

第七章 矿质养分

1 绪论

如果说水是限制土地生产力最重要的环境因子的话，那么养分是另一个重要因子。几乎所有自然生态系统，包括干旱生态系统，它们的生产力对添加一种或几种养分都有一定的反应，这说明生态系统中养分限制是广泛存在的。不同植物从土壤中获取养分的能力存在着明显的差异。一些植物能够从钙质土壤中吸收铁（Fe）、磷酸盐或其他离子，而其它植物则不能从钙质土壤中获取足够的养分供其生存。在一些土壤中，铝、重金属及氯化物的浓度有可能达到致毒水平，但有些植物具有遗传适应性，可在这些环境中生存。然而，这并不意味着金属植物需要高浓度的重金属或盐生植物要求高浓度的盐才能生存。这些植物在没有这些不利因素的环境中长的更好。他们的分布限于这些极端的生存环境，其原因一方面是因为这些植物能抵抗这种不利因素，而许多其他植物则不行；另一方面是由于在矿质和盐浓度没有达到致毒水平的环境中，金属植物和盐生植物普遍没有其他植物长的好。因而，本章所指的金属植物和盐生植物等术语，只就物种的生态学范围而言，而不是指他们的生理要求。

本章主要讨论陆生植物的养分吸收与利用，因为陆生植物主要通过根系从土壤中吸收养分。叶片也具有获取养分的能力。例如，既可自然产生，也可作为大气污染物存在的挥发性氮化物和硫化物，都可通过气孔吸收。在湿润叶片上，溶解在水中的养分也是可以被吸收的。这对水生和附生植物来说，有着与对苔藓一样的特殊重要性。其它养分获取机制，包括肉食型植物猎物作为另一种养分源的养分获取机制、与微生物的共生关系和与宿主植物的寄生关系等，将在其它章节中讨论。

2 养分获取

多数陆生植物通过根系从土壤中获取生长发育所需要的无机养分。养分吸收进入根部细胞的过程需要运输蛋白的参与（称载体或通道）。在阐述跨膜运输机理之前，先简要介绍养分在土壤中的运动情况。

2.1 土壤养分

2.1.1 养分供应速率

土壤中养分的供应速率基本上制约着植物的养分获取速率。形成土壤的岩石或沉积物等母质决定着植物潜在可以利用的矿质成分的比例。例如，花岗岩能抵御风化，植物必需的磷和阳离子浓度普遍比石灰石低。其他如蛭石等母质，含有高浓度的重金属，而这些重金属既非植物所需，或即使需要也是非常低量，而蛭石土壤中高浓度的重金属会引起植物毒性积累。各种生态因子（气候、植物、地形、表土年龄等）都强烈地影响风化速率及淋洗损失速率，从而影响母质与养分有效性的关系。

空气是氮的主要来源，通过生物固氮和硝酸盐及铵的快速沉积可从空气中获得氮。通过干或湿的沉积，也有大量阳离子进入土壤。部分阳离子（如钠）主要来源于海盐，特别是沿海地区；另外一些阳离子（如钙、镁和钾）则来自尘埃和工业污染。这些大气输入物的量十分巨大。例如，由大气输入的钙分别相当于

美国东部、瑞典和挪威的森林所吸收量的 62%、42%和 154%，这远远高于风化作用的每年输入量。因此，大气输入决定着生态系统的外部矿质供应量。

土壤 pH 值是决定土壤养分有效性的一个主要因子。高浓度的氢离子会提高风化速率，增加养分输入量，但同时使盐基阳离子淋洗流失增加。酸雨是由硝酸和硫酸在大气中快速沉积而引起的，它是土壤酸化的一个越来越重要的原因。酸首先替换黏土矿物复合体和土壤有机质的阳离子。根层以下部位，硫酸根离子易被淋洗流失，为了达到电荷平衡，移动性矿质阳离子（如钾、钙、镁）也随之流失，结果只剩下大量的氢离子和铝离子（图 7-1）。pH 值也强烈影响其他离子的有效性，因为这会影响它们的氧化状态和可溶性（如磷、硫和铝），或影响控制生产和耗能的生物学过程（图 7-1）。

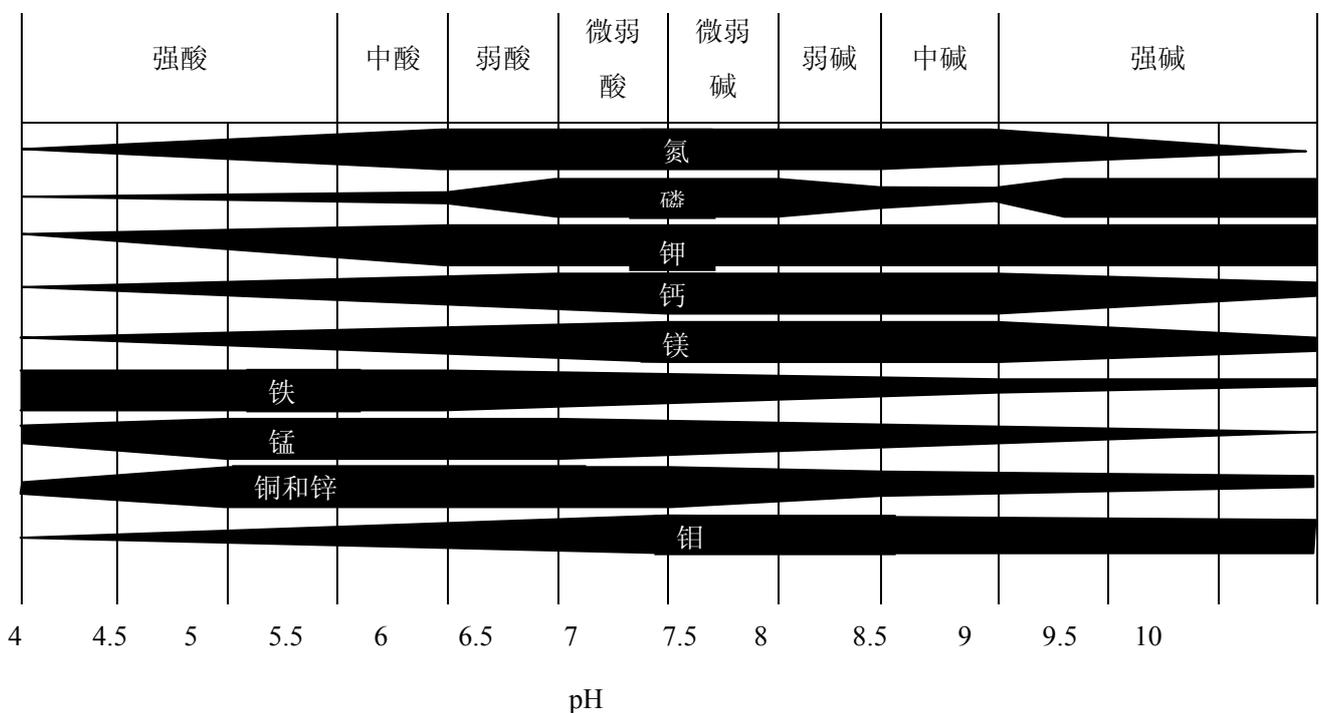


图 7-1.土壤 pH 和部分离子有效性的关系

短期内，死有机体中氮的再循环是土壤可溶性养分的主要直接来源（表 7-1）。

可溶性阳离子如钾和钙会从死有机体中流失，而有机束缚型养分如氮和磷在腐化分解后释放。植物释放出磷酸盐或微生物磷酸脂酶打开磷脂键释放磷酸盐。氮从死有机体释放后，产生可溶性有机氮，或进一步分解为铵。铵可经亚硝酸盐氧化成硝酸盐（硝化），而硝酸盐可再转化为气态氮（反硝化作用）(图 7-2)。这些步骤的速度决定于温度和土壤条件（如 pH 值和氧化还原势）。

表 7-1. 进入土壤的主要有效养分来源

养分	植物养分来源（占总数的%）		
	大气	风化	再循环
温带森林			
N	7	0	93
P	1	<10?	>89
K	2	10	88
Ca	4	31	65
北极冻土带			
N	4	0	96
P	4	<1	96

植物或微生物在各个步骤中都能吸收可溶性氮，否则氮就会从系统中流失，下一次氮循环中有效氮的底物量减少。因此，不同形态有效氮的供应速率呈如下关系：可溶性有机氮 \geq 铵 \geq 硝酸盐。但是，如果在所有土壤中氮的供应速率始终遵循这一顺序，那么为什么在生态系统中这些可溶性形态的氮在总量和相对浓度上表现不同呢？

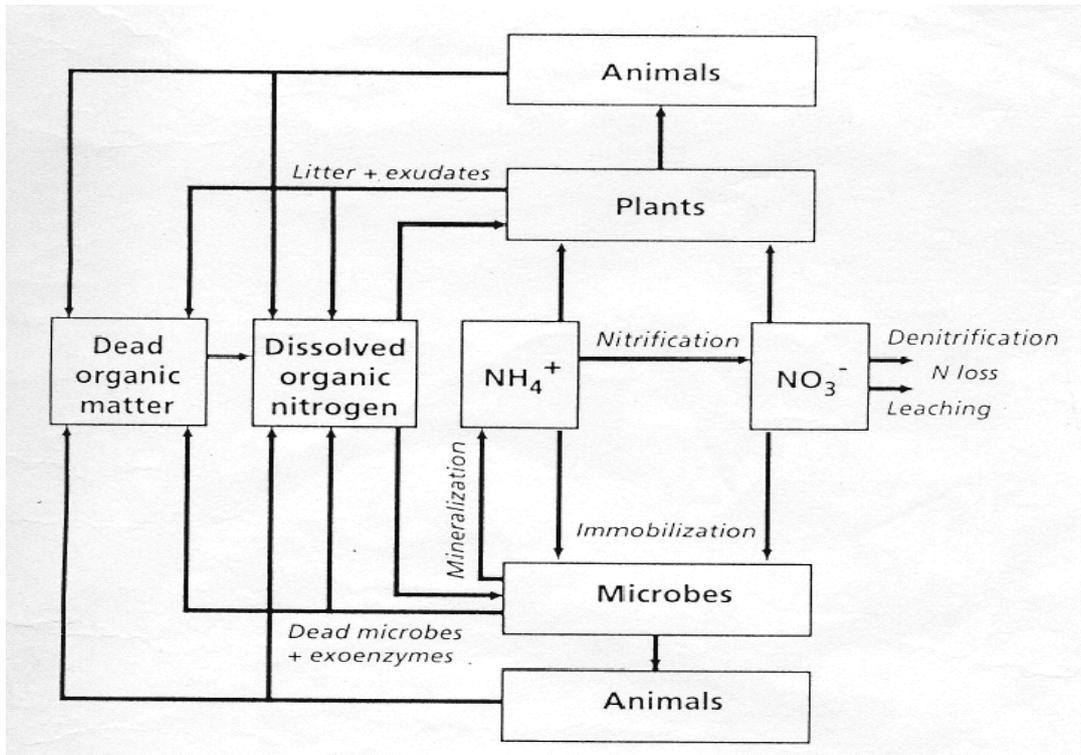


图 7-2. 陆地氮素循环流程图。所有氮库（箱体）和转换（箭头）均受植物和微生物的影响。植物、动物和微生物尸体分解后释放有机质和可溶性有机氮（如氨基酸，尿等）。土壤中的有机氮来自活的有机体。植物和微生物可利用这些有机氮，微生物以此为碳源，以 NH_4^+ 的形式释放数量上超过需求的氮素，植物和微生物均能以 NH_4^+ 为氮源；氮进入微生物则导致氮的固定，反之则称之为矿化。在碳源充足的条件下固定占主导地位，相反碳源不足则有利于矿化。在通气条件下，一些 NH_4^+ 经过所谓的硝化过程转化为 NO_3^- 。在碱性土壤中硝化作用主要依靠异养微生物，而在酸性土壤中主要是自养微生物起作用。植物与微生物均可利用 NO_3^- 。与 NH_4^+ 一样， NO_3^- 可被固定或经渗漏、反硝化作用而损失。以上流程图未考虑氮的沉积、氮气的固定、氮从系统中损失的途径以及植物-微生物共生体中的流动等。

首先，当碳素比养分更强烈地限制微生物的生长时，微生物通常会释放磷酸盐或铵到土壤溶液。结果，养分浓度低或有效碳浓度高的植物叶片固定养分，而当生长发育受能量限制时则释放出养分。其次，环境条件会进一步改变特定氮的转化速率。例如，北极的冷性缺氧土壤限制了氮的矿化和硝化，使氨基酸态氮的浓度相当高，而硝酸盐浓度很低。另一方面，在许多干旱农业土壤中，高温促进氮的矿化和硝化速度，而抑制反硝化作用，因此硝酸盐是最丰富的可溶性氮形态。最后，植物和微生物的氮吸收速率会改变各种形态氮对其他有机体的有效性。如酸性针叶林土壤中，硝酸盐浓度低是微生物对硝酸盐的快速吸收造成的，并非是硝化速率低的结果。

2.1.2 养分向根表运动

根系生长时，要截获某些养分。不过，截获量要比根所含的量低，因此这种截获量不能作为植株其它器官所需养分的供源。

植株的蒸腾作用引起大量养分以集流的方式从土块运输到根表。集流输送离子到根表的量决定于土壤溶液中该离子的浓度（表 7-2）。

表 7-2.根系截获、集流和扩散对玉米和冻土带藁属植物生态系统养分供应的意义

养分	不同途径提供的大致数量			
	作物吸收的量	根系截获量	集流	扩散
玉米				
氮	190	2	150	38
磷	40	1	2	37
钾	195	4	35	156
钙	40	60	165	0
镁	45	15	110	0
硫	22	1	21	0
铜	0.1	—	0.4	—
锌	0.3	—	0.1	—
硼	0.2	—	0.7	—
铁	1.9	—	1.0	—
锰	0.3	—	0.4	—
钼	0.01	—	0.02	—
冻土带藁属植物生态系统				
氮	22	—	0.1	21.9
磷	1.4	—	0.01	1.4
钾	9.7	—	0.6	9.1
钙	20.9	—	52	0
镁	47.1	—	39.1	8.0

单位: kg/ha

如果到达根表的养分要比植株维持生长所需要的量少时，那么由于根系的吸收作用，根表的养分浓度就下降，即形成了浓度梯度，它推动离子扩散到根部（如磷和钾）。一些离子通过集流输送的量比根所需求的要多（如钙），从而使根表离子骤增（通常是硫酸钙）。从土块到根表的离子扩散决定于浓度梯度和扩散系数。不同的土壤类型扩散系数不同，养分离子之间扩散系数的差异可达 3 个数量级（表 7-3）。硝酸盐和钾的扩散系数相当大，所以大多数植株能获得大量的氮和足量的钾。由于黏土矿物中土壤阳离子交换复合物的选择性截流，所以锌和无机磷的扩散系数非常低。因此，土壤黏土含量的变化是影响扩散系数的因子之一。氮和磷是经常限制植株生长的两种养分，集流通常无法供应足够的量来满足植株需求；因此，扩散制约着氮和磷对植株的供应，特别是在自然生态系统，因为它的土壤溶液浓度一般远远低于农业土壤（表 7-4）。

表 7-3.潮湿土壤中铁离子扩散系数的通常值*

离子	扩散系数 (m^2s^{-1})
Cl^-	$2-9 \cdot 10^{-10}$
SO_4^{2-}	$1 \cdot 10^{-10}$
NO_3^{2-}	$1-2 \cdot 10^{-10}$
H_2PO_4^-	$0.3-3.3 \cdot 10^{-13}$
K^+	$1-28 \cdot 10^{-12}$

*数值范围指不同土壤类型的数值

评估集流的重要性时大多是仅考虑与蒸腾有关的水分运动。实际上，土壤溶液的大量运动还作为雨后“湿润前沿”而发生。湿润前沿携带离子不断补充扩散外层，在此植株吸收降低了根周围的养分浓度。在

北极冻土地带，永久冻结带造成大量水进行纵向运动，水流输送到深根植物的养分占 90%。水流对其他湿润型生态系统的养分供应可能有很大的影响。土壤异质性影响水流对根部养分的供应，根系和雨水均优先沿由于蚯蚓或干旱引起的土壤裂缝运动。例如，苹果根系的伸长有 40%发生在蚯蚓引起的缝隙。土壤异质性对水分运动作为养分供应机制的重要性，其促进作用可能尚未充分认识。

表 7-4 五种缺磷土壤上根表面积不同的植物在不同供磷水平下相对于磷供应充足条件下的植株产量

植物种	根直径 (mm)	根毛		不同供磷水平下的平均重量 mg			
		频率	长度 mm	0	15	45	135
Podocarpus totara	>1.0	无	--	31	31	40	100
Coprosma robusta	0.2—0.3	少	0.2	4	4	7	100
Leptospermum scoparium	0.15-0.2	中等	<1	16	26	62	100
Solanum nigrum	0.15-0.2	多	1	1	4	25	100
Lolium perenne	>0.1	多	1	101	--	--	100

养分并不总是通过集流和扩散的方式输送的。集流输送极少量无机磷到根部，同时无机磷的扩散系数太低，无法通过扩散大量运输。有些有机磷酸盐分子扩散可能要快一些，对根来说较易利用，但通常有机磷酸盐扩散也很慢。假如土壤溶液磷的浓度很低，植株无法接近磷源，那么植物要进行气候适应和驯化以获取磷。菌根是养分输送的另一条重要机制。

由于硝酸盐较易移动到根表，因此有效硝酸盐要比铵多。硝酸盐是否真是所有植物的主要氮源？这在很大程度上取决于环境条件。如果土壤 pH 值低，那么硝化速率也低，所谓硝化，是指铵氧化成亚硝酸盐，并进而通过铵氧化型和亚硝酸盐氧化型自养细菌再氧化成硝酸盐。在此状况下，硝酸盐不是主要氮源。缺氧土壤也是如此，因为硝化是一个需氧的过程。如果土壤是冷性的，例如在北极，矿化作用很弱，也就几乎没有可以利用的铵，大部分土壤氮以氨基酸的形式出现。在这样的条件下，主要氮源往往是氨基酸，而不是铵或硝酸盐。但这并不意味着北极植物不能利用硝酸盐和铵，如果供应充足，也能吸收消化和利用。大多来自酸土的植物似乎也能吸收和消化利用硝酸盐，并且硝酸盐可以作为几乎所有植物的氮源。

水分有效性低时，扩散速率降低，且往往降低到潮湿土壤中所测得的值以下，因为在干土毛孔中空气取代了水，极大地增加了从团粒土到根际的路径（增加了弯曲度）。在-0.01 与-1.0Mpa 水势范围内，离子的移动性会降低两个数量级，但并不抑制多数植物对水分的吸收(图 73)。在吸收最受限制的养分的过程中，

扩散是一个限速步骤，降低水的有效性会极大地阻碍植物生长。以下两个证据表明这是缺水限制植物生长的主要机理：

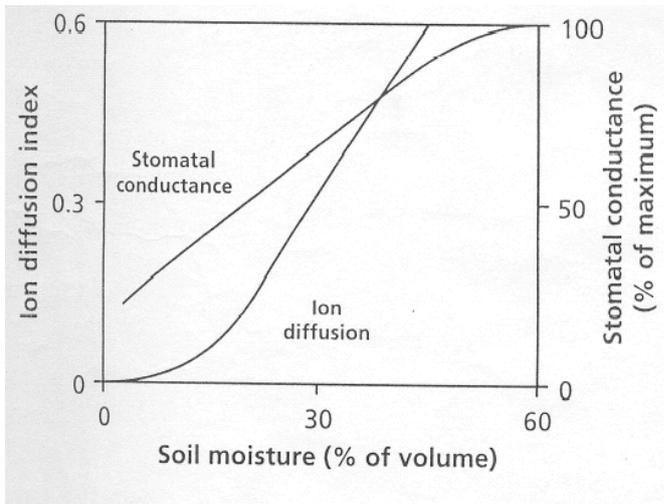


图 7-3 生长在沙质壤土上的 *Nerium oleander* 离子扩散速率和叶片水分传导与土壤含水量的关系

1. 水分胁迫使生长限制性养分的组织浓度下降（图 7-4）。要使组织浓度增加，除非水对生长的限制超过对养分的吸收限制。

2. 添加养分比增加水更能促进某些沙漠一年生植物的生长。

土壤中移动性离子，如硝酸盐的组织浓度随着土壤水分有效性的变化而变化，非移动性离子则完全相反。如在半干旱的一些植物，当土壤水分有效性较低时，组织中硝酸盐浓度往往较高，而其利用率则往往较低。

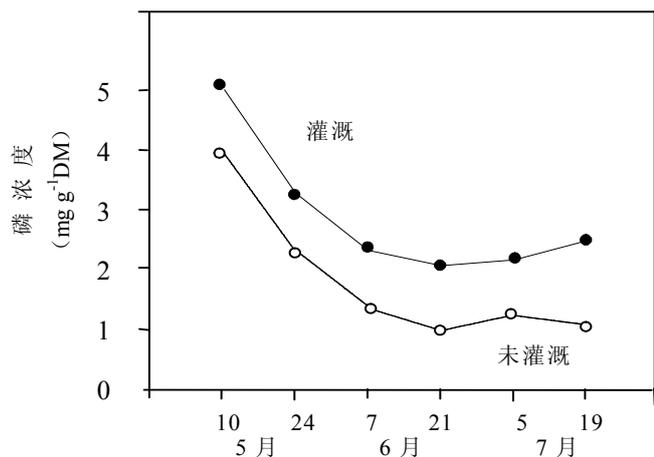


图 7-4. 灌溉与未灌溉条件时大麦根尖部位的磷浓度

大雨之后，土壤硝酸盐浓度骤增，组织中硝酸盐的同化速率增加，同时硝酸盐浓度下降。

2.2 决定养分获取的根系特性

根系的养分吸收速率取决于根表面积的大小及其吸收性能。养分抵达根表后，必须穿越根细胞质膜。如同光合作用对碳的吸收，养分吸收速率取决于其在环境的浓度和植株本身的需求。植株对养分的需求又由生长速率和组织中氮的浓度所决定。组织内部浓度高，则养分吸收速率就减缓。尽管有反馈机制，植物还是表现出某些养分有奢侈消耗，结果导致某些养分积累。在富氮的生境中，许多植物（如苎麻、菠菜和莴苣）都表现出奢侈消耗，在细胞中不断积累硝酸盐。

2.2.1 增加根的吸收表面

由于扩散是输送生长限制性养分的主要途径，因而植株增加养分获取的主要方式是扩大根系。养分供应不足会提高根系的相对大小即根量比（根系重量与植株总重量之比）。相类似地，为了适应养分供应不足，植物通常具有很高的根量。生长于肥沃土壤的植物，其特征是潜在生长速率高，这就要求一大部分的植物养分分配给叶片。然而，在土壤肥力变化时，适应沃土生长的植物，根量比值的可塑性表现并不一致。在贫瘠土壤上进行驯化，增加分配那些扩散缓慢的离子（如磷酸盐）作为根系生长的养分是很重要的。在异质土壤中，根系往往在那些生长限制性养分有效性最高的区域扩展，而不在养分耗尽的区域生长，这样就可使单位根生产效率达到最大。

根毛可扩大进行有效吸收的根表面积（表 7-4）。根毛长度在 0.2 毫米到 2 毫米之间，依植物不同而异。硝酸盐或磷酸盐供应减少使根毛长度增加 0.1 到 0.8 毫米，但这种现象并非一成不变。多数吸收离子的根，直径在 0.15 到 1.0 毫米之间。因此，根毛的出现使根系能利用更大的土壤接触面，这使磷酸盐吸收能力提高 3--4 倍。根毛对吸收扩散缓慢的离子影响最大。与根毛很少或只有短根毛的种类相比较，当磷酸盐缺乏时，长有大量长根毛的植物产量相对较高。提高根量比或根毛量需要投入大量的碳、氮等资源。如果通过增加根系的方法来获取三倍的根表面积，投入较大，通过增加根毛的途径只需前者略 3% 的投入。菌根联合体对扩大单位投入产生的磷吸收表面更为有效，如果我们考虑到真菌需从植株获得额外的碳水化合物以维持其功能的话，更是如此。

