

植物营养生理

第一节 植物必需的矿质元素

第二节 细胞对营养物质的吸收

第三节 根系对营养物质的吸收

第四节 养分在植物体内的运输和分配

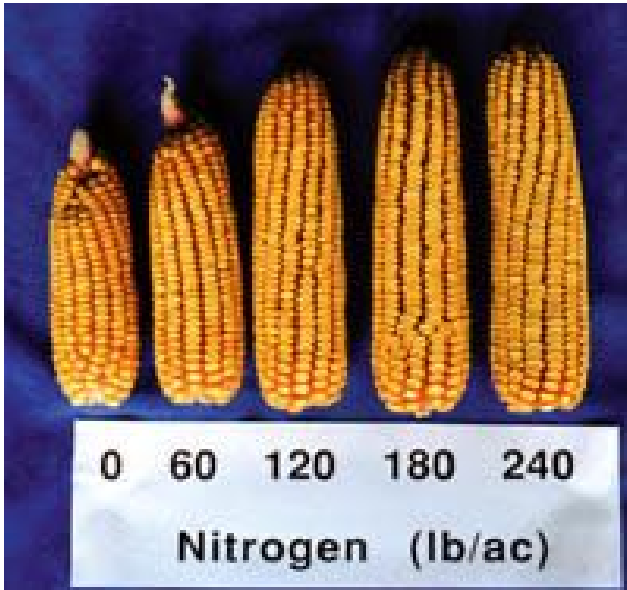
第五节 植物叶部对养分的吸收

第六节 作物合理施肥的生理基础

植物营养生理



有收无收在于水



收多收少在于肥 ?

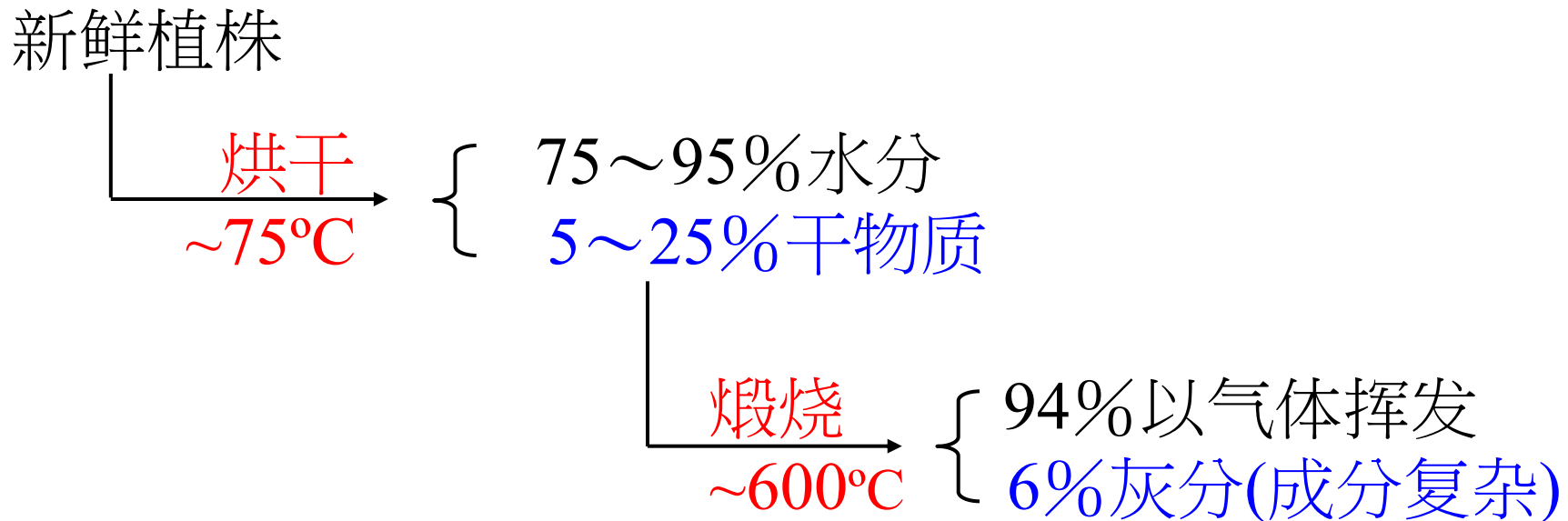


植物的化学组成

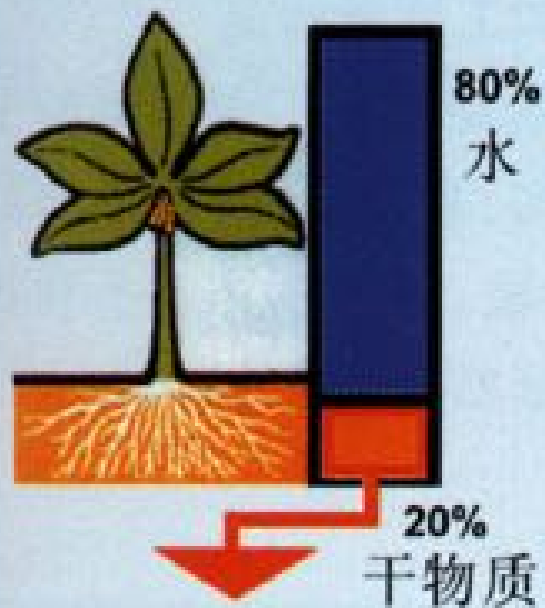
Group Period	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
1	1 H																		2 He
2	3 Li	4 Be											5 B	6 C	7 N	8 O	9 F	10 Ne	
3	11 Na	12 Mg											13 Al	14 Si	15 P	16 S	17 Cl	18 Ar	
4	19 K	20 Ca	21 Sc	22 Ti	23 V	24 Cr	25 Mn	26 Fe	27 Co	28 Ni	29 Cu	30 Zn	31 Ga	32 Ge	33 As	34 Se	35 Br	36 Kr	
5	37 Rb	38 Sr	39 Y	40 Zr	41 Nb	42 Mo	43 Tc	44 Ru	45 Rh	46 Pd	47 Ag	48 Cd	49 In	50 Sn	51 Sb	52 Te	53 I	54 Xe	
6	55 Cs	56 Ba *	71 Lu	72 Hf	73 Ta	74 W	75 Re	76 Os	77 Ir	78 Pt	79 Au	80 Hg	81 Tl	82 Pb	83 Bi	84 Po	85 At	86 Rn	
7	87 Fr	88 Ra *	103 Lr *	104 Rf	105 Db	106 Sg	107 Bh	108 Hs	109 Mt	110 Ds	111 Rg	112 Cn	113 Nh	114 Fl	115 Mc	116 Lv	117 Ts	118 Og	
		*	57 La	58 Ce	59 Pr	60 Nd	61 Pm	62 Sm	63 Eu	64 Gd	65 Tb	66 Dy	67 Ho	68 Er	69 Tm	70 Yb			
		*	89 Ac *	90 Th	91 Pa	92 U	93 Np	94 Pu	95 Am	96 Cm	97 Bk	98 Cf	99 Es	100 Fm	101 Md	102 No			

第一节 植物必需的矿质元素

一、植物体的组成成分



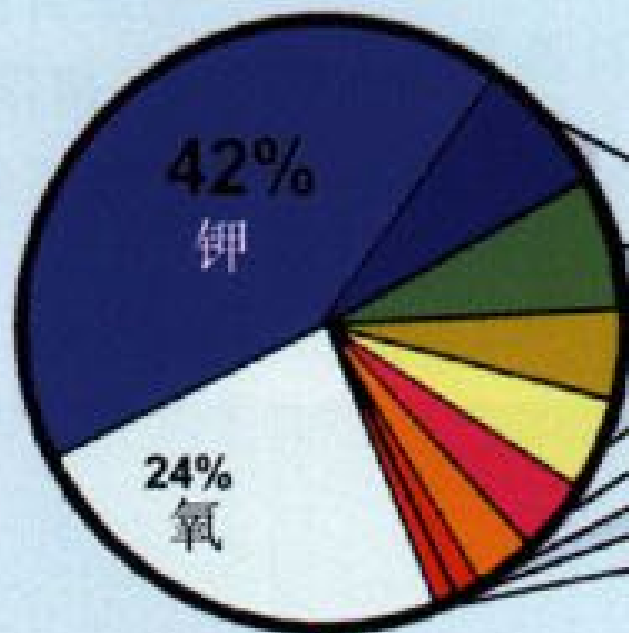
植物的组成成分:



干物质组成成分:

- 30% 粗纤维
- 12% 蛋白质
- 48% 无氮浸出物
- 4% 脂肪

6% 灰分



灰分的组成成分

42% K

24% O

7% Cl

7% Si

5% P

5% Ca

4% Mg

4% Na

1% Na

1% 微量元素: Fe,

Zn, Mn, Cu, B,

Mo

灰分与灰分元素

在600°C下高温煅烧，干物质中有机物所含的C、H、O形成CO₂和H₂O，N、S形成其它氧化物，挥发到空气中。**不能挥发的灰白色残烬为灰分(ash)。**

构成灰分的元素(除C、H、O外): **灰分元素。**

N不属于灰分元素。

与灰分元素一起由根从土壤中吸收，故与矿质元素一起讨论。

二、植物体内的元素与类别

2.1 矿质元素与非矿质元素

- 1) 矿质元素：将植物烘干并充分燃烧后，余下一些不能挥发的残烬称为灰分，而以氧化物形式存在于灰分中的元素称为灰分元素或矿质元素。
- 2) 非矿质元素：燃烧时以气态形式散失到空气中的元素，如C、H、O等)。

2.2 植物必需营养元素的标准及种类

(一) 标准 (Arnon & Stout, 1939) (定义)

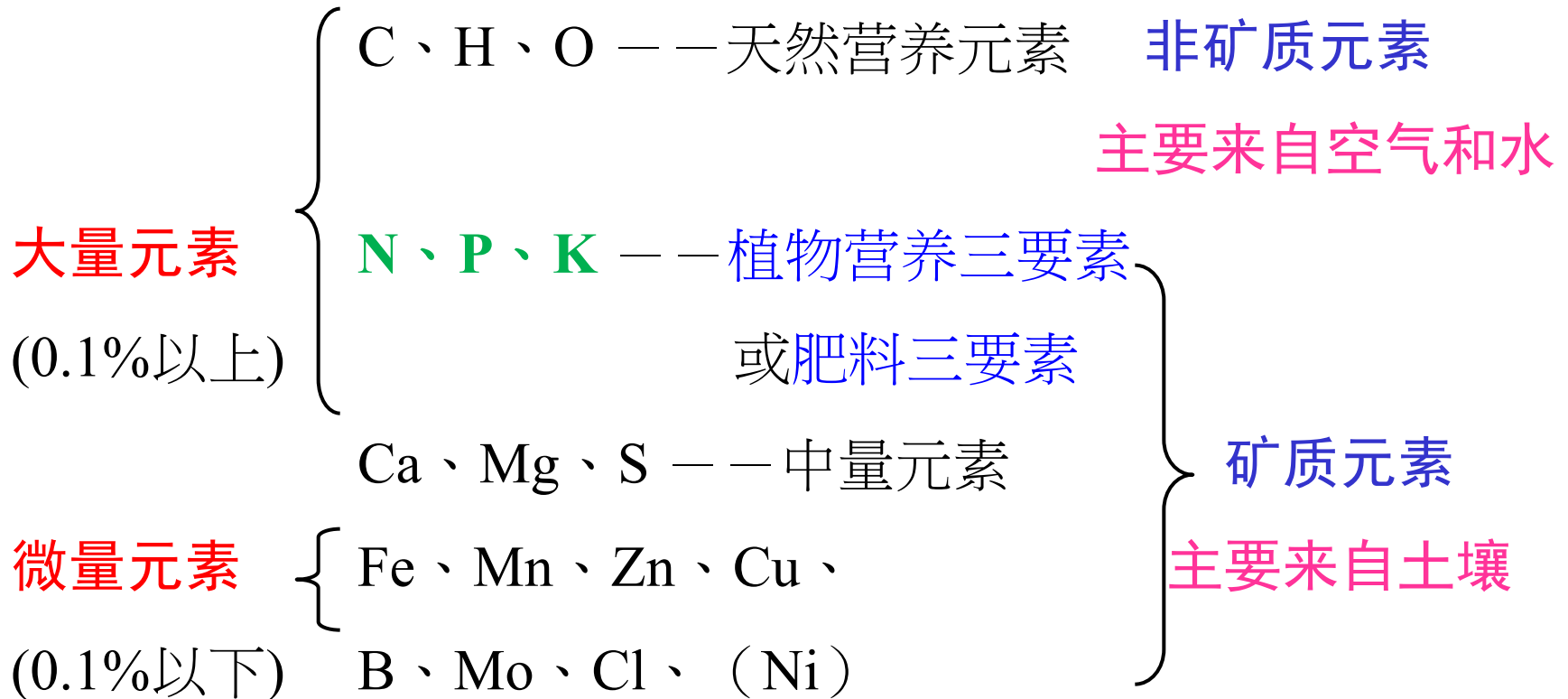
1. 这种元素对所有高等植物的生长发育是不可缺少的。如果缺少该元素，植物就不能完成其生活史 - - 必要性
2. 这种元素的功能不能由其它元素所代替。缺乏这种元素时，植物会表现出特有的症状，只有补充这种元素后症状才能减轻或消失 - - 专一性
3. 这种元素必须直接参与植物的代谢作用，对植物起直接的营养作用，而不是改善环境的间接作用 - - 直接性

(二) 种类和含量 目前已确认的有17种

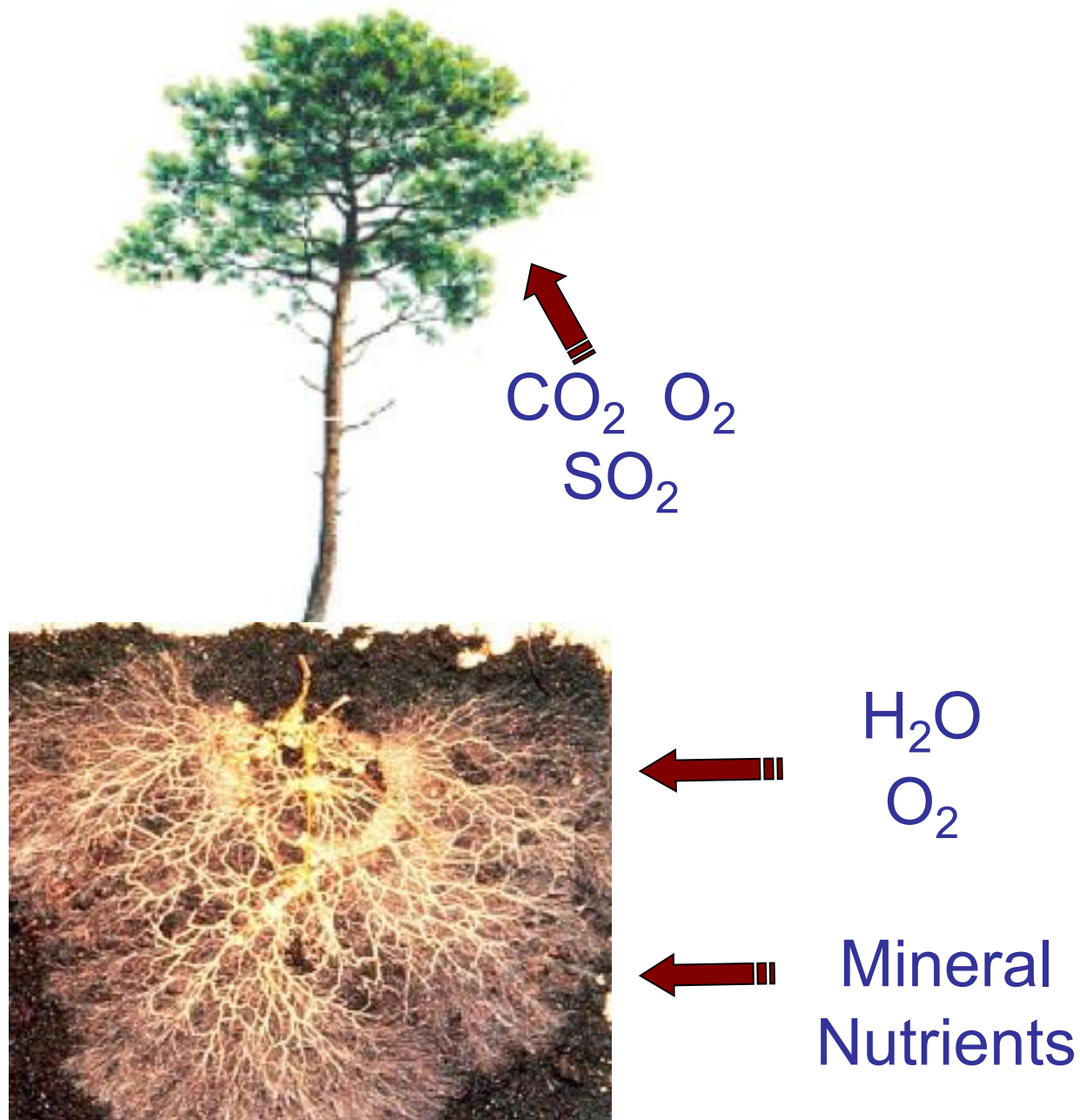
正常生长植株的干物质中营养元素的平均含量

确定年份	元素	符号	$\mu\text{mol/克 (干重)}$	mg/kg	%
1939	钼	Mo	0.001	0.1	-
1931	铜	Cu	0.1	0.6	-
1926	锌	Zn	0.30	20	-
1922	锰	Mn	1.0	50	-
1844	铁	Fe	2.0	100	-
1923	硼	B	2.0	20	-
1954	氯	Cl	3.0	100	-
1839	硫	S	3.0	-	0.1
1839	磷	P	60	-	0.2
1839	镁	Mg	80	-	0.2
1839	钙	Ca	125	-	0.5
1839	钾	K	250	-	1.0
1804	氮	N	1000	-	1.5
最早	氧	O	30000	-	45
1800	碳	C	40000	-	45
最早	氢	H	60000	-	6
1987	镍	Ni		1.1	10

2.3 必需营养元素的分组和来源



植物养分来源示意图



三、必需营养元素的主要功能

第一类：C、H、O、N、S

1. 组成有机体的结构物质和生活物质
2. 组成酶促反应的原子基团

第二类：P、B、(Si)

