



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

植物生理学

(第二版)

武维华 主编



科学出版社
www.sciencep.com

普通高等教育“十一五”国家级规划教材

植物生理学

(第二版)

武维华 主编

科学出版社

北京

内 容 简 介

植物生理学是生命科学的基础学科之一。本书编者在第一版的基础上,参考了国际上通行的植物生理学教材内容以及最新研究进展,进行了修改。力图使内容达到在基础性、包容性、通用性、先进性和参考性等方面的统一。全面阐述了植物生理学的基本概念、基础知识及本学科的研究前沿进展等,同时注意介绍相关实验技术等,将研究思路、方法与理论内容有机结合。全书分四部分(植物细胞、水分与矿质营养,植物体内的物质代谢及能量转换,植物的生长发育,植物环境生理),共16章。最后设有附录(植物生理学与生物技术,模式植物拟南芥,模式作物水稻),主要参考文献和中英文名词对照索引,以便相关知识查询。

本书可作为综合大学及农林师范院校的植物生理学教材,也可供其他科研人员和中学生物教师参考使用。

图书在版编目(CIP)数据

植物生理学/武维华主编. —2版. —北京:科学出版社,2008

普通高等教育“十一五”国家级规划教材

ISBN 978-7-03-022413-2

I. 植… II. 武… III. 植物生理学-高等学校-教材 IV. Q945

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2008) 第 095549 号

责任编辑:周 辉 席 慧/责任校对:陈玉凤

责任印制:张克忠/封面设计:耕者设计工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

双青印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2003年4月第一版 开本:850×1168 1/16

2008年8月第二版 印张:34 插页5

2008年8月第一次印刷 字数:917 000

印数:1—3 500

定价:58.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈双青〉)

《植物生理学》(第二版) 编委会名单

主 编 武维华

副主编 张蜀秋 袁 明 张 军

参 编 韩玉珍 李颖章 叶 德 杨淑华

审 稿 王学臣

第二版前言

本教材的第一版完稿于2002年末（于2003年春季出版），至今已5年。在第一版由娄成后院士和许智宏院士所写的“序”中，都对本书编写者提出了殷切期望，要求我们随着植物生理学的发展，不断与时俱进地充实与完善教材内容，我们对此一直铭记在心。在本书第一版付印后的5年间，不断地在酝酿讨论本书的再版工作。特别是近几年，一些优秀中青年教师陆续加入我们的植物生理学教学和研究团队，进一步增强了我们尽快对原书进行修改再版的信心。

在8位编写者的共同努力下，经过近2年的艰辛工作，第二版书稿终于在2007年末完成。第二版内容的编写原则依然是：依据植物生理学的自身学科性质，在力求较全面地阐述基本概念和介绍基础知识的基础上，参考国际上最近几年较通行的植物生理学教材的章节框架和内容，并尽可能在内容上反映国际上本学科的最新研究成果，以期使本教材内容达到在基础性、通用性、先进性、参考性等方面的统一。与第一版内容相比较，第二版对植物发育生物学、激素作用分子机制、植物逆境生物学等章节内容有较大篇幅的修订。所有章节中都不同程度地适量增加了一些植物分子生物学的最新研究进展。

参加本教材修改编写的人员均为中国农业大学植物生理学与生物化学国家重点实验室的主要学术骨干。在对编写内容分工时，基本上是结合个人相对专长的研究领域进行的，以保证教材内容能尽可能充分反映相关领域的最新研究进展和内容。本教材共分十六章。绪论和第四、五章由武维华编写；第一、二、三章由袁明编写；第六、七章由张蜀秋编写；第九、十一章由张军编写；第八、十章由韩玉珍编写；第十二、十五章由李颖章编写；第十三、十四章由叶德编写；第十六章和附录由杨淑华编写。在完成初稿后，先在编写人员间相互交叉审阅，在避免不同章节内容重复或遗漏的同时，也对书稿做了初步校正。全书由武维华、张蜀秋统稿，最后经王学臣教授审定全稿。科学出版社的责任编辑在本书的文字、图表及其格式的修改审定方面做了大量工作。

本教材的编写得到了科学出版社科学出版中心的指导和关心，同时也得到了编写人员所在单位许多领导和师生的关心和帮助，在此一并表示感谢。编者对教材中所引用的许多国内外教材、专著及科技期刊的大量资料和图片均尽最大可能一一做了标注，如有遗漏和错误敬请谅解并指正。

尽管本书编著人员在编写过程中尽了最大努力，期望本书在全面介绍植物生理学基本概念和基础知识的同时，也尽可能地反映植物生理学研究领域近十年来的最新进展，但由于一方面本领域的研究成果日新月异，另一方面编者的水平有限，所以内容上可能尚不尽如人意。同时，尽管我们在文字、图表等方面已尽最大努力反复校对核实，但仍难免会有一些错误，因此期望读者能随时将对本书的意见和建议反馈给我们，以便在本书有机会再版时予以修改。

