

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,2003.9
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>

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(环伟))

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”。燃烧后剩下来不挥发的元素称为“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、钒、镍等几十种元素。植物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) %	与铝相比的相对原子数
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

（一）大量营养元素

大量营养元素又称常量营养元素，包括碳、氢、氧、氮、磷、钾、钙、镁、硫等 9 种。其中，碳、氢、氧 3 种元素主要从空气和水中获得，其余的元素主要从土壤中吸收。氮、磷、钾 3 种元素，由于植物需要的量较多，而土壤可供的有效含量又较少，通常成为限制植物生长发育的重要因素，需要施肥来补充，因而被称为“植物营养三要素”或“肥料三要素”。至于钙、镁、硫 3 种元素，因为植物需要的量稍少于其他的大量元素，所以有时又被称为“中量营养元素”。

（二）微量营养元素

包括铁、锰、锌、铜、钼、硼、氯和镍等 8 种元素，它们在植物中的含量都很低，一般只占植物体干重的百万分之几至千分之几。

二、必需营养元素的同等重要律和不可代替律

从表 1-3 可以看出，植物组织中各种营养元素的含量相差很远。但植物必需营养元素在植物体内的重要性不论其含量多少都是同等的，这就是营养元素的同等重要律。同等重要律表明，虽然每种元素的含量不一，但缺一不可。例如，与氮、磷、钾等大量元素相比，微量元素钼在植物中的含量极少。但植物缺少钼，轻则生长受阻，症状出现（如柑橘黄斑病和花椰菜鞭尾病）；重则生长点坏死，全株死亡，其不良后果与缺乏大量元素完全一样。这个定律对指导生产很有意义，如果只强调供给某一种元素而忽略另一些元素对植物的作用，势必会造成营养不平衡，从而影响植物的正常生长。

营养元素的不可代替律是指植物每一种必需营养元素都有其特殊的功能，不能被其他元素所替代。植物对某一营养元素之所以一定必需，是因为该元素有一种或一种以上的特殊功能，而这些功能和其他元素难以替代的。不过，这并不意味着元素之间没有相似甚至相同之处。事实上，有些元素在植物代谢过程中作用相似，即均能对某一代谢过程或某一代谢过程中的某一部分起相似的作用，因而相互之间可以部分代替。一个较为突出的例子是钾和钠在某些营养作用中的相似之处。钾的一个重要作用是调节植物体内的渗透压，而钠也有这样的功能。当钾不足时，钠可以替代钾起调节渗透压的功能，而让钾执行其他更为重要的生理功能。钾-钠部分替代的原理在生长上有一定意义。一些喜钠作物（如甜菜、大麦等），其所需的钾肥可以部分用钠来代替，这样既节省了钾肥的用量而又不会引

起作物减产。不过应该指出，这些元素间的相似或替代作用仅仅是部分的和次要的，大部分营养元素在植物体内还具有其特殊的功能，而不能被其他元素所完全代替。

三、植物必需营养元素的主要功能

前面说过，植物每一种必需营养元素都有其特定的作用与功能。各营养元素在植物生长代谢过程中的具体作用将在以后的章节讨论。这里只概括地将 17 种必需元素按其主要的生理生化功能分为 4 种类型（表 1-4）。

表 1-4 植物必需营养元素的主要功能概述 (Mengel and Kirkby 2001)

营养元素类别	植物主要吸收形式	主要生理生化功能
第一类 C, H, O, N, S	CO_2 , HCO_3^- , H_2O , O_2 , NO_3^- , NH_4^+ , N_2 , SO_4^{2-} , SO_2	组成有机体的结构物质和生活物质； 组成辅酶或辅基的基本元素
第二类 P, B	H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} , H_2BO_3^-	与植物体内羟基产生酯化作用； 作为磷酸键参与能量转移反应
第三类 K, Mg, Ca, Mn, Cl	K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Mn^{2+} , Cl^-	产生渗透势，平衡阴离子，活化酶类； 作为反应物的桥梁； 控制膜的透性和电化学势
第四类 Fe, Cu, Zn, Mo, Mn, Ni	Fe^{2+} , Cu^{2+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} , MoO_4^{2-} 或络合形式	组成辅基； 通过化合价变化，进行电子转移

