



普通高等教育“十一五”国家级规划教材
普通高等教育“十三五”规划教材

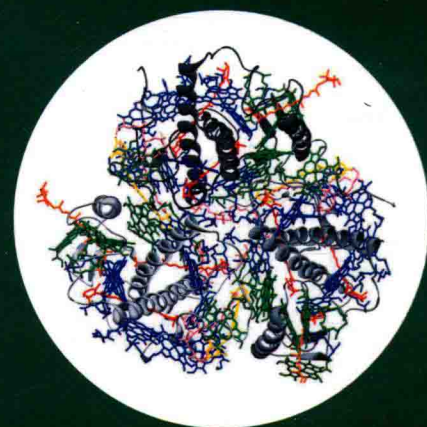
Plant Physiology
(Third Edition)

| 生命科学经典教材系列 |

植物生理学

(第三版)

武维华◎主编



科学出版社

普通高等教育“十一五”国家级规划教材
普通高等教育“十三五”规划教材
生命科学经典教材系列

植物生理学

(第三版)

武维华 主编

科学出版社

北京

内 容 简 介

植物生理学是生命科学的基础学科之一。本书编者在第二版的基础上,参考了国际上通行的植物生理学教材内容及最新研究进展,对本书进行了修改,力图使内容在基础性、包容性、通用性、先进性和参考性等方面达到统一。本书全面阐述了植物生理学的基本概念、基础知识及研究进展等内容,同时介绍相关实验技术,将研究思路、方法与理论内容有机结合起来。全书分四部分(植物细胞、水分与矿质营养,植物体内的物质代谢及能量转换,植物的生长发育,植物环境生理),共16章。书后设有主要参考文献和中英文名词对照索引,以便查询相关知识。

本书可作为综合大学及农林、师范院校的植物生理学教材,也可供其他教学科研人员和中学生物教师参考使用。

图书在版编目(CIP)数据

植物生理学 / 武维华主编. —3 版. —北京: 科学出版社, 2018. 3

普通高等教育“十一五”国家级规划教材

普通高等教育“十三五”规划教材

生命科学经典教材系列

ISBN 978-7-03-055318-8

I. ①植… II. ①武… 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(2017)第 276477 号

责任编辑: 丛楠 赵晓静 / 责任校对: 彭涛

责任印制: 师艳茹 / 封面设计: 铭轩堂

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

天津市新科印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2003年4月第 一 版 开本: 889×1194 1/16

2018年3月第 三 版 印张: 27

2018年3月第一次印刷 字数: 874 000

定价: 69.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

《植物生理学》（第三版）编委会名单

主 编 武维华

副主编 杨淑华 韩玉珍

参 编 李颖章 傅 纓 毛同林 张学琴 张蜀秋 袁 明
张 军 叶 德 王 毅 陈益芳 陈智忠 任东涛
蒋才富 李继刚 张 静 汤赛君

主 编



武维华，中国农业大学教授，中国科学院院士。博士毕业于美国新泽西州立大学。国家杰出青年基金获得者，教育部“长江学者奖励计划”特聘教授。主要从事植物抗逆和磷/钾高效等重要性状的基因克隆和功能分析；植物响应干旱、高盐、磷钾营养亏缺的信号转导和基因表达调控网络机制等方面研究工作。

副主编



杨淑华，中国农业大学教授。博士毕业于新加坡国立大学。国家杰出青年基金获得者，教育部“长江学者奖励计划”特聘教授。主要从事植物响应低温胁迫的分子机制研究工作。



韩玉珍，中国农业大学教授。博士毕业于北京农业大学（现中国农业大学）。主要从事植物生理学本科生物教学工作及植物生长发育调控与逆境应答机理研究工作。

参 编



李颖章，中国农业大学教授。博士毕业于中国农业大学。主要从事植物防卫反应信号转导及分子调控机制、植物响应盐胁迫的分子机制研究工作。



傅纓，中国农业大学教授。博士毕业于武汉大学。国家杰出青年基金获得者，教育部“长江学者奖励计划”特聘教授。主要从事细胞骨架响应激素和环境信号调控植物生长发育的分子机制研究工作。



毛同林，中国农业大学教授。博士毕业于中国农业大学。国家杰出青年基金获得者。主要从事植物细胞骨架的生理功能及调控机制的研究工作。



张学琴，中国农业大学副教授。博士毕业于中国农业大学。从事植物生理学教学工作，主要研究高等植物雌雄配子体发生与发育的分子机理。



张蜀秋，中国农业大学教授。博士毕业于中国农业大学。主要从事植物生理学教学工作。



袁明，中国农业大学教授。博士毕业于中国农业大学。国家杰出青年基金获得者。主要从事植物细胞的生长调控，特别是细胞骨架对植物细胞生长调控机制的研究工作。



张军，中国农业大学副教授。博士毕业于中国农业大学。主要从事植物生长调节剂的研究工作。



叶德，中国农业大学教授。博士毕业于比利时布鲁塞尔自由大学。教育部“长江学者奖励计划”特聘教授。主要从事植物有性生殖分子发育遗传机制研究工作。



王毅，中国农业大学教授。博士毕业于中国农业大学。国家基金委优秀青年科学基金获得者，教育部“长江学者奖励计划”青年学者。主要从事植物钾营养高效的生理及分子遗传机制研究工作。



