



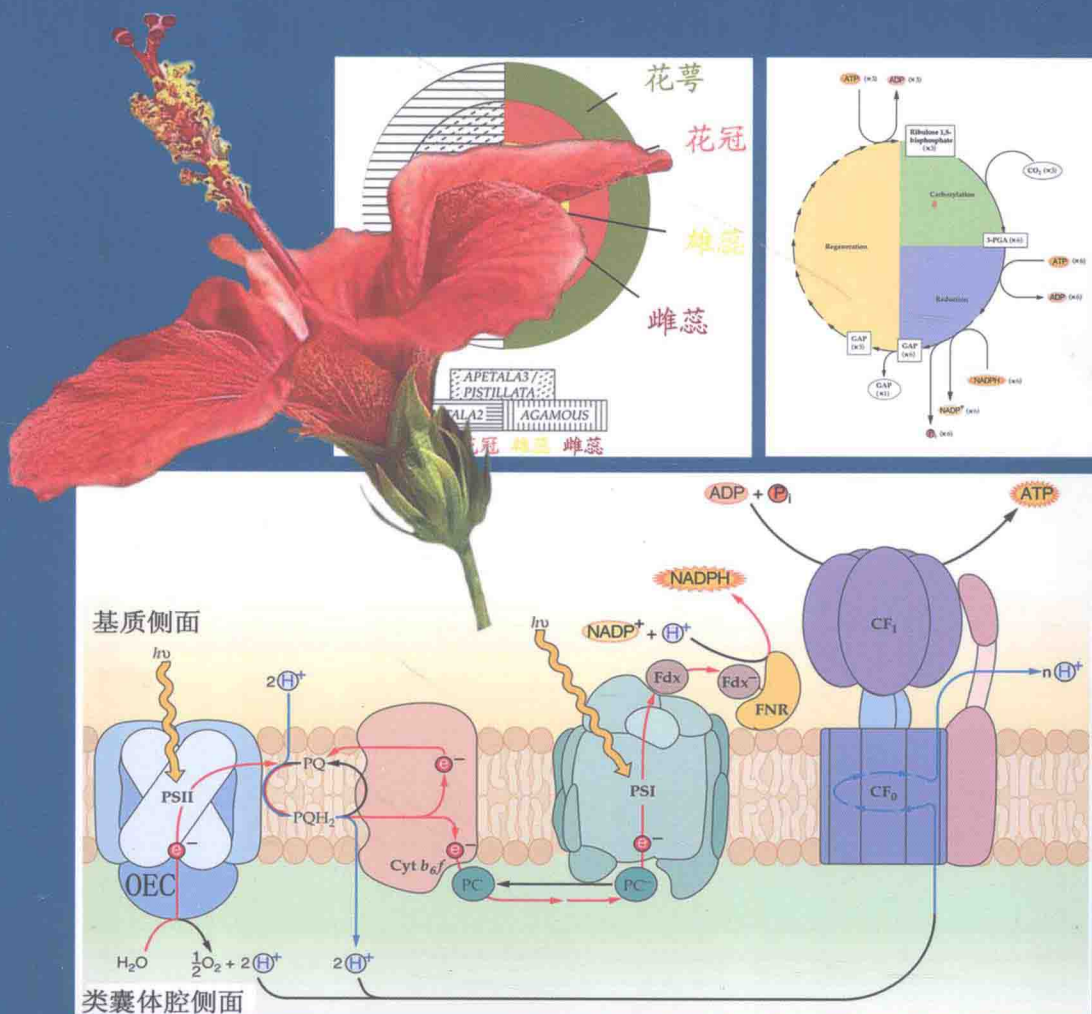
普通高等教育“十一五”国家级规划教材

Plant Physiology

植物生理学

(第三版)

王宝山 主编



科学出版社

普通高等教育“十一五”国家级规划教材

植物生理学

(第三版)

王宝山 主编

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书在全面阐述植物生理学的基本概念、基础知识及本学科最新成果的同时,还注意了与中学生物学教材相关内容的衔接和拓展。全书共12章,包括植物的水分代谢、植物的矿质营养、光合作用、植物的呼吸作用、植物细胞的信号转导、植物生长物质、植物的光形态建成、植物的生长生理、植物的生殖生理、植物的成熟和衰老生理、植物的逆境生理、植物分子生物学与植物生理。

本书可用作高等师范院校、高等农林院校及综合性大学的植物生理学教材,也可作为其他教学科研人员及中学生物学教师的参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

植物生理学/王宝山主编.—3版.—北京:科学出版社,2016.11

普通高等教育“十一五”国家级规划教材
ISBN 978-7-03-050585-9

I. ①植… II. ①王… III. ①植物生理学—高等学校—教材 IV. ①Q945

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2016)第 271165 号

责任编辑:陈露

责任印制:刘学/封面设计:一明

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

南京展望文化发展有限公司排版

江苏省句容市排印厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2003年12月第一版 开本:A4(890×1240)

2017年1月第三版 印张:20 1/4

2017年1月第十二次印刷 字数:646 000

定价:52.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《植物生理学》(第三版)编辑委员会

主 编 王宝山

副 主 编 侯福林 刘 萍 刘家尧

编 委 (按姓氏笔画排序)

王宝山 刘国富 刘家尧 刘 萍

李凤玉 李守淳 余沛涛 宋 杰

张立富 陈 敏 范 海 侯福林

袁 芳 郭建荣 陶宗娅 隋 娜

蒋小满

主 审 邹 琦

第三版前言

本教材是在教育部面向“21 世纪生物学教育专业的培养目标、规格和课程方案的改革与实践”项目(项目编号 JS182B)研究的基础上,由科学出版社组织全国 10 余所高等师范院校从事植物生理学教学和研究的骨干教师编写而成。第一版于 2004 年问世后,在全国五十余所高等院校使用,受到教师和学生的广泛好评。于 2006 年被教育部列为普通高等教育“十一五”国家级规划教材。

2007 年在第一版基础上进行修订再版。主要改动的方面有:某些章节内容次序进行了调换(如光合作用中 3.6 光合产物的运输、分配及调控与 3.7 植物对光能的利用);更新了部分内容(如光敏色素作用机理和花器官发育的基因控制与 ABCDE 模型等);更换了部分图表(如叶绿体的结构和光敏色素通过光调节元件调节 Rubisco 小亚基基因和通过 PIF3 调控核基因等);增加了少部分图(如零下低温细胞间结冰示意图);在文字上也作了一些修改。

自 2007 年本教材第二版以来,植物生理学某些领域取得了突破性进展,特别是光合作用和激素受体及信号转导途径方面。为了全面及时补充植物生理学的最新进展,编者自 2011 年后每年担任山东师范大学生物科学类卓越班《植物生理学》双语课教学任务,在教学中注意发现第二版中的错误及不足,也每年至少参加 2~3 次国内外植物生理学相关学术会议及教学研讨会,注意吸收植物生理学的最新成果。同时,咨询了使用本教材的部分教师的意见。因此,第三版在第二版基础上有较大修改。主要表现在以下几个方面:增加了 10 幅插图;修改完善了 13 幅插图;对某些章节的内容之间的逻辑关系进行了更为合理的调整和修改,如植物激素一章都在作用机理后边增加了信号转导途径内容等;对发现的文字及数字错误进行了修改。由于课时限制,补充新内容时尽量简明扼要,某些内容用小 5 号字排版作为补充阅读。

