

全国高等农业院校教材

全国高等农业院校教材指导委员会审定

# 植物营养学

(上册)

陆景陵 主编

土壤与植物营养  
土壤农化  
专业用

北京农业大学出版社

全国高等农业院校教材

全国高等农业院校教材指导委员会审定

# 植物营养学

(上册)

陆景陵 主编

土壤与植物营养  
土壤农化<sup>专业用</sup>

北京农业大学出版社

(京)新登字164号

**图书在版编目 (CIP) 数据**

植物营养学 (上) / 陆景陵主编. — 北京: 京北农业大学出版社, 1994.9  
全国高等农业院校教材

ISBN 7-81002-612-7

I. 植… II. 陆… III. 植物营养 IV. Q945.1

中国版本图书馆CIP数据核字 (94) 第03674号

北京农业大学出版社出版发行  
(北京市海淀区圆明园西路二号)  
北京市海丰印刷厂印刷 新华书店经销  
1994年9月第1版 1994年9月第1次印刷  
开本: 787×1092mm 1/16 印张13.5  
字数: 334千字 印数: 0~2000册  
定 价: 6.20元

## 前 言

《植物营养学》教材是农业部教育宣传司下达的编写任务。它分上下两册，上册由北京农业大学植物营养系负责编写，下册由南京农业大学土化系负责编写。为了协调上下册衔接和避免重复，两校参编教师共同制定了编写大纲，且主编之间也多次交换意见。在教育宣传司指导下，对编写提出了十分明确的要求；并于1991年4月在福州召开的高等农业院校教材指导委员会土化、植保学科组第二次（扩大）会议上，经土化小组审定，通过了编写大纲。

《植物营养学》上册于1991年底分工后，开始着手收集资料。从编写到定稿期间，参编教师曾对初稿进行了反复讨论，相互审阅和多次修改，发挥了集体的智慧，体现了良好的合作精神。这是本教材编写过程中的突出特点。1993年7月完成并定稿后，9月送请南京农业大学史瑞和教授评审。尔后，编者又再次进行补充和修改，并由主编进行全面统稿、文字润色和定稿。

《植物营养学》是土壤与植物营养专业和土壤农化专业的骨干课程。本教材全面梗概地介绍了植物营养的基本理论和原理。教材共分十一章，其内容是：植物营养学科发展概况；植物必需营养元素（大量元素、中量元素和微量元素）的营养功能；有益元素的营养功能；植物对养分的吸收以及养分在体内的运输和分配；并从土壤是植物养分的主要来源角度，对土壤养分的生物有效性进行了介绍；本教材还有矿质营养与植物生长、产量和品质的关系；植物营养遗传特性与改良和植物对逆境土壤的适应性等方面的内容。其目的在于使学生对植物营养学科有较全面的了解，并扩大其视野；同时也为土壤和植物营养专业学生学习后续课程打好基础。

教材的分工是：第一章〈绪论〉、第二章〈大量营养元素〉和第四章〈微量营养元素〉由陆景陵教授编写；第三章〈中量营养元素〉，第七章〈养分的吸收〉，第九章〈矿质营养与植物生长、产量和品质的关系〉以及第十章〈植物营养的遗传特性与改良〉由张福锁教授编写；第五章〈有益元素〉和第六章〈土壤养分生物有效性〉由曹一平教授编写；第八章〈养分的运输和分配〉和第十一章〈植物对逆境土壤的适应性〉由李晓林博士编写。

本教材的特点是：比较全面地介绍了植物营养的基本内容，所用材料新，基本上反映了近年来植物营养学科发展的情况，并有一定的深度。

本教材是大学本科土壤与植物营养专业及土壤农化专业学生的必读教科书，也适用于高等农业院校中种植类各专业，如：植物生理、农学、园艺、植保以及农业资源、环保等专业的师生学习和参考。同时，也是高等院校生物专业有关人员的必要参考书。本书对于从事土壤肥料和广大农业科技工作者更新专业知识也是很有参考价值的。

在教材编写过程中，北京农业大学毛达如教授对大纲提出了修改意见；华中农业大学刘武定教授对第一章〈绪论〉，华南农业大学严小龙博士对第十章〈植物营养的遗传特性与改良〉，南京农业大学沈其荣博士对第九章〈矿质营养与植物生长、产量和品质的关系〉的初稿分别提出了修改意见。在教材定稿过程中，北京农业大学陈伦寿教授对全稿进行了审阅和修改。在教材即将出版之际，对关心、帮助和指导过教材编写的各位表示衷心感谢。

