

农业部委托华南农学院举办的全国农业
院校植物生理学师资班材料之二

一九八二年五月 广州

全國農學院校植物生理學師資班材料集

目 录

- 一、关于植物发育生理研究中几个问题的进展(覃籽本)
----- (唐錫华)
- 二、植物的营养生理 ----- (吴兆明)
- 三、呼吸作用 ----- (阎隆岳)
- 四、微管微丝(参改材料,班上未讲) ----- (阎隆岳)
- 五、讲课的艺术与智力的培养 ----- (朱培仁)
- 六、植物体内同化物运输 ----- (高煜珠)
- 七、植物激素 ----- (韩碧文)
- 八、植物的生长 ----- (韩碧文)
- 九、生物膜的结构与功能 ----- (李明敏)

(上述材料都是根据记录整理的,未经本人审阅)

一九八二年五月 六廿

华

在自然界里，只要能得到一些水分，那怕是从云层的露水凝聚的那么一点点的水分，几乎没有任何一个生长环境对维持植物的生存会是很难的。绿色植物具有各种适应性，它的生活着的根可以从任何可能的基质中吸取营养。

有史以来，当开始耕地进行种植（栽培）活动就有意识的或无意识的对植物的器官进行有用的选择，不管是根、茎、纤维、叶子、果实还是种子，也就注意到粪肥和化肥的作用，并不断地选择那些当给予一定数量的营养物质而得率最大的植物。在这一过程中植物的营养生理学就逐渐发展起来。如追述植物矿质营养的研究历史，如从 Van Helwont (1577-1644) 探索长成植物体的物质是从那里来的这一著名的实验算起已有300多年的历史了（Van Helwont 的这篇论文是在他死后四年1648年发表的）。

18 世纪末，随着化学的发展，逐渐理解到植物生长中矿物质的作用。最早测定单盐对植物生长作用的实际，要归于一位瑞士自然科学家和高山探险家的儿子 Thendore de Saussure (1767-1845)。在1804年他发表了《植物化学研究》其中一章说明除有机溶解物以外，生长着的植物在单盐溶液中的效果。指出并非所有盐类都是被同等吸收的，生长着的植物有能力去选择它们的营养。同时还指出并不是所有矿物质对植物生长都是必要的。

植物营养的必须和非必需元素的见解，很快地吸引着当代知识界的假想，当时认为如果获得关于植物生长所需的元素的知识，则与土壤肥沃有关的农业问题也就可以结束了。

Carl Sprenger (1787-1857) 指出在各方面可以是良好的，却很可能无产量，是因为它缺乏作为植物“食品”所必须的某一元素。这一现象现通常称之为 Liebig (德国科学家) 的最小量定律 (Law of the minimum)。Liebig (1840) 发表了他的评论《化学在农业和生理学上的应用》，他错误地认为所有植物是从空气中的氮获得它们需要的氮，而氮又是由腐败的有机物散发出来的。当时 Boussingault (1802-1877) 曾提出关于豆科植物固定大气氮，而非豆科植物不能固氮的结论。而 Liebig 没有接受，因此推迟了对豆科植物固氮的认识。Liebig 后来也抛弃了腐殖质的理论，因为过去他也认为植物的碳源来源于土壤中的

腐殖质。

1860年, Julius von Sachs 证明植物可以不用土壤, 而生长在栽培液中。并很快的、成功的设计出适合于大部分植物生长的营养液。1865年, Knop 发表了一个配方, 到目前仍被应用。后来设计的和改良的营养液已是一个缓冲系统。使植物吸收某些矿物质以后, 不会过分的改变培养的 pH。这一方法的发展推动了植物矿质营养的研究, 并发展成“无土栽培应用于生产。