编 者

2008年元月于中国农业大学植物生理学与生物化学国家重点实验室

娄成后第一版序

我国自古以务农为本，历代长年，发展田地耕作、作物栽培、维持定居的社会生活。在不断地改善农业生产技术中，逐步发掘出植物生长的一些特性，多方加以利用。一些久经考验的传统经验（如一年多茬复种的栽培措施等）不乏植物生理学的内涵，至今看来，仍有开发余地。中世纪末，西欧国家掀起了工业革命。蒸汽驱动机器的发明，使得生产效率十倍于牲畜、百倍于人力！工、商、交通、航运等事业从而崛起，工业蓬勃发展的势力遍及全世界。农、林、牧业也随着新兴社会的需要，大幅度地迅猛扩展。西方国家的经济发展很快地取代了我国历史上长期占有的经济优势。新型事业在不断创新中，需要应用物理学、化学、生物学的基础知识来启迪，从而带动了自然科学的理论研究。

植物生理学的兴起与发展与 19 世纪自然科学的三大发现（细胞理论、进化论、物质与能量守恒定律）密不可分，早期的植物生理学先驱们采纳物理、化学领先建立的试验方式，用来分析从生活植物中观察到的一些有关物质、能量与形态转变的生理现象。始于 17 世纪、一直延续到 20 世纪中期的有关植物营养代谢、生长发育等过程的研究，获得了一系列丰硕成果并被应用于作物田间生产实践，为光照、水分、肥源、土壤、物种、人工资源的利用制定了合理的措施，田间作物的单位面积产量也因此得以成倍提高。研究成果还被用来创造一些适于温室、大棚、厂房内栽培、加工、储藏的新技术，在很多方面极大地改进和丰富了作物生产的内容。诸如化肥和农药的制造、组织培养的无性繁殖与芽苗脱毒、育苗移栽、反季节园艺栽培、农产品长期储藏保鲜等等，无一不是植物生理学研究成果的实践应用。

高等植物是以细胞为单元，逐步建立组织、器官等多层次的形态，并且和周围环境密切关联的复杂系统。植物生理的研究既有微观的对个别现象深入到分子水平的细微分析，又有宏观的对其部位间以至植株与环境间相互作用的整体综合。植物界种类多样，千姿百态，形态功能，各自有异。种瓜才能得瓜，取决于物种的遗传属性。20 世纪中叶，从豌豆杂交试验引发了遗传学的系列研究，以至后来分子生物学的迅猛发展，连迭创建出一系列破天荒的崭新概念与精巧技术。分子生物学和遗传工程的发展给植物生理学的发展带来了大好机遇，使得在分子生物学水平深入地研究和解析复杂奇妙的植物生理现象成为可能。生物遗传属性乃是由细胞染色体内核酸构成的基因来决定的。基因在生物个体发育过程中的表达是通过核酸分子中所包含的特异碱基序列为模板，来合成对应的蛋白质以执行相应功能的。植物的个体发育与生命活动离不开多种蛋白质所操纵的生理功能。反过来说，应用基因操作技术改善作物的某些性状就是通过最终改变某些参与性状表现的蛋白或其功能。鉴定与功能蛋白相对应的核酸片段，将其加以改造或将其引入其他物种，改善被转化植物的遗传属性及其个体的生理功能，成为别开生面的创举！

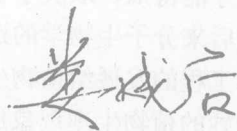
另外，大量的生理、生态研究资料显示，环境的营养条件、光温周期的转换，以及其他有益的或有伤害的境遇，对植物个体发育的进程与遗传属性的表达与变异具有显著的影响和调控作用。植物的生命活动乃是内部遗传信息与外界信息相互作用的具体表现。植物个体的生理学研究正是串联微观的分子生物学和宏观的生态学的中间环节，从统筹考虑全局的观点出发，这三学科的相互协作才能更好地在生产实践中发挥效用。传统农田生产的栽培耕作技术，倾向于将植物看作是被动的、“麻木不仁”的生产工具，多靠人为的照顾与安排、维持营养条件的适当配置，以及防除自然与生物灾害的侵袭。过去的小农经济不惜劳力不计成本，靠人力的经营与物资的投入来保证农作物的高

产优质。现下农产品进入市场经济后,粮食作物、林木、果蔬等生产事业,不仅需要生产者和经营者熟练掌握植物生理学的一般知识,也必须钻研各种特殊植物的特有生活规律,以期结合实际情况来提高生产效率和经济效益。

高等植物的器官间可以借激素、生长因子等微量的活性物质传递信息,有些人工模拟的制剂已经被用来有效地调控作物个体发育的发芽、抽枝、展叶、开花、结实的过程,协调整体的活动来适应外界的变化。在提高产品质量、防除灾害的侵犯等方面,轻便地喷洒某些制剂就足以顶替大量的操作。此外,设施园艺无土栽培、叶面施肥、工厂化育苗移栽、组织培养的无性繁殖、节水灌溉等都是植物生理学知识被用于生产实践的范例。植物生理学研究工作发展的趋向已逐步向着利用多种手段以改善植物本身的生理功能、充分发挥植物自身主动适应复杂多变的环境条件以及高效利用有限水分养分资源的方向发展,最终目标当然是在如何尽量减少对生态环境破坏的前提下,生产出人们生活所需的优质产品。

一个微米级大小的植物细胞具有发育成完整植株的全能性,植物细胞内部包含各种灵活应变的细胞器,通过网络的联系而有序施工,执行新陈代谢的使命。它能将周围稀薄的简单原料与弥散的能源,合成结构简繁不拘、各有专司的多种有机物。现下兴旺发达的有机化学工业能够制定精巧的工序,大批量生产出各种各样社会所需的产品,这些产品大都是利用大型的工厂装置,经高温、高压的能量投入,加工成植物本来利用自然能源和简单物质就可以高效合成的有机物。现代植物生理学的重要职责之一就是努力揭示植物细胞自力更生的机密。一个令人悬念、梦寐以求的设想就是创造工艺取代植物所具有的高超的同化本领,以使人类在生活上完全摆脱对植物产品的依赖、更为自由地向广阔的时空迈进!

