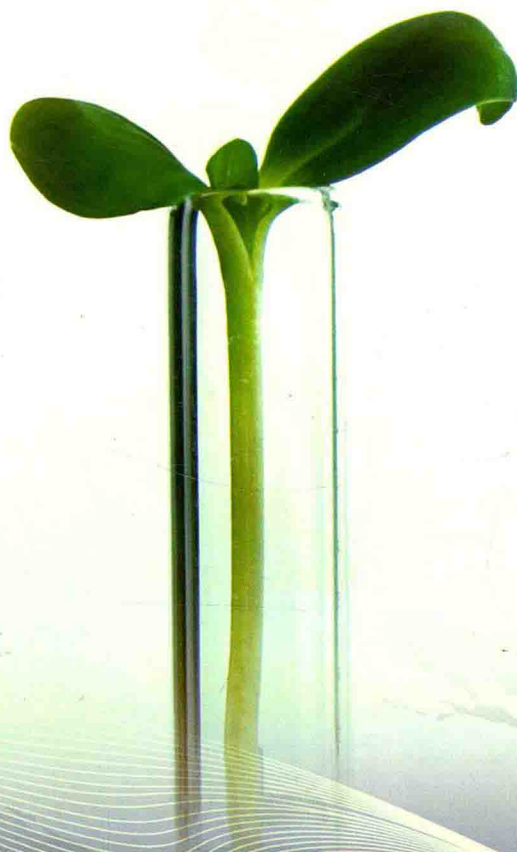


高等院校“十二五”规划教材
GAODENG YUANXIAO SHIERWU GUIHUA JIAOCAI

植物生理学

ZHIWU SHENGLIXUE

主编 ○ 毛自朝

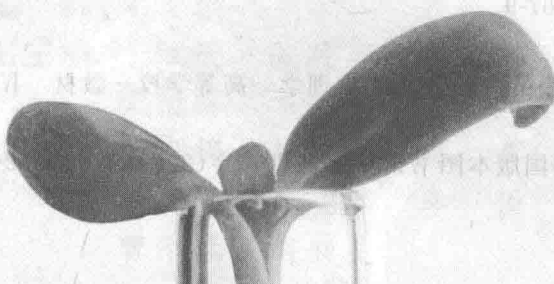


华中科技大学出版社

<http://www.hustp.com>

LI ODENG YUANXIAO SHIERWU GUIHUA JIAOCAI

ZHIWU SHENGLIXUE



il

华中科技大学出版社

<http://www.hustp.com>

中国·武汉

内容提要

本书分为四篇,按照“植物细胞生理——植物代谢生理——植物生长发育生理——植物逆境生理与次生代谢”的体系编排。全书安排了十三章内容,每个章节附有相应的练习题,以便学习者巩固所学。教材在编写过程中既注重传统植物生理学知识体系的系统描述,又能兼顾植物生理学研究进展和发展趋势的介绍,因而本书可作为农、林院校植物生产类和综合大学植物学类本科及研究生植物生理学的教材或参考书,也可从事植物生命科学研究的研究人员提供植物生理学知识的参考。

图书在版编目(CIP)数据

植物生理学 / 毛自朝 主编. 2 版. —武汉: 华中科技大学出版社, 2017.8
ISBN 978-7-5609-8967-9

I. ①植… II. ①毛… 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(2013)第 102682 号

植物生理学

毛自朝 主编

策划编辑:王京图

责任编辑:王京图

封面设计:李龙飞

责任校对:朱洁

责任监印:周治超

出版发行:华中科技大学出版社(中国·武汉)

武汉喻家山 邮编:430074 电话:(027)81321915

录排:北京纬图博文文化传媒有限公司

印刷:北京旺鹏印刷有限公司

开本:787mm×1092mm 1/16

印张:26.5

字数:500 千字

版次:2017 年 8 月第 2 版第 2 次印刷

定价:46.80 元



本书若有印装质量问题,请向出版社营销中心调换
全国免费服务热线:400-6679-118,竭诚为您服务
华中出版 版权所有 侵权必究

编委会

主 编:毛自朝

副主编:于虹漫

梁艳丽

编 委:董玉梅

海梅荣

曾千春

陈疏影

字淑慧

艾洪莲

杜晓翠

赵昶灵

林 春

李 俊

本书由毛自朝主编。具体编写分工如下:绪论由毛自朝编写;第一篇由梁艳丽负责统稿,董玉梅编写第一章,梁艳丽编写第二章;第二篇由陈疏影负责统稿,艾洪莲编写第三章,林春编写第四章,海梅荣编写第五章,陈疏影编写第六章,杜晓翠编写第七章;第三篇由于虹漫负责统稿,毛自朝编写第八章,李俊编写第九章,曾千春编写第十章,于虹漫编写第十一章;第四篇由赵昶灵负责统稿,字淑慧编写第十二章,赵昶灵编写第十三章。

前 言

植物生理学(plant physiology)是研究植物生命活动规律,揭示自养生物生命现象本质的科学。近年来,植物生理学的研究内容日益深入和扩大,一方面,研究领域从个体、器官、细胞水平深入到分子互作等领域;另一方面,逐步开始探究植物与外界环境关系的研究,结合环境科学和生态学等学科,拓展到群体、群落、生态系统和生物圈等宏观层次。植物生理学的研究内容可概括为:细胞生理、代谢生理、生长发育生理、逆境生理以及植物生理学的分子基础和生产应用。

