

药用植物 生理生态学

阮晓 王强 颜启传 编著



科学出版社
www.sciencep.com

Q949.95
R896

药用植物生理生态学

阮 晓 王 强 颜启传 编著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书内容可分为两个部分,第一部分(第一章~第七章)系统介绍了植物生长发育、光合作用、呼吸作用,营养物质的运输、分配和积累,以及植物对矿质营养利用过程的生理生态与调控的内容;第二部分(第八章~第十七章)介绍了在特殊生境中水生植物生理生态、植物对逆境生理适应过程、植物化感作用、植物细胞悬浮培养过程,以及高山草甸、荒漠生境、低山丘陵、热带和亚热带、湿地和海洋药用植物的生长发育过程、次生代谢物积累与对环境变化适应之间关系的内容。全书内容丰富、实用,涵盖了药用植物生理生态学的基本理论和最新研究进展。

本书可为中医药研究机构和高等院校从事植物药化学、药用植物生理学、植物生态学和资源植物学科研与教学工作的人员提供参考,也可作为生物和制药专业学生的教材。

图书在版编目(CIP)数据

药用植物生理生态学/阮晓,王强,颜启传编著. —北京:科学出版社, 2010.4

ISBN 978-7-03-026905-8

I. ①药… II. ①阮…②王…③颜… III. ①药用植物学:植物生理学
②药用植物学:植物生态学 IV. ①Q949.95

中国版本图书馆CIP数据核字(2010)第036756号

责任编辑:李悦刘晶/责任校对:林青梅

责任印制:钱玉芬/封面设计:鑫联中开

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>

新蕾印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2010年4月第一版 开本:787×1092 1/16

2010年4月第一次印刷 印张:30 3/4

印数:1—1 500 字数:713 000

定价:86.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

植物生理生态学是植物生理学和植物生态学交叉形成的一门新兴学科，它是两门学科紧密结合的体现，试图阐明植物基本生命过程及其与环境互相作用的内在机制。药用植物生理生态学在研究和阐明药用植物基本生命过程与生态环境互作的基础上，重点探讨药用植物特定次生代谢产物及代谢过程与特定生态环境的互作关系，为生产优质、高产的特定药物成分提供理论基础。

全世界和我国的药学科学家已在药用植物生理生态和生物技术方面取得许多研究成果，特别在药用植物组织培养、快繁愈伤组织诱导、细胞培养，以及促进次生代谢物合成的添加诱导子、前体饲喂、两相法、两步法、培养基条件和环境调控、克隆调节药物有效成分合成的基因工程等多方面已取得很大进展。这许多进展的取得依赖于深刻理解和掌握药用植物生理生态学的基本理论，以及现代生物技术方法与天然药物生产实践的紧密结合。目前国内尚未见到关于药用植物生理生态学的正式出版专著，仅有零散研究和某方面的论文集，希望本书的出版能起到“抛砖引玉”的作用，引起广大从事药用植物生理生态研究的科学家重视，致力于这方面的深入研究。如能发现药用植物特定药物成分合成代谢生理生化途径及其环境影响因素，更进一步同基因工程结合，克隆出控制特定药物成分合成的基因并导入药用植物，配合最佳环境，便可高产和优质生产药物成分，为我国现代化制药工业服务。

本书内容包括绪论，植物生长发育生理生态及其调控，植物光合作用的生理生态，植物呼吸作用的生理生态，植物的水分生理生态，植物矿质营养生理生态，植物营养物质的运输、分配和积累，水生植物的特殊生理生态，植物对逆境的生理适应与伤害，植物化感作用的生理生化基础和生态意义，药用植物细胞悬浮培养生理和促进愈伤组织生长及药物合成环境的调控，以及高山草甸、荒漠、低山丘陵、热带和亚热带、湿地、海洋等生境的代表性药用植物生理生态共 17 章，比较系统地阐明了药用植物生理生态学的基本理论和最新研究进展。全书内容丰富、翔实、新颖，概括了最新的药用植物生理生态学知识，可作为生物和制药专业本科、研究生教材和从事药用植物学研究人员参考书。

