

全国高等林业院校教材

植物生理学

(第2版)

王沙生 高荣孚 吴贯明 编

中国林业出版社

全国高等林业院校教材

植物生理学

(第2版)

王沙生 高荣孚 吴贯明 编

中国林业出版社

全国高等林业院校教材

植物生理学

(第2版)

王沙生 高荣孚 吴贵明 编

中国林业出版社出版(北京西城区刘海胡同7号)
新华书店北京发行所发行 三河市艺苑印刷厂印刷

ISBN 7-5038-0769-5



9 787503 807695 >

787mm×1092mm 16开本 26印张 554千字
1981年7月第1版 (共印8次, 总印数1-59020册)

1991年12月第2版 2007年1月第11次印刷
印数: 33811—36810册 定价: 26.00元
ISBN 7-5038-0769-5/S.0373

第二版前言

这本教材的第一版自1979年出版以来，承有关院校使用，在林业各专业的教学中起了一定作用，但是也存在不少缺点和问题。1982年11月召开了林业院校《植物生理学》教材研讨会，有关各林学院及林学系从事生理学教学的教师参加。大家热情和中肯地提出了很多修改意见，同时讨论修订了编写大纲。并责成王沙生、高荣孚和吴贯明三人进行全面修改。1984年完成了第二版初稿，经有关专家审阅和提出意见，分别再修改后，由王沙生定稿。修改后的教材，把第一版中第二和第四两章合并为细胞生理作为一章。鉴于林业院校中没有将生物化学从植物生理中分出去，除在细胞生理中保留了部分生化内容外，将酶作为第二章，然后是呼吸作用、光合作用和有机物代谢。这样的编排把与生化密切有关的内容连起来以便讲解，接着再讲水分生理和矿质营养。原来的激素、种子生理、生长、开花和生殖生理，调整为植物激素和生长调节物、细胞和组织分化、植物生长、休眠和萌发、成花生理、植物的生殖和衰老等章，改变了原来的安排。植物对不良环境的抗性仍保留。植物对大气污染的反应、植物的抗病性和抗虫性两章，可根据不同专业的教学需要作取舍。这次修订我们适当选用较新的材料和概念，例如在生长发育有关章节作了这样的努力，也是一种尝试。

本书第一章和第八至十三章由王沙生修改，引言和第二至五章由高荣孚修改，第六、七章和十四至十六章由吴贯明修改。

在修改中参阅了国内外多种教材和有关的专著及文献，但由于我们的水平有限，必然存在不少缺点和错误，敬请读者批评指正。在此向在第一版时付出过很多劳动，而没有参加这次修订的同志们，以及曾给我们提出批评和建议的同志们致谢。

编 者

1990年10月

目 录

第二版前言

引言.....	1
第一章 植物细胞的结构和功能.....	4
第一节 植物细胞的化学成分	4
一、碳水化合物	4
二、脂类.....	15
三、氨基酸和蛋白质	19
四、核酸	30
第二节 研究细胞结构和功能的方法	38
一、细胞化学技术	38
二、电子显微镜技术	38
三、显微放射自显影技术.....	40
四、细胞内含物的分级分离法	40
第三节 植物细胞的超微结构和功能	41
一、细胞的膜系统和内质网.....	42
二、细胞核.....	45
三、叶绿体.....	47
四、线粒体.....	48
五、核糖体	49
六、溶酶体.....	50
七、过氧化物体和乙醛酸体.....	51
八、高尔基体	52
九、细胞质	53
十、液泡	55
十一、细胞壁.....	55
第二章 酶.....	58
第一节 酶的性质.....	58
一、酶的组成.....	58
二、酶的主要辅酶和辅基	59
三、金属离子和酶活性	64
第二节 酶的命名和分类.....	65
一、习惯命名法	65
二、国际系统命名法	66
三、酶的分类.....	66

