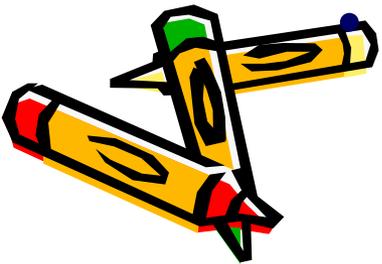
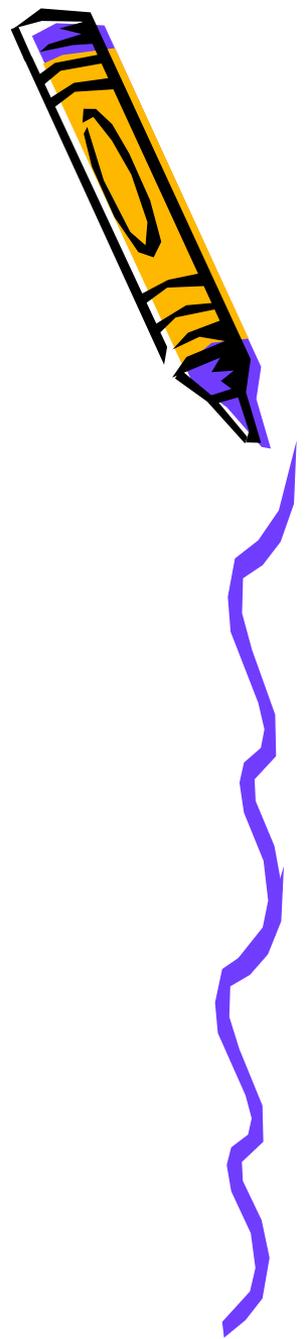


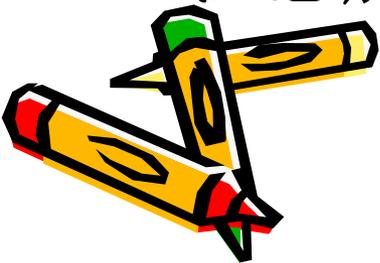
第二章 植物的矿质营养

- 植物必需的矿质元素
- 细胞对矿质元素的吸收
- 植物体对矿质元素的吸收
- 矿质元素的运输和利用
- 植物对氮、硫、磷的同化
- 合理施肥的生理基础

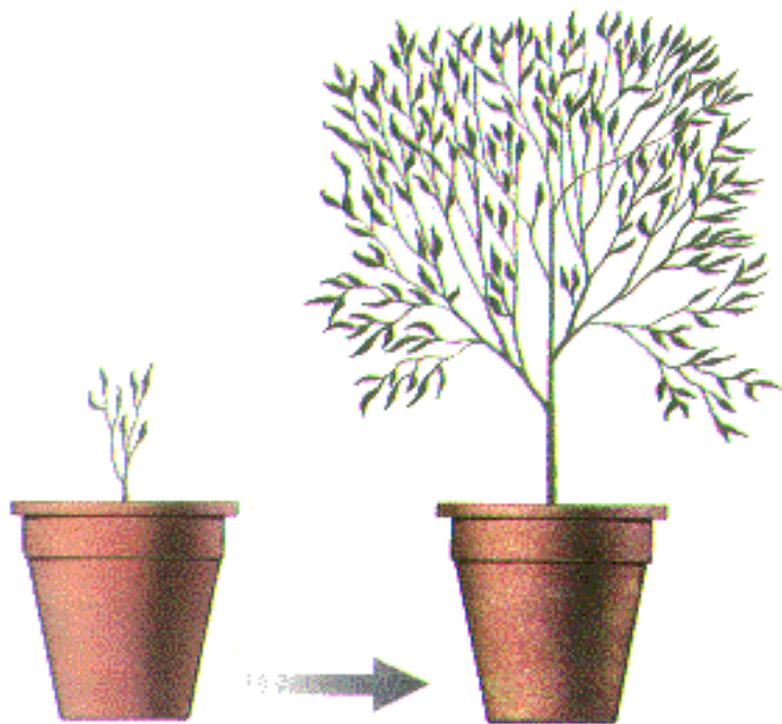


✚ 矿质营养：植物对矿物质的吸收、转运和同化

- 人类很早就开始研究植物矿质营养和氮素营养。早在公元前三世纪，古希腊学者亚里士多德提出：植物从腐烂物质中获取养分。
- 我国西汉农学家汜胜之的《汜胜之书》中提出：深耕和土，务粪泽，早锄早耨。
- 耕种的基本原则是，抓紧适当时间使土壤松和，注意肥料和水分，及早锄地，及早收获。

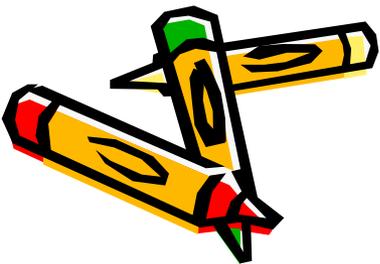


实验一



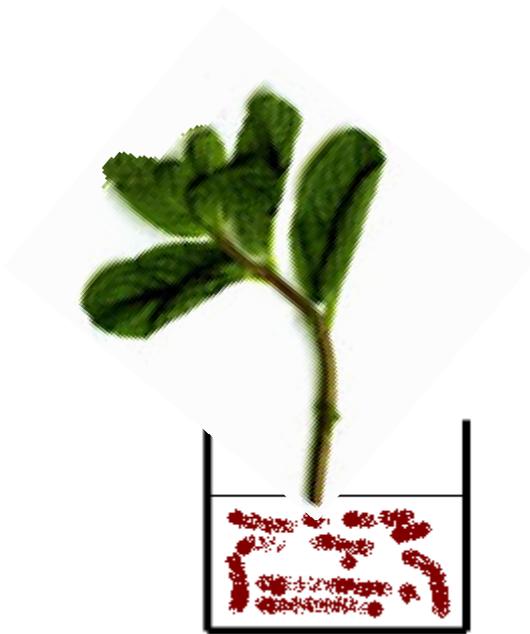
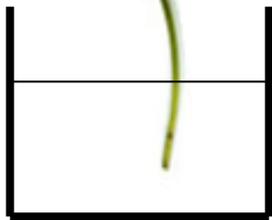
- 荷兰医生海尔特蒙
(1577—1644) 柳树栽培实验，2.27kg重柳树枝条栽种在90kg的土壤中，只浇水不施肥，5年后枝条重76.7kg，土壤减重约60g。

- 植物从水中获得营养

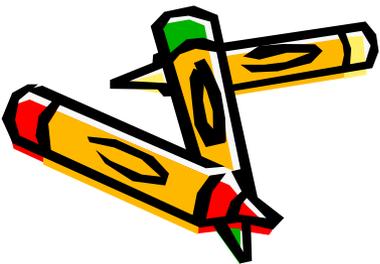


实验二

- 1699年，英国的伍德沃德用不同的水（雨水、河水、泉水、菜园土浸出液和下水管道水）培养薄荷枝条。



- 菜园土浸出液中生长最好

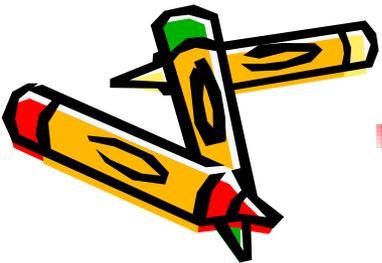


证明植物从土壤中获得营养

实验三



- 1804年，瑞士的德·索修尔发现种子在蒸馏水中萌发成苗后很快死亡，与种子相比，灰分数量没有变化。
- 灰分：指植物充分燃烧后剩下的物质。如果把植物灰分加到蒸馏水中，再加上硝酸盐植物就可以生长。



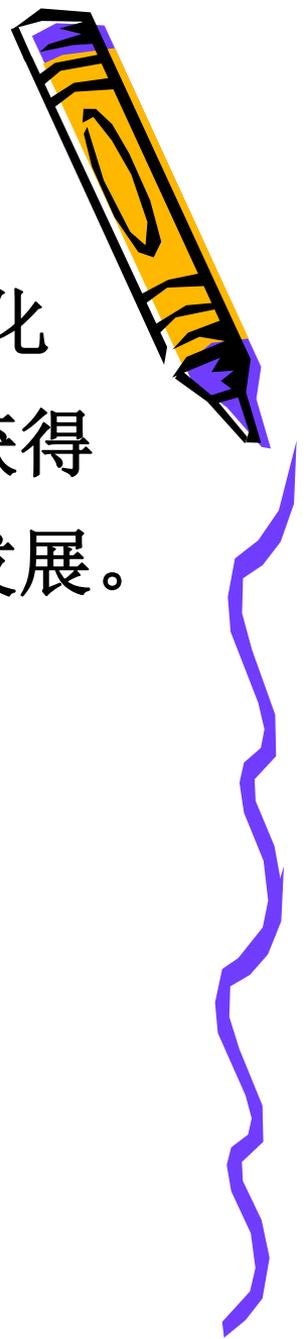
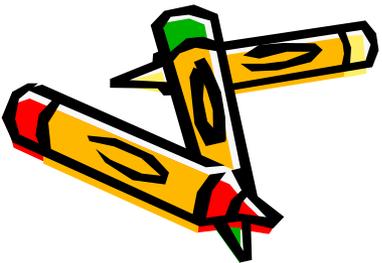
证明了灰分元素和N的是必须元素

实验四

- 1860年萨克斯和诺普相继发表了应用十大化学元素的无机盐配制成营养液，栽培植物获得成功，即水培。以后水培和砂砾培养得到发展。

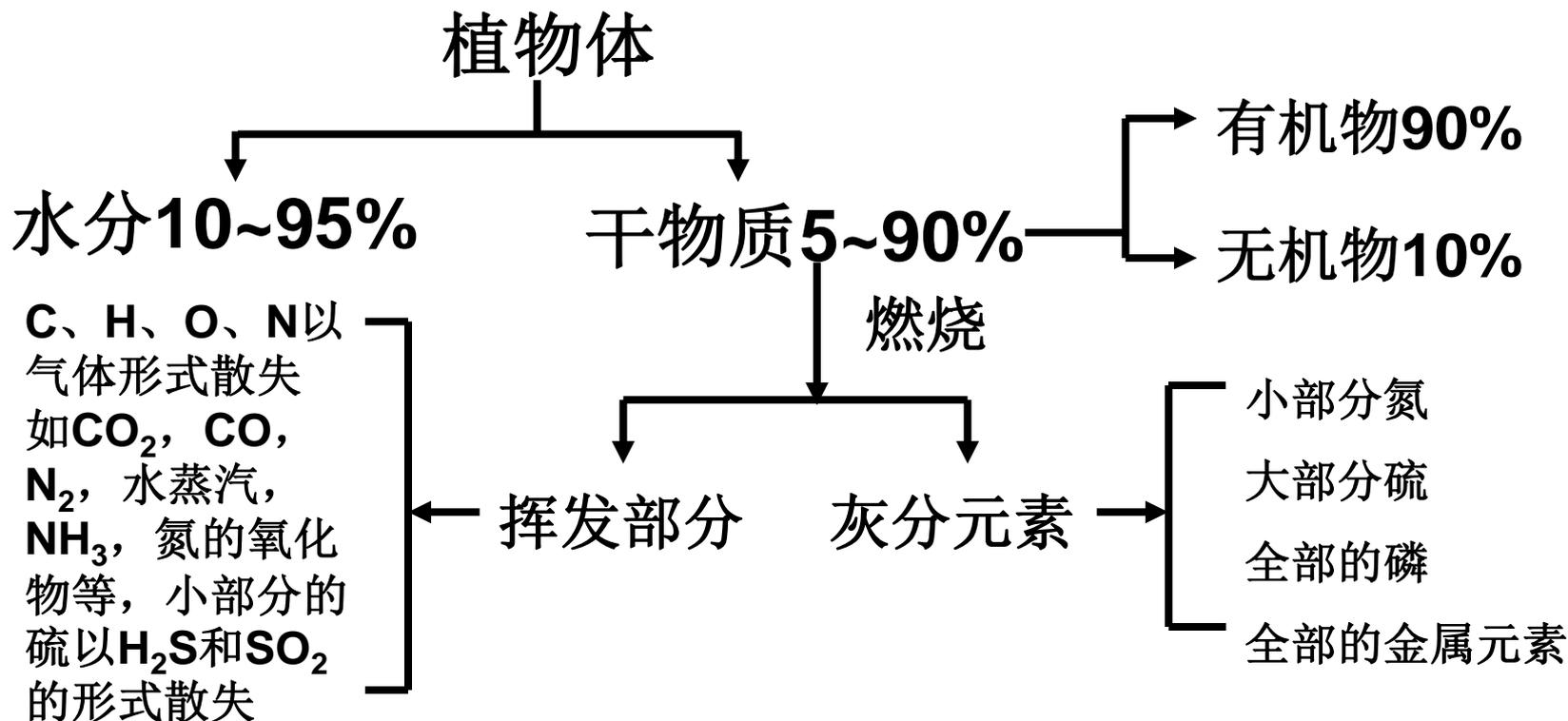


确定了土壤中的必需元素



第一节 植物必需的矿质元素

一. 植物体内的元素

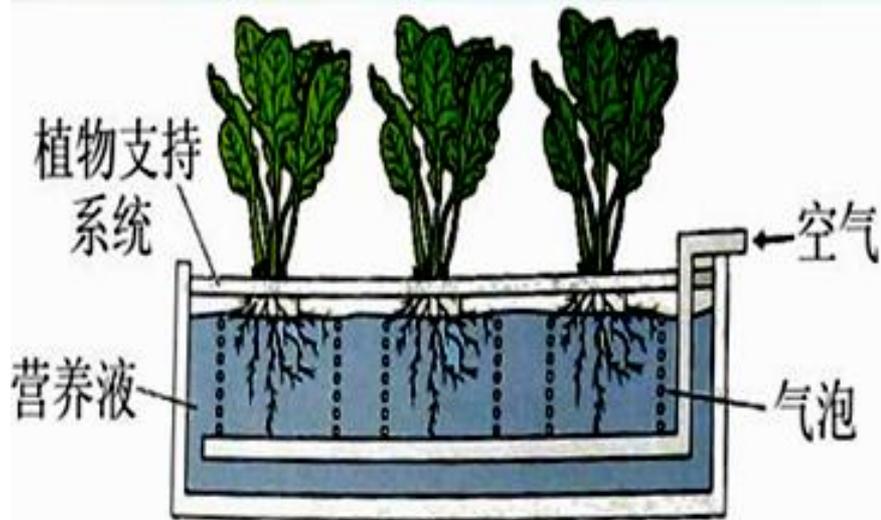


二. 植物必需的矿质元素

1. 确定必需元素的方法

- a. 溶液培养法（水培法）：在含有全部或部分营养元素的溶液中培养植物的方法。
- b. 砂基培养法：在洗净的石英砂或玻璃球等基质中加入营养液来培养植物的方法。