陈益芳，中国农业大学教授。博士毕业于中国农业大学。主要从事植物磷营养高效的生理及分子遗传机制研究工作。



陈智忠，中国农业大学副教授。博士毕业于中国农业大学。主要从事植物抗旱的分子机制研究工作。



任东涛，中国农业大学教授。博士毕业于兰州大学。国家杰出青年基金获得者。主要从事植物 MAPK 级联途径参与的细胞信号转导机制研究工作。



蒋才富，中国农业大学教授。博士毕业于中国科学院遗传与发育生物学研究所。主要从事植物响应盐胁迫的分子机制研究工作。



李继刚，中国农业大学教授。博士毕业于北京大学。入选中组部“青年千人计划”。主要从事光信号调控植物 ABA 信号及逆境应答反应，以及玉米耐阴、耐密植的分子机理等方面的研究工作。



张静，中国农业大学教授。博士毕业于比利时根特大学。入选中组部“青年千人计划”。主要从事植物响应低氮胁迫的分子调控机制研究工作。



汤赛君，中国农业大学副教授。博士毕业于英国约翰因内斯中心。主要从事植物细胞死亡与植物抗病分子机理的研究工作。

娄成后第一版序

我国自古以务农为本，历代长年，发展田地耕作、作物栽培、维持定居的社会生活。在不断地改善农业生产技术中，逐步发掘出植物生长的一些特性，多方加以利用。一些久经考验的传统经验（如一年多茬复种的栽培措施等）不乏植物生理学的内涵，至今看来，仍有开发余地。中世纪末，西欧国家掀起了工业革命。蒸汽驱动机器的发明，使得生产效率十倍于牲畜、百倍于人力！工、商、交通、航运等事业从而崛起，工业蓬勃发展的势力遍及全世界。农、林、牧业也随着新兴社会的需要，大幅度地迅猛扩展。西方国家的经济发展很快地取代了我国历史上长期占有的经济优势。新型事业在不断创新中，需要应用物理学、化学、生物学的基础知识来启迪，从而带动了自然科学的理论研究。

植物生理学的兴起与发展与 19 世纪自然科学的三大发现（细胞理论、进化论、物质与能量守恒定律）密不可分，早期的植物生理学先驱们采纳物理、化学领先建立的试验方式，用来分析从生活植物中观察到的一些有关物质、能量与形态转变的生理现象。始于 17 世纪、一直延续到 20 世纪中期的有关植物营养代谢、生长发育等过程的研究，获得了一系列丰硕成果并被应用于作物田间生产实践，为光照、水分、肥源、土壤、物种、人工资源的利用制定了合理的措施，田间作物的单位面积产量也因此得以成倍提高。研究成果还被用来创造一些适于温室、大棚、厂房内栽培、加工、储藏的新技术，在很多方面极大地改进和丰富了作物生产的内容。诸如化肥和农药的制造、组织培养的无性繁殖与芽苗脱毒、育苗移栽、反季节园艺栽培、农产品长期储藏保鲜等，无一不是植物生理学研究成果的实践应用。

高等植物是以细胞为单元，逐步建立组织、器官等多层次的形态，并且和周围环境密切关联的复杂系统。植物生理的研究既有微观的对个别现象深入到分子水平的细微分析，又有宏观的对其部位间以至植株与环境间相互作用的整体综合。植物界种类多样，千姿百态，形态功能，各自有异。种瓜才能得瓜，取决于物种的遗传属性。20 世纪中叶，从豌豆杂交试验引发了遗传学的系列研究，以致后来分子生物学的迅猛发展，连迭创建出一系列破天荒的崭新概念与精巧技术。分子生物学和遗传工程的发展给植物生理学的发展带来了大好机遇，使得在分子生物学水平深入地研究和解析复杂奇妙的植物生理现象成为可能。生物遗传属性乃是由细胞染色体内核酸构成的基因来决定的。基因在生物个体发育过程中的表达是通过核酸分子中所包含的特定碱基序列为模板，来合成对应的蛋白质以执行相应功能的。植物的个体发育与生命活动离不开多种蛋白质所操纵的生理功能。反过来说，应用基因操作技术改善作物的某些性状就是通过最终改变某些参与性状表现的蛋白或其功能。鉴定与功能蛋白相对应的核酸片段，将其加以改造或将其引入其他物种，改善被转化植物的遗传属性及其个体的生理功能，成为别开生面的创举！

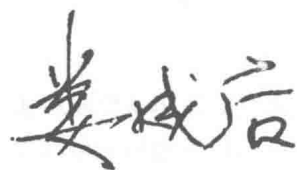
另外，大量的生理、生态研究资料显示，环境的营养条件、光温周期的转换，以及其他有益的或有伤害的境遇，对植物个体发育的进程和遗传属性的表达与变异具有显著的影响和调控作用。植物的生命活动乃是内部遗传信息与外界信息相互作用的具体表现。植物个体的生理学研究正是串联微观的分子生物学和宏观的生态学的中间环节，从统筹考虑全局的观点出发，这三学科的相互协作才能更好地在生产实践中发挥效用。传统农田生产的栽培耕作技术，倾向于将植物看作被动的、“麻木不仁”的生产工具，多靠人为的照顾与安排、维持营养条件的适当配置，以及防除自然与生物灾害的侵袭。过去的小农经济不惜劳力不计成本，靠人力的经营与物资的投入来保证农作物的高产优质。现下农产品进入市场经济后，粮食作物、林木、果蔬等生产事业，不仅需要生产者和经营者熟练掌握植物生理学的一般知识，还必须钻研各种特殊植物的特有生活规律，以期结合实际情况来提高生产效率和经济效益。