2.2.2 运输蛋白：离子通道与载体

根系通过顺电化学势梯度的扩散或逆电化学势的主动运输进行养分跨膜运输。电化学势梯度主要由质子泵-ATP 酶对质子的排出产生的。ATP 酶把 H^+ 从胞质中泵到质膜外侧，从而产生 80mV 到 150mV 不等的跨膜电势（内负）（图 7-5）。这种质子泵的功能就象叶绿体中的类囊体膜和线粒体内膜上的 ATP 酶一样，

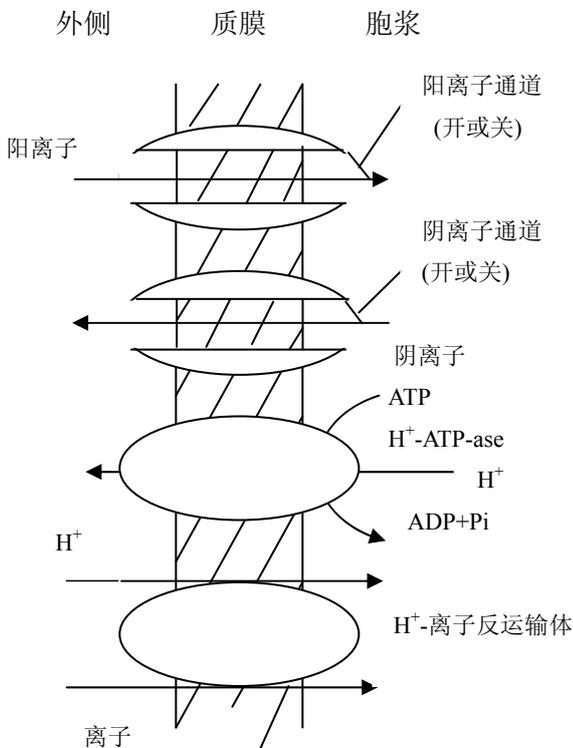


图 7-5. 跨膜离子运输

膜势为负。阳离子经阳离子通道顺电化学势梯度进入膜内；阴离子经阴离子通道顺电化学势流出膜外。时，通道就无净的运输。这样，运输首先需要质子泵 ATP 酶泵出质子产生质子梯度。然后，由载体蛋白按质子反向运输机理再利用质子梯度进行离子吸收。载体就象酶：与底物结合，再进行特定的反应（释放底物达到膜的另外一侧），有可能还进行变构调节。载体的运输能力远比通道低。两种类型的蛋白都受离子流量的影响，因此就必须不断地进行蛋白合成以维持离子运输。

一般情况下，通道蛋白和载体对离子具有专一性，但偶而结构相似的离子也能通过这些运输蛋白进入细胞。这可能就是导致一些重金属和铝进入根系的主要原因。从根际输送养分，一些必需养分进入液泡以及释放到木质部微管都需要运输蛋白参与。通道蛋白还参与离子输出，或对养分输出也有作用，这可能与养分输入的机理类似。从盐土中吸收钠离子是顺电化学势梯度发生的，钠离子由需能载体排出。

所有阴离子，有时还有一些阳离子，从根际跨膜进入胞质的运输是逆电化学势梯度的。这种运输必然需要一个活性成分（即需要代谢能）。然而，以通道为媒介的运输还需要代谢能，即便是间接地，用于产生电化学势梯度。这需要呼吸能：ATP 被 H^+ -ATP 酶驱动质子，产生电化学势梯度。离子从胞质输出到根际，对阴离子来说，大都顺电化学势梯度进行；输出硝酸根离子在一些情况下非常慢，但输出量与输入量

不同的是质子泵-ATP 酶是反向作用的：它消耗 ATP 和质子。阳离子内流，而阴离子则往往沿电化势梯度外流。根据道南平衡可以推算出：如果单价阳离子处于电化学平衡状态（没有驱动力），胞外阳离子浓度比胞内低 40 到 150 倍。反之，电化学平衡状态的阴离子浓度内侧比外侧低 40 到 150 倍。当浓度梯度低于此时，离子就沿电化学梯度预定的方向运动；当浓度梯度高于此值时，离子就沿反方向移动。

多数离子扩散通过脂质双层细胞质膜非常慢，除非有特殊的运输蛋白推动。这些运输蛋白包括特殊离子通道。离子通道可开可关，依赖于膜势或特殊效应物的浓度(图 7-5)。离子通道允许集流运输，但只能沿电化学势梯度减小的方向进行。如果这种梯度不存在或梯度反向

相当。如同吸收系统，硝酸根离子的输出系统也受硝酸根诱导，随着内部硝酸根离子浓度的增加而迅速增加。输出系统需要 RNA 和蛋白质合成，但周转率远比吸收系统的低。硝酸根输出大大增加了与养分获取相关的呼吸耗费。相对于基因表达的粗放调控，硝酸根输出反映出对净吸收的精细调控。

2.2.3 吸收动力学的适应与调节

(1) 对养分供应的反应

根系对养分的吸收随着养分供应而增加，达到某一最大吸收率时则达到稳定状态（图 7-6A），这很象光合作用中 CO₂ 或光的饱和曲线。如果养分吸收不受养分扩散的限制，其吸收曲线形如溶液中的酶作用曲线（Michaelis-Menten kinetics，米氏动力学）。可以这样认为：最大输入速度（I_{max}）大体可通过质膜上运输蛋白的数量或特定活力来测定；K_m 用来描述运输蛋白对离子的亲和性。但这种分析并不完全精确，因为皮层的结构很复杂，离子接近皮层细胞质膜的载体或离子通道的途径可能与混合溶液中底物接近酶的途径相似。而且，I_{max} 可较好地描述根对离子的吸收能力，K_m 描述根利用低浓度底物的能力（低 K_m 意味着高亲和性）。C_{min} 是有净吸收时的最低离子浓度。C_{min} 可从离子运输蛋白参与的输入与顺电化学势梯度的输出之间的平衡上来测定。实验测定 C_{min} 是困难的。例如，在未消毒的情况下，溶液中许多受标记的养分存在于微生物体内。如果滤去这些物质，那么 C_{min} 会远低于通常在严格实验中测到的值。

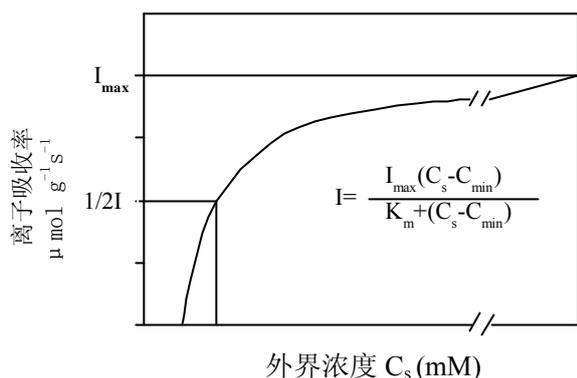


图 7-6A. 离子吸收率(净内流=I)与外部浓度(C_s)之间的关系

当 C_{min} 时,净吸收等于零(内流=外流)

当 C_{min} 时,净吸收等于零(内流=外流)

对于许多养分，根系既具有 I_{max} 值低而亲和性高的吸收系统，它在外部浓度低时发挥主要功能，也具有 I_{max} 值高而亲和性低的吸收系统，它在外部浓度低时作用弱。高亲和性系统大多是由载体调节的，而低亲和性系统则反映通道的活性，至少对 K⁺ 是这样的。对硝酸根亲和性低的系统，只有当硝酸根浓度大大高于多数自然状态下土壤的值时，才能进行有效吸收，它的生态生理学意义还有待于探索。

当养分供应不足时，植物往往表现出补偿性反应： I_{\max} 增加和有时诱导产生亲和性高的运输系统。例如，磷供应不足时，植物表现出很强的磷吸收能力（即 I_{\max} ）；氮供应短缺时，植物表现出很大的硝酸根和铵的吸收潜能；当受钾或硫限制时，植物则表现出有很高的钾或硫吸收潜能（表 7-5）。磷、氮、钾短缺时， I_{\max} 值的补偿性增加通常在 2 到 15 天内发生，并且这是针对限制生长的养分：氮限制会增强吸收氮的能力，但它降低对其它非限制性养分的吸收能力（表 7-5）。 K^+ 高亲和性的系统出现特别强烈，并且仅在一个小时之内就发生。补偿性反应广泛存在于不同的植物类群之中，但尚没有证据能表明种间反应程度的差异。

对 I_{\max} 补偿性反应最简单的解释是有其它针对生长限制性养分的运输蛋白的合成。确实，在 *Stylosanthes hamata* 根中，存在着提高编码高亲和性硫酸盐吸收系统 mRNA 水平和增强硫酸盐吸收能力的调节机制。 K_m 降低诱导产生高亲和性系统或对已存在的运输体起变构作用。增强低亲和性系统的吸收能力（ I_{\max} ）和诱导产生高亲和性系统均可增强氮供应不足时对氮的吸收（图 7-6B）。

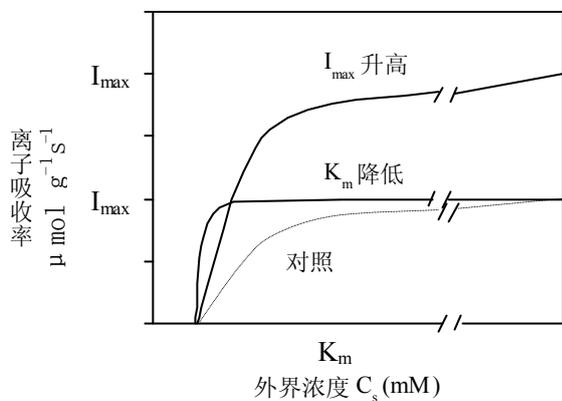


图 7-6B. 对照植物与养分缺乏生长过程中植物的吸收动力学

表 7-5. 某种养分或水分缺乏时, 低光照对最大养分吸收率*的影响

因子	离子吸收	胁迫植物的吸收率(对照的%)
氮	氨盐	209
	硝酸盐	206
	磷酸盐	56
	硫酸盐	56
磷	磷酸盐	400
	硝酸盐	35
	硫酸盐	70
硫	硫酸盐	895
	硝酸盐	69
	磷酸盐	32
水	磷酸盐	13
	硝酸盐	73

* 除了水分胁迫(马铃薯)外,其余均为大麦数值.

应不足时对氮的吸收（图 7-6B）。

调控植物吸收系统的意义在于，当根表限制性养分浓度降低时，它能增加浓度梯度和增强限制性养分从土块向根表扩散。就陆生植物而言，这种调控的意义对移动性差的离子如磷酸根离子来说相对较小。从根际获取非移动性离子的速率是由其可移动性，而不是根的 I_{\max} 决定的。

(2) 对养分需求的反应

任何促进植物养分需求的因子似乎均能增加 I_{\max} 值。根据需求增加来调控系统吸收硝酸根离子，涉及到根系自身氮的浓度以及由根尖通过韧皮部传输来的信号。来自韧皮部的信号很可能包括低浓度的氨基酸和（或）有机酸浓度的增加。在磷、钾或硫的需求效应实验中，表明需求效应可以通过一段时间的饥饿实验来模拟。在缺乏任何一种内部离子时，质膜上运输蛋白数量就会增加；不过，需求和饥饿对硝酸根离子

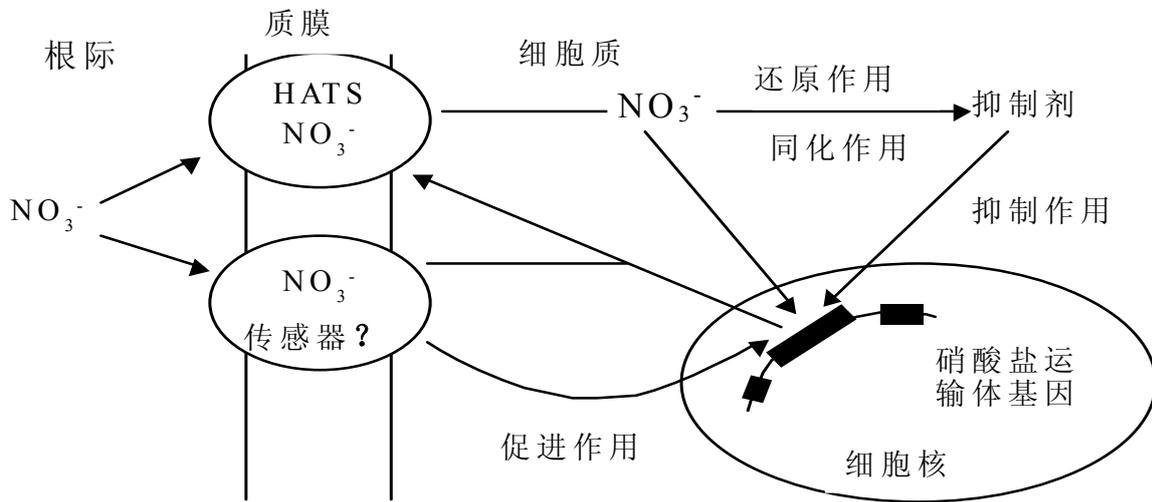


图 7-7.硝酸盐对诱导性高亲和硝酸盐吸收系统（HATS）的调节

HATS 既受外界硝酸盐供应也受内部需求的影响。情况 1.如果根际不存在硝酸盐，那么就没有正效应物。基因编码的硝酸盐运输体受到抑制以及系统无法对添加硝酸盐立即作出应答。情况 2.如果根际有低浓度的硝酸盐，那么硝酸盐就能被感知（可能通过构成性的 HATS）以及基因编码的硝酸盐运输体就被转录，系统多添加硝酸盐作出反应。硝酸盐的还原和同化产物（氨基酸、有机酸）对编码 HATS 的基因转录有负面影响。

运输的影响更为复杂（图 7-7）。

硝酸根离子有两种诱导吸收系统，其他许多离子也是如此：高亲和性运输系统（HATS）和低亲和性运输系统（LATS）。高亲和性运输系统包括一种构成性组分和一种诱导性组分。表 5 说明在完全缺乏外源硝酸根离子时，吸收能力很弱。在大麦和鸟足三叶草中，编译 HATS 的 mRNA 在去除硝酸根离子 72 小时后几乎消失。一旦再次把根暴露于硝酸根离子，首先是由构成性的 HATS 进行吸收。30 分钟后，编码 HATS 的 mRNA 大幅增加，2-4 小时之后诱导产生的 HATS 开始在质膜上组装，同时硝酸根离子吸收速率开始加快。然而，一般认为，植物一旦接触到硝酸根离子，即便在总量上不足以支持最大生长速率，也能去阻遏硝酸根离子运输活性（表 7-5），因此，在实验条件下，突然给予植物一定量的硝酸根离子，硝酸根离子的净吸收就会增加(图 7-7)。

低亲和性吸收系统仅在外部的硝酸根离子大大高于通常土壤中的数值时才起作用，它的意义仍令人迷惑。不过，在作物和杂草根际确实会出现范围在 5-20mM 的浓度。对于普通水芹，编码可诱导低亲和性系统的基因，在靠近根尖的表皮细胞、表皮之外的细胞和甚至远离根尖的内皮细胞中表达，但决不会在微管柱中表达。低亲和性系统不是被动的吸收系统，因为运输是逆电化学势梯度的，即使外部硝酸根离子浓度

只有 1mM。构成性系统可能是硝酸根离子敏感型系统，因为它与束缚于质膜上的硝酸还原酶相关连。构成性系统与其相关连的硝酸还原酶协调作用产生中间产物，而中间产物又诱导产生高亲和性系统和胞质硝酸还原酶。构成性和诱导性系统均是载体调节的质子反向运输系统，吸收一个硝酸根离子需同时带入两个质子。

离子的 C_{min} 在该离子供应减少几分钟到几小时后开始减小，又因细胞质浓度降低，质膜的渗漏和外流率也减少。植物对养分低有效性适应时， I_{max} 增加提高了植物对溶液中低浓度养分的吸收能力(图 7-8)。然而，这种补偿作用通常不会超过 100%，因此在养分供应充足时组织浓度会增加（奢侈耗费）和养分供应不足时组织浓度降低（高养分利用率）。

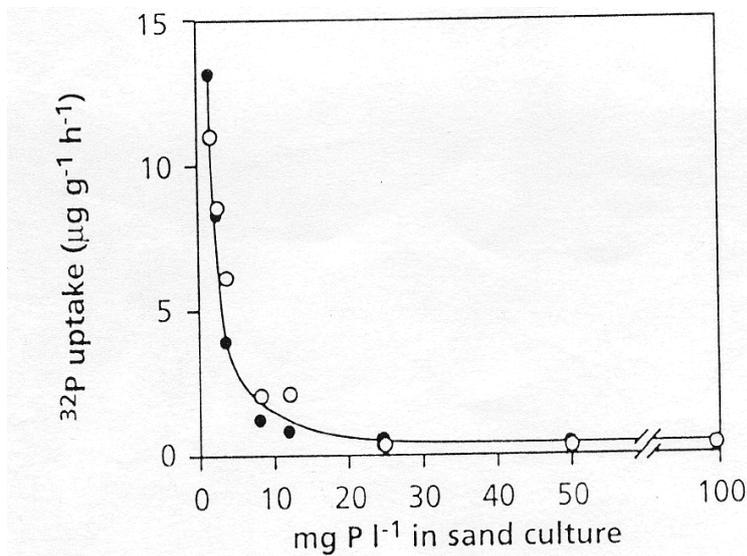


图 7-8 *Betula verrucosa* 从沙培养液中吸收磷素与培养液磷深度之间的关系；图中实心圈和空心圈表示不同的试验

对贫瘠土壤的自然遗传适应性依离子不同而异。适应贫瘠土壤的植物对非移动性离子如磷酸根离子的吸收活性低。对非移动离子，低 I_{max} 值在低养分含量的环境中可能是有利的，因为：（1）贫瘠土壤中，扩散作用强烈地限制着吸收作用，导致 I_{max} 对养分吸收没什么影响；（2）菌根转换和其他途径可能比养分的跨膜内输更重要；（3）高 I_{max} 可能导致根部需要大量的氮。

（3）对其他环境和生物因子的反应

对水、光和其它因子变化的养分吸收动力学反应，可方便地从植物对养分需求的变化中预测。水分胁迫降低根对养分的吸收能力，从而减缓植物生长和降低植物对养分的需求（表 7-5；图 7-9A）。适应干旱环境的植物具有典型的相对较低的生长率及由此产生的低养分吸收能力。养分吸收动力学的光照效应与养分的供应有关。养分供应充足，低光效降低养分吸收（表 7-5，图 7-9B）。相比较而言，受养分限制的植物对光效的反应不很强烈。

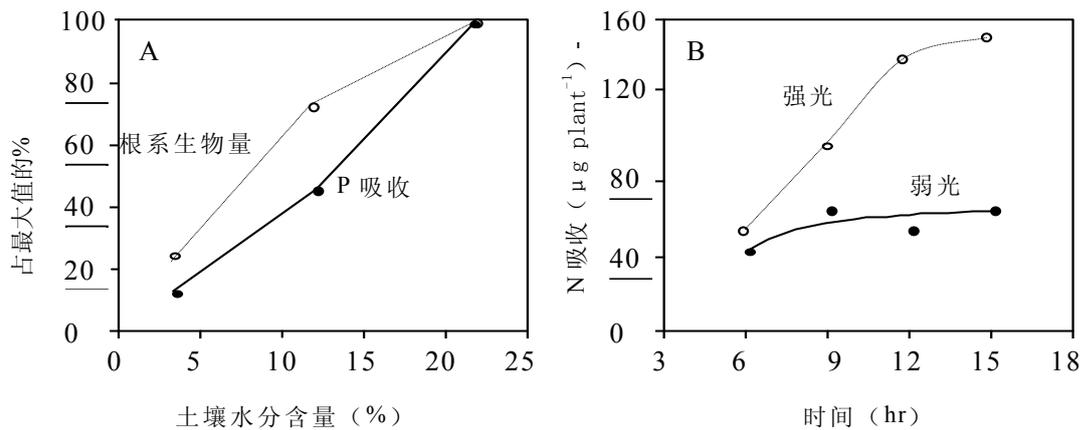


图 7-9. (A) 土壤水分含量对马铃薯根系生物产量和单位根系生物产量磷吸收的影响; (B) 生长过程中, 光照对每株水稻最大吸收的影响。

低温直接减少植物对养分的吸收, 正如许多依赖呼吸能的生理过程一样(图 7-10A)。植物通过驯化增强了养分吸收能力, 以补偿低温对养分吸收的抑制(图 7-10B,C)。与干旱和贫瘠环境的植物相比, 北极和高山植物通常生长非常快, 以充分利用很短的生长季节; 因此, 它们对养分需求量非常大。

当植物生长有充足的养分供应时, 摄食叶片会降低植物对养分的需求, 从而降低养分吸收能力。相比较而言, 受摄食胁迫的植物叶片会耗尽植物养分储藏, 因而植物通过增加养分吸收能力来反应。适应常被摄食的植物, 如产于非洲 Serengeti 平原的牧草, 当被修剪用以模仿摄食时, 会相应地增强磷的吸收能力。

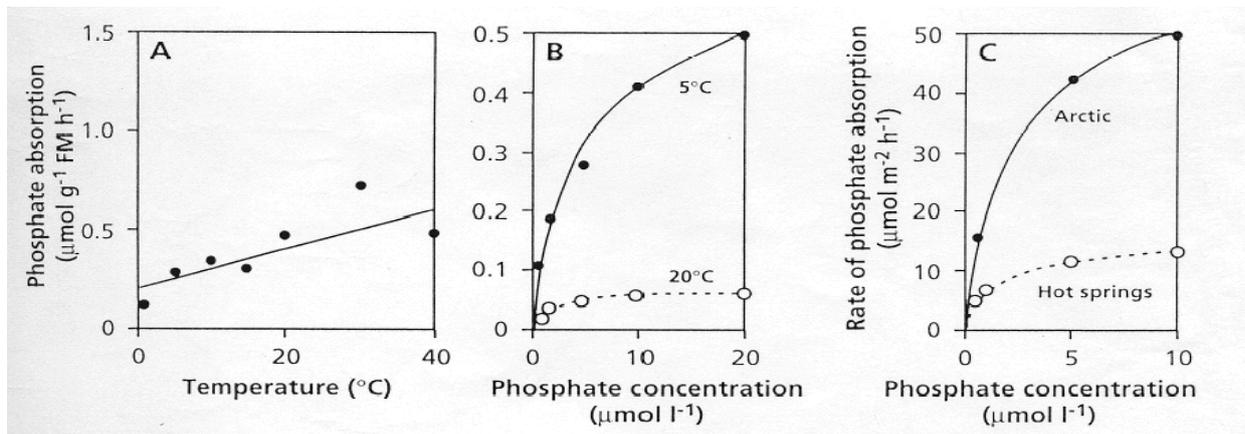


图 7-10 *Carex aquatilis* 在不同时间下吸收磷素与湿度的关系: A, 中间状; B, 驯化; C, 适应

2.2.4 氮的获取

氮可以以三种不同的形态被植物吸收: 硝酸根离子、铵和氨基酸。氮同化需要耗费大量的碳(即无机态氮向有机态氮转化): 硝酸根离子必须被还原为铵, 而铵在被用于生物合成前又必须与碳骨架结合。这样, 同化所耗费的碳是相当大的, 三者关系如下: 硝酸根 \gg 铵 $>$ 氨基酸。依据植物类型, 硝酸根可以在根部, 也可转运到叶片在光下被还原。还原的第一步是被硝酸还原酶催化。硝酸还原酶是一个诱导酶; 硝酸

根可诱导编码硝酸还原酶的基因转录。这种蛋白是短命的，几个小时后即被降解。另外，酶的活性受磷酸化作用控制。在叶片中，晚上酶失去活性，这涉及到依赖钙的一个催化酶磷酸化的蛋白激酶。磷酸化作用通过蛋白抑制剂使硝酸还原酶钝化。当光照增强时，蛋白磷酸化酶重新激活酶。同化硝酸根是很耗能的，因为还原硝酸根的代价很大。铵对植物细胞是有害的（部分原因是铵与 NH_3 平衡，可迅速地携带一个 H^+ 跨膜扩散，从而影响了 H^+ 的跨膜梯度），因而必须迅速被同化成氨基酸。据粗略推算，在根部硝酸根还原成铵需要大约植物有效能源的 15%，另需 2-5% 用于铵同化。有人认为以铵而不用硝酸根作为植物生长的氮源会减少耗能。然而，这不是一成不变的，抑或叶面积比率的变化，抑或根系呼吸效率的降低。硝酸还原酶的活性分布与韧皮部汁液中硝酸根的缺乏或存在有以下一些生态模式：