此外，陆景陵教授还负责了全书制图。北京农业大学植物营养系马燕参加了部分绘图工作，在此也一并表示感谢。

由于近年来学科发展很快，也限于教材字数、编写时间及编写者的水平，难免有错漏和不妥之处，热忱盼望阅读本教材的同学、教师以及同行们提出宝贵意见。

**编者**

1994.4.15

**主 编：**陆景陵

**编 者：**（以编写章节先后为序）

陆景陵

张福锁

曹一平

李晓林

**主 审 人：**史瑞和

**责任编辑：**赵玉琴

**封面设计：**郑 川

# 目 录

<b>第一章 绪论</b> .....	1
第一节 植物营养学与农业生产.....	1
第二节 植物营养学的发展概况.....	2
一、植物营养研究的早期探索.....	2
二、植物营养学的建立和李比希的工作.....	3
三、植物营养学的发展.....	4
第三节 植物营养学的范畴及其主要的研究方法.....	7
一、植物营养学的范畴.....	7
二、植物营养学的主要研究方法.....	8
<b>第二章 大量营养元素</b> .....	10
第一节 植物的营养成分.....	10
一、植物的组成和必需营养元素的概念.....	10
二、必需营养元素的种类和确定的年份.....	11
三、必需营养元素的分组和来源.....	11
四、必需营养元素的一般营养功能.....	12
第二节 碳、氢、氧.....	13
一、碳.....	13
二、氢.....	14
三、氧.....	15
第三节 氮.....	17
一、植物体内氮的含量和分布.....	17
二、氮的营养功能.....	18
三、植物对氮的吸收、同化和运输.....	19
四、植物缺氮症状与供氮过多的危害.....	25
第四节 磷.....	26
一、植物体内磷的含量和分布.....	26
二、磷的营养功能.....	28
三、作物对磷的吸收和利用.....	33
四、植物对缺磷和供磷过多的反应.....	35
第五节 钾.....	36
一、植物体内钾的含量、分布与特点.....	36
二、钾的营养功能.....	37
三、钾与作物品质.....	44
四、植物缺钾的一般症状.....	44
<b>第三章 中量营养元素</b> .....	45
第一节 钙.....	45
一、植物体内钙的含量与分布.....	45

二、钙的营养功能·····	45
三、植物对钙的需求与缺钙症状·····	48
第二节 镁·····	48
一、植物体内镁的含量与分布·····	48
二、镁的营养功能·····	49
三、植物对镁的需求与缺镁症状·····	51
第三节 硫·····	52
一、植物体内硫的含量与分布·····	52
二、硫的同化·····	52
三、硫的营养功能·····	53
四、植物对硫的需求与缺硫症状·····	54
<b>第四章 微量营养元素</b> ·····	<b>56</b>
第一节 铁·····	56
一、植物体内铁的含量和分布·····	56
二、铁的营养功能·····	56
三、植物缺铁及其对缺铁的反应·····	58
四、亚铁的毒害·····	59
第二节 硼·····	60
一、硼的特点·····	60
二、植物体内硼的含量和分布·····	60
三、硼的营养功能·····	60
四、植物缺硼的表现·····	63
第三节 锰·····	63
一、植物体内锰的含量和分布·····	63
二、锰的营养功能·····	64
三、植物缺锰与锰中毒的症状·····	66
第四节 铜·····	66
一、植物体内铜的含量和分布·····	66
二、铜的营养功能·····	67
三、植物缺铜与铜中毒的症状·····	69
第五节 锌·····	69
一、植物体内锌的含量和分布·····	69
二、锌的营养功能·····	70
三、植物缺锌与锌中毒的症状·····	72
第六节 钼·····	73
一、植物体内钼的含量和分布·····	73
二、钼的营养功能·····	73
三、植物缺钼和钼中毒的症状·····	75
第七节 氯·····	76
一、植物体内氯的含量和分布·····	76