总结现代植物生理学各方面的成果、编写适用于高等院校教学的教材是一项很有意义的工作。本书是由我校从事植物生理学教研工作的几位骨干成员编写的,他们分工协作、历经数年努力,终于成书。本书所选用的素材丰富,有些是经典的内容,有些则代表植物生理学的新趋向以及植物生理学与其他学科交融合作开辟出的新领域,特别是在以往国内常用教材的基础上又增加了一些新的必要内容,适合于新时期的植物生理学教学实践。我期望他们能在今后随着植物生理学的发展,不断地进一步充实与完善教材的内容,为我国植物生理学的发展做出贡献。



2003年2月15日

许智宏第一版序

植物生理学是生命科学的基础学科之一，因此也是各类高等院校相关专业学生的必修专业基础课程之一。但近十余年来，我国高等学校植物生理学教学中一直缺乏能较全面地反映植物生理学基本内容和最新进展的教材。中国农业大学植物生理学与生物化学国家重点实验室的几位同志最近编写了这本《植物生理学》教材，其内容参考了国际最新流行教材的内容，在全面介绍植物生理学的基本知识和概念以及经典内容之外，又扼要介绍了植物生理学的最新研究进展，并力求反映由于分子生物学发展及其与植物生理学研究相结合对植物生理学本身发展的深刻影响。教材内容强调了植物生理学研究的核心内容是植物生命活动过程中的“功能及其调控机理”，注重了阐述从“基因表达”到“性状表达”之间的植物体内一系列信息传递、能量与物质代谢等过程的分子调控机制。教材除了注意保留植物生理学的经典章节的内容外，新增加了“植物细胞离子跨膜运输”、“植物的次生物质代谢”、“植物激素作用机理”、“植物细胞信号转导”、“植物生物技术”等数章重要内容，教材最后还介绍了模式植物拟南芥。这些内容的增加一方面无疑是反映了植物生理学研究的进展，同时对逐步改变我国高等学校植物生理学教材一直按照理、工、农、医、师分类使用不同内容版本的做法是一有益的尝试。本教材内容在基础性、通用性、先进性、参考性等方面达到了较好的统一。

随着拟南芥、水稻等模式植物基因组全序列测序工作的完成，植物科学整体研究工作的重点将逐步转向“功能基因组”的研究，即研究与植物代谢和生长发育的分子调控机理、作物重要农艺性状表达密切相关的基因的功能及相互作用。而从“基因表达”到“性状表达”之间的过程是通过植物体内一系列信息传递、能量与物质代谢等复杂的生理生化过程及其调控环节来实现的，而“植物生理学”正是在植物整体、器官组织、细胞及分子水平上研究这些复杂生命活动过程及其调控机制的科学。也就是说，植物生理学的研究正是基因水平的研究与性状表达的研究之间的“桥梁”。可以预言，21世纪的植物生理学将逐步发展成为围绕植物生命活动过程的“功能实现及其调控机理”、在植物功能基因组的水平上全面探讨植物生长发育分子机理的全新学科。我期待着本教材在我国高校植物生理学的教学过程中发挥积极的促进作用，也希望教材内容在今后的改编或再版时能不断与时俱进。



2003年2月20日

第一版前言

植物生理学是生命科学的基础学科之一，因此也是各类院校中与生物学相关的专业的本科及研究生必修的一门专业基础课程。

在过去的几十年中，我国高等学校教学使用的教材一直按照理、工、农、医、师分类使用不同的教材，植物生理学教材也一直沿袭理、农、医、师等的划分方法分别使用各主管部门组织编写的相应教材。这种条块分割的做法在一定程度上有悖于植物生理学作为生物学专业基础课程的性质，事实上也限制了我国植物生理学教材内容的基础性、包容性、通用性、参考性及先进性。例如，以往农业院校农学类各专业使用的植物生理学教材内容可能更注重强调与作物栽培相关的内容，而医学院校相关专业则可能更多强调与中草药相关的知识等等，再加上对教材篇幅和讲课时数的限制，导致我国的植物生理学教材的内容一直与国际通行的教材存在较大差距。而植物生理学作为生命科学的基础学科之一有其自身的性质和内涵，主要应包括对植物生理学的基本概念的阐述、基础知识的全面介绍、本学科的最新进展等。同时，植物生理学是一门实验科学，教材还应注意将实验技术方法与理论内容有机结合。在考虑到这些因素的前提下，编者在反复斟酌、讨论的基础上确定了本书的编写原则：依据植物生理学的自身学科性质，在力求较全面地阐述基本概念和介绍基础知识的基础上，参考国际上最近几年较通行的植物生理学教材的章节框架和内容，并尽可能在内容上反映国际上本学科的最新研究成果，以期使本教材内容达到在基础性、通用性、先进性、参考性等方面的统一。