1. 形成连接大分子的酯键
2. 储存及转换能量

第三类：K、Mg、Ca、Mn、Cl

1. 维护细胞内的有序性，如渗透调节、电性平衡等

2. 活化酶类

3. 稳定细胞壁和生物膜构型

第四类：Fe、Cu、Zn、Mo、Ni

1. 组成酶辅基

2. 组成电子转移系统



植物必需营养元素的各种功能一般通过植物的外部形态表现出来。而当植物缺乏或过量吸收某一元素时，会出现特定的外部症状，这些症状统称为“植物营养失调症”，包括“营养元素缺乏症”和“元素毒害症”。

作物缺素症状

N、P、K的缺素症



正常叶片和缺少氮、磷、钾的叶片 (玉米)

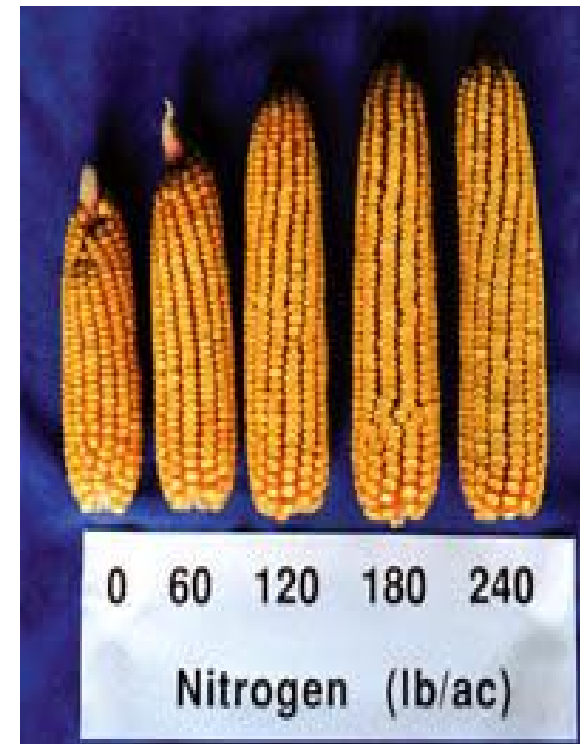
N元素的主要生理作用？



缺氮叶自下而上变黄



黄瓜缺氮下叶黄



思考：N元素为何被称为**生命元素**？

- A) N是建造植物体的结构物质和调节物质。如：核酸（DNA、RNA）、蛋白质（包括酶）、磷脂、叶绿素、光敏色素、维生素B、IAA、CTK、生物碱等都含有N，这些物质有些是生物膜、细胞质、细胞核的结构物质，有些是调节生命活动的生理活性物质。
- B) N为植物体进行能量代谢、物质代谢及各种生理活动所必需。例如，N是参与物质和能量代谢的ADP、ATP、CoA、CoQ、FAD、FMN、NAD⁺、NADP⁺等物质的组分。

四、必需营养元素间的相互关系

1. **同等重要律**——植物必需营养元素在植物体内的数量不论多少都是同等重要的

生产上要求：平衡供给养分

2. **不可代替律**——植物的每一种必需营养元素都有特殊的功能，不能被其它元素所代替

生产上要求：全面供给养分

五、有益元素和有害元素

- **有益元素**：非必需，但对植物生长发育或某些环节有积极的影响。 Na, Si, 钴, 硒, 钒
- **有害元素**：少量或过量存在对植物有不同程度的毒害作用， Hg, Pb, 钨, 铝

研究植物矿质营养的方法

1 灰分分析：

采用物理和化学手段对植物材料中干物质燃烧后的灰分进行分析。

2 无土栽培：水培、固体介质栽培等 溶液培养法(水培法、溶液培养；solution culture, hydroponics)：

在含有矿质元素的营养液中培养植物的方法。

- ◆ **培养液用若干种含植物所需矿质元素的无机盐配制而成。**

可以对配制的营养液添加或除去某些元素以观察植物生长发育的变化情况，从而准确判断植物所必需的矿质元素的种类和数量。

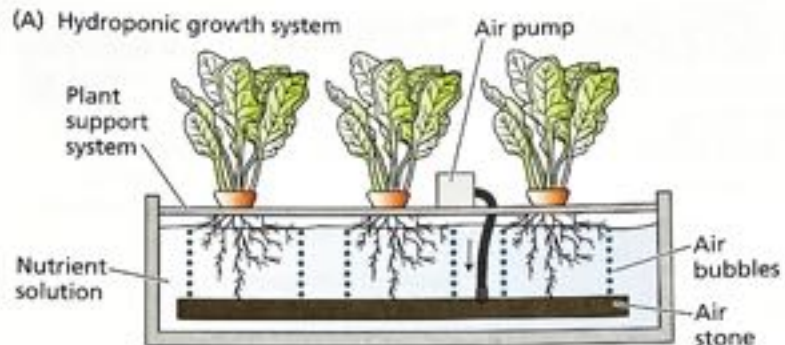
- ◆ **溶液培养液的配方很多，常见的有：Hoagland and Arnon溶液，Kimura B溶液，IRRI配方**

Composition of a modified Hoagland nutrient solution for growing plants

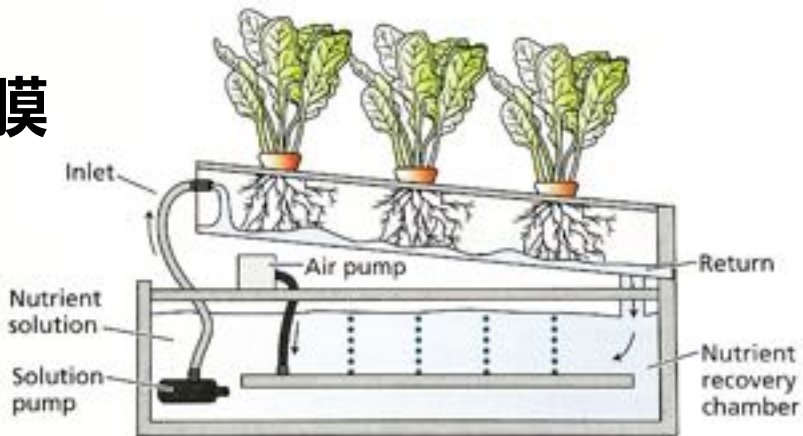
Compound	Molecular weight	Concentration of stock solution	Concentration of stock solution	Volume of stock solution per liter of final solution	Element	Final concentration of element	
	g mol ⁻¹	mM	g L ⁻¹	mL		μM	ppm
Macronutrients							
KNO ₃	101.10	1,000	101.10	6.0	N	16,000	224
Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	236.16	1,000	236.16	4.0	K	6,000	235
NH ₄ H ₂ PO ₄	115.08	1,000	115.08	2.0	Ca	4,000	160
MgSO ₄ ·7H ₂ O	246.48	1,000	246.49	1.0	P	2,000	62
					S	1,000	32
					Mg	1,000	24
Micronutrients							
KCl	74.55	25	1.864	2.0	Cl	50	1.77
H ₃ BO ₃	61.83	12.5	0.773		B	25	0.27
MnSO ₄ ·H ₂ O	169.01	1.0	0.169		Mn	2.0	0.11
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	287.54	1.0	0.288		Zn	2.0	0.13
CuSO ₄ ·5H ₂ O	249.68	0.25	0.062		Cu	0.5	0.03
H ₂ MoO ₄ (85% MoO ₃)	161.97	0.25	0.040		Mo	0.5	0.05
NaFeDTPA (10% Fe)	468.20	64	30.0	0.3–1.0	Fe	16.1–53.7	1.00–3.00
Optional^a							
NiSO ₄ ·6H ₂ O	262.86	0.25	0.066	2.0	Ni	0.5	0.03
Na ₂ SiO ₃ ·9H ₂ O	284.20	1,000	284.20	1.0	Si	1,000	28

常见无土栽培系统

水培

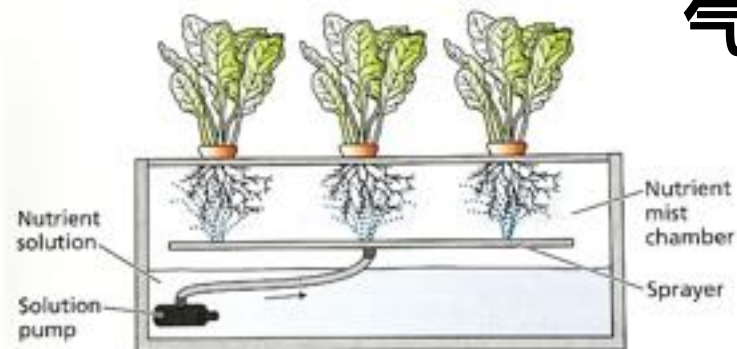


(B) Nutrient film growth system



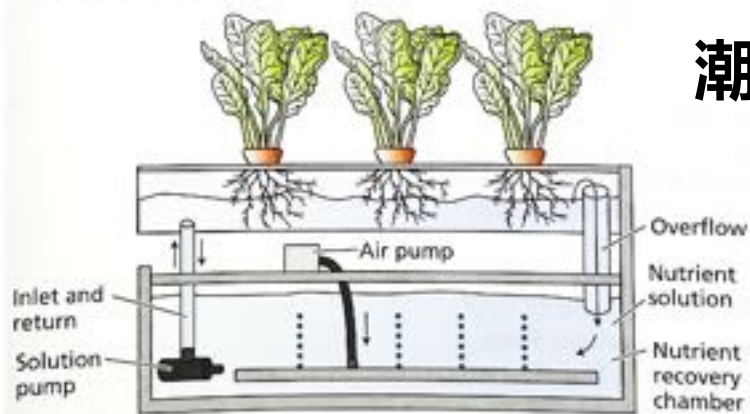
营养膜

(C) Aeroponic growth system



气培

(D) Ebb-and-flow system



潮汐法

第二节 植物细胞对矿质元素的吸收

概述

一 电化学梯度与离子转移(自学)

二 离子跨膜运输蛋白

三 离子跨膜运输机理

一 电势梯度与离子转移

1 离子的选择性积累

积累：活细胞吸收某些离子，最终使其在细胞内的浓度远远高于细胞外的浓度的现象。

积累率：以某离子在细胞内的浓度与其细胞外的浓度的比值。

离子间竞争性抑制： Cl^- 和 Br^- 、 Ca^{2+} 和 Sr^{2+} 间的竞争性抑制。

细胞对离子吸收的选择性：表现在细胞吸收离子的量不与溶液中离子的量成比例。

玉米根对离子的选择性吸收

离子	胞外浓度 mol/L	胞内浓度 mol/L	积累率
K^+	0.14	160	1142
Na^+	0.51	0.6	1.18
NO_3^-	0.13	38	292
SO_4^{2-}	0.61	14	23

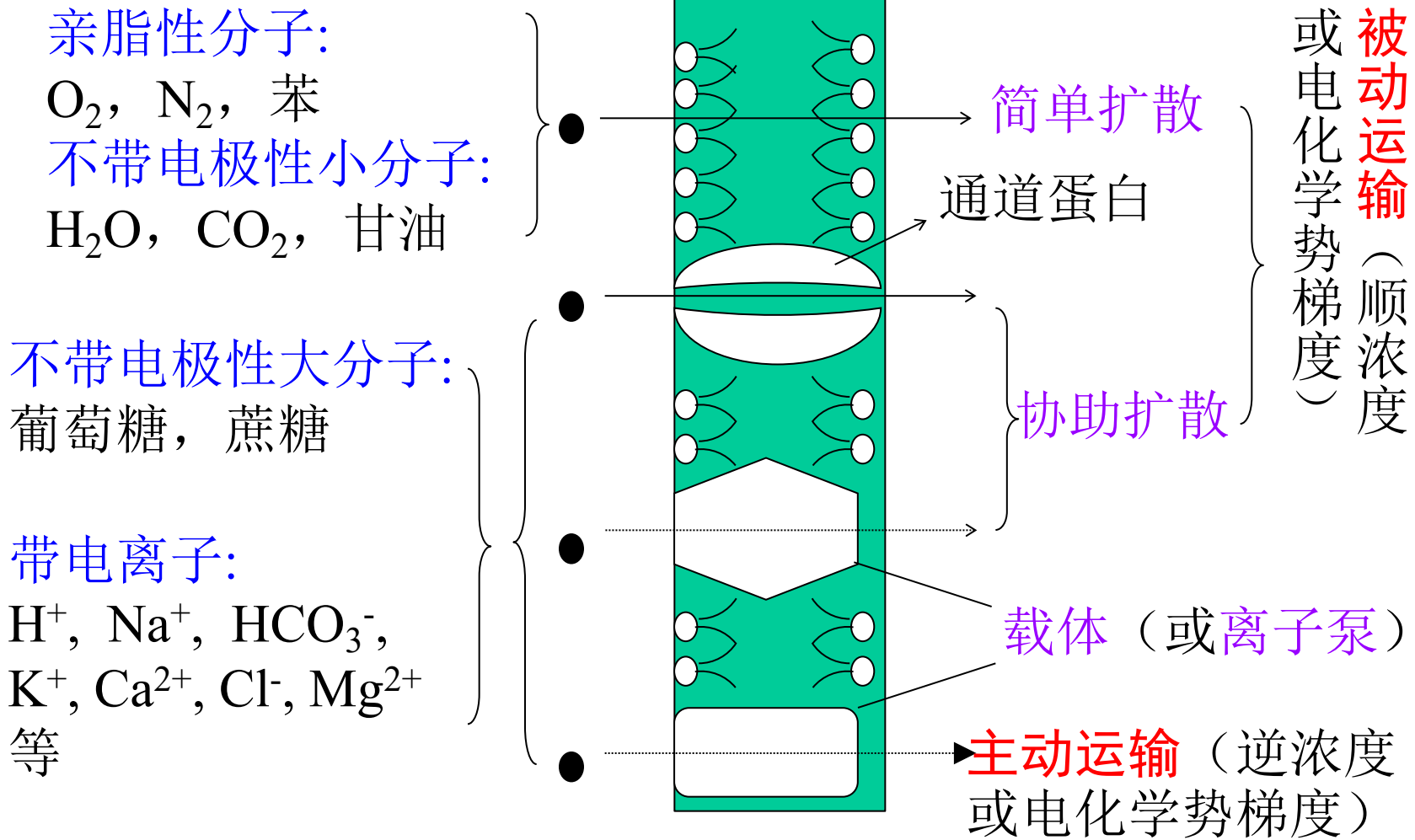
2 电势梯度与离子转移

□ 吸收不带电的溶质

取决于溶质在膜两侧的浓度梯度，后者决定着溶质的化学势。

□ 吸收带电的离子

是由膜两侧的电势梯度和化学势梯度共同决定的，两者合称为电势梯度。



原生质膜离子吸收形式示意图

1. 被动吸收 (passive absorption)

定义：膜外养分**顺**浓度梯度(分子)或电势梯度(离子)、**不需**消耗代谢能量而自发地(即**没有**选择性地)进入原生质膜的过程。

形式：

(1) 简单扩散：如亲脂性分子(O_2 、 N_2)、不带电极性小分子(H_2O 、 CO_2 、甘油)