二、氯的营养功能·····	76
三、植物缺氯与氯害的症状·····	77
<b>第五章 有益元素</b> ·····	79
<b>第一节 硅</b> ·····	79
一、植物体内硅的含量、分布和形态·····	79
二、植物对硅的吸收与运输·····	80
三、硅的营养功能·····	81
四、植物对硅的需求和缺硅的反应·····	82
<b>第二节 钠</b> ·····	82
一、植物体内钠的含量·····	82
二、钠的营养功能·····	83
三、植物对钠的适应机理·····	84
<b>第三节 钴</b> ·····	84
一、植物体内钴的含量·····	84
二、钴的营养功能·····	85
三、植物对钴的需求·····	85
<b>第四节 镍</b> ·····	86
一、植物体内镍的含量与分布·····	86
二、镍的营养功能·····	86
三、植物对镍的需求·····	87
<b>第五节 硒</b> ·····	88
一、植物体内硒的含量与分布·····	88
二、植物对硒的吸收·····	89
三、硒的营养功能·····	89
四、植物对硒的需求·····	90
<b>第六节 铝</b> ·····	90
一、植物体内铝的含量与分布·····	90
二、铝的营养功能·····	91
<b>第六章 土壤养分生物有效性</b> ·····	92
<b>第一节 土壤养分化学有效性</b> ·····	92
一、化学浸提的有效养分·····	92
二、养分的强度因素与容量因素·····	93
<b>第二节 土壤养分的空间有效性</b> ·····	95
一、养分位置与有效性·····	95
二、养分向根表的迁移·····	95
三、影响养分移动的因素·····	97
<b>第三节 植物根系的生长与养分有效性</b> ·····	98
一、植物根的特性·····	99
二、影响根系生长的环境因素·····	101
<b>第四节 植物根际养分的有效性</b> ·····	104

一、根际养分	104
二、根际pH	106
三、根际氧化还原电位	108
四、根分泌物	109
五、根际微生物	111
<b>第七章 养分的吸收</b>	<b>114</b>
第一节 养分进入根细胞的机理	114
一、根细胞对养分离子的积累特点	114
二、根自由空间中养分离子的移动	115
三、离子的跨膜运输	117
第二节 影响养分吸收的因素	127
一、介质中的养分浓度	127
二、温度	130
三、光照	130
四、水分	130
五、通气状况	131
六、土壤反应 (pH)	131
七、离子理化性状和根的代谢作用	132
八、离子间的相互作用	133
九、苗龄和生育阶段	135
第三节 叶片和地上部分其它器官对养分的吸收	136
一、植物叶片的结构和组成	136
二、叶片对气态养分的吸收	136
三、叶片对矿质养分的吸收	137
四、叶面营养的特点及应用	137
五、影响根外营养的因素	138
<b>第八章 养分的运输和分配</b>	<b>140</b>
第一节 养分的短距离运输	140
一、运输途径	140
二、运输部位	141
三、养分进入木质部	142
第二节 养分的长距离运输	144
一、木质部运输	144
二、韧皮部运输	148
第三节 植物体内养分的循环	150
第四节 养分的再利用	151
一、养分再利用的过程	151
二、养分再利用与缺素部位	152
三、养分再利用与生殖生长	153
<b>第九章 矿质营养与植物生长、产量和品质的关系</b>	<b>154</b>

第一节 矿质营养与植物生长	154
一、矿质养分供应的生长效应曲线	154
二、影响养分效应的因素	154
第二节 库—源关系与产量	155
一、同化物在韧皮部中的运输及其调节	155
二、库—源关系的转化	157
三、植物激素在库—源关系调节中的作用	159
四、源和库对生长速率和产量的限制	160
第三节 矿质营养对库—源及其相互关系的影响	161
一、矿质养分对源的影响	161
二、矿质养分对库的影响	162
三、矿质养分对库—源关系的影响	164
第四节 矿质营养与品质的关系	166
一、矿质营养与植物的品质	166
二、矿质营养与种子活力和品质的关系	168
<b>第十章 植物营养的遗传特性与改良</b>	169
第一节 植物营养的遗传变异性和基因潜力	169
一、植物营养性状的表现型、基因型和基因型差异	169
二、植物营养性状基因型差异的例证	170
第二节 植物营养效率基因型差异的形态学、生理学和遗传学特性	171
一、形态学和生理学特性	171
二、遗传学特性	175
第三节 植物营养遗传特性的研究技术和改良方法	177
一、植物营养遗传特性的研究技术	177
二、植物营养遗传特性的改良方法	179
<b>第十一章 植物对逆境土壤的适应性</b>	182
第一节 酸性土壤	182
一、酸性土壤的主要障碍因子	182
二、植物对酸性土壤的适应机理	186
第二节 盐渍土	191
一、盐渍土盐分危害的原因	191
二、植物的耐盐机理	192
第三节 石灰性土壤	194
一、石灰性土壤的主要障碍因子	194
二、植物对石灰性土壤的适应机理	195
第四节 渍水和淹水土壤	200
一、淹水对植物的不良影响	200
二、植物对淹水条件的反应	200
三、植物对缺氧环境的适应性	202
参考文献	203