水培法



锡箔包裹的容器



A

通气器

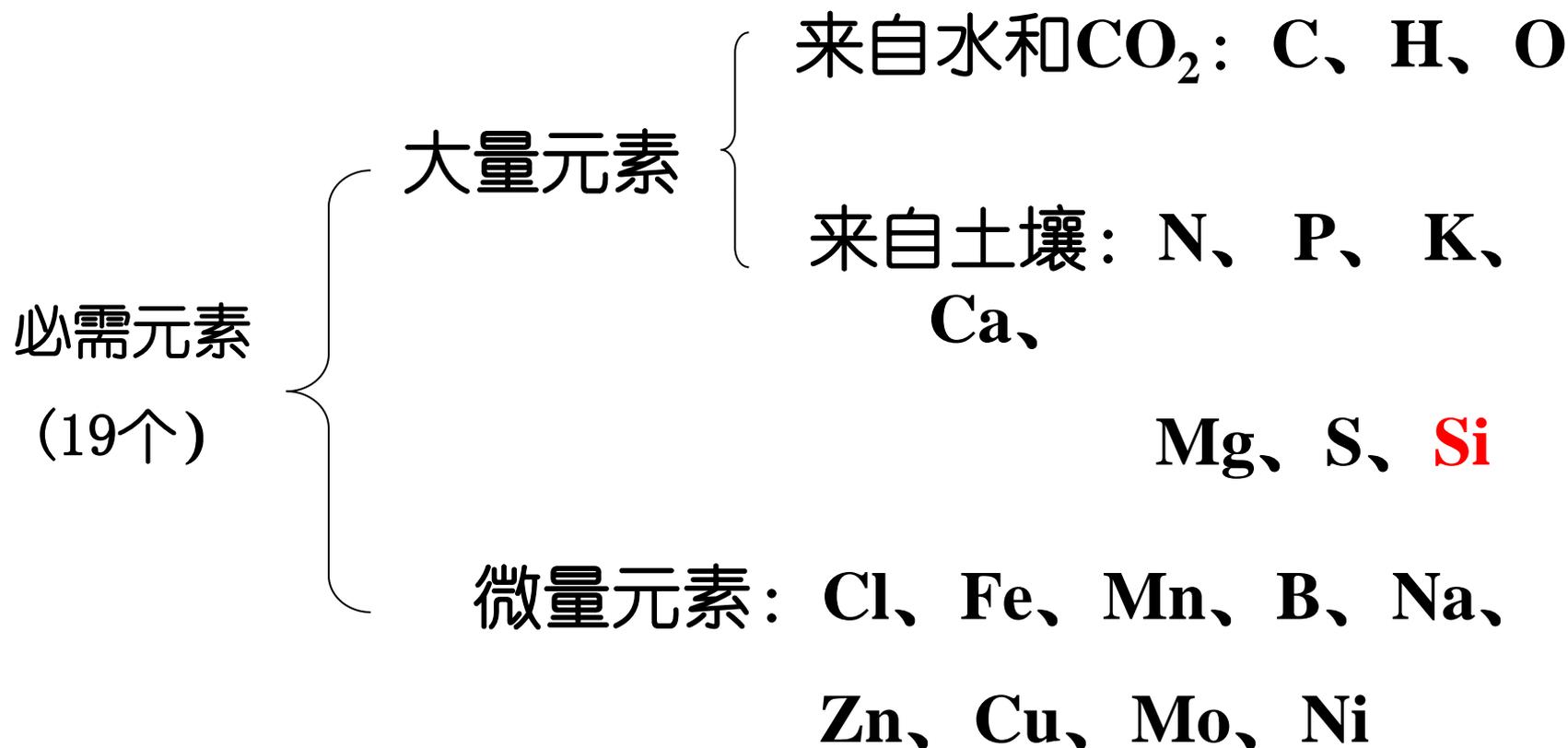
表 3-1 植物体中化学元素含量

元素	占干重%	元素	占干重%	元素	占干重%	元素	占干重%
氧	70	钛	1×10^{-4}	铬	5×10^{-4}	砷	3×10^{-5}
氢	10	磷	7×10^{-2}	钒	1×10^{-4}	铯	$n \times 10^{-5}$
碳	18	氮	3×10^{-1}	铷	5×10^{-4}	钼	2×10^{-5}
硅	1.5×10^{-1}	锰	1×10^{-1}	钴	$< 10^{-4}$	硒	$n \times 10^{-7}$
铝	2×10^{-2}	硫	5×10^{-2}	镍	5×10^{-5}	镉	1×10^{-4}
钠	2×10^{-2}	氟	1×10^{-5}	铜	2×10^{-4}	碘	1×10^{-5}
铁	2×10^{-2}	氯	$n \times 10^{-2}$	锌	3×10^{-4}	汞	$n \times 10^{-7}$
钙	3×10^{-2}	锂	1×10^{-5}	钴	2×10^{-2}	镭	$n \times 10^{-14}$
镁	7×10^{-2}	钡	$n \times 10^{-4}$	硼	1×10^{-4}		
钾	3×10^{-1}	锶	$n \times 10^{-4}$	铅	$n \times 10^{-4}$		

2. 判断植物必需的矿质元素的标准

- a. 不可缺少性：**缺乏该元素时不能完成生活史。
- b. 不可替代性：**有专一缺乏症，加入其它元素不能恢复。
- c. 直接功能性：**缺素症状是由元素直接作用，并不是通过影响土壤、微生物等的间接作用。

3. 植物必需的矿质元素列表



三. 植物必需矿质元素的生理作用

- 细胞结构物质的组成成分
- 植物生命活动的调节者
- 电化学作用
- 细胞信号转导的第二信使

1. 氮

- 吸收方式： NH_4^+ 或 NO_3^- ；尿素、氨基酸。
- 生理作用：生命元素——氨基酸、核酸、激素、维生素等
- 氮过多：营养体徒长，抗性下降，易倒伏，成熟期延迟。叶菜类作物多施一些氮肥。
- 缺氮时：植物生长矮小，分枝、分蘖少，叶片小而薄；叶片发黄发生早衰，且由下部叶片开始逐渐向上。



小麦缺氮



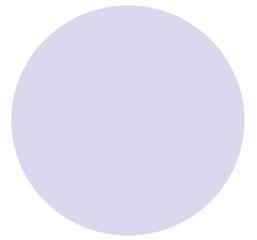
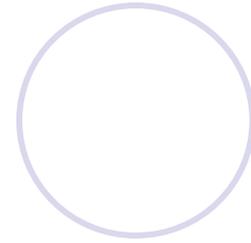
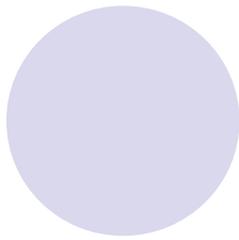
苹果缺氮



马铃薯缺氮



菜豆缺氮



缺氮油菜叶片

由左至右（从幼叶至老叶），叶色依次褪淡至淡红色带黄色



2. 磷

➤ 生理作用：

- 1) 是核酸、磷脂的组成成分
- 2) 可合成**ATP**、**NADPH**等参与能量代谢
- 3) 参与光合产物的运输

- 缺磷时，分蘖分枝减少，幼芽、幼叶生长停滞，茎、根纤细，植株矮小；叶子呈现不正常的暗绿色或紫红色。症状首先在下部老叶出现，并逐渐向上发展。
- 磷过多，易产生缺**Zn**症。



白菜缺磷



油菜缺磷



玉米缺磷



大麦缺磷

3. 钾

➤ 生理作用：

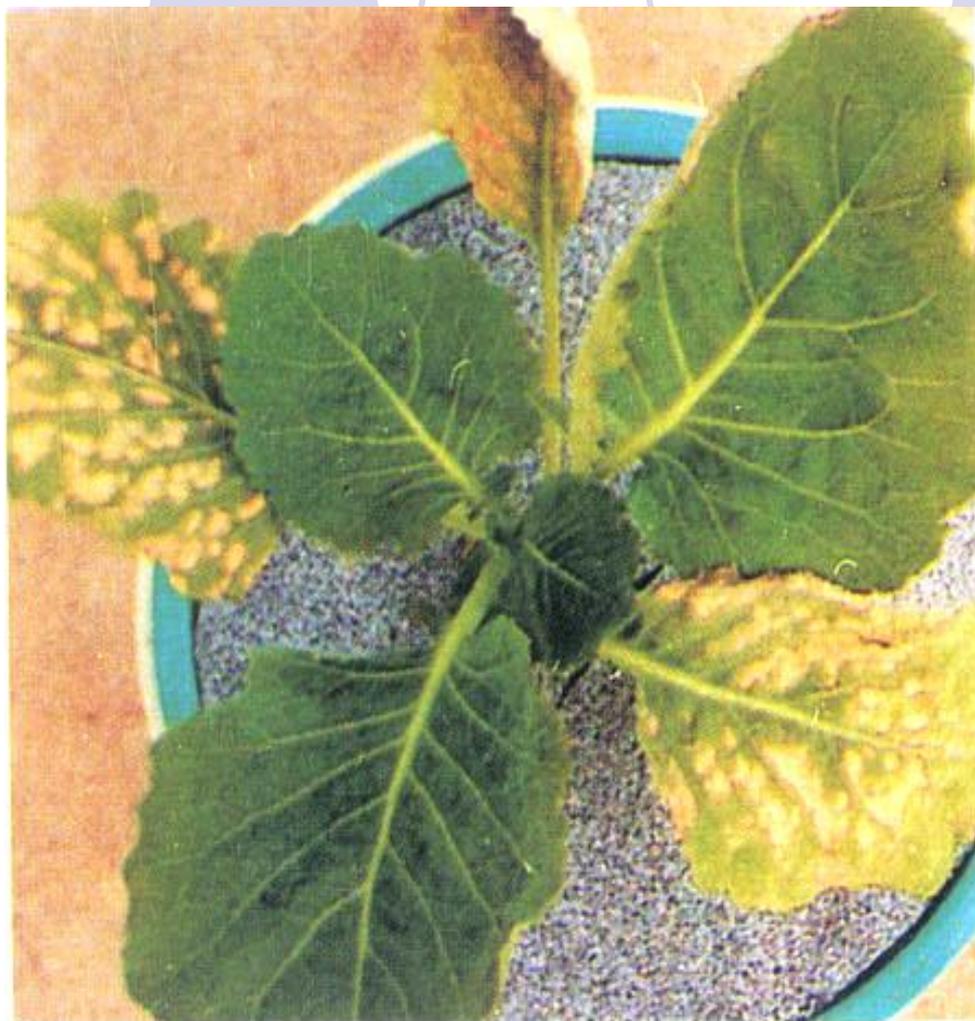
- 1) 调节气孔开闭
- 2) 促进糖分转化和运输
- 3) 某些反应中酶的活化剂

➤ 钾不足时，叶片出现缺绿斑点，逐渐坏死，叶缘枯焦。



缺钾外叶缘失绿





缺钾外叶有白斑



缺钾外叶失绿变黄



4. 钙

➤ 生理作用：

1) 构成细胞壁。

2) 钙与可溶性的蛋白质形成钙调素(**calmodulin, CaM**)。CaM和Ca²⁺结合，形成有活性的Ca²⁺-CaM复合体，起“第二信使”的作用。

➤ 缺钙：顶芽、幼叶呈淡绿色，叶尖出现钩状，随后坏死。缺素症状首先表现在上部幼茎幼叶和果实等器官上。



蕃茄缺钙



白菜缺钙



番茄缺钙，果实易患脐腐病 

5. 镁

- ① 叶绿素的组成成分之一。缺乏镁，叶绿素即不能合成，叶脉仍绿而叶脉之间变黄。
- ② 许多酶的活化剂。



6. 硫

➤ 生理作用：

① 含硫氨基酸和磷脂的组分，蛋白质、生物膜

② 硫也是**CoA**、**Fd**的成分之一。

➤ 硫不足时，蛋白质含量显著减少，叶色黄绿，植株矮小。

缺硫幼叶先开始发黄（均匀缺绿），不可再利用元素。



玉米缺硫

铁 ① 叶绿素合成所必需。② Fd的组分，参与光合作用。缺铁时，由幼叶脉间失绿黄化，但叶脉仍为绿色；严重时整个新叶变为黄白色。

硼 ①促进糖分在植物体内的运输。②促进花粉萌发和花粉管生长。

缺硼时，甘蓝型油菜“花而不实”，甜菜“心腐病”

锰 在光合作用方面，水的裂解需要锰参与。缺锰时，叶绿体结构会破坏、解体。叶片脉间失绿，有坏死斑点。

锌 色氨酸合成酶的组分，催化吲哚与丝氨酸成色氨酸。玉米“花白叶病”，果树“小叶病”。

铜 ①参与氧化还原过程。②光合电子传递链中质体蓝素的组分。禾谷类“白瘟病”，果树“顶枯病”

