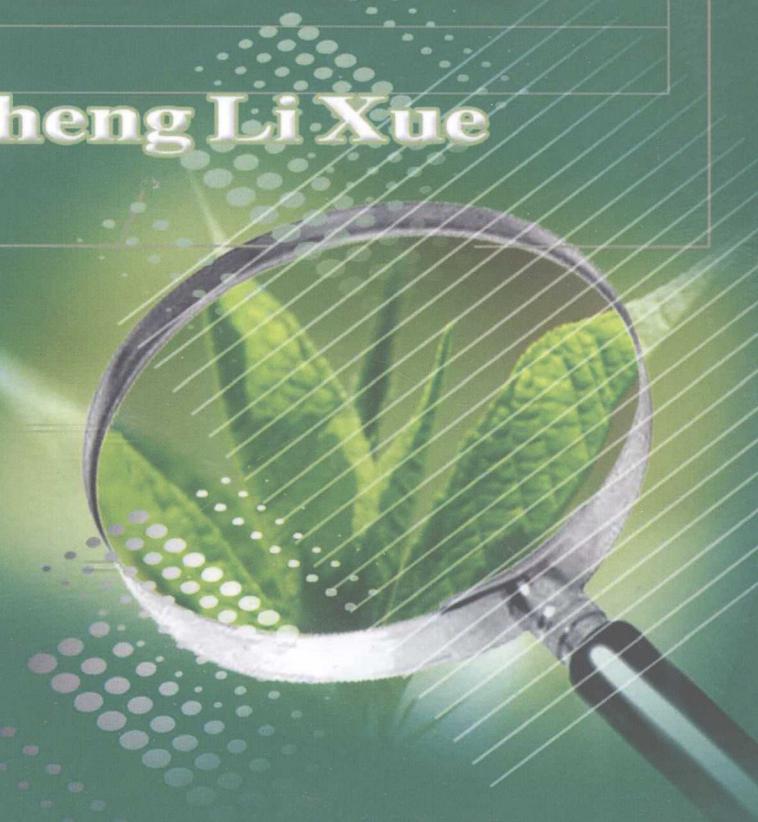


普通高等学校精品课程建设教材

# 植物生理学

Zhi Wu Sheng Li Xue

○ 蔡永萍 主编



中国农业大学出版社

ZHONGGUONONGYEDAXUE CHUBANSHE

图书馆藏书·CIP数据

植物生理学(第三版)·一·北京大学·中国农业大学出版

普通高等学校精品课程建设教材

普通高等学校精品课程建设教材

员人审定

主编:蔡永萍 副主编:王云光

# 植物生理学

(第3版)·高丽·蒋莲·樊莲·高

(第3版)·樊莲·高丽·蒋莲·高

蔡永萍 主编

(第3版)·樊莲·高丽·蒋莲·高

(第3版)·樊莲·高丽·蒋莲·高

(第3版)·樊莲·高丽·蒋莲·高

(第3版)·樊莲·高丽·蒋莲·高



中国农业大学出版社

质量合格  
印制精良  
图书品质

**图书在版编目(CIP)数据**

植物生理学/蔡永萍主编. —北京:中国农业大学出版社, 2008. 2  
普通高等学校精品课程建设教材  
ISBN 978-7-81117-268-3

I. 植… II. 蔡… III. 植物生理学 IV. Q945

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2007)第 187311 号

**书 名** 植物生理学

**作 者** 蔡永萍 主编

**策划编辑** 魏秀云                   **责任编辑** 孟 梅  
**封面设计** 郑 川                   **责任校对** 陈 莹 王晓凤  
**出版发行** 中国农业大学出版社      **邮政编码** 100094  
**社 址** 北京市海淀区圆明园西路 2 号      **读者服务部** 010-62732336  
**电 话** 发行部 010-62731190, 2620      **出 版 部** 010-62733440  
          编辑部 010-62732617, 2618      **e-mail** cbsszs@cau.edu.cn  
**网 址** <http://www.cau.edu.cn/caup>  
**经 销** 新华书店  
**印 刷** 北京时代华都印刷有限公司  
**版 次** 2008 年 2 月第 1 版   2008 年 2 月第 1 次印刷  
**规 格** 787×1 092   16 开本   23 印张   574 千字  
**印 数** 1~3 000  
**定 价** 35.00 元

**图书如有质量问题本社发行部负责调换**

普通高等教育规划教材·高师普  
编审人员

主编 蔡永萍教授(安徽农业大学)

副主编 王荣富教授(安徽农业大学)

高丽萍教授(安徽农业大学)

刘爱荣副教授(安徽科技学院)

尹艺林副教授(皖西学院)

参编 张玉琼副教授(安徽农业大学)