参加本教材编写的人员均为中国农业大学植物生理学与生物化学国家重点实验室的主要学术骨干。在对编写内容分工时，基本上是结合个人相对专长的研究领域进行的，以保证教材内容能尽可能充分反映相关领域的最新研究进展和内容。本教材共分二十一章。绪论和第四、五、十八、二十一章由武维华编写；第一、二、三、六、八、十章由袁明编写；第七、十四、十五、十六、十七章由张蜀秋编写；第九、十一、十二、十三章由张军编写；第十九章由王学臣编写；第二十章由胡剑和武维华编写。在完成初稿后，先在编写人员间相互交叉审阅，在避免不同章节内容重复或遗漏的同时，也对书稿做了初步校正。然后由武维华统稿，最后经王学臣教授审定全稿。科学出版社的莫结胜女士在本书的文字、图表及其格式的修改审定方面做了大量工作。

本教材的编写得到了科学出版社科学出版中心和中国农业大学教务处的指导和关心，同时也得到了编写人员所在单位中国农业大学许多领导和师生的关心和帮助。在此一并表示感谢。编者对教材中所引用的许多国内外教材、专著及科技期刊的大量资料和图片均尽最大可能一一做了标注，如有遗漏和错误敬请见谅。

尽管编写者尽了最大努力期望本书在全面介绍植物生理学基本概念和基础知识的同时，也尽可能地反映植物生理学研究领域近十年来的最新进展，但由于一方面本领域从分子水平探讨植物生长发育机理的研究成果日新月异，另一方面编者的水平也有限，所以内容上可能尚不尽如人意。此外，尽管我们在文字、图表等方面已十分仔细认真，但仍难免会有一些错误，敬请读者见谅。同时，也望读者能将对本书的意见和建议反馈给我们，以便在本书有机会再版时予以相应的修改。

编 者

2002年10月于中国农业大学植物生理学与生物化学国家重点实验室

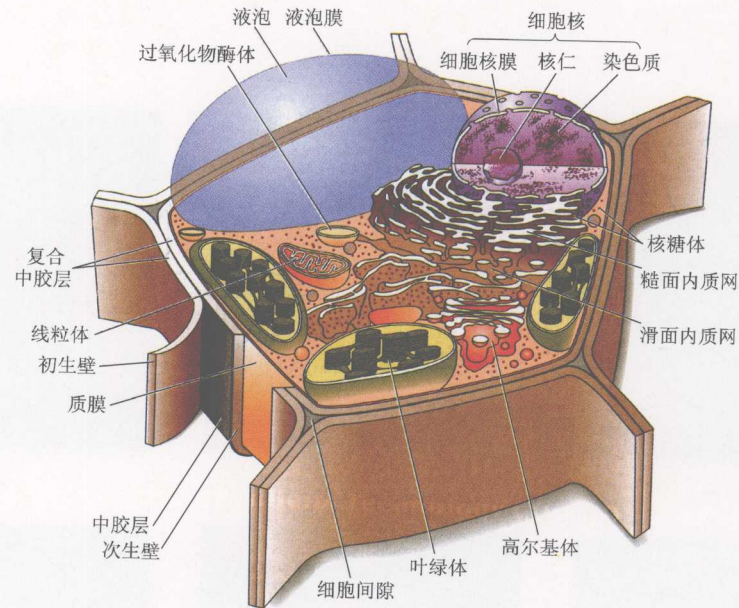


图1-1 高等植物细胞模式图 (Taiz and Zeiger, 2006)

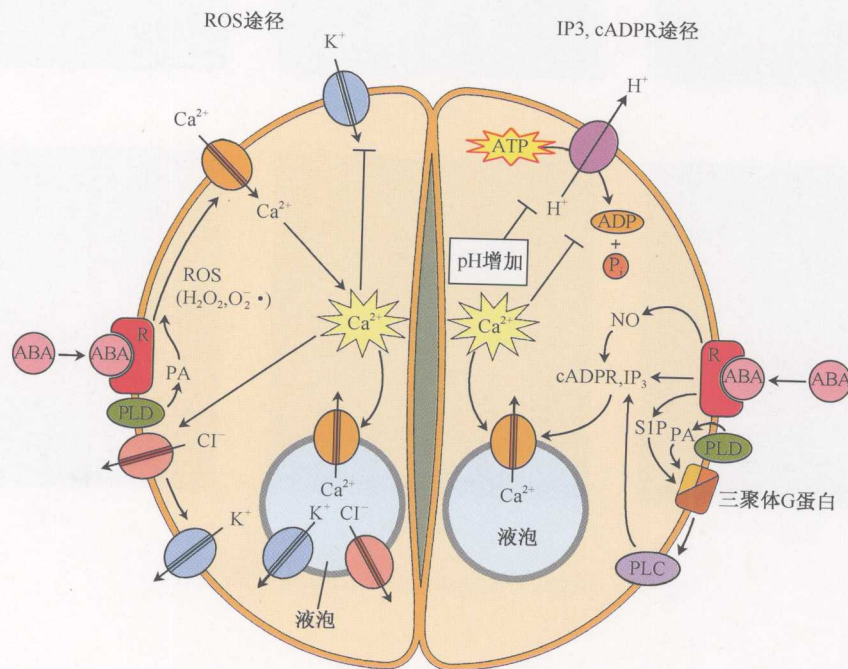
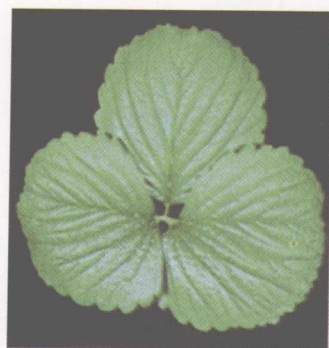