钼 生理功能：氮代谢方面。钼是硝酸还原酶和固氮酶的成分。

氯 氯在光合作用水裂解过程中起着活化剂的作用，促进氧的释放。

镍 近年来发现的植物生长所必需的微量元素。脲酶的金属成分，催化尿素水解。

缺铁幼叶叶脉间先缺绿，华北果树“黄叶病”
(碱性土或石灰质土易缺乏)



缺铁新叶变黄



缺铁新叶变黄





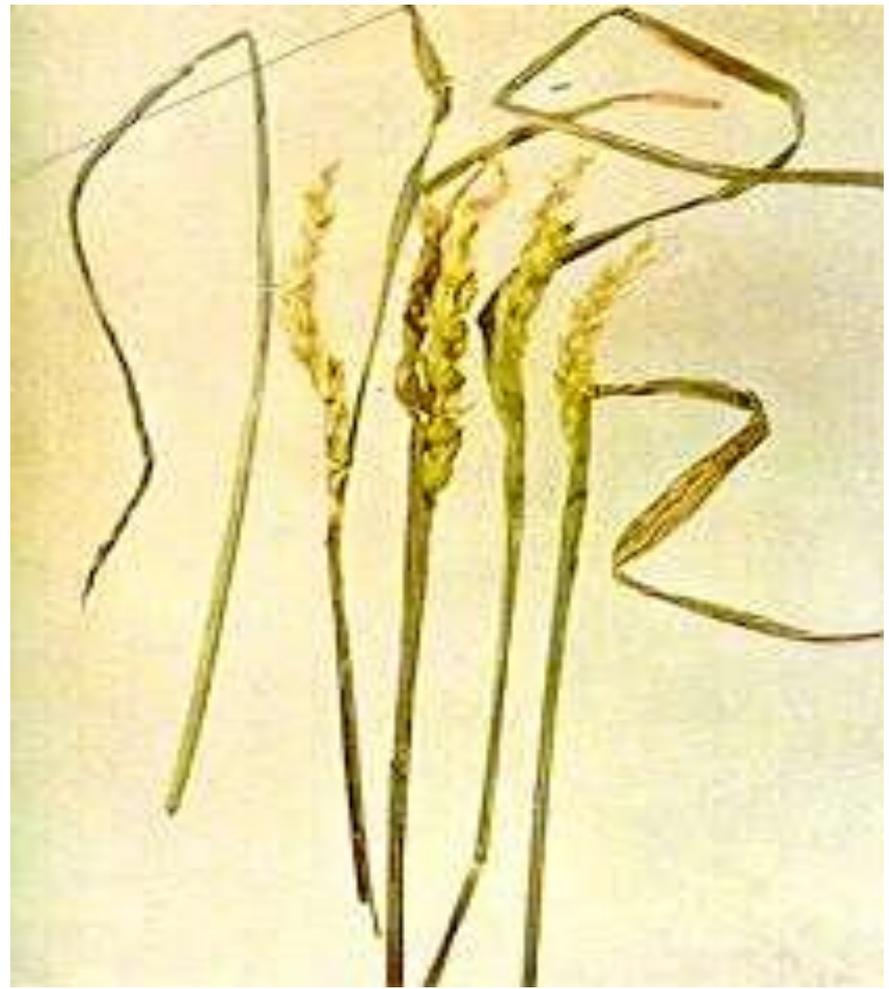
白菜缺铁



白菜缺锰



蕃茄缺硼

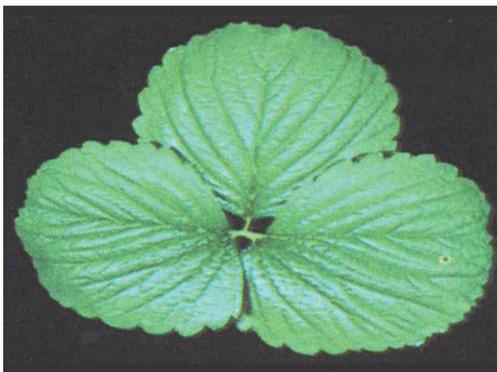


小麦缺铜

苹果八月秋梢(含磷较高石灰性土壤上)



草莓叶片的缺素症状



矿物质充足
(对照)



缺钾
(-K)



缺磷
(-P)



缺铁
(-Fe)



缺锌
(-Zn)



缺钙
(-Ca)



缺镁
(-Mg)



缺铜
(-Cu)



缺锰
(-Mn)

四. 作物缺素症状及其诊断

1. 病症诊断法：检索表

2. 化学分析诊断法：取叶片用针对性试验检测含量，然后与标准含量对比。

表2-2 必需元素缺乏的主要症状检索表

1. 较幼嫩组织先出现病症——不易或难以重复利用的元素	
2. 生长点枯死	
3. 叶缺绿	B
3. 叶缺绿, 皱缩, 坏死; 根系发育不良; 果实极少或不能形成	Ca
2. 生长点不枯死	
3. 叶缺绿	
4. 叶脉间缺绿以至坏死	Mn
4. 不坏死	
5. 叶淡绿至黄色; 茎细小	S
5. 叶黄白色	Fe
3. 叶尖变白, 叶细, 扭曲, 易萎蔫	Cu
1. 较老的组织先出现病症——易重复利用的元素	
2. 整个植株生长受抑制	
3. 较老叶片先缺绿	N
3. 叶暗绿色或红紫色	P
2. 失绿斑点或条纹以至坏死	
3. 脉间缺绿	Mg
3. 叶缘失绿或整个叶片上有失绿或坏死斑点	
4. 叶缘失绿以至坏死, 有时叶片上也有失绿至坏死斑点	K
4. 整个叶片有失绿至坏死斑点或条纹	Zn

第二节 植物细胞对矿质元素的吸收

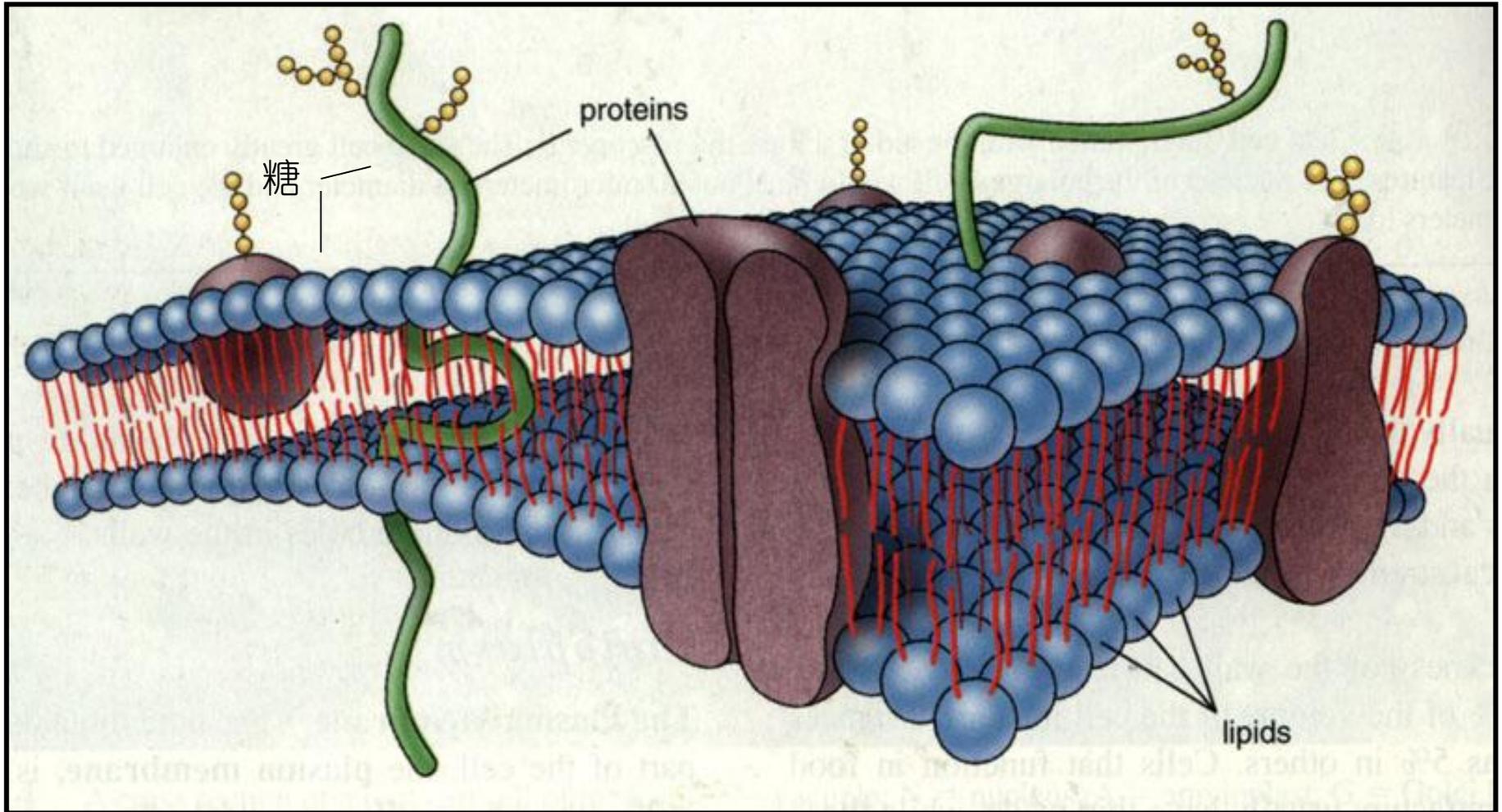
➤ 植物的营养：

- 无机营养：化肥是我们最常听到无机营养，其中有**N肥**、**P肥**和**K肥**等等；

- 有机营养：糖类、脂类、各种氨基酸等。

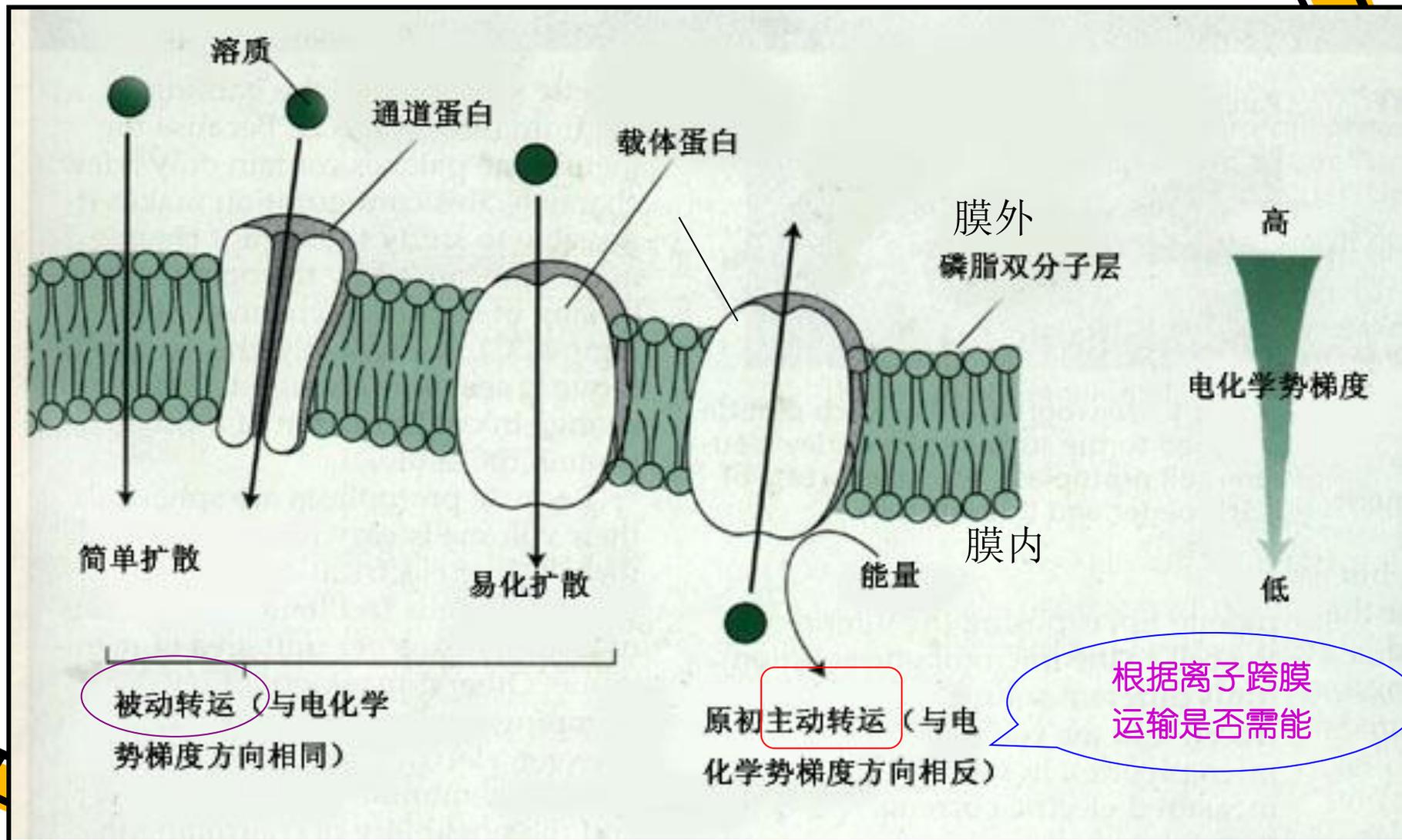
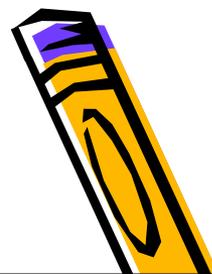
➤ 细胞吸收的溶质如何穿过细胞膜这道障碍？