王云生讲师(安徽农业大学)

张云华讲师(安徽农业大学)

## 前　　言

植物生理学是高等农林院校生物专业和植物生产类各专业的一门重要专业基础课。近年来,随着分子生物学、生物信息学、基因组学、蛋白组学及环境生态学等研究的迅速发展,植物生理学教学内容往往跟不上学科发展的要求,教材需要不断充实、修改和更新。因此,植物生理学教材建设备受国内外同行的重视,国内外新版植物生理学教材多、更新快,共同特点是不断将学科的新发展、新成果引入植物生理学教材。

然而,随着学科的发展,新知识、新理论不断涌现,植物生理学教学内容庞大。另一方面,随着本科生教学改革的深入,课程标准化、小型化的完善,教学时数有限,如何在有限的教学时数内,将植物生理学的整体体系和主要内容教授给学生,使学生能掌握植物生理学的知识体系、基本概念和原理,并加以应用,举一反三。“授人以鱼,不如授人以渔”,做到给“鱼”更重授“渔”是我们每一个植物生理学教学工作者面临的现实和必须认真思考的问题。

为此,在中国农业大学出版社的大力支持下,《植物生理学》被列入普通高等学校精品课程建设教材出版计划,各位编者根据本科生植物生理学教学特点和实际编写了这本教材。该教材是各位老师多年教学经验的总结和集体辛勤劳动的成果,继承发扬了国内外传统教材的基本内容和特色,又根据学科的发展,编进了新概念、新技术和新理论成果,期望能为提高本科生植物生理学教学水平发挥应有的作用,以适应本科生教学改革和人才培养的需要。

本教材共分 10 章,绪论由蔡永萍编写,第 4 章由蔡永萍、刘爱荣编写,第 8 章由蔡永萍、尹艺林编写,第 1、2 章由高丽萍编写,第 3、7 章由王荣富编写,第 5、6 章由张玉琼编写,第 9 章由王云生编写,第 10 章由张云华编写。最后由蔡永萍统稿、定稿。

本教材中引用了国内外许多有关论文和教材的资料和图表,在此表示感谢。在教材出版过程中得到安徽农业大学教务处、教材中心和中国农业大学出版社的大力支持和帮助,在此一并表示感谢。

本书的编者们精益求精,力图使本教材成为一本具有特色的植物生理学教材,但由于编者水平有限,时间仓促,书中定有不妥和谬误之处,敬请批评指正。

蔡永萍

2007 年 12 月于安徽农业大学

## 目 录

<b>0 绪论</b> .....	(1)
0.1 植物生理学的定义和研究内容 .....	(1)
0.2 植物生理学的产生和发展 .....	(2)
0.3 植物生理学展望 .....	(3)
0.4 学习植物生理学的要求和方法 .....	(4)
思考题.....	(5)
<b>1 植物水分生理</b> .....	(6)
1.1 水分在生命活动中的作用 .....	(7)
1.1.1 水分子的结构 .....	(7)
1.1.2 水的物理化学性质 .....	(7)
1.1.3 水分在植物生命活动中的作用 .....	(9)
1.2 植物细胞对水分的吸收 .....	(10)
1.2.1 植物细胞的水势 .....	(10)
1.2.2 植物细胞吸水的方式 .....	(12)
1.3 植物根系对水分的吸收 .....	(15)
1.3.1 根系吸水的部位.....	(15)
1.3.2 根系吸水的途径 .....	(15)
1.3.3 根系吸水的方式和驱动力.....	(16)
1.3.4 影响根系吸水的因素 .....	(17)
1.4 植物的蒸腾作用 .....	(19)
1.4.1 蒸腾作用的概念及生理意义.....	(19)
1.4.2 蒸腾作用的度量.....	(19)
1.4.3 蒸腾作用的方式.....	(20)
1.4.4 气孔蒸腾.....	(20)
1.4.5 蒸腾作用的调节 .....	(26)
1.5 土壤—植物—大气连续系统.....	(28)
1.5.1 水分运输的途径.....	(28)
1.5.2 水分沿导管上升的机制 .....	(29)
1.6 合理灌溉的生理基础.....	(30)
1.6.1 作物的需水规律.....	(30)
1.6.2 合理灌溉的指标 .....	(31)
1.6.3 节水灌溉 .....	(31)
思考题 .....	(32)
<b>2 植物的矿质营养</b> .....	(33)
2.1 植物必需的矿质元素 .....	(34)
2.1.1 植物体内的元素 .....	(34)

