



华夏英才基金学术文库

廖红 严小龙 编著

高级植物营养学

1



科学出版社

www.sciencep.com



华夏英才基金学术文库

高级植物营养学

廖红 严小龙 编著

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书系统地介绍了植物营养元素的种类,以及在农业生态系统中的循环规律、植物对营养物质的吸收运输过程及其调控机制、必需营养元素的生理功能及其分子生物学基础、植物适应养分缺乏和元素毒害的机制、植物营养性状的遗传特性及其遗传改良途径等。全书以作者和有关实验室十多年的植物营养教学体会及科研成果为依据、结合目前国内外有关植物营养研究的新进展编著而成。其中植物根系生物学特性与养分吸收和植物营养性状的遗传改良等内容有一定的新意和特色。

本书可供植物营养、土壤、农学、园艺、林学及生物学等专业的高校师生及科研人员使用。

图书在版编目(CIP)数据

高级植物营养学/廖红,严小龙编著. —北京:科学出版社, 2003.8
ISBN 7-03-011370-5

I. 高… II. ①廖…②严… III. 植物营养 IV. Q945.1

中国版本图书馆CIP数据核字(2003)第050062号

策划编辑:霍春雁/文案编辑:邱璐 贾学文/责任校对:钟洋
责任印制:刘士平/封面设计:黄华斌 陈敬

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

新蕾印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

2003年8月第一版 开本:B5(720×1000)

2003年8月第一次印刷 印张:20

印数:1—2 000 字数:394 000

定价:48.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈新欣〉)

前 言

近年来,植物营养学发展迅速,许多新的概念及研究手段均与其他新兴学科如分子生物学、计算机科学等交叉渗透。本书作者在多年讲授研究生课程《高级植物营养学》过程中,深感目前没有适用于研究生教学、系统全面地介绍植物营养学基本理论及其研究进展的教材,觉得有必要在多年教学大纲的基础上,结合自己的教学体会和研究成果,出版适合研究生使用的高级植物营养学教学参考书。

本书在编著过程中,得到了梅曼彤教授、李春俭教授和林东教老师的帮助和支持,何勇老师、王秀荣老师参与了本书部分文字输入、图表绘制等工作,何勇老师还对全书进行了多次认真的校对。此外,部分选修高级植物营养学的研究生也对书稿提出了宝贵的意见,在此一并致以衷心的感谢!

由于作者水平有限,书中的缺点、错漏和不足之处在所难免,恳请读者指正。

本书涉及作者的研究成果得到了国家自然科学基金委员会、科技部、教育部和美国麦氏基金会等单位的资助。本书由华夏英才基金资助出版。

廖 红 严小龙

2003年1月6日

目 录

前言	
绪论	1
第一章 植物营养元素	8
第一节 植物体的主要组成成分	8
第二节 植物的必需营养元素	10
第三节 农业生态系统中营养元素的循环与调节	15
第二章 植物对营养物质的吸收	20
第一节 植物根系生物学特性与养分吸收	20
第二节 植物根系对养分的吸收机制	32
第三节 养分吸收过程中离子的相互关系	58
第四节 植物根系吸收养分的数学模型	63
第五节 植物根系对有机养分的吸收	75
第六节 植物叶部对养分的吸收	77
第三章 营养物质在植物体内的运输	84
第一节 养分的短距离运输	84
第二节 养分的长距离运输	96
第三节 养分运输的整体调节	108
第四章 植物必需的大量营养元素	114
第一节 氮	114
第二节 磷	140
第三节 钾	156
第五章 植物必需的中量营养元素	172
第一节 钙	172
第二节 镁	182
第三节 硫	187
第六章 植物必需的微量营养元素	197
第一节 铁	197
第二节 硼	206
第三节 锌	215
第四节 钼	223

