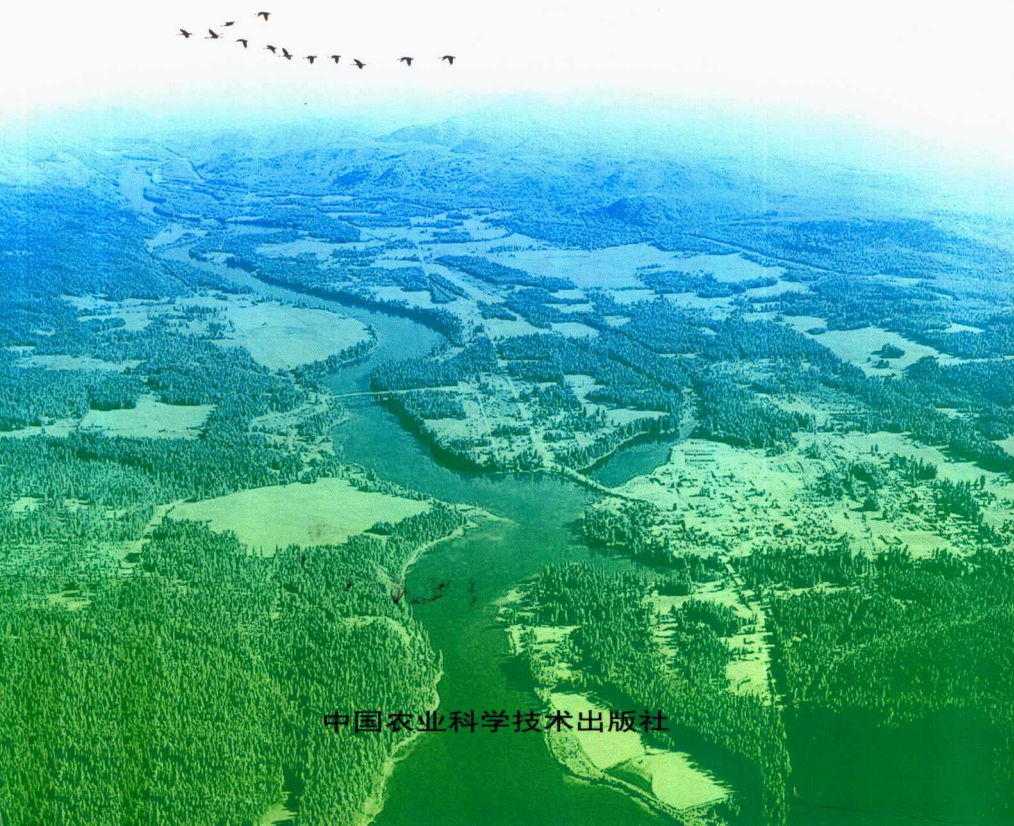


土壤水态势 与植物生长

• 闵九康 主编



中国农业科学技术出版社

土壤水态势 与植物生长

• 闵九康 主编



中国农业科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

土壤水态势与植物生长 / 闵九康主编. —北京: 中国农业科学技术出版社, 2014. 10

ISBN 978 - 7 - 5116 - 1807 - 8

I. ①土… II. ①闵… III. ①土壤水 - 关系 - 植物生长 - 研究 IV. ①S152.7

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2014) 第 208262 号

责任编辑 张志花

责任校对 贾晓红

出版者 中国农业科学技术出版社

北京市中关村南大街 12 号 邮编: 100081

电 话 (010)82106636 (编辑室) (010)82109702 (发行部)
(010)82109709 (读者服务部)

传 真 (010)82106631

网 址 <http://www.castp.cn>

经 销 者 各地新华书店

印 刷 者 北京富泰印刷有限责任公司

开 本 850mm × 1 168mm 1/32

印 张 6.75

字 数 175 千字

版 次 2014 年 10 月第 1 版 2014 年 10 月第 1 次印刷

定 价 24.00 元

▶ 版权所有 · 翻印必究 ◀

《土壤水态势与植物生长》

编委会

主 编：闵九康

副主编：游有林 贺焕亮 沈育芝

编 委：白艳玲 闵九康 沈育芝 胡喜娜

贺焕亮 符国栋 游有林

内容简介

全书共七章，主要论述了如下内容：土壤水态势与植物生长；水在土壤和植物中的运行机制； C_4 -植物光合作用量子产率和水分利用率；土壤干旱胁迫对玉米生长发育和产量的影响以及渍水土壤及其生态效应等。