高等植物的器官间可以借激素、生长因子等微量的活性物质传递信息，有些人工模拟的制剂已经被用来有效地调控作物个体发育的发芽、抽枝、展叶、开花、结实的过程，协调整体的活动来适应外界的变化。在提高产品质量、防除灾害的侵犯等方面，轻便地喷洒某些制剂就足以顶替大量的操作。此外，设施园艺

无土栽培、叶面施肥、工厂化育苗移栽、组织培养的无性繁殖、节水灌溉等都是植物生理学知识被用于生产实践的范例。植物生理学研究工作的趋向已逐步向着利用多种手段以改善植物本身的生理功能、充分发挥植物自身主动适应复杂多变的环境条件以及高效利用有限水分养分资源的方向发展，最终目标当然是在如何尽量减少对生态环境破坏的前提下，生产出人们生活所需的优质产品。

一个微米级大小的植物细胞具有发育成完整植株的全能性，植物细胞内部包含各种灵活应变的细胞器，通过网络的联系而有序施工，执行新陈代谢的使命。它可将周围稀薄的简单原料与弥散的能源，合成结构简繁不拘、各有专司的多种有机物。现下兴旺发达的有机化学工业能够制定精巧的工序，大批量生产出各种各样社会所需的产品，这些产品大都是利用大型的工厂装置，经高温、高压的能量投入，加工成植物本来利用自然能源和简单物质就可以高效合成的有机物。现代植物生理学研究的职责之一就是努力揭示植物细胞自力更生的机密。一个令人悬念、梦寐以求的设想就是创造工艺取代植物所具有的高超的同化本领，以使人类在生活上完全摆脱对植物产品的依赖、更为自由地向广阔的时空迈进！

总结现代植物生理学各方面的成果、编写适用于高等院校教学的教材是一项很有意义的工作。本书是由我校从事植物生理学教研工作的几位骨干成员编写的，他们分工协作、历经数年努力，终于成书。本书所选用的素材丰富，有些是经典的内容，有些则代表植物生理学的新趋向以及植物生理学与其他学科交流合作开辟出的新领域，特别是在以往国内常用教材的基础上又增加了一些新的必要内容，适合于新时期的植物生理学教学实践。我期望他们能在今后随着植物生理学的发展，不断地进一步充实与完善教材的内容，为我国植物生理学的发展做出贡献。



2003年2月15日

许智宏第一版序

植物生理学是生命科学的基础学科之一，因此也是各类高等院校相关专业学生的必修专业基础课程之一。但近十余年来，我国高等学校植物生理学教学中一直缺乏能较全面地反映植物生理学基本内容和最新进展的教材。中国农业大学植物生理学与生物化学国家重点实验室的几位同志最近编写了这本《植物生理学》教材，其内容参考了国际最新流行教材的内容，在全面介绍植物生理学的基本知识和概念以及经典内容之外，又扼要介绍了植物生理学的最新研究进展，并力求反映分子生物学发展及其与植物生理学研究相结合对植物生理学本身发展的深刻影响。教材内容强调了植物生理学研究的核心内容是植物生命活动过程中的“功能及其调控机理”，注重了阐述从“基因表达”到“性状表达”之间的植物体内一系列信息传递、能量与物质代谢等过程的分子调控机制。教材除了注意保留植物生理学的经典章节内容外，新增加了“植物细胞离子跨膜运输”、“植物的次生物质代谢”、“植物激素作用机理”、“植物细胞信号转导”、“植物生物技术”等数章重要内容，教材最后还介绍了模式植物拟南芥。这些内容的增加一方面无疑是反映了植物生理学研究的进展，另一方面对逐步改变我国高等学校植物生理学教材一直按照理、工、农、医、师分类使用不同内容版本的做法是一有益的尝试。该教材内容在基础性、通用性、先进性、参考性等方面达到了较好的统一。

随着拟南芥、水稻等模式植物基因组全序列测序工作的完成，植物科学整体研究工作的重点将逐步转向“功能基因组”的研究，即研究与植物代谢和生长发育的分子调控机理、作物重要农艺性状表达密切相关的基因的功能及相互作用。而从“基因表达”到“性状表达”之间的过程是通过植物体内一系列信息传递、能量与物质代谢等复杂的生理生化过程及其调控环节来实现的，而“植物生理学”正是在植物整体、器官组织、细胞及分子水平上研究这些复杂生命活动过程及其调控机制的科学。也就是说，植物生理学的研究正是基因水平的研究与性状表达的研究之间的“桥梁”。可以预言，21世纪的植物生理学将逐步发展成为围绕植物生命活动过程的“功能实现及其调控机理”、在植物功能基因组的水平上全面探讨植物生长发育分子机理的全新学科。我期待着该教材在我国高校植物生理学的教学过程中发挥积极的促进作用，也希望教材内容在今后的改编或再版时能不断与时俱进。