第五节 锰	227
第六节 铜	231
第七节 氯	235
第八节 镍	239
第七章 逆境土壤环境中的植物营养	242
第一节 酸性土壤中的毒害因素及植物的适应机制	242
第二节 石灰性土壤中的障碍因素及植物的适应机制	252
第三节 盐土中的毒害因子及植物的适应机制	257
第四节 淹水植物的营养特性及植物的适应机制	270
第五节 重金属污染土壤与植物生长	274
第八章 植物营养性状的遗传改良	281
第一节 植物养分效率的遗传学特性	281
第二节 植物元素毒害抗性的遗传学特性	288
第三节 植物营养性状的遗传学改良	290
主要参考文献	297

绪 论

人类从事农业生产已有悠久的历史，然而植物营养学作为一个学科，是在植物学、化学、物理学等自然学科的创立和发展之后才逐渐开始的。经过几个世纪的探索和实践，人们不断发展和丰富了植物营养学这门学科，使之成为渐趋完整的学术体系。

一、植物营养的早期探索

古时候，尽管人们在实践中知道通过施用植物残体等有机肥料营养作物可以获得较高的产量和较好的品质，但对植物营养的本质却一无所知。他们从表面的现象去理解，认为植物营养来自于腐烂有机物所形成的一种物质，即腐殖质。就连古希腊著名的学者亚里士多德（Aristotle，公元前 384~前 322）对此也深信不疑。他认为世界上所有物质都是由土、水、空气和火 4 种“元素”组成的，并通过他的影响广泛宣传这种观点。直到两千多年以后的欧洲文艺复兴时期，由于科学试验的逐渐兴起，这种古老的看法才受到了动摇。

人们早期对植物营养本质的科学探索，最有代表性的是比利时 van Helmont (1577~1644) 于 1640 年在布鲁塞尔进行的植物营养学史上的第一个定量试验。他在实验记录中写道，“我从如下试验中知道，所有的植物体都是直接地和实质地由水这个惟一的要素而产生的。我用一个陶盆，放入 200 磅^① 烘干的泥土，然后淋水，并种上一棵 5 磅重的柳树。5 年之后，柳树长到 169 磅 3 盎司^②，在此期间陶盆一直只加雨水或蒸馏水。最后，我再次烘干盆中的泥土并称量，发现 200 磅土仅轻了 2 盎司。因此，柳树所增加的 164 磅是由水产生的”。虽然这个结论是完全错误的，但试验本身在当时却是一个了不起的尝试。

人们后来很快就用试验证明了水并不是植物惟一的营养物质。英国学者 Woodward (1665~1782) 发现植物在含有泥沙的河水中比在雨水中长得好，而在含有盐分的下水道污水中长得更好，因而他认为土和盐都有营养作用。德国学者 Glauber 将硝石放入培养盆中也能促进植物生长，于是认为硝也有营养作用。随着知识的积累和新观点的提出，人们不断增加植物“营养物质”的种类。到

① 1 磅 (lb) = 0.453 592 kg。

② 1 盎司 (oz) = 28.349 523 g。

18世纪末,相当一些人认为植物营养物质包括水、气、土、盐、硝、油和火(燃素)等。

然而,上述的结果并没有从本质上说明植物营养是什么,因而不能令人信服。于是腐殖质观点再度兴起,并由德国人 Thaer (1752~1828) 发展为一种学说。他认为腐殖质是土壤中惟一可作为植物营养的物质。这种片面的观点严重地束缚了18世纪欧洲农业生产的发展。

18世纪末到19世纪初,由于化学等自然科学在农业方面的应用,植物营养问题的探索出现了可喜的进展。英国学者 Priestley (1733~1804)、荷兰学者 Ingen-Housz (1730~1799) 和瑞士学者 Senebier (1742~1809) 先后通过观察、比较化学放氧和植物放氧(尽管他们当时还不知道氧的名字和性质,而只知道为一种“燃素”),指出绿色植物在光和某些物质的共同作用下,将叶子中的“固定空气”(CO₂)分解成“燃素空气”(O₂)。这是光合作用理论的雏形,说明了空气也是植物营养物质的一种来源。

