

何念祖 孟赐福 编著

植物营养原理

上海科学技术出版社

前 言

植物营养原理，是指导作物施肥的理论基础。近年来，随着植物生理和生物化学研究的迅速发展，植物营养科学也取得了新的进展。

植物离不开土壤，作物生产也越来越依赖于肥料。本书的特点是把植物营养、肥料和土壤肥力作为作物生产的一个统一体系来阐述，而把肥料看作是联系作物和土壤的中间环节，是满足作物营养和提高土壤肥力的关键性措施。

全书除绪论共10章，第一章介绍植物对养料的吸收及影响因素；第二至第六章论述16种营养元素的生理功能、土壤化学及相应肥料的施用方法；第七章介绍植物的有益元素；第八章介绍植物的污染元素；第九章论述有机肥料与土壤肥力；第十章论述肥料与农产品品质之间的关系。

本书材料新颖，内容丰富。与同类书比较，本书在植物营养生理和营养元素在土壤中的存在形态、转化及其影响有效性的因素方面，作了较多的阐述，以便读者在分析和处理实际工作中的问题时，既能从植物生理角度，又能从土壤学方面得到较多的参考。在此基础上，对于肥料的施用方法方面就讨论的比较简要。鉴于目前营养生理的研究范围已扩大到16种必需元素之外，因此，我们又增加了7个有益元素的内容。环境污染是大家关心的问题，农田的污染日益严重，威胁着人们的健康，而我们只能对于比较重要的几个重金属和类金属从作物生产角度作了些讨论，这显然是远远不够的，特别是污染性有机化合物对作物的影响没有提及。有机肥料的主要作用是提高土壤肥力的综合性作用，而不是它的有机态营养，所以本书除了简要地介绍了一些有机肥料外，主要点放在土壤有机碳的积累规律上，这仅仅是一种尝试。本书可供农业院校师生及从事生物学、植物营养学、农业化学、土壤化学和农业环境保护学等科研工作者和农业技术人员的参考。

限于编者水平，书中难免有错误和不妥之处，敬请读者批评指正。

编 者 1987年4月于杭州

627-45
28

目 录

绪论

- 一、肥料在农业生产中的作用…… 1
- 二、植物营养和施肥研究的发展…… 2
- 三、建国以来我国植物营养和肥料科学研究的成就…… 4

第一章 植物对养料的吸收

- 第一节 植物的营养成分…… 5
 - 一、植物的组成成分…… 5
 - 二、植物营养元素的分类…… 6
 - 三、植物体内营养元素的分布和比例…… 9
- 第二节 植物对养料的吸收…… 10
 - 一、植物吸收养料的器官和途径…… 10
 - 二、根系吸收无机养料的机制…… 15
 - 三、根系对有机养料的吸收…… 25
 - 四、植物叶部对养料的吸收…… 26
 - 五、植物体内养料离子的输送…… 27
- 第三节 影响植物吸收养料的因素…… 29
 - 一、植物的遗传特性对养料吸收的影响…… 29
 - 二、气候条件对植物吸收营养的影响…… 34
 - 三、土壤环境对植物吸收养料的影响…… 36
 - 四、根际和根内微生物的活动…… 53

第二章 植物的氮素营养和氮肥

- 第一节 植物的氮营养…… 60
 - 一、植物体内氮的含量与分布…… 60
 - 二、植物体内含氮化合物的种类…… 60
 - 三、植物对氮的吸收…… 62
 - 四、植物体中无机氮的同化…… 65
 - 五、植物对有机氮的同化…… 77
 - 六、植物体中氮的输送…… 79

- 七、植物的氮素的缺乏与过剩…… 79
- 第二节 土壤中的氮…… 80
 - 一、耕作土壤中氮的来源…… 80
 - 二、土壤中氮的形态…… 81
 - 三、土壤氮素的转化…… 82
 - 四、植物——土壤系统中的氮素平衡…… 105
 - 五、水田土壤氮素循环的特点…… 106
- 第三节 氮肥…… 108
 - 一、铵态氮肥…… 108
 - 二、硝、铵态氮肥…… 113
 - 三、硝态氮肥…… 114
 - 四、酰胺态氮肥…… 114
 - 五、氰氨态氮肥——石灰氮…… 118
- 第四节 氮肥的合理施用…… 119
 - 一、合理的用量和合适的施用期…… 119
 - 二、合理的氮肥种类…… 121
 - 三、氮肥适当的施用位置…… 122
 - 四、合理配施其他肥料…… 122
 - 五、合适的土壤条件…… 123

第三章 植物的磷营养和磷肥

- 第一节 植物的磷营养…… 125
 - 一、植物体内磷的含量、分布和形态…… 125
 - 二、植物对磷的吸收…… 126
 - 三、植物体内磷的同化和输送…… 130
 - 四、磷的营养功效…… 131
 - 五、磷的缺乏和过量…… 133
- 第二节 土壤中磷的形态与转化…… 134
 - 一、土壤的含磷量…… 134
 - 二、土壤磷的形态…… 135
 - 三、土壤磷的转化…… 137
- 第三节 磷肥及其合理施用…… 146