植物生理学既是一门基础理论学科,又是一门实践性很强的学科,它的诞生和发展都与农业生产有着极为密切的关系。当今,在光合效率与农业生产、作物对不良环境的抗性、提高作物体系的竞争能力、植物生长发育与激素、生物固氮、矿质营养吸收效率、遗传工程、细胞工程、菌根和土壤微生物和大气污染及病虫害综合防治等亟待解决的全球性重大农业研究课题中,有多项是属于植物生理学的研究范畴,这充分展示了植物生理学在农业现代化中的重要地位。因此,植物生理学是高等院校植物类专业重要的专业基础课,也是生物学、农学专业的骨干课程。

本书主要由云南农业大学植物生理教研组执笔,在华中科技大学出版社的组织下,全国多所高校的老师也参与了编写和校订工作。

本书既阐述了传统植物生理学的知识体系,又对植物生理学研究进展和发展趋势作了详尽介绍,本书可作为农、林院校植物生产类和综合大学植物学类的本科及研究生的教材或参考书,也可为从事植物生命科学研究的研究人员提供参考。

本书在编写过程中还得到“云南省植物生理学精品课程”、“云南农业大学植物生理学精品课程”、“国家生物技术特色专业建设”和“云南农业大学核心教学团队”等项目的资助,在此一并表示感谢!

因编者知识有限,难免有疏漏之处,敬请读者谅解并提出宝贵意见!

——编 者

目 录

绪 论	1
-----------	---

第一篇 植物细胞生理

第一章 植物细胞	12
第一节 植物细胞结构概述	12
第二节 植物细胞壁	14
第三节 生物膜和细胞器	17
第四节 植物细胞骨架	27
第五节 细胞周期调控	28
第六节 胞间连丝和共质体	30
第二章 植物细胞信号转导与植物基因组	32
第一节 植物细胞的信号转导	32
第二节 植物基因组	36

第二篇 植物代谢生理

第三章 植物水分生理	40
第一节 水分在植物生命活动中的作用	40
第二节 植物细胞对水分的吸收	43
第三节 植物根系对水分的吸收	54
第四节 蒸腾作用	61
第五节 植物体内水分的运输	71
第六节 植物的节水生物学	73
第四章 植物的矿质营养	81
第一节 植物体内的必需元素	81
第二节 植物细胞对矿质元素的吸收	92
第三节 植物根系对矿质元素的吸收及运输	101
第四节 植物对氮的同化	109
第五节 合理施肥的生理基础	116
第五章 植物的光合作用	121
第一节 光合作用的意义及特点	121
第二节 叶绿体和光合色素	122
第三节 光合作用的机制	130
第四节 C_3 植物、 C_4 植物、 C_3-C_4 中间植物和 CAM 植物的光合特征比较	149
第五节 影响光合作用的因素	151
第六节 光合作用与作物生产	158
第六章 植物的呼吸作用	162
第一节 植物呼吸作用的概念和意义	162
第二节 植物呼吸代谢途径	164
第三节 呼吸作用的指标及影响呼吸速率的因素	174
第四节 呼吸作用与农业生产	176
第七章 植物体内同化产物的运输和分配	179
第一节 植物体内同化产物的运输	179

第二节	同化产物韧皮部运输的机理	187
第三节	同化物的分布	196
第三篇 植物生长发育生理		
第八章	植物生长物质	208
第一节	植物生长物质概述	208
第二节	生长素类	209
第三节	赤霉素类	220
第四节	细胞分裂素类	229
第五节	脱落酸	236
第六节	乙 烯	243
第七节	其他植物生长物质	247
第八节	植物生长调节剂及其合理应用	259
第九章	植物的营养生长和运动	268
第一节	植物生长的细胞学基础	268
第二节	种子萌发与幼苗生长	271
第三节	植物的生长	276
第四节	环境条件对生长的影响	281
第五节	植物的运动	286
第十章	植物成花和生殖生理	288
第一节	幼年期与花熟状态	289
第二节	春化作用	289
第三节	光周期现象	294
第四节	花器官形成及其生理	305
第五节	受精生理	319
第十一章	植物的成熟与衰老生理	337
第一节	种子的发育与成熟生理	337
第二节	果实的生长和成熟生理	343
第三节	植物的休眠	347
第四节	植物的衰老生理	350
第五节	植物器官脱落生理	354
第四篇 植物逆境生理与次生代谢		
第十二章	植物逆境生理	360
第一节	植物的逆境和抗逆性概述	360
第二节	植物的抗寒性	372
第三节	植物的抗热性	376
第四节	植物的抗旱性与抗涝性	379
第五节	植物的抗盐性	386
第六节	植物的生物逆境与抗性	389
第十三章	植物的次生代谢和次生产物	398
第一节	植物次生代谢的基本内涵	398
第二节	次生产物的主要类型及其生理和药理作用	399
第三节	植物次生代谢产物的生态生理意义	405
第四节	植物次生产物的人工获取策略	411
第五节	植物次生代谢基因工程	414
参考文献		418

绪 论

一、植物生理学的概念、任务和研究内容

(一)概念和任务

植物生理学(plant physiology)是植物学的分支之一,是研究植物生长与发育进程中生命活动规律及其与外界环境互作的科学。植物生理学研究的任务是在探究植物的物质代谢、能量转化、生长发育和类型变异等生命活动规律的基础上,调控植物(特别是作物)的生长发育进程,为人类的生存发展提供物质和能源保障,同时为促进人与自然的和谐发展作出应有贡献。

植物生理学主要以高等绿色植物为研究对象,以揭示高等植物生长发育过程中分子、亚细胞、细胞、组织、器官、个体及群体水平上的基本生命活动规律,以及植物应答外界非生物和生物胁迫时的复杂生命活动。

