



高等学校試用教科書

植物生理學

ZHIWU SHENGLIXUE

潘 瑞 熾
汪 正 瑄 合 編
董 愚 得

人民教育出版社

58.843
19
1:

高等学校試用教科書



植 物 生 理 学

ZHIWU SHENGLIXUE

(修訂本)

潘 瑞 熾
汪 正 琯 合 編
董 愚 得

人民教育出版社

本书是編者在初版的基础上修訂而成的。全书包括：緒論、植物細胞的生理、植物的水分代謝、植物的矿质和氮素同化作用、植物的碳素同化作用、植物体内有机物质的轉变和运输、植物的呼吸和发酵、植物的生长和发育及总结等九部分。

本书在分别叙述各个代謝作用的基本内容以后，綜合地討論了植物生育过程的各种变化(从种子萌芽到种子形成)。本书选用我国的材料較多，对于我国1958年农业丰产經驗的植物生理学問題以及我国植物生理学的主要工作成就，也都有所介紹，并以相当篇幅叙述了和农业生产有关的植物生理学問題，关于一些新的科学成就，如电离射线、赤霉素等对植物的影响，也有一定的介紹。

本书于一九六一年四月又經教育部教材选編會議植物生理学小組加以必要的修改。

本书可供师范学院及綜合性大学生物系教学用，也可供农林院校参考。

植 物 生 理 学

潘瑞焯、汪正瑄、董愚得 編

北京市书刊出版业营业許可证出字第2号

人民教育出版社出版(北京景山东街)

人民教育印刷厂印装

新华书店北京发行所发行

各地新华书店經售

統一书号K13010·729 开本 787×1092 $\frac{1}{16}$ 印张 20 $\frac{1}{16}$ 插頁1
字数 444,000 印数 53,501—57,900 定价(¥) 1.60
1958年9月第1版 1960年3月第2版(修訂本) 1984年1月北京第10次印刷

目 录

緒論	1
一、植物生理学的目的和任务	1
二、植物生理学发展的基本阶段	2
三、研究植物生理学的方法	11
四、植物生理学是农业的理论基础	13
五、全国农业发展纲要及农业生产对植物生理学提出的新任务	14
第一章 植物細胞的生理	16
一、生活物质和細胞	16
二、植物細胞的物理化学性质	17
三、植物細胞的渗透现象	28
四、細胞的透性	39
五、細胞的催化系統	45
小結	48
第二章 植物的水分代謝	50
一、植物对水分的需要	50
二、植物的吸水	52
三、蒸騰作用	59
四、水分在植物体内的运轉	70
五、水分代謝和农业生产	74
小結	86
第三章 植物的矿質和氮素同化作用	88
一、矿質营养学说发展的历史	88
二、植物生长必需的矿質元素及其生理作用	89
三、植物体对矿質元素的吸收及其在植物体内的运轉	100
四、植物在土壤中的矿質营养	105
五、盐分过多对植物的影响	110
六、高等植物对氯化物的吸收及其合成	111
七、土壤微生物的固氮作用	117
八、土壤中氮素的轉变	123
九、土壤肥力和施肥	129
小結	135
第四章 植物的碳素同化作用	137
一、光合作用学说发展的历史	138
二、光合作用的重要性和测定方法	138
三、叶綠体——光合作用的特殊細胞器	142
四、叶綠体的色素	144
五、光合作用的机制	153
六、細菌光合作用与化能合成作用	162

七、外界条件和内部因素对光合作用的影响	164
八、光合作用和农业生产	175
小结	181
第五章 植物体内有机物质的转变和运输	183
一、植物的贮藏物质和结构物质	183
二、植物体内有机物的转变	187
三、植物体内有机物质的运输	198
小结	207
第六章 植物的呼吸和发酵	209
一、呼吸作用及其在植物生活中的意义	209
二、测定呼吸作用的方法	210
三、呼吸系数	212
四、呼吸强度及其与植物本身状况和外界条件的关系	214
五、发酵作用	222
六、呼吸和发酵过程的化学本性	227
七、呼吸学说	232
八、呼吸过程中能量的转变	236
小结	237
第七章 植物的生长和发育	239
植物的生长	240
一、种子的萌发	241
二、营养器官的生长	250
三、植物的运动	279
植物的发育	284
一、米丘林关于植物发育性状随年龄变异的学说	285
二、李森科的阶段发育学说及有关这方面的研究	286
三、关于植物开花生理本质的学说	298
四、有性过程的生理学基础	300
五、种子和果实成熟时的生理变化	305
六、遗传性的生理基础	312
小结	313
总结	317
一、植物体内各种生理机能的相互关系	317
二、植物体和环境条件的辩证统一关系	319
三、控制植物生命过程以提高产量和品质及改变遗传性的途径	321
主要参考文献	323

緒 論

一、植物生理学的目的和任务

农业生产的主要任务是不断地提高作物的产量和品质，我們要想达到这个目的，目前除了要加强組織領導、發揮集体力量外，一方面要扩大耕地面积，一方面要提高单位面积的产量。于是就产生生产技术上的一系列問題，例如：改进栽培技术、合理灌水、合理施肥等。

1958年全国农业丰产的主要經驗是貫徹农业“八字宪法”。那么，为什么深耕、合理密植、足肥、足水等就能增产呢？怎样結合具体情况去运用农业“八字宪法”，才能获得更高的产量呢？

要解决这些問題，我們首先要了解植物是怎样完成从种子发芽、生长、开花、結实而又重新形成种子的过程，換句話說，也就是怎样进行生命活动的。

植物生理学就是一門研究植物的生命活动过程，探索其生命活动規律的学科。

植物的生命活动，总的可以分为营养、生长和发育等几方面。如果更仔細地划分，則包括植物的水分代謝、矿質营养、光合作用、呼吸作用、有机物質的轉变和积累、生长运动、器官发育和开花結实等。为了叙述方便，我們才把这些功能分別研討，实际上，它們决不是孤立互不相干的，而是相互联系、相互依賴和相互制約的。

