

# 有收无收在于水

↑ 上一章

---

↓ 本章

# 收多收少在于肥



# 肥：植物的矿质营养



# 第三章 植物的矿质营养

第一节 植物的必需元素及生理作用

第二节 植物细胞对矿质元素的吸收

第三节 植物根系对矿质元素的吸收

第四节 植物地上部分对矿质元素吸收

第五节 矿质元素在植物体内的运输与分配

第六节 植物对氮、磷、硫的同化

第七节 合理施肥的生理基础



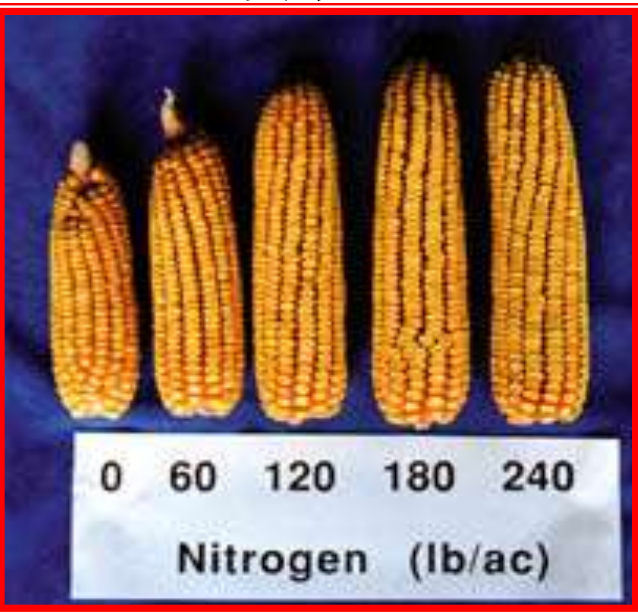
# 收多收少在于肥

矿质元素也和水分一样，主要存在于土壤中，被根系吸收而进入植物体内，运输到需要的部分，加以同化利用，满足植物的需要。

植物对矿质元素的吸收、转运和同化通称为**矿质营养**。



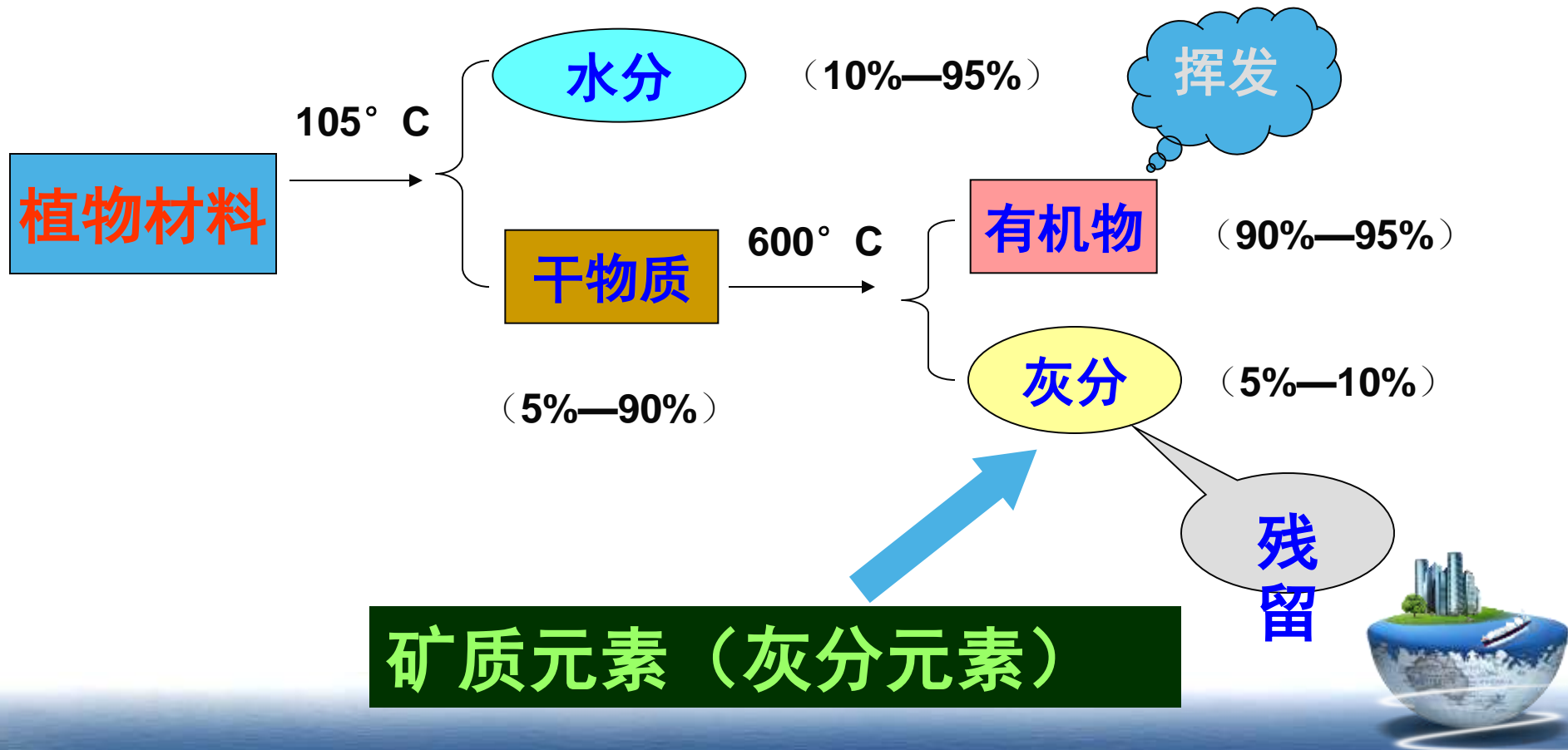
喷灌



氮肥对玉米产量的影响

# 第一节 植物的必需元素及生理作用

## 一、植物体内元素的种类和含量



各种矿质元素的含量因植物种类、器官、部位不同、年龄、不同生境而有很大差异。

◇ 老龄植株比幼龄的灰分含量高

◇ 干燥、通气、盐分含量高的土壤中生长的植物灰分含量高

水生植物约 1%、 中生植物 5% ~ 10%、 盐生植物有时达 45% 以上。

木质部约为 1%， 种子约为 3%，

草本植物的茎和根为4%~5%， 叶为10%~15%



## 二、植物的必需元素

### (一) 植物必需元素的标准

在植物的灰分中所含的元素很多。

国际植物营养学会确定了三个衡量标准：

第一,缺乏该元素,植物生长发育受阻,不能完成其生活史 (不可缺少性)

第二,除去该元素,表现为专一的病症,这种缺素病症可用加入该元素的方法预防或恢复正常 (不可替代性)

第三,该元素在营养生理上的作用是直接的,而不是由于改善土壤的物理、化学、微生物条件而产生的间接效应 (直接功能性)



## (二) 植物必需元素的确定方法

### (1) 溶液培养法和砂基培养法

**水培法(water culture method) (solution culture method):**

在含有全部或部分营养元素的溶液中培养植物的方法。

**砂培法(sand culture method):** 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。

### (2) 气培法和营养膜法

**气培法(aeroponics) :** 将根系置于营养液气雾中栽培植物的方法。

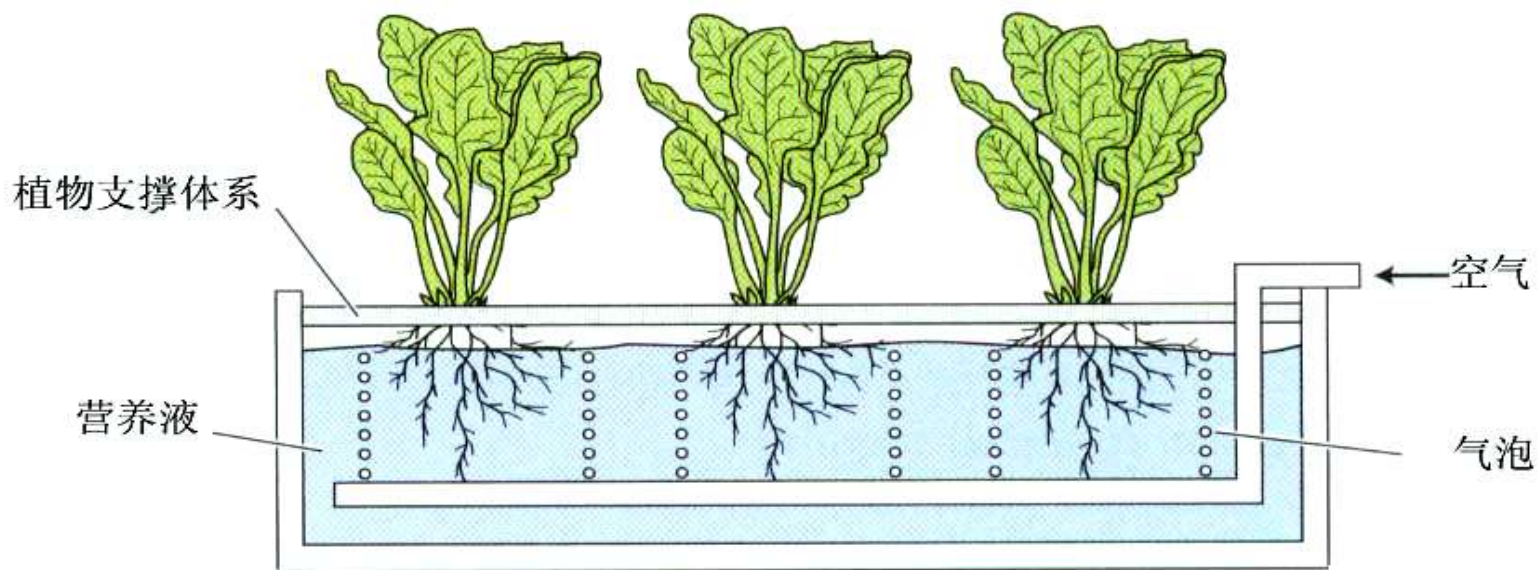
**营养膜法(Nutrient Film Technique, NFT) :** 用塑料薄膜作栽培床，营养液以浅层流动的形式在种植槽中从较高的一端流向较低的另一端的一种水培技术。使根系既能不断地吸收到养分与水分，又保证有充足的氧气供应。



