

全国高等农业院校教材  
全国高等农业院校教材指导委员会审定

# 植物营养学(上册)

第2版

陆景陵 主编

中国农业大学出版社

· 北京 ·

## 图书在版编目(CIP)数据

植物营养学(上册)/陆景陵主编. —2版. —北京:中国农业大学出版社,  
2003.2(2019.6重印)

ISBN 978-7-81066-512-4

I. 植… II. 陆… III. 植物营养 IV. Q945.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 060208 号

书 名: 植物营养学(上册) 第2版

作 者: 陆景陵 主编

策划编辑: 孙 勇 潘晓丽

责任编辑: 杨建民

封面设计: 郑 川

责任校对: 王晓凤

出版发行: 中国农业大学出版社

经 销: 新华书店

印 刷: 北京鑫丰华彩印有限公司

版 次: 2003年2月第2版 2019年6月第15次印刷

规 格: 787×980 16开本 18.25印张 335千字

社 址: 北京市海淀区圆明园西路2号 邮政编码: 100193

电 话: 发行部 010-62818525, 8625 出版部 010-62733440 编辑部 010-62732618

网 址: www.cau.edu.cn E-mail: caup @ public. bta. net. cn

定 价: 38.00元

图书如有质量问题本社负责调换

## 第 2 版编写人员

主 编:陆景陵

编 者:(以编写章节先后为序)

陆景陵 张福锁 李春俭 邹春琴

曹一平 李晓林 米国华

# 第 1 版编写人员

主 编:陆景陵

编 者:(以编写章节先后为序)

陆景陵 张福锁 曹一平 李晓林

主 审:史瑞和

## 第 2 版前言

《植物营养学》出版至今已有 8 年了,共印刷 4 000 多册。正如第 1 版前言中所说:本教材比较全面地介绍了植物营养的基本内容,所用材料新,它反映了近些年来植物营养学科发展的基本情况,有一定的深度。因此,颇得广大土壤农化和植物营养专业师生的好评。本教材也是植物营养专业研究生入学考试的必读课本。但是,8 年中学科有了不少的发展,虽然基本内容没有太大的改变,但某些内容应该更新和修改。此外,由于当时的出版条件较差,在第 1 版排版、印刷中错漏之处较多,制图质量也不尽人意。既然是一本广大师生喜爱的书,我们就应该把质量做得更好,使读者更加满意,这就是此次再版的目的。参加此次再版编写的都是教学第一线有教学经验的教师,他们了解学生需求,能掌握大学本科教学内容的尺度的深浅。我相信再版后的《植物营养学》将更加符合广大师生的要求。

再版编写者有陆景陵:第一章绪论,第二章大量营养元素;张福锁:第三章中量营养元素,第七章养分的吸收;李春俭:第四章微量营养元素,第十一章植物对逆境土壤的适应性;邹春琴:第五章有益元素;曹一平:第六章土壤养分的生物有效性;李晓林:第八章养分的运输和分配;米国华:第九章矿质营养与植物生长、产量和品质的关系,第十章植物营养性状的遗传学差异。另外,在每一章后面新增加了复习思考题,便于学生有针对性地复习和巩固所学内容。

此外,感谢植物营养系许多同志对再版教材给予的关心和支持;感谢项小菊同志对制图工作的热情帮助。

陆景陵

2002 年 7 月 1 日



# 第 1 版前言

《植物营养学》教材是农业部教育宣传司下达的编写任务。它分上下两册,上册由北京农业大学植物营养系负责编写,下册由南京农业大学土化系负责编写。为了协调上下册衔接和避免重复,两校参编教师共同制定了编写大纲,且主编之间也多次交换意见。在教育宣传司指导下,对编写提出了十分明确的要求;并于1991年4月在福州召开的高等农业院校教材指导委员会土化、植保学科组第二次(扩大)会议上,经土壤化学小组审定,通过了编写大纲。

《植物营养学》上册于1991年底分工后,开始着手收集资料。在编写到定稿期间,参编教师曾对初稿进行了反复讨论,相互审阅和多次修改,发挥了集体的智慧,体现了良好的合作精神。这是本教材编写过程中的突出特点。1993年7月完成并定稿后,9月送请南京农业大学史瑞和教授评审。尔后,编者又再次进行补充和修改,并由主编进行全面统稿、文字润色和定稿。

《植物营养学》是土壤与植物营养专业和土壤农化专业的骨干课程。本教材全面梗概地介绍了植物营养的基本理论和原理。教材共分十一章,其内容是:植物营养学科发展概况;植物必需营养元素(大量元素、中量元素和微量元素)的营养功能;有益元素的营养功能;植物对养分的吸收以及养分在体内的运输和分配;并从土壤是植物养分主要来源的角度,对土壤养分的生物有效性进行了介绍;本教材还增加了矿质营养与植物生长、产量和品质的关系;植物营养遗传特性与改良和植物对逆境土壤的适应性等方面的内容。其目的在于使学生对植物营养学科有较全面的了解,并扩大其视野;同时也为土壤和植物营养专业学生学习后续课程打好基础。

教材的分工是:第一章(绪论)、第二章(大量营养元素)和第四章(微量营养元素)由陆景陵教授编写;第三章(中量营养元素)、第七章(养分的吸收)、第九章(矿质营养与植物生长、产量和品质的关系)以及第十章(植物营养的遗传特性与改良)由张福锁教授编写;第五章(有益元素)和第六章(土壤养分生物有效性)由曹一平教授编写;第八章(养分的运输和分配)和第十一章(植物对逆境土壤的适应性)由李晓林博士编写。

本教材的特点是:比较全面地介绍了植物营养的基本内容,所用材料新,基本上反映了近年来植物营养学科发展的情况,并有一定的深度。

本教材是大学本科土壤与植物营养专业及土壤农化专业学生的必读教科书,

也适用于高等农业院校中种植类各专业,如植物生理、农学、园艺、植保以及农业资源、环保等专业的师生学习和参考。同时,也是高等院校生物专业有关人员的必要参考书。本书对于从事土壤肥料和广大农业科技工作者更新专业知识也是很有参考价值的。