一、磷肥资源·····	146	第三节 植物的硫营养·····	217
二、磷肥制造原理·····	146	一、植物体内的硫·····	218
三、常用磷肥的性质及施用·····	147	二、土壤中的硫·····	229
四、磷肥的合理施用·····	156	三、硫肥的合理施用·····	235
第四章 植物的钾营养和钾肥		第六章 植物的微量元素	
第一节 植物的钾营养·····	160	第一节 植物的硼营养·····	238
一、植物体内钾的含量、形态和分布·····	160	一、植物体中的硼·····	238
二、植物对钾的吸收与输送·····	162	二、土壤中的硼·····	246
三、钾的生理功能·····	165	三、硼肥的有效施用·····	249
四、作物的缺钾症状·····	176	第二节 植物的氯营养·····	252
第二节 钾在土壤中的转化·····	177	一、氯的植物营养功能·····	252
一、土壤中钾的含量和形态·····	177	二、土壤中的氯和含氯肥料·····	255
二、土壤中钾的转化·····	180	第三节 植物的铜营养·····	256
三、土壤各部分钾对植物的有效 性·····	183	一、铜的植物营养作用·····	256
四、影响土壤钾对作物有效性的因 素·····	184	二、土壤中铜的含量、形态和有 效性·····	261
第三节 钾肥的性质与施用·····	186	三、铜肥的种类和施用·····	263
一、氯化钾·····	186	第四节 植物的铁营养·····	265
二、硫酸钾·····	187	一、铁的生理功能·····	265
三、窑灰钾肥·····	188	二、土壤中的铁及其可给性·····	275
四、硅酸钾·····	188	三、铁肥及其施用·····	278
五、草木灰·····	188	第五节 植物的锰营养·····	279
第四节 钾肥的合理施用·····	190	一、锰的植物营养作用·····	279
一、土壤含钾量和土壤性质·····	190	二、土壤中锰的含量、形态和转 化·····	282
二、作物特性与对钾的要求·····	191	三、锰肥种类和施用·····	284
三、钾肥种类和性质·····	192	第六节 植物的钼营养·····	286
四、合理的施用方法·····	193	一、钼的植物营养功能·····	286
第五章 植物的钙、镁和硫营养		二、土壤中钼的含量、形态和转 化·····	289
第一节 植物的钙营养·····	195	三、钼肥的合理施用·····	290
一、钙的营养作用·····	195	第七节 植物的锌营养·····	293
二、土壤中的钙·····	201	一、锌的植物营养功能·····	293
三、含钙肥料的施用·····	202	二、土壤中锌的含量和形态·····	299
第二节 植物的镁营养·····	210	三、锌肥的合理施用·····	300
一、植物体中的镁·····	210	第七章 植物的有益元素	
二、土壤中的镁·····	214	第一节 钠·····	305
三、镁肥的施用·····	215	一、钠的营养作用·····	305

二、植物的耐盐性·····	307	三、影响镉吸收的植物性因子·····	357
三、土壤中钠的含量与形态·····	310	四、植物镉污染的防治·····	358
四、含钠肥料的施用·····	311	第三节 铅对植物的污染·····	359
第二节 硅·····	311	一、植物对铅的吸收·····	359
一、植物体内的硅·····	311	二、铅对植物的影响·····	360
二、土壤中的硅·····	315	三、土壤中的铅·····	362
三、硅肥的施用·····	316	四、控制铅对植物污染的措施·····	363
第三节 钴·····	317	第四节 砷对植物的污染·····	364
一、植物中的钴·····	317	一、土壤中砷的含量、形态及其	
二、土壤中的钴·····	320	转化·····	364
三、钴肥的施用·····	321	二、砷与动植物生长发育的关系·····	366
第四节 硒·····	321	三、降低植物砷毒害的措施·····	369
一、植物中的硒·····	322	第五节 汞对植物的污染·····	369
二、土壤中的硒·····	326	一、土壤中汞的含量和来源·····	369
三、硒肥的施用·····	328	二、汞对植物的毒害·····	372
第五节 碘·····	329	三、作物汞污染的防治·····	373
一、植物体中的碘·····	329	第六节 镍对植物的污染·····	374
二、土壤中的碘·····	331	一、镍对植物的作用和毒害·····	374
三、碘肥及其施用·····	333	二、土壤含镍量及其有效性·····	376
第六节 铝·····	333	第九章 有机肥料和土壤肥力	
一、植物体中的铝·····	333	第一节 有机肥料在农业生产中的	
二、土壤中的铝·····	339	作用·····	378
三、铝毒的防治·····	341	一、提高土壤肥力·····	378
第七节 钒·····	342	二、提高土壤的供肥水平·····	381
一、土壤中的钒·····	342	三、防止或减轻土壤侵蚀·····	383
二、植物中的钒·····	342	四、减轻环境污染·····	383
第八章 植物的重金属元素和类金属元		五、缓和能源和资源的紧张·····	384
素的污染		第二节 土壤有机碳的消长·····	384
第一节 概述·····	344	一、耕作土壤的有机碳来源·····	384
一、土壤的重金属污染源·····	344	二、土壤有机碳的积累规律·····	387
二、土壤对重金属离子的吸持·····	346	三、土壤有机碳的归还量·····	391
三、植物对重金属离子的吸收·····	347	第三节 常用有机肥料·····	392
四、重金属元素对植物的毒害·····	350	一、绿肥·····	392
五、防治植物重金属离子污染的措		二、人畜粪尿·····	395
施·····	352	三、厩肥·····	398
第二节 镉对植物的污染·····	354	四、堆肥·····	401
一、环境和土壤中的镉·····	354	五、秸秆还田·····	403
二、影响植物吸收镉的土壤因子·····	355	六、饼肥·····	404

