

植物生理学

白宝璋 史芝文 主编

ZWSLX
SLC

中国科学技术出版社

植 物 生 理 学

白宝璋 史芝文 主编

中国科学技术出版社

(京)新登字 175 号

主 编 白宝璋 史芝文
付主编 谭桂茹 陈云昭 冯志学 新占忠
编 者 王英典 史芝文 田文勋 冯志学
白宝璋 陈云昭 苍 晶 张利平
赵淑英 赵景阳 郝再彬 曹孜义
谭桂茹 新占忠 (以姓氏笔划为序)

主 审: 曹孜义

植 物 生 理 学

白宝璋 史芝文 主编

责任编辑 王健民

中国科学技术出版社出版 (北京海淀区白石桥路 32 号)

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

吉林省梅河口美术印刷厂印刷

787×1092 毫米 1/16 印张: 16.125 字数: 430 千字

1992 年 8 月第一版 1992 年 8 月第一次印刷

印数 1—3000

ISBN7—5046—0837—8/S·116

定价: 8.50 元

前 言

近年来,由于新技术和新方法的不断应用,以及细胞学、遗传学、生物化学、生物物理学和分子生物学的飞速发展,使得植物生理学不断地深化和发展。为适应高等农业教育改革的需要,吉林农业大学、东北农学院,甘肃农业大学、山西农业大学、黑龙江八一农垦大学,张家口农业专科学校协作编写本书作为农学类各专业的教材。

本书按照“细胞生理——营养与代谢——生长与发育——逆境生理”的体系分为12章:植物细胞的结构与功能、植物的水分代谢、植物的矿质营养、植物的光合作用、植物的呼吸作用、植物体内有机物质的运输与分配、植物的生长物质、植物的营养生长、植物的成花生理、植物的生殖与成熟、植物的衰老、脱落与休眠、植物的逆境生理。在章节编排上,力求循序渐进;在内容取舍上,力求吸收国内外教材的一些优点,尽力反映某些新近资料。为此,我们大胆地增加了以往教材中尚未编入的章节和内容。

本书由白宝璋、史芝文主编,曹孜义主审;编写人员是:吉林农业大学白宝璋、谭桂茹、田文勋、赵景阳、王英典,东北农学院史芝文、郝再彬、苍晶,甘肃农业大学曹孜义、张利平,山西农业大学陈云昭、冯志学,黑龙江八一农垦大学赵淑英,张家口农业专科学校靳占忠;全书由白宝璋统稿。

本书在编写过程中,虽然在主观上希望做到注意基本概念,重视基础理论,尽量反映最新科学成就,努力贯彻少而精,理论联系实际的原则,但由于水平所限,而且时间仓促,书中错误和不妥之处在所难免,敬请读者批评指正。

编 者

1992年5月

目 录

绪论.....	(1)	第四节 水分在植物体内的运输	(31)
一、植物生理学的定义和内容	(1)	一、水分运输的途径	(31)
二、植物生理学的产生与发展	(2)	二、水分运输的动力	(32)
三、植物生理学的任务与展望	(3)	三、水分运输的速度	(32)
第一章 植物细胞的结构与功能.....	(5)	第五节 作物合理灌溉的生理基础	(33)
第一节 细胞壁.....	(5)	一、植物对水分的需要	(33)
一、胞间层.....	(5)	二、植物的需水规律	(33)
二、初生壁.....	(5)	三、合理灌溉的时期与指标	(34)
三、次生壁.....	(6)	四、合理灌溉增产的原因	(34)
四、细胞壁形成的机理	(7)	第三章 植物的矿质营养	(36)
第二节 细胞膜.....	(7)	第一节 植物必需元素及其作用	(36)
一、细胞膜的组分	(7)	一、植物体内的元素及其含量	(36)
二、细胞膜的结构	(9)	二、植物必需元素的标准与确定方法	(37)
三、细胞膜的功能	(10)	三、植物必需元素的作用	(39)
第三节 原生质体	(10)	第二节 植物对矿质元素的吸收与运转	(46)
一、微膜系统	(10)	一、植物细胞对矿质元素的吸收	(46)
二、微梁系统	(14)	二、植物根系对矿质元素的吸收	(49)
三、微球体系统	(14)	三、植物叶片对矿质元素的吸收	(53)
第四节 细胞浆	(15)	四、矿质元素在植物体内的运转与分配	(54)
一、细胞浆的组成	(15)	第三节 植物体内氮磷硫的同化	(55)
二、细胞浆的性质	(15)	一、硝酸盐的同化	(55)
三、细胞浆的功能	(17)	二、磷酸盐的同化	(57)
第五节 植物细胞间的通道	(17)	三、硫酸盐的同化	(58)
一、胞间连丝	(17)	第四节 作物合理施肥的生理基础	(58)
二、共质体与质外体	(17)	一、作物需肥的规律	(59)
第二章 植物的水分代谢	(19)	二、合理施肥的指标	(59)
第一节 水在植物生命活动中的作用 ..	(19)	三、合理施肥增产的原因	(60)
一、植物体内的含水量	(19)	第四章 植物的光合作用	(61)
二、水在植物体内的状态	(19)	第一节 光合作用的意义与特点	(61)
三、水的生理作用	(19)	一、光合作用的概念与意义	(61)
第二节 植物对水分的吸收	(20)	二、光合作用的过程与特点	(61)
一、植物细胞对水分的吸收	(20)	第二节 叶绿体与光合色素	(62)
二、植物根系对水分的吸收	(23)	一、叶绿体	(62)
第三节 植物的蒸腾作用	(26)	二、光合色素	(64)
一、蒸腾作用的概念、意义和指标.....	(26)		
二、气孔蒸腾	(27)		

