

高等学校教学用书



植物生理学

ZHIWU SHENGLIXUE

第二册

B. A. 魯宾著
施 濬 譯

人民教育出版社

高等学校教学用书



植 物 生 理 学

ZHIWU SHENGLIXUE

第 二 册

B. A. 魯 宾 著

施 游 譯

人 民 教 育 出 版 社

本书系根据苏联“苏维埃科学”出版社 (Государственное издательство “Советская наука”) 1956 年出版的鲁宾 (Б. А. Рубин) 教授所著“植物生理学”第二册 (Физиология растений II) 译出。原书经苏联高等教育部审定为国立大学和师范学院用教学参考书。

植物生理学

第二册

Б. А. 鲁宾著

施 潜译

北京市书刊出版业营业许可证出字第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

各地新华书店经售

统一书号 K13010·1074 开本 850×1168 $\frac{1}{32}$ 印张 9 $\frac{1}{16}$

字数 230,000 印数 0,001—1,500 定价 (8) 单 1.20

1962 年 11 月第 1 版 1962 年 11 月北京第 1 次印刷

目 录

第一章 植物的矿质营养	1
I. 土壤在植物营养中的作用	1
II. 决定土壤肥力的特性	11
III. 研究土壤的营养价值及植物对营养物质需要的方法	14
1. 田间法和盆栽法	14
2. 营养混合液配制的原则	20
3. 培养基的酸度的意义	20
4. 关于离子的对抗作用	24
5. 营养混合液	27
IV. 植物体内的含氮物质代谢	29
1. 高等植物的氮素养料的形式	31
2. 植物体内蛋白质的合成	43
3. 氮的生物学固定	48
4. 固氮过程的化学机制	50
5. 细菌肥料	54
V. 矿质元素的生理作用	55
1. 磷与硫	56
2. 钾与钠	61
3. 钙	63
4. 镁	65
5. 微量元素	65
VI. 植物内各种元素的含量和动态	75
1. 植物内个别元素的含量	75
2. 在植物发育过程中个别元素的消耗和分布	77
3. 颗粒肥料	84
4. 矿质元素的吸收	86
5. 关于根在植物营养过程中的作用	93
6. 作为合成器官的根	98
7. 根在创造土壤结构上的作用	105
VII. 植物的非根营养	107
VIII. 植物内物质的运输	110

文献	116
第二章 植物有机体的发育和生长的基本规律	118
I. 植物的发育和生长的一般概念	118
II. 植物的发育	119
1. 不同类型植物的生活史	119
2. 关于控制植物发育因素的概念的简述	123
3. 阶段发育学说	129
4. 作为阶段发育基础的新陈代谢的变化	140
III. 生长	146
1. 生长的一般概念	146
2. 生长类型	149
3. 测量植物生长的方法	151
4. 植物的生长和外界条件	153
5. 生长过程的某些规律性	164
6. 生长的周期性	166
7. 控制休眠期的方法	175
8. 生长运动	179
9. 关于运动的本质	189
10. 生长素的生理学作用。生长素作用的本质	193
11. 分离组织的培养。生长的辅助因素。酵母活素	198
文献	206
第三章 植物繁殖的生理学	207
I. 有性繁殖	207
II. 营养繁殖	208
III. 种子萌发和成熟的生理学	209
IV. 果实的成熟	215
文献	221
第四章 植物的抗性	222
I. 植物对不利温度条件的抗性	222
1. 抗寒性	224
2. 耐寒性	225
3. “保护物质”及其作用	228
4. 锻炼	230
5. 耐热性	242

II. 植物对微生物侵染的抗性(免疫性).....	243
1. 关于免疫性现象的一般概念.....	243
2. 共生体和外界的相互关系.....	246
3. 寄生的生理学基础.....	248
4. 异养植物的专化过程.....	250
5. 病害植物的生理特征.....	254
6. 关于植物免疫性的本质.....	257
文献.....	269
第五章 植物对生存条件适应的生理学基础.....	271
文献.....	291