经过第三版修订能够确保这本《植物生理学》跟上国际植物生理学的新进展,也保证了本教材良好的系统性、科学性和适用性,使教材在保持第一、二版章节结构和内容基础上,章节框架更合理、内容更条理清楚和反映最新进展、图表更新颖,有利于教师教和学生学。我们也制作了与本教材配套的课件、创建了混合式课程网站、编写出版了学习指导书,为使用本教材的院校与老师提供便利。山东师范大学生命科学学院范海教授参与了第三版光合作用一章的修改,陈敏教授参与了水分生理一章的修改,宋杰教授参与了光形态建成一章的修改,隋娜副教授参与了生殖生理一章的修改,郭建荣和袁芳博士参与了矿质营养和植物生长物质章节的修改。我要特别感谢山东师范大学生命科学学院郭建荣博士,她负责完成了第三版 23 个图的绘制和修改及文字的输入。借此第三版修订之际,我深深感谢科学出版社陈露女士十多年来对本教材的付出,也要感谢各位编委的辛勤劳动,更要感谢全国 60 多所高等院校使用本教材的教师所提出的宝贵意见和建议。我深知,由于编者水平有限,书中定有错误和不妥之处,敬请读者批评、指正。

王宝山

2016 年 7 月 1 日

于山东师范大学

目 录

第三版前言

绪论 / 1

- 0.1 植物生理学的概念和内容 / 1
- 0.2 植物生理学的产生和发展 / 1
- 0.3 植物生理学的学习方法 / 2
 - 0.3.1 学习植物生理学的基础 / 2
 - 0.3.2 要贯彻三个观点 / 2
- 0.4 对植物生理学的展望 / 3

第 1 章 植物的水分代谢 / 4

- 1.1 水分与植物的生命活动 / 4
 - 1.1.1 水的某些理化特性 / 4
 - 1.1.2 植物的含水量 / 6
 - 1.1.3 植物体内水分的存在状态 / 6
 - 1.1.4 水分在植物生命活动中的作用 / 6
- 1.2 植物细胞对水分的吸收 / 7
 - 1.2.1 水势的概念及水的迁移过程 / 7
 - 1.2.2 植物细胞的水势组成 / 10
 - 1.2.3 植物细胞吸水的方式 / 11
 - 1.2.4 水分的跨膜运送与水孔蛋白 / 12
 - 1.2.5 细胞间水分的移动 / 15
- 1.3 植物根系对水分的吸收 / 15
 - 1.3.1 土壤中的水分和土壤水势 / 15
 - 1.3.2 植物根系吸水的部位 / 17
 - 1.3.3 根系吸水的途径 / 17
 - 1.3.4 根系吸水的动力 / 17
 - 1.3.5 影响根系吸水的外部因素 / 18
- 1.4 植物体内水分向地上部的运输 / 19
 - 1.4.1 植物体内水分运输的途径及速度 / 19
 - 1.4.2 水分运输的动力 / 19
- 1.5 蒸腾作用 / 21
 - 1.5.1 蒸腾作用的意义 / 21
 - 1.5.2 蒸腾作用进行的部位与方式 / 21
 - 1.5.3 气孔蒸腾 / 21
 - 1.5.4 蒸腾作用的指标及影响蒸腾作用的

因素 / 26

- 1.6 合理灌溉的生理基础 / 28
 - 1.6.1 作物的需水规律 / 28
 - 1.6.2 合理灌溉的指标 / 29
 - 1.6.3 节水灌溉与节水农业 / 30
 - 1.6.4 合理灌溉增产的原因 / 31

第 2 章 植物的矿质营养 / 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及其生理作用 / 36
 - 2.1.3 有益元素和稀土元素 / 39
- 2.2 植物细胞对矿质元素的吸收 / 40
 - 2.2.1 被动吸收 / 40
 - 2.2.2 主动吸收 / 43
 - 2.2.3 胞饮作用 / 45
- 2.3 植物体对矿质元素的吸收 / 46
 - 2.3.1 根系对矿质元素的吸收 / 46
 - 2.3.2 环境因子对根系吸收矿质元素的影响 / 48
 - 2.3.3 植物叶片对矿质元素的吸收 / 49
- 2.4 矿质元素在植物体内的运输与分配 / 50
 - 2.4.1 矿质元素在植物体内的运输 / 50
 - 2.4.2 矿质元素在植物体内的分配 / 51
- 2.5 植物对无机养料的同化 / 51
 - 2.5.1 氮素的同化 / 51
 - 2.5.2 硫酸盐的同化 / 57
 - 2.5.3 磷酸盐的同化 / 57
- 2.6 合理施肥的生理基础和意义 / 57
 - 2.6.1 作物的需肥规律 / 57
 - 2.6.2 合理施肥的指标 / 58
 - 2.6.3 合理施肥与现代农业 / 59