应该指出，表 1-4 的分类是人为的，其实每一种元素的功能有时是多方面的，不只是限于某一类别，而且一些元素在执行某一功能的同时又在执行另一些功能，因此，划分营养元素的生理功能时不应绝对化。例如，磷在形成高能磷酸键时起贮存能量的作用，同时它又是许多生物活性物质（如核酸、核蛋白等）的必要组成成分。又如，铁是很多酶或辅酶的基本组成成分，而在这些结构中的铁通常又起着转移电子的作用。

植物营养元素的各种功能一般会通过植物的外部形态表现出来，所以，当植物缺乏某一营养元素时，往往会表现出特定的外部症状，这些症状称为营养元素缺乏症（简称缺素症）。例如，植物缺氮时的典型症状是植株矮小、叶子黄化；缺铁时则幼叶黄化、叶脉间失绿。根据植物的缺素症，结合一定的土壤及植物分析，可判别植物对某一营养元素的需求状况，从而做出必要的矫正措施。

当植物体内过量地存在某一种元素时，植物也会出现特定的症状，这就是元

素毒害症。过量的元素一方面会直接干扰植物正常的代谢活动，另一方面也会通过影响其他元素的作用而间接地造成另一种元素的缺乏。微量元素尤其容易引起毒害症状，这是因为植物对微量元素的需要量较少，但一些微量元素进入植物体内的量较大。营养元素的缺乏或毒害统称为“营养失调”或“营养紊乱”。

四、植物的有益元素

上述的 17 种植物必需营养元素是在目前科技条件下确定为植物（特别是高等植物）所普遍必需的。植物体内还有一些元素，尽管它们严格的必需性还未确定，但适量存在时能促进植物的生长发育。或者虽然它们不是所有植物所必需的，但对某些特定的植物却是不可缺少的。这些类型的元素称为“有益元素”。表 1-5 列举了目前被认为是有益元素的一些元素种类。

表 1-5 植物的一些有益元素 (Marschner 1995)

名称	符号	一般植物含量 (以干重计) / (mg/kg)	主要生理功能	主要受益植物
硅	Si	0.1~1×10 ⁵	增加植物体硬度	禾本科植物
钠	Na	0.001~4×10 ⁴	参与 C ₄ 或 CAM 光合途径； 代替钾参与细胞渗透调节； 对部分酶具有激活作用	C ₄ 或 CAM 类植物 (必需)
钴	Co	0.02~0.5	维生素 B ₁₂ 合成； 调节酶或激素活性	豆科固氮植物
钒	V	0.2~4	促进氮代谢； 促进铁的吸收	一般植物
硒	Se	0.01~0.6	未明	一般植物
铝	Al	0.5~5	未明	喜酸植物 (如茶树)

在农业生产中，有些有益元素对作物的产量构成和产品品质有着举足轻重的作用，因而，有人称这类元素为“农学必需元素”。例如，硅对一些农作物（如水稻、甘蔗等）生长发育影响很大，以致缺少硅时作物的产量和品质会有不同程度的下降。所以，在栽培这类作物时，如果土壤中的硅不足以供应植物，就必须施用硅肥来补充。实践上，国内外都有将硅肥应用于农业生产的报道。

除了上述的有益元素外，其他很多天然或人造化学元素都对植物生长发育有不同程度的刺激作用。尤其是稀土族元素，由于它们对某些农作物的生长发育确

有促进作用，因而被人们重视并发展成为“稀土微量肥料”。不过，人们对稀土元素在植物体内的生理功能还不清楚，有待于进一步的研究。

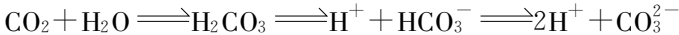
第三节 农业生态系统中营养元素的循环与调节

从某种意义上来说，地球上的生命发展是生物圈与大气圈、土圈、水圈之间能量与物质循环交换的过程。在农业系统中，植物利用太阳能，同时与环境不断地进行物质交换，因而也是整个圈际大循环的重要组成部分。植物的营养元素循环是农业生态系统的基本环节。研究和了解这些循环过程，对掌握营养元素的宏观运动规律，合理指导农业生产有一定的意义。

一、碳的循环

生物圈利用太阳能的方式是通过绿色植物进行光合作用将无机碳固定为有机碳，所以碳代谢的过程基本上反映了能量在生物圈的流动过程。

碳以 CO_2 的形式存在于大气圈中，在水圈中溶解并达成如下平衡



无机碳通过植物的光合作用先形成相对分子质量低的光合原产物，然后再通过复杂代谢过程形成植物的结构物质和生命物质（包括碳水化合物、脂肪、蛋白质）。被固定在植物中的碳，一部分通过植物本身呼吸作用变成 CO_2 回到大气圈或水圈中，另一部分则被动物或微生物利用。被动物或微生物利用的有机碳最终还是以 CO_2 的形式（呼吸作用或死亡后分解）放出。一部分有机碳因为存在于

