



全国高等农林院校“十三五”规划教材

植物生理学

第二版

孟庆伟 高辉远◎主编



全书共分11章

包括植物的水分生理、植物的矿质营养

植物的光合作用、植物的呼吸作用


植物体内同化物的运输分配和次生代谢

植物细胞信号转导、植物生长物质

植物的生长生理

植物的生殖生理、植物的成熟和衰老生理

植物的逆境生理等

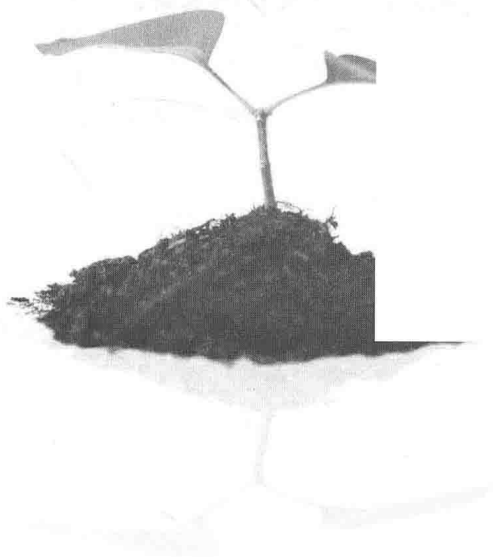
 中国农业出版社

全国高等农林院校“十三五”规划教材

植物生理学

第二版

孟庆伟 高辉远 主编



中国农业出版社

◆ 内容简介 ◆

《植物生理学》(第二版)在保持第一版体系的基础上,修改重写了部分内容,尽可能在内容上反映本学科的最新研究进展,在植物对氮磷硫的运输与同化、植物激素作用及信号转导、植物的生长生理、植物的生殖生理、植物的成熟和衰老生理等章节对内容有较大篇幅的修订,特别是增加了一些分子生物学的最新研究进展,以期使内容在基础性、先进性、简明性等方面达到统一。全书共分11章,包括植物的水分代谢、植物的矿质营养、植物的光合作用、植物的呼吸作用、植物体内同化物的运输分配和次生代谢、植物细胞信号转导、植物生长物质、植物的生长生理、植物的生殖生理、植物的成熟和衰老生理、植物的逆境生理等。

该书可作为高等院校特别是农、林院校的教材,也可供相关领域的科技工作者参考。



第二版编写人员

主 编 孟庆伟 高辉远
编 者 (按姓氏笔画排序)
马娜娜 王 玮 王 勇 孔凡英
刘 洋 李 刚 杨兴洪 张元湖
张海森 孟庆伟 赵世杰 徐 瑛
高辉远 董新纯

第一版编写人员

主 编 孟庆伟 高辉远

编 者 (按姓氏笔画排序)

王 玮 王衍安 李 滨 杨兴洪

张元湖 张海森 孟庆伟 赵世杰

徐 瑛 高辉远 彭 涛 董新纯

第二版前言



本教材的第一版完稿于2010年（于2011年2月出版），迄今已逾5年，以此教材为基础的植物生理学课程也于2016年入选教育部首批国家级精品资源共享课。为适应生命科学快速发展的新形势，与时俱进地改革与充实教材内容，保持教材的先进性，我们经过两年多的辛勤工作，进行了本书的修订。

考虑到植物生理学作为植物生产类大学生的专业基础课、课时数压缩的性质特点，第二版教材内容的编写依然坚持简明、实用、新颖的原则，通过集体的努力，力求做到：基本概念清楚、基本理论新颖、反映学科进展、学生初学易懂、教师使用方便。同时注意协调好教材的系统性、完整性、先进性与简明性之间的关系，适应本科生课堂教学的需要。

与第一版教材内容相比较，第二版教材在植物对氮磷硫的运输与同化、植物激素作用及信号转导、植物的生长生理、植物的生殖生理、植物的成熟和衰老生理等章节内容有较大篇幅的修订，特别是增加一些分子生物学的最新研究进展。