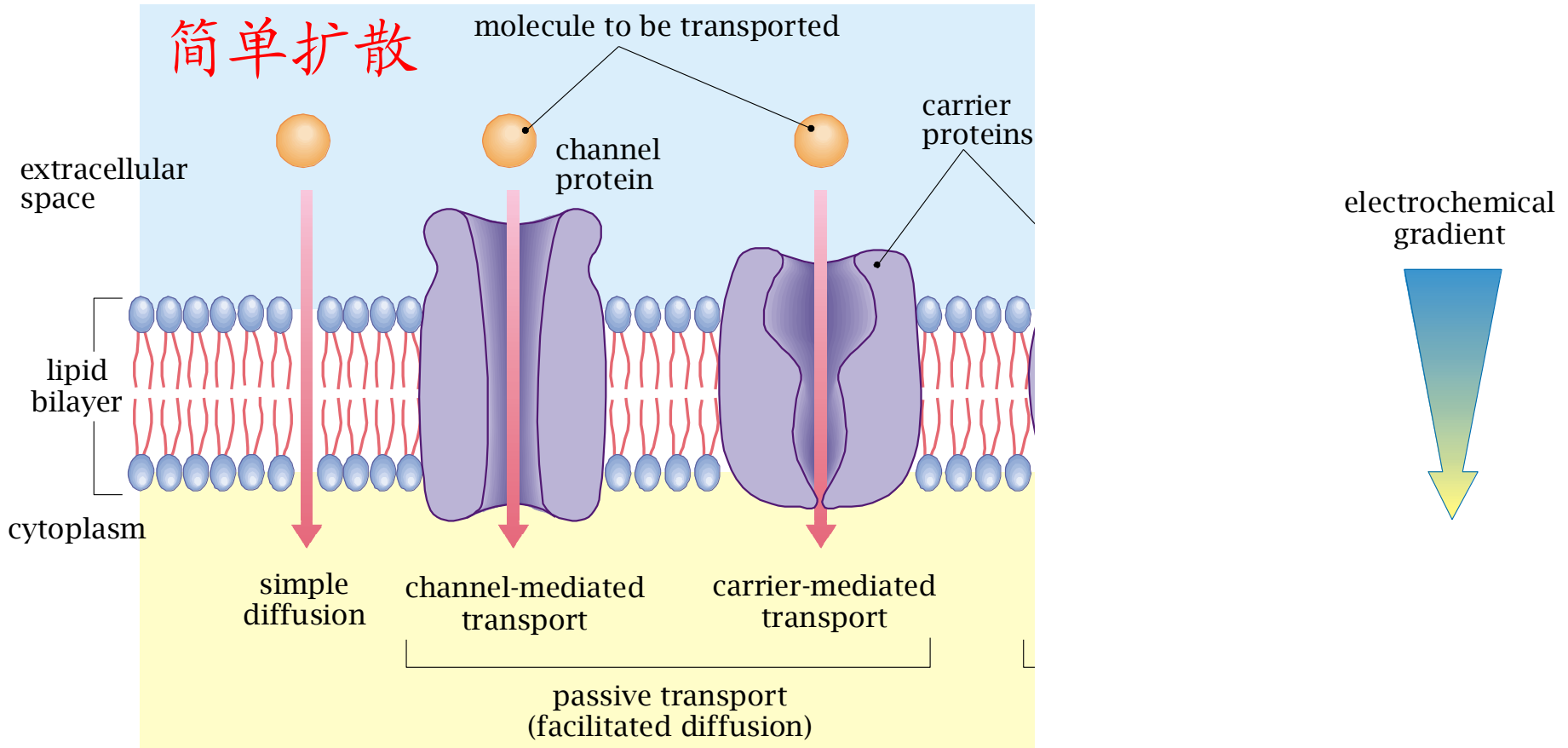
(2) 协助扩散：被动吸收的主要形式。机理如下：

a. **通道蛋白 (channel protein)：**认为贯穿双重磷脂层的蛋白质在一定条件下开启，成为一定类型离子的“通道”。

b. **载体 (Carrier)：**认为运输蛋白在离子的电势作用下，与离子结合并产生构型变化，从而将离子翻转“倒入”膜内。

协助扩散

a. 离子通道 b. 离子载体



养分被动吸收的形式示意图

离子通道

可根据离子通道对离子的选择性、运送离子的方向、通道开放与关闭的调控机理等可将离子通道分为多种类型。如：钾离子通道、内向钾离子通道、电压门控通道

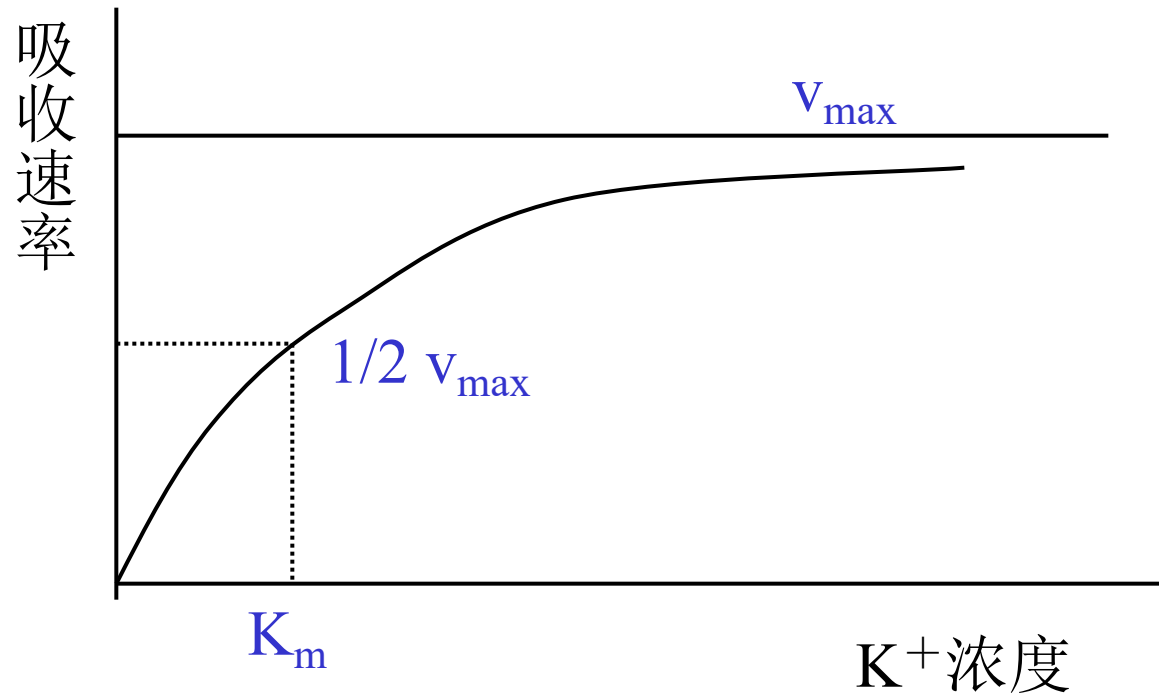
离子载体(载体、传递体、透过酶、运输酶)

两种类型：

- ❖ 顺电化学梯度跨膜运输(被动运输),
- ❖ 即离子泵；可逆电化学梯度跨膜运输(主动运输)。

载体的酶动力学理论 (E. Epstein, 1952)

实验证明：离子的吸收有饱和现象（如图）



大麦根系对 K^+ 的吸收曲线

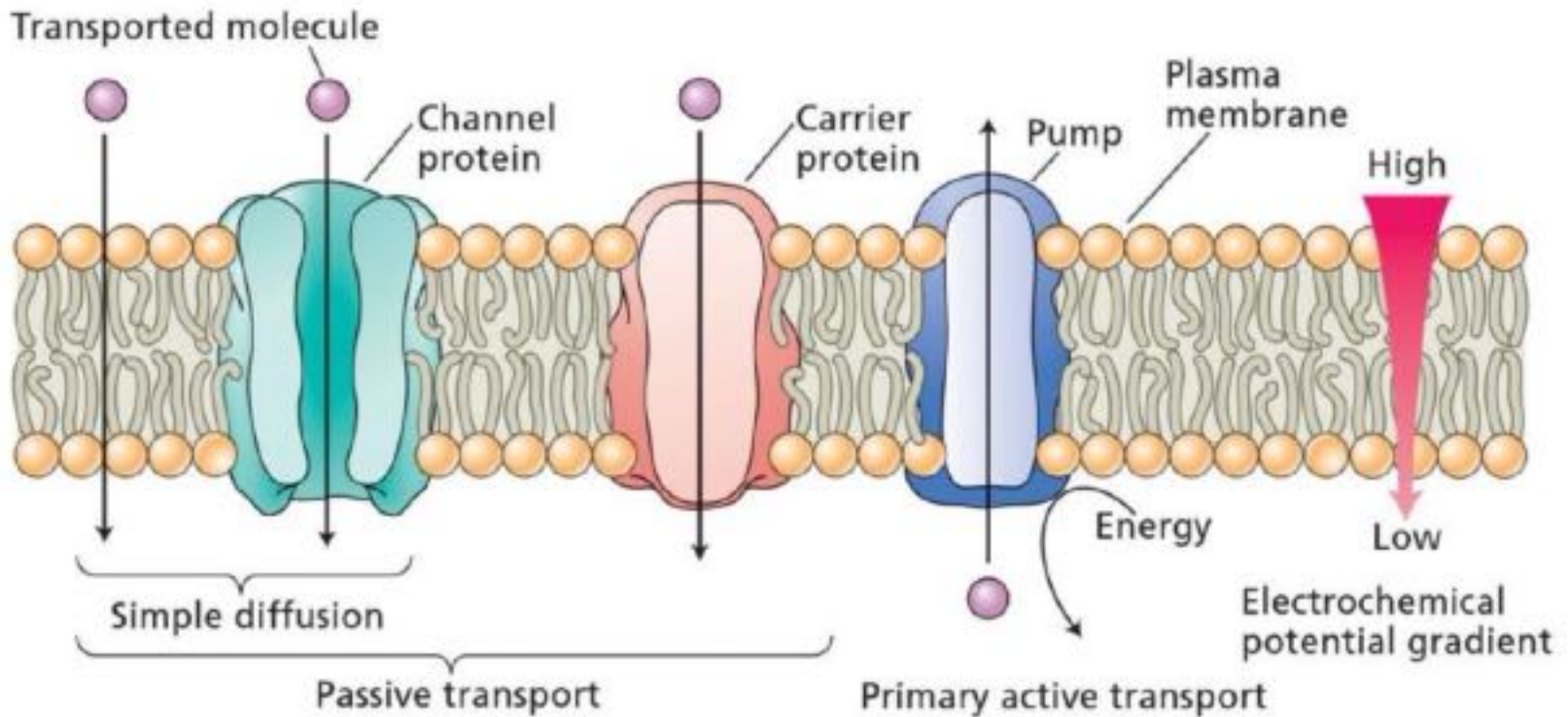
吸收曲线与酶促反应的速度和底物浓度的关系曲线非常相似，于是把：载体—离子比作酶—底物

2. 主动吸收 (active absorption)

定义：膜外养分**逆**浓度梯度 (分子) 或电势梯度 (离子)、**需要**消耗代谢能量、**有**选择性地进入原生质膜内的过程。分两种：

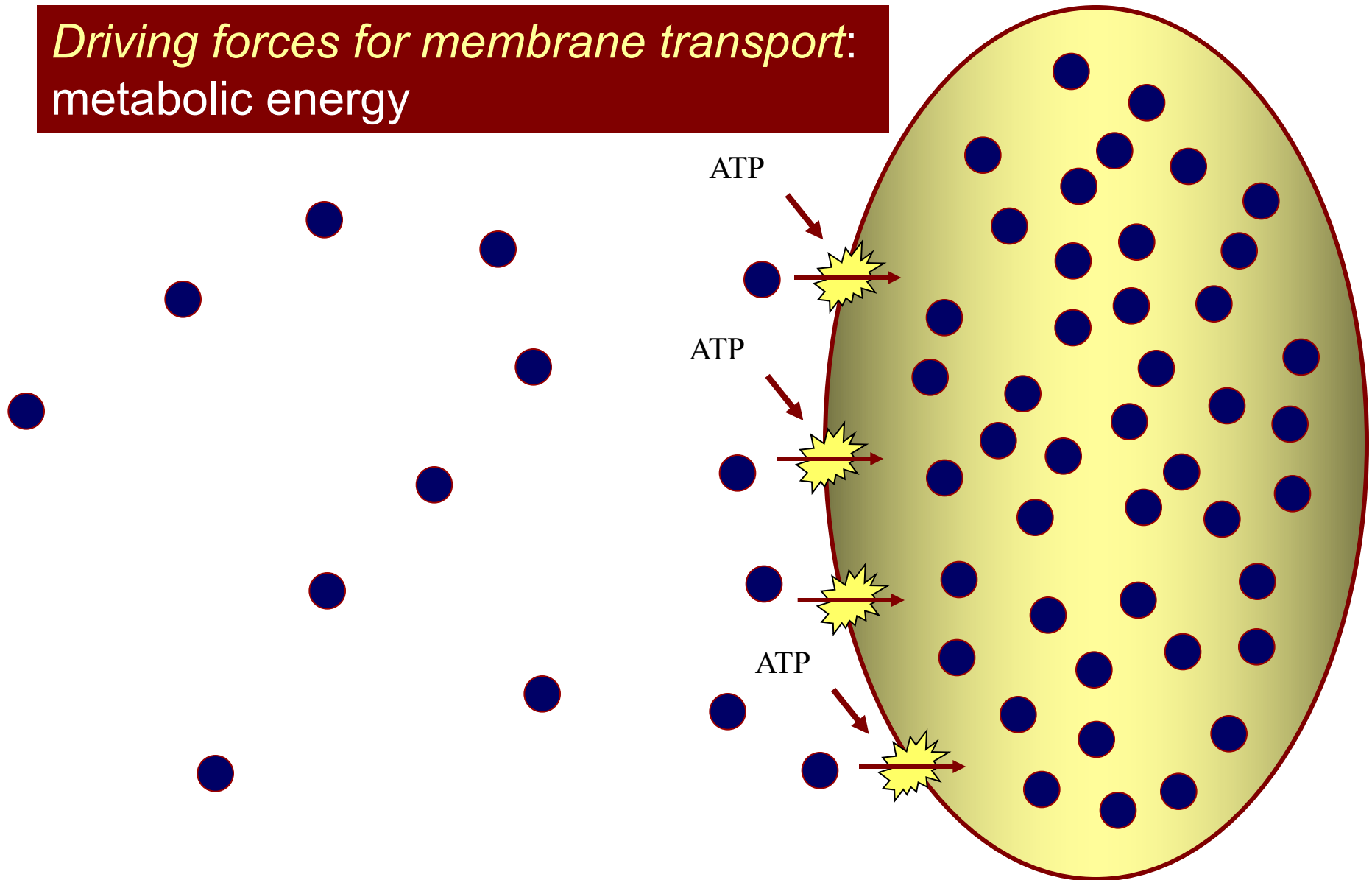
初级主动运输和次级主动运输

- ◇ 初始主动运输：
膜上 H^+ -ATP酶所执行的运输质子的主动运输。



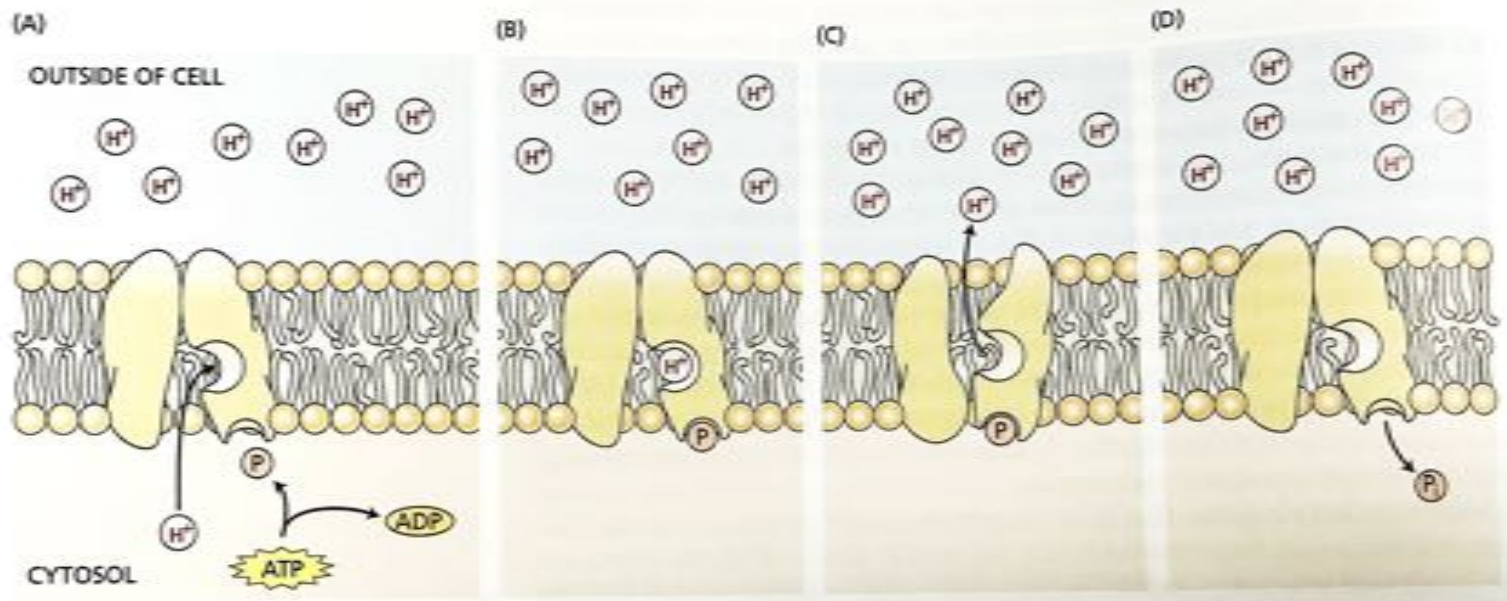
运输动力:

Driving forces for membrane transport:
metabolic energy

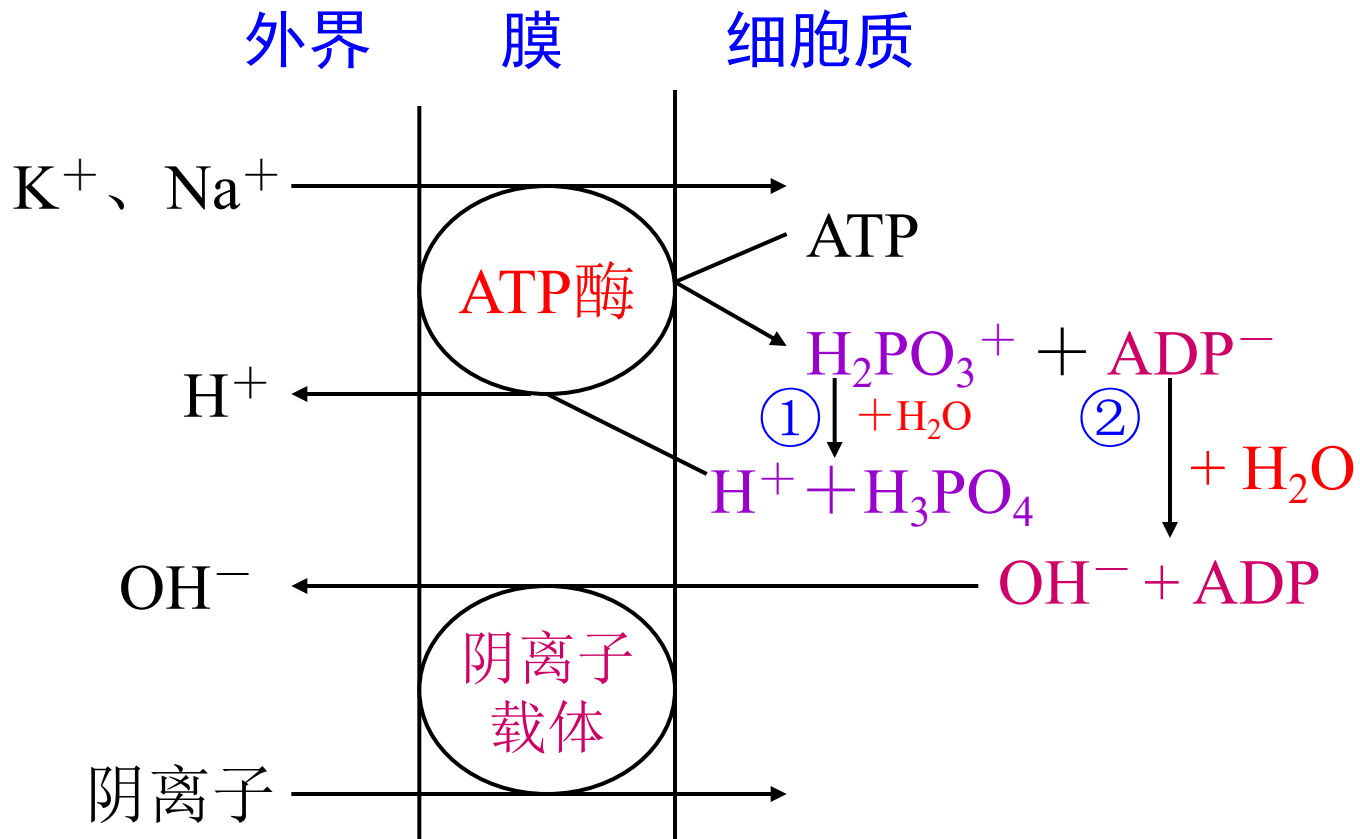


离子泵假说 (Hodges, 1973)

