

高等学校教学用书

植物生理学

潘瑞熾
汪正琯 合編
董愚得

高等教育出版社

高等学校教学用书



植 物 生 理 学

(修 訂 本)

潘 瑞 熾
汪 正 璋
董 正 愚 合 編

高 等 教 育 出 版 社

本书是編者在教学改革过程中,根据党的教育方针和在教学实践中的体会,在初版的基础上修訂而成的。全书包括:緒論、植物細胞的生理、植物的水分代謝、植物的矿質和氮素同化作用、植物的碳素同化作用、植物体内有机物質的轉变和运输、植物的呼吸和发酵、植物的生长和发育及总结等九部分。

本书在分別叙述各个代謝作用的基本内容以后,綜合地討論了植物生育过程的各种变化(从种子萌穿到种子形成)。本书选用我国的材料較多,对于我国1958年农业大丰产經驗的植物生理學問題以及我国植物生理學的主要工作成就,也都有所介紹,并以相当篇幅叙述了和农业生产有关的植物生理學問題,关于一些新科学成就,如电离射綫、赤霉素等对植物的影响,也有一定的介紹。

本书主要供师范学院生物系教学用,也可供綜合大学生物系和农林院校参考。

植 物 生 理 学

潘瑞熾、汪正瑄、董愚得 編

高等教育出版社出版 北京宣武門內承恩寺7号

北京市书刊出版业营业許可証出字第054号

民族印刷厂印刷 新华书店发行

統一书号13010·723 开本787×1092¹/₁₆ 印張26²/₅ 插頁1
字數444,000 印数7,001—21,000 定价(8)¥1.60

1958年9月第1版 1960年3月第2版(修訂本) 1960年3月第2次印刷

初版序言

本书是受中华人民共和国教育部委托,根据1957年部頒的师范学院生物系用的植物生理学教学大纲編写的。

在編写过程中,編者以H. A. 馬克西莫夫著的植物生理学簡明教程为骨干,重点参考国内外有关教科书和专门书刊,试图介紹近代的研究成果,尽可能把祖国的学者在植物生理学方面的成就完全反映出来。

根据編者对教学大纲的体会,认为其内容有主次之分,因此用大、小字体区别出来,至于大字体中有关化学的部分,由于各校的情况不同,教师讲授时可斟酌处理。

本书的第一章、第二章、第三章和第四章由东北师范大学潘瑞熾同志执笔,緒論、第五章、第六章和总結由西南师范学院汪正瑄同志执笔,第七章則由北京师范大学董愚得同志执笔。

初稿完成后,曾得到許多兄弟师范院校植物生理学教师們的批評,帮助很大;此外,还蒙湯佩松、殷宏章、姜成后、崔激、石声汉、閻龙飞、吳相钰、余叔文、王天鐸等先生分別对各章提供了不少宝贵意見,修正了某些缺点,非常感謝!但由于編者学識淺陋,誤謬或不妥之处仍屬难免,尚希讀者多提意見和指正,以便改进。

編 者 1957年12月

第二版序言

党的教育方针教导我们：教育为无产阶级的政治服务，教育与生产劳动相结合。我们必须各在教学环节中贯彻这个方针，才能提高教学质量。教材的内容是各教学环节中的主要一环。在教材中应该怎样贯彻党的教育方针，这确是一个重要的问题，也是广大师生所关心的问题。

我们在这次教学改革的过程中，结合学生们提出的意见，曾以党的教育方针来检查本书初版的内容，虽然由于水平所限，看得不深不透，但已发现存在着不少缺点。所以，结合教学对本书初版作了一些必要的修改，并边讲边改，印成讲义。以后，在那份讲义的基础上，又再次进行修订而成为本书。这次修改的主要点如下：

首先是全书的编排问题。据了解，目前全国兄弟院校的植物生理学课程内容编排方式有两大类：一类是以代谢为纲，一个代谢一个代谢那样讲下去，和原有大纲的排列一样；另一类是以植物的生育变化为纲，从种子萌发起讲到种子形成为止。这两类排列方式各有优缺点，我们不在这里评论。

