植物生理学讲座

科学出版社

内 容 简 介

此书是日本出版的《植物生理学讲座》（共五卷）的第五卷，共分5章。第1章讨论了细胞的结构与透性以及茎、根、叶的结构与功能；在叶子部分，对叶子与外界环境间气体交换的途径与机理以及气孔的开闭运动等方面的讨论特别详尽。第2章为水分的交换与运输，强调水分势这一概念的应用。第3章为根对无机离子的吸收，着重研究细胞水平及组织水平上无机离子的吸收情况。第4章说明叶子的二氧化碳交换，实即光合作用，内容与农业生产实践关系较大。第5章讨论根部吸收的水分及无机离子以及植物体内的同化产物的运输。关于各种因素对一些生理过程的影响，本书也作了深度不等的讨论，其中有些与生产实践具有较大的关系。本书还着重从植物的分类位置及生态性质来分析水分、光合作用等生理特性，特别着眼于分析对比 C_3- 植物及 C_4- 植物间各种生理特性的差别，取材较新颖，资料也较多。

本书适合于农林院校及大学生物科学专业师生的阅读参考；也可供农林科技人员及其他生物科学工作者参阅。

古谷雅樹　宮地重遠　玖村敦彦 編集
植物生理学講座 V. 物質の交換と輸送
朝倉書店，東京 1972

植物生理学讲座　第五卷
物质交换与运输
〔日〕古谷雅树　宫地重远　玖村敦彦 主编
程炳嵩 译

科学出版社出版
北京朝阳门内大街 137 号
中国科学院印刷厂印刷
新华书店北京发行所发行　各地新华书店经售

1976 年12月第 一 版　开本：787×1092　1/32
1976 年12月第一次印刷　印张：10 7/8
印数：0001—5,520　字数：244,000
统一书号：13031·468
本社书号：701·13—8

定 价：1.10 元

执 笔 者

玖村敦彦（东京大学农学院作物学研究室）
田 泽 仁（大阪大学理学院生物学教研室）
星川清亲（东京大学农学院作物学研究室）
武 智 修（爱媛大学农学院农业气象学研究室）
矢吹万寿（大阪府立大学农学院环境调节工程学研究室）
户 塚 绩（东京大学理学院植物学教研室）
佐伯敏郎（东京大学理学院植物学教研室）
牛岛忠广（东京农工大学农学院植物防疫学教研室）
平 田 熙（东京大学农学院植物营养和肥料学教研室）
村田吉男（东京大学农学院作物学研究室）
熊泽喜久雄（东京大学农学院植物营养和肥料学教研室）

China

序

植物细胞原生质中进行的多种多样的物质代谢，其原料和能量是植物从环境吸入而运进细胞的。这是环境与植物体之间物质交换及能量交换的过程，也是植物体内物质运输的过程。本卷所讨论的内容就是同这些过程有关的各种问题。

植物能否从环境中顺利地获得生活必需的原料及能量，这对它来说是生死攸关的重要问题。因而，增强物质交换及能量交换以及物质运输的功能，或使之适合于所处的环境条件，就成为植物进化及适应的关键问题。举个例说，高等植物的营养体是由根、茎、叶三部分组成的，为了提高供应养料和水分及捕获光能和 CO_2 的效率，高等植物的这种体制是有所分工的，这种分工的结果无非是为了实现必要的物质运输而已。另外，各器官微细结构的特征，实际上大多是与提高上述各过程的效率以及增强控制这些过程的机构有关的。这一情况可以说明进化过程在改善物质交换及能量交换功能上或物质运输功能上起着多大的作用，以及它对植物种族的延续和繁荣又是多么的重要。

物质及能量交换的另一重要方面是植物对环境这一方所起的作用。植物与环境间的物质及能量交换必然会使环境中的物质状态及能量状态发生变化。当植物的生长绵亘广大地域而形成巨大群体时，这一作用是很显著的，因而也就大大改变了不同地区的物质流及能量流。群体的内部与外围，正好比市区街道与裸露地块一样，当然是处于完全不同的状态。这反过来自然又对构成群体的植物的生活发生制约作用。同