- ① 离子泵 (ion's bump) : 是位于植物细胞原生质膜上的ATP酶, 它能逆电势将某种离子“泵入”细胞内, 同时将另一种离子“泵出”细胞外。



② 离子运输过程



离子泵假说图示

可见：**阳离子**的吸收实质上是 H^+ 的反向运输；

阴离子的吸收实质上是 OH^- 的反向运输

离子泵假说较好地解释了ATP酶活性与阴阳离子吸收的关系，在离子膜运输过程方面（如反向运输）又与现代的化学渗透学说相符合。另外，离子泵假说在能量利用方面与载体理论基本一致，并且指出ATP酶本身可能就是一种载体。

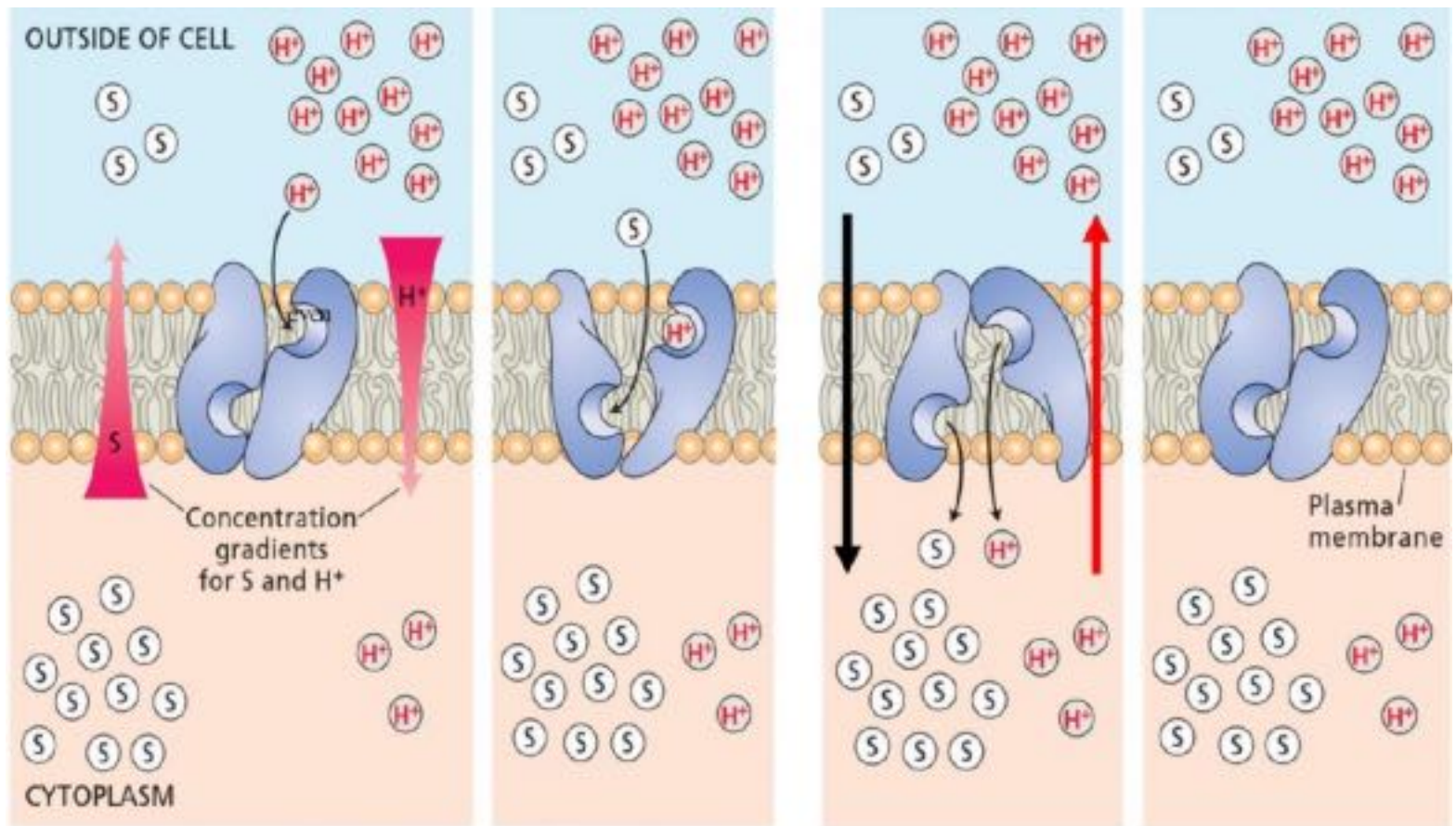
Kurdjian 和 Guern (1989) 发现，在植物细胞原生质膜和液泡膜上均存在ATP酶驱动的H⁺泵（质子泵）。它们的主要功能是调节原生质体的pH，从而驱动对阴阳离子的吸收。

目前发现的离子泵主要分为四种类型：

H⁺-ATP酶； Ca²⁺-ATP酶；
H⁺-焦磷酸酶； ABC型离子泵。

◇次级主动运输（共运输）：

即协同运输，是指两种溶质被同时运输过膜的机制，两者缺一则此过程不会发生。



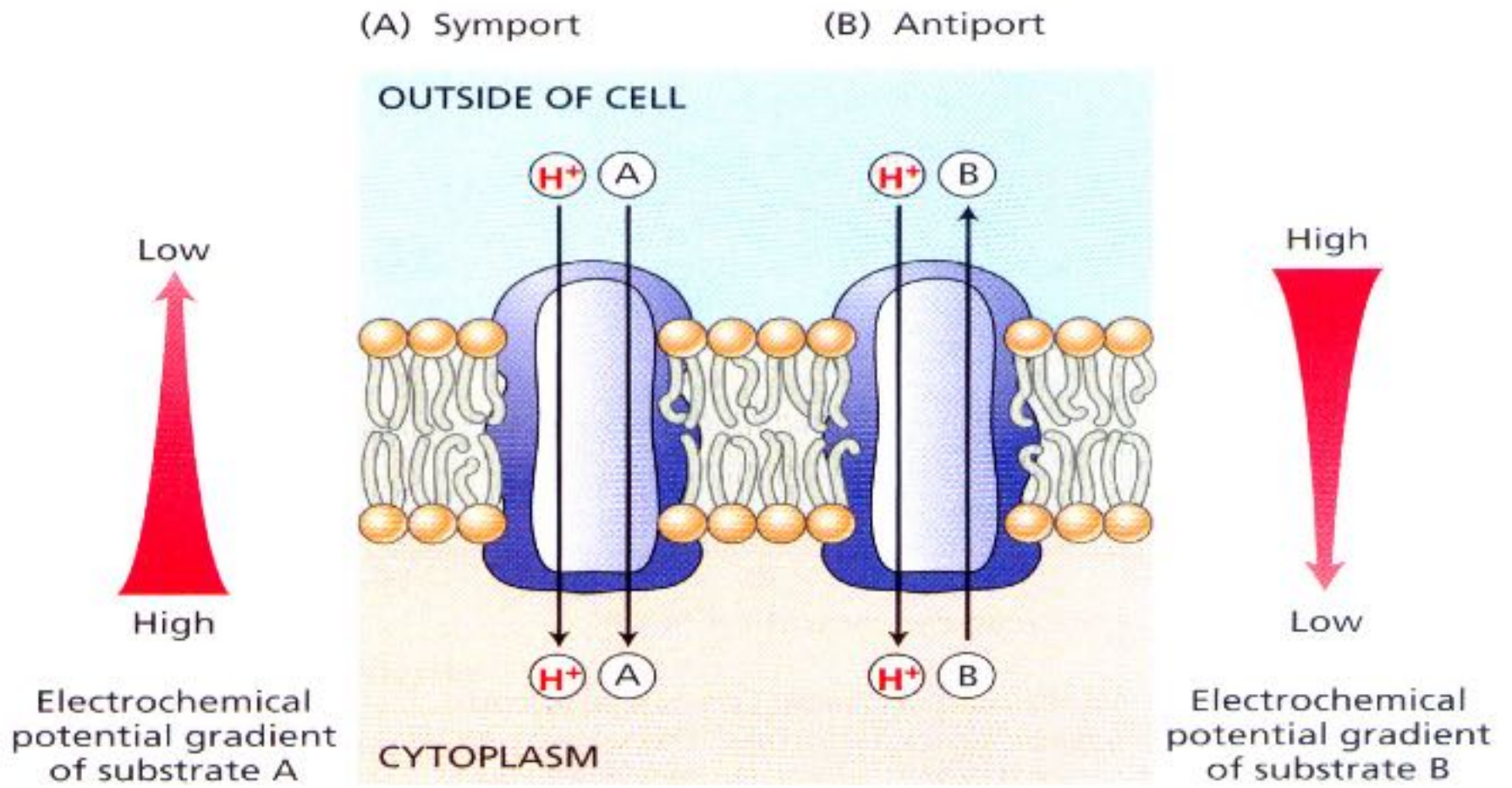
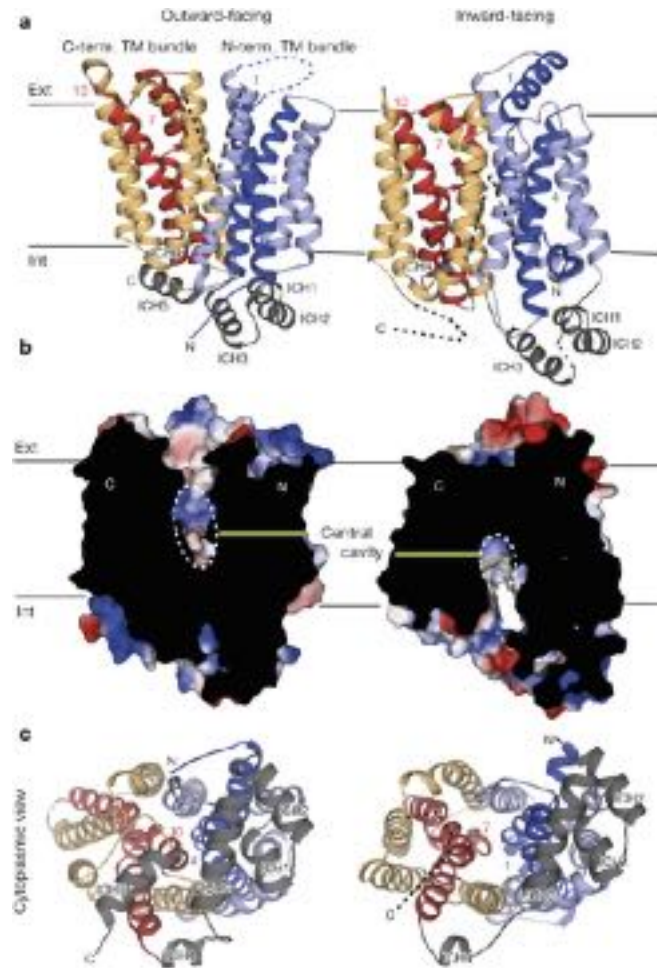
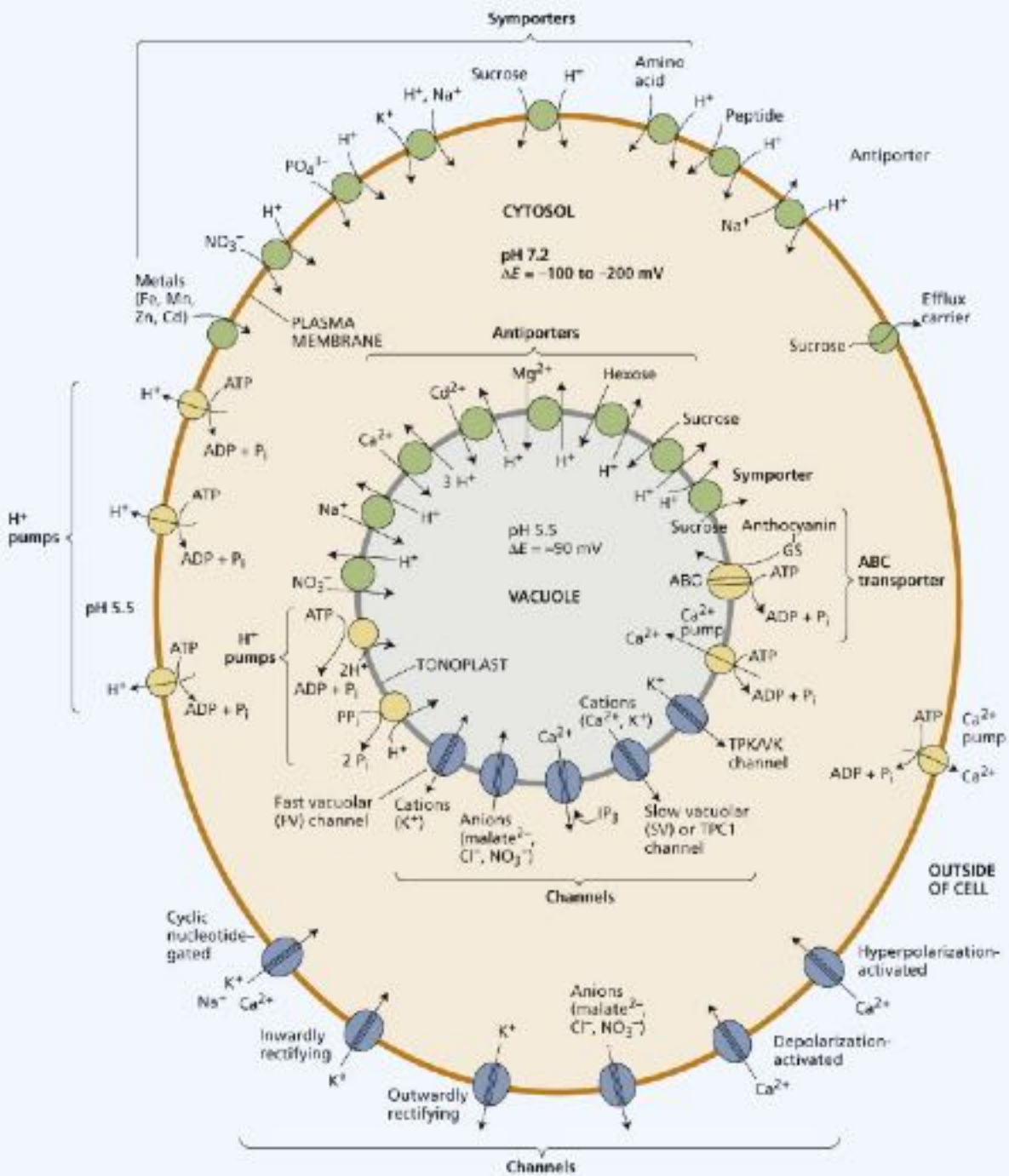


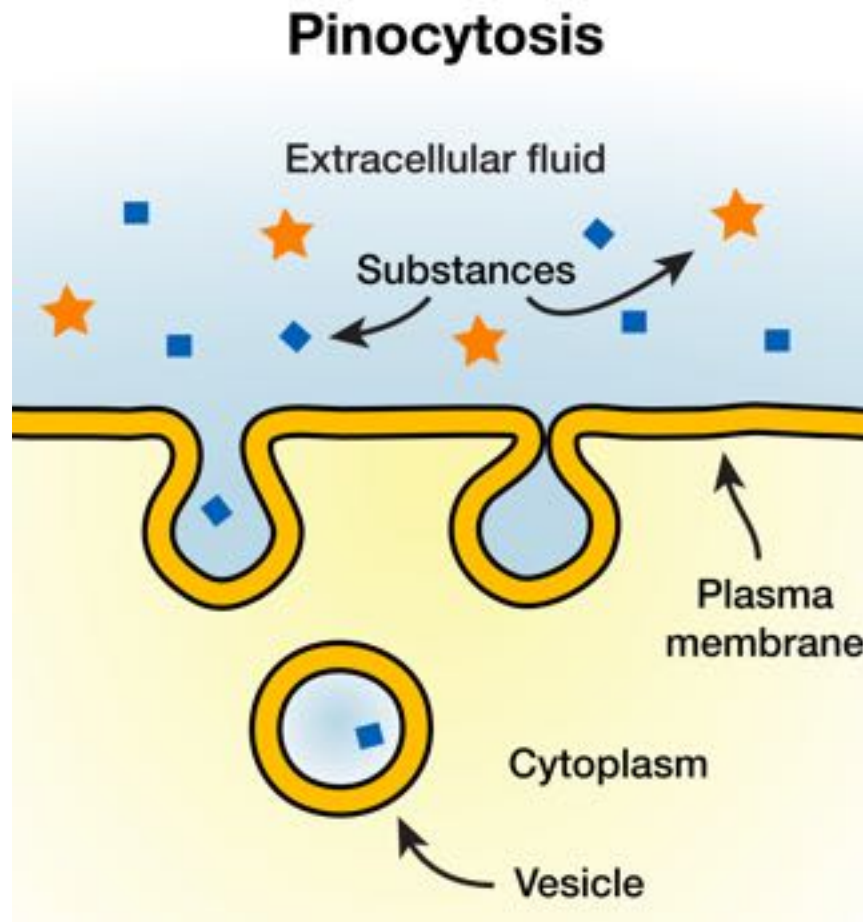
FIGURE 2-4 Two examples of secondary active transport coupled to a primary proton gradient.