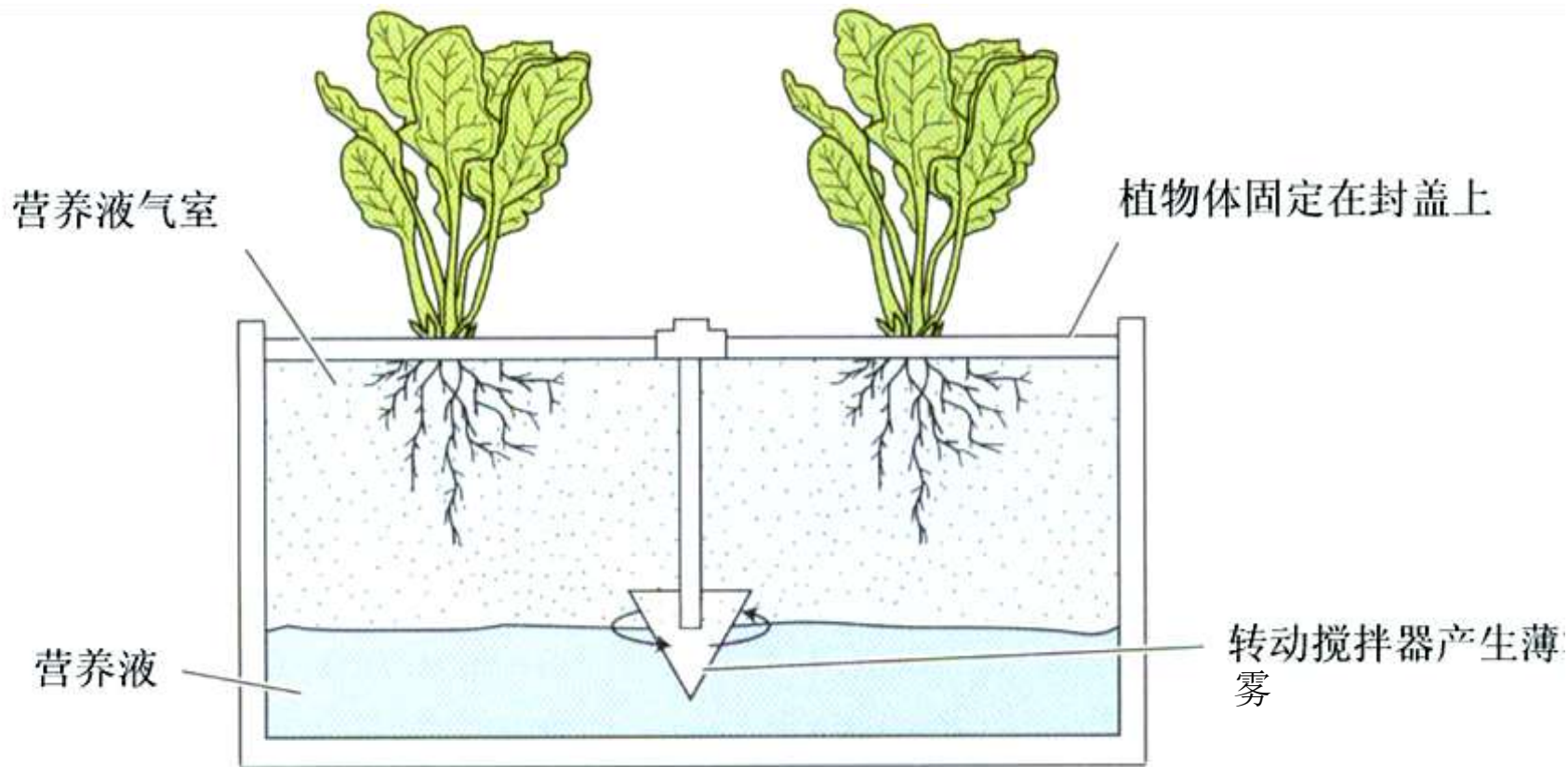


- **溶液培养法** (solution culture method) 或 **水培法** (hydroponics), 是在含有全部或部分营养元素的溶液中培养植物的方法。

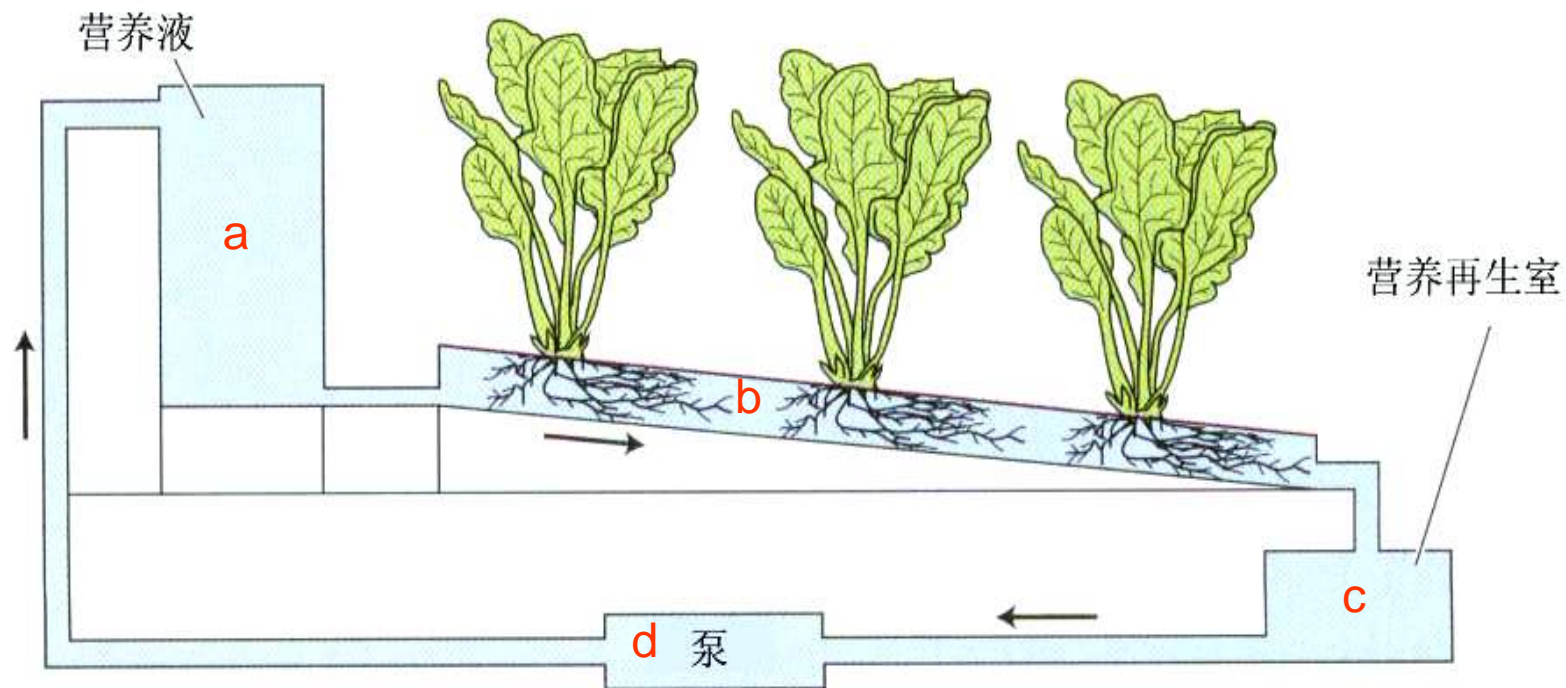
(A) 培养液生长体系



- **气培法**：根悬于营养液上方，营养液被搅起成雾状。



(B) 营养膜生长体系



营养液从容器a流进长着植株的浅槽b, 未被吸收的营养液流进容器c, 并经管d泵回a。



# 溶液培养或砂基培养时，注意：

- ◆ 1. **溶液浓度**要适宜，离子浓度过高易造成伤害；
- ◆ 2. 调节适宜的**pH**值；
- ◆ 3. 注意**通气**；
- ◆ 4. 注意各种**离子的平衡**，否则会造成毒害。







[www.yangling.cc](http://www.yangling.cc)









# 目前已确定的植物必需元素有17种：

## 大量元素

碳、氢、氧、氮、磷、钾、钙、镁、硫

占植物体干重的0.1%以上，植物对此类元素需要量较多。

## 微量元素

铁、锰、硼、锌、铜、钼、氯、镍

含量非常低，植物对此类元素的需要量非常少，但缺乏时植物不能正常生长；若稍有过量，反而对植物有害，甚至致其死亡。





# 大量元素

表 3-1 17 种必需元素及其在植物体内的浓度

元 素	化学符号	植物利用的形式	原子质量/Da	干重/%	与铝相比较的 相对原子数量
大量元素					
氢	H	H <sub>2</sub> O	1.01	6	60 000 000
碳	C	CO <sub>2</sub>	12.01	45	35 000 000
氧	O	O <sub>2</sub> , H <sub>2</sub> O	16.00	45	30 000 000
氮	N	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	14.01	1.5	1 000 000
钾	K	K <sup>+</sup>	39.10	1.0	250 000
钙	Ca	Ca <sup>2+</sup>	40.08	0.5	125 000
镁	Mg	Mg <sup>2+</sup>	24.32	0.2	80 000
磷	P	H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup> , HPO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	30.98	0.2	60 000
硫	S	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	32.07	0.1	30 000



# 微量元素

续表

元素	化学符号	植物利用的形式	原子质量/Da	干重/%	与钼相比较的 相对原子数量
微量元素					
氯	Cl	$\text{Cl}^-$	35.46	0.010	3 000
铁	Fe	$\text{Fe}^{2+}$ , $\text{Fe}^{3+}$	55.85	0.010	2 000
硼	B	$\text{H}_3\text{BO}_3$	10.82	0.002	2 000
锰	Mn	$\text{Mn}^{2+}$	54.94	0.005 0	1 000
锌	Zn	$\text{Zn}^{2+}$	65.38	0.002 0	300
铜	Cu	$\text{Cu}^{2+}$ , $\text{Cu}^+$	63.54	0.000 06	100
镍	Ni	$\text{Ni}^{2+}$	58.69	0.000 01	2
钼	Mo	$\text{MoO}_4^{2-}$	95.95	0.000 01	1