第一章 植物的矿质营养

I. 土壤在植物营养中的作用

矿质营养在植物有机体的生活中起着非常重要的作用。植物的矿质营养条件是控制其生长和发育的重要因素之一。生理学的这一部门所获得的知識，是人类为了提高栽培植物的总生产率而进行的实践活动的基础。这一问题的理論方面也是极其重要的，因为在矿质营养和氮素营养的过程中，体现了高等植物最显明的特征之一——它的自养性，即利用无机物来建造自己軀体的能力。

关于植物以什么为营养，并用什么来建造自己的軀体，自然成为一个首要的问题，植物生理学从其創始时起就遇到这个问题。要正确解决这个问题，只有在广泛利用定量分析的方法、建立生理学实验、利用农业实践的材料、以唯物主义来解释自然现象之下才有可能。生机論观念对当时自然科学的統治，給植物营养知識的发展加上了深刻的痕迹。

凡海蒙早在十七世紀用柳枝作过的第一个生理学实验（这个实验为植物学家广泛地引用着），正如大家所知道的，是完全被解释錯了。作者曾得出这样的結論：植物是用水来建造自己的軀体的。但是，农民知道得很清楚，即使保証植物在貧瘠的土壤中有充分的水分而没有肥料，要得到很好的收获是不可能的。因此，凡海蒙关于植物只用水来建造自己的軀体的片面的假說，不能促进关于植物营养的正确观念的发展。

虽然如此，凡海蒙的实验无疑起着很大的、在原則上很重要的作用。为了公正地评价它，应该指出，当时亚里斯多德的形而上学的观念完全占着統治地位，他断言，植物以現有的状态从土壤中得到所有的特

性。凡海蒙首次发表了关于植物有机体能把它所吸收的物质加以根本改造的观点。这位学者的历史功绩是：他首次企图在生理学实验上利用天平。

在十八世纪末，特别是在十九世纪初，盛行着铁尔关于植物营养的假说。这个假说是在观察农业实践的总结的基础上产生的，农业实践确定土壤的肥力与其颜色有关，而其颜色又和该土壤的有机物（腐殖质）含量有关。

铁尔断定，植物从土壤中只吸取有机物和水分，而植物据说就是依靠这些东西来建造自己的躯体。因此，铁尔及其支持者认为，为了提高收获，必须在土壤中施入有机物，首先是厩肥。

铁尔关于植物的物质来源的假说，没有实验的验证，就被过早地列为理论，称为“腐殖质学说”。腐殖质学说虽然正确地评价了土壤的有机物的重要意义，但完全是无根据的。它也不能解释在实践上为大家都知道的，向土壤中施入草木灰、硝酸钾以及其他无机化合物有很良好的作用的事实。光合作用方面的成就，同样强调指出腐殖质学说的基本原理是站不住脚的。

同时，在植物生理学上关于植物物质来源的问题，继续坚持着并有时发生一些新的、极端唯心论的观念。

例如，当时的权威学者之一施拉德在 1800 年重新主张灰分物质不是植物从外面吸收的，而是在植物体内作为自然生命活动的产物而“产生”出来的。

腐殖质学说在生理学和农业化学上继续保持着主导地位，并且在实质上亦为大家所承认，差不多直到十九世纪中叶，才被另外一个极端的观点所代替，在科学历史上称之为植物矿质营养学说。这一学说的创始者是德国化学家尤斯土斯·李比希，他在 1840 年发表了题为“化学在农业和生理学中的应用”一书。

按照李比希的说法，土壤内所含的无机盐类构成土壤肥力的基础；

他把土壤营养的全部意义都归结到无机元素的吸收。李比希断言，植物依赖于空气中的微量的氨、碳酸铵和氮的氧化物来满足它对氮的需要。他把腐殖质的作用归结为使土壤富于碳酸，而碳酸加速母质的风化过程，因而促进植物所容易吸收的矿物质在土壤中聚集。