# 第一章 绪 论

## 第一节 植物营养学与农业生产

绿色植物的显著特点是其根或叶能从周围环境中吸取营养物质，并利用这些物质建造自身的躯体或转化为维持其生命活动所需的能源。植物体从外界环境中吸取其生长发育所需的养分，并用以维持其生命活动，即称为营养。植物体所需的化学元素称为营养元素。营养元素转变（合成与分解）为细胞物质或能源物质的过程称为新陈代谢。实质上，营养元素是代谢过程的主要参与者。这表明植物营养与新陈代谢过程是紧密相关的。

植物营养学是研究植物对营养物质的吸收、运输、转化和利用的规律及植物与外界环境之间营养物质和能量交换的科学。或者说，植物营养学的主要任务是阐明植物体与外界环境之间营养物质交换和能量交换的具体过程，以及体内营养物质运输、分配和能量转化的规律，并在此基础上通过施肥手段为植物提供充足的养分，创造良好的营养环境，或通过改良植物遗传特性的手段调节植物体的代谢，提高植物营养效率，从而达到明显提高作物产量和改善产品品质的目的。

我国是一个人口众多的国家，粮食生产在农业生产的发展中占有重要位置。粮食生产不仅是为了解决吃饭问题，而且也要为副食生产、畜牧业、养殖业以及工业生产（糖、酒等）提供原料。通常，增加粮食产量的途径是扩大耕地面积或提高单位面积产量。根据我国国情，继续扩大耕地面积的潜力已不大，虽然我国尚有许多未开垦的土地，但大多存在投资多、难度大的问题。这就决定了我国粮食增产必须走提高单位面积产量的途径。

新中国成立以来，我国化肥工业有了突飞猛进的发展，由于化肥生产量的逐年增加，粮食总产量也随之迅速上升（图1-1）。

众所周知，施肥不仅能提高土壤肥力，而且也是提高作物单位面积产量的重要措施。根据联合国粮农组织（FAO）的估计，化肥在对农作物增产的总份额中约占40%~60%。FAO于1960~1977年在40个国家进行的10多万个化肥示范和试验的结果表明，最好的施肥处理平均增产67%；用于化肥的投资，可获得该投资4.8倍的农产品产值。在我国，增施化肥同样也有良好的效果。例如，我国粮食与棉花产量的增长与化肥施用量的增加紧密相关。中国农科院土肥所曾整理了30年间（1951~1980）化肥总用量与粮食总产量之间相关关系的资料，计算出其相关系数为0.964；化肥每亩施用量与粮食每亩产量的相关系数为0.98，均达到极显著水平。30年中化肥总用量与棉花总产量的相关系数为0.788；化肥每亩施用量与棉花每亩产量的相关系数为0.86，也都达到显著水平。

目前全国各地粮食生产水平相差很大，北京市、上海市、江苏和浙江等省均属高产地区，如上海市和浙江省年平均每公顷产量均在11,250kg以上，而全国仍有3300多万ha耕地粮食产量仍在每公顷1,500kg以下。这一方面充分说明提高单产有很大的潜力；另一方面也展示了改造低产田的战略意义。高产田的经验为低产变高产提供了有益的启示。生产实践表