# 三、植物必需矿质元素的生理作用和缺素症状

## (一) 植物必需元素的一般生理作用

- (1) 细胞结构物质的组分
- (2) 生命活动的调节者, 如酶的成分和酶的活化剂
- (3) 参与植物体内的醇基酯化
- (4) 起电化学作用, 如渗透调节、胶体稳定和电荷中和等
- (5) 起缓冲作用



## (二) 植物必需矿质元素的生理作用和缺素症状

### 1. 大量元素的生理作用

(1) **氮** 以铵态氮( $\text{NH}_4^+$ 或  $\text{NH}_3$ )和硝态氮( $\text{NO}_3^-$ 或  $\text{NO}_2^-$ )等形式被吸收

#### 生理功能:

① N是蛋白质、核酸、磷脂的重要成分，而这三者又是原生质、细胞核和生物膜等细胞结构物质的重要组成部分。

② N是酶、ATP、多种辅酶和辅基（如 $\text{NAD}^+$ 、 $\text{NADP}^+$ 、 $\text{FAD}$ 等）的成分，它们在物质和能量代谢中起重要作用。

③ N是某些植物激素如生长素和细胞分裂素、维生素（如 $\text{B}_1$ 、 $\text{B}_2$ 、 $\text{B}_6$ 等）的成分，对生命具有调节作用。

④ N是叶绿素的成分，与光合作用有密切关系。



# 缺氮病症：

① **植株瘦小，产量低下** 缺氮时，蛋白质、核酸、磷脂等物质的合成受阻，影响细胞的分裂与生长，植物生长矮小，分枝，分蘖很少，叶片小而薄，花果少且易脱落。

② **黄化失绿** 缺氮时影响叶绿素的合成，使枝叶变黄，叶片早衰，甚至干枯，从而导致产量降低。

③ **老叶先表现病症** 因植物体内氮的移动性大，老叶中的氮化物分解后可运到幼嫩的组织中去重复利用，所以缺氮时下部叶先发黄，并逐渐向上扩展。

除此外，缺N还会引起叶脉、叶柄、叶鞘等累积花青素而变成红或紫红色。





**氮肥过多**时，营养体徒长，抗性下降，易倒伏，成熟期延迟。然而对叶菜类作物多施一些氮肥，还是有好处的。



**番茄氮过剩植株**  
(倒三角形)



**番茄缺氮植株**





**N过量**

**N正常**

**N缺乏**

**氮过量：**叶片大而深绿，柔软披散，植株徒长。另外，氮素过多时，植株体内含糖量相对不足，茎秆中的机械组织不发达，易造成倒伏和被病虫害侵害。







**小麦  
缺氮**



**苹果  
缺氮**



**马铃薯  
缺氮**



**菜豆  
缺氮**





## (2) 磷 以 $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ 和 $\text{HPO}_4^{2-}$ 的形式被植物根系吸收

### 生理功能:

- ① 磷是核酸、磷脂的组分，参与生物膜、原生质和细胞核构成。
- ② 磷是许多辅酶（如NADPH）的组分，参与物质的合成、分解与转换。
- ③ 磷是AMP、ADP、ATP的组分，直接参与氧化磷酸化和光合磷酸化



- ④ **磷与糖能形成糖的磷酸酯**，便于糖在植物体内的运输。
- ⑤ 液泡内含有磷酸盐，一方面维持细胞的渗透式，另一方面缓冲pH。
- ⑥ 磷能形成植酸钙镁，作为磷的一种贮备形式存在于种子中，萌发时供幼苗生长需要。



# 缺磷病症:

① **植株瘦小。** 缺磷影响细胞分裂，使分蘖分枝减少，幼芽、幼叶生长停滞，茎、根纤细，植株矮小，花果脱落，成熟延迟。

② **茎叶由暗绿色渐变为紫红色。** 缺磷时，蛋白质合成下降，糖的运输受阻，从而使营养器官中糖的含量相对提高，这有利于花青素的形成，故缺磷时叶子呈现不正常的紫红色。

③ **老叶先表现病症。** 磷在体内易移动，能重复利用，缺磷时老叶中的磷大部分转移到正在生长的幼嫩组织中去。因此，缺磷的症状首先在下部老叶出现，并逐渐向上发展。



# 缺磷



蛋白质合成受阻，新的细胞质和细胞核形成少



细胞分裂 ↓



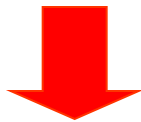
生长缓慢，叶小，分枝、分蘖少；



植株矮小；产量低；抗性弱



茎叶由暗绿色渐变为紫红色



由于糖分运输受阻，叶片中积累大量糖分，易形成花色素苷



# 白菜缺磷



有些叶子的颜色呈红色或紫色

# 玉米缺磷



生长缓慢，叶小，分蘖少；





磷在体内易移动，也能重复利用，缺磷时老叶中的磷能大部分转移到正在生长的幼嫩组织中去。

## 磷肥过多：

施磷过多影响植物对其它元素的吸收：

1. 磷过多还会阻碍植物对硅的吸收，水稻易患稻瘟病。
2. 水溶性磷酸盐还可与土壤中的锌、钙结合，减少锌、钙的有效性，故磷过多易引起**缺锌、缺钙病**。



## (3) 钾 在植物中几乎呈离子状态

### 生理功能:

- ① 调节水分代谢。K<sup>+</sup>在细胞中是影响渗透势的主要因素。  
如：调节气孔开闭、蒸腾作用；
- ② 酶的活化剂，可作为60多种酶的激活剂。  
如：谷胱甘肽合成酶等
- ③ 参与能量代谢。作为H<sup>+</sup>的对应离子，参与光合磷酸化与氧化磷酸化。



④**提高抗性**，在钾的作用下原生质的水合度增加，细胞保水力提高，抗性也提高。

⑤**参与物质运输**，钾不仅促进新生的光合产物的运输，而且对贮藏物质的运输也有利。





# 缺钾病症：

① **抗逆性降低，易倒伏。** 缺K时植株茎秆柔弱，易倒伏；抗旱、抗寒性降低。

② **叶色变黄，叶缘焦枯。** 缺K叶片失水，蛋白质、叶绿素被破坏，叶色变黄而逐渐坏死；叶缘焦枯、生长缓慢，但由于叶中部生长仍较快，所以整个叶子会形成杯状弯曲，或发生皱缩。

③ **老叶先表现病症。** K也是易移动而可被重复利用的元素，故缺素病症首先出现于下部老叶。





菜豆缺钾下部叶片黄褐色



油菜缺钾外叶叶脉间黄化







老叶沿叶缘首先黄化，严重时叶缘呈灼烧状。



## (4) 硫 以硫酸根 ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) 形式被植物吸收

### 生理功能:

- ① 含硫氨基酸（半胱氨酸、胱氨酸和甲硫氨酸）和硫脂分别参与蛋白质和生物膜的组成。
- ② 硫参与各种生化反应：
  - a. 作为CoA的组分，参与物质和能量代谢。
  - b. 是铁氧还蛋白、硫氧还蛋白与固氮酶的组分，参与光合、固氮和硝态氮还原过程。
  - c. 作为谷胱甘肽和维生素B<sub>1</sub>的成分，参与氧化还原反应。
  - d. 作为巯基（-SH）的组分而起作用（如：是某些酶的活性中心，稳定蛋白结构）。



## 缺硫症状

供硫不足影响蛋白质的合成，细胞分裂受阻；植株矮小，叶片小而黄，易脱落。

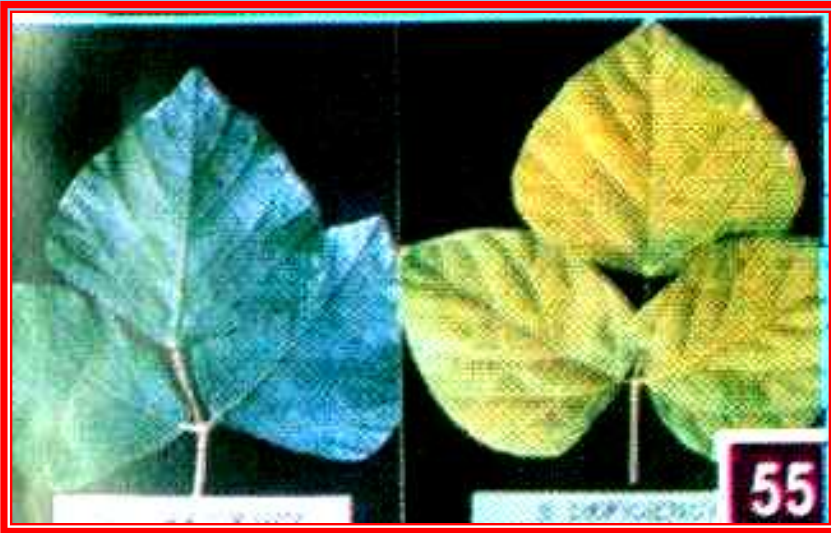
硫不易移动，幼叶先表现症状，新叶均衡失绿，呈黄白色并易脱落。



## 缺硫

大豆植株矮小, 新叶均一失绿发黄

豇[jiāng]豆新叶失绿发黄







新叶呈淡黄色，全株变黄；叶片较小，节间变短



缺硫  
似缺氮  
老叶有  
棕斑  
根瘤  
发育  
差。



早期类似缺氮，幼嫩部明显



油菜缺硫  
叶片呈杯状  
内卷，叶背  
面呈红色







玉米缺硫, 新叶均  
一失绿发白。



缺S油菜开花  
结实延迟





## **(5) 钙** 植物以离子 ( $\text{Ca}^{2+}$ ) 形式吸收

### 生理功能:

- (1) 钙是细胞某些结构的组分（如：胞间层、染色体等）。
- (2) 在液泡中 $\text{Ca}^{2+}$ 常与草酸形成草酸钙结构，避免草酸的伤害。
- (3) 钙能降低原生质的水合度，提高植物适应干旱与干热的能力。