次级主动运输的两种类型:同向转运、反向转运



3. 胞饮作用

无选择性，非主要形式。



植物营养与农业生产

优化生产投入

化肥、有机肥

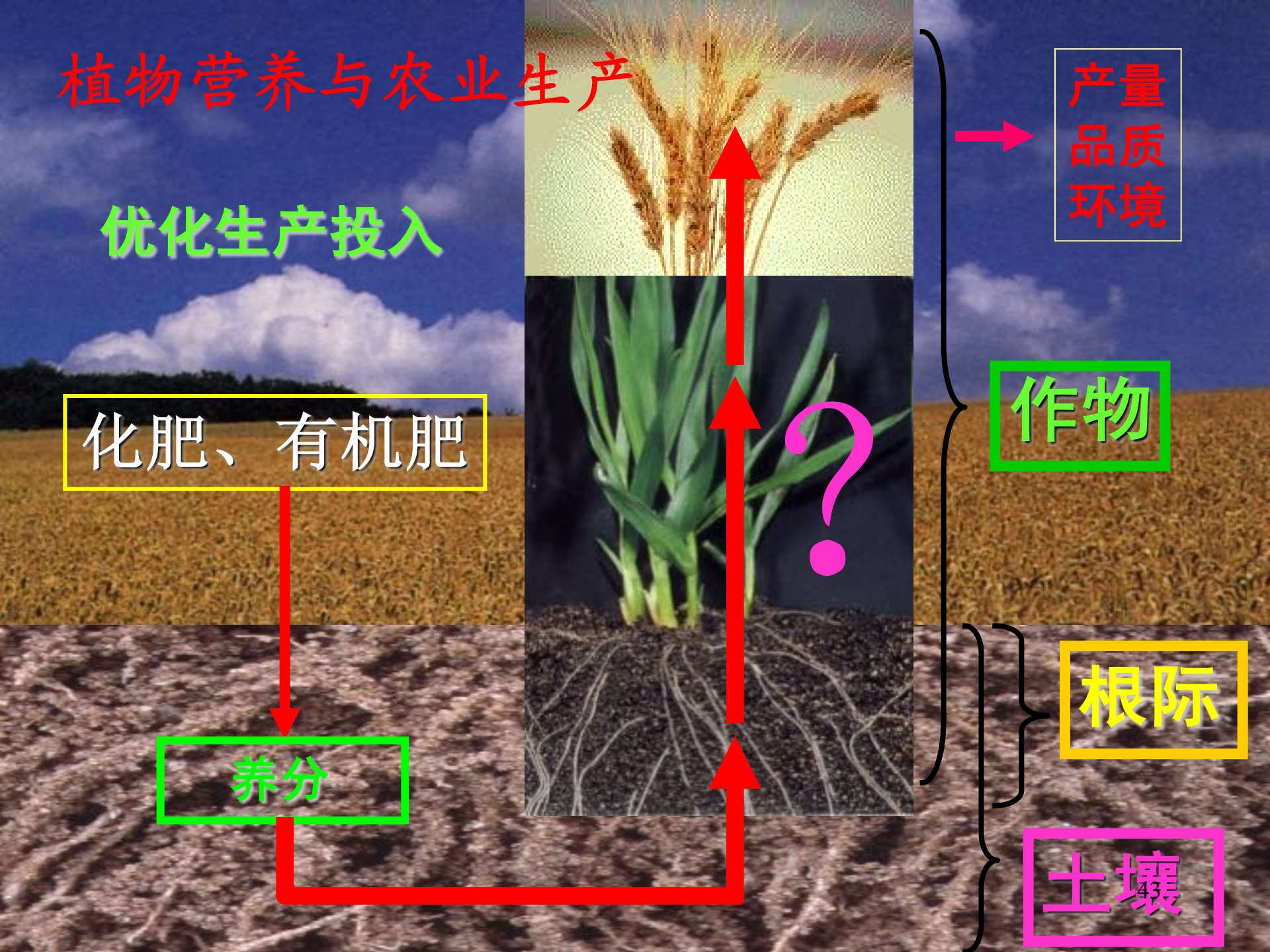
养分

作物

根际

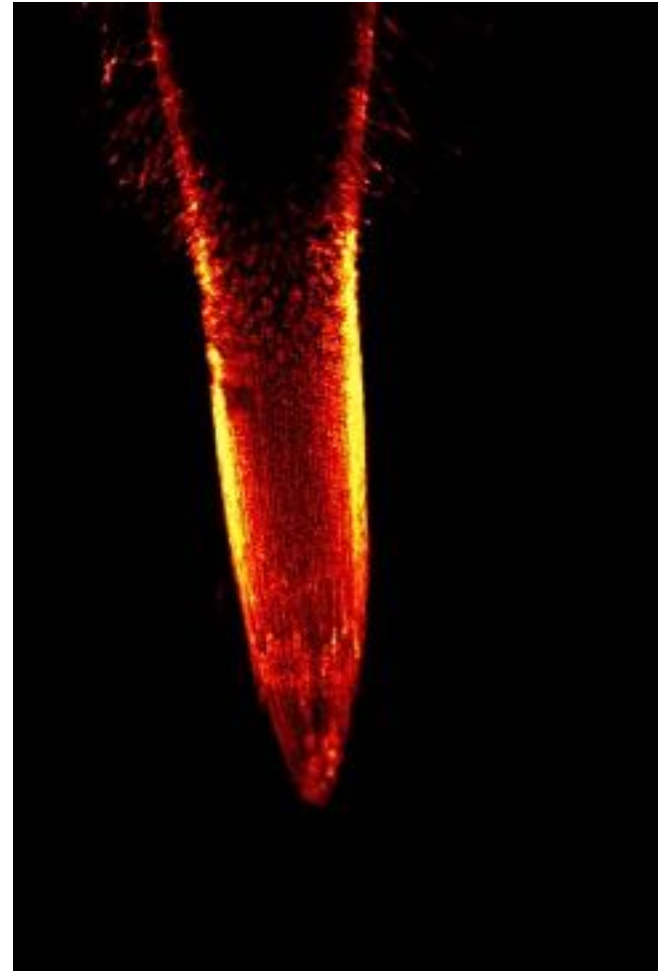
土壤

产量
品质
环境



第三节 根系对营养物质的吸收

Roots are the main structures for nutrient uptake



一、基本概念

植物吸收的营养形式：

离子或无机分子 - - 为主

有机形态的物质 - - 少部分

植物吸收养分的部位：

矿质养分 - - 根为主，叶也可 } 根部吸收

气态养分 - - 叶为主，根也可 } 叶部吸收

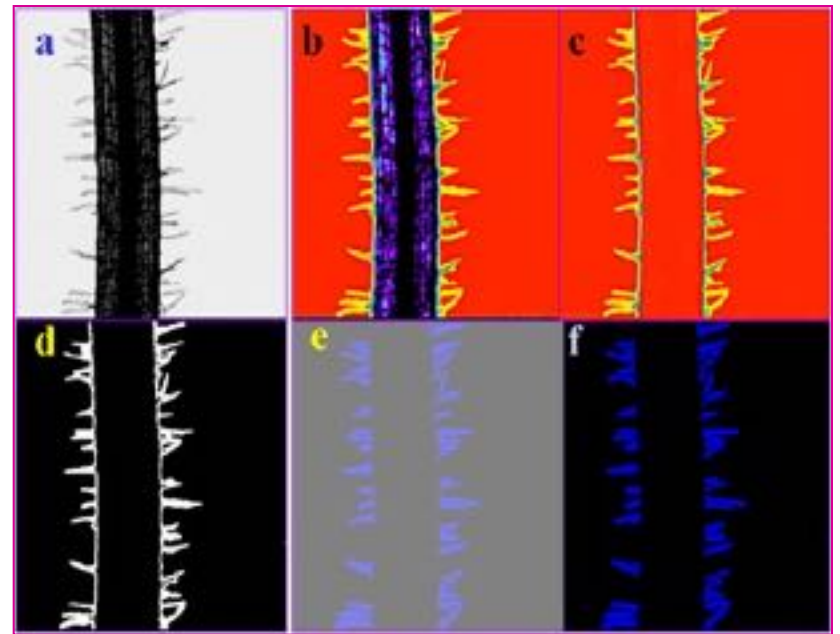
对于一条根：

根毛区：吸收养分的数量比其它区段更多

原因：根毛的存在，使根系的外表面积增加到原来的2~10倍，增强了植物对养分和水分的吸收。



植物的根毛



大豆根系根毛示意图

吸收的含义：

植物的养分吸收——是指养分进入植物体内的过程

泛义的吸收——指养分从外部介质进入植物体中的任何部分

确切的吸收——指养分通过细胞原生质膜进入细胞内的过程

根系对养分吸收的过程包括：

1. 养分向根表面的迁移
2. 养分进入质外体
3. 养分进入共质体

吸收特征

❖ 对矿质元素和水分的相对吸收

1. 两者相关

盐分溶于水才能被吸收，与水流一起进入植物体。根系对盐的吸收又可降低溶液的水势，有利于水分进入根部。

根系吸水增强时矿质元素的吸收也常常增加，但**不一定呈比例**。

2. 两者相互独立

- ◇ 由吸收的机理不同所决定。
- ◇ 根部吸水：蒸腾拉力，被动吸水为主，
吸收盐分：以消耗代谢能量的主动吸收为主，有选择性和饱和效应，需要载体、质子泵等。

➤ 离子的选择吸收

- ◆ 根部吸收的离子数量不与溶液中的离子数量成比例的现象。
- ◇ 根部对离子的选择吸收是以细胞对离子的选择吸收为基础的。
- ◇ 选择吸收与不同载体的数量有关。

➤ 选择吸收的具体表现

◇ 植物对同一溶液中的不同离子的吸收是不一样的。

水稻吸收较多的硅，而以较低速率吸收钙镁。番茄则相反。

◇ 植物对同一种盐的正负离子的吸收不同。

生理酸性盐

生理碱性盐

生理中性盐

▽ 生理酸性盐 (physiologically acid salt) :

根系对同一盐的阳离子吸收多于对阴离子的吸收，在交换吸附时有较多的 H^+ 从根表面进入土壤溶液，从而使土壤酸化。如 $(NH_4)_2SO_4$ 等绝大多数铵盐。

▽ 生理碱性盐 (physiologically alkaline salt)

根系对同一盐的阴离子吸收多于对阳离子的吸收，在交换吸附时有较多的 OH^- 和 HCO_3^- 从根表面进入土壤溶液，同时也有阳离子的积累，从而使土壤碱化。 $NaNO_3$, $Ca(NO_3)_2$

▽ **生理中性盐 (physiologically neutral salt) :**
根系对同一盐的正负离子的吸收速率基本相同, 土壤溶液的酸碱性不发生变化。
如: NH_4NO_3 。