Boussingault、Liebig 和 Sachs 把农业发展与植物营养联系起来, 成为植物营养研究的主要动力。对植物营养也提出了营养平衡的观点。

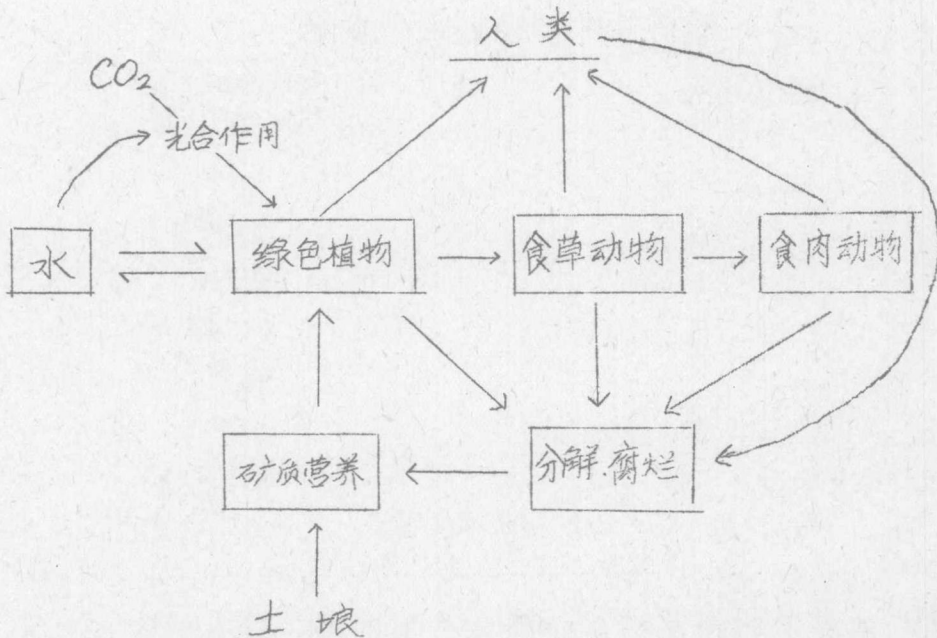
自从 Liebig 逝世已一百多年了。当他逝世时可能认为他已解决了植物营养与农业关系中的大部分问题。但是, 现代的植物营养问题是: 为了保持高产而需要更多的关于植物营养知识、避免土壤肥力的破坏和保持有益健康的人类生活环境。

从 1900 年开始, 植物生理学家们大量应用水培和砂基培养的方法, 探索和确定矿物元素的必须性与生理功能。结果证明植物除了需要 O_2 、 H_2O 、 CO_2 和 N 素外, 还需要 12 种矿物元素构成有生命的植物体。到目前为止, 植物所必须的营养元素是: C、H、O、N、P、K、Ca、Mg、S、Fe、B、Mn、Zn、Mo、Cu、和 Cl 等 16 种化学元素。50 年代又提出, 认为 Na 也是植物必须的营养元素。但是, 还未普遍被承认。

我们知道: 在植物体内存在的元素不只是这 16 种元素。化学家们从植物的化学组成角度分析了植物体内所含的化学元素成分, 综合分析结果, 在植物体内发现有 70 多种化学元素存在。根据分析结果, 人们也不断地研究已发现的植物必须元素以外的化学元素在植物营养中的地位, 因此也相继证实了镓 Ga、钴 Co、钒 V 等元素是某些低等植物所必须的。在禾本科植物中, 发现含有 20% 或更多的砂(硅) Si 的存在加强了茎秆的硬度, 但它的生理作用实质还不清楚。

近代植物矿质营养的研究更有着重要的意义。近年来发现人类的某些疾病与元素之间有很密切的关系, 人体内的矿物元素主要来源于食物和水。人与动物、植物和土壤直接发生关系; 这一