2003年2月20日

第三版前言

本书的第二版完稿于2007年末，迄今已10年有余。本书的编者自2013年开始酝酿讨论本书的再版工作。考虑到近几年植物生理学及植物细胞与分子生物学研究的快速发展，我们特别邀请了一些优秀的中青年教师参加第三版教材的编写工作。在19位编者的共同努力下，经过2年多的艰辛工作，第三版书稿终于在2017年初完成。第三版内容的编写原则仍然是：依据植物生理学的自身学科性质，在力求较全面阐述基本概念和基础知识的同时，参考国际上较通行的植物生理学教材的章节框架和内容，尽可能在内容上反映本学科的最新研究进展，使内容在基础性、通用性、先进性、参考性等方面达到统一。与第二版内容相比较，第三版所有章节中均适量增加了一些最新研究进展内容，特别是对植物发育生物学、植物激素的代谢及作用机制、植物逆境生物学等章节内容有较大篇幅的修订。书中有些图增加了二维码，以便于读者查询相应图的彩图。

参加本书编写的人员均为中国农业大学植物生理学与生物化学国家重点实验室的学术骨干。在对编写内容进行分工时，主要结合个人相对专长的研究领域进行，以使教材内容尽可能充分地反映相关领域的最新研究进展。本书共分16章。绪论和第四、五章由武维华、王毅和陈益芳编写；第一至三章由袁明、傅纛和毛同林编写；第六、七章由韩玉珍、张蜀秋编写；第八、十章由韩玉珍编写；第九章由张军和任东涛编写；第十一章由张军、傅纛、蒋才富、杨淑华、陈智忠、毛同林、李继刚、张静和汤赛君编写；第十二、十五章由李颖章和李继刚编写；第十三、十四章由叶德和张学琴编写；第十六章由杨淑华、陈智忠和蒋才富编写。在完成初稿后，所有编写人员相互交叉审阅校正。全书由武维华、杨淑华、韩玉珍统稿。科学出版社的丛楠女士在本书的文字、图表及格式的修改审定方面做了大量工作。

本书的编写得到了科学出版社的指导和关心，同时也得到了编写人员所在单位许多领导和师生的关心和帮助，在此一并表示感谢。编者对教材中所引用的许多国内外教材、专著及科技期刊的大量资料和图片均尽最大可能地一一做了标注，如有遗漏和错误敬请谅解并指正。

尽管编者在编写过程中尽了最大努力，期望本书在全面介绍植物生理学基本概念和基础知识的同时，也尽可能地反映植物生理学研究领域的最新进展，但由于一方面本领域研究成果日新月异，另一方面编者的水平有限，因此内容上可能尚不尽如人意。同时，尽管我们在文字、图表等方面已尽最大努力反复校对核实，但仍难免会有一些错误，因此期望读者能随时将对本书的意见和建议反馈给我们，以便在本书有机会再版时予以修改。

编者

2018年元月于中国农业大学植物生理学
与生物化学国家重点实验室

第二版前言

本教材的第一版完稿于 2002 年末（于 2003 年春季出版），至今已 5 年。在第一版由娄成后院士和许智宏院士所写“序”中，都对本书编写者提出了殷切期望，要求我们随着植物生理学的发展，不断与时俱进地充实与完善教材内容，我们对此一直铭记在心。在本书第一版付印后的 5 年间，不断地在酝酿讨论本书的再版工作。特别是近几年，一些优秀中青年教师陆续加入我们的植物生理学教学和研究团队，进一步增强了我们尽快对原书进行修改再版的信心。

在 8 位编写者的共同努力下，经过近 2 年的艰辛工作，第二版书稿终于在 2007 年末完成。第二版内容的编写原则依然是：依据植物生理学的自身学科性质，在力求较全面地阐述基本概念和介绍基础知识的基础上，参考国际上最近几年较通行的植物生理学教材的章节框架和内容，并尽可能在内容上反映国际上本学科的最新研究成果，以期使本教材内容达到在基础性、通用性、先进性、参考性等方面的统一。与第一版内容相比较，第二版对植物发育生物学、激素作用分子机理、植物逆境生物学等章节内容有较大篇幅的修订。所有章节中都不同程度地适量增加了一些植物分子生物学研究的最新进展内容。

参加本教材修改编写的人员均为中国农业大学植物生理学与生物化学国家重点实验室的主要学术骨干。在对编写内容分工时，基本上是结合个人相对专长的研究领域进行的，以保证教材内容能尽可能充分反映相关领域的最新研究进展和内容。本教材共分十六章。绪论和第四、第五章由武维华编写；第一、二、三章由袁明编写；第六、七章由张蜀秋编写；第九、十一章由张军编写；第八、十章由韩玉珍编写；第十二、十五章由李颖章编写；第十三、十四章由叶德编写；第十六章和附录由杨淑华编写。在完成初稿后，先在编写人员间相互交叉审阅，在避免不同章节内容重复或遗漏的同时，也对书稿做了初步校正。全书由武维华、张蜀秋统稿，最后经王学臣教授审定全稿。科学出版社的责任编辑在本书的文字、图表及其格式的修改审定方面做了大量工作。

本教材的编写得到了科学出版社科学出版中心的指导和关心，同时也得到了编写人员所在单位许多领导和师生的关心和帮助。在此一并表示感谢。编者对教材中所引用的许多国内外教材、专著及科技期刊的大量资料和图片均尽最大可能一一做了标注，如有遗漏和错误敬请谅解并指正。

尽管本书编著人员在编写过程中尽了最大努力，期望本书在全面介绍植物生理学基本概念和基础知识的同时，也尽可能地反映植物生理学研究领域近十年来的最新进展，但由于一方面本领域研究成果日新月异，另一方面编者的水平有限，所以内容上可能尚不尽如人意。同时，尽管我们在文字、图表等方面已尽最大努力反复校对核实，但仍难免会有一些错误，因此期望读者能随时将对本书的意见和建议反馈给我们，以便在本书有机会再版时予以修改。

