

植物生理学

刘钟栋 主编

高等教育出版社

植物生理学

刘钟栋 主编

*

高等教育出版社出版

新华书店北京发行所发行

江苏吴江伟业印刷厂印装

*

开本 787×1092 1/16 印张 15.5 字数 353,000

1989年4月第1版 1989年4月第1次印刷

印数 0901—5,700

ISBN7-04-002048-3/Q·124

定价 3.55 元

前 言

本书是根据 1986 年 1 月在广州召开的全国教育学院师资培训生物专科教材座谈会精神拟定的植物生理学教学大纲编写的,主要供在职中学教师进修生物专科使用。

本书共 10 章,包括绪论、植物的呼吸作用、植物的光合作用、植物的水分关系、植物的矿质营养、植物体内溶质的运输、植物的生长物质、植物的生长生理、植物的生殖生理、植物的抗逆生理及环境污染对植物的影响。其中绪论、第四章及第五章由上海教育学院刘钟栋;第八章及第五章由广东教育学院莫同正;第二章由广州教育学院吴钟远;第一章及第六章由江苏教育学院陈又生;第七章、第九章及第十章由长春教育学院郭兰香;第三章由北京师范学院丘泽生等同志编写。

本书在编写过程中曾得到兄弟院校的热情支持,并提供了不少宝贵意见,特此致谢。

本书初稿完成后由复旦大学孙鸿乔先生审稿并提出许多意见,特致以深切的谢意。由于我们的水平有限,虽经修改,书中不妥或错误之处恐仍存在,热诚欢迎广大读者批评指正。

编 者

1987 年 9 月

目 录

前言

绪论..... 1

- 一、植物生理学的研究对象和任务 1
- 二、植物生理学的产生和发展 2
- 三、我国植物生理学的发展概况 3
- 四、对于植物生理学的展望 4

第一章 植物的呼吸作用..... 6

第一节 呼吸作用的类型和生理意义 6

- 一、呼吸作用的类型 6
- 二、呼吸作用的生理意义 7

第二节 呼吸作用的化学历程 7

- 一、植物的有氧呼吸 7
- 二、植物的无氧呼吸 23

第三节 影响呼吸作用的因素 24

- 一、呼吸作用的指标 24
- 二、内部因素对呼吸速率的影响 26
- 三、外界条件对呼吸速率的影响 27

第四节 呼吸作用知识的应用 30

- 一、呼吸作用与作物栽培 30
- 二、呼吸作用与粮食贮藏 31
- 三、呼吸作用与果蔬贮藏 31

第二章 植物的光合作用..... 33

第一节 光合作用的概念和意义 33

第二节 叶绿体和叶绿体色素 34

- 一、叶绿体的结构和成分 34
- 二、叶绿体色素的种类和作用 35
- 三、叶绿体色素的化学特性和光学特性 36
- 四、叶绿素的形成 41

第三节 光合作用的过程 43

- 一、原初反应 44
- 二、电子传递和光合磷酸化 45
- 三、碳同化 49
- 四、光合作用的产物 55

第四节 光呼吸 55

- 一、光呼吸的概念 55
- 二、光呼吸的生化过程(乙醇酸途径) 56

三、光呼吸的生理功能	57
四、C ₃ 植物和 C ₄ 植物的光合特征	58
第五节 影响光合作用的因素	60
一、外界条件对光合速率的影响	60
二、内部因素对光合速率的影响	62
第六节 植物对光能的利用	63
一、植物的光能利用率	63
二、提高光能利用率的途径	64
第三章 植物的水分关系	67
第一节 水分对植物生命活动的重要性	67
第二节 植物细胞对水分的吸收	68
一、扩散与渗透	68
二、水势	69
三、植物细胞的渗透现象	70
四、植物细胞的水势组成	71
五、细胞间的水分移动	72
六、植物细胞的吸胀作用	72
第三节 植物根系对水分的吸收	72
一、根系吸水的机理	73
二、环境条件对根系吸水的影响	75
第四节 蒸腾作用	77
一、蒸腾作用的生理意义	77
二、蒸腾作用的指标及部位	78
三、气孔蒸腾	79
第五节 植物体内水分的运输及其调控	83
一、水分在植物体内的向上运输	83
二、水分运输的调控	84
第六节 合理灌溉的生理基础	86
一、作物的需水规律	86
二、灌溉的指标	86
第四章 植物的矿质营养	88
第一节 植物必需的矿质元素及其生理作用	88
一、植物体内的矿质元素及其含量	88
二、植物必需的矿质元素	90
三、植物必需矿质元素的生理作用	91
四、植物缺乏矿质元素的诊断	100
第二节 植物细胞对矿质元素的吸收	102
一、生物膜	102
二、植物细胞吸收矿质元素的方式	104
第三节 植物体对矿质元素的吸收	109
一、植物吸收矿质元素的特点	110
二、根对矿质元素的吸收	111
三、植物地上部分对矿质元素的吸收(根外营养)	116