1. 所有植物类型在硝酸根供应增加时，在根尖被还原的硝酸根比例减小，这表明根系统还原硝酸根的能力有限。
2. 在硝酸根供应时，温带多年生植物和一年生豆类在根部还原大部分硝酸根。
3. 硝酸根供应不足时，温带非豆类一年生植物在根部还原的硝酸根比例在种类之间变化相当大。
4. 热带和亚热带的种类，不论是一年生还是多年生植物，根尖都还原相当一部分硝酸根，甚至在低氮供应中生长也是如此。这并不奇怪，因为在热带生态系统中氮通常不太受限制及较高的气温有利于硝化作用。

尽管有这些一般性模式，大部分植物还是会在叶片中还原部分硝酸根，特别是那些杂草类型。一些阴性植物在全日照下生长时，仅在叶片中具有硝酸还原酶活性。叶片硝酸还原酶活性是与高光强相关连的，它在中午最高。有些植物，特别是那些杜鹃科植物的硝酸还原酶活性较低，可能是因为这些植物的生长地硝酸根有效性普遍低下。多数木本植物类型在根部同化大部分硝酸根，如多数裸子植物和山龙眼科植物的叶片只有在叶部喂给硝酸根诱导之后才能还原硝酸根，这表明这些植物类型可能在根部还原大部分硝酸根。

植物优先吸收的氮形态取决于土壤中各种形态氮的有效性。例如，生活在土壤氨基酸浓度高的北极植物，优先吸收氨基酸并且依赖其生长，而大麦优先吸收无机氮，云杉优先吸收铵。许多早期有关硝酸根和铵那个优先吸收的研究未能回答这一现象，因为当时缺乏 pH 调节设备或光照强度低。不过，生长地硝酸根有效性高的植物类型（如钙质草地），优先利用硝酸根，且具有比生长地低硝酸根含量的种类更高的硝酸还原酶活性。但大多数植物能吸收各种形态的可溶性氮，特别是已适应各种溶解态氮存在的植物。

2.2.5 磷的获取

从土壤中获取足量的磷有许多特点。一些特性是针对磷的（如根磷酸化酶）；其他一些特性（如根毛和根量比）能促进所有离子的吸收，不过对磷酸根是最关键的，因为土壤中磷酸根离子的扩散系数较低，因而只有一小部分的土壤可以被根所开拓利用。与真菌的特殊关系将在另一章节讨论，菌根扩大了磷酸

根的吸收表面。没有微生物共生体虽也能取得同样的结果，但代价要大得多。

(1) 植物还能利用一些有机磷酸化合物

在农业土壤中，30-70%的磷酸根以有机态出现；在养分贫瘠的草地和森林土壤中，则可能有 80-95% 的磷酸根以有机态存在。羽扇豆除了利用无机磷，还能通过土壤中磷酸酶的活性利用纤维醇磷酸，RNA 和甘油磷酸。根分泌磷酸酶提供了另一种磷源：这些酶水解含有机磷的复合物，释放无机磷以便让根吸收。磷供应不足会促进磷酸酶的产生。根也能分泌有机物质，作为微生物产生的酶的替代物水解有机磷。不论水解有机磷的确切机制是什么，苜蓿根表的有机磷浓度下降达 65%，而在小麦中下降达 86%。这表明这些根确实具有接近土壤中有机磷的途径（图 7-11）。

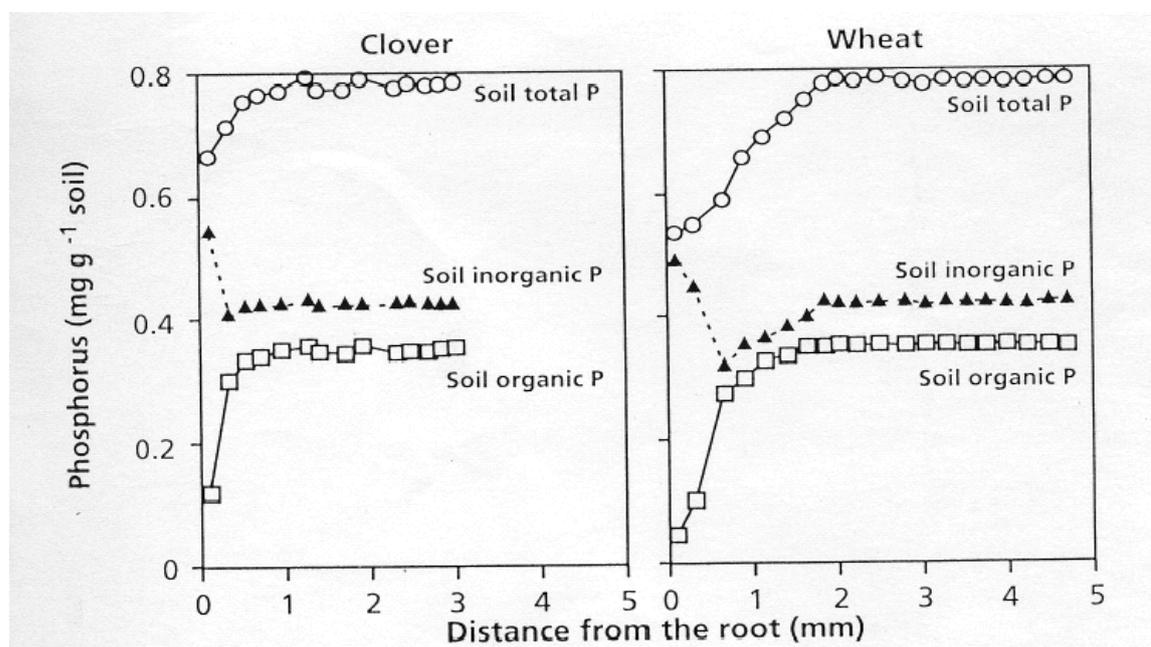


图 7-11 生长在粉质壤土上的三叶草(株龄 10 天)和小麦(株龄 10 天)根际全磷、无机磷和有机磷的分布

不同种类植物对有机磷的利用速率不同，并且还依赖于土壤环境。速率范围从几乎为零到与无机磷吸收相似。

(2) 可溶性磷酸盐化合物的排泄

有效磷含量低的土壤上，植物可分泌酸性螯合物（如柠檬酸、苹果酸和植烷酸）。酸化能提高磷酸盐在碱性土中的溶解度。螯合物束缚阳离子，这样就从难溶性无机底物中释放出磷酸盐。两条途径均提高土粒与根表之间的磷酸盐扩散梯度。柠檬酸从磷酸钙复合物中释放出磷酸根，而结合有还原性酚类的羟苯基酒石酸磷酸盐复合物，释放磷酸盐的效率更高。

许多山龙眼科植物具有很明显的分泌有机酸的能力，有山龙眼根系，但不能形成菌根关系（图 7-12）。由于这种结构首先在山龙眼科属中发现，因此命名为山龙眼根，后来，在其它类型中也发现有相似的结构，

但现在也用簇根这个词。簇根是由几串纵向排列的非常细的毛状小根组成。一侧枝根可能包含几簇，相互间距为几个厘米。簇根分泌螯合性酸和酚类物质。簇根在山龙眼科植物中很普遍；也在桦木科，木麻黄科，莎草科，蝶形花科，含羞草科，桑科，杨梅科，蝴蝶科和帚灯草科等植物中出现。如果从那些磷酸盐难以溶解的土壤中获得磷酸盐，簇根是一个非常有效的形态学结构。在白羽扇豆植物中，过量使用磷酸盐会抑制了簇根的生长。

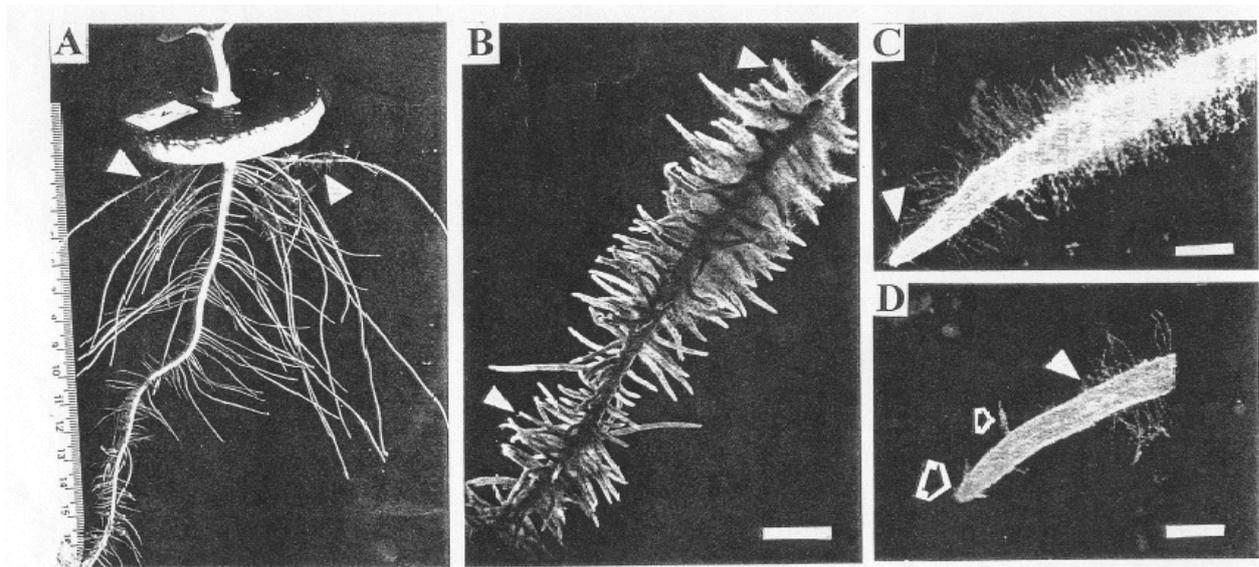


图 7-12 山龙眼根或簇根形态图。A，溶液培养条件下的白羽扇豆的山龙眼根；B，部分山龙眼根节段的放大图；C，B 图中较老山龙眼根的小根放大图；D，B 图中幼嫩山龙眼根的小根放大图

白羽扇豆植物的簇根释放出的柠檬酸、苹果酸和琥珀酸分别是羽扇豆根分泌的 40、20 和 5 倍之多，羽扇豆的簇根生长因过量磷酸盐而受到抑制。柠檬酸盐外泌最多的部位在距根尖 1-3cm 处（即最幼嫩的簇根区域）。更成熟一点的根组织（距根尖 7-9cm）的柠檬酸盐外流量要减少大约 80%。外流量较大与簇根内较高的柠檬酸盐浓度无关。因此较多的输出就需要较大的柠檬酸盐合成速率。分泌大量柠檬酸和其他酸需要较高活性的磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (PEP)，苹果酸脱氢酶和柠檬酸合成酶。PEP 羧化酶在"暗处 CO₂ 固定"中起催化作用，与因过量施用磷肥使簇根生长受抑制相比，白羽扇豆的簇根使催化速率增加了四倍。这与编码 PEP 酶的 mRNA 水平提高有关，也与 PEP 酶的特异性提高有关。正如所预料的一样，在距离根尖 1-2cm 处，PEP 酶和苹果酸酶活性最高，且柠檬酸分泌也最多。但这种快速大量分泌有机酸的机理尚不清楚。尽管接近根尖处柠檬酸分泌最旺，但在接近根尖处和远离根尖的区域，从介质中吸收磷酸盐也同样强烈。不过这些区域从土中吸收的磷酸盐被近根尖处的细胞所消耗，只有少量被老根吸收。老根分泌的柠檬酸盐较少，也就减少了碳的损耗，但对磷酸根的吸收无负面影响。

酸性螯合物的分泌并不局限于具有如簇根等形态学结构的植物。十字花科植物也能分泌大量柠檬酸，从而增强溶解岩石性磷酸盐的能力。生长在低磷白垩培养基上的一些植物则缺乏这种能力（图 7-13），但

具有形成菌根联合体的能力。

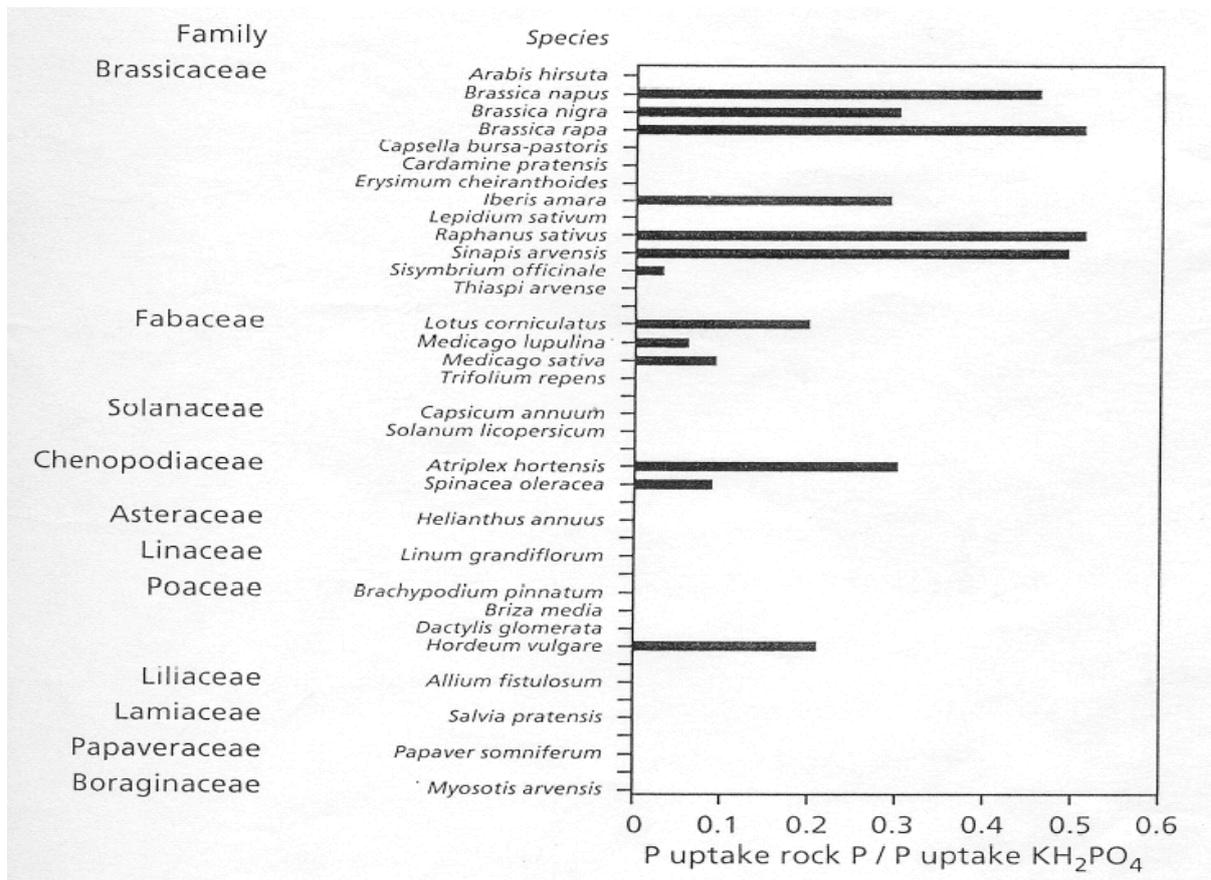


图 7-13 不同属植物种从磷酸矿中吸收磷的能力（相对于吸收可溶性磷的能力）

从难溶性磷源中释放。同样生长于难溶性磷源白羽扇豆相比，小麦的干物白羽扇豆生产较高与它的力有关。如让两种植物在生则麦子的产量提高，而羽扇全可归因为羽扇豆根部溶

2.2.6 根际化学变化

表 7-6. 根系隔离和混杂两种方式的混合盆栽 58 天后，小麦与 *Lupinus albus* 的根尖干物重

P 供应	根系	根尖干物重 (g)		
		小麦	Lupin	总和
无额外磷	分隔	20	33	54
酸盐供应	混合	38	29	66
供应岩石	分隔	24	27	51
性磷酸盐	混合	40	25	64

额外磷酸盐为极难溶的岩石性磷酸盐。

无机磷可使周围植物受但根系被隔开的小麦和质生产要少些（表 7-6）。簇根以及分泌柠檬酸能长过程中根部重叠接触，豆产量降低。这个结果完解磷酸盐的活力。

根系的生理过程极大地影响根际几种微量元素的有效性（表 7-7）。例如，根系分泌质子降低根际的 pH 值，比土体要低 2 个单位；土壤 pH 值为 5-6 时，影响 pH 值的能力最强。

表 7-7. pH 降低时，多种植物微养分以及致毒元素的有效性变化和有效性变化的原因。

微量元素	pH 值降低对植物微养分有效性的影响	影响原因
铝	增加	增加溶解度
硼	增加	解吸附
钙	增加	
铜	无影响	
铁	增加	还原，提高溶解度
镁	增加	解吸附，还原
钼	增加	吸附
锌	增加	解吸附

根系可还原根际或质膜上的某些化合物，当土壤中有有效铁离子以不易移动的氧化态存在时，它们对铁离子的获取相当重要。另一方面，在淹水土壤中，根系可通过释放氧来氧化根际的化合物，降低潜在致毒离子如铝和硫化物的溶解度。根系常分泌液体使难溶性微量元素活动或激活根际微生物，从而矿化氮和磷。

(1) 根际 pH 值的变化

植物所利用的氮源极大地影响着根际 pH 值，因为氮是植物需要量最大的营养元素，并且既可以阳离子（铵）也可以阴离子（硝酸根离子）的形式被吸收。根系必须保持电中性，因而当植物吸收的阳离子比阴离子多，且铵作为主要氮源时，就会比以硝酸根离子作为主要氮源时释放更多的质子（降低 pH 值）。否则 pH 值会升高。根际 pH 值下降的另一个原因是，当铵作为氮源时，每一个 N 分解成氨基酸就有一个 H⁺ 产生。由于铵只能在根部吸收，而硝酸根既能在根部也能在叶部吸收，所以以铵为氮源所释放的 H⁺ 也最多。当大气硝酸根作为豆类或固氮系统唯一的氮源时，pH 值也会小幅下降。以铵为氮源的 pH 值下降是 NH₄⁺ 与 H⁺ 交换的结果。以硝酸根为氮源的 pH 值提高与氢氧根离子的产生有关，硝酸根还原依据以下方程式：

$$\text{NO}_3^- + 8\text{e}^- + 1.5\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{NH}_3 + 3\text{OH}^-$$
 部分氢氧根离子被分泌到根际，另一部分则用于中和由中性糖形成的有机酸（主要是苹果酸）。结果，利用硝酸盐生长的植物比那些利用 NH₄⁺ 或 N₂ 生长的植物含有更多的有机酸（主要是苹果酸）。

从长远上看，使用铵肥会引起很多农业问题，比如根际和土粒的 pH 值下降。这可能会激活包括铝和锌在内的具潜在致毒离子和降低必需营养元素的有效性。

根际 pH 值影响土壤微量元素与植物非必需的潜在致毒元素（铝）（表 7）。随着 pH 值的降低，锌、锰

表 7-8. 应用于沙性壤土（小麦和十字花科）或碱性土壤（花生）的氮形态对微养分或叶绿素浓度的影响*。

N 源	微养分浓度 (mg (kg DM) ⁻¹)				叶绿素浓度 (mg (g FM) ⁻¹)
	Fe	Mn	Zn	B	
硝酸盐	55	23	18	3.5	0.89
铵盐	68	45	24	12.9	0.85
铵盐+硝化抑制剂					1.76
硝酸盐+FeEDDHA					2.96

*叶绿素是根际 Fe 有效性的一个很好的指示器。为防止胺被硝化细菌转化为硝酸盐，需要假如一种硝化抑制剂（氯定）。FeEDDHA 是铁的一种螯合形态，较易被植物吸收利用。从成熟叶片（B）、幼叶（叶绿素）或未去势芽部（其他为养分）测定浓度。

及硼从土壤颗粒上解吸下来，有效性也随之提高。锰和铁也因还原作用变的可以利用（分别还原为 Mn^{2+} 和 Fe^{2+} ）。三价铁离子（ Fe^{3+} ）的有效性也因其其在低 pH 值时溶解度较高而提高。在钙质土壤中，施用铵可以酸化根际而抑制铁缺乏症，反之则进一步提高根际 pH 值的硝酸盐。当然，这仅在具有硝化抑制剂的情况下才有效，因为硝化抑制剂可以抑制铵在微生物作用下向硝酸盐转变。高 pH 值加快硝化作用，比土壤对硝酸根的固定作用要快，因而有利于产生净硝化。实际上，以螯合物的形式供应铁元素更为有效(表 7-8)。

钼的有效性随 pH 值下降而下降，而铜在土壤中趋于复合化，因而其有效性几乎不受 pH 值影响。结果，生长于含有硫酸的土壤中的植物，比供以硝酸钙的植物体内含有更高浓度的 Fe、Zn 和 B。

在基质如石英沙中， Mn^{2+} 是锰的唯一形式，降低根际 pH 值对植物吸收锰及体内锰浓度有负面效应。

植物分泌有机酸而强烈地降低根际 pH 值。pH 值的降低也可由质子的净分泌所引起，对主要阳离子（例如 K^+ ）的吸收超过了阴离子，就要求净分泌 H^+ 来中和电荷。在钙质土壤中，这种酸分泌可以使土粒 pH 值降低。这种情况在具有簇根的植物中相当显著，但并不限于这些植物。白羽扇豆簇根的根际土壤淋洗液中，溶解的 MnO_2 是土粒淋洗液的 10 倍之多。它们溶解的 Fe^{3+} 是油菜根际土壤的 100 倍。羽扇豆附近的植物，幼嫩部分也含有较高的 Mn。

缺乏某些养分会引起植物根际 pH 值的降低。Fe 供应不足时，太阳花根际溶液的 pH 值从大约为 7 降低至 4（图 7-14）。类似的反应在对缺 Fe 不大敏感的玉米和蚕豆基因型中也有发现（石灰诱发的萎黄病）。Zn 缺乏也会引起根际 pH 值降低。通过有机酸调节的铁离子的溶解，对提高根际 Fe 复合物的浓度起着重要作用，特别当铁离子以 $Fe(OH)_3$ 的形态出现时，当以 Fe 氧化物(Fe_2O_3 和 Fe_3O_4)的形态出现时，这种作用要小些。

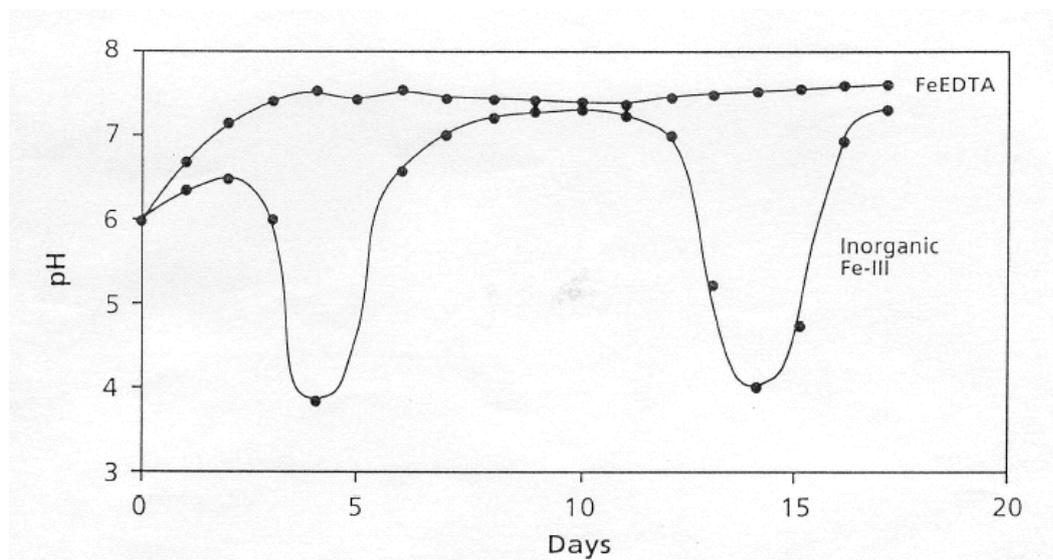


图 7-14 向日葵根系环境中的 pH 变化

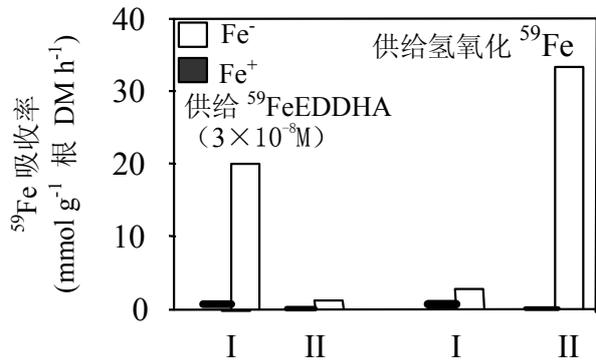


图 15.对植物 Fe 缺乏的反应有两种“策略”。策略 II 局限于草本植物；策略 I 则可在除草本植物以外的单子叶和双子叶植物中存在。植物在有或没有铁离子情况下生长，然后再供给 $^{59}\text{FeEDDHA}$ 或氢氧化铁