因为时间的关系，更主要的是由于我们在一年中体会得还不够深入，所以本书的编排基本上维持了初版的形式，但其中作了一些必要的变动。主要是加强了植物的生长和发育一章，从种子萌发到营养器官的生长，再从植物的开花到受粉受精而到结实，按植物的生活史排下去。这样，既可克服过去孤立的一个个代谢讲的缺点，又能考虑到学生的接受能力，避免把千丝万缕、错综复杂的生理过程一古脑儿交给学生。我们认为，这种排列方式，在讲授过各个代谢作用的基本规律以后，就可以在这些知识的基础上进行全面的、综合的讨论，左右逢源，困难不大。假如有人认为本书这样排列，即等于分成两大编，从第一章到第六章是第一编，讨论植物的基本代谢过程；第七章是第二编，全面、整体地叙述植物的生育过程。我们认为，这也未尝不可。那就是，前面分开谈，后面综合讲；既易为学生所接受，又能构成整体概念。

其次是理论联系实际的问题。作为大学生学习普通植物生理学来说，应该掌握本课程的主要理论基本内容就可以。同时由于本门学科近年发展得很快，内容非常丰富，讲授时间有限，所以，便把初版的一些次要理论删去、简化或用小号字排印，对于主要的理论，则仍保证一定的深度和广度。而在联系实际方面则大大加强了，增添了1958年农业大跃进的丰产经验，分析农业“八字宪法”中有关植物生理学的问题，介绍我国植物生理学方面的最近成就。（例如：深耕、施肥和植物营养的关系；密植后光能利用率和光合生产率的变化；倒伏、落花落果发生的生理原因及其防治法；赤霉素、电离射线等对植物的影响，等等。）

再其次是参考文献的问题。写外文参考书，如为了给教师用，写不完恐怕也用不着；如为了给学生用，则要求过高，而且必要时可由教师介绍，而且现今中文的书刊较多了，所以

我們決定參考文獻以中文書刊為主，必要的外文參考文獻也有一些，但很少。

最後，我們對初版中某些錯誤或不明確的內容、文字和插圖也作了一些修改。

由於現在全國的教學計劃、教學大綱還未統一，各校的具体情况、地區的農業生產措施、教師的看法的不同，所以教師在使用本書時，可結合具体情况作適當的變動和增刪。

雖然編者主觀上曾作一些努力，想把這本教材搞得較好，但由於政治和業務水平都有限，時間又較匆促，其中有些地方仍免不了有問題，例如，象這樣安排是否貫徹了黨的教育方針，聯繫實際是否還不夠或過分等問題，都有待同志們的指正。

應該強調指出，本書的修訂，主要是由於黨給我們指出了方向，在處理一些重大問題上得到了遵循。另外，我們的讀者——大學生們，從親身的體會中也提出了不少非常寶貴的意見，我們在此表示感謝。

編者 1959年8月於長春

目 录

初版序言	v
第二版序言	vi
緒論	1
一、植物生理学的目的和任务	1
二、植物生理学发展的基本阶段	2
三、研究植物生理学的方法	11
四、植物生理学是农业的理论基础	13
五、全国农业发展纲要草案及农业生产大跃进对植物生理学提出的新任务	14
第一章 植物細胞的生理	16
一、生活物質和細胞	16
二、植物細胞的物理化学性质	17
三、植物細胞的滲透現象	27
四、細胞的透性	38
五、細胞的催化系統	44
小結	48
第二章 植物的水分代謝	49
一、植物对水分的需要	49
二、植物的吸水	51
三、蒸騰作用	58
四、水分在植物体内的运轉	69
五、水分代謝和农业生产	73
小結	85
第三章 植物的矿質和氮素同化作用	87
一、矿質营养学說发展的历史	87
二、植物生长必需的矿質元素及其生理作用	88
三、植物体对矿質元素的吸收及其在植物体内的运轉	99
四、植物在土壤中的矿質营养	104
五、盐分过多对植物的影响	109
六、高等植物对氮化物的吸收及其合成	110
七、土壤微生物的固氮作用	115
八、土壤中氮素的轉变	122
九、土壤肥力和施肥	128
小結	134
第四章 植物的碳素同化作用	136
一、光合作用学說发展的历史	137
二、光合作用的重要性和測定方法	137
三、叶綠体——光合作用的特殊細胞器	141
四、叶綠体的色素	143
五、光合作用的机制	152
六、細菌光合作用与化能合成作用	161
七、外界条件和内部因素对光合作用的影响	163

