



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

植物生理学 (第2版)

Plant Physiology

主编 蒋德安 副主编 朱 诚 杨 玲



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

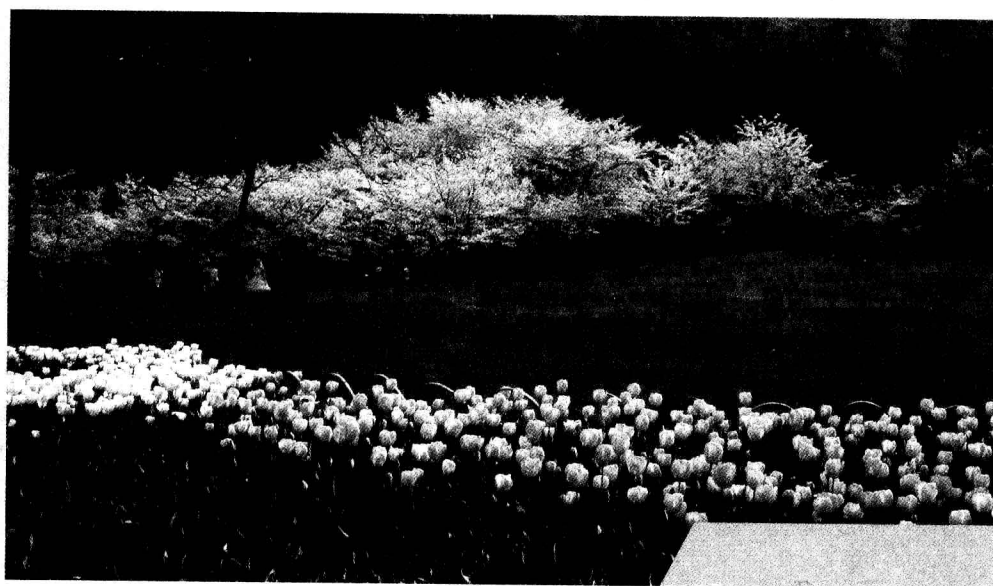


普通高等教育“十一五”国家级规划教材

植物生理学 (第2版)

ZHIWU SHENGLIXUE

主编 蒋德安 副主编 朱 诚 杨 玲



高等教育出版社·北京
HIGHER EDUCATION PRESS BEIJING

内容简介

本书共分十一章:植物的水分生理、植物的矿质营养、植物的光合作用、植物的呼吸作用、同化物的运输与分配、植物激素、植物的生长生理、植物的生殖生理、植物的衰老生理、植物的逆境生理和植物次生代谢。书中除了阐明植物生理的基本知识和原理外,对某些知识点的前沿进展、作用机制及应用也有独到的论述,如水分、离子的跨膜运输机制,提高水分、养分利用率,光能分配和酶活性调节及提高光能利用率的基因工程,呼吸链上复合体、电子传递途径的多样性及种子贮藏、果实保鲜,同化物的运输机制和生产应用,植物激素的生物合成途径和作用机制,植物次生物质代谢工程,植物光信号传导和光敏素作用机制,植物程序性细胞死亡和衰老的分子调节,植物抗性的机制及基因工程等内容。

本书可作为各高等学校本科相关专业课程教材,也可作为植物学科各领域科研教学人员和研究生的参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

植物生理学/蒋德安主编. —2版. —北京:高等教育出版社,2011.4

ISBN 978-7-04-031200-3

I. ①植… II. ①蒋… 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(2011)第018002号

策划编辑 赵晓媛 责任编辑 孟 丽 封面设计 张 志 版式设计 王 莹
责任校对 王效珍 责任印制 韩 刚

出版发行 高等教育出版社
社 址 北京市西城区德外大街4号
邮政编码 100120

经 销 蓝色畅想图书发行有限公司
印 刷 中原出版传媒投资控股集团
北京汇林印务有限公司

开 本 185×260 1/16
印 张 24.25
字 数 590 000

购书热线 010-58581118
咨询电话 400-810-0598
网 址 <http://www.hep.edu.cn>
<http://www.hep.com.cn>
网上订购 <http://www.landaco.com>
<http://www.landaco.com.cn>
畅想教育 <http://www.widedu.com>

版 次 2000年11月第1版
2011年4月第2版
印 次 2011年4月第1次印刷
定 价 37.70元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 31200-00