植物科学,特别是植物分子生物学、功能基因组学和生态学的迅猛发展,极大地促进了植物生理学在微观和宏观方面的快速发展。例如,人类对植物生命活动奥秘的探究,已经从植物的个体、器官、细胞等水平深入到更微观的分子水平;随着生态学、环境科学的进步与深化研究,人们探索植物生命规律的视野已从个体转向群落、生态系统和生物圈等更宏观的层次。由此可见,植物生理学的研究内容日渐广阔和深入。

植物生理学,揭示了植物细胞的生理、代谢变化、生长发育、信号传导、逆境反应和变异等生命活动规律,阐明了植物高效生产的生理与分子机制,从而为作物的良种培育、高产栽培措施制定和农产品采后储藏与加工提供了必要的理论指导。

(二)研究内容

植物生理学研究内容可分为细胞生理、代谢生理、生长发育、信息传递、逆境反应和类型变异等方面。各研究内容间既紧密联系又相互影响,形成了一个有机整体。植物细胞是植物生命活动的基本单位,植物的一切物质代谢、能量代谢、信息传递以及由此诱发的植物生长、分化、发育都是以细胞为基本单位进行的。植物细胞具有全能性,每一个活细胞都具备在一定的外界环境的刺激下,通过基因组中基因时空专一性表达,调控细胞分化,形成一个完整植株的潜力。因此,要了解植物生命活动的规律和本质,必须从细胞水平来探究。开展细胞结构与功能、生化代谢分室调节,细胞内、细胞间信息交流与传导、细胞的增殖与分化、遗传物质的复制、功能基因的表达调控等方面的研究是细胞生理的主要研究内容。

植物代谢(metabolism),又称植物新陈代谢,是指维持植物生命活动过程中各种生化反应及其伴随的能量变化的总称,是植物生长发育的分子基础和微观体现。植物的新陈代谢,从形式上可分为物质代谢和能量代谢;基于代谢物种类不同又分为初生代谢和次生代谢;基于代谢方向,可分为同化(或合成)和异化(或分解)。当前,植物代谢生理主要是研究水分和

矿质营养代谢、光合作用、呼吸作用,以及植物体内有机物质(包括糖、蛋白质、脂肪、核酸、激素、次生产物)的代谢等各种反应过程。

生长发育(growth and development)是植物代谢活动的结果,生长发育生理主要研究植物的生长、分化、发育过程及其调控机制。它包括细胞水平的分裂、伸长、分化,以及由此导致的组织、器官的形态发生(morphogenesis)和植株水平的种子萌发、根、茎、叶的生长,以及开花、结实、衰老、死亡等过程。植物的生长发育是各种生命活动的综合表现,是植物基因时空专一表达的结果。

植物信号转导(signal transduction)是指植物体如何感受并传导其生存环境中的物理、化学和生物因子的刺激,从而引发相关基因的时空专一表达来调适植物的生理和代谢变化,进而改变植物的生长发育和形态建成的复杂过程。植物信号转导过程中,细胞信号转导是基础,即植物在细胞水平上完成的包括细胞感受、转导各种环境刺激、引起相应生理反应的过程。细胞信号转导是细胞间信息交流的一种最基本、最原始和最重要的方式。植物体不能移动,生活在多变的环境中,环境因子对植物的影响贯穿其整个生命过程。信号转导的研究对植物科学所有方面作出了重要贡献,将许多领域的研究成果组成一个系统的信号传导网络,并通过获得信号网络来揭示植物浩繁生命本质与奥秘。

逆境反应(stress response)是指植物对所遭遇的不良非生物因子(如干旱、水涝、寒冷、冰冻、高温、盐渍以及环境污染等)和生物因子(如病毒、病原细菌、病原真菌和昆虫取食等)胁迫的反应。植物的生长周期中,不可避免会受到一种或多种逆境的刺激,并作出相应的应答反应。逆境生理是植物在逆境下的生理与代谢变化,是逆境下各种生命活动的整合,与植物在正常、适宜环境条件下的生理过程相异,有其自身的规律和特点。相应的逆境生理学是研究植物在各种逆境胁迫下生命活动规律及其适应和抵抗逆境的生理反应过程,植物逆境生理是深入研究抗逆性育种、抗逆性基因资源挖掘并应用于生产实践的基础,植物逆境生理的研究对解决人口膨胀与资源匮乏间的矛盾等方面有重要意义。

植物类型变异(plant variation)是指环境变化特别是逆境胁迫引起的植物的生态、形态甚至遗传特性的变化,以适应新环境的现象。植物长期在胁迫因子或独特生态条件的影响下会诱发变异,如生活在不同环境的同种植物会逐渐变异最终演化为新的生态型。如高海拔植物,长期忍受高紫外辐射胁迫,植物一般较为矮小,同时植物气生器官中往往合成和积累较多的黄酮类如花青素等紫外吸收物质;多年生肉质宿根植物,如天门冬属植物,为避免病原微生物对根部的浸染,在根部会合成积累萜类、酚类等抗生性物质;另一个植物类型变异的典型例子是陆稻,陆稻起源于生存在水生环境的水稻,部分水稻在长期的自然和人工选育过程中具备抗旱能力,变为陆稻;相对于水稻,陆稻在形态结构和生理代谢方面均发生了较大的变化,如在解剖结构上陆稻根系与根毛发达;叶片长且宽,气孔发育少,蒸腾效率高;植株分蘖少、机械组织发达、谷粒大,谷壳厚,从形态结构和生理代谢上体现了陆稻对旱生环境的适应性。

上述植物生理学的研究内容之间相互联系交织成网,首先以细胞为基本单位进行一切生命活动,代谢活动在细胞中进行,生长发育以细胞为起始,植物的对环境响应与变异是通过细胞信号转导来实现的;其次植物的物质和能量代谢是植物的生长发育、环境响应及变异的基础,在外界变化环境因子的作用下,植物通过信号的识别、传递和转导,引起包括基因表达在内