在教材编写过程中,中国农业大学毛达如教授对大纲提出了修改意见;华中农业大学刘武定教授对第一章(绪论),华南农业大学严小龙博士对第十章(植物营养的遗传特性与改良),南京农业大学沈其荣博士对第九章(矿质营养与植物生长、产量和品质的关系)的初稿分别提出了修改意见。在教材定稿过程中,中国农业大学陈伦寿教授对全稿进行了审阅和修改。在教材即将出版之际,对关心、帮助和指导过教材编写的各位老师表示衷心的感谢。

此外,陆景陵教授还负责了全书制图。中国农业大学植物营养系马燕参加了部分绘图工作,在此也一并表示感谢。

由于近年来学科发展很快,也限于教材字数、编写时间及编写者的水平,难免有错漏和不妥之处,热忱盼望阅读本教材的同学、教师以及同行们提出宝贵意见。

编 者

1994年4月15日



# 目 录

|                       |      |
|-----------------------|------|
| 第一章 绪论                | (1)  |
| 第一节 植物营养学与农业生产        | (1)  |
| 第二节 植物营养学的发展概况        | (3)  |
| 一、植物营养研究的早期探索         | (3)  |
| 二、植物营养学的建立和李比希的工作     | (4)  |
| 三、植物营养学的发展            | (5)  |
| 第三节 植物营养学的范畴及其主要的研究方法 | (9)  |
| 一、植物营养学的范畴            | (9)  |
| 二、植物营养学的主要研究方法        | (10) |
| 复习思考题                 | (12) |
| 第二章 大量营养元素            | (13) |
| 第一节 植物的营养成分           | (13) |
| 一、植物的组成和必需营养元素的概念     | (13) |
| 二、必需营养元素的种类和确定的年份     | (14) |
| 三、必需营养元素的分组和来源        | (15) |
| 四、必需营养元素的一般营养功能       | (16) |
| 第二节 碳、氢、氧             | (17) |
| 一、碳                   | (17) |
| 二、氢                   | (18) |
| 三、氧                   | (20) |
| 第三节 氮                 | (23) |
| 一、植物体内氮的含量与分布         | (23) |
| 二、氮的营养功能              | (23) |
| 三、植物对氮的吸收、同化和运输       | (25) |
| 四、植物缺氮症状与供氮过多的危害      | (34) |
| 第四节 磷                 | (35) |
| 一、植物体内磷的含量与分布         | (35) |
| 二、磷的营养功能              | (38) |
| 三、植物对磷的吸收和利用          | (45) |

|                         |      |
|-------------------------|------|
| 四、植物对缺磷和供磷过多的反应·····    | (47) |
| 第五节 钾·····              | (48) |
| 一、植物体内钾的含量、分布与特点·····   | (49) |
| 二、钾的营养功能·····           | (50) |
| 三、钾与作物品质·····           | (59) |
| 四、植物缺钾的一般症状·····        | (59) |
| 复习思考题·····              | (60) |
| <b>第三章 中量营养元素</b> ····· | (61) |
| 第一节 钙·····              | (61) |
| 一、植物体内钙的含量与分布·····      | (61) |
| 二、钙的营养功能·····           | (61) |
| 三、植物对钙的需求与缺钙症状·····     | (65) |
| 第二节 镁·····              | (66) |
| 一、植物体内镁的含量与分布·····      | (66) |
| 二、镁的营养功能·····           | (67) |
| 三、植物对镁的需求与缺镁症状·····     | (71) |
| 第三节 硫·····              | (72) |
| 一、植物体内硫的含量与分布·····      | (72) |
| 二、硫的同化·····             | (72) |
| 三、硫的营养功能·····           | (73) |
| 四、植物对硫的需求与缺硫症状·····     | (75) |
| 复习思考题·····              | (76) |
| <b>第四章 微量营养元素</b> ····· | (77) |
| 第一节 铁·····              | (77) |
| 一、植物体内铁的含量与分布·····      | (77) |
| 二、铁的营养功能·····           | (78) |
| 三、植物缺铁及其对缺铁的反应·····     | (80) |
| 四、亚铁的毒害·····            | (82) |
| 第二节 硼·····              | (82) |
| 一、硼的特点·····             | (82) |
| 二、植物体内硼的含量与分布·····      | (83) |
| 三、硼的营养功能·····           | (83) |
| 四、植物缺硼的表现·····          | (86) |

|                        |              |
|------------------------|--------------|
| 第三节 锰 .....            | (87)         |
| 一、植物体内锰的含量与分布 .....    | (87)         |
| 二、锰的营养功能 .....         | (88)         |
| 三、植物缺锰与锰中毒的症状 .....    | (90)         |
| 第四节 铜 .....            | (91)         |
| 一、植物体内铜的含量与分布 .....    | (91)         |
| 二、铜的营养功能 .....         | (91)         |
| 三、植物缺铜与铜中毒的症状 .....    | (94)         |
| 第五节 锌 .....            | (95)         |
| 一、植物体内锌的含量与分布 .....    | (95)         |
| 二、锌的营养功能 .....         | (95)         |
| 三、植物缺锌与锌中毒的症状 .....    | (99)         |
| 第六节 钼 .....            | (100)        |
| 一、植物体内钼的含量与分布 .....    | (100)        |
| 二、钼的营养功能 .....         | (101)        |
| 三、植物缺钼与钼中毒的症状 .....    | (103)        |
| 第七节 氯 .....            | (104)        |
| 一、植物体内氯的含量与分布 .....    | (104)        |
| 二、氯的营养功能 .....         | (105)        |
| 三、植物缺氯与氯毒害的症状 .....    | (106)        |
| 复习思考题 .....            | (107)        |
| <b>第五章 有益元素 .....</b>  | <b>(108)</b> |
| 第一节 硅 .....            | (108)        |
| 一、植物体内硅的含量、分布和形态 ..... | (108)        |
| 二、植物对硅的吸收与运输 .....     | (110)        |
| 三、硅的营养功能 .....         | (111)        |
| 四、植物对硅的需求和缺硅的反应 .....  | (113)        |
| 第二节 钠 .....            | (114)        |
| 一、植物体内钠的含量 .....       | (114)        |
| 二、钠的营养功能 .....         | (114)        |
| 三、植物对钠的适应机理 .....      | (116)        |
| 四、钠肥的施用 .....          | (117)        |