第2版前言



自从2000年底出版了第1版后,至今已过去10年。期间植物生理学取得了较大进展,尤其是在生理机制、代谢调节和植物对环境响应等方面研究到达了分子水平,使人们能从更细微的视角去探讨植物生命活动的规律。一方面植物生理学有大量的新的内容需要补充,另一方面植物生理学在我国高等院校一般只有50学时左右的教学时间。从利于教学和减轻学生负担两方面考虑,本书篇幅不能太大。由于植物学(植物生物学)和生物化学已成为植物生理学的前置课程,细胞生物学在我国高等学校的开设也日趋普及。因此,我们在编写过程中尽力避免教材内容与这些课程的重复。不像大部分国内教材有细胞生理和信号转导两章(节),而把其中的生理内容分在相关章节中讲述,以减少篇幅。与第1版相比,本书的绝大部分进行了重写。在水分生理中,简述水在生命活动中的作用、蒸腾意义等内容,增加了水分的跨膜运输机制等内容。在矿质营养中,去除生物膜结构与功能,增加离子跨膜运输的分子机制,提高养分利用率等内容。在光合作用中,舍去一些不再使用的概念,增加光能分配和酶活性调节及提高光能利用率的基因工程等内容。在呼吸作用中,增加了呼吸链上复合体和电子传递途径的多样性及种子贮藏、果实保鲜的新技术原理和应用。将“植物体内有机物质的转化、运输与分配”一章分为“同化物的运输与分配”及“植物次生代谢”两章,省去生物化学中普遍讲到的三大类物质代谢,并对运输机制进行了整合。在植物次生代谢中,着重讨论与国民经济和人民健康有重要关联的物质合成和基因工程技术。在植物激素部分,合并生理功能及应用,补充了植物激素的生物合成途径和作用机制等内容。在植物生长生理中,补充了植物营养生长调节、向光素等内容。在春化、光周期和植物花器官发育等方面结合分子生物学和分子遗传学等内容进行了生理机制的介绍。在植物衰老中,增加了植物细胞编程死亡和衰老的分子调节等内容。在植物逆境生理中,增加了各种逆境的作用和抗性分子机制及实施的基因工程等内容。本书主要作为各高等学校本科专业的教科书,同时也可作为植物学科各领域中科研教学人员和研究生的参考书。

本教材共十一章。绪论和第三章植物的光合作用由蒋德安教授(浙江大学)编写,第一章植物的水分生理和第十章植物的逆境生理由杨玲教授(浙江师范大学)编写,第二章植物的矿质营养由郑绍建教授(浙江大学)编写,第四章植物的呼吸作用和第五章同化物的运输与分配由沈伟其教授(宁波诺丁汉大学)编写,第六章植物激素由陆开形副教授(宁波大学)编写,第七章植物的生长生理由朱诚教授(浙江大学和中国计量学院)编写,第八章植物的生殖生理由王利琳教授(杭州师范大学)编写,第九章植物的衰老生理等由翁晓燕副教授(浙江大学)编写,第十一章植物次生代谢由李家儒副教授(武汉大学)编写,全书经主编统一修改定稿。

在此版编写期间,我们特别感谢本书第1版主编曾广文教授,他为全书的编写提供了大量有用的材料,是他的无私奉献和对年轻人的关爱使本书能顺利出版。感谢高等教育出版社把本书列入“十一五”国家级规划教材,以及相关编辑同志在本书出版过程中付出的辛劳。感谢研究生李晓非、何漪、周正剑和冯旭萍通读书稿。

感谢王忠教授仔细审阅了本教材,并提出了宝贵的意见。

由于编者水平所限,书中定有不妥之处乃至错误,敬请读者批评指正。

编 者

2010年5月于杭州

第1版前言



中央改革开放政策强有力地推动了我国各行各业的发展。教育战线如同经济战线一样出现了一派生机盎然、前所未有的新局面。为了深化高校的教学改革,进一步提高教学质量,一九九六年浙江省人民政府采取了抓“三个重点”的具体措施,即:一抓重点建设一批教材,二抓重点扶持一批重大课题,三抓重点培养一批中青年业务骨干。“植物生理学”是高等农林院校植物生产类专业必修的一门重要的专业基础课,也是综合性大学植物学专业的一门重要课程。因此,植物生理学被浙江省教委列为浙江省首批高校重点建设教材之一。经申请、评审和遴选,我们有幸承接了该教材的编写任务。

本教材按代谢、生长发育、逆境生理的体系分为十章。具体编写分工如下:绪论、第八章“植物的成花及有性生殖生理”及第十章“植物的逆境生理”曾广文(浙江大学教授、博士生导师);第二章“植物的矿物质及氮素营养”及第三章“植物光合作用”蒋德安(浙江大学教授);第一章“植物的水分关系”李凤玉(浙江大学副教授);第四章“植物的呼吸作用”沈伟其(浙江万里学院副教授);第五章“植物体内有机物质的转化、运输与分配”黄建中(浙江大学副教授);第六章“植物生长物质”刘世芳(浙江林学院副教授);第七章“植物生长生理”朱诚(浙江大学副教授);第九章“植物的衰老与器官脱落”翁晓燕(浙江大学副教授)。

在教材的编写中尽量吸收国内外同类教材的优点和反映学科的新理论、新概念、新知识,特别是植物生理学中的分子生物学研究成果,力图使教材体现准确性、科学性、先进性,并注重理论与实际的联系。本教材初稿曾蒙饶立华教授对全书进行了审阅,提出了宝贵的修改意见。本教材得到浙江省人民政府、浙江大学教务处和浙江大学生物学国家理科基础教学和科学研究人才培养基地的资助。对于上述给予我们支持和帮助的单位和个人谨表诚挚的谢意。

