

植物生理学参考丛书

植物矿质营养及其诊断

饶立华 编著

农业出版社

1944/11

植物生理学参考丛书

植物矿质营养及其诊断

饶立华 编著

农业出版社

(京) 新登字060号

植物生理学参考丛书
植物矿质营养及其诊断
饶立华 编著

* * *

责任编辑 冯常虎 张本云

农业出版社出版(北京市朝阳区农展馆北路2号)
新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092mm32开本 6印张 2插页 132千字

1993年5月第1版 1993年5月北京第1次印刷

印数 1—880册 定价 6.30元

ISBN 7-109-02658-2/Q·154

《植物生理学参考丛书》前言

植物生理学是一门研究植物生命活动规律的基础学科。近年来，一方面随着物理学、化学、生物学以及各种新的测试手段的发展，特别是70年代以来分子生物学的渗透与生物化学的深化，将植物生理学推进了一个新阶段，许多功能及其机理的研究已达分子水平，不少概念正在出现较准确的量化指标。另一方面随着现代农业的发展，又对植物生理学提出了许多新的挑战，迫切要求植物生理尽快地为提高作物生产力提供新的理论与技术。基于这样的背景，当前植物生理学正面临更新理论、深化内容的新的发展阶段，原有理论的修正充实、新理论的引进都在日新月异，同时还出现许多新的分支如生理生态学、生理遗传学、病理生理学、作物生理学等，正在形成新的体系，对原有植物生理学体系也产生着很大冲击。显然，不论从宽度与深度考虑，仅靠教材是不够的。由于它受学时规定与篇幅的局限，教材只能提供最基本内容，不宜加深与拓宽。为了及时反映植物生理学发展新面貌，补充教材不足，帮助院校师生更新与拓宽知识领域，受农业出版社委托，我们邀请有关专家编写《植物生理学参考丛书》一套，初步计划7册：光合作用及其产物运输、植物矿质营养及其诊断、植物水分代谢及其逆境生理、植物激素对生长发育的调控、植物生长与分化、植物衰老与调控、植物生理学名词释意。显然，这些专册并不能代表植物生理学全部内容，但至少也可反映植物生理学近年发展的几个主

要领域，今后尚可继续组织编写使丛书逐步完善。

本丛书以国内新编教材为主要依据，以农业院校广大师生为主要读者对象。要求各册编写内容比教材应适度深化与拓宽，既能进一步阐述已有的理论，又能反映近年来新的发展，宏观与微观并重，注意理论联系实际。除引用国外资料外，应特别重视国内成果，图表清晰正确，主要资料出处交待清楚。力求使丛书水平要高于教材，但又不同于一般的专著，既可为教师备课提供参考，又可为学生提供拓宽知识的读物。我们本着这些要求，力求把各册丛书写得深浅适度、简明易懂，反映出植物生理学发展的新水平。

本丛书系邀请各有关专家编写，除编写规格力求一致外，其他如资料引用范围、深浅掌握程度、文字风格等，必然还具有作者自己的特点。因此，丛书既是配套系列性参考读物，各册又有相对独立的特征，这就是丛书的基本要求。我们希望这套丛书对提高农业院校植物生理学教学质量，促进植物生理学科发展有所增益，但很可能有考虑不周或其他缺陷之处，尚希读者给予指正。

主编 高煜珠
韩碧文
饶立华

1990.12.

前 言

早在公元前一世纪末，我国古农书《汜胜之书》中已有农田施肥的描述，但开始认识到一些矿质元素是植物生长所必需的养分，为植物矿质营养奠定科学基础，并迅速地引起矿质肥料的应用确应归功于德国科学家李比希 (Liebig J.V., 1803—1873)。以后一些研究者经过广泛的试验，认识到生长在土壤中的植物除吸收其生命活动所需要的矿质养分外，也吸收一些不需要的矿质元素，所以仅从分析土培植物组织内的矿质元素结果，还不能确定这些元素究竟是否植物生长所必需。随着分析化学研究的进展，可以利用提纯的矿质元素试验，又开展了溶液培养及砂培养的研究。在溶液中不加某一特定的矿质元素，观察植物生长是否正常，由此就可清楚地判断该元素是否植物生长所必需。

在我国，罗宗洛于19世纪20年代开始用溶液培养研究了氢离子浓度对若干栽培植物幼苗生长的影响，并进行了植物氮营养、离子吸收及微量元素等方面的研究，是植物矿质营养研究的先导。

