

大 學 用 書

植 物 生 理 學

Dieter Hess 原 著
陳 昇 明 編 譯

三 民 書 局 印 行

PDG

編 譯 者 序

植物生理學為生物科學中重要課程之一。近年來生物科技進步，近代植物生理學討論之內容常涉及生物化學、分子生物學和植物化學等科學之基礎原理。本書除論傳統植物生理學之課題外，特別注重依據分子生物學和生物化學原理討論植物之生理現象。本書編撰精簡，但內容廣泛、論說新穎，可供我國大專院校之植物學系、生物學系、農學院各學系、藥學系、化學系等有關科系同學研習植物生理學之用。本書在西德各大學裡非常暢銷，並且有英文翻譯版在英美發行，頗獲好評。

譯者在西德求學期間曾研讀此書受益非淺，故利用教學和研究工作之餘編譯此書，以供國內大專學生研讀參考；疏漏之處尚請讀者賢達指正。本書中文編譯版承國立中興大學植物學系及植物研究所師生鼓勵幫忙，特別是鍾春香、曾振南、吳昭良、陳麗玲、李益雲同學熱心校閱，林存美同學仔細抄錄稿件，以及三民書局劉董事長振強慨允出版；謹此一併致謝。

陳昇明 中華民國七十三年十一月
於國立中興大學植物學研究所

序 言

近年來，分子生物學已滲入植物學的所有分支內，在植物生理學範圍更是如此。這本書嘗試從分子生物學的觀點來介紹高等植物的代謝和發育的生理。以 DNA 的異體催化功能始，前十章討論代謝作用；後九章談發育，由 DNA 的自動催化功能談起，並包括某些較偏重於代謝生理的主題。植物生理學的這兩個範疇是如此緊密的連結，因此提出一個整合似乎不只是可能的，也是可預期的。

與其他的報告相比較，本書已盡量使代謝和發育的份量相等，尤其是對所謂「二次植物物質」者——它頗使藥劑師、營養技術人員、植物育種者、農藝學者和生物學者感到興趣——討論甚為充分。因此，採用衆多的材料來做為介紹說明的方式。

本書係為初學者而編，所以一部分已簡化了。即使如此，寫此書而不提到預測多於研究的假設是不可能的，所以初學者也應該學習認識假說首先是假定建立在某些事實的基礎上，然後去證明它或駁斥它。

基於這緣故，初學者到底該已懂得多少呢？他必須有一本好的普通植物學的教科書和一本生物化學的入門書；後者更是必要的，因為在每一本生物化學的教科書上談及的內容、材料——如生物氧化作用——在本書中只談到它的基本概念而已。為了彌補這一點，對高等植物而言特殊的代謝過程在此書中就更加以強調。

除了簡要的旁證外，基於此書的份量及價格，方法學的概要不得不省略了。這些自然的知識可在任一本生化教科書中發現，也有較簡短的初步原文，如 E. S. Lenhoff 的「Tools of Biology」。

作者希望本書不僅用於學習生物的學生和相關訓練研究的開始，也及於高級及初級中學水準的教師。他們不僅可使自己得知植物生理學領域最近發展的報告，而且可以此做為教學之用。

作者感謝他的出版者 Roland Ulmer，及他的同僚的協力合作，還有 Ekkehart Volk 的仔細描繪圖表。也感謝他的妻子和女兒，她們對他因本書而額外負擔的工作時間能給予充分的諒解。

特別要感謝 Dr. Derek Jarvis 的英文翻譯、校稿及完成索引，若本書能在英語系國家被全然的接受，都是因他的興趣和合作所致。

本書的德文版受到讀者熱烈的歡迎，作者希望英文版也能證明如此。

Stuttgart-Hohenheim Dieter Hess

植物生理學

—分子、生化和生理學原理—

目 次

編譯者序

序 言

第一章 核酸對特徵形成的控制

第一節	核酸的化學結構	1
	一、核酸的基本構造	3
	二、核苷、核苷酸與多核苷酸	4
	三、DNA 的華特森、柯瑞克模型	6
第二節	核酸擔當遺傳訊息攜帶者角色的直接證據	8
	一、轉形作用	8
	二、基因轉移	11
第三節	DNA 的異體催化功能：轉錄與轉譯	12
	一、分子遺傳學的觀念	12
	二、遺傳密碼	14
	三、轉錄	15
	四、轉譯	17
	五、轉錄與轉譯的抗代謝物	24
	六、高等植物之 mRNA 的證據	29