八、光合作用和农业生产.....	174
小结.....	180
第五章 植物体内有机物质的转变和运输.....	182
一、植物的贮藏物质和结构物质.....	182
二、植物体内有机物的转变.....	186
三、植物体内有机物质的运输.....	197
小结.....	207
第六章 植物的呼吸和发酵.....	208
一、呼吸作用在植物生活中的意义.....	208
二、测定呼吸作用的方法.....	209
三、呼吸系数.....	211
四、呼吸强度及其与植物本身状况和外界条件的关系.....	213
五、发酵作用.....	221
六、呼吸和发酵过程的化学本性.....	225
七、呼吸学说.....	231
八、呼吸过程中能量的转变.....	235
小结.....	236
第七章 植物的生长和发育.....	237
植物的生长.....	238
一、种子的萌发.....	239
二、营养器官的生长.....	249
三、植物的运动.....	277
植物的发育.....	283
一、米丘林关于植物发育性状随年龄变异的学说.....	284
二、李森科的阶段发育学说.....	284
三、关于植物开花生理本质的学说.....	297
四、有性过程的生理学基础.....	299
五、种子和果实成熟时的生理变化.....	304
六、遗传性的生理基础.....	311
小结.....	312
总结.....	315
一、植物体内各种生理机能的相互关系.....	315
二、植物体和环境条件的辩证统一关系.....	317
三、控制植物生命过程以提高产量和品质及改变遗传性的途径.....	319
主要参考文献.....	321

緒 論

一、植物生理学的目的和任务

大家都看到过，在土壤中播下一粒树木的种子，这粒种子在适宜的环境中，便发芽成长，并长成一株大树；这株大树以后又开花结实，产生千万粒种子。那么种子是怎样长成幼苗的呢？幼苗又如何变成大树的呢？为什么会开花结实呢？

农业生产的主要任务是不断地提高作物的产量和品质，我们要想达到这个目的，目前除了要加强组织领导、发挥集体力量外，一方面要扩大耕地面积，一方面要提高单位面积的产量。于是就产生生产技术上的一系列问题，例如：改进栽培技术、合理灌水、合理施肥等。

1958年全国农业大跃进的主要经验是贯彻农业“八字宪法”。那么，为什么深耕、合理密植、足肥、足水等就能增产呢？怎样结合具体情况去运用农业“八字宪法”，才能获得更高的产量呢？

要解决这些问题，我们首先要了解植物是怎样进行营养、生长和发育的，换句话说，也就是怎样进行生命活动的。

植物生理学就是研究植物生命活动规律的科学。

植物的生命活动，总的可以分为营养、生长和发育等几方面。如果更仔细地划分，则包括植物的水分代谢、矿质营养、光合作用、呼吸作用、有机物质的转变和积累、生长运动、器官发育和开花结实等。为了叙述方便，我们才把这些功能分别研究，实际上，它们决不是独立互不相干的，而是相互联系、相互依赖和相互制约的。

这些生命活动虽然是在植物体内进行的，可是和环境条件有着不可分割的联系。植物和环境是一个统一体。脱离了环境条件，就谈不上植物的生命活动。

所以，植物生理学的任务就是在于将植物的营养、生长和发育的基本规律从它们在有机体内的关联中和与环境的相互作用中揭露出来。植物生理学研究的最最终目的是在凭借认识这些规律的知識，以得到植物营养和优良的栽培方法的根据，保证植物能够建造自己的躯体和生殖的全部过程，并且在对营养和发育规律深刻认识的基础上，向着人类需要的方向去控制植物的发育和改造植物的本性。^①

简单一点说，植物生理学的目的和任务，就是认识与周围环境相联系的植物生命活动的规律，并在实践上有计划地控制这些生命活动，来满足人类的需要。

植物生理学的正确的目的与任务不是一下就可以得出来的。从这门科学诞生后，长期以来，人们一直认为植物生理学的任务仅在于将生命复杂的过程，单纯简化为物理化学观

^① 庫尔薩諾夫：植物生理学基本問題，科学出版社，1954年，1頁。

律。这样，就不可避免地片面出发，而忽略了植物各种功能的綜合性、各部的整体性及植物与环境的統一性。在科学的植物生理学发展的里程中，特别是在較早的阶段，片面性很大。例如，从事物质轉化过程的研究，一般是很少估計到与之有关的能量轉化；在植物类型轉化的試驗中，也往往不注意物质轉化过程；而且，人們常常脱离整体去研討个别器官的功能，脱离植物的生活环境而只在实验室控制的条件下去作“理論”的研究。这种片面分析生理現象的作法，固然与生理学者未能充分利用理化及其他有关科学中已有的成果和方法有关，而主要的是由于多年来一直受十八世紀的哲学思想的影响的緣故。