1939年，阿尔农 (Arnon D.I.) 和斯托特 (Stout P.R.) 提出了必需矿质元素三条标准：(1) 缺乏该元素时，植物不能完成其生活史；(2) 该元素的功能不能为其它矿质元素所代替；(3) 该元素的功能直接涉及植物代谢，例如为植物体内必需的组成成分或为植物代谢中的酶促反应所必需。从而对一些矿质元素是否为植物所必需及其在植物代谢中的功

能有较明确的认识。随着化学及研究技术的进展,除氮、磷、钾、钙、镁、硫外,先后发现一些必需的微量元素:铁(Sachs, J. von, 1860), 锰(Mchague, J. S., 1922), 硼(Warington, K., 1923), 锌(Sommer, A. L. 及 Lipman, C. B., 1926), 铜(Lipman, C. B. 及 Mckinney, G., 1931), 钼(Arnon, D. I. 及 Stout, P. R., 1938), 氯(Broyer, T. C. 等, 1954)。除以上十三种必需元素外,一些植物还需要钠、硅及钴(Epstein, E., 1972), 这类元素现在称为有益元素。在分析技术日益改进的情况下,很可能还会发现一些新的必需元素及有益元素。

采用同位素示踪技术,可以追踪植物对矿质营养的吸收、转化和分配;随着研究技术的进展,又采用了X光衍射、电子探针及电镜观察鉴定等新技术,使植物营养研究工作日益深入。一系列实验还证明,在外界离子浓度及温度变动颇大的范围内,植物能调节其养分吸收及运转的速度,缓冲来自环境中的干扰,使植物代谢及生长正常进行。

在80年代,有较多的研究者注意到植物营养性状的遗传问题,并从事于培育及筛选高效基因型(efficient genotypes)。选育有高效营养基因的植物,能充分吸收并利用所需的养分,即使在营养胁迫条件下亦能获得较高产量。

植物矿质营养原理与农业生产实践相结合,对作物产量和品质的提高有很大作用。作物营养失调是世界上一些地区产量受限制的一个重要原因。阐明各种必需元素的生理功能及其间的相互作用,了解植物对营养元素的吸收、利用与代谢间的关系,力争在作物生长尚未出现缺素或毒害症状前进行早期诊断,以便及时采取措施加以补救,即可减少损失。

在现代化农业生产中,对一些经济作物推行无土栽培,或立体栽培,在无污染的环境中充分利用光、温、空间,结合更为科学地施用矿质养分,不仅可以减少或免除自然灾害

的干扰，在单位面积上取得较高产量，还可阐明更植物营养问题，推动植物营养学科的发展。

目前植物矿质营养的研究已深入到分子水平。例如离子透过膜与内嵌膜蛋白的构型有关，两个内嵌膜蛋白分子可形成一极性孔，提供离子进入膜的通道(Clarkson, D.T., 1984)。根细胞质膜及液泡膜中都有 H^+ 泵ATP酶，在该酶作用下，可泵出 H^+ ，形成质子动力势 (proton motive force)，启动离子的吸收。这些工作推动植物营养的研究越深入，对矿质营养原理的了解就越深，也就越有可能优化矿质营养条件，调节植物的营养状况，使其更符合植物生长发育的需要，将作物生产提高到一个新水平。本书将对上述有关问题逐一加以讨论。

目 录

一、植物矿质营养元素功能的新进展	1
(一) 必需元素	1
(二) 有益元素	38
二、矿质元素的吸收及运转	42
(一) 根从外界溶液吸收离子的动力及途径	42
(二) 离子从根到地上部的长距离运输	49
(三) 根际及根表面的粘凝胶在离子吸收及运转中的作用	50
(四) 根不同区段对离子吸收、运转的特点	53
(五) 根—地上部同化产物的相互供应与离子的吸收运转	60
三、植物对离子吸收及利用的效率	63
(一) 养分效率的含义	63
(二) 在养分胁迫条件下的效率	64
(三) 作物对各种养分的利用效率	66
四、离子吸收及运转的调节	76
(一) 植物组织中无机离子组成的稳定性	76
(二) 细胞质及液泡的无机离子组成	79
(三) 离子吸收及分配的调节	80
五、植物矿质营养与产量形成	83
(一) 矿质营养元素在光合作用和呼吸作用中的功能	83
(二) 矿质营养与植物生长及产量形成	111
六、植物养分间的相互作用	120
(一) 形成沉淀, 影响养分吸收、运转和利用	120
(二) 离子间相互竞争	123
(三) 通过代谢调节相互作用	127