本教材于1998年5月由成都科技大学出版社出版面世以来得到广大读者的热情支持和好评,也对本书提出了宝贵的建设性意见。在此谨向广大读者表示诚挚谢意。

第1版印书已全部售完。鉴于原出版社因体制改革已不复存在,我们对原版书经过认真的、较大幅度的修订后,改由中国农业科技出版社出版。

由于我们水平所限,书中可能还有错误、不妥之处,敬请广大读者指正。

编 者

2000年11月1日

目 录



绪论	1	第六节 合理灌溉的生理基础	23
一、植物生理学的研究内容及主要任务	1	一、作物的需水规律	23
二、植物生理学的形成与发展	1	二、合理灌溉的指标	24
三、植物生理学的展望	3	三、灌溉的方法	24
四、如何学好植物生理学	4	四、提高植物水分利用率的生理基础	25
第一章 植物的水分生理	5	小结	26
第一节 水分在植物生命活动中的作用	5	复习思考题	26
一、水的理化性质	5	主要参考文献	27
二、植物的含水量和水分存在状态	6	第二章 植物的矿质营养	28
三、水在植物生命活动中的作用	6	第一节 植物的必需元素	28
第二节 植物细胞的吸水原理	7	一、植物体内的元素	28
一、植物细胞水势	7	二、植物必需元素及其确定方法	29
二、水分的跨膜运输	8	三、植物必需元素的生理作用及其缺乏症	31
三、植物细胞吸水与水势变化	9	第二节 植物细胞对矿质元素的吸收	41
四、植物组织水势的测定方法	9	一、被动转运	42
五、细胞间水分的运输	10	二、主动转运	44
第三节 植物根系的吸水	11	第三节 植物对矿质元素的吸收	47
一、根系吸水的部位	11	一、植物根际效应	47
二、根系吸水的动力	11	二、养分向根表的迁移	47
三、影响根系吸水的土壤因素	13	三、养分进入质外体	48
第四节 蒸腾作用	14	四、植物根系吸收矿质元素的特点	50
一、蒸腾作用的生理意义和方式	15	五、影响根系吸收矿质元素的因素	51
二、气孔蒸腾	15	六、植物叶片对矿质元素的吸收	54
三、蒸腾作用指标和测定方法	18	第四节 氮同化	55
四、影响蒸腾作用的内外因素	19	一、硝酸盐的同化	55
第五节 植物体内水分的运输	20	二、氨同化	56
一、植物体内水分运输的途径	20	三、生物固氮	57
二、水分在木质部上升的动力	22	第五节 矿质元素在植物体内的运输	60
三、植物的水分平衡	22	一、矿质元素运输的形式	60

二、矿质元素运输的途径	60
三、矿质元素在植物体内的分配与 再利用	62
第六节 合理施肥的生理基础	63
一、作物需肥的规律	63
二、合理施肥的指标	65
三、提高养分利用效率的途径	66
小结	67
复习思考题	67
主要参考文献	68
第三章 植物的光合作用	69
第一节 光合作用的意义	69
一、光合作用的概念	69
二、光合作用的意义	70
第二节 叶绿体及其色素	71
一、叶绿体的结构、化学组成与 发育	71
二、叶绿体色素及其性质	73
三、叶绿体色素代谢及其与环境 条件的关系	76
第三节 光合作用的光反应	77
一、光能的吸收、传递和光化学 反应	78
二、光合电子传递	80
三、光合磷酸化	89
第四节 光合作用的碳同化	91
一、 C_3 途径	91
二、 C_4 途径	96
三、景天酸代谢途径	99
四、 C_3 植物、 C_4 植物、CAM植物的光合 与生理特性比较	100
五、光合作用中蔗糖和淀粉的合成与 调节	102
第五节 光呼吸	103
一、光呼吸的生化途径	103
二、光呼吸的生理功能	104
三、光呼吸的控制	106
第六节 光合作用的影响因素	106
一、内部因素对光合能力的影响	107
二、环境因素对光合速率的影响	107
三、光合速率的日变化和季节 变化	115

第七节 光合作用与农林业生产	117
一、植物的光能利用率	117
二、提高植物光能利用率的途径	119
小结	121
复习思考题	122
主要参考文献	122
第四章 植物的呼吸作用	124
第一节 植物呼吸代谢途径及其生理 意义	124
一、植物呼吸作用及其生理意义	124
二、植物呼吸代谢途径的多样性	126
第二节 线粒体呼吸电子传递和氧化磷 酸化	132
一、线粒体的结构和功能	132
二、植物呼吸电子传递	133
三、氧化磷酸化	137
第三节 呼吸作用的指标及影响因素	138
一、呼吸速率和呼吸商	138
二、影响呼吸速率的因素	139
第四节 呼吸原理在植物生产中的 应用	142
一、呼吸作用与植物的栽培管理	142
二、呼吸作用与粮油种子的贮藏	142
三、呼吸作用与新鲜果实蔬菜的 贮藏	143
小结	144
复习思考题	145
主要参考文献	145
第五章 同化物的运输与分配	146
第一节 植物体内同化物的运输	146
一、代谢的区室化	146
二、植物体内同化物运输的途径	148
三、韧皮部运输的物质形式	151
四、韧皮部运输的方向	153
五、韧皮部运输的运输量	154
六、韧皮部运输的假说	154
第二节 同化物的装入和卸出	157
一、韧皮部的装入	157
二、韧皮部的卸出	160
第三节 同化物的配置和分配	161
一、同化物的配置	161