编 者

2008 年元月于中国农业大学植物
生理学与生物化学国家重点实验室

第一版前言

植物生理学是生命科学的基础学科之一，因此也是各类院校中与生物学相关的专业的本科及研究生必修的一门专业基础课程。

在过去的几十年中，我国高等学校教学使用的教材一直按照理、工、农、医、师分类使用不同的教材，植物生理学教材也一直沿袭理、农、医、师等的划分方法分别使用各主管部门组织编写的相应教材。这种条块分割的做法在一定程度上有悖于植物生理学作为生物学专业基础课程的性质，事实上也限制了我国植物生理学教材内容的基础性、包容性、通用性、参考性及先进性。例如，以往农业院校农学类各专业使用的植物生理学教材内容可能更注重强调与作物栽培相关的内容，而医学院校相关专业则可能更多强调与中草药相关的知识等等，再加上对教材篇幅和讲课时数的限制，导致我国的植物生理学教材的内容一直与国际通行的教材存在较大差距。而植物生理学作为生命科学的基础学科之一有其自身的性质和内涵，主要应包括对植物生理学的基本概念的阐述、基础知识的全面介绍、本学科的最新进展等。同时，植物生理学是一门实验科学，教材还应注意将实验技术方法与理论内容有机结合。在考虑到这些因素的前提下，编者在反复斟酌、讨论的基础上确定了本书的编写原则：依据植物生理学的自身学科性质，在力求较全面地阐述基本概念和介绍基础知识的基础上，参考国际上最近几年较通行的植物生理学教材的章节框架和内容，并尽可能在内容上反映国际上本学科的最新研究成果，以期使本教材内容达到在基础性、通用性、先进性、参考性等方面的统一。

参加本教材编写的人员均为中国农业大学植物生理学与生物化学国家重点实验室的主要学术骨干。在对编写内容分工时，基本上是结合个人相对专长的研究领域进行的，以保证教材内容能尽可能充分反映相关领域的最新研究进展和内容。本教材共分二十一章。绪论和第四、五、十八、二十一章由武维华编写；第一、二、三、六、八、十章由袁明编写；第七、十四、十五、十六、十七章由张蜀秋编写；第九、十一、十二、十三章由张军编写；第十九章由王学臣编写；第二十章由胡剑和武维华编写。在完成初稿后，先在编写人员间相互交叉审阅，在避免不同章节内容重复或遗漏的同时，也对书稿做了初步校正。然后由武维华统稿，最后经王学臣教授审定全稿。科学出版社的莫结胜女士在本书的文字、图表及其格式的修改审定方面做了大量工作。

本教材的编写得到了科学出版社科学出版中心和中国农业大学教务处的指导和关心，同时也得到了编写人员所在单位中国农业大学许多领导和师生的关心和帮助。在此一并表示感谢。编者对教材中所引用的许多国内外教材、专著及科技期刊的大量资料和图片均尽最大可能一一做了标注，如有遗漏和错误敬请见谅。

尽管编写者尽了最大努力期望本书在全面介绍植物生理学基本概念和基础知识的同时，也尽可能地反映植物生理学研究领域近十年来的最新进展，但由于一方面本领域从分子水平探讨植物生长发育机理的研究成果日新月异，另一方面编者的水平也有限，所以内容上可能尚不尽如人意。此外，尽管我们在文字、图表等方面已十分仔细认真，但仍难免会有一些错误，敬请读者见谅。同时，也望读者能将对本书的意见和建议反馈给我们，以便在本书有机会再版时予以相应的修改。

编 者

2002年10月于中国农业大学植物
生理学与生物化学国家重点实验室

目 录

姜成后第一版序	
许智宏第一版序	
第三版前言	
第二版前言	
第一版前言	
绪论	1
一、植物生理学的学习和研究内容	1
二、植物生理学的发展历史	2
三、植物生理学与生产实践	6
四、21 世纪的植物生理学发展前景	8
思考题	8
第一部分 植物细胞、水分与矿质营养	
第一章 植物细胞	10
第一节 细胞的膜系统	11
一、质膜	11
二、内膜系统	12
第二节 细胞核	16
一、细胞核的结构	16
二、细胞核与细胞质间的物质运输	17
第三节 细胞骨架	19
一、微丝	19
二、微管	20
三、细胞骨架的马达蛋白	23
第四节 细胞壁	23
一、细胞壁的结构和成分	23
二、细胞壁的功能	28
第五节 胞间连丝	28
一、胞间连丝的结构、分布和形态	28
二、物质通过胞间连丝的运动	30
第六节 植物细胞信号转导概述	31
一、受体	32
二、GTP 结合调节蛋白	32
三、第二信使系统	33
四、蛋白激酶和蛋白磷酸酶	34
五、细胞信号转导网络	34
小结	34
思考题	35
第二章 水与植物细胞	36
第一节 水的物理化学性质	36
第二节 植物细胞的水分关系	37
一、水势	37
二、水分的运动	39
三、植物细胞水势	40
小结	44
思考题	45
第三章 植物整体水分平衡	46
第一节 水分吸收	46
一、土壤中水分的状态	46
二、根的吸水	47
第二节 水在植物体内的运输	49
一、木质部结构	49
二、木质部水分运输速率	49
三、木质部水分向上运输的机制	50
第三节 蒸腾作用	52
一、植物蒸腾的方式	52
二、蒸腾的指标	53
三、气孔蒸腾	54
四、蒸腾的意义	60
五、土壤-植物-大气连续体系	60
小结	61
思考题	61
第四章 植物细胞溶质跨膜运输机制	62
第一节 生物膜的物理化学特性	62
一、生物膜的“两亲性”和“绝缘性”	62
二、跨膜电化学势梯度	63
三、能斯特方程和跨膜电位	64
第二节 细胞膜结构中的跨膜运输蛋白	66
一、离子通道	66
二、载体蛋白	68
三、离子泵	69