时，对与该群体共居的动物的生活也发生影响。每一植物的交换过程就在生态系统上构成这种物质流及能量流的一个断面。

本书内容在向来的植物生理学书籍中都采用水分生理、养分吸收、光合作用、运输等等名称，这些书籍所讨论的可以说大多是些彼此割裂的状况。但上述这些过程不管是从其在植物生活中所具的意义来看，还是从机理的角度来看，它们中间都有着许多共同性以及密切的相互关系。因而，本书特把全部这些过程当作一个流程来看待，而采取这样的立场，就是把前述各种作用作为该流程的部分过程来考虑。这是因为，编者认为这样有利于更生动地来认识环境与植物之间的物质关系及能量关系。

植物群体物质交换及能量交换的问题在生态学上是重要的；但限于本书性质，这里只能简单地讨论其中的一部分，而将研究的中心放在个体乃至个体以下的水平上。

玖村敦彦

1972年5月

China 需要全本请访问 www.ertongbook.com

目　录

序 …… v

1. 物质交换和能量交换的器官以及输导组织的结构和功能 …… 1

1.1 细胞的结构与透性……(田泽) 1

1.1.1 从膜结构来看细胞的基本结构 …… 2

1.1.2 水分的通透 …… 7

1.1.3 非电解质的通透 ……17

1.1.4 离子的通透 ……19

1.1.5 与膜流有关的物质运输 ……32

参考文献 ……35

1.2 茎的结构与功能 ……(星川) 37

1.2.1 茎的形态与功能 ……37

1.2.2 茎的内部结构与功能 ……40

参考文献 ……53

1.3 根的结构与功能 ……(星川) 53

1.3.1 根的形态与功能 ……53

1.3.2 根的内部结构与功能 ……55

1.3.3 根系及其功能 ……62

参考文献 ……65

1.4 叶的结构与功能……66

1.4.1 叶的结构 ……(星川) 66

参考文献 ……74

1.4.2 叶子对辐射的反射、吸收及透射 ……(玖村) 74

China

参考文献 ……83
1.4.3 叶子的能量交换与叶温 ……(武智) 83
参考文献 ……88
1.4.4 叶子与外围环境间气体交换的途径
及机理 ……(矢吹) 88
参考文献 ……107
1.4.5 气孔的开闭运动 ……(户塚) 108
参考文献 ……130
2. 水分的交换与运输 ……134
2.1 水分的吸收、移动与排出 ……(佐伯) 134
2.1.1 含水量与水分势 ……134
2.1.2 水分的吸收 ……144
2.1.3 水分的移动 ……155
2.1.4 水分的排出 ……161
参考文献 ……166
2.2 植物种的分类位置及生态性质与水分
生理特性的关系 ……(牛岛) 167
2.2.1 不同种植物水分代谢特性的差异 ……167
2.2.2 抗旱性的种间差异 ……171
2.2.3 种的水分代谢特性与光合作用及物质
生产的关系 ……176
参考文献 ……180
3. 根对无机离子的吸收 ……(平田)182
3.1 根的结构与无机离子的吸收 ……183
3.1.1 细胞水平上的无机离子吸收过程 ……183
3.1.2 组织水平上的无机离子吸收过程 ……201
3.2 植物个体对无机离子的吸收 ……211
3.3 环境因素对无机离子吸收的影响 ……216
3.3.1 温度 ……216
3.3.2 光 ……218

China

3.3.3 水分 ……220
3.3.4 空气 ……223
3.3.5 有害物质及促进物质 ……226
3.3.6 pH 值 ……230
3.3.7 营养状态 ……231
参考文献 ……232
4. 叶子的 CO_2 交换 ……235
4.1 各种因素与 CO_2 吸收速度的关系
……(玖村) 235
4.1.1 光合作用、呼吸作用与叶内外 CO_2 的流动 ……235
4.1.2 光与光合作用 ……238
4.1.3 CO_2 浓度与光合作用 ……248
4.1.4 温度与光合作用 ……251
4.1.5 O_2 浓度与光合作用 ……258
4.1.6 土壤水分及叶子水分与光合作用 ……265
4.1.7 矿质元素与光合作用 ……272
4.1.8 叶子的叶绿素含量与光合作用 ……275
4.1.9 叶龄与光合作用 ……276
参考文献 ……280
4.2 植物种的分类位置及生态性质与光合作用特性的关系 ……(村田) 284
4.2.1 光合能力的种间差别 ……285
4.2.2 光合能力的种间差别与新的 CO_2 固定系统 ……289
4.2.3 C_4- 二羧酸途径的分布与植物的分类 ……290
4.2.4 光合器官结构的种间差别 ……293
4.2.5 对光照反应的种间差别 ……295
4.2.6 对温度反应的种间差别 ……297
4.2.7 对水分条件反应的种间差别 ……298
4.2.8 对 CO_2 浓度反应的种间差别 ……300
4.2.9 对 O_2 浓度反应的种间差别 ……302