二、同化物的分配	162	三、水杨酸	213
第四节 影响同化物运输与分配的外部		第八节 植物激素间的相互关系	214
因素	165	一、植物激素间的互作关系	214
一、温度	165	二、不同植物激素组合对分化的	
二、光照	165	影响	215
三、水分	165	三、植物激素代谢的相互关系	215
四、矿质元素	166	第九节 植物生长调节剂及应用	216
五、植物激素和植物生长调节剂	166	一、植物生长调节剂的类型	216
小结	166	二、植物生长调节剂的应用	217
复习思考题	167	小结	218
主要参考文献	167	复习思考题	219
第六章 植物激素	168	主要参考文献	220
第一节 生长素	168	第七章 植物的生长生理	221
一、生长素的代谢和运输	170	第一节 生长、分化和发育的概念	221
二、生长素的生理效应及其生长调节		一、生长	221
剂的应用	174	二、分化	222
三、生长素的作用机制	176	三、发育	222
第二节 赤霉素	180	四、生长、分化和发育的相互关系	222
一、赤霉素的代谢和运输	180	第二节 植物细胞的发育及调节	223
二、赤霉素的生理效应及应用	183	一、细胞分裂	223
三、赤霉素的作用机制	185	二、细胞伸长	226
第三节 细胞分裂素	189	三、细胞分化	226
一、细胞分裂素的代谢和运输	190	四、植物的组织培养	227
二、细胞分裂素的生理效应及		第三节 植物的生长	229
应用	191	一、种子的萌发	230
三、细胞分裂素的作用机制	194	二、植物的生长	236
第四节 脱落酸	195	三、植物生长的周期性	240
一、脱落酸的运输和代谢	195	四、植物生长的相关性	242
二、脱落酸的生理作用及应用	196	第四节 光敏色素和光形态建成	246
三、脱落酸的作用机制	199	一、光敏色素的发现、分布和定位	246
第五节 乙烯	201	二、光敏色素的性质	247
一、乙烯的合成和运输	202	三、光敏色素的反应类型	250
二、乙烯的生理作用及应用	204	四、光敏色素的作用机制	250
三、乙烯的作用机制	205	五、植物的光形态建成	252
第六节 油菜素内酯	207	六、其他光受体	252
一、油菜素内酯的生物合成	207	第五节 植物的运动	254
二、油菜素内酯的生理作用及		一、向性运动	254
应用	207	二、感性运动	259
三、油菜素内酯的信号转导	209	三、生理钟	261
第七节 其他天然的植物生长物质	210	小结	263
一、多胺	210	复习思考题	263
二、茉莉酸	211	主要参考文献	264

第八章 植物的生殖生理 265

第一节 幼年期	266
一、幼年期的特征	266
二、缩短幼年期的途径	267
第二节 春化作用	267
一、春化作用的特性	268
二、春化产物及其传导	269
三、春化作用的机制	271
第三节 光周期	272
一、植物开花的光周期反应类型	273
二、临界日长	274
三、光周期刺激的感受和传导	275
四、开花抑制物	277
五、光周期诱导	277
六、暗期的光中断	278
七、光周期诱导成花的机制	279
八、春化与光周期理论在生产上的应用	280
第四节 花器官的形成和控制	281
一、成花诱导的多因子途径	282
二、花芽分化过程中茎端生长点的变化	283
三、花器官发生的控制基因	284
四、性别分压与影响因素	287
五、花器官形成所需的条件	288
第五节 受精生理	289
一、花粉和柱头的活力	289
二、花粉的萌发和花粉管的生长	289
三、受精后雌蕊代谢的变化	290
四、自交不亲和性及其分子基础	291
五、影响授粉受精的外界因素	292
第六节 种子与果实的发育	292
一、种子发育时形态与生理变化	292
二、果实的发育生理	295
第七节 种子的休眠	298
一、种子的休眠与破除	298
二、种子寿命	300
三、种子活力和老化	301
小结	301
复习思考题	302
主要参考文献	302

第九章 植物的衰老生理 304

第一节 植物的衰老进程	304
一、植物衰老的类型与意义	304
二、程序性细胞死亡	305
三、植物衰老的进程	305
第二节 植物衰老的机制与调节	310
一、营养耗竭与衰老	310
二、衰老过程中的生理生化变化	310
三、衰老的基因表达及调节	314
第三节 器官脱落及其机制	318
一、器官脱落	318
二、脱落的细胞学	320
三、脱落过程的生理生化变化	320
四、控制器官脱落的措施	322
第四节 环境因素对衰老和脱落的影响	322
一、温度	322
二、光照	323
三、水分	323
四、气体	323
五、矿质营养	323
小结	324
复习思考题	324
主要参考文献	325