关系构成人的食物链。因此，研究植物的矿质营养，不单纯只是



解决植物需要什么元素作为营养，对这些矿物元素的需求规律，以及每个元素在植物生命活动中的重要性和它的地位，这只是了解植物的本身。农业施肥直接影响农产品中的矿质元素的含量，因之，某些元素的过多或缺乏不仅影响植物本身的生长发育，同时也会影响人体健康。例如，我国从南到北有一缺钼土壤地带，而这一地带克山病发病率是比较高的，因之医学上认为与钼和硒有关。也有发现锌、铜、钴与某些癌症发病有关。大骨节病与钼、钡两元素的平衡有关。这告诉我们植物矿质营养的研究直接涉及到人类的健康。

植物矿质营养的研究是农业施肥的理论基础，每项研究成果都将推动农业生产的发展。例如“油菜花而不实”问题解决，提高油菜籽的产量。矿质营养的研究指导了农业施肥，必须予以重视。

一、植物矿质营养的来源

I. 植物体内化学元素的含量

化学元素分析证实，在植物体内含有元素周期表中的大部分

元素（見元素周期表）。

植物体中化学元素的含量

Elements	Per cent of dry weight
O, H	10^1
C	10^0
P, Si, K, Ca, N	10^{-1}
S, Mg, Fe, Na, Cl, Al	10^{-2}
Mn, B, Sr	10^{-3}
Cu, Ti, Zn, Zr, Ba, Br	10^{-4}
F, Rb, Sn, Ni	10^{-5}
As, Mo, Co, Ge, Pb, Hg, Ag, Ra	$10^{-8} - 10^{-12}$

植物体内各种元素的存在量是不相同的，含有的必须元素中 C、H、O、N、P、K、Ca、Mg、S、Fe 含量高，植物对这些元素的需要量也大，因之称这部分元素为植物的大量元素（macroelements），Mn、B、Zn、Cu、Mo 的含量低，植物对它们的需要量也极少，因之称为植物的微量元素（microelements）。不同种类植物对不同元素的含量是不一样的，同种植物在不同地区同一元素的含量也是不相同的，这与成土母质有密切的关系。一般来讲，植物体内必须元素含量的比例是一致的。

某些植物对一些化学元素有浓集的功能，常把这类植物称为浓缩体。

例如，在烟草植物聚集有较多的砷（As），并对砷（As）有较大的忍耐力，用砷处理烟草对生长和产量没有什么影响，As 在烟草根中比叶子中含量高。美国从 1917 年开始就重视研究烟草生产中的含砷量的问题，1951 年的测定美国烟草含 As_2O_3 达到 57 ppm。另外 18 个国家中平均烟草含 As 为 39 ppm。As 是有害元素，当抽烟时有 7%—18% 的 As 是挥发的，有 60% 是保留在灰分中（Bailey et al. 1957）。

一些海生的植物也对一些元素有特殊的聚集作用，如海带含

Essentiality of mineral elements
for plants

Elements	Higher plants	Algae	Fungi	Bacteria
N. P. S. K. Mg } Fe. Mn. Zn. Cu }	+	+	+	+
Ca	+	+	±	±
B	+	±	-	-
Cl	+	+	-	-
Na	±	±	-	±
Mo	+	+	+	±
Se	±	-	-	-
Si	±	±	-	-
Co	-	±	-	±
I	-	±	-	-
V	-	±	-	-

有比海水中高 2000 多倍的碘，又如新鲜的海藻子体内富集了某些矿物元素（见表）

新鲜海藻子某些金属含量

Elements	相当于海水中含量的倍数
Sr 锶	20-70
Ti 钛	900-3000
V 钒	200
Mn 锰	700
Cu 铜	400-3000

II 土壤中的矿质元素

除 C、H、O 外，植物生长发育所需要的矿质营养元素主要来源于其根系周围的土壤环境，在土壤中含有植物所必须的 16 种元素，这些元素在土壤中以阳离子和阴离子状态存在。然而象 N 这一元素必须与氢或氧结合的形式（如 NH_4^+ 和 NO_3^- ）存在于土壤中为植物吸收利用。Al 和 Fe，它们也可坚固的与 OH 离子结合，形成 $\text{Fe}(\text{OH})_2^+$ ，以一价子基团发生作用。土壤中的阴离子，除了 Cl 离子外，都是以原子基团存在的（见表）。