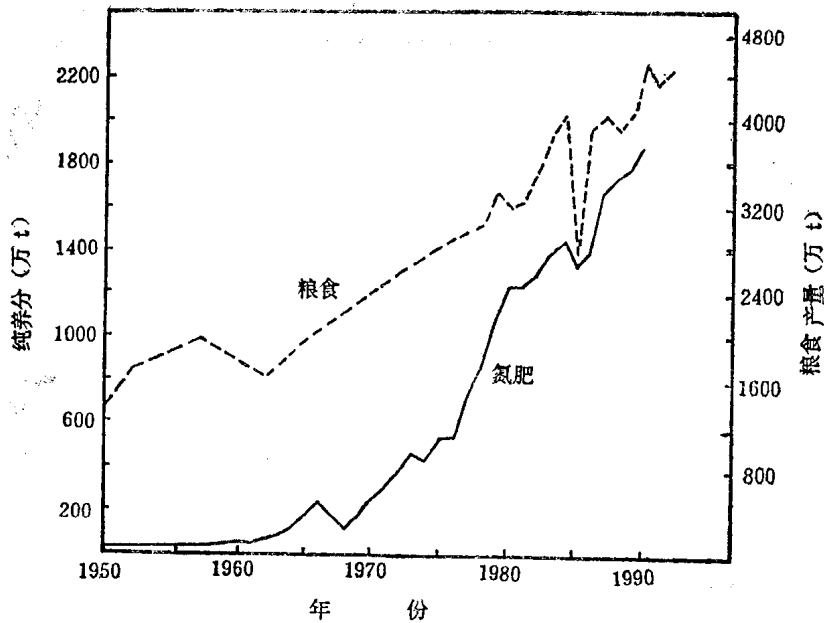


图 1-1 我国历年来化肥生产量与粮食增产量之间的关系

明，提高作物单产的重要措施之一是要创造一个良好的营养环境，保证及时满足作物对养分的需求。

多年的实践证明，获得作物高产和优质的关键，在很大程度上取决于养分的平衡供应。它必须以植物营养理论为指导，以各类植物的营养特性与不同土壤供肥状况为施肥的重要依据。只有在正确理论指导下的施肥才能明显地提高产量、改善品质、保护环境，并建立良好的生态系统，造福人类；反之，盲目施肥往往不仅不能增产，反而浪费资源，破坏生态环境，给人类带来巨大的损失和危害。

## 第二节 植物营养学的发展概况

我国农业生产的历史悠久，在施用肥料促进植物生长方面积累了丰富的经验，但对植物营养科学理论的探索，最早是从西欧开始的。当时，科学家研究植物营养主要是围绕着植物生长发育究竟需要什么物质，所需的物质是矿物质养分还是有机物质养分等问题进行的。

### 一、植物营养研究的早期探索

尼古拉斯 (Nicholas, 1401~1446) 是第一个从事植物营养研究的人，他认为植物从土壤中吸收养分与吸收水分的某些过程有关。200年后，海尔蒙特 (Van Helmont, 1577~1644) 于1640年在布鲁塞尔进行了著名的柳条试验。他在一个装有200磅\*土的陶土盆中，插上一枝5磅重的柳条，除浇雨水外不加任何东西，并在盆上盖有带气孔的马口铁板，以防止其它物质落入。5年后，柳条长成了164磅重的柳树，而土壤仅减少了2盎司 (即56.7g, 1盎司=28.35g)。由于他没有认识到柳树从大气中摄取碳素以及从土壤中获得所必需的营养元素，所以他得出

• 1磅=453.6g.

柳树增重是来自水而不是来自大气和土壤的错误结论。尽管他的结论并不正确，但他的重要功绩在于把科学的试验方法引入了植物营养研究的领域。

1661和1680年，罗伯特·波义尔 (Robert Boyle) 曾做过相似的试验，他根据植物体含有矿物质灰分的事实，对植物仅从水中获得物质的见解表示怀疑。1804年，索秀尔 (de Saussure) 采用精确的定量方法测定了空气中的 $\text{CO}_2$ 含量以及由含不同数量 $\text{CO}_2$ 的空气中所培养的植物体内碳素含量以后，他证明植物体内的碳素来自大气中的 $\text{CO}_2$ ，是植物同化作用的结果；而植物的灰分则来自土壤；碳、氢、氧来自空气和水。至此，海尔蒙特柳条试验的问题才算得到澄清。

19世纪初期，欧洲十分流行德国学者泰伊尔 (Von Thaer, 1752~1828) 的腐殖质营养学说。他认为，土壤肥力取决于腐殖质的含量，腐殖质是土壤中唯一的植物营养物质；而矿物质只是起间接作用，即它可加速腐殖质的转化和溶解，使其变成易被植物吸收的物质。这一学说当时在欧洲曾风行一时，但也有不少学者持反对意见。

法国的农业化学家布森高 (Boussingault, 1802~1887) 是采用田间试验方法研究植物营养的创始人。1834年，他在自己的庄园里创建了世界上第一个农业试验站。他采用索秀尔的定量分析方法，研究碳素同化和氮素营养问题。他运用田间试验的技术，并首先把化学测定方法从实验室运用到田间试验中，以揭示自然界的奥秘，提高人们对氮素营养的认识。他确认豆科作物可利用空气中的氮素，并能提高土壤的含氮量；谷类作物则不能利用空气中的氮素，只能吸收土壤中的氮素，并使之不断减少。他通过计算不同轮作中氮素循环的平衡帐后，指出豆科作物在轮作中的作用。布森高对氮素营养的见解至今仍具有重要意义。

此后，不少科学家曾用水培方法研究过植物营养。例如，西尼比尔 (Senebier, 1791) 发现植物死于不流动的水中，这是水培试验的重要实践；索秀尔在1804年补充了这一见解，提出如果把栗树苗的根暴露在 $\text{CO}_2$ 而不是空气中，树苗几天内就会死去；后来萨克斯 (Sachs) 率先强调了水培中根系适当通气的重要性；伍德沃德 (Woodward) 和索秀尔都是用水培方法研究植物营养的先驱。