这些生命活动虽然是在植物体内进行的，可是和环境条件有着不可分割的联系。植物的生命活动基础，實質上就是植物和环境的新陳代謝。植物和环境是統一体。脫离了环境条件，代謝停止，植物就不会表現生命活动。

所以，植物生理学的任务就是在于將植物的营养、生长和发育的基本規律从它們在有机体内的关联中和与环境的相互作用中揭露出来。植物生理学研究的最終目的是在凭借認識这些規律的知識，以得到植物营养和优良的栽培方法的根据，保証植物能够建造自己的軀体和生殖的全部过程，并且在對营养和发育規律深刻認識的基础上，向着人类需要的方向去控制植物的发育和改造植物的本性^①。

简单一点說，植物生理学的目的和任务，就是認識与周圍环境相联系的植物生命活动的規律，并在實踐上有計劃地控制这些生命活动，来滿足人类的需要。

植物生理学的正确的目的与任务不是一下就能正确認識的。从这門科学誕生后，长期以来，人們一直認為植物生理学的任务仅在于將生命复杂的过程，單純簡化为物理化学規律。这样，就不可避免地從片面出发，而忽略了植物各种功能的綜合性、各部的整体性及植物与环境的統一性。在科学的植物生理学发展的里程中，特別是在較早的阶段，片面性很

^① 庫尔薩諾夫：植物生理学基本問題，科学出版社，1954年，1頁。

大。例如，从事物质轉化过程的研究，一般是很少估計到与之有关的能量轉化；在植物类型轉化的試驗中，也往往不注意物质轉化过程；而且，人們常常脱离整体去研討个别器官的功能，脱离植物的生活环境而只在实验室控制的条件下作“理論”的研究。这种片面分析生理現象的作法，固然与生理学者未能充分利用理化及其他有关科学中已有的成果和方法有关，而主要的是由于多年来一直受十八世紀的哲学思想的影响的緣故。

今天，我們所学习的是为社会主义和共产主义服务的植物生理学，其目的与任务是很明确的，是理論联系实际的，具有积极的意义的，而且任务本身也是发展着的。随着我們知識的加多和人民对农产品需要的量与質的提高，任务就越来越多越复杂。正如俄国偉大的植物生理学家季米里亚捷夫所指出的，“植物生理学家不能以观察者的消极作用自限，他应当是能支配自然的行动家。”

二、植物生理学发展的基本阶段^①

古时人类对植物生理的認識 人类在远古就与植物发生密切关系，并对植物的特性就有了一些認識。我們最早的祖先，只注意到种子、果实的食用价值，以后又逐漸注意到植物的药用价值。到了农业社会，人类更进一步从农业生产實踐中，体会到植物生存条件及发酵方面的知識；但是关于这方面早期的論述，在西方植物学史中都避而不談，植物生理著作中自然也是个空白点。西方植物学的上古史料，全以实物与浮雕为依据；可是，种子与农作物浮雕仅仅有助于植物栽培史与植物形态史的研究，而生理概念則较为抽象，难于自实物浮雕中得知。幸而中国有青銅时代的甲骨卜辞，可供推敲补救。近年来朱培仁在浏览了殷墟甲骨卜辞拓片后，把卜辞上所反映的植物生理学知識加以发掘，将植物生理学的信史推早到紀元前 1,400—1,100 年。例如：从卜辞中“貞禾有及雨？三月”^② 可以論断，般人知道雨水及时的重要性；从“雨弗足年”^③“水弗耄禾”^④表明，般人已認識到，水是植物生长的条件和作物具

① 关于上古时代人类对植物生理的認識，是用中国的資料，到中世紀才开始加入其他国家資料，因为中国有古老的文化，这方面上古的記載較其他古老国家为多。至于科学的植物生理学的开端、奠基与成长的論述，則取材于文艺复兴以后，逐渐进入资本主义社会的欧洲各国；而我国則因长期受封建統治，在封建統治的年代里，科学从未发展成长起来，几乎没有以实验为根据的植物生理資料。所以前段主要用中国材料而后段用欧洲材料。二段相合，才成为整个的植物生理学发展阶段。

② “貞禾有及雨？三月”的譯文为“貞問庄稼有没有及时的雨水？三月卜問的”。解釋：因为貞有問的意思，“貞”字的后面都是疑問句，所以應該加一“？”号，最后刻上卜問的月份。所以，这条卜問有没有及时的雨水的卜辞是三月里問的。

③ “雨弗足年”的譯文为“雨水不够庄稼用嗎？”。解釋：因为“年”字的甲骨文作各形，“禾”字的甲骨文作个形，分明“年”字是“禾”字的一半(各)。事实上，“年”字的甲骨文符变得很厉害的。原来的字形是“各”，“禾”字下面从“土”。后来衍变成“各”从“人”了。所以“年”字的本意是“长在土上的庄稼”。至今民間問庄稼的好坏还叫“年成好嗎”。“年成”的意思就是庄稼。后来产生了“禾”字代替了“年”字，禾字显然是年字的簡体字。

④ “水弗耄禾”的譯文为“水分不伤害庄稼嗎？”。解釋：因为耄字为古它字，它的甲骨文象蛇形，就是蛇的意思。所以“蛇”字从“它”。上古田野杂草蔓生，蛇害很为严重，所以相見之时以有蛇(有它)无蛇(无它)相問。后来沿用久了，把“它”字引申成为灾害妨碍等意义了。至今在古书上还保持着“无它”等辞汇。

有一定的耐涝性；从“日若兹晦惟年禍三月”^①知道，般人已经具有太阳昏暗与否和早春作物生长有关的知識；从“羣年于土”^②証明，般人重視土壤条件；从四时皆有“酒祭”^③肯定，般人已知利用发酵原理，具有成熟的酿酒与貯酒技术。可是这个时期，对物质世界的知識仍然貧乏，对于上述的这些植物生理知識，虽然有一点了解，并用来指导农业活动，但总是把它們归結于受天命鬼神的意旨所控制的。