的生理代谢改变和外在形态结构的变异,以调适生长发育进程并对环境刺激作出适应性反应。

综上所述,植物生理学既是一门基础理论学科,也是一门实践性较强的学科,它的诞生和发展与人类对植物的栽培与利用有着极为密切的关系。植物生理学是合理、高效种植生产的基础。当前植物生理学在提高植物光合效率、提高生物固氮和矿质营养利用效率、提高生产能力、选育和改良植物品种等方面具有广阔应用前景。此外,植物生长调节剂和次生代谢产物可用于生长发育的调控和植物病害的生物防治等。植物生理学结合现代生物技术手段,有望对人类所面临的环境污染及病虫害等全球性农业、林业及能源危机持续发挥重要作用。这也充分说明植物生理学在农、林业现代化中占有非常重要的地位。

植物生理学的研究内容可分为宏观和微观领域,既有理论研究,也有实践探索,但它们彼此紧密相连,共同组成植物生理学的整体。植物生理学的任务是在不同层次、不同水平上,研究和了解植物在各种环境条件下进行物质代谢、能量转化、信息传递和信号转导及形态建成等生命活动的规律和机制,并用所研究的理论成果,调控植物的生长发育并提高其抗逆能力来为植物生产服务。植物生理学在当今人口膨胀、资源和能源短缺的背景下具有重要地位,因而是所有农、林专业学生的必修课。

二、植物生理学的产生与发展

(一)植物生理学的诞生

植物生理学诞生和发展于人类栽培与应用植物的生产实践中。植物生理学在生产实践中产生,并随着生产水平和生产力的发展而发展。相应地植物生理学的发展又可推动生产的发展,并在实践中丰富自身。

植物生理学在形成一门独立、完整的学科体系之前,经历了漫长的孕育历程。中国、印度、埃及、希腊等文明古国的古代劳动人民在生产实践中总结出许多有关植物生理学的知识。以我国为例,1998年周肇基编写的《中国植物生理学史》一书中,对我国古代生产实践中积累的植物生理学相关知识进行了较为系统地论述。在植物的水分生理方面,公元前14~前11世纪殷墟甲骨卜辞拓片中就有“贞禾有及雨?三月”等记载。这些描述比起古希腊的记载至少要早1000余年。在矿质代谢方面,早在公元前3世纪(战国时期)荀况著《荀子·富国篇》中就记载有“多粪肥田”;同时期,韩非著《韩非子》中记载有“积力于田畴,必且粪灌”。公元前1世纪,西汉《汜胜之书》中,已将施肥方式划分为基肥、种肥和追肥,并且在书中总结了我国古人在距今2200多年前创造的“区种法”、“汤有旱灾,伊尹作为区田,教民粪种,负水浇稼,区田以粪气为美,非必须良田也”、“凡耕之本,在于趣时,和土,务粪泽,早锄草获”,从中可见古代中国农业发展已达到很高水平,且总结出相关植物生理学中水、肥管理与作物营养需求方面的经验知识。公元6世纪30年代北魏贾思勰著《齐民要术》,书中最完整地总结了中国古代的农学知识。如《齐民要术·种枣》载有“嫁枣法”、“正月一日,日出时,反斧斑驳椎之。名曰‘嫁枣’。不斧则花而无实,斫则子萎而落也”,《齐民要术·种李》载有“嫁李法”、“正月一日或十五日,以砖石著李树枝中,令实繁”。其要点是在枣、李的休眠期,用斧头的钝头在树干上敲打或用砖石停放在树杈间,使果树枝条的韧皮部受到一定程度的伤害,减少光合产物向下运输,枝条上部可获得较多有机营养,可收到增加开花结实的效果。

《齐民要术》中记载了有关绿肥应用的知识,如“若粪不可得者,五月中概种绿豆,至七八月犁掩杀之,如以粪粪田,则良美与粪不殊,又省功力”。公元 1149 年宋代陈旉著《农书》中指出:水稻田过肥会造成“苗茂而实不坚”。我国明末清初宋应星(1587—1660)著的《天工开物》(1637)中指出:“由气而化形,形复返于气,百姓日习而不知也”、“气从地下催腾一粒,种性小者为蓬,大者为蔽牛干霄之木,此一粒原本几何,其余皆气所化也”。这表明 300 多年前我国学者已经明确提出了植物生活中需要空气营养的假说或观点。

在国外,著名古希腊哲学家亚里士多德(Aristotle)认为“正像动物通过胃、肠吸收营养一样,植物的根是通过从土壤中吸收腐殖质来构成其躯体的”,他同时观测到叶片的变绿与光照相关;古代罗马人已在栽培作物中应用人、畜粪便及石灰作为肥料以促进增产。阿拉伯植物学的奠基人库尔德生物学家 Abū Hanifa Dinawari(828—896)所著 *Book of Plants* 描述了 637 种植物,并对植物的发育从发芽到死亡进行论述,并描述了植物生长及开花结果的过程。西方经典《圣经》描述了近 40 余种植物,并记录了在人类早期的食物生产中如何收集植物的种子,植物生长所需的温度、湿度及土壤的可耕作性等农业实践操作过程。