第 3 章 光合作用 / 60

- 3.1 光合作用的概念及其重要性 / 60
 - 3.1.1 光合作用研究简史 / 60
 - 3.1.2 光合作用的概念和意义 / 61

- 3.2 叶绿体及光合作用色素 / 62
- 3.2.1 叶绿体的形态结构和成分 / 62
- 3.2.2 光合作用色素的种类及理化性质 / 63
- 3.2.3 叶绿素的形成及其条件 / 67
- 3.3 光合作用的机理 / 69
- 3.3.1 光合作用的原初反应 / 69
- 3.3.2 电子传递和光合磷酸化 / 70
- 3.3.3 碳素同化 / 77
- 3.3.4 光合作用的产物 / 82
- 3.4 光呼吸 / 83
- 3.4.1 光呼吸的现象与定义 / 83
- 3.4.2 光呼吸的生物化学过程 / 84
- 3.4.3 光呼吸的生理功能 / 85
- 3.4.4 光呼吸与其他代谢途径的联系 / 85
- 3.4.5 C_3 植物、 C_4 植物以及 CAM 植物的光合特点 / 85
- 3.5 影响光合作用的因素 / 87
- 3.5.1 光合作用的指标 / 87
- 3.5.2 外界因素对光合速率的影响 / 87
- 3.5.3 内部因素对光合速率的影响 / 91
- 3.6 植物对光能的利用 / 91
- 3.6.1 植物的光能利用率 / 91
- 3.6.2 提高光能利用率的途径 / 93
- 3.7 光合产物的运输、分配及调控 / 94
- 3.7.1 光合产物运输的途径、方向、速度和形式 / 94
- 3.7.2 光合产物运输的机理 / 94
- 3.7.3 光合产物装载和卸载的机理 / 96
- 3.7.4 外界条件对光合产物运输的影响 / 97
- 3.7.5 光合产物的分配及其与产量的关系 / 98
- 3.7.6 光合产物运输与分配的调控 / 98
- 第4章 植物的呼吸作用 / 100**
- 4.1 呼吸作用的概念和指标 / 100
- 4.1.1 呼吸作用的概念 / 100
- 4.1.2 呼吸作用的指标 / 101
- 4.2 植物呼吸代谢的多样性和意义 / 101
- 4.2.1 呼吸途径的多样性 / 101
- 4.2.2 呼吸链电子传递系统的多样性 / 106
- 4.2.3 末端氧化系统的多样性 / 109
- 4.2.4 呼吸作用的生理意义 / 110
- 4.3 呼吸作用的调节、控制及与光合作用的关系 / 113
- 4.3.1 糖酵解的调控 / 113
- 4.3.2 TCA 循环的调控 / 114
- 4.3.3 PPP 的调控 / 114
- 4.3.4 “能荷”调节 / 114
- 4.3.5 pH 的调节 / 115
- 4.3.6 呼吸作用和光合作用的关系 / 115
- 4.4 影响呼吸作用的因素 / 116
- 4.4.1 内部因素对呼吸作用的影响 / 116
- 4.4.2 外界条件对呼吸作用的影响 / 116
- 4.5 呼吸作用和农业生产 / 117
- 4.5.1 呼吸作用与作物的栽培 / 117
- 4.5.2 呼吸作用和农产品的贮藏 / 118
- 第5章 植物细胞的信号转导 / 120**
- 5.1 信号的概念及类型 / 120
- 5.1.1 信号 / 120
- 5.1.2 信号的类型 / 120
- 5.2 信号的跨膜转换 / 121
- 5.2.1 受体 / 122
- 5.2.2 G 蛋白与跨膜信号转导 / 123
- 5.3 胞内信号和第二信使系统 / 125
- 5.3.1 环核苷酸信号系统 / 125
- 5.3.2 钙信号系统 / 125
- 5.3.3 磷脂酰肌醇信号系统 / 127
- 5.4 蛋白质的可逆磷酸化 / 128
- 5.4.1 蛋白激酶 / 128
- 5.4.2 蛋白磷酸酶 / 130
- 第6章 植物生长物质 / 131**
- 6.1 生长素类 / 132
- 6.1.1 生长素类的发现 / 132
- 6.1.2 生长素的种类及其化学结构 / 133
- 6.1.3 生长素的分布、存在形式和运输 / 133
- 6.1.4 生长素的生物合成和降解 / 136
- 6.1.5 生长素的生理作用 / 138
- 6.1.6 生长素的作用机理 / 139
- 6.2 赤霉素类 / 141
- 6.2.1 赤霉素的发现和化学结构 / 141
- 6.2.2 赤霉素的分布和运输 / 142
- 6.2.3 赤霉素的生物合成 / 143
- 6.2.4 赤霉素的生理作用及应用 / 143
- 6.2.5 赤霉素的作用机理 / 146
- 6.3 细胞分裂素类 / 147

- 6.3.1 细胞分裂素的发现 / 147
- 6.3.2 细胞分裂素的种类及其化学结构 / 148
- 6.3.3 细胞分裂素的生物合成、运输和代谢 / 149
- 6.3.4 细胞分裂素的生理作用 / 151
- 6.3.5 细胞分裂素的作用机理 / 152
- 6.4 乙烯 / 154
 - 6.4.1 乙烯的发现与分布 / 154
 - 6.4.2 乙烯的生物合成及其调节 / 154
 - 6.4.3 乙烯的代谢与运输 / 156
 - 6.4.4 乙烯的生理作用及其应用 / 156
 - 6.4.5 乙烯的作用机理 / 157
- 6.5 脱落酸 / 158
 - 6.5.1 脱落酸的化学结构、分布与运输 / 158
 - 6.5.2 脱落酸的生物合成和代谢 / 159
 - 6.5.3 脱落酸的生理作用 / 161
 - 6.5.4 脱落酸的作用机理 / 162
- 6.6 植物激素间的相互关系 / 164
 - 6.6.1 不同激素间的比值对生理效应的影响 / 164
 - 6.6.2 不同激素间的拮抗作用对生理效应的影响 / 164
 - 6.6.3 不同激素间代谢的相互关系对生理效应的影响 / 164
 - 6.6.4 不同激素间的连锁性作用对生长发育的调控 / 164
- 6.7 其他天然的植物生长物质 / 165
 - 6.7.1 油菜素甾体类 / 165
 - 6.7.2 多胺类 / 167
 - 6.7.3 茉莉酸类 / 168
 - 6.7.4 水杨酸类 / 171
 - 6.7.5 独角金内酯 / 172
 - 6.7.6 其他内源生长物质 / 173
- 6.8 植物生长调节剂及其应用 / 173
 - 6.8.1 植物生长调节剂的种类及其应用 / 173
 - 6.8.2 植物生长调节剂施用的原理及技术 / 175
- 第7章 植物的光形态建成 / 178**
 - 7.1 光受体 / 178
 - 7.1.1 光敏色素 / 178
 - 7.1.2 隐花色素 / 182
 - 7.1.3 紫外光-B受体 / 183
 - 7.2 光形态建成 / 184
 - 7.2.1 光与种子萌发 / 184
 - 7.2.2 光与营养生长 / 185
 - 7.2.3 光与花色苷和其他类黄酮物质的合成 / 185
 - 7.2.4 光与叶绿体的向光性反应 / 185
 - 7.2.5 光与细胞器的形成 / 186
 - 7.2.6 光与气孔开启 / 186
 - 7.2.7 光周期反应 / 186
- 第8章 植物的生长生理 / 187**
 - 8.1 种子的萌发 / 187
 - 8.1.1 种子萌发的概念 / 187
 - 8.1.2 种子的寿命和活力 / 187
 - 8.1.3 影响种子萌发的外界条件 / 188
 - 8.1.4 种子萌发时的生理生化变化 / 189
 - 8.1.5 种子预处理与种子萌发的调节 / 192
 - 8.2 细胞的生长和分化 / 192
 - 8.2.1 细胞分裂的生理 / 192
 - 8.2.2 细胞伸长的生理 / 194
 - 8.2.3 细胞分化的生理 / 195
 - 8.3 植物组织培养 / 196
 - 8.3.1 植物组织培养的概念及类型 / 196
 - 8.3.2 植物组织培养的原理 / 196
 - 8.3.3 植物组织培养的方法 / 197
 - 8.3.4 组织培养的应用 / 199
 - 8.4 植物的生长 / 200
 - 8.4.1 植物生长的周期性 / 200
 - 8.4.2 影响植物生长的外界条件 / 202
 - 8.5 植物生长的相关性 / 204
 - 8.5.1 地下部与地上部的相关 / 204
 - 8.5.2 主茎与侧枝的相关 / 206
 - 8.5.3 营养生长与生殖生长的相关 / 207
 - 8.5.4 植物的极性与再生 / 207
 - 8.5.5 植物生长的相互竞争和相生相克 / 208
 - 8.6 植物的运动 / 209
 - 8.6.1 向性运动 / 209
 - 8.6.2 感性运动 / 213
 - 8.6.3 近似昼夜节奏——生理钟 / 214
- 第9章 植物的生殖生理 / 216**
 - 9.1 幼年期与花熟状态 / 216
 - 9.2 春化作用 / 217
 - 9.2.1 春化作用的发现 / 217
 - 9.2.2 春化作用的条件 / 217
 - 9.2.3 春化作用的时期和部位 / 218