第三节 植物细胞的跨膜运输机制.....	71	一、根系吸收矿质元素的区域和过程	93
一、被动运输	71	二、植物吸收矿质元素的特点	94
二、主动运输	72	三、影响根系吸收矿质元素的因素	95
第四节 植物细胞氮、磷、钾、钙的跨膜运输系统.....	74	四、植物地上部分对矿质元素的吸收	96
一、氮的跨膜运输系统	75	五、矿质元素在体内的运输和利用	97
二、磷的跨膜运输系统	76	第三节 植物对氮、硫、磷的同化	98
三、钾的跨膜运输系统	77	一、氮的同化	98
四、钙的跨膜运输系统	78	二、硫的同化	102
小结	81	三、磷的同化	103
思考题	81	第四节 合理施肥的生理基础	103
第五章 植物的矿质营养和植物对氮、硫、磷的同化	82	一、作物需肥特点	103
第一节 植物体内的必需元素	82	二、施肥指标	104
一、植物体内的元素	82	三、发挥肥料利用效率的措施	105
二、植物的必需矿质元素和确定方法	83	第五节 植物的无土栽培	105
三、植物必需元素的主要生理功能概述	85	一、无土栽培的种类和设施	105
四、植物的有益元素和有害元素	91	二、植物无土栽培营养液	105
五、植物的缺素诊断	92	三、无土栽培的优点和发展前景	106
第二节 植物对矿质元素的吸收及运输	93	小结	107
		思考题	107

第二部分 植物体内的物质代谢及能量转换

第六章 光合作用I：植物对光能的吸收与转换.....	110	第一节 光合碳同化的 C_3 途径——卡尔文循环.....	137
第一节 光合作用的细胞器——叶绿体的结构与功能.....	111	一、卡尔文循环的反应步骤	137
一、叶绿体的结构	111	二、卡尔文循环的调节	140
二、光合色素	113	三、光呼吸	142
第二节 光能的吸收和传递	117	第二节 光合碳同化的 C_4 代谢途径	145
一、光的性质	117	一、 C_4 植物	145
二、光能的吸收和传递	117	二、 C_4 途径	146
第三节 光合作用的光化学反应与电子传递	119	三、 C_4 途径的调节及其生理生态意义	148
一、光化学反应	119	第三节 景天酸代谢途径	149
二、反应中心	120	一、CAM 植物的碳固定	149
三、光合电子传递	121	二、 C_3 植物、 C_4 植物与 CAM 植物光合特性比较	150
第四节 叶绿体中的 ATP 的合成	129	第四节 光合产物蔗糖与淀粉的合成	151
一、ATP 合酶	129	一、蔗糖的合成	152
二、ATP 产生的机制	130	二、淀粉的合成和动员	153
三、光合磷酸化的抑制剂	131	三、同化物在叶绿体与细胞质基质间的分配	156
第五节 光能的分配调节和光保护	131	第五节 光合作用生态生理	158
一、光能的分配调节	131	一、植物的光合速率	158
二、光抑制与光保护作用	133	二、影响光合作用的因素	158
小结	135	三、光合作用与作物产量	162
思考题	136	小结	164
第七章 光合作用II：光合碳同化	137		

思考题	164	四、植物次生代谢的其他生态意义	198
第八章 植物的呼吸代谢及能量转换	165	第三节 植物次生代谢的基因工程	199
第一节 呼吸作用的概念及生理意义	165	一、植物次生代谢基因工程的策略	199
第二节 植物呼吸代谢的途径	166	二、农作物品质及抗逆改良	200
一、底物氧化途径	166	三、药用植物细胞工程和基因工程	200
二、呼吸电子传递链与氧化磷酸化	172	小结	201
第三节 植物呼吸代谢的调控	179	思考题	201
一、糖酵解的调节	179	第十章 韧皮部运输与同化物分配	202
二、三羧酸循环的调节	180	第一节 韧皮部中的同化物运输	202
三、线粒体细胞色素电子传递链活性的调节	180	一、韧皮部是同化物运输主要途径的实验证据	202
四、交替途径的调节	181	二、韧皮部的结构与功能适应	203
第四节 植物呼吸作用的指标及影响植物呼吸的因素	181	三、韧皮部运输物质的化学性质及其形式	205
一、呼吸作用的生理指标	181	四、韧皮部运输的方向和速率	206
二、影响植物呼吸的自身因素	182	五、韧皮部运输的机制	208
三、影响植物呼吸的外界因素	182	第二节 同化物的装载和卸出	211
小结	184	一、韧皮部的装载	211
思考题	184	二、韧皮部卸出	216
第九章 植物次生代谢物	185	三、库-源转变过程中的装载和卸出途径	218
第一节 植物次生代谢物的种类与作用	186	第三节 同化物的配置和分配	219
一、酚类化合物及其衍生物	186	一、同化物的配置	219
二、萜烯类	189	二、同化物的分配	220
三、含氮化合物	191	三、韧皮部中的大分子信号与植物的生长发育	222
第二节 植物次生代谢的生态意义	193	四、同化物的再利用和再分配	223
一、植物次生代谢物与植物抗病性	193	小结	223
二、植物次生代谢与植物抗虫性	195	思考题	224
三、植物次生代谢与植物化感作用	196		