2.1.2 植物必需的矿质元素	(34)
2.1.3 植物必需元素的生理作用	(37)
2.2 植物细胞对矿质元素的吸收	(42)
2.2.1 跨膜电化学势梯度和膜电位	(42)
2.2.2 植物细胞的离子跨膜运输机制	(42)
2.3 植物根系对矿质元素的吸收及运输	(46)
2.3.1 植物吸收矿质元素的特点	(47)
2.3.2 根系吸收矿质元素的过程	(48)
2.3.3 影响根部吸收矿质元素的条件	(49)
2.4 叶片对矿质元素的吸收	(52)
2.5 矿质元素在植物体内的运输和分配	(53)
2.5.1 矿质元素的运输形式及途径	(53)
2.5.2 矿质元素的循环利用	(53)
2.6 氮素的同化	(53)
2.6.1 硝酸盐的还原	(54)
2.6.2 氨的同化	(55)
2.7 合理施肥的生理学基础	(56)
2.7.1 作物的需肥规律	(57)
2.7.2 合理施肥的指标	(57)
2.7.3 合理施肥的原则	(58)
思考题	(60)
3 植物的光合作用和光合产物运输	(61)
3.1 叶绿体及其色素	(62)
3.1.1 叶绿体的结构	(63)
3.1.2 叶绿体色素	(66)
3.1.3 叶绿素的生物合成及其与环境条件的关系	(70)
3.2 光合作用机理	(72)
3.2.1 原初反应	(73)
3.2.2 电子传递与光合磷酸化	(77)
3.2.3 碳同化	(81)
3.3 光合产物及其运输	(93)
3.3.1 光合作用的产物	(93)
3.3.2 光合产物的运输与分配	(95)
3.4 光合作用的生态生理	(109)
3.4.1 影响光合作用的内部因素	(109)
3.4.2 影响光合作用的外部因素	(110)
3.5 光合作用与作物生产	(120)
3.5.1 光能利用率	(120)
3.5.2 提高作物产量的途径	(121)

思考题	.....	(123)
<b>4 植物的呼吸作用</b>	.....	(125)
4.1 呼吸作用的概念、指标及其生理意义	.....	(125)
4.1.1 呼吸作用的概念	.....	(125)
4.1.2 呼吸作用的指标	.....	(126)
4.1.3 呼吸作用的生理意义	.....	(127)
4.2 高等植物呼吸代谢的多样性	.....	(128)
4.2.1 呼吸代谢途径的多样性	.....	(128)
4.2.2 植物呼吸链电子传递的多样性与氧化磷酸化	.....	(137)
4.2.3 末端氧化系统的多样性	.....	(141)
4.3 呼吸代谢能量的贮存和利用	.....	(144)
4.3.1 呼吸代谢能量的贮存	.....	(144)
4.3.2 呼吸代谢能量的利用	.....	(144)
4.4 呼吸作用的调节与控制	.....	(144)
4.4.1 巴斯德效应和糖酵解的调节	.....	(144)
4.4.2 三羧酸循环的调节	.....	(145)
4.4.3 戊糖磷酸途径的调节	.....	(146)
4.4.4 腺苷酸能荷的调节	.....	(146)
4.5 呼吸代谢与光合作用的关系	.....	(147)
4.6 呼吸作用的影响因素及应用	.....	(148)
4.6.1 影响呼吸速率的因素	.....	(148)
4.6.2 呼吸作用的应用	.....	(151)
思考题	.....	(154)
<b>5 植物细胞信号转导与植物生长物质</b>	.....	(155)
5.1 植物细胞信号转导体系	.....	(156)
5.1.1 环境刺激与胞间信号的种类	.....	(157)
5.1.2 胞间信号传递与受体	.....	(158)
5.1.3 细胞内信号转导	.....	(161)
5.1.4 蛋白质可逆磷酸化	.....	(166)
5.2 生长素类	.....	(167)
5.2.1 生长素的化学结构和种类	.....	(167)
5.2.2 生长素的分布与运输	.....	(169)
5.2.3 生长素的代谢	.....	(170)
5.2.4 生长素的生理效应	.....	(173)
5.2.5 生长素的信号转导途径与作用机理	.....	(174)
5.3 赤霉素类	.....	(177)
5.3.1 赤霉素的种类	.....	(177)
5.3.2 赤霉素的分布与运输	.....	(178)
5.3.3 赤霉素生物合成及其调控	.....	(178)