李比希首次坚定地指出，腐殖质学说的基本原理是毫无根据的。他指出，形成腐殖质的有机物是来自植物所吸收的无机化合物，他强调一个事实，即每年随着庄稼收割部分（种子等）从土壤里无偿地带走一部分营养物质；李比希坚决主张必须把这些物质归还给土壤。由此得出结论：必须把有系统的经常的施用矿质肥料作为控制土壤肥力的基本方法。但是，李比希认为仅仅必须把无机元素归还给土壤；因此，他建议把燃烧厩肥所得到的灰分代替厩肥施入土壤。李比希认为，不是所有的营养物质都以同样的数量从土壤中被带走，并根据这一点拟定了所谓“最低量定律”，按照这个定律，收获的大小据说决定于土壤中处于最低量的那一物质。

矿质营养学说的一系列方面，以及基于此学说的结论，在植物矿质营养科学的发展上起着重大的作用。李比希的著作使科学及农业实践的工作者注意到土壤肥力问题，这些著作成为现代施肥学说的基础。

除了李比希的著作外，施普林格尔、维格曼、波尔斯托福等人的研究，在揭露腐殖质学说上也起了很大作用，他们确信，植物只有在必须具有足够数量的无机盐类的环境内才可能正常生长。这些研究家的观察指出，在缺乏矿质养料的环境内（用酸类洗涤过的砂，铂丝碎屑等）栽培并以蒸馏水浇灌的幼苗，在其组织里所含的矿物质仅为原始种子所具有的数量。

这一时期在绿色植物光合作用方面广泛发展的工作，也就使得愈来愈多的人相信腐殖质学说是毫无根据的。李比希在原则上很重要的科学功绩，是他以很大的说服力强调指出关于绿色植物的自养性的原理，李比希并把绿色植物和动物界——异养有机体——加以对比。

同时,在李比希的思想和言論中,也含有許多不正确的和錯誤的东西。矿质学說对植物氮素营养問題的总体的不正确的解釋,应该算作它的基本錯誤之一。正是在这里特別表现出李比希脱离了农业实践,以及他对实验的意义估計不足。李比希的見解的主要缺点,也正与当时极大多数生理学家的見解一样,是把根从土壤中吸收物质解釋成在蒸騰过程中矿质元素和水分一起被單純的机械的吸收。但是这种見解在植物生理学中直到現在还没有完全被根除。

矿质学說把施肥、輪作制和农业技术措施全部总体的意义,只归結为維持营养物质收支的平衡,而忽視了土壤微生物植物的建設性的作用,忽視了栽培植物的根系与微生物之間的相互作用的意义。李比希拟定的“最低量定律”忽視了全部生长因素的密切的相互联系和相互制約,忽視了土壤結構的作用,而土壤結構决定土壤的空气状况和水分状况,这些状况对于植物矿质营养过程的总体具有很重要的意义。矿质学說的一些錯誤方面,在进一步的实验工作过程中是比較容易克服的。布森戈、赫尔里格尔和許多其他研究家們的經典著作,在这方面具有很大的意义。

布森戈的实验确定,植物从土壤中不仅得到无机元素,而且也得到氮。布森戈第一个发现豆科植物作为固氮生物的作用,随后,赫尔里格尔发现豆科在和根瘤菌共生的基础上完成了这个作用。也闡明了并非所有随同庄稼收获而被帶走的无机元素都需要归还給土壤,以防止土壤肥力减低。这里也与硅酸有关,例如禾本科植物的硅酸部分差不多占全部灰分的一半,但是植物并不感到硅酸的不足。

李比希学說的一些錯誤方面不仅未被克服,反而在以后更加深了。例如,矿质学說的拥护者对土壤中生物学过程的意义估計不足,把土壤的作用解釋为矿质养料的消极貯藏所,这一切成为以后出現的声名狼藉的“土壤肥力递减律”的基础。这个“定律”的拥护者們断定,在收获达到一定的水平以后,为提高收获而采取的措施的效果不断地减低。