土壤中一般元素和基团的价数

阳 离 子			阴 离 子		
+1	+2	+3	-1	-2	-3
H^+	Mg^{+2}	Al^{+3}	OH^-	$\text{HPO}_4^{=}$	PO_4^{-3}
Na^+	Fe^{+2}	Fe^{+3}	Cl^-	$\text{CO}_3^{=}$	
K^+	Zn^{+2}		NO_3^-	SO_4^{-2}	
NH_4^+	Ca^{+2}		H_2PO_4^-	$\text{B}_4\text{O}_4^{-2}$	
	Cu^{+2}		HCO_3^-	MoO_4^{-2}	
	Mn^{+2}				

土壤中离子存在的状态是与土壤的 PH 值相联系的。如土壤中 H_2PO_4^- 、 $\text{HPO}_4^{=}$ 和 $\text{PO}_4^{=}$ 三种磷酸根存在的多少是与 OH^- 有关。过多的 OH^- 也相应的有可代换的 H^+ 离子存在，因此 OH^- 基团在土壤中占优势时，磷素多以 H_2PO_4^- 形式存在。

III. 矿质元素在自然界中的循环

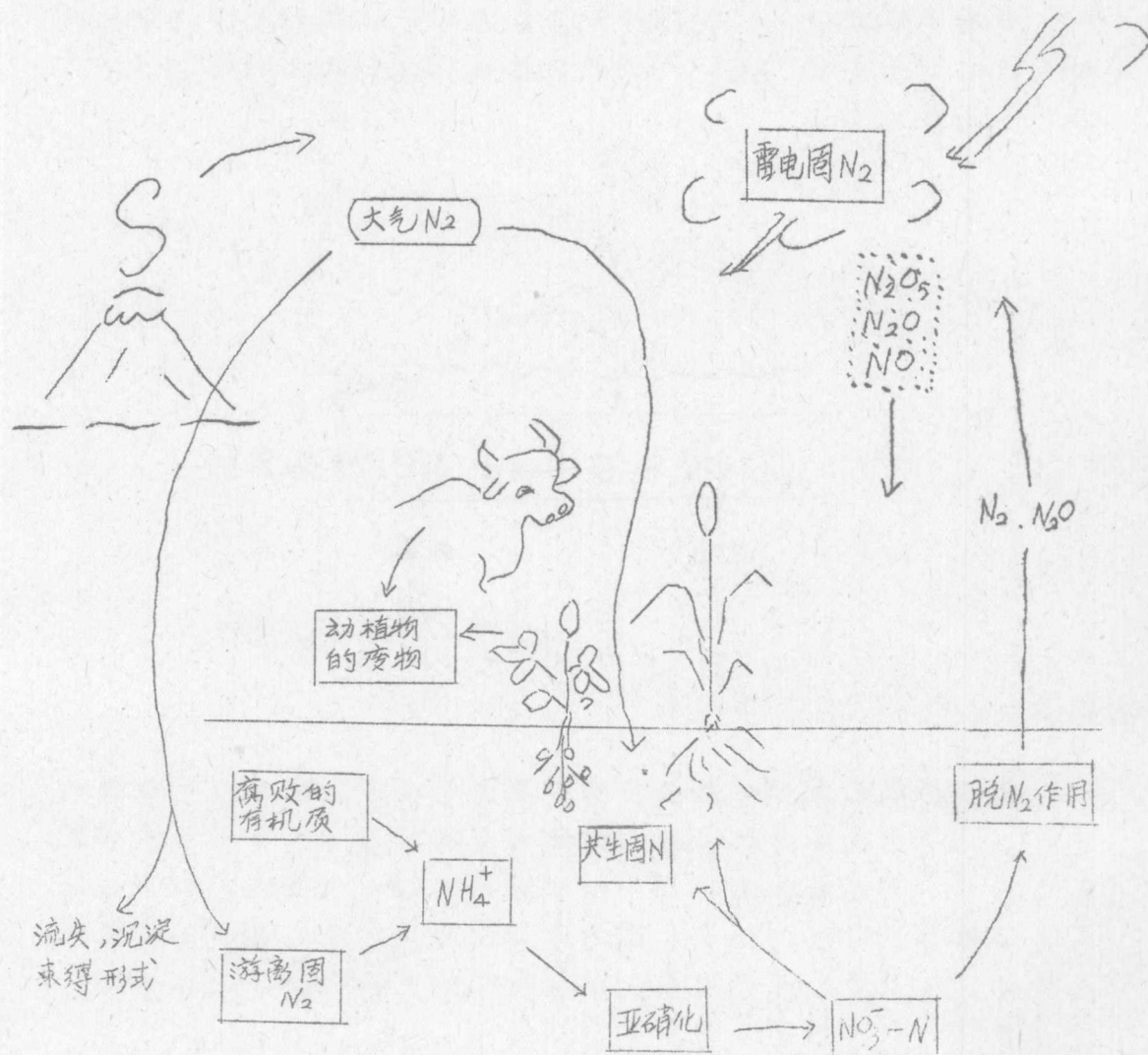
各种矿质元素在自然界里进行着自然循环。在自然循环中，土壤获得矿质元素的补充，植物也就在这种循环中得到营养。农业施肥仅对大田作物提供了部分营养元素的补充，然而在自然界生长着的大部分植物是靠元素的自然循环获得无机营养的。一般都是依赖于有机体死亡后，腐烂、分解形成无机物被植物吸收与再利用。