## 二、植物营养学的建立和李比希的工作

李比希 (Justus von Liebig, 1803~1873) 是德国著名的化学家，国际公认的植物营养科学的奠基人。他于1840年在伦敦英国有机化学学会上发表了题为“化学在农业和生理学上的应用”的著名论文，提出了植物矿质营养学说，并否定了当时流行的腐殖质营养学说。他指出，腐殖质是在有了植物以后才出现在地球上的，而不是在植物出现以前，因此植物的原始养分只能是矿物质。这就是矿质营养学说的主要论点。他还进一步提出了养分归还学说，他指出：植物以不同的方式从土壤中吸收矿质养分，使土壤养分逐渐减少，连续种植会使土壤贫瘠，为了保持土壤肥力，就必须把植物带走的矿质养分和氮素以施肥的方式归还给土壤，否则由于不断地栽培植物，势必会引起土壤养分的损耗，而使土壤变得十分贫瘠，产量很低，甚至寸草不生，如通过施肥使之归还，就能维持土壤养分平衡。养分归还学说对恢复和维持土壤肥力有积极意义。李比希提出的矿质营养学说是植物营养学新旧时代的分界线和转折点，它使得植物营养学以崭新的面貌出现在农业科学的领域之中。

李比希在1843年“化学在农业和生理学上的应用”一书的第三版中提出了“最小养分律”。这一理论的中心意思是，作物产量受土壤中相对含量最少的养分所控制，作物产量的高低则随最小养分补充量的多少而变化。“最小养分律”指出了作物产量与养分供应上的矛

盾，表明施肥应有针对性。150多年前，李比希提出的这一卓越见解，作为农业发展的基本理论，至今仍不失其光彩。

李比希最初的功绩在于他编辑和总结了前人有关矿质元素对植物生长重要性方面的零散报道，并把植物矿质营养确定为一门科学。1843年以后，李比希与他的学生们陆续进行了化肥研制、田间试验等大量工作，为广泛施用化肥奠定了基础，从而促进了化肥工业的兴起。李比希是一位伟大的化学家，他把化学上的成果，进行了高度地理论概括，成功地运用到农业、工业、政治、经济、哲学等各个领域，并特别重视解决农业生产实际中的问题。李比希还十分注意以通俗的笔调撰写“化学通信”，以阐述化学和国民经济各部门，如工业、农业、商业以及药物等方理的联系。李比希及其学说对于农业的影响着重于使化学融合于现代的农学、园艺学、植物生理学、林学以及其它农业科学之中。总之，他的学说在许多科学领域中产生了深远的影响。

李比希不仅是一位科学家，而且也是一位推行新教学法的教育家。他一改当时只鼓励迫切求知的学生从书本中去学，而提倡学生应从实践中去学。他教会学生使用仪器，并和他们一起进行科学研究。他强调通过实践去观察，从而检验某些观念是否可靠，某些结果是否正确，并且进一步提出新的概念，而后再作进一步观察，获得新的发现。李比希的许多学生后来都成为了著名的导师。后人从李比希倡导的“通过研究来教育”的独特风格中获得了极大的启发和教益。

值得提及的是，1842年英国洛桑农业试验站创始人鲁茨 (Lawes) 取得制造普通过磷酸钙的专利，第二年采用兽骨加硫酸制成过磷酸钙，以后逐渐发展为磷肥工业。鲁茨和吉尔伯特 (Gilbert) 都是李比希的学生，他们在洛桑农业试验站开创的肥料试验系统研究工作一直延续至今。与此同时，法国发现钾盐矿，开始生产钾盐并用于农生。1904~1908年德国化学家哈伯 (Haber) 提出了合成氨工艺，尔于1913年在德国建立了世界上第一个合成氨工厂。至此，由于矿质营养学说的建立，使得维持土壤肥力的手段从施用有机肥料向施用无机肥料转变有了坚实的基础，李比希的矿质营养学说促进了化肥工业的发展，并推动农业的发展，具有划时代的意义。

李比希提出的归还学说和“最小养分律”对合理施肥至今仍有深远的指导意义，只是他尚未认识到养分之间的相互联系，把养分的作用各自独立起来。此外，李比希过于强调了矿质养分的作用，而把腐殖质说成仅是在分解后放出 $\text{CO}_2$ ，误认为厩肥的作用只是供给灰分元素。他还错误地指责了布森高关于豆科作物使土壤肥沃的正确观点。尽管如此，但他确实不愧为植物营养学科杰出的奠基人。