以后每次施入任何因素所产生的效果，比前次所施入该因素的分量所得到的效果要小。

“肥力递减律”成为馬尔薩斯創立反动的、仇視人类的“人口过剩”学說的根据之一。它曾遭受馬克思与列宁的歼灭性的批判。

列宁在分析这个“定律”时，強調指出：“土地肥力递减規律，完全不适用于技术正在进步和生产方式正在变革的情况，而只是极其相对地、有条件地适用于技术不变的情况”。^① 苏联学者和农业生产革新者在实验中証实了列宁所作的分析。偉大的俄国化学家 Д. И. 門捷列夫^② 是“肥力递减律”和以这个定律为基础的馬尔薩斯人口論的不調和的反对者。

B. P. 威廉斯詳細地分析了这个定律的拥护者所得出的实验材料之后，就指出：因素作用的减低，只在任何一种因素发生变化而所有其他因素保持不变的情况下，才可以观察到。但是，只要研究者或实践家看到所有的因素，声名狼藉的肥力递减律就不攻自破了。

正像上面已經指出的，矿质学說的缺点，还在于它对綠色植物的矿质营养过程中微生物的作用估計不足。同时，从土壤学的創始者——道庫恰耶夫、柯斯特切夫、威廉斯——的著作中得出結論：在决定植物的土壤营养条件的各种因素中，占首要地位之一的應該是微生物区系。

土壤微生物学的創始者維諾格拉茲基的經典研究，对于闡明微生物在創造土壤肥力方面的作用，具有特殊的意义。起着特別重要作用的是維諾格拉茲基关于固氮菌和硝化菌以及硫細菌和鉄細菌的著作。这些研究成为自然界物质循环的現代观念的基础。

无疑地，在进化的过程中，发生了微生物的一定的种和群丛的选择，高等植物的根的营养就是在与微生物相互作用中实现的。在这类

① 列宁全集，卷5，人民出版社，第86頁。

② Д. И. 門捷列夫，农业与林业的著作，苏联科学院出版社，1954年。



И. А. 柯斯特切夫

的微生物中,有各种真菌、細菌和藻类。

共生微生物主要集中在高等植物根系的分布区(即所謂的根际)。它們和植物之間的相互作用,或是以分离共生营养的方式(即根組織与微生物之間非直接接触),或是在真正共生营养的基础上(在共生者双方直接而密切联合的条件下)来实现的。

高等植物的根与真菌的共生称为菌根,与細菌的共生称为細菌根共生。根据共



В. В. 道庫恰耶夫

生营养的形式，把菌根分为外菌根和内菌根。^①前者发育在根的表面，后者发生在组织的内部。豆科植物与根瘤菌的相互作用是细菌共生营养的典型例子。

微生物学者近年来进行的研究，大大地补充了关于在植物根营养过程中共生营养的意义概念。

每1克土壤中含的微生物体的数目为数亿，甚至数十亿。下面的数字可以说明这个问题的某种概念：

	1克土壤中的 微生物的数目	耕作层微生物 体的重量(公斤/公顷)
细菌	1×10^9	6000
真菌	1×10^5	60
放线菌	1×10^5	8
藻类	1×10^3	160

肥力中等的土壤耕作层内含有的全部微生物体的总重量，共计有6—7吨^②。必须提醒一点，这里所说的是处于不断发育和繁殖状态的微生物的细胞。如果把植物营养期内微生物的世代数目当作10—20来计算，那末，就很容易算出，每年在土壤中形成的有机物质的总量可达数十吨。

这个巨大的微生物群使土壤大量含有微生物生命活动的产物。固氮细菌、氨化细菌、硝化细菌以及分解有机物质(纤维素等)的细菌等的活动结果的产物，应放在第一位。

在细菌生命活动的产物中具有非常重要意义的是维生素——这是具有高度生物学活性的物质。现在在土壤中确已查明的，有维生素B群(B_1 , B_2 , B_6 , B_{12})，以及促生素(维生素H)、泛酸、烟酸、叶酸、对氨基