第三节 有关热力学的几个基本概念	67
一、焓	67
二、熵	67
三、自由能	68
第四节 酶的作用特性和作用机理	69
一、酶的催化特性	69
二、酶与底物的相互作用	71
三、酶的作用机理	72
第五节 同功酶、变构酶及多酶体系	73
一、同功酶	73
二、酶的变构效应和变构酶	73
三、多酶体系	73
第六节 影响酶促反应的因素	74
一、酶的活性单位	74
二、底物浓度的影响	74
三、温度	76
四、pH值	76
五、抑制剂	77
第三章 植物的呼吸作用	78
第一节 植物呼吸作用的类型及生物化学过程	78
一、研究植物代谢的方法	78
二、糖酵解	79
三、三羧酸循环(柠檬酸或Krebs循环)	81
四、磷酸戊糖途径	84
第二节 生物氧化	85
一、呼吸作用的电子传递系统	85
二、电子传递的其它途径	87
三、氧化磷酸化和植物中能量代谢	91
第三节 呼吸作用的测定方法及指标	94
一、测定植物呼吸速率的主要方法	94
二、呼吸作用的指标	95
第四节 影响呼吸作用的因素	96
一、植物内部因子的影响	96
二、环境条件的影响	98
第四章 光合作用	102
第一节 叶绿体的成分及结构	103
一、叶绿体的化学组成	103
二、叶绿体的超微结构	106
第二节 光合作用的光反应	108
一、光合作用的两个光系统与电子传递链	109
二、光合磷酸化	116

第三节 光合作用的碳代谢途径	118
一、光合还原磷酸戊糖途径	118
二、RuBP羧化酶——加氧酶	121
三、光呼吸和乙醇酸氧化	123
四、光合作用的二羧酸途径	126
五、景天植物型酸代谢途径(CAM途径)	129
六、 $\delta^{13}\text{C}$ 值是羧化反应的指标	130
第四节 光合作用的测定方法及指标	131
一、测定光合作用速率的主要方法及指标	131
二、光强度的测定	133
第五节 影响光合作用的因素	134
一、植物内部因子	134
二、环境因子对光合作用的影响	135
第五章 植物体内的主要有机物质的代谢和运输	142
第一节 碳水化合物的代谢	141
一、蔗糖的合成和分解	142
二、淀粉的合成和分解	143
三、纤维素的合成和分解	146
第二节 脂类化合物的代谢	147
一、脂肪合成	147
二、脂肪分解	150
三、乙醛酸循环与脂肪酸分解	150
第三节 含氮化合物的代谢	151
一、植物的氮源	151
二、氨基酸的合成	153
三、核酸的代谢	155
四、蛋白质的生物合成	157
第四节 植物代谢的相互关系及其调控	160
一、植物代谢的相互关系	160
二、植物代谢的调控	161
第五节 植物体内的有机物运输	165
一、有机物的运输途径和方向	165
二、有机物的运输形式和速度	166
三、细胞间的运输	167
四、有机物的长途运输	168
五、影响运输的环境因子	171
第六章 水分代谢	173
第一节 水分在植物生命活动中的意义	173
一、水的生理作用	173
二、植物的含水量	173
三、水在植物体内的存在形式	174

四、植物的需水量	174
第二节 植物细胞的水分关系	175
一、水势的概念	175
二、影响水势的主要因子	177
三、植物细胞水势的变化	182
第三节 植物对水分的吸收	186
一、植物吸收水分的主要器官——根系	186
二、根部吸收水分的机理	186
三、影响根系吸水的外界条件	190
第四节 植物的蒸腾作用	192
一、蒸腾作用的概念、意义和指标	192
二、蒸腾作用的机理	193
三、气孔运动生理	195
四、叶部气体扩散的驱动力和阻力	199
五、影响蒸腾作用的外界因子	202
六、蒸腾作用的昼夜变化和季节变化	205
第五节 植物体内的水分运输	206
一、水分运输的动力	206
二、输导系统损伤对水分运输的影响	208
三、水分运输的速度	209
第七章 矿质营养	211
第一节 必要元素及其生理作用	211
一、植物的含灰量和灰分元素	211
二、必要元素的生理作用	212
三、必要元素的缺乏症状	215
第二节 植物对矿质元素的吸收	219
一、植物吸收矿质的特点	219
二、离子的被动吸收	220
三、离子的主动吸收	222
四、根和矿质元素吸收	225
五、影响根部吸收矿质元素的因素	227
第三节 矿质元素在植物体内的运转和分配	228
一、矿质元素在植物体内的运转	228
二、矿质元素在植物体内的分配	229
第四节 植物矿质营养状况的化学分析——叶分析	230
一、叶分析的目的和意义	230
二、叶分析的取样	230
三、叶分析数据的表示方法	232
第八章 植物激素和生长调节物	234
第一节 生长素类	234
一、生长素的发现	234