5.3.4 赤霉素的生理效应 .....	(181)
5.3.5 赤霉素的作用机理 .....	(182)
5.4 细胞分裂素类 .....	(183)
5.4.1 细胞分裂素的化学结构和种类 .....	(183)
5.4.2 细胞分裂素的分布、运输及合成 .....	(184)
5.4.3 细胞分裂素的生理作用和应用 .....	(185)
5.4.4 细胞分裂素的信号转导途径 .....	(187)
5.5 脱落酸 .....	(188)
5.5.1 脱落酸的结构 .....	(188)
5.5.2 ABA 的分布、运输和代谢 .....	(189)
5.5.3 脱落酸的生理作用与应用 .....	(191)
5.5.4 脱落酸的信号转导途径 .....	(192)
5.6 乙烯 .....	(194)
5.6.1 乙烯的分布、生物合成及运输 .....	(194)
5.6.2 乙烯的生理效应和应用 .....	(195)
5.6.3 乙烯的信号转导途径与作用机理 .....	(197)
5.7 植物生长调节物质 .....	(197)
5.7.1 油菜素甾体类 .....	(197)
5.7.2 茉莉酸类 .....	(198)
5.7.3 水杨酸 .....	(199)
5.7.4 多胺 .....	(200)
5.7.5 其他植物生长调节剂 .....	(201)
5.8 植物生长调节剂在农业生产上的应用 .....	(201)
5.8.1 植物激素间的相互关系 .....	(201)
5.8.2 植物生长调节剂在生产上的应用 .....	(204)
思考题 .....	(206)
<b>6 植物的生长生理 .....</b>	<b>(207)</b>
6.1 种子的萌发 .....	(208)
6.1.1 种子萌发时的生理生化变化 .....	(208)
6.1.2 影响种子萌发的外界条件 .....	(210)
6.1.3 种子预处理与种子萌发的调节 .....	(212)
6.2 植物的组织培养及其应用 .....	(212)
6.2.1 组织培养的原理 .....	(213)
6.2.2 植物组织培养的基本要求 .....	(213)
6.2.3 植物组织培养技术的应用 .....	(214)
6.3 植物生长的周期性 .....	(216)
6.3.1 植物的生长曲线和生长大周期 .....	(216)
6.3.2 植物生长的温周期性 .....	(217)
6.3.3 植物生长的季节周期性 .....	(217)

6.4 植物生长的相关性	(217)
6.4.1 地上部分与地下部分的相关性	(218)
6.4.2 主茎与侧枝的相关性	(220)
6.4.3 营养生长与生殖生长的相关性	(223)
6.4.4 植物的极性与再生	(224)
6.5 影响植物生长的环境条件	(225)
6.5.1 温度对植物生长的影响	(225)
6.5.2 水分对植物生长的影响	(226)
6.5.3 光对植物生长的影响	(226)
6.6 植物的运动	(226)
6.6.1 向性运动	(226)
6.6.2 感性运动	(229)
6.6.3 近似昼夜节奏——生理钟	(231)
思考题	(233)
<b>7 植物的光控发育</b>	(234)
7.1 植物的光受体	(235)
7.2 光敏色素	(236)
7.2.1 光敏色素的发现	(236)
7.2.2 光敏色素的分布	(237)
7.2.3 光敏色素的结构与性质	(237)
7.2.4 光敏色素的类型及其基因	(240)
7.2.5 光敏色素的生理作用和反应调节类型	(241)
7.2.6 光敏色素的作用机理	(243)
7.3 隐花色素与向光素	(246)
7.3.1 隐花色素	(247)
7.3.2 向光素	(250)
7.4 紫外光-B 反应	(251)
思考题	(252)
<b>8 植物的生殖生理</b>	(253)
8.1 幼年期与花熟状态	(254)
8.1.1 幼年期的特征	(254)
8.1.2 提早成熟的措施	(255)
8.2 春化作用	(255)
8.2.1 春化作用的概念及植物对低温反应的类型	(255)
8.2.2 春化作用的时期、部位和刺激传导	(257)
8.2.3 春化作用的条件	(258)
8.2.4 春化作用的生理生化变化及分子机制	(259)
8.3 光周期	(261)
8.3.1 光周期现象的发现	(261)