今天，我們所学习的是为社会主义和共产主义服务的植物生理学，其目的与任务是很明确的，是理論联系实际的，具有积极的意义的，而且任务本身也是发展着的。随着我們知識的加多和人民对农产品需要的量与質的提高，任务就越来越多越复杂。正如俄国偉大的植物生理学家季米里亚捷夫所指出的，“植物生理学家不能以观察者的消极作用自限，他应当是能支配自然的行动家。”

二、植物生理学发展的基本阶段^①

古时人类对植物生理的認識 人类在远古就与植物发生密切关系，并对植物的特性就有了一些認識。我們最早的祖先，只注意到种子、果实的食用价值，以后又逐渐注意到植物的药用价值。到了农业社会，人类更进一步从农业生产实践中，体会到植物生存条件及发酵方面的知識；但是关于这方面早期的論述，在西文植物学史中都避而不談，植物生理著作中自然也是个空白点。西方植物学的上古史料，全以实物与浮彫为依据；可是，种子与农作物浮彫仅仅有助于植物栽培史与植物形态史的研究，而生理概念則較为抽象，无从自实物浮彫中得知。幸而中国有青銅时代的甲骨卜辞，可供推敲补救。近年来朱培仁在浏览了殷墟甲骨卜辞拓片后，把卜辞上所反映的植物生理学知識加以发掘，将植物生理学的信史推早到紀元前 1,400—1,100 年。例如：从卜辞中“貞禾有及雨？三月”^②可以論断，殷人知道雨水及时的重要性；从“雨弗足年”^③“水弗芟禾”^④表明，殷人已認識到，水是植物生长的条件和作物具

① 关于上古时代人类对植物生理的認識，是用中国的資料，到中世紀才开始加入其他国家資料，因为中国有古老的文化，这方面上古的記載較其他古老国家为多。至于科学的植物生理学的开端、奠基与成长的論述，則取材于文艺复兴以后，逐渐进入资本主义社会的欧洲各国；而我国則因长期受封建統治，在封建統治的年代里，科学从未发展成长起来，几乎没有以实验为根据的植物生理資料。所以前段主要用中国材料而后段用欧洲材料。二段相合，才成为整个的植物生理学发展阶段。

② “貞禾有及雨？三月”的譯文为“貞問庄稼有沒有及时的雨水？三月卜問的”。解釋：因为貞有問的意思，“貞”字的后面都是疑問句，所以應該加一“？”号，最后刻上卜問的月份。所以，这条卜問有沒有及时的雨水的卜辞是三月里問的。

③ “雨弗足年”的譯文为“雨水不够庄稼用嗎？”。解釋：因为“年”字的甲骨文作各形，“禾”字的甲骨文作各形，分明“年”字是“禾”字的一半(务)。事实上，“年”字的甲骨文衍变得很厉害的。原来的字形是“冬”，“禾”字下面从“土”。后来衍变成“务”从“人”了。所以“年”字的本意是“长在土上的庄稼”。至今民間問庄稼的好坏还叫“年成好嗎”。“年成”的意思就是庄稼。后来产生了“禾”字代替了“年”字，禾字显然是年字的簡体字。

④ “水弗芟禾”的譯文为“水分不伤害庄稼嗎？”。解釋：因为芟字为古它字，它的甲骨文象蛇形，就是蛇的意思。所以“蛇”字从“它”。上古田野杂草叢生，虫害很为严重，所以相見之时以有蛇(有它)无蛇(无它)相問。后来沿用久了，把“它”字引申成为灾害妨碍等意义了。至今在古书上还保持着“无它”等辞汇。

有一定的耐涝性；从“日若兹晦惟年禍三月”^①知道，殷人已经具有太阳昏暗与否和早春作物生长有关的知識；从“率年于土”^②证明，殷人重视土壤条件；从四时皆有“酒祭”^③肯定，殷人已知利用发酵原理，具有成熟的酿酒与貯酒技术。可是这个时期，对物质世界的知識仍然貧乏，对于上述的这些植物生理知識，虽然有一点了解，并用来指导农业活动，但总是把它们归结于受天命鬼神的意旨所控制的。