- (4) 钙是某些酶类(ATP水解酶、琥珀酸脱氢酶等)的活化剂。
- (5) 钙与磷和镁形成植酸钙镁存在于种子中, 供萌发时利用。
- (6) 钙与钙调蛋白构成 $\text{Ca}^{2+}$ -CaM信号系统行使第二信使功能。
- (7)  $\text{Ca}^{2+}$ 和 $\text{K}^{+}$ 一起作为 $\text{H}^{+}$ 的对应离子参与氧化磷酸化。



## 缺钙病症：

缺钙时，由于不能形成细胞壁而影响细胞分裂，茎尖、**根尖溃烂**，停止生长，根粗短，新根不能形成，顶芽、幼叶初期呈淡绿色，继而**叶尖出现典型的钩状**，随后坏死。钙是难移动、不易被重复利用的元素，故缺素症状首先表现在**上部幼茎幼叶**上。



番茄严重缺钙叶片



苗期缺钙心叶叶缘枯死





生长点坏死





幼叶有缺刻状





当果实含钙量低于0.2%时，致使脐部细胞生理紊乱，失去控制水分能力而发生坏死，并形成脐腐。在多数情况下土壤中不缺乏钙元素，主要是土壤中氮肥等化学肥料使用过多，使土壤溶液过浓，钙素吸收受到影响。

## 蕃茄“脐腐病”







番茄不同程度缺钙果



番茄果实缺钙发生顶腐







大白菜“干心病”



## (6) 镁 以 $Mg^{2+}$ 的形式被植物吸收

### 生理功能：

- ①参与光合作用：叶绿素成分。
- ②酶的活化剂或组分（这些酶涉及到糖类、脂类、蛋白质、核酸等物质代谢与能量代谢）。
- ③促进核糖体亚基间的结合，从而保证核糖体结构稳定，保证蛋白质合成。
- ④植酸钙镁的成分。

植酸钙镁存在于鼓皮、米糠以及很多植物种子中,它是一种谷物在贮藏中,防止脂肪酸败的天然抗氧化剂。



# 缺镁病症：

缺镁时老叶先发病，典型症状为叶脉间**失绿**，叶缘卷曲，叶脉间出现坏死斑，叶有杂色，基部老叶脱落，严重缺镁时老叶死亡，全株变黄。



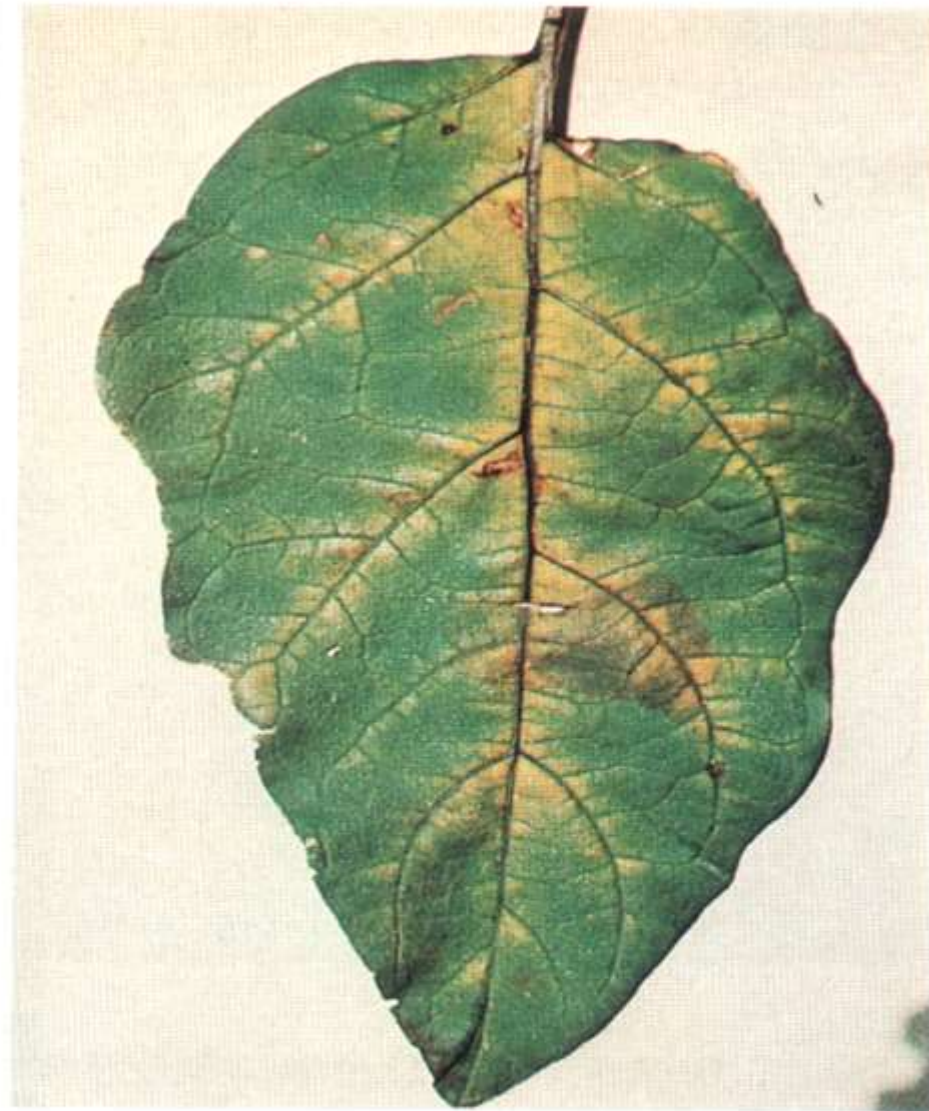
白菜缺镁外叶失绿



玉米严重缺镁叶片







### 茄子缺镁症：

生长初期不易出现，到果实膨大时老叶或果实附近的叶片黄化。幼叶不出现缺乏症（前田原图）。

### 茄子叶片缺镁症：

首先叶脉附近变黄，严重时，整个叶片黄化，从叶尖及叶缘开始变褐坏死。有时叶脉仍保持绿色。收获量多时，下位叶落叶严重（前田原图）。



缺Mg网状脉





**大麦缺Mg条  
(串珠) 状脉**



缺乏镁时，脉间失绿变黄，有时呈紫红色；  
严重时形成坏死褐斑。



## 2. 微量元素的生理作用

(1) 铁 主要以 $\text{Fe}^{2+}$ 螯合物的形式被植物吸收

### 生理功能:

① 铁是许多重要酶的辅基。如细胞色素氧化酶、铁氧还蛋白中都含有铁。铁也是固氮酶中铁蛋白和钼蛋白的组分，在生物固氮中起作用。

② 催化叶绿素合成的酶需要 $\text{Fe}^{2+}$ 激活。近年来发现，铁对叶绿体构造的影响比对叶绿素合成的影响更大。





# 缺铁病症：铁不易移动

缺铁初期植株上部叶叶肉失绿变成淡绿色、淡黄色、甚至白绿色，而叶脉仍保持绿色，形成网状。缺铁时间延长，叶脉的绿色会逐渐变淡并逐渐消失，使整个叶片呈黄色甚至白色，有时会出现棕褐色斑点，最后叶片脱落，植株生长停滞。



芹菜缺铁叶片黄化

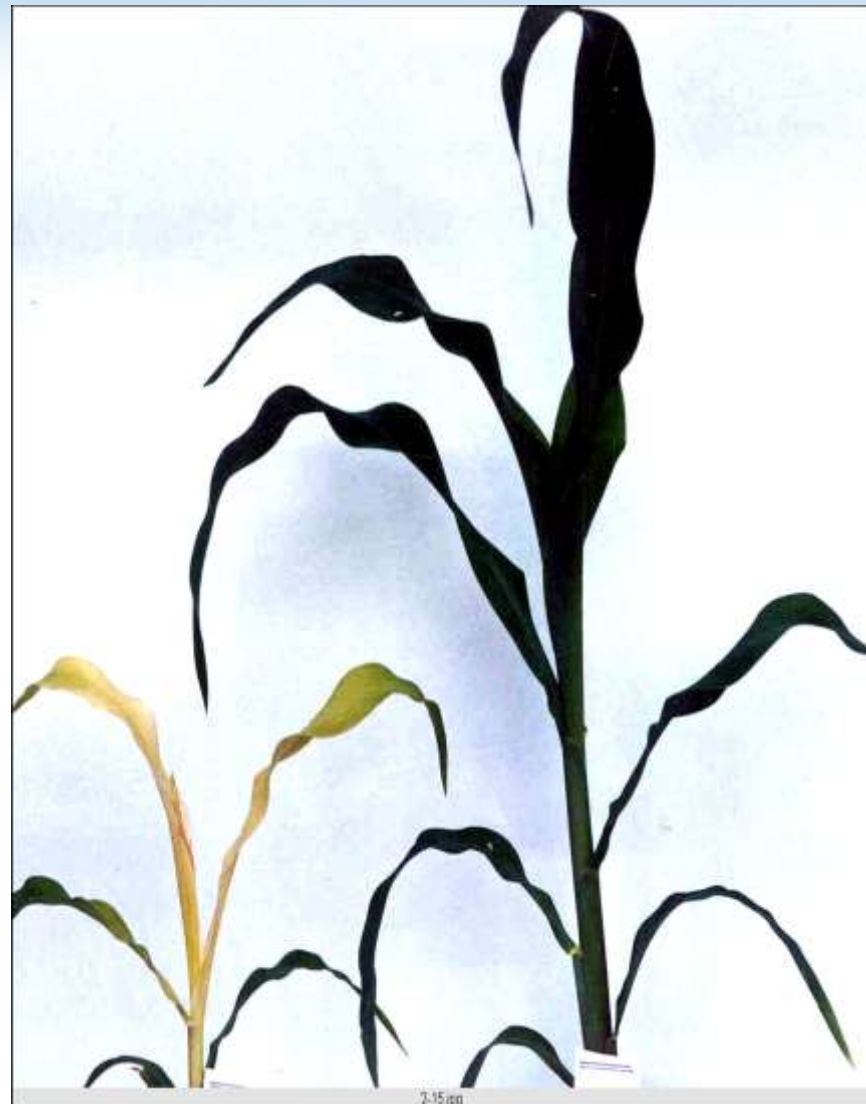


草莓缺铁上部叶片黄化





# 缺铁影响叶绿素的合成，幼叶黄化。



# 苹果缺Fe，新叶脉间失绿





# 茄子缺Fe



柑桔缺Fe，新  
叶脉间失绿到  
全叶发黄。





水稻缺Fe，新  
叶脉间失绿到  
全叶发黄



大豆缺Fe，新叶脉间失绿到全叶发白。



## (2) 铜 以 $\text{Cu}^{2+}$ 形式被植物吸收

### 生理功能:

1) 一些酶的成分 为细胞色素氧化酶、多酚氧化酶、抗坏血酸氧化酶、SOD、漆酶的成分, 在呼吸的氧化还原中起重要作用。

2) 铜是质蓝素(PC)的组分

铜是质蓝素的成分, 参与光合电子传递。

铜还有提高马铃薯抗晚疫病的能力, 所以喷硫酸铜对防治该病有良好效果





## 缺铜症状

- 禾谷类作物分蘖增多，植株丛生，叶尖发白，叶片卷曲，易得“白瘟病”
- 果树缺铜，叶片失绿，夏季顶梢枯死，易得“顶枯病”
- 树皮、**果皮粗糙，而后裂开**，引起树胶外流。
- 柑桔缺Cu裂果。
- 蚕豆缺铜，花瓣上黑色“豆眼”退色。