全书分为11章，编者分工有所变动。绪论由孟庆伟修订，第一章由高辉远修订，第二章由王勇修订，第三章由孟庆伟修订，第四章由张海森、徐瑛修订，第五章由张元湖修订，第六章由王玮修订，第七章由董新纯、刘洋修订，第八章由李刚、赵世杰修订，第九章由李刚、孔凡英修订，第十章由董新纯、马娜娜修订，第十一章由杨兴洪修订。全书统稿由孟庆伟、高辉远负责。

本教材编写人员在编写过程中尽了最大努力，希望尽可能地反映近几年植物科学领域的最新进展，但由于编者水平有限，书中不妥甚至错误之处在所难免，望使用本教材的教师、同学及读者批评指教。

本教材借鉴了多部国内外专著与教材，引用了国内外许多相关资料和图片，并且得到了中国农业出版社的指导和支持，在此表示衷心的感谢。

编者

2016年8月

第一版前言



《植物生理学》是高等学校植物生产类专业学生的重要专业基础课。近年来，随着生命科学的迅猛发展，新知识、新进展层出不穷，在学科发展和教学需要的推动下，我国推出了多种新版和修订版的《植物生理学》教材，这些新教材在章节、内容和文字等方面作了调整和补充，较好地反映了植物生理学研究的新进展，特别是与分子生物学交叉渗透、用分子生物学的理论改造传统植物生理学教科书方面，有许多新的尝试。但随着教育改革和素质教育的推进，实现培养人才的“宽口径”，各高校普遍增加课程门类、压缩课程时数。而考虑到学科进展的突飞猛进，如何协调教材的系统性、完整性、先进性与简明性之间的关系，适应本科生课堂教学的需要，是目前《植物生理学》教材编写的一个重要问题。

本教材是在本校多年编写教材的基础上，重新编写而成。考虑到植物生理学作为植物生产类大学生的专业基础课、课时数压缩的性质特点，我们编写的原则坚持简明、实用、新颖。通过集体的努力，新版教材力求做到：基本概念清楚，基本理论新颖，反映学科进展，学生初学易懂，教师使用方便。但由于编者水平有限，惟恐达不到这些要求，书中不妥甚至错误之处在所难免，敬请使用本教材的教师、同学及各位读者提出批评指教。

本教材共分十一章，绪论部分由李德全编写；第一章由高辉远编写；第二章由王衍安编写；第三章由孟庆伟编写；第四章由王衍安、李滨编写；第五章由张元湖、张海森编写；第六章由王玮编写；第七章由董新纯编写；第八章由董新纯、徐瑛编写；第九章由杨兴洪编写；第十章由张元湖编写；十一章由王玮、赵世杰编写。全书图版由彭涛制作。全书内容由孟庆伟、高辉远统稿修改，李德全审定润色。

本教材借鉴了多所兄弟院校的教材，引用了国内外许多相关资料和图片，也得到了中国农业出版社的指导和支 持，在此表示衷心的感谢。

编 者

2010年11月

目 录



第二版前言
第一版前言

绪论	1
一、植物生理学的定义和研究 内容	1
二、植物生理学的产生与发展	2
三、植物生理学的任务与发展 前景	4
第一章 植物的水分代谢	6
第一节 水在植物生命活动中的重要性	6
一、水的理化性质	6
二、植物体内的含水量和水分存在的 状态	6
三、水对植物的生理生态作用	7
第二节 植物细胞对水分的吸收和 转运	7
一、植物细胞的渗透性吸水	8
二、植物细胞的吸胀吸水	13
三、水分的移动	13
第三节 植物根系对水分的吸收	15
一、根系吸水的部位	15
二、根系吸水的机理	15
三、影响根系吸水的土壤条件	18
第四节 植物的蒸腾作用	19

一、蒸腾作用的概念及蒸腾的 途径	19
二、蒸腾作用的生理意义和指标	20
三、蒸腾作用的气孔调节	21
四、蒸腾作用的非气孔调节	29
五、影响蒸腾作用的内外条件及 人工调节	29
第五节 植物体内水分的向上运输	31
一、水分运输的途径	31
二、水分运输的动力	32
第六节 合理灌溉的生理基础	33
一、植物的需水规律	33
二、合理灌溉的指标	34
三、节水灌溉与农业	35
复习思考题	35
第二章 植物的矿质营养	37
第一节 植物必需的矿质元素	38
一、植物体内的元素	38
二、植物必需元素及其确定方法	38
三、植物必需矿质元素的生理 作用及缺乏症	42
四、元素的重复利用与作物的缺素 诊断	47
五、植物的有益元素与有害元素	48