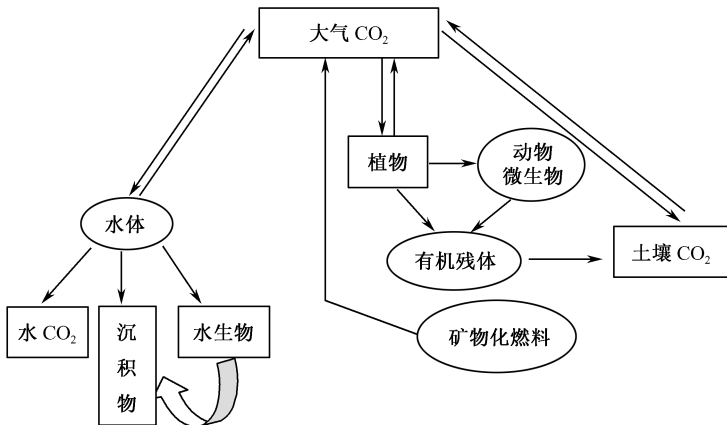


图 1-1 农业生态系统中碳的循环简图

植物、动物或微生物的残体中，来不及分解而暂时储存在土圈中，形成煤、石油、天然气等矿物化燃料。这些矿物化燃料经人工开采利用后，最终还是以 CO_2 的形式回到大气圈或水圈中。碳的循环过程如图 1-1 所示。

从宏观上来看，氢和氧的循环过程实质上是水的循环过程，而水的循环与碳循环相似，不同的是水在圈际间的交换有时不如碳流畅。因为 CO_2 在地球表面无处不在，而水的存在很大程度上受自然条件的制约。

二、氮的循环

自然界中氮的主要形式是大气中的氮气 (N_2)，约占大气空气总体积的 78%，但游离的 N_2 不能被高等植物所利用。因而，大气圈的氮要进入生物圈，必须通过如下两种方式：一是生物固氮，即空气中 N_2 被豆科植物或其他固氮生物固定利用；二是化学固氮，即空气中的 N_2 通过自然现象（如闪电）或工业固氮（如合成氨）变成可供植物利用的形态。其中生物固氮起着更为重要的作用。据估计，地球上每年的生物固氮量有近 2 亿 t 之多，比现时化学固氮（包括工业固氮）多几倍。目前人们正致力于研究将固氮生物的固氮基因转移到非固氮

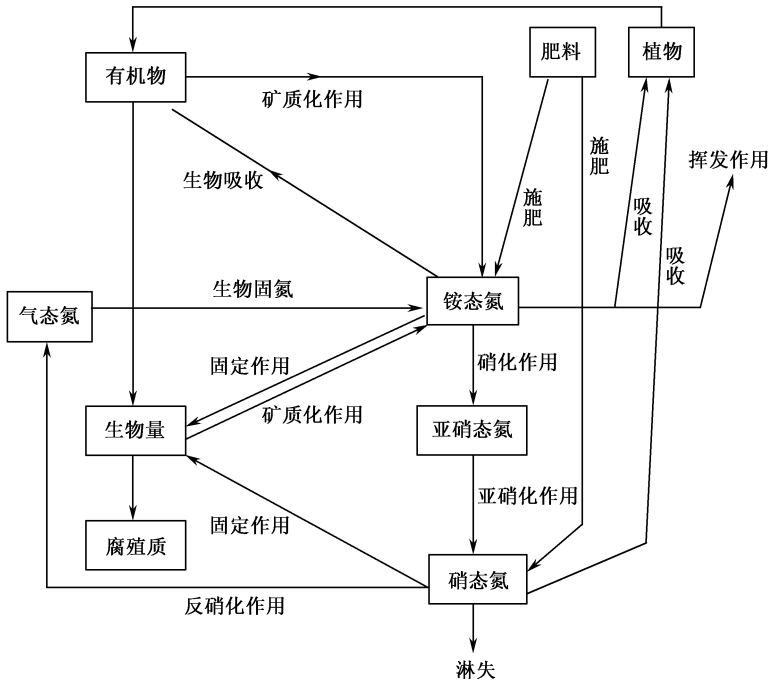


图 1-2 农业生态系统中氮的循环简图

生物中去，希望产生新的固氮生物类型。随着基因工程技术的进展，这一愿望很可能会实现，从而将会导致一次新的农业革命。不过，在生物固氮技术还没有突破之前，工业固氮仍然起着重要的作用。