本书可供大专院校师生、科学研究系统的专家和学者、以及有关部门领导和科技工作者等阅读和参考。

序

土壤是处在地球表层的岩石圈、大气圈和生物圈的接触面上，并在多种自然因素和人为因素的综合作用下，不断演变的自然客体。土壤是构成人类生存环境的重要组成部分，更是人类赖以生存的不可替代的有限的自然资源。因此，古希腊哲学家亚里士多德曾说：土壤是无限生命之源。我国劳动人民则赋予“有土斯有粮”和“万物土壤中生”的格言。闵九康教授将其英译为“The soil is the mother of all things”即“土壤是万物之母”，从而流传于世界各国。根据国际粮食政策研究所的计划预测：在1993—2020年，全球谷物的需求量会增加41%（24.9亿吨）；薯类的需求量会增加40%（8.55亿吨），其中，土壤的贡献率为55%~65%。可见土壤工作者对解决全球粮食安全负有责任。随着工业化和城市化的发展，全球因气候变化产生温室气体而变暖，增加了多种自然灾害，特别是大气、水体和土壤等人类赖以生存的环境因素受到了污染，给人类身体健康带来了严重威胁。土壤科技工作者特别关注土壤污染，这是因为土壤对各种污染物质具有一定的容量或消解作用，存在污染潜伏期，容易被人们所忽视。但是，污染物质一旦超过土壤容量负荷与消解能力时就很危险了。因为土壤污染后是很难在短期内恢复的，对人类健康损害是严重而持久的。这已经引起有关部门领导和科技工作者的关注。

闵九康教授一生勤奋好学、努力钻研、坚持不懈，学识广博、学业勤耕、著作等身，已经出版科技著作的文字总量超过1300万字，是我国农业、环境学界的杰出科学家。特别是较长时期来，他潜心研究气候变化、资源环境与人类健康之间的关系，撰写出版了一系列科技著作，提出了很多新的见解。仅近4年来，已经出版了《农业生态生物化学和环境健康展望》（2010年）、《全球

气候变化和低碳农业研究》(2011年)、《低碳农业——全球环境安全和人类健康必由之路》(2011年)、《楝树——全球环境安全和人类健康之保护神》(2012年)、《土壤生态毒理学和环境生物修复工程》(2012年)、《植物克生素的生产与应用——全球环境安全和人类健康之本》(2013年)、《生物质在现代农业中的重要作用》(2013年)、《植物抗氧化剂及其应用》(2013年)等科技著作。他是我国低碳农业的先驱。最近,闵九康教授又专题研究了气候变化、土壤污染和人类健康的关系,并撰写出版《土壤水态势与植物生长》新著作。该作与2013年出版的《土壤与人类健康》都是以土壤性质为基础,详细论述了气候变化在土壤中产生温室气体、污染物在土壤中形成有害物质的演变过程与机理,及其对人类健康的影响,还系统地介绍了污染土壤的生物修复以及水资源的合理利用和保护等。这是一部融理论性、资料性和生产性于一体的、很有特色的国际水平的科技著作。该书的及时出版将对广大从事土壤学、农业化学以及环境科学和生产管理等方面的读者都会有所裨益,并起到积极的推动作用。

闵九康教授是浙江农业大学,新中国成立后的首届土壤农化专业学生(56级),又是首届博士研究生,由他牵头组织土壤农化56级同学和专家学者,撰写出版《土壤水态势与植物生长》新著作,奉献给敬爱的导师朱祖祥教授和母校土化系。我为他热爱母校的精神深受感动。闵九康教授是我的学生、同事和挚友,更是农业资源环境学科领域的战友。我欣然为其新著《土壤水态势与植物生长》作序,并祝闵九康教授申报科技著作文字总量的吉尼斯世界纪录早日成功。