一. 生物膜

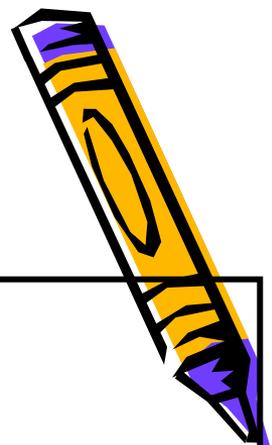


细胞膜结构

二. 离子的跨膜运输



根据离子跨膜运输是否需能



(一) 被动运输 passive transport

- ✚ 特点：不需要能量，顺电化学势梯度运输
- ✚ 简单扩散 (simple diffusion)：疏水分子和小而不带电的极性分子如 O_2 、 CO_2 等，从高浓度一侧跨膜移向低浓度一侧。

细胞内外的浓度差

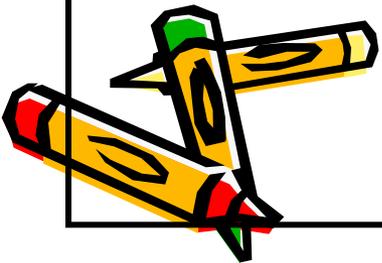
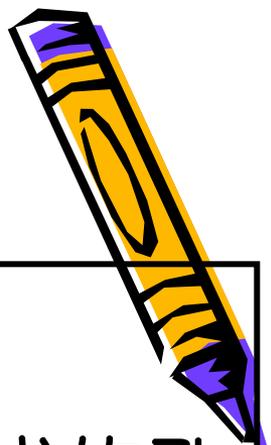
- ✚ 协助扩散 (facilitated diffusion)：多数是极性分子，借助膜转运蛋白协助溶质分子顺浓度梯度或电化学梯度跨膜转运。

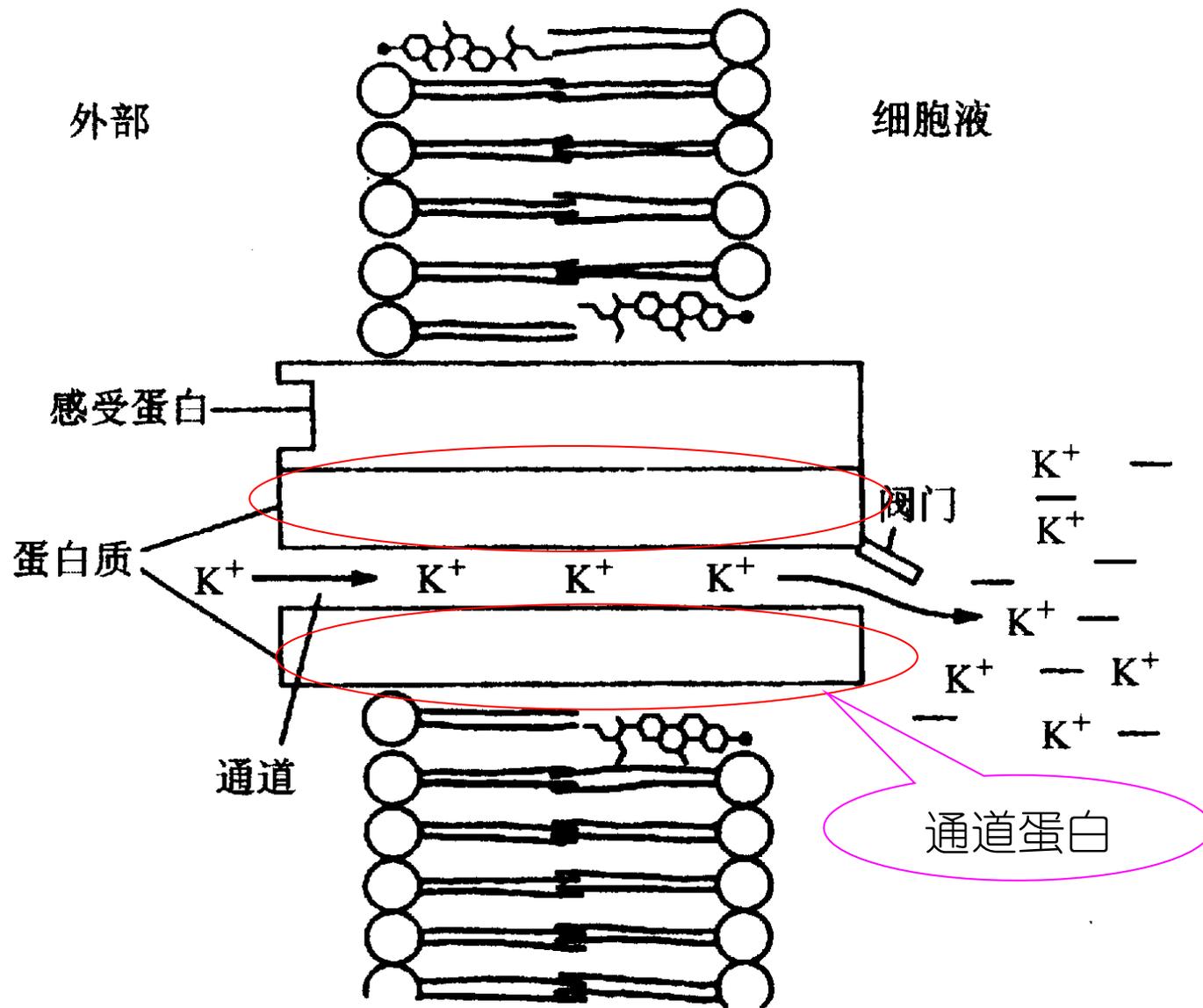


膜转运蛋白

(1) 离子通道 (ion channel) :

- 细胞膜上由通道蛋白（内在蛋白）构成的孔道，控制离子通过细胞膜；
- 通道蛋白有闸门结构，可开关，通常一种通道只允许一种或有限的离子通过。

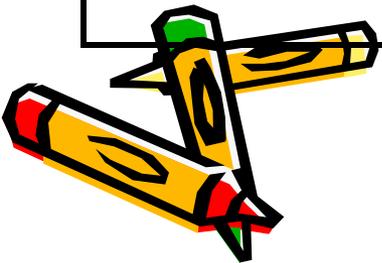
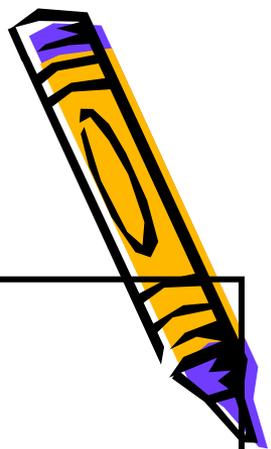


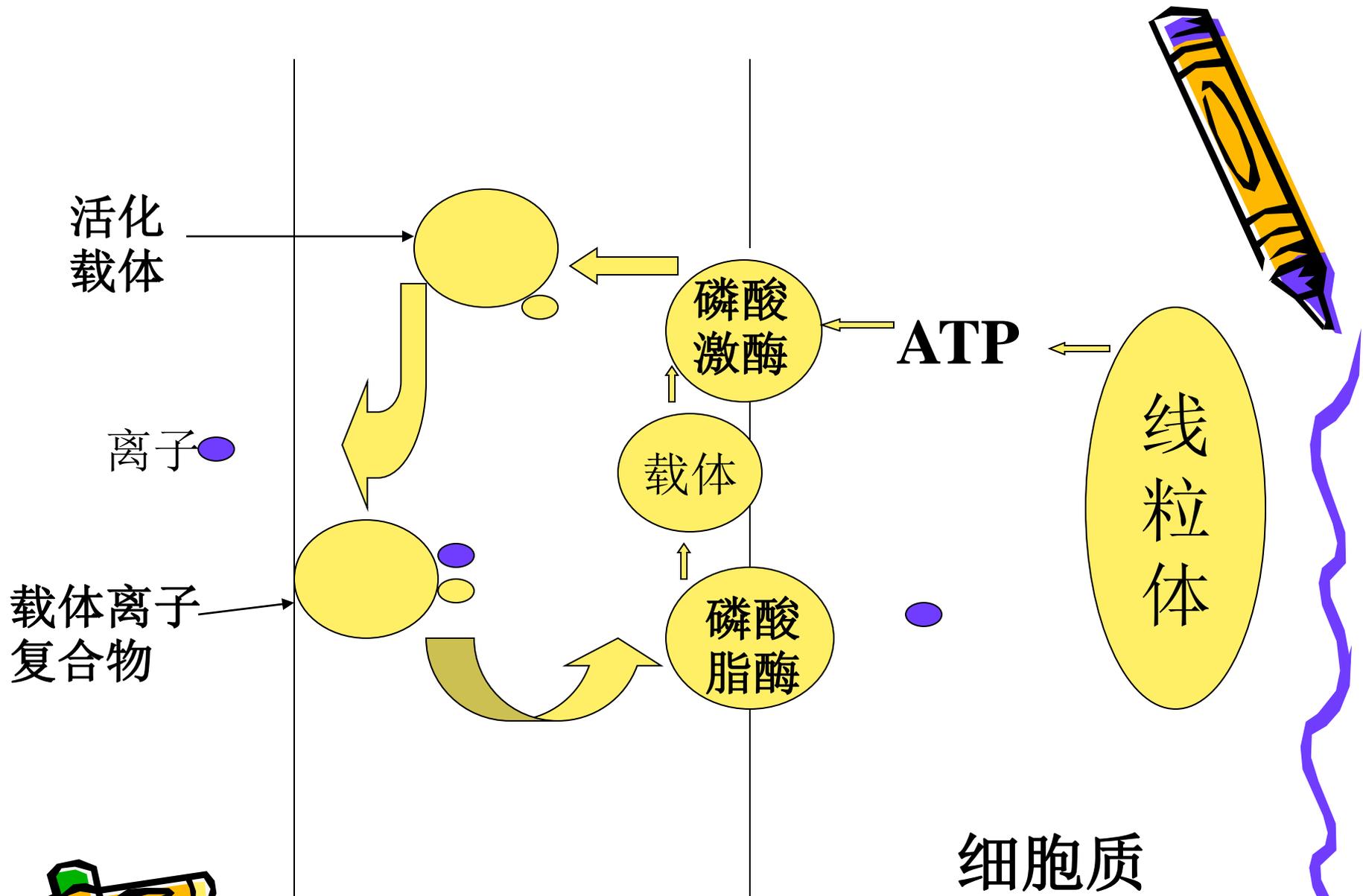


离子通道的假想模型

(2) 载体蛋白、透过酶

- ✦ 一类跨膜运输的内在蛋白
- ✦ 载体蛋白的活性部分首先与膜一侧的转运物质结合，形成载体-转运物质复合物，通过载体蛋白的构象变化，将被转运物质暴露于膜的另一侧，并释放出去。





载体学说示意图

载体蛋白类型

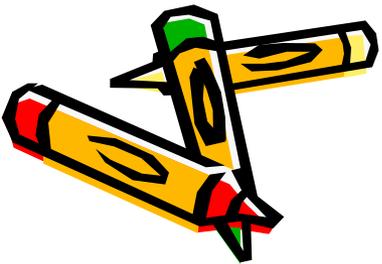
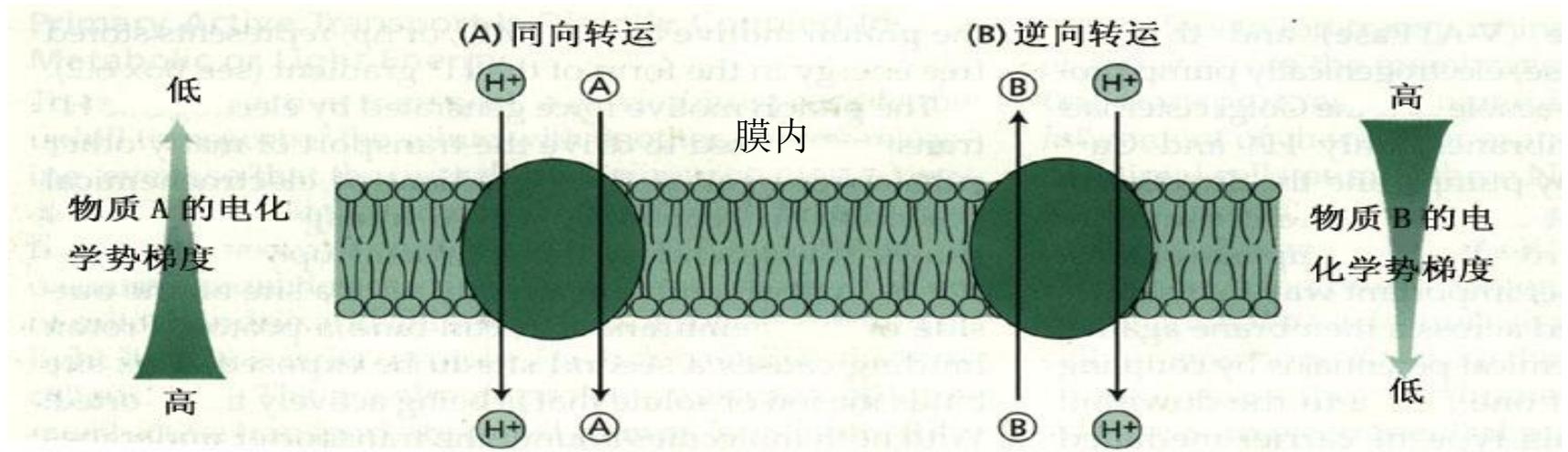
- 单向运输载体、同向运输器、反向运输器