二、与生长素有关的化合物	236
三、IAA的代谢和存在形式	237
四、IAA在植物体内的合成部位和运输	238
五、生长素的生理作用	240
六、生长素的作用机理	240
第二节 赤霉素类	243
一、赤霉素的发现	243
二、赤霉素的结构和种类	243
三、赤霉素的代谢	244
四、赤霉素在植物体内的合成部位和运输	245
五、赤霉素的生理作用	246
六、赤霉素的作用机理	247
第三节 细胞分裂素类	247
一、细胞分裂素的发现	247
二、细胞分裂素的结构和种类	248
三、细胞分裂素的代谢	249
四、细胞分裂素的合成部位和运输	250
五、细胞分裂素的生理作用	251
六、细胞分裂素的作用机理	252
第四节 脱落酸	252
一、脱落酸的发现	252
二、其它抑制剂	253
三、脱落酸的代谢	255
四、脱落酸的生理作用	256
五、脱落酸的作用机理	257
第五节 乙烯	257
一、植物激素乙烯的发现	257
二、乙烯的生物合成	258
三、乙烯的生理作用	259
四、乙烯的作用机理	260
第六节 顶芽抑制剂和生长延缓剂	260
一、破坏顶芽类	261
二、抑制节间伸长类	262
三、削弱顶端优势类	262
第七节 除草剂	262
一、苯氧羧酸类	263
二、酰胺类和醚类	263
三、取代脲类	264
四、均三氮苯类	265
五、甲氨酸酯类	266
第九章 植物细胞和组织的分化	267

第一节 细胞的生长和分化	267
一、植物细胞生长和分化的一般规律	268
二、研究细胞和组织分化的无菌培养法	271
第二节 细胞分化的基因控制	273
一、植物细胞的全能性	273
二、细胞分化——基因表达的控制和调节	276
第三节 激素和环境因素对分化的影响	278
一、细胞的极性	278
二、环境因素对细胞和组织分化的影响	280
三、激素对细胞和组织分化的影响	281
第十章 植物的生长	283
第一节 生长分析的基本概念	283
一、生长大周期	283
二、生长分析的指标	284
三、生长分析的应用	286
第二节 树木的高、径生长及生长相关性	287
一、树木的高生长	287
二、树木的直径生长	290
三、形成层分裂活动与芽萌动的相关性	292
四、顶端优势	293
五、顶端控制	294
第三节 环境因子对生长的影响	295
一、温度	295
二、光	297
三、水分	300
四、重力对植物生长的影响——向地性	300
第十一章 休眠和萌发	303
第一节 种子的休眠和萌发	303
一、种子休眠的原因	303
二、种子休眠与植物激素的关系	306
三、种子萌发时植物激素对核酸和蛋白质合成的调节作用	309
四、环境条件对种子萌发的影响	310
五、种子的寿命	312
第二节 芽的休眠和萌发	313
一、芽的休眠和发展过程	314
二、芽的休眠和萌发与环境条件的关系	314
三、芽的休眠和萌发与激素的关系	316
第十二章 成花生理	319
第一节 光周期现象	319
一、光周期反应的类型	319
二、光周期诱导	321