- 9.2.4 春化作用刺激的传导 / 219
- 9.2.5 春化作用的生理生化变化 / 219
- 9.2.6 春化作用的机理 / 220
- 9.3 光周期 / 221
- 9.3.1 光周期现象的发现 / 221
- 9.3.2 光周期的反应类型 / 222
- 9.3.3 光周期刺激的感受和传导 / 223
- 9.3.4 光周期诱导 / 224
- 9.3.5 光对暗期的中断效应 / 225
- 9.3.6 光敏色素与开花诱导 / 226
- 9.4 光周期诱导开花的假说 / 226
- 9.4.1 成花素假说 / 226
- 9.4.2 开花抑制物假说 / 227
- 9.4.3 光敏色素假说 / 227
- 9.4.4 碳氮比理论 / 227
- 9.5 春化和光周期理论在生产实践中的应用 / 227
- 9.5.1 春化处理 / 227
- 9.5.2 指导引种 / 228
- 9.5.3 控制花期 / 228
- 9.5.4 调节营养生长和生殖生长 / 228
- 9.6 花器官形成及性别分化生理 / 229
- 9.6.1 花器官形成的形态和生理变化 / 229
- 9.6.2 花器官发育的基因控制和 ABC 模型 / 230
- 9.6.3 影响花器官形成的外界条件 / 231
- 9.6.4 植物性别分化 / 231
- 9.7 授粉和受精生理 / 233
- 9.7.1 花粉的生理生化特点 / 233
- 9.7.2 柱头的生理特点 / 235
- 9.7.3 花粉和柱头的相互识别 / 235
- 9.7.4 花粉的萌发和花粉管的伸长 / 237
- 9.7.5 受精前后雌蕊的生理生化变化 / 237
- 第 10 章 植物的成熟和衰老生理 / 239**
- 10.1 种子的发育和成熟生理 / 239
- 10.1.1 种子的发育过程 / 239
- 10.1.2 种子发育过程中主要有有机物质的变化 / 240
- 10.1.3 种子成熟过程中的其他生理生化变化 / 241
- 10.1.4 种子发育过程中的基因表达 / 242
- 10.1.5 影响种子成熟和化学组成的外界因素 / 242
- 10.2 果实的发育和成熟生理 / 243
- 10.2.1 果实生长的特点 / 243
- 10.2.2 果实发育成熟时的生理生化变化 / 244
- 10.3 植物的休眠生理 / 246
- 10.3.1 种子的休眠原因 / 247
- 10.3.2 休眠的人工调节 / 248
- 10.4 植物的衰老生理 / 248
- 10.4.1 植物衰老的类型与生物学意义 / 248
- 10.4.2 植物衰老时的生理生化变化 / 249
- 10.4.3 影响衰老的外界因素 / 251
- 10.4.4 植物衰老的机制 / 251
- 10.5 器官脱落生理 / 253
- 10.5.1 器官脱落的类型及生物学意义 / 253
- 10.5.2 器官脱落的机理 / 253
- 10.5.3 影响器官脱落的外界因素 / 255
- 10.5.4 器官脱落的人工调控 / 256
- 第 11 章 植物的逆境生理 / 257**
- 11.1 植物逆境生理通论 / 257
- 11.1.1 逆境与植物的抗逆性 / 257
- 11.1.2 植物在逆境下的形态与代谢变化 / 258
- 11.1.3 植物对逆境的生理适应 / 259
- 11.2 寒害与植物抗寒性 / 263
- 11.2.1 冷害与植物抗冷性 / 263
- 11.2.2 冻害与植物抗冻性 / 264
- 11.3 热害与植物抗热性 / 266
- 11.3.1 高温对植物的伤害 / 267
- 11.3.2 植物抗热性的生理基础 / 267
- 11.3.3 提高植物抗热性的途径 / 268
- 11.4 旱害与植物的抗旱性 / 268
- 11.4.1 旱害及其类型 / 268
- 11.4.2 旱害的机理 / 268
- 11.4.3 植物的抗旱性 / 269
- 11.4.4 提高植物抗旱性的途径 / 270
- 11.5 涝害与植物抗涝性 / 270
- 11.5.1 水涝对植物的伤害 / 270
- 11.5.2 植物的抗涝性 / 271
- 11.5.3 提高植物抗涝性的途径 / 271
- 11.6 盐害与植物的抗盐性 / 271
- 11.6.1 盐害 / 271
- 11.6.2 植物的抗盐性 / 272
- 11.6.3 提高植物抗盐性的途径 / 273
- 11.7 病害与植物抗病性 / 273
- 11.7.1 病原微生物对植物的伤害 / 273

11.7.2 植物的抗病机制 / 274	12.2.2 叶绿体基因组 / 288
11.7.3 提高植物抗病性的途径 / 274	12.2.3 线粒体基因组 / 290
11.8 虫害与植物抗虫性 / 274	12.3 植物分子生物学的研究方法 / 291
11.8.1 植物抗虫性及其抗虫机制 / 275	12.4 植物基因工程 / 292
11.8.2 提高植物抗虫性的途径 / 275	12.4.1 转化载体的构建 / 292
11.9 环境污染伤害与植物抗性 / 275	12.4.2 农杆菌 Ti 质粒介导的植物转基因 / 293
11.9.1 大气污染及其对植物的伤害 / 275	12.4.3 其他转化方法 / 294
11.9.2 水体污染及其对植物的伤害及抗性 / 277	12.4.4 转基因植物的检测 / 296
11.9.3 土壤污染 / 277	12.4.5 农杆菌介导的转基因植物技术的应用 / 296
11.9.4 提高植物抗污染能力的措施 / 277	12.4.6 转基因植物的安全及对策 / 296
11.9.5 植物在环境保护中的作用 / 278	12.5 植物生理的分子基础 / 297
11.10 活性氧伤害与植物抗逆性 / 279	12.5.1 Rubisco 的基因表达及酶蛋白组装 / 297
11.10.1 活性氧及其产生 / 279	12.5.2 花器官发育的基因调控 / 297
11.10.2 活性氧对植物细胞的作用 / 281	12.5.3 种子成熟过程中贮藏蛋白的基因表达 / 298
11.10.3 活性氧的清除与植物抗逆性 / 282	12.5.4 植物抗逆的分子基础 / 298
第 12 章 植物分子生物学与植物生理 / 284	
12.1 植物分子生物学的历史与展望 / 284	
12.1.1 植物分子生物学的历史 / 284	
12.1.2 植物分子生物学的展望 / 284	
12.2 高等植物细胞的基因组 / 285	
12.2.1 高等植物细胞的核基因组 / 285	
	参考文献 / 306
	索引 / 309