到了西周，对土壤肥力更有了一定的認識，“禹貢”一书（估計为紀元前7世紀作品^④），把“天下”土壤分为三等九級，就可以証明。后来，在东周的时候有了鉄器，又大大推动了农业的发展。在春秋与战国的時候，学术思想更为活跃，百家爭鳴，学者們开始承認植物的生命活动具有一定的自然規律，并对植物生理現象加以較詳的观察。例如：孔子就曾用“苗而不秀者有矣夫；秀而不实者有矣夫”^⑤来比喻人的治学修德，实际上他显然是根据农民对营养生长与生殖的分辨來說明問題的。此外，并可看出，当时我們的祖先如何应用这些原理以指导农业生产，例如，公元前三世紀已应用苕作綠肥^⑥；紀元前230年的呂氏春秋书中任地、辯土、审时几篇^⑦，更对土壤对农作物生长的影响以及如何調节都有很精細的說明，并提出了适当的技术措施。

战国以后，阴阳五行的学說盛行；秦汉以来，更排斥百家，独尊儒术。此后，遭受到封建制度的长期統治，使我国农学与植物生理学停滯不前。这与西洋中古神权統治的黑暗时代很相似，科学走入玄学、神学的境界。但是，即使在迷信的阴阳五行的緯书中，仍包含着有許多与植物生理有关的精細的观察与叙述。如汉时的孝經援神契所記的“土：黄白，宜禾；黑坟，宜黍麦；蒼赤，宜菽；汗泉，宜稻”，是关于植物土壤条件值得重視的总结。至于在农业中留下的經驗，也常有唯物的解釋，劳动人民的許多措施，都吻合生理原理，如我国汉氾胜之的书（紀元前一世紀作品）所說的“区种法”、“保澤法”；后魏賈思勰的“齐民要术”^⑧中所提的豆科植物与谷物輪作法可为代表。同样，在西欧，羅馬人所使用的肥料，除动物的排泄物外，还包

① “日若兹晦惟年禍三月”的譯文應該是“太阳如此的昏暗是不是庄稼要有灾禍？三月卜問的。”

② “羣年于土”的譯文为“向土地神求年成嗎？”或譯“向相土求年成嗎？”解釋：“羣”字无音，意思是求字，“求年”就是“求年成”，“土”字的解釋有两种。一种是“相土”的“土”字。“相土”是殷王的祖先，向祖先求年成是完全可能的；另一种解釋是“社”字，省写成“土”字。“社”是“社神”，是土地庙里的“社神”。向社神求年成也非常可能。不管那一种解釋，都表明紀元前十四世紀以前，祖先們已經認識土壤是植物生长的外在条件了。“相土”是以“土”为名。后世有相牛相馬相手相面等字眼，足見上古相土种田栽培作物完全合理。

③ “酒祭”不是卜辞。这是殷有祭祀的一种方式。例如“戊午卜宾貞：酒，求年于爰羹妣乙？”的譯文就是：戊午日宾卜問：用酒祭的方式向爰与母亲乙求年成嗎？”

上頁的②，③，④，可參考朱培仁：甲骨文所反映的上古植物水分生理學知識，南京农学院学报第二期，1957年6月，173—212頁。本頁的①，②，③，可參考朱培仁：甲骨文所反映的上古植物生理學知識，南京农学院农学系植物生理學研究組印，1956年。

④ 据西北农学院辛树帜教授最近考据証明，禹貢是西周前期的官家著作，非战国时书。

⑤ 見論語子罕篇。孔安国注“言万物有生而不育者，喻人亦然”按苗，就是“禾苗”，秀，即是“穗”，实即“果实”。

⑥ 陈祖棻：中国文献上的稻作栽培，华东农业研究所及南京农学院联合科学討論会报告，1957年。

⑦ 夏緯英校釋：呂氏春秋上农等四篇校釋，中华书局，1956年，18—93頁。

⑧ 石声汉：从齐民要术看中国古代农业科学知識，科学出版社，1957年，28頁。

括某些礦物質，如灰分、石膏、石灰和泥灰等^①，其中有很多方法與我國古時記載一樣，不僅正確而且詳盡。可是，由於早期人類對植物生命活動的一些認識主要是憑觀察得來的，靠經驗擬定的，所以往往只看到了表面的現象，而缺乏科學的知識基礎。所以如此，除哲學思想外，當時在化學尚未發達的情況下，受科學水平的限制也有很大的關係。那時，人們尚無細致的度量儀器，對“量”缺乏精確的概念，沒有一個人能以實驗方法來證明哪一種意見是正確的，所以不可能在理論上來說明這些觀察到的現象，因而不可能建立普遍的規律，甚至在中世紀中，連漢朝人、羅馬人等所得到的一點知識，也由於封建統治階級忽視學術和阻礙生產力的發展，有好些都漸漸被遺忘了。漫長的歲月中，在中國的士大夫（除個別例外）根本不談農圃之事；而西歐崇拜學術界與迷信權威也是阻礙科學進展的一個重要因素，學者們往往寧願援引古代權威哲學家如泰勒斯(Thales)^②、亞里斯多德^③等的意見為意見，只是傳播闡述他們的看法，沒有意識到遵循實驗的必要性。被忽視遺忘了的科學直到文藝復興時期以後才被發揚起來。

科學的植物生理學研究的開始 作為一門科學來說，植物生理學是孕育萌芽於植物學內部而發展成長起來的。所以要說出這門科學的確切誕生日期是很難的。科學本身是因實踐而得以發生、存在和發展的，所以這門科學的發展是和植物學本身的發展及其相關聯的科