第四节 氮磷硫在植物体内的同化	116
一、植物的氮素同化	117
二、硫酸盐的同化	121
三、磷酸盐的同化	124
第五节 合理施肥的生理基础	127
一、作物的需肥规律	127
二、合理施肥的指标	129
第五章 植物体内溶质的运输	131
第一节 无机离子在植物体内的运输	131
一、无机离子运输的形式、途径和速度	131
二、无机离子在植物体内的移动和再利用	133
第二节 植物体内有机物的运输	134
一、有机物运输的途径、方向、速度和形式	134
二、有机物运输的机理	137
三、植物体内有机物运输的规律	139
四、外界条件对有机物运输的影响	141
第六章 植物的生长物质	143
第一节 植物激素	143
一、生长素类	143
二、赤霉素类	154
三、细胞分裂素类	159
四、脱落酸	162
五、乙烯	165
第二节 人工合成的生长抑制剂	168
一、三碘苯甲酸	168
二、马来酰肼	168
三、矮壮素	169
四、B ₉	169
第三节 除草剂	170
一、除草剂的类型	170
二、几种主要的除草剂及其作用机理	171
第七章 植物的生长生理	175
第一节 种子的萌发	175
一、种子的休眠和种子的寿命	175
二、种子萌发的外界条件	178
三、种子萌发的生理生化变化	182
第二节 植物营养器官的生长	187
一、植物生长的周期性	187
二、植物生长的相关性	191
三、极性和再生作用	194
四、外界条件对植物生长的影响	194
第三节 植物的运动	197

一、向性运动	188
二、感性运动	189
第八章 植物的生殖生理	200
第一节 外界条件对花诱导的影响	200
一、温度的影响——春化作用	200
二、光照的影响——光周期现象	201
三、控制春化作用与光周期现象在农业上的应用	206
四、诱导开花的几种假说	208
第二节 传粉和受精生理	209
一、传粉生理	209
二、受精生理和单性结实	212
第三节 种子和果实成熟时的生理生化变化	213
一、种子成熟时的生理生化变化	213
二、果实成熟时的生理生化变化	216
第四节 植物的衰老和器官的脱落	219
一、植物的衰老	219
二、器官的脱落	221
第九章 植物的抗逆生理	223
第一节 植物的抗寒性	223
一、冻害的生理	223
二、冷害的生理	226
三、提高植物抗寒性的途径	229
第二节 植物的抗旱性	229
一、干旱对植物的影响	229
二、植物抗旱的生理基础	230
三、提高植物抗旱性的途径	231
第三节 植物的抗涝性	231
一、湿害和涝害	232
二、植物的抗涝性	232
三、抗涝措施	233
第十章 环境污染对植物的影响	234
第一节 大气污染与植物	234
一、大气污染对植物的危害	234
二、植物监测和净化作用	238
第二节 水和土壤污染与植物	239
一、水污染对植物的危害	239
二、土壤污染对植物的危害	240

绪 论

一、植物生理学的研究对象和任务

植物生理学是研究植物生命活动规律的科学。植物生理学研究的主要对象是高等植物的生命活动。研究的具体内容是植物体内进行的各种生理过程,以及作为这些生理过程基础的生物物理过程和生物化学过程,这些过程的机理及其与环境条件的关系,各种生理过程与形态结构的关系,以及细胞、组织、器官的生长和分化等。这些内容概括起来可分为三个方面:代谢生理、生长发育生理和环境生理。

植物的一生,从种子萌发开始到种子再形成的整个生活周期中,要经历一系列的生理过程。例如,植物通过根从土壤中吸收水分和各种矿质盐;通过叶片从空气中吸收二氧化碳,并利用太阳能进行光合作用,将无机物转化为有机物,将太阳能转化为化学能贮藏在有机物中。同时,植物体通过呼吸作用,不断地进行着有机物质的分解,释放出能量,供生命活动利用。植物体同外界环境之间进行的物质和能量的交换和植物体内进行的物质和能量的转化过程,就是植物的代谢生理过程。它包括植物体的水分代谢、矿质营养、光合作用和呼吸作用等基本代谢过程。

植物在进行以上各种代谢作用的基础上,通过细胞的分裂和分化,逐渐成长壮大,在一定阶段开始生殖,表现出开花、受精、结果和种子的成熟等现象的发育过程。因此,植物的生长发育过程则是植物各个代谢过程的综合表现,并受各种植物激素的调节。植物生理学内容之一,就是阐明植物的各种生长发育现象,诸如根、茎、叶的生长规律和相互关系;花的发生和形成。种子和芽的形成、休眠和萌发等的机理,并探索控制这些过程的途径。

植物的各种生理过程都受所处环境因子的制约,植物生活中也往往会遇到如干旱、水涝、极端温度、病虫害和大气污染等不利的环境因子。因此,研究各种环境因子对植物生理过程的影响,为控制植物的生长发育提供理论基础;研究植物对各种不利环境因子的适应和抵抗能力,了解植物的抗逆机理,等等,作为植物生理学的重要内容是毋庸置疑的。