China

参考文献 ……303
5. 植物体内物质的运输……(熊泽)305
5.1 运输的途径与机理……305
5.1.1 根部吸收的水分及无机离子等的上升……305
5.1.2 木质部中移动的物质的形态……307
5.1.3 物质在木质部中上运的机构……307
5.1.4 同化产物运输的途径……309
5.1.5 同化产物运输的机构……311
5.1.6 筛管中的物质及其运输速度……316
5.2 个体及器官的生长发育与物质的移动及再移动……318
5.2.1 无机物的移动与再移动……318
5.2.2 有机物的移动与再移动……321
参考文献……324
译后记……327
索引……332

1. 物质交换和能量交换的器官以及输导组织的结构和功能

1.1 细胞的结构与透性

细胞同外界的物质交换，不仅仅决定于单纯的扩散过程，也受细胞内部复杂的结构及功能所制约。这是因为除了被动运输之外还有主动运输的缘故。同时植物吸收的物质不一定都在细胞内均匀分布，而是不均匀地分布在细胞质基质、各种细胞器及液泡等部位。目前由于实验技术上还有困难，所以除了某些特定物质以外，关于物质在细胞内细微分布状态方面的知识还是比较缺乏的；但至少已有这样的想法，即应该注意到物质的透入及透出细胞乃是由细胞内物质不均匀分布的积分的结果所引起的。在这一意义上，细胞的透性也可以理解为是细胞内部结构和功能的表现。例如，如果某一物质在细胞内是迅速参与代谢的物质，那么它就将陆续不断地透入细胞；如果是不参与代谢的物质，则很快就将达到平衡状态。达到平衡状态时仍会不断发生细胞内外的物质交换。对各种不同状态物质的出入的上述这种调节作用，就是透性问题。

与上述透性特别有关的结构要算是膜的结构了。除原生质膜、液泡膜以外，存在于细胞质中的种种细胞器也都各有一层或二层的膜围绕着。膜不只是阻碍位于其两侧的两相间物质的通透，且具有控制物质交换的作用，它并不是对任何物质都无所区别地加以吸收的。就是说，为了维持和调节膜内部

China

原生质的功能，膜具有让物质选择性地通透的作用。从透性的角度来看，细胞也可以说就是通过几层套盒状膜结构而调节物质流动的调节系统。

1.1.1. 从膜结构来看细胞的基本结构

关于植物细胞的细微结构，有很多参考书；特别是最近出版的 Ledbetter及Porter[1] 所著的一本书，附有精美的电子显微镜照象，更是值得一读。图1.1模式地表明了细胞的基本结构，这里先就该图作一概略的叙述。植物细胞外面围有细胞壁(CW)，内部是细胞的主体即原生质体。在生长点及分生组织等的细胞中，原生质体几乎全由原生质组成，但在分化成长的细胞中则还具有大形液泡 (V)。原生质由细胞核 (N) 及细胞质组成。细胞质在光学显微镜下是由无结构的细胞质基质及存在于其中的种种结构单位组成；后者可叫做细胞器，除了线粒体 (Mc)、质体 (P) 等光学显微镜下易于辨认的以外，还有在电子显微镜下才能辨别清楚的高尔基体 (G)、内质网 (ER) 等；此外，在电子显微镜下还可看到微管(Mt)和纤丝结构(F)。