三、光敏素及其在光周期反应中的作用	324
四、植物的内生近似昼夜节奏与光周期诱导的关系	326
五、光周期反应的生理过程.....	328
第二节 春化作用	332
一、成花过程的低温诱导.....	333
二、植物感受低温处理的部位.....	334
三、春化作用的本质	334
四、春化作用与植物激素的关系	335
第三节 树木的成花问题	336
一、树木的幼年期	336
二、阶段转变的本质	337
三、树木成花与植物激素的关系	338
四、营养及其它条件对成花的影响	340
第十三章 植物的生殖和衰老.....	342
第一节 花器的形成	342
一、花器的分化和生长.....	342
二、花的性别表现	343
第二节 传粉和受精	346
一、花粉的萌发过程	346
二、花粉与柱头的相互识别	348
三、传粉和座果的关系.....	349
第三节 果实成熟的生理变化	350
一、果实成熟时的变化	350
二、呼吸跃变期	351
三、果实成熟的机理	352
第四节 衰老和脱落	352
一、植物衰老的表现形式.....	352
二、衰老的机理	353
三、叶的脱落	359
四、果树的落果	361
第十四章 植物的逆境生理	362
第一节 逆境和抗逆性	362
第二节 干旱和水涝对植物的影响	363
一、干旱的类型和植物体内水分亏缺的度量.....	363
二、植物对水分亏缺的生理反应	364
三、严重干旱对植物的危害	367
四、植物的抗旱性	368
五、提高植物抗旱性的措施	369
六、水涝对植物的危害和植物的抗涝性	370
第三节 低温和高温对植物的影响	371
一、寒害和抗寒性	371

二、冻害和抗冻性	372
三、热害和抗热性	375
第四节 植物的抗盐性	377
一、土壤盐分过多对植物的危害	377
二、抗盐性的生理基础	378
三、提高植物抗盐性的措施	379
第十五章 植物对大气污染的反应	380
第一节 大气污染对植物的危害	380
一、大气污染物的来源和种类	380
二、主要大气污染物对植物的危害	381
三、植物对主要大气污染物的抗性	383
第二节 植物对大气污染的生理反应	386
一、生长反应	386
二、代谢反应	386
三、生殖反应	387
第三节 树木对大气污染物的吸收和净化	387
一、树木对气体污染物的吸收	388
二、树木对微粒状污染物的吸收	388
第四节 提高植物抗污染性的途径	389
一、抗污染树木的选择	389
二、增强植物抗污染能力的措施	390
第十六章 植物的抗病性和抗虫性	391
第一节 植物的抗病性	391
一、植物抗病性的概念和机理	391
二、环境因子对植物抗病性的影响	398
第二节 植物的抗虫性	400
一、植物抗虫性的概念和机理	400
二、化学抗虫因素在抗虫育种中的应用	402
三、影响植物抗虫性的主要环境因子	403
主要参考文献	406

引　　言

一、植物生理学的内容

植物生理学是研究植物生命活动的基本规律的科学。它是植物学的一个重要分支，主要阐明植物生命活动的各个生理过程内在的奥秘及其与环境的相互关系；研究植物体结构与功能的关系。

种子植物从一粒种子，在适宜的环境中萌发成幼苗，逐渐长大，达到一定阶段后开花结果，又形成新的种子。一次性开花的植物在结果后，迅速完成生活史而死亡。多年生多次开花植物在达到成熟年龄后通常每年都能开花结实，逐渐走向衰老和死亡。在整个生活史中，植物需要不断地从土壤中吸收水分、矿质元素，并从空气中摄取二氧化碳，利用太阳的辐射能合成有机化合物。通过体内物质的分解、合成和转化，形成种类繁多的有机物，作为建造植物细胞和器官的物质基础。为教学方便，将植物的代谢分为水分关系、矿质营养、光合作用、呼吸作用及有机物代谢等相互紧密联系的生理过程，也就是通过同化作用和异化作用构成植物体的复杂的新陈代谢过程。植物在进行各种协调的代谢基础上，体积和重量产生不可逆的增长，发生开花结果、衰老等发育现象。这些过程的完成，一方面取决于植物的遗传特性，同时也需要适宜的环境条件。不利的环境因子，如干旱、水涝、高低温、盐渍化、以及病虫害和环境污染会影响植物的代谢和生长发育。在自然环境条件下，总是不能风调雨顺的。因而，植物对不良环境的抵御能力及抗性的机理是环境生理所研究的重要课题。以便能在不利的条件下，获得较高的产量。

二、植物生理学的产生和发展

随着人类认识自然的逐步深化，以及植物栽培事业的发展，已经不能满足于从分类、形态、解剖学去认识植物，而要求说明植物的生命活动是怎样进行的，以及解决农业生产中所遇到的各种问题。这就促进了植物生理学的发展。生物学以及现代物理学、化学的发展，使人类有可能从描述性科学逐步转到实验性科学上来。植物生理学的产生一开始就是建立在物理学、化学及其它实验生物学的基础上的。例如光合作用的发现，就是与氧的发现和有关实验技术的发明相关联的。在植物的矿质营养方面，正是因为有关化学元素的知识及其分析技术的进步，才确切弄清楚哪些元素是植物生命活动所必需。植物呼吸作用及植物生物化学的发展常受到动物生物化学的启迪和促进。近代植物生理学的发展，更是受到它学科和技术的发展所推动。放射性同位素的发现，以及人工生产放射性同位素，微量