图3-10 保卫细胞的ABA信号转导示意图 (Taiz and Zeiger, 2006)

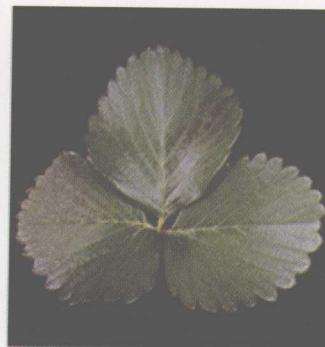
cADPR(cyclic ADP-ribose)表示环ADP核糖；IP₃(inositol 1,4,5-trisphosphate)表示肌醇三磷酸；PA(phosphatidic acid)表示磷脂酸；PLC(phospholipase C)表示磷脂酶C；PLD(phospholipase D)表示磷脂酶D；R表示受体；ROS(reactive oxygen species)表示活性氧；SIP(sphingosine-1-phosphate)表示鞘氨醇-1-磷酸



全营养



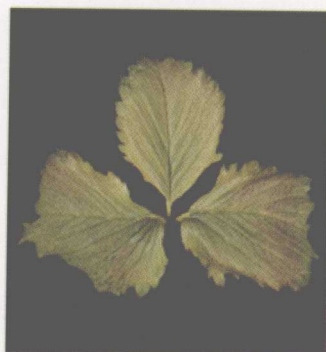
缺钾



缺磷



缺铁



缺锌



缺钙



缺镁



缺铜



缺锰

图 5-2 草莓叶片的缺素症状(Buchanan et al., 2000)

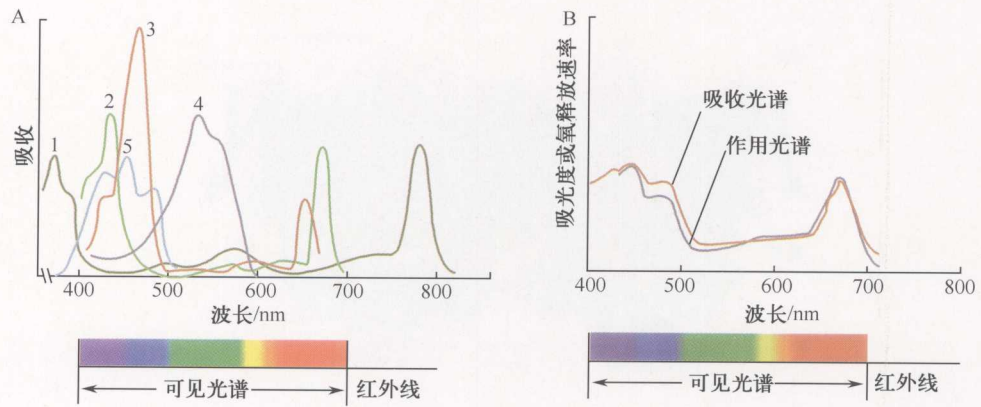


图6-5 光合色素吸收光谱 (A) 与作用光谱吸收光谱图 (B) (Taiz and Zeiger, 2006)
1. 细菌叶绿素a; 2. 叶绿素a; 3. 叶绿素b; 4. 藻红素; 5. β -胡萝卜素

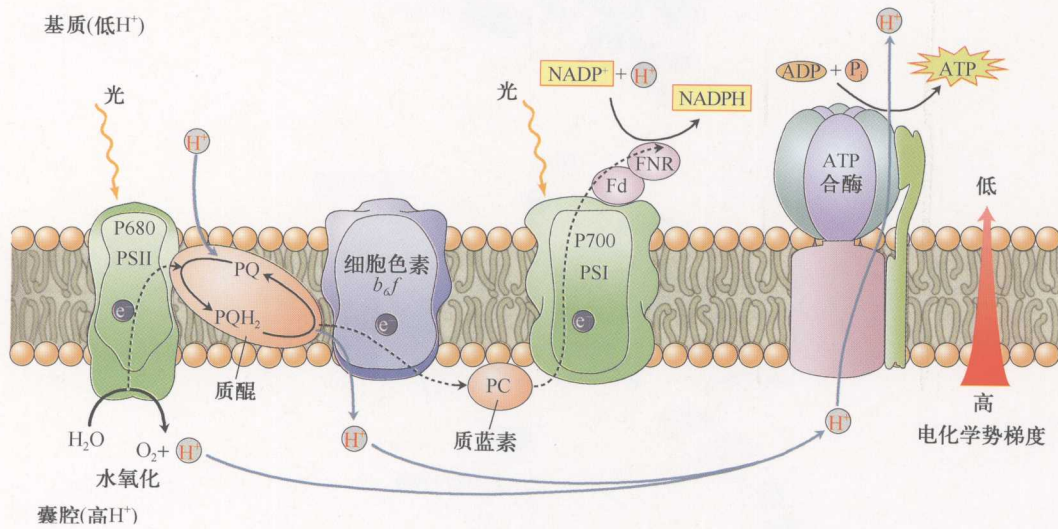


图6-15 经类囊体膜上四种蛋白复合体进行的电子和质子传递 (Taiz and Zeiger, 2006)

