

植物生理学

(上册)

丁国华 池春玉 编著

黑龙江教育出版社

图书在版编目(CIP)数据

植物生理学/丁国华,池春玉编著. —哈尔滨:黑龙江教育出版社,2006.7
ISBN 7-5316-4624-2

I. 植... II. ①丁...②池... III. 植物生理学-师范大学-教材 IV. Q945

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2006)第 077492 号

植物生理学

ZHIWUSHENGLIXUE

丁国华 池春玉编著

责任编辑	徐永进
封面设计	神龙公司设计中心
责任校对	夏 为
出版发行	黑龙江教育出版社 (哈尔滨市南岗区花园街 158 号,150001)
印 刷	哈尔滨太平洋彩印有限公司
开 本	850 × 1168 毫米 1/32
印 张	20.5
字 数	500 千
版 次	2006 年 8 月第 1 版
印 次	2006 年 8 月第 1 次印刷
书 号	ISBN 7-5316-4624-2/G·3524
定 价	36.00 元(上、下册)

前 言

“植物生理学”是高等师范院校生物类专业的主干专业必修课,其许多教学内容在中学生物教材中出现,因此加强“植物生理学”的教材建设和教学方法的研究,强调相关的教学内容,对培养合格的中学生物教师具有重要意义。“植物生理学”还与农业生产实践和人们的日常生活关系密切,对提高学习者的生活本领和生物学素质有重要作用。

本书总结了编者多年的教学经验,在编写上力求体现植物生理学学科的最新发展,突出与中学生物相关的教学内容,充实与农业生产实践和人们日常生活密切联系的事例分析。为方便教学,本书分上下两册,上册包括绪论在内共八章,下册五章。每章之前列出了该章的知识重点和难点,每章的结尾附加了一定量的复习思考题。此外,本书还在历年实验教学的经验基础上,选编了25个实验,分别附加在相应的各章之中。

本书的编写还参考和引用了当前公开出版的比较有影响植物生理学教材的一些内容,在此深表感谢。

本书在编写过程中得到了学校领导和同事的许多帮助和支持,其中彭一良老师帮助绘制了二十余幅插图,在此表示感谢。由于编者水平所限,存在一些错误和不妥,敬请各位读者批评指正。

编者

2006年6月24日

目 录

绪 论	(1)
复习思考题	(15)

上 册

第一章 植物细胞的亚显微结构与功能	(16)
第一节 细胞概述	(17)
第二节 细胞壁	(19)
第三节 细胞的膜系统	(26)
第四节 细胞骨架	(39)
第五节 细胞浆	(42)
第六节 植物细胞间的通道	(46)
第七节 细胞信号转导	(50)
第八节 植物细胞全能性及其基因表达	(60)
复习思考题	(64)
第二章 植物的水分生理	(65)
第一节 水在植物生命活动中的作用	(66)
第二节 植物对水分的吸收	(68)
第三节 植物的蒸腾作用	(84)
第四节 水分在植物体内的运输	(95)
第五节 作物合理灌溉的生理基础	(98)
复习思考题	(102)

实验 2-1 植物组织渗透势的测定(质壁分离法)	(103)
实验 2-2 植物组织水势的测定(液体交换法)	(105)
实验 2-3 钾离子对气孔开度的影响	(108)
第三章 植物的矿质营养	(110)
第一节 植物必需元素及其作用	(110)
第二节 植物对矿质元素的吸收与运转	(129)
第三节 植物体内氮的同化	(152)
第四节 作物合理施肥的生理基础	(158)
复习思考题	(162)
实验 3-1 溶液培养和缺素观察	(163)
实验 3-2 TTC 法测定植物根系活力	(166)
实验 3-3 活体法测定硝酸还原酶活力	(169)
第四章 植物的光合作用	(172)
第一节 光合作用的意义、特点与度量	(173)
第二节 叶绿体与光合色素	(175)
第三节 光合作用的机理	(189)
第四节 二氧化碳的固定与还原	(203)
第五节 光呼吸(C_2 循环)	(222)
第六节 影响光合作用的因素	(227)
第七节 光合作用与产量形成	(233)
复习思考题	(235)
实验 4-1 纸层析法分离叶绿体色素	(236)
实验 4-2 叶绿素的理化性质	(238)
实验 4-3 叶绿素 a、b 含量的测定	(242)
第五章 植物的呼吸作用	(247)
第一节 呼吸作用的意义与度量	(247)
第二节 呼吸代谢途径	(251)