(2) 有机螯合物的分泌

草类植物能分泌非常有效的螯合物，特别是当铁离子和锌离子供应不足时（图 7-15）。这些螯合剂原初被称之为植物铁蛋白（phytosiderophores），因为它们对铁离子的获取有重要作用。后来发现当其它金属离子（如锌）供应不足时，这些螯合剂也能起重要作用，因而认为用植物金属蛋白（phytometallophore）似乎更为合适。铁离子以铁植物铁蛋白螯合物的形态扩散到根表，并以同样的形态被根细胞所吸收（“策略 II”）。铁缺乏可诱导产生负责吸收铁离子螯合物的系统。在策略 II 中，根细胞先吸收铁离子，然后才还原，而不象策略 I 那样先还原后吸收。植物释放植物铁蛋白的能力与其对铁或锌缺乏的敏感性呈负相关。例如大麦对铁离子缺乏的敏感性比高粱和玉米弱，也就分泌较多的植物铁蛋白。抗缺锌较强的小麦基因型要比敏感的基因型分泌较多的植物铁蛋白。

铁缺乏会引起 pH 值降低，这与质膜上特殊的还原酶活力能提高根表还原铁离子的能力是一致的。能高效利用铁离子的双子叶和单子叶植物通过分泌还原性螯合物（酚类）来溶解和还原 Fe^{3+} ，这是很典型的，而草类并非如此（图 7-15）。分泌还原性螯合物亦能提高锰的有效性及植物对其的吸收。在铁浓度低和锰浓度高的钙质土中，这种策略可导致锰中毒。

当土壤溶液的缓冲力大且 pH 值相当高时，策略 I 不是很有效。

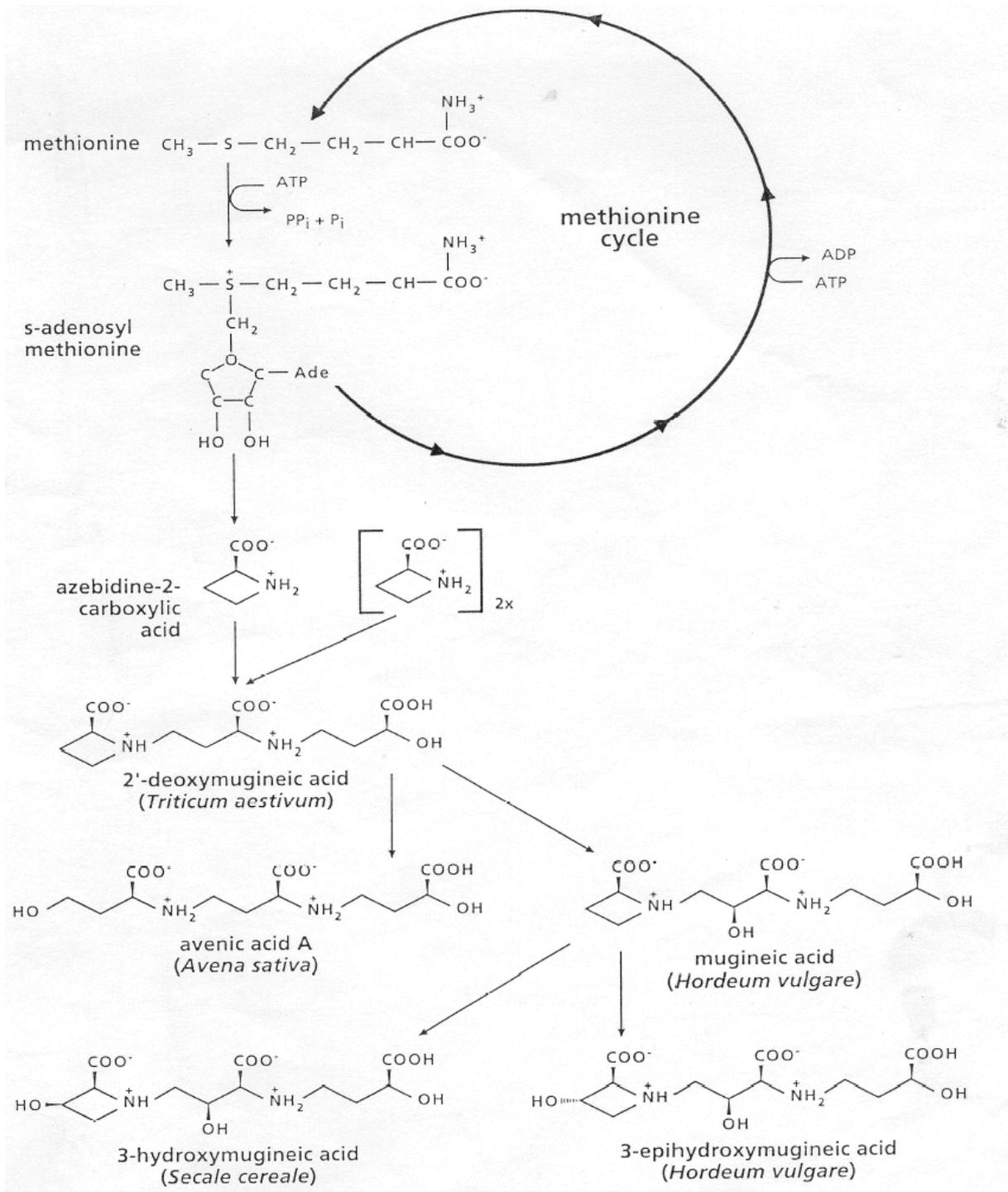


图 7-16 植物铁蛋白生物合成示意图

植物铁蛋白与酰胺碱相似，有时是由酰胺碱衍生而来的（图 7-16）。在策略 I 和 II 中，酰胺碱本身就是一种很有效的螯合剂，对铁离子螯合物进入细胞的过程也可能起着某种作用。各物种的植物铁蛋白具有专一性，且对铁离子的螯合比许多在营养液使用的合成螯合剂更为有效。它们与铜、锌形成稳定的螯合物，锰次之，从而提高这些养分在钙质土壤中的有效性。一旦从营养液中除去铁，属于策略 I 和 II 的能高效利用铁离子的植物铁离子的吸收能力提高（图 7-17）。

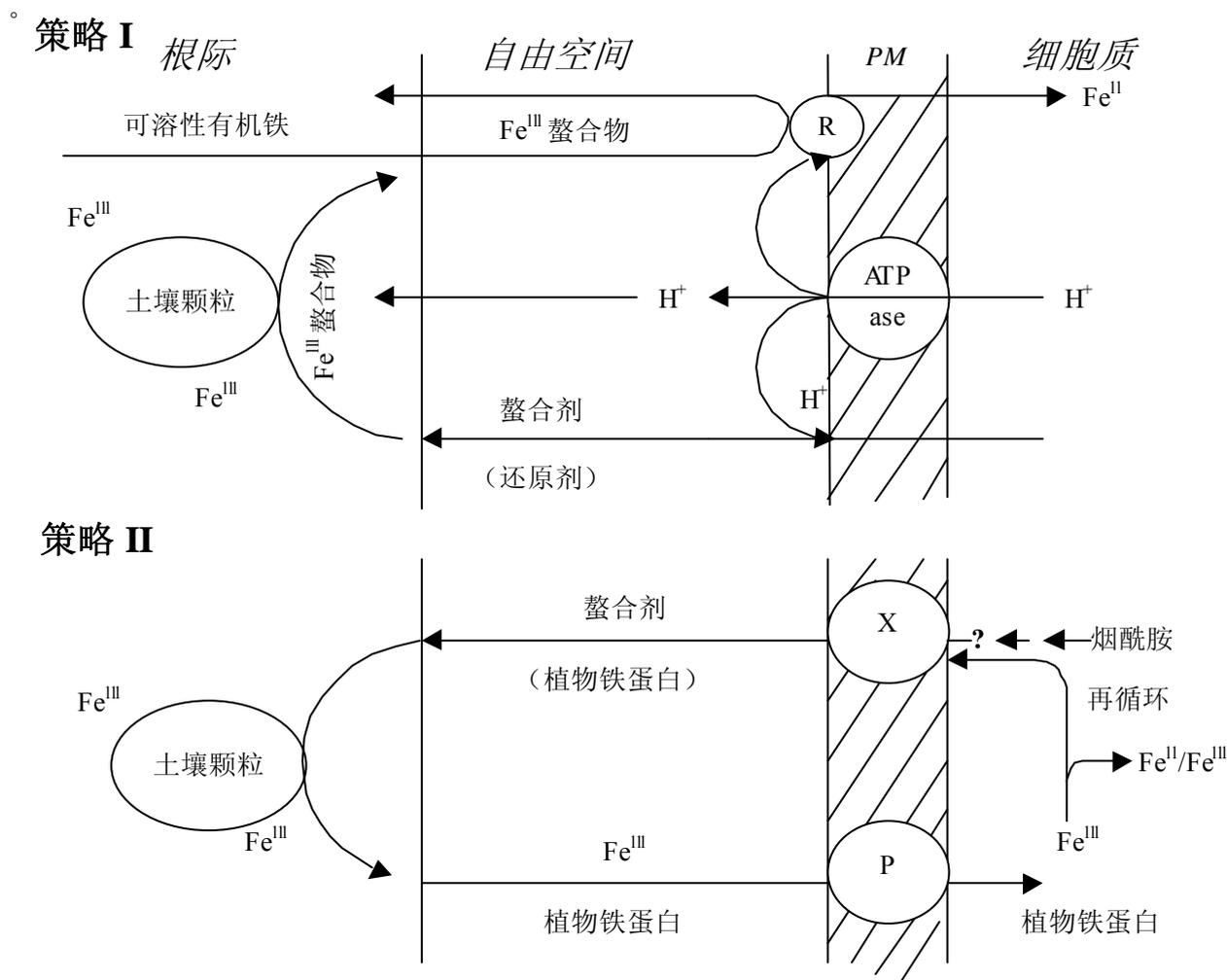


图 7-17 南瓜（策略 I）和大麦（策略 II）铁缺乏对用以吸收铁的还原力的影响

有机酸是根分泌物的普通组分。它们因磷、铁离子和其它阳离子的缺乏而分泌。有机酸把高分子量的腐殖质复合物转化为低分子量的腐殖质化合物（分子量低于 10,000）。一旦形成低分子量的腐殖质化合物，钙、镁、铁和锌就从腐殖质复合物中释放出来。这是一个可逆的过程：用 KOH 中和可再次产生高分子量的腐殖质复合物。有机酸远比它们的钾盐或无机酸有效，它们的作用可能是酸化与螯合。

2.2.7 根际矿化

根系分泌的有机酸、碳水化合物与氨基酸和从根尖排出的多聚糖总共耗费的碳，不足全部同化碳的 15%，但如果磷的有效性较低，这个比例会大幅提高。目前，控制分泌物数量和化学成分的机理还不清楚。根分泌物对土壤微生物的活动有重要影响，因为微生物活动常受到碳素的限制。根际微生物，特别是细菌以及以微生物为食的生物，密度及活力远比土粒中的高和强。大气 CO_2 浓度提高等因素能促进根系分泌，从而提高它们的密度与活力。根系分泌物的作用取决于土壤的肥沃程度。在贫瘠的土壤中， CO_2 浓度提高刺激根系的分泌，反而促进根际细菌对氮的固定以及减少植物吸收。相比之下，在较为肥沃的土壤中，细

菌更受碳素的限制，CO₂ 浓度提高会刺激根系分泌而促进氮的矿化以及植物的吸收。相关研究报道较少，对这些结论还不能广泛阐述。分泌作用提高养分供应力的另一机理是刺激变形虫和线虫等细菌掠食者，它们依靠细菌而生存并分泌大量可被植物吸收利用的氮。植被每年吸收的氮是无根的熟土矿化的两倍。这么大的差异与根际快速的养分循环有关，这种循环受根系分泌的促进。

2.2.8 养分丰富区域根系的扩展

当植物生长受氮、钾或磷的限制时，根往往在它们有效性相对较高的区域扩展。然而，这种现象只有当主茎长有侧根且在伸长过程中遇到这种有利区域条件时才会出现。如果不是这样或者植物作为整体没有出现养分缺乏，那么就不会有侧根接触到这种有利区域。

根系对局部养分供应的反应即扩展是功能性的。在土壤局部区域施入 N¹⁵ 标记的有机残渣时，小麦单位长度的根在该区域的氮吸收率有很大的提高。在利用局部源的前 5 天内，植株的所有氮中只有 8% 是从残渣中获取的。当根系在残渣中生长 7 天以后，有 63% 的 N 来自该区域。此后，根系在残渣中大量扩增，但吸收的 N 相对减少了（图 7-18）。这表明区域扩展对从局部腐熟性有机质中获取氮的作用有限。从长远

上看，局部氮源引发的根扩增更有利于吸收养分而不单是氮。

对局部养分供应的反应程度取决于植株体内的养分状况。如果有一半根系根本得不到养分，那么它们的反应要比处于养分供应适量的另一半更为强烈（表 7-9）。单条根的生长显然依赖于自身周边环境养分的有效性以及同一植株其它根的生长情况。

表 7-9. 裂根系设计时豌豆根系的生长，裂根系设计即根系分成两部分，分别生长在不同的钵内并从根系达到 24mm 长时开始供以不同的养分浓度。*

养分强度	根系干物重 (mg)			比率 pot1/pot2	根尖干物重 (mg)
	pot1	pot2	总计		
0-50	51	450	501	0.11	8.6
1-50	60	427	487	0.14	847
10-50	142	370	512	0.38	874
25-50	194	269	463	0.72	935
50-50	300	283	583	1.05	1032
10-0	225	61	286	3.77	463
25-0	343	52	395	6.76	670

*当根系生长 3 周时收割豌豆。

2.3 磷获取有关参数的敏感性分析

不同参数对磷吸收的贡献可用模拟模型来测定。用这种模型分析生态生理问题已日益见多。

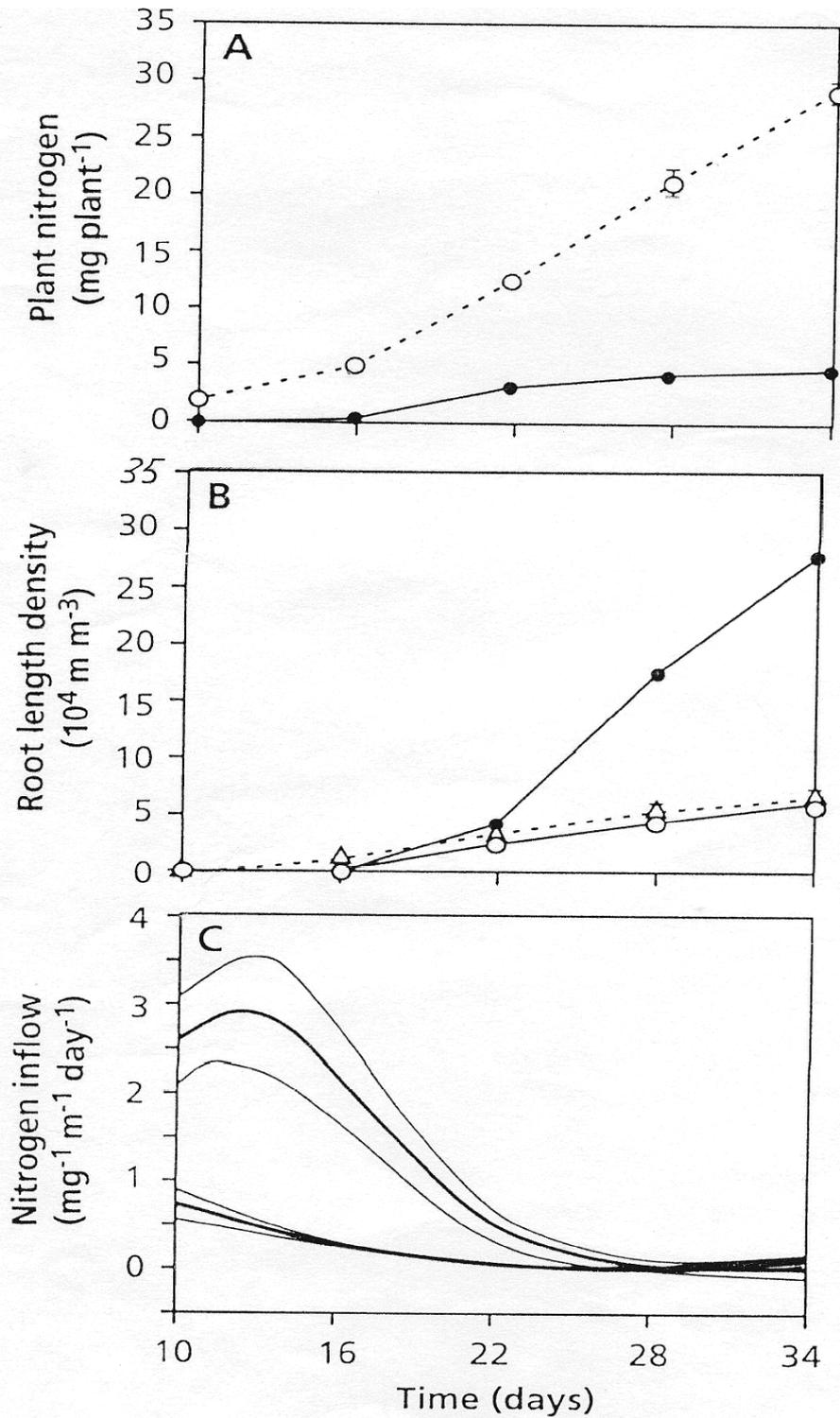


图 7-18 小麦对 15N 丰富的有机践物的反应。A, 植株全氮 (空心圈) 和来自践物的氮 (实心圈); B, 践物中 (实心圈)、践物上土壤 (方块) 和践物下土壤 (三角) 的总根长密度

Nye 与其合作者用实验和数学方法分析了根毛的重要性。他们测定了根毛浓密的油菜根表的磷酸盐(标记)浓度。另外, 按照以下两种假设之一模拟了磷酸盐浓度: (1) 根毛不参与磷酸盐吸收和 (2) 根毛有效地增加了根与土壤的接触面。假设根毛有效的话, 模拟数据与实验数据应具有很好的一致性; 而假设根

毛不起作用时，就没有这种一致性（图 7-19）。这一工作证实了早期一些人认为根毛对获取包括磷酸根在内的非移动离子有重要作用的观点。

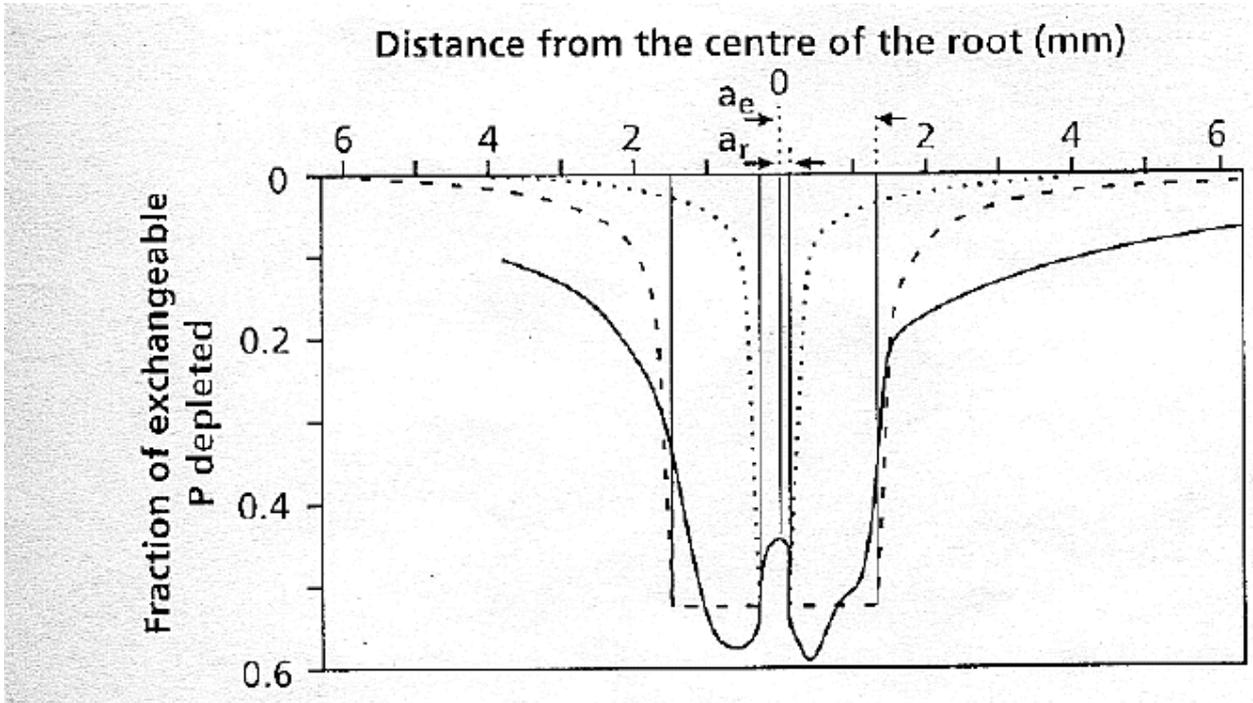


图 7-19 油料种子根附近磷素深度剖面的理论值和计算值。计算根据根毛在磷素吸收中无（内层破折线）和有（外层破折线）作用；实线系实验所得的测定值。

Barber 与其合作者根据不同土壤类型和根因子进行大豆盆栽试验，分析蚕豆对磷酸根吸收的敏感性(图 20)。模拟结果与实验结果相吻合，表明磷酸根的吸收倾向于对根纵向与径向比变化的反应，而没有对吸收系统动力学—— K_m 、 I_{max} 和 C_{min} 这些功能变化的反应。扩散系数 (v_0) 和缓冲力 (b) 等土壤因子降低比升高对磷酸根吸收的影响更大。蒸腾作用对磷酸根吸收率没有任何影响。根系之间的空隙 (r_i) 没有交叠根的竞争；因此，参量值的变化没有影响。很显然，对于磷酸根等相对非移动的养分来说，动力学参数不如根纵向与径向比等根特性重要。这与认为决定养分获取的主要因子是扩散作用而不是吸收动力学这一公论相一致。对于较可移动的离子，如硝酸根，动力学性能起的作用要大的多。

Hoffland 与其合作者 (1990a, 1990b) 设计了一种模拟油菜吸收磷酸根的模型，以便定量地测定有机酸分泌对动用岩石性磷酸盐的重要性。现举例说明模拟模型在现代生态生理学研究中的重要性。这一模型在本节中将会详细阐述。以根系对养分的吸收、养分转运到根表以及根密度作为此模型的三个主要部分。

扩散和集流对根表的养分供应率 (F , $\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) 如下：

$$F = -D_e \cdot \frac{dC}{dr} + v \cdot C \quad (1)$$

D_e 是有效扩散系数 (m^2s^{-1})， C 是养分浓度 (molm^{-3})， r 是距离根轴的半径 (m)， v 是水的内流速率 ($\text{m}^3\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)，负号是因为根表 C 比土中 C 要小，因而 dC 是负的。有效扩散系数决定于容积含水量 (θ)，