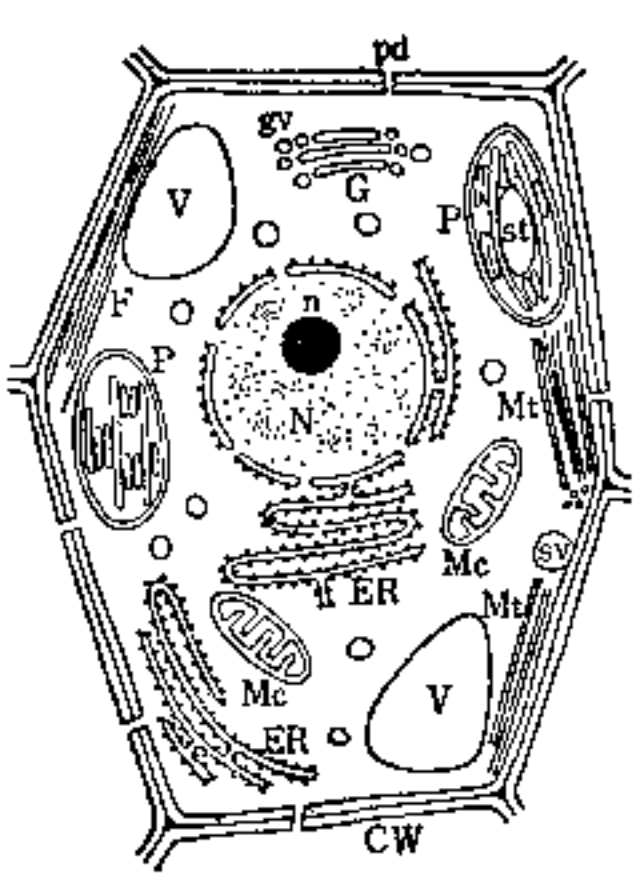


图 1.1 植物细胞模式图
CW.细胞壁；ER.内质网；F.纤丝；G.高尔基体；gv.高尔基小泡；Mc.线粒体；Mr.微管；N.细胞核；n.核仁；P.质体；pd.胞间连丝；St.基质；sv.分泌泡；V.液泡。

这里拟将这些细胞结构加以讨论，特别是要讨论与物质运输关系较大的膜结构方面。

China需要全本请访问 www.ertongbook.com

1.1.1.1 膜的一般结构

所有的细胞器都是借一层或二层的膜而同细胞质基质隔离开来的。用 $KMnO_4$ 及 OsO_4 固定的膜的电子显微镜照象指出，无论哪一种膜都同原生质膜一样，即都具有三层的结构。也就是两层暗层 中间夹 着一 层明亮层。1935 年 Danielli 及 Davson[2]就已提出过如下 的膜模型 (图1.2,a)，即 在活体膜中有二层类脂层处在中间，其两侧则存 在着蛋白质分子层。就是说活体膜是由两层 类脂层组成，各个 类脂分子都平行排列，其亲脂性碳链都指向内侧；而另一方面，面向外侧的亲水性极则由蛋白质分子所覆盖。这一模型所根据的事实是：(1)从红血球提取出来的类脂 能在水面上形 成单分子膜，同时其面积为红血球表面积的两倍[3]；(2)红血球及海胆卵的表面压力为0.2—0.8 达因·厘米$^{-1}$，比油对水的表面压力 15 达因·厘米$^{-1}$要低得多。根据(1)点可以推 想到类脂的双分子结构；而(2)点则暗示了表面活性物质把类脂层遮盖了起来。

电子显 微镜中 看到的膜 的厚度 是在7 —10 毫微米范围内。如果假定固定剂是 被吸附在 类脂与蛋 白质结 合的部位上，则电 子显微镜 照象中 显示出 来的 浓密的外 侧二层如图

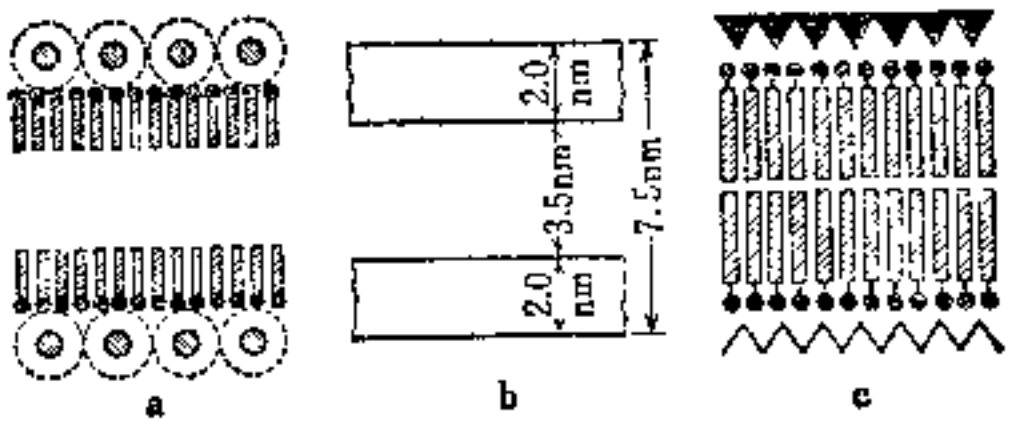


图 1.2 活体膜模型

a. Danielli-Davson 模型；b. 用 $KMnO_4$ 及 OsO_4 固定后看到的活体膜电子显微镜象；c. Robertson 单位膜模型。 两侧的浓密层厚度平均为 2.0 毫微米，中间稀疏层厚度平均为 3.5 毫微米。