第三节 光的吸收、能量转换与同化力的形成	(68)	二、影响呼吸用的因素	(105)
一、原初反应	(68)	第五节 呼吸作用与农业生产	(107)
二、同化力的形成	(70)	一、呼吸作用与作物栽培	(107)
第四节 二氧化碳的固定与还原	(73)	二、呼吸作用与作物抗病	(107)
一、还原的戊糖途径 (C_3 途径)	(73)	三、呼吸作用与粮食贮藏	(107)
二、四碳二羧酸途径 (C_4 途径)	(76)	四、呼吸作用与果蔬贮藏	(107)
三、景天酸代谢途径 (CAM 途径)	(77)	第六章 植物体内有机物质的运输与分配	(109)
四、 C_3 植物、 C_4 植物、CAM 植物的比较	(78)	第一节 有机物质运输的形式、途径、方向和度量	(109)
五、光合作用的产物	(79)	一、有机物质运输的形式	(109)
第五节 光呼吸 (C_2 循环)	(81)	二、有机物质运输的途径	(110)
一、光呼吸的生物化学	(81)	三、有机物质运输的方向	(111)
二、光呼吸的生理功能	(83)	四、有机物质运输的度量	(112)
三、光呼吸的调节控制	(83)	第二节 有机物质运输的机理	(112)
第六节 影响光合作用的因素	(84)	一、有机物质在源端的装载	(112)
一、内部因素	(84)	二、有机物质在库端的卸出	(113)
二、外部因素	(84)	三、有机物质运输的动力	(114)
三、光合速率的日变化	(87)	第三节 有机物质的分配与调控	(116)
第七节 光合作用与产量形成	(87)	一、代谢源与代谢库及其相互关系	(116)
一、光能利用率与产量的关系	(87)	二、有机物质分配的规律	(117)
二、提高光能利用率的途径	(88)	三、光合产物分配与产量形成的关系	(118)
三、 C_3 植物与 C_4 植物的光合效率	(88)	四、有机物质运输与分配的调控	(119)
第五章 植物的呼吸作用	(89)	第七章 植物的生长物质	(123)
第一节 呼吸作用的意义与度量	(89)	第一节 生长素类	(123)
一、呼吸作用的概念、特点与意义	(89)	一、生长素的发现与化学本质	(123)
二、呼吸作用的度量	(90)	二、生长素在植物体内的分布与运输	(124)
第二节 呼吸代谢的途径	(91)	三、生长素的存在形式与代谢	(125)
一、糖酵解途径	(91)	四、生长素的生理效应	(128)
二、三羧酸循环	(93)	五、生长素的作用机理	(129)
三、磷酸戊糖途径	(93)	第二节 赤霉素类	(130)
四、乙醇酸氧化途径	(96)	一、赤霉素的发现与化学本质	(130)
五、乙醛酸循环途径	(96)	二、赤霉素的分布与运输	(131)
第三节 生物氧化与能量贮存	(98)	三、赤霉素的分布形式与生物合成	(131)
一、生物氧化	(98)	四、赤霉素的生理效应	(132)
二、能量贮存	(99)	五、赤霉素的作用机理	(133)
三、末端氧化酶类	(99)	第三节 细胞分裂素类	(134)
四、呼吸作用与光合作用的关系	(103)	一、细胞分裂素的发现与化学本质	(134)
第四节 呼吸作用的调节与影响呼吸作用的因素	(104)	二、细胞分裂素的分布与代谢	(135)
一、呼吸作用的调节	(104)	三、细胞分裂素的生理效应	(136)
		四、细胞分裂素的作用机理	(137)

第四节 脱落酸.....	(137)	四、植物生长的独立性	(173)
一、脱落酸的发现与化学本质	(137)	第四节 影响植物生长的环境条件.....	(173)
二、脱落酸的分布与代谢	(138)	一、温度	(173)
三、脱落酸的生理效应	(139)	二、光照	(174)
四、脱落酸的作用机理	(140)	三、水分	(175)
第五节 乙烯.....	(140)	第五节 植物的运动.....	(175)
一、乙烯的生物合成	(141)	一、植物的向性运动	(175)
二、乙烯的生理效应	(142)	二、植物的感性运动	(177)
三、乙烯的作用机理	(142)	三、植物的近似昼夜节奏运动	(179)
第六节 植物激素间的相互关系.....	(143)	第九章 植物的成花生理.....	(180)
一、生长素与赤霉素	(143)	第一节 温度对成花诱导——春化作用	(180)
二、生长素与细胞分裂素	(143)		(180)
三、生长素与乙烯	(143)	一、春化作用	(180)
四、赤霉素与脱落酸	(144)	二、春化作用的机理	(181)
第七节 油菜素内酯.....	(145)	三、春化作用的应用	(183)
一、油菜素内酯的发现与化学本质	(145)	第二节 光照对成花诱导——光周期现象	(183)
二、油菜素内酯的生理效应.....	(145)		(183)
第八节 多胺.....	(146)	一、光周期现象的发现	(183)
一、多胺的发现	(146)	二、光周期现象的概念与光周期反应的类型	(183)
二、多胺的种类与分布	(147)		(183)
三、多胺的生物合成与氧化分解	(147)	三、植物对光周期的适应性与地理起源和分布的关系	(185)
四、多胺的生理效应	(148)	四、植物的光周期诱导	(186)
五、多胺的作用机理	(149)	五、光周期理论在农业上的应用	(189)
第九节 植物生长调节剂.....	(150)	第三节 植物成花诱导的生理生化基础	(189)
一、植物生长刺激剂	(150)		(189)
二、植物生长延缓剂	(153)	一、光敏素在植物成花中的作用	(189)
三、乙烯释放剂	(155)	二、开花激素在植物成花中的作用	(192)
第八章 植物的营养生长.....	(156)	三、营养状况对植物成花的影响	(192)
第一节 种子生理.....	(156)	第四节 植物的花芽分化与性别表现	(193)
一、种子的休眠	(156)		(193)
二、种子的寿命	(159)	一、花芽分化	(193)
三、种子的萌发	(159)	二、性别表现	(195)
第二节 植物生长的细胞学基础.....	(164)	第十章 植物的生殖与成熟.....	(197)
一、细胞的分裂	(164)	第一节 花粉生理.....	(197)
二、细胞的伸长	(165)	一、花粉的化学组成	(197)
三、细胞的分化	(165)	二、花粉的寿命与贮藏	(198)
四、组织培养	(166)	第二节 授粉生理.....	(199)
第三节 植物生长的基本特性.....	(168)	一、柱头的授粉能力	(199)
一、植物生长的“慢—快—慢”特性	(168)	二、花粉在柱头上的附着与识别	(199)
二、植物生长的周期性	(169)	三、花粉萌发与花粉管伸长	(200)
三、植物生长的相关性	(169)		