8.3.2 光周期的反应类型 .....	(262)
8.3.3 临界日长和临界暗期 .....	(262)
8.3.4 光周期诱导 .....	(264)
8.3.5 光周期刺激的感受和传导 .....	(265)
8.3.6 光对暗期中断 .....	(266)
8.3.7 开花化学刺激物 .....	(267)
8.3.8 春化和光周期理论在生产实际中的应用 .....	(268)
8.4 成花启动和花器官形成生理 .....	(270)
8.4.1 成花诱导的多因子途径 .....	(271)
8.4.2 光受体与成花诱导 .....	(272)
8.4.3 花形态发生中的同源异形基因——从 ABC 模型到 ABCDE 模型 .....	(273)
8.4.4 花器官生长发育所需的条件 .....	(274)
8.4.5 植物性别的分化 .....	(275)
8.5 受精生理 .....	(276)
8.5.1 花粉和柱头的生活力 .....	(276)
8.5.2 花粉萌发和花粉管伸长 .....	(277)
8.5.3 受精过程中雌蕊的生理生化变化 .....	(279)
8.5.4 花粉和柱头的相互识别和自交不亲和 .....	(280)
思考题 .....	(284)
<b>9 植物的成熟和衰老生理 .....</b>	<b>(285)</b>
9.1 种子和果实的发育与成熟 .....	(286)
9.1.1 种子的发育及其基因表达 .....	(286)
9.1.2 种子成熟时的生理生化变化 .....	(287)
9.1.3 果实的生长 .....	(289)
9.1.4 果实成熟时的生理生化变化 .....	(290)
9.2 植物的休眠 .....	(293)
9.2.1 种子休眠的原因和破除 .....	(293)
9.2.2 种子和延存器官休眠的调节 .....	(294)
9.3 植物的衰老 .....	(294)
9.3.1 植物衰老的类型与意义 .....	(294)
9.3.2 植物衰老时的生理生化变化 .....	(295)
9.3.3 植物衰老的机制 .....	(296)
9.3.4 衰老过程中的基因表达和调控 .....	(298)
9.3.5 环境条件对植物衰老的影响 .....	(299)
9.4 植物器官的脱落 .....	(300)
9.4.1 器官脱落的概念与类型 .....	(300)
9.4.2 器官脱落的机理 .....	(300)
9.4.3 环境条件对脱落的影响 .....	(303)
思考题 .....	(303)

<b>10 植物的逆境生理</b>	(304)
10.1 抗逆生理通论	(305)
10.1.1 逆境的定义和种类	(305)
10.1.2 逆境对植物的伤害	(305)
10.1.3 植物对逆境的适应和交叉适应	(306)
10.1.4 植物抗逆性的获得和信号转导	(307)
10.2 寒害生理与植物的抗寒性	(308)
10.2.1 冷害和植物抗冷性	(308)
10.2.2 冻害和植物抗冻性	(310)
10.2.3 植物对低温的适应性及信号转导	(312)
10.3 旱害生理与植物的抗旱性	(313)
10.3.1 旱害的概念和类型	(313)
10.3.2 抗旱植物类型和特征	(314)
10.3.3 干旱对植物的伤害	(314)
10.3.4 植物干旱诱导蛋白	(317)
10.3.5 提高植物抗旱性的途径	(317)
10.4 热害生理与植物的抗热性	(318)
10.4.1 热害	(318)
10.4.2 高温对植物的危害	(318)
10.4.3 植物的抗热性	(319)
10.5 涝害生理与植物的抗涝性	(319)
10.5.1 涝害	(319)
10.5.2 涝害对植物的危害	(319)
10.5.3 植物的抗涝性	(320)
10.6 盐害生理与植物的抗盐性	(321)
10.6.1 盐害	(321)
10.6.2 盐害对植物的危害	(322)
10.6.3 植物的抗盐性	(322)
10.7 病害生理与植物的抗病性	(323)
10.7.1 病害	(323)
10.7.2 病害对植物的危害	(324)
10.7.3 植物的抗病性	(324)
10.8 虫害生理与植物的抗虫性	(325)
10.8.1 虫害和抗虫性概念	(325)
10.8.2 植物的抗虫性机理	(326)
10.8.3 提高植物抗虫性的途径	(326)
10.9 环境污染物对植物的伤害和植物的抗性	(327)
10.9.1 大气污染对植物的伤害	(327)

10.9.2 水体污染对植物的伤害.....	(329)
10.9.3 土壤污染对植物的伤害.....	(329)
10.9.4 提高植物抗污染能力与环境保护.....	(330)
思考题.....	(331)
<b>英汉名词对照.....</b>	(332)
<b>参考文献.....</b>	(352)

本章主要讨论水体和土壤污染对植物的影响。水体污染对植物的影响主要表现在水体富营养化、酸雨、重金属、有机物、石油等对植物的影响上。土壤污染对植物的影响主要表现在土壤酸化、盐渍化、重金属、有机物、放射性物质等对植物的影响上。提高植物抗污染能力与环境保护是本章的一个重要组成部分。

本章首先简要介绍了水体和土壤污染对植物的影响，然后重点讨论了水体和土壤中主要污染物对植物的影响，最后提出了提高植物抗污染能力与环境保护的途径。

本章的主要内容包括：

- 水体污染对植物的影响：主要讨论了水体富营养化、酸雨、重金属、有机物、石油等对植物的影响。
- 土壤污染对植物的影响：主要讨论了土壤酸化、盐渍化、重金属、有机物、放射性物质等对植物的影响。
- 提高植物抗污染能力与环境保护：提出了提高植物抗污染能力与环境保护的途径。