緒表-1 科學的植物生理學開始時期的代表性研究

學者姓名及年代	研究方法與內容	成果及其影響
凡海蒙(Van Helmont) (1577—1644)	將一定重量的柳枝栽培於裝有一定重量的土盆中，五年後分別稱重，並探求柳樹體重增加的物质來源。這是植物學史中第一個進行植物生理試驗的記載。	柳樹增重30倍，土壤減重甚少，他認為柳樹體重的增加不是由於土壤直接的轉化(正確)，而水是植物體重增加的物质(錯誤)。他的試驗，曾引起對人工灌溉的注意。
伍德沃德(J. Woodward) (1665—1728)	比較薄荷在雨水與河水中及混有花園泥土的水中的生長情況。	認為植物在河水培養下生長良好，水中混有泥土者生長更好，預示了植物對礦物的需要。
馬爾比吉(M. Malpighi) (1628—1694) 格魯(N. Grew) (1641—1712)	二人從植物解剖着手研究植物體內組織的功能。馬爾比吉並第一次用環割法研究植物的運輸。	發現植物體內有管道相聯，並發現它們通過各種器官成一連續系統；馬爾比吉並提出植物體內有向上及向下的液流存在。此外他又提出了葉為製造養料的器官的看法。他們更進一步使學者走向靠實驗以解決植物生活問題的途徑。
黑爾斯(S. Hales) (1672—1761)	他測量了蒸騰量、液流在莖內運輸速度。為測量根壓的第一人。此外，他又認為植物能吸收光線，幫助製造養料，他首先接觸到植物體能量轉變的問題。	他開始用比較精密的方法從事於植物生理的研究，得出比較可靠的結果，並第一次嘗試從理論上解釋水分的吸收與運輸的道理。許多學者認為他是植物生理學的主要創始者。

① 普里亞尼施尼柯夫：農業化學，高等教育出版社，1955年，93頁。

② 泰勒斯以生物起源於水。見羅森塔爾，尤金編，中共中央馬克思恩格斯列寧斯大林著作編譯局譯：簡明哲學字典，人民出版社，1955年，172頁，米利都學派。

③ 亞里斯多德試以植物與動物比較去理解植物特性。如他認為土壤的功能如胃；根的功能如腸與內臟，所以能夠有吸收作用。見Weevers: Fifty years of plant physiology, 1949年，4頁。

学的发展是有密切关系的。有了科学的有关生理方面的研究，才能說得上有关这門科学的萌芽。現在我們把最早記載的一些重要試驗研究摘要列出(緒表-1)，如細心加以比較，就可以体会到科学的植物生理学在最早阶段发生发展的情形了。

由上面这些最早研究的主要方面，說明科学的植物生理学开端于十六世紀到十七世紀的对土壤营养的試驗(包括矿質营养和水分营养)。从时代背景看，这是由于在哲学思想方面受文艺复兴哲学思想的影响，人类思想得到一定的解放，开始对天与神崇拜的宇宙观轉为对物质世界重視的緣故。从科学本身的发展来看，这門科学的发朝是与农业实践有密切关系的，农业的发展要求在生理上回答植物体中物质的来源問題，要求知道植物是如何生活的，首先是如何进行营养的。可以說，植物生理学作为植物的一支存在，是以植物营养科学的資格而开始的；同时，也可以看出，当时的形态解剖学家也注意到植物体内組織的功能，自然也促进了对生理机能的探索。不过，那时的研究頗受动物生理学家哈維(W. Harvey)所发现的血液循环学說的影响，致使植物生理的研究发生偏向，例如黑尔斯(Hales)就企图寻出与动物生理功能的完全一致性，想在植物体内找出类似动物体中的循环系統，将植物体内液流流动与血液循环同等比拟，而想找出其循环的途徑，因此走了許多弯路。

科学的植物生理学的奠基与成长 植物生理学奠基于十八世紀而成长于十九世紀。因为十八世紀和十九世紀初叶，首先在欧洲，由于农业中封建主义的崩潰，新成长的資本主义

緒表-2 科学的植物生理学奠基时期的代表性研究

学者姓名及其年代	研究方法与内容	成果及其影响
普列斯特莱(J. Priestley) (1733—1804)	发现老鼠在密闭钟罩下不久即死，但将老鼠与綠色植物一起放在钟罩内，可延长此动物的生命。	植物能恢复被动物所“污浊”的空气。
因根浩茲(J. Ingenhousz) (1730—1799)	发现植物只有在日光下才能活化空气，且仅限于綠色部分，并提出在活化空气的过程中可能供給植物某些营养。	把普列斯特莱的工作肯定下来；初步建立植物的空气营养的观念。
森尼別(J. Senebier) (1742—1809)	发现植物能活化空气的原理，証明在氧气产生的同时，伴以 CO ₂ 的吸收，并认为 CO ₂ 的吸收与营养有关。	确定了植物的气体交换現象及其作用，知道了植物从空中吸收什么气体。
德騷苏尔(N. T. DeSaussure) (1757—1845)	开始用定量方法証明植物吸收 O ₂ 的体积大致等于吸收 CO ₂ 体积。吸收并分解 CO ₂ 的結果，使植物的体重增加。他是第一个去詳細分析植物灰分的人。他提出水与碳是同时被植物同化的；认为植物的生长，还依赖于少量的来自土壤的其他元素。此外，他提出呼吸作用是植物生活的一个重要的作用。	为呼吸作用及光合作用奠定了良好基础；为矿質营养提供了研究途徑。这些基本研究大大推动了以后植物生理学的发展。
納特(T. A. Knight) (1785—1838)	他巧妙地利用輪轉方法抵銷了地心吸力，确定了根的向地性，他并注意到根的向水性。叶子的鑲嵌排列及触須盘旋运动，是接触刺激产生的。	在植物生理方面，开始注意到激性的研究，并用明确的試驗來說明此类問題，扩大了植物生理学研究的領域，并打击了活力理論。

經濟对农业生产提出了更高的要求;同时,由于化学与物理学都有飞跃的发展,这样就推动了植物生理学的研究工作。在这个期間,不但扩大了有关植物营养的資料,并且同时也逐渐改变了研究这个问题的本身,使它从植物土壤营养的科学,更进一步包括了作为綠色植物生存的主要物质来源的大气环境。从緒表-2中列出的十八世紀到十九世紀初年的主要代表性的研究,就可以看出其发展概略。