四、授粉后花粉与柱头的代谢变化	(201)	第四节 植物的休眠.....	(224)
第三节 受精生理.....	(202)	一、休眠的器官、类型和阶段	(225)
一、受精作用	(202)	二、休眠诱导与解除的气象因子	(225)
二、受精引起的代谢变化	(203)	三、休眠时的生理生化变化	(227)
三、无融合生殖与单性结实	(203)	四、植物休眠的人工控制	(228)
第四节 成熟生理.....	(204)	第十二章 植物的逆境生理.....	(230)
一、谷物种子成熟生理	(204)	第一节 植物的抗寒性与抗热性.....	(230)
二、果实的生长与成熟生理	(208)	一、植物的抗寒性	(230)
第十一章 植物的衰老、脱落与休眠	(212)	二、植物的抗热性	(235)
第一节 植物的衰老及其进程.....	(212)	第二节 植物的抗旱性与抗涝性.....	(237)
一、植物衰老的概念、类型与意义	(212)	一、植物的抗旱性	(237)
二、植物衰老的进程	(213)	二、植物的抗涝性	(240)
第二节 植物衰老的机理与调节.....	(218)	第三节 植物的抗盐性.....	(242)
一、植物衰老的机理	(218)	一、盐份过多对植物的危害	(242)
二、植物衰老的调节	(220)	二、植物的抗盐性及其提高途径	(242)
第三节 器官的脱落.....	(221)	第四节 环境污染对植物的伤害.....	(244)
一、脱落的概念	(221)	一、大气污染对植物的伤害	(244)
二、器官脱落的机理	(222)	二、水体污染对植物的伤害	(246)
		三、土壤污染对植物的伤害	(247)

绪 论

一、植物生理学的定义与内容

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、化学和生物学的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。

总起来说, 植物的生命活动乃是物质代谢、能量转化、形态建成和信息传递的综合过程。具体地说, 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础上, 表现为种子萌发, 株体生长、分化、生殖、成熟、衰老、脱落或休眠等过程。在上述生命活动过程中, 植物不仅表现出内在的相互联系、相互依存、相互制约, 而且表现出与环境条件的协调与统一。

概括起来, 植物生理学的研究内容基本上可以分为四大部分。

1. 研究植物的物质代谢

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 (以及豆科等植物吸收的空气中 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、分解乃至排出体外。这是植物生命活动的物质基础。

2. 研究植物的能量转化

绿色植物在把无机物合成有机物的同时, 还能把光能转化成电能, 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. 研究植物的形态建成

在物质代谢与能量转化的基础上, 植物通过细胞分裂、组织分化、器官形成, 不断地完善与更新, 使植物个体由小变大, 从营养生长转向生殖生长, 最终开花、受精、结实、成熟、衰老、脱落或休眠等, 完成整个生活史。在这样复杂的综合过程中, 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、光、水、气、盐、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。

4. 研究植物的信息传递

近半个世纪来, 随着分子生物学的发展, 已明确核酸是一切生物遗传信息的载体。这类信息的传递或表达, 一方面通过所谓中心法则 [DNA (包括自我复制) $\rightarrow$ RNA $\rightarrow$ 蛋白质 $\rightarrow$ 性状表现] 来完成, 另一方面又通过所谓第二信使物质 (如环腺苷酸、 Ca^{2+} —CaM、多胺等) 来实现。在这一过程中, 植物激素也能影响信息的传递。大量事实表明, 采用物理、化学、生物等方法和技术不仅能改变信息的传递, 而且能改变信息的类型。这为人类改变植物的种性提供了可靠的依据。

上述四个部分构成了植物生理学的全部内容。由此也可以窥见植物生理学研究的不同水平: 分子 $\rightarrow$ 亚细胞 $\rightarrow$ 细胞 $\rightarrow$ 组织 $\rightarrow$ 器官 $\rightarrow$ 个体 $\rightarrow$ 群体。在这些研究中, 既包含有局部与整体, 又包含有微观与宏观。

二、植物生理学的产生与发展

植物生理学是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基本上可分为三个阶段。

1. 植物生理学的诞生阶段

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。植物生理学的诞生是从探索植物的营养开始的。17 世纪上半叶,荷兰的 Van Helmont 进行柳树栽培试验。他在土壤已称重的桶中,栽入予先称重的柳树,不断浇灌雨水,使其生长,并仔细收集枯枝落叶,记录重量。历经 5 年,其结果是:柳枝增重 169.3 磅,而土壤失重不到 0.2 磅。他认为,柳枝的增重来自水分。这篇论文发表于他死后 4 年的 1648 年。Van Helmont 的结论虽然不正确,但却开创了用实验方法探索植物的生命活动,为植物生理学研究奠定了良好的开端。

18 世纪,植物生理学得到了进一步的发展。S. Hales 认为,植物的营养物质,一是来自土壤和水分,二是来自空气。与此同时,植物学家 M. Malpighi 首先用环割法研究植物体内的物质运输。18 世纪后半叶开始了对光合作用的探索。1771 年,英国化学家 J. Priestley 观察到,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,老鼠亦未死。他指出,植物有“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 J. Ingenhousz 证实,植物只有在光下才能“净化”空气。1782 年,瑞士的 J. Senebier 用化学分析方法证明, CO_2 是光合作用必需的,而 O_2 是光合作用的产物。这些工作使人们逐渐认识到叶片在植物营养中的重要作用。1804 年, N. T. De Saussure 出版了《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 CO_2 的体积;植物不能同化空气中的氮素,必须供给硝酸盐作为氮源。