2 植物生理學

- 七、無細胞系統內之轉錄與轉譯.....35
- 八、一基因—多肽狀.....37

第二章 光合作用

- 第一節 光合作用的初級與次級過程.....44
- 第二節 光合作用之初級過程.....46
 - 一、電子傳遞鏈.....46
 - 二、光合作用初級過程中的氧化還原系統.....47
 - 三、光合作用的色素系統 I 與 II.....54
 - 四、光合作用的初級過程.....57
 - 五、光合作用的量子產額.....60
- 第三節 光合作用的次級過程.....61
 - 一、CO₂ 的接受者.....61
 - 二、與初級過程的连接.....62
 - 三、卡耳文循環.....64
 - 四、C₄ 的雙羧酸途徑.....67
- 第四節 葉綠體：光合作用之場所.....68

第三章 碳水化合物

- 第一節 單醣類.....74
 - 一、磷酸化作用（磷酸激酶）.....74
 - 二、磷酸在分子內的轉移（變位酶）.....75
 - 三、醣類核苷酸（UDPG）.....75
 - 四、OH 基的轉化（差向異構酶）.....76
 - 五、醛醣與酮醣間平衡的控制（異構酶）.....77

	六、一個碳原子的氧化崩解（六碳糖、五碳糖的轉變）	78
	七、五碳糖磷酸循環	80
第二節	寡醣類與多醣類	81
	一、糖苷	81
	二、寡醣類	83
	三、多醣類	86

第四章 生物氧化作用

第一節	糖解作用	96
第二節	丙酮酸的氧化去羧基作用、活性醋酸的形成	101
第三節	檸檬酸循環	103
第四節	呼吸鏈	106
第五節	粒線體為能量的工廠	110

第五章 脂 肪

第一節	脂肪酸的化學組成	114
第二節	脂肪酸的生物合成	115
	一、丙二醯輔酶A的形成	116
	二、脂肪酸合成的特性	117
第三節	中性脂肪的生物合成	119
第四節	脂肪的分解	120
	一、 β -氧化作用	121
	二、 α -氧化作用	122
第五節	乙醛酸循環	124

第六章 萜 類

第一節	化學組成	127
第二節	二次植物物質	129
第三節	揮發油	130
第四節	生物合成(一般的)	132
第五節	生物合成(特殊的)	134
	一、單萜烯	134
	二、倍半萜烯	135
	三、三萜烯	136
	四、二萜烯	142
	五、四萜烯: 類胡蘿蔔素	143
	六、多萜烯	148

第七章 酚

第一節	化學組成	151
第二節	生物合成(一般的)	152
	一、莽草酸途徑	153
	二、乙酸-丙二酸途徑	155
	三、先驅物及中間產物	156
第三節	生物合成(特殊的)	157
	一、桂皮酸	157
	二、香豆素	159
	三、木質素	161
	四、酚羧酸類及簡單酚類	165

五、黃烷衍生物	167
六、花的呈色	175

第八章 胺 基 酸

第一節 氮的還原	179
第二節 還原性的胺化作用	182
第三節 羰胺醞胺的形成	182
第四節 轉胺作用	183
第五節 胺基酸碳骨架的來源	184

第九章 生 物 鹼

第一節 脂肪酸胺基酸——鳥胺酸和離胺酸——的衍生物	188
一、喹啉生物鹼	190
二、菸草生物鹼和菸鹼酸	191
三、類茄生物鹼	194
第二節 芳香族胺基酸——苯丙胺酸和酪胺酸——的衍生物	196
一、石蒜科生物鹼和秋水仙素	196
二、甜菜紅色素和甜菜黃色素	198
三、異茛菪吡啶生物鹼（茛菪異茛菪吡啶生物鹼）	200
第三節 色胺酸的衍生物：吲哚生物鹼及其衍生物	201
第四節 嘌呤生物鹼	203
第五節 生化上的系統分類學	205

第十章 紫 質

第十一章 細胞分裂

第一節	發育——生長與分化	213
第二節	細胞分裂	214
	一、有絲分裂循環	214
	二、DNA 的自動催化功能：複製	215
	三、植物腫瘤：冠瘻	221

第十二章 基因活性差異的分化理論

第一節	全能性	225
第二節	基因活性差異：現象	228
	一、巨大染色體上 RNA 的合成	229
	二、形態專一性的 mRNA	231
	三、形態與組織專一性的蛋白質模式	233

第十三章 調節作用

第一節	基因活性的形式	237
第二節	調節作用：出發點	238
第三節	內在因子的調節作用	239
	一、細胞內的調節作用	240
	二、細胞間的調節作用：植物激素	254
第四節	外界因素的調節作用	284
	一、溫度	284

二、光線	286
------------	-----

第十四章 分化的基礎——極化及細胞不等分裂

第一節 極化	294
第二節 細胞之不等分裂	295
一、氣孔的發育	296
二、根毛的形成	297
三、花粉的有絲分裂	298

第十五章 細胞伸長

第一節 現象	301
第二節 細胞內伸長的過程	302
一、細胞的吸壓方程式	302
二、細胞伸長的階段	304
第三節 調節作用	306
一、分裂與伸長生長間平衡的調節	306
二、IAA 的調節作用	307