|                  |       |
|------------------|-------|
| 第三节 钴            | (117) |
| 一、植物体内钴的含量       | (117) |
| 二、钴的营养功能         | (117) |
| 三、植物对钴的需求        | (118) |
| 第四节 镍            | (119) |
| 一、植物体内镍的含量       | (119) |
| 二、镍的营养功能         | (120) |
| 三、植物对镍的吸收、运输和分配  | (122) |
| 四、植物对镍的需求        | (123) |
| 第五节 硒            | (124) |
| 一、植物体内硒的含量、分布和形态 | (124) |
| 二、植物对硒的吸收和运输     | (126) |
| 三、硒的营养功能         | (127) |
| 四、植物对硒的需求        | (128) |
| 第六节 铝            | (129) |
| 一、植物体内铝的含量与分布    | (129) |
| 二、铝的营养功能         | (130) |
| 三、铝的毒害           | (130) |
| 复习思考题            | (130) |
| 第六章 土壤养分的生物有效性   | (131) |
| 第一节 土壤养分的化学有效性   | (132) |
| 一、化学浸提的有效养分      | (132) |
| 二、养分的强度因素与容量因素   | (134) |
| 第二节 土壤养分的空间有效性   | (136) |
| 一、养分的位置与有效性      | (136) |
| 二、养分向根表的迁移       | (137) |
| 三、影响养分移动性的因素     | (139) |
| 第三节 根系生长与养分有效性   | (141) |
| 一、植物根的特性         | (141) |
| 二、影响根系生长的环境因素    | (144) |
| 第四节 植物根际养分的有效性   | (148) |
| 一、根际养分           | (148) |
| 二、根际 pH 值        | (151) |

|                                    |       |
|------------------------------------|-------|
| 三、根际氧化还原电位 .....                   | (154) |
| 四、根分泌物 .....                       | (155) |
| 五、根际微生物 .....                      | (158) |
| 复习思考题 .....                        | (160) |
| <b>第七章 养分的吸收</b> .....             | (161) |
| <b>第一节 养分进入根细胞的机理</b> .....        | (161) |
| 一、根细胞对养分离子积累的特点 .....              | (161) |
| 二、根质外体中养分离子的移动 .....               | (162) |
| 三、离子的跨膜运输 .....                    | (165) |
| <b>第二节 影响养分吸收的因素</b> .....         | (174) |
| 一、介质中养分的浓度 .....                   | (175) |
| 二、温度 .....                         | (179) |
| 三、光照 .....                         | (179) |
| 四、水分 .....                         | (180) |
| 五、通气状况 .....                       | (180) |
| 六、土壤反应(pH 值) .....                 | (181) |
| 七、离子理化性状和根的代谢作用 .....              | (182) |
| 八、离子间的相互作用 .....                   | (183) |
| 九、苗龄和生育阶段 .....                    | (186) |
| <b>第三节 叶片和地上部分其他器官对养分的吸收</b> ..... | (187) |
| 一、植物叶片的结构及组成 .....                 | (187) |
| 二、叶片对气态养分的吸收 .....                 | (187) |
| 三、叶片对矿质养分的吸收 .....                 | (188) |
| 四、叶面营养的特点及应用 .....                 | (189) |
| 五、影响根外营养的因素 .....                  | (190) |
| 复习思考题 .....                        | (191) |
| <b>第八章 养分的运输和分配</b> .....          | (192) |
| <b>第一节 养分的短距离运输</b> .....          | (192) |
| 一、运输途径 .....                       | (192) |
| 二、运输部位 .....                       | (194) |
| 三、养分进入木质部 .....                    | (195) |
| <b>第二节 养分的长距离运输</b> .....          | (197) |
| 一、木质部运输 .....                      | (197) |

|                                     |              |
|-------------------------------------|--------------|
| 二、韧皮部运输 .....                       | (203)        |
| 第三节 植物体内养分的循环 .....                 | (206)        |
| 第四节 养分的再利用 .....                    | (208)        |
| 一、养分再利用的过程 .....                    | (208)        |
| 二、养分再利用与缺素部位 .....                  | (208)        |
| 三、养分再利用与生殖生长 .....                  | (210)        |
| 复习思考题 .....                         | (210)        |
| <b>第九章 矿质营养与植物生长、产量和品质的关系 .....</b> | <b>(211)</b> |
| 第一节 矿质养分与植物生长 .....                 | (211)        |
| 一、养分效应曲线 .....                      | (211)        |
| 二、影响养分效应的因素 .....                   | (212)        |
| 第二节 源-库关系与产量 .....                  | (213)        |
| 一、同化产物的运输及其调节 .....                 | (214)        |
| 二、源-库的转化 .....                      | (216)        |
| 三、植物激素在源-库关系调节中的作用 .....            | (216)        |
| 四、源-库关系与产量形成 .....                  | (219)        |
| 第三节 矿质营养对源-库及其相互关系的影响 .....         | (219)        |
| 一、矿质营养对源的影响 .....                   | (219)        |
| 二、矿质营养对库的影响 .....                   | (220)        |
| 三、矿质营养对源-库关系的影响 .....               | (224)        |
| 第四节 矿质营养与品质的关系 .....                | (225)        |
| 一、矿质营养与植物的品质 .....                  | (225)        |
| 二、矿质营养与种子活力和品质的关系 .....             | (228)        |
| 复习思考题 .....                         | (228)        |
| <b>第十章 植物营养性状的遗传学特性 .....</b>       | <b>(230)</b> |
| 第一节 植物营养性状的基因型差异 .....              | (230)        |
| 一、植物营养性状的表现型、基因型和基因型差异 .....        | (230)        |
| 二、植物营养性状的基因型差异 .....                | (231)        |
| 第二节 植物养分效率差异的生理学和遗传学基础 .....        | (233)        |
| 一、植物养分效率差异的生理学基础 .....              | (233)        |
| 二、植物养分效率差异的遗传学基础 .....              | (237)        |
| 第三节 植物营养遗传特性的改良途径 .....             | (240)        |
| 一、常规育种 .....                        | (240)        |