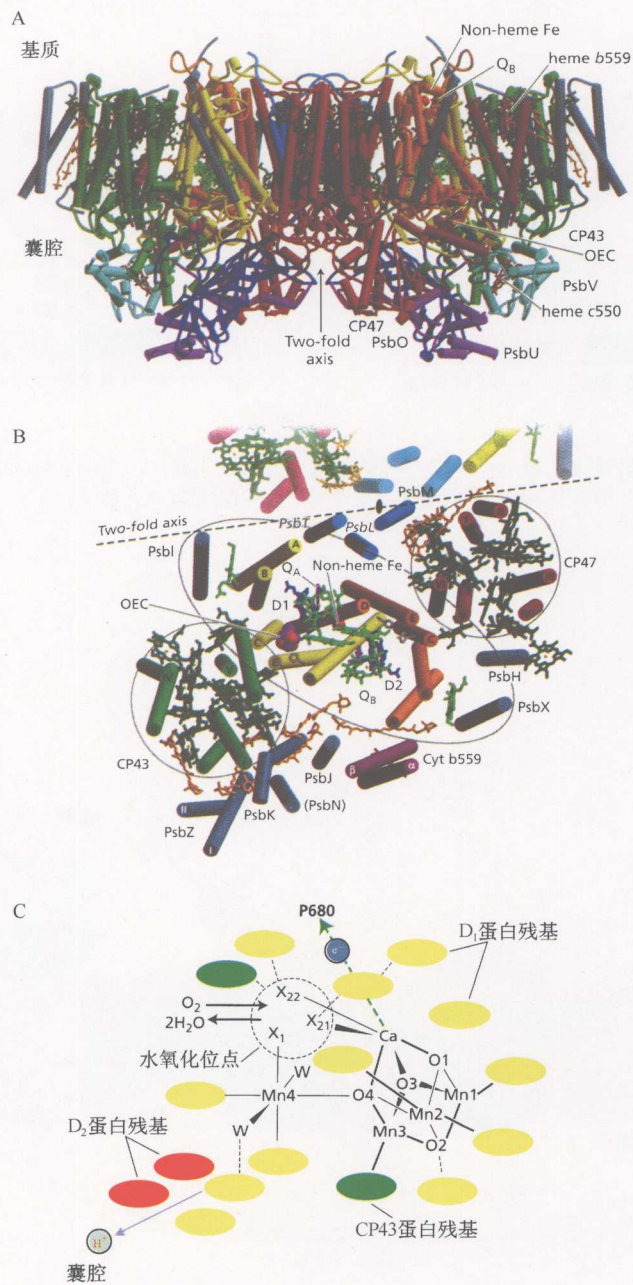


图6-17 蓝细菌光系统II 反应中心结构图 (Taiz and Zeiger, 2006)

A. 与膜平行的侧面图; B. 从囊腔面垂直于膜平面的视图; C. 含锰的水裂解复合体细节图示。
黄色和橙色分别表示反应中心蛋白的D₁和D₂, 绿色表示天线蛋白的CP₄₃, 红色分别表示CP₄₇、细胞色素b₅₅₉和C₅₅₀,
蓝色表示外在的放氧蛋白Psb