王人潮*

于浙江大学

2013年8月9日

* 王人潮教授曾任浙江农业大学校务委员会副主任、土壤农化系系主任

前 言

我和同事们编著的《土壤水态势与植物生长》一书即将由中国农业科学技术出版社出版。其是《土壤与人类健康》一书的姊妹篇。本书内容丰富，取材广泛，科学数据翔实、理论联系实际。因此，其不失为当代有关土壤水与植物，特别是与作物生长关系的一部优秀的科学著作。

本书共七章，全面论述了土壤水态势与植物生长；水在土壤和植物中的运行机制； C_4 -植物光合作用量子产率和水分利用率；土壤干旱胁迫对玉米生长发育和产量的影响以及渍水土壤及其生态效应等内容。

本书能及时出版，完全得益于中国农业科学技术出版社编辑及其领导的关心和支持，得益于中国农业科学院、沈阳农业大学、浙江大学、武汉大学及北京林业大学的专家学者和博士们的精心撰稿及校阅。在此，我对他们付出的辛勤劳动表示衷心的感谢。

由于作者水平有限，错误和不足之处在所难免，敬请读者批评指正。

最后，十分感谢我国著名的农业遥感与信息专家、著名土壤学家王人潮老师不顾八秩高龄为这部新作《土壤水态势与植物生长》一书作序。在此，我深表敬佩和谢意，并遥祝他健康长寿。

闵九康

2014年8月26日

目 录

第一章 土壤水分与植物生长	(1)
导言	(1)
一、水势 (water potential) 和质流 (mass flow)	(5)
二、土壤水分的有效性	(11)
三、植物细胞与水的关系	(19)
第二章 土壤和植物水分运行机制	(27)
导言	(27)
一、根系中水分的移动	(29)
二、茎中的水分及其移动机制	(36)
三、叶片的水分及其损失	(55)
四、水生被子植物的特异水分代谢	(75)
第三章 植物对土壤干旱的适应性和水分利用率	(76)
导言	(76)
一、水分有效性和植物生长	(78)
二、植物对干旱的适应性	(80)
三、冬水与植物耐冰冻性	(87)
四、植物的耐盐性	(90)
五、土壤干旱对植物次生代谢物的影响	(91)
六、结论	(97)
第四章 C_4 -植物光合作用和水分利用率	(99)
导言	(99)

一、生物化学和解剖学特性	(101)
二、 C_4 -光合作用的量子产率 (Quantum yield)	(104)
三、 C_4 -植物代谢物的运输过程	(106)
四、 C_4 -植物的水分利用率以及耐高温特性	(107)
五、 C_3 - C_4 中间植物 (C_3 - C_4 intermediates)	(110)
六、 C_4 -品种的进化、分布和碳同位素成分	(114)
七、 C_4 -植物生境中碳的缓冲作用	(118)
第五章 玉米对干旱胁迫的适应性和生理反应	(122)
导言	(122)
一、玉米萌芽期抗旱生理机制	(123)
二、水分胁迫对玉米萌芽期生长发育的影响	(128)
三、水分胁迫和玉米生理生化反应	(133)
四、水分胁迫与种子膜系统完整性的关系	(136)
第六章 土壤干旱对玉米穗期干物质积累和产量的影响	(139)
导言	(139)
一、干旱对穗顶部和基部籽粒生长的影响	(141)
二、穗顶部和基部籽粒中糖的积累 (实验 I)	(142)
三、玉米穗顶部和基部籽粒中糖的积累 (实验 II) ...	(146)
四、水分胁迫下穗部籽粒中脱落酸 (ABA) 的积累 ...	(149)
五、小结	(150)
第七章 渍水土壤及其生态效应	(152)
导言	(152)
一、水稻田的微生物区系	(153)
二、渍水土壤的生态环境	(155)
三、渍水土壤的好气呼吸作用	(158)



四、渍水土壤的厌气呼吸作用	(159)
五、渍水土壤的发酵作用	(162)
六、渍水土壤中杀虫剂的降解作用	(165)
七、渍水土壤中的水稻根际	(167)
八、水稻田中的蓝细菌及其重要作用	(173)
参考文献	(198)