乃至超微量分析技术的发展，使揭开光合作用同化二氧化碳的奥秘成为可能。热力学、量子化学使我们对植物的能量代谢可能有较深入的理解。水势概念的建立是借助了热力学的有关概念，酶反应动力学研究同样得益于化学动力学的研究。波谱学的发展有可能研究植物生理生化过程的瞬态变化，将研究推到更新的阶段。近年来数学对植物生理学的影响也是很大的，过去对生理过程的描述较多是定性的，如生长过程、扩散过程以及环境因子对生理过程的影响等。应用数学方法不仅能说明某一状态的数量关系，也可能将整个过程用数学形式来加以描述。用电子计算机进行数学模拟不仅可以定量地表达某一生理过程，还能通过模拟来改进生理过程的研究，预先知道可能有哪些因子发生影响，从而减少研究的盲目性。

植物生理学受到其它学科的相互渗透和推动，已经从19世纪和20世纪初的个体、器官和细胞水平的研究，发展到细胞器和亚细胞器水平。分子生物学作为生物学的一个独立分支的出现，使生物学研究提高到分子水平。同时群体水平的研究也得到了发展，由于自动化分析仪器的发展并与微型计算机的联用，使得植物生理学有可能探讨一个植物群落或一片森林进行总体气体交换（水、CO₂）和能量交换等。总之，现在植物生理学从宏观到微观的各个方面都得到了可喜的发展，并且是相互促进的。在深入了解各个代谢过程的同时，对代谢过程的调控关系也得到了应有的重视，否则就无法了解错综复杂的生理生化过程。植物激素历来是生长发育研究中极为活跃的，近年来不仅注意到各个激素的生理作用，也注意到激素间的相互作用对生长和发育的影响。同时对生长发育的研究也逐渐发展到分子生物学的水平。

植物生理学近年来虽然取得了巨大的进展，但由于植物生命活动的复杂性，要真正揭开植物生命活动的奥秘还有很长的道路。许多问题仍然还很不清楚，例如生理过程的相互联系及其调控；植物整体生理与各个生理过程的协调关系；植物生长发育的分子机理等。群体中个体间的相互关系，以及群体水平的调控等更有待进一步研究。

三、植物生理学与农林业实践的关系

植物生理学是植物栽培有关各学科的基础，几乎所有的栽培措施都需要通过影响植物的各种生理功能，才能得到提高产量和质量的效果。如果对这些措施的生理基础没有深刻的理解，就很难做到根据具体情况灵活应用。灌溉和施肥是最常见的栽培措施，要做到合理施肥和灌溉，显然首先需要了解植物的营养状况和水分关系。种子和果实何时采收，采收后的处理贮藏和保管都要根据种子和果实的生理状况加以决定。近年来采后生理的发展，就是根据生产需要进行研究的结果，为水果、蔬菜和花卉的保鲜贮藏做了贡献。植物激素的研究开创了植物生长调节物质和除草剂的广泛应用，已是人所共知的事了。植物组织培养原是实验室的研究方法，通过组织和细胞培养发现了植物的全能性，任何一个体细胞都具有发育成完整植株的潜力。这为植物生物技术发展铺平了道路。现在，组织培养已成为一种常用的繁殖方法与育种技术而得到普遍应用。植物遗传工程的研究也同样是建立