本书的出版得到浙江大学宁波理工学院的资助和许多朋友的热情帮助，同时本书在写作过程中收集和吸取了国内外有关专家编著的专著和论文内容，谨此表示衷心感谢。

作 者

2009 年 10 月

目 录

前言

| | |
|---------------------------------|-----|
| 第一章 绪论 | 1 |
| 第一节 植物生理生态学的含义..... | 1 |
| 第二节 植物生理生态学的起源与发展..... | 1 |
| 第三节 药用植物生理生态学的研究方向..... | 4 |
| 第四节 植物药用基因工程的研究进展..... | 5 |
| 参考文献..... | 6 |
| 第二章 植物生长发育生理生态及其调控 | 7 |
| 第一节 种子萌发的生理生态和促进方法..... | 7 |
| 第二节 植物生长的周期性..... | 14 |
| 第三节 植物生长的相关性..... | 15 |
| 第四节 外界生态条件对植物生长的影响..... | 18 |
| 第五节 光形态建成与光受体..... | 19 |
| 第六节 植物的运动特性..... | 24 |
| 第七节 植物生殖的生理生态和调控..... | 28 |
| 第八节 植物的成熟和休眠以及衰老生理生态..... | 47 |
| 第九节 植物衰老生理和调控..... | 54 |
| 第十节 器官脱落生理..... | 59 |
| 参考文献..... | 61 |
| 第三章 植物光合作用的生理生态 | 63 |
| 第一节 植物光合作用的概念和意义..... | 63 |
| 第二节 光合色素..... | 63 |
| 第三节 光合作用的机制..... | 67 |
| 第四节 光呼吸..... | 79 |
| 第五节 影响光合作用的因素..... | 80 |
| 第六节 植物群体光合作用与光合生产力..... | 88 |
| 参考文献..... | 93 |
| 第四章 植物呼吸作用的生理生态 | 94 |
| 第一节 呼吸作用的概念及其生理意义..... | 94 |
| 第二节 呼吸代谢途径的多样性..... | 95 |
| 第三节 电子传递与氧化磷酸化..... | 101 |
| 第四节 呼吸代谢能量的贮存和利用..... | 108 |
| 第五节 呼吸代谢与物质代谢的关系..... | 109 |
| 第六节 呼吸作用的调节..... | 113 |

| | | |
|------------|-------------------------------|------------|
| 第七节 | 呼吸作用的指标及影响因素 | 114 |
| 第八节 | 呼吸作用与农业生产 | 117 |
| 参考文献 | | 121 |
| 第五章 | 植物的水分生理生态 | 122 |
| 第一节 | 水在植物生命活动中的作用 | 122 |
| 第二节 | 化学势、水势 | 123 |
| 第三节 | 植物细胞对水分的吸收 | 125 |
| 第四节 | 水分的跨膜运输 | 127 |
| 第五节 | 土壤中的水分与土壤水势 | 128 |
| 第六节 | 植物根系对水分的吸收 | 130 |
| 第七节 | 蒸腾作用 | 133 |
| 第八节 | 合理灌溉的生理基础与意义 | 140 |
| 参考文献 | | 143 |
| 第六章 | 植物矿质营养生理生态 | 144 |
| 第一节 | 植物必需的矿质元素及其生理作用 | 144 |
| 第二节 | 有益元素与稀土元素 | 147 |
| 第三节 | 植物细胞对矿质元素的吸收 | 148 |
| 第四节 | 植物根系对矿质元素的吸收 | 152 |
| 第五节 | 叶片营养吸收 | 157 |
| 第六节 | 矿质元素在植物体内的运输与分配 | 158 |
| 第七节 | 植物对氮、硫、磷的同化 | 159 |
| 第八节 | 药用植物吸收矿质元素的特点和有效药物积累的关系 | 164 |
| 第九节 | 重金属及其对植物生长发育和代谢的影响 | 167 |
| 第十节 | 合理施肥的生理基础 | 168 |
| 参考文献 | | 171 |
| 第七章 | 植物营养物质的运输、分配和积累 | 173 |
| 第一节 | 同化物运输的途径 | 173 |
| 第二节 | 同化物运输的形式、方向与速率 | 174 |
| 第三节 | 同化物在源端的装载和在库端的卸出 | 175 |
| 第四节 | 同化物在韧皮部运输的机制 | 177 |
| 第五节 | 同化物的分配 | 178 |
| 第六节 | 同化物的分配与产量的关系 | 180 |
| 第七节 | 同化物运输与分配的调控 | 181 |
| 第八节 | 药用植物有效成分累积和运输的特点 | 184 |
| 参考文献 | | 186 |
| 第八章 | 水生植物的特殊生理生态 | 188 |
| 第一节 | 水生植物生态型分类 | 188 |
| 第二节 | 水生植物对水环境适应的生理特性和形态特征 | 190 |
| 第三节 | 水生植物获得光合碳源的特殊生理机制 | 193 |

| | | |
|-------------|---|------------|
| 第四节 | 水生植物的气体交换与输导代谢生理 | 200 |
| 第五节 | 水生植物净化污染水体的生理机制和净化修复技术 | 205 |
| 第六节 | 污染水质里有害污染物对水生植物生理和生长的影响 | 215 |
| 参考文献 | | 221 |
| 第九章 | 植物对逆境的生理适应与伤害 | 222 |
| 第一节 | 植物对逆境生理适应与伤害的概论 | 222 |
| 第二节 | 植物抗逆分子机制和激素调节的研究进展 | 230 |
| 第三节 | 植物寒害生理和抗寒性 | 242 |
| 第四节 | 植物热害生理与抗热性 | 248 |
| 第五节 | 植物旱害生理与抗旱性 | 252 |
| 第六节 | 植物涝害生理与抗涝性 | 257 |
| 第七节 | 植物盐害生理与抗盐性 | 260 |
| 第八节 | 植物病害生理与抗病性 | 264 |
| 第九节 | 植物抗虫生理与抗虫性 | 267 |
| 第十节 | 植物环境污染伤害生理与抗性 | 268 |
| 第十一节 | 太阳紫外线-B 辐射对陆生高等植物的影响 | 273 |
| 参考文献 | | 281 |
| 第十章 | 植物化感作用的生理生化基础和生态意义 | 283 |
| 第一节 | 植物化感作用的概念和类型 | 283 |
| 第二节 | 化感植物根际生物学特性研究进展 | 288 |
| 第三节 | 植物与微生物间的化感作用 | 294 |
| 第四节 | 植物间的化感作用(化感和自毒) | 306 |
| 第五节 | 植物与食草生物之间的化感作用 | 319 |
| 第六节 | 外来入侵植物的化感作用及其应用前景 | 330 |
| 参考文献 | | 338 |
| 第十一章 | 药用植物细胞悬浮培养生理和促进愈伤组织生长及药物合成环境的调控 | 340 |
| 第一节 | 药用植物细胞悬浮培养的概念和应用进展 | 340 |
| 第二节 | 药用植物组织和细胞培养的历史发展 | 341 |
| 第三节 | 药用植物组织和细胞培养的一般过程 | 342 |
| 第四节 | 生物反应器细胞培养 | 344 |
| 第五节 | 植物药用成分合成的环境调控的生理代谢基础 | 347 |
| 第六节 | 促进植物细胞培养生产次生代谢物的几种途径 | 352 |
| 参考文献 | | 354 |
| 第十二章 | 高山草甸药用植物生理生态 | 355 |
| 第一节 | 人参植物的生理生态 | 355 |
| 第二节 | 红景天属植物生理生态 | 364 |
| 第三节 | 藏红花植物的生理生态 | 369 |
| 第四节 | 雪莲植物的生理生态 | 375 |