China

1.2，b 所示，它们相当于膜模型(图 1.2，a 和 c)的相应部分。Robertson[4] 认为，所有的活体膜都具有类似原生质膜的结构，而且不管是从个体发育上或是从系统发育上来看，这些膜都是由原生质膜直接或间接地形成的。这就是他所倡导的单位膜学说。

电子显微镜照象中看到的膜的三层结构，在 Danielli-Robertson 模式中究竟应该看作是蛋白质-类脂-蛋白质呢还是类脂-蛋白质-类脂呢？这还是未解决的问题。最近更提出了由脂蛋白的亚基(subunit)*组成的所谓亚基模型(图 1.3)。不过究竟以哪一种模型较为合理，目前还不能作出定论[5]。但是，活体膜不仅乙醇之类亲脂性分子较易透过，且水及离子之类亲水性分子也较易透过；同时，活体膜的电阻为10^3—15^5 Ω 厘米^2，而由两分子层类脂制成的人工膜的电阻则为 10^6—10^9Ω 厘米^2，前者比后者低得多。把上面这些现象综合起来考虑，那么 Danielli-Robertson 模型提出的说法就不合适了，因为该模型认为，处于膜中心的类脂层是连续层。而在图 1.3 所示的任何一种模型中，则不管采用哪一种，都必须考虑类脂层分子的排列由于存在着亲水性结构而发生中断。

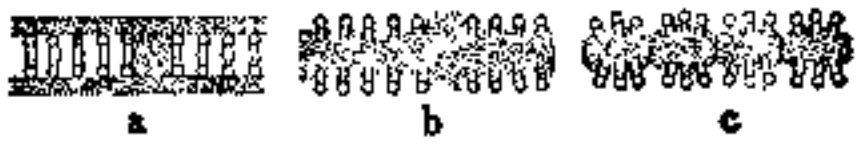


图 1.3 膜模型[5]

a. 蛋白质-类脂-蛋白质；b. 类脂-蛋白质-类脂；c. 亚基。

1.1.1.2 膜的表面及内部结构

最近采用冷冻浸蚀法可使细胞特别是膜的微细结构不因固定剂等而致改变形状，以利于用电子显微镜进行观察。就

---

* subunit 或译为亚单位——译者

China

是说，使试验材料在液体丙烷中急速冻结而被固定，但仍保持原来生活状态时的形状，同时用切片刀插入试验材料的裂缝中而逐渐加以劈开，因此，刀口并不直接接触试验材料的裂开面(图 1.4)。把这样切好的试验材料放在真空中，使冰进行不同程度的升华，然后用铂-碳进行真空蒸发而制成复制品。此复制品就可用来在电子显微镜下进行观察。

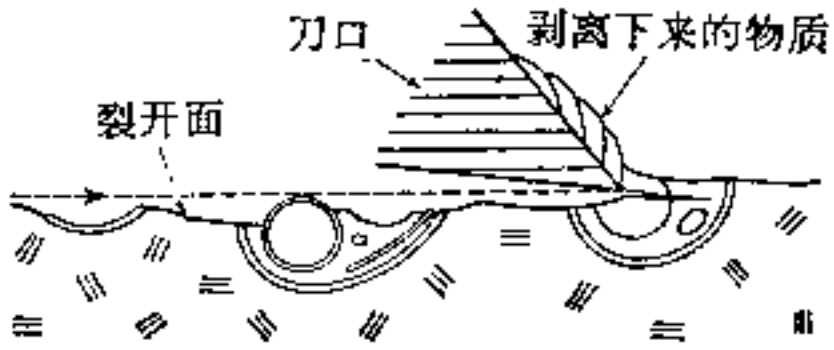


图 1.4　采用冰蚀法时将冻结的试验材料用切片刀劈开的情况[6]
裂开面产生在膜的表面。

这里有两种说法。一种是，刀口裂开面是沿着细胞结构单位的界膜而产生的，因而能够观察膜的表面结构(图 1.5)[6]；另一种是，裂开面发生于膜内，因而能够观察膜的内部结构(图 1.6)[7]。用冰蚀法证明，酵母原生质膜的外表面被覆着各种大小不同的微粒；在核表面双层膜的每一层的表面以及在液泡膜及内质网的表面上，也都可看到这种粒状结构(图 1.5)[6]。另一方面，Branton [7]指出，膜裂开面不管进行升华