第三节 生物氧化与能量贮存	(264)
第四节 呼吸作用的调节与影响呼吸作用的因素	(275)
第五节 呼吸作用与农业生产	(282)
复习思考题	(286)
实验 5-1 植物呼吸强度的测定 - 小篮子法	(287)
第六章 植物的次生物质代谢	(289)
第一节 萜烯类	(290)
第二节 酚类化合物及其衍生物	(295)
第三节 含氮化合物	(304)
第四节 植物次生代谢的意义及其基因工程	(307)
复习思考题	(310)
实验 6-1 总黄酮含量的测定	(311)
实验 6-2 茶多酚含量的测定	(312)
实验 6-3 花青素含量的测定	(314)
第七章 植物体内有机物的运输与分配	(316)
第一节 有机物质运输的形式、途径、方向和度量	(317)
第二节 有机物质运输的机理	(325)
第三节 有机物质的分配与调控	(335)
复习思考题	(344)
实验 7-1 用环剥法观察有机物运输的部位	(344)

绪 论

·知识要点·

植物生理学的概念;研究内容及特点;21 世纪植物生理学发展的趋势;植物生理学的产生与发展;学习植物生理学的方法。

·知识难点·

植物生理学的概念;研究内容及特点;21 世纪植物生理学发展的趋势。

一、植物生理学的概念与内容

(一)植物生理学的概念

1. 植物生理学 (plant physiology) 是研究植物生命活动规律的科学,即用物理学、数学、化学和生物学的技术与方法研究植物如何生活、如何生长、如何生殖以及与环境条件的相互关系。

植物的生命活动概括来说是物质代谢、能量转化、形态建成、信息传递和类型变异的综合过程。具体说来植物的生命活动是在水分代谢、矿质营养、呼吸作用、光合作用、物质转化与运输分配等物质代谢和能量代谢的基本代谢的基础上,表现出种子萌发、株体生长、运动、开花、结果等生长发育过程。在上述生命活动过程中,植物不仅表现出内在的相互联系、相互依赖和相互制约,而且表现出与环境条件的协调与统一。

需要特别指出的是,植物生理学的研究范畴并不局限在个体、组织和器官、细胞、分子等某一结构层面上,研究植物生命活动功

能的过程可以是在较为宏观的个体或组织、器官水平上,也可以是在细胞和分子水平上。

2. 植物生理学的主要研究对象:绿色植物。

(二)植物生理学的研究内容

植物生理学的研究内容,概括起来基本上可以分为四大部分:植物的生长发育与植物的形态建成;植物的物质代谢与植物的能量转化;植物的信息传递和信号传导及植物的类型变异。

1. 植物的生长发育与植物的形态建成 生长发育(growth and development)是植物生命活动的外在表现,它主要包括两个方面: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重量的增加,即生长;二是由于新器官的不断出现带来的一系列肉眼可见的形态变化,即形态建成(morphogenesis),包括从种子萌发,根、茎、叶的生长,直到开花、结实、衰老、死亡的全过程。人类对植物生命活动的认识正是从对其生长发育的观察和描述开始的,所谓“春华秋实”、“春发、夏长、秋收、冬藏”等等,便是人类对植物生长发育规律直观认识的写照。在植物完成整个生活史的复杂综合过程中,既有通过各种酶类、内源生长物质(包括促进剂和抑制剂)、某些色素(如光敏素)的内部调控,又有温度、光照、水分、气体、盐类、pH 等环境条件(包括顺境与逆境)的外部影响。所有这些均为控制植物的生长发育,满足人们的需要提供理论依据。