七、城市垃圾·····	405	第四节 钾肥与农产品品质·····	421
第十章 植物营养与农产品品质		一、钾对农产品品质的影响·····	421
第一节 人类和动物的养料·····	407	二、钾对各类作物产品品质的影 响·····	421
一、哺乳动物的元素组成·····	407	第五节 钙、镁、硫与农产品品质·····	425
二、人类对养料的要求·····	408	一、钙、镁、硫与农产品品质的 关系·····	425
三、农产品品质对人类营养的意 义·····	408	二、钙、镁、硫对各作物产品品 质的影响·····	425
四、植物营养与农产品品质·····	409	第六节 微量元素与农产品品质·····	428
第二节 氮肥与农产品品质·····	410	一、微量元素与品质的关系·····	428
一、氮肥与品质的关系·····	410	二、微量元素对各作物产品品质 的影响·····	429
二、氮与各类作物的产品品质·····	411		
第三节 磷肥与农产品品质·····	418		
一、磷肥对品质的影响·····	418		
二、磷与各类作物产品品质·····	419		

绪 论

植物是地球上人类和动物赖以生存的基础。据FAO (1980) 统计,全世界一半以上人口所需的90%的可代谢能量和80%的蛋白质直接来自谷物和其他植物性物质。植物还提供人类必需的氧气和其他生存条件。可以说,没有植物就没有人类的今天。目前,约占世界人口2/3的人们得不到充足的食物。据预测,到2000年,世界人口将达到62亿,而耕地面积最多只能扩大20%,因此人类面临着一场严重的挑战。过去,施用肥料使人类战胜了饥饿;今后,合理施肥仍然是赢得这场挑战胜利的重要武器。

植物营养原理是研究作物生产中作物、土壤和肥料三者间的相互作用与营养物质循环规律,为提高作物产量、增进作物品质和改善土壤肥力而合理施用肥料提供理论依据的学科。

植物营养原理研究的目的在于通过指导合理施肥,为作物提供最适宜的营养条件。肥料是通过土壤介质才作用于植物的,离开了土壤肥力来研究植物营养和肥料,犹如空中楼阁;而离开了植物营养和肥料来研究土壤肥力,则失去了作用对象和措施。因此,植物营养、肥料和土壤肥力这三者是密切相关的。这三者的互相关系应该作为这门学科的主要研究内容。

一、肥料在农业生产中的作用

肥料是提供植物营养的物质,也就是说为了促进作物生长,提高产量或增进品质而直接或间接地供给作物的物质。地球上几乎没有一个地方的土壤,可以不施用任何肥料而能长期种植作物并获得高产。在大多数情况下,由于种植作物,土壤逐渐变得贫瘠。因此,就是在最简单的农业制度下,也需要施用肥料,不管是有意识的还是无意识的。

施肥有多方面的作用,主要有:

改良土壤,提高土壤肥力 施肥可使土壤成为适合作物生长的一种营养介质,补充土壤本身缺乏的部分养料,归还由于作物收获而带走的养料和其他原因而损失的养料。

促进作物生长 施肥可以促进植物整体的生长,也可以促进植物某部分的生长。

提高产量 这是施用肥料的根本目的。施肥既能提高生物产量,又能提高经济产量,人们根据其利用的用途,可适当有所选择。

增进品质 包括商业品质、市场价值、营养价值、以及对各种有害影响的抗性等。施肥能够提高作物品质。

施肥是提高作物产量的最重要的手段,作物产量的高低决定于单位面积上作物对营养物质吸收的数量和转化效率的高低。据统计,从1850年到1950年间,世界粮食产量的增加,50%归功于肥料的施用,另外50%归功于栽培管理。从1938年到1978年的40年间,世界谷物的产量增加了1.5倍,而生产单位重量谷物的需肥量增加的倍数则更多,氮(N)增加了6.5倍,磷(P_2O_5)增加了2倍,钾(K_2O)增加了2.8倍。据美国研究机构报道,战后美国农业产量的增加,41%靠肥料,15~20%靠农药,15%靠改进栽培措施,8%靠采用杂交种,5%靠灌溉,11~18%靠其他因素。

二、植物营养和施肥研究的发展

从整个世界范围来看,植物营养和肥料科学的发展,按Arnold Finck(1982)的划分可分成萌芽时期、矿质营养学说确立时期、矿质营养学说发展时期和目前的生长因子综合理论(comprehensive theory of growth factors)时期四个阶段。

1. 萌芽时期(? ~1840) 这个时期结束在1840年以前,可以追溯到5000年以前农业生产萌芽的时候,以腐殖质营养学说为其中心学说。由于人类开始进行农业生产的时候,施用的肥料极大部分是天然有机肥料,所以很多人相信植物营养来自有机物腐烂形成的腐殖质。

腐殖质营养学说的创始人亚里士多德认为植物通过根系在土壤中吸收腐殖质里面的养料,植物枯死后,变成腐殖质,而腐殖质就成为肥料。但真正明确地提出这个理论的是Thaer,他在1809年指出:“事实上,土壤肥力完全依靠腐殖质,因为除了水分,只有腐殖质才能供应作物营养。正如腐殖质产生了生命,所以它是生命的一个条件,没有它,任何生命的存在是无法想象的”。这个学说,在当时有一定意义,但片面性很大,阻碍了农业生产的发展。

虽然当时在植物营养和土壤肥力研究领域里,腐殖质营养学说占据着支配地位,但许多自然科学家乃至哲学家力图从其他角度来揭开植物究竟需要什么这个谜,作了大量的研究。这为后来矿质营养学说的建立和发展打下了基础。