### 三、植物营养学的发展

在李比希之后，许多科学家的出色工作使植物矿质营养学说获得了证实和发展，并逐步发展为当今一门内涵丰富、独立完整的植物营养学。例如，在培养试验方面，布森高 (1851~1856) 和霍斯特马 (Count Salm Horstmar, 1849, 1851) 曾主张用砂粒或其它中性介质来支撑植物。萨克斯 (Sachs, 1860) 和克诺普 (Knop, 1861) 先后用矿质盐类制成的人工营养液栽培植物并获得成功，在营养液中植物不仅能正常生长而且能正常成熟，并结出种子，完成其生命周期。这一成就有力地证明了矿质营养学说的正确性。在前人的基础上，萨克斯还创立了近代水培技术。他提出一个营养液成分的标准配方，同时介绍了更换营养液的方法、培养液体积与植物密度的相关性，并提出铵盐和硝酸盐两者均可被利用的观点。克诺普

(1861, 1865) 提出一个至今仍广为应用的以摩尔浓度比为基础的营养配方, 并改进了种子发芽技术。随后, 有许多不同的营养液配方也陆续问世, 但都是以他的配方为基础的。

由鲁茨1843年创立的洛桑试验站至今已有150年的历史, 试验工作仍在继续中。俄国化学家门捷列夫(Менделеев)于1869年在四个省建立试验站。这是肥料试验网的先驱。到19世纪末, 生物试验的方法已基本上接近完善, 并发展为试验网。目前不少国家已开展田间长期试验工作, 以增加试验的可靠性和系统性。20世纪以来又发展了试验结果的各种数学处理方法, 使试验结果的可靠性进一步提高。

我国著名的植物生理学家罗宗洛(1898~1978)早在20世纪30年代就开展了有关植物营养生理的研究, 尤其是在氮素营养方面作了大量工作。他在研究玉米幼苗吸收铵态氮和硝态氮的试验中发现, 玉米在硝酸钠为氮源的营养液中生长良好, 而水稻则在硫酸铵为氮源的营养液中干物质积累较高, 从而证明了各种作物对 $\text{NO}_3^-$ 和 $\text{NH}_4^+$ 两种氮源有不同的反应。同时, 他还证明了玉米幼苗在不同pH值的营养液中, 对 $\text{NO}_3^-$ 和 $\text{NH}_4^+$ 的吸收量有显著的差异。在1937~1945年期间, 他还开展了包括微量元素在内的矿质营养研究工作, 并发表了不少论文。

20世纪初, 苏联农业化学家普良尼什尼柯夫(Прянищников, 1865~1948)根据生物与环境统一的观点, 主张把植物、土壤、肥料三者联系起来, 研究它们的相互关系, 进而以施肥为手段来调节营养物质在植物体内和土壤中的状况, 改善植物生长发育的内在和外界环境, 最终达到提高产量和改善品质的目的。持有这一观点的植物营养研究者, 后来被称为生理学路线的农业化学派。普良尼什尼柯夫曾在多方面进行了研究, 他的主要成就有: 确定了氮素的生理作用, 并提出了 $\text{NH}_3$ 是生物代谢的“首”和“尾”, 即氨是植物体内氮素代谢的起点和终结, 含氮化合物的合成由它开始, 分解以它结束。他还研究了 $\text{NH}_4^+-\text{N}$ 和 $\text{NO}_3^--\text{N}$ 的营养作用; 提出酸性土壤上应直接施用磷矿粉, 在非酸性土壤上磷矿粉应施于吸磷能力强的作物上; 他还建立了3000多个试验站, 广泛进行了肥料试验, 这为当时苏联化肥工业的发展和肥料的分配提供了重要科学依据。

虽然1913年就开始有测定土壤pH的研究, 但直到1920年前后, 人们才把因施用石灰引起土壤pH的改变与施肥问题联系起来。从此, 土壤性质和肥料之间的相互关系开始受到重视, 并着手研究土壤中养分的含量及其有效性, 从而逐步对肥料在土壤中的转化和养分累积等动态有了认识。这是有针对性施肥的开始。

20世纪初, 植物常常出现一些罕见的病症, 但又查不出是什么病原菌所引起的。后来的研究才发现是缺乏某种营养元素所致。通过一系列的深入研究, 在水培试验中, 终于在1922~1939年之间发现了一批新的植物必需营养元素, 而后在生产实践中逐渐被证实。由于植物对它们需要量少, 故称为微量营养元素。微量营养元素的发现, 解释了某些田块施用只含大量营养元素的肥料不仅不能增产, 反而减产的原因。1954年又确定了氯是植物必需的营养元素。