植物生理学作为生物学中研究植物生命活动规律及其与外界环境之间的关系的一门基础学科,它的任务不仅是解释各种生理现象,更重要的是运用植物生理学的研究成果,在指导农业生产,提高生产力中发挥积极的作用。这方面,在植物生理研究的发展史上,有很多成功的例子。如植物营养生理的研究,为合理施肥提供了理论基础,并促进了化肥工业的发展;生长素的研究,导致各种生长调节物质及除草剂的工业生产及广泛应用;植物组织和细胞培养的发展,至今已成为生物工程的一个重要组成部分等等。随着科学技术的发展,植物生理学进一步

在对植物各生理生化过程全面了解的基础上, 在指导植物生产中定将发挥更为有效的作用。

二、植物生理学的产生和发展

科学的发生和发展, 一开始就由生产决定的。植物生理学的产生也是由生产实践的需要所决定的, 并随着生产力的发展以及其他基础科学的发展而发展。

古代劳动人民在长期的生产实践中, 注意到植物生理现象并进行记载, 已有悠久的历史。但是, 对植物生理进行科学的研究则是在 17 世纪从探讨植物营养问题开始的。17 世纪荷兰的凡·海尔蒙(Van Helment)曾进行过柳树枝条的试验, 得出了构成植物体的所有物质都是由水构成的结论。18 世纪海尔斯(Heles)将植物干馏, 观察到有气体放出, 他因而推测植物体内的大部分物质是从大气中以气体状态而吸收的。以后, 经过许多人的试验研究, 才正确地指出植物的营养物一部分是从土壤和水中得到, 一部分是从空气中吸收的。这样就建立了土壤营养和空气营养的概念, 逐渐认识到了叶子在植物营养方面的作用。

19 世纪西欧广泛进行的资产阶级产业革命, 导致了社会生产力的提高, 促进了农业生产的发展, 同时对植物生理的研究提出了更为广泛的要求, 促进了植物生理研究较快的发展。至 19 世纪中叶以后, 植物生理学已逐渐成为一门独立的学科。

1840 年德国化学家李比希(J. Von Liebig)在他所著的《化学在农学和生理学上的应用》一书中提出了植物的矿质营养理论, 论证了矿质元素在肥料中的作用, 说明只有无机物质才能供给植物以建造植物体的原始材料, 提出施用矿质肥料以补充土壤养料的消耗, 成为利用化学肥料理论的始创人。和李比希同时代的法国学者布森格(Boussingault)用实验方法证明植物不能直接利用空气中的氮素。1859 年克诺普(Knop)和费弗尔(Pfeffer)在无土的条件下, 用营养液栽培植物的试验获得成功, 这是对植物营养理论的重大贡献。

1845 年, 罗伯特·迈尔(Robert Meyer)把能量守恒定律应用于植物生理活动, 指出光合作用也服从于这一定律。光合作用形成的有机物中所积累的能量就是来自日光的能量, 光合作用的基本特点, 就是把光能转变为化学能。19 世纪 70 年代俄国科学家季米里亚捷夫(Timiriachev)根据他的实验证明了迈尔的理论。能量转化的另一项重大进展是关于呼吸作用的研究, 即确认呼吸作用是一种“生物燃烧”, 其所释放的能量来自呼吸底物所贮藏的能量。俄国科学家巴赫(Bach)、巴拉琴(Palladin)和科斯梯切夫(Kostychev)在这方面有过重要的贡献。

植物生理学作为一个学科, 应该从萨克斯(Julius von Sach)算起, 他首先开课, 写了实验手册(1865 年)和教材《植物生理学讲义》(1882 年)。随后, 费弗尔又写了一部三卷本的《植物生理学》。这两部著作实际上就是 19 世纪植物生理学的总结, 它们标志着植物生理学已达到成熟的阶段, 成为一门独立的学科。

从 20 世纪初期直到现在, 由于物理学和化学的发展, 以及先进技术的应用, 引起生物学实验技术的重大变革, 植物生理学迅速发展, 并在植物生命活动的作用机理、机能和结构的关系, 以及植物对变化着的环境条件的反应等方面的研究都取得了十分显著的成果。

三、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，古代劳动人民在从事农业生产的丰富经验中早就对植物的生理活动积累了不少知识。例如根据公元前 14—11 世纪殷墟甲骨文中所记载的史料，证实了那时人们已认识旱害和涝害等有关植物水分生理的现象，也观察到作物生长需光，这比古希腊的记载至少要早一千余年。其后，在闻名于世的《汜胜之书》(公元前 1 世纪)，《齐民要术》(贾思勰，公元 533—544)，《农政全书》(徐光启，公元 1625—1626)，《天工开物》(宋应星，公元 1637)等著作中，分别有关于植物性别、种子发芽、种子处理和贮藏、生长发育和植物需气体等植物生理学的记载。但是，这些经验和认识没有得到理论上的概括和提高。

我国现代实验性的植物生理学的研究，最早是张挺教授(1884—1950，留学日本)、钱崇澍教授(1883—1965，留学美国)开始的。他们曾于 1914、1915 年在国内大学开过植物生理学课，编印了讲义和实验指南。钱崇澍教授曾与 W.J.V. Osterhout 在 1917 年发表了我国第一篇植物生理方面的科学论文。之后是李继侗教授(1892—1961)于 1925 年从美国回来，在大学任教，讲授植物生理学并指导实验，同时做研究工作。1929 年他在英国的植物学年刊上发表了题为“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。他是在国内从事植物生理学实验研究的第一人。