到了西周，对土壤肥力更有了一定的認識，禹貢一書（估計为紀元前7世紀作品^④），把“天下”土壤分为三等九級，就可以証明。后来，在东周的时候有了铁器，又大大推动了农业的发展。在春秋与战国的时候，学术思想更为活跃，“百家爭鳴”，学者們开始承认植物的生命活动具有一定的自然規律，并对植物生理現象加以較詳的觀察。例如：孔子就曾用“苗而不秀者有矣夫；秀而不实者有矣夫”^⑤来比喻人的治学修德，实际上他显然是根据农民对营养生长与生殖的分辨來說明問題的。此外，并可看出，当时我們的祖先如何应用这些原理以指导农业生产，例如，公元前三世紀已应用苕作綠肥^⑥；紀元前230年的呂氏春秋書中任地、辨土、审时几篇^⑦，更对土壤对农作物生长的影响以及如何調节都有很精細的說明，并提出了适当的技术措施。

战国以后，阴阳五行的学說盛行；秦汉以来，更排斥百家，独尊儒术。此后，遭受到封建制度的长期統治，使我国农学与植物生理学停滯不前。这与西洋中古神权統治的黑暗时代很相似，科学走入玄学、神学的境界。但是，即使在迷信的阴阳五行的緯書中，仍包含着有許多与植物生理有关的精細的觀察与叙述。如汉时的孝經援神契所記的“土：黄白，宜禾；黑坟，宜黍麦；蒼赤，宜菽；汗泉，宜稻”，是关于植物土壤条件值得重視的总结。至于在农业中留下的經驗，也常有唯物的解釋，劳动人民的許多措施，都吻合生理原理，如我国汉氾胜之的書中（紀元前一世紀作品）所說的“区种法”“保澤法”；后魏賈思勰的齐民要术^⑧中所提的豆科植物与谷物輪作法可为代表。同时，在西欧羅馬人所使用的肥料，除动物的排泄物，还包括某

① “日若兹晦惟年禍三月”的譯文應該是“太阳如此的昏暗是不是庄稼要有灾禍？三月卜問的。”

② “率年于土”的譯文为“向土地神求年成嗎？”或譯“向相土求年成嗎？”解釋：率字无音，意思是求字，“求年”就是“求年成”，“土”字的解釋有两种。一种是“相土”的“土”字。“相土”是殷王的祖先，向祖先求年成是完全可能的；另一种解釋是“社”字，省写成“土”字。“社”是“社神”，是土地庙里的“社神”。向社神求年成也非常可能。不管那一种解釋，都表明紀元前十四世紀以前，祖先們已經認識土壤是植物生长的外在条件了。“相土”是以“土”为名。后世有相牛相馬相手相面等字眼，足見上古相土种田栽培作物完全合理。

③ “酒祭”不是卜辭。这是殷有祭祀的一种方式。例如“戊午卜宾貞：酒，求年于夔夔妣乙？”的譯文就是：戊午日宾卜問：用酒祭的方式向夔与母亲乙求年成嗎？”

上頁的②，③，④，可参考朱培仁：甲骨文所反映的上古植物水分生理学知識，南京农学院学报第二期，1957年6月，173—212頁。本頁的①，②，③，可参考朱培仁：甲骨文所反映的上古植物生理学知識，南京农学院农学系植物生理教研組印，1956年。