第三部分 植物的生长发育

第十一章 植物生长物质	226	四、细胞分裂素的生理功能	252
第一节 生长素	226	五、细胞分裂素的信号转导	256
一、生长素的发现	226	第四节 脱落酸	259
二、生长素的生物合成、代谢和运输	229	一、脱落酸的发现	259
三、生长素的生理功能	235	二、脱落酸的结构与活性	259
四、生长素的作用机制	237	三、脱落酸的生物合成、运输和代谢	260
第二节 赤霉素	239	四、脱落酸的生理功能	263
一、赤霉素的发现	239	五、脱落酸的信号转导	265
二、赤霉素的生物合成和代谢	240	第五节 乙烯	267
三、赤霉素的生理功能	243	一、乙烯的发现	267
四、赤霉素的信号转导	246	二、乙烯的生物合成和运输	267
第三节 细胞分裂素	248	三、乙烯的生理功能	270
一、细胞分裂素的发现	248	四、乙烯的信号转导	273
二、细胞分裂素的结构与活性	249	第六节 油菜素甾醇	276
三、细胞分裂素的生物合成、代谢和运输	250	一、油菜素甾醇的发现	276
		二、油菜素甾醇的结构	276

三、油菜素甾醇的生物合成及代谢	276	二、植物从成年营养期到成年生殖期变化的特点	327
四、油菜素甾醇的生理功能	277	三、影响植物从幼年期向成年期转变的因素	328
五、油菜素甾醇的信号转导	279	四、诱导植物开花的因素	328
第七节 茉莉素	281	第二节 光周期现象	329
一、茉莉素的发现	281	一、植物光周期现象的发现	329
二、茉莉素的结构与生物合成	282	二、植物成花的光周期反应类型	329
三、茉莉素的生理功能	282	三、诱导植物开花的临界日长	330
四、茉莉素的信号转导	283	四、光期与暗期的作用	331
第八节 独脚金内酯	284	五、光周期诱导开花的生理机制	332
一、独脚金内酯的发现	284	六、光周期理论在农业生产上的应用	334
二、独脚金内酯的结构	285	第三节 春化作用	335
三、独脚金内酯的生物合成	285	一、春化作用的概念和类型	335
四、独脚金内酯的生理功能	286	二、影响植物春化的因素	336
五、独脚金内酯的信号转导	286	三、春化刺激的感受和传递	337
第九节 水杨酸	287	四、春化作用在农业生产上的应用	337
一、水杨酸的发现与结构	287	第四节 成花诱导的遗传调控机制	337
二、水杨酸的生物合成与代谢	287	一、概述	337
三、水杨酸的生理功能	288	二、 <i>FLC</i> 基因的表达调控	338
四、水杨酸的信号转导	288	三、光诱导开花的遗传调控机制	339
第十节 其他植物生长物质	289	四、赤霉素诱导开花的调控机制	340
一、多胺	289	小结	341
二、多肽类的生物活性物质	290	思考题	341
小结	290	第十四章 植物生殖生理	342
思考题	291	第一节 花器官发育	342
第十二章 植物的生长与分化	293	一、花的构造及其作用	342
第一节 植物细胞的生长和分化	293	二、花发育的遗传调控模式	342
一、植物细胞分裂与生长	293	三、花的性别	344
二、植物细胞分化	294	第二节 雄配子体的形成与发育	346
第二节 植物的生长和分化	296	一、花药的基本结构及发育过程	346
一、植物生长分化的特点和控制	296	二、花粉的结构与发育过程	347
二、植物的胚胎发育	297	三、雄配子体发育的遗传学基础	349
三、种子的萌发	300	第三节 雌配子体的形成与发育	351
四、植物的营养生长	301	一、雌蕊及胚珠的结构与发育过程	351
五、植物生长的相关性	310	二、柱头的生理特点和生活力	352
第三节 光对植物生长的影响	312	三、雌配子体的细胞生物学特征	352
一、植物的光形态建成	312	四、雌配子体的发育过程及其生理变化特点	354
二、光敏色素	313	五、雌配子体发育的遗传调控	355
三、植物的蓝光、紫外光反应	317	第四节 授粉受精	357
第四节 植物的运动	317	一、授粉受精的类型	357
一、向性运动	317	二、花粉与柱头细胞的相互识别	357
二、感性运动	322	三、花粉萌发与花粉管生长	357
三、生物钟——生命的内源节律	323	四、花粉管及精细胞与雌配子体细胞的识别	360
小结	324	五、受精过程中雌蕊的生理变化	360
思考题	325		
第十三章 植物成花诱导生理	326		
第一节 植物从幼年期到生殖期的转变	326		
一、植物从幼年期到成年期变化的特点	326		