## (3) 锌 以 $Zn^{2+}$ 形式被植物吸收

### 生理功能:

1) 参与生长素的合成 是色氨酸合成酶的成分, 缺少时不能将吲哚和丝氨酸合成色氨酸, 因而不能合成生长素(吲哚乙酸), 导致植物生长受阻。

2) 锌是碳酸酐酶的组分 催化 $CO_2$ 的水合作用, 该酶存在于叶绿体内, 可能与光合作用的 $CO_2$ 供应有关。

3) 锌是多种酶的成分和活化剂



# 缺锌病症：

缺锌时会导致植物体内IAA合成受阻，并最终使植株幼叶和茎的生长点受阻，产生所谓“小叶病”和“丛叶症”。

缺锌时蔬菜叶片黄化，叶卷曲，节间缩短，形成簇生小叶，全株萎缩。



水稻缺Zn新叶基部发白，叶片短窄，茎节缩短

大田水稻缺Zn





# 柑桔缺Zn小叶症伴脉间失绿







**大田玉米缺Zn，有失绿条块**



## (4) 锰 锰主要以 $Mn^{2+}$ 形式被 植物吸收

### 生理功能：

①**锰参与光合作用。** 锰为叶绿素形成和维持叶绿体正常结构所必需。光合作用中水的光解需要锰参与。

②**植物体内十分重要的氧化还原剂。**

③**锰可激活多种酶类。** 如硝酸还原酶等。





## 缺锰症状：

锰在植物体内不易移动，因此缺锰症常从新叶开始。

- 缺锰时植物不能形成叶绿素，**叶脉间失绿**褪色，但叶脉仍保持绿色，缺锰严重时，失绿部分扩大连，并出现褐色斑点，呈**烧灼状**。此为缺锰与缺铁的主要区别。
- 新叶脉间缺绿，有坏死小斑点（褐或黄），根系不发达，开花结实少。燕麦易得“**灰斑病**”，甜菜易得“**黄斑病**”。



# 大麦缺Mn，新叶有褐色小斑点





# 葡萄缺Mn，脉间失绿，果实成熟不一致







苹果树缺锰 新叶脉间失绿褪色，有坏死小斑点



缺锰黄瓜叶片脉间失绿



## (5) 硼 以硼酸( $\text{H}_3\text{BO}_3$ )的形式被子植物吸收

### 生理功能:

- ① 硼与植物的生殖有关。硼有利于花粉形成，可促进花粉萌发、花粉管伸长及受精过程的进行。
- ② 硼参与尿嘧啶的生物合成，影响碳水化合物的代谢。
- ③ 硼能与游离状态的糖结合，使糖带有极性，从而使糖容易通过质膜，促进其运输。
- ④ 硼还能抑制植物体内咖啡酸、绿原酸的形成，保护根尖与茎尖免受伤害。
- ⑤ 硼对植物激素的影响。缺硼时CTK合成受抑，而IAA却在组织中积累。



# 缺硼症状

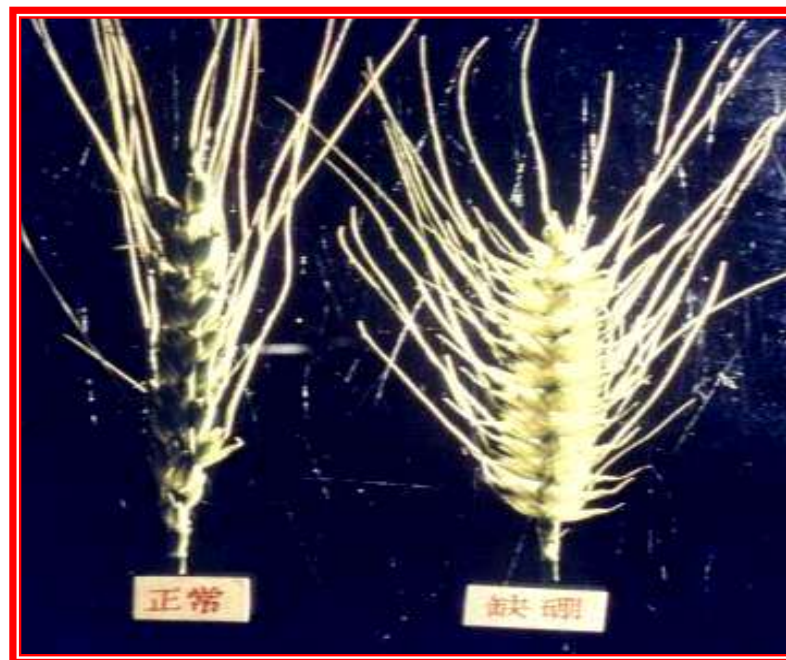
## A. 受精不良, 籽粒减少

花药花丝萎缩, 花粉母细胞不能向四分体分化。

油菜“**花而不实**”、大麦、小麦“**穗而不实**”、“**亮穗**”，棉花“**蕾而不花**”。



玉米缺B结实不良



小麦缺B“亮穗”





**B. 生长点停止生长** 侧根侧芽大量发生, 其后侧根侧芽的生长点又死亡, 而形成**簇生状**。



**黄瓜缺硼生长点坏死**

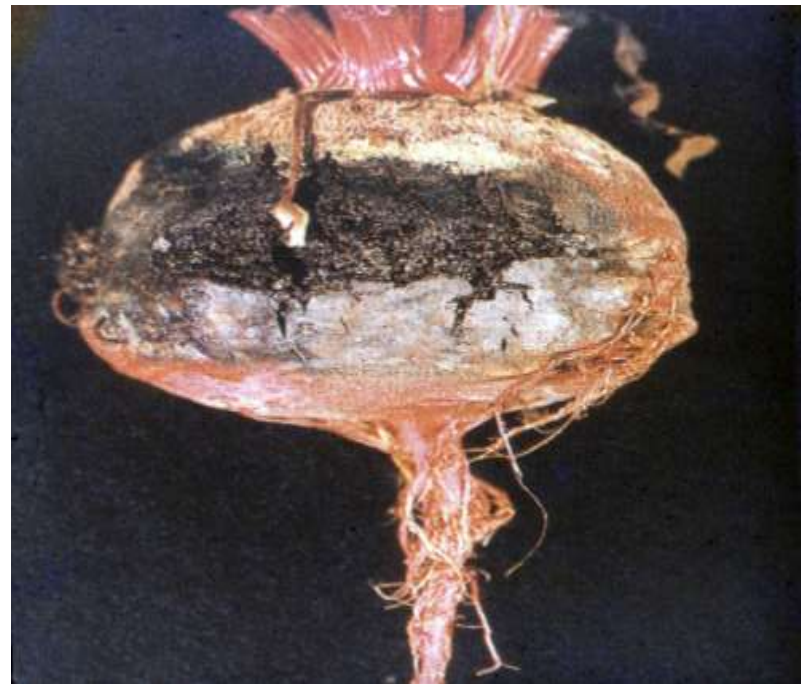
**← 黄瓜缺硼症**



C. **易感病害** 甜菜的心腐病、花椰菜的褐腐病、马铃薯的卷叶病、萝卜“**黑心病**”和苹果的**缩果病**等都是缺硼所致。



花椰菜的褐腐病



缺B甜菜“心腐病”







马铃薯的卷叶病



萝卜“褐心病”







## 苹果的缩果病



## (6) 钼 以钼酸根 ( $\text{MoO}_4^{2-}$ ) 形式被吸收

是需要量**最少**的必需元素。

生理作用：

- A. 硝酸还原酶和豆科植物固氮酶钼铁蛋白的成分
- B. 钼还能增强植物抵抗病毒的能力

缺钼病症：

缺钼影响氮代谢，一般表现植株矮小、叶片失绿、叶肉失绿、叶小、边缘卷曲枯焦，十字花科植物叶变长卷曲，畸形，老叶变厚。





番茄缺Mo、脉间失绿，  
变得呈透明。



Figure 28. Molybdenum-deficient cauliflower. Yellow mottling between the leaf veins, rolling or curling upward and crinkling of the leaves.