^① 关于该问题的文献，见Л. М. 诺沃格鲁兹基的论文；B. P. 威廉斯和高等植物的共生营养的问题。“现代生物学成就”，29，第1期，1，1950年。

^② 克拉西里尼科夫：植物根际的细菌群。“微生物学杂志”，13，第4期，1944年。

苯酸和內消旋肌醇。除此以外，还有各种抗生物質和一系列的毒質^①。

維生素以及具有生物学活性的其他化合物的数量，决定于土壤肥力的总水平，而且，土壤中的有机物的含量越高，維生素和上述化合物的数量就越大。

从这些材料中可以得出結論：在评价微生物在高等植物生活中的作用时，不仅需要考虑到它們使有机物質矿化的能力，而且也需要考虑到使各种有机化合物合成的能力，这些有机化合物中有許多是生物学活性的。

現在已經証实，不仅是简单的、就是复杂的微生物的生命活动的产物，也都能被植物的根吸收。这些化合物被高等植物組織所吸收，对于植物的生长和发育、营养的全部过程具有极大的、多方面的影响。

我們要提醒：土壤微生物的絕大部分是属于腐生型。土壤微生物利用各种有机残体[其中包括綠色(自养)植物組織的死残体]作为其营养的来源，实现这些残余物的矿化作用——这个过程对于自然界物质循环具有决定性的意义。

依照土壤微生物对于氧的关系的性质，把它們分为2类：

(1)嫌气有机体：它們进行生命活动时不利用游离氧；

(2)好气有机体：只在分子氧存在时才能实现其活动。这类群有很多种細菌、真菌和放綫菌。

有机物質分解的結果是形成更简单的化合物，这分解是土壤微生物生命活动的中心环节之一。这些过程在建造土壤結構上也具有同样重要的作用。

按照威廉斯的意見，当植物残体在土壤中处于相当集中的情况下，可以观察到植物残体的嫌气分解。这部分残体的表层便受到利用全部透入这里的氧的好气微生物的作用。因此，在有机物内部仅可以进行

^① 关于这些化合物的生理学作用，見K. E. 奥甫察罗夫不久以前发表的綜合报告：維生素在植物生命活动中的意义，“现代生物学成就”，36，第3(6)期，315，1953年。

嫌气过程, 结果形成各种腐殖质化合物。

关于这些过程实现的化学过程的问题是很复杂的, 而且不能算是解决了。这些过程的性质决定于植物残体的化学成分, 决定于参加分解的微生物的生理特征, 并决定于这过程实现的条件(温度、湿度、土壤的矿质成分等)。

腐殖质的最终成分, 在很大程度上决定于易分解的有机化合物(植物组织的糖和蛋白质的部分)和难分解的部分(木素和其衍生物)之间的关系。微生物对腐殖质的成分有极大的影响, 它们在其生命活动的过程中不仅分解有机残体, 而且也合成大量的蛋白质和其他化合物。

鉴于上面所述的, 关于在植物残体分解时所形成的腐殖质的化学成分的问题, 不能认为是解决了。腐殖质的最重要的组成部分为各种胡敏酸。说明这种混合物的各种成分的化学特性的详细的材料现在仍不明白。B. P. 威廉斯特别注意乌里敏酸和胡敏酸, 他认为它们是稳定和保藏土壤有机物质的要素。按照威廉斯的说法, 好气细菌分解这些酸, 不仅引起土壤有机物质的完全矿化, 而且也破坏了土壤结构。这时主要的是改变了土壤中含氮物质的平衡。

近年来的研究指出: 胡敏酸在一定的条件下, 可以被植物当作养料源泉来利用。胡敏酸可以从泥炭、褐煤、碳质页岩等处获得^①。

植物组织的含氮化合物和腐殖质的分解要经过一系列的阶段; 由于这些过程, 氮形成各种有机酸和无机酸的盐类而聚集在土壤内。含氮化合物的氮化作用是由属于好气型和嫌气型的各种微生物来实现的。

已形成的氮所受到的氧化作用, 也是分阶段实现的。在氧化作用的第一个阶段形成亚硝酸, 亚硝酸氧化成硝酸。这个称为硝化作用的过程的每一个阶段, 是由专性的细菌[亚硝酸菌属(*Nitrosomonas*)和硝