本章的参考文献部分列出了与本章内容相关的文献，供读者进一步阅读。

## 0

# 绪论

**本章提要:**植物生理学是研究植物生命活动规律的科学。其研究对象主要是高等绿色植物。主要内容是物质代谢与能量代谢、信息传递和信号转导、植物生长发育与形态建成过程,还有植物逆境生理等4个方面。

植物生理学的发展起源于农业生产活动,大致分为孕育阶段、诞生与成长阶段、发展与壮大阶段等3个时期。近年来,植物生理学向微观和宏观两方面迅速发展,有以下4大特点:①研究层次越来越广;②学科之间相互渗透;③理论联系实际;④研究手段现代化。学习植物生理学,要有正确的观点和学习方法。

## 0.1 植物生理学的定义和研究内容

**植物生理学**(plant physiology)是研究植物生命活动规律的科学。植物生理学主要任务是研究自养植物生命活动规律,揭示其生命现象本质;同时研究与外界环境相互关系,并为生产实际服务。

植物生理学的研究对象,广义地说是各类植物,包括低等植物和高等植物。狭义地说,就是高等绿色植物。

植物的生命活动就是植物的生长发育过程,包括从胚胎形成开始,一直到衰老死亡的整个生命周期全过程。植物的生长发育是植物进行物质代谢、能量代谢、信息传递和形态建成的结果,也就是说植物生命活动是物质代谢、能量代谢、信息传递和形态建成的综合反应,这也是植物生理学研究的基本内容。因此,植物生理学的主要内容有以下4个方面:

(1) **物质代谢和能量代谢** 代谢(metabolism)是指维持生命活动过程中各种化学变化的总称。从性质上分为物质代谢和能量代谢,从方向上分为同化作用和异化作用。植物的物质代谢包括5个方面:水分代谢,矿质营养,呼吸作用,光合作用,有机物(糖、蛋白质、脂肪、核酸和激素等)的转化、运输与分配等方面;植物的能量来自光能,通过光合作用转化为贮存能量,通过呼吸作用释放能量。因此,能量代谢包括光合作用和呼吸作用。各种代谢活动相互联系又相互制约,构成统一的整体。代谢作用是生命的基础,代谢一旦停止,生命也就不复存在。绿色植物代谢活动的一个最大特点是自养性(autotrophism),能进行光合作用,这是植物代谢生理研究的重点领域。

(2) **信息传递和信号转导** 植物虽不像动物那样具有发达的神经系统,但其生活在复杂多变的环境中,必须对环境的变化做出响应(感知),使其生长发育适应环境的变化,形成固有的生命周期。这些响应都是从接受环境的物理或化学信号刺激开始的,植物“感知”环境信息的部位与发生反应部位可能是不同的,由信号“感知”器官将这种刺激传递到反应部位的过程,即信息传递(message transportation)。信号转导(signal transduction)主要指在细胞水平上偶联

细胞内外信号刺激,引起特定生理效应的一系列分子反应机制。信息传递是指物理或化学信号在器官或组织水平的传递。信号转导主要指细胞水平的传递。

植物的生长发育就是遗传信息表达的结果。遗传信息的传递有两个方面,一是遗传信息从亲代向子代的传递。从母细胞向子细胞的传递。这种传递通过DNA复制实现的;二是遗传信息的表达,或基因表达,这种遗传信息的表达是通过信息的转录和翻译完成的,也就是通过mRNA和蛋白质合成来完成的。

植物的生长发育最终受控于遗传信息,但遗传信息的表达受环境因子的调节。一方面环境因子通过信号转导直接调节基因的表达过程,作用位点可能是在转录水平或翻译水平上。另一方面是间接影响,环境因子影响代谢,就是影响植物的物质和能量水平,由于基因表达过程需要物质和能量,所以,代谢变化将影响基因表达,也就影响生长发育。

植物生理学主要研究植物遗传信息的表达以及环境因子对遗传信息表达的调节。在植物生理学教学中,与之有关的内容主要集中在植物细胞信号传导与植物生长物质一章。其他内容分布在各个章节中。

**(3) 生长发育和形态建成** 生长发育(growth and development)是植物生命活动的外在表现,一是由于细胞数目的增加、细胞体积的扩大而导致的植物体积和质量的增加;另一方面是由于新器官的不断出现带来的一系列的外部形态变化,即形态建成。形态建成(morphogenesis)是指植物在物质代谢和能量代谢的基础上发生的植物体大小、形成结构方面的变化,具体表现为种子萌发,根、茎、叶的生长,开花、结实、衰老、死亡等过程。植物生理学不仅要研究植物形态结构变化的规律,而且更要研究这种变化的内在机制。包括植物生长生理、生殖生理、成熟和衰老生理。