施肥时应注意肥料类型的合理搭配、根据土壤特性选择肥料类型。

➤ 单盐毒害和离子对抗

◆ 单盐溶液：

只含有一种盐分(即只有一种金属离子)的溶液。

◆ 单盐毒害 (toxicity of single salt)：

若将植物培养在单盐溶液中，植物不久就会呈现不正常状态，最后死亡的现象。

能导致单盐毒害的盐分中，阳离子的毒害作用明显，而阴离子的毒害作用不明显。

◆ **离子对抗 (ion antagonism) :**

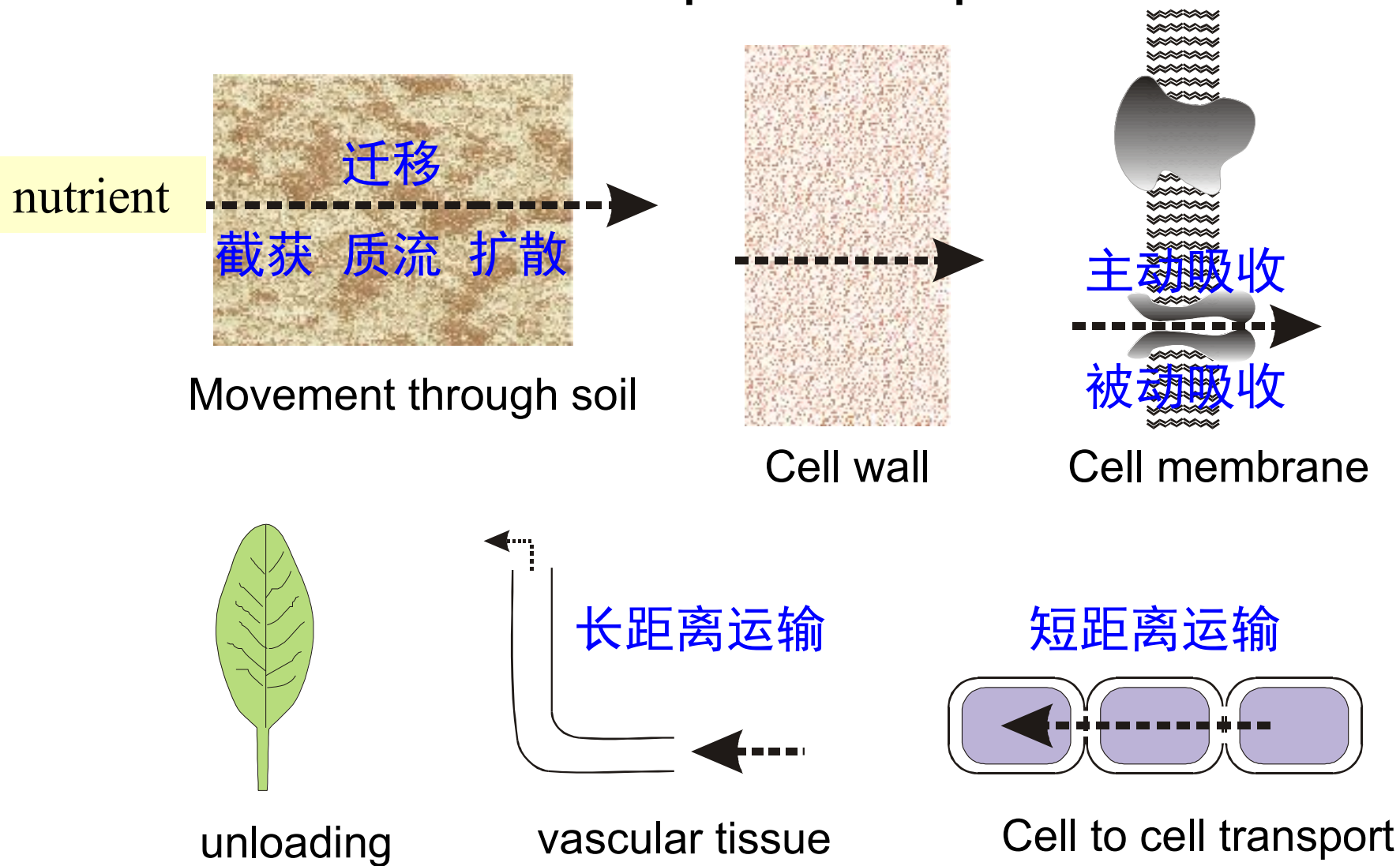
在单盐溶液中加入少量含有其它金属离子的盐类，单盐毒害现象会减弱或消除。

◆ **平衡溶液 (balanced solution) :**

选择几种植物必需矿质元素的盐分，按一定浓度与比例配制成混合溶液，植物便可以生长良好。这种对植物生长无毒害作用的溶液称为平衡溶液。

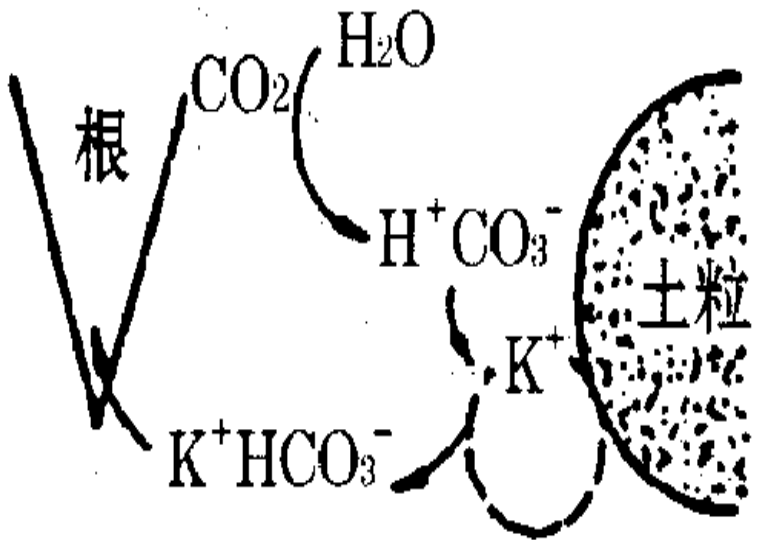
◇ 土壤溶液一般是平衡溶液。

二、根部对溶液中矿质元素的吸收过程

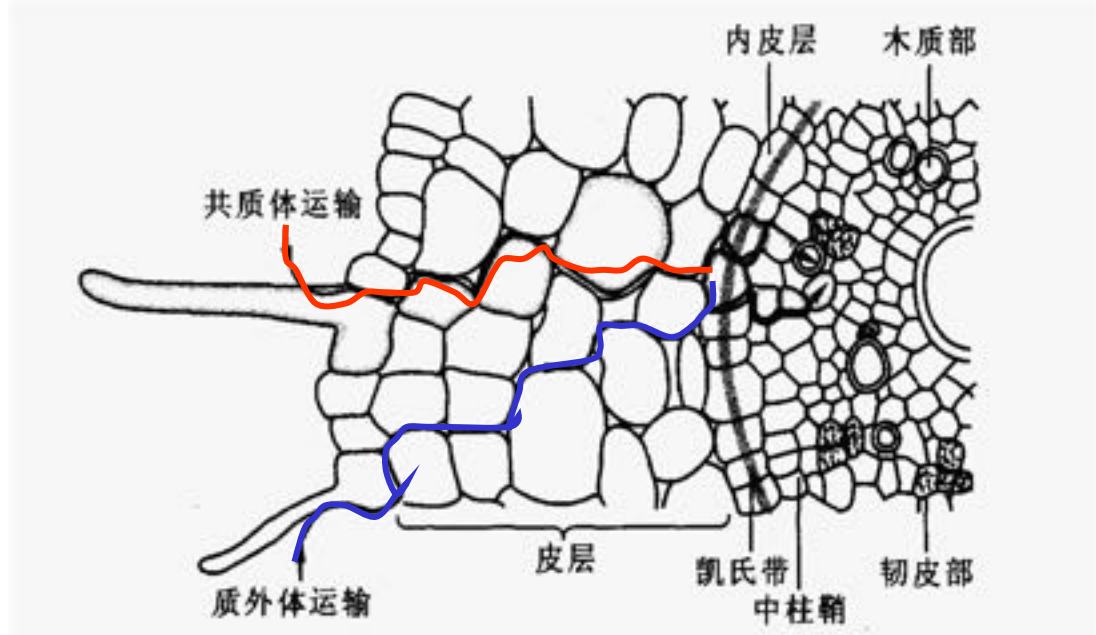


二、根部对溶液中矿质元素的吸收过程

- 1) 离子吸附在根部细胞表面；
- 2) 离子进入根部内部。



直接交换和土壤溶液交换



根毛区吸收的离子经共质体和质外体到达输导组织

研究：

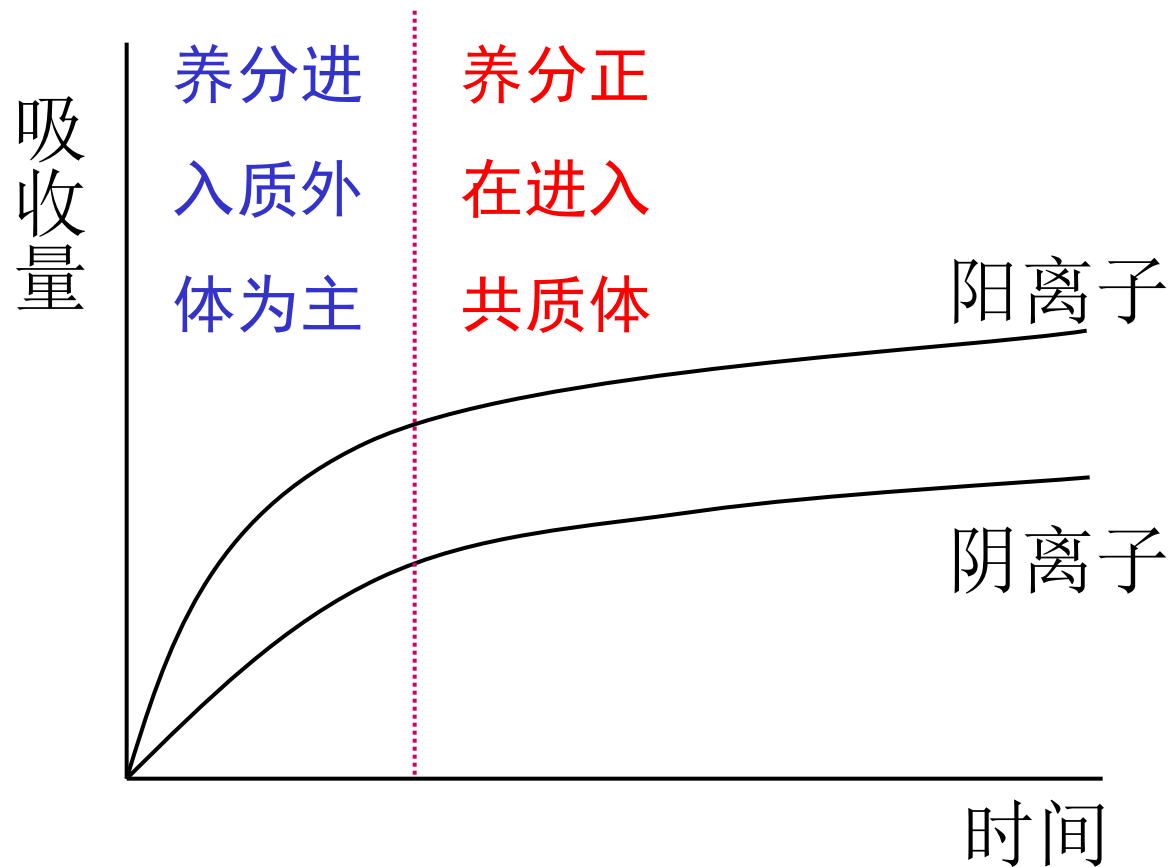


水培实验装置示意图



甜瓜吸收试验

发现：开始时，养分进入根系的速度较快，过一段时间后逐渐减慢，最后稳定在一速度。



(A) 养分进入质外体

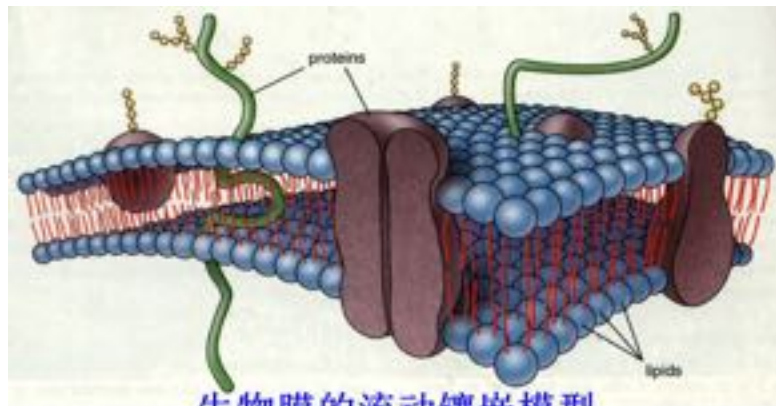
由于质外体与外界相通，养分离子能以质流、扩散或静电吸引的方式自由进入

(B) 养分进入共质体

养分需要通过原生质膜才能进入共质体

原生质膜的特点：具有选择透性的生物半透膜

原生质膜的结构：“流动镶嵌模型”



生物膜的流动镶嵌模型

外界条件对根部吸收矿物质的影响

外界条件对吸收的影响表现在：影响主动吸收、交换吸附、土壤矿质元素的供应(数量或状态)、根系吸收面积。

1 土壤温度

2 土壤通气

3 土壤溶液浓度

4 土壤pH值

5 土壤水分

6 土壤对离子的吸附能力

7 土壤微生物

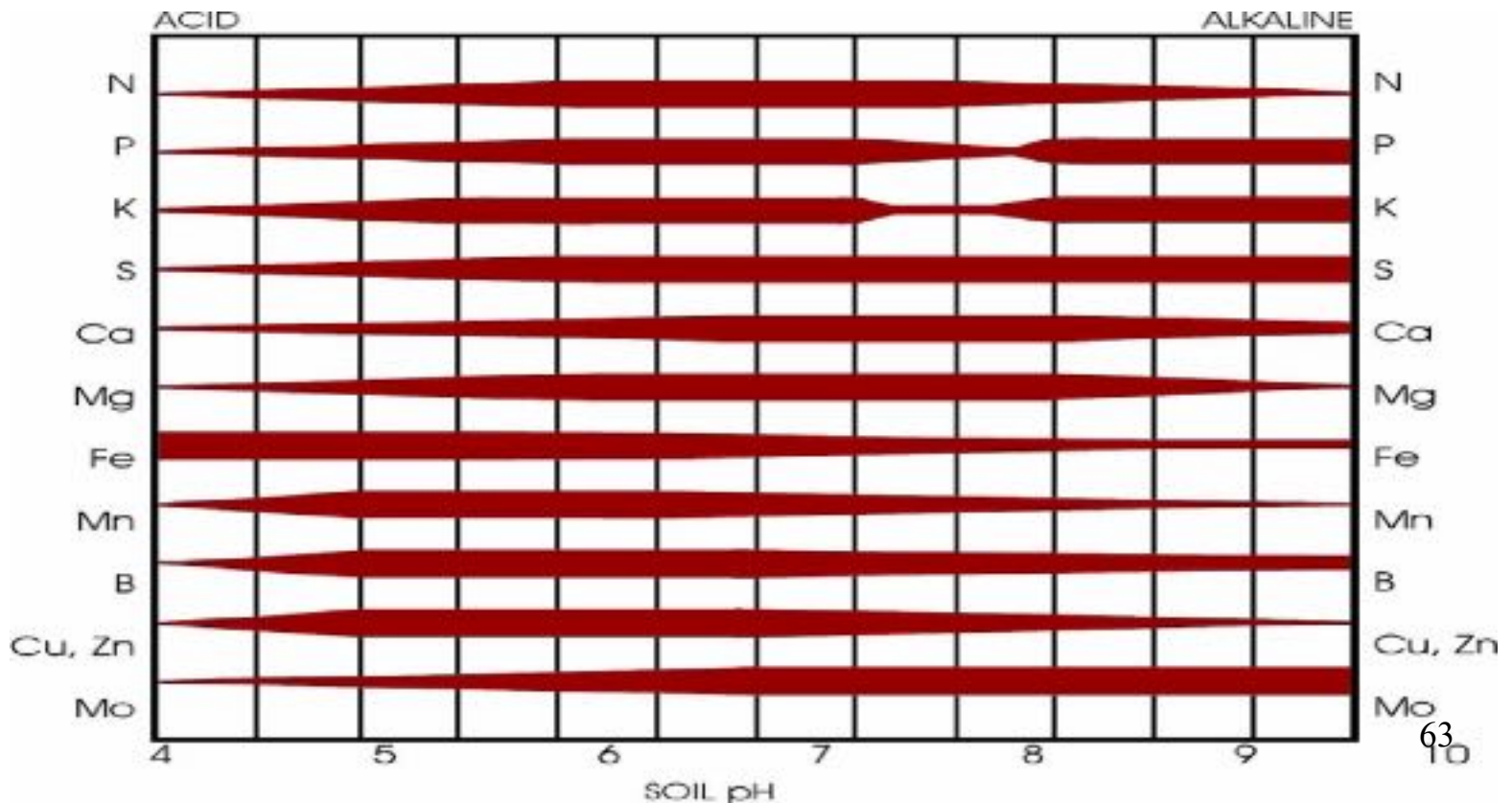
8 地上部分的生长状况

9 离子间的相互作用

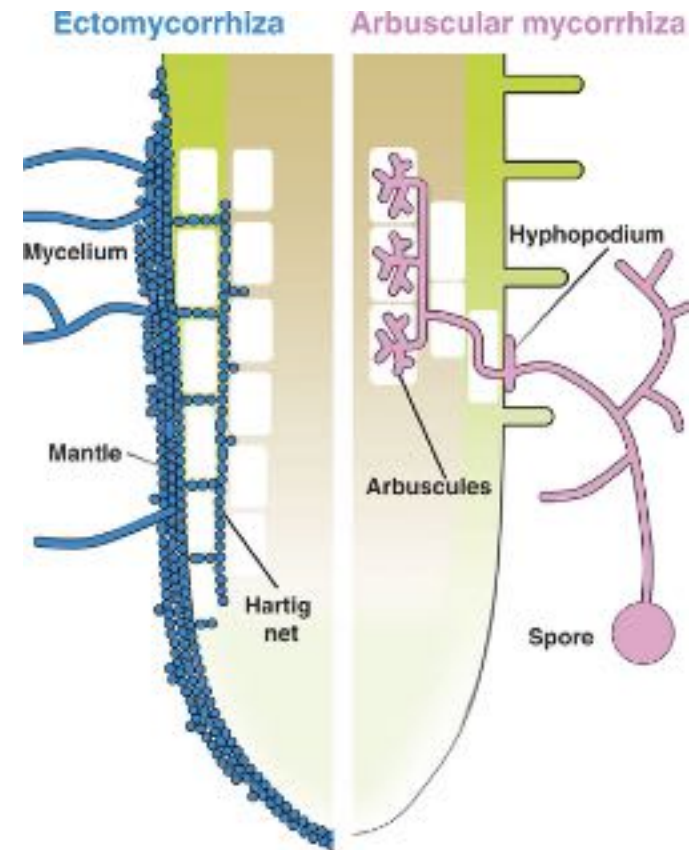
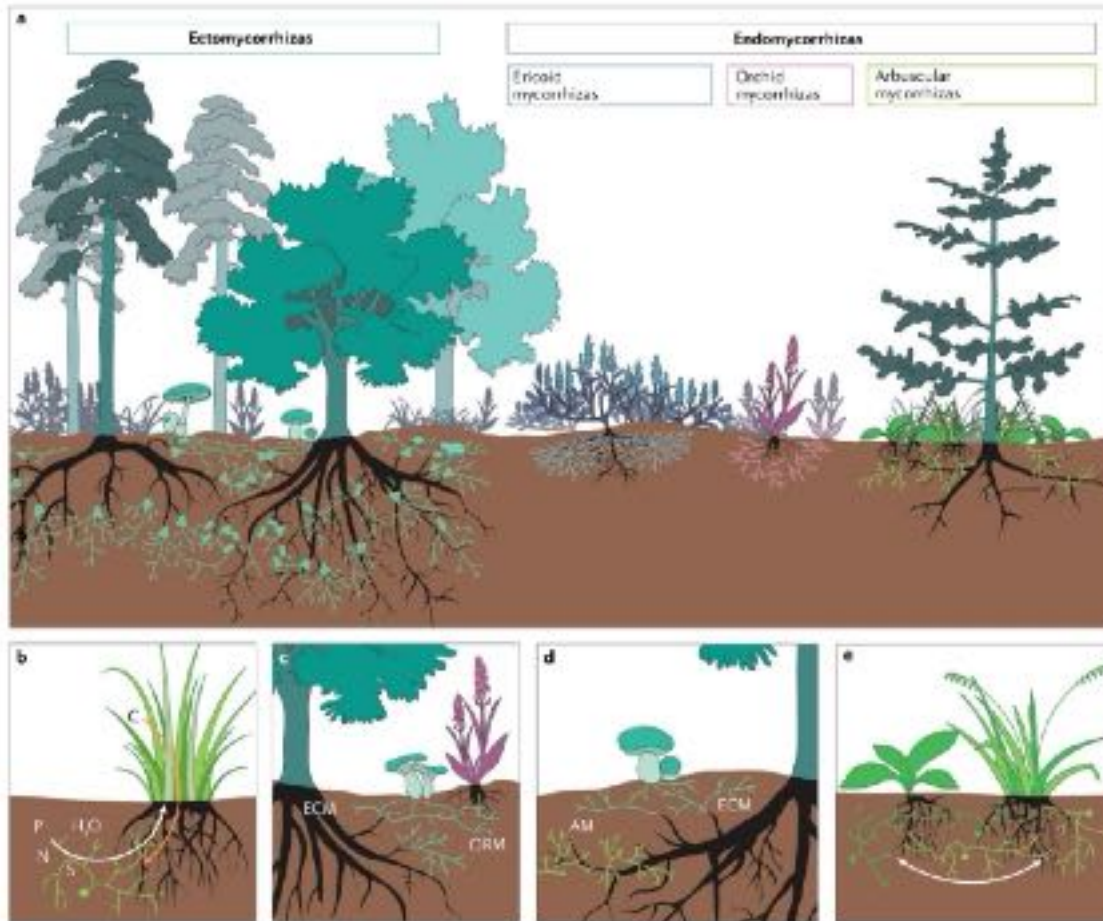
影响根部吸收矿物质外界因素举例

- 1) **温度**：过低、过高都不利。如温度过低，代谢弱，能量不足，主动吸收慢；胞质粘性增大，离子进入困难。其中以对钾和硅的吸收影响最大。
- 2) **通气状况**：影响呼吸作用。
- 3) **溶液浓度**：过低、过高都不利。

4) pH值：一般作物生育最适的pH值是6-7。在土壤溶液碱性的反应加强时，Fe、Ca、Mg、Zn呈不溶解状态，能被植物利用的量极少。在酸性环境中P、K、Ca、Mg等溶解，但植物来不及吸收易被雨水淋失，易缺乏。而Fe、Al、Mn的溶解度加大，植物受害。



5) 通力合作：菌根共生，各取所需



Review Article | [Published: 21 July 2020](#)

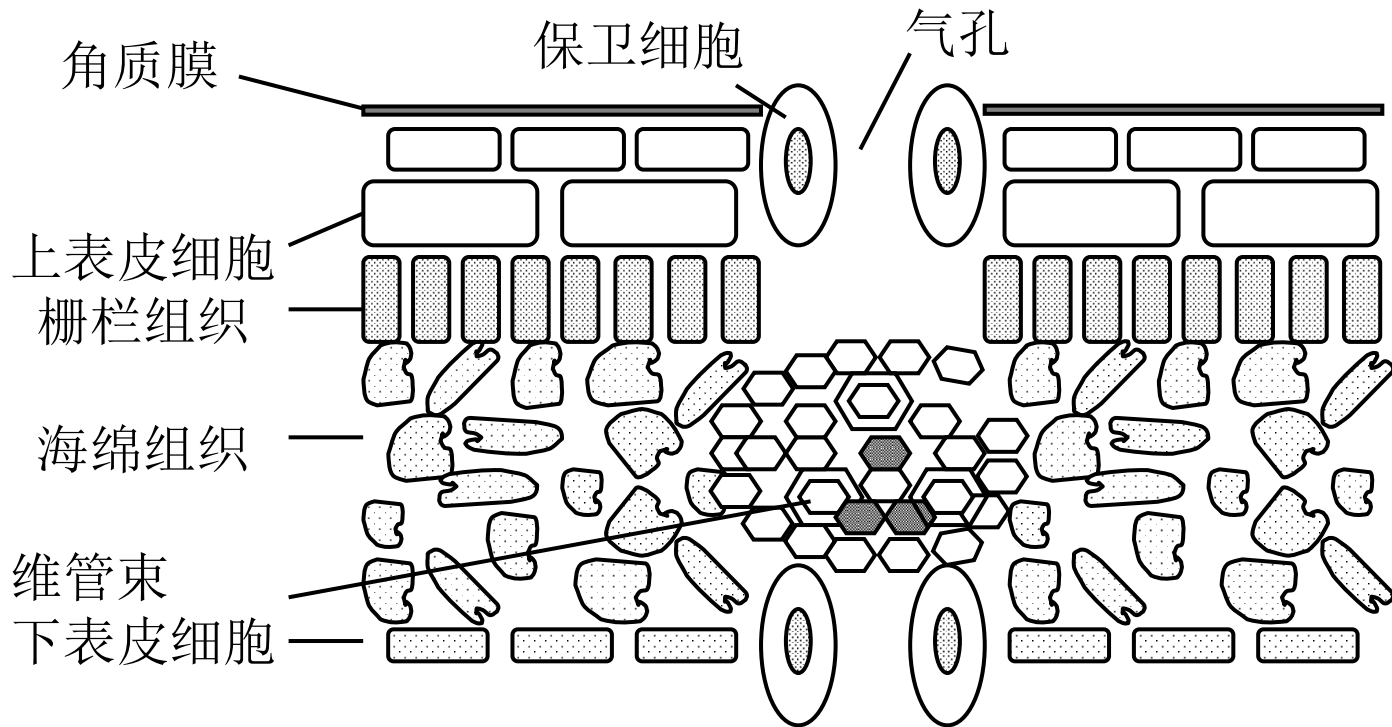
Unique and common traits in mycorrhizal symbioses

[Andrea Genre](#), [Luisa Lanfranco](#), [Silvia Perotto](#) & [Paola Bonfante](#)

[Nature Reviews Microbiology](#) **18**, 649–660 (2020) | [Cite this article](#)