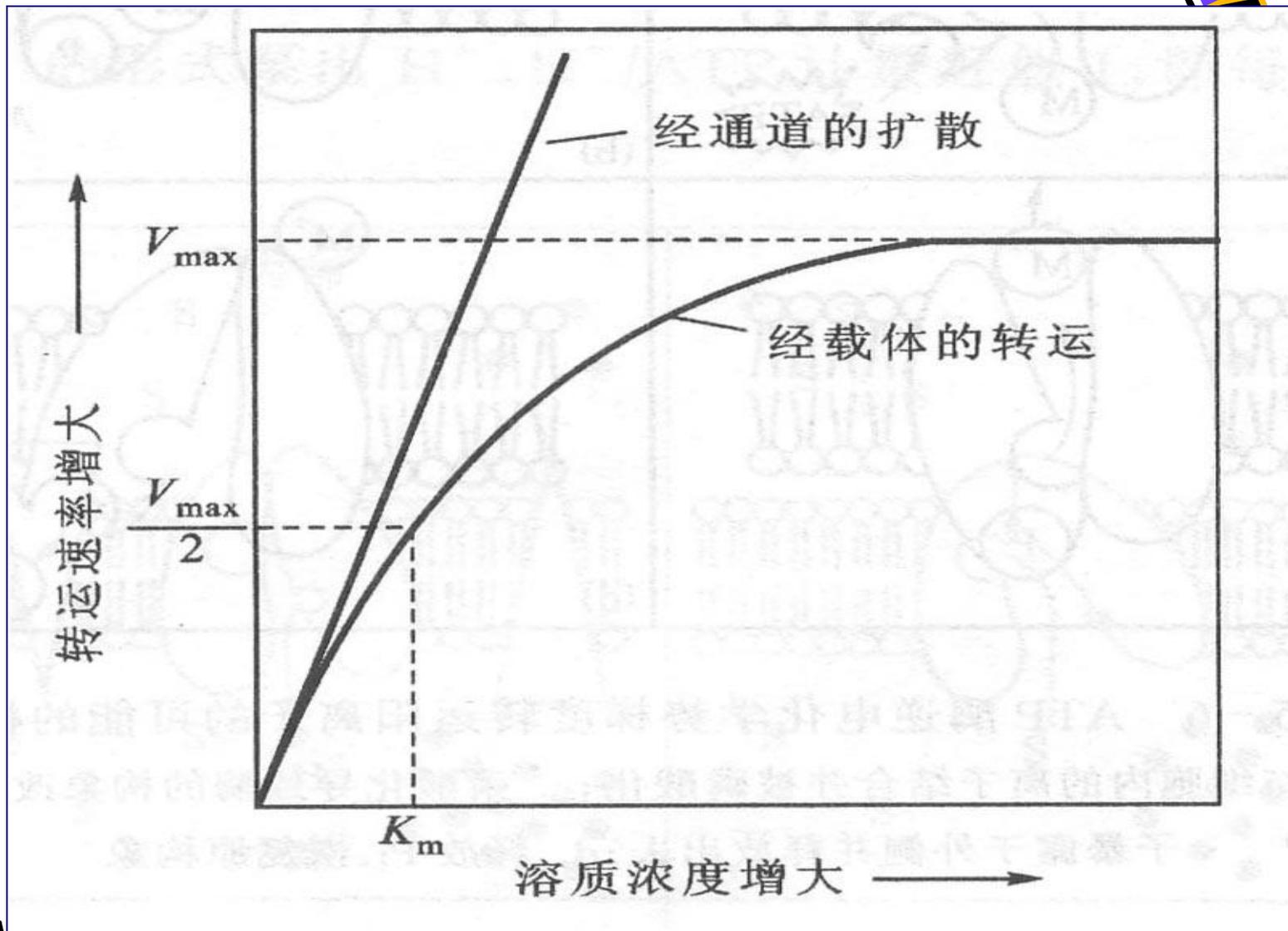
膜外

膜内

(A) 同向转运

(B) 逆向转运



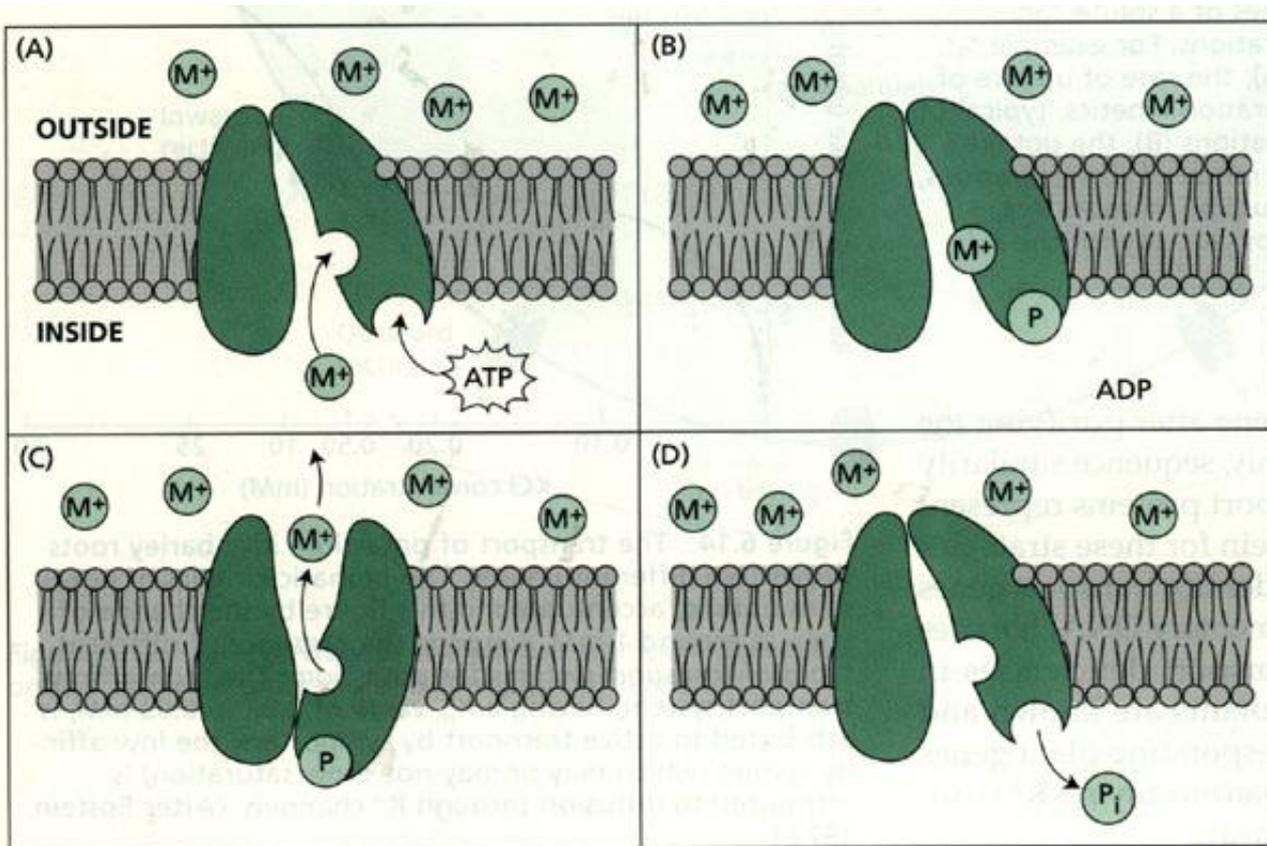


经通道或载体转运的动力学分析

(二) 主动运输

(1) 质子泵 ($H^+ - ATP$ 酶)

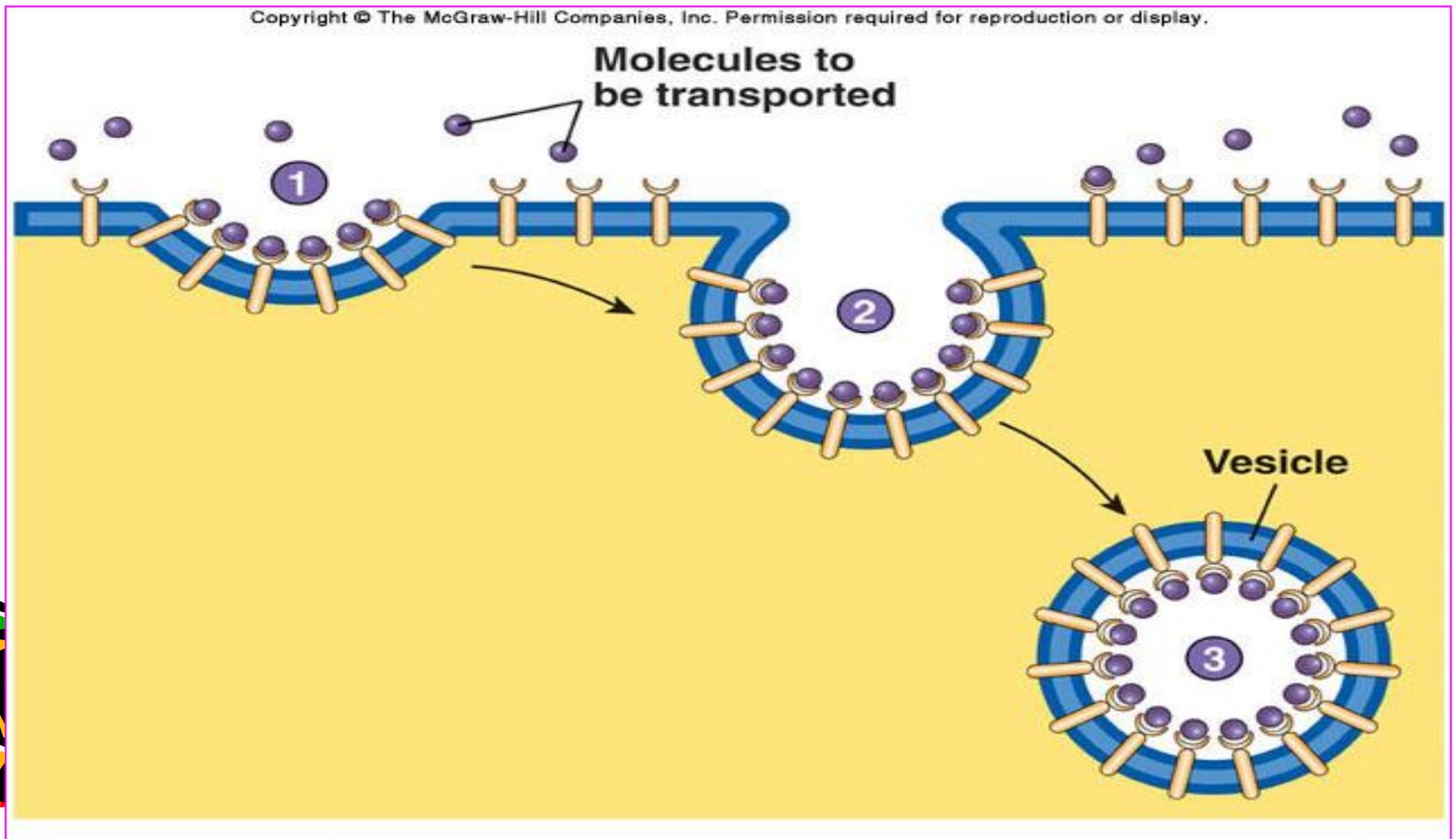
(2) 离子泵- $Ca^{2+} - ATP$ 酶



转运蛋白与膜内的阳离子 M^+ 结合，并被ATP磷酸化，导致构型发生变化，将阳离子 M^+ 暴露于膜外，使其自由扩散。然后释放磷酸根于细胞质，恢复转运蛋白的原始构型。

(三) 胞饮作用

- 胞饮作用是细胞通过膜的内陷从外界直接摄取物质进入细胞的过程。



第三节 植物体对矿质元素的吸收

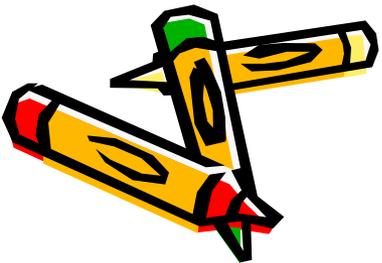


一. 植物吸收矿质元素的特点

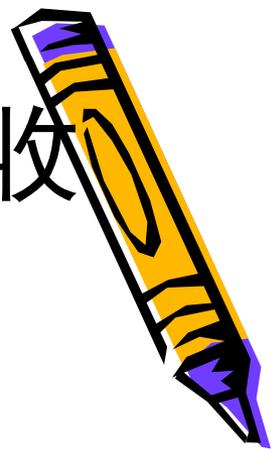
(一) 对盐分和水分的相对吸收

联系（相关性）：

- 盐分要溶解在水中才能被根部吸收
- 矿质吸收可导致水势下降，促进水分吸收



第三节 植物体对矿质元素的吸收



区别（相对独立性）：

- 吸水与吸收矿质无定量关系
- 吸收机理不同
 - 根部吸水：主要是蒸腾拉力引起的被动吸水，水孔蛋白
 - 吸盐：以消耗能量为主的主动吸收，膜运输蛋白，具有饱和效应

分配方向不同：水分主要分配到叶片，而矿质主要分配到当时的生长中心。



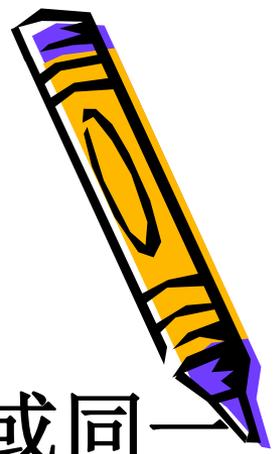
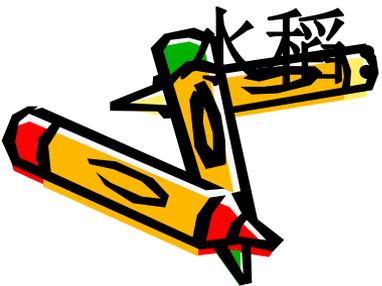
(二) 根系的选择吸收:

➤ 概念: 指植物对同一溶液中不同离子或同一盐分中的阴阳离子吸收比例不同的现象。

➤ 不同植物对离子的吸收速率不同:

番茄: 钙、镁

水稻 硅



➤ 植物对同一盐类的阴阳离子吸收不同：

• 生理酸性盐（**physiological alkaline salt**）：

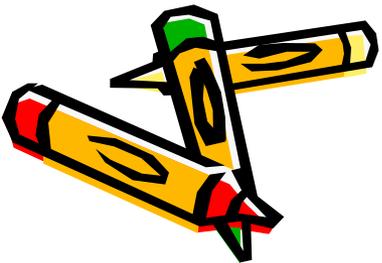
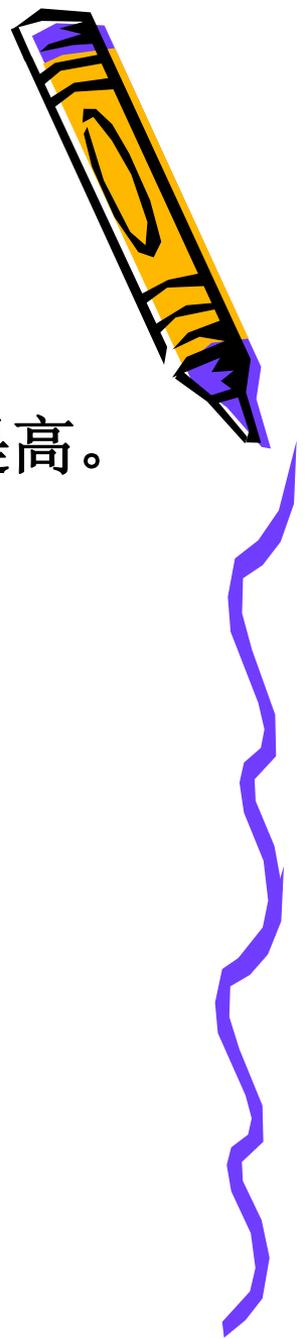
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ，大量的 SO_4^{2-} 残留于溶液中，酸性提高。

• 生理碱性盐（**physiological acid salt**）：

NaNO_3 ，大量的 Na^+ 残留于溶液中，碱性提高。

• 生理中性盐（**physiological neutral salt**）：

NH_4NO_3 ，PH值未发生变化。



(三) 单盐毒害和离子拮抗

- 单盐毒害(toxicity of single salt): 植物培养在某单一的盐溶液中, 不久即呈不正常状态, 最后死亡的现象。
- 离子拮抗作用(ion antagonism): 在发生单盐毒害的溶液中, 加入少量其他金属离子, 即能减弱或消除这种单盐毒害。如在KCl溶液中加入少量 Ca^{2+} 。
- 平衡溶液(balanced solution): 将必需的矿质元素按一定浓度与比例配制成混合溶液, 使植物生长良好而无任何毒害的溶液。如Hoagland培养液。



二. 根部对土壤中矿质元素的吸收

(一) 根部对溶液中矿质元素的吸收

(1) 离子吸附在根部细胞表面 (H^+ 和 HCO_3^-)

离子吸附和接触交换

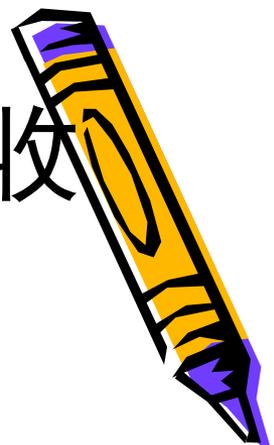
(2) 离子进入根的内部:

共质体途径和质外体途径

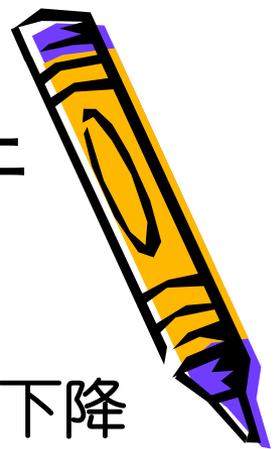
(3) 离子进入导管:

a. 被动扩散

b. 主动运输 (证据多)



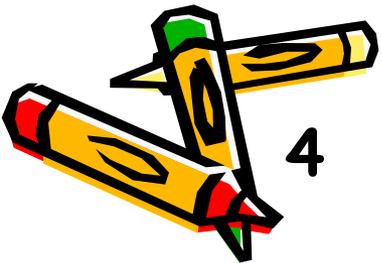
三. 影响根部吸收矿质元素的条件



- 1 温度
- 过高 → 酶失活、膜透性增大 → 吸收下降
 - 过低 → 代谢慢、细胞粘性增大 → 吸收下降

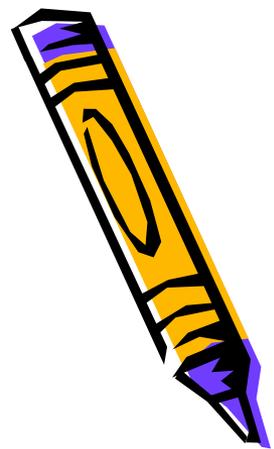
- 2 通气状况 → 增加有氧呼吸 → ATP增加 → 吸收加快

- 3 溶液浓度
- 一定范围内增加 → 吸收加快
($\psi_{外} > \psi_{内}$)
 - 浓度过大 → 吸收受阻或烧苗
($\psi_{外} < \psi_{内}$)



- 4 氢离子浓度：间接影响较大：改变土壤溶液的溶解度、土壤微生物活动

四. 叶片对矿质元素的吸收



1. 根外营养（叶片营养）及优点：

➤ 叶片吸收矿物质和小分子有机肥。

➤ 优点：

a. 适合生育后期追肥，因为后期根系吸肥力衰退。

b. 易被土壤固定的矿质元素，可用此法。

c. 补充微量元素，效果快，用量省。

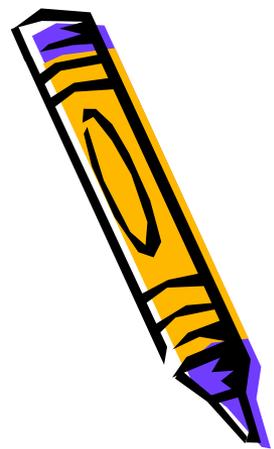
2. 途径：气孔、角质层渗入；降低表面张力的物质：
吐温80、较稀的洗涤剂

3. 根外追肥的时间：傍晚或下午4点，阴天例外。

溶液浓度2%以下。

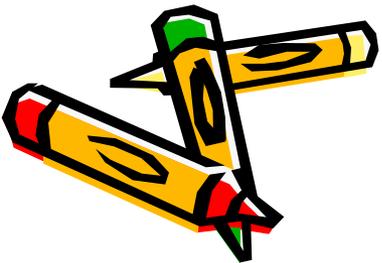


第四节 矿质元素的运输和利用

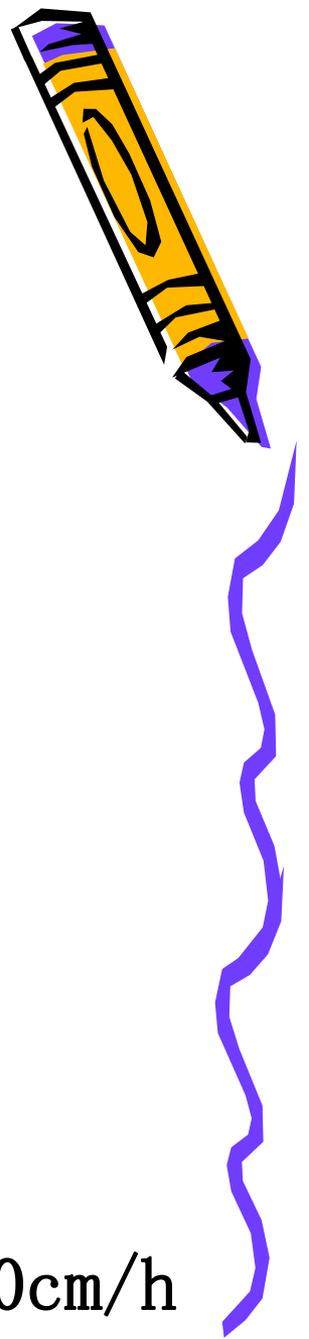


一. 矿质元素运输的形式

- **N**: 主要以氨基酸和酰胺形式运输，少数以 NO_3^-
- **P**: 主要以 PO_4^{3-} 形式运输，少数以有机磷
- **S**: 主要以 SO_4^{2-} 形式运输，少数以蛋氨酸和谷胱甘肽形式运输
- 金属离子 (K^+ 、 Na^+) : 以离子形式运输



二. 矿质元素运输的途径



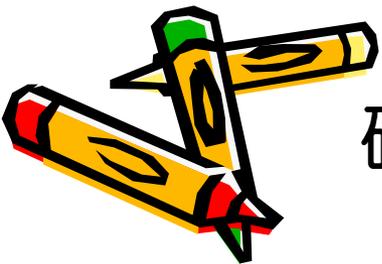
1. 木质部运输—由下而上运输

根导管 → 茎导管 → 叶导管

随蒸腾流单向运输

2. 韧皮部运输—**双向运输**

根导管 → 茎筛管 → 叶或根



矿质元素在植物体内的运输速率30-100cm/h

三. 矿质元素在植物体内的利用



1 可再利用元素：如果进入一个植株器官的矿质元素又可运输到其它组织和器官，这种元素就称为可再利用元素。

• 特点：优先分配给新组织，所以老叶先出现缺素症状

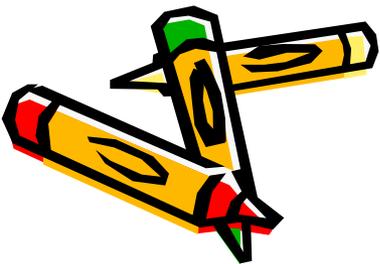
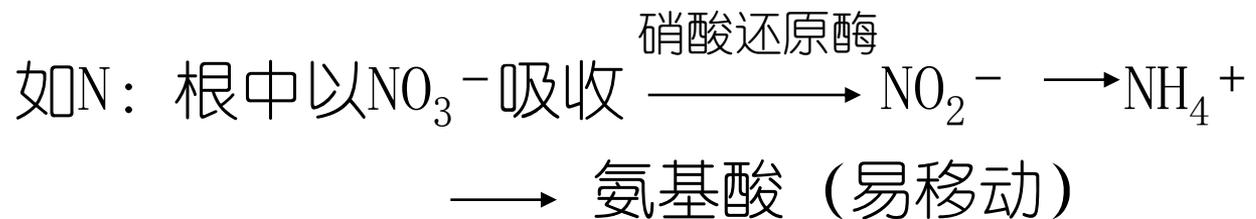


分为两类

以离子形式存在的矿质元素

(K^+ 、 Na^+)

形成不稳定化合物 (N、P、Mg)



2 不可再利用元素：从根系进入植株器官后，不能再次运输的元素。

- S, Ca, Fe, Mn, B形成难溶稳定的化合物。

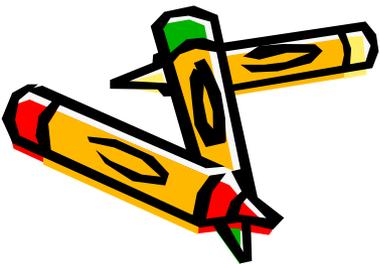
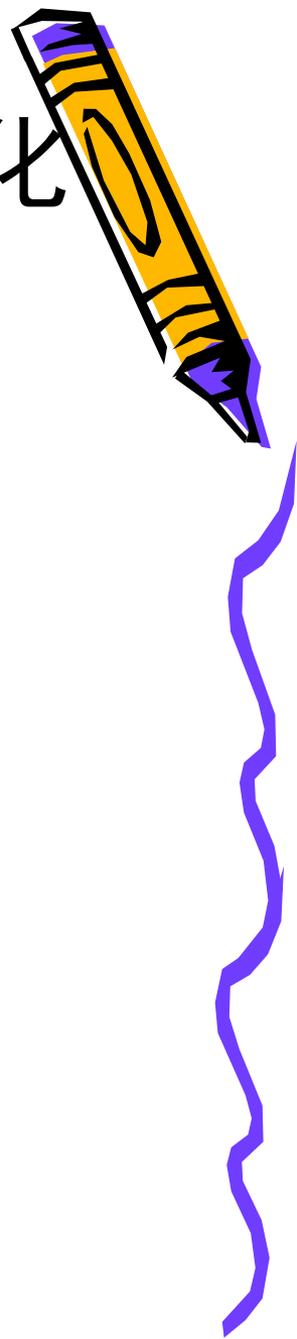
- 特点：在老组织中积累，所以新叶先出现缺

素症状



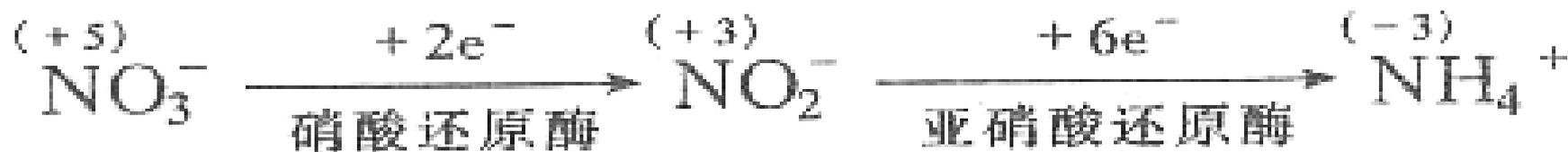
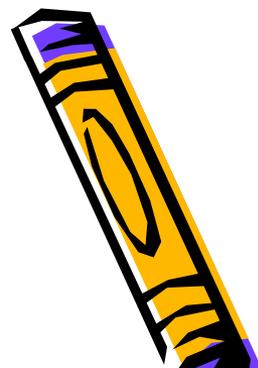
第五节 植物对氮、硫、磷的同化