| | |
|-----------------------------------|------------|
| 参考文献 | 381 |
| 第十三章 荒漠生境药用植物的生理生态 | 383 |
| 第一节 甘草植物的生理生态 | 383 |
| 第二节 寄生药用植物肉苁蓉的生理生态 | 387 |
| 参考文献 | 394 |
| 第十四章 低山丘陵药用植物生理生态 | 396 |
| 第一节 银杏植物的生理生态 | 396 |
| 第二节 黄花蒿植物的生理生态 | 407 |
| 第三节 益母草植物的生理生态 | 414 |
| 参考文献 | 419 |
| 第十五章 热带和亚热带药用植物的生理生态 | 420 |
| 第一节 三七植物的生理生态 | 420 |
| 第二节 芦荟植物的生理生态 | 425 |
| 第三节 枇杷植物的生理生态 | 429 |
| 参考文献 | 434 |
| 第十六章 湿地药用植物的生理生态 | 436 |
| 第一节 菖蒲药用植物的生理生态 | 436 |
| 第二节 泽泻植物生理生态 | 442 |
| 参考文献 | 445 |
| 第十七章 海洋药用藻类的生理生态 | 446 |
| 第一节 药用海藻海带的生理生态 | 446 |
| 第二节 药用海藻紫菜的生理生态 | 450 |
| 第三节 药用海藻羊栖菜的生理生态 | 457 |
| 第四节 药用海藻石莼的生理生态 | 461 |
| 第五节 海藻组织培养条件和技术 | 465 |
| 第六节 海藻细胞分离和培养技术 | 476 |
| 参考文献 | 480 |

第一章 绪 论

第一节 植物生理生态学的含义

植物生理学 (plant physiology) 是研究并阐明植物生命活力规律及与生态环境相互作用和人为调控的科学。主要任务是揭示自养高等绿色植物生长、发育、开花、结果、成熟、休眠、衰老等生命现象本质及其与环境的相互关系, 是植物生产和环境调控的基础科学。

植物生态学 (plant ecology) 是研究并阐明植物与环境相互作用及其适应能力和方式的科学。特别是在当今全球范围气候变暖, 大气、土壤和水源污染日益加剧导致生态环境不断恶化的大背景下, 研究植物的逆境适应能力, 探讨植物抗逆境能力如耐寒、抗旱、节水、耐盐碱等植物生理特性就特别有意义。

植物生理生态学 (plant physiological ecology) 是一门植物生理学和植物生态学交叉形成的新兴学科, 它是两者紧密结合共同阐明植物基本生命过程及其与环境互相作用的科学。这种紧密结合更易于真实反映植物的生命现象主体与客观环境的相互关系。

药用植物生理生态学 (medical plant physiological ecology) 是在研究和阐明药用植物基本生命规律与生态环境的基础上, 重点探讨药用植物特定药物合成代谢过程及其与特定生态环境互相作用的关系, 旨在为生产优质、高产的特定药物成分提供理论基础。

第二节 植物生理生态学的起源与发展

一、概述

植物生理生态学起源于植物生态学, 它成为一门成熟的学科也只有几十年的历史。最初, 植物生理生态学关注的内容是生态学的思想, 即“植物与环境”系统的基本过程、作用功能和机理。德国植物生态学家辛泊尔 (1856~1901) 在 1898 年发表的经典著作《基于生理学的植物地理学》一书中就强调了植物生理生态学研究的必要性。植物生理生态学的起源与发展共经历了 5 个阶段。

(一) 思辨方法和准实验方法阶段 (1750 年以前)

在古代社会生产力低下的条件下, 人们只能依靠感官进行表面观察, 获得不充分的事实, 进行简单的逻辑推理及非逻辑构思, 得出一些带有猜测性的、笼统的结论。我国有大量关于动植物与土壤关系的精彩记载, 多是从自然界认知的一些基本的规律, 包括生命的起源与演化。