早在1563年,Palissy通过观察,认为植物的灰分是植物从土壤中吸取的物质。

17世纪初期,法兰西斯·培根(1561~1624)指出植物的要素是水,土壤的主要作用是固着植物保持直立。同期, Van Helmont进行了柳树盆栽试验,也认为水是植物的唯一要素。他将5磅重的柳树种在装有200磅土的盆钵中,只加雨水或蒸馏水,过5年,柳树长到169磅3盎司,而土壤只轻了2盎司,而这2盎司他的解释为不过是试验误差。后来Robert Boyle也同意这个观点。他指出,植物含有盐类、酒精、土壤和油,而这些都是由水形成的。但德国化学家J. R. Glauber通过试验,针锋相对地指出植物的要素不是水而是硝石(KNO_3)。约在1775年Francis Home指出植物要素不是一种,而是多种,可能包括空气、水、土、盐、油和火,它们互相结合在一起。

化学领域内氧的发现,促进了植物营养研究的发展。瑞典学者Jean Senebier(1742~1809)指出, Van Helmont的试验中,柳树重量增加的原因是由于空气而不仅仅是水。

1800年以前,由于受腐殖质学说的束缚,欧洲的农业生产上升不快。以每公斤种子所收获的产品公斤数计算,小麦的产量12~15世纪为3~4公斤,16~17世纪为5~6公斤,1800年前后仍为5~6公斤,最好的也不过12~20公斤(而1970年为30~40公斤)。土壤肥力逐渐下降,饥馑到处发生。

2. 矿质营养学说确立时期(1840~1920) 19世纪中期到20世纪初是植物营养研究获得很大进展的时期,其中法国化学家布森高在这方面有较大的贡献。他进行了各种田间小区试验和化学分析,计算了从雨水、土壤和空气中得到的植物营养元素的数量,分析了作物各生长阶段的元素组成,制成了养分平衡表,并发现豆科作物能在土壤中积累氮素,并指出这些氮素来自空气。与腐殖质营养学说相反,他提出了氮素营养学说。

1840年,德国科学家Liebig出版了《有机化学在农业和生理学上的应用》一书,批判了腐殖

质营养学说,提出了矿质营养学说。其主要内容是:

植物不是以腐殖质为营养,而是以矿物质为营养;

进入植物体内的矿物质不是偶然的,而是为植物生长和形成产量所必需的(组成植物的所有物质都促进它的生长);

植物需要10种营养元素,除了C、O和H外,其他营养元素植物从土壤中以盐的形态吸收;

植物种类不同,对于营养的需要量也不同,其需要量可根据测定营养正常的植物的组成来确定;

对于植物的正常生长来说,许多土壤所提供的养料是不足的,通过施肥供给养料可以克服土壤养分的缺乏;

有机物质(腐殖质)的作用在于改良土壤,并通过它们的分解提供矿质营养和 CO_2 。

Liebig认为,由于作物的吸收和带走,土壤养分将越来越少,土壤将变得十分贫瘠,因此必须全部归还土壤由于作物收获而带走的养料,这就是Liebig的归还学说,是后来施用化学肥料的理论基础。

Liebig还建立了最小养分律,认为作物产量的高低决定于最小(也就是最缺乏)的营养因子,如果这个因子得不到满足,尽管其他因子充足,作物产量也不可能提高。

矿质营养学说的创立,标志人类对于植物营养的研究开始了新的起点。

根据矿质营养学说,1858年Knop和Sachs在用矿质盐类制成的人工营养介质上栽培植物完全成熟,有力地证明了矿质营养学说的成功。

1840年以后,陆续研制并生产了一些化学肥料,还进行了一系列的田间试验。但直到1880年以后,化肥才开始得到广泛应用。每公顷粮食产量从1840年的800公斤提高到1880年的1400公斤。这主要归功于化学肥料的施用,其次归功于在轮作制中引入了固氮的豆科作物。

Liebig的矿质营养学说虽然获得了极大的成功,但也有某些不正确的地方。例如,他认为通过降水,作物就能够得到充足的氮素,又认为豆科作物能够在土壤中积累氮素的原因是由于在生长期中它们吸收了空气中的氮。直到1886年, Hellriegel研究了根瘤菌,才揭示了豆科作物固氮的秘密。

3. 矿质营养学说的发展时期(1920~1960) 第一次世界大战后,肥料施用有了相当大的发展,尤其20~30年代是肥料的大发展时期。许多不同类型的化学肥料施用于不同的作物、不同的土壤和不同的气候条件下,作物产量几乎随着化肥用量的增加而直线上升。

可是好景不长,随着化肥应用的成功,因大量施用化肥而产生的许多问题也接踵而来。诸如施肥达不到预期的产量,施用量过大而造成肥害,农产品品质下降,病虫害加剧等……

上述问题,引起了许多植物营养学家的注意,促使他们进一步探索植物营养和施肥问题,导致了对土壤肥力的新认识和微量元素的发现。

虽然1913年开始就有土壤pH的测定,但直到1920年以后,因施用石灰物质引起土壤pH的改变,才把土壤pH与施肥联系起来。土壤肥力的其他性状也开始受到重视,并着手研究土壤中养料的有效性及其含量,以便针对性地施用肥料。对于肥料在土壤中的转化和积累等消长情况也有了认识。

通过几十年时间的研究,才弄清了有机肥料对于植物营养的多方面的作用。

自20世纪初叶以来,研究者经常发现一些植物发生不知名的病害,但又查不到病原微生物

物。后来将这个问题作为植物营养问题来研究,才发现是缺素问题。通过一系列的研究,最后发现了一批新的植物必要元素,因为他们的需要量少,所以称为微量元素。

微量元素研究的最早开拓者是法国科学家Raulin(1869),他发现微量锌盐可促进黑曲霉的生长。19世纪中期这方面的研究有了更进一步的发展。法国科学家Bertrand(1897)对锰在植物营养方面的功能作了研究,指出锰参与氧化过程。铁、锰、硼、锌、铜和钼对植物的必需性发现比较早,而氮直到1954年才被肯定为植物所必需的微量元素。