2. 植物生理学的独立阶段

这一阶段开始的标志是,1840 年 J. Liebig 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,而所有的矿质则是根从土壤中吸收的,只有无机物才能供给植物以原始材料。与此同时, J. Boussingault 对植物的营养也进行了一系列的研究。1859 年, Knop 和 Pfeffer 利用自己研制的营养液首先开创了无土栽培的技术,这是对植物营养研究的重大贡献。19 世纪后半叶, Pfeffer 与 Van't Hoff、F. Overton 分别对渗透现象和物质进入细胞开展研究。在光合方面, R. Meyer 首先将能量守恒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; K. A. Тимирязев 则证明,光合作用所利用的光就是叶绿素所吸收的光。在呼吸方面,已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。

应该说,植物生理学作为一门独立的学科与课程,其重要标志是 J. Sachs《植物生理学讲义》的问世和 Pfeffer 三卷本《植物生理学》巨著的出版。从此,植物生理学便从农学和植物学中脱颖而出,自成独立而完整的体系,成为一门引人注目的生命科学。

3. 植物生理学的深化阶段

从本世纪初以来,是植物生理学蓬勃发展和不断深化的阶段。这是由于物理学、化学的飞速发展和先进技术(同位素示踪、人工气候室、组织培养、电镜技术、X-光衍射、核磁共振、各种分离技术和各种光谱扫描技术等)的应用,促进了植物生理学的深入和发展。同时,生物科学领域中的细胞学、遗传学、分子生物学、生物化学和生物物理学的发展,使植物生理学已走上了现代化的发展道路。而本书中所论述的绝大多数内容正是在这一阶段所取得的重要成果。

在此,顺便简单介绍一下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早就对植物的生命活动积累了不少知识。例如，纪元前 14~11 世纪殷墟甲骨文中就有旱害和涝害的记载，这比古希腊至少要早 1 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，分别有关于植物性别、种子萌发和处理与贮藏、生长发育等植物生理学的知识。但是，由于中国长期处于封建社会，劳动人民积累的生产知识和经验，根本不能上升到理论。

我国现代实验性的植物生理学是从国外引进的。最早大约是张挺（1884~1950）从日本留学回国，从 1914 年起在武昌高等师范任教，讲授植物生理学，并编有讲义；其次是钱崇澍（1883~1965）1915 年从美国留学回来，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，编印讲义和实验指导；1917 年他与 W. J. V. Osterhout 发表了关于“铜镨铈”对水绵特殊作用的文章，这是我国第一篇植物生理学研究的论文。再后是李继侗（1892~1961）1925 年从美国回来，在南开大学讲授植物生理学，并指导实验；1929 年他在英国的《植物学年刊》（Annals of Botany）上发表了题为《光对光合速率变化的瞬时效应》一文，最早启示光反应不止一个，被国外学者认为是光合作用中很重要的一篇论文；他是国内从事植物生理学实验研究的第一人。

30 年代初，是我国植物生理学的教学与研究，培养人才与建立队伍的起始时期。李继侗 1929 年在清华大学，罗宗洛（1898~1978）1930 年从日本回来先后在中山大学和中央大学，汤佩松 1933 年从美国回来在武汉大学，分别建立了实验室，并且系统地开展组织培养、矿质营养和呼吸代谢等方面的研究，培养了不少人才，为我国的植物生理学奠定了基础。值得提出的是，1941 年汤佩松和王竹溪发表《活细胞水分关系的热力学论述》^①。在分析植物细胞的水分关系时，他们在这篇论文中根据热力学原理首先提出了“势能”和“化学势差”的观点，比国外第一次使用“水势”术语早将近 10 年，就连美国植物生理学家、水势概念的提出者之一 P. J. Kramer 也高度评价了这篇论文的超时代意义，承认了汤、王的先驱性贡献和首创地位。

此后，殷宏章、汤玉韦、娄成后、崔滋、汪振儒、李宪中、石声汉等人的出色工作，对我国植物生理学的发展也做出了重要贡献，他们的论文经常被国外学者引用。

解放前，由于队伍小，设备差，再加上颠沛流离的不安定条件，我国的植物生理学工作是分散而无计划的，研究范围相当狭窄。解放后，我国的植物生理学尽管也有不少曲折，但确实是取得了很大的进展。这表现在：①设立研究与教学机构，在某些重点大学设置植物生理学专业，并在相关的高等院校开设植物生理学课程；②创办学术刊物、出版教材和专著；③扩大队伍，已从解放前的 20 人左右发展到现在的 5000 人左右；④扩展研究领域，解放前主要集中于生长、营养和代谢方面，建国以来不但补齐了空白，而且又有创新，包括了从分子、细胞、组织、器官、个体到群体各个水平的深入研究。有些研究（如光合磷酸化、微生物生理、组织培养）接近或达到世界先进水平；⑤密切结合农业生产实践，建国以来我国的植物生理学工作者针对我国农业生产上存在的与植物生理学密切相关的问题进行深入研究，对提高产量改善品质起到推动作用。近年来，以高等农业院校和农业科研机构为主体的作物栽培生理学正以崭新的面貌活跃在农业科研中的各个领域，并取得了可喜的成果。可以预料，作为植物生理学的一个分支，作物栽培生理学对加速我国的农业现代化将发挥更大的作用。

三、植物生理学的任务与展望

植物生理学属于基础理论学科，主要任务是探索植物生命活动的基本规律；然而植物生理学

^① Tang P. S., Wang J. S.: J. Phys. Chem. 1941, 45: 433~453

又是一门实践性很强的学科,与农业、林业、环境的关系极为密切。当今,由于人口不断增加,工业迅速发展,耕地面积日益减少,将面临着人口、粮食、能源、资源和环境等一系列的严重问题。尤其是农业已发展到今天的水平,对植物生理学将提出更多更高的要求。例如,美国农学家 S. H. Wittwer 曾提出农业上急待解决的 11 项重大研究课题:光合效率与作物产量、生物固氮、品种改良、遗传工程、营养吸收效率、菌根和土壤微生物、抗逆性、大气污染、提高作物体系的竞争能力,病虫综合防治、激素控制与植物发育。其中的大部分属于植物生理学范畴。