进入生物圈的氮一般为铵态氮和硝态氮两种形式，植物可吸收利用这两种形式的氮源并将其转化为有机态氮（氨基酸、蛋白质等）供给动物或微生物利用。植物、动物及微生物残体中的有机态氮最终又会以铵态氮的形式排放到土壤中。进入土壤中的铵态氮或者被植物再次吸收利用，或者通过一些途径挥发进入大气圈或流失到水圈中（图 1-2）。

氮循环在植物及微生物的生物圈过程中具有突出作用。生物固氮在农业系统中尤为重要，它对补充土壤氮素，保持土壤肥力具有重要意义。

氮在土壤中的循环十分复杂，牵涉到生物固氮，氮在土壤中的流失、固定、转化等环节。人们试图通过一些数学模式来描述氮在土壤中的动态循环，图 1-2 就是其中一种农业生态系统中氮的动态循环模式。

三、磷的循环

与前面的元素不同，磷一般不会挥发，也较少随水流失，因此，它的循环基本上只局限于生物圈和土圈。磷的主要来源是含磷岩矿中的磷酸盐，经自然风化作用或人工化学分解后成为可供植物吸收利用的各种形式。

磷的循环过程受不同形态磷化合物有效性的制约，这是磷循环的一个特点。磷在土壤中的循环十分复杂，牵涉到磷在生物活体、死去的有机体及无机形态下不同的储存形式。土壤和植物中各种磷库之间转换、循环关系如图 1-3 所示。

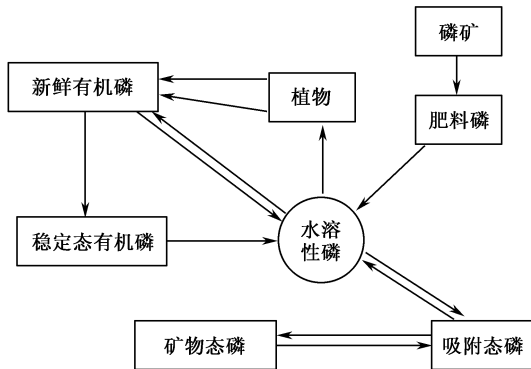


图 1-3 农业生态系统中磷的循环简图

不同形态磷的转化，特别是磷在土壤中的固定与溶解，是磷循环的中心内容。不稳定的无机磷被植物吸收后转换为果实、茎叶及根内的磷；而有机磷则分为新鲜残体中的有机磷及稳定态的有机磷。此外，尽管磷随水流失较少，但一旦流失，将会进入江河湖海中成为永久性的沉积盐。除非有新的地质大运动，否则这部分磷将从陆地中消失。据估计，每年大约有 350 万 t 磷从陆地流向海洋而损失。

四、钾的循环

与磷相似，钾是不挥发性元素，所以，它的循环也只基本限于生物圈和土圈之间。不过钾的水溶性较大，因而更容易流入水圈中。钾的循环过程如图 1-4 所示。

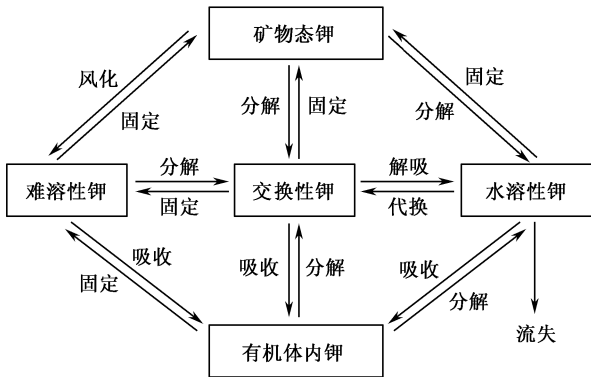


图 1-4 农业生态系统中钾的循环简图

钾在农业生态系统中的循环过程其实也是不同形态钾化合物相互转化的过程。钾的主要来源是岩石中的矿物态钾，矿物态钾要经过风化分解后才能逐渐变成可被植物利用的交换性钾和水溶性钾。

在土壤中，矿物钾通常占总钾量的 90% 以上，而水溶性钾和交换性钾的量较少，这主要是因为形成水溶性钾后，钾很容易流失，而流失掉的水溶性钾又需交换性钾不断释放补充。因此，在农业生产上应考虑到钾循环的特点，注意调节或补充作物可利用的钾源。