无尺度)和弯曲因子(f, 无尺度)。弯曲因子是指扩散路径长度。自由溶液(D_0 , m^2s^{-1})中养分扩散系数:

$$De = \theta \cdot f \cdot D_0 \quad (2)$$

同株植物根系间的养分竞争可由每条根的半径为 r_1 的有限圆柱体积来加以说明。水可以从一条根的土壤圆柱移动到另一条根, 但养分不行。根周围的每一土壤圆柱的原始半径为:

$$r_1 = \sqrt{A/(\pi \cdot n)} \quad (3)$$

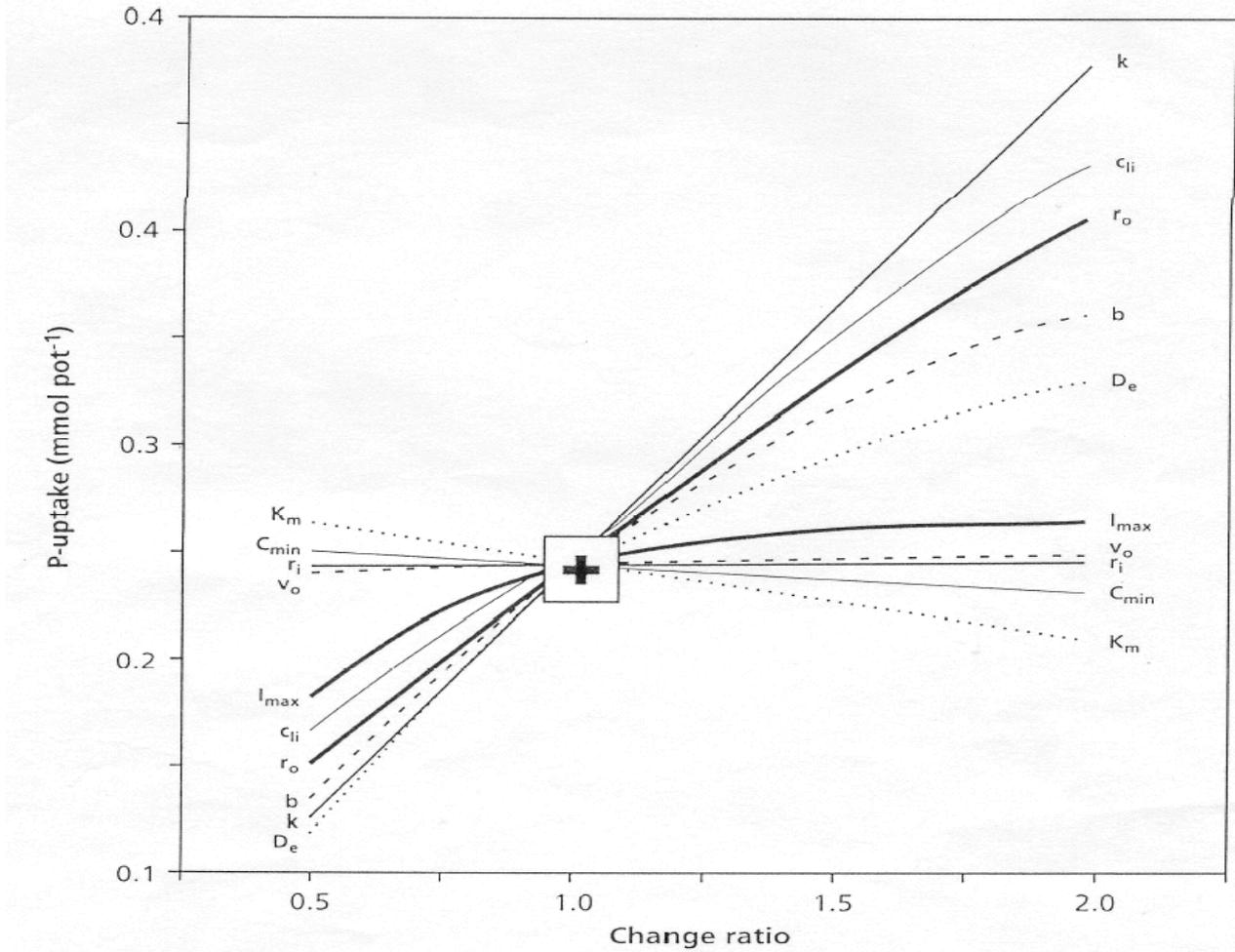


图 7-20 改变参数值对模拟大豆根系磷吸收速率的影响。k 为根系伸长速率, C_{ij} 为溶液最初磷浓度; r_o 根系直径; b 土壤缓冲力; D_e 磷在土壤中的缓冲系数; I_{max} 最大磷吸收速率; V_0 蒸腾速率; r_i 根系间的距离; C_{min} 磷吸收时的最低浓度

假设每株植物起始只有一条根进行垂直生长; A 是根系的总面积 (m^2), n 是每试验点的植株株数。每一个土壤圆柱可被分割成许多同心分室(壳体)。每一分室内土壤溶液的养分浓度变化进程可用前述方程描述。各时间阶段的浓度变化由以下方程解得:

$$\frac{\partial C}{\partial t} = -(1/r) \cdot \frac{\partial}{\partial r} (r \cdot F) + S \quad (4)$$

S 是根系对养分的吸收(假设根系把根表的养分浓度吸收至零);初始条件为 $t=0$, $r > r_o$ (r_o 为有效根半径, 包括根毛) 和 $C=C_i$ (土壤溶液起始浓度)。

此模型首先是用来比较磷酸盐以有效态供给时 P 吸收的测定值与预测值。理论值与实验值之间有很好的—致性（图 7-21）。当模型用于模拟从难溶性磷酸盐中吸收磷酸盐时，模拟值仅为实验值的 6%。因而，可以得出这样的结论，被吸收的磷酸盐中约有 94%是由分泌的有机酸活化岩石性磷酸盐的结果。

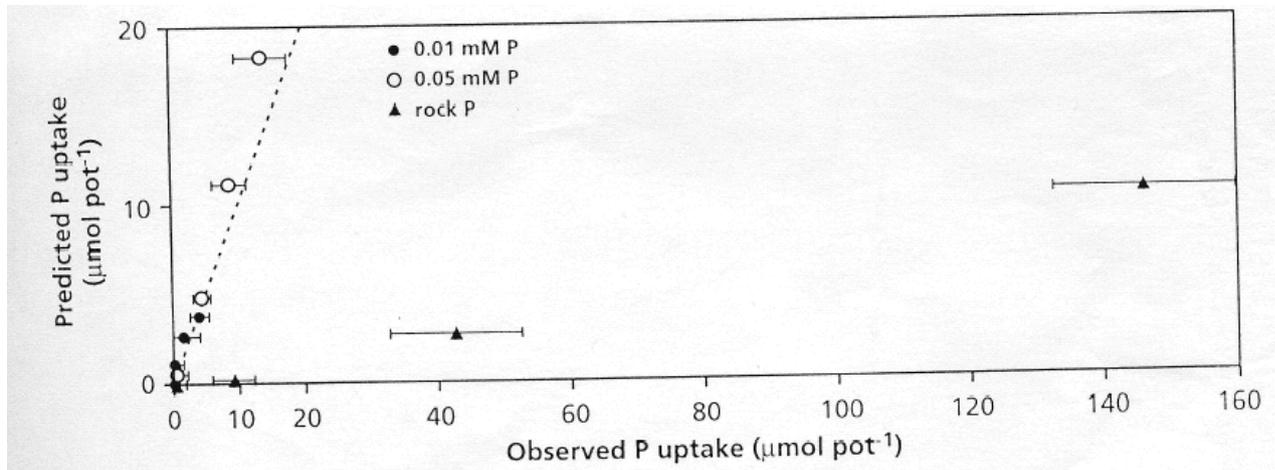


图 7-21 油菜磷观察值与预测值的比较

此例表明当模拟模型与实验结合起来使用时对探究直观观点是相当有益处的。

3 “有毒”或“极端”土壤中养分的获取

有毒或极端土壤显然是一个人为的术语。例如，pH 值很高或很低的土壤对某些植物有毒，而对其它植物却是良好的生长环境。高浓度的“重金属”可能阻碍某种植物的新陈代谢，却是另一种植物完成其生命史所必需的。如同前述，在通常认为致毒环境中生长的植物，并不意味着它们在这些环境中生长的较好，在用盐生植物和嫌钙植物等术语时，指的是生态学范围。一个植物种的生理学范围要比其生态学范围大的多。把某种限定在生态学范围内可能显示出，这些植物由于存在着特殊的机制，是唯一能在这种土壤中生存的植物，它们在非极端的土壤中处于劣势地位。

下面几节讨论对极端土壤具有表型适应和基因型适应性的特定植物性状以及对植物种分布的重要性。

3.1 酸性土

土壤自然趋于变酸，主要原因有：

1. 风化对矿物质的侵蚀，接着雨水对 K^+ ， Ca^{2+} ，和 Mg^{2+} 等阳离子的淋洗，这对湿润环境尤为突出。
2. 土壤中酸的产生（例如，由于 CO_2 水合作用和解离作用，形成有机酸、硫氧化为硫酸和对铵的硝化）。
3. 当阳离子的吸收超过阴离子时，植物诱导酸的产生（例如当以 N_2 或铵而不是硝酸盐作为植物生长的氮源时）。

另外，土壤也有可能因人类活动而酸化：酸雨中硝酸和硫酸的输入，或使用硫酸铵等酸性肥料。

土壤酸化改变许多矿质养分的有效性，也改变铝的可溶性。尽管低 pH 值阻碍植物生长，但铝毒被认

为是许多酸性土中最重要的产量限制因子，特别是热带和亚热带。酸土中，锰离子浓度也可达到致毒水平，而磷酸盐、钙、镁、钾和钼浓度则可能下降甚至出现缺乏症。

3.1.1 铝的毒性

表 7-10.在三种铝浓度水平（0、低：0.4mg^l、高：1.6mg^l）和磷浓度水平（低、中、高：285、570、1140 μmol 株⁻¹）下生长 35 天后，*Sorghum bicolor* 根系及根尖的铝、磷、钙和镁浓度[μmol g⁻¹(干物质)]

P-水平	Al-水平	根尖				根系			
		Al	P	Ca	Mg	Al	P	Ca	Mg
低	0	—	26	171	69	—	29	28	22
中	0	—	30	151	63	—	34	21	20
高	0	—	38	139	63	—	39	19	23
低	中	1	27	127	36	7 (29)	30	20	16
中	中	1	29	108	37	5 (40)	34	18	16
高	中	1	40	85	36	5 (40)	46	20	19
低	高	1	93	61	23	11 (36)	70	16	14
中	高	1	108	51	21	13 (31)	76	15	15
高	高	1	335	65	25	131 (45)	263	16	16

括号内数值显示在 0.05MH₂SO₄ 百分率是可变的。

铝是地壳金属元素中最丰富的，也是所有元素中第三种最多的元素。象所有三价阳离子一样，它对植物有毒害作用。铝在溶液中会水解，结果在低 pH 值时三价阳离子数量上占优势（图 7-22）。另外，低 pH 值时，铝也会从螯合物中释放出来。

许多植物都偏爱特定 pH 值的土壤。嫌钙植物(“嫌碱”；也称为“嗜酸的”，喜酸)对根环境中高水平的溶解态 Al³⁺有抵抗作用。铝的毒害机理目前尚不清楚。铝的毒害作用发生在质膜或其外面。部分是由于其阻碍质膜上的离子通道而抑制钙和镁的吸收（表 7-10）。铝中毒的许多症状与其它离子的缺乏症相类似。这可能是由于对细胞壁同一位点的竞争作用、铝复合物（与磷酸盐结合）的快速沉积，或根伸长受抑制而降低了吸收能力。铝的毒害也引起硼缺乏，但原因还不清楚。

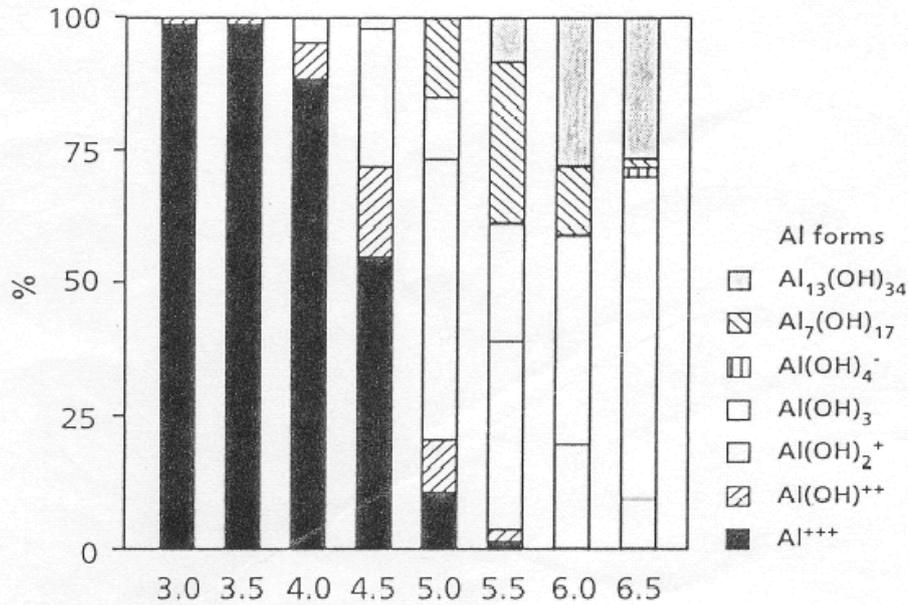


图 7-22 不同 pH 下各种无机铝的分布情况

根尖是毒性敏感区域。根伸长受到抑制是铝中毒的主要症状，这并不总是与铝吸收受到抑制有关。细胞分裂也受到 Al^{3+} 的抑制；有丝分裂似乎是在 DNA 复制的 S 期受到阻碍。根尖受到抑制是由于 Al^{3+} 干扰了细胞壁的形成，即通过与胶质相连降低了细胞壁的可塑性。不论这是铝的直接作用，还是由于铝进入到了共质体的作用，铝干扰细胞壁形成过程的位置尚不明了。近来的发现表明铝可能干扰了信号传导途径。由于根伸长受到抑制，根细胞变得更短和更宽。当生长过程暴露于铝时，根伸长被削弱，表现出短而粗（图 7-23），形成特定长度的短根（表 7-11）。根的大部分暴露于铝，只要根尖处在没有铝的溶液中，植物生长就不受影响。另一方面，当仅有根尖暴露于铝时，则易见中毒症状。这证明根尖是铝毒害的主要作用位点。

表 7-11 铝浓度对菜豆根系参数的影响

$[Al^{3+}]$ mg/L	干物重 g	鲜重 g	直径 mm	长度 m	比根长 mg^{-1}
0	6.4	126	0.37	1160	175
0.1	6.6	155	0.44	1100	166
0.2	6.6	126	0.46	931	141
0.4	3.3	55	0.51	253	76

部分铝可迅速被吸收进入共质体，这很可能是通过本来用来运输镁或铁离子的载体或通过内胞而进入的。在 pH 中性的细胞胞液质中，铝呈不溶态，束缚于蛋白质和含磷化合物，甚至 DNA。铝还能从作用位点替换掉对酶活性起关键作用的钙和/或镁；对钙调素（植物信号传导途径中的一种重要组分）和细胞骨架的干扰是非常有害的。多数作用发生在根伸长受到快速抑制之后（1-2 小时）。因而这些作用并非是抑制植物生长的主要原因。

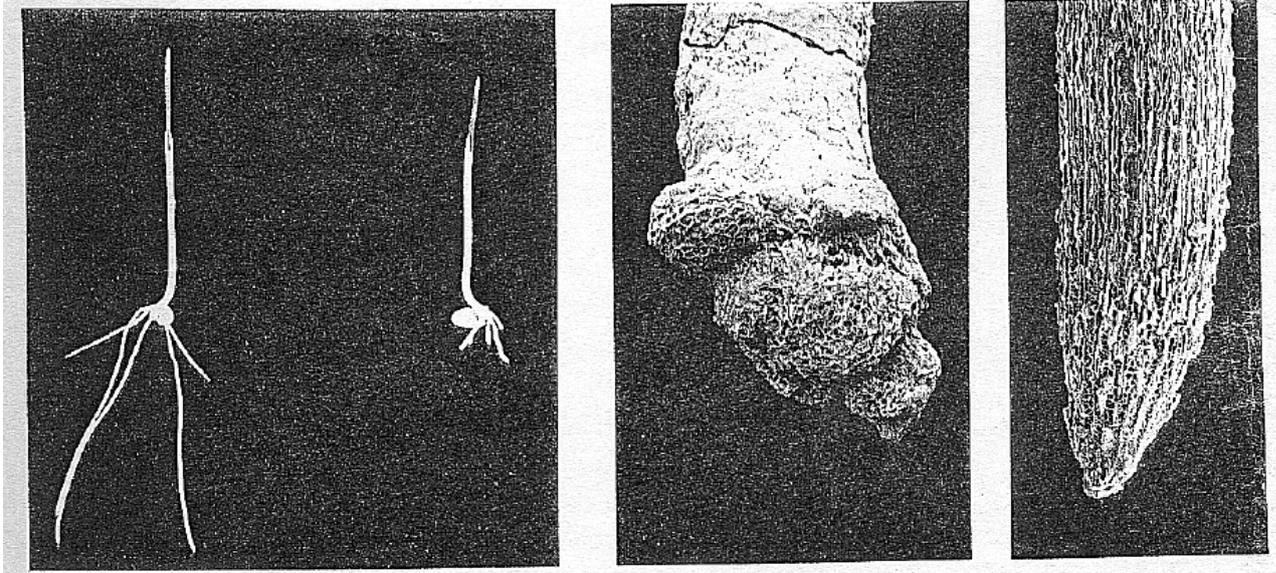


图 7-23 两个近等基因系小麦根尖的电子扫描图；左侧：抗铝（左）和敏感（右）的小麦苗；右侧：抗铝（左）和敏感（右）的小麦根尖。

铝抑制钙与镁的吸收、降低细胞中这些阳离子的浓度，从而引起钙和/或镁的缺乏症。钙是细胞分裂过程中纺锤体形成和激发中期向后期转换所必需的。因此，铝的存在阻碍了细胞分裂和根系生长。干扰镁的吸收引起镁缺乏症（即，有黄斑的黄萎叶）和产生粗短且脱色的根系。

3.1.2 改善土壤缓解中毒症状

铝中毒症状可通过外加镁或钙来缓解。加入磷酸盐也有积极作用，因为不论在根内或根外，它均可沉淀铝。有证据表明，单子叶植物可通过镁来减轻中毒症状，钙的影响次之，而钙对双子叶植物有很强烈的作用（图 7-24）。有意思的是，双子叶植物对钙的需求量也更大一些。

已证实高分子量的有机酸如腐殖酸和富啡酸具有结合铝的能力。这些物质与铝结合形成的复合物比由某些抗铝植物分泌的柠檬酸及苹果酸与铝结合形成的复合物更稳定。富啡酸和腐殖酸是腐殖质、泥煤和残枝败叶的常见组分，因而可加入腐殖质等物质来缓解铝的毒性。

营养液培养的南瓜，某些铝中毒症状（如根伸长受到抑制）可通过加入硼而得到缓解。酸性高铝含量的底土中加入硼，能提高紫花苜蓿的扎根深度和促进所有根的生长。

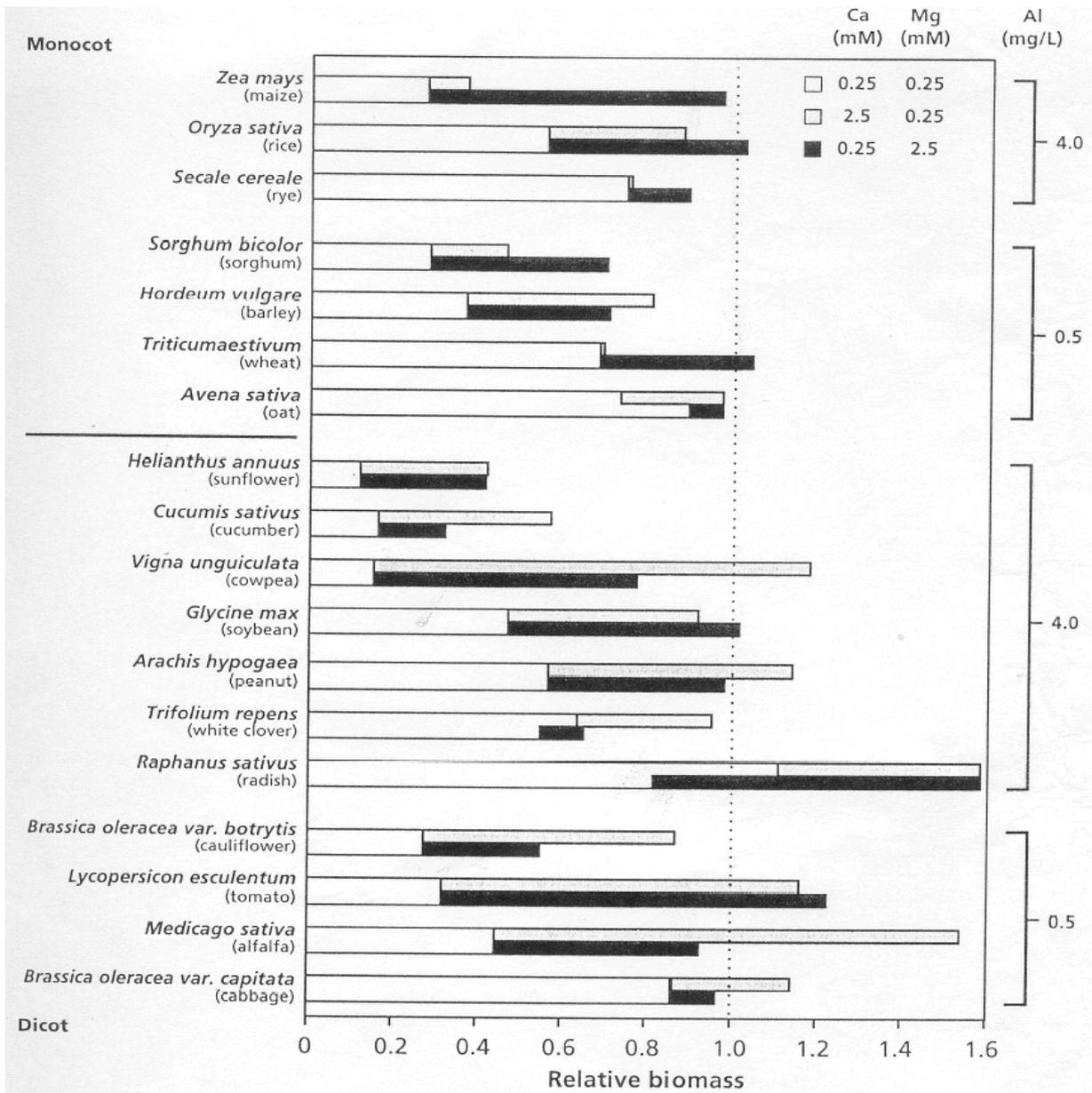


图 7-24 铝及与不同钙、镁浓度组合条件下不同植物种的生物量（以无铝测定值的相对比表示）。

3.1.3 铝的抗性

植物对潜在致毒水平的铝的抵抗有多种机制：

1. 根尖排出铝
2. 铝的耐性

已有确切的证据表明，分泌对铝具有抗性作用，然而还没有令人信服的有关铝耐性的证据。目前，有关对铝抗性和敏感的菜豆和小麦基因型的研究工作显示出根部特别是根尖释放柠檬酸和苹果酸的重要性（图 7-25）。在抗性基因型中，铝激活可使有机阴离子分泌的通道。根尖内部有机酸浓度越高，并不意味着