1. 光合作用

这是跨学科的自然科学重大研究课题。因此,倍受物理学家、化学家和生物学家的关注。据记载,在与光合作用相关的研究中有 6 项重大成果荣膺诺贝尔奖^①。随着光合作用的深入研究和最终突破,不仅为人工模拟这一过程提供理论基础,而且为太阳能的利用提供新的途径。

2. 生长物质

植物内源激素的发现与研究,导致并促进生长调节剂的人工合成和实际应用。这为人类调控植物的生长发育提供有效的手段,已在插条生根、防止脱落、打破休眠、人工催熟、贮藏保鲜、单性结实、性别控制、促进分化、延缓衰老、提高抗性、化学除草等方面取得了显著的成果。有人预测,在未来的现代化农业植物生长物质将与化肥、农药一起成为不可缺少的三大类物质。因此,植物生长物质将日益受到人们的重视和广泛的应用。

3. 组织培养

原来只是一种实验技术。但近年来,却得到了飞速发展。在理论上,它阐明了细胞的全能性;在应用上,单倍体植株的获得为育种工作另辟新经,试管植物的出现为加速植物的无性繁殖提供新的手段。同时,组织培养也为保存种质资源创造了可靠的方法。

4. 无土栽培

这是一项古老而又有前途的生物技术。如果说植物营养的研究导致植物生理学的建立,那么无土栽培在阐述植物对养分需求方面则起过决定性的作用。近年来,无土栽培又有新的进展,通过电脑自动调控光、温、肥、水。因此,倍受各国重视,已成为一种切实可行的农业生产手段,美国已把无土栽培列为当代十大技术发展之一。

5. 育种引种

植物生理学研究领域的扩展也为作物育种提供理论依据。除了采用细胞融合和组织培养进行育种之外,根据 C₃ 植物和 C₄ 植物在光呼吸等主要生理特性上的差异开展了高光效育种;为提高种植密度,充分利用光能而进行理想株型的育种;春化现象、光周期现象的发现大大促进了育种工作的发展,利用春化处理一年内可培育 3~4 代冬性作物,利用南繁〔短日植物(如玉米)可到海南岛,长日植物(如小麦)可到云南〕北育一年内可培育 2~3 代,从而加速育种进程;光周期现象的发现,对于引种驯化,扩大品种栽培的适应性也具有重要意义;根据光周期理论,发现光敏核不育水稻,这在简化杂交水稻制种将有重要作用;根据赤霉素具有促进茎伸长生长的作用,可解决禾谷类作物(如大麦)育种时花期不育的问题;等等。因此,人们深信,随着植物生理学的发展将为改变植物的种性,控制植物的发育,加速育种进程提供新的理论和新的方法。

此外,随着生态学与环境科学的发展,植物生理学的研究将会出现新的理论。同时,由于计算机、遥感、数学模型的研究与应用,将使植物生理学在更大规模上控制植物的生长发育,将更加有效地改造自然、利用自然做出新的贡献。

^① 孙凡:生物学杂志,1985,5:19~23.

第一章 植物细胞的结构与功能

一切生物都是由细胞构成的。而且，不论单细胞生物或多细胞生物，细胞都是生物体的结构与功能的基本单位。因为生物体的物质代谢、能量代谢、信息传递、形态建成都是以细胞为基础的。

按照结构，所有的细胞基本上可以分为两种类型：一类是原核细胞 (prokaryotic cell)，包括细菌与蓝藻；另一类是真核细胞 (eukaryotic cell)，包括除细菌与蓝藻以外的所有的动物与植物。

原核细胞的形态较小，直径约 $1\sim 10\mu\text{m}$ ，其主要特征是缺乏明显核膜包裹的细胞核。整个细胞是由界限分明的两个部分组成：一是细胞质，分化极为简单，除若干个核糖体 (ribosomes) 外，不存在其它微细结构；二是由线型 DNA 构成的若干个拟核体 (nucleoid)。原核细胞不能进行有丝分裂，主要靠二分体分裂 (binary fission) 进行繁殖。

真核细胞较大，直径约 $10\sim 100\mu\text{m}$ ，其主要特征是核质被明显的膜包裹，形成界限分明的细胞核。同时，细胞质高度分化，形成大小不等的各种分隔组织——细胞器；各类细胞器并不是孤立的，而是通过膜的串联沟通，形成了复杂的内膜系统。由于微管的分化，使得细胞的分裂方式从二分体分裂进化为有丝分裂。不言而喻，这类细胞是构成高等生物的基本单位。

第一节 细胞壁

植物细胞的显著特征之一就是具有细胞壁，这是包围质膜的一层坚硬而略有弹性的外壳，它是由高尔基体或内质网分泌的多聚物逐渐沉积而成。细胞壁是由纤维素、半纤维素、果胶质、木质素和蛋白质组成；有时还覆盖着角质、蜡质和木栓质等。细胞壁具有稳定细胞形态，减少水分散失，防止微生物侵染与机械损伤等保护作用。依据结构与形成过程，细胞壁可分为三层：胞间层、初生壁、次生壁。

一、胞间层

胞间层又称中胶层，为相邻细胞所共有。早在细胞进行有丝分裂之前，常常在将来成为赤道板的位置上出现约由 200 个微管集积而成的带状物，特称为早前期带。目前认为，正是这种早前期带决定着胞间层的形成，把行将分裂的细胞一分为二。

构成胞间层的物质主要为果胶质，一是由果胶酸与其它多糖（如纤维素、阿拉伯聚糖）结合而成的原果胶，二是由果胶酸羧基与某些金属离子（如 Ca^{2+} 或 Mg^{2+} ）结合而成的果胶酸盐。这两类物质均不溶于水，一般呈胶体状态，不具任何结构，具有胶粘和柔软的特性。果胶质既把相邻的细胞连成一个整体，又起缓冲作用，不阻碍细胞的生长。同时，还成为病原微生物入侵的屏障。