以上各学者的工作,发现了光合作用和呼吸作用,确定了空气的成分。特别是德騷苏尔的工作逐渐深入到营养本质的研究,有着重大的意义。但迄至十八世紀末,植物生理学仍未能脱离化学而自成一門独立科学。因为研究的方向主要是从大气化学出发,研討如何利用植物来“改善空气”为目的,并没有把气体交换现象結合到植物本身,作为植物的功能来研究。就是在矿质营养方面,也只集中在从土壤中吸收那些物质的证据上下功夫,絲毫沒有考虑到吸收的物质在植物体中的轉化問題。这个时期的研究是很片面的,但是为植物生理学奠定了良好的基础。

到了十九世紀,由于植物营养研究的迅速发展及扩大营养以外研究的成就,使植物生理学逐渐形成了独立的一門科学。

下面我们簡要介紹几个十九世紀的学者的卓越工作。

緒表-3 科学的植物生理学成长时期的代表性研究

学者姓名及其年代	研究方法与内容	成果及其影响
布森戈(J. Boussingault) (1802—1899)	他是植物生理学中实验派的代表。他第一个建立砂培試驗法,做出了許多关于氮素营养的正确实验;以精密的气体分析工作确定了光合作用与呼吸作用的异同。	打击了“腐殖质”学說并为氮素营养指出了正确的研究路綫。建立了光合作用是有机物质的主要来源,土壤是植物矿物质供給者的理論。确定了植物呼吸和光合过程中碳水化合物氧化和还原的化学公式。
李比西(J. Liebig) (1803—1873)	为化学肥料利用理論的創始人。提出以矿质肥料施入土壤中来代替植物每年从土壤里摄取以及消耗掉的营养元素。	推翻了“腐殖质”学說,拟定“归还定律”,并提出“最低限度定律”的概念。确定了一般化学施肥原理,确立了关于有意識地調整人类和自然間物质交换的明确思想。
达尔文(C. Darwin) (1809—1882)	从食虫植物研究了植物的感应性,从植物的向光运动研究中发现了植物生长素的作用;由机能上看生物的进化,提出許多有关生理的理論。	具体工作同理論上都大大推动了植物生理学的发展。
薩克斯(J. Sachs) (1832—1897)	对植物的生长、光合作用、矿质营养都做了許多重要实验,并从理論上加以解釋。	确定了叶綠体为光合作用处所,淀粉为光合作用产物,并提出水分的活动是細胞壁吸脹作用的学說、器官形成的成长素学說。他的工作促进了植物生理学形成一完整的体系。
季米里亚捷夫(К. А. Тимирязев) (1843—1920)	从他的精密的試驗得出了紅光是光合作用中最有效的光綫,从而确定了叶子的綠色就是适应这种功能的结果。提出了干預植物生理过程改变遺傳的可能性。	粉碎了解釋生命过程唯心的生机論,把进化思想正确地应用到植物生理学方面去。指出了植物生理学发展的正确途徑。

由上面的研究可以看出在十九世紀中植物生理学漸次从农业化学領域中分离出来，并結合营养以外的其他生理問題的研究成果而自成一独立分支。首先看布森戈的研究，他不但設計了植物生理方面的一些仪器与方法，同时提出“向植物本身請教”的方針^①，开始以植物为对象应用当时理化的新知識从事研究；其次，李比西更从植物生理的角度創立学說以解釋合理化施肥。所以二氏的工作可以說是植物生理学的誕生并成为一門独立科学的标志。

到了十九世紀末期，达尔文父子关于植物的感应性研究出版之后，更丰富了植物生理学的内容。至于达尔文提出的有机界在不断的变化与发展，所有的自然界都有它的过去、現在与将来的学說，对植物生理学的影响很大，使植物生理学者知道不应满足于單純的生活現象的分析，而应进一步去考虑該有机体发生的历史与环境的关系。

薩克斯在植物生理学的許多方面都进行了研究工作，并在水分生理、器官形成方面提出了他的学說。他的好些实验資料与方法至今仍常被引用。他同費弗尔(Pfeffer)、莫利西(Molisch)等在德国树立了他的学派，在植物生理学的发展上貢獻是很大的。不过在薩克斯等的理論中往往多着重于从一方面看問題，所以我們常常嗅得出机械唯物論的味道。由于他的学派的工作，促进植物生理学成为一个完整体系并成为大学中的一門專門課程。

季米里亚捷夫的主要論文发表于十九世紀末，但其工作則跨越了十九世紀而到二十世紀。他在光合作用的經典試驗中，摧毁了十九世紀中以形而上学的“生命力”解釋生命現象的生机論^②，而成为俄罗斯-苏維埃植物生理学派的創始人。季米里亚捷夫沿着唯物主义的方針尤其是遵循着达尔文学說和能量不灭及轉化律，更使植物生理学建筑在完整与严密的科学基础上，成为唯物主义及采用历史方法的科学。此外，季米里亚捷夫还用根系营养、水分状况等新的研究資料丰富了这門学科。他和他的学派的著作在近代植物生理学中有很大的影响。

从历史条件看，在十九世紀中，由于生产力的蓬勃增长，植物生理学便是当时生物学、化学同农业发展中的产物。这些科学的进步使它成长为一門独立的学科而且得到了很大的发展。可是，当时科学的指导思想，也反映了十八世紀英国工业革命以来的机械唯物論的观点。例如，学者們企图将高級运动状态的复杂生命过程簡化为單純的理化現象；在研究植物与环境的关系时片面地強調了个别因素的作用。再加以在十九世紀初，由于受黑格尔的唯心主义哲学的影响，使生机論一度在生物学中滋长起来。例如，生机論者常借美国学者騷伯(Draper)在黄色光綫对光合作用最有效率的試驗所得到的錯誤結論，就企图证明植物同其他生物的生活过程不是受科学所确定的自然法則所支配，而是受不可知的“生命力”所支配的。所以說，在这个时期里的植物生理学虽然主要受着机械唯物論的思想支配，而在解釋結果时往往染上唯心論的色彩。所以我們現在特别要善于对待以前有关植物生理的許多学說，它們大都在不同程度上带有机械唯物論乃至唯心論的成分，成为片面的或不正确的理論，但是好些学說也在不同程度上含有其合理部分。自然，在任何科学的发展史中，每一时