在植物生理生化基础上的。利用物理方法 (γ 射线、热中子) 和其它化学方法诱导植物遗传性的改变，人工改变基因结构和引进有用的基因组，使植物获得优良的性状，是人类长期的理想。不久的将来会有实现的可能。我国人口众多，耕地不足，但又有很多未被开垦的土地分布在干旱或半干旱地区。因而对抗性生理的研究，了解植物为何能抵御不良的环境，以及培育出具有高抗逆性的品种是十分必要的。这些也都需要植物生理生化的理论和技术。当今环境污染已是世界性的公害，植物一方面受危害，另一方面，植物在改善受污染环境建立新的平衡中，具有相当重要的作用。因而了解植物对污染物的反应及其抗性，是植物生理研究的重要内容，将为解决环境污染问题作出应有的贡献。所以植物生理是发展我国农林业生产，实现“四个现代化”所必需的基础学科，在发展国民经济中应发挥自己的作用。

虽然本书主要为林业及其有关专业编写，但本书不能专讲木本植物的生理学。不但因为以树木为材料的研究工作较少，不系统，很难全面地以木本植物为对象来阐述植物生理学的各个领域。同时，植物生理学作为林业各专业共同基础课程，学生们需要了解整个植物生理学的现状和有关知识，以便在今后的学习和工作中更好地应用这些知识。

第一章 植物细胞的结构和功能

生物体基本上都是以细胞为单位构成的。细胞是完整的生命实体，是能够独立存在的最小单位。最简单的有机体的细胞能够进行全部生命活动。在由多细胞组成的比较复杂的有机体中，细胞则高度专门化而只能完成特定的功能。

细胞可以分为原核细胞和真核细胞两大类。原核细胞较小（直径约 $1\mu\text{m}$ 左右），没有明显的核，组织结构不发达。细菌和蓝绿藻都是原核生物。真核细胞通常要大得多（ $10\text{--}100\mu\text{m}$ 以上），有明显的核，内部结构复杂，包含许多具有特殊功能的细胞器。蓝绿藻以上的所有植物，以及动物都是真核生物。

本书所讨论的主要对象绿色高等植物具有复杂的形态和解剖结构，是许多专门化的细胞群所组成的整体。这些专门化的细胞都执行着一定的功能，并且有与一定功能相适应的显微结构和超显微结构。细胞的功能和结构是统一的。

近年来分子生物学的研究进展越来越清楚地说明，细胞结构和功能上的许多问题都可以从组成物质的分子构型和构象，以及分子间的相互作用上得到某种程度的解答。

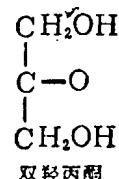
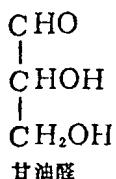
第一节 植物细胞的化学成分

组成植物细胞的化学成分相当复杂，但主要是碳水化合物、蛋白质、核酸和脂类四类。

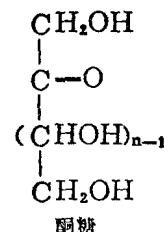
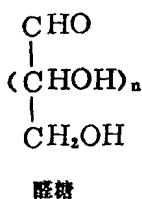
一、碳水化合物

碳水化合物是植物体的主要成分之一，常占植物体干重的60—90%。植物捕获太阳能进行光合作用的最主要产物就是碳水化合物。它们是植物新陈代谢和能量贮藏的基本物质，如葡萄糖、蔗糖和淀粉；它们也是构成植物体的支持骨架，如纤维素和半纤维素等。下面就单糖、寡糖和多糖分别予以说明。

(一) 单糖 最简单的单糖是含有三个碳原子的丙糖，即甘油醛和双羟丙酮。

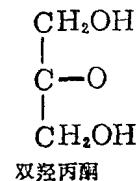
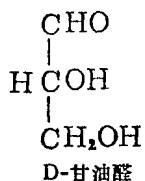


随着碳链的增长，可以出现4—7个碳原子的醛糖和酮糖。

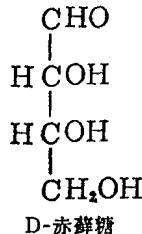


除双羟丙酮外，单糖分子中都含有手征性碳原子，所以都有旋光异构体。例如，甘油醛有2个旋光异构体，丁醛糖有4个，戊醛糖有8个，己醛糖有16个旋光异构体。酮糖比碳原子数相同的醛糖少一个手征性碳原子，所以旋光异构体的数目也比相应的醛糖少。在生物学上重要的单糖大都是D型的。虽然单糖有许多旋光异构体，植物体中常见的主要有以下各种：

三 碳 糖



四 碳 糖



五 碳 糖