30 年代初可以说是我国植物生理学的教学和研究、培养人才和建立队伍的起始期。李继侗教授 1929 年之后在北京清华大学，罗宗洛教授(1898—1978)1930 年从日本回来在广州中山大学、南京中央大学，汤佩松教授 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、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。

解放前，由于队伍小，设备差，我国的植物生理学工作是分散进行的，研究范围也很狭窄，主要集中在生长、营养和代谢等方面。

解放以后，我国植物生理学发展很快，1953 年中国科学院设立了上海植物生理研究所，之后中国科学院各植物研究所相继设立了植物生理研究室；农林研究部门也纷纷设立了植物生理生化方面的研究机构；各大专院校的生物系以及农林院校普遍开设了植物生理学课程。1956 年起在北京大学、南开大学、北京农业大学、复旦大学和兰州大学等大专院校的生物系或农学系，分别设立了植物生理学专业，培养了一大批从事植物生理学的工作人员，在科研和教学等方面都作出了不少贡献。现在，不论在人员队伍及仪器设备方面可以说已达相当规模，植物生理学的各个方面研究都在大力开展，教学、研究、普及和推广等方面都取得了可喜的成就。例如在基本理论方面，光合作用的瞬时效应、光合磷酸化的高能中间态、呼吸作用的多途径、植物体内的大分子组合及原生质的运转、群体的光能利用和生产力等，在国际上都是发现或提出比较早的。更突出的是联系实际的工作，一开始就受到重视。如对亚热带、盐碱、干旱地区的调研从而开展了水分、营养、抗性和环境生理的研究，在组织培养、植物激素等方面对生产实际均

做出了贡献。

总的看来我国的植物生理学与一些先进国家相比虽然还较落后,但我们具有优越的条件,幅员广阔,从亚热带到寒温带,具有高山峻岭、沙漠、海洋、湖泊、森林、草原等各种自然条件,有悠久的植物栽培历史和丰富的农业生产经验,如果都能充分发挥起来,必然能迅速赶超世界先进水平,闯出自己的道路,使植物生理学出现崭新的局面。

四、对于植物生理学的展望

随着社会生产的发展和需要,必然进一步推动科学前进的步伐。展望本世纪末,我国植物生理学在基础理论的探索和应用技术的开展等方面,将更加广泛和深入的得到发展。

50年代以来,对植物生命活动的探讨,受到生物化学和生物物理学进展的影响,使植物生理学有了非常巨大的进步。过去许多不能解释的问题,现在很多已在机理上有所了解。可是也必须看到,机理已彻底搞清楚的却很少,大都还有许多详情细节有待深入研究。例如,20年代就观察到的光周期对植物生长发育的影响,现在已证明植物中感受光周期的物质是光敏色素,并且对它的结构、分布、吸收光谱以及在光、暗阶段两种存在形式间的可逆转变等都有了相当的知识。然而,对它如何引起一系列生理效应的复杂机理还很少知道。关于植物激素,50年代以前,只有生长素了解得比较清楚。之后,各种植物激素相继发现,包括赤霉素、细胞分裂素、脱落酸和乙烯。至今,五大激素的分子结构和生物合成途径都有了不少了解,并且还模拟它们的结构制备了许多生长调节剂,在农业上得到了广泛的应用。可是对它们详细的作用机理研究现在只能算是起始阶段。关于光合碳代谢的途径,可以说是50年代以来植物生理研究中成就卓著的一个方面。光合碳三循环的阐明,碳四途径,景天科酸代谢和光呼吸途径也都有了详细的步骤图解。即使如此,至今人们对这些反应有关的最关键的酶——RuBP羧化酶的结构功能仍有很多不了解的地方。例如,它的小亚基单位究竟有何作用,相当一部分结合在类囊体膜上的RuBP羧化酶是否有什么功能等,都还不清楚。可以预料,与各种生理过程有关机理的研究今后必将发展和深入,并且会有新的突破。

除了增强基础理论研究之外,植物生理学在生产实践中应用的研究也将不断加强。例如,在我国,旱、涝和病虫害在相当长的时期内,仍然是影响作物生产的主要因素,在植物抗性生理研究中,作物对病虫害的抗性将是首先考虑的问题,这是因为它们造成危害的损失大和防治困难。植物生理学家将在培养抗性品种和提高作物的免疫性和忍耐性等方面发挥作用。在作物遗传育种方面,植物生理研究本身也有可能为它提供新的技术或途径,如植物组织和细胞培养之成为生物工程在农业上应用的一个重要的组成部分。今后在胚胎培养及试管受精用于杂种的培育;茎尖分生组织及试管育苗繁殖技术用于获得无病植株及保存优良种质,并加速植物的繁殖;在细胞培养中,各种突变体的选择和利用;花药培养用于单倍体育种和原生质体培养和融合用于获得远缘杂种等方面,将继续进行深入的研究,而且随着研究的深入,必将推动生产实践的发展。