五、其他营养元素的循环

每一种元素都有特定的物理化学性质，因而，它们在农业系统中的循环过程都有各自的特点。概括地说，这些元素基本上可以分成两大类型，可挥发性元素和非挥发性元素。前者如硫等，这类营养元素的循环过程与碳、氮循环相似，包括了大气圈的循环过程；后者如钙、镁等，这类营养元素的循环过程与磷、钾相似，主要在生物圈与土圈中进行循环，而且循环过程中的核心问题通常是溶解度的大小。

值得一提的是微量营养元素的循环（图 1-5），尽管它们在动物、植物中的数量很少，但它们在生物圈的循环和调节对动植物的生存都有很大影响。近年来，由于对微量元素在生物链中的重要性的认识不断加深，微量元素的生态问题更是受到人们的重视，但是，这方面的工作刚刚开始，因而了解的情况不多，有待于进一步的研究。

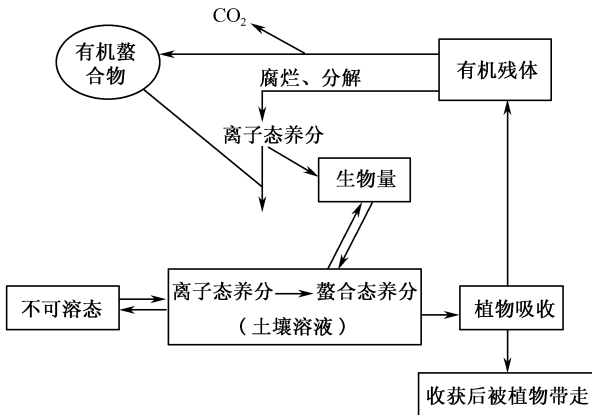


图 1-5 农业生态系统中微量元素的循环简图

第二章 植物对营养物质的吸收

植物的营养物质，或称养分或养料，是指植物必需营养元素及其所形成的不同化合物。大部分营养物质是以离子或无机分子的形式进入植物体内，也有少部分以有机形态被植物吸收，但在某些情况下，植物也可直接吸收利用单质态的营养物质。

植物的吸收部位随不同的营养物质而异。对于矿质养分，根是主要的吸收器官；对于气态养分（如 CO_2 、 O_2 、 H_2O 、 SO_2 等），主要通过地上部叶片进行吸收。不过这种部位上的分工并不是绝对的，矿质养分有时也可以从叶片进入植物体，而根部也常常可以吸收气态养分。这一章将分别讨论植物对营养物质的根部吸收及叶面吸收过程，但是，由于根部吸收是植物吸收矿质养分的主要途径，因此将给予较大的篇幅进行叙述。

第一节 植物根系生物学特性与养分吸收

传统上，人们将植物根系分为直根系（tap root system）[图 2-1 (a)] 和须根系（fibrous root system）[图 2-1 (b)] 两大类。直根系则包括主根（tap root）、基根（basal root）和不定根（adventitious root）等 3 类，须根系是由种子根（seminal root）和不定根（adventitious root）组成。各类型根的分枝称为侧根