绪 论

0.1 植物生理学的概念和内容

植物生理学(plant physiology)是研究植物生命活动规律的科学。植物的生命活动,包括植物的水分代谢、矿质代谢、光合作用、呼吸作用、中间物质代谢,以及在此基础上植物的种子萌发、营养器官的生长和生殖器官的形成及开花、传粉、受精、果实和种子成熟等生长发育过程。植物的生命活动是一个十分复杂的过程,不但内容众多,而且各种代谢活动之间又具有相互联系、相互依存和相互制约的关系。

具体地说,植物生理学是一门研究植物的各种生理过程,作为这些生理过程基础的生物物理和生物化学过程,以及它们的机理,它们与外界环境、形态构造的关系等的科学。学习和研究植物生理学,不但要了解和掌握植物生命活动的规律,而且要应用这些规律为农、林、牧等各个方面的生产服务,使这门科学不但具有重要的理论意义,而且具有更大的经济和社会效益。

植物生理学的研究内容随着其他学科发展而拓展和深入。植物生理学的研究内容可以在个体、组织、器官水平上,也可以在细胞、亚细胞及分子水平上探讨植物生理活动规律及其与环境因子之间的相互关系。例如,在 20 世纪 30~80 年代,植物生理学家们一般在器官、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 年代后随着分子生物学等学科的迅速发展,人们逐步地从膜转运蛋白(泵、载体和通道)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生化作用机理。特别近年来,随着拟南芥和水稻等高等植物基因组测序的完成,植物科学的研究已开始了“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)的研究,而植物生理学正是研究植物生命活动规律的科学,生命活动规律具体地讲就是植物各性状表达、生长和发育的生理生化机制,而生理生化过程又是由相应基因表达调控的。也就是说,从基因表达到性状表达的过程既依赖于许多生理生化过程及其调控来实现,也依赖于这些过程与环境因子的相互作用。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。所以,植物生理学的研究内容也是在不断发展和变化的。

从植物生命活动与环境之间关系来看,植物生理学可以划分为两大部分:植物正常生理学(即一般所说的植物生理学),是研究在正常环境条件下的植物生命活动规律;植物逆境生理学,是研究在逆境条件下植物生命活动规律。从植物生命活动内在关系来看,植物生理学可以划分为三大部分:物质与能量代谢(水分、矿质、光合和呼吸)、信息传递和信号转导(信号转导、植物生长物质和光形态建成部分内容)和生长发育与形态建成(生长、形态建成、生殖、成熟及衰老)。当然这种划分不是绝对的,它们之间是不能绝对分开的。在本教材中还增加了第 12 章植物分子生物学与植物生理,其主要目的是集中介绍近年来植物生理学某些领域中分子机制的最新成果,同时也为某些读者简要介绍了植物分子生物学方法等内容。

0.2 植物生理学的产生和发展

1. 植物生理学的产生

植物生理学的产生和发展同其他学科一样受到生产力发展水平、相关学科的发展水平及思想意识形态制约。早在公元前 1400~前 1100 年,我国劳动人民在农业生产中就积累了许多植物生理学方面的知识。

例如,豆科植物与谷物轮作可以增产,七九闷麦法(即春化法)的应用等。同样在西欧和罗马的农民,知道施加动物排泄物和某些矿物质(例如灰分、石膏、石灰等)可以增产,说明在许多国家的古代,已出现植物生理学的萌芽。有关植物生理学知识也在我国《汜胜之书》、《齐民要术》和《农政全书》等古农书中有较详细阐述。

14~16世纪的“文艺复兴”使人们从神学观念的束缚中解放出来,回到客观的物质世界。16~17世纪,开始了科学的植物生理学的实验工作,当时主要集中在土壤营养(矿质和水分)方面,这是“文艺复兴”哲学思想影响的结果。

此后,由于资本主义的发展,对农业提出各种各样的要求,与此同时,物理学和化学也有了飞跃发展,为生物学研究提供了更先进的方法,大大推动了植物生理学的研究和发展。到1882年萨克斯(J. Sachs, 1832~1897)编写了最早的《植物生理学讲义》,在此基础上Sachs的学生费费尔(W. Pfeffer, 1845~1920)于1897年编写成了一部三卷《植物生理学》,1904年第二版时把三卷合成一册,标志着植物生理学成为一门独立的学科。此时有代表性的植物生理学家有法国的布森戈(J. Boussingault, 1802~1879)和德国的李比西(J. Liebig, 1803~1873)。前者对氮素营养和光合作用提出重要理论,后者是利用化学肥料理论的奠基人。

2. 植物生理学的发展

植物生理学成为一门独立的学科以后,很快即对植物的各种生理功能和代谢过程进行了比较深入的研究,形成了许多单一的植物功能生理学科,例如植物水分生理、矿质代谢生理、光合作用、呼吸作用、发育生理等,并且从总体水平逐步发展到组织水平、细胞水平和分子水平。到了20世纪,植物生理学在生物学中已成为一个很大的分支学科。由于植物生理学与许多学科(农学、林学、园艺学、环境科学等)有密切的关系,使其研究对象更为广泛,现在又从普通植物生理学中分出许多专门研究讨论某一类植物甚至某一种植物的生理学,以及与其他学科关联的综合性的植物生理学。例如,作物生理学、林木生理学、大豆生理学、玉米生理学、生理生态学和生态生理学等。

我国植物生理学的发展由于历史的原因,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逐渐提高,我国植物生理学的发展与世界差距正日益缩小,某些领域已达到世界先进水平。

0.3 植物生理学的学习方法

植物生理学是一门比较复杂而又与许多学科有密切关系的学科,所以在研究和学习植物生理学时,既要具备一些学科的基础知识,又要贯彻几个科学的基本观点。

0.3.1 学习植物生理学的基础

植物生理学是研究植物生命活动规律的科学,而植物的生命活动与植物的形态构造是相互统一的,所以在学习植物生理学时,必须熟悉植物的形态构造,学好植物形态学和解剖学。另外,植物种类不同,其生理特点也不一样,因此,在学习和研究植物生理学时还必须具备一定的植物分类学基础。

众所周知,大部分植物是生活在土壤中的,它不断从土壤中吸收水分和矿质元素,土壤的物理、化学性质都会影响植物的水分和矿质供应,显然,学习和研究植物生理学还需要具备一定的土壤学知识。

植物的生命活动具体表现在植物体内的一些物理和化学变化上,要了解植物的生命活动,必需从植物体内的物理和化学变化入手。当前植物生理学的种种发现,都与现代物理和化学的手段分不开,所以学习和研究植物生理学必需具备较多物理和化学方面的知识,否则很难进入现代的植物生理学领域。当然,分子生物学的知识和方法也是学习现代植物生理学必备的基础。

0.3.2 要贯彻三个观点

1. 辩证唯物主义观点

植物的生命活动十分复杂,但它仍是一种物质运动形式,归纳起来,也不超出物质变化和能量变化,显然,它也符合物质运动的规律,也应当用辩证唯物主义的观点去分析和认识。植物生理过程实质上是一种矛