植物激素的研究由于测试手段和其它技术的进步,估计会有重要进展。合成剂生长调节的发现有可能不断增多,应用会更广泛。今后,植物生长调节剂的应用,基本上仍然是为了增加产量,但会把注意力更多的转移到增进品质及节约生产劳动力方面。

随着城市建设和商品经济的发展,人民生活水平的提高,对农产品的需求,尤其对蔬菜和水果的需求,将更为突出。如何做到使蔬菜和水果周年供应,如何避免大量的蔬菜和水果,因采收不适或贮藏不当,造成浪费,使经济上蒙受巨大的损失等,已成为生产上迫切需要解决的问题。与植物生理学有关的果实等成熟生理和贮藏生理的研究,探索催熟保鲜的途径和方法,今后还更会迅速的开展起来。

植物生理研究在工农业中可以发挥作用的方面远不止于上面所列举的。当代生物科学的发展一日千里,植物生理学工作者将与其他学科的研究密切结合,在祖国的四化建设中作出应有的贡献。

第一章 植物的呼吸作用

呼吸作用是一切生物所共有的生理功能。它遍及植物每个生活细胞，是新陈代谢的重要组成部分，属新陈代谢的异化方面，在植物的物质代谢和能量代谢中都起着非常重要的作用。它与植物的全部生理活动过程有着极其紧密的联系。

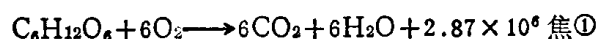
第一节 呼吸作用的类型和生理意义

一、呼吸作用的类型

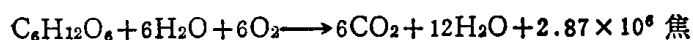
植物的呼吸作用包括有氧呼吸和无氧呼吸两种类型。

(一) 有氧呼吸

有氧呼吸是指生活细胞利用分子氧，将有机物彻底氧化分解为二氧化碳和水，并释放出大量能量的过程。葡萄糖是植物细胞呼吸作用最通常利用的物质，所以有氧呼吸常以下列反应式表示：



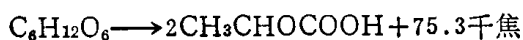
在有氧呼吸中，分子氧并非与葡萄糖分子直接发生反应。在葡萄糖降解的中间产物的某些反应中有水分子参与，某些中间产物的氢原子最后与分子氧相结合生成水。为了反映水分参与和生成的实际情况，有氧呼吸的反应式可写成：



有氧呼吸是高等植物呼吸作用的主要形式，通常所说的呼吸作用就是指有氧呼吸。

(二) 无氧呼吸

无氧呼吸是指生活细胞在无氧条件下，将某些有机物分解为不彻底的氧化产物，同时释放少量能量的过程。高等植物的无氧呼吸是将葡萄糖分解为酒精或乳酸，反应如下：



有的微生物也进行无氧呼吸。微生物的无氧呼吸称为发酵，如酒精发酵和乳酸发酵。

在高等植物的生命活动中，有氧呼吸是主要的，而在植物的某些部位，生长的某个时期，也进行一些无氧呼吸。如体积大的延存器官（如甜菜块根和马铃薯块茎）和果实的内部，种子萌发时种皮未破裂之前，都有无氧呼吸的进行。植物在缺氧（如淹水）的情况下，往往也进行短期

$\textcircled{1}$ 为1摩尔葡萄糖彻底氧化所释放能量的数值。

的无氧呼吸以获取生活所需的能量, 适应不利的环境。但植物若长期进行无氧呼吸则易造成危害。其原因之一是葡萄糖不能彻底氧化, 释放的能量少, 要获得足够的能量以维持植物正常的生命活动, 就需分解大量的有机物, 这会引起生活组织的耗损。同时, 所产生的酒精等物质的积累对正常的好气组织有毒害作用。

二、呼吸作用的生理意义

无论有氧呼吸还是无氧呼吸, 都是氧化还原过程。其结果是有机物发生分解和氧化, 形成多种中间产物和终产物并释放出能量。这就使呼吸作用具有很重要的生理意义, 主要是以下三个方面。

1. 为植物的生命活动提供所需要的能量。呼吸过程中有机物氧化分解释放的能量, 一部分变为热能而散失, 一部分则以 ATP 的形式暂时贮存着。当 ATP 与各种需能反应偶联时, 它贮存的能量便转移过去以供各种生理活动的需用。如植物细胞的分裂和伸长, 植株对水分矿质元素的吸收和运输, 有机物的运输与合成, 植株的生长和发育等。而且, 呼吸作用释放的能量是逐步进行的, 这更适合于细胞对能量的利用。

2. 为合成作用提供原料。呼吸作用中有机物的降解是分阶段多步骤进行的, 有多种中间产物, 其中有许多很活跃, 成为进一步合成诸如核酸、蛋白质、酶、色素、激素等重要化合物的原料。所以, 呼吸作用在植物体内有机物的分解与合成转化中起枢纽作用, 把糖、蛋白质、脂类等物质代谢联系起来, 组成一个代谢之“网”。呼吸作用成为这个代谢网上的中心环节。