二、初生壁

随着细胞体积的增大，在胞间层的两侧原生质体各自形成厚约 $1\sim 3\mu\text{m}$ 薄层，即初生壁。它是由纤维素、半纤维素、果胶质和蛋白质组成。其中，纤维素和半纤维素构成了细胞壁的分子骨架。

纤维素是构成初生壁的基本结构物质。每个纤维素分子是由 $500\sim 10,000$ 个 D-葡萄糖残基通过 β -1, 4-糖苷键连结成无分枝的长链，长约 $0.25\sim 5\mu\text{m}$ 。从图 1-1 可见，纤维素分子之间平行排列，横向之间以氢键相连，约由 100 个纤维素分子聚集成束，叫微胶团（或称微团），再由约 20 个

微胶团以长轴平行排列构成微纤丝，再由许多微纤丝聚集成大纤丝。在初生壁中微纤丝的排列疏松而散乱，构成基础骨架。然后在微纤丝的间隙中充满半纤维和果胶质，所以薄壁细胞壁的弹性较大。

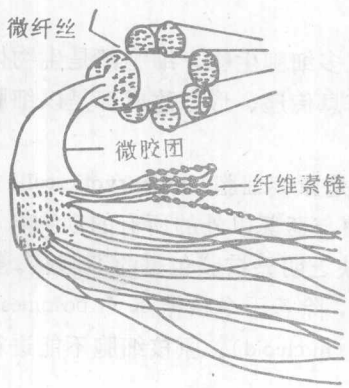


图 1-1 纤维素分子组成微纤丝的过程

半纤维素由葡聚糖和葡萄糖醛酸-阿拉伯木聚糖组成，它通过氢键连于纤维素的骨架上。

分散的果胶质是由鼠李糖聚半乳糖醛酸组成，通过中性多聚半乳糖醛酸、阿拉伯聚糖和半乳糖聚糖连结在纤维素-半纤维素复合体上。

初生壁中还含有蛋白质，有时含量高达10%。其中，伸展蛋白（extensin）是细胞壁蛋白的主要成分，属于糖蛋白类，富含羟脯氨酸和丝氨酸，横向连接果胶。细胞壁蛋白可以是结构组分，也可以是细胞壁酶或具其它功能的蛋白（如抗病蛋白）。目前已知，伸展蛋白具有识别功能，并能抑制某些病原微生物所分泌的多聚半乳糖醛酸酶的活性。初生壁的结构如图 1-2 所示。

三、次生壁

当细胞的扩展逐渐停止时，细胞壁仍能继续增生而加厚，这种在初生壁上加厚而成的细胞壁叫做次生壁。

次生壁是由纤维素、半纤维素、木质素和果胶质组成。但与初生壁相比，次生壁中纤维素含量增加，并且沉积较多的木质素，而

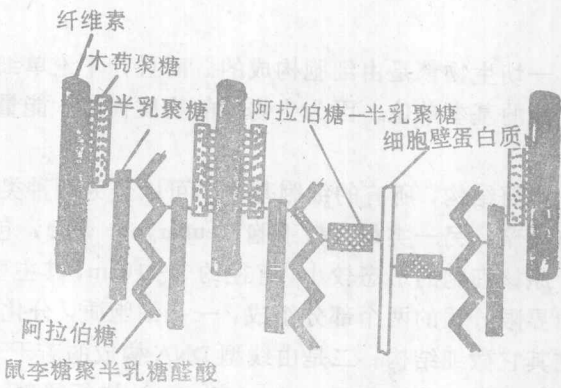


图 1-2 初生细胞壁的结构图解

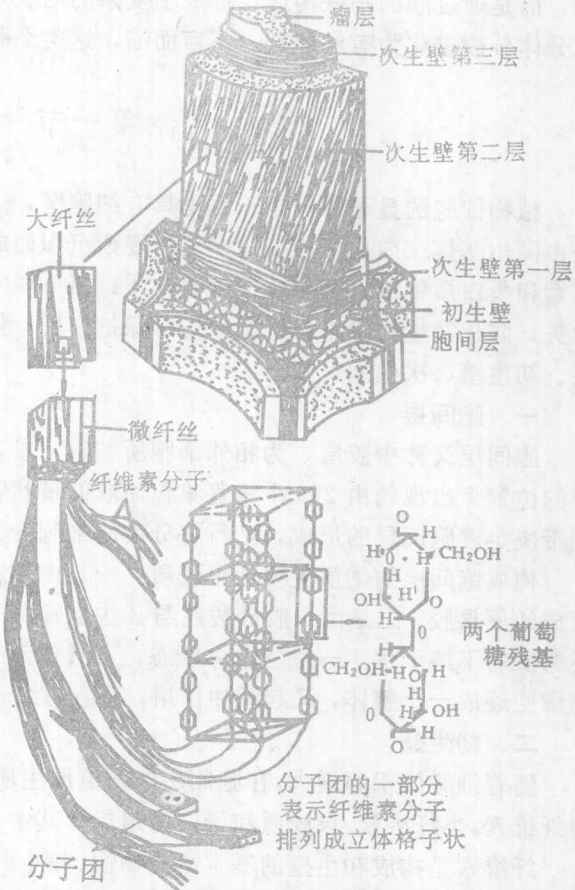


图 1-3 细胞壁的详细结构图解

果胶质的含量却大大降低。同时，次生壁中微纤丝的排列比初生壁中的紧密而有规则，这些微纤丝平行排列绕细胞纵轴旋转，而且相邻两层微纤丝的旋转方向常常相反。从而，十分有利于增加次生壁的机械强度。

细胞壁的结构如图 1—3 所示。

四、细胞壁形成的机理

关于细胞壁形成的机理，包括三个问题：一是构成壁物质的合成场所，二是控制壁物质沉积的体系，三是控制壁物质排列的信息。

关于构成细胞壁的大分子的合成场所，目前认为，高尔基体和粗糙型内质网是参与组成细胞壁的纤维素、半纤维素、果胶以及结构多聚化的场所，它们通过分泌囊泡 (secretory vesicles) 分泌壁物质。试验发现，标记的 ^{14}C —葡萄糖运输的途径是高尔基体或内质网→分泌囊泡→细胞壁。