由于微量元素的发现,许多早期施肥失败的原因有了合理的解释。同时,经典的矿物营养理论也受到了冲击,说明它不是最后的结论,而是在不少方面需要继续发展。

4. 生长因子综合理论时期 目前,由于植物生长条件方面知识的大量积累,植物营养学和施肥科学已从简单的矿质营养理论发展到生长因子综合理论这个阶段。

A. Willance (1984)在一篇评论中指出,下一次农业革命,并不是遗传工程在农业上的应用。遗传工程在农业上的应用需取得几个突破以后,才能实际上发挥作用,这至少还需要20多年时间。他认为继绿色革命以后的下一次农业革命是多学科的综合应用,包括作物育种、经营管理、土壤改良、土壤肥力、杂草防治、植物生理、昆虫、土壤微生物、农业机械等学科的综合应用,协调作物的各生长因子,充分发挥作物的高产潜力,获得高产。

作物的产量受生长限制因子的支配,克服一个限制因子,一般可使作物增产20%。所以,作物各生长因子协调情况下得到的高产纪录,与一般情况下所得到的产量,差距很大,只要充分满足作物的生长要求,产量翻几番,是有可能实现的。

三、建国以来我国植物营养和肥料科学研究的成就

建国35年来,我国在植物营养和肥料科学研究中取得了大量成果,在生产上得到广泛应用,有力地促进了我国农业的发展。

首先,在全国范围内进行了大规模的土壤资源的考察和调查。1958~1960年开展了以耕地为主要对象的第一次全国土壤普查,并绘制了有关的土壤图;1978年后又开始了第二次全国土壤普查。土壤资源的调查为在全国范围内进行农业经济区划,合理利用土壤,合理施肥提供了依据,为农业的发展奠定了坚实的基础。

其次,进行了大面积土壤改良工作,对盐碱土、红黄壤、低产水稻土和风沙土进行了治理和改良,扩大了耕地面积,提高了土壤肥力。

第三,深耕结合施肥和旱农地区的防旱保墒耕作技术得到广泛应用。

第四,扩大了绿肥的种植范围。1949年,全国绿肥种植面积只有2500万亩,而且主要集中在长江流域。解放后逐渐向新区发展。目前,几乎全国各省都有绿肥种植,面积近2亿亩。

第五,进行了大量的施用化肥的试验工作。1905年我国开始进口化肥,1910年才有化肥肥效试验。1949年,我国自产化肥仅0.6万吨(有效成份),1982年达到1276万吨,平均每公顷耕地施用化肥 N 122.1公斤, P_2O_5 27.7公斤, K_2O 4.8公斤。从1958年起,组织了全国化肥试验网,进行了近千项试验。自60年代起,各地还逐步开展了微量元素肥料的应用研究。目前,全国应用微量元素肥料的面积已1亿余亩,对提高作物产量起了很大的作用。

第一章 植物对养料的吸收

生物为维持正常的代谢活动,需要从外界吸收能量和物质,这些从外界吸收的能量和物质就是生物的营养。对植物来说,能量(太阳辐射能)和物质由无机界供给,它们从无机界流出,进入植物体,然后再转移给动物和人类,最后由微生物作用归还无机界,形成一个物质和能量的生物大循环。所以说,提供植物以有机质和矿物质仅仅是狭义的营养;广义的营养还应包括能量,即光能和热能。而人类的施肥活动,其根本目的就是调节这一循环,向自然界获取更多的能量和物质。

第一节 植物的营养成分

一、植物的组成成分

植物体由水和干物质两部分组成。干物质又可分为有机质和矿物质两部分。

(一) 水

水作为植物体的基本构成,具有下列优点:

- (1) 水是地球上含量最丰富的液体,植物容易吸取;
- (2) 水比热大,外界温度变动剧烈时,它有一定的缓冲作用,保护植物体不受害;
- (3) 水蒸发潜热大,阳光直射时,水蒸发可以防止植物过热;
- (4) 特别是水溶解性好,粘度低,可以溶解养料物质,并能在植物的输导系统中迅速流动,这点对于植物营养的吸收、输送、转化具有重要意义。

新鲜植物体一般含水量为70~95%,叶片含水量较高,又以幼叶为最高;茎秆含水较少,种子含水更少,一般为5~15%。

(二) 干物质

新鲜植物体除去水分后的剩余部分即为干物质,其中有机质占植物体干重的90~95%,矿物质为5~10%。

植物体中主要的有机质为蛋白质和其他含氮化合物、脂肪、淀粉、蔗糖、纤维素和果胶,它们都是由碳、氧、氢和氮组成的。这四种元素通常称为能量元素。由于燃烧时这些元素发生挥发,所以又称为气态元素。

植物体燃烧后的残留部分称为灰分,含有磷、钾、钙、镁、硫、铁、锰、锌、铜、铝、硼、氯、硅、钠、钴、硒、钼等元素。现代分析技术研究表明,在植物体内可检出70余种矿质元素,几乎自然界里存在的元素在植物体内部都能找到。

植物体的元素组成及其含量(表1-1)决定于植物的种类和品种,也决定于它们的生长环境。有些植物对某些无机营养物质有较多的积累,这是因为它们具有独特的生理过程。如豆科植物含有较多的钼和硫,甜菜中积累有较多的硼和钠。栽培时应该考虑这些特性,以满足它们

的需要。

表1-1 植物体内化学元素的平均含量(%鲜重)

(Vinogradov, 1982)