七、植物营养诊断.....	130
(一) 植物营养诊断的生理基础	130
(二) 营养缺乏症的诊断	139
八、现代无土培养技术	161
(一) 溶液培养	161
(二) 砂及其它基质培养	167
(三) 利用江河、湖泊水面大面积的无土培养	168
参考文献	170

一、植物矿质营养元素功能的新进展

矿质营养元素的生理功能可概括为几方面：为植物细胞结构或细胞内一些重要化合物的组成成分；具有调节功能，可保持细胞一定的渗透势及 pH，并保持电荷平衡；为酶的结构成分，或为酶作用的活化剂以及参与能量代谢。本书着重介绍一些较新的进展。

(一) 必需元素

1. 氮、磷、硫 氮、磷、硫三者都可与 C、O 或其它元素形成共价键，可以是主链的一部分，例如肽键及嘧啶环中的 N，生物素及硫胺素中的 S；亦可为主链的附属部分，例如多肽分子中—NH₂ 基的 N 及—SH 基中的 S；或是起一“桥梁”作用，例如，P 在 DNA 的脱氧核苷酸单位之间以及在 RNA 的核苷酸单位之间形成结构桥(structural bridge)，使 DNA 分子内的脱氧核苷酸之间相互连接，RNA 分子内的核苷酸之间也相互连接，形成一定的空间构型。氮、磷、硫在分子的结构形成及植物代谢中都有重要功能。

植物体内主要的含氮化合物是大量的各种蛋白质，它是植物代谢、新细胞形成及生长所必需。硫结合到蛋氨酸、胱氨酸及半胱氨酸中，它们都是蛋白质的组分；蛋氨酸是人及动物的必需氨基酸，所以缺硫时还影响到作物收获物中蛋白质的品质。蛋氨酸转移 RNA 是真核细胞内蛋白质合成过程中转译步骤的通用起始物。在蛋白质中，磷以磷酸丝氨酸侧链存在。所有细胞及细胞器的膜的基本结构组分都是蛋白质

和磷脂，磷脂分子有双亲媒性，一端亲脂，一端亲水，在膜结构形成中执行着重要功能。叶绿体内有高度发达的膜系统，其磷脂含量约占光合细胞中磷脂总量的40% (Bielecki, R. L. 及 Ferguson, I. B., 1983)。由于细胞内膜结构的存在，使细胞内各种代谢区域化(compartmentation)，不同代谢过程能在不同部位进行；又因膜的选择透性，使各种代谢途径间能相互联系，代谢物可相互交往。

氮和磷都是核酸的组分，核酸是遗传信息的携带者，从DNA转录形成mRNA，它带有核内形成各种专性蛋白质的密码；通过RNA转译成蛋白质，当组织活跃地合成蛋白质时，其RNA的含量也较高。酶也是蛋白质。甘氨酸和谷氨酸是核酸碱基、叶绿素分子的卟啉环、亚硝酸还原酶的血色素(sirohaem)、呼吸作用和光合作用中电子传递体细胞色素的血红蛋白等的前体。

在C₃植物叶中，大部分的氮是在叶绿体中用于光合作用，包括捕获光能、CO₂固定及生物能力学等几方面，如图1所示。用33种C₃植物及11种C₄植物试验说明，叶中含氮量与净光合率之间有高度的相关性(Field, C. B. 及 Mooney, H. A., 1986)。在C₃植物的光合细胞中，RuBP—羧化酶—加氧酶(Rubisco)约占可溶性蛋白总量的一半，在小麦叶中甚至可达60%；该酶水平受植物生长期氮的有效性的调节，所以植物吸收及利用氮的能力与其光合作用及地上部生长有很大关系。

在植物个体发育过程中，氮很容易再利用，植物体内的蛋白质包括酶蛋白以及其它含氮化合物，都是在不断更新的。当器官开始衰老时，蛋白质降解过程即加强。小麦开花后约20天，Rubisco的量即开始减少，其活性迅速消失的时期是与酸性肽水解酶(acid peptide-hydrolase)活性增加的