第二节 植物细胞对矿质元素的吸收	49	一、 C_3 途径	101
一、细胞膜的化学组成与特性	49	二、 C_4 途径	104
二、植物细胞膜结构中的离子跨膜转运蛋白	52	三、景天酸代谢途径	106
三、植物细胞离子跨膜运输机制	56	第五节 光呼吸	107
第三节 植物对矿质元素的吸收	60	一、光呼吸的生化历程	108
一、植物吸收矿质元素的特点	60	二、光呼吸的生理功能	108
二、根系对矿质元素的吸收	62	三、 C_3 植物、 C_4 植物和 CAM 植物的光合特征	110
三、植物地上部分对矿质元素的吸收	66	第六节 影响光合作用的因素	112
四、矿质元素在植物体内的运输和利用	67	一、内部因素对光合作用的影响	112
第四节 植物对氮、磷和硫的跨膜转运与同化	68	二、外部因素对光合作用的影响	113
一、氮的转运和同化	68	第七节 光合作用与作物生产	119
二、磷的转运和同化	74	一、光能利用率	119
三、硫的转运和同化	75	二、提高作物产量的途径	121
第五节 合理施肥的生理基础	75	复习思考题	122
一、作物的需肥规律	76	第四章 植物的呼吸作用	125
二、合理施肥的指标与营养诊断	77	第一节 呼吸作用概述	125
三、施肥增产的原因	80	一、呼吸作用的概念	125
四、增强肥效的措施	80	二、呼吸作用的生理意义	126
复习思考题	81	第二节 植物呼吸作用的过程	127
第三章 植物的光合作用	83	一、呼吸代谢的生化途径	127
第一节 光合作用的概念和意义	83	二、电子传递与氧化磷酸化	133
第二节 叶绿体和叶绿体色素	84	三、末端氧化系统	137
一、叶绿体	84	四、呼吸过程中能量的贮存和利用	139
二、叶绿体色素	86	五、呼吸作用的调节	140
第三节 光能的吸收、传递与转换	92	六、呼吸作用与光合作用的关系	142
一、原初反应	92	第三节 呼吸作用的指标和影响因素	144
二、电子传递与光合磷酸化	94	一、呼吸作用的指标	144
第四节 碳同化	101		

二、影响呼吸作用的内部因素	145	二、萜类	172
三、影响呼吸作用的外部因素	146	三、酚类	173
第四节 呼吸作用与农业生产	148	四、含氮化合物	178
一、呼吸作用与作物栽培	148	五、植物次生代谢的基因工程	179
二、呼吸作用与粮食种子贮藏	149	复习思考题	180
三、呼吸作用与果蔬贮藏	150	第六章 植物细胞信号转导	181
四、呼吸作用与植物抗病	151	第一节 信号分子及其特征	182
复习思考题	151	一、信息与信号	182
第五章 植物体内有机物的运输分配 及次生代谢	153	二、细胞信号分子的类型及其传递 途径	182
第一节 有机物运输概况	153	三、细胞信号分子及其信号转导 途径的特征	184
一、有机物运输的形式	153	四、胞间信号的传递	185
二、有机物运输的途径	154	第二节 受体与跨膜信号转换	186
三、有机物运输的方向	157	一、受体与信号的感受	186
四、有机物运输的速率	158	二、细胞表面受体的跨膜信号 转换	188
第二节 有机物运输机理	159	三、G 蛋白与跨膜信号转换	189
一、韧皮部装载	160	第三节 胞内信号转导与第二信使 系统	190
二、韧皮部卸出	162	一、钙信号系统	190
三、韧皮部运输的机制	164	二、肌醇磷脂信号系统	192
第三节 有机物分配	166	三、环核苷酸信号系统	193
一、有机物分配的方向	166	第四节 蛋白质的可逆磷酸化	193
二、有机物分配的特点	167	一、蛋白激酶	193
三、有机物的再分配与再利用	168	二、蛋白磷酸酶	195
四、光合产物的分配与产量形成的 关系	169	第五节 脱落酸介导气孔开闭的信号 转导	195
第四节 有机物运输与分配调控	169	一、细胞对干旱胁迫信号的 感知	195
一、代谢调节	170	二、脱落酸对气孔运动调节的 信号转导	195
二、激素调节	170	复习思考题	197
三、环境因素对同化物运输分配的 影响	170		
第五节 植物的次生代谢	171		
一、植物的初生代谢和次生 代谢	171		