氮素循环:

在自然界里贮存的大量氮是游离的 N_2 气, N_2 占空气体积组成的 78%, 这种形式的氮是不可直接被绿色植物利用. 经微生物的固氮活动将 N_2 带到生物圈. 微生物固 N_2 包括有游离固 N_2 , 即由土壤中的游离固 N 菌进行的, 和与植物结合的共生固 N_2 .

共生固 N_2 , 被固定的 N_2 用于合成寄主植物的氨基酸和蛋白质.

当植物或游离固 N_2 菌死亡后, 经细菌分解释放蛋白质和氨基酸, 又在氨化细菌的作用下释放出氨基形成铵离子—— NH_4^+ , 并溶解在土壤溶液中, 再由植物吸收利用. NH_4^+ 在土壤中被硝化

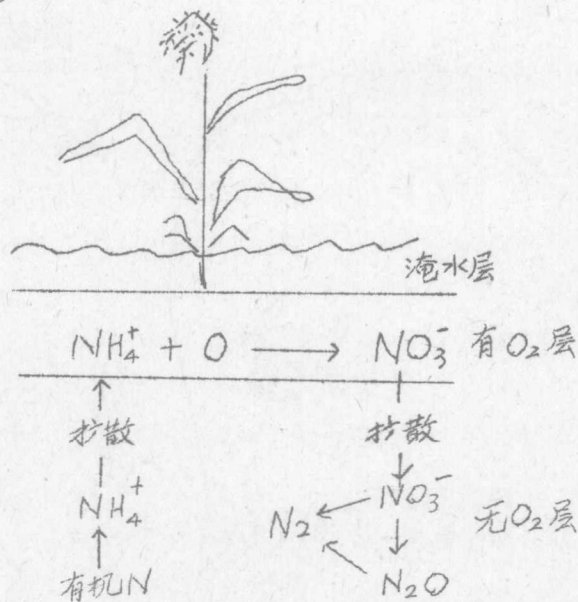


细菌的作用，使之消化，转化成亚硝酸盐 $\rightarrow$ 硝酸盐，成硝态氮的形式 ($\text{NO}_3^- - \text{N}$) 被吸收利用。

大多数植物不能与固 N_2 细菌共生，因此也就不能利用大气中的游离 N ，只能利用土壤溶液中固定的氮 (N_2) (见上图所述)。在氮素循环中 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 和其他形式固定的 N ，都可被反硝化细菌的反硝化作用形成 N_2 气，释放大气中，这些损失到大气中的气态氮又由固氮菌固定，还到“平衡”。