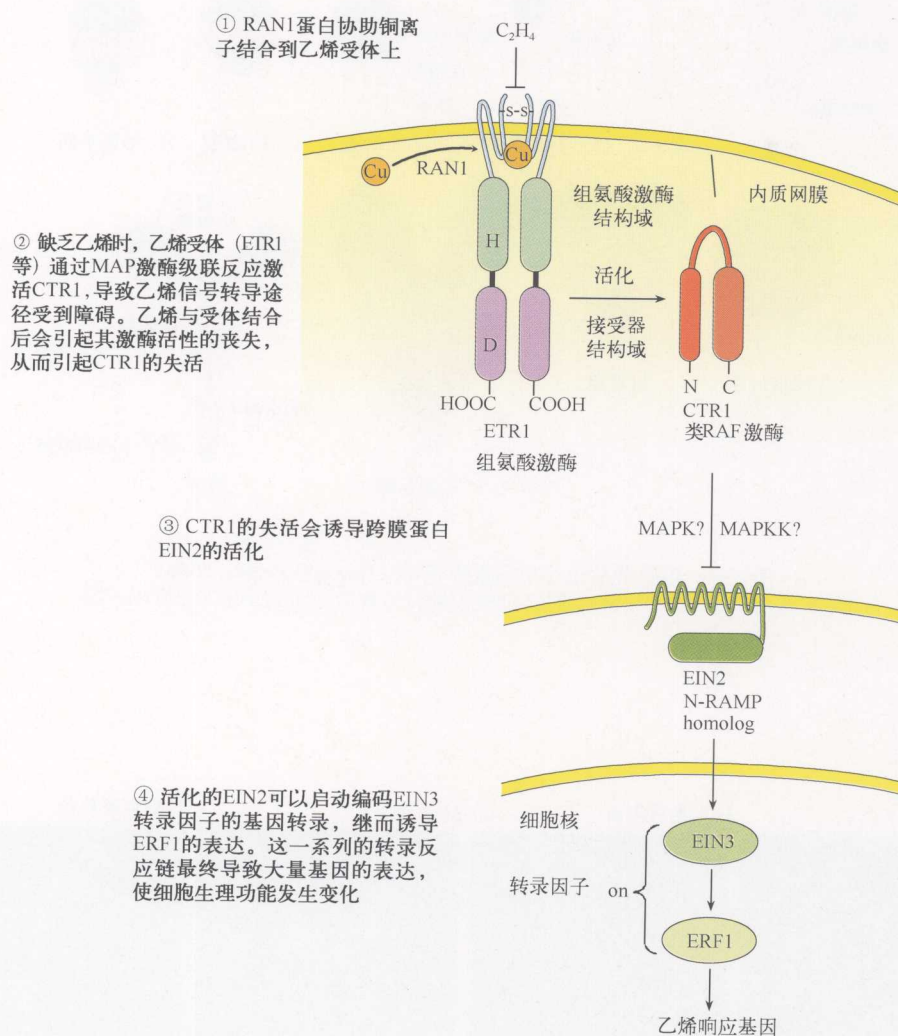


图11-48 拟南芥乙烯信号传递模型 (Taiz and Zeiger, 2006)

① 乙烯与质膜上的ETR1二聚体受体蛋白结合；② 乙烯与受体结合后使负调节因子CTR1失活；③ 失活的CTR1释放跨膜蛋白EIN2的活性，EIN2具有12个跨膜域，可能是一个离子通道蛋白；④ 最后活化转录因子EIN3蛋白，调节乙烯诱导基因的表达

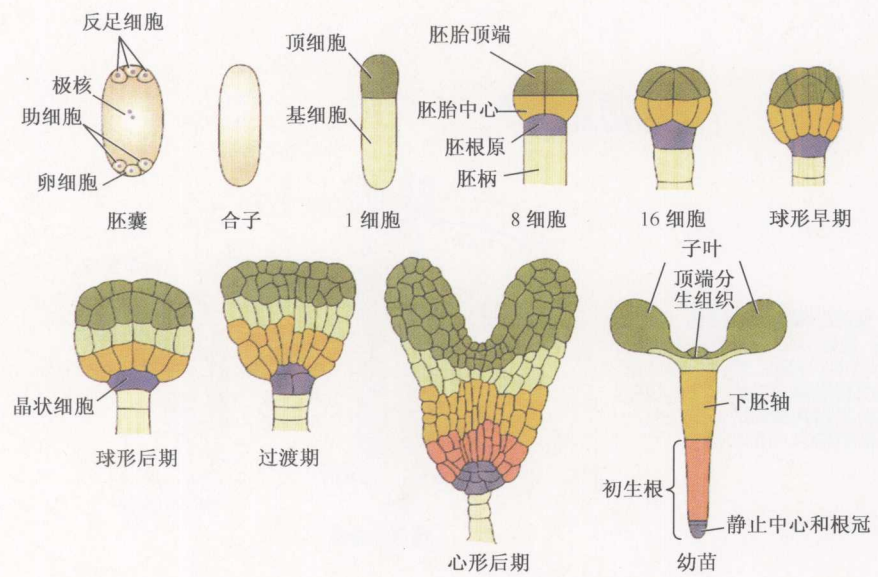


图12-8 植物胚胎发生的细胞学特征 (Taiz and Zeiger, 2006)
图示拟南芥胚胎发生过程，各时期以不同颜色线条表示胚胎与幼苗之间结构上的对应关系



图12-23 生长在光下和黑暗中的玉米(单子叶)和蚕豆(双子叶)幼苗 (Taiz and Zeiger, 2006)