第七章 植物生长物质	199	二、油菜素甾醇的合成与代谢	251
第一节 生长素类	200	三、油菜素甾醇的信号转导	252
一、生长素的发现与分布	200	四、油菜素甾醇的生理作用	255
二、生长素的合成和代谢	201	第七节 茉莉素	256
三、生长素的极性运输	203	一、茉莉素的生物合成	257
四、生长素的信号转导	207	二、茉莉素的信号转导	258
五、生长素的生理作用	210	三、茉莉素的生理作用	259
第二节 赤霉素类	212	第八节 其他植物生长物质	260
一、赤霉素的发现与结构性质	212	一、水杨酸	260
二、赤霉素的合成与代谢	213	二、多肽激素	261
三、赤霉素的信号转导	216	三、独脚金内酯	263
四、赤霉素的生理作用	220	四、多胺	265
第三节 细胞分裂素	221	第九节 植物激素之间的相互	
一、细胞分裂素的发现与结构		作用	265
性质	221	一、生长素与细胞分裂素	266
二、细胞分裂素的合成、代谢与		二、生长素与油菜素甾醇	266
转运	223	三、生长素与赤霉素	266
三、细胞分裂素的信号转导	226	四、生长素与乙烯	267
四、细胞分裂素的生理作用	229	五、生长素与脱落酸	267
第四节 脱落酸	232	六、赤霉素与乙烯	267
一、脱落酸的发现与结构性质	232	七、赤霉素与油菜素甾醇	268
二、脱落酸的合成、代谢与		八、赤霉素与脱落酸	268
运输	233	九、乙烯与茉莉素	268
三、脱落酸的信号转导	236	十、茉莉素与系统素	268
四、脱落酸的生理作用	240	第十节 植物生长调节剂	269
第五节 乙烯	242	一、植物生长促进剂	270
一、乙烯的发现	242	二、植物生长抑制剂	270
二、乙烯的合成、代谢和运输	242	三、植物生长延缓剂	270
三、乙烯的信号转导	245	四、乙烯利	271
四、乙烯的生理作用	248	复习思考题	272
第六节 油菜素甾醇	250	第八章 植物的生长生理	274
一、油菜素甾醇的发现与结构		第一节 植物的生长特性	274
性质	250	一、植物的生长特性概述	274