第四节 植物叶部对养分的吸收

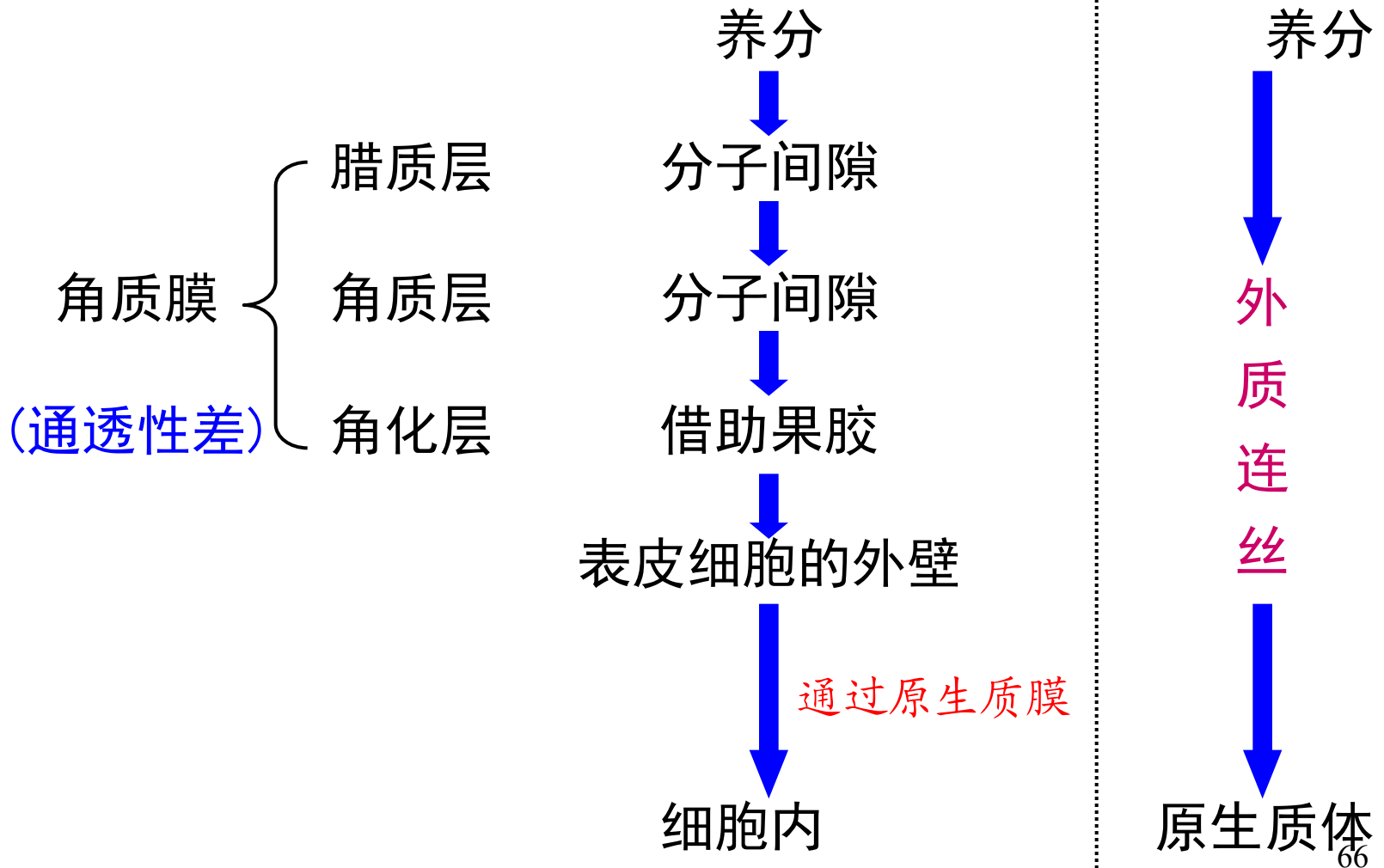
叶部营养 (或根外营养) —— 植物通过叶部或非根系部分吸收养分来营养自己的现象



叶片的结构示意图

一、叶部吸收养分的途径

(一) 表皮细胞途径



(二) 气孔途径

1. 气态养分 (如 CO_2 、 SO_2)进入的必经之路

地上部供给 SO_2 或根系供给 SO_4^{2-}

烟草干物质产量及含硫量

处 理	干重 (mg/ 株)		含硫量 (S mg/ 株)	
	叶	根	叶	根
不供硫	0.8	0.4	1.5	1.9
叶片供 SO_2	2.0	0.6	11.4	1.9
根部供 SO_4^{2-}	2.0	0.6	7.4	4.9

2. 一些离子态养分也可通过扩散进入，然后被比邻气孔的叶肉细胞吸收

二、叶部吸收养分的机理

1. 被动吸收
2. 主动吸收

三、叶部营养的特点

1. 叶部营养具有较高的吸收转化速率，能及时满足植物对养分的需求——用于及时防治某些缺素症或补救因不良气候条件或根部受损而造成的营养不良
2. 叶部营养直接促进植物体内的代谢作用，如直接影响一些酶的活性——用于调节某些生理过程，如一些植物开花时喷施硼肥，可以防止“花而不实”

3. 叶部喷施可以防止养分在土壤中固定

问题：叶部营养可否代替根部营养？

叶面施肥的局限性：叶面施肥的局限性在于**肥效短暂**，每次施用养分**总量有限**，又易从疏水表面流失或被雨水淋洗；有些养分元素（如钙）从叶片的吸收部位向植物其它部位**转移相当困难**，喷施的效果不一定好。

因此，植物的根外营养不能完全代替根部营养，仅是一种**辅助的施肥方式**，适于解决一些特殊的植物营养问题。

对于**微量元素**，是常用的一种施用手段

对于**大量元素**，只能作为根际营养的补充

四、叶部营养的应用条件（影响因素）

1. 叶片结构（作物种类）

- (1) 叶片类型 双子叶：叶面积大，角质膜薄，易吸收
- (2) 叶的年龄：幼叶比老叶吸收能力强
- (3) 叶的正反面：叶背面比叶表面吸收效果好

2. 溶液的组成

如氮肥：尿素>硝酸盐>铵盐

钾肥：氯化钾>硝酸钾>磷酸二氢钾

第五节 养分在植物体内的运输和分配

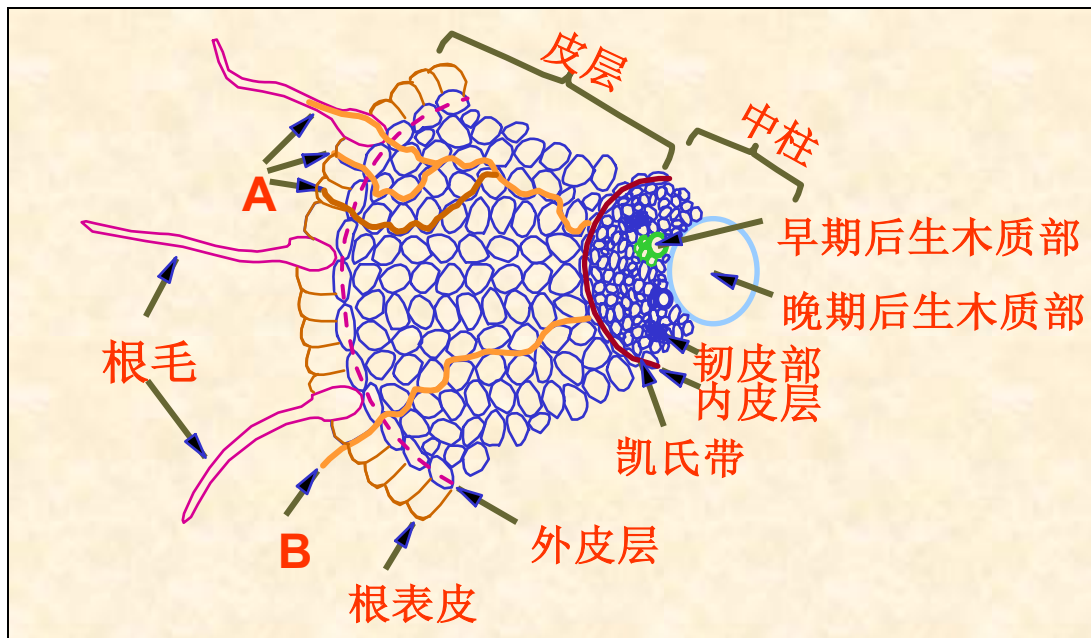
吸收了的养分的去向：

1. 在原细胞被同化，参与代谢或物质形成，或积累在液泡中成为贮存物质
2. 转移到根部相邻的细胞
3. 通过输导组织转移到地上部各器官
4. 随分泌物一道排回介质中

A 养分的短距离运输

含义：也称横向运输，是指介质中的养分沿根表皮、皮层、内皮层到达中柱(导管)的迁移过程。由于其迁移距离短，故称为短距离运输。

一、养分的运输途径



离子短距离运输的质外体(A)和共质体(B)示意图

二、养分进入木质部

是指养分从**中柱薄壁细胞**向**木质部导管**的转移过程。实际上是离子自**共质体**向**质外体**的过渡过程。

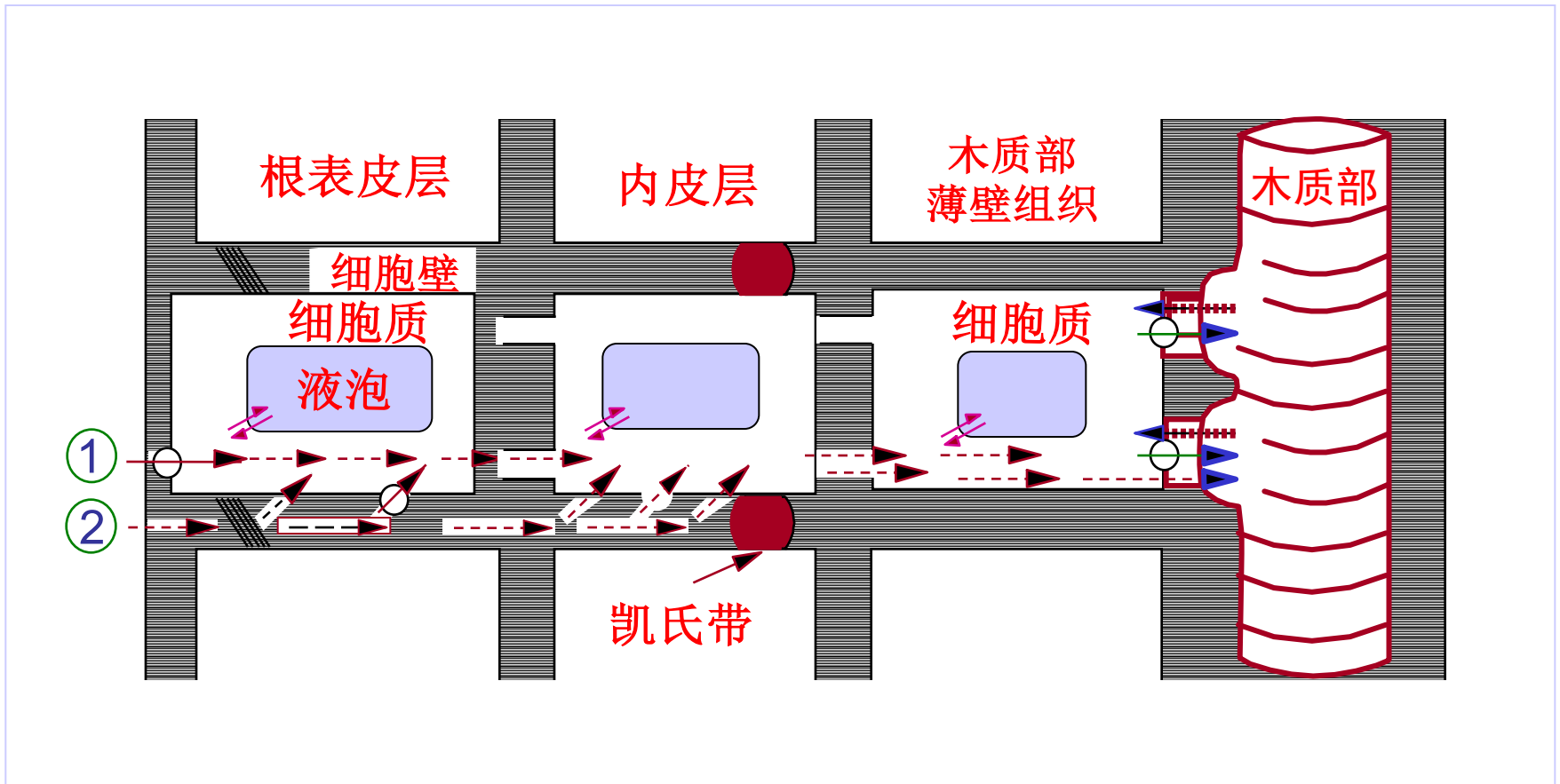
(一) 养分进入机理

早期认为是被动过程——**渗漏假说**：认为共质体中的离子跨越皮层组织，穿过内皮层细胞后渗漏进入木质部导管。

后来证明是主动过程——**双泵模型**：认为离子进入木质部导管需经两次泵的作用：

第一次是将离子由介质或自由空间主动泵入细胞膜内，**进入共质体**；

第二次是将离子由木质部薄壁细胞主动泵入木质部导管，**进入质外体**。



根部离子短距离运输进入木质部导管的双泵模型

①共质体 ②质外体

养分从介质到达木质部导管至少通过 2 次原生质膜

B 养分的长距离运输

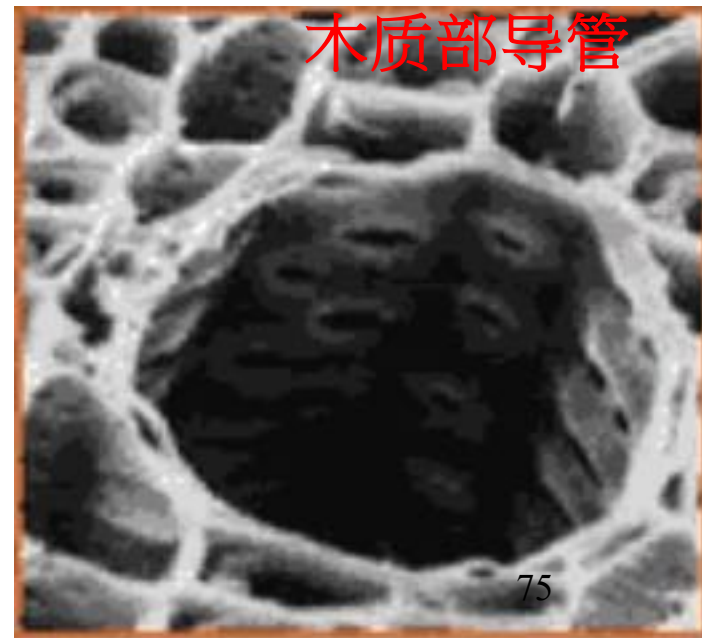
含义：也称**纵向运输**，是指养分沿木质部导管向上，或沿韧皮部筛管向上或向下移动的过程。由于养分迁移距离较长，故称为**长距离运输**。

一、木质部运输

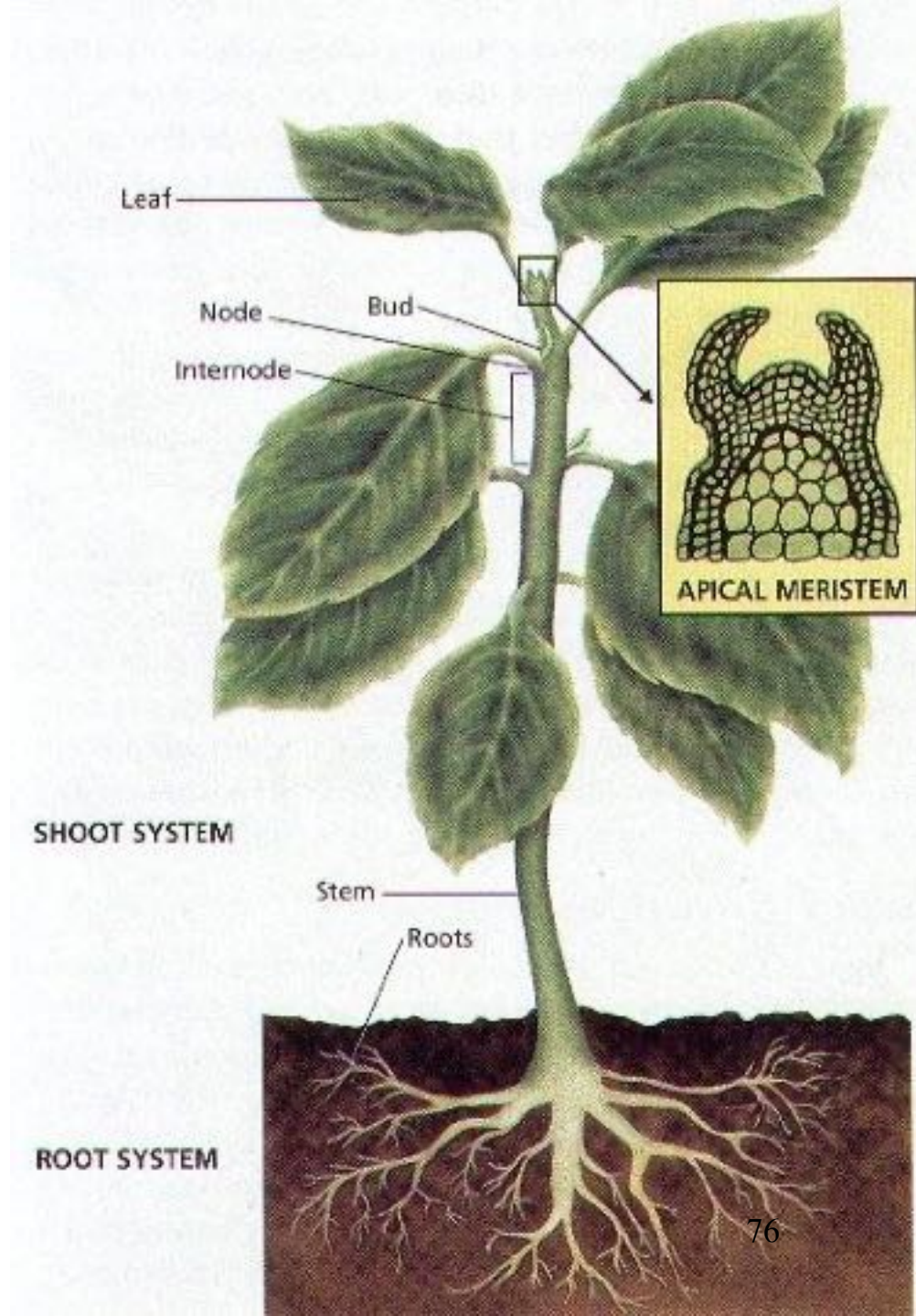
(一) 动力和方向

1. 动力：

蒸腾作用——起主导作用



- 木质部汁液的移动是蒸腾作用驱动的结果。
- 蒸腾对木质部养分运输作用的大小取决于植物生育阶段、昼夜时间、离子种类和离子浓度等因素。



2. 方向：单向，自根部向地上部运输

目的地：叶子、果实和种子

养分进入叶片的过程称为“卸” (unloading)