动物在氮素循环中没有形成一个必要的循环链(系统)。氮素循环所进行的基本过程是由微生物和植物完成的。

在淹水的条件下，同样参与了 N 循环。土壤和沉淀物中的有机氮转化成无机氮，或施入的无机氮也在硝化和反硝化的作用下进行 N 素循环。



其他矿质元素同样的在自然界里进行循环，循环时有各自的过程，共同点都是由动植物的残体及废物将大量的各种元素归还到土壤中，供给植物再利用。作物栽培过程对大田进行施肥，是对土壤营养条件进行补充，因为要获得所需产量，植物每年要从土壤中吸取大量的营养元素。从植物体的元素分析，可以得知一个生长周期从土壤中取走多少矿质元素。

下表的资料说明每年不同作物从土壤中取走的砷量，如^不补充

作物每年从土壤中吸取的硼量

作物	产 量 (公担/公顷)	含 硼 (毫克/公斤)	从土壤中取 走硼 (克/公顷)
冬小麦 籽粒	30	6.2	18.7
茎秆	48	9.9	47.7
马铃薯 块茎	20	13.1	67.1
食用甜菜 块根	57.9	17.8	149.2

势必造成硼不足或缺硼。

因此在农业施肥的问题上，要重视“综合施肥”，不仅要研究如何施用N、P、K肥的问题，也要重视研究对其他营养元素的需要和使用的问题。

IV. 植物对矿质元素的需要量

植物体内各种必需营养元素的含量是否就代表植物对这些元素的需要量呢？是一有意思的问题。一般来讲是予以这样认为。同一元素在不同植物体内的含量是不相同的，例如硼在双子叶植物体内的含量就比单子叶植物高很多倍。事实上，双子叶植物需硼量就大，在缺硼地区双子叶植物呈现明显的缺硼病症，而同一地区的单子叶植物就观察不到有任何缺硼病害。

植物的“营养诊断”也就是测定植物体内的元素含量，做为营养状况的指标，根据实验数据统计，微量元素营养状况可根据下面的指标作为参证，表中的数值是从成熟叶组织中近似的微量元素含量进行分类，分为缺乏、充足、及过重（或毒害重）。

植物体内各种元素的含量与地区性有也有很大关系，与成土母质有关。施肥状况，施肥的种类都会直接影响植物体内的元素含量。施肥不当，造成土壤中营养不平衡，由于元素之间存在着相互促进和相互拮抗的作用，也会发生某元素的缺乏或毒害。例如，增施N、P肥就会促进植物对Zn的需要。这样就会影响植物体内有关元素的含量。

成熟叶子中微量元素含量分类

微量元素	在成熟叶子中的浓度 (PPM)		
	缺乏	充足	过多(或毒害)
B	<15	20-100	200
Cu	<4	5-20	20
Fe	<50	50-250	—
Mn	<20	20-500	500
Mo	<0.1	0.5-?	—
Zn	<20	25-150	400

Elemental composition of corn plant

Element	per cent of dry weight
O	44.43
C	43.57
H	6.24
N	1.46
Si	1.17
K	0.92
Ca	0.23
P	0.20
Mg	0.18
S	0.17
Cl	0.14
Al	0.11
Fe	0.08
Mn	0.04
Na	—
Zn	—

二、植物矿质营养的研究方法

植物的灰分分析只能说明在植物体内含有那些化学元素，但不能说明这些元素中那些是植物必须的，以及在植物的生理功能上起什么作用。有关植物矿质营养的研究中有其特殊的一套研究方法，是用人工控制营养条件来探讨元素与植物生长发育的关系，元素的必需性及其生理功能。也用来研究元素之间的相互作用关系，为农业合理施肥提供理论依据，研究有害元素或物质对植物生长发育的影响和解除毒害的防治方法，研究营养状态对植物吸收、利用的影响，研究根系对营养元素吸收的机理及营养条件对根系生长的影响等，近年来把这一方法应用到生产上，树木的速生和花卉的栽培都是成功的。