2. 植物的物质代谢与能量转化 在植物形态变化的背后,是肉眼难以观察到的物质和能量转化过程,而物质转化与能量转化又紧密联系,构成统一的整体,统称为代谢(metabolism)。而绿色植物代谢活动的最大特点,则是它的“自养性”(autotropism)。它不需要以现成的有机物作为食物来源,但却以太阳光能为动力,将简单的无机物合成为复杂的碳水化合物,并能以碳水化合物作为基本骨架,将吸收的各种矿质元素如氮、磷、硫等合成蛋白质、核

酸、脂类等生物大分子。同时,由于植物体在代谢环节和代谢途径上具有多样性,因此上,其代谢产物多达数千种,分子结构极为复杂,至今仍有大量化合物尚难以人工合成。

植物的代谢活动包括水分的吸收、运输与散失;矿质营养的吸收、同化与利用;光合作用;呼吸作用;有机物的转化、运输与分配等方面。通过植物的水分代谢、矿质营养、呼吸作用、光合作用,研究植物如何利用 H_2O 、 CO_2 、无机离子以及豆科植物吸收的空气中 N_2 合成碳水化合物、脂肪、蛋白质、核酸、维生素、生理活性物质(如植物激素、多胺及其它生长物质)和种类繁多的次生物质(如类萜、酚类、生物碱等),以及这些物质又是如何转化、分解或者排出体外。这是植物生命活动的物质基础。

绿色植物在把无机物合成有机物的同时,还把光能转化成电能,并通过 ATP 和 $NADPH + H^+$ 等高能物质以化学能的形式贮存于有机物之中。同时,通过有机物质的分解与氧化,并以 ATP、 $NADH + H^+$ 、 $NADPH + H^+$ 、 $CoA \sim SH$ 等形式将所释放的能量用于植物的生长发育。这是植物生命活动的能量基础。

3. 信息传递(message transportation)和信号转导(signal transduction) 植物虽不像动物那样具有发达的神经系统,但它生活在复杂多变的自然环境中,其生长发育过程必然在很大程度上取决于环境因素的影响。植物要想保持物种的繁衍则必须对环境的变化作出响应。或在长期的进化过程中顺应环境的有规律的变化,形成植物固有的生命周期,或在长期的环境变化中对严酷的环境条件进行适应与抵抗。这些反应都是从“感知”环境条件(物理或化学的)信号开始的。在许多情况下,植物感知信息的部位与发生特定生理效应的部位往往是不同的,这就存在一个感受信息的器官将它所感受到的信息传递到反应器官并发生反应的过程,即信息传递。如:短日植物一进入秋季,夜长昼短,这个环境信号被其叶

片所感受,便会在远离叶片的茎顶端分生组织发生一系列的成花生理准备,直至花芽形成和开花。而多年生落叶树木的叶片,在感受到夜长增加的环境信号后则会诱导植株发生叶柄离层的形成和脱落、枝条进入休眠状态等一系列生理反应。

植物除了感受环境条件信号并发生相应的生理反应外,植物内部各器官、细胞之间,甚至细胞内部不同的亚细胞间也频繁地进行着信息的传递。例如,高等植物的根系可以合成某种信号物质并运送至地上部分的组织或器官,调控后者的生理生化过程。

一般说来,信息传递主要指内源和外源的物理或化学信号在植物整体水平的传输,而信号转导则主要指内源和外源的物理或化学信号在单个细胞水平上的信号传递转变为植物生理反应的过程。

除此之外,业已明确,植物体内还有一种非常重要的信息传递,即遗传信息通过遗传物质的载体—DNA在世代间的传递。这类信息的传递或表达,一方面通过中心法则来完成(DNA→RNA→蛋白质→性状表现);另一方面又通过第二信使物质来实现(如环腺苷酸、 Ca^{2+} 、 -CaM 、多胺、 IP_3 等)。关于遗传信息传递的研究已超出了植物生理学的范畴,

但在信号转导的过程中包含着遗传信息如何实现表达的问题,在这一层次上,植物生理学与现代分子遗传学又融为了一体。

4. 植物的类型变异 植物的类型变异是植物对复杂生态条件和特殊环境应力的综合反应。环境因子的复杂性和特殊性往往导致植物在形态结构、生命周期、代谢途径、生理功能、种群类型等方面发生变异,并表现出相应的复杂性和多样性。植物生理学主要是研究高等植物的代谢类型及生理功能的变异。例如,碳素同化类型,呼吸代谢多条途径以及电子传递和末端氧化类型,感温类型,感光类型,逆境蛋白类型(如热激蛋白、厌氧蛋白、盐胁迫蛋白)