上述中、外古代生产实践中有关植物生理学知识的记载,都有一个共同特点,即都是属于生产实践经验的总结,而因没有进行有效的控制实验研究,尚不能上升至理论层面。但这些知识的积累,正是植物生理学萌芽的基石。最早进行植物生理学实验的学者是荷兰的 Van Helmont(1577—1644),他在盆栽柳树苗实验中,只浇雨水,5 年后柳树增长了 74.4kg,而盆中土壤只减轻了 57g,他由此推论水是植物长大的物质来源。此后英国 John Woodward(1665—1728),在 1699 年分别用雨水、河水和加入了花园土的水作薄荷的灌溉试验。结果发现加入了花园土的水浇灌的薄荷生长最好,河水次之,雨水浇灌的最差,由此得出“单纯的水对于植物的生长发育是不够的”的结论。该研究预示了植物在生长发育过程中对矿物质营养有需求,从而开启了植物矿质研究的先河。1776 年英国学者 J. Priestley(1733—1804)因最早观察到植物可以“改善空气”,其研究被认为是光合作用研究方面的开端。1779 年荷兰学者 J. Ingenhousz(1730—1799)证实,绿色植物只有在光下才能“净化”空气,即吸收二氧化碳、释放氧气。1804 年瑞士学者 N. T. de Saussure(1767—1845)通过实验研究证明植物在光下利用 CO_2 进行光合作用而生长,从而逐步建立了植物空气营养的理论。18 世纪 80 年代,法国学者 A. Lavoisier 通过研究认为呼吸是一种缓慢燃烧的形式,并指出动物呼出的气体中含有水汽,动物呼吸中吸收氧气后可产生二氧化碳和水而逐步建立起了呼吸作用的总概念,其理论后来被用于植物呼吸理论的建立。

植物生理学在生产实践和科学实验的母体中经过千余年的孕育,终于在公元 19 世纪后半叶诞生。在植物生理学的诞生过程中,德国科学家作出了杰出的贡献。1840 年德国人 J. von Liebig(1803—1873)创立植物矿质营养学说,提出施加矿质肥料补充作物对矿质营养的消耗。1845 年德国学者 J. R. Mayer(1814—1878)确定植物光合作用中积累的化学能来源于太阳能,并认为这种能量转化过程遵循能量转化与守恒定律。1859 年,德国学者 J. von Sachs、W. Knop 和 W. Pfeffer 等人创立了植物的无土栽培技术,并对植物的生长、光合作用等开展了大量的控制实验研究,从而使植物生理学逐渐形成一个完整的学科体系。J. von Sachs(1832—1897)在总结自身科学实验和前人研究的基础上,于 1882 年撰写《植物生理学

讲义》，并在大学讲授植物生理学课程，培养了一批较为优秀的学生，如他的学生 W. Pfeffer 在 1904 年创作并出版《植物生理学》三卷本，标志着植物生理学的建立，因此 J. von Sachs 和 W. Pfeffer 被称为植物生理学的两大先驱。

(二) 植物生理学的发展、壮大与分化

20 世纪植物生理学进入了迅速发展时期，1920 年，美国学者 W. W. Garner 和 H. A. Allard 发现了植物的光周期现象，阐述了光照长短对植物成花的影响而使植物的发育生理学取得了新进展。同时该时代因物理学、化学的发展，相应技术、设备、方法用于植物生理学研究，使得植物生理学的各个领域都取得了突飞猛进的发展。该时期标志性的成果是 20 世纪 30 年代到 60 年代相继发现了五大类植物激素[生长素(IAA)、细胞分裂素(CTKs)、脱落酸(ABA)、赤霉素(GAs)和乙烯(ETH)]及其相应的生理功能；50 年代，美国学者 M. Calvin 等采用同位素 ^{14}C 示踪技术和层析技术，揭开了植物光合碳循环(C_3 途径)之谜；60 年代末期，Hatch 和 Slack 又发现了 C_4 双羧酸途径(C_4 途径)；在发现 C_3 、 C_4 途径的基础上，还发现了光呼吸(C_2 循环)和适应于干旱环境，水分节约模式下的景天酸代谢途径(CAM 途径)以及植物感应和传导外界环境信号相关的光受体、钙调素、激素受体及蛋白质可逆磷酸化、蛋白质泛素化修饰、降解途径等生理生化代谢历程。

近 20 年来，随着植物组培与再生技术的进步，同时，生物学中遗传学、分子生物学、基因工程、基因组学和蛋白组学理论与技术的迅速发展并应用于植物生理研究，使得植物生理学进入了一个崭新而快速的发展阶段。该阶段植物生理学研究的重点在于阐述植物生长、发育的代谢基础及分子机制，植物发育与环境互作等重要生命活动过程。因植物生理学科研究成果被快速用于人类服务，而推动了植物生物技术产业的快速发展。今后，植物生理学将继续与其他生命学科交叉融合并保持旺盛发展趋势。

为展示植物生理学的发展，及其与相应学科的交叉、融合，作为植物生理学界的权威性综合刊物 *Ann. Rev. of Plant Physiology* (《植物生理学年报》)，于 1985 年改名为“*Ann. Rev. of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*”(《植物生理与植物分子生物学年报》)。在国际上最有影响的美国植物生理学会也从 1989 年起创立新刊 *The Plant Cell* 以适应植物细胞与植物分子生物学迅速发展的需要。在 2010 年 3 月，原“中国植物生理学会”也正式更名为“中国植物生理与植物分子生物学会”；其原主办的《植物生理学学报》更名为 SCI 英文期刊 *Molecular plant*；而原来的《植物生理通讯》正式变更为《植物生理学报》。从研究领域上看，植物生理学一方面是在分子水平揭示微观生命活动机理，以揭示植物生命规律高度的统一性与物种间的特异性；另一方面在宏观领域继续在植物群落、生态系统、生物圈水平上研究大气、水分、岩石与植物之间的相互作用，研究宇宙辐射与无重力环境中的生命行为。