一 溶液培养 (Solution Culture)

是利用元素的无机化合物人工配制成营养液来栽培植物的方法，又称水培 (Water Culture)，在营养液中含有为植物正常生长发育所必须的全部营养元素。溶液培养首先要保证营养液是一平衡的完全溶液，因此要经常更换营养液以保证维持各元素的浓度和溶液的 PH 反应，除此之外还要有良好的通气条件和光照条件，对根系生长要有避光的条件，这样就需要有一套适用的培养器皿和培养植物用的温室条件。

溶液培养方法如下：(见下页图)

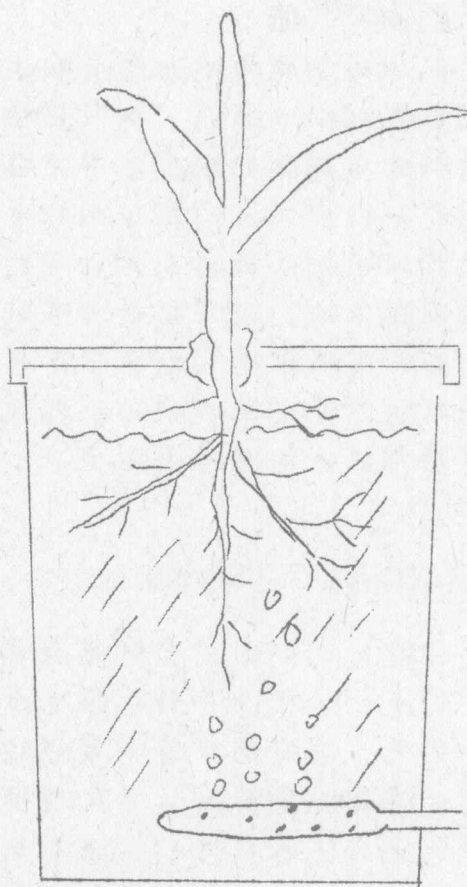
营养液的组成：——介绍几种常用的培养液

Hoagland's culture solution

KNO_3	0.006 M
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	0.004 M
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0.002 M
K_2HPO_4	0.001 M
柠檬酸铁	0.5% 0.5 ml/2l

Arnon's culture solution

KNO_3	0.612 g/l	0.006 M
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	1.32 "	0.008 M



$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$	0.115 g/l	0.001 M
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0.49 "	0.002 M
FeSO_4	0.5%	
油石酸	0.4%	0.6 ml/l three time/week
microelements		
H_3BO_3	2.80 mg/l	
$\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	1.81 "	
$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	0.08 "	
$\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0.22 "	
$\text{H}_2\text{MoO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	0.09 "	

Knop's solution (1865)

KNO_3	0.2 g/l
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0.3
KH_2PO_4	0.2
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0.2
FePO_4	0.1

Espino's solution

	0.087 g/l
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0.087 g/l
$\text{Mg}(\text{NO}_3)_2 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0.025
KH_2PO_4	0.037
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	0.049
Ferric citrate 5%	0.5 ml/l
H_3BO_3	0.00286 g/l
$\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	0.00191
ZnSO_4	0.00022
$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	0.00009
$\text{H}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$	0.00002

植物缺素症的培养

在研究必须元素的生理功能时，常需要被研究的元素的缺素植物材料，一般是用水培的方法获得，在配制培养液时将要研究的元素从配方中去掉，在这样的培养液中生长的植物就会出现缺素引起的病害，与完全营养液生长的植物进行对比，来研究被缺乏的元素的生理功能。