第十章 植物的逆境生理 326

第一节 植物对逆境的生理适应	327
一、生物膜的稳定性	327
二、代谢反应	327
三、渗透调节作用	327
四、植物激素的变化	328
五、逆境基因表达与逆境蛋白合成	329
第二节 植物对水分逆境的适应性	329
一、旱害	329
二、涝害	331
第三节 植物对温度逆境的适应性	332
一、低温胁迫	332
二、高温胁迫	334
第四节 植物对盐胁迫的适应性	335
一、盐胁迫对植物的危害	336
二、植物的抗盐性	336

第五节 环境污染与植物的适应性	337	一、植物体内萜类化合物的种类	350
一、大气污染物对植物的危害	337	二、萜类化合物的生物合成	351
二、水体和土壤污染对植物的危害	338	三、萜类化合物的生理作用与生态学功能	353
三、植物对重金属的抗性机制	339	第三节 酚类化合物	354
四、植物在环境保护中的作用	339	一、植物体内的酚类化合物	354
第六节 植物对生物逆境的适应性	341	二、植物酚类化合物的生物合成	354
一、植物病害	341	三、植物酚类化合物的生理作用与生态功能	360
二、植物虫害	344	第四节 植物含氮化合物	361
三、植物化感作用	345	一、生物碱	361
小结	345	二、生氰糖苷	363
复习思考题	346	三、芥子油苷	364
主要参考文献	346	四、非蛋白氨基酸	364
第十一章 植物次生代谢	348	第五节 植物次生代谢工程	365
第一节 植物次生代谢物的概念	348	小结	366
一、植物次生代谢物的定义与主要类型	348	复习思考题	367
二、植物次生代谢物的应用价值与生物学意义	349	主要参考文献	367
第二节 萜类化合物	350	索引	368

结 论



一、植物生理学的研究内容及主要任务

什么是植物生理学(plant physiology)? 绝大部分中文版的《植物生理学》教材认为,植物生理学是研究植物生命活动规律的科学。这个定义虽然简洁,但不够全面。当今的植物生理学除了研究植物本身的生命活动规律之外,研究其对环境的响应也日趋重要。因此,植物生理学应定义为:研究植物生命活动规律及其对环境响应的科学。

具体地说,植物生理学是研究植物生命周期中各生长发育时期的变化规律及在遗传和外界环境因子的影响下,植物内在的物质代谢、能量转化、信号转导、形态建成等生理机制的变化及最终由此导致的植物在时间、空间上有序的生长和发育规律的科学。植物如何从外界获取水分和矿质营养,如何把太阳能转化为贮存在糖类物质中的化学能,再把这些化学能转化为植物生命活动所用的能量(ATP)及如何运输有机物到需要部位。在代谢的基础上和激素的控制下,植物如何从种子萌发、幼苗生长到成年开花、结实直至新一代种子的形成和衰老等一系列的有序变化过程。在这些代谢和发育的过程中,植物如何感受外界信息,这些信息在体内如何传递,如何引起生理反应及逆境条件下植物又如何适应和生存等这些都是植物生理学的研究内容。植物界包括低等植物和高等植物,其中与人类生产、生活关系最密切的是高等植物,所以植物生理学的主要研究对象是高等植物。

植物生理学的任务显然不只是局限于认识和解释植物内在生命活动的基本规律,更重要的是要能掌握和运用植物与环境的关系来正确地指导生产实践,分析、研究并解决生产中的问题。植物生理学作为植物生产类学科的专业基础课,对指导植物生产具有重大意义。例如,农业生产中,经常要促控植物生长,调节某些器官的发育,就必须对植物生长大周期、植物生长相关性、激素和环境调节等有较深认识,才能做到事半功倍。植物转基因工程已被认为是今后培育高产、优质及抗逆植物新品种的重要途径,但搞清基因在代谢中的作用,选择对植物代谢和生长发育有利的基因,将成为转基因能否在生产上成功应用的关键。21 世纪,人类面临粮食危机、能源危机和环境污染等重大威胁,能源植物、植物修复等新领域的开辟也将成为植物生理学研究的重要课题。因此,植物生理学中的相关知识,将成为人们改造自然,保护自然和利用自然的重要手段。