- 氮的同化
- 硫酸盐的同化
- 磷酸盐的同化



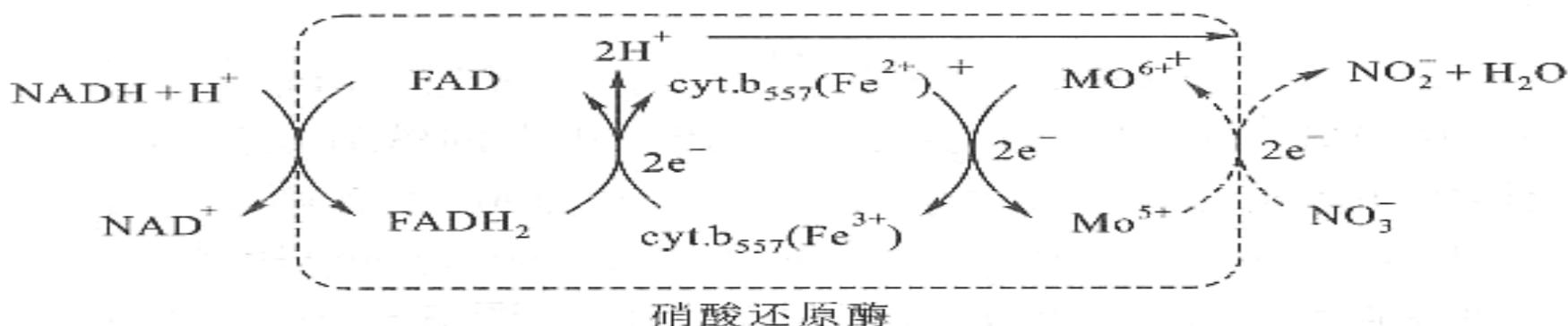
一. 氮的同化

(一) 硝酸盐的代谢还原



1. 硝酸盐还原为亚硝酸盐

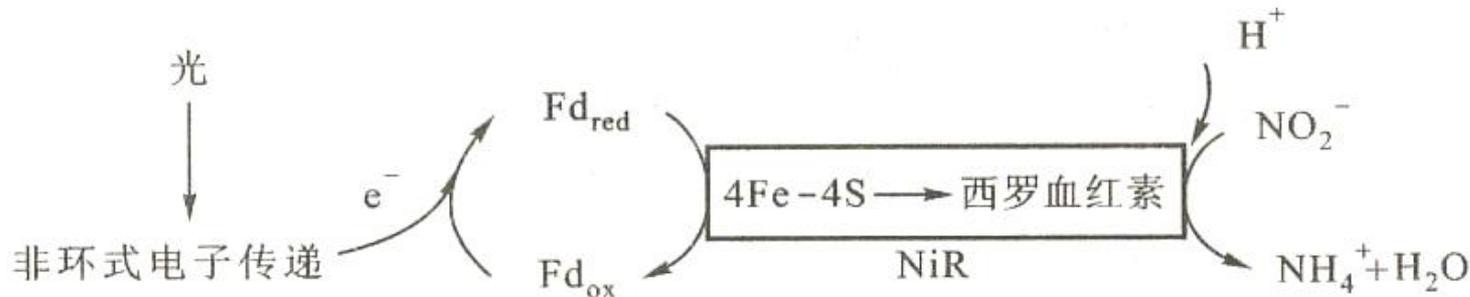
细胞质中进行，硝酸还原酶为钼黄素蛋白，含有FAD、Cytb和Mo，还原力为NADH+H⁺

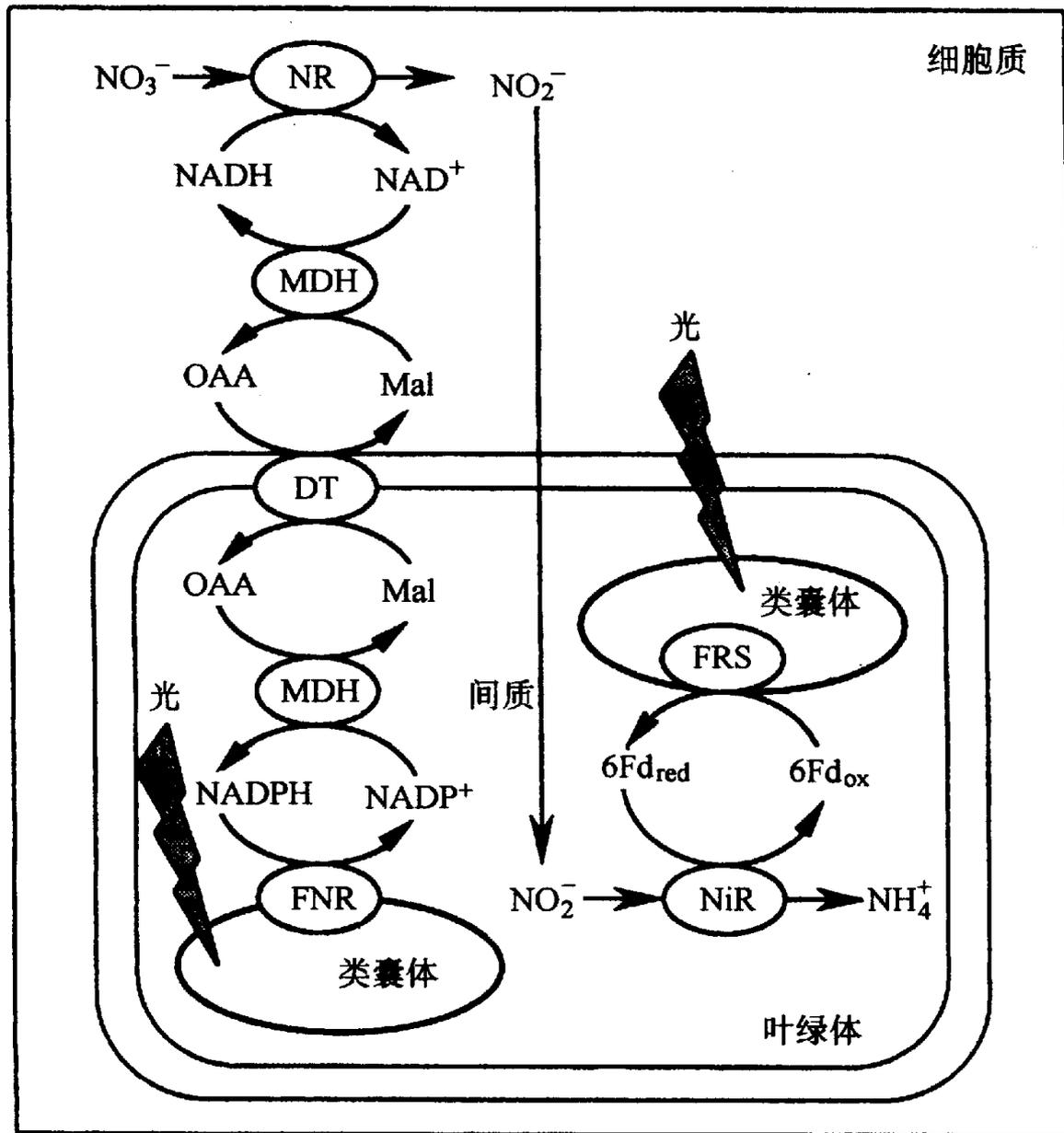


- 硝酸还原酶：诱导酶或适应酶。指植物本来不含某种酶，但在特定的外来物质(如底物)的诱导下，可以生成这种酶。如水稻幼苗

2. 亚硝酸盐还原为氨

- NO_3^- 还原为 NO_2^- 后， NO_2^- 被迅速运进质体即根中的前质体或叶中的叶绿体，并进一步被亚硝酸还原酶(NiR)还原为 NH_3 或 NH_4^+ 。电子供体为还原态铁氧还蛋白 Fd_{red}

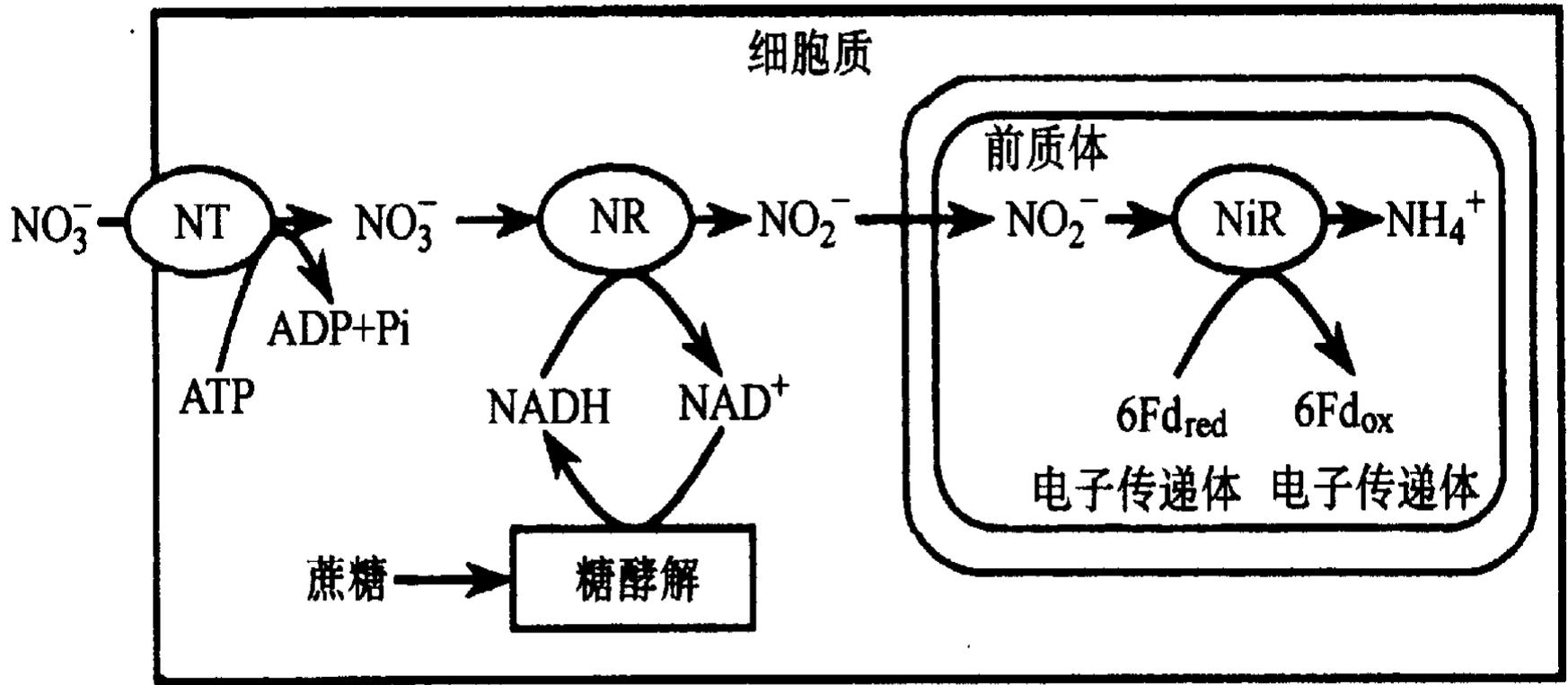




DT: 双羧酸运转器
 FNR: Fd-NADP还原酶
 MDH: 苹果酸脱氢酶
 FRS: Fd还原系统

叶中硝酸盐还原

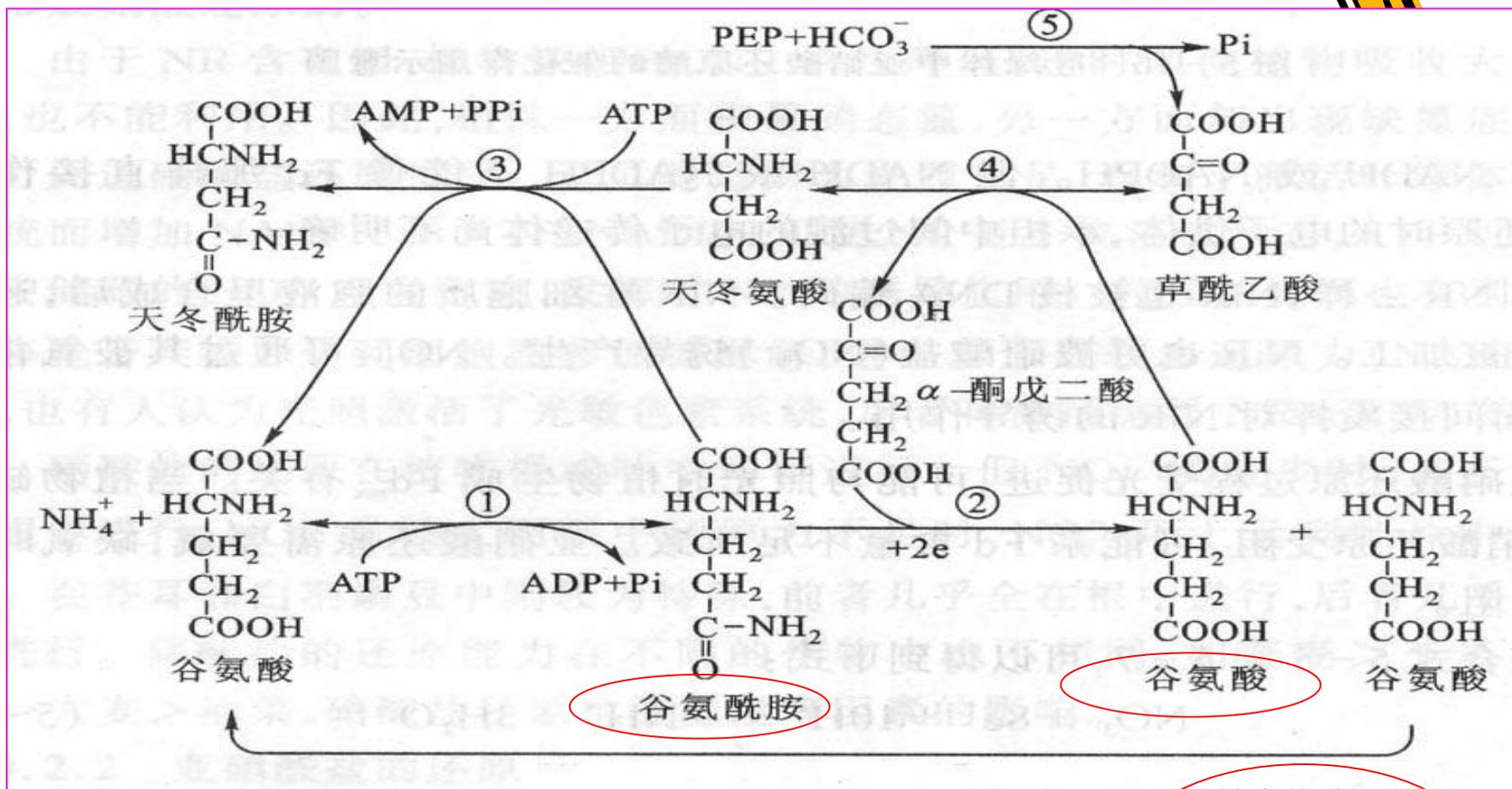
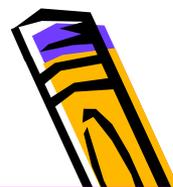