**(4) 逆境生理** 植物生理学还要研究在逆境条件下的植物生命活动规律,在冷冻、干旱、水涝、盐碱、污染、病虫害等不利环境,植物生命活动规律及调控机理,即逆境生理。

本教材就是按以上顺序介绍植物生理学的主要内容。

## 0.2 植物生理学的产生和发展

植物生理学作为一门独立完整的学科。在科学的植物生理学诞生之前,经历了漫长的奠基历程。在西欧有许多古代植物生理学知识的记载,我国周肇基先生在《中国植物生理学史》一书中有系统的论述。植物生理学的产生和发展可分为以下3个阶段:

**(1) 植物生理学的孕育阶段(16~17世纪)** 荷兰的van Helmont(1577—1644)是最早进行植物生理学实验的学者,他为了解植物长大的物质来源,进行了柳枝盆栽称重实验。其后,英国的S. Hales(1672—1761)研究植物蒸腾,从理论上探索水分吸收与运转。英国的J. Priestley(1733—1804)发现老鼠与绿色植物一起放进钟罩内不死。荷兰的J. Ingenhousz(1730—1799)初步建立起空气营养的概念。

**(2) 植物生理学诞生与成长阶段(18~19世纪)** 法国的G. Boussingault(1802—1899)建立沙培实验法,并开始以植物为对象进行研究。19世纪40年代,德国化学家J. von Liebig(1803—1873)发表《化学在农学和生理学上的应用》,奠定了化学施肥的基础,是化学肥料理论的创始人。到19世纪末,德国植物生理学家J. Sachs的《植物生理学讲义》(1882)和他的学生W. Pfeffer的3卷本的专著《植物生理学》(1904)的问世,标志着植物生理学独立成为一门新

兴的学科。J. Sach 和 W. Pfeffer 被称为植物生理学的两大先驱。

**(3) 植物生理学发展与壮大阶段(20世纪至现今)** 20世纪是科学技术突飞猛进的世纪，随着物理学和化学的理论成果取得和实验技术的发展，植物生理学的各个领域在这个时期都有突破性发展。如，植物光周期现象和光敏色素的发现；5大类植物激素的确定；水势概念的提出；光合作用的光反应、暗反应、碳同化( $C_3$ 、 $C_4$ 、CAM)和光呼吸途径的发现，光合膜上功能色素蛋白复合体的立体结构的研究；植物细胞全能性概念的提出，成功地通过植物组织培养技术形成完整的植株。钙和钙调素等的深入研究，了解细胞内功能的调节机理等。其中，Deisenhofer 阐明细菌光合作用中心的结构，获 1988 年诺贝尔奖；Calvin 等发现碳循环，获 1962 年诺贝尔奖；P. Agre 和 MacKinnon 在钾通道蛋白结构和机理研究上取得重要成绩，共享 2003 年的诺贝尔化学奖等。

**(4) 中国植物生理学的发展** 我国比较系统的实验性植物生理学是 20 世纪初开始，钱崇澍(1883—1965)是我国植物生理的启业人，1917 年在国际刊物上公开发表了“钡，锶及铈对水绵的特殊作用”论文，并在各大学讲授植物生理学。20 世纪 30 年代，钱崇澍、李继侗(1892—1961)、罗宗洛(1899—1978)、汤佩松(1903—2001)等先后留学回国，在南开大学、清华大学、中央大学等开设了植物生理学课程、建立植物生理实验室，为中国植物生理学的发展奠定了基础。1949 年以后，植物生理的研究和教学工作发展较快，出现了一批研究成果。如，殷宏章等的作物群体生理研究，沈允钢等证明了光合磷酸化中高能态存在的研究；汤佩松等提出呼吸代谢多条途径，娄成后等细胞原生质的胞间运转的研究等。这些研究工作都是在国际上较早发现或提出的。还有花药和花粉培养、单倍体育种等方面成绩显著。

我国植物生理学的发展由于历史原因，起步较晚，文化大革命期间停顿了 20 多年，相对西方国家有一定的差距，但改革开放后，随着我国科研水平的提高，植物生理学的研究不断壮大，有些工作在国际植物生理学领域中已经占有一席之地。如，光合膜、色素蛋白和有关电子载体蛋白复合物结构与功能的研究；作物群体生理和高光效育种；水稻及拟南芥的突变群体构建，水稻分蘖控制基因的克隆及水稻分蘖控制分子机理的研究；春化过程特异蛋白的鉴定和春化相关的 cDNA 克隆；植物—昆虫相互作用，植物—微生物相互作用，共生固氮，植物和昆虫抗逆及对环境的适应机制，植物遗传转化技术、优质高抗农作物基因工程和植物生物反应器的研究等。