|                               |       |
|-------------------------------|-------|
| 二、细胞遗传学方法 .....               | (241) |
| 三、植物遗传工程 .....                | (242) |
| 复习思考题.....                    | (243) |
| <b>第十一章 植物对逆境土壤的适应性</b> ..... | (244) |
| <b>第一节 酸性土壤</b> .....         | (244) |
| 一、酸性土壤的主要障碍因子 .....           | (244) |
| 二、植物对酸性土壤的适应机理 .....          | (249) |
| <b>第二节 盐渍土</b> .....          | (256) |
| 一、盐渍土盐分危害的原因 .....            | (256) |
| 二、植物的耐盐机理 .....               | (258) |
| <b>第三节 石灰性土壤</b> .....        | (261) |
| 一、石灰性土壤的主要障碍因子 .....          | (261) |
| 二、植物对石灰性土壤的适应机理 .....         | (263) |
| <b>第四节 渍水和淹水土壤</b> .....      | (268) |
| 一、淹水对植物的不良影响 .....            | (268) |
| 二、植物对淹水条件的反应 .....            | (268) |
| 三、植物对缺氧环境的适应性 .....           | (270) |
| 复习思考题.....                    | (272) |
| <b>参考文献</b> .....             | (273) |





# 第一章 绪 论

## 第一节 植物营养学与农业生产

绿色植物的显著特点是其根或叶能从周围环境中吸取营养物质,并利用这些物质建造自身的躯体或转化为维持其生命活动所需的能源。植物体从外界环境中吸取其生长发育所需的养分,并用以维持其生命活动,即称为营养。植物体所需的化学元素称为营养元素。营养元素转变(合成与分解)为细胞物质或能源物质的过程称为新陈代谢。实质上,营养元素是代谢过程的主要参与者。这表明植物营养与新陈代谢过程是紧密相关的。

植物营养学是研究植物对营养物质的吸收、运输、转化和利用的规律及植物与外界环境之间营养物质和能量交换的科学。或者说,植物营养学的主要任务是阐明植物体与外界环境之间营养物质交换和能量交换的具体过程,以及体内营养(养分)物质运输、分配和能量转化的规律,并在此基础上通过施肥手段为植物提供充足的养分,创造良好的营养环境,或通过改良植物遗传特性的手段调节植物体的代谢,提高植物营养效率,从而达到明显提高作物产量和改善产品品质的目的。

我国是一个人口众多的国家,粮食生产在农业生产的发展中占有重要位置。粮食生产不仅是为了解决吃饭问题,而且也要为副食品生产、畜牧业、养殖业以及工业生产(糖、酒等)提供原料。通常,增加粮食产量的途径是扩大耕地面积或提高单位面积产量。根据我国国情,继续扩大耕地面积的潜力已不大,虽然我国尚有许多未开垦的土地,但大多存在投资多、难度大的问题。这就决定了我国粮食增产必须走提高单位面积产量的道路。

新中国成立以来,特别是1957年以后,我国化肥工业有了突飞猛进的发展,由于化肥生产量和化肥进口数量的逐年增加,粮食总产量也随之迅速上升(图1-1)。近十几年来,由于我国种植结构的变化,粮、棉、油的种植面积有所减少,而瓜、菜、果园的面积发展较快,从而出现粮食总产滞后于化肥用量增长的趋势。

众所周知,施肥不仅能提高土壤肥力,而且也是提高作物单位面积产量的重要

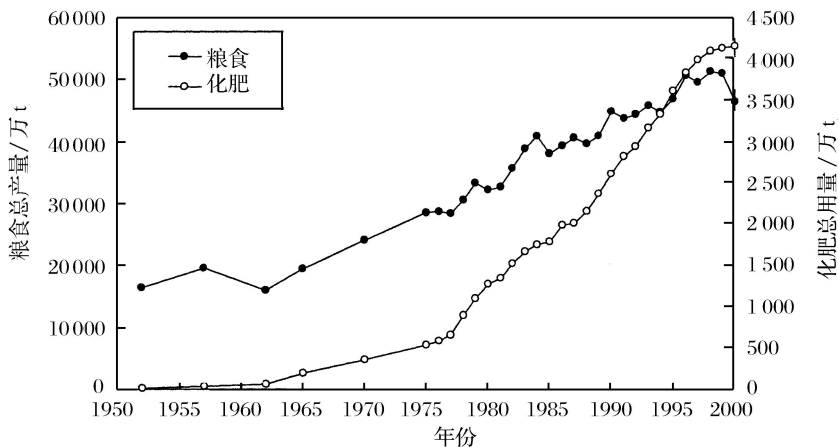


图 1-1 我国历年化肥总用量与粮食总产量之间的关系

措施。根据联合国粮农组织(FAO)的估计,化肥在农作物增产的总份额中占40%~60%。FAO于1960—1977年在40个国家进行的10多万个化肥示范和试验的结果表明,最好的施肥处理平均增产67%;用于化肥的投资,可获得该投资4.8倍的农产品产值。在我国,增施化肥同样也有良好的效果。例如,我国粮食与棉花产量的增长与化肥施用量的增加紧密相关。中国农科院土肥所曾整理了30年间(1951—1980年)化肥总用量与粮食总产量之间相关关系的资料,计算其相关系数为0.964;化肥每亩施用量与粮食每亩产量的相关系数为0.98,均达到极显著水平。30年中化肥总用量与棉花总产量的相关系数为0.788;化肥每亩施用量与棉花每亩产量的相关系数为0.86,也都达到显著水平。