3. 增强植物的抗病能力。植物可以通过呼吸作用氧化分解病菌侵入植物体时所分泌的有毒物质, 消除毒性。而且, 旺盛的呼吸作用可以促进伤口愈合, 使伤口迅速木质化, 减少病菌侵染。

综上所述, 呼吸作用是植物生命活动中一个基本的生理过程, 任何生活细胞都在不停地呼吸着。呼吸的停止就意味着死亡。

第二节 呼吸作用的化学历程

一、植物的有氧呼吸

有氧呼吸中葡萄糖的氧化分解可以循着两条不同的途径进行。一条是主路——糖酵解-三羧酸循环途径, 另一条是支路——戊糖磷酸途径。

(一) 糖酵解-三羧酸循环途径

葡萄糖在这个途径中经历以下四个步骤而被彻底氧化分解为二氧化碳和水, 并产生出植物生命活动所需的能量形式——ATP。

1. 糖酵解。葡萄糖(或者果糖)在无氧状态下, 分解为丙酮酸的过程, 称为糖酵解。为纪念对这方面工作有较大贡献的三位生物化学家: Embden, Meyerhof 和 Parnas, 糖酵解又

称为 EMP 途径。

糖酵解开始于葡萄糖的磷酸化, 终止于丙酮酸的形成, 如图 1-1 所示。整个过程可以划分为两个阶段。

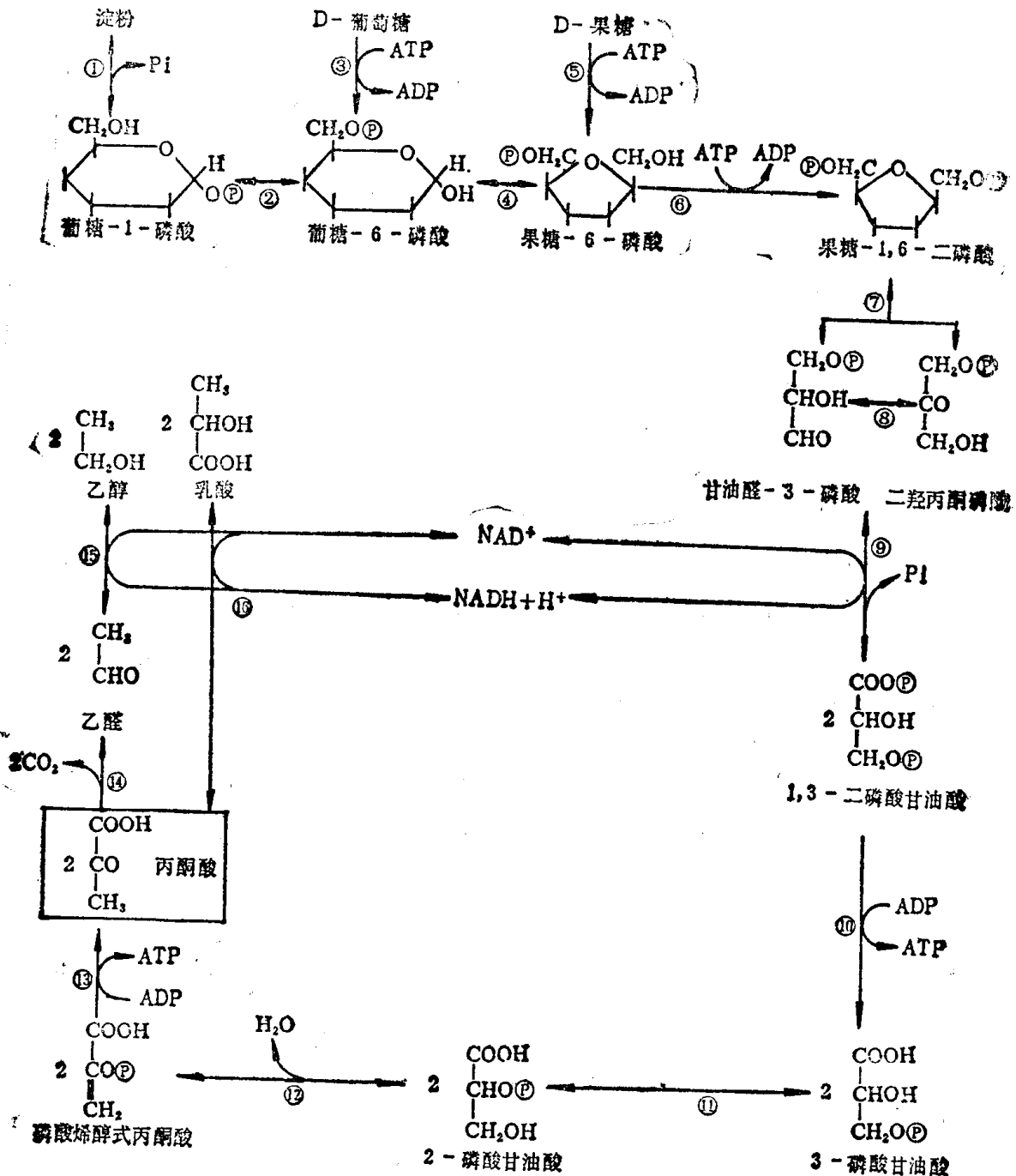


图 1-1 糖酵解途径, 酒精发酵和乳酸发酵

参加各反应的酶: ① 淀粉磷酸化酶; ② 磷酸葡萄糖变位酶; ③ 己糖激酶; ④ 磷酸葡萄糖异构酶; ⑤ 果糖激酶; ⑥ 磷酸果糖激酶; ⑦ 醛缩酶; ⑧ 磷酸丙糖异构酶; ⑨ 磷酸甘油醛脱氢酶; ⑩ 磷酸甘油酸激酶; ⑪ 磷酸甘油酸变位酶; ⑫ 烯醇酶; ⑬ 丙酮酸激酶; ⑭ 乙醇脱氢酶; ⑮ 乳酸脱氢酶

第一阶段是葡萄糖利用能量, 进行活化。这一阶段包括三个反应(图1-1, 反应③, ④, ⑥)。葡萄糖在 ATP 和己糖激酶的作用下, 在第 6 位碳原子上磷酸化, 形成葡萄糖-6-磷酸。葡萄糖-6-磷酸经磷酸葡萄糖异构酶催化, 转化为果糖-6-磷酸。果糖-6-磷酸在 ATP 和磷酸果糖激酶的作用

用下,在第1位碳原子上磷酸化形成果糖-1,6-二磷酸。通过第一阶段的三个反应,葡萄糖经磷酸化提高了能位,也就提高了化学活性,为以后的氧化分解创造了条件。