### 0.3 植物生理学展望

近二三十年，植物生理学的研究内容向微观和宏观两方面迅速发展。有以下 4 大特点：

**(1) 研究层次越来越广** 随着生命科学特别是分子生物学的快速发展而拓宽和深入。对植物生命活动本质的认识已经从整体、器官、细胞水平深入到分子水平，从生命活动的描述，组成成分分析深入到动态机理和调控过程的认识。在分子水平(基因表达与调控)上探讨植物生命活动的规律，使植物生理学研究领域更广阔，机制分析更深入。例如，在 20 世纪 30~80 年代，一般在器官、组织和细胞水平上研究矿质元素的吸收及其生理功能，但 80 年代后，人们逐步从膜转运蛋白(离子泵、载体和离子通道)基因的克隆、表达调控及其分子结构与功能等分子水平上研究矿质元素的吸收及其生理功能机理。在宏观领域，植物生理学与环境科学、生态学等紧密结合，转向从生物圈及群体的角度进行综合研究，并对各种外界环境因子与植物生命活动的相互响应进行更深入的研究。

由于植物生理学与分子生物学的发展紧密联系,有关这方面的论文迅速增多,作为权威性的国际植物生理学评论刊物《植物生理学年评》(Annual Review of Plant Physiology)从1988年起改为《植物生理与分子生物学年评》(Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology);但后来,由于生态学、环境学和其他相关学科与植物生理学的联系日益密切,靠期刊名称不能反映植物生理的变化,2002年,期刊又不得不改回原名称《植物生理学年评》。

**(2) 学科之间相互渗透** 随着科学的发展,学科之间相互渗透、相互借鉴。从学科间相互关系上看,植物生理学正是基因水平和性状表达之间的“桥梁”,如,随着拟南芥和水稻基因组测序工作的完成,已开始了植物功能基因组学(plant functional genomics)、植物蛋白组学(plant proteomics)和植物代谢组学(plant metabolomics)等的研究。在宏观领域,植物生理学的研究还与生态学及环境科学相结合,形成了一些新的边缘学科,如植物生理生态学(physiological plant ecology)、植物环境生理学(environmental plant physiology)、植物群体生理学、植物生长发育的数学模拟等,主要研究植物的生长发育和生理特性对各种环境条件的响应;因此,近年来出现了植物分子生理学(plant molecular physiology)和植物生态生理学(plant ecophysiology)等提法。

**(3) 理论联系实际** 植物生理学是合理农业的基础。植物生理学的研究技术和成果为解决农业生产中的重大问题提供理论基础。如,植物生理学与适应农业方面,出现了作物产量生理学、光合作用与作物高产、植物逆境生理学、环境生理学等领域;植物生理学与育种学相结合——作物生理育种,有高产育种、抗病育种、品质育种、作物杂种优势等方向。还有植物生理学与设施农业,即设施栽培中的植物生理问题;植物生理学与分子农业,如抗除草剂基因工程、抗虫基因工程、抗病基因工程、改善作物品质的基因工程等。还有,植物在宇宙失重条件下的生理生化变化都是21世纪的重大研究课题。

**(4) 研究手段现代化** 由于实验技术的发展,仪器设备越来越精密和自动化,如同位素技术、电子显微镜技术、X射线衍射技术、超离心技术、色层分析技术、电泳技术以及近年来发展起来的计算机图像处理技术、激光共聚焦显微镜技术、膜片钳技术等,为植物生理的研究提供了极大的方便。在农田群体、植物群落和整个生态系统中植物个体间的相互关系,以及这种关系如何影响群体和群落的发展等这类研究,已越来越多地运用数学方法和计算机手段,直至与遥感技术相结合,来分析作物群体发展的趋势、预测产量、预报生态系统的发展动态等。

## 0.4 学习植物生理学的要求和方法

学习植物生理学的意义,不只是为了了解植物生命活动的规律,更重要的在于为植物生产实践服务。学好植物生理学,必须要有正确的观点和学习方法。

**(1) 注重与相关课程的联系** 对于生物学科而言,植物生理学既是一门基础课,也是一门专业课,植物生理学是进一步学习生态学、细胞工程学、天然产物开发与利用、生物物理学等的基础。对于农学类专业,它是一门专业基础课,是进一步学习栽培学、遗传育种学、农业化学、病理学、种子学、农产品贮藏与加工等课程的基础。植物生理学是植物学的分支,因此,学好植物生理学需要其他植物学的知识,主要需要形态解剖学知识;此外,学习植物生理学也需要无机化学、有机化学、生物化学、生物物理学、细胞生物学、分子生物学等学科的基础知识。

**(2) 掌握植物生理学的基本概念及相关机理,了解本学科的最新发展** 随着生命科学特别