叶脉间缺绿





## (7) 氯 以Cl<sup>-</sup>形式被植物吸收

### 生理功能：

- A. 参与光合作用      参与光合作用中水的光解放氧
- B. 参与渗透势的调节

### 缺氯病症：

缺氯时, 叶片萎蔫, 失绿坏死, 最后变为褐色; 同时根系生长受阻、变粗, 根尖变为棒状。





**番茄缺Cl叶易失水萎焉**



# 小麦缺氮 (美国堪萨斯州)



缺氮



施氮后(24磅/英亩)  
叶片上斑点消失





## (8) 镍 (Ni) 以 $\text{Ni}^{2+}$ 的形式被植物吸收

### 生理功能:

镍是近年来发现的植物生长所必需的微量元素。镍最明确的生理作用是对维持**脲酶**的结构和功能是必须的，脲酶的作用是催化**尿素**水解。

大田情况下，植物极少发生缺镍症，但常易发生镍过多中毒（首先叶片失绿，继而叶脉间出现褐色坏死）。





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)

# 草莓叶片的缺素症状



# 各种元素的重复利用情况

能重复利用：氮、磷、钾、镁 等

——缺乏病症首先从下部老叶开始

不能重复利用：钙、铁、硼、锰、铜、钼 等

——缺乏病症先出现于幼嫩的茎尖和幼叶





表 3-5 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

### 3. 有益元素和有害元素

某种元素并非是植物普遍所必需的, 但能促进某些植物的生长发育, 或只有某些植物生长所必需的元素。这些元素被称为**有益元素**。

常见的有钠(Na)、硅(Si)、钴(Co)、硒(Se)、钒(V)、铝(Al)、钛(Ti)、锂(Li)、铬(Cr)、碘(I)等。

有些元素少量或过量存在时对植物有毒, 将这些元素称为**有害元素**。如重金属**汞、铅、钨、铝**等。



# 回顾

## 植物必需元素有17种：

### 大量元素

碳、氢、氧、氮、磷、钾、钙、镁、硫

占植物体干重的0.1%以上，植物对此类元素需要量较多。

### 微量元素

铁、锰、硼、锌、铜、钼、氯、镍

含量非常低，植物对此类元素的需要量非常少，但缺乏时植物不能正常生长；若稍有过量，反而对植物有害，甚至致其死亡。





# 第二节 植物细胞对矿质元素的吸收

植物细胞既可以从外界环境中吸收物质，也可以从植物的内环境吸收物质。

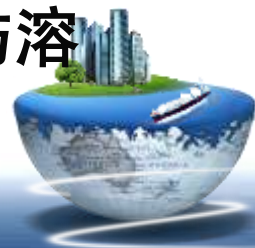
## 一、细胞吸收溶质的特点

### （一）积累现象

活细胞从周围环境吸收必需元素，使细胞内的浓度远远高于细胞外的浓度，这种现象叫**积累**。内部浓度与外部浓度之比称为**积累比**。

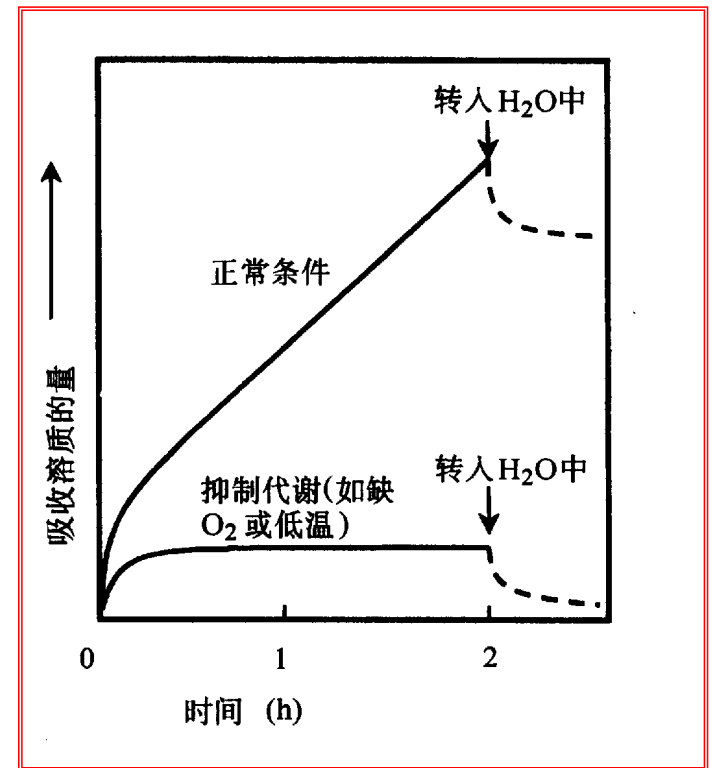
### （二）选择性吸收

植物细胞对溶质的吸收具有选择性，吸收的离子不与溶液中的离子浓度成比例。



### (三) 分阶段吸收

- 当根细胞内的溶质浓度较低，从外部吸收溶质时，首先有一个溶质**迅速**进入的阶段，称为**第一阶段**，然后速度变慢并保持恒定，称为**第二阶段**。
- 第一阶段溶质进入**质外体**，第二阶段溶质进入**原生质及液泡**。
- 将实验材料从溶液转入水中，原来进入质外体的那些溶质会泄漏出来
- 用无 $O_2$ 、低温或用抑制剂来抑制呼吸作用，则第一阶段的吸收基本上不受影响，而第二阶段被抑制。
- 这表明，溶质进入质外体与其跨膜进入细胞质和液泡的机制不同，前者**以被动吸收**为主；后者**以主动吸收**为主。



## （四）吸收速率随溶质浓度而变化

离体根细胞从低浓度培养液中吸收溶质的速率，在开始时随溶质浓度的增加而迅速增加，然后吸收速率变慢，最后虽然外界溶质的浓度继续升高，但吸收速率不再增加，达到饱和，即**饱和效应**。

离子吸收的饱和效应说明有膜蛋白参与运转。





## 二、细胞吸收溶质的方式

被动吸收 (passive absorption)

主动吸收 (active absorption)

胞饮作用 (pinocytosis)