① 普里亚尼施尼柯夫：农业化学，高等教育出版社，1955年，87頁。

② 季米里亚捷夫选集，卷1，苏联国立农业書籍出版社，1948年，387頁。

期都有其正确部分，也有其錯誤部分。然而我們不應該把一切形而上学的观点看做当时的产物而无原則地加以原諒，也不宜因其含有形而上学的观点而将其中合理的内容一笔抹煞。所以，我們應該以历史唯物主义的观点来对待过去的成果。今天就需要我們將正确的内容抽出来，重新加以评价，結合現代科学水平辯证唯物地批判其錯誤的地方，发揚其正确的地方。

近代的植物生理学和祖国的植物生理学 从二十世紀开始，植物生理学在各个生理过程都分別深入研究，各个学派亦应时而生，成就很多，此处只对最主要方面分別提一个例子，詳情散見以后各章。

細胞生理学方面——在美国有欧維頓(E. Overton)对細胞透性的研究，阿斯特好特(V. Osterhout)对細胞电生理学的研究。在瑞士有佛萊-維史林(A. Frey-Wyssling)对原生质及細胞壁亚显微結構的研究。在苏联有奧巴林(А. И. Опарин)直接对活的植物細胞中酶促作用特点的研究。

水分生理方面——在苏联有馬克西莫夫(Н. А. Максимов)对蒸騰及抗旱的研究，創蒸騰效率的測定。在美国的有李魏斯頓(B. E. Livingston)关于蒸騰的測定与研究。在英国迪克遜(H. H. Dixon)創內聚力学說以解釋水分上升的原因。

矿质营养和氮素同化作用方面——在苏联有維諾格拉德斯基(С. Н. Виноградский)对土壤微生物作用的深刻研究，有普里亚尼施尼柯夫(Д. П. Прянишников)确定植物吸收氮肥类型及根分泌物对于磷酸盐的吸收。在美国的有荷格倫特(D. R. Hoagland)研究矿质元素的需要与吸收。在瑞典有龙特格特(H. Lundegardh)研究离子吸收机制。

碳素同化作用方面——在苏联有刘比明科(В. И. Любименко)对叶綠素形成的研究，茲維特(М. И. Цвет)对叶中色素的色层分析的发现，庫尔薩諾夫(А. Л. Курсанов)对光合作用根部吸收CO₂机制的研究，在德国的有威尔斯泰脫尔(R. Willstätter)及費雪尔(Han Fisher)对叶中色素化学性质的研究。在英国布萊克曼(F. F. Blackman)对光合作用的黑暗反应的发现及限制因素定律的創立，以及希尔(R. Hill)对光合作用的光化学反应的研究。在美国的有万涅(C. B. Van Niel)对細菌光合作用及化能合成作用的研究，阿农(Arnon)等对离体光合作用和光合磷酸化作用的研究，卡尔文与本生(M. Calvin A. A. Benson)对光合作用碳环的研究。

有机物轉化运输方面——在苏联有普里亚尼施尼柯夫发现含氮物质轉化与碳水化合物代謝的連鎖，勃拉翁式铁因(А. Е. Браунштейн)及克里茲曼(М. Г. Крицман)的氨基交換作用的发现。在德国由敏赫(E. D. Münch)創集体流动学說。在英国梅生(T. G. Mason)及馬思凱(E. J. Maskell)創活化扩散学說。在美国有寇蒂斯(O. F. Curtis)对运输作用的广泛研究及原生质流动学說的創立。在苏联有庫尔薩諾夫(А. Л. Курсанов)的由輸导細胞各种生化活动的結果而进行各种物质本身的积极轉移的学說。

呼吸作用方面——在苏联有巴赫(А. Н. Бах)創立生理氧化过程学說，巴拉金(В. Л. Палладин)的呼吸色素元可逆氧化学說，柯斯德切夫(С. П. Костычев)对呼吸与发酵演化关系学說的創立，魯宾(Б. А. Рубин)对呼吸作用的酶的适应性的研究。在英国布萊克曼对呼吸作用类型的研究。在德国瓦布格(O. Warburg)对呼吸作用末端氧化酶的研究。在美国有凱林(D. Keilin)的細胞色素学說。

生长运动方面——荷兰人郭葛(F. Kögl)首先分离出生长素。在美国的有溫特(F. W. Went)对生长的定量測定及其作用的研究，波納(J. Bonner)、丹阿武比克(J. Dan Overbeek)、斯庫格(Skoog)等对生长素的广泛研究。差不多与溫特同时，在苏联有霍乐德尼(Н. Г. Холодный)对生长素的作用已开始研究。在日

本有藪田(Yabuta)及住木(Hayashi)首先提純赤霉素及其化学性质及生理机制的研究。

植物的发育方面——在德国有关克里布斯(G. Klebs)的糖氮比学说,在苏联有关克伦凯(Н. П. Кренке)的年龄循环学说,米丘林关于植物遗传性在个体发育与系统发育随年龄异的学说,李森科的阶段发育学说。柴拉軒(М. Х. Чайхьян)的植物发育的生长素学说。在美国有关加納尔和阿拉尔特(W. W. Garner, H. A. Allard)的光周期学说。

以上众多学者在时代背景的推动及主观努力下,使植物生理学各方面在近五十年中获得了辉煌的成就,越来越成为比较成熟而重要的科学之一。但须留意,总的来看,可以说近代植物生理学的发展是沿着两条道路前进的。

在苏联,季米里亚捷夫在上世纪末和本世纪初,对植物生理学提出了正确的目的、任务与研究方法。十月革命以后,苏联植物生理学者一般能够注意到从整体去看个别的生理过程,他们除分析外并从事综合的研究,从植物发生的历史上去找问题的答案,并力求理论结合实际,着重生态生理的研究以解决农业上的实际问题。例如,由抗旱的需要而发展了水分生理,由于贮藏加工的需要而发展了呼吸生理。李森科的阶段发育的学说,可以说是从整体去研究生物学规律的一个例子。这个学说影响所及,促使植物生理学界注意改正二十世纪早期遗留下来的只重视个别功能的理化方面的分析而不重视发育的缺点。