在植物生理生态学的最初阶段, 西方的科学家开始注意到植物与环境的关系。波伊耳 (Boyle) 最早提出了元素、化合物和土壤盐分的概念; 17 世纪初, 布鲁塞尔的医生

范·赫尔蒙 (van Helmont) 设计了著名的柳树实验, 试图寻找光合作用的物质来源; Woodward (1699) 利用液体培养技术栽培植物, 找出了植物生长需要的一些营养物质; Hales 指出了空气是植物体的组成部分, 认识到了光合作用主要物质的来源问题。18 世纪初, 一批科学家补充了范·赫尔蒙等的实验, 从而完善了对光合作用的认识 (蒋高明, 2004)。

(二) 观察描述方法阶段 (1750~1900 年)

在生态学的初创时期, 生态学研究基本上停留在描述阶段, 而生理学研究则大部分局限于实验室内, 植物生理生态学仍未从其双亲学科中脱离出来。在植物生理学方面, 1862 年利比希提出了著名的最小因子定律; 在植物生态学方面, 1866 年海克尔提出了生态学的概念。其后, Pfeffer 等众多学者在植物与环境观察与描述的基础上, 出版了第一部《植物生理学》, 内容涉及植物的光合作用、呼吸作用、同化物质分配、水分关系、矿质营养、氮同化、植物与环境关系等, 书中的有些观点影响至今。值得一提的是, 哈伯兰特、辛泊尔、瓦尔明等分别从植物解剖学、植物地理学和植物生态学的角度出发, 提出了植物对环境具有适应性, 并结合各自的研究提出了一系列重要的猜测和假说, 这些成果的获得在很大程度上得益于他们善于观察。因此, 观察是植物生理生态学研究的一种重要方法。但相对于后来的实验方法而言, 观察方法存在很多缺点和局限性: ①只能得到事物的某些表面现象, 而这些现象往往时过境迁, 不能自发重现, 限制了进一步的深入研究; ②只能得到事物综合的表面现象, 无法了解内部原因。

生命现象是自然界最复杂的运动形式, 生态学过程尤其复杂, 仅仅运用观察方法不能解决深入的问题, 必须采用实验方法。

(三) 实验方法阶段 (1900~1950 年)

实验方法是利用仪器或控制设施有意识地控制自然过程条件, 模拟自然现象。利用环境控制技术, 在研究某种因子对植物的影响时, 控制其他环境条件尽量不发生改变, 这样就避开了干扰因素, 突出了主要因素, 可在特定条件下探索客观规律。实验方法与观察方法的不同在于: ①改变单个因素, 保持其他因素不变, 从而判断各个因素的作用, 使研究对象以纯粹的、更便于观察和分析的形态表现出来, 如利比希在研究影响植物生长的营养元素中, 就是采取上述“避轻就重”的做法, 其对实验生物学影响很大; ②实验结果能够反复再现, 重复研究。

作为植物生理学与植物生态学的交叉学科, 植物生理生态学也是植物生态学中实验内容最强的分支学科。这些工作早在 20 世纪初就已开始, 如 Clements 研究了植物叶片能量的平衡; Blackman 根据他的实验提出了限制光合生产的一些基本因子, 指出光合作用受到数种因子影响时, 其受限制的程度取决于供应量最少 (小) 的那个因子。虽然后来发现该定律难以判断不同因素之间是否有交叉作用, 但它对于理解植物的生理活动仍然具有重要意义。其后, 许多学者就环境因子对植物生长发育过程的影响进行了大量的实验研究, 如植物气孔的开张、光补偿点、光饱和点、CO₂ 补偿点、CO₂ 饱和点、温度、矿物质对光合作用的影响等, 取得了有意义的成果。但这些研究大部分是在室内进行的, 其进行时的环境与自然环境差别较大, 并且主要是对单个因子的影响做研究, 故

仅能从某个侧面反映植物的生理生态特性，无法表现在自然环境中多种因素作用对植物的功能的综合影响。鉴于这些原因，一些先驱者开始尝试把生理学实验搬到野外去，如苏联的 Maximov 和美国的 Daubenmire，分别研究了沙漠植物和植物群落中植物与环境的关系，这些研究促进了植物生理生态学作为一门独立的学科的问世。20 世纪 50 年代，比林斯 (Billings) 最早倡议把植物生理生态学看做是一门独立的学科。

实验方法阶段初期存在的主要问题是实验方法的缺陷，如在与生理活动相应的小尺度上测定气候因子就很困难，这成为植物生理生态学发展的一个限制因子 (张国平和周伟君, 2005)。

(四) 理论方法与综合方法阶段 (1950~1980 年)

植物生理生态学主要发展于 20 世纪下半叶，此时自然科学得到了迅速发展。在这种形势下，作为科学研究的工具，运用单一的研究方法已经不能满足植物生理生态学的需要了。研究对象和研究方法之间的关系已经发生了根本变化，研究方法呈现出交叉化、多元化、综合化的发展趋势。