目前全国各地粮食生产水平相差很大,北京市、上海市和江苏、浙江等省均属高产地区,如上海市和浙江省年平均每公顷产量均在11250 kg以上,而全国仍有3300多万 $\text{hm}^2$ 耕地粮食产量仍在每公顷1500 kg以下。这一方面充分说明了提高单产有很大的潜力;另一方面也展示了改造低产田的战略意义。高产田的经验为低产变高产提供了有益的启示。生产实践表明,提高作物单产的重要措施之一是要创造一个良好的营养环境,保证及时满足作物对养分的需求。

多年的实践证明,获得作物高产和优质产品的关键,在很大程度上取决于养分的平衡供应。它必须以植物营养理论为指导,以各类植物的营养特性与不同土壤供肥状况为施肥的重要依据。只有在正确理论指导下的施肥才能明显地提高产量、改善品质、保护环境,并建立良好的生态系统,造福人类;反之,盲目施肥往往不

仅不能增产,反而浪费资源,破坏生态环境,给人类带来巨大的损失和危害。

## 第二节 植物营养学的发展概况

我国农业生产的历史悠久,在施用肥料促进植物生长方面积累了丰富的经验,但对植物营养科学理论的探索,最早是从西欧开始的。当时,科学家研究植物营养主要是围绕着植物生长发育究竟需要什么物质,所需的物质是矿物质养分还是有机物质养分等问题进行的。

### 一、植物营养研究的早期探索

尼古拉斯(Nicholas, 1401—1446)是第一个从事植物营养研究的人,他认为植物从土壤中吸收养分与吸收水分的某些过程有关。200年以后,海尔蒙特(Van Helmont, 1577—1644)于1640年在布鲁塞尔进行了著名的柳条试验。他在一个装有200磅(90.72 kg)土的陶土盆中,插上一枝5磅(2.27 kg)重的柳条,除浇雨水外不加任何东西,并在盆上盖有带气孔的马口铁板,以防止其他物质落入。5年后,柳条长成了164磅(74.39 kg)重的柳树,而土壤仅减少了2盎司(即56.7 g, 1盎司=28.35 g)。由于他没有认识到柳树从大气中摄取碳素以及从土壤中获得所必需的营养元素,所以他得出柳树增重是来自水而不是来自大气和土壤的错误结论。尽管他的结论并不正确,但他的重要功绩在于把科学的试验方法引入了植物营养研究的领域。

1661年和1680年,罗伯特·波义尔(Robert Boyle)曾做过相似的试验,他根据植物体含有矿质灰分的事实,对植物仅从水中获得物质的见解表示怀疑。1804年,索秀尔(de Saussure)采用精确的定量方法测定了空气中的 $\text{CO}_2$ 含量以及在含不同数量 $\text{CO}_2$ 的空气中所培养的植物体内碳素含量以后,他证明植物体内的碳素来自大气中的 $\text{CO}_2$ ,是植物同化作用的结果;而植物的灰分则来自土壤;碳、氢、氧来自空气和水。至此,海尔蒙特柳条试验的问题才算得到澄清。

19世纪初期,欧洲十分流行德国学者泰伊尔(Von Thaer, 1752—1828)的腐殖质营养学说。他认为,土壤肥力取决于腐殖质的含量,腐殖质是土壤中唯一的植物营养物质;而矿物质只是起间接作用,即它可加速腐殖质的转化和溶解,使其变成易被植物吸收的物质。这一学说当时在欧洲曾风行一时,但也有不少学者持反对意见。

法国的农业化学家布森高(Boussingault, 1802—1887)是采用田间试验方法研究植物营养的创始人。1834年,他在自己的庄园里创建了世界上第一个农业试验

站。他采用索秀尔的定量分析方法,研究碳素同化和氮素营养问题。他运用田间试验的技术,并首先把化学测定方法从实验室运用到田间试验中,以揭示自然界的奥秘,提高人们对氮素营养的认识。他确认豆科作物可利用空气中的氮素,并能提高土壤的含氮量;谷类作物则不能利用空气中的氮素,只能吸收土壤中的氮素,并使之不断减少。他通过计算不同轮作中氮素循环的平衡账后指出,豆科作物在轮作中的作用。布森高对氮素营养的见解至今仍具有重要意义。

此后,不少科学家曾用溶液培养方法研究过植物营养。例如,西尼比尔(Senebier, 1791)发现植物死于不流动的水中,这是一个溶液培养试验的重要实践。索秀尔在 1804 年充实了这一见解,提出假如把栗树苗的根暴露在  $\text{CO}_2$  而不是空气中,树苗几天内就会死去。后来萨克斯(Sachs)率先强调了溶液培养中根系适当通气的重要性。伍德沃德(Woodward)和索秀尔都是用溶液培养方法研究植物营养的先驱。

## 二、植物营养学的建立和李比希的工作

李比希(Justus von Liebig, 1803—1873)是德国著名的化学家,国际公认的植物营养科学的奠基人。他于 1840 年在伦敦英国有机化学年会上发表了题为“化学在农业和生理学上的应用”的著名论文,提出了植物矿质营养学说,并否定了当时流行的腐殖质营养学说。他指出,腐殖质是在地球上有了植物以后才出现的,而不是在植物出现以前,因此植物的原始养分只能是矿物质。这就是矿质营养学说的主要论点。他还进一步提出了养分归还学说,他指出:植物以不同的方式从土壤中吸收矿质养分,使土壤养分逐渐减少,连续种植会使土壤贫瘠,为了保持土壤肥力,就必须把植物带走的矿质养分和氮素以施肥的方式归还给土壤,否则由于不断地栽培植物,势必会引起土壤养分的损耗,而使土壤变得十分贫瘠,产量很低,甚至寸草不生,如通过施肥使之归还,就能维持土壤养分平衡。养分归还学说对恢复和维持土壤肥力有积极意义。李比希提出的矿质营养学说是植物营养学新旧时代的分界线和转折点,它使得植物营养学以崭新的面貌出现在农业科学的领域之中。