根中硝酸盐还原

NT: 硝酸运转器

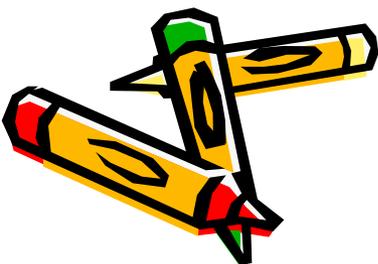
(二) 氮的同化



氨基交换作用，
形成其它氨基酸
或酰胺

①谷氨酰胺合酶； ②谷氨酸合酶；

③天冬酰胺合酶； ④转氨酶； ⑤PEP羧化酶



(三) 生物固氮 (biological nitrogen fixation)

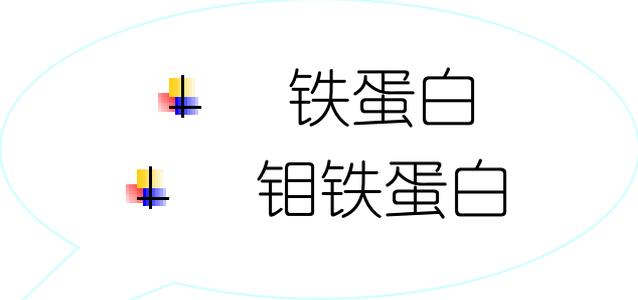
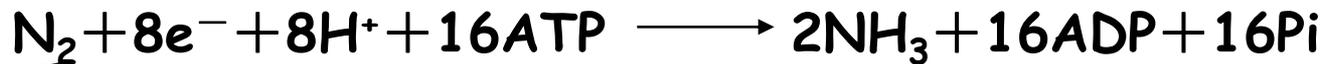
➤ 概念：某些微生物把空气中的游离氮固定转化为含氮化合物的过程。

➤ 固氮微生物：

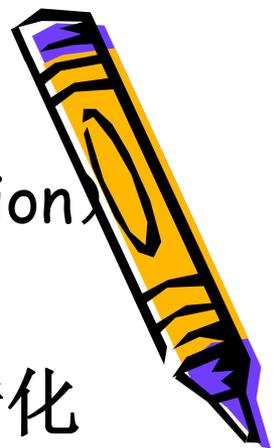
(1) 非共生微生物

(2) 共生微生物

➤ 固氮反应式：固氮酶



铁蛋白
钼铁蛋白

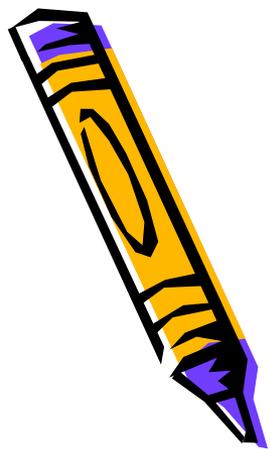


二. 硫酸盐的同化

➤ 硫酸盐同化：根部、地上部。

➤ 硫酸根同化过程：

- 硫酸根离子活化：在**ATP—硫酸化酶**催化下，硫酸根离子与**ATP**反应，产生**APS**和**PPi**。
- **APS**还原为**S²⁻**的过程：在**APS**还原酶、亚硫酸盐还原酶催化下，将**APS**转变为**S²⁻**。
- **S²⁻**合成半胱氨酸的过程：进一步转化为胱氨酸、蛋氨酸等含硫氨基酸，最后进入蛋白质结构。



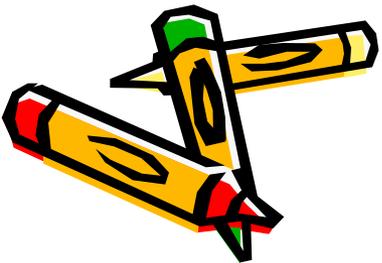
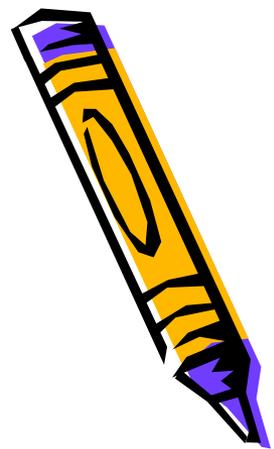
三. 磷酸盐的同化

➤ 磷酸盐同化：根部、地上部。

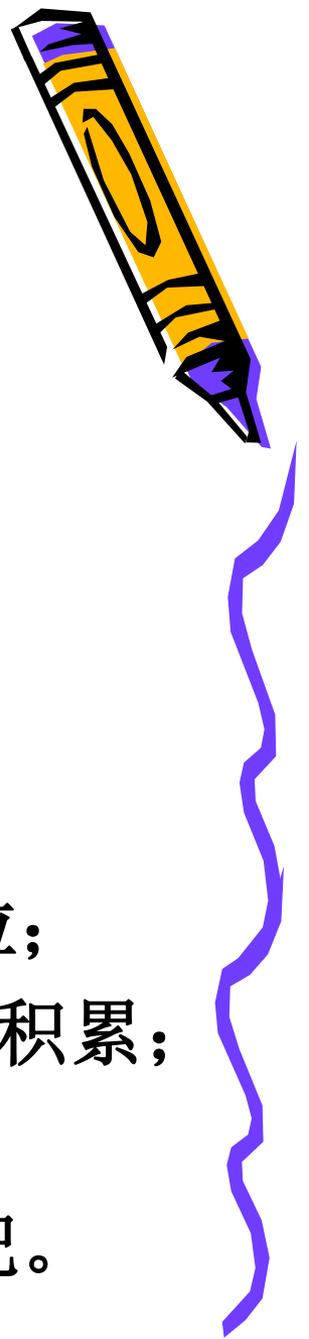
➤ 线粒体中：氧化磷酸化使NADH（琥珀酸）
氧化为ATP

➤ 叶绿体中：光合磷酸化产生ATP

➤ 细胞基质：底物水平磷酸化



第六节 合理施肥的生理基础



一. 作物需肥规律

1. 不同作物对矿质元素需求不同

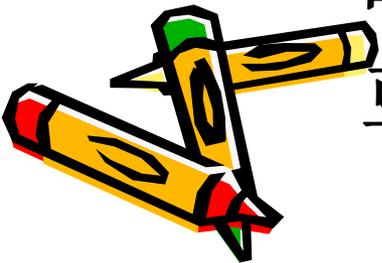
- a. 需求部位不同：叶、茎、果
- b. 不同元素生理作用不同

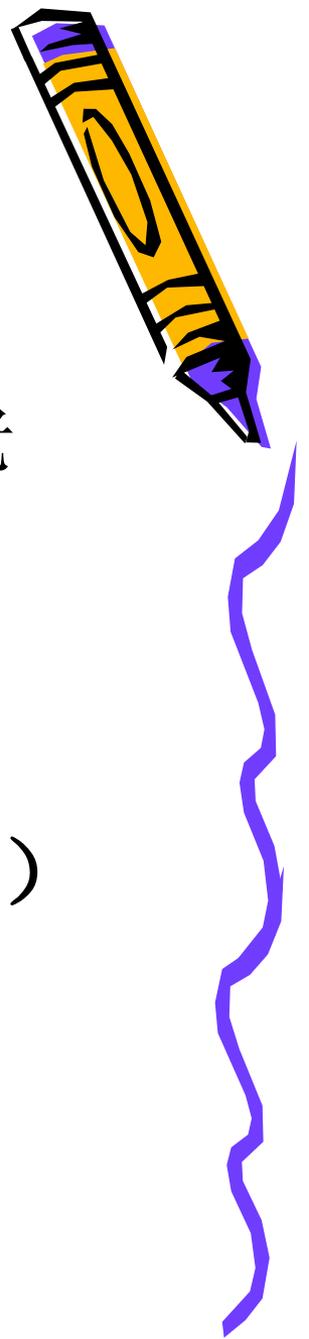
如：禾谷类：前期施**N**肥，后期施**P**、**K**肥促粒；

块根、块茎类：施**K**肥，促进地下糖分积累；

叶菜类：施**N**肥，促叶肥大；

豆科：少**N**，有固氮作用，多施**P**、**K**肥。



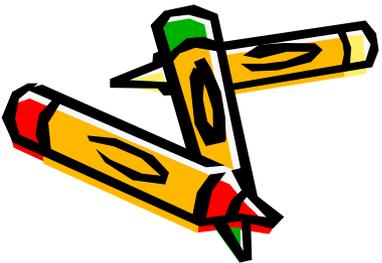


2. 同一作物不同时期需肥不同

- 时期: 种子萌发 苗期 开花结实 成熟衰老
- 需肥量: 不需肥 逐渐增多 最多 停止吸收

3. 最高生产效率期（营养最大效率期）

施肥的营养效果最好，增产最多的时期。



二. 合理施肥的指标

1. 形态指标：相貌、叶色

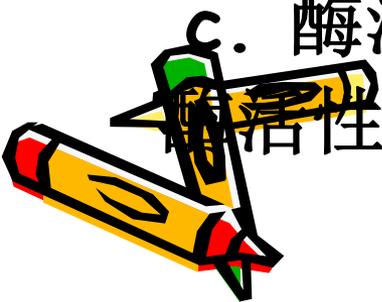
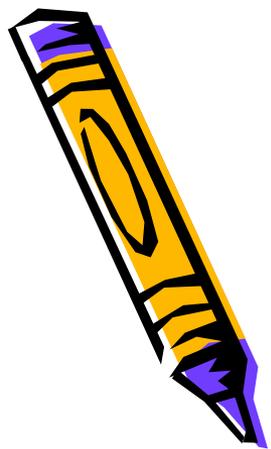
2. 生理指标：

a. 营养元素诊断：

临界含量：获得最高产量的最低养分含量。

b. 酰胺含量：多余的N以酰胺形式贮存，有酰胺存在说明不缺N。如天冬酰胺（水稻）

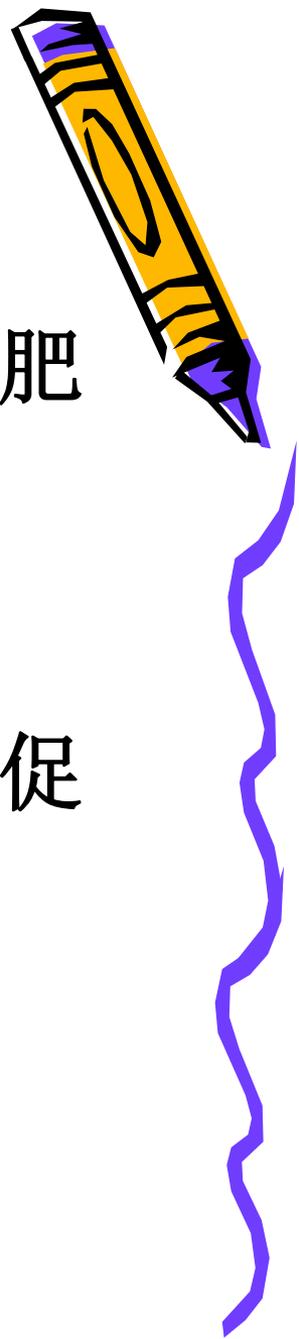
c. 酶活性：某些矿质元素是酶的激活剂，缺乏时酶活性下降。如：缺Mo时，硝酸还原酶活性下降。



三. 发挥肥效的措施

- 适当灌溉：干旱地区，水分亏缺影响肥效，应“以水促肥”。
- 适当深耕：使土壤容纳更多水肥，且促进根系发达。

改善施肥方式



总结

■ 名词:

选择透性, 胞饮作用, 被动运输, 主动运输, 转运蛋白, 离子通道, 离子泵, 生物固氮, 生物膜

■ 掌握:

植物所需矿质元素种类及作用; 根系对矿质元素的吸收及体内运转; 合理施肥的生理基础

■ 重点:

植物必需矿质元素的生理作用; 植物细胞对矿质元素的吸收; 植物对氮素的同化

■ 难点:

植物对矿质元素主动吸收的机理