二、植物生理学的形成与发展

纵观植物生理学的发展历程,大致可分为萌芽、形成和发展 3 个阶段。

(一) 萌芽阶段

早在植物生理学诞生之前,人们在生产实践中已经积累了丰富的植物生理的感性认识,特别是在有着 5 000 年文明史的中国,在这方面有突出的贡献。例如,在施肥方面,早在汉代《汜胜之书》中便记载施肥可分基肥、种肥和追肥 3 种方法。北魏《齐民要术》中提出“凡美田之法,绿豆为上”,即在公元前 1 世纪人们就知道使用绿肥提高土壤肥力,开创了人类历史上最早使用绿肥的记录。在种子贮藏方面,《汜胜之书》便有“曝使极燥”的记载,就是说要将种子暴晒干燥后贮藏;《齐民要术》记述“蒿艾箠盛之,良,以艾蒿闭窖埋之,亦佳”。即用蒿艾防止贮藏种子生虫。又有“日曝令干,及热埋之”,将麦子在太阳下晒干并趁热入仓贮藏用以防止生虫,这就是俗称的“热进仓”。在古农书上还有如“粪水溲种”,“七九闷麦”等。但由于时代的限制,当时还不可能上升为理论。除了我国古代的这些记载外,在西欧、古罗马也有用动物排泄物做肥料的记载。这些生产上积累的感性认识孕育了植物生理学的诞生。此外,其他基础学科的发展对植物生理学的形成和发展也有很大的影响。

(二) 形成阶段

14 世纪到 15 世纪文艺复兴时代,人们的思想从神学观念的束缚中解放出来,开始寻求物质世界的奥秘,到 17 世纪开始有了植物生理学的研究。最初,人们的注意力集中在植物体内是由什么物质构成?植物从哪里得到它所需要的物质?例如,人们所熟知的 Van Helmont (1577—1644) 的柳枝试验,否定了植物吃土壤为生的想法。S. Hales (1672—1761) 发现植物的蒸腾作用,从理论上解释植物水分吸收与运输。J. Priestley (1733—1804) 指出光下放在密闭钟罩内的单一的老鼠或绿色植物不久会死亡,但两者居一室可生存。J. Ingenhousz (1730—1799) 接着说明植物在光下可清洁空气,知道植物除利用水分外,还可以以空气为生。

19 世纪自然科学的 3 大发现,推动了植物生理学的奠基与形成,G. Boussingault (1802—1899) 建立了植物的砂培实验,J. von Liebig (1803—1873) 于 1840 年出版了《化学在农业和生理学上的应用》,1859 年 Knop 和 Pfeffer 植物溶液培养成功,奠定了植物营养生理的基础。J. von Sachs (1832—1897) 在研究植物营养、光合和生长等基础上于 1882 年编写了《植物生理学讲义》,1904 年他的学生 W. Pfeffer (1845—1920) 出版了《植物生理学》,这标志着植物生理学的正式诞生。

由于 20 世纪基础学科和生物学领域内兄弟学科,如生物化学、生物物理学、遗传学、细胞学、分子生物学的发展及同位素示踪、冷冻高速离心、电泳分离、生物技术、计算机和电子技术等新技术的发展和应用,极大地推动了植物生理学的发展,并取得重大的突破性成果。例如,研究叶绿素结构和功能并成功合成叶绿素分子的 Wilstatter (1915)、Fischer (1930) 和 Woodward (1965),阐明光合碳循环的 Calvin 等 (1962),阐明化学渗透学说合成 ATP 的 Mitchell (1978),阐明光合细菌反应中心结构与反应的 Deisenhofer 等 (1988),研究生命体系(包括光合作用)的电子传递体系的 Marcus (1992),阐明 ATP 合酶的动态结构和反应机制的 Walker 等 (1997) 和发现水通道蛋白的 Agre 等 (2003) 在植物生理及其相关领域的研究,分别获得了诺贝尔化学奖。此外,在植物组织培养(植物克隆)、植物生长调节剂的应用及植物成花调控和无公害蔬菜生产等领域,植物生理学为工农业生产的应用等发挥了巨大的作用。

我国植物生理学作为一门独立的学科起步较晚,20 世纪初,钱崇澍 (1883—1965) 在 1917 年发表的“钋、镭和铯对水绵的特殊作用”是我国第一篇关于植物生理的论文,他在各大学讲授植物生理学,可称是我国植物生理学的启业者。20 世纪 30 年代李继侗 (1892—1961)、罗宗

洛(1899—1978)、汤佩松(1903—2001)等相继回国,在大学开设植物生理学课程,开展科学研究,奠定了我国植物生理学的基础,成为我国植物生理学的奠基者和创始人。中华人民共和国成立后,党和政府十分重视和关心科学教育事业,植物生理学的研究机构和人员队伍不断发展壮大,仪器设备得到很大改善,取得了一批具有重大意义的研究成果。例如,汤佩松的呼吸多条途径,殷宏章的群体光合作用,沈允钢的光合磷酸化中高能态中间物质,姜成后的细胞原生质的胞间运输等。我国植物生理学工作者在花药培养、单倍体育种、植物春化作用和光周期调节的分子生理机制等方面的研究都取得可喜的成果。进入21世纪后,在国家各类基础研究和应用专项研究的支持下,我国的植物生理工作者先后在 *Cell*、*Nature*、*Science*、*Proceedings of the National Academy of Sciences*、*Annual Review of Plant Biology*、*The Plant Cell*、*The Plant Journal* 和 *Plant Physiology* 等国际顶尖刊物发表大量论文,对国际植物科学界产生了重大影响。