李比希在 1843 年《化学在农业和生理学上的应用》一书的第 3 版中提出了“最小养分律”。这一理论的中心意思是,作物产量受土壤中相对含量最少的养分所控制,作物产量的高低则随最小养分补充量的多少而变化。“最小养分律”指出了作物产量与养分供应上的矛盾,表明施肥应有针对性。150 多年前,李比希提出的这一卓越见解,作为农业发展的基本理论,至今仍不失其光彩。

李比希最初的功绩在于他编辑和总结了前人有关矿质元素对植物生长重要性方面的零散报道,并把植物矿质营养确定为一门科学。1843 年以后,李比希与他

的学生们陆续进行了化肥研制、田间试验等大量工作,为广泛施用化肥奠定了基础,从而促进了化肥工业的兴起。李比希是一位伟大的化学家,他把化学上的成果进行了高度的理论概括,成功地运用到农业、工业、政治、经济、哲学等各个领域,并特别重视解决农业生产实际中的问题。李比希还十分注意以通俗的笔调撰写“化学通信”,以阐述化学和国民经济各部门,如工业、农业、商业以及药物等方面的联系。李比希及其学说对于农业的影响着重于使化学融合于现代的农学、园艺学、植物生理学、林学以及其他农业科学之中。总之,他的学说在许多科学领域中产生了深远的影响。

李比希不仅是一位科学家,而且也是一位推行新教学法的教育家。他一改当时只鼓励迫切求知的学生从书本中去学,而提倡学生应从实践中去学。他教会学生使用仪器,并和他们一起进行科学研究。他强调通过实践去观察,从而检验某些观念是否可靠,某些结果是否正确,并且进一步提出新的概念,尔后再作进一步观察,获得新的发现。李比希的许多学生后来都成了著名的研究者导师。后人从李比希倡导的“通过研究来教育”的独特风格中获得了极大的启发和教益。

值得提及的是,1842年英国洛桑农业试验站创始人鲁茨(Lawes)取得制造普通过磷酸钙的专利,第2年采用兽骨加硫酸制成过磷酸钙,以后逐渐发展为磷肥工业。鲁茨和吉尔伯特(Gilbert)都是李比希的学生,他们在洛桑农业试验站开创的肥料试验系统研究工作一直延续至今。与此同时,法国发现钾盐矿,开始生产钾盐并用于农业。1904—1908年德国化学家哈伯(Haber)提出了合成氨工艺,尔后至1913年在德国建立了世界上第一个合成氨工厂。至此,由于矿质营养学说的建立,使得维持土壤肥力的手段从施用有机肥料向施用化学肥料转变有了坚实的基础。李比希的矿质营养学说促进了化肥工业的发展,并推动传统农业向现代农业发展,具有划时代的意义。

李比希提出的“归还学说”和“最小养分律”对合理施肥至今仍有深远的指导意义,只是他尚未认识到养分之间的相互联系,把养分的作用各自独立起来。此外,李比希过于强调了矿质养分的作用,而把腐殖质看成仅是在分解后放出 $\text{CO}_2$ ,误认为厩肥的作用只是供给灰分元素。他还错误地指责布森高关于豆科作物使土壤肥沃的正确观点。尽管如此,他仍不愧为植物营养学杰出的奠基人。

### 三、植物营养学的发展

在李比希之后,许多科学家的出色工作使植物矿质营养学说获得了证实和发展,并逐步发展成为当今一门内涵丰富、独立完整的植物营养学。例如,在培养试验方面,布森高在1851—1856年间和霍斯特马(Count Salm Horstmar, 1849,

1851)曾先后主张用砂粒或其他中性介质来支撑植物。萨克斯(Sachs, 1860)和克诺普(Knop, 1861)先后用矿质盐类制成的人工营养液栽培植物并获得成功。在营养液中,植物不仅能正常生长而且能正常成熟,并结出种子,完成其生命周期。这一成就有力地证明了矿质营养学说的正确性。在前人的基础上,萨克斯还创立了近代营养液培养技术。他提出一个营养液成分的标准配方,同时介绍了更换营养液的方法、培养液体积与植物密度的相关性,并提出铵盐和硝酸盐两者均可被利用的观点。克诺普(1861, 1865)提出一个至今仍广为应用的以摩尔浓度比为基础的营养液配方,并改进了种子发芽技术。随后,有许多不同的营养液配方也陆续问世,但都是以他的配方为基础的。

由鲁茨 1843 年创立的洛桑试验站至今已有 150 多年的历史,试验工作仍在继续中。俄国化学家门捷列夫(Менделеев)于 1869 年在 4 个省建立试验站,这些试验站是肥料试验网的先驱。到 19 世纪末,生物试验的方法已基本上接近完善,并发展为试验网。目前不少国家已开展长期田间试验工作,以增加试验的可靠性和系统性。20 世纪以来又发展了试验结果的各种数学处理方法,进一步提高试验结果的可靠性。

我国著名的植物生理学家罗宗洛(1898—1978)早在 20 世纪 30 年代就开展了有关植物营养生理的研究,尤其是在氮素营养方面做了大量工作。他在研究玉米幼苗吸收铵态氮和硝态氮的试验中发现,玉米在以硝酸钠为氮源的营养液中生长良好,而水稻则在以硫酸铵为氮源的营养液中干物质积累较高,从而证明了各种作物对  $\text{NO}_3^-$  和  $\text{NH}_4^+$  两种氮源有不同的反应。同时,他还证明了玉米幼苗在不同 pH 值的营养液中,对  $\text{NO}_3^-$  和  $\text{NH}_4^+$  的吸收量有显著的差异。在 1937—1945 年期间,他还开展了包括微量元素在内的矿质营养研究工作,并发表了不少论文。