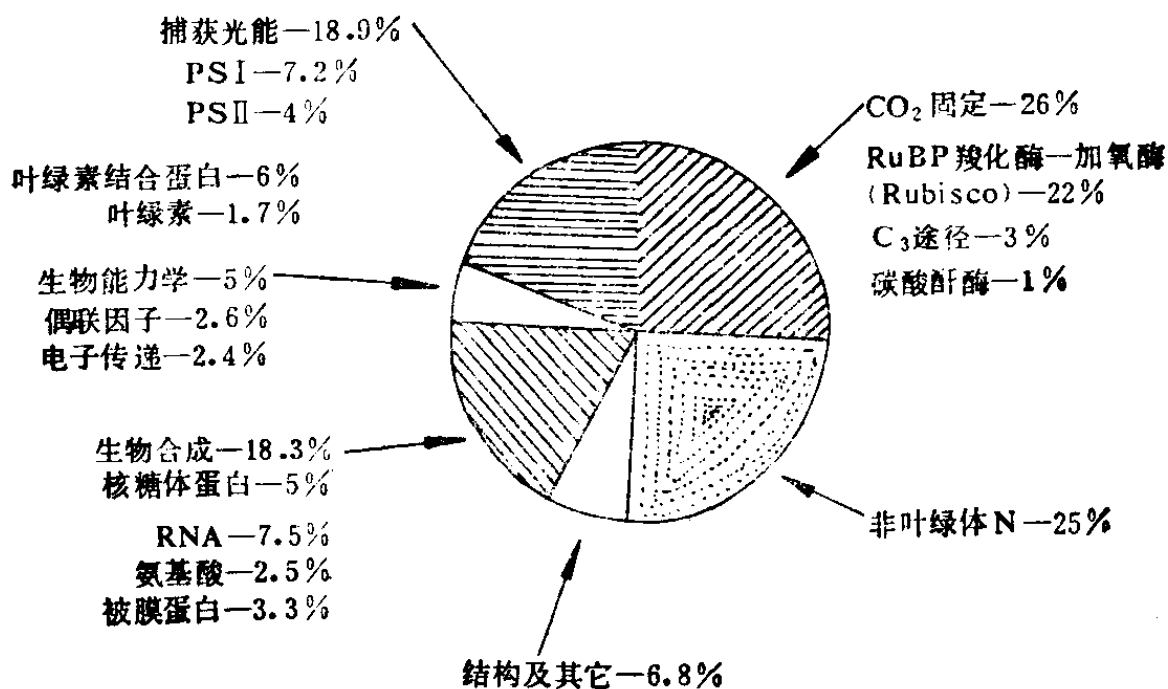


图 1 C₃ 植物向阳叶中氮的分配

(转引自 Chapin, F. S. III 等 1987 引用 Evans 的资料)*

阈值相符合的；约在开花后 35 天，叶绿体内膜即因蛋白质降解而失去其完整性。在同一叶片中，维管束鞘细胞及保卫细胞的蛋白质降解较叶肉细胞稍迟，这可使同化物运输及气体交换能继续维持一段时期(Schrader, L.E., 1984)**。

ATP、ADP 及 AMP 都是细胞内含氮及磷的重要化合物，它们在能量代谢中有重要功能，且其相对浓度的高低可调节细胞代谢进程。能荷 (energy charge) 的大小可作为 ATP/ADP/AMP 比值的一个指标。

* Chapin, F. S. III et al, Plant responses to multiples environmental factors, physiological ecology provides tools for studying how interacting environmental resources control plant growth, Bioscience, 1987, 37(1):49—57.

** Schrader, L. E., Functions and transformations of nitrogen in higher plants, In: Nitrogen in Crop Production (R. D. Hanck et al, eds.), American Society of Agronomy, 1984, p. 55—62.

$$\text{能荷} = \frac{[\text{ATP}] + \frac{1}{2}[\text{ADP}]}{[\text{ATP}] + [\text{ADP}] + [\text{AMP}]}$$

当所有腺苷酸都是ATP时，能荷=1.0；如皆为AMP，则能荷=0。在光下，植物组织的能荷约为0.8—0.95 (Ting, I. P., 1982)。当能荷降低时，促进产生ATP的反应进行，而当能荷较高时则促进消耗ATP的反应进行。此外，NAD、NADP及黄素核苷酸也是含氮及磷的化合物，它们广泛地参与酶促反应中电子及氢的传递。