1920年以后, 植物营养学科有了较快的发展, 尤其是晚近30多年来, 植物营养学科在多方面取得了广泛的发展, 也更新了某些概念。下面仅就几个重要的方面略作叙述:

在植物体营养元素的功能方面, 不仅对16种必需营养元素的营养生理作用有了更深入的了解, 而且还明确了一些为某些作物所必需或对植物生长发育有明显良好作用的营养元素, 并称为有益元素。人们还通过对比认识到, 有益元素与有害元素之间, 仅仅是量上的差异。这反映了对客观事物认识上的深化, 在必需营养元素中, 加强了对中量元素的研究, 尤其是



研究揭示了钙在植物体内调节膜功能以及在第二信使传递中的作用以后，人们认识到植物具有自身调节和控制的功能，同时也推动了对植物反馈信息方面的研究。在19世纪50年代以前，科学家研究营养元素功能时，常常忽略了营养元素之间相互作用的重要性。50年代以后，人们越来越清楚地认识到养分之间的相互作用，它如同其它生产因子一样（如良种、防治病虫害、改善田间管理等），在提高产量上同样是重要的。近20年来，对各种微量元素的酶功能和在电子迁移过程中所起的作用也有了惊人的进展。离子通道理论的发展进一步完善了养分跨膜运输的理论，同时更新了许多传统概念。

虽然早在1904年，Hiltner就提出了根际的概念，但大量研究集中在根际微生物特性方面。直到本世纪70年代，根-土界面及养分动态变化的研究才逐步成为植物营养研究的新领域。到80年代，对它的研究不仅在方法上有了发展，而且在研究内容上有了新的生长点。1985年11月在美国召开的国际作物生产力讨论会上，经各国著名科学家讨论后提出，根际动力学研究是发展作物生产力重要基础性的研究方向。近年来，根际的工作已从原来仅有理论意义逐步走向寻求为生产服务的阶段。

1984年S. A. Baber出版了《土壤养分生物有效性》一书，并明确提出土壤养分生物有效性的概念。使人们对根际养分动态变化有了进一步的认识。按传统的概念，肥料施入土壤后，只有从植物生长的变化来了解所施肥料的效果，而根际研究技术的发展，使人们能够在植物生长过程中观察和测定根系的生长情况。这是从宏观研究逐步深入到对微观研究，能够揭示出根际养分动态的奥秘。1979年Bohm在对根的采集和测定方法上又有了新的进展。在这一时期，Carson (1972)，Nye和Tinker (1977)，Russell (1979)，Harley和Russell (1979)的著作中都从不同的角度涉及到根际及养分有效性方面的问题。

1909年英国医生Garrod发表“先天代谢病”一书，并提出先天性的生化病态——“先天病”，不久有人提出遗传上存在着“隐性基因”的新概念。医学上遗传的问题，很快在植物营养领域也有了发现。Beadle和Tatum在研究遗传变异时，逐步发现变种的特性以及它受营养条件影响的事实。1943年Weiss在研究中发现，大豆对铁の利用有“高效”品种和“低效”品种之分，它们的这一性状是由单基因对所控制。Langridge (1958)也发现了某些植物变种，其养分代谢上的变异受单基因对的控制。1958年Brown等人的工作对植物营养基因型奠定了基础。随后，许多科学家研究了镁 (Pope和Munger, 1953; Johnson等, 1961)、铁 (Bell等, 1958, 1962)、硼 (Wall和Andrus, 1962) 磷 (Bernard和Howell, 1964)、钾 (Shea等, 1967; 1968) 营养基因型问题。此后，Wanger和Mitchell (1964) 发现不少有关生物体中特定的生化现象受基因控制的例子。例如，不仅无机养分的运输与利用在一定程度上受基因的控制，而且一些植物养分不正常的状况也是由单一基因的变异引起的。这些发现为植物品种改良提供了方向。Epstien (1972) 在《植物的矿质营养》一书中对植物营养遗传性状已有较为详细的叙述。近几年来，植物营养基因型研究和应用发展较快。例如，利用离体的植物细胞直接进行诱变，从中筛选出所需要的突变体，以便使植物某些性状得到改良，从而达到直接为农业生产服务的目的。这使选种工作从只注意品种的农艺性状扩展到要注意在逆境条件下营养适应性的特性。

随着人们对保护环境重要性认识的深化，植物营养生态学已逐步发展成为一个重要的学科分支。虽然从19世纪就开始了植物-土壤及其环境相互关系的研究，并把这一研究引入土壤学、生态学和植物营养学研究的领域中。但植物营养生态学的再度兴起，应归功于当今