在资本主义国家的各学派主要是受薩克斯及其弟子等的直接或间接的影响^①,其特点是特别注重于个别生理过程的精细分析。他们在某些理论方面也做出了一定的成绩。例如:卡尔文(M. Calvin)等已经将光合作用的CO₂合成部分的机制的各步骤进一步弄清楚;阿农(D. I. Arnon)等使离体叶绿体能进行光合作用和光合磷酸化作用的工作。这些成就将光合作用过程的認識推进了一大步。但是,他们的特点是理论脱离实际,为科学而科学,研究的对象大多数仅仅是温室里的植物和离体的植物组织,在方法上则着重于单因子的分析,而对农业和一般生物学的意义并没有给予应有的说明。此外,他们常常缺乏从历史的观点方法去衡量事物,所以除自发性的辩证唯物论者外,许多的研究成果往往只是对某些具体问题提供大量的资料,但在理解整体方面则常常犯观点上的错误。

目前植物生理学研究的共通特点是在技术上的重新武装,更紧密地利用数理化方面的成就与方法去确定生理问题。现在国际科学界在这方面越来越广泛地利用示踪原子、差示离心法、电子显微镜和紫外线显微镜、分光光度计、色层分析法、电泳法等,使植物生理学有可能利用新的技术来着手解决认为不能直接研究的许多生理问题,将许多内部深刻的过程放到实验的基础上来研究。近年人工气候室的日益完善,使试验的气象环境符合试验设计的要求,这就缩短了试验时间,也使研究得更深入、精确。此外,由于近代数学在概率、统计、信息、控制、运筹等方面进展,使我们有可能把这些理论和计算技术应用到植物生理学中,对于解决一些繁复的问题(如群体生理和有关的农业栽培措施),也是有帮助的。

^① 薩克斯在 Wiirzburg 大学的实验室,实为当时植物生理研究的中心,许多国家的学者都来此观摩学习。

祖國的植物生理學實際上不局限于專門刊物上發表的論文。祖國勞動人民在農業生產上的成就本身，就包括了祖國植物生理學一部悠久光榮的歷史，前面闡述植物生理學的發展階段時已略提及。不過用實驗方法從事於植物生理的研究是近四十年的事。這些研究最初就直接受近代西方科學的影響，是以近代科學水平着手的，所以一開始就應屬於近代植物生理學的範疇。其研究成就自然豐富了近代植物生理學的內容。就發展過程來看最初很慢，解放後越來越快。據記載，1917年始有錢崇澍在國外發表論文，惜以後即中斷沉寂。這主要由於辛亥革命後一直遭軍閥統治，這些腐朽透頂的官僚，對農業本身就未認真提倡過，自然當時的農業科學對植物生理也未提出要求。長期的封建統治與帝國主義的侵略，使這門年幼的科學不為人所重視。直到1930年前後，國內才開始進行這方面的教學和研究工作。其中羅宗洛同湯佩松二氏從事研究較早，他們從這時候起一直到现在未間斷工作。羅氏在礦質營養方面的研究同湯氏在細胞呼吸方面的研究都有很大的貢獻。例如，羅氏在各種主要農作物對 NH_4^+ 和 NO_3^- 的吸收的一系列研究，得出許多規律，在整個植物營養理論方面和農業實踐上，都常為國內外學者引用。他和他的學生如羅士葦、崔激、湯玉璋等不斷地在礦質營養方面作了很多研究。尤其在微量元素特別是在Mn與Zn的作用上有所發現。湯氏在代謝方面做了很多研究，例如：種子呼吸的溫度系數，氧對細胞呼吸的影響及細胞呼吸的動態等。其中如光合和呼吸過程中，氧化和還原電位差的變化；氨基酸、四碳二羧基酸能加強大腸桿菌呼吸速度等都是很有意義的。最近他和他的共同工作的同志着手對高等植物適應酶的研究，看出了水稻幼苗在硝酸鹽存在下有硝酸還原酶的形成。

此外，殷宏章對酶與生長素及有機物質轉運等進行過深入的研究，關於他的植物磷酸酶的組織化學的研究，在國內外文獻中常常被引用，頗受重視；萎成後在電生理方面的研究有一定創造性的成績。其他學者在生長方面的論文較多，其次為代謝及生物化學方面的論文，再次為細胞生理及礦質營養方面的論文。解放前關於水分生理的發育方面的論文很少。解放後結合農業生產實踐需要，發育、水分生理及礦質營養方面的研究日益加多了。

解放以前，在封建與軍閥統治時期，根本不注意植物生理學，那時國內植物生理學可以說是一個空白點。到了買辦資產階級統治時期，雖然有這門課程及範圍很小的研究部門，也不過把這門科學看成是粉飾太平的裝飾品，實際上也未加重視。即就研究本身而論，雖有若干文章為國際學術界注意，但是，在當時半殖民地的情況下，這些工作並未在國內生根，研究論文大都在外國期刊發表，很少聯系到國內農業生產實際問題，可以說，我國的植物生理學的發展，在解放前是沒有正確方向的。直到解放以後，在黨和人民政府的領導、關懷與植物生理學者的主觀努力下，植物生理學才以嶄新的面貌出現。主要的发展表現在下列几方面：

第一方面是研究機構的擴大^①。1944年我國始有專門植物生理的研究機構。這個機構成立之初，頗為簡陋，直到解放以後，中國科學院成立，黨和人民政府加強了領導以及經費與干部的配備，才有了很大的發展。在1953年更由原屬於實驗生物研究所的植物生理研究室

① 羅宗洛、顧源：中國科學院植物生理研究所簡況，生物學通報 1953年，11月份，446—448頁。

扩充为直属科学院的植物生理研究所，集中了一批学有专长的研究人员，配备了必需的干部，大量增加设备，成为国内植物生理研究的中心。此外，中国科学院和中国农业科学院等所属的有条件的有关研究所，也添设植物生理学的研究部门。