20 世纪初,苏联农业化学家普良尼什尼柯夫(Прянишников, 1865—1948)根据生物与环境统一的观点,主张把植物、土壤、肥料三者联系起来,研究它们的相互关系,进而以施肥为手段来调节营养物质在植物体内和土壤中的状况,改善植物生长发育的内在和外界环境条件,最终达到提高产量和改善品质的目的。持有这一观点的植物营养研究者,后来被称为是生理学路线的农业化学派。普良尼什尼柯夫曾在多方面进行了研究,他的主要成就有:确定了氮素的生理作用,并提出了  $\text{NH}_3$  是生物代谢的“首”和“尾”,即氨是植物体内氮素代谢的起点和终结,含氮化合物的合成由它开始,分解也以它结束。他还研究了  $\text{NO}_3^-$  和  $\text{NH}_4^+$  的营养作用;提出酸性土壤上应直接施用磷矿粉,在非酸性土壤上磷矿粉应施于吸磷能力强的作物上;他还建立了 3 000 多个试验站,广泛进行了肥料试验,这为当时苏联化肥工业的发展和肥料的分配提供了重要的科学依据。

虽然 1913 年就开始有测定土壤 pH 值的研究,但直到 1920 年前后,人们才把因施用石灰引起土壤 pH 值的改变与施肥问题联系起来。从此,土壤性质和肥料之间的相互关系开始受到重视,并着手研究土壤中养分的有效性及其含量,从而逐步对肥料在土壤中的转化和养分累积等动态有了认识。这是有针对性施肥的开始。

20 世纪初,植物常常出现一些罕见的病症,但又查不出是什么病原菌所引起的。后来的研究才发现是缺乏某些营养元素所致。通过一系列的深入研究,在营养液试验中,终于在 1922—1939 年发现了一批新的植物必需营养元素,尔后在生产实践中逐渐被证实。由于植物对它们的需要量很少,故称为微量营养元素。微量营养元素的发现,解释了某些田块施用只含大量营养元素的肥料不仅不能增产反而减产的原因。1954 年又确定了氯是植物必需的营养元素。

1920 年以后植物营养学科有了较快的发展,尤其是近半个世纪以来,植物营养学科在多方面取得了广泛的发展,也更新了某些概念。下面仅就几个重要的方面略作叙述。

在植物体营养元素的功能方面,不仅对 16 种必需营养元素的营养生理作用有了更深入的了解,而且还明确了一些为某些作物所必需或对植物生长发育有明显良好作用的营养元素,并称为有益元素。人们还通过对比认识到,有益元素与有害元素之间,仅仅是量上的差异。这反映了对客观事物认识上的深化。在必需营养元素中,加强了对中量元素的研究,尤其是研究揭示了钙在植物体内调节膜功能以及在第二信使传递中的作用以后,人们认识到植物具有自身调节和控制的功能,同时也推动了对植物反馈信息方面的研究。在 19 世纪 50 年代以前,科学家研究营养元素功能时常常忽略了营养元素之间相互作用的重要性。50 年代以后,人们越来越清楚地认识到养分之间的相互作用,它如同其他生产因子一样(如良种、防治病虫害、改善田间管理等),在提高产量上同样是重要的。近 20 多年来,对各种微量元素的酶功能和电子迁移过程中所起的作用也有了惊人的进展。离子通道理论的发展进一步完善了养分跨膜运输的理论,同时更新了许多传统概念。

虽然早在 1904 年,Hiltner 就提出了根际的概念,但大量研究集中在根际微生物特性方面。直到 20 世纪 70 年代,根-土界面及养分动态变化的研究才逐步成为植物营养研究的新领域。到 80 年代,对它的研究不仅在方法上有了发展,而且在研究内容上有了新的生长点。1985 年 11 月份在美国召开的国际作物生产力讨论会上,经各国著名科学家讨论后提出,根际动力学研究是发展作物生产力重要基础性的研究方向。近些年来,根际的工作已从原来仅有理论意义逐步走向寻求为生产服务的阶段。

1984年, S. A. Baber 出版了《土壤养分的生物有效性》一书, 明确提出土壤养分生物有效性的新概念。使人们对根际养分动态变化有了进一步的认识。按传统的概念, 肥料施入土壤后, 只有从植物生长的变化来了解所施肥料的效果, 而根际研究技术的发展, 使人们能够在植物生长过程中观察和测定根系的生长情况。这是从宏观研究逐步深入到对微观的研究, 从而揭示了根际养分动态的奥秘。1979年, Bohm 对根的采集和测定方法又有了新的进展。在这一时期, Carson(1972)、Nye 和 Tinker(1977)、Russell(1979)、Harley 和 Russell(1979)的著作中都从不同的角度涉及这方面的问题。

1909年, 英国医生 Garrod 出版了《先天代谢病》一书, 提出先天性的生化病态——“先天病”, 不久有人提出遗传上存在着“隐性基因”的新概念。医学上遗传的问题, 很快在植物营养领域中也发现了。Beadle 和 Tatum 在研究遗传变异时, 逐步发现变种的特性以及它受营养条件影响的事实。1943年, Weiss 在研究中发现, 大豆对铁的利用有“高效”品种和“低效”品种之分, 它们的这一性状是由单基因对所控制的。Langridge(1958)也发现某些植物变种, 它们在养分代谢上的变异受单基因对的控制。1958年, Brown 等工作对植物营养基因型奠定了基础。随后, 许多科学家研究了镁(Pope 和 Munger, 1953; Johnson 等, 1961)、铁(Bell 等, 1958, 1962)、硼(Wall 和 Andrus, 1962)、磷(Bernard 和 Howell, 1964)、钾(Shea 等, 1967, 1968)营养基因型问题。此后, Wanger 和 Mitchell(1964)发现不少有关生物体中特定的生化现象是由基因控制的例子。例如, 不仅无机养分的运输与利用在一定程度上受基因的控制, 而且一些植物养分不正常的状况也是由单一基因的变异引起的。这些发现为植物品种改良提供了方向。Epstien(1972)在《植物的矿质营养》一书中对植物营养遗传性状已有较为详细的叙述。近几年来, 植物营养基因型研究和应用发展较快。例如, 利用离体的植物细胞直接进行诱变, 从中筛选出所需要的突变体, 以便使植物某些性状得到改良, 而达到直接为农业生产服务的目的。这使选种工作从只注意品种的农艺性状扩展到要注意在逆境条件下营养适应性的特性。