随着化学科学的进一步发展,人们逐渐摒弃了“燃素”学说。首先将新化学理论应用于植物营养的是瑞士化学家 de Saussure (1767~1845)。他将植物种在含有不同浓度 CO₂ 的空气中,一段时间后测量空气中剩余的 CO₂ 含量和植物体的碳含量,证明植物中的碳素来源于空气中的 CO₂。同时他又精确测定植物灰分的组成,发现植物灰分的组成随植物年龄及土壤成分不同而异,说明矿质元素(灰分)来自于土壤,而且矿物质进入植物体不是偶然的现象,是植物选择吸收的结果。因此,他得出结论:植物体中的碳、氧、氢来自于空气和水,而矿质元素则来自于土壤。

de Saussure 的观点得到了德国的 Sprengel (1787~1859) 及法国学者 Boussingault (1802~1887) 的支持。他们通过试验证实了植物营养元素分别来自于空气、水和土壤。其中 Boussingault 的贡献值得一提。他用定量的方法研究植物的养分平衡状况,不仅证实了植物能利用空气中的碳素,还发现了豆科植物能利用和固定空气中的氮素,从而使土壤含氮量增加。上述所有这些工作,为植物营养的新学说——矿质营养学说的建立打下了基础。

二、植物矿质营养学说的建立和发展

1840年,一个植物营养学界值得纪念的年份。德国著名化学家李比希(Justus von Liebig, 1803~1873) 应邀参加英国科学发展学会所举办的有机化学学术会。为此,他通过总结前人所做工作,写了一本名为《有机化学在农业和生理学上的应用》的书。在书中,他有力地批驳了腐殖质营养观点并指出,腐殖质是在地球有了植物之后才形成的。植物最初的营养物质必然是矿质元素,腐殖质只有

通过改良土壤、分解矿质元素和 CO_2 来实现其营养作用。因此，矿质元素才是植物必需的基本营养物质。这就是著名的“植物矿质营养学说”。李比希同时指出，植物以各种方式从土壤吸收矿质养分，久而久之，土壤中的矿质元素就会消耗减少，因此必须把植物吸收取走的矿质养分（包括氮素）以肥料的形式还给土壤，才能保持土壤肥力。这就是他的“归还学说”。3年以后李比希在《有机化学在农业和生理学上的应用》的修订版上，引用他人的试验结果，提出了“最小养分律”，即植物产量受土壤中数量最少的养分元素所限制。因为如果最少（即最缺乏）的养分供应不足，即使其他养分再充足也不能增产。如果两种营养元素同时或相近地限制植物生长，只增加其中任何一种养分的供应，植物生长都不会有较大的改善。只有同时增加两种营养元素的供应，植物产量才会大幅度增加。

李比希的这几个学说无论是在理论上还是在实践上都有重大意义。在理论上，否定了流行了很长时间的腐殖质学说，说明了植物营养的本质。在实践上，引导出了巨大的化肥工业，促进了当时工业和农业的发展。因此，李比希对发展植物营养学科的功绩是巨大的。

自植物矿质营养学建立以来，植物营养的研究进入了一个新阶段。根据矿质营养学说的原理，德国植物学家 Sachs 和 Knop 在 1860 年前后分别进行了一些关于植物矿质营养的科学试验。他们不用土壤，只将植物放在含有矿质元素的溶液中栽培至成熟，这就是后人广为应用的营养液培养试验。营养液培养试验用实践证明矿质营养学说的正确性。以后人们利用这个技术，不断证实和发现了植物所必需的矿质元素。到 20 世纪 50 年代为止，人们就已经确认了目前已知的 16 种植物必需元素。植物营养研究的这些新发现有力地促进了学科本身的发展，同时也对农业生产起了重要的指导作用。