三、植物生理学的展望

当今世界面临人口、资源、环境、能源和粮食5大问题。人口爆炸给人们的衣、食、住、行所必需的物质和能源带来极大压力,而为解决食物和能源,人们又去开采更多的资源,导致环境恶化。众所周知,绿色植物是自养生物,通过光合作用利用日光能将环境中的 CO_2 和 H_2O 制造成有机物质并放出 O_2 , 为人类提供食物、工业原料和能源并在固土保水、调节气温、保护和改善环境中发挥重要作用。由此可见,绿色植物在解决世界面临的5大问题中所处的地位是举足轻重、不可替代的。因而植物生理学的重要性也就不言而喻了。它围绕如何解决食物、能源、资源、环境等全球性问题向宏观和微观发展。纵观近年植物生理学的发展,随着各种研究新技术的不断进步(如 GC-MS, HPLC-MS、生物芯片、突变体等)与生命科学相关其他学科(如遗传学、分子生物学、生物信息学、细胞生物学、微生物学和化学等)的快速发展及其交叉渗透,植物生理学迅速发展并进入新阶段。

(一) 研究层次的广度和深度不断加大,学科交叉日显重要

在宏观方面,现代的植物生理学与环境、生态等学科结合,向更综合的方向拓展。由于现代工业化的加速发展,环境问题日趋严重,促进了在变化的气候条件下生理学对植物生活规律和环境变化关系的研究,也促进了生理与生态的结合,催生了植物生理生态学、环境植物生理学和空间植物学等学科,使植物生理学从个体扩大到群体,直指人、地球、生物圈和宇宙的大范畴。在微观方面,生命科学及相关学科理论和技术的不断发展和交叉渗透,给植物生理学带来新概念、新观点、新技术、新方法,使植物生理学的内容不断更新,从分子水平研究植物生长发育基因表达及调控的机制已经成为主体,并正在从基因组学、蛋白组学、代谢组学等方面系统揭示植物生命活动基本规律及环境条件对这些规律的影响。1992年的诺贝尔化学奖授予 Marcus 教授在生命体系的电子传递——跳跃的电子(leaping electron)中所做的巨大贡献, Marcus 教授认为生命过程的本质是生命体系中的电子的传递,可能将植物生理学的研究引入电子时代。1950年开始出版的《植物生理学年评》(*Annual Review of Plant Physiology*),在1988年改为《植物生理与植物分子生物学年评》(*Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*)再到1995年改为《植物生物学年评》(*Annual Review of Plant Biology*),充分说明学科交叉日趋明显,植物生理学已深入到植物的方方面面。两个层次的发展,必将使植物生理学基础研究达到新的高度。

（二）理论与实际的联系更为紧密

植物生理学除了推动对植物生命活动内在规律的了解外,它还围绕解决人类面临的重大危机开展理论和应用研究。如通过利用计算机和数学模拟研究,对植物某些生理问题进行定量,从而经营精确施肥和灌溉控制的现代农业;光合作用和固氮机制的研究不仅为获得更高产的作物,而且为人工制造食物和能源等进行理论和技术贮备。植物组织培养、植物激素与信号转导的基础理论也必将推动植物发育调控、植物的定向培育技术和适合人类不同需要的转基因植物的培育。植物的发育和适应逆境的生理机制的研究,有助于人类在不良环境中获得植物的高产和优质。此外,植物生理学的应用领域逐步扩大到环境保护、资源开发、医药、食品、轻工业和商业等方面。在载人航天方面,能源及生命支持系统问题的解决也寄希望于植物生理学的发展。

四、如何学好植物生理学

Salisbury 和 Ross (1992) 在《植物生理学》教科书的引言中指出“Plant physiology is for students who are curious about what plants do and what physical and chemical factors cause them to respond as they do.”,说明学好植物生理学首要的是有一种执著的、如饥似渴的精神,这是学好植物生理学的内在动力。其次,要善于学习和汲取相关学科的知识为我所用,这一点的重要性上面已有论述。再次要用辩证唯物主义观点指导植物生理学的学习。植物的许多生理过程是相互依存和相互制约的,生命活动和外界环境之间存在广泛的物质和能量交换。因此,我们必须用全面的综合的观点去分析和研究它们,切忌以点作面,以偏概全。植物生命活动的规律是其生长发育的本质,但它又是在一定的环境条件下完成的。因此,在处理问题时应分清内部和外部的关系、主要和次要的关系。最后要在实践中学习,在研究中深入,在理解中记忆,真正把植物生理学学好,并应用于实践。