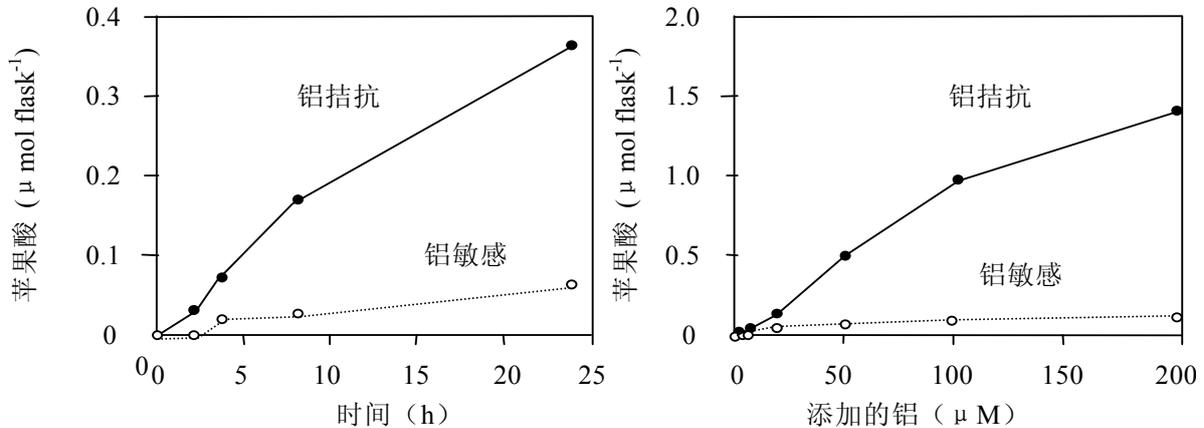


图 7-25. (A) 在含有 50 μ M Al 的营养液培养的铝拮抗与铝敏感基因型小麦幼苗根系释放苹果酸盐；(B) 营养液中铝浓度对 (A) 中同种基因型释放苹果酸的影响。

分泌速率越高；显然，高分泌速率与根尖有机酸的高合成速率相一致。柠檬酸和苹果酸的分泌伴随着 K⁺ 的外流，结果螯合剂的正面效应并未被 pH 降低的负面效应所抵消。根冠分泌的粘液可以长时间地保持高浓度的苹果酸以保护根尖。根尖既分泌苹果酸也分泌磷酸盐的小麦基因型，对铝的抗性要强三倍左右。与苹果酸的诱导性释放相反，释放磷酸盐是构成性的。细菌降解抗铝植物释放的苹果酸，会降低这些化合物隔离铝的效能。有机酸半衰期不到 2 小时。根以每天 15mm 的速度生长，而释放苹果酸的根尖在土壤任何区域的滞留时间约为 5 小时。如果把土壤细菌的生长考虑在内，根尖微生物的数量从根尖进入某一区域时此刻起不会有多大的变化。电子显微镜观察和生理学的研究证实根顶端很少有微生物增殖。因此，可以认为苹果酸的释放可保护根尖不受铝的毒害作用，尽管有微生物降解根际的苹果酸。

pH 高时，嫌钙植物会表现出缺铁症状，这可能与抗铝机理有关，因为这种机理同样可固定其它离子，包括铁离子。低浓度的铝可刺激嫌钙植物根的生长。在低 pH 时，铝促进根生长的作用更为明显。这可能与低 pH 的毒性得到缓解有关，这是阳离子的普遍功能；三价作用最强，二价阳离子次之，单价阳离子最弱。喜碱植物（“喜碱”；也称为好钙植物，“避酸”）天然生长于高 pH 的土壤，它的生长也受铝的刺激。这种植物适宜的铝浓度大约为 5 μ m，而席子草和金雀花等嫌碱植物的适宜浓度则为 20-30 μ m。

3.2 钙质土壤

嫌钙植物明显偏爱低 pH 土。它们溶解石灰岩中磷酸盐和铁离子的能力往往很低，但能抵抗根际高水平的可溶态 Al³⁺。在碱性土壤中，难溶态的铁离子和其他微量元素占优势。缺乏较强的利用这些元素的能力是嫌钙植物不能在这种土壤上生存的原因。另外，嫌钙植物在碱性基质中缺乏获得难溶性磷酸盐的能力。喜钙植物与高 pH 土壤相关，高浓度钙刺激它们的生长，而对嫌钙植物是饱和的，但这并非是解释它们分

布的重要因素。喜钙植物不能抵抗根际的铝。

喜钙植物和嫌钙植物根分泌物的有机酸种类是不同的（表 7-12）。与嫌钙植物相比，喜钙植物分泌较

表 7-12. 欧洲 9 种避钙植物和 9 种避酸植物根系分泌低分子量多种有机酸的总量，以植物分泌各种酸的克分子百分率计算。

有机酸	分泌量 (% mol)	
	避钙植物	避酸植物
乳酸	36.8	24.6
醋酸	35.3	5.3
甲酸	1.9	0.3
丙酸	1.6	1.3
马来酸	2.9	3.1
酒石酸	1.3	4.5
草酸	17.1	42.0
柠檬酸	1.8	13.7
异柠檬酸	0	3.4
乌头酸	1.3	1.9
总量 ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{DM}$)	2.2	2.5

资料来源: Strom et al. 1994.

多的草酸和柠檬酸。在相同浓度下测定时，草酸对活化磷酸盐非常有效，而柠檬酸活化石灰土中的铁离子最为有效。活化铁离子和磷酸盐的能力差异对解释嫌钙植物分布具有重要作用，因为加入易有效态的磷酸盐或铁离子能提高许多在钙质土上生长的嫌钙植物的生物产量。

动用磷酸盐和铁离子会不可避免地会提高钙的浓度。确实，喜钙植物的木质部汁液含有高浓度的钙。钙是一个重要的“第二信使”（例如，调节气孔导率）。喜钙植物是如何避免钙中毒的呢？因为喜钙植物能把过量的钙以结晶体形式储存起

来，有时储存在叶片毛状体中。

3.3 重金属含量水平高的土壤

重金属以其密度为特征，即超过 5g ml^{-1} 。有些重金属（如钴、铜、铁、锰、钼、镍及锌）是植物所必需的微量营养元素，但浓度过高会产生毒害。它们的作用可能是作为特定酶的辅酶或触媒剂，或稳定有机分子。其他重金属（如镉、铅、铬、钒、汞、银和金）并非植物活动所必需，且即使是在低浓度时也是致毒的。

3.3.1 土壤中重金属浓度高的原因

土壤中重金属水平高既有地质学上的原因，也有人类活动所致。蛇纹石土壤天然含有高水平的镍、钴和锰，但钙、氮和磷酸盐浓度低。植物群落中具有许多对这种土壤表现特殊适应性的生态类型。在欧洲数个世纪以前就知道，含有某种高水平重金属（如铜）的岩石形成即具有与此相关植物种（嗜金属植物）生长的特征。非洲南部也是一样，只有某些草本植物能在富含金属的土壤上生长。这些金属超量积累植物体内重金属含量很高（如，铜占到叶片干物重的 2%）。这些抗金属植物已被用作潜在采矿区的指示植物（如在澳大利亚，用鼠鞭草来寻找镍矿）。

接近矿井的区域，矿业活动的遗迹使土壤富含重金属，也就出现了抗金属类型（如剪股颖，发草，羊茅）。这种植物的幼嫩部分含铜量约为干物重的 0.25%，此水平对其他植物已为高毒性了。公路两旁富含来自汽车尾气的铅，因而出现了抗 Pb 基因型植物。一些剪股颖基因型甚至在铅含量达 1% 的土壤中比在未受污染的土壤中生长地更好。这种基因型通常只抵抗一种金属，除非在这些生态环境中出现有多种重金属。

表 7-13. 锌对锌敏感和锌拮抗生态型 *Deschampsia caespitosa* 根系伸长的影响。

锌敏感		锌拮抗	
锌浓度 (μM)	根伸长率 (%)	锌浓度 (μM)	根伸长率 (%)
1	100	1	100
25	82	250	82
50	78	500	64
100	62	1000	53

注意：植物暴露于不同锌浓度的溶液中 10 小时。

3.3.2 用植物净化污染水和土壤：植物修复

一些金属积累型植物已被用来去除污染水中的重金属（如水葫芦）。陆生金属植物也是潜在的可用于去除污染土中重金属的植物，此过程称为植物修复(Salt 等 1995)。这类植物要求生物产量高以及积累金属达到可萃取的高水平。在卷心菜中，可经常发现两特性的

交互。例如，即便溶液中镉水平只有 0.1mg l^{-1} ，印度芥菜体内也可积累高水平的镉（Salt等 1995）。食用这类植物可引起人类的健康问题。积累了污染土中的重金属后，这种植物必须予以去除和消灭，请注意，只有这样毒害金属才能从环境中去除。

3.3.3 重金属对植物的毒害作用

金属毒害的生物化学基础尚不明了。镉、铜和汞影响蛋白的磺酰基，从而钝化蛋白质。能起氧化还原作用的金属如铜，过量供应可导致氧化还原作用失控，引起有毒的自由基形成。自由基导致脂质过氧化和膜渗漏。其它重金属可以取代活性阳离子而钝化一些重要的酶。例如，锌代替 Rubisco 中的镁，降低了该酶活性，从而降低光合作用。象锌一样，镉也影响光合作用。荧光法显示，先是卡尔文循环这个重要过程受到影响，接着引起光合系统 II 的功能下降。镉甚至会影响抗镉植物如芥属(芸香科)植物的矿质组成：降低叶片 Mn、Cu 及叶绿素的浓度，尽管这一浓度并不影响生物产量。

重金属的主要影响多数出现在根部，表现为根伸长减弱。通过测定金属对根伸长的影响可定量评估植物对金属的抗性（表 7-13）。根干物质增加受到的影响往往比根长增加受到的影响要小，根受影响产生“粗短”根。锌的毒害可能是由于其与质膜结合引起吸水减少。锌的某些化学特性与水银相似，抑制水分吸收可能是由于其与水通道蛋白结合。镁的毒害引起布满脉络的萎黄病以及光合作用减弱。

3.3.4 抗重金属植物

高等植物对 Cd、Cu、Fe、Mn、Ni、Pb 和 Zn 等重金属具有抗性已得到证实，但还没有发现对毒性很高的银和汞有抗性。抗金属有时部分地依赖于耐性。例如，可以通过修饰细胞外侧酶，使铅不再对其起作用，可防止质膜外铅的为害。这已在抗铅基因植物剪股颖细胞外的磷酸酶上得到一些证据。躲避机制一般可解释某些植物的抗性。这些机制包括：

1. 金属的外泌：

a. 一些微有机体分泌有机化合物使细胞外重金属迅速沉淀。但没有证据支持能耐受根际高浓度重金属的生态型高等植物是采取这一机制的；高等植物通过快速沉积外泌金属，结果羟基化离子被分泌到根际。

b. 化学转化（例如，在淹土中还原态锰的氧化）；

c.与细胞壁结合。

2.先吸收后储存，这在称为超量积累型植物很典型。

a. 储存在液泡和胞间空间（如锌、钙和铜）；

b.表皮细胞也能储存金属；

c.钙、镁和铅往往在叶片毛状体（叶毛）中积累（如印度芥菜）。

耐镉：耐镉与含 SH 的肽(植物螯合肽，PCs)出现有关(图 7-26)。PCs 是聚（ γ 谷氨酸-丝氨酸）-甘氨酸

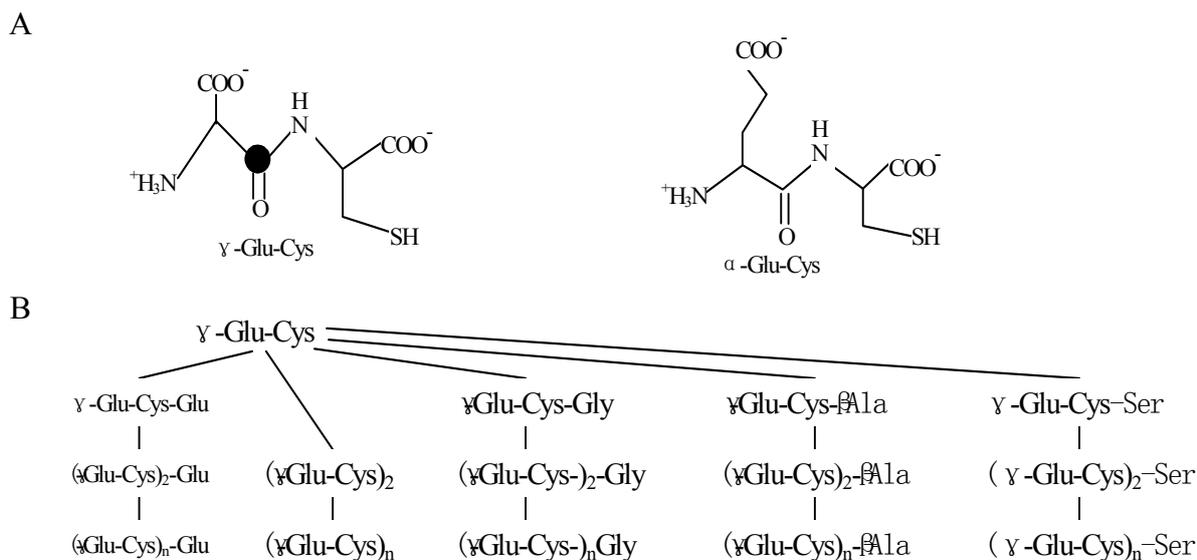


图 7-26 不同 γ (Glu-Cys)肽的结构

在(A)中，谷氨酸羧基碳是很关键的，这揭示了 α 氨基甲酰和 γ 氨基甲酰连接之间的不同之处。(B)作为一个模板，它概括了在植物和酵母中与金属固定相关的5个 γ (Glu-Cys)肽家族；图系显示了肽家族之间的关系且这并非特定生物合成序列

酸，它可结合金属离子。不象其它肽链，它有一个 α 羧基肽键，不是通过核糖体翻译而来，而是经过谷胱甘肽的特殊途径产生。一旦烟草暴露于镉环境，就会产生 γ -(Glu-Cys)₃-Gly和 γ -(Glu-Cys)₄-Gly等Cd结合肽。抑制PC合成，使镉毒害解除机制丧失。结合镉离子的部分PCs在液泡以及依赖ATP的镉-PC复合体运输机制在燕麦液泡膜上都得到了证实。PCs合成，接着在液泡中吸收镉钙-PC复合体，这一过程可能对耐镉起着关键作用。

耐铜：膀胱草耐铜性是以外泌为基础的(图示 7)。对于外泌是否以铜进入细胞的分泌或阻止铜进入的机制为基础，还不清楚。一旦暴露于铜，抗性型和敏感型都积累螯合蛋白。当组织中铜浓度相同时，它们具有相似的生理效应，但在根环境铜浓度相同时，却并非如此，敏感和抗性基因型所含PCs浓度相似(表 7-14)。PCs合成很可能对结合毒性铜是必须的。但由于抗性型和敏感型均产生PCs，所以这显然不是羊茅抗铜的基础。对于拟南芥，耐铜与基因编码的金属蛋白(Metallothionein, MTs)表达有关。MTs是低

分子酸性金属结合蛋白。它与其他蛋白一样，而与PCs不同，是由核糖体翻译合成的。

表 7-14.植物螯合剂 sulfhydryl 浓度 [Mmol g^{-1} (干物质)] 和在铜敏感和铜抑制生态型 *Silene cucubalus* 根系中植物螯合剂对铜的克分子比率。

暴露于铜的水平	植物螯合物浓度		植物螯合物/铜的比率	
	敏感型	抑制型	敏感型	抑制型
浓度最高而没有任何影响	3.7	2.9	3.7	1.6
浓度提高 50%，抑制根系生长	7.6	7.5	3.7	1.7
浓度提高 100%，抑制根系生长	19.0	16.0	1.2	0.3

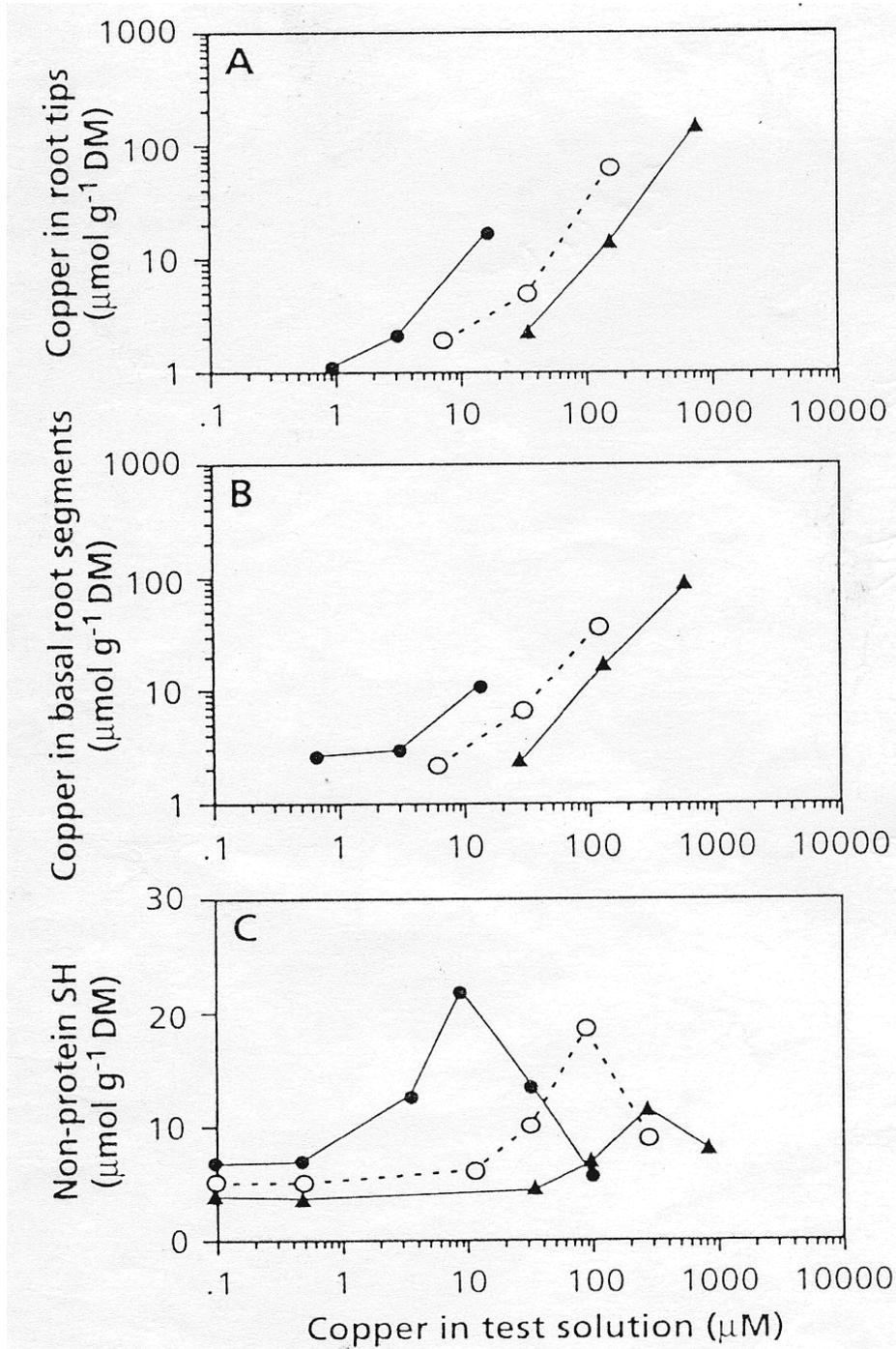


图 7-27 *Silene cucubalus* 一种铜敏感 (实心圈) 和二种抗性 (空心圈和三角形) 生态型根系铜 (A, B) 和植物螯合剂浓度

当外界锌浓度相同时（ $100\ \mu\text{M}$ ），抗锌生态型发草根尖积累较少的锌（特别是从 0 到 10mm 区域，从 10 到 50mm 也是如此），基部积累则较多（远离顶点超过 50mm）。在同样的外界锌浓度下，两种生态型以同样的速率吸收锌。当在对根生长产生相似效应的外界锌浓度下（表 13），抗性生态型积累更多的锌（图 7-28）。其它抗锌生态型也是如此，并且其细胞壁结合较多的锌。细胞内，锌很可能储存在液泡中（以草酸盐和柠檬酸盐复合物的形式）。锌很少运输到根尖，特别是抗性生态型。典型的锌超量积累型（如遏蓝菜），在其根尖可积累和忍受高达 $40\text{mgZn}\cdot\text{g}^{-1}$ （DM）的水平。当暴露于对多数植物致毒的锌水平下，遏蓝菜表现出进入根系的锌流量提高，运输到根系的数量增加。这使得其有望在植物修复上应用。

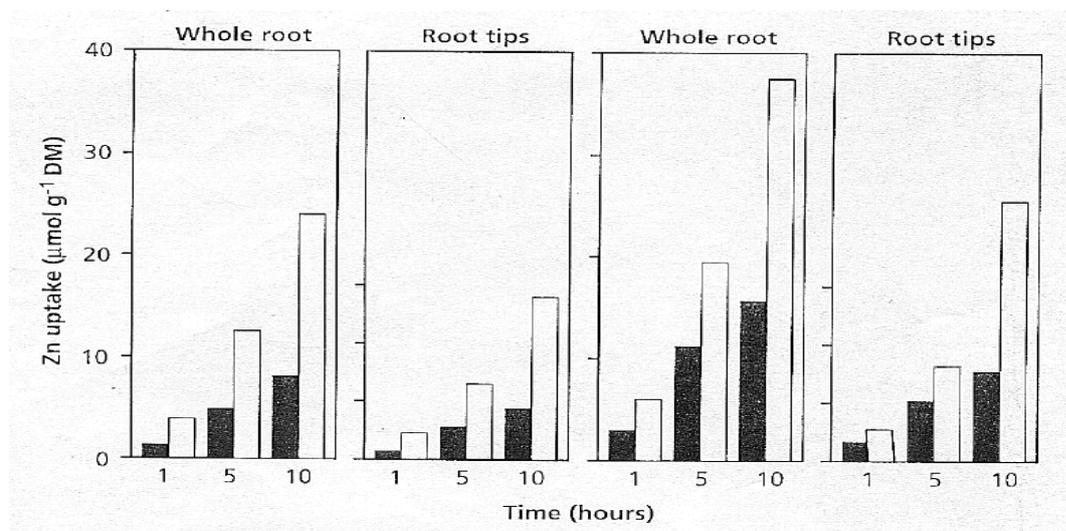


图 7-28 发草 (*Deschampsia caespitosa*) 敏感 (实心) 和抗性 (空心) 生态型对吸收 ^{65}Zn

抗镍：条叶庭荠(芸香科)的抗镍性与高浓度的组氨酸有关。组氨酸可解除植物体内镍的毒害，也可形成镍组氨酸复合物从木质部运输到叶片。在一些香芥菜属植物中，镍的积累可达叶片干物重的 3%。

表 7-15 *Silene cucubalus* 铜敏感和抗性生态型在两种铜水平下的干物重(mg/2 株)

生态型		0.5 μM	40.5 μM
敏感	根	64	8
	地上部	523	169
	总量	587	177
抗性	根	22	33
	地上部	146	237
	总量	168	270

5 抗性型和敏感型植物的生物产量

金属抗性生态型的生物产量往往比敏感型要低，即使是处在植物最适宜的重金属离子浓度时（即抗性植物在较高的浓度）(表 7-15)。这可能与抗性机制需要耗费能量有关。然而，重金属浓度高的环境中养分是相当缺乏的。由于贫瘠土壤上通常生长的是生长速度慢的类型，抗性生态型的产量低可能与自然环境养分供应不足有关，而与能量耗费无关。

生长于无毒土壤时，铜抗性和铜敏感的剪股颖生态型单独种植时有相似的产量。混种时，抗性生态型的产量较低（表 7-16）。这就解释了为什么抗性生态型仅仅在重金属含量高的环境中找到，尽管这种效应的生理基础还不清楚。

表 7-16. 生长于非毒性土壤的铜敏感和铜抑制生态型剪股颖 (*Agrostis Tenuis*) 的干物重 (mg 每株) *。

生态型	分隔	混合
敏感	89	88
抑制	89	41

*植株采取隔离种植（每点 42 株）和混合种植（每一生态型 21 株）。

3.4 盐土

盐土中高浓度 Na^+ , Cl^- , Mg^{2+} 和 SO_4^{2-} 离子的出现抑制了许多植物的生长。从世界范围来看，大约有 38 亿公顷潜在的土地可以用于农业生产，但产量受到盐分的严重制约。这些土壤主要分布在那些蒸发量超过降雨的地区。由于灌溉和排水措施的落后及灌溉农业不断向高蒸腾量的酸性地带扩张，盐土这个问题不断加剧。