六、植物的自交不亲和性.....	360	第三节 植物的休眠.....	370
七、影响授粉受精过程的因素.....	361	一、休眠的器官和类型.....	370
小结.....	362	二、休眠的诱导.....	370
思考题.....	362	三、种子休眠.....	371
第十五章 植物的成熟与衰老生理.....	363	四、营养器官休眠.....	373
第一节 种子的发育.....	363	第四节 植物的衰老.....	373
一、种子发育.....	363	一、衰老的类型及其中的变化.....	373
二、种子发育过程中的物质变化及激素和基因调控.....	364	二、衰老的调控.....	374
三、种子的成熟.....	366	第五节 植物器官的脱落.....	378
第二节 果实的发育.....	366	一、脱落的机制.....	378
一、果实的生长.....	366	二、脱落的环境信号.....	379
二、单性结实与无融合生殖.....	367	三、脱落的调控.....	380
三、果实成熟.....	367	小结.....	380
		思考题.....	380
第四部分 植物环境生理			
第十六章 植物逆境生理.....	382	三、SOS 途径调节 Na ⁺ 平衡的分子机制.....	394
第一节 植物逆境生理概论.....	382	第四节 植物的抗寒性.....	395
一、逆境对植物的影响.....	382	一、低温胁迫对植物的影响.....	395
二、植物响应逆境的生理机制.....	383	二、植物抗低温的生理和分子基础.....	396
第二节 植物的抗旱性.....	385	第五节 植物的抗热性.....	399
一、干旱对植物的影响.....	385	一、高温对植物的影响.....	399
二、植物抗旱的生理和分子基础.....	388	二、植物耐高温的生理和分子基础.....	399
第三节 植物的抗盐性.....	391	小结.....	401
一、盐胁迫对植物的影响.....	391	思考题.....	402
二、植物抗盐的生理和分子基础.....	392		
主要参考文献.....	403		
中英文名词对照索引.....	408		

绪 论

一、植物生理学的学习和研究内容

植物生理学 (plant physiology) 以学习和研究构成植物的各部分乃至整体的功能及其调控机制为主要内容, 通过了解其功能实现过程及其调控机制来不断深入地阐明植物生命活动的规律和本质。简言之, 植物生理学研究 and 探讨的核心内容是植物生命活动过程中的“功能及其调控机制”。诸如植物根组织细胞如何自土壤或水体中吸收无机营养和水分、叶片组织中叶肉细胞的叶绿体如何自大气环境中固定二氧化碳、植物体内的无机物和有机物如何通过维管束被转运、植物各部分的活细胞如何感受并传递环境刺激信号、植物如何适应恶劣自然环境等功能实现过程的机制及不同功能过程之间的相互协调和作用机制等, 这些都属于植物生理学的研究范畴。

需要特别指出的是, 植物生理学的研究范畴并不局限在个体、组织、器官、细胞和分子等某一结构层面上, 研究植物生命活动功能的过程可以在较为宏观的个体或组织、器官水平上, 也可以在细胞和分子水平上。例如, 在 20 世纪 50~70 年代, 植物生理学家在叶肉细胞和叶绿体结构水平上研究植物的光合作用过程及其调控机制; 但自 20 世纪后期以来, 人们逐步地开始在类囊体膜蛋白复合体、光合碳代谢关键酶的基因表达调控、叶绿体与细胞核间的信息传递等分子及分子遗传水平上研究光合机制及其调控。特别是近几年来, 随着基因组学研究的迅猛发展, 植物科学家已经开始了植物功能基因组学 (plant functional genomics)、蛋白质组学 (proteomics) 和代谢组学 (metabonomics) 的研究, 而植物生理学正是研究植物的“功能过程及其调控机制”的科学, 这无疑为植物生理学研究的发展提供了更为广阔的空间。从分子遗传学的概念

来讲, 植物的各种性状是由基因的表达及其调控来控制的, 而从基因表达到性状表达的过程是依赖多种生理生化过程 (即功能实现过程) 及其调控来实现的。根据植物生理学内涵的不断变化, 人们也不断地提出一些新的学科名称来试图反映这些变化, 如近年来就有“植物分子生理学” (plant molecular physiology) 的提法。本书编者认为, 对于植物生理学家来说, 重要的是不断地以发展的眼光和态度去理解和充实植物生理学的真正内涵。

植物完成其生活史的生命活动过程十分复杂, 从植物生理学的角度可人为地将其大致分为生长发育与形态建成、物质与能量代谢、信息传递和信号转导三个大的方面。

植物的生长发育是植物生命活动的外在表现。生长是指细胞数目增加、细胞体积扩大而导致的植物个体体积和重量的增加; 而发育是指细胞的分化导致新组织、新器官的出现所造成的一系列形态变化 (或称形态建成), 包括从种子萌发, 根、茎、叶的生长, 直到开花、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。而植物生长发育的基础是植物体内的物质和能量代谢过程。

植物的代谢活动包括水分和养分的吸收、植物体内各种物质的运输、无机物的同化与利用、碳水化合物的合成与分解及转化等。作为实现和完成植物生长发育过程基础的各种代谢过程, 受到多方面因素的调节, 除了某一代谢过程自身在其各个环节上存在复杂的调节机制外, 不同代谢过程之间也存在有机的协调。与其他生物种类相比较, 绿色植物代谢活动的最大特点是它的“自养性” (autotrophism)。绿色植物通过光合作用 (photosynthesis) 这一“地球上最重要的化学反应” (诺贝尔奖基金委员会评语), 以太阳能为能源将简单的无机物 (CO_2 和 H_2O) 合成碳水化合物, 又以碳水化合物为基本骨架合成蛋白质、核酸、脂类等各