(三) 我国植物生理学的发展历程

中国植物生理学的发展，主要归功于美、欧、日等发达国家留学归国的学者。最早是张挺(1884—1950)从日本留学回国，他自 1914 年起在武昌高等师范学校任教，讲授植物生理学，并编有《植物生理学》讲义。其次是钱崇澍(1883—1965)1915 年从美国留学回国，先后任金陵大学、厦门大学讲授植物生理学，并编写《植物生理学》讲义和实验指导，1917 年在国际刊物上公开发表论文《钡、镉及铈对水绵的特殊作用》，这是中国人在国际刊物上发表的第

一篇植物生理学论文，遗憾的是自从他回到中国以后，就停止了相关研究。1930年，对中国植物生理学有重大贡献的学者李继侗、罗宗洛和汤佩松分别在南开大学、中山大学和武汉大学开始了植物生理学的教学和实验研究。李继侗先生在耶鲁大学得到了森林生态学的学位后回国，早在20世纪30年代他就发表了6篇植物生理学方面的论文，这些论文，在今天还深刻地影响着中国植物生理学。李继侗先生培养了一批极为活跃的“第二代”植物生理学工作者，其中非常杰出的有殷宏章、曹宗巽和姜成后等优秀的植物生理学大家。1930年罗宗洛先生在日本著名植物生理学家坂村撤教授指导下得到学位以后回国。他是第一个在中国创建植物生理教研室的学者，他把自己的一生全部贡献给植物生理学的教学和科研工作。自中国第一个植物生理研究所（中国科学院植物生理研究所）建立开始，在罗宗洛先生的有生之年，一直任所长并活跃在科研一线。他的学生罗士韦和汤玉玮在组织培养和植物生长调节剂方面取得的重大进展，推动了植物生理学的发展。1933年汤佩松先生从美国回到武汉大学任教，抗战期间到西南联大清华大学研究所继续进行研究。1941年汤佩松和王竹溪发表了“活细胞水分关系的热力学论述”，该文被美国著名植物生理学家 P. J. Kramer 高度评价为有着先驱性贡献。

新中国成立后，罗宗洛教授主要致力于植物矿质营养方面的研究，李继侗教授专注于植物生长发育方面的研究，而汤佩松教授则主要开展植物呼吸代谢的研究。继他们之后，殷宏章在植物感光运动和可逆磷酸化过程、姜成后在植物感应性及电生理、崔激在植物激素等研究领域都取得了重要研究成果。

综上所述，我国植物生理学取得的进展主要表现在全国植物生理学研究与教学机构的组建、各大学植物生理学专业的设立和扩大；在国内为国家培养了大批的植物生理学专业人才；中国植物生理学会（2010年3月更名为植物生理与植物分子生物学学会）1963年成立时会员只有425人，目前已发展到近5000人；植物生理与植物分子生物学学会创办了学术刊物《植物生理学报》《植物学报》*Molecular plant* 等，出版了数十部植物生理学教材和百余部专著；拓宽了植物生理的研究领域，并硕果累累，例如，光合作用过程中光合磷酸化中间高能态的发现，光合膜、色素蛋白和电子载体蛋白复合物结构、功能及其调控机制的揭示；在细胞生理方面，原生质体培养，P-蛋白的发现等；在开花生理方面，春化过程特异蛋白的鉴定和基因的克隆等方面的研究接近或达到世界先进水平。

三、植物生理学发展趋势与展望

（一）植物生理学与其他学科的研究内容交叉融合

应用分子生物学、功能基因组学和生物信息学的方法与手段进行植物发育与进化研究；植物逆境生理和生态学、环境科学的交互渗透；生物固氮和微生物学的交叉整合等均拓宽了植物生理学的研究与应用领域。当前植物生理学与分子生物学（molecular biology）和基因组学（Genomics）的关系尤为密切。近年来，随着基因组学的发展和许多植物基因的克隆与功能验证，植物分子生物学的发展真可谓日新月异，并且迅速向生物学各个学科渗透，在分子水平（基因表达与调控上）探讨植物生命活动规律对植物生理学产生了重大而深刻的影响，不断深化了植物生理学在微观领域的研究。从生命科学研究的总体上来看，已表现出研

究集合的趋势,即从“分子生物学”到“整合生物学”(integral biology);从单个基因的研究发展到基因组,从结构基因组学研究发展到功能基因组学。以上理论和技术的进步促进了植物生理学的快速和深入发展。

在学科融合与交叉中,我们应充分认识到植物生理学研究内容主要包括水分代谢、矿物质营养、光合作用、呼吸作用、物质转化及运输、植物生长物质、生长生理、发育生理、成熟及衰老生理以及逆境生理等,这些研究内容均是植物特有的,具有鲜明的学科特色,相邻交叉学科(包括分子生物学等)无从涉及也无从涵盖。

尽管一个多世纪以来,众多学科不断向植物生理学渗透,但这种渗透导致的结果是新思想、观点、技术、方法以及植物生理学研究内容的不断扩展,从未突破其研究框架,更未动摇其学科地位。尽管其他相关科学及其技术不断介入植物生理学领域,但所研究的问题仍然是植物生理学问题,仍然囊括在植物生理学的学科框架内。虽然其他学科取得了许多突破性成果,推动了植物生理学的快速和深入发展,但不能也无法取代植物生理学本身。以分子生物学的思想、方法和技术研究植物生命活动规律方面的主要进展大致可概括为三点:(1)运用基因克隆技术或基因组学技术获得了许多与植物生命活动过程有关的基因,如与光合作用有关的 RUBP 羧化酶大、小亚基基因、在生长发育过程中有重要作用的光受体(如光敏色素)和钙调素基因、在植物氮代谢中起重要作用的硝酸还原酶基因及与果实成熟有关的聚半乳糖醛酸酶基因,植物激素的合成及信号传导的关键组分基因的克隆等;(2)利用植物细胞转化及基因转移技术获得一大批转基因植物,使得对植物生理功能中发挥重要作用的基因的调控分析成为可能;(3)各种转化植物和突变体的获得为进一步深入研究某一特定基因产物在有关生理过程中的作用提供了一种有力手段。分子生物学为植物生理学研究提供了新的技术、新的观念和新的思考问题的方式,使传统植物生理学方法难以解决的问题得到解决,丰富了植物生理学的研究内容,强化了植物生理学的研究方法,极其有力地推动了植物生理学的发展。在此基础上关于生命活动调节控制的研究也不不断深化,如同化物分配和光调节、植物激素信号传导与生长发育与环境互作等复杂生命活动中基因表达调控的研究更是蓬勃兴起,方兴未艾。