二、植物生长的周期性	275	三、光周期理论的应用	324
三、植物生长的相关性	276	第四节 花器官形成和性别表现	325
四、植物的组织培养	280	一、花器官形成和生理变化	325
第二节 种子萌发的生理	282	二、花发育的遗传调控	326
一、种子萌发的生理概述	282	三、花器官形成所需要的条件	327
二、种子萌发的条件	283	四、性别表现	328
三、种子萌发的生理生化变化	285	第五节 授粉受精生理	331
第三节 植物的光形态建成	287	一、授粉生理	331
一、光形态建成现象	287	二、受精生理	333
二、光敏色素受体	289	复习思考题	334
三、蓝光和紫外光反应	295	第十章 植物的成熟和衰老生理	336
第四节 植物的运动	298	第一节 种子和果实的成熟	336
一、向性运动	298	一、种子的成熟	336
二、感性运动	301	二、果实的成熟	340
三、近似昼夜节律	302	第二节 植物的休眠生理	344
复习思考题	303	一、植物休眠的类型	344
第九章 植物的生殖生理	305	二、种子休眠的成因与调节	345
第一节 植物的开花调控	305	三、延存器官休眠的成因与 调节	346
一、植物从幼年期到生殖期的转变	305	第三节 植物的衰老	347
二、植物开花调控的内在和外 在因素	306	一、植物衰老的类型与意义	348
三、植物成花诱导途径	307	二、植物衰老进程中的变化	348
四、其他因素对成花的影响	309	三、植物衰老的机制与调控	351
第二节 春化作用与成花诱导	310	四、环境因子对植物衰老的影响	356
一、春化作用的概念与反应类型	310	第四节 植物器官的脱落	358
二、春化作用的条件	311	一、器官脱落的类型和意义	358
三、春化作用的机理	312	二、器官脱落的特点	358
四、春化作用的应用	314	三、器官脱落的机制	359
第三节 光周期现象与成花诱导	314	四、影响器官脱落的环境因素	363
一、光周期现象的发现和植物光 周期类型	315	五、器官脱落的调控	363
二、光周期诱导的感受和信号传递	318	复习思考题	364
三、光周期理论的应用	324	第十一章 植物的逆境生理	366
第四节 花器官形成和性别表现	325	第一节 植物逆境生理通论	366
一、花器官形成和生理变化	325		
二、花发育的遗传调控	326		
三、花器官形成所需要的条件	327		
四、性别表现	328		
第五节 授粉受精生理	331		
一、授粉生理	331		
二、受精生理	333		
复习思考题	334		
第十章 植物的成熟和衰老生理	336		
第一节 种子和果实的成熟	336		
一、种子的成熟	336		
二、果实的成熟	340		
第二节 植物的休眠生理	344		
一、植物休眠的类型	344		
二、种子休眠的成因与调节	345		
三、延存器官休眠的成因与 调节	346		
第三节 植物的衰老	347		
一、植物衰老的类型与意义	348		
二、植物衰老进程中的变化	348		
三、植物衰老的机制与调控	351		
四、环境因子对植物衰老的影响	356		
第四节 植物器官的脱落	358		
一、器官脱落的类型和意义	358		
二、器官脱落的特点	358		
三、器官脱落的机制	359		
四、影响器官脱落的环境因素	363		
五、器官脱落的调控	363		
复习思考题	364		
第十一章 植物的逆境生理	366		
第一节 植物逆境生理通论	366		

一、逆境与植物的抗逆性	366	四、植物响应水分胁迫的信号 转导	385
二、植物在逆境下的形态与生理 变化	368	五、提高植物抗旱性的途径	386
三、植物对逆境的生理适应	368	第五节 盐害与植物的抗盐性	386
第二节 寒害与植物的抗寒性	373	一、盐碱土与盐生植物	386
一、冷害与植物的抗冷性	373	二、盐害的机理	386
二、冻害与植物的抗冻性	376	三、植物的抗盐机理	387
第三节 高温伤害与植物的 抗热性	379	四、提高植物耐盐性的途径	389
一、植物的耐高温特性	379	第六节 环境污染伤害与植物的 抗性	390
二、高温对植物的伤害	380	一、环境污染的类型	390
三、影响植物抗热性的内外因素	381	二、环境污染对植物的伤害	390
四、植物适应高温的生理机制及 分子基础	381	三、植物对环境污染的抗性	392
五、提高植物抗热性的途径	383	四、植物在环境保护中的作用	392
第四节 旱害与植物的抗旱性	383	五、提高植物抗环境污染的 途径	393
一、旱害及类型	383	复习思考题	393
二、干旱对植物伤害的机理	384	参考文献	395
三、植物对干旱的适应	385		

绪 论

一、植物生理学的定义和研究内容

植物生理学 (plant physiology) 是研究植物生命活动规律及其调控机理的科学, 是生命科学的基础科学之一。

植物的生命活动过程十分复杂, 从生理学的角度可大致可分为生长发育与形态建成、物质代谢与能量代谢、信息传递与信号转导 3 个方面。

(一) 生长发育与形态建成

生长发育 (growth and development) 是植物生命活动的外在表现, 它主要反映在两个方面, 一是由于细胞数目的增加、细胞体积的扩大而导致的植物体积和重量的不可逆增加; 二是由于新器官的不断出现带来的一系列可见的形态变化, 即形态建成 (morphogenesis), 包括从种子萌发, 根、茎、叶的生长, 到开花、结实、衰老、死亡的全过程。人类对植物生命活动的认识正是从对其生长发育的观察和描述开始的, 所谓“春华秋实”“春发、夏长、秋收、冬藏”等, 便是人类对植物生长发育规律直观认识的写照。