第一章 土壤水分与植物生长

导 言

水虽然是地球表面最丰富的分子，但水分不足或缺乏则是对陆地生态系统最具影响的因子。它十分明显地影响到全球范围的净初级生产力（NPP）。因此，缺水限制了许多自然生态系统，特别是干燥气候条件下的生产力（图1-1）。此外，由缺水胁迫效应造成的作物特别是玉米产量下降大大超过了所有生物和环境因子所造成的损失。在作物生长季节，雨量充沛和降雨均衡的区域如湿热带区域，其植被茂盛，而夏季频发干旱或严重干旱的地区，森林植被会被草原植被所取代。当降水不断减少时，便会导致灌木丛生的半沙漠土地，最终形成沙漠。温度对水分—植物生长关系的影响极大。这是因为地表蒸发和植物蒸腾与温度的关系极为密切。

我国地域辽阔，东临世界上最大的海洋太平洋，西南为世界上最高的青藏高原。这样极其复杂的地理条件，使我国的气候具有季风性、大陆性和类型多样性的特征，使得我国的气象灾害种类繁多、影响范围广、频率高、危害严重。我国的气象灾害构成比较复杂，主要包括旱灾、洪涝灾害、高温热浪、大风、雹灾、沙尘暴、霜冻和雪灾等。然而气象灾害中又以旱涝灾害占的比重最大，随着我国社会与经济的发展，人们对于汛期旱涝的预报越来越重视，这也对汛期旱涝预报提出了越来越高的要求。

赵振国等（1997）曾把影响我国汛期旱涝的因素归纳为 10

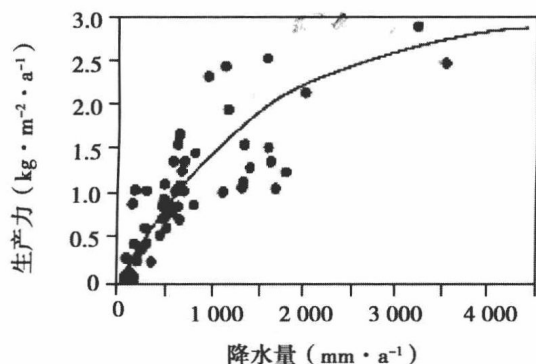


图 1-1 净初级生产量（生产力）与世界主要生态系统
降水量之间的相关性（Lieth 1973）

个方面，即海洋、地温、冰雪覆盖、青藏高原位势高度、亚洲季风、西太平洋副热带高压、中纬度阻塞高压、三大涛动、准双年振荡（Quasi-Biennial Oscillation, QBO）和太阳活动等。随后赵振国等（1999）又归纳总结了影响我国汛期旱涝的最重要的 5 个因素，其中包括海温异常（ENSO 现象）、青藏高原热状况、亚洲季风、中纬度阻塞高压和西太平洋副热带高压。所以说青藏高原热状况与 ENSO 事件对于我国汛期旱涝影响是十分重要的。马兴林等（1998）深入和广泛地研究了玉米耐旱特性与水分供需的关系。

1. 植物中水的功能

由于水对植物所有生理功能都具有极为重要的作用，而且作物亦需要大量的水分供应。因此，水分的丰缺能明显地影响到作物产量。

我国劳动人民泛称“多收少收在于肥，有收无收在于水”。可见研究植物耐旱性的意义十分巨大。研究表明，水分占木质组分生物体（biomass）如叶片和根系的 80% ~ 95%。在细胞水平

物质中 (表 1-1)。

外部的水蒸发强大的浓度梯度。



表 1-1 草本植物水分和营养物含量

成分	鲜物质的含量 (%)	每产生 1g 干物质所需量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)
水分	90	2 500
碳	4	40
氮	0.3	3
磷	0.02	0.2
钾	0.2	2

* 表中数值仅是给出的数值，而且在品种间和不同条件下有很大的变化

表 1-2 叶肉细胞 (mesoph cells) 和叶片的表面积比率 (Ames/A)，
其还取决于品种和生长条件

叶片形态/生境	Ames/A
遮阴叶片 (Shade leaves)	7
中生叶片 (Mesomorphic leaves)	12 ~ 19
耐旱向阳叶片 (Xromorphic sun leaves)	17 ~ 31
低纬度 (600m)	37
高纬度 (3 000m)	47
品种	Ames/A
<i>Plectranthus parviflorus</i>	
强光照	39
弱光照	11
<i>Alternanthera Philoxeroides</i>	
强光照	78
弱光照	50