第一章

植物的水分生理



没有水就没有生命,也就没有植物。农业生产上,水分往往是农作物获得高产的主要限制因子之一,农谚说:“有收无收在于水”和“水利是农业生产的命脉”,就是这个道理。

陆生植物一方面由根系不断地从土壤中吸收水分,以满足正常生命活动的需要;另一方面又通过叶片不断地散失水分,形成了水由下而上的不断流动,这就构成了植物水分生理的主要内容,即水分的吸收、水分在植物体内运输分配及水分的排出。本章重点讨论水势基本概念、植物细胞水势组成与细胞的吸水、根系对水分的吸收和水分在地上部分运输的机制、蒸腾作用与气孔开闭机制及合理灌溉的生理基础。

第一节 水分在植物生命活动中的作用

水分子由一个氧原子和两个氢原子以共价键(covalent bond)结合而成,两个 O—H 键之间的角度为 105° 。由于氧原子的强电负性及其在空间结构上的非对称性,水分子有很强的极性,使水分子之间通过氢键缔合成水分子聚合体 $(\text{H}_2\text{O})_n$ 。由于水分子的这些特点,使水具有独特的理化性质。

一、水的理化性质

(一) 水的高比热

比热(specific heat)是指物质在固体与液体相互转化时所吸收或放出的热量。水在常温下为水分子聚合物,受热时需要较多的热量来破坏分子间大量的氢键。同理,当水温度降低时,会释放出比其他液体更多的热量。除液态 NH_3 外,水的比热比其他同量的固体或液体都高。正因为水的高比热,使含有大量水分子的植物体可以在环境温度变化较大的情况下,保持相对恒定的体温。

(二) 水的高汽化热

汽化热(latent heat of vaporization)是指物质由液体转化为气体时所要吸收的能量。水由液态转变为气态需要较多的能量来打断水分子间的氢键。水的高汽化热使植物可以通过蒸腾作用有效地降低体温,避免强光辐射可能带给植物的伤害。

(三) 水的大表面张力和强附着力

水具有很大的表面张力(surface tension),使其表面积收缩,水的强吸附力(cohesion)使水吸附到其他物质如纤维素、蛋白质和土壤颗粒上,所以水能在植物细胞壁及土壤中借毛细管力

移动。

(四) 水的高介电常数(dielectric constant)

溶质正负离子间的静电作用可被水分子正负电荷抵消或屏蔽,离子难以结合在一起,从而增加了溶解度。水是电解质和极性物质的良好溶剂。植物体内的核酸、蛋白质及糖类等均含有一OH、—NH₂和—COOH基团,水与这些亲水基团间形成氢键,即水可以在大分子物质带电基团周围定向排列,形成水化层,减弱了大分子之间的相互作用,增加其溶解性,维持大分子物质溶液的稳定性。

二、植物的含水量和水分存在状态

(一) 植物的含水量

水分是植物体的重要组成成分。不同种类的植物及同一种植物在不同生境中含水量有很大的差异。水生植物的含水量可达鲜重的90%以上,草本植物的含水量通常为70%~85%,木本植物的为35%~75%。同一植株中,以生命活动旺盛的器官或组织的含水量高。根尖、茎尖生长点等含水量为90%左右,叶为80%~90%,风干种子为5%~15%。通常用相对含水量(relative water content, RWC)来评价植物的水分状态:

$$RWC(\%) = \frac{\text{鲜重} - \text{干重}}{\text{饱和含水量时的鲜重} - \text{干重}} \times 100\%$$

(二) 自由水与束缚水

水分在植物体内的作用,不仅与其含量有关,而且与其存在状态有关。水分在植物体内常以束缚水和自由水两种状态存在。原生质中的生物大分子表面有大量的亲水基团,具有显著的亲水(hydrophilic)性,形成很厚的水层。水分子距胶粒越近,吸附力越强。靠近胶粒而被胶粒吸附不易自由移动的水分,称为束缚水(bound water);距离胶粒较远而可以自由移动的水分,称为自由水(free water)。这两种水分状态之间没有明显的界限,只是相对的划分。由于自由水参与各种代谢作用,而束缚水则不参与,所以自由水与束缚水之间的比率反映出植物的生命活动强度。当自由水比率增加时,植物细胞原生质体处于溶胶(sol)状态,代谢活动旺盛,但抗逆性下降;反之束缚水比率高时,植物细胞原生质趋于凝胶(gel)状态,代谢活动减弱,但抗逆性却增强,如休眠种子、休眠芽等能抵抗低温或干旱等不良环境。

三、水在植物生命活动中的作用

(一) 水是原生质的主要组分

原生质含水量减少,由溶胶趋于凝胶状态,生命活动也随之减弱。原生质失水严重时,破坏原生质正常结构,导致植物体死亡。

(二) 水是植物代谢过程中的重要原料

光合作用、呼吸作用、有机物合成与分解都需要水分子参与。没有水,这些植物体内重要的生理过程便不能进行。

(三) 水是植物对物质吸收和运输的介质

物质只有溶解在水中才能被植物吸收。同样,各种物质必须以水溶液状态才能在植物体内运输。

(四) 水能使植物保持固有的姿态

水维持了植物细胞及组织的紧张状态,使植物枝叶挺立,便于充分接受阳光和交换气体,