元 素	含 量	元 素	含 量
氧	70	铜	2×10^{-4}
碳	18	钛	1×10^{-4}
氢	10	钒	1×10^{-4}
钙	0.3	硼	1×10^{-4}
钾	0.3	钡	$n \times 10^{-4}$
氮	0.3	铈	$n \times 10^{-4}$
硅	0.15	铊	$n \times 10^{-5}$
镁	0.07	铋	5×10^{-5}
磷	0.07	砷	3×10^{-5}
硫	0.05	钴	2×10^{-5}
铝	0.02	氟	1×10^{-5}
钠	0.02	锂	1×10^{-5}
铁	0.02	碘	1×10^{-5}
氯	0.01	铅	$n \times 10^{-5}$
锰	1×10^{-3}	镉	10^{-6}
铬	5×10^{-4}	铯	$n \times 10^{-6}$
钨	5×10^{-4}	硒	10^{-6}
锌	3×10^{-4}	汞	$n \times 10^{-7}$
钼	3×10^{-4}	镭	$n \times 10^{-14}$

二、植物营养元素的分类

由于植物遗传性状的制约和环境因素的影响,上述化学元素在各种植物体内含量各不相同。即使是同一品种,只要生长环境不一样,其组成元素的种类和含量也不一样。植物体内所含的这些元素并不都是它生长发育所必需的,而有些元素,虽然它们在植物体内含量可能极微,但恰是植物生长不可缺少的。如果缺少这种元素,植物的新陈代谢活动就会受阻。因此植物体内的元素可分作两类,一类是必需元素,另一类是非必需元素。

(一) 必需元素

运用溶液培养的方法,在培养液中有系统地减去植物灰分中发现的某些元素,观察对植物生长发育的影响,这样就可以查出哪些是植物生长发育所必需的营养元素,哪些是非必需元素。

1. 判断必需元素的根据 对于植物营养元素的必需性,Arnon和Stout(1939)根据严格的水培试验,认为必须满足下列三个条件:

(1)这种元素对于植物的正常生长和生殖应该是必要的,当它完全缺乏时,植物的营养生长和生殖生长的全过程不能完成;

(2)需要是专一的,其它元素不能代替它的作用,缺乏这一元素,植物产生一定的特殊症状,满足这一元素,这一症状就会消除而恢复健康;

(3)这种元素必须在植物体内直接起作用,而不是仅仅使其他某些元素更容易生效,或者

仅仅是对其他元素发生抗毒的效应。

必需元素在植物体内不论数量多少都是同等重要的,任何一种营养元素的特殊功能不能为其他元素所代替,这就叫营养元素的同等重要律和不可代替律。

要严格分清必需元素和非必需元素是困难的。虽然必需元素在植物体内起独特的生理功能,但有时候,某种生理功能可以由相关的两种元素(如钾和铷,钙和锶)互相替代行使;另一个困难是某些元素只有在一定场合下才需要。如钼,一般在 $\text{NO}_3\text{-N}$ 营养下,植物才需要;再有一个问题是开花植物估计有200000种,而对它们的矿质养料需要进行过仔细研究的还不足100种。因此,对于植物营养的研究还是不够的。今后随着科学技术的进步,植物必需营养元素的种数还会扩大。

到目前为止,一般认为植物营养必需元素为碳、氢、氧、氮、磷、钾、钙、镁、硫、铁、锰、锌、铜、钼、硼和氯共16种。

近来D. J. Nicholas认为Arnon和Stout的3条衡量必需元素的标准太严格,提出了新的看法。认为必需元素是指对植物具有功能或代谢作用的元素,而不管植物对这个元素的需要是专性的还是非专性的。如果按照这个标准,必需元素除上述公认的16种外,硅、钴、钠和钒等元素也可以划为植物营养的必需元素。Ягодина(1982)研究认为,植物的必需元素可分为8组20种,另还包括12种准必需元素或有益元素(有括号者):

I: H、(Li)、Na、K、Cu、(Ag);

II: Mg、Ca、Zn、(Sr、Cd);

III: B、(Al);

IV: C、(Si、Ti、Pb);

V: N、P、V;

VI: O、S、Mo、(Cr、Se);

VII: Cl、I、Mn、(F);

VIII: Fe、Co、(Ni)。

已知的必需元素在元素周期表中的排列是十分有趣的,似乎可以看到一个大致的规律,即它们的位置至少有一面,或是纵向或是垂直方向或是对角方向与另一种必需元素相邻。

各种营养元素必需性的确定经过了一个较长的过程:

氢和氧:早在化学元素发现以前,人们就知道水是植物必需的营养物质,而后来发现水是由氢和氧两种元素组成;

碳:1800年由Senebier和Saussure确定为必需元素;

氮:1804年Saussure发现了植物对它的必需性;

磷、钾、镁、硫、钙:这几个元素在1938年由Sprengel等确定为植物的必需元素;

铁:1844年Cris由葡萄缺铁叶子黄化而明确了铁是植物的必需元素;

锰:1922年由McHargue确定为必需元素;

硼:1923年由Warrington发现为植物所必需;

锌:1926年Sommer等人发现燕麦灰斑病是由于缺锌所致,并证明锌是植物所必需的营养元素;

铜:1931年Sommer等从番茄和其他作物上证明了植物对它的必需性;

钼：1939年由Arnon和Stout所证明，

氯：直到1954年由Broyer、Cartton、Johnson和Stout等证明了它是高等植物所必需的营养元素。

2. 必需的理由 从判断必需性的三条标准可知这些元素对于植物的新陈代谢，生长发育和后代繁殖起着重大的作用。它们的作用可归纳为下面4条：

- (1)是细胞结构组成成分及其代谢活性化合物的组成成份；
- (2)为维护细胞的有序化(正常代谢活性)所需；
- (3)作用于植物体内能量的转移；
- (4)为酶活性所需。