20 世纪 60 年代以来，植物生理生态学研究方法开始长足发展，特别是野外测定手段的不断改进和计算机的广泛采用，使模型方法得到广泛的运用。精确测定植物代谢与其微环境变化成为可能，也为人工气候室内自然环境的模拟奠定了基础，如研究多种限制因素的相互作用对 CO_2 和 H_2O 气体交换的影响；对 C_3 和 C_4 代谢进行的研究等。Ludlow 和 Wilson 对气体进出叶片阻力的研究，Gates 对叶片能量平衡的研究，以及 Monteifh 的植物干物质生产、气候模型等，奠定了定量研究环境对植物代谢影响的理论基础。60 年代末以后，植物生长模型研究进入繁荣时期，影响较大的有农作物同化、呼吸以及蒸腾作用的系统性模拟模型、作物生长与生产的模拟模型等。在这方面最突出的要属荷兰的 Wageningen 研究中心，他们开创了用计算机来模拟农业生产和环境与植物群落之间的相互影响的先例。随后，植物生理生态学家又发展了建立在生物化学反应基础上的光合作用模型及气孔调节模型。1975 年，奥地利学者 Larcher (1975) 编著的《植物生理生态学》一书出版，宣告了这门学科的形成。

(五) 现代植物生理生态学阶段 (1980~至今)

进入到 20 世纪 80 年代以来，植物生理生态学得到了长足的发展，并体现在不同层次上。植物个体生理生态学的研究主要以农作物、经济林木、牧草和资源植物为研究对象，研究个体的光合生产、水分循环和抗性生理。80 年代初期，植物群落结构与功能的研究则成为群落生理生态学研究的核心内容。有两个重要的原因使得这门学科在近几年发展迅速：其一是生态环境问题的不断出现，尤其是以大气中 CO_2 浓度升高为主题的全球变化问题，使它在解决实际问题 (气候变化、环境污染、粮食危机等) 上有了用武之地；其二是技术的进步，便携式快速而精确的测定仪器不断推出，可以实现在野外自然状态下测定植物的气体交换过程、叶绿素荧光、能量交换、水势、水分在植物内的流动、冠层与根系生长的分析，各种环境控制手段的不断完善使实验的重复性加强，而室内稳定性同位素技术、元素分析技术的成功应用则给许多生态学现象和野外观测的结果以机理性的解释。除此以外，系统科学的原理和方法，如系统论、控制论、耗散结构

理论、分形理论等在该领域也被广泛应用。

二、我国植物生理生态学学科的形成与发展

我国在植物生理生态学方面的研究始于 20 世纪 20 年代,当时钱崇澍(1883~1965)、李继侗(1897~1961)等的研究涉及植物生长发育与土壤理化性状、水分的关系,属于早期启蒙性工作。在高等植物的呼吸代谢方面,汤佩松先生以水稻为研究对象发现了 EMP 无氧呼吸酶系统,从而证明了“呼吸代谢多条路线”的思想。在营养生理方面,罗宗洛于 1927 在日本《植物学杂志》上发表了题为《不同浓度的氢离子对植物的影响》的论文,其后又发表了几篇矿质营养的论文,他的这些工作是我国植物生理学者在矿质营养方面的起始标志。在水分生理的研究方面,中国学者的工作可谓世界领先。汤佩松与物理学家王竹溪合作发表了一篇有着深远意义的论文,用热力学原理分析了单细胞和水分的关系,如渗透压、吸水压及膨压等。新中国成立以后,一些科学家对营养元素尤其是微量元素对植物的影响方面进行了大量的有代表性的研究。

近年来,由于仪器的更新,尤其是中国生态系统研究网络(CERN)和中国生物多样性项目(BRIM)的实施,以中国科学院和中国林业科学研究院为主的研究队伍购置了大量的植物生态生理仪器(室内和野外的),已开展了不少研究,如在不同野生植物或大田作物的光合生理、水分生理、抗性生理方面取得了大量的成果(李合生,2006)。

三、发展趋向

植物生理生态学的特点表明,它具有植物生态学与植物生理学双亲起源的特点,是一门明显的交叉学科。我国的植物生理生态学研究应紧紧抓住我国自己的生态问题,如由人类活动引起的退化生态系统的恢复、青藏高原的特殊生境、全球变化下的中国陆地生态系统响应、植物对环境污染的修复作用等;同时要保证研究手段不断更新,取得高水平的研究成果。

第三节 药用植物生理生态学的研究方向

中医中药在我国已有数千年的历史,它是劳动人民在长期的医疗保健实践中积累形成的。我国中药药源非常丰富,主要来自植物,药源植物约 5000 余种(黄璐琦和郭兰萍,2007)。

在中西医结合的推动下,中医学和中药学有重大发展,随着药效成分提炼手段和中药炮制方法的改进,对药理作用和性味功能的深入了解,主治用法和临床应用的扩大,新品种的开发与利用,药用植物为之提供了不少高疗效的新药源。

根据科学研究和临床实验发现,以前不作药用的三尖杉,其实含有三尖杉酯碱和高三尖杉酯碱,对急性非淋巴细胞白血病有较好的疗效。喜树、雷公藤、美登木、两面针、木瓜、山油柑等都含有抗癌活性成分,喜树碱对治疗胃癌、肠癌有疗效。据报道,目前从高等植物中筛选过的抗癌活性成分,全世界达 6.7 万余种,其中夹竹桃科、苦木科、芸香科和瑞香科等木本植物均含有丰富的抗癌活性物质,因而日益受到药物学家的重