图 1.5　用切片刀劈开以及借冰的升华引起冰蚀，借以看到微细结构的解释性图象[6]。
a. 裂开面断面图；b. 冷冻浸蚀形成的裂开面；c. b 象的解释；
ER. 内质网；N. 细胞核；V. 液泡。

China

与否，表现的结构是完全相同的，因而认为裂开面是属于难于升华的疏水性物质，且系产生于膜的内部。在洋葱根尖端的细胞中，其所有的膜的内部都可普遍看到有大小约为85埃(Å)的微粒。这种微粒与核糖体是不同的，这可从其大小上来加以判断；另外，在去掉核糖体的内质网的膜上以及在原来就不带有核糖体的高尔基体的膜上也都可看到这种微粒，因而也可说明两者是不同的。

在叶绿体的类囊体的膜上可以看到大微粒(170×90埃)及小微粒(110×90埃)。在基质的片层上以及质体基粒最外层的膜上只存在有小微粒；但相反，在片层重叠的部分则两种微粒都有存在[8]。据报道[8]，与微粒种类的这种差别，相应

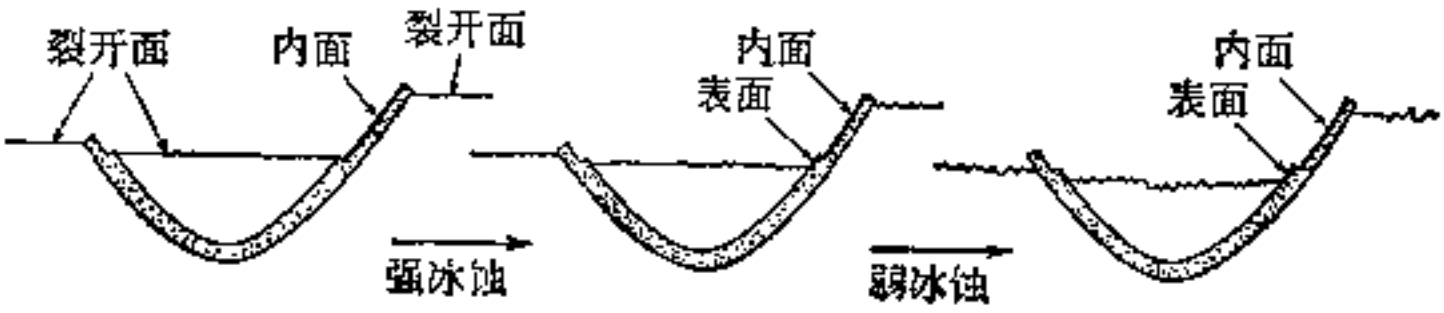


图 1.6　裂开面发生于膜内部的说明[7]
膜的内面是由疏水性物质组成的，因而不受冰蚀。膜的表面由于周围受到冷冻浸蚀而开始有一部分露出。

的是，前者具有光化学系统Ⅰ的活性，而后者则具有光化学系统Ⅰ及Ⅱ两部分的活性。

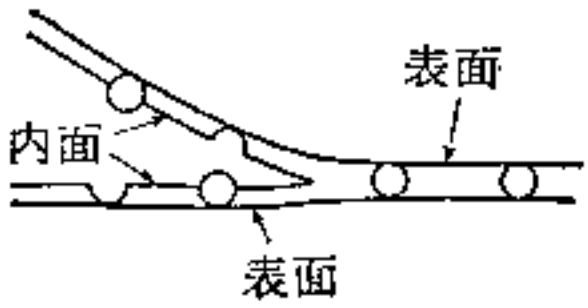


图 1.7　模式图，表示裂开面发生于具有微粒结构及内部空间的膜的内面。

Branton[7]认为，由于冷冻浸蚀法得到的图象是揭示膜的内部情况的，所以这些微粒结构一定是埋在膜内的，正如图1.7中可以看到的那样。这些微粒在膜内的分布表现为不对称性。例如，在液泡膜上可以看到凹形裂开面上的微粒比凸形裂开面上要更多些，就是说，可以认为微粒在膜的一面结合