等等。

上述四大部分构成了植物生理学的全部内容。其关系是:物质代谢和能量转化是形态建成的基础,信息传递是形态建成的前提,形态建成是物质代谢、能量转化和信息传递的必然结果,而类型变异则是植物适应各种环境条件的综合表现。

二、植物生理学的产生与发展

植物生理学是一门实验性学科,是从植物学这门古老的学科中分化而来的并随着生产力和其它基础学科的发展而发展,在形成一个独立完整的体系时经过了漫长的发展历程。植物生理学的产生与发展大致经历了以下三个阶段:

(一)植物生理学的奠基阶段

是指从植物生理学尚未形成独立的科学体系之前,到矿质营养学说的建立为止,共经历了 200 多年的时间。

14~16 世纪,欧洲经过文艺复兴运动,冲破了神学的束缚,开始进行科学探索。始于 17 世纪中叶的英国资产阶级革命使社会生产力空前高涨,为 18 世纪 60 年代开始的工业产业准备了条件,而始于英国的这两次革命很快影响到整个欧洲,极大地促进了欧洲特别是西欧国家生产力的发展和科学技术的发展。而探索植物生命活动奥秘的研究就是在这种历史背景下开始的。

植物生理学是从探索植物的营养和植物体内汁液流动问题开始的。在那时,古希腊哲学家亚里斯多德(Aristotle)的植物营养的“腐殖质学说”还在统治着学术界。该学说认为植物是像动物通过胃、肠吸收营养一样,植物通过根从土壤中吸收腐殖质来构成躯体。荷兰的医生兼炼金术士范·海尔蒙特(van Helmont)是最早进行植物生理学实验,并用实验否定了植物营养的“腐殖质学说”的学者。他在一个大木桶中装入已称重的土壤,然后在木桶中栽植了一株已称重的柳枝,以后只浇灌雨水并防止灰尘进入土壤中,同

时,仔细收集枯枝落叶,记录重量。5年之后得到的实验结果是:柳枝增重 76.86kg,土壤失重不到 0.09kg。由此,海尔蒙特认为,柳枝的增重来自于环境中摄取的水分。由于当时人们并不知道空气的组成和化学成分,也不了解水的构成,所以范·海尔蒙特没能从其实验结果中得出正确的结论。范·海尔蒙特的结论虽不正确,但却开创了用实验探索植物的生命活动的方法,为植物生理学研究奠定了良好的开端。以后,英国的黑尔斯(S. Hales, 1672 ~ 1761)研究了植物的蒸腾作用,从理论上解释了水分吸收和运转的道理。

18 世纪,植物生理学的研究得到了进一步的发展,18 世纪后半叶开始了对光合作用的探索。

1771 年,氧的发现者英国化学家普里斯特利(J. Priestley)观察到,将老鼠放在密闭的玻璃罩内,老鼠不久就窒息死亡,其中的空气也失去助燃能力;但在光下燃烧的蜡烛与薄荷枝条放在同一个密闭的玻璃罩内,蜡烛不熄灭;同样,将老鼠与薄荷放在同一个玻璃罩内,经过几天老鼠仍存活,且放置薄荷枝条的玻璃罩里的空气能重新恢复助燃能力。他指出绿色植物有一定的净化空气的作用(现在把 1771 年定为光合作用发现的年代)。

1779 年,荷兰的科学家英根浩兹(J. Ingenhousz)通过一系列的实验指出,植物只有在光下才能“净化”空气,并且只有植物的绿色部分才具备这种能力。这些关于绿色植物与空气成分变化的研究是对绿色植物光合作用认识的启蒙阶段。