第二方面是专门人材的大量培养。解放前，植物生理这一课程是不被重视的，而现在大多数高等学校里都成立了植物生理教研室，有的已经发展成为植物生理学专业，设有植物生理学专门化的各种课程；有条件的单位培养了研究生。这样，培养出大批的专门人材，推动着这门科学迅速向前发展。

第三方面是学术思想的进步。总的来看，解放前的研究是欠全面的，联系实际是不够的。解放以后，由于党的关怀和教育，以及对辩证唯物论的学习，使植物生理学工作者的政治认识和哲学思想有了提高，逐渐能以辩证的观点看生命现象；并树立了为人民服务的观点，重新估计了植物生理学的目的与任务，加强了植物生理学在农业实践中的作用。目前许多研究尤其是对稻、麦、棉某些具体生理问题的研究都是针对实际问题进行的。在党提出“百家争鸣”的方针后，学术空气大为活跃。

第四方面是有组织有计划有目的地进行工作。过去的研究，一般是从兴趣出发，而且是单独地、分散地进行，常常不能坚持研究工作。解放以后，这种情况已大大改变，根据形势的发展和需要，植物生理学方面也作了相应的计划，拟定了重点研究项目。例如，对我国国民经济最有关的稻、麦、棉，特别是水稻，就加强了研究的广度和深度，并获得了许多成果。

总之，解放以来，我国植物生理学在研究机构的建立、工作人员的培养、研究工作的开展等等，都取得了不少的成就。这些成就的取得，和全国植物生理学工作者的努力是分不开的，但最主要的是在于党的领导和支持。

三、研究植物生理学的方法

为了很精确并很完满地研究植物的生活，就离不开完整的科学方法。在正确的方法之下，才能得出可靠的数据，作出精确的结论。科学的方法是认识的工具，而且它也反映了一定社会的哲学思想。植物的生命活动是一种高级的物质运动形式的表现，就是一个极普通的现象也常包含着极复杂的过程，决不是一种单纯的研究方法所能胜任的。

生理学上的实验法（自然也包括科学观察在内）的特点，在于它能挑选出生产过程中或自然界中关键问题或典型现象，安排在人工所能控制和改变的条件下，尽可能强化所要求研究的有关现象，排除那些次要无关的因素，使用实验仪器或测量工具等对不同条件下的生理现象变化规律进行精细的研究。所以植物生理学家是经常应用物理化学的实验方法以探索各个生理过程的各个步骤，并常常控制若干条件而只改变一个条件去探讨个别生理过程的变化或某些局部的变化。这就是实验方法中分析问题的一个重要步骤。应用这个方法，可

以取得大量的資料，從而去認識個別生理過程或一個生理過程的單獨方面。但是各生理過程不是各不相關地孤立進行的，所以在分析之後，還要進行綜合工作。必須注意，綜合決不等於數學上的代數和，因為植物機體各個部分，各個生理過程的總和，並不等於整個植物體的生活過程。因此，綜合工作要在各生理過程相互關係上，植物與環境條件的相互作用上多下功夫，應該有聯系地從整個植物的生活狀況進行綜合，並且不能僅僅滿足於一切植物所具有的一般規律的歸納，這樣才能說明一定的植物在具體條件下的生理狀況的一般方面及其特殊方面。由此可見，只有分析而沒有綜合，或者把綜合當作是機械的總和的實驗方法都是錯誤的，其所得結論不是片面的就是不可靠的。還要注意，我們採用物理或化學的實驗方法時，是用物理或化學的原理和技術幫助分析研究植物的生理過程和生活現象，而不是用植物做材料去研究物理學或化學。這兩種方式中間是有區別的，因為活體內的化學過程和活體外的化學過程不能完全相同。生物體中的化學過程雖然與無機界一樣都在同一規律下進行，但卻不同於用化學足以解釋清楚的在無機界中的條件下進行的化學過程。正如恩格斯所說：“生理學當然是有生命的物體的物理學，特別是它的化學，但同時它又不再專門是化學，因為一方面它的活動領域被限制了，另一方面它在這裏又升到了更高的階段。”^① 所以，如果我們本末倒置，則所得的一些零碎的化學資料絕不能將生命現象解釋清楚。

還要注意，實驗的方法在生理方面的利用終究有其限度。任何具有完善的實驗的生理學都照顧不了生理學所有的領域，甚至搜不盡它的問題。因為用實驗方法所得的結果是一個植物或某些植物一生中或一段時間或是某些植物一代中的個別生理活動的結論，所以是不夠完整的。因此生理學應運用歷史方法，才能得出完善的結論。歷史方法就是從發展的观点去追溯植物的特征特性各種功能的所以然的原因。一個植物有它的過去、現在和將來，換句話說，有它的发展過程。生命現象是連續的，因此不能把個別的生物當作獨立現象來研究，個別的生物不過是鍊條中的一個環節。它與無數的在前的環節有因果的聯系；同時它也影響以後的環節。要徹底認識植物的任何功能，只有從歷史上的原因，用進化發展的观点，才能解釋。例如：葉綠素為什麼是綠色？地心吸力對根和莖的影響為什麼會相反？為什麼春小麥通過春化階段要求低溫，而棉花則需要高溫？這些問題，必須同時從植物歷史上去追尋，方能得出完善的解釋。形而上學者的錯誤是將植物與環境分開，把植物一生的生活活動看作與其種形成的歷史條件無關；機械唯物論者的錯誤是將實驗法及用實驗法所獲得的觀察認為是認識植物的唯一的、全部的過程，所以他們對於生命現象，往往知其然而不知其所以然。

實驗法同歷史法是互相輔助的。實驗方法給我們以具體的數據，歷史方法則由歷史的观点，用各種方法去了解生物在過去長久而複雜的歷史，指出進化上的適應可能發展的途徑。我們對生理的研究如果只採用歷史方法加以推斷而無實驗方法予以驗證，其結果是空洞的或不充實的。實驗法必須在歷史法的基礎上進行，才能使實驗有目的有效果；而歷史法

① 恩格斯：自然辯證法，人民出版社，1959年，215頁。