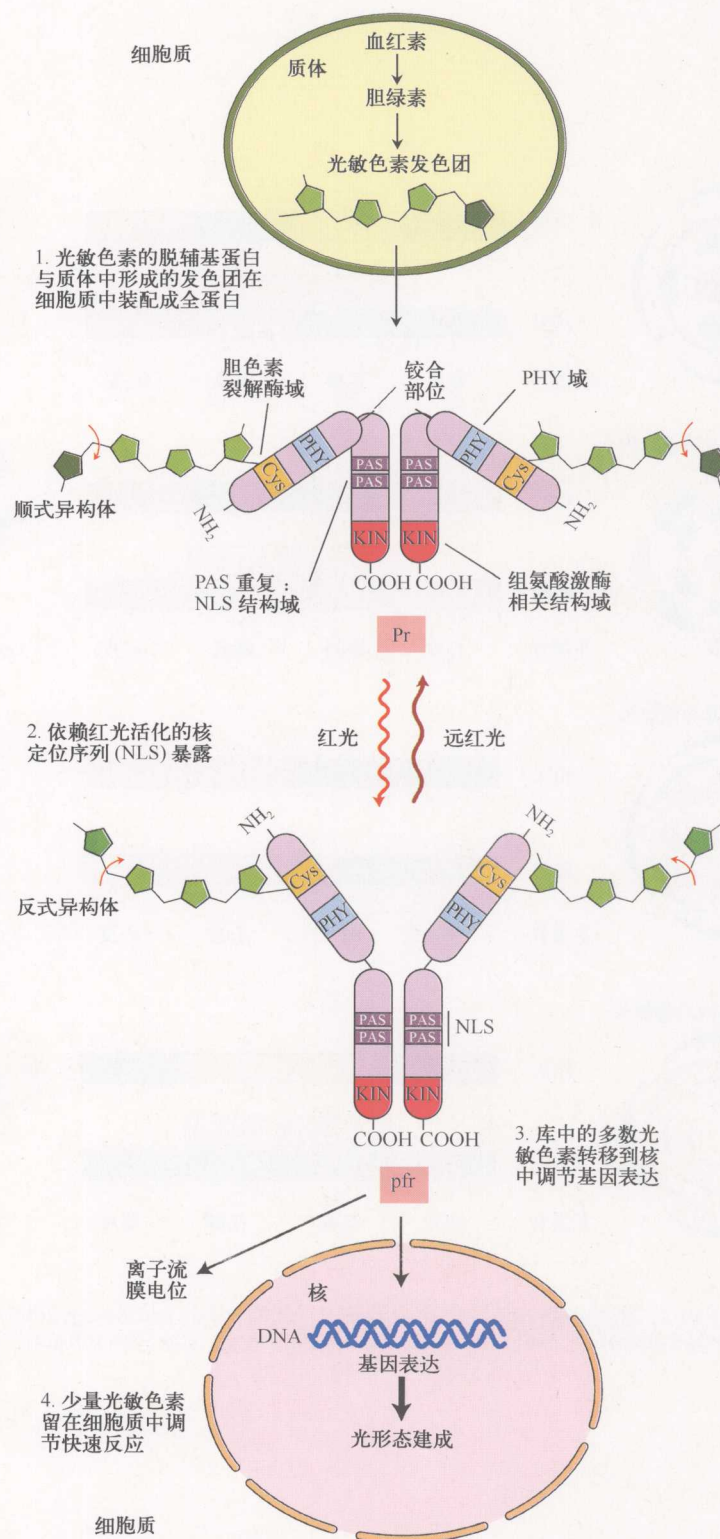


图12-27 已鉴定的光敏色素中的结构域和光反应中的细胞变化 (Taiz and Zeiger, 2006)

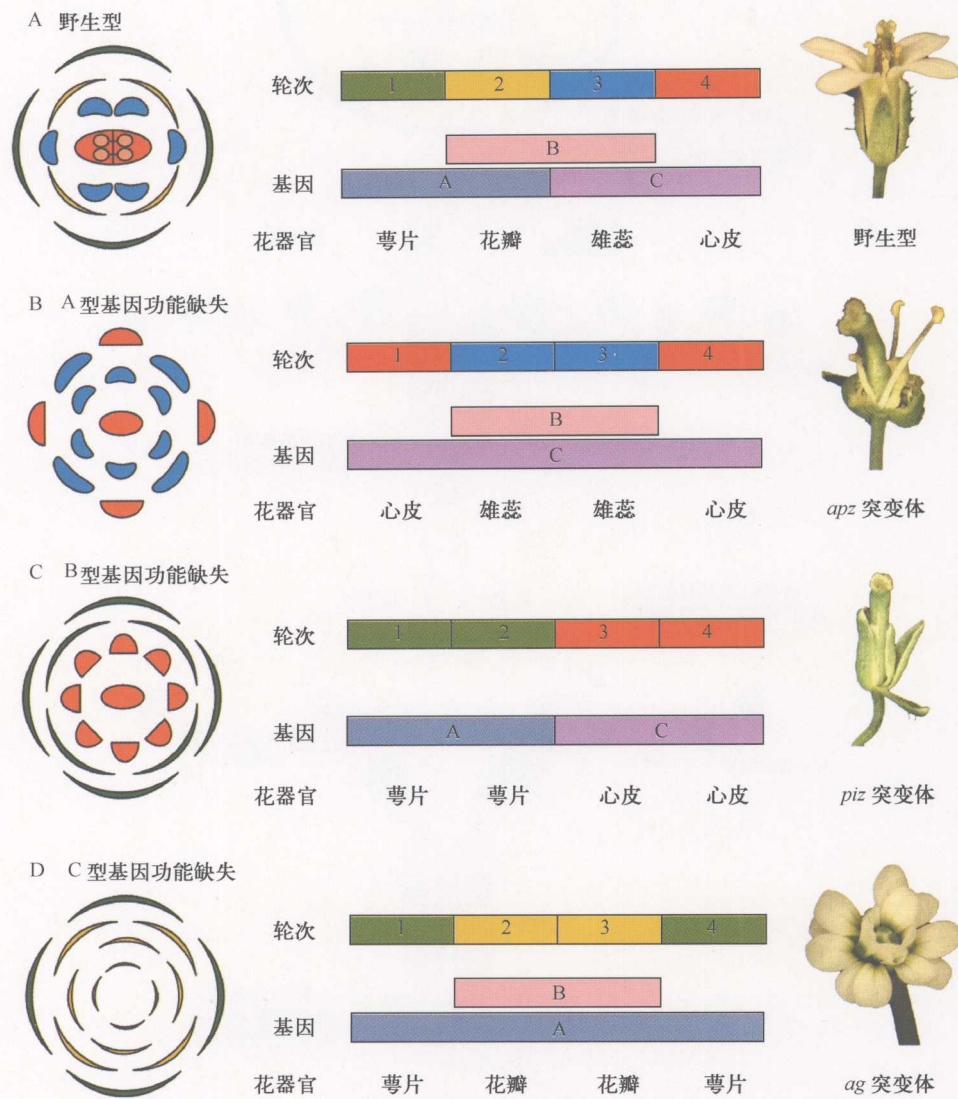


图14-2 调控拟南芥花发育的ABC模式 (改编自Taiz and Zeiger, 2006)
 左边一列分别表示花器官排列的变化, 中间一列分别表示基因表达模式的变化, 右边一列分别表示相关突变体花的结构特征