如碳、氢、氧这3种元素，为所有生命形式所必需，在植物体中，占干重的90%以上。它们在植物体中的作用突出的有两个方面：

一是构成植物体全部有机化合物的主要组成成分，并参与植物生长发育的各种代谢活动。如作为细胞壁成分的纤维素、半纤维素、几丁质和木质素是由碳、氢、氧构成的；参与代谢反应的蛋白质、核酸、糖类、脂肪和有机酸中的成分极大部分也是由碳、氢、氧构成的。

二是在提供植物生长发育和代谢活动所需的能量方面，碳、氢、氧也起着关键性的作用。如用于能量吸收的叶绿体、核酸、酶蛋白等，用于能量贮藏和转化的淀粉、脂肪和蛋白质等化合物的主要组成元素也是碳、氢、氧。

矿质营养元素的最主要作用是在酶促反应中起催化作用，而且大多数矿质营养元素的这种作用是直接的并又是专性的。它们以离子形式或以黄素和卟啉等有机形式与酶蛋白紧密地结合而起催化作用，或者作为酶的激活剂。营养元素在酶活性中的作用机制是多种多样的。

有的元素催化效率虽然不高，但与专性蛋白结合后大大提高其催化效率。如离子态铜对抗坏血酸、儿茶酚和其他酚类的氧化作用的催化效率很低，但当铜与专性蛋白结合以后，成为相应的铜蛋白，如抗坏血酸氧化酶，儿茶酚氧化酶和其他酚铜氧化酶以后，它的催化效率大大提高。

金属元素可改变酶蛋白的净电荷，从而影响到酶—基质复合体的形成。

或在形成金属—基质—酶复合体的中间产物时，金属元素起连接酶与基质之间的桥梁作用，从而有利于酶促作用的进行。如在脯肽酶活性中，锰的作用就是作为连接基质中氨基和羧基与酶蛋白之间的桥梁。但有时候，这种桥梁作用反而降低酶的活性。如钙加入烯醇化酶促反应系统时，酶活性下降，可能是由于钙的桥梁作用阻塞了酶的活性中心。

有的金属元素可作为酶的辅助因子或激活剂而对酶促反应产生影响。如钾、钙、镁、锰等。这些元素中有的一种元素可以是几种酶的活化剂，有的则专性很强，某种酶需要特定的金属元素激活，才能达到最大活性。

3. 必需元素的分类 必需元素在植物体内的含量相差很大(表1-2)，因此可以根据其植物体内数量的多少分为大量元素和微量元素。大量元素一般占干物质重的0.1%以上，如碳、氧、氢、氮、钾、钙、镁、磷和硫；微量元素一般在100ppm以下，如氯、铁、锰、硼、锌、铜和钼。含量更少的则称为超微量元素。由于植物体因环境条件的变化，其元素含量也有很大的变化，所以微量元素和大量元素之间的界限并不分明。如钙、镁和硫这3种元素有时划在大量元素中，有时单独划出来作为一类，称为次量元素或中量元素。

表1-2 植物体中营养元素的平均含量

(Epstein, 1972)

元 素	干 物 质 中 的 含 量		相 当 于 含 铝 原 子 数 的 倍 数
	摩 尔 · 克 ⁻¹	ppm	
Mo	0.001	0.1	1
Cu	0.10	6.0	100
Zn	0.30	20	300
Mn	1.0	50	1000
B	2.0	20	2000
Fe	2.0	100	2000
Cl	3.0	100	3000
		%	
S	30	0.1	30000
P	60	0.2	60000
Mg	80	0.2	80000
Ca	125	0.5	125000
K	250	1.0	250000
N	1000	1.5	1000000
O	30000	45	30000000
C	40000	45	40000000
H	60000	6	60000000

由于按植物体内元素含量的多少来分类界限不明确,所以不少人试图从元素在植物体内所起的生理变化功能来进行分类。Clarkson(1980)和Mengel(1982)分别提出过自己的分类方法,但从生产实际角度来看,还是以按含量多少为分大量元素和微量元素较好。

(二) 非必需元素

非必需元素中我们主要讨论有益元素。植物体中还有一些元素,限于目前的科学技术水平,虽然尚未证明对高等植物的普遍必需性,但它们对特定植物的生长发育有益,或为某些种类所必需,因而就叫这些元素为有益元素。对于有益元素的构成,存有较大的分歧。

三、植物体内营养元素的分布和比例

对许多种类植物组织的分析表明,由于吸收特性和输送能力不同,营养元素在植物地上部和根系中的分配比例并不相同。一般移动性大的元素如钾和镁等地上部和根部的含量差不多;有些元素如磷等,它们是有机物的组成成分,所以地上部的浓度高于根系;钙与硅也是地上部的浓度较高;钠以及重金属元素如锰等根部浓度较高。营养元素在植物体内的这种分布形式既受植物种类和品种的影响,也受生育阶段的影响。如玉米,吐丝后2周地上部的氮、磷和钾的浓度只有四叶期时的一半或不到一半,根中氮磷钾浓度后期为前期的75%,而钙和镁则变化较少。

营养元素在植物体内的分布还明显受供给水平的影响,元素间的相对浓度也影响这种分布模式。

各营养元素在植物体内的浓度并不相同,因此植物对营养的需要量和随收获物带走而使

土壤养分减少的量也不一样。这里有两种计算方法。一种按经济产量计算,包括籽粒和秸秆中的养分;另一种按生物量计算,包括籽粒、秸秆、根系和凋落物中的养分(表1-3)。

表1-3 几种作物每吨生物量所需的N、P₂O₅和K₂O(公斤)