我们在配制营养液时用的是—些元素的无机盐类，各元素的含量都有一定的比例关系，当去掉某一元素的化合物，相应的就要补充其他被去掉的元素部分。例如，培养缺N的植物，就要从营养液的配方中去掉 KNO_3 ，但把K也去掉了，这样就要用另一K的化合物补充相应量的K，其他不含N的化合物照常加入。不同缺素培养液配方见下表。

Table 22-II. Composition of Nutrient Solutions²

Stock Solution	1 Complete	2 -N	3 -K	4 -P	5 -Ca	6 -Mg	7 -S	8 -Fe	9 -6 Micronutrients
1 M $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	10 ml	-ml	10 ml	10 ml	-ml	10 ml	10 ml	10 ml	10 ml
1 M KNO_3	10	-	-	10	10	10	10	10	10
1 M MgSO_4	4	4	4	4	4	-	-	4	4
1 M KH_2PO_4	2	2	-	-	2	2	2	2	2
FeEDTA ³	2	2	2	2	2	2	2	-	2
Micronutrients ⁴	2	2	2	2	2	2	2	2	-
1 M NaNO_3	-	-	10	-	20	-	-	-	-
1 M MgCl_2	-	-	-	-	-	-	4	-	-
1 M Na_2SO_4	-	-	-	-	-	4	-	-	-
1 M NaH_2PO_4	-	-	2	-	-	-	-	-	-
1 M CaCl_2	-	10	-	-	-	-	-	-	-
1 M KCl	-	10	-	2	-	-	-	-	-

2. Modified from Plants in Action: A Laboratory Manual of Plant Physiology by Leonard Machlis and John G. Torrey. W. H. Freeman and Company. Copyright © 1956.

3. FeEDTA is an iron-chelate complex, specifically sodium Ferric ethylenediaminetetraacetate ("Sequestrene NaFe Iron Chelate" of Geigy Chemical Corporation, which

contains 12% metallic iron.) Each milliliter of stock solution contains 5 mg of metallic iron (42 mg of the commercial chelate).

4 Micronutrient stock solution (minus iron) contains per liter: 2.86 g H_3BO_3 , 1.81 g $MnCl_2 \cdot 4H_2O$, 0.11 g $ZnCl_2$, 0.05 g $CuCl_2 \cdot 2H_2O$, and 0.025 g $Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$.

微量元素缺乏症病的培养液只需将要缺的元素不加入即可，如培养缺硼植物，不在培养液中加硼酸就可以了。

培养液的 pH

应用水培方法培养植物时，保持营养液的适当 pH 值是很重要的。植物在生长发育过程中的离子吸收的比例是不同的，因之造成营养液中某些离子的累积使原有的 pH 发生改变，pH 的改变直接影响植物对养分的吸收。一般营养液的 pH 在 4.5—6.5 之间对大多数植物都能旺盛的生长，pH < 4 时植物根系受到伤害，抑制根系对营养元素的吸收，pH > 8.5 时，植物也不能正常生长。

pH 的调整：

在营养液中可加入 H_2SO_4 、NaOH 或其他酸、碱来调节 pH 值，有时用硝酸来调节 pH，其目的是用硝酸作为 N 源 (Eaton 1941)，也有用磷酸盐调节 pH，也有好效果 (Robbins & Hoagland)。

培养液用作微量元素缺乏培养时，调节 pH 所用的酸或碱需经过石英玻璃蒸馏器蒸馏后应用，以除去不纯物对培养液的污染。

培养液用水的来源

配制培养液用水为蒸馏水，如无特殊要求的情况下，进行大量的植物材料培养，可考虑用自来水，如做缺乏微量元素培养时，所用的蒸馏水需要重蒸馏，蒸馏器也必须不含这一元素，最好是石英的，也可用其他方法对水进行纯化。

(1) 碳酸钙吸附纯化法

这个方法是在 20 升的蒸馏水中加 60—70 克的无水 $CaCO_3$ ，在 24 小时内经常搅动，使 $CaCO_3$ 悬浮在水中，24 小时后水澄