植物根吸收的无机磷(Pi)在细胞质中迅速酯化为ATP，参与代谢过程，一小部分Pi合成磷脂、DNA及RNA，利用于生长中，合成新细胞的结构组分，但大部分吸收的Pi通过代谢途径又以Pi的形式出现。如果吸收的Pi超过生长中的需要，则细胞质中Pi的浓度升高，可通过液泡膜转运到液泡中贮藏；如果细胞对Pi的需要超过环境供应的Pi量则发生相反的情况，Pi从液泡转运到细胞质中，或者从较老的组织运输到较幼嫩组织再利用，这两种情况都反映出缺磷。

含氮贮藏物质例如酰胺及精氨酸在植物缺磷或缺钾时常积累，这反映了蛋白质合成过程因磷或钾缺乏而受阻的情况。树木越冬时，精氨酸和尿囊素常作为氮的贮藏物质。在种子、块茎和块根中，肌醇六磷酸是磷的贮藏形式，其功能似多聚磷酸。无机磷酸盐在液泡中常有较高的含量，亦有贮藏功能，它可调节细胞质中Pi的浓度。

硫营养和氮营养有相互依赖的关系，缺硫影响氮代谢；缺氮则抑制植物对硫的利用，组织内积累可溶性硫。

细胞内的硫除蛋白质中的含硫氨基酸及叶绿体膜结构中的硫脂外，还有些重要的含硫化合物，例如，焦磷酸硫胺素(TPP)，其分子内含有硫、氮及磷，为脱羧酶的辅酶；生物

素是羧化酶的辅基。半胱氨酸及谷胱甘肽参与细胞的氧化还原反应。由于硫的—S—S—和—SH两种形态易相互转变，所以硫有调节蛋白质结构和性质的能力，硫在细胞氧化还原反应及酶活性的调节中也有重要作用。光合碳同化中一些光调节酶在光下呈活化态，黑暗中呈钝化态，一般认为其活化即由于酶蛋白的—S—S—基还原为—SH基所致。在光下通过光合链形成的还原态铁氧还蛋白（Fd）经 Fd-硫氧还蛋白（ThR，即 Thioredoxin）还原酶使 ThR 还原，后者使一些光调节酶的酶蛋白中的—S—S—基还原为—SH基，导致酶活化。其可能机理如图 2 所示。在光下通过还原态ThR活化的

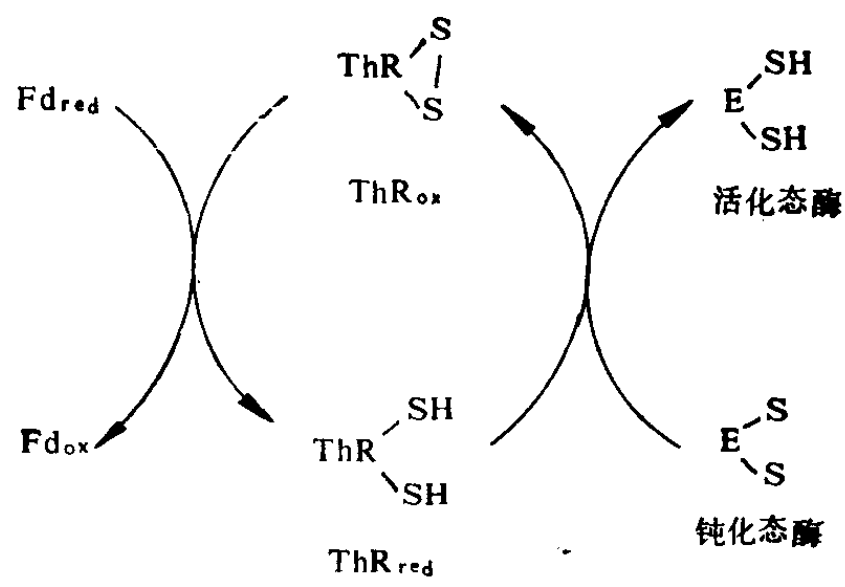


图 2 在光下还原态硫氧还蛋白对酶活化的可能机理
red 表示还原态；ox 表示氧化态

光合碳代谢中的酶有：C₃途径中的NADP-磷酸丙糖脱氢酶、果糖-1，6-双磷酸酶、景天庚糖-1，7-双磷酸酶和5-磷酸核酮糖激酶以及C₄途径中的NADP-苹果酸脱氢酶(Buchanan, R. B., 1980; Edwards, G. E. 等, 1985)。