第十六章 種子與果實的形成

第一節 複雜的發育過程及其調節	313
第二節 種子和果實的形成	314
一、形成的過程	315
二、調節作用	317

第十七章 發 芽

第一節	休眠	325
	一、不完全胚	325
	二、乾燥的成熟	326
	三、對水分與氣體的不通透性	326
	四、抑制劑	327
第二節	發芽的條件	328
	一、水	329
	二、氧氣	329
	三、溫度	330
	四、光	332
第三節	貯藏物質的流通	333
第四節	光合器官的組合	334
第五節	植物激素對發芽作用的調節	336
第六節	發芽作用的調節和演化	338

第十八章 維管系統

第一節	要素	342
第二節	分化作用	343
第三節	功能	347
	一、雙向運輸	347
	二、木質部的運輸	347
	三、韌皮部輸導	358

第十九章 花的形成

第一節	定義	369
第二節	溫度與花的誘導：春化作用	371
	一、裸麥	371
	二、並沃斯	373
	三、牛舌旋果花	376
	四、有關春化作用的假說	381
第三節	日照長短和開花誘導：光週期作用	382
	一、長、短日照植物，中性日照植物	383
	二、在開花誘導中的光週期分析	384
	三、花誘導中的光週期作用是適應的記號	393
	四、光與每日韻律	395
索引	401

第一章 核酸對特徵形成的控制

(Control of Character Formation by Nucleic Acids)

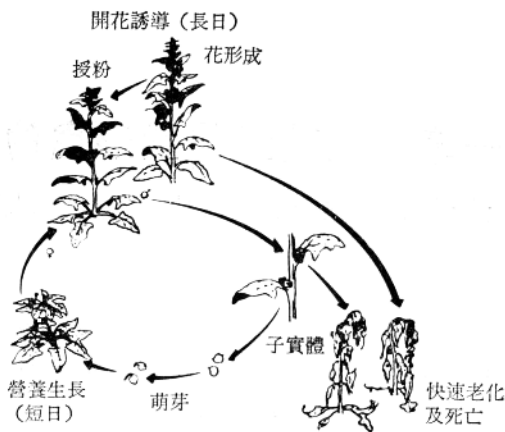
植物的發展包括許多特徵連續性的形成：種子萌發，根與葉的伸出，莖形成與葉的展開，開花，最後是結成果實與種子。(圖1)各特徵的形成依順序地，由許多化學反應步驟錯綜複雜相連而成，所有這些反應步驟以至於特徵的形成全是遺傳性控制。因此，我們首先探討遺傳物的物質形態，以及它們如何被涉入特徵的形成。

第一節 核酸的化學結構 (The Chemical Constitution of the Nucleic Acids)

本世紀初三十~四十年間的辛苦實驗工作才有「有核高等生物的遺傳物質主要是存在於細胞核的染色體上」理論的建立。遺傳物質也在細胞質的胞器 (organelle) 內發現，例如在植物的色素體與粒線體內，但是它們的量很少。

於是，我們將注意力集中於存在於細胞核染色體內的遺傳物質。染色體主要由蛋白質與核酸所組成。蛋白質可分為組織蛋白 (histone) ——此為基本蛋白，與非組織蛋白 (non-histone)，另外還有酶蛋白

(A)



(B)

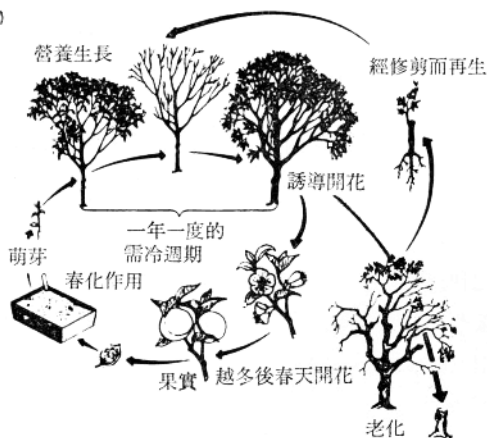


圖 1: (A)表示草本植物的發育, (B)表示木本植物。菠菜種子(A)在某光照情況下萌芽, 發育成一完整的營養個體, 但得等白天變長時才開花, 結了果實以後植物即死去。桃種子(B)經春化作用 (vernalization) 而萌芽, 長成一棵樹。經 1~3 年, 營養期達完全, 此時植物成熟面臨開花與結果的階段, 這兩個階段須經一段時期之寒冬才發生。每年如此週而復始, 每次開花前皆有一段寒冷時期。漸漸地, 桃樹老了, 經一長時間的老化 (senescence) 即死去, 但修剪可使老樹重生。(仿 Janick 等1969)