关于分泌囊泡分泌出的多聚物如何一层一层地沉积成壁，目前认为，与微管 (microtubules) 有关，它能控制成壁物质向成壁处沉积。一般说来，微管决定细胞壁中新的微纤丝的沉积方向，微管的排列方向垂直于细胞壁扩展的主轴。凡是微管集中的地方，微纤丝的排列都有一定的取向，经纬分明，该处的细胞壁就特别厚。但是，关于微管如何控制微纤丝的排列，迄今尚不明确。

第二节 细胞膜

一切活细胞都有一层质膜。在细胞内，除微管、微丝、核糖体、细胞核中的核仁与染色质外，其余的细胞器均被膜包裹着。按照所处位置，细胞膜可分为两类：一是包裹整个细胞的膜叫质膜，二是包裹各种细胞器的膜叫内膜，或内膜系统。据测定，膜的干重占原生质干重的 70~90%。

一、细胞膜的组分

分析表明，细胞膜的主要成分是脂类、蛋白质。此外，尚含少量的多糖、微量的核酸与金属离子，以及水分。在膜中脂类起“骨架”作用，蛋白质决定膜功能的特异性。在大多数的膜中，脂类与蛋白质的比例约为 1:1，但在高脂膜 (如圆球体膜) 两者的比例可达 4:1，而在高蛋白膜 (如线粒体内膜) 其比例为 1:3.6。

1. 膜脂 在大多数细胞膜中，脂类含量约占膜干重的 50%。细胞 95% 以上的脂类都集中于膜。构成植物细胞膜的脂类有磷脂、糖脂、硫脂和固醇。在此主要介绍磷脂和固醇。

(1) 磷脂。以甘油为骨架，此外还有 2 分子脂肪酸、1 分子磷酸、1 分子胆碱 (或其它物质) 的残基。在高等植物的细胞膜中磷脂有磷脂酰胆碱、磷脂酰肌醇、磷脂酰乙醇胺、磷脂酰丝氨酸和磷脂酰甘油。业已查明，组成质膜与内质网膜的磷脂是磷脂酰胆碱，线粒体膜是磷脂酰丝氨酸，叶绿体片层膜是磷脂酰肌醇和磷脂酰甘油，还含硫脂 (亦称磺酸脂)。

需要指出的是，磷脂中的 2 分子脂肪酸，通常 1 分子是饱和的，主要是硬脂酸 (18:0) 和棕榈酸 (16:0)；另 1 分子往往是不饱和的，主要为油酸 (18:1)、亚油酸 (18:2) 和亚麻酸 (18:3)。不同类型的植物，磷脂中两类脂肪酸的含量不同。例如，抗热性强的植物，膜脂中饱和脂肪酸含量较高，有助于高温下保持膜的稳定性；耐寒性强的植物，膜脂中不饱和脂肪酸比例较大，而且不饱和程度 (双键数目) 亦高，有助于低温下保持膜的流动性。

(2) 固醇。植物细胞的固醇含量低于动物细胞。在高等植物质膜中的固醇含量高于内膜。构成细胞膜的固醇主要是 β -谷甾醇和豆甾醇。据研究，固醇的作用可能对细胞膜脂类的物理状态有一定的调节作用。在相变温度 [引起生物膜发生相 (液相—液晶相—凝胶相) 变的温度] 以上时，固醇可抑制脂肪酸链的旋转异构化运动，降低膜的流动性；在相变温度以下时，固醇又可阻止脂

脂肪酸链的结晶态出现。Lyons 等人指出,喜温植物在温度降至膜脂发生相变的温度时,膜脂由液晶态转变为凝胶态,致使膜发生收缩,于是在膜上出现龟裂的通道使膜的透性增大,造成离子外渗,破坏细胞内的离子平衡。

2. 膜蛋白 细胞内约有 20~25% 的蛋白质参与膜的结构。已经证实,构成膜的蛋白质基本上是球蛋白。由于膜蛋白是膜功能的主要承担者,而各种细胞器所表现的特异功能又都是由膜完成的。因此,凡是膜的功能越复杂,它所含膜蛋白种类与数量也越多。根据在膜中的排列位置及其与膜脂的作用方式,膜蛋白可分为外在蛋白和内在蛋白(图 1-4)。

(1) 外在蛋白。亦称外围蛋白或表在蛋白(占膜蛋白总量的 20~30%)。由于组成这类蛋白质的氨基酸以亲水性为主,或由于亲水基团外露,所以与膜脂的亲水性基团靠近而分布于膜的内外表面,通过静电等较弱的非共价键而与膜脂相连。这种结合很不牢固,很容易用盐溶液从膜上分离出来。外在蛋白具有收缩与伸展的能力,从而引起细胞的变形运动,而细胞的吞噬作用、胞饮作用正是与外在蛋白的收缩活动有关。

(2) 内在蛋白。又叫嵌入蛋白或整合蛋白(占膜蛋白总量的 70~80%)。这类蛋白含有较多的疏水性氨基酸,或者其亲脂性基团分布于分子表面,因此能与膜脂的疏水部分接近,并且结合得十分牢固,很难分离。内在蛋白的排列方式多种多样,或者仅仅嵌入某一侧的膜质层,或者埋在脂类的双分子层中,或者贯穿于全膜,也有的以多酶复合体形式使内在蛋白与外在蛋白结合。

3. 膜糖 以糖脂和糖蛋白为主,存在于质膜或内膜系统中,约占质膜干重的 2~10%。

(1) 糖脂。大多数细胞膜都含有糖脂,主要是单半乳糖甘油二酯、双半乳糖甘油二酯和三半乳糖甘油二酯。例如,叶绿体片层中就含有这类糖脂。

(2) 糖蛋白。由少量蛋白质与糖结合而形成。其中,糖类主要是中性糖(D-半乳糖、阿拉伯糖)和氨基糖(D-半乳糖胺)。通常,一个蛋白质分子可以连结 1~15 个糖分子,而这些糖分子则以分枝低聚糖形式与蛋白质结合。糖的残基一般是附着在蛋白质的丝氨酸、苏氨酸、天冬酰胺、赖氨酸或羟脯氨酸上。因为这些氨基酸的残基分别具有游离的羟基或氨基,可与糖的羟基缩合。