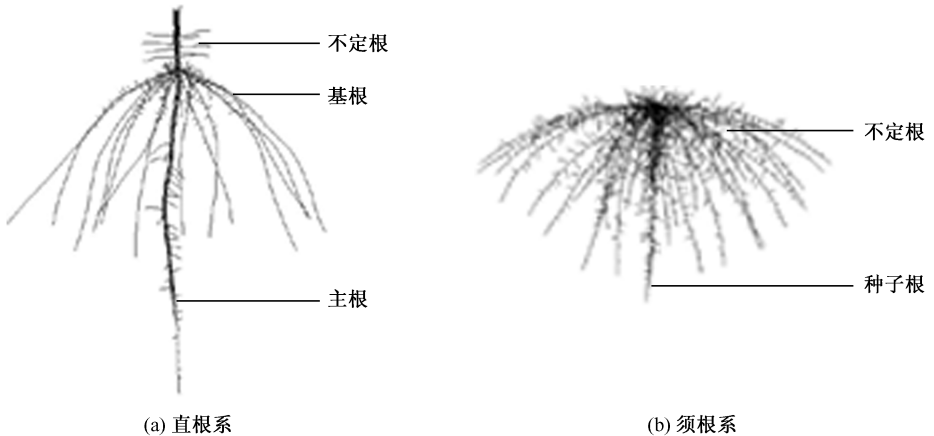


图 2-1 不同根系的基本组成

(lateral root)。

直根系中，主根是由胚根（radicale）最早发育而成的。正常情况下，主根具有严格的向地性，垂直向下生长。当胚根生长到一定程度，从茎基部长出一部分根，这些根称为基根。不定根则是从下胚轴（hypocotyl）上长出来的根。须根系中，种子根是由胚根最早发育而成的根。而不定根是除种子根以外，其他直接由茎基部长出的根。侧根是指直根系和须根系中，在主根、基根和不定根或种子根和不定根上生长出来的根。侧根又分为一级侧根、二级侧根和多级侧根。

一、根的解剖学特点与养分吸收

根的外部形态虽然随不同的植物类型有较大的差异，但其基本解剖学结构还是相似的。从纵向上看，根自下而上可分为根冠、分生区、伸长区、根毛区和成熟区 [图 2-2 (a)]。从横断面上看（以小麦根毛区为例），从外到内分别是表皮、皮层（包括皮层薄壁细胞、内皮层及附于其上的凯氏带）和维管束（包括中柱鞘、木质部和韧皮部）等几个部分 [图 2-2 (b)]。

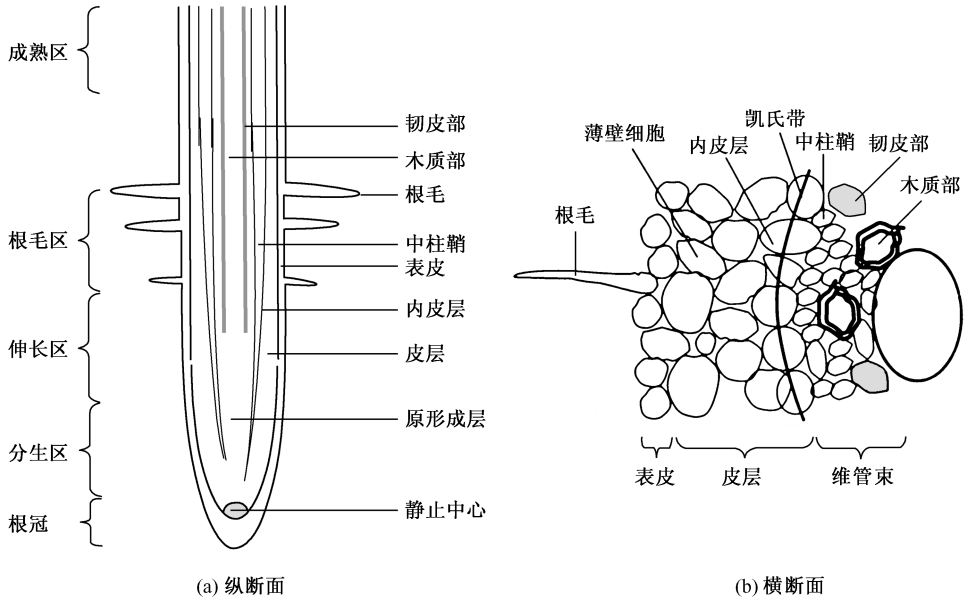


图 2-2 根的结构示意图

根部对养分的吸收很大程度上受结构特点的制约。对于一条根来说，养分吸收的主要部位是分生区和伸长区。这一区段在根冠以上 1cm 左右的地方，总长

一般只有几毫米，木质部、韧皮部都已开始分化，初步具备输送养分的能力，但凯氏带尚未完全分化而不致于造成屏障，因而有利于养分的吸收。此外，该区段细胞生长迅速，代谢活动旺盛，因此，不仅增大了吸收面积，也提供了养分吸收所需的生物能量。

根毛区在伸长区之上，长度一般有数厘米，表面布满根毛。根毛其实是表皮细胞向外的突起。根毛分布很密集，每平方毫米上就有数百条之多。根毛是根系吸水最旺盛的部位，同时也吸收养分。由于根毛的数量多，总表面积大，所以根毛区实际上吸收养分的数量比其他区段更多。对于一些依赖水分吸收的养分，根毛区的作用更为显著。因此，在应用根系数量（总长度）这个参数时，应该把根毛考虑进去，这样才能正确估计根系对养分的吸收。不过，少数植物没有根毛或根毛很少。