19 世纪初,瑞士植物生理学家索苏尔(de Saussure)利用定量化学实验证明,植物在光下吸收的二氧化碳与放出的氧气有等体积关系,但在此期间植物体所增加的重量加上释放出的氧气重量超过了所吸收的二氧化碳的重量。索苏尔认为,多余的重量是由水提供的。此外,这一时期还明确了二氧化碳被同化的产物是糖和淀粉、光是推动此过程的动力、将叶片中的绿色色素命名为叶绿

素、初步探讨了不同光谱成分对二氧化碳同化的影响等等。至此,关于植物光合作用的概念已具雏形。

在 18 世纪末至 19 世纪初由于化学分析技术已有明显进展,因此促进了对植物和土壤化学成分的研究。1804 年,索苏尔出版了《对植物化学分析》一书。正确指出,水参与光合作用;植物吸收 O_2 的体积大致等于吸收 CO_2 的体积;植物体内的碳素是从空气中得来的;植物不能同化空气中的氮素,氮素是以无机盐的形式从土壤中吸收来得。

(二)植物生理学的诞生与成长阶段

这一阶段是指从 1840 年李比希(J. Liebig)建立矿质营养学说时开始,到 19 世纪末德国植物生理学家萨克斯(J. Sachs)和他的学生费弗尔(W. Pfeffer)的两部植物生理学专著问世为止,植物生理学逐渐形成独立体系,经历了约半个世纪的时间。

进入 19 世纪之后,细胞学说、能量守恒定律和生物进化论的陆续确定,有力的推动了植物生理学的发展。这一阶段开始的标志是 1840 年,德国化学家李比希以对植物灰分分析的多年实验结果为依据,出版了《化学在农学与植物生理学中的应用》一书。他指出,植物体的碳素是叶片从大气中获得的,而所有的矿质则是从土壤中吸收的,只有无机物才能供给植物以原始材料,植物只要有无机物作为养料便能维持正常的生长。这些结论宣布了植物矿质营养学说的诞生,确立了植物区别于动物的“自养”特性,使争论了两个世纪的植物营养来源问题有了一个正确的结论。同时,李比希矿质营养学说的建立也标志着植物生理学作为一门学科的诞生。与此同时,法国学者布森格(J. B. D. Boussingault)以石英砂和木炭为基质,对植物的营养也进行了一系列的研究,实现了植物的无土栽培。

1859 年,诺普(W. Knop)和费弗尔利用自己研制的营养液成

功的开创了无土栽培的技术,使植物的营养研究进入了精确化和定量化阶段,为植物的必需元素的发现创造了条件。

19 世纪后半叶,费弗尔与范特霍夫(J. H. Van't Hoff)分别对渗透现象和物质进入细胞开展研究,提出了细胞渗透学说,科学地解释了水分进出细胞的现象。在光合作用方面,迈耶(Meyer)在能量守恒定律确定后,首先将这一定律应用于光合作用的研究,他认为光合过程中所积累的能量就是太阳光能;光合作用所利用的光就是叶绿素所吸收的光,因此,光合作用的本质就是将光能转化成了化学能,但这种设想却未能从实验中得到证明。

在呼吸方面,俄国科学家巴赫(Bach)、巴拉金(Palladin)和科斯特切夫(Kostychev)作出了重大贡献,确认呼吸作用是一种“生物燃烧”(即生物氧化),这一过程中所释放的能量来自底物所贮藏的能量。

植物生理学作为一门独立的学科与课程,其重要标志是 19 世纪末即 1882 年萨克斯《植物生理学讲义》的问世,费弗尔三卷本《植物生理学》巨著的出版。这两部专著是萨克斯和费弗尔在全面总结了植物生理学以往研究成果的基础上写成的,是影响达数十年之久的植物生理学经典著作和植物生理学发展史中的重要里程碑。他的问世标志着植物生理学从农学和植物学中已经脱颖而出,终于成为一门新兴的独立学科。因此上萨克斯和费弗尔被称为植物生理学的两大先驱。