通常,膜糖分布在质膜的外表面,而且糖链向外伸展,好象

细胞的“触角”(图 1-4)。由于单糖彼此间结合方式、排列顺序、种类、数量,以及有无分枝等差别,因此组合是多种多样的,形成了各种细胞表面的特异图象。这是各种细胞具有各自抗原性的分子基础,也是各种细胞之间相互识别的标记,并借此进行信息交换。

4. 水与金属离子 据测定,植物细胞膜还含有一定量的水和金属离子。

(1) 水。据估计,膜重量的 30% 是水。其中,大部分是呈液晶态的结合水。膜表面水层的厚度约 $2.2\mu\text{m}$,其粘度为纯水的 39 倍。水分的存在可能与蛋白质、磷脂的极性基团的有序排列有关。

(2) 金属离子。在蛋白质与脂类中可能起盐桥的作用。例如, Mg^{2+} 对 ATP 酶复合体与脂类结

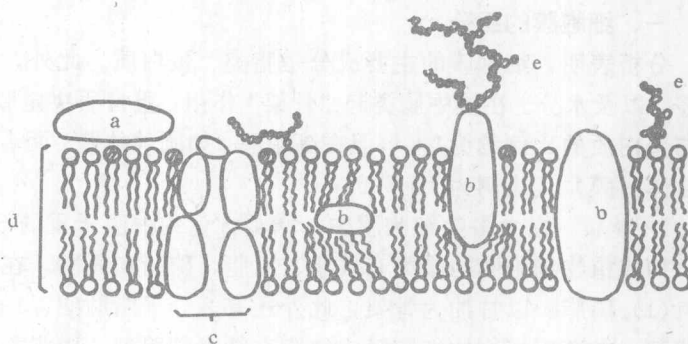


图 1-4 生物膜结构的模式图

a-外在蛋白 b-几种内在蛋白 c-多酶复合体
d-脂类双分子层 e-糖脂和糖蛋白的糖链

合有促进作用； Ca^{2+} 对调节膜的生物功能也有相当重要作用。有人推测，金属离子可能是膜的组分之一。

二、细胞膜的结构

关于细胞膜结构的研究可追溯到上世纪末。1895年 Overton 发现，脂溶性物质容易通过细胞膜，而非脂溶性物质却很难，由此推测细胞表面存在一层脂质；1925年 Gorter 等指出，细胞膜可能由双层脂质分子组成；1935年 Danielli 提出在双分子脂质层的外面覆盖蛋白质的“三夹板”的结构；1959年 Robertson 在前人的基础上，根据电镜观察的结果，提出单位膜模型；1971年 Singer 等又提出膜的“流动镶嵌模型”；到了80年代发现生物膜具有液晶结构。现将单位膜模型和流动镶嵌模型简介如下：

1. 单位膜模型 这种模型的要点是：膜是由蛋白质和磷脂组成。其中，磷脂是一种兼性分子，一是由磷酸、胆碱或其它基团构成的极性“头部”，是亲水的；二是由两条脂肪酸长链构成的非极性“尾部”，是疏水的（图1—5）。而且，磷脂分子成双层排列，疏水性的尾部向内、亲水性的头部向外，与蛋白质分子结合，呈现出三层结构（图1—6）。这是一切生物膜的基本结构，因此称这种具有三层结构的膜为单位膜，厚度为70~90Å。通常说某种膜是单层膜，是指由一层单位膜组成；双层膜是指由双层单位膜组成。

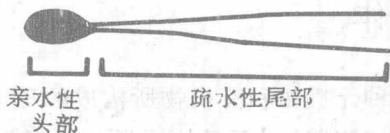


图1—5 磷脂结构示意图

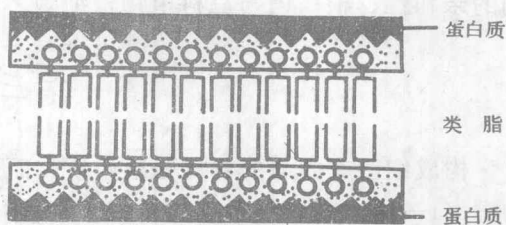


图1—6 单位膜模型

2. 流动镶嵌模型 从图1—4可以看出，与单位膜模型一样，膜脂也呈双分子排列，疏水性尾部向内，亲水性头部向外。但是，膜蛋白并非均匀地排列在膜脂两侧，而是有些位于膜的表面（外在蛋白），以静电相互作用的方式与膜脂亲水性头部相结合；有些嵌入膜脂之间甚至穿过膜的内外表面（内在蛋白），在膜脂的疏水区蛋白质以表面的疏水基团与烃链形成较强的疏水键而结合。膜的流动镶嵌模型有两个基本特征：

（1）膜的不对称性。这主要表现在膜脂和膜蛋白分布的不对称性。①膜脂：在膜脂的双分子层中外半层以磷脂酰胆碱为主，而内半层则以磷脂酰丝氨酸和磷脂酰乙醇胺为主；同时，不饱和脂肪酸主要存在于外半层。②膜蛋白：膜脂内外两半层所含外在蛋白与内在蛋白的种类及数量不同，膜蛋白分布的不对称性是膜功能具方向性的物质基础。③膜糖：糖蛋白与糖脂只存在于膜的外半层，而且糖基暴露于膜外，呈现出分布上的绝对不对称性，这是膜具有对外感应与识别等能力的基础。

（2）膜的流动性。膜的不对称性决定了膜的不稳定性，即具有流动性。①膜蛋白：可以在膜脂中自由侧向扩散。②膜脂：磷脂分子虽然小于蛋白质分子，但也具有流动性，且比蛋白质的扩散速度大得多，这是因为膜内磷脂的凝固点较低，通常呈液态。所以，膜脂流动性的大小决定于脂肪酸的不饱和程度，不饱和程度愈高，流动性愈强。