二、韧皮部运输（自学）

C 矿物质运输的形式

金属离子: 以离子状态运输

(P: 主要以正磷酸根离子向上运输,一些以有机磷形成(甘油磷酸胆碱等))

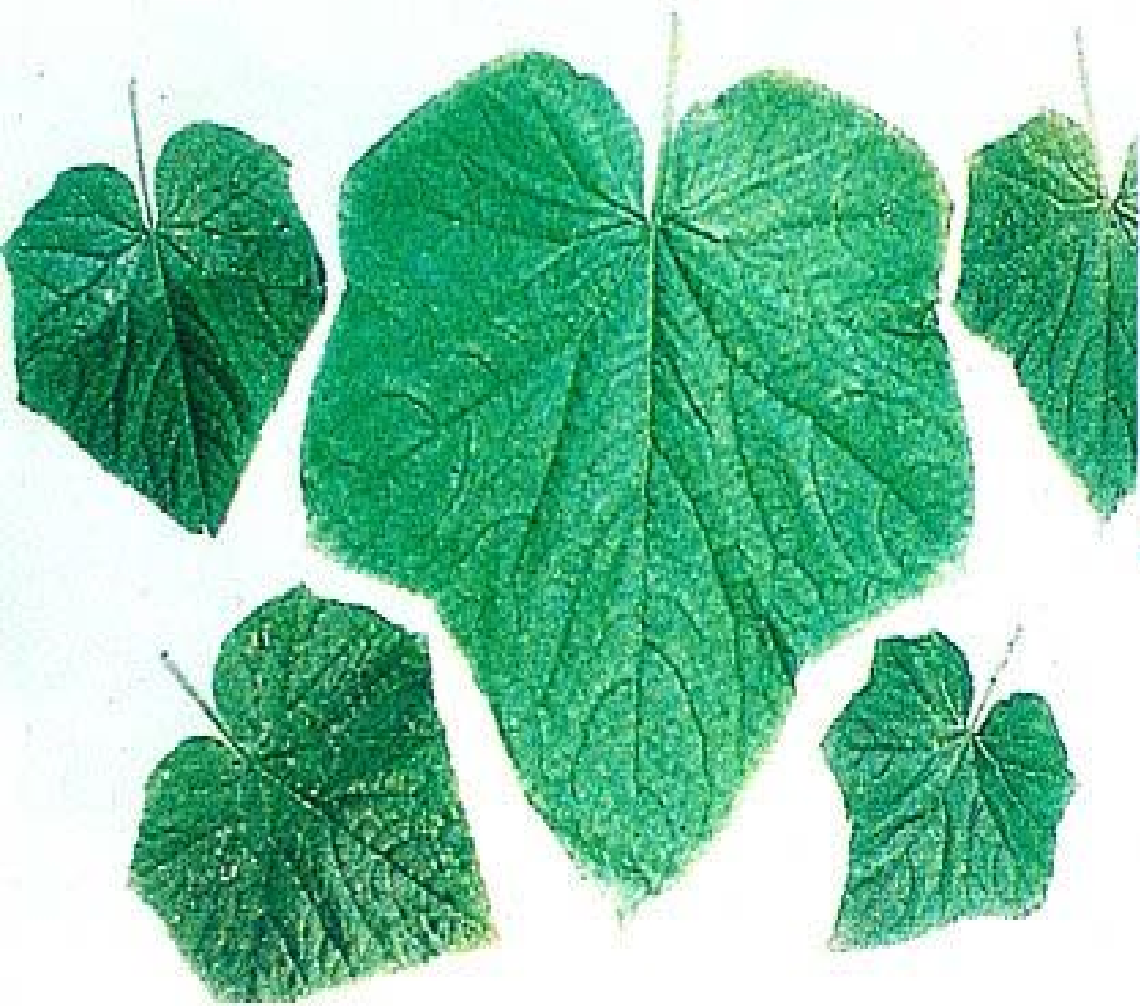
(N: 主要以氨基酸和酰胺形式向上运输, 也可以以硝酸根离子运输)

(S: 主要以硫酸根离子,少量以Met、谷胱甘肽形式运输)

D 矿物质在植物体内的分布

4.1 可再利用元素

以离子或不稳定化合物形式存在，可转移至其他部位循环利用，如N、P、Mg、K、Zn等，其中以N、P最为典型。当植物缺乏这类元素时，它们就从衰老组织转移到新生的幼嫩部位，从代谢水平低的部位转移到代谢旺盛部位，所以衰老的叶片出现相应的缺素症。



缺磷叶色浓叶小（边）



缺磷后期叶有褐斑



缺钾自下而上沿叶缘黄化

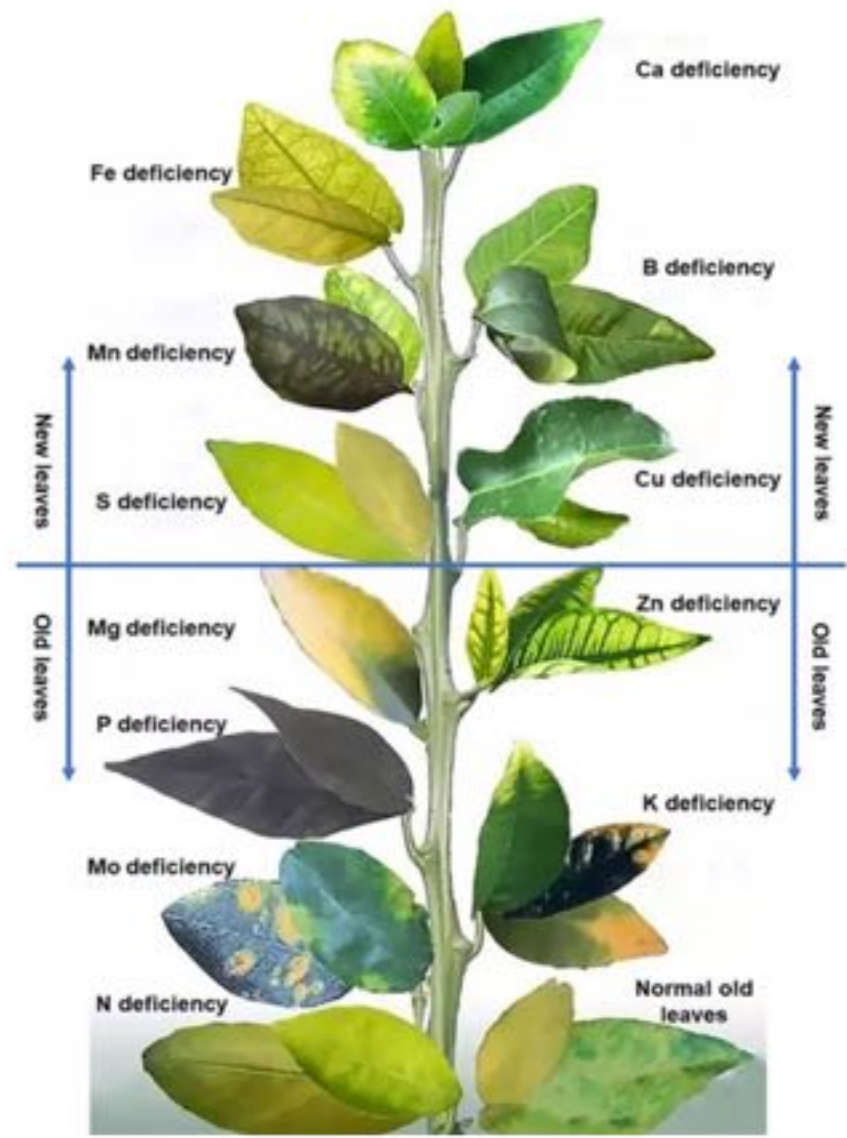


缺钾自叶缘到叶脉变黄

4.2 不可再利用元素

以难溶解的稳定化合物形式存在，难以循环利用，如Ca、B、Cu、Mn、S、Fe，其中以Ca最为典型。这些元素在老叶中的含量高于幼叶中的含量，缺乏这些元素，幼叶或新生组织会表现出相应的缺素症。

植物缺素图



N、S、P的同化

**生化部分已经学习
请自行复习/学习教材内容**

属于考试内容!

第六节 作物合理施肥的生理基础

- 一 作物的需肥规律
- 二 合理施肥的指标
 - 1 土壤肥力指标
 - 2 作物营养指标(形态、生理)
- 三 合理施肥增产的原因
 - 1 改善光合性能
 - 2 改善栽培条件
- 四 发挥肥效的措施

一 作物的需肥规律

1 作物对不同元素的需要量和比例不同

- ✓ 不同作物对不同元素的需要量不同；
- ✓ 同一作物因品种、土壤、栽培条件不同而需要量也不同；
- ✓ 经济性状不同需肥的种类和数量也不同；
- ✓ 生产目的不同作物需肥也不同；
- ✓ 作物的生物学特征使作物需肥情况不同。

2 同一作物在不同生育期需肥量不同

- ✓ 萌发时胚乳有营养，没有充足的根，对外界营养吸收不多。
- ✓ 需肥临界期(植物营养临界期)
- ✓ 同一作物在不同生育期不同组织需肥量不同
- ✓ 不同生育期施肥对增产效果不同

二 合理施肥的指标

基肥充足，分期追肥。具体施肥要以土壤养分、作物生长、体内生理生化变化等情况为基础。

1 土壤肥力指标

土壤肥力：即土壤中全部养分和有效养分的贮存量

土壤总氮、总磷、总钾（速效氮（碱解氮）、速效磷）

2 作物营养指标

➤ 形态指标（相貌、叶色）

➤ 生理指标

✓ 元素含量

✓ 酰胺含量

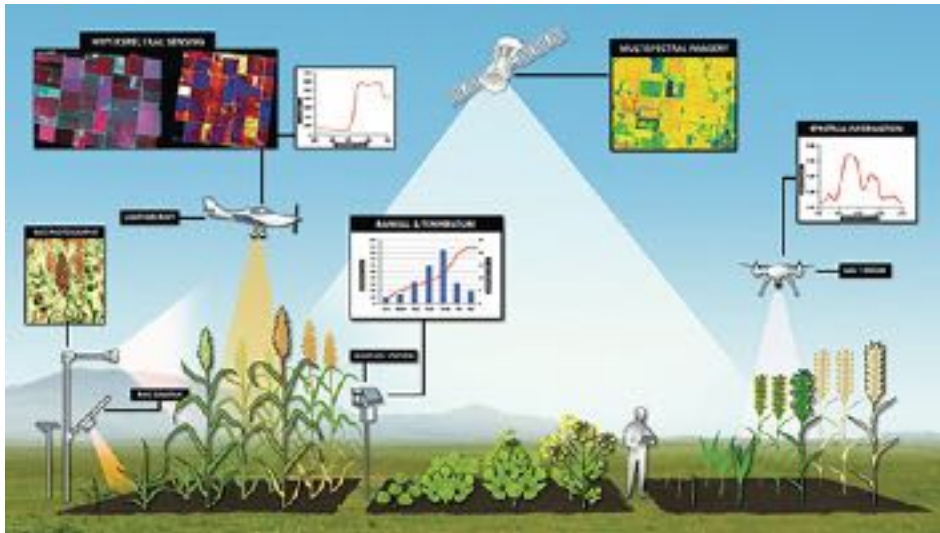
水稻叶片的 Asn 含量和含氮水平平行

✓ 酶活性

缺铜：抗坏血酸氧化酶和多酚氧化酶活性下降

缺氮、缺钼：硝酸还原酶下降

缺磷：酸性磷酸酶活性上升



三 施肥增产的原因

增产原因是间接的并非直接的，通过无机营养来改善有机营养，如光合作用等，从而增加干物质累积进而提高产量。

不合理的施肥导致减产。氮肥过多引起徒长，使光照、通气条件恶化，光合下降，呼吸增加，最终减产。

1 改善光合性能

- ✓ 增大光合面积：N使叶面积扩大；
- ✓ 提高光合能力：N、Mg可提供叶绿素组分或光合过程中所必须的活性物质。
- ✓ 延长光合时间：N可延缓衰老。
- ✓ 促进光合产物的分配利用：P、K、B等促进光合产物的运输。

四 发挥肥效的措施

1 适当灌溉：

水是植物吸收和转运矿质的介质。通过节制灌水要抑制植株对肥料的吸收。

2 适当深耕：

改善土壤物理条件，增加土壤保水保肥能力，改善通气。利于促进根系生长。

3 改善光照条件：

光合产物充足，植物生长良好，有利于根系生长；对肥需求大，促进吸收。

4 改善施肥方式：

深层施肥：避免表层施肥时肥料的剧烈氧化、铵态氮的转化、硝态氮及钾肥的流失，肥料的挥发(碳酸氢铵)或被土壤颗粒的吸附固定(磷肥)。也可利于根的生长。

5 调控土壤微生物的活动

硝化细菌： $\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^-、\text{NO}_3^-$ (易流失)

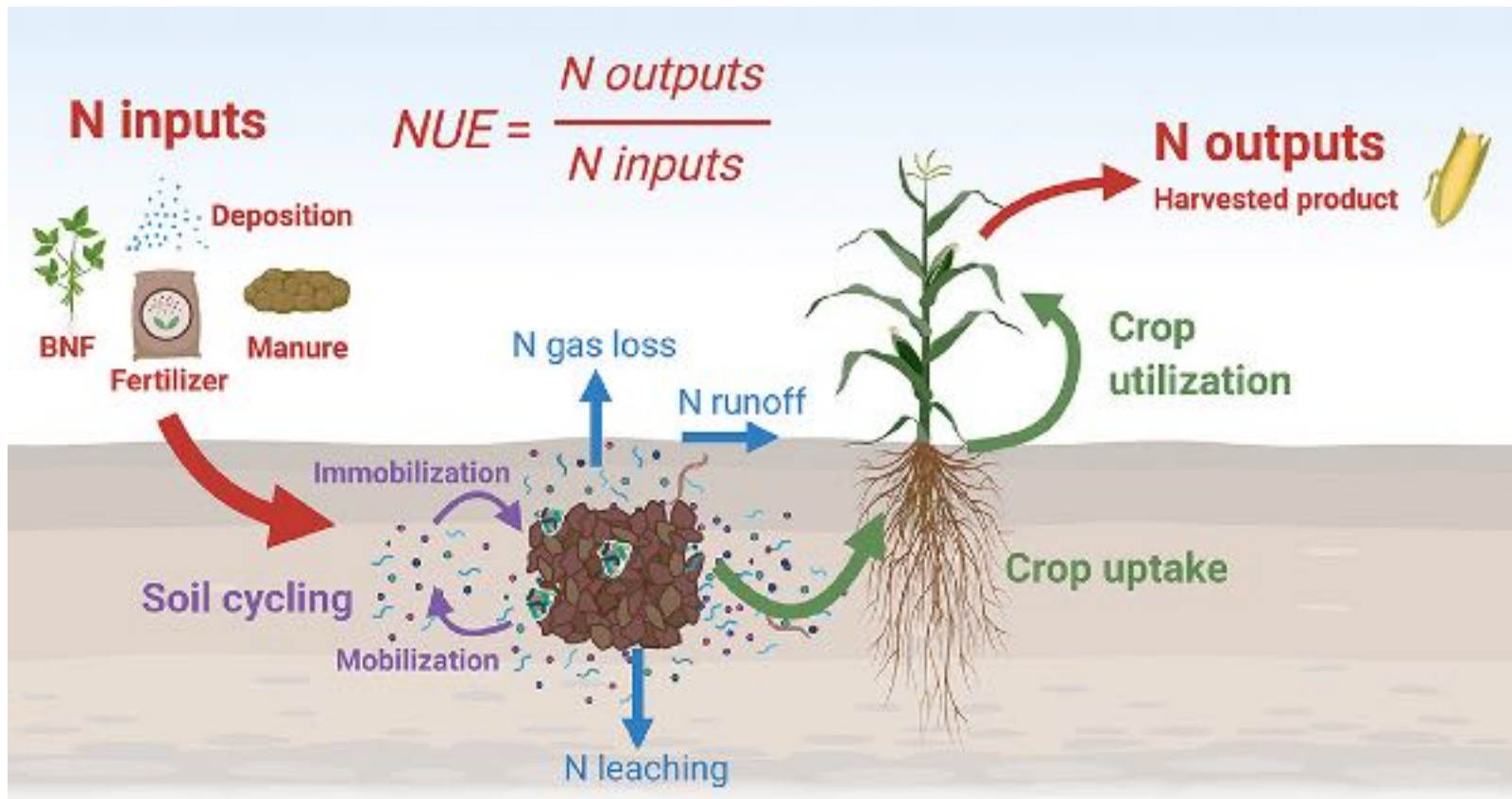
反硝化细菌： $\text{NH}_4^+、\text{NO}_2^-、\text{NO}_3^- \rightarrow \text{N}_2$ (挥发)

氮肥增效剂2-氯-6-(三氯甲基)-吡啶可抑制硝化作用，减少氮素的损失。

五 养分利用效率

1. 养分利用效率 (nutrient use efficiency)

如：氮（磷或钾）吸收效率、利用效率



2. 提高作物氮(P、K)素利用率的主要途径：

优化氮肥管理；选育氮高效品种；改革种植制度，重视轮作，调整种植业结构；改善作物生育条件，提高氮素利用效率。

3. 植物增加磷吸收利用的生物学策略：

形成菌根；增加根毛密度；缩短磷到达根表面的扩散路径；释放有机酸和 H^+ 溶解无机磷；分泌磷酸酶从土壤中释放有机结合的磷；提高根细胞质膜中的高亲和性 P_i 转运蛋白等。

本章重点

- 必需元素及其生理作用；
- 离子跨膜运输的方式及机理；
- 植物根系吸收矿质养分过程、特点；
- 环境因素对植物吸收矿质养分的影响；
- 农业生产中合理施肥的生理基础。

本章难点

- 营养离子跨膜运输的方式及机理。
- 载体学说，离子泵学说，离子通道学说。
- 根系吸收矿质元素的过程