三、现代植物营养学研究进展

现代植物营养学的先驱者之一，美国加州大学教授 Hoagland (1884~1949) 在 20 世纪初根据植物试验将植物营养液培养的配方科学化，成为今天仍为许多人采用的“霍格兰氏 (Hoagland) 营养液”，也导致了无土栽培（水培）产业的迅猛发展。之后，他和同事一起研究了从蓝藻到大麦等植物对矿质养分吸收的情况，发现矿质元素能逆浓度梯度进入植物体内。这一结果引起了人们的兴趣，因而引起了一系列关于矿质元素吸收、运输和代谢的研究。

第二次世界大战以后，各门学科都有较大的发展。一些先进的技术也开始应用到植物营养研究中来。20 世纪 50 年代初期，美国加州大学 Epstein 教授应用放射性同位素示踪技术研究植物根系对无机离子的吸收，发现矿质离子的吸收在一定范围内服从酶动力学原理，从而提出了离子吸收的酶动力学假说，从机制上

进一步发展和丰富了前人提出的载体概念。在这一基础上,关于根系离子吸收机制的理论不断发展,除了载体假说外,后人又提出了离子泵假说、变构酶假说等,近年来又发展成为离子通道、转运子等理论,反映了生物化学、分子生物学等学科的知识在植物营养学科的渗透和发展。Epstein 还发现矿质养分吸收、运输的基因型差异,并首先提出植物营养特性遗传改良的重要思想,为今天蓬勃发展的植物营养遗传学打下了基础。

从 20 世纪 50 年代开始,以植物营养元素的土壤化学为中心的植物营养研究活跃起来。人们引入了土壤养分元素的强度、数量、容量等概念,从而对植物养分由传统的化学分析过渡到系统分析;人们又引入养分的流动性观点,从静态认识过渡到动态探索;还有,物理化学的观点渗透到植物营养中,使人们对植物养分的认识从表面理解提高到能量的本质描述。此外,以美国普渡大学 Barber 教授为代表的学者提出了植物养分生物有效性的概念,强调了以植物为中心的养分研究的重要性。他们还应用数学模型研究了植物营养在根土界面中的运动规律,使得植物营养学研究逐渐由定性阶段进入定量阶段。

20 世纪 80 年代以来,以德国霍恩海姆大学 Marschner (1929~1996) 教授为代表的学者系统地开展了植物根际营养的研究,阐明了根系分泌物对养分吸收效率及适应土壤逆境的作用,提出了植物适应缺铁胁迫的途径 I 和途径 II 等突破性的根际营养新理论,为植物营养性状的定向改造提供了研究依据。

植物营养学发展到如今,已经成为了一个高度分化又高度综合的学科体系。除了化学、物理学、植物遗传学等基础学科之外,植物生理学和生物化学、生态学、分子生物学等学科知识的相互渗透已经成为植物营养研究的一种新动态。学科渗透的结果是一方面分化出许多边缘学科,如植物营养生理、植物营养生态、植物营养遗传等,另一方面导致各学科的综合应用,使得植物营养学逐渐从单纯的矿质营养理论发展到生长因子综合理论这个阶段。生长因子综合理论认为,只有综合考虑各方面的因素,应用不同的方法和技术,才能将农业生产提高到一个较高的水平。植物营养学如果发展到这一阶段,则意味着下一次农业革命的到来。

四、植物营养学的研究内容

广义的植物营养学范畴较广,包括了植物营养原理、肥料学、作物施肥学和植物营养研究法等几方面内容。

植物营养原理是整个植物学科的中心内容,也是其他几个方面的基础理论。具体内容有:植物营养元素的种类及其主要功能;营养元素的吸收、运转、同化及代谢过程;植物营养与植物各时期的生长和发育的关系等。近年来,随着研究

的深入和其他学科的渗透，营养元素的生理学、生态学以及分子生物学等边缘领域的理论也纳入了植物营养学原理的范畴。

肥料学是植物营养学科的另一重要组成部分。它涉及肥料的种类、成分、性质及其制造或制作原理。另外，肥料各组分在土壤中的转化规律及其对作物产量和品质的影响等也是肥料学的重要内容。