2. 蒸腾作用是光合作用不可避免的过程

蒸腾作用是光合作用不可避免的过程。但它对植物生长和发育具有重要的意义。因此，其也是叶片能量平衡不可或缺的因素



子。当水分从叶肉细胞发生蒸腾作用时，它便会将叶片冷却。在蒸腾作用受损或失调时，大型叶片的温度会迅速升高而导致死亡。蒸腾作用造成的蒸腾流会将土壤中的营养物质输送至根系表面，同时，也会将无机离子、氨基酸和植物激素等从根部输送至植物的各个器官。当蒸腾作用受阻时，木质部（xylem）也会发生输送功能，所以，蒸腾流中的营养物质移动并不会受到蒸腾速率的强力影响。

在本章中，我们将讨论如下内容：①控制水分有效性和损失的环境因子；②水分向植物和通过植物发生移动的过程；在不同时间和条件下水分供应变化的植物生理调节机制。但其中特别强调的是，各种植物在调节水分供应变化过程中的机制和水分胁迫如干旱条件下的适应性和耐旱性。

一、水势（water potential）和质流（mass flow）

（一）水势

土壤、植物和大气的水分状况最普遍的是用水势一词来表述。它也是在相同温度和大气压的各种条件下，各器官系统中水溶液与纯水的比较而进行的表述方式。

在一个等温双区室系统（isothermal two-compartment system）中，可用半透性膜将双区室一分为二，水分便能从高水势向低水势移动。如果已知双区室中的水势，那么，我们就可以对水移动的方向做出预告。但是，在某些条件下，很难做出预示，因为水势会发生变化而形成梯度流动。例如，在源叶片（source leaf）的韧皮部（phloem）中，其与汇叶片（sink leaf）韧皮部中的水势相比，水势为典型的负值。在这种水势情况下，水分输送是由流体静压力（hydrostatic pressure）的差异所造成，因此，水的移

动便形成了水势梯度 (a gradient)。

在非等温系统 (nonisothermal system), 如在温暖气候条件下的冷凉叶片中, 无论大气中水势比叶片中水势负多大, 水分蒸发都会在叶片上强烈地发生。系统中任一部分的水势都是渗透水势 Ψ_p 的代数总和的表达 (algebraic sum)。因此, 用重力测出的水势组分可忽略不计。

$$\psi_w = \psi_\pi + \psi_p \quad (1)$$

此处所指水势是系统中的总水压 (overall pressure)。渗透势 (osmotic potential) 是因溶液中溶质的存在而造成的水分化学势 (chemical potential)。植物的渗透势通常为负值, 因为水能横穿过半渗透膜而从纯水向含有溶质的水溶液移动。在较高的溶质浓度时, 渗透势会较低, 即负值更大。流体静压势 (hydrostatic potential) 是正值还是负值完全取决于系统中水所激发出的物理压力 (physical pressure)。例如, 膨胀的根系皮层细胞 (turgid root cortical cell) 或叶肉细胞 (leaf mesophyll cell) 中的水分在正膨胀压 (turgor pressure) 条件下便能平衡细胞壁变化, 而在迅速发生蒸腾作用植物 (transpiring plant) 的死亡木质部维管束 (xylem vessels) 中, 水分在抽吸张力 (suction tension) 条件下则为典型的负压。较大的负流体静压 (negative hydrostatic pressures) 会因毛细管效应 (capillary effects) 而升高, 即在空气—水界面上发生的亲水表面和水表面 (hydrophilic surfaces) 之间的吸着作用 (attraction)。就总水势而言, 其是正值或负值则取决于水组分的代数总值 (algebraic sum)。土壤中水势则用另一名词来表述, 即可用基块水势 (matric potential) 一词来表述。基块水势是在细胞壁、土壤颗粒或胶体表面上的吸水力。因此, 其便可方便地换算成流体静水压 (hydrostatic pressure) 而直接鉴定一种多孔固体的水分状况。因此, 流体静水压和基块水势永远不会重叠。由于基块缺乏吸着表面时, 吸着力对相对纯水的吸着难以奏