China

得较为牢固些。膜的这种不对称性在其他的膜上也是经常看到的(表 1.1,图 1.8)[5]。

表 1.1 用冷冻浸蚀法看到的膜内部微粒分布密度的不对称性[5]

膜的类型	每 1 平方微米(μ^2)膜面上的微粒数		微粒所占面积为整个膜面积的%
	高密度面	低密度面	
卵磷脂的髓磷脂	0	0	0
髓磷脂	0	0	0
根尖细胞的核膜	1,790	420	12
原生质膜(根尖)	2,030	550	15
原生质膜(红血球)	2,800	1,400	23
原生质膜(酵母)	2,600	—	63
液泡膜	3,300	2,480	32
线粒体	2,700	—	—
叶绿体	3,860	1,800	80

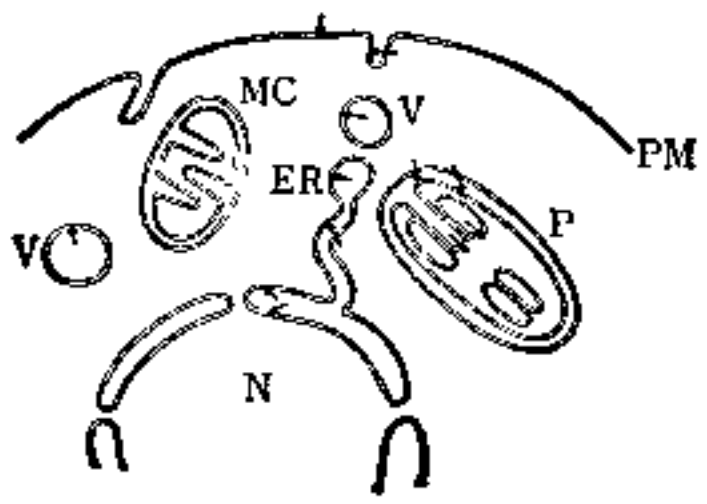


图 1.8 膜的不对称性[5]

箭头所指为表 1.1 中微粒分布稠密的一面；ER. 内质网；Mc. 线粒体；N. 细胞核；P. 叶绿体；V. 小泡。

1.1.2 水分的通透

1.1.2.1 渗透性水分运透

1. 各种渗透量

活体膜具有对溶质很难透过而对作为溶剂的水来说则很

China

易透过的半透膜的性质。设在半透膜的一边盛以溶质浓度较高的溶液，另一边盛以溶质浓度较低的溶液，那么水就通过膜而从溶质浓度较低的溶液向溶质浓度较高的溶液流动。这一现象叫做渗透作用。另外，植物细胞一般常具有较高的内部压力即膨压，膨压的改变也能引起水的流动。这样看来，水的渗透性流动有着两种原动力，一是细胞内外浓度差引起的渗透压差；另一是细胞内外的压力差。渗透压同与其相同大小的压力是完全等值的，这在理论上也好，还是根据用活细胞进行的试验也好，都是已经得到了证明的[9]。

今以 π_c 代表细胞内液的渗透压，P_c 代表膨压，π_0 代表外液的渗透压，则水分渗透速度 dv/dt 可用(1)式来表示：

$$\frac{dv}{dt}=L_pA[(P_c-\pi_c)-(-\pi_0)] \tag{1}$$

L_p 为透水度 (hydraulic conductivity) 或渗透性透水系数，A 为细胞的表面积。$(P_c-\pi_c)$ 及 $(-\pi_0)$ 为细胞液及外液的水分势。由于水分势(ψ)是以纯水作标准(0)来表示，因而溶液的水分势是负值。在(1)式中，如果 $(P_c-\pi_c)>-\pi_0$，则水就从水分势高的细胞向水分势低的外液流动[10]。细胞内外水分势之差称为吸水力(S)。

$$S=\psi_0-\psi_c=-\pi_0-(P_c-\pi_c) \tag{2}$$

当 $S>0$ 时，由于 $\psi_0>\psi_c$，所以水从外面向细胞内部流入，即细胞进行吸水。

细胞同不含溶质的水处于渗透平衡状态时，则 $\frac{dv}{dt}=0$，因而根据(1)式可得：$P_c=\pi_c$，即细胞的膨压等于渗透压。一般来说与渗透压 π_0 的外液处于渗透平衡状态的细胞，其膨压为

$$P_c=\pi_c-\pi_0 \tag{3}$$

China需要全本请访问 www.ertongbook.com