(三)植物生理学的迅速发展阶段

从 20 世纪初到现在,植物生理学逐渐在植物学科中占据了中心地位,所有各个植物学的分支都离不开植物生理学。

1920 年美国园艺学家加纳(W. W. Garner)和阿拉德(H. A. Allard)发现了光周期现象,发育生理获得新进展。

20 世纪 30 ~ 60 年代植物激素的研究工作取得了许多的重要

进展,陆续发现了五大类植物激素和十余种内源生长物质。在 80 年代至 90 年代主要是进行植物激素分子作用机理的研究,特别是利用模式植物拟南芥及其各种对激素敏感或不敏感的突变体所开展的关于植物激素受体的研究取得了重大的成就。同时,各种植物生长调节剂在作物生长发育化学调控方面的广泛应用也得到迅速发展。

20 世纪 50 年代,美国学者卡尔文(M. Calvin)和本森(A. Benson)等发现了植物光合循环的 C_3 途径。20 世纪 60 年代末期,澳大利亚学者哈奇(M. D. Hatch)和斯来克(C. R. Slack)等人又发现了植物光合碳循环的 C_4 途径。随后,人们又在景天科植物中发现了 CAM 途径。同时,还发现了光呼吸、光敏素、CaM 等等。20 世纪中期开始了解光合光反应涉及的两个光反应系统,明确了光合电子传递链的基本结构及电子传递机制。在 20 世纪下半叶,主要研究光合光反应过程中的光能的吸收、传递、转换等的分子机理。

在 20 世纪下半叶,植物生理学中获得长足发展的另一领域是植物逆境生理学的研究。植物生理学家围绕生物膜的组成、结构和功能与植物抗逆性的关系、逆境条件下的活性氧伤害和活性氧清除系统与植物抗逆性、植物“热激蛋白”及其它“逆境蛋白”的功能和表达调控、植物细胞渗透调节物质的合成代谢及调控、植物抗旱和抗盐基因的鉴定和功能研究等与植物适应逆境的机理相关的研究开展了大量工作,且许多的研究已经进入了对抗逆基因的克隆和转移、培养抗逆作物新品种阶段。

在 20 世纪 70 年代开始,在 80~90 年代得到迅猛发展的植物生物技术及基因工程技术的研究发展和广泛应用也得益于植物生理学领域有关植物组织和细胞培养的研究进展。

最近 20 年,伴随遗传学、分子生物学、基因工程技术、微生物

学和生理物理学密切相关学科的迅速发展及同位素示踪、人工气候室、电子显微技术、X 射线衍射技术、核磁共振、超离心技术、层析技术、电泳技术各种光谱扫描技术等先进技术的应用,植物生理学的研究进入了一个崭新的发展阶段,即在分子水平上研究植物的生长、发育、代谢及其与环境的相互作用等重要生命过程或现象的机制,同时也在有效地调控这些生命过程为人类服务方面,取得了一系列重要成果。

(四)我国植物生理学的发展概况

我国是一个具有悠久历史的国家,古代的劳动人民在从事农业生产中对植物的生命活动积累了不少知识。例如,在距今 3000 多年前,甲骨文卜辞拓片上就有“贞禾有及雨? 三月”和“雨弗足年?”表明当时人们对水分和植物生长的关系已经有了一定的认识。纪元前 14 ~ 11 世纪殷墟甲骨文中有旱害和涝害的记载,比古希腊至少要早一千年。其后,在闻名于世的《汜胜之书》(公元前 1 世纪)、《齐民要术》(533 ~ 544 年)、《农政全书》(1625 ~ 1626 年)、《天工开物》(1637 年)等著作中,分别记载了植物性别、种子萌发和处理与贮藏、生长发育等植物生理学的知识。上述古代植物生理学知识的记载,说明了植物生理的萌芽的出现是以生产实践为基础的。

我国植物生理学起步较晚,发展较慢。现代实验性的植物生理学是从国外引进的。

张挺(1884 ~ 1950) 是最早从日本留学回国从事植物生理教学工作的学者,从 1914 年起在武昌高等师范任教,讲授植物生理学,并自编有讲义。

钱崇澍(1883 ~ 1965) 是继张挺之后 1915 年从美国留学回来的学者,先后在江苏甲种农业学校、金陵大学、东南大学、厦门大学讲授植物生理学,编印有讲义和实验指导。1917 年他与 W. J. V.