作物施肥学是植物营养原理和肥料学的应用。如何以植物营养原理为依据，结合土壤和其他环境条件去合理施用肥料，以达到作物高产优质，是施肥学要解决的主要问题。此外，农业生产涉及的经济效益与施肥的关系也是现代施肥学要讨论的内容。

植物营养研究法则探讨进行上述几方面研究时所需的科学方法和实验技术。其主要内容包括：植物营养研究的基本手段，试验设计和数据分析，先进技术和仪器设备的应用等。植物营养研究法的某些内容也会结合在具体研究中去进行探讨。

五、植物营养学的研究方法

如前所述，植物营养学发展到今天，已出现了与其他学科交叉渗透的现象。因而很多学科的研究方法和技术手段都可能应用在植物营养的研究中。但作为植物营养学本身，其基本的研究方法可分为生物试验和植物营养分析两个方面。这两个方面通常又是结合起来进行研究的。

生物试验是指在一定的环境条件下，有目的地对生长中的植物进行某种处理，然后观察和分析测定植物对该处理的反应，从而得到某一问题的结论。根据不同的研究对象和精度要求，生物试验又可分为田间试验、培养试验、实验室试验等。田间试验主要应用于研究植物营养与农业生产的关系，如肥料的肥效试验，施肥对作物产量、品质的影响，作物对不同逆境土壤的适应性，植物营养特性的基因型差异，植物营养遗传群体的配制和育种材料的选育等。培养试验又可分为土培试验、砂培试验和水培试验。土培试验与田间试验基本相同，只不过条件较容易控制，以求得较为精确的结果。砂培和水培对营养介质的控制更为严格，适于研究各种营养元素对植物生长发育的影响、营养元素之间的相互关系以及元素必需性的确定等内容。实验室研究一般是指在生长室内的研究，适用于一些模式植物（如拟南芥）的植物营养研究。在生长室内，不仅介质的成分可以得到严格的控制，而且光、温、气、热等环境因素也可以随研究目的不同而任意调整，因而适合于营养元素的吸收、运转、代谢等生理生化过程的精确测定。

植物营养分析是指在生物试验的基础上，根据研究目的对土壤、肥料、植物等试验材料进行分析测定。分析测定方法有化学分析、仪器分析以及最近兴起的

分子生物学分析。近年来,一些新技术以及先进仪器设备,如原子吸收光谱仪、气(液)相色谱仪、电感耦合等离子体发射光谱仪、核磁共振成像仪、自动扫描电极和电子探针、荧光原位显微镜等的应用,使植物营养研究逐渐从组织器官水平向细胞、亚细胞水平甚至是分子水平深入,有力促进了基础理论的发展。此外,计算机图像分析和计算机模型在根系研究中的应用也大大提高了研究的精度和研究效率。另外,现代信息技术(如3S技术)在土壤肥力监测、植物营养诊断和施肥建议等领域已开始得到应用,并在技术上不断完善,成为农业现代化的一个重要内容。

六、我国植物营养学面临的挑战

在我国,植物营养作为一种农业生产实践已有悠久的历史,但是,植物营养作为一门学科则起步较晚,直到1949年才取得较大的进展。特别是近年来,我国植物营养研究发展迅速,在植物营养与肥料、根际营养、根系生物学、植物营养生理和植物营养遗传等领域取得了大量的研究成果。随着科学技术的不断发展,植物营养学也将会有一个光明的前景。但是,我们应该意识到,目前我们正面临着新的挑战。随着我国人口的不断增长,对粮食的需求将愈来愈多,而用于生产粮食的耕地面积却不断减少。因此,如何利用日益减少的耕地来养活不断增长的人口将是新世纪科学家们,特别是农业科学家们面临的主要难题之一。