(enzyme protein)，具有特殊的功能。其次為染色體構成份子中最重要的一群——核酸，是約一百年前由瑞士科學家米歇爾 (Miescher) 在杜賓根 (Tubingen) 所發現的，核酸是遺傳訊息的攜帶者。現在我們先不考慮這主張的證據，而只注意於核酸的化學結構。

一、核酸的基本構造 (The Building Blocks of the Nucleic Acids) (圖 2, 表 1)

核酸主要由三類物質所構成：含氮環基(nitrogen-containing cyclic base)，五碳醣 (pentose) 即含五個碳原子之醣類，與無機磷酸。核酸可分為兩大類，去氧核糖核酸 (deoxyribonucleic acid) (DNA) 與核糖核酸 (ribonucleic acid) (RNA)，是以它們結構中的含氮基和醣的種類來區分，因此，並非只有單單一種 DNA，其種類多得不可計數；同樣地，RNA 也不只一種，其可分為三小群，每一小群再分出許許多多不同的種類。

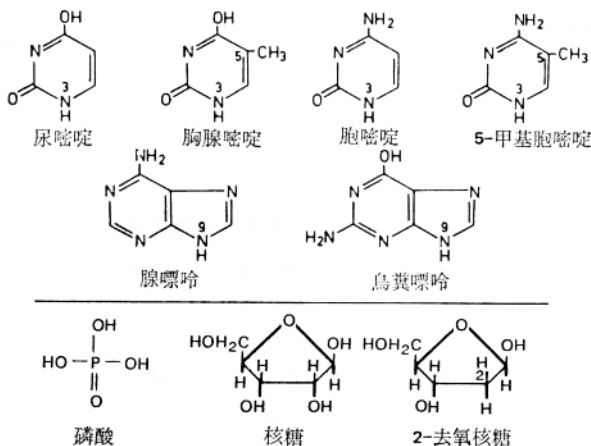


圖 2：核酸的基本構造。

存在於 DNA 的鹽基：嘌呤鹽基 (purine base) 者為腺嘌呤 (adenine) 與鳥糞嘌呤 (guanine)；嘧啶鹽基 (pyrimidine base) 者為胞嘧啶 (cytosine) 與胸腺嘧啶 (thymine)。DNA 的糖為 2 - 去氧核糖 (2-deoxyribose)。

嘌呤鹽基的腺嘌呤與鳥糞嘌呤，嘧啶鹽基的胞嘧啶亦存在於 RNA 中，但第二種嘧啶鹽基不是胸腺嘧啶而是尿嘧啶 (uracil)，五碳糖也不同，RNA 含的是核糖 (ribose)。

表 1: DNA 與 RNA 的核苷及核苷酸的名稱。

鹽基縮寫	RNA 核苷	RNA 核苷酸	DNA 核苷	DNA 核苷酸
胸腺嘧啶 T	—	—	去氧胸腺嘧啶核苷	去氧胸腺嘧啶核苷 - 5 - 磷酸
胞嘧啶 C	胞嘧啶核苷	胞嘧啶核苷 - 5 - 磷酸	去氧胞嘧啶核苷	去氧胞嘧啶核苷 - 5 - 磷酸
尿嘧啶 U	尿嘧啶核苷	尿嘧啶核苷 - 5 - 磷酸	去氧尿嘧啶核苷	去氧尿嘧啶核苷 - 5 - 磷酸
腺嘌呤 A	腺嘌呤核苷	腺嘌呤核苷 - 5 - 磷酸	去氧腺嘌呤核苷	去氧腺嘌呤核苷 - 5 - 磷酸
鳥糞嘌呤 G	鳥糞嘌呤核苷	鳥糞嘌呤核苷 - 5 - 磷酸	去氧鳥糞嘌呤核苷	去氧鳥糞嘌呤核苷 - 5 - 磷酸

除了已提過的鹽基外，另有一些較少見的鹽基，其中 5 - 甲基胞嘧啶 (5-methyl cytosine) 因其為少見鹽基中較常出現在高等植物的 DNA 中，在此特別提出來。

讓我們再次強調 DNA 與 RNA 基本構造的差異：DNA 含有的嘧啶鹽基為胸腺嘧啶，在 RNA 則為尿嘧啶。DNA 的五碳糖為 2 - 去氧核糖，RNA 為核糖。

二、核苷、核苷酸與多核苷酸 (Nucleosides, Nucleotides and Polynucleotides) (圖 3)

三種基本構造前面已提過了，鹽基、五碳糖與磷酸，依著一定的規