(二) 物质代谢与能量代谢

在植物形态变化的背后, 是肉眼观察不到的物质和能量的转化, 而物质转化与能量转化又紧密联系, 统称为代谢 (metabolism)。植物的代谢活动包括水分代谢、矿质营养、光合作用、呼吸作用、有机物的转化与分配等方面。代谢过程归根结底是运行于植物体内的一系列生物化学与生物物理的变化, 而生长发育则是代谢的整合结果和外在表现。代谢作用是生命的基础, 代谢一旦停止, 生命也就不复存在, 生长发育更无从谈起。某些代谢环节当因内部或外部因素而发生变化时就会影响到生长发育, 如有的植物缺失与赤霉素合成相关的基因, 赤霉素合成受阻, 茎就不能正常生长, 变为“矮生型”; 又如缺铁时, 植物叶绿素合成受阻, 引起叶片黄化, 光合作用降低, 植物生长停滞, 严重时甚至死亡。

绿色植物代谢活动与动物的最大区别是自养性 (autotrophism)。植物不需要摄取现成的有机物, 而以光能为动力, 把二氧化碳和水合成为糖类, 又以糖类为基本骨架, 将吸收来的矿质元素 (如氮、磷、硫等) 合成蛋白质、核酸、脂类等生物大分子。植物代谢具有多样性, 合成的有机物多达数万种。至今世界上还没有任何人工建造的化工厂, 能像植物那样在温和的条件下, 将二氧化碳、水、氮等无机物合成成千上万种有机物。由此可见, 绿色植物是一个“天然超级化工厂”。

(三) 信息传递与信号转导

信息传递 (message transportation) 和信号转导 (signal transduction) 是植物生命活动的另一个重要方面。植物固定不动的特点, 决定了它对剧烈变化的环境无法逃避, 只能

适应环境或对严酷的环境进行抵抗，以保持物种的繁衍。因此，植物虽没有动物那样发达的神经系统，但同样能对环境的变化及时做出反应，而这些反应都是从感知环境中的物理或化学信号开始的。在许多情况下，感知信息的部位与发生反应的部位往往不是同一器官，这就需要感受器官将它所感受到的信息传递到反应器官，并使后者发生响应。例如，进入秋季，黑夜变长的物理信号如果被一年生短日植物的叶片所感受，便会在茎顶端分生组织开始一系列成花的生理准备，直至花芽形成和开花；而多年生落叶树木的叶片，则会在夜长增加的物理信号诱导下发生叶柄离层的形成和叶片脱落，枝条进入休眠状态等一系列生理反应。

除了感受环境信号外，植物内部各器官、细胞之间，甚至细胞内部也频繁地进行信息的传递。例如，高等植物的根分化成特殊的吸收器官，必须依赖地上部分（冠部）供给糖类才能生存；反之，冠部也须依赖根系提供水分、矿质元素和某些微量活性物质。这种根与冠之间频繁的物质和信息交流，也是植物生理学的重要研究内容之一。

一般来说，信息传递主要指内源和外源的物理或化学信号在植物整体水平的传递过程；而信号转导则主要指在单个细胞水平上的信号传递过程，故又称为细胞信号转导（cellular signal transduction）。

二、植物生理学的产生与发展

植物生理学作为研究植物生命活动规律的科学，其发展历史如果从 1790 年英国人普利斯特利（J. Priestley）发现光合作用算起，它的历史已经 200 多年了。但正式成为一门独立的学科与课程，应开始于 19 世纪后叶李比希（J. von Liebig, 1840）“矿质营养学说”创立之后，萨克斯（J. Sachs, 1882）《植物生理学讲义》的问世，费弗尔（W. Pfeffer, 1897）《植物生理学》巨著的出版，才使植物生理学从植物学中脱颖而出，成为一门引人注目的生物科学学科，在生物科学中闪闪发光，算来迄今已经历了一个多世纪。按照植物生理学发展历程的起伏变化，它的历史大致可划分为 3 个阶段。