3.4.1 淡土植物和盐生植物

大多数作物表现对盐敏感（淡土植物）。但有例外，如甜菜 (*Beta vulgaris*)。在盐土区域，例如盐性沼泽地，一些植物对它们根环境的盐产生了高盐抗性（盐生植物）。与高盐分相关的问题有以下三个部分：

1. 高盐分与低土壤水势有关，低土壤水势引起与水胁迫相似的症状；
2. 特殊离子，特别是 Na^+ 和 Cl^- ，可能具有毒性；
3. NaCl 水平高可引起离子失衡（主要是钙）和导致缺乏症。

植物对盐分的驯化适应涉及所有这些方面。

毒害作用包括氯化物抑制硝酸盐的吸收，这可能是由于两种离子是经同种载体跨膜运输的。高浓度 Na^+ 可替代根细胞膜上的 Ca^{2+} ，这会引发 K^+ 从根细胞中泄溢，还会减少钙的流入量和增加流出量。流入量的降低可能是两种离子竞争细胞壁上结合位点的结果，而竞争会降低质膜上负责钙离子内输的蛋白质浓度。特定离子的毒害会最终导致离子失衡以及离子缺乏症，特别是钙缺乏症。

表 7-17 燕麦和豌豆根内钠和钾离子浓度的预测值(依据 Nernst 等式)和实测值

离子类型	燕麦		豌豆	
	预测值	实测值	预测值	实测值
钾	27	66	73	75

钠	27	3	73	8
---	----	---	----	---

在 NaCl 浓度适度的根环境中, Na⁺顺着电化学势梯度吸收, 结果细胞内侧钠离子浓度高于外侧 (表 7-17)。然而, 在 1mM Na⁺的媒介中, 淡土植物的根却能维持低浓度 Na⁺。这表明质膜对该离子具有很高的不通透性, 或 Na⁺能被活跃地从根部分泌出去。

根细胞质膜的组分确实影响 Na⁺和 Cl⁻的进入, 至少对于淡土植物是这样。葡萄品种的盐抗性与氯化物在质膜脂类中的可溶性相关。膜上含有相对较高量磷脂维生素 B 的根系阻碍氯化物运输到根尖。与膜上含有丰富糖脂类的根系恰好相反, 增加磷脂会减少氯化物运输到根尖。这些磷脂可能对氯化物的被动运输或运输膜蛋白起作用。

3.4.2 根系能量依赖的盐外泌

淡土植物细胞内 Na⁺含量低大多是由于需能运输的结果。当外界 NaCl 浓度为 1mM 时, 抑制质膜上 H⁺-ATPase 活性会增加淡土植物中叶车前对 Na⁺的净吸收, 但减少盐生植物盐生车前的净吸收 (表 7-18)。在更高的 NaCl 浓度下 (10, 50mM), 淡土植物的根系持续分泌钠离子, 但不可避免会有积累。在 10mM 时, 没有发现盐生植物中有 ATP 酶调节的吸收, 在 50mM 时有分泌现象发生。

3.4.3 木质部依赖能量的盐外泌

在 10 和 50mM NaCl 时, 质膜 ATPase 的抑制剂对根系钠浓度没有正面影响, 却提高车前叶片中钠浓度 (图 29)。这表明淡土植物和盐生植物依

赖 ATP 的外泌均来自木质部。因此, 淡土植物叶片能维持低浓度钠, 部分是由于根系的分泌作用, 如同木质部依赖能量的外泌作用一样。这种外泌可能是以周围细胞对木质部的钠重新吸收为基础的。例如, 淡土植物玉米, Na⁺进入根系幼嫩部分的木质部, 却在较为成熟区域的木质部被吸收。类似的吸收作用也会在树干处发生。对盐生植物盐生车前来说, 木质部外泌与淡土植物的相似。

使用标记 Na⁺表明, 大豆中渗漏到木质部的盐分能被再次吸收和分泌到根环境中, 然而, 这在淡土植物中是很少发生的。

3.4.4 Na⁺从叶片运输到根部和经盐腺体的分泌

随蒸腾流运输到茎尖的盐分可经韧皮部再次输送到根。利用标记的 Na⁺, 表明菜豆有此现象。采集其它淡土植物 (白羽扇豆) 韧皮部的汁液, 对此现象进行过分析。表明汁液是树干切口处流出的。Na⁺输送到根, 接着进行分泌。

表 7-18. 淡土车前和盐生车前在 DES (diethylstilboestrol, 一种细胞膜 ATP-ase 抑制剂) 存在与否则对标记性钠的净吸收*。

NaCl	淡土车前		盐生车前	
	-DES	+DES	-DES	+DES
1	0.5	2.8	5.9	2.7
10	6.6	27.7	21.6	25.5
50	37.3	12.1	68.1	82.5

*净吸收于营养液中 3 个 NaCl 水平下测定并以 [μmol g⁻¹(干物质)] Hr⁻¹ γ(Glu-Cys) 计量。表中醒目打印的数值与相应左侧数值完全不一样。

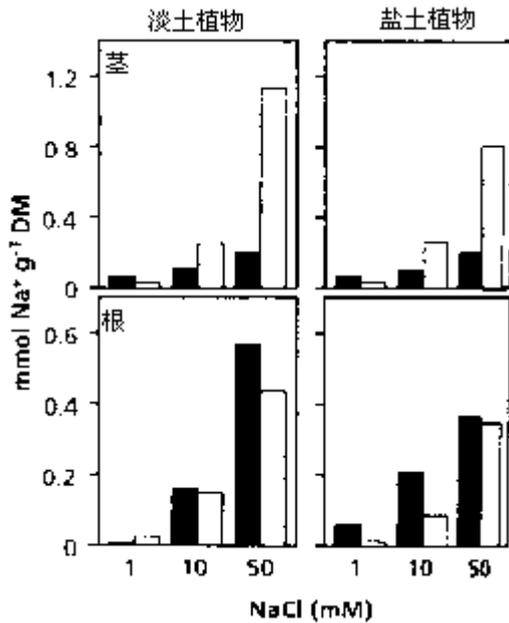


图 29. 原生质膜 ATP 酶对淡土植物和盐生植物根及茎中标记钠的影响。黑色柱子表示处理植物。

真正的盐生植物应具有盐腺体，它能从叶片处把盐分泌出来。这些腺体能除去大部分经蒸腾流到达茎尖的盐分，特别是当生长在高盐分的环境时（表 7-19）。红杉木根系向外泌盐是由于氯化物的净吸收、蒸腾率的产生和根环境中氯化物浓度的不同引起的（图 7-30）。在所有处理中，盐分泌量是相当大的，从最低盐分水平的 90%增加到 500mM NaCl 的 97%；外泌可能是由于根系活跃分泌所引起（表 7-18），或者与膜的高不通透性有关。活跃的分秘作用必然引起呼吸能耗。

表 7-19. 在 3 种盐分水平下两种红杉（蜡烛果，*Aegiceras corniculatum*；海榄雌，*Avicennia marina*）的盐分平衡。

参数	蜡烛果			海榄雌		
生长期间的 NaCl 浓度	50	250	500	50	250	500
水分利用率 (mg 干物重 mol ⁻¹ 水)	74	45	41	81	79	92
氯化物净吸收量 (μmol Cl ⁻ mol ⁻¹ 水)						
积累						
根系	16	25	19	44	35	113
茎秆	21	8	2	11	17	28
叶片	26	26	17	34	35	47
总计	63	59	38	89	87	189
分秘	29	86	157	13	64	95
总吸收	91	144	195	102	151	283
根尖盐平衡 (根尖吸收的%)						
Cl ⁻ 积累	62	28	11	77	45	44
Cl ⁻ 分秘	38	72	89	23	55	56

最高水平的盐分浓度与海水的相似。Cl⁻ 的净吸收表述为吸收和蒸发单位量的水分下的 Cl⁻ 净吸收。

叶片的盐分泌需要称之为盐腺体的特殊结构组织。对于滨藜，随蒸腾流的盐分经过质膜转运到表皮细胞的细胞液，然后到特殊毛状体表皮层表面气状细胞，接着被泵入泡细胞的液泡（图 7-31）。毛状体会完全破裂，盐分沉积在叶表，从而使叶片变白直到被雨水冲刷。盐分还能以浓缩液滴从叶片上掉落的方式泌

盐，如某些柾柳属植物。真正的盐腺体与滨藜的毛状体不同，它在无叶柾柳有发现。柾柳盐腺体由 8 个细胞组成，其中 6 个是用来把盐分泵到叶表的。2 个基细胞从叶片中收集盐分，并输送到分泌细胞。这些分泌细胞除了通过质膜与基细胞连接的部位，其余部位被亲脂层包围。叶肉细胞通过质膜把盐分运输到采集细胞，然后输送到分泌细胞。在这些分泌细胞中，盐分被泵入微泡，接着微泡与质膜结合，然后盐分被外输到胞外体。内陷融合进入这些细胞有活跃的膜运输参与盐分的分泌。盐分通过胞外体扩散到表皮小孔，然后沉积在叶表。蜡质覆盖分泌细胞以防盐分扩散回到叶肉细胞。



图 30. 母亲对孩子的忠告 (Ball, 1988)

与根系盐分泌相比，叶片盐分泌有哪些优点呢？如果所有通过集流到达根表的盐分都被根排出，那么根际的盐浓度迅速上升到非常高的水平。如果不大量除去根际的盐分，由于盐分浓度相对较低的水的渗透作用，个别区域盐分迅速积累进一步降低水势，并恶化对水的吸收等问题。因此，与盐分外泌紧密相关的高水分利用率比单单活跃的或被动的盐分泌更有优势。水分利用率最高的红杉木也是最具抗盐性的植物。在盐分增加时，水分利用率降低可由叶片更高的泌盐作用而得到补偿，至少具有盐腺体的红杉木如此。

3.4.5 细胞内盐分的区室化和共溶物的积累

抗盐还涉及液泡中潜在毒性离子的区室化和产生无毒共溶物的能力。根际缺乏 NaCl 时，在盐生车前和龙须海棠等盐生植物中，液泡的区室化由诱导产生的活跃结构取得，但在中叶车前等淡土植物却不能(图 7-32)。

一些中等抗盐淡土植物（如大麦）也能在叶部积累盐分。X 光衍射法显示在叶柄和叶鞘的表皮细胞的液泡中有大量氯化物积累。氯化物还能在叶鞘的叶肉细胞中找到，但即使暴露在 NaCl 浓度为 50mM 的根

际中 4 天，叶柄的叶肉细胞中浓度依然保持低水平。

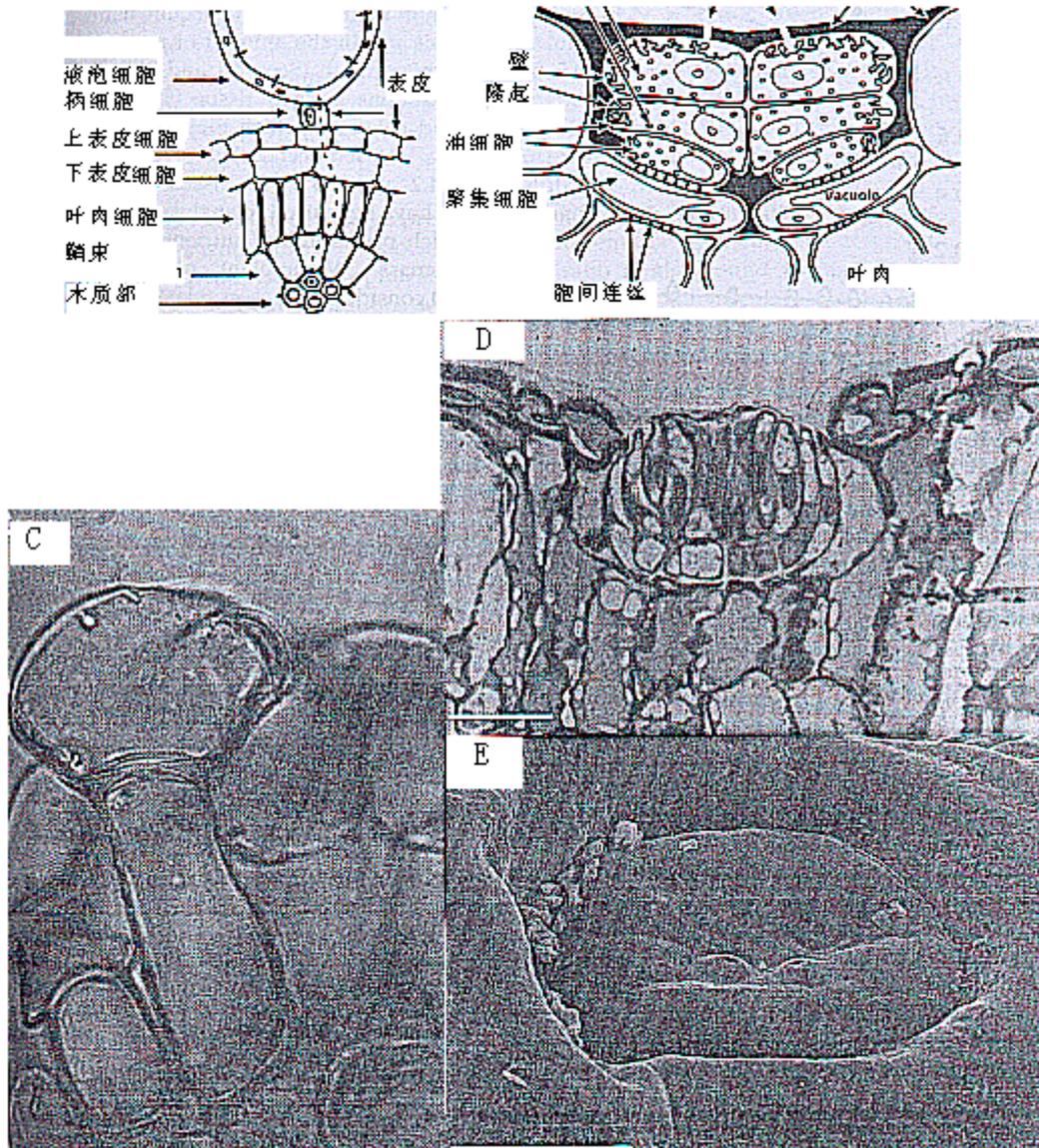


图 31. 与叶片表面盐渗出有关的两个结构示意图。A: 滨藜(*Atriplex*, 一种盐土灌木)叶片的毛状体结构; B: 无叶柽柳 (*Tamarix Aphylla*) 的一个盐渗出腺的结构; C: 红树林 (*Avicennia*) 叶背面的泡状毛结构 (2 cm: 15 um); D: 红树林 (*Aegialitis annulata*) 盐腺的横截面 (2.2 cm: 30 um), 该腺包括聚集细胞、基本细胞、相邻细胞和中心排泄细胞; E: 红树林 (*Aegialitis annulata*) 的盐腺。只有中心细胞从毛孔渗出盐

3.5 淹土

由于微生物活动，土壤缺氧引起氧化还原势下降。氧化还原势低时，硝酸盐作为去硝化细菌的电子受体，而迅速消失，因而铵成为植物的主要氮源。铁离子和锰离子也类似地被还原。这些还原态更易溶解，对植物也更具毒性。硫酸盐也可作为特殊细菌用作替代型电子受体，产生硫化物，而硫化物是细胞色素氧化酶的抑制剂。因此，许多离子的有效性受到氧化还原势的影响，导致某些养分的短缺和产生具有潜在毒害作用的其它离子。

氧化作用很大程度上抑制毒性，接着这些离子可能在氧化还原势高的根际迅速沉积。抗涝植物根际氧化势高是由于有通气组织，它是一个以连接根部的植物空洞部分组成的连续的空间结构。这种通气组织能保证根系呼吸的延续和产生去除根际潜在毒害离子的毒害作用。

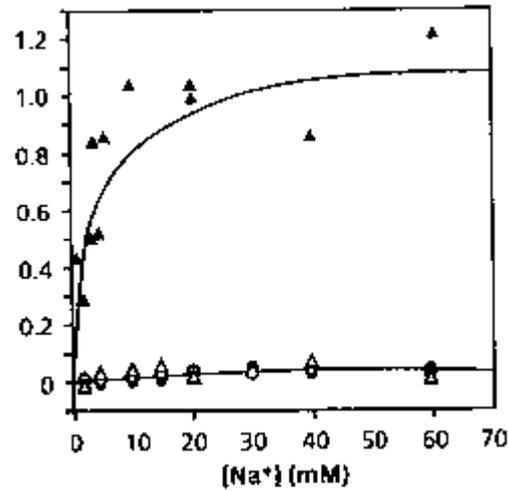


图 32. 淡土植物液泡膜的 Na^+ 吸收。液泡膜从生长于 50 mM NaCl (实心) 和对照 (空心) 溶液的植物中分离。

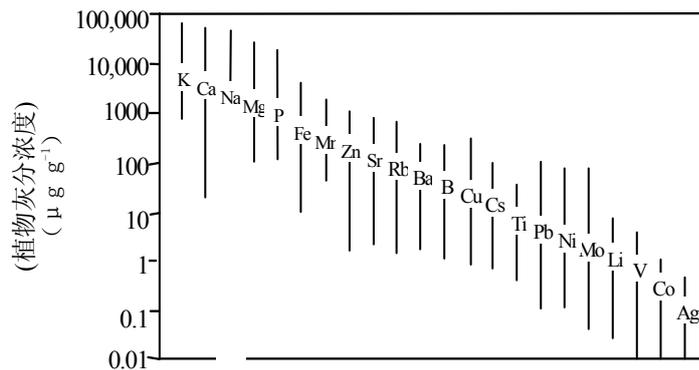


图 7-33. 植物灰份中测得的矿物质浓度范围。由于在灰化过程中，氮以氮氧化物的形式散失，因而该图没有包括氮这一矿质的数值。灰份重量大约是植株干物重的 10%

4 植物养分利用效率

植物从土壤中获取养分的能力和单位生长所需要的养分量以及组织养分浓度是不同的，从脱落前的衰老叶片中回收养分的时间与程度也不同。整体植物养分利用率 (NUE) 包括与碳获得与散失的过程，而光合作用养分利用率) 仅涉及用于光合作用的碳获得的即时养分利用率。

4.1 养分浓度的变化

4.1.1 组织养分浓度

植物组织的矿质养分浓度不同，因环境、木本和草本组织的分配、生长阶段和植物种类而异。图 7-33 给出了植物组织的养分浓度范围，不包括氮，氮在灰化过程中散失了。对植物干物质的化学分析得到，氮

浓度在 5 到 50mgg⁻¹ 范围内，大部分氮以有机态存在，部分是硝态氮。植物生长最易受到氮、磷和钾的限制。特殊矿质的出现并不意味着植物生长需要这种离子。例如，当植物生长在镉污染的土壤时，植物组织有镉，但镉并非对任何植物都是必需的养分；相类似，生长并不需要高浓度的钠。

养分浓度影响植物的生长发育。当叶片或其它器官初生时，与代谢相关的养分（如氮、磷和钾）浓度最高，然后减少，首先是浓度被叶片生长过程中细胞壁物质质量的增加所稀释，然后是衰老过程中养分的转移（图 7-34）。相比之下，大部分钙是与细胞壁结合的，不易转移。随叶片的生长，钙持续增加。

组织的养分浓度是不同的。与木质化的茎部相比，叶片有较高浓度的与代谢相关的养分（N、P、K）和较低浓度的钙；根系养分浓度居中。因此，植物全株的养分浓度随种类和环境而异，也与养分在组织中的相对分配有关。

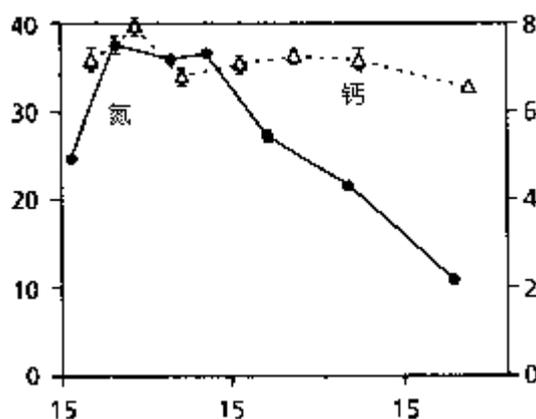


图 34. 柳树叶片 N 和 Ca 浓度的典型季节性模式

环境可改变养分在器官间的分配比率和改变单个组织组成成分，从而强烈地影响植物的养分浓度。环境对组织组成成分的主要影响是改变与代谢相关的养分浓度。当条件有利于生长时，植物含有高浓度的 N、P 和 K（如充足的水分和养分）。环境中有效养分之间的平衡也影响这些养分的比例。当植物以与组织成分相似的比例获取养分时，不论是养分还是光限制植物生长，氮与磷的比例都相当稳定（8 或 10: 1）。从生长无微管植物、水生植物和微管植物的地方取得的植物样本，氮磷比例也为 10: 1。这稍稍低于藻类 14: 1 的比例。在水生系统中，当生长受到磷的限制时，藻类和水中的 N: P 比例均大于 14: 1；当藻类生长受到氮的限制时，比例低于 14: 1。当陆生植物的 N、P 比例偏离 10: 1 时，这通常与生长限制性养分吸收减少引起的养分失衡相类似，这有时与养分的奢侈耗费有关，但并不限制生长。

表 7-20. 营养液钙浓度对生长和单子叶植物（多年生黑麦草）和双子叶类型植物（番茄）根尖钙浓度的影响

种类	钙供应量 (μM)				
	0.8	2.5	10	100	1000
生长率 (最大值的%)					
多年生黑麦草	42	100	94	94	93
番茄	3	19	52	100	80
钙浓度 (μmolg ⁻¹ 干物质)					
多年生黑麦草	15.0	17.5	37.4	92.3	269.5
番茄	49.9	32.4	74.9	321.9	621.3

植物各种化合物（如蛋白 N、核酸 N 和脂质 N）中氮、磷的生化分配并无显著区别。不同种类间的主要区别在于细胞质中积累特定化合物用于渗透功能（含 N 的共存可溶物）和在液泡中用作储藏（如硝酸盐和植物储藏蛋白）或化学保护（如生物碱和氰糖类）。

当养分供应相对于植物需求来说下降时，植物大多会表现出以下情况：（1）减少液泡储存，以降低对生长的影响；（2）持续降低组织养分浓度，特别是在老叶和茎秆中，降低叶片生长速率和光合速率（在老叶中），增加非结构性碳水化合物浓度，老叶衰亡和对储藏物重新分配以弥补养分减少的状况（增加根量比和增加根的吸收能力）；（3）大幅降低光合作用和养分吸收、休眠或分生组织死亡。

4.1.2 组织养分需求

植物进行最大生长对养分的需求不同，但具体生理机理尚不详。例如，当获得最大产量的 90% 时，双子叶植物组织浓度是单子叶植物的两倍之多（表 7-20）。另外，生境相似的禾草状植物与非禾草状植物相比，前者含有较高的钙和镁。可能的解释是双子叶植物细胞壁具有较强的阳离子交换能力（如胶质中游离的钙结合羧基。当获得最大产量的 90% 时，许多豆类的组织浓度比非豆类的要高，这一区别的生理基础依然不明，但这很可能与豆类需要高能量和利用磷酸化中间物以固定大气氮有关。

从生化的观点来看，所有植物单位生长所需 N、P、S 的量基本相同，因为它们的构成方式相似。因此，有关代谢需要不同的养分量的观点是错误的，除非特定酶需要特定的离子。例如镍是脲酶的必需元素，脲酶水解脲为 CO_2 和 H_2O 。所有植物都必需脲酶，但豆类必需量更大，以便与根瘤菌共生时产生脲。除了这些特殊区别，养分需求量和养分生产量的变化在更大程度上取决于生长过程中蛋白质合成的需要量与氮储存之间的平衡。

4.2 养分生产力和平均滞留时间

4.2.1 养分生产力

养分用于新生物量生产效率的一个有用测定体值是养分生产力，相对生长速率（RGR, mg g^{-1} ）与植物组织中整体植物养分浓度（ mol g^{-1} ）的比率。例如，氮生产力（NP, $\text{mg mol}^{-1}\text{N day}^{-1}$ ）是：

$$\text{NP}=\text{RGR}/\text{PNC} \quad (5)$$

PNC 是植物氮浓度（即全部植物 N 与全部植物重量之比）。当养分供应最适时，植物氮的生产力不相同（图 7-35）。较高的氮生产力与生长快、供给光合组织的氮相对较多、进行光合作用的叶片中氮的有效利用高以及呼吸作用消耗碳较少等有关。 C_4 植物在最适供氮条件下，也具有高氮生产力，这显然是光合作用对氮的需求量较低的缘故（高 PNUE）。