视；而禾本科、菊科等草本植物含有抗癌活性物质却很少，临床价值不大。我国现在木本植物近 8000 种，而供药用的为数不多。由此可见，植物药源对发展祖国医药事业蕴藏着巨大的潜力，亟待开发利用。

研究药用植物生理生态学有关方向将集中于以下几点：

- (1) 研究和测定每种药源植物的有效药物成分；
- (2) 研究和测定有效药物成分在植物不同器官里的分布和含量；
- (3) 研究和发现药用植物特定药物合成的生理生化代谢途径；
- (4) 研究和寻找药用植物合成药物成分的生态环境因素及其相互作用关系；
- (5) 研究和创新控制药用植物合成药物成分的机理和方法；
- (6) 利用生物技术和基因工程技术开发药用植物药物生产的新技术。

第四节 植物药用基因工程的研究进展

植物药用基因工程是指将重组的编码医用活性多肽和疫苗的基因导入植物，使植物能够大量生产这些活性多肽和疫苗，这种策略不仅可以大大降低这些药品昂贵的生产成本，而且简化了贮存方式。因此，国际上植物基因工程研究的一个新发展趋势就是利用转基因植物生产药物。1988 年比利时 PGS 公司的科研人员最早开展此方面研究，本意是想让“瘾君子”们不用抽烟而只需拿烟叶闻闻或放在嘴里咀嚼就可满足烟瘾，以此减少尼古丁对人体的毒害。他们将一种神经肽的编码基因转入烟草，得到的转基因烟草表达出高产量的神经肽。由于神经肽是通过血液运输起作用的，它在口腔中会被降解掉，他们的初衷未能实现，但却意外地找到一条利用转基因植物生产肽的途径。此后，其他科学家们纷纷加入这一领域并且成果纷呈。1989 年美国斯格里普斯研究所利用转基因烟草高水平地表达了单克隆抗体，其表达量达到叶子总蛋白量的 1.3%。根据计算，如果按照这种表达水平，美国只需将其烟草土地面积的 1%（约 6000 亩*）用来种植这种转基因烟草，就可以生产出 270kg 的抗体，足以提供给 27 万癌症患者 1 年治疗之用。此外，美国 Bio-Resources 公司利用植物基因工程手段生产白细胞介素 2 (IL2)；荷兰用转基因马铃薯生产人的血清蛋白（尽管表达水平很低）；韩国用转基因烟草和番茄生产人的胰岛素；我国北京大学蛋白质工程与植物基因工程实验室已克隆了对早中期妊娠引产极为有效的天花粉蛋白的基因，并首次成功地在转基因烟草中得到了表达（王关林和方宏筠，1998）。

迄今在世界范围内正在开发的医药活性多肽和疫苗估计在 100 种以上。多肽药物有人胰岛素、人生长激素 (HGH)、干扰素、白细胞介素、组织血纤维蛋白溶酶原激活剂 (TPA)、免疫球蛋白 (Ig)、心钠素、降钙素、红细胞生长素 (EPO)、尿激酶、超氧化物歧化酶 (SOD) 等；疫苗有麻风杆菌疫苗、脑膜炎球菌疫苗、乙型肝炎疫苗、流感疫苗和人免疫缺陷病毒疫苗等。以往，这些活性多肽和疫苗都是从动物和微生物中获得的。用植物生产医用活性多肽和疫苗与用动物和微生物生产相比具有很大的优越性，这具体表现在以下几个方面。

- (1) 植物细胞的全能性。植物的组织、细胞或原生质体在适当的条件下均能培养成

* 1 亩=666.67m²

一株完整的植物体。

(2) 植物种植是最经济的蛋白质生产系统。种植农业所需要的仅是阳光、来自土壤或肥料的矿质营养及水,所以工厂化农业的最吸引人之处是它能廉价生产高价值的、供不应求的蛋白质,如植物已能够生产人血清蛋白。据计算,用普通方法生产 1g 抗体的成本为 2000~5000 美元,而用大豆生产 1000g 抗体只需 100 美元。

(3) 植物是能够大规模生产蛋白质的生产系统。当人们期望大规模地生产某种蛋白质时,植物系统是一个比微生物或动物更理想的生产系统。而且,现代化农业机械能够有效地收割和加工大量的植物材料。

(4) 用植物生产疫苗更简单、方便。用动物或微生物生产口服疫苗需要特殊的专业知识和特殊的贮藏条件(包括冷藏),这对于第三世界国家来说是困难的。这些生产系统还存在一些其他的弊端。例如,多数动物培养系统需要昂贵的生长培养基,而且培养基需要特殊处理,以消除致病的有害生物;动物系统生产力低,需要保持无菌生产条件。如果用植物来生产疫苗,则克服了上述弊端。利用植物能够贮藏蛋白质于种子中这一有利条件,可以简单、方便地生产、贮藏和发放疫苗。同样,使疫苗能够在水果和蔬菜中表达也是目前研究的一个重要方向。

(5) 植物具有完整的真核细胞表达系统。表达产物可经过糖基化、酰胺化、磷酸化、亚基的正确装配等转译后加工过程,使表达产物具有与高等动物细胞一致的免疫原性和生物活性。