盾运动,它既要向外界吸水,又要向外界失水,既要合成(光合),又要分解(呼吸)。所有的生理变化,都是由内因决定的,外因只是变化的条件。例如,短日照植物和长日照植物,决定其长短日照特性的是其基因(内因),在具备其开花条件时,它就可以开花(长日照植物在长日照下,短日照植物在短日照下)。植物的各种生理特性都是如此。所以必须用辩证唯物主义的观点去分析和了解。

2. 进化发展的观点

植物的生命现象是连续的,任何一种植物,都有它的过去、现在和将来。研究一种植物的生理活动,如果不了解它的过去,就很难了解它的现在,也难以预见它的将来。例如,研究甘薯的开花生理,会发现它在山东、河北一带生长,既不开花也不结果。这是为什么?用什么办法可以让它开花?如果了解甘薯的过去(原产地)是生长在南方短日照地区,就可以解释它在长日照地区(山东、河北一带)不开花的原因,也会想到利用短日照诱导的办法使甘薯在该地区开花结果。

3. 实践观点

植物生理学是一门起源于生产实践的学科,它是通过大量生产实践和大量实验而产生的,所以学习植物生理学也必需强调实验和观察。只有通过实地调查,反复实验,细心观察,才可能了解植物生理的变化规律,得到正确的结论,再进一步设法用这个理论去指导生产实践。通过多次实践,再进一步发展理论,即从理论到实践,再从实践到理论,才可能正确了解植物生命活动的规律。最后应用这个规律去指导生产,为人类创造财富,达到学以致用目的。

0.4 对植物生理学的展望

综上所述,可以了解植物生理学的产生、发展以及与其他学科的关系,从而不难看出,植物生理学是有光明发展前途的。

近年来,对植物光合作用的研究是植物生理学中的一个热门课题,光合作用中的关键问题如能突破,人工模拟光合作用和太阳能的合理利用即可迎刃而解,将使世界粮食问题和能源问题得以解决。正因为如此,许多国家投入大量人力和财力研究光合作用机理,为开发利用太阳能并最终在实验室中利用太阳能化学合成碳水化合物奠定理论基础。

近年来植物组织培养理论和技术的研究进展也很快。当前已经利用组织培养技术成功地获得了单倍体和多倍体植株以及多种名贵花卉的试管苗,为育种工作及花卉工厂化生产提供了一个新的手段。另外,在遗传工程育种中,组织培养技术也能发挥很大的作用,相信不久的将来,可以利用组织培养技术培育出大量的优良品种,而且能够利用组织培养技术大批工业化生产多种贵重药物和食品。

溶液培养近年来发展也很迅速,不少国家正在采用这种培养方法种植蔬菜、花卉、牧草和果树,这种技术不受季节、地区等条件的限制,可以完全在人工控制的条件下种植作物,从而避免不利环境条件的影响,使收获物的产量和质量大幅度提高(远远超过大田生产)。这是一个非常有前途的种植作物的方法,今后如能应用到贵重经济作物和粮食作物生产上,将是一次重大的绿色革命。

除以上所述,植物激素对植物作用机理和应用的研究,植物抗性生理的研究,植物生理数学模型的研究以及植物生长发育机理和控制的研究,如能进一步获得突破性进展,将会在农业生产中作出更大的贡献。

如前所述,随着分子生物学的迅猛发展,人们越来越多地利用分子生物学手段从分子水平上来揭示植物生命活动的规律,一些与植物重要生命现象相关的基因及其表达调控机理(如光合作用关键酶、开花等)已被克隆并被了解;一些植物重要抗逆性状(抗盐、抗旱和抗病等)相关基因的功能也正在得到揭示。总之,21世纪植物生理学将发展成为从分子、细胞、组织、器官、个体与环境各个水平上深入探讨植物生命活动规律的全新学科。

植物生理学的发展,一方面会促进植物分子生物学和植物生物技术等相关学科的发展。另一方面也会促进农业的发展,而且对工业的发展也能产生深刻的影响,希望植物生理学的研究者和学员们,应当加倍努力学习 and 研究植物生理学,为早日实现我国的雄伟发展目标——四个现代化而奋斗。

提 要

水分对植物的生命活动有极其重要的作用。水分在植物体内有自由水和束缚水两种形式,二者比值可反映代谢活性与抗性强弱。

植物细胞的水势是指相同温度和压力下每偏摩尔体积分子的化学势与每偏摩尔体积分子纯水的化学势之差。典型细胞水势: $\psi_w = \psi_s + \psi_p + \psi_m$; 具有中央大液泡的细胞水势: $\psi_w = \psi_s + \psi_p$; 分生细胞、风干种子的水势: $\psi_w = \psi_m$ 。在任何两个相邻部位之间或两个相邻细胞之间水分移动决定于两者的水势差,水分从高水势区域流向低水势区域。

植物细胞吸水主要有两种方式: 渗透吸水、吸胀吸水,以渗透吸水为主。水分跨膜运输的方式有两种: 一是通过膜脂双分子层的间隙进出细胞; 二是通过水孔蛋白进出细胞。

根系是植物吸水的主要器官,根尖的根毛区是吸水的主要区域,根系有主动吸水和被动吸水两种方式,其吸水动力有根压和蒸腾拉力两种。植物失水的方式有吐水和蒸腾两种。植物主要通过叶片蒸腾散失水分,叶片蒸腾又包括角质蒸腾和气孔蒸腾两种形式,气孔蒸腾是植物叶片蒸腾的主要形式。目前主要用淀粉-糖转化学说、 K^+ 积累学说和苹果酸代谢学说来解释气孔的运动。

作物需水因作物种类不同而异,同一作物在不同的生育期需水要求不同。合理灌溉就是要用最少量的水取得最好的生产效果。

本章主要了解植物对水分吸收、运输及蒸腾的方式、途径和机制,认识植物如何维持水分平衡及其重要性,为合理灌溉提供理论依据。

根据生命起源的现代观点,最初的植物起源于水中,后来才从水生逐渐进化为陆生。可见水是植物的先天环境条件,没有水就没有生命,也就没有植物。植物的一切生命活动,都只有在一定的细胞水分状态下才能进行,否则,植物正常生命活动就会受阻,甚至停止。在农业生产上,水也是决定收成有无的重要因素之一,农谚说:“有收无收在于水”,就是这个道理。

陆生植物一方面必须不断地从土壤中吸收水分,以保持正常含水量,但另一方面它的地上部分(尤其是叶子)又不可避免地要向外散失水分。所以,植物体内水分实际上是始终处于水分吸收和排出的动态平衡之中,形成“土壤-植物-大气连续系统”间的水分流动。这就构成了植物水分代谢的主要内容,即植物从环境中吸水;水分在植物体内运输和分配;水分从植物体内向环境排出。在农业生产上,农作物常常面临着水分吸收与散失(蒸腾)的矛盾,并直接影响着作物的产量。所以,对植物水分代谢的研究和学习,在理论和实践上均有重要意义。