化肥的施用曾对提高耕地单位面积产量做了很大的贡献。据世界粮农组织统计,从1961~1995年,世界谷物总产量随着肥料施用量的增加而增加。但不断增施化肥不仅在资源利用和经济效益方面不合算,而且还会导致土壤性质恶化、作物品质下降、环境污染等一系列问题。要解决这个矛盾,除了通过施用有机肥、培肥等措施改良土壤外,更有潜力的办法是提高植物对营养元素的吸收利用效率,在少施肥甚至不施化肥的情况下植物仍能正常生长并获得高产。这并不是幻想。事实上,只要研究清楚植物对营养元素(包括大量元素和微量元素)吸收利用效率高低的的关键所在,人们就可以应用生物技术(如遗传工程技术)对其进行相应的改良,从而使植物充分利用土壤中的营养元素,而不需要施用太多的化肥来补给,这个有意义的新兴学科就是植物营养遗传学,已得到世界上许多科学工作者的重视。但工作仅刚刚开始,需要人们的不断开拓努力。

增加世界粮食的另一途径是提高现有“问题土壤”的生产力。世界上还有相当一部分的可耕地处于盐害、碱害、酸害及重金属危害等不良的营养环境之中,用土壤改良的方法不仅耗资大,而且还不能彻底解决问题,因此,较有潜力的方法是通过改良植物本身的营养特性去适应那些不良的环境。在做到这一点,我们首先必须研究清楚植物忍耐或逃避不良营养环境的生理生化机制,这也是一个富

有挑战性的研究方向。

植物营养学研究的最终目的是提高农业生产力。我们认为，强调植物营养学与农业生产相结合，并不意味着要削弱植物营养基础理论的研究。上面的讨论已经说明，植物营养学的重大进展，恰恰有待于基础理论的真正突破。当然，基础理论的研究是困难的，它需要研究者有扎实的理论基础、渊博的知识结构和坚强的毅力。因此，作为植物营养工作者，尤其是青年的植物营养工作者，我们必须具备这样的意识和素质，以迎接时代对我们的挑战。

第一章 植物营养元素

在李比希创立植物矿质营养学说以前，植物营养元素这个概念还不明确。随着化学分析技术的不断进步，植物体内的组成成分逐渐被揭示。同时，人们还利用控制水培、砂培技术不断确定出新的植物所必需的营养元素。到目前为止，植物的组成成分、植物必需营养元素的种类及植物营养元素在农业系统中的循环等问题已基本上明确。

第一节 植物体的主要组成成分

一、植物体的主要组成成分

构成植物体的基本组分是水和干物质。植物一般含水 80%~95%。新鲜植物体在较高的温度条件下 (60~100℃) 烘干 24~48 h，待水分蒸发后，只剩下 5%~20% 的干物质。干物质的成分较为复杂。就元素而言，目前的分析结果表明，植物体内含有 60 多种元素，约占地壳所含元素 (90 多种) 的 70%。在植物干物质中，碳、氢、氧、氮四种元素占总元素含量的 95% 以上，构成植物有机体的骨架，在高温燃烧下会以气体氧化物的形式挥发，因而有时又被称为“可挥发性元素”。燃烧后剩下不挥发的元素称为“矿质元素” (氮由于通常要由土壤

表 1-1 植物体中化学元素的含量 (Russell 1973)

元素	占干物质比例/%	元素	占干物质比例/%	元素	占干物质比例/%	元素	占干物质比例/%
O	70	Al	2×10^{-2}	Ti	1×10^{-4}	Mo	2×10^{-5}
C	18	Na	2×10^{-2}	V	1×10^{-4}	Li	1×10^{-5}
H	10	Fe	2×10^{-2}	Cd	1×10^{-4}	F	1×10^{-5}
N	3×10^{-1}	Cl	$n \times 10^{-2}$	B	1×10^{-4}	I	1×10^{-5}
K	3×10^{-1}	Co	2×10^{-3}	Ba	$n \times 10^{-4}$	Cs	$n \times 10^{-6}$
Si	1.5×10^{-1}	Mn	1×10^{-3}	Sr	$n \times 10^{-4}$	Se	$n \times 10^{-7}$
P	7×10^{-2}	Cr	5×10^{-4}	Zr	$n \times 10^{-4}$	Hg	$n \times 10^{-7}$
Mg	7×10^{-2}	Rb	5×10^{-4}	Pb	$n \times 10^{-4}$	Ra	$n \times 10^{-4}$
S	5×10^{-2}	Zn	3×10^{-4}	Ni	5×10^{-5}	
Ca	3×10^{-2}	Cu	2×10^{-4}	As	3×10^{-5}		