^① J. A. 赫利斯捷娃: 胡敏酸在植物营养中的作用及胡敏酸肥料。苏联科学院土壤研究所论文, 38, 108, 1951年。

酸菌屬(*Nitrobacter*)] 來實現的。在不同的土壤內，硝化作用進行的強度也極其不同；溫度、通氣、濕度條件和許多其他的因素對硝化過程的進行都有影響。已形成的硝酸鹽是綠色植物氮素養料的主要來源之一。除此以外，在土壤還進行反硝化作用，這種作用由特殊的嫌氣微生物群——所謂反硝化細菌來實現。在氧氣不足而且未分解的植物殘余物又過剩的情況下，反硝化細菌的活動加強。在這些細菌的作用下，發生硝酸鹽離子的還原作用，並形成游離的分子氮。除了反硝化作用外，硝酸鹽損耗的原因是它們從土壤里淋溶出去，在輕砂壤土里的植物受此害的最多。

有機殘體礦化作用的过程對其他重要元素(硫、磷)的狀態起着重大的影響。

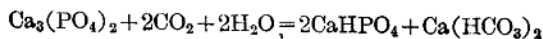
在自然的狀況下，含硫的有機化合物分解時，排出游離的硫化氫；原始的硫僅僅一部分以硫醇的形式被排出。硫化氫的形成也是在專性的嫌氣細菌的作用下發生的，它們依靠氧化某些有機物而得到的能量來還原含氧硫化合物(硫酸鹽、亞硫酸鹽和硫代硫酸鹽)。

被排出的硫化氫被各種硫細菌氧化，形成含氧硫化物，為高等綠色植物所利用。

有機物質的分解也影響着土壤的磷酸化合物的平衡。由於微生物活動而分離出來的磷酸，與土壤各種陽離子化合，結果形成高等植物很難利用的磷酸鈣、磷酸鐵、磷酸鎂等。

這些化合物轉化為可溶性的狀態，是在高等植物的根所產生的酸的作用下實現的，同時也是在各種細菌和真菌(主要為霉菌)的生命活動過程中實現的。

提高磷酸鹽的有效利用率的要素之一為碳酸，它是在植物的根和土壤微生物的呼吸過程中被排出的。在 CO_2 的作用下，磷的難溶的化合物轉化為較易被吸收的形式：



除此以外，在土壤中还进行着相反的过程，即减低磷酸盐可溶性（例如，形成磷酸钙）的过程。

正像奇利科夫^①的研究曾指出的，土壤磷酸盐的有效利用率对不同类群的植物也是不同。例如，豆科植物（特别是羽扇豆）以及蕎麦和一些其他植物，具有高度吸收磷酸钙的能力。相反地，禾木科植物在这方面的要求就很严格。

II. 决定土壤肥力的特性

植物的灰分营养和氮素营养的主要来源，是土壤中含有的矿质元素和氮。土壤的矿物质含量，决定于母质的特性和微生物的活动。

在土壤本身的形成方面以及矿质元素在土壤上层的聚集方面，起着特殊作用的是植物生命活动过程。由于根吸收矿物质的结果，矿物质上升到土壤的上层，并以正被植物制造着的有机物质的状态而聚集在这里。

这些关于植物有机体在土壤中聚集矿质元素的观念，主要是由苏联的杰出的学者 B. H. 维尔纳兹基、B. B. 波雷诺夫、B. P. 威廉斯等人研究出来的。

农业实践最重要的任务之一是保证植物有必要的矿质养料。矿质营养的条件在很大程度上决定于土类。因而，在揭露植物对矿质肥料的需要时，既需要依据有机体种的特性，又需要依据该土类的特性。

瓦西里·罗伯托维奇·威廉斯对于阐明土壤结构对植物营养的意义予以很大的注意。

威廉斯于 1863 年 9 月 27 日，生在一个工程师的家庭里。1883 年他进入了彼得罗夫农林学院。1885 年威廉斯是三年级的大学生时，曾被命组织科学研究实验

^① Ф. В. 奇利科夫：关于高等植物根的溶解能力的问题的一些材料。Л. Н. 普里亚尼什尼科夫主编的“盆栽实验和实验工作结果”丛书 11, 1918 年附录。