作物	N	P ₂ O ₅	K ₂ O
黑麦	40	15	44
春小麦	47	15	41
冬小麦	51	15	39
大麦	36	14	38
多年生牧草(三叶草和梯牧草)	29	13	38
晚马铃薯	8	3	11
菜豆	6	2	8
大白菜	6	3	12
黄瓜	5	2	8
番茄	5	2	5

由于作物种类和产量构成不同,各作物所需要的养料比例并不一样(表1-4)。例如,当生物量中秸秆的比重增大时,获得同样主要经济产量(籽粒)时所需的养料增加。通常谷粒中氮和磷的含量4倍于秸秆,而钾和钙的含量则秸秆中的含量高于谷粒中的2~3倍。

表1-4 几种作物所需的平均养料比例

作物	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	CaO
谷类	2.5~3.0	1	1.5~2.2	0.5
亚麻	2.0	1	1.5	1.0
大麻	2.0	1	1.3	3~3.5
三叶草	3.5	1	3.0	4.0
马铃薯	2.5~3.5	1	4.0~4.5	—
甜菜	2.5~3.5	1	3.5~5.0	—
饲用甜菜	3.5~4.5	1	4.5~6.0	—

第二节 植物对养料的吸收

植物在生长发育过程中需要从外界环境吸收各种营养物质以满足生命活动的需要。所谓吸收是指营养物质由外部介质进入植物体。但吸收的真正含义是外部营养物质通过细胞原生质膜进入细胞内部。

一、植物吸收养料的器官和途径

地球陆生植物一年的生物量折干物质约有100亿吨,若按含5%的矿物质计算,则每年由植物从土壤中吸收的矿物质约为5亿吨。这些矿物质,都是从外部介质(主要是土壤)通过根系吸收进入植物体内的。

植物吸收介质中的养料主要靠根系和叶面(包括部分茎表面),以根吸收为主,特别是矿质元素,基本上是由根吸收的。但叶面通过渗透扩散方式,也可以吸收矿质元素。所以,叶面喷施尿素、磷酸二氢钾等溶液,也就是根外施用这些肥料,作物也能吸收到氮、磷、钾等养料。水下植物则以整个躯体吸收水中的营养物质。在这种情况下,根对于吸收养料的作用就不那么重要了。树枝和树干上的附生植物和苔藓类植物也主要依靠叶子吸收由雨水落在其上的无机养料。寄生植物和半寄生植物有特殊的吸收器官——吸器细胞,依靠它们来吸取寄主植物维管束中的矿质养料。

气态养料如 CO_2 、 O_2 、 H_2O (水蒸气)、 SO_2 等,是通过植物叶面上的气孔吸收的。但植物根系也可以吸收 CO_2 。

植物根系具有同化 CO_2 的酶系统,磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶似乎是主要的。和田秀德(1983)用 ^{14}C 研究表明,水稻根系可以吸收溶于土壤溶液中的 CO_2 。 CO_2 从根系吸入再输送到叶鞘仅需10分钟,吸收速率随着水稻生育期的推进逐渐增加,开花期达到高峰,以后又急剧减少。研究表明, CO_2 在水稻体内以无机形态(H_2CO_3)输送,到地上部后70%被固定。但在黑暗条件下,这些由根系吸收的 CO_2 ,大部分由地上部排放到空气中去。据Tashihiko Higuchi(1984)研究认为,水稻不同于小麦,根系吸收 CO_2 的数量多,为小麦的55倍,并与吸收水分多少无关。吸收进来的 CO_2 ,溶解以后,再气化,以气态形式通过通气组织输送到地上部。

植物无论是通过地下部的根系吸收,还是通过地上部的叶片吸收,其吸收途径是一样的,营养物质都是从介质溶液→细胞壁水膜→细胞壁→原生质膜→细胞内部,参与代谢活动。

(一) 自由空间

自由空间是指植物组织中容易为外部溶质扩散通过的那部分体积,它的内部边界通常是原生质膜,自由空间是由细胞间隙、细胞壁微孔和细胞壁与原生质膜之间的空隙三部分组成。细胞壁的主要构成物质是纤维素。纤维分子是一种排列成链状的结晶,这种结晶长链首先集合成微胞,然后数目不等(一般是6个)的微胞形成微纤维。微胞间隙一般为1毫微米左右;微纤维间隙为10毫微米左右。这些间隙就是细胞壁微孔,它们构成了物质进出的通道(1-5),水和营养物质可以由此进入。

表1-5 一些物质的颗粒直径(毫微米)

颗粒	分子或离子 晶体直径	水化离 子直径	颗粒	分子或离子 晶体直径	水化 离子直径
葡萄糖	0.89		Mg^{++}	0.13	0.92
Na^+	0.19	0.60	Ca^{++}	0.20	0.88
K^+	0.27	0.53	Cl^-	0.36	0.50
NH_4^+	0.30	0.54	NO_3^-	0.41	

Epstein详细地研究了植物组织的自由空间。他将根浸入含有放射性阳离子的溶液中进行充分吸收,然后将根表面的溶液吸干,再将根放入蒸馏水中。可以检测到,根一浸下去,放射性阳离子即释放出来(但有10%左右已通过原生质膜进入内层空间,不再自由扩散)。他看到这种最初的吸收过程不为呼吸抑制剂或低温所影响,说明这是非代谢性物理化学过程,从而表明,植物体内存在这种依赖物理化学势来吸收离子的空间。他把这个空间叫做自由空间(图1-1)。