原料若是淀粉,则首先在淀粉磷酸化酶的作用下,转变为葡糖-1-磷酸,再经磷酸葡糖变位酶催化形成葡糖-6-磷酸,随后经果糖-6-磷酸转变为果糖-1,6-二磷酸(图1-1,反应①,②,④,⑥)。当果糖作为糖酵解的起始物时,果糖在果糖激酶的作用下磷酸化为果糖-6-磷酸后,再转变为果糖-1,6-二磷酸(图1-1,反应⑤,⑥)。

糖酵解的第二阶段是分解氧化产生能量,即果糖-1,6-二磷酸裂解为两个三碳化合物,最终转变为丙酮酸,NADH和ATP的过程。这一阶段包括以下的反应步骤:

(1) 果糖-1,6-二磷酸经醛缩酶的催化,裂解为甘油醛-3-磷酸和二羟丙酮磷酸(图1-1,反应⑦)。在以后的反应中,只有甘油醛-3-磷酸参与。甘油醛-3-磷酸和二羟丙酮磷酸之间,在磷酸丙糖异构酶的作用下,存在着互变关系(图1-1,反应⑧)。当甘油醛-3-磷酸参加以后的反应时,便有相应的二羟丙酮磷酸转变为甘油醛-3-磷酸。因此,在以后的反应中,实际上是以两分子甘油醛-3-磷酸参与活动。

(2) 甘油醛-3-磷酸既进行氧化,又进行磷酸化。氧化是脱掉一对氢原子用以还原 NAD^+ (生成 $\text{NADH} + \text{H}^+$), 磷酸化则是在第1位碳原子上加磷酸基,形成1,3-二磷酸甘油酸。磷酸甘油醛脱氢酶参与这个反应(图1-1,反应⑨)。

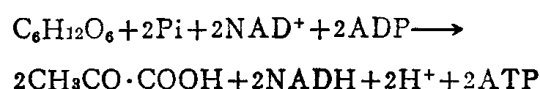
(3) 1,3-二磷酸甘油酸经磷酸甘油酸激酶的催化,与ADP发生反应形成ATP和3-磷酸甘油酸(图1-1,反应⑩)。

(4) 3-磷酸甘油酸在磷酸甘油酸变位酶的作用下,磷酸基从3位移至2位,转变为2-磷酸甘油酸(图1-1,反应⑪)。

(5) 2-磷酸甘油酸经烯醇酶催化,脱水形成磷酸烯醇式丙酮酸(图1-1,反应⑫)。

(6) 最后一步反应是在丙酮酸激酶的作用下,磷酸烯醇式丙酮酸的磷酸基转移给ADP,结果形成了ATP和丙酮酸(图1-1,反应⑬)。

以上是糖酵解的氧化分解阶段,其中没有分子氧的参与。在整个糖酵解过程中,1分子葡萄糖的活化阶段共消耗2分子ATP,而在氧化分解阶段,经底物水平的磷酸化作用,形成4分子ATP。因此,糖酵解全过程实际上净产生2分子ATP。同时,还有2分子 $\text{NADH} + \text{H}^+$ 的形成。根据糖酵解的全部反应,可归纳为下列总反应式:

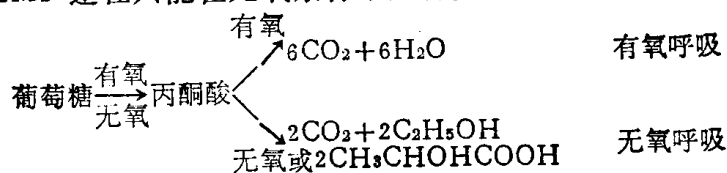


上述糖酵解的各个反应都有相应的酶参与,而这些酶都存在于细胞溶质中,所以糖酵解是在细胞溶质中进行的。

参与糖酵解全过程的酶有很多种,而其中磷酸果糖激酶和丙酮酸激酶在调节糖酵解的速度上起关键作用。当ATP或柠檬酸的浓度高时,其活性受抑制,而ADP和 P_i 则有促进作用。这就有利于调节糖酵解的速度,将呼吸作用自动控制在恰当的水平上。

糖酵解产生的丙酮酸,在一系列的反应中处于关键性位置,由它开始可以进行若干方面的反应。若继续处于无氧的情况下,丙酮酸转变为乙醇或乳酸等。而在有氧气的条件下,丙酮酸

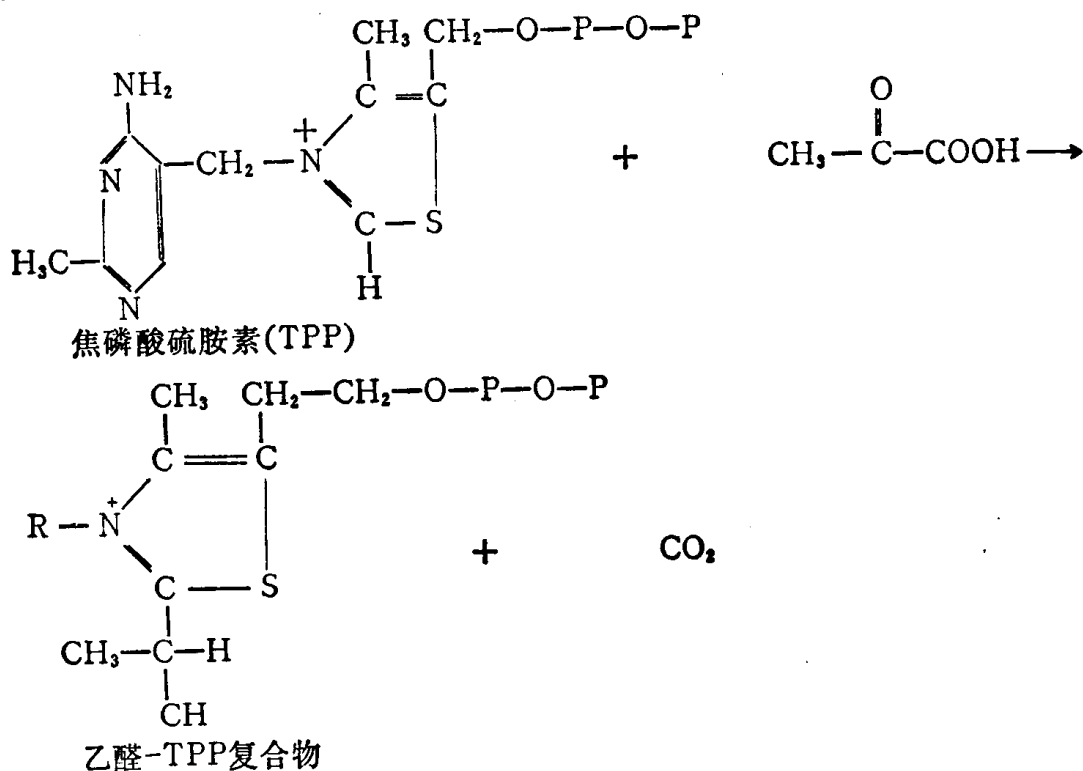
则可以经三羧酸循环彻底氧化为二氧化碳和水。有氧呼吸和无氧呼吸从丙酮酸开始分道扬镳。但切莫误认为 EMP 途径只能在无氧条件下进行。



2. 三羧酸循环, 在有氧气的情况下, 糖酵解的最终产物丙酮酸通过一个包括二羧酸和三羧酸的循环过程而逐步氧化分解, 这个过程称为三羧酸循环 (简称 TCA 循环)。又因为该循环为英国生物化学家 Hans Krebs 首先提出, 所以又名 Krebs 环。

丙酮酸在进入三羧酸循环之前, 先进行氧化脱羧作用, 转变成乙酰辅酶 A。乙酰辅酶 A 是糖酵解和三羧酸循环之间的连结锁链上的一个环节。乙酰辅酶 A 的形成很复杂, 催化这一复杂过程的是一种多酶体系——丙酮酸脱氢酶复合体, 包括好几种酶和辅酶。几种辅酶是焦磷酸硫胺素 (TPP)、硫辛酸、辅酶 A (HS-CoA) 及 NAD^+ 。主要经历以下四个反应步骤。

第一步是丙酮酸与 TPP 反应形成乙醛-TPP 复合物 (活化乙醛) 和 CO_2 。



第二步是乙醛-TPP 复合物与硫辛酸作用形成乙酰基-硫辛酸复合物。)