1.1 水分与植物的生命活动

1.1.1 水的某些理化特性

1. 水分子的组成和结构

水分子由 1 个氧原子和 2 个氢原子以共价键(covalent bond)结合呈“V”型结构,2 个 O—H 键间的平均夹角约为 105° (图

1. 1)。因氧原子的电负性比氢原子的大,共价键中的一对电子偏向于氧原子,这使得 H_2O 分子中氧原子一端带部分负电荷,氢原子一端带部分正电荷。由于分子中正、负电荷相等,所以 H_2O 分子仍表现电中性(electroneutrality)。但由于氢原子不对称地位于氧原子的一侧,所以正负电荷的中心不重合,这样水分子就成为极性分子(polar molecule)。在相邻水分子间,带部分负电荷的氧原子与带部分正电荷的氢原子以静电引力相互吸引形成氢键(hydrogen bond)。氢键是一种比较弱的键,键能约为 $20 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$,而共价键和离子键的键能一般在几百个 $\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$,但氢键要比范德华(Van der Waals)力(大约 $4 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$)的键能大。正因为水分子之间存在氢键,使得部分水分子缔合成水分子聚合体(H_2O)_n,即常常以缔合分子的形式存在。在液态水中缔合分子与单分子处于平衡状态,缔合是放热过程,解离是吸热过程。高温时水主要以单分子状态存在,温度降低时水的缔合程度增大, 0°C 时全部水分子缔合在一起,形成一个巨大的缔合分子。

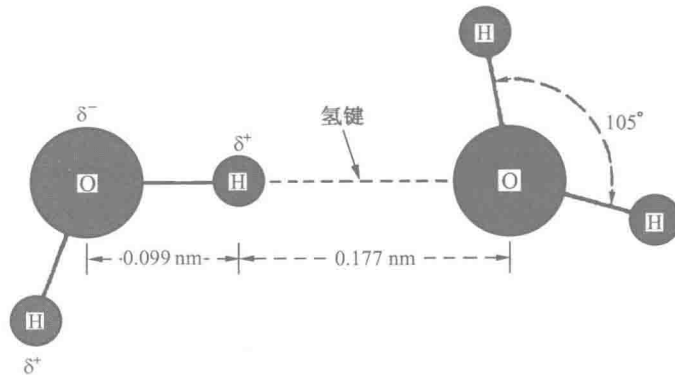


图 1.1 水分子的结构和氢键

2. 水的某些理化性质

(1) 水的高汽化热

汽化热(vaporization heat)指在一定温度下,将单位质量的物质由液态转变成气态所需的热量。在 25°C 时水的汽化热为 $2.45 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1}$ 。在已知的所有液体物质中水的汽化热最大(表 1.1)。这是因为大量的氢键使水中存在缔合分子,要使各分子解离开来呈气态,就必须通过提供较多的热量,即提高水温来破坏氢键。水的高汽化热使植物得以通过蒸腾作用有效地降低体温,避免高温、强光辐射可能造成的伤害。

表 1.1 水与其他体积相似分子的一些物理特性比较

	分子质量/Da	比热/($\text{J} \cdot \text{g}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$)	熔点/ $^\circ\text{C}$	溶解热/($\text{J} \cdot \text{g}^{-1}$)	沸点/ $^\circ\text{C}$	汽化热/($\text{J} \cdot \text{g}^{-1}$)
水	18	4.2	0	335	100	2 452
硫化氢	34	—	-86	70	-61	—
氨	17	5.0	-77	452	-33	1 234
二氧化碳	44	—	-57	180	-78	301
甲烷	16	—	-182	58	-164	556
乙烷	30	—	-183	96	-88	523
甲醇	32	2.6	-94	100	65	1 226
乙醇	46	2.4	-117	109	78	878

(2) 水的高比热

比热(specific heat)指使单位质量的物质温度升高 1°C 所需的热量。水的比热为 $4.187 \text{ J} \cdot \text{g}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ 。除液态氨外,所有的液态和固态物质中,水的比热最大。这也是因为液态水中存在缔合分子,与其他液体相比则需更多的热量来打破氢键使水温升高。反过来,当水温降低时,会释放出比其他液体更多的热量。水的这种特性使水在外界温度变化较大时,自身的温度变化幅度较小,这样使水分对气温、地温及植物体温有巨大的“缓冲”调节能力,从而有利于植物适应冷热多变的环境。

(3) 水的内聚力、黏附力和表面张力

液体状态下同类分子间具有的分子间引力叫做内聚力(cohesion),水中由于大量氢键的存在,故水的内聚力十分强大。强大的内聚力使水具有很高的抗张强度(指某物质抵抗张力的能力,即液体在断裂前所能经受的最大张力),能抵抗水柱中水分子彼此被拉开。液体与固体间的相互吸引力叫做黏附力(adhesion),由于水是极性物质,它可以与其他极性物质形成氢键,因此水与极性物质间有较强的黏附力。如果水与某物质间的黏附力大于水的内聚力,称该物质为可湿性的。水的内聚力和黏附力十分有利于水分在植物体内的长距离运输。处于界面的水分子受着垂直向内的拉力,这种作用于单位长度表面上的力,称为表面张力(surface tension)。表面张力使某一体系趋于向稳定状态变化,即表面积缩小,减少界面高能分子的数量。内聚

力、黏附力和表面张力的共同作用产生毛细作用(capillarity)。毛细作用指在液体与固体相接触的表面间的一种相互作用。木质部中的导管就是一种管壁可湿的毛细管。植物细胞壁纤维素的微纤丝间有许多空隙,它们形成很多小而弯曲的毛细管网络。

(4) 水的电特性

水具有极高的介电常数(dielectric constant)(是指抵消电荷间相互吸引作用能力的一种测度),是许多电解质与极性分子的良好溶剂。水分子带正负电荷的两端分别与对应的负、正离子相结合,有效降低正、负离子间的静电作用力,大大增加它们的溶解性。植物体内蛋白质、氨基酸、糖类所含有的亲水基团($-\text{COOH}$ 、 $-\text{COH}$ 、 $-\text{NH}_2$)能与水分子形成氢键,即水可以在大分子物质带电基团周围定向排列,形成水合层(shell of hydration),减弱了大分子之间的相互作用,增加其溶解性,维持大分子在溶液中的稳定性。水分子还可结合在带电离子(K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Cl^- 、 NO_3^- 等)的周围,使其成为高度可溶的水化离子。