注：n 表示不确定。

供给植物，所以也常被列为矿质元素一类)，也称“灰分元素”，仅占干物质总量的1%~5%。“矿质元素”含量虽少，但种类却很多，包括钾、钠、钙、镁、硅、磷、硫、铁、锰、锌、铜、氯、硼、砷、硒、钴、钼、镍等几十种元素。植物体的化学元素组成及其含量如表 1-1 所示。

二、影响植物体中矿质元素含量的因素

表 1-1 中列出的只是平均数字，但矿质元素的含量在不同的植物种类中有很大的差异，即使是同一种植物，不同器官上的矿质元素含量也有不同。此外，同一种植物同一种器官，其矿质元素含量也随不同的环境条件而异。影响植物体中矿质元素含量的因素有以下几个方面。

首先，由遗传因素控制的对某种元素的吸收累积能力决定了该元素在植物中的含量。植物对某种元素的吸收累积能力是长期选择的结果，这种选择是根据不同植物的形态和生理生化特性而发生的。例如，水稻、小麦、大麦等禾本科植物木质部不发达，茎秆硬度不足以支撑整个植株的重量，而需要硅这种元素来加固茎秆，因而在长期进化过程中，禾本科植物体中的硅含量就逐渐增加至一定水平。又如，马铃薯、甘薯等淀粉类植物的块茎含钾比较丰富，是因为钾在淀粉形成中有特殊的作用，所以逐渐产生对钾的吸收累积。再如大豆、花生、蚕豆等豆科植物，由于它们具有共生固氮的生理特性，因此，一般含氮较高。一种元素在不同植物中的含量多少可以反映该元素的某些营养特性。

其次，矿质元素在同一植物不同器官上的含量差异也是由于特定的生理过程所致。例如，植物种子或果实中氮和磷的含量一般比茎秆和叶高，这是因为种子或果实等新生器官具有优先吸取和累积必需营养元素的特性。当矿质元素供应不足时，种子或果实就通过转移茎秆或老叶中的矿质元素来满足自己的需求。因此，不同条件下尽管矿质元素含量在茎秆或叶中波动较大，但在种子或果实中却较为稳定。

还有，影响植物体内矿质元素含量的另一重要因素是环境条件，其中最主要的是土壤条件。当某一种元素在土壤中含量较多而且有效性较高时，虽然植物对它需要的量不多或者完全不需要，但它也会在植物体内较多地积累。例如，在盐渍土上生长的植物，一般含钠、氯较高；沿海土壤上生长的植物比内地植物含碘较高；在酸性红壤上生长的植物，可能会含有较高的铝或铁；而长期生长在重金属污染土壤上的某些植物还具有累积重金属的能力，形成超累积植物 (hyperaccumulator)。不过，土壤条件的影响并不是绝对的，因为植物能否吸收累积某一种元素很大程度上还是受遗传因素所控制的。

第二节 植物的必需营养元素

植物体内含有很多种类的元素，但这些被植物吸收并累积在体内的元素并不一定都是植物所需要的。植物根据自身的生长发育特性来决定某种元素是否为其所需，而与该元素在体内含量的多少无关。人们一般将植物体内的元素分成两大类：必需元素和非必需元素。