（一）第一阶段：诞生与成长

19 世纪中叶以后，随着人们对植物营养问题研究所积累的知识，基本上认识到植物生长所需要的物质一部分来自土壤——矿物质和水分等；另一部分来自空气——二氧化碳和氧气等，初步建立了土壤营养与空气营养的概念。绿色植物利用太阳能、二氧化碳和水进行物质与能量转化的光合作用，吸收氧气和放出二氧化碳的呼吸作用。

Sachs 和 Knop（1860）的无土栽培方法成功地证明植物需要从土壤吸收必需的元素，先发现大量元素，后发现微量元素；并发现植物不能直接利用空气中的氮，豆科植物通过与微生物的共生作用固定大气中的氮素，以及氮素在肥料中的作用等一系列矿质营养的理论，为农作物施肥奠定了理论基础，直接推动了农业生产的发展。

Pfeffer 和 Vant Hoff（1877）对渗透现象进行了全面研究，并提出渗透学说，有力地推动了人们对水分子进出细胞的认识。

Darwin（1859）关于植物运动的研究，开辟了植物对环境刺激的感应能力（excitability）研究的新领域。植物向光性运动的研究终于导致生长素的发现。

Garner 和 Allard（1920）对植物光周期现象的发现，促进了发育生理学的迅速发展。

这一系列成就是植物生理学发展的黄金时期，它不仅使植物生理学发展已具雏形，孕育诞生，而且如雨后春笋般地茁壮成长，同时开始在农业生产上显示出了作用。它同其他学科的共同作用推动了农业生产的迅速发展。在这个时期小麦产量从 $700\sim 800\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 提高到 $4\ 000\sim 6\ 000\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。无怪乎植物生理学先驱布森格 (J. B. D. Boussingault) 和季米里亚捷夫称“植物生理学为合理农业的理论基础”。植物生理学在这一时期的迅速成长并不是孤立的现象。19 世纪自然科学的三大发现——细胞学说、能量守恒定律和进化论，为植物生理学的发展提供了重要的科学基础。

(二) 第二阶段：动荡与分化

1902 年，病毒学从植物生理学中分化出来，萌芽时期的病毒学也属于植物生理学的范围。1910 年，农业化学从植物生理学中分化出来，这主要是由于肥料在农业生产中的重要地位以及对土壤营养研究的深入发展，已经超出了植物生理学研究的内容。1925 年，除草剂与激素化学从植物生理学中分化出来。1930 年，微生物学从植物生理学中分化出来。特别是 20 世纪 30 年代以后，由于现代研究技术的飞速发展，如同位素示踪、电子显微镜、X 射线衍射、层析、电泳、超速离心技术等，使得人们能够深入到细胞内部探索生命活动的奥秘，生物化学得到了突飞猛进的发展，原属植物生理学的核心内容——代谢生理几乎都要脱离植物生理学，当时，植物生理学受到了极大冲击。

经过上述动荡与分化，一方面植物生理学为其他学科的出现提供“营养”，另一方面植物生理学本身却处于“万马齐喑”的消沉阶段。它的研究主要偏向于个体生理与环境的关系，即个体生理和生态生理。虽然这方面的研究对农业生产也有重要作用，但毕竟自身基础理论的研究受到了很大限制。这个阶段植物生理学发展处于低潮。

(三) 第三阶段：更新与深入

由于生物化学、生物物理学、细胞生物学、分子生物学以及其他先进生物科学的有力推动，并深入到植物生理学的各个研究领域，从 20 世纪 50 年代开始促使植物生理学研究取得了惊人的成就。

Calvin 等 (1953) 由于采用 ^{14}C 同位素示踪技术与层析技术相结合，揭开了二氧化碳固定与还原之谜。20 世纪 60 年代左右 C_3 途径、 C_4 途径、CAM 途径与光呼吸的发现，把光合作用的研究推向了崭新阶段。快速荧光光谱和其他光谱的扫描技术，对光合作用原初反应的研究可达到瞬息万变的惊人程度。