## (一) 被动吸收

指细胞对矿质元素的吸收不需要代谢能量直接参与，离子顺着电势梯度转移的过程。

主要包括单纯扩散和协助扩散。



**1. 单纯扩散:**指分子或离子**沿着化学势或电化学势梯度**跨膜转移的现象。既不需要消耗代谢能，也不需要专一的载体分子。

**对于分子**，只要在膜两侧保持一定的浓度差（化学势差）就可以发生单纯扩散。

**不带电荷的水分子和溶于水中的气体**等小分子物质可通过无蛋白的脂质双分子层区或通过水孔进入膜内。

**带电荷的离子**，不管多少，均难与穿过膜的脂质双分子层。

运输的对象：主要是不带电荷的小分子





**2、协助扩散：**指借**膜转运蛋白**协助溶质顺着浓度或电化学梯度跨膜转运的物理过程。无需能量。

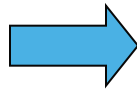
包括**通道运输**与**载体运输**。对应的蛋白分别叫通道蛋白与载体蛋白。

运输的对象：主要是带电荷的离子



# 膜转运蛋白

通道蛋白



又称 **离子通道**

由内在蛋白构成的孔道，是离子顺着电化学势梯度被动单方向跨膜运输的通道。

载体蛋白

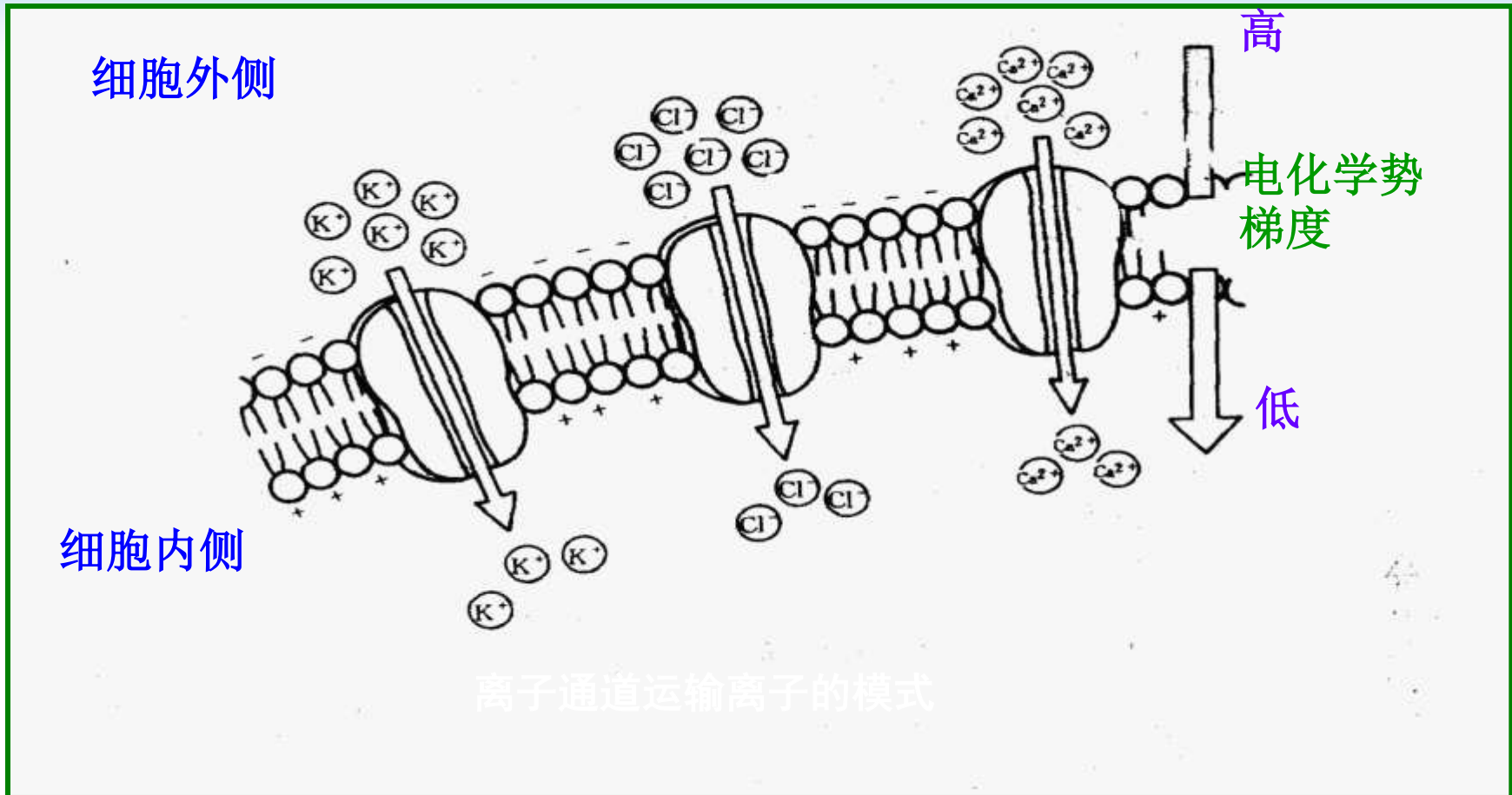


又称 **载体、透过酶 或 运输酶**

不形成明显的孔道结构，通过构象变化使离子（或分子）能够跨膜转运。



# 通道蛋白



- 1、具有离子选择性。
- 2、转运速率高，比载体运输快1000倍。
- 2、离子通道是“门控”的。





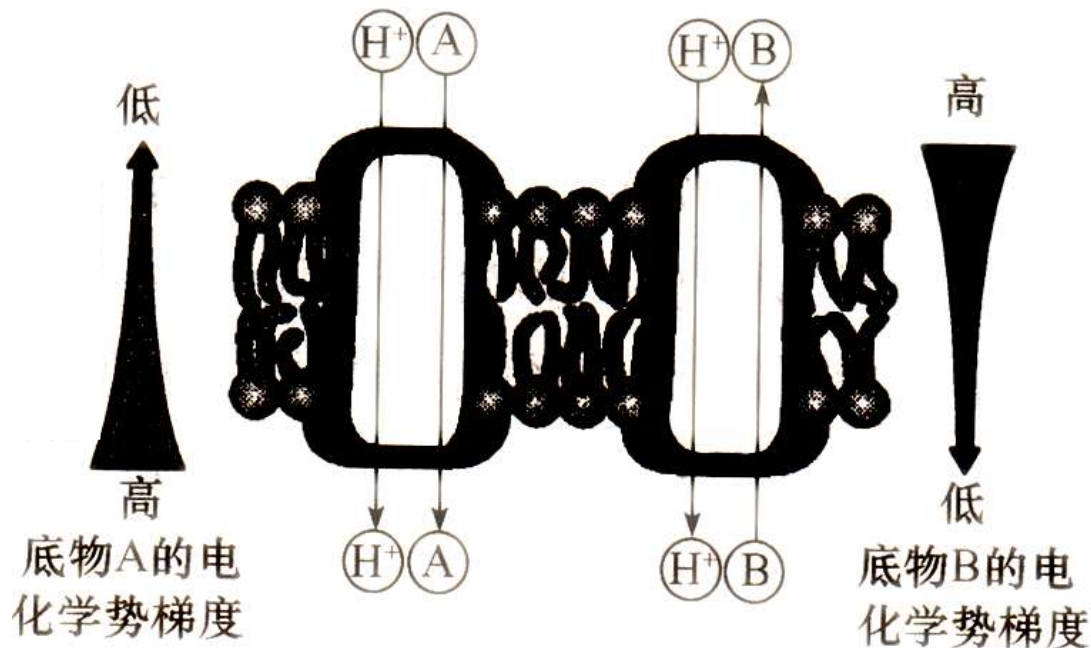
# 载体蛋白

根据转运的特点载体蛋白可分为：**单向运输载体、同向运输器、反向运输器。**





单向运输载体



同向运输载体

反向运输载体

图3-3 载体蛋白的类型



# 溶质是经通道蛋白还是经载体蛋白转运, 二者区别

<b>通道蛋白</b>	<b>载体蛋白</b>
没有饱和现象	有饱和现象 (结合部位有限)
顺电化学势梯度转运	顺电化学势梯度 也可逆电化学势梯度转运
被动吸收	被动吸收或主动吸收





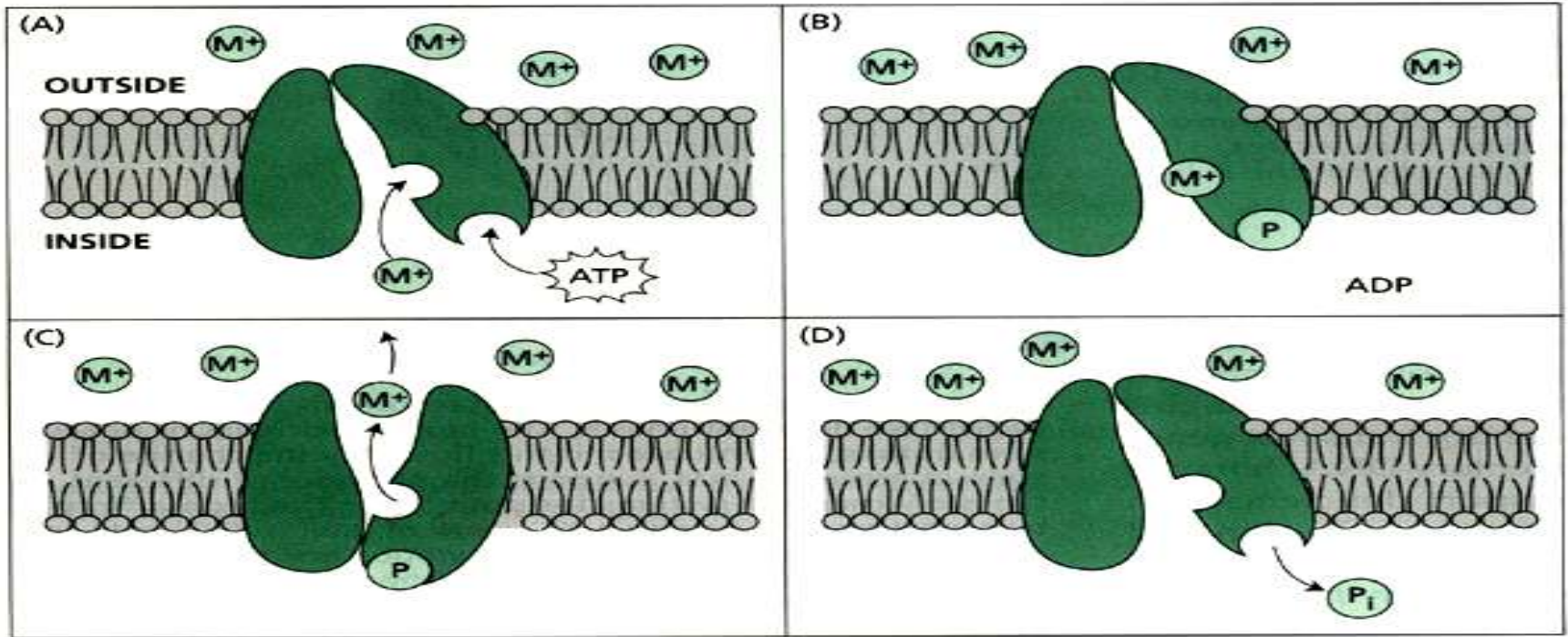
## （二）主动吸收

指植物细胞利用代谢能量**逆电化学势梯度**吸收矿物质的过程。这种运输要直接**消耗细胞的代谢能（ATP）**来启动和维护。

包括**ATP酶**以及**原初主动运输**和**次级主动运输**



# 1. ATP酶



由于此种转运造成了膜内外正、负电荷的不一致，形成了跨膜的电势差，这种现象称为**致电**，所以**ATP酶**也叫**致电泵**，包括**质子泵**和**离子泵**。



**质子泵** ( $H^+$ 泵), 根据其所处的亚细胞位置可分为:

① **质膜** $H^+$ -ATP酶 (**P型**)

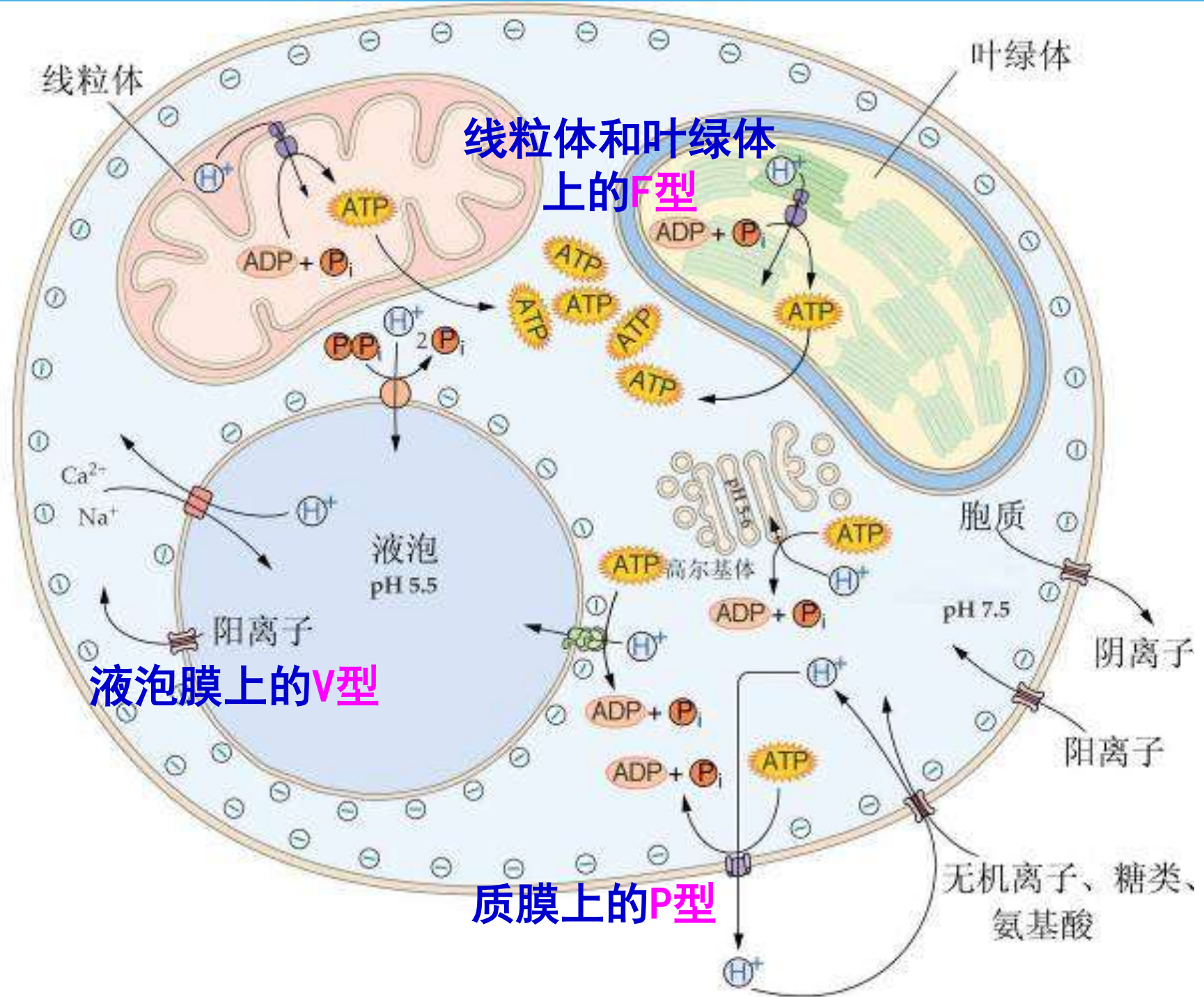
② **液泡膜** $H^+$ -ATP酶 (**V型**)