1.1.2 植物的含水量

水是植物体的主要组成成分。植物的含水量(water content)是指植物所含水分的量占鲜重的百分数。植物的含水量与植物的种类、器官和组织本身的特性及其所处的环境条件有关。不同种类的植物含水量不同,水生植物的含水量在90%以上,中生植物含水量一般为70%~90%,而旱生植物含水量可低至6%。肉质植物含水量高于草本植物,而草本植物的含水量一般高于木本植物。不同发育时期含水量亦不同,一般幼嫩的植物比成熟、衰老的植物含水量大。不同器官组织含水量不同,根的含水量一般为80%~90%、茎为50%~80%、叶为80%~90%、果实为85%~95%、种子为5%~15%、休眠芽约为40%。植物的含水量也随外界环境条件而变化,凡是生长在荫蔽、潮湿环境中的植物,其含水量比生长在向阳、干燥环境中的植物含水量高。一天之中,植物在早晨的含水量大于中午。所以,植物体内的含水量与植物生命活动有密切关系,生命活动旺盛的部位,含水量就高。在研究植物生理活动的各种指标时,常常要测定植物的含水量。同时作物含水量也可以间接地反映出土壤的水分供应情况。生产上通常用相对含水量(relative water content, RWC)作为作物是否需要灌溉的指标。相对含水量为植物实际含水量占水分饱和时含水量的百分率,可用下式表示:

$$\text{RWC}(\%) = W_{\text{act}}/W_{\text{a}} \quad (1.1)$$

上式中 W_{act} 表示叶的实际含水量; W_{a} 表示叶在水分饱和时的含水量。

1.1.3 植物体内水分的存在状态

水分在植物细胞内通常有两种存在形式:束缚水和自由水。束缚水(bound water)是指被原生质胶体颗粒紧密吸附的或存在于大分子结构空间的水。它们在体内不能够移动,不起溶剂作用,其含量变化较小。由于植物细胞的原生质、膜系统以及细胞壁是由蛋白质、核酸和纤维素等大分子组成,它们含有大量的亲水基团,与水分子有很高的亲和力,在周围形成水化层。自由水(free water)是指存在于原生质胶粒之间、液泡内、细胞间隙、导管和管胞内以及植物体的其他组织间隙中的、不被吸附、能在体内自由移动、起溶剂作用的水。其含量随植物的生理状态和外界条件的变化而有较大的变化。它主要供给蒸腾,补充束缚水,并且负担营养物质的传导和维持植物体一定的紧张状态,直接参与植物的生理生化反应。实际上,这两种状态水分的划分是相对的,它们之间并没有明显的界线,只是物理性质略有不同。

细胞内的水分状态不是固定不变的,随着代谢的变化,自由水/束缚水比值亦相应改变。自由水直接参与植物的生理过程和生化反应,而束缚水不参与这些过程,因此自由水/束缚水比值较高时,植物代谢活跃,生长较快,抗逆性差;反之,代谢活性低,生长缓慢,但抗逆性较强。例如,越冬植物组织内自由水/束缚水比例降低,束缚水的相对含量增高,植物生长极慢,但抗逆性很强。在干旱条件下,植物体内的束缚水含量也相对提高,所以旱生植物生长缓慢,抗旱性强。当自由水降低到很低水平时,原生质由原来的溶胶状态转变为凝胶状态,例如,风干的种子,代谢活动几乎观察不到,这时的抗逆性也最强。由此可见,影响植物正常生理活动的不仅是含水量的多少,而且还与水分存在状态有密切关系。

1.1.4 水分在植物生命活动中的作用

1. 水的生理作用

1) 水是细胞的主要组成成分 植物细胞原生质含水量一般在80%以上,这样才可使原生质保持溶胶

状态,以保证各种生理生化过程的进行。如果含水量减少,原生质由溶胶趋于凝胶状态,细胞生命活动也随之减弱。如果原生质失水过多,就会引起原生质正常结构破坏,导致细胞死亡。

2) 水是植物代谢过程中的重要原料 水是光合作用的原料,并参与呼吸作用、有机物质合成和分解过程。

3) 水是各种生化反应和物质吸收、运输的介质 植物体内绝大多数生化过程都是在水介质中进行的。而绝大部分物质(无机物和有机物)只有溶解在水中才能被植物所吸收。同样植物体内的矿物质及有机物质也必须以水溶液状态才能通过输导组织运送到植物体各个部分。

4) 水能使植物保持固有的姿态 水分可使细胞保持一定的紧张度,使植物枝叶挺立,便于充分接受阳光和进行气体交换,同时也可使花朵开放,利于传粉。

5) 水分能保持植物体正常的体温 水分子具有很高的汽化热和比热,因此,在环境温度波动的情况下,植物体内大量的水分可维持体温相对稳定。在烈日暴晒下,通过蒸腾散失水分以降低体温,使植物不易受高温伤害。而在寒冷的情况下,水较高的比热,可保持体温不致骤然下降。

2. 水对植物的生态作用

水对植物的重要性除上述的生理作用外,尚有生态作用,即通过水的理化特性,调节植物周围的环境。

1) 水对可见光的通透性 水对红光有微弱的吸收,对陆生植物来说,阳光可通过无色的表皮细胞到达叶肉细胞叶绿体进行光合作用。对于水生植物,短波的蓝光、绿光可透过水层,使分布于海水深处的含有藻红素的红藻也可以正常进行光合作用。

2) 水对植物生存环境的调节 水分可以增加大气湿度、改善土壤及土壤表面大气的温度、影响肥料的分解和利用等。在作物栽培中,利用水来调节田间小气候是农业生产中行之有效的措施。例如,冬季越冬作物可灌水保温抗寒,水稻栽培中利用灌水或烤田调节土壤通气或促进肥料释放等。

1.2 植物细胞对水分的吸收

一切生命活动都是在细胞中进行的,细胞是执行生理功能的基本单位。要了解植物如何从外界吸取水分,首先要弄清植物细胞对水分的吸收过程。

1.2.1 水势的概念及水的迁移过程

1. 自由能、化学势与水势

(1) 自由能与化学势

任何物质的移动都要消耗能量以做功,其所需能量来源无外乎两条途径:一是来自体系之外,例如,加热使水沸腾、机械运动要靠发动机耗能。另一个是来自运动物质体系内部,例如,江河水从上游流向下游、热总是从高温体流向低温体。这一方式是自发进行的过程,自发过程进行的条件是存在水的位势差、物体的温度差、电势差等。当这些势能差为零时,自发过程就会停止进行。一切自发过程都要消耗体系内的这种潜在的“势能”,利用这种能量去做功。将体系内这种能用于做功的能量称作自由能(free energy)。严格讲是在恒温恒压下,体系能够做最大有用功的那一部分能量,它是体系的固有性质。与自由能相对应,体系中不能用于做有用功的能量称为束缚能(bound energy)。物质的运动,或者化学反应总是自发地从自由能高的状态向自由能低的状态运动或变化,即顺着自由能降低的方向进行。如果要逆向进行,就需要从体系外注入能量。所以,通过比较体系中不同部位的自由能的高低,就可以判断物质变化方向和限度。但自由能的绝对值是无法测定的,只知道在变化前后两个不同系统自由能的变化(自由能差 ΔG)。

$$\Delta G = G_2 - G_1 \quad (1.2)$$

若 $\Delta G < 0$,说明系统变化过程中自由能减少,这种情况属自发变化;若 $\Delta G > 0$,说明自由能增加,系统不可自动进行,必须从外界获得能量才能进行; $\Delta G = 0$,说明自由能不增不减,表示系统处于动态平衡。可见,自由能的变化是判断系统能否自动进行反应的标准。

由于实际所遇到的体系常常会有质量和组分上的变化,所以,热力学中又引入了化学势(chemical