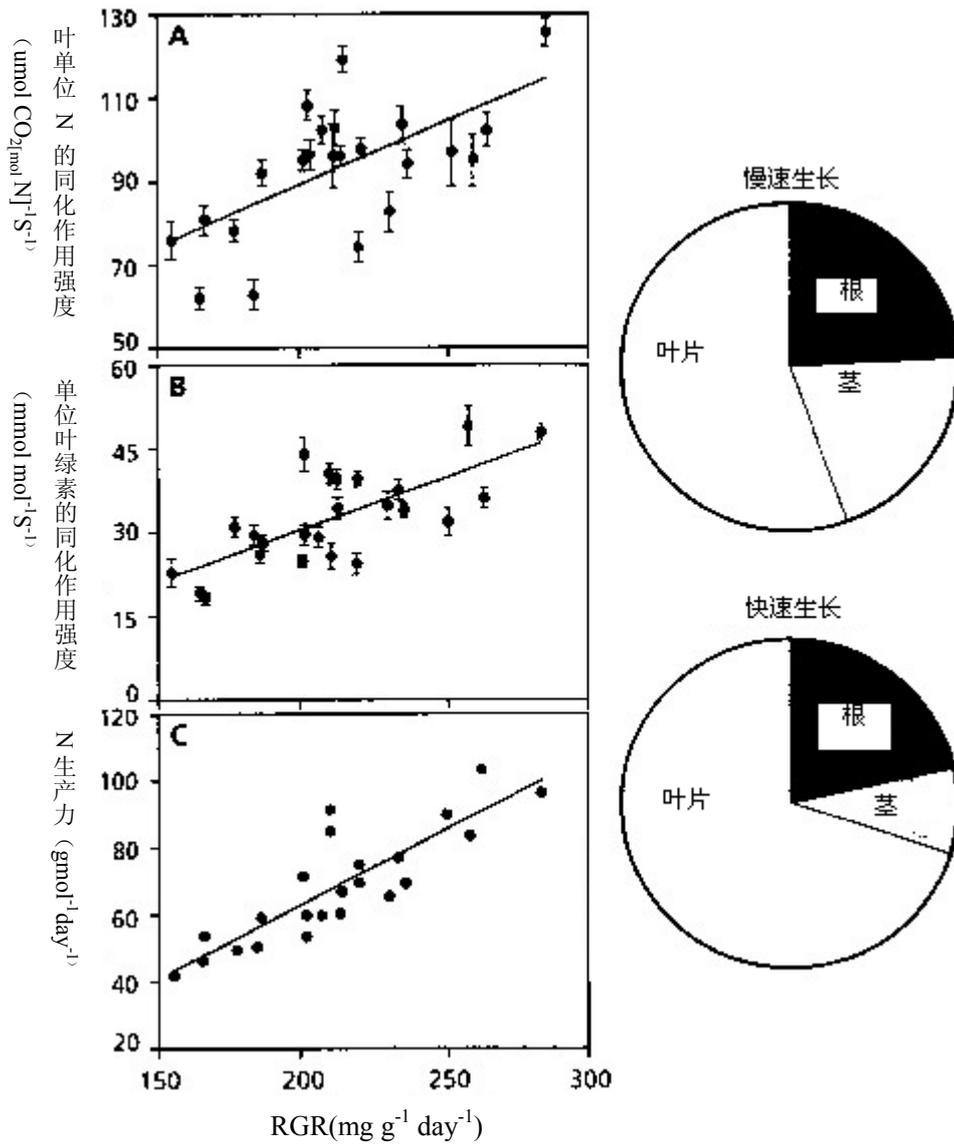


图 35. 生长于含丰富营养的生长室内的快速生长和慢速生长草本植物种的 N 的生产力。叶片高 N 和高单位 N 的同化能力速率（与根及茎相比）是快速生长草本的高 N 生产力的主要生理基础。如左图中所示，快速生长草本叶片中单位叶绿素的同化能力也较高。

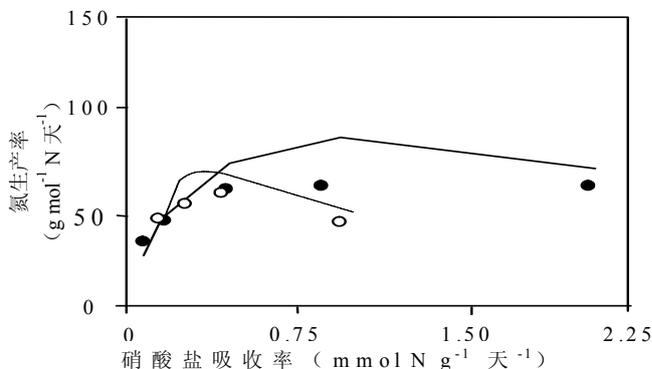


图 7-36. 凌风草(空心圆点和虚线)和鸭茅(实心圆点及实线)氮生产率, 视作硝酸盐的吸收功能。

当植物氮供应作为氮生产力的函数作图时, 氮生产力呈饱和或有时为最佳曲线(图 36)。供应超出 NP 最大值时, NP 就会下降, 主要是由于在高叶片氮含量时, 单位氮的光合作用效率下降, 这反映储存氮增加。当氮供应少于 NP 最大值时, 这主要是供应非光合作用组织的氮比例较大的缘故。

4.2.2 植物养分的平均滞留时间

尽管养分生产力能很好地揭示植物瞬间养分利用率 (NUE), 但这并不能让我们深入了解生长在自然条件下的植物的长期表现。要深入了解, NUE 这个概念就得扩展到包括养分在植物体内停留以维持生产的时间。植物 NUE ($\text{g g}^{-1} \text{N}$) 是 NP 的产量 ($\text{g g}^{-1} \text{N yr}^{-1}$) 和养分在植物体内的平均滞留时间:

$$\text{NUE} = \text{NP} \cdot \text{MRT}$$

平均滞留时间是指养分在叶片脱落、被食、根死亡等等之前在植物体内停留的平均时间。

常绿叶植物石楠灌木和同时生长的常落叶草本植物的氮利用率相当相似, 但构成组分大不相同(表

表 7-21. 一种常绿叶石楠灌木 (*Erica tetralix*) 共同生长常落叶草本类型的长期氮生产率 (NP)、氮的平均滞留时间 (MRT) 和氮的利用效率 (NUE)

	Erica	Molinia
氮生产率 ($\text{g g}^{-1} \text{N yr}^{-1}$)	77	110
平均滞留时间 (yr)	1.2	0.8
氮有效利用率 ($\text{g g}^{-1} \text{N}$)	90	89

7-21)。常绿植物是以低氮生产率和 high 平均滞留时间获得 NUE 的, 而常落叶植物氮生产率很高, 但平均滞留时间较低。在用表 21 中列出的植物竞争性实验中, 在相对较高的氮供应时, 草本植物生长较旺是由于它的氮生产力高。在低氮供应时, 常绿灌木的竞争力较强, 因为氮在植物体内的平均滞留时间长。高平均滞留时间可能是贫瘠土壤上养分保存的最重要的机理。

调节和适应都有助于植物在贫瘠土壤上有更长的平均滞留时间。典型的是, 贫瘠土壤上常绿灌木和树木占大多数, 草本、常绿树和灌木可通过增加叶片寿命来适应低养分供应。

随着氮可利用性的增加，由于氮生产力和平均滞留时间的缘故，各个种的氮利用力往往降低(表 7-22)。

然而，一种类型代替另一种并不一定导致整体水平的氮利用率降低。

有趣的是，利于养分损失低(高平均滞留时间)的植物特征还能降低叶片残渣的分解速率。在贫瘠化的环境中，这往往会加剧养分利用效率的降低。

4.3 植物的养分损失

养分损失如同养分吸收，决定着常落叶植物的养分平衡；然而，有关养分损失的控制知道的还不多。

4.3.1 淋洗损失

通过淋洗返回到土壤的氮、磷和钾，一般占植株地上部分返还到土壤氮、磷总量的 15%及钾的全部(表

表 7-23. 12 种常落叶和 12 种常绿叶植物林地从冠层淋失的养分占植物地上部返还到土壤养分的百分率(整个秋季)。

养分	整个秋季(年返还量的%)	
	常绿叶植物	常落叶植物
N	14	15
P	15	15
K	59	48
Ca	27	24
Mg	33	38

7-23)，其余主要来自衰老叶片和茎秆。用实验“微伞”防止雨水接触叶片的结果表明，淋洗损失所占的比例更大(叶片占 25 到 55%)。当叶片细胞间空隙内可溶性养分浓度较高时，很容易发生淋洗。雨水最初打击叶片时，淋洗率最高，然后随着持续暴露在雨水中而下降。因此，降雨频度比降雨密度对淋洗损失更为重要。常落叶植物叶片比常绿叶植物具有更高的淋洗损失率，这主要是由于它们养分组织浓度较高的缘故。然而，这可以通过较长时间暴露于常绿叶植物的淋洗物而得到补偿，淋洗物组成成分与常绿植物和常落叶植物林地上部分养分损失的比例相似(表 7-23)。

养分淋洗损失量以下列顺序下降：钾>钙>氮=磷，这反映了单价离子的移动性比二价离子高，无机盐比有机结合的养分要易于淋洗损失。起先认为贫瘠土壤上硬叶植物叶片具有厚的表皮是为了防止淋洗。但业已表明，表皮厚度和硬叶性对叶片渗漏的敏感性之间没有明显关系。这些叶片特征很可能是由于对生长季节不利条件的耐性以及为减少草食和病菌引起的叶片损失有重要作用，而被自然选择的结果。

养分供应不足时，植物能从雨水中吸收养分，这是氮限制植物吸收铵和硝酸盐的一条重要途径。由于石油燃烧或农田和畜栏内挥发出铵等原因，雨水含有大量硝酸盐。

酸雨使阳离子损失增加，特别是钙离子(图 7-37)，因为雨水中氢离子与表皮阳离子交换及酸化改变表皮的化学物质，使扩散和随集流到达叶表的养分对淋洗更加敏感。

表 7-22. 一种常落叶草本植物(*Molinia caerulea*)在氮供应率($\text{gNm}^{-2}\text{yr}^{-1}$)范围内,地上部的氮利用效率(NUE),平均滞留时间(MRT)和长期氮生产率(NP)

添加 N	5	10	20
氮有效利用率(gg^{-1}N)	345	238	227
平均滞留时间(yr)	2.4	1.7	1.9
氮生产率($\text{gg}^{-1}\text{N yr}^{-1}$)	141	141	123

7-23)，其余主要来自衰老叶片和茎秆。用实验“微伞”防止雨水接触叶片的结果表明，淋洗损失所占的比例更大(叶片占 25 到 55%)。当叶片细胞间空隙内可溶性养分浓度较高时，很容易发生淋洗。雨水最初打击叶片时，淋洗率最高，然后随着持续暴露在雨水中而下降。因此，降雨频度比降雨密度对淋洗损失更为重要。常落叶植物叶片比常绿叶植物具有更高的淋洗损失率，这主要是由于它们养分组织浓度较高的缘故。然而，这可以通过较长时间暴露于常绿叶植物的淋洗物而得到补偿，淋洗物组成成分与常绿植物和常落叶植物林地上部分养分损失的比例相似(表 7-23)。

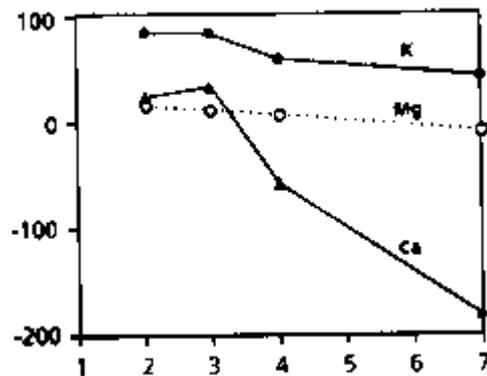


图 37. 模拟雨水 PH 值对云杉顶部 Ca、K、Mg 的冲蚀

4.3.2 衰老引起的养分损失

叶片中氮和磷的含量约有一半在衰老过程中被重新吸收，供植物进一步生长利用。相比之下，钙在韧皮部不能移动，也就不能被再吸收和再次利用。氮和磷的再吸收率（占可被再吸收的最大养分池的比例）在 0 到 80%之间。依植物种类和环境条件而不同，衰老叶片吸附量的最终养分浓度也有相似的变化。衰亡叶片中氮的浓度为 0.3%，磷为 0.1%，显示出多年生木本植物有最大潜在可被再吸收的养分。禾本科植物的氮和磷再吸收率最高；落叶灌木和树木的 N 再吸收率要高于常绿叶植物，尽管这种差异比平均滞留时间的差异要小。常绿叶植物吸收衰老叶片中磷素的能力要比常落叶植物强（较高的磷再吸收效率）（图 7-38）。尽管已观察到大量的吸附现象和吸附对植物养分平衡的重要性，但还没有控制养分重吸收的生理生态模式。大约有 60%的研究认为，吸收率与养分有效性没有联系；其余一些研究表明，在沃土区吸附率会稍稍降低，与贫瘠土壤上的植物相比，生长沃土上的植物，从叶片中回收的养分较多，残留在衰老叶片中的养分也较多，但氮、磷重吸收的比例相似。这样，土壤越肥沃，残枝落叶中的养分浓度也越高，这对分解有重要影响。

吸附是叶片氮和磷化合物的酶解、韧皮部的装入和运输及离层的形成等几个过程的最后结果。衰老过程中，吸附与叶片物质损失呈正相关，这表明与经韧皮部向外的运输有某种联系。在叶片衰老过程中，叶片颜色变暗以降低源的强度，吸附率低，而具有强库的叶片（如附近生长有果实或新叶）的吸附高，这再次表明源库互作和韧皮部运输对按比例的重吸收有重要作用。禾本科植物和常绿叶植物在叶片衰亡的同时，活跃地生长新叶，具有很高的吸附收率。比较不同植物种类，所有主要的 N 和 P 化学物在秋季叶片衰亡时都同等程度地被降解。因此，不可能有某种养分抑制物质限制了一些植物的吸附效率，而不限其它植物。强风和早霜都降低吸附效率，叶片通常是在吸附结束后自然脱落。逐渐落叶的植物吸附效率低。干旱也降低吸附效率。

有关衰亡茎秆和根系的养分吸附的研究很少。Beredse 和 Aerts (1987)认为，吸附的 25%来自灌木茎秆，

但还没有根系吸附的报道。

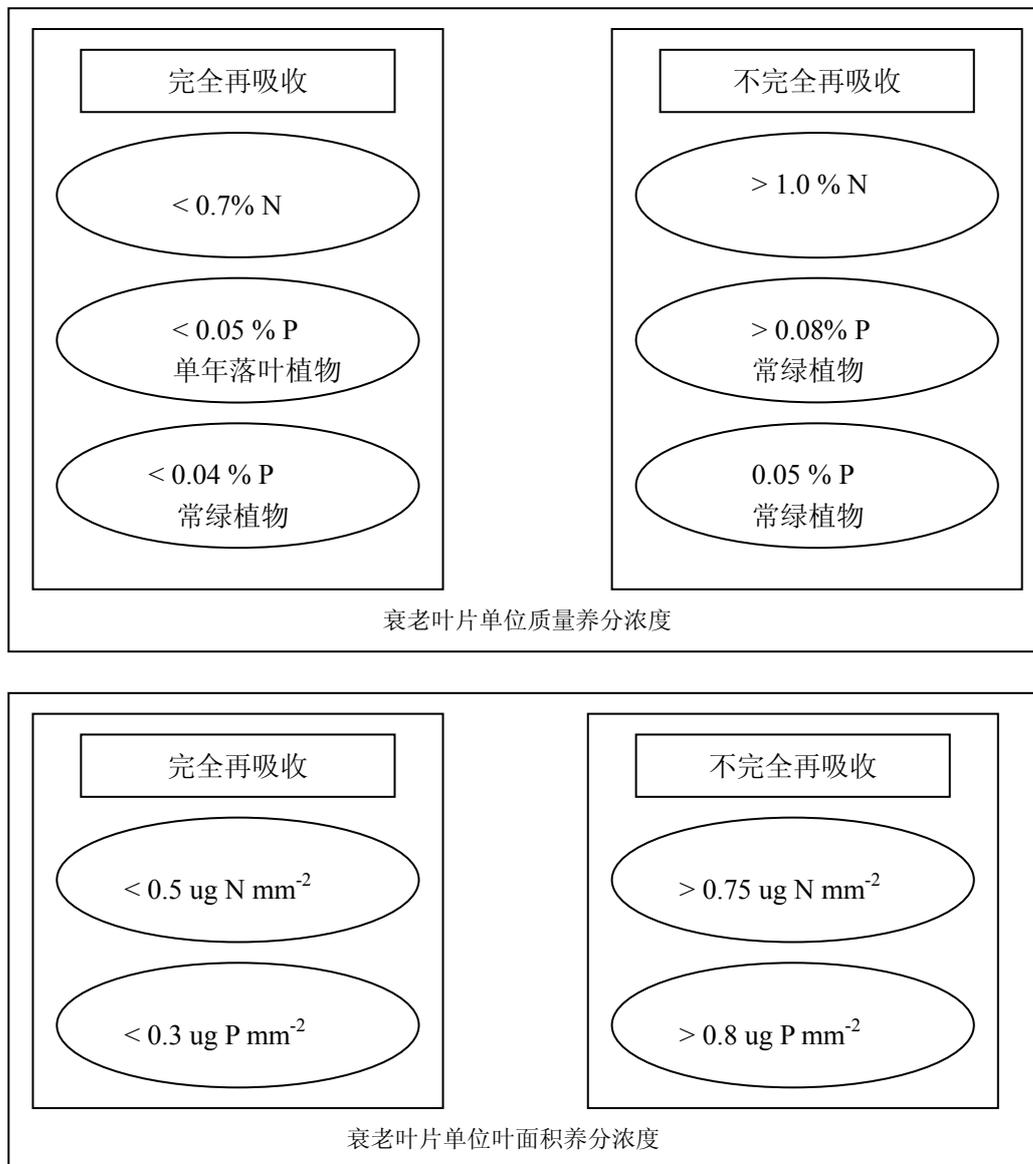


图 38. N, P 浓度范围。以每单位质量（上图）或每单位叶面积（下图）表示。完全再吸收和不完全再吸收分别与高和低的再吸收能力同步。因衰老叶片降低 P 能力的巨大差异，单年落叶植物和常绿植物的 P 浓度（基于质量表示）是不交叉的。（Kellingbeck,1996）

4.4 生态系统的养分利用率

养分利用率的定义一直是以单株植物体为基础的。这个概念已被应用到近似处于稳定状态的生态系统。生态系统 NUE 是残渣总量与残渣养分含量的比率（即残渣养分浓度的倒数），等于获得或失去单位养分生产的生物产量。生态系统 NUE 是相当相似的，或在养分有效性低的地区较高些。然而，解释生态系统 NUE 的数据须谨慎：NUE 和残渣的养分浓度相反，呈负相关但彼此依赖。如果它们相等的话，残渣的养分浓度（即低干物质与 N 的比率）与其氮损失大是相关的。

使生态系统 NUE 产生不同的三条途径可能是：1.单位养分的光合作用；2.利于生产的养分的平均滞留时间（MRT）；3.衰亡之前被吸附的养分的比例。我们已看到低氮环境中生长缓慢的植物 PNUE 低，以及各生境植物吸附相似或稍高于贫瘠生境植物，引起各地区生态系统 NUE 变化的唯一原因是组织寿命不同。然而，在贫瘠地区，叶片较长的寿命几乎全部被低氮生产力所补偿。进一步研究表明，在肥沃和贫瘠生境的生态系统，NUE 是非常相似的。如果生态系统的 NUE 是残渣养分浓度的倒数，那么对此模式的一种解释是，贫瘠土壤上植物产生的叶片比肥沃土壤上产生的叶片氮浓度低，且具有相近的吸附效率，因而，残渣氮浓度低。在贫瘠生境的生态系统中，叶片寿命较长以及养分生产力较低，土壤肥沃程度引起的 NUE 差异，要比预先设计的氮有效性模式产生的 NUE 要小。

总之，植物吸收和利用养分的能力不同。然而，遗传差异和适应对不同过程的相对重要性不同。适应可能是贫瘠土壤上植物具有高根量比的主要因素。由于有效性低，贫瘠土壤上的植物养分获得率低。这些植物通常具有叶片氮浓度低以及氮的光合利用率低的特点（表 7-25），主要是由于环境对组织浓度的影响以及 PNUE 的基因型和表现型之间的差异。贫瘠土壤上的植物通常养分保留时间较长；例如常绿叶植物的养分平均滞留时间比常落叶植物要长，并且所有植物类型在土壤贫瘠地区生长时叶片寿命延长。植物对衰亡叶片养分吸附的程度也不同，但养分回收程度的变化表明，肥沃和贫瘠生境植物之间的差异并不一致。贫瘠生境中生态系统 NUE 高，反映了氮组织浓度低和平均滞留时间高。

表 7-25.不同生长形态植物对氮和磷的吸收效率。

生长形态	有效吸收率（最大库池的%）	
	N	P
全部数据	50 (287)	52(226)
常绿叶乔木与灌木	47 (108) ^a	51(88) ^a
常落叶乔木与灌木	54 (115) ^b	50(98) ^a
非禾本科草本植物	41 (33) ^a	42(18) ^a
禾本科植物	59 (31) ^b	72(22) ^b

注：结果是括号内植物数目的平均值。同一栏中不同的数值表明在 $p < 0.05$ 时生长形态之间的区别。

5 结语

养分通过集流和扩散移动到根表，然后经系统（通道和载体）选择将养分运输到细胞质。由于阴离子大多逆电势梯度运输，所以从根际输入这些养分就需要代谢能。尽管阳离子顺电势梯度运输，由于维持电势需要 ATP，从根际输入这些养分也需代谢能。当必需养分移动到根表太慢时，就需要调节性机制，特别是对获取磷、铁离子和锌离子。

植物对不利或有利土壤条件的适应和对一定土壤范围的适应能力，部分是生理性的（例如当养分供应短缺和分泌磷酸化酶时诱导离子吸收系统的产生），部分是结构性的（例如当磷供应短缺时，更多或更长的根毛的形成）或形态学的（例如，当氮限制生长时，根量比增加）。然而，当感受到养分短缺时，这些结构性的和形态学的适应还有一个生理学基础以及经常需要诱导特定基因，

植物需要许多大量元素和微量元素，但植物组织各种元素的浓度并不能使我们对植物需要量作出正确估测。确切地说，由于植物缺乏排泄这些元素的机制，把它们储存在危害性最小的小室内。本章提到的大

量植物，它们生长在其他植物不易生长的生境。这些适应性植物包括盐生植物，金属植物，嫌钙植物，和喜钙植物。盐生植物和金属植物在最大生长时，并不需要高浓度的 NaCl 和重金属，但它们对付这些不利土壤条件的植物；也就是说，它们的生态范围比生理范围要窄。嫌钙植物和喜钙植物相反，分别局限于酸性和碱性土壤，因为前者缺乏从碱性土壤中获取养分的能力，而后者易受到酸性土壤中毒性化合物的不利影响。理解依土壤类型的植物分布显然要求熟悉它们的生理机制。

植物不仅从各种土壤中获得养分的机理不同，而且对这些养分的需要量和长时间内的养分利用效率也不同。生长在养分充足的生境的植物，往往单位养分的生物产量较高，而生长在养分贫瘠生境的植物，往往对它们需要的养分保留时间较长。不同植物从衰亡叶片中吸收养分的程度变化很小，这取决于养分的有效性。

有关植物矿质养分的知识对于理解植物种类分布有很重要的意义，且是现代农业和林业所必需的（如，对于避免养分缺乏疾病），对于解决环境问题也很重要（例如，通过植物修复）。在种植方式中，混作是非常有利的。间作作物（即对目标作物有农艺意义的植物）可依据本章介绍的生态生理知识予以选择。例如，如果间作植物能溶解岩石中的磷酸盐，使其它植物也能利用，这就可能减少对磷肥的需求。以上应激励我们去思考那些将来在农业上可能被开发利用的特性。