(6) 表达产物无毒性和副作用,安全可靠,无残存 DNA 和潜在致病、致癌性。

由于植物具有上述优势,所以分子农业的设想在 20 世纪 80 年代末一经提出,便成为人们竞相研究的热点。目前,科学家们在此领域已取得一定成绩,这主要表现在两个方面:一是成功地在植物中表达抗体(antibody),二是成功地用植物生产出某些动物疫苗。

参 考 文 献

- 黄璐琦,郭兰萍. 2007. 中药资源生态学研究. 上海:上海科学技术出版社
- 蒋高明. 2004. 植物生理生态学. 北京:高等教育出版社
- 蒋文跃. 2003. 寻找物质基础非当前中药现代化的关键. 中草药, 34(1): 1~3
- 兰伯斯·庞斯. 2005. 植物生理生态学. 张国平,周伟军译. 杭州:浙江大学出版社
- 李合生. 2006. 现代植物生理学. 第二版. 北京:高等教育出版社
- 林强,葛喜珍. 2007. 中药材概论. 北京:化学工业出版社
- 刘庆华,刘彦. 1998. 实用植物本草. 天津:天津科学技术出版社
- 卢艳花. 2006. 中药有效成分提取分离实例. 北京:化学工业出版社
- 田建华. 2007. 实用中草药彩色图集. 北京:中医古籍出版社
- 王关林,方宏筠. 1998. 植物基因工程原理与技术. 北京:科学出版社
- 吴家荣,邱德文. 2006. 常用中草药彩色图鉴. 贵阳:贵州科学技术出版社
- 熊文愈,汪计珠,石同岱. 1989. 中国木本药用植物. 上海:上海科技教育出版社
- Billings W D. 1985. Unusual rocks and the evolution of ecological tolerance. Ecology, 66(6): 1988~1989
- Larcher W. 1975. In Physiological Plant Ecology. New York: Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg
- Nabors H, Murray W. 2004. Introduction to Botany. New York: Pearson
- Schimper A F W. 1998. A Dictionary of Plant Science. Michael Allaby
- Stern G, Ringsley R. 2003. Introductory Plant Biology. Boston: Mc Grawtill

第二章 植物生长发育生理生态及其调控

植物生长发育过程包括种子发芽、幼苗生长、植株发育、生殖生长、结实、种子成熟和休眠等生命周期阶段。植物生长发育过程伴随着呼吸作用提供能量、光合作用形成养分、矿质营养和水分吸收等生理代谢活动，并且受到生态因素的影响和调控。研究和了解植物生长发育生理机理及其与生态因素相互作用的关系，就有可能人为地促进和调控植物的生长发育，从而为植物生产、药物生产和观赏园艺服务。

第一节 种子萌发的生理生态和促进方法

一、种子萌发的概念

种子萌发 (seed germination) 是指种子从吸水到胚根 (很少情况下是胚芽) 突破种皮期间所发生的一系列生理生化变化过程。确切地讲，胚根突破种皮之后的过程 (包括主要贮藏物质的动员) 不属于萌发而属于幼苗生长的范畴。但在农业生产实践中，种子萌发是指从播种到幼苗出土之间所发生的一系列生理生化变化。本节正是基于后一概念进行讨论的。

二、种子的生活力与活力

种子播种到土壤中后能否正常萌发，与许多因素有关，其中种子的内部生理因素起决定性作用。内部因素包括种子是否具有生活力、是否衰老或损伤、是否处在休眠状态。若要健壮萌发，还涉及种子生活力和活力的问题。

种子生活力 (seed viability) 是指种子能够萌发的潜在能力或种胚具有的生命力。没有生活力的种子是死亡种子，不能萌发。

测定种子的生活力可采用发芽试验，也可采用一些简单、快速的化学或物理方法，如德国的 G. Lakon 发明的 TTC 法简单实用。也可利用原生质的着色能力来快速鉴定种子生活力，即染料染色法。此外还有荧光法，即利用有生活力的种胚细胞中的荧光物质在紫外灯下能发出明亮的荧光的特性，快速鉴定种子生活力。

最初，人们只是以发芽率作为评价种子萌发质量的指标，但不够准确。这是因为具有相同发芽率的不同批次种子，可能在发芽的速率以及幼苗的整齐度和健壮度上有所不同。为了更准确地评价种子萌发质量，人们又引入了种子活力的概念。所谓种子活力 (seed vigor)，是指种子在广泛田间状态 (即非理想状态) 下迅速而整齐地萌发并形成健壮幼苗的能力。显然，用种子活力这一指标能更准确地评价种子的播种品质和田间生产性能。在播种时选用最高活力的种子有利于形成健壮的幼苗，从而提高作物的抗逆能力和增产潜力。

种子衰老 (seed senescence) 是指种子生理生化功能已衰退, 萌发能力减弱, 其老化程度可分为轻度衰老、中度衰老和深度衰老的不同。轻度衰老的种子可利用引发, 恢复和提高其活力; 而中度衰老和深度衰老种子则可能长出畸形或细弱的幼苗, 严重者则不能出土。种子损伤 (seed injury) 是指种子受外力冲压造成种子破损、裂缝, 或者种子被虫蛀损伤。损伤的种子萌发时, 可能长出残缺不全的幼苗, 最终导致死亡。