从横断面上来看，根的结构特点对养分的吸收也有很大影响。例如，由于凯氏带的存在，养分不能直接进入维管束的输导组织，而需要通过原生质膜进入细胞内部，然后转移到维管束内。原生质膜对养分吸收是有严格的选择性的，这种选择性的存在是植物进行正常生理活动的保证。

二、根的形态、构型特性与养分吸收

（一）根的形态、构型的基本概念

根形态是指根系的形态学特征，一般用根的数量、根长、根表面积、根分枝数、根毛的数量和长度等参数来描述。

根构型则是指同一根系中不同类型的根（直根系）或不定根（须根系）在生长介质中的空间造型和分布（Lynch 1995）。具体来说，根构型包括立体几何构型和平面几何构型。立体几何构型是指不同类型的根（直根系）或不定根（须根系）在介质中的三维空间分布。平面几何构型则为同一根系的各种根沿根轴二维平面上的分布。

长期以来，人们试图通过直接或间接的方法来定量描述根构型。Fitter (1991) 试图通过拓扑学模型 (topological model) 来定量描述根构型。他将三维构型分解成二维构型，然后根据根系的二维分支情况将根系分成鲱骨 (herringbone) 和二分支 (dichotomous) 等拓扑学类型，进而通过测定有关的拓扑学参数对根构型给予定量描述。但实际上据严小龙等 (2000) 的观察，一些植物（如豆科作物中的菜豆）根系的平面几何构型不仅有鲱骨型和二分支型，而且还存在一种介于二者之间的分支鲱骨型 (图 2-3)。Lynch 等 (1997) 通过分形几何 (fractal geometry) 方法研究不同生长时期菜豆根系的线性、平面和三维空间分布与

分形几何参数的相关性,认为分形几何学参数可用于估计植物根系的三维立体构型。严小龙等(2000)在研究中发现菜豆根系一些二维平面几何参数(如基根生长角度和基根在二维介质表层的相对分布等)与三维立体构型的某些参数(基根在三维介质表层的相对分布)具有良好的相关性。可见,根系的二维平面几何构型特性能够在一定程度上反映植物根系的三维立体几何构型特性,这就为根系构型的定量化提供了方便。一般平面几何构型的特征可以通过直接测定的指标(如主根与基根或各不定根之间的夹角等参数)来描述,各类根的根长、根重和吸收面积等指标在一定程度上也能间接反映此特征。

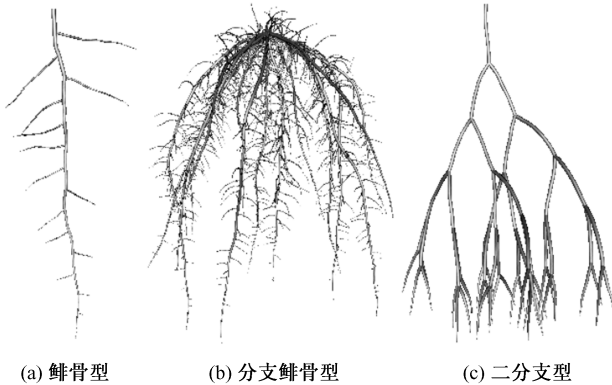


图 2-3 根系平面几何构型的几种拓扑学模型示意图

然而,目前尚无用于定量描述植物根系三维立体几何构型的综合指标。植物根构型是一个比根系形态特征、拓扑学结构、根系的分层分布等更为高级的、更能全面描述根系形态、结构特征及空间分布的综合性概念。了解植物根构型特性,对了解根系的形态、结构和功能将会有很大帮助。因此,如何确立一个能客观全面地描述植物根系三维立体构型的综合指标是研究根构型的关键。

(二) 根的形态、构型特性与养分吸收

1. 根形态与养分吸收

根形态与养分吸收的关系十分密切。表 2-1 以根数量为例来讨论根形态与根系吸收养分能力的关系。根的数量可以用单位体积土壤中根的总长度来表示(L_V , 单位为 cm/cm^3),也可以用在一定耕层深度中单位面积土壤中根的总长度来表示(L_A , 单位为 cm/cm^2)。从表 2-1 可以看出,不同植物所具有的根数量相差很远。须根系植物一般比直根系植物具有较多数量的根,根数越多,与养分

接触的概率越高。所以，根的数量在某种程度上能反映根系的营养特性。

表 2-1 几种植物的根数量 (Barber 1984)

