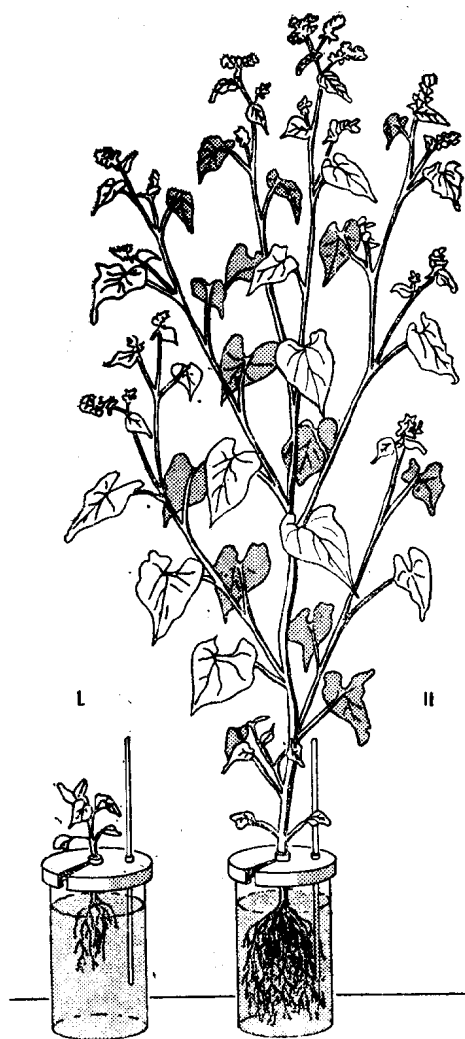


图1-6 在培养液中生长的荞麦
 I、无钾营养液；II、完全营养液。（录自 W. Pfeffer,
 1900, *The Physiology of Plants*, A. J. Ewart 编译,
 Clarendon Press, Oxford）