③ **叶绿体和线粒体** $H^+$ -ATP酶 (**F型**)

**离子泵**有 $Ca^{2+}$ -ATP酶 (钙泵) 等







## 质子泵 ( $H^+$ 泵)

质膜 $H^+$ -ATP酶: **植物生命活动过程中的主宰酶。**

液泡膜 $H^+$ -ATP酶: 水解ATP过程中, 它将 $H^+$ 泵入液泡内。

叶绿体和线粒体 $H^+$ -ATP酶: 参与合成ATP。

## 离子泵

$Ca^{2+}$ -ATP酶(钙泵): 催化 $Ca^{2+}$ 逆电势梯度从细胞质转运到胞壁或液泡中。



## 2. 原初主动运输和次级主动运输

### (1) 原初主动运输

质膜H<sup>+</sup>-ATP酶利用ATP水解产生的能量，逆着电化学势梯度把细胞质内的H<sup>+</sup>向膜外“泵”出，产生质子驱动力(PMF)的过程，称为原初主动运输。

质子驱动力(PMF)=①膜两侧H<sup>+</sup>化学势差( $\Delta\text{pH}$ )+②膜两侧电势梯度差( $\Delta E$ )





## (2) 次级主动运输

也称为**共转运**，即两种离子同时被跨膜运输的过程，是以质子驱动力为动力的分子或离子的转运，又称**次级共转运**。

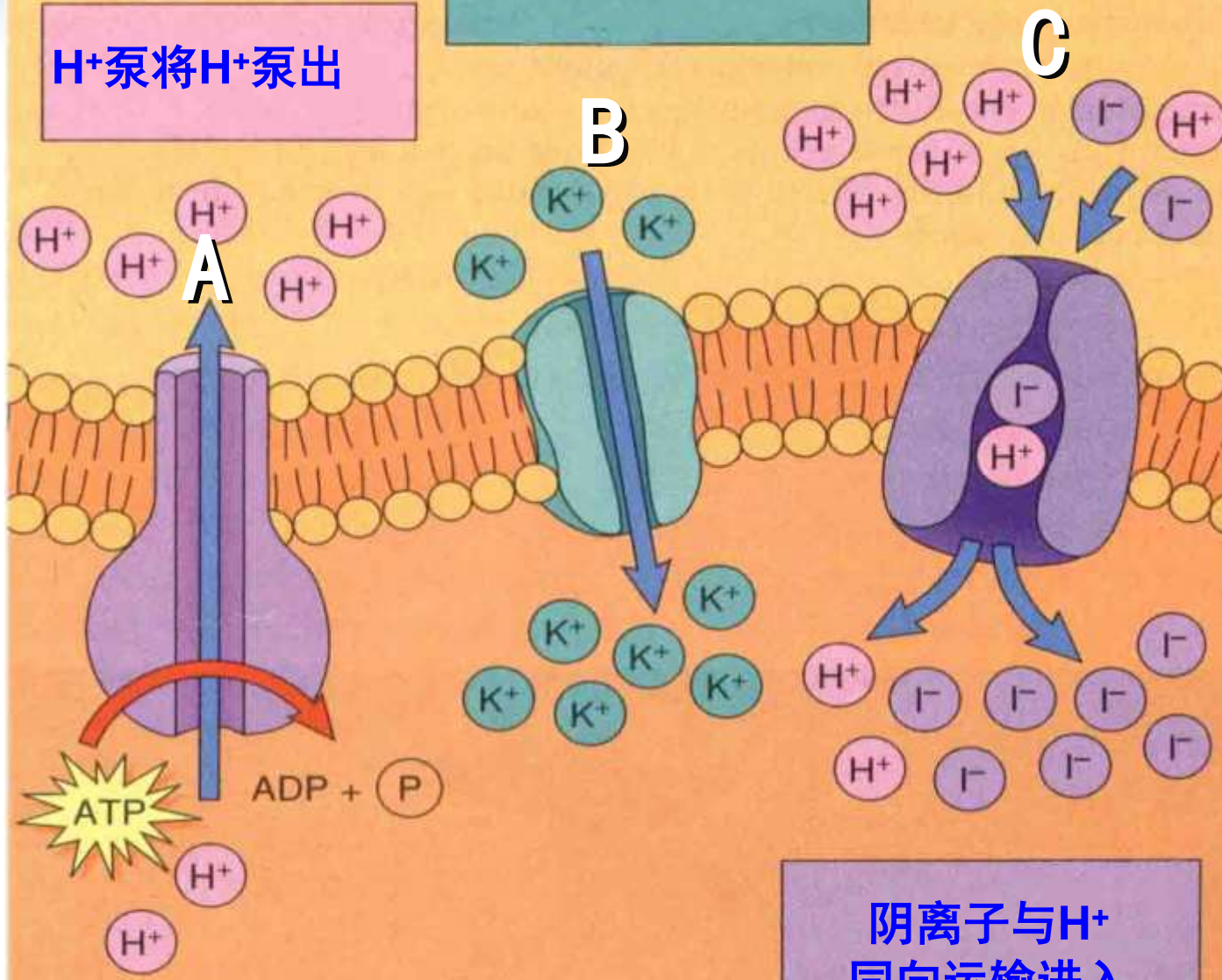
**原初主动运输和次级共转运的区别是：**前者的能量来源是**ATP**，而后者的能量来源是**质子驱动力**。



细胞外

$K^+$ (或其它阳离子)  
经通道蛋白进入

$H^+$ 泵将 $H^+$ 泵出



A

B

C

A: 原初主动运输: 将 $H^+$ 泵出胞外

B、C: 次级主动运输: 以质子驱动力为动力的运输

阴离子与 $H^+$   
同向运输进入

细胞内



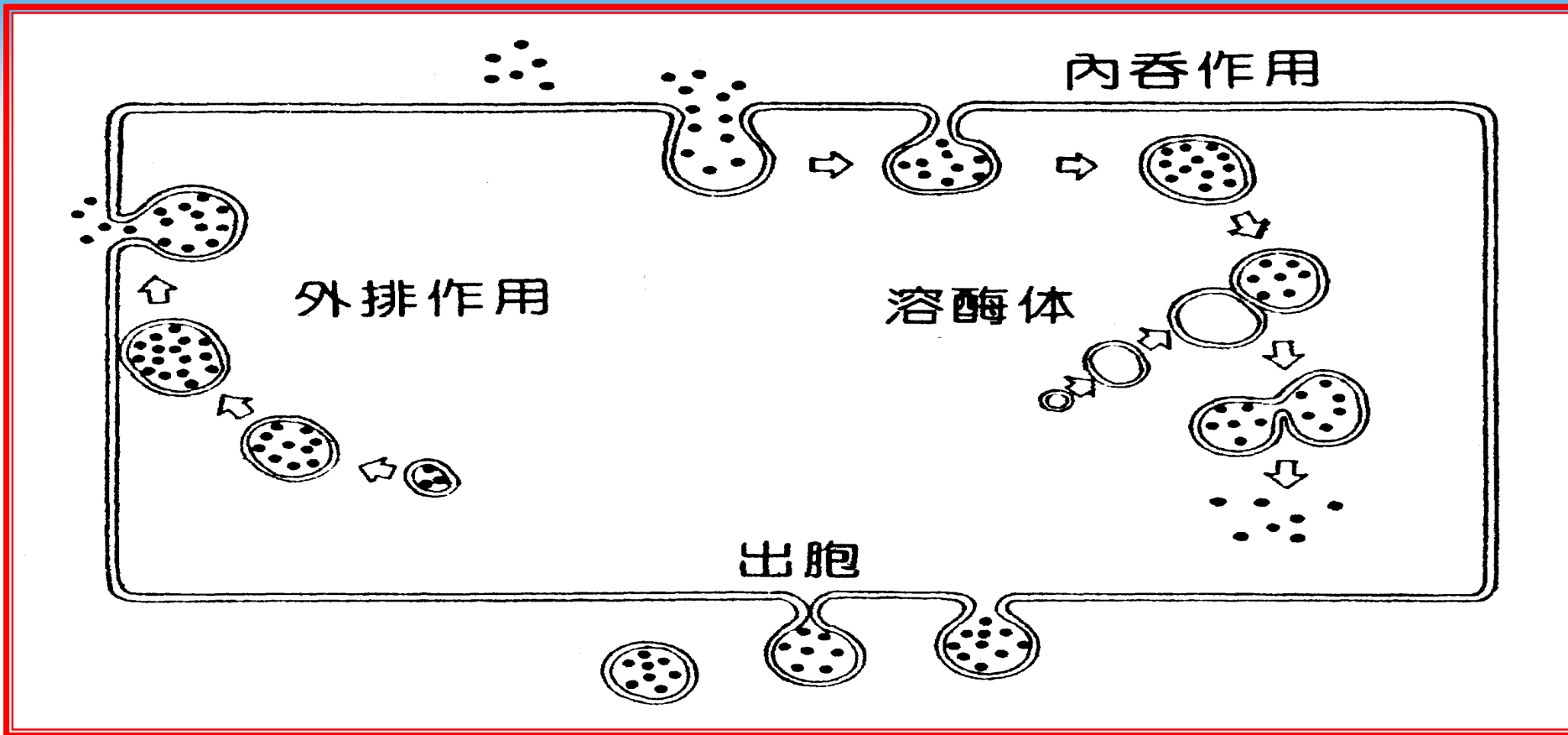
### (三) 胞饮作用

**胞饮作用**:通过膜的**内陷形成囊泡**,将外界物质吞饮到细胞中的过程。

胞饮作用是一种**非选择性吸收**,不是植物吸收矿质元素的主要方式。







## 基本过程:

- ①内吞（固体——吞噬作用；液体——胞饮作用）
- ②消化吸收
- ③外排