一、植物必需元素的标准和种类

什么是植物的必需元素？早在 1939 年，美国的 Arnon 和 Stout 就研究了这个问题。他们认为植物的必需元素必须符合下列 3 条标准：

第一，这种元素是完成植物整个生长周期（种子—种子）所不可缺少的；

第二，这种元素在植物体内的功能是不可替代的。植物缺乏该元素时会表现专一的症状，只有补充这一元素后症状才会消失；

第三，这种元素对植物体内代谢所起的作用是直接的，而不是通过改变植物的生长条件或其他元素的有效性所产生的间接作用。

这 3 条标准目前看来还是基本正确的，因此普遍为人们所接受。根据这 3 条标准，目前人们已确认碳、氢、氧、氮、磷、钾、钙、镁、硫、铁、锰、锌、铜、钼、硼、氯和镍共 17 种元素为植物的必需元素。这 17 种元素是所有高等植物所必需的，但对于一些低等植物则不完全如此（表 1-2）。

表 1-2 植物的必需营养元素 (Epstein 1972, Marschner 1995)

营 养 元 素	高等植物	藻 类	真 菌	细 菌
C, H, O, N, P, S, K, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu	+	+	+	+
Ca	+	+	+	±
B	+	±	-	+
Cl	+	+	-	±
Mo	+	+	+	±
Ni	+	?	?	+

注：(+) 表示必需；(±) 部分必需；(-) 非必需；(?) 不确定。

植物必需营养元素的种类当然不会只是上述的 17 种，只不过受目前科学技术水平限制，人们还难以确认其他可能的必需营养元素。随着科技的进步，尤其是纯化及分析测定技术的改进，人们能够确认的植物必需营养元素的种类还会增加。例如，10 年前，按照判别植物必需营养元素的三条标准，人们对镍是否为

植物所必需还不能确定，这是因为当时试剂及培养介质的纯化还不很彻底，而植物对镍的需要量又极微，很容易由于试验误差而得出错误的结论。一些研究指出，镍是脲酶和许多氢化酶的组成成分，因而镍是豆科植物和许多细菌的必需元素，但镍在非豆科植物体内的作用却是经过科学家们长时间的探索才确定的。Brown 等 (1987) 利用无镍营养液种植大麦，没有发现任何缺镍症状。他们将该试验收集的种子再次用无镍营养液栽培，仍无缺镍症状出现。但科学家们并没有就此放弃，他们再一次利用无镍营养液栽培第二代种子，终于发现明显的缺镍症状，从而证明了镍也是非豆科植物的必需营养元素。原来，非豆科植物对镍的需求极低，种子中所含的镍已足够满足植物生长所需。只有经过连续 3 代无镍培养试验，才发现明显的缺镍症状，从而证实镍对高等植物生长的必需性。此外，人们正致力于研究硅对高等植物生长的必需性，并取得了较大的进展。在严格控制的无硅栽培条件下的研究结果表明，硅对高等植物（尤其是禾本科植物）不仅有明显的有益作用，而且是必需的 (Epstein 1999)。相信硅不久也许会被添入植物必需营养元素的大家族中。

表 1-3 列举了植物组织中各种营养元素的适宜浓度。从表中可以看出，植物对 17 种必需营养元素所需要的量差异很大。根据植物需要量的大小，一般可将必需营养元素分为下列两类：大量营养元素和微量营养元素。

表 1-3 植物组织中各种营养元素的适宜浓度 (Epstein 1972, Marschner 1995)

营养元素		浓度 (以干重计) / %	与钼相比的相对原子数
大 量 元 素	H	6	60 000 000
	C	45	40 000 000
	O	45	30 000 000
	N	1.5	1 000 000
	K	1.0	250 000
	Ca	0.5	125 000
	Mg	0.2	80 000
	P	0.2	60 000
	S	0.1	30 000
微 量 元 素	Cl	0.01	3 000
	B	0.002	2 000
	Fe	0.01	2 000
	Mn	0.005	1 000
	Zn	0.002	300
	Cu	0.000 6	100
	Ni	0.000 1	10
	Mo	0.000 01	1