2 钙 各种植物在细胞水平上的需钙量不同,双子叶植



物的需钙量较单子叶植物高，因其细胞壁中胶层的阳离子交换量较高。在完全伸长的组织中，钙在细胞内典型的分布情况是：在细胞壁中胶层及质膜的外表面有相当高的含钙量，其主要功能是加固细胞壁与调节膜的透性及有关过程。在细胞壁组成中，钙形成果胶酸盐。果胶酸是一种多聚半乳糖醛酸，其中一部或大部分羧基未脂化，可通过钙桥相交联；钙的螯合剂乙二胺四乙酸(EDTA)促进细胞壁扩张，也可说明钙桥的这种作用。多聚半乳糖醛酸酶催化多聚半乳糖醛酸降解，但具有高钙水平的植物细胞壁中富含果胶酸钙，它对该酶催化的降解作用有高度抵抗力；而在缺钙组织内，该酶的活性则增高，因而组织易崩溃。中胶层内的钙不仅有结构功能，而且可增加组织对病菌的抵抗力，莴苣叶对花腐病(*Botrytis cinera* Pers) 的感染速度及苹果果实对炭疽病(*Gloeosporium* Spp.)的感染速度与组织含钙量之间有明显的负相关(Marschner, H., 1983)。

钙对膜的形成与膜结构的稳定性有重要功能，钙通过磷酸盐及磷脂与蛋白质羧基间的桥梁作用稳定膜结构，避免膜受损伤，其它阳离子即使是 Mg^{2+} 也不能代替 Ca^{2+} 的作用。 Ca^{2+} 可调节选择吸收，阻止溶质从细胞质外渗。在各种胁迫条件下， Ca^{2+} 对膜的保护效应是很突出的。只有存在一定浓度的 Ca^{2+} 时，活的植物细胞的表面才能适应质外体溶液的不断变化；植物根生长在土壤中，通常需要 1—5 mmol/L Ca^{2+} 才能抵抗土壤溶液的低 pH 值、有毒离子、盐度及离子不平衡的环境(Clarkson, D. T., 1980)。缺钙时质膜及细胞器(例如叶绿体及液泡等)的膜不完整或形态不正常，膜破碎、穿孔或呈片段(Bould, C. 及 Hewitt, E. J. 等, 1984)，组织中低分子溶质很易外渗，所以缺钙时不能保持叶绿体的跨膜质子梯度，影响光合磷酸化作用，严重时，膜解体，细胞

分隔破坏，代谢紊乱。

衰老涉及到膜的透性增加而区隔化降低，所以钙可防止衰老，细胞分裂素也有这种效应，当二者同时存在时，效应更为明显。果实成熟是衰老的一种特殊情况，在果实成熟时，伴随着多聚半乳糖醛酸的降解，使细胞分离；果实脱落涉及到细胞壁中胶层的果胶酸钙变为果胶酸，失去了钙；如人为地加入钙可延迟果实成熟，并阻止其脱落。

Ca^{2+} 是细胞有丝分裂的一种调节剂，当细胞有丝分裂时其内部的 Ca^{2+} 浓度升高。 Ca^{2+} 水平的波动可能控制纺锤体微管的装配与否，并直接调节有丝分裂机构及赤道板上成膜体的形成。

植物的向性运动与钙的再分布有关，例如，用钙的螯合剂乙二醇双乙胺醚-N,N'-四乙酸(EGTA, ethylene glycol-bis(β -aminoethyl ether)-N, N'-tetraacetic acid)除去质外体中的 Ca^{2+} ，即抑制 Ca^{2+} 的再分布及向重力弯曲，用玉米幼苗试验(Lee, J. S. 等, 1983)* 结果表明，螯合剂 EGTA 或乙二醇四乙酸(EDTA)处理玉米根，可以使其失去对重力反应的能力，但如再用 CaCl_2 处理，可恢复其对重力的反应能力。如用 Ca^{2+} 不对称地处理垂直取向的根，就使其向 Ca^{2+} 浓度高的一边弯曲(Lee, J. S. 等, 1983)**。钙在胚芽鞘向光弯曲中的作用亦如此，胚芽鞘受光单方向照射时，引起钙的重新分布，向光面的钙浓度升高而背光面降低，胚芽鞘向光弯曲； Ca^{2+} 再分布的方向与生长素运输方向相反。

* Lee, J. S., Mulkey, T. J., Evan, M. L., Reversible loss of gravitropic sensitivity in maize roots after tip application of calcium chelators, Science, 1983, 220:1375—1376.

** Lee, J. S., Mulkey, T. J., Evans, M. L., Gravity induced polar transport of calcium across root tips of maize, Plant Physiol., 1983, 13:874—876.