三、影响种子萌发的外界生态条件

具有生活力并已破除休眠的种子还需有适宜的外界环境条件才能萌发, 这些条件主要包括: 充足的水分、足够的氧气和适宜的温度。有些种子的萌发对光或暗还有一定的要求。

(一) 水分

种子萌发首先从吸水开始。干燥种子中的含水量极低 (一般只有其总重的 5%~14%), 绝大部分都以束缚水的状态存在, 原生质呈凝胶状态, 代谢水平极低。种子吸水后, 一方面, 使原生质从凝胶状态转变为溶胶状态, 代谢水平提高; 另一方面, 水分可以使种皮膨胀软化, 氧气容易通过种皮, 增强胚的呼吸作用, 同时也使胚根容易突破种皮。水分是种子萌发的先决条件。

干燥种子最初的吸水是依靠吸胀作用进行的, 即依靠干燥种子中的原生质凝胶和细胞壁的亲水性吸水。吸胀作用的大小与原生质凝胶物质对水的亲和性有关, 蛋白质、淀粉和纤维素对水的亲和性依次递减, 因此, 含蛋白质较多的豆类种子的吸胀作用大于含淀粉较多的禾谷类种子。

(二) 氧气

在种子萌发并转变为生长旺盛的幼苗的过程中, 需要进行旺盛的物质代谢, 包括合成原本不存在于干种子中的酶、贮藏胚乳或子叶中的大分子化合物被分解并运输到胚根和胚芽等过程。这些过程所需的能量主要由有氧呼吸提供。因此, 氧气也是种子萌发所必需的条件。若播种后得不到充足的氧气供应, 如播种过深、土壤积水、雨后表土板结等, 将影响种子的正常萌发甚至窒息死亡。农业生产上实行深耕、平整土地、改良土壤及中耕松土等措施, 目的之一就是增加了土壤中的氧气。

一般种子正常萌发要求空气含氧量在 10% 以上。不同作物种子萌发时的需氧量不同, 含脂肪较多的种子, 如花生、棉花等萌发时, 比淀粉种子要求更多的氧气。

(三) 温度

种子萌发过程中的一系列生理生化过程是在一系列酶的催化下完成的, 而酶促反应与温度密切相关, 因此, 温度也是影响种子萌发的一个重要的外界因素。温度对种子萌发的影响存在三基点, 即最适、最低和最高温度。最适温度是指能使种子在最短时间内获得最高发芽率的温度, 最低温度和最高温度是指种子能够萌发的最低与最高温度。

不同作物种子萌发的温度三基点不同 (表 2-1), 这与它们的原产地不同有关。一

般原产北方的作物（如小麦），种子萌发时所需温度较低；而原产南方的作物（如水稻），种子萌发时所需温度则较高。了解不同作物种子萌发时对温度的不同要求，对于确定播种时期有重要的参考价值。

表 2-1 几种作物种子萌发的温度三基点

| 作物种类 | 最低温度/°C | 最适温度/°C | 最高温度/°C |
|--------|---------|---------|---------|
| 冬小麦、大麦 | 0~5 | 25~31 | 31~37 |
| 玉米 | 5~10 | 37~44 | 44~50 |
| 水稻 | 10~13 | 25~35 | 38~40 |
| 黄瓜 | 15~18 | 31~37 | 38~40 |
| 番茄 | 15 | 25~30 | 35 |
| 棉花 | 12~15 | 25~30 | 40 |
| 大豆 | 10~12 | 30 | 40 |

变温处理（通常是低温下 16h，高温下 8h，其变温幅度大于 10°C）有利于种子萌发，而且还可提高幼苗的抗寒力。自然界中的种子大都是在变温情况下萌发的。

（四）光

光不是所有种子萌发所必需的外界条件，只为少数种子萌发所必需。需要光照才能萌发的种子称为需光种子（light seed），如莴苣、烟草和许多杂草的种子。有些种子只能在暗处萌发，光会抑制萌发过程，这些种子称为需暗种子（dark seed），如茄子、番茄、瓜类种子。而大多数植物的种子萌发时对光照不敏感，有光无光都可进行。

对需光种子而言，白光和波长为 660nm 的红光都能有效促进萌发。然而，红光的效应可被随后的远红光（730nm）所抵消。红光和远红光对种子萌发的逆转作用是通过光敏色素实现的。

种子萌发对光的需要是植物在进化过程中发展起来的一种保护机制，具有重要的生物学意义。这是因为，幼苗在出土前以及出土后的一段时间内是以贮藏在种子中的有机物为主要营养物质的，需光种子比较小，假如种子在埋土太深的黑暗条件下萌发，幼苗出土就需要较长的时间，可能发生贮藏物质在幼苗出土前就已耗尽的情况。萌发对光的需要可以防止这种情况的发生，使种子只能在地面或靠近地面透光的地点萌发。杂草种子多是需光种子，处在深层土壤中保持休眠的杂草种子只有在耕地时被翻到地表才萌发，因此田间杂草很难一次除净。

四、种子萌发的生理生化变化

有生活力并已解除休眠的种子在满足水分、氧分、温度或光照条件后，就进入种子萌发的过程。种子萌发过程中的生理生化变化主要包括：种子的吸水与呼吸作用的变化、干种子中已有酶系统及细胞器的活化与损伤修复、新的酶系统的合成及贮藏物质的动员等。