总之,随着其他生命科学、系统科学、控制论、数学及计算科学等学科新理论和新技术的应用和发展并不断地向植物生理学输入新理论、新概念、新思维、新技术及新方法,植物生理学将会以更崭新的面貌展现。可以预见,植物生理学将与环境保护、资源与能源开发、食品、医药等领域的关系日益密切,并为人类生存和发展作出更大贡献。

(二)植物生理学研究从宏观和微观两个方向共同发展和深入

在植物生理学的研究中,一方面是在微观领域进一步探索植物分子的结构和功能,以揭示其生命规律的高度同一性与物种特异性;同时,植物生理学将借助其他生命学科的技术和方法不断深入发展,进一步从植物的蛋白质、核酸和生物膜等结构和功能方面进行植物生命活动的分子机制研究。例如,深入研究光合作用时,仍需要用生物化学手段来提纯光合作用中的某些关键酶,然后研究其特性;用生物物理的方法分离并分析光合膜组分,然后研究它们的作用光谱性质;用分子生物学技术克隆编码光合蛋白的基因,研究它们在发育过程中的表达和调控。明确以上组分的相互作用,进而在叶绿体、细胞、叶片和植物整体水平上进

一步揭示光合作用的机理,最终实现光能转变为化学能的工厂化生产目标。在改造植物的共同任务中,植物生理学是分子生物学的重要基础,例如,耐贮藏番茄转基因工程就是在植物生理学家杨祥发完成了乙烯生物合成机制的研究基础上获得成功的,作物抗逆机制的阐明将为抗逆作物的抗性育种理论奠定基础并作出指导。

在宏观方面,植物生理学继续在植物群落、生态系统及生物圈的水平上研究植物与大气圈、水圈、岩石圈的相互作用,而且研究范围还将跨出地球,进入宇宙空间,以研究宇宙射线和无重力条件下的植物生命行为。同时植物生理学与环境科学、生态学等密切结合,产生了环境生理学(environmental physiology)和生态生理学(ecological physiology),使植物生理学朝更为综合的方向发展。

(三)信号转导研究为植物生长、发育机制的阐明提供新途径

众所周知,一切生物遗传信号载体的核酸通过中心法则来完成基因表达。近 30 年来,人们更进一步发现植物体内存在环境信号、代谢信号的传递途径;同时植物从感受环境刺激到作出生理反应,必须通过细胞的信号转导系统才能得以实现。植物体内信号转导(signal transduction)在植物生命活动过程中具有重要作用。一旦植物体内信号转导机制在分子水平上得以认识和调控,许多尚未揭示的植物生命现象的本质将会被展现出来,如探明开花刺激信号转导途径有利于揭示植物开花机制;探明光受体,如光敏色素、隐花色素等接受光信号以及在传递光信号中的下游组分有利于揭示光形态建成机制。目前有关信号转导的研究包括:信号受体对胞外或胞间化学或物理信号识别、胞内或胞间信号传递后产生第二信使、细胞的快速应答或慢速应答以及信号关闭等。

近年来,国际上在植物激素、病原体和保卫细胞相关的信号途径方面的研究最为活跃。已有研究报道,采用物理、化学、生物等方法和技术不仅能改变信号的传递,还能改变信号的类型。在未来,对光信号、植物激素信号、重力信号、电波信号及化学信号等所诱导的信号传递和转导机制的深入研究,将会揭开植物生理学崭新的一页。

(四)植物物质代谢包括次生代谢的研究将成为热点

植物为其他生物包括人类的生产和生活提供赖以生存和发展的物质和能量基础,所以对植物生命活动过程中物质代谢和能量转换的深入研究具有重要现实意义。近 20 年来,诺贝尔化学奖中就有三次是与光合作用和能量转换研究有关:1978 年能量转换的化学渗透学说、1988 年细菌光合反应中心三维结构的阐明以及 1992 年光合电子传递的马库斯理论。当前光合作用的研究热点集中在探讨植物细胞的放氧机制和类囊体膜组分,如膜上 PSI、PSII、ATP 合成酶、细胞色素氧化酶等和碳同化关键酶 Rubisco 的结构、功能及其活性调节机制。今后,光合能量转换机制与生理生态的相关研究将备受瞩目。它不仅能探明田间作物光能转换效率低的原因,还能探索(包括物理、化学及基因表达等)提高植物光能转换效率的途径,以促进粮食安全和农业可持续发展。

植物次生代谢产物(如生物碱、酚类和类萜等),不仅对植物生长发育起重要作用,还可用作药品和保健品以促进人类健康水平的提高。因此,利用分子生物学和分子遗传学的方法和手段探明植物次生代谢的限速过程和关键酶以阐明次生代谢途径及调控的分子机制将成为植物生理学的研究热点。