随着人们对保护环境重要性认识的深化, 植物营养生态学已逐步发展成为一个重要的学科分支。虽然从19世纪就开始了植物-土壤及其环境相互关系的研究, 并把这一研究引入土壤学、生态学和植物营养学研究的领域中。但植物营养生态学的再度兴起, 应归功于当今国际工农业持续发展的大潮。资源、能源惊人的消耗, 人类赖以生存的环境遭到污染以及人口急剧增长等问题的出现, 迫使人们重新认识从自然界获取和归还的平衡关系。农学家已意识到过量施肥不仅会使成本大幅度提高, 反而会造成严重的环境污染, 更重要的是肥料资源不能永远满足日益



发展的集约化农业生产的需要。生态学家经过长期努力,终于认识到抛开植物-环境营养物质迁移和循环的研究途径,仅从宏观上探讨植物的地带性分布及群体和生长模式是无法解释应如何控制植物分布和种群结构的实质性问题。这些都极大地促进了植物营养生态学的建立和发展。

早在1969年Rorison组织总结了植物营养生态学的研究成果,并写出了《植物矿质营养的生态问题(Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants)》一书。该书的主要内容是关于植物间养分竞争以及运用植物营养原理解释植物分布规律和作物特性等问题。

近些年来,由于硝态氮对地下水的污染、 $N_2O$ 等气体对臭氧层的破坏、全球性气候变暖、酸雨、森林的退化以及严重的重金属及农药、除草剂等有机物质的污染,日益威胁和危害着人类的健康,从而使得环境保护成了当今研究的热点。绿色和平组织的活动此起彼伏。可以预测,植物营养生态学将是21世纪人类重要的研究课题之一。

100多年来,植物营养学从零散的经验 and 现象描述到揭示机理,最后建立起完整的学科体系,它经历了植物营养研究的古典时期(19世纪)、新古典发展时期(20世纪前半叶)和现代植物营养发展时期(20世纪50年代以后)。在现代植物营养发展时期,植物营养学科逐渐与其他学科相互渗透,形成许多新的研究领域并获得大量成果。经过长期积累并不断充实,植物营养学已逐渐发展形成一门体系更为完整,内容更加丰富,并具有现代科技特点的一门学科。

### 第三节 植物营养学的范畴及其主要的研究方法

#### 一、植物营养学的范畴

植物营养学的范畴大体包括以下几个方面:

##### 1. 植物营养生理学 主要研究:

(1)营养生理学:即养分元素的生理功能与养分的再循环、再利用,养分的吸收,养分在体内的长距离和短距离运输,养分的分配等。

(2)产量生理学:即研究主要农作物产量的形成,养分的分配和调节过程,源-库关系及其在产量形成过程中的作用;研究利用各种内外源激素或调节剂对产量形成过程的调控和机理。

(3)逆境生理学:即研究植物在旱、涝、盐碱、高温、寒冷、病虫害、通气不良、营养缺乏或失调等逆境条件下的生理变化及适应机理,通过营养调节挖掘植物抗逆

性的遗传潜力。

2. 植物根际营养 主要研究根-土界面微域中养分、水分以及其他物质的转化规律和生物效应;植物-土壤-微生物及环境因素之间物质循环、能量转化的机理及调控措施。

3. 植物营养遗传学 主要研究不同植物种类及品种的矿质营养效率基因型差异的生理与分子机理及遗传规律,以便筛选和培育出高营养效率植物新品种。

4. 植物营养生态学 主要研究不同生态类型中各种营养元素在土壤圈、水圈、大气圈、生物圈中的迁移、转化和循环规律;各种养分退化生态环境重建过程中的营养机理,污染土壤和环境的生物修复机理等重金属和污染物在食物链中的富集、迁移规律及调控措施。

5. 植物的土壤营养 主要研究:

(1)土壤养分行学:即土壤中各种养分的形态、含量,吸附、固定等转化和迁移的规律;有效养分的形态,其形成过程及影响因素;各种养分的生物有效性以及土壤肥力水平与植物营养的关系。

(2)土壤肥力学:即研究在农业耕作条件下,施肥对土壤肥力演变的影响;阐明维持和提高土壤肥力的农业措施与影响条件。

6. 肥料学及现代施肥技术 主要研究各类肥料的理化性状和农艺评价、在土壤中的行为、对植物的有效性;建立以有机、无机肥料合理分配为中心的轮作施肥制以及建立电子计算机作物施肥决策与咨询系统,推行量化配方施肥新技术。

综上所述,植物营养学是农业生物学中的一个重要分支。它是一门与多种学科相互联系、相互交叉和相互渗透的学科。研究植物营养学的最终目的在于以植物营养特性为依据,在土壤供肥的基础上,通过施肥措施,为植物提供良好的营养环境,在其他农业技术措施的配合下,达到高产、优质、高效的综合效果,并对环境质量和土壤培肥做出应有的贡献。

## 二、植物营养学的主要研究方法

植物营养学的发展常常要依赖于各种研究方法的应用。植物营养学研究所采用的方法主要有生物田间试验法、生物模拟法、化学分析法、生物数理统计法和核素技术法等。在很多情况下,还需要把各种试验方法结合起来进行研究,才能获得良好的结果。

### (一)生物田间试验法

生物田间试验是植物营养学科最基本的研究方法。由于它是在田间自然的土壤、气候条件下进行的生物试验,最接近于生产条件,能比较客观地反映农业实际,