核磁共振、X 射线衍射、电子显微镜技术、高速冷冻离心技术等，对了解细胞的结构与功能、探索细胞内部代谢反应的分工等，都起到了巨大的推动作用。

20 世纪 50 年代所形成的许多植物生理学理论与方法，如细胞对离子的吸收与运输、同化物的运输与分配、吸水力概念、植物对逆境的适应等都得到了更新与调整。

新的植物内源激素的发现，植物生长调节剂的人工合成，在农作物的化学控制中起到重要作用。近 60 多年为植物生理学发展的第二次高潮。

我国科学家钱崇澍，1917 年在国外杂志上发表了一篇有关离子吸收的文章，为我国第一篇植物生理学科方面的论文。20 世纪 20 年代，李继侗、罗宗洛、汤佩松分别从日本和美国留学归来，在我国开展植物生理学方面的研究，为我国第一代植物生理学家。

新中国成立后，我国培养了一大批专门从事植物生理学工作的人员，发表了许多学术论文。在光合作用、呼吸代谢、物质运输、生长发育、植物激素、组织培养等方面都有创新性

研究，有的曾接近当时国际先进水平，甚至处于领先地位，为植物生理学的发展做出了重要贡献。

三、植物生理学的任务与发展前景

（一）植物生理学的任务

当今世界正面临着人口剧增、粮食不足、能源短缺、生态环境恶化等重大问题。近些年围绕这些问题召开了一系列国际会议，其中在解决粮食问题、改善农业生态环境和可持续发展方面，许多学者提出了很多建议，可概括为：光合效率与作物生产、生物固氮与氮的增收、水分经济利用与营养物质的增收、作物改良与遗传工程、激素控制与植物发育、抗逆性与环境污染、植物寄生物的综合防治等。从中可看出，其中多数问题涉及植物生理学，可以理解植物生理学的重要性。美国农学家 Wittwer 曾指出“农业将有一个世界性的革命，从依靠能源转到依靠科学”，在这一转变过程中，植物生理学将发挥重要的作用。植物生理学的任务可概括为：为作物高产优质高效提供理论依据和措施；为改良和培育作物新品种提供理论基础；为控制植物生长发育和保存植物产品提供有效的方法；研究植物对逆境的适应与抵抗能力，为减轻逆境对植物的伤害提供理论依据和可行的途径。

（二）植物生理学的发展前景

自 20 世纪 80 年代以来，随着分子生物学的迅猛发展和不断深入，许多植物生理学的传统研究领域逐步与分子生物学的研究交叉融合。例如，光合作用机理及调控的研究已经深入到探讨光合膜蛋白复合体分子结构与功能的关系、光合碳代谢关键酶的基因表达调控；植物激素作用机制的研究已深入到探讨激素与受体蛋白的分子作用机制、受体下游信号传递的分子作用机制等。鉴于这些变化，一些原来的植物生理学国际学术组织，甚至一些权威的国际植物生理学期刊杂志也在酝酿讨论原有名称的改变。如原来的《植物生理学年评》(Annual Review of Plant Physiology) 于 20 世纪 80 年代后期改为《植物生理学与植物分子生物学年评》(Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology)，之后又改为《植物生物学年评》(Annual Review of Plant Biology)。原美国植物生理学家学会于 2000 年更名为美国植物生物学家学会。我国植物生理学会主办的原《植物生理学报》也于 2008 年更名为《分子植物》(Molecular Plant)。与此同时，国内外植物生理学界也在不断地讨论植物生理学作为一门学科的独立性问题。事实上，一些相关名称或提法的改变并不一定能完全改变其内涵，在某种程度上可能只是一种顺应潮流的变化，如一些相关学会和期刊更名的主要理由之一，就是为了吸引更多的人参加学会活动或投稿。

应该说，植物生理学研究内容不断发展的趋势是必然的和合理的，事实上任何学科都是处于不断的发展变化中。如分子生物学的发展也是如此，在 20 世纪 70~80 年代，分子生物学家主要致力于对某个或某些基因的序列分析，但进入 20 世纪 90 年代以后则开始研究基因的表达调控、基因功能、不同基因间的互作，并在 20 世纪末期全面进入功能基因组的研究时代。如果从发展的观点来分析植物生理学研究内容的变化，植物生理学与生物化学、生物物理学、细胞生物学、分子生物学等相关学科的交叉融合以及相互影响，会促进相关学科的共同发展。而对于植物生理学而言，作为一门学科或领域，只有与其他学科达到“水乳交融”的状况，其自身才有可能不断得到发展壮大。