(五)植物生理学的应用范围不断扩大

植物生理学产生于生产实践,传统应用于促进农业和林业发展。例如,植物必需元素的研究引领了化肥工业的出现及化学肥料的施用;不同作物巧妙间、套作可提高作物光能利用率;在呼吸作用理论指导下进行粮食、蔬菜及水果贮藏;应用植物激素协调营养和生殖生长、促进插枝生根、控制果实成熟、增加座果及诱导单性结实;应用春化和光周期理论指导植物开花调控和作物的育种和引种等。

随着植物生理学研究内容和研究范围的逐步扩展,其应用领域将逐步由农业、林业扩大到环境保护、资源开发、医药、轻工业和商业等方面。目前人类已经利用赤霉素促进 α 淀粉酶表达,提高大麦淀粉糖化效率以增加啤酒产量;在载人航天方面,能源以及生命保障系统问题的解决也寄希望于植物生理学。据此,作为研究植物生命活动规律及其与环境相互关系的植物生理学,处在生物科学的枢纽地位,将在全人类面临的人口、粮食、能源、资源和环境问题中占有重要地位,将为人类文明的发展和进步作出更大贡献。

四、学习植物生理学的要求和方法

植物生理学属于基础理论学科,也是一门实验学科,具有较强的实践性。只有来自于生产实践、符合自然规律的理论,同时又能指导实践的学科才具有强大的生命力。植物生理学从诞生迄今之所以受到人们的重视,最根本的原因就是它来自于农业生产实践和科学实验,能帮助人们认识植物生命活动的基本规律及其与环境的相互关系,能为栽培植物、改良植物提供理论依据,并能不断地提出控制植物生长发育的有效方法、服务于人类。这就是植物生理学的基本特性。为学好植物生理学,必须要有正确的观点和学习方法。

首先,要有积极的学习态度和求知欲望,既要了解植物生理学的过去和现在,又要知道本学科的发展趋势。作为初学者,必须认真阅读教材,掌握好本学科的基本概念、基本理论知识及科学实验方法。但教材总是落后于科学实验和生产发展的,科学知识是不断发展更新的。因此,必须重视学习植物生理学研究中的思想方法和创新精神,学会查阅国内外科技文献,注意了解学科发展的新成就,新动向。而不要把主要精力放在死记硬背已有的研究结论上,要在学习前人总结的理论知识基础上,提出问题,分析问题,善于独立思考,并进行自己的探索。同时要注意辩证思维,把握知识间的内在联系。植物生命活动是动态的,植物与环境之间、体内的各种生理代谢过程之间、各器官生长、分化、发育之间都是紧密相连的,并处于不断变化中,只有摆脱孤立静止和片面的思维方式,才能学到真正有用的知识。

其次,要坚持理论联系实际。在学习植物生理学的理论知识,如光合作用机制、激素作用机制时,一定要认真学习相关研究的实验设计思路、方案、方法及实验结果和结果分析。从某种意义上说,它比学习一个研究结论要重要得多。同时在学习植物生理的过程中也要重视实验课的学习,以验证和丰富课堂理论,掌握科学实验方法,加强实验技能的训练,克服高分低能现象。此外,植物生理学诞生于农业生产实践,又要服务于学习生产实践,因此要特别重视观察和联系农业生产实际,到生产实践中去发现问题,进行周密的调查、研究、观察、分析和综合,以解决生产实际中的问题,从生产实践和科学实验中提高和发展植物生理学的理论知识。

本章小结

植物生理学是植物学的分支之一,是研究植物在完成生活史的生长与发育进程中生命活动规律及其与外界环境互作的科学。植物生理学的研究对象是植物,主要为高等绿色植物,其研究包括代谢生理、生长发育、信息传递、逆境反应和类型变异等既紧密联系并相互影响的内容。

在植物生理学的诞生与发展过程中,荷兰学者 Van Helmont 的柳树盆栽苗实验研究,标志着植物生理学的开端。1882 年,德国人 J. von Sachs 撰写了《植物生理学讲义》并讲授植物生理学课程,培养了许多世界级植物生理学人才,推动植物生理学的发展。1904 年, J. von Sachs 的学生 W. Pfeffer 创作并出版《植物生理学》三卷本,标志着植物生理学的建立。

20 世纪是植物生理学发展的关键时期,该阶段植物生理学的主要成就是掌握植物开花调控的光周期机理;植物五大类激素的发现、合成途径及作用机制阐明;光合机制研究并阐明卡尔文循环的代谢途径等。当前植物生理学继续向微观和宏观两方面发展并应用于生产实践。微观方面,植物细胞全能性理论的建立,促进了植物组培技术的进步;生物学中遗传学、分子生物学、基因工程、基因组学和蛋白组学理论与技术迅速发展并应用于植物学研究,植物生理学研究在植物的生长、发育、代谢及其与环境的相互作用取得了许多重要成果被用于为人类服务。宏观方面,植物生理学与环境科学、生态学等密切结合,产生了环境生理学、生态生理学,使植物生理学朝向更为综合的方向发展,其研究范畴由植物个体扩大到群体—人类—地球—生物圈的大范围并取得系列成果。应用方面,植物生理学应用于农业,指导合理灌溉、合理密植、科学施肥、作物生长发育调节、同化物分配控制、品质改善、设施栽培、保鲜贮藏、良种繁殖及提高作物对生物和非生物逆境的抗性过程,表明植物生理学将在解决人口、粮食、能源、资源和环境等全球五大问题中,扮演着十分重要的角色。

复习思考题

1. 什么叫植物生理学? 植物生理学研究和任务是什么?
2. 植物生理学是如何诞生和发展的? 从中可以得到哪些启示?
3. 植物生理学的发展趋势如何?
4. 如何看待中国植物生理学的过去、现在和未来?
5. 怎样才能学好植物生理学?