植物种类	植物株龄/d	$L_V / (\text{cm}/\text{cm}^3)$	$L_A / (\text{cm}/\text{cm}^3)$
玉米 (<i>Zea mays</i> L.)	79 (68)*	4.1 (3.5)	145 (170)
大豆 (<i>Glycine max</i> L.)	85~92	2.0	80
羊茅 (<i>Festuca arundinacea</i> L.)	>400	50.0	930
小麦 (<i>Triticum aestivum</i> L.)	94	3.3	113
燕麦 (<i>Avena sativa</i> L.)	94	3.4	113
大麦 (<i>Hordeum vulgare</i> L.)	94	4.2	126
草芦 (<i>Phalaris arundinacea</i> L.)	>400	100.0	2 500

* 括号中数字为另一试验结果。

2. 根构型与养分吸收

根的构型特性与养分吸收的关系与养分的种类有关。以磷为例，磷在土壤中的移动主要依靠扩散作用来进行，因而，其移动性远比氮、钾等元素差。而植物对土壤中有效磷的吸收主要依靠根系吸收其周围所接触到的土壤有效磷，如果植物根系在土壤中有效磷含量较多的区域分布越多、根系接触到的土壤体积越大，则越有利于根系对土壤中磷的吸收。如前所述，根构型决定了植物根系在土壤中的空间分布和所接触到的土壤体积的大小。不同植物具有不同的根构型，浅根系由于其在表层分布的根相对较多而更有利于对表层磷的吸收 (图 2-4)。可见植物根构型对磷吸收起着重要作用 (严小龙等 2000)。实际上以菜豆进行的试验证明，根形态和根构型比一些生理生化特性更能解释磷效率的基因型差异。



图 2-4 不同根构型植物的根系示意图
植物根系从左到右逐渐变深 (Ge et al., 2000)

3. 不同根类型组合与养分吸收

植物的根系类型与植物吸收养分有密切的关系。直根系以垂直方向生长为

主，根扎得深，因而能较好地利用深层土壤中的营养物质。须根系向水平方向的生长占优势，根系较为集中于表土层，但扩展较广，较充分利用表土层的营养物质。两类型根系各有所长，因此，人们在农业生产中常常将两类型作物种在一起，以提高作物根系对土壤养分的吸收利用率。玉米、小麦等与豆科作物间（混）种、水稻与豆科绿肥作物间（套）种都是一些常见的例子。唐劲驰等（未发表）还发现不同根构型的直根系作物大豆与须根系玉米间种的效果也不同，浅根型大豆品种与玉米间种的效果较好。说明在生产实际中，还需根据间种作物根构型特点进行合理安排。

此外，Rubio 等（2001）利用计算机模型模拟不同根构型植物根系之间对养分吸收的竞争性，发现在土壤磷分布不均匀的情况下（上层有效磷含量高而下层低），浅根型植物更有利于对土壤磷的吸收（图 2-5）。说明即使同一根系类型的作物种植在一起，根构型对其养分利用效率的影响也较大。

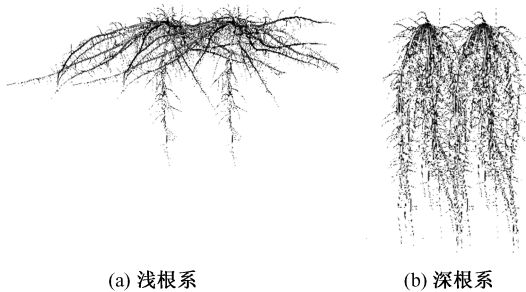


图 2-5 计算机模拟不同根构型植物根系在土壤分布效果图 (Rubio et al. 2001)

4. 根分布状况与养分吸收

根分布状况也与植物的养分吸收有关。如果根系在土壤中分布合理，则有

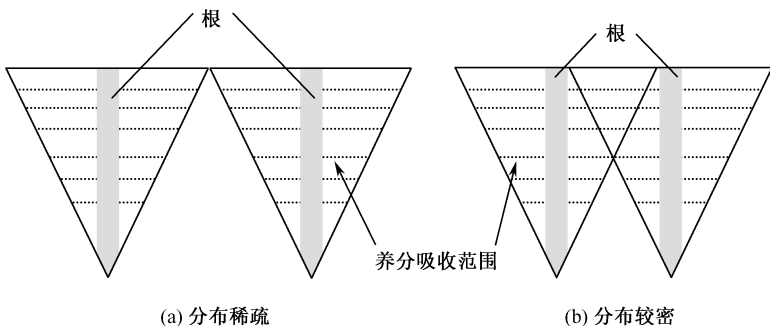


图 2-6 根系的分布与养分吸收效率示意图