④ 据西北农学院辛树帜教授最近考据証明，禹貢是西周前期的官家著作，非战国时书。

⑤ 見論語子罕篇。孔安国注“言万物有生而不育者，喻人亦然”按苗，就是“禾苗”，秀，即是“穗”，实即“果实”。

⑥ 陈祖棻：中国文献上的稻作栽培，华东农业研究所及南京农学院联合科学討論会报告，1957年。

⑦ 夏緯瑛校釋：呂氏春秋上农等四篇校釋，中华书局，1956年，18—93頁。

⑧ 石声汉：从齐民要术看中国古代农业科学知识，科学出版社，1957年，28頁。

些礦物質，如灰分、石膏、石灰和泥灰等^①，其中有很多方法與我國古時記載一樣，不僅正確而且詳盡。可是，由於早期人類對植物生命活動的一些認識主要是憑觀察得來的，靠經驗擬定的，所以往往只看到了表面的現象，而缺乏科學的知識基礎。所以如此，除哲學思想外，當時在化學尚未發達的情況下，受科學水平的限制也有很大的關係。那時，人們尚無細致的度量儀器，對“量”缺乏精確的概念，沒有一個人能以實驗方法來證明哪一種意見是正確的，所以不可能在理論上來說明這些觀察到的現象，因而不可能建立普遍的規律，甚至在中世紀中，連漢朝人、羅馬人等所得到的一點知識，也由於封建統治階級忽視學術和阻礙生產力的發展，有好些都漸漸被遺忘了。漫長的歲月中，在中國的士大夫（除個別例外）根本不談農田之事；而西歐崇拜學術界與迷信權威也是阻礙科學進展的一個重要因素，學者們往往寧願援引古代權威哲學家如泰勒斯(Thales)^②，亞里斯多德^③等的意見為意見，只是傳播闡述他們的看法，沒有意識到遵循實驗的必要性。被忽視遺忘了的科學直到文藝復興時期以後才被發揚起來。

科學的植物生理學研究的開始 作為一門科學來說，植物生理學是孕育萌芽於植物學內部而發展成長起來的。所以要說出這門科學的確切誕生日是困難的。科學本身是因實踐而得以發生、存在和發展的，所以這門科學的發展是和植物學本身的發展及其相關聯的科

緒表-1 科學的植物生理學開始時期的代表性研究

學者姓名及年代	研究方法與內容	成果及其影響
凡海蒙(Van Helmont) (1577—1644)	將一定重量的柳枝栽培於裝有一定重量的土盆中，五年後分別稱重，並探求柳樹體重增加的物質來源。這是植物學史中第一個進行植物生理試驗的記載。	柳樹增重30倍，土壤減重甚少，他認為柳樹體重的增加不是由於土壤直接的轉化（正確），而水是植物體重增加的物質（錯誤）。他的試驗，曾引起對人工灌溉的注意。
伍德沃德(J. Woodward) (1665—1728)	比較薄荷在雨水與河水中及混有花園泥土的水中的生長情況。	認為植物在河水培養下生長良好，水中混有泥土者生長更好，預示了植物對礦物的需要。
馬爾比吉(M. Malpighi) (1628—1694) 格魯(N. Grew) (1641—1712)	二人從植物解剖着手研究植物體內組織的功能。馬爾比吉並第一次用環割法研究植物的運輸。	發現植物體內有管道相聯，並發現它們通過各種器官成一連貫系統；馬爾比吉並提出植物體內有向上及向下的液流存在。此外他又提出了葉為製造養料的器官的看法。他們更進一步使學者走向靠實驗以解決植物生活問題的途徑。
黑爾斯(S. Hales) (1672—1761)	他測量了蒸騰量、液流在室內運輸速度。為測量根壓的第一人。此外，他又認為植物能吸收光線，幫助製造養料，他首先接觸到植物體能量轉化的問題。	他開始用比較精密的方法從事於植物生理的研究，得出比較可靠的結果，並第一次嘗試從理論上解釋水分的吸收與運輸的道理。許多學者認為他是他們植物生理學的主要創始者。

① 普里亞尼施尼柯夫：農業化學，高等教育出版社，1955年，93頁。

② 泰勒斯以生物起源於水。見羅森塔爾，尤金編，中共中央馬克思、列寧、斯大林著作編譯局譯：簡明哲學字典，人民出版社，1955年，172頁，米利都學派。

③ 亞里斯多德試以植物與動物比較去理解植物特性。如他認為土壤的功能如胃；根的功能如腸與內臟，所以能夠有吸收作用。見Weevers: Fifty years of plant physiology, 1949年，4頁。

学的发展是有密切关系的。有了科学的有关生理方面的研究，才能說得上有关这门科学的萌芽。现在我们把最早記載的一些重要試驗研究擇要列出，如細心加以比較，就可以体会到科学的植物生理学在最早阶段发生发展的情形了。

由上面这些最早研究的主要方面，說明科学的植物生理学开端于十六世紀到十七世紀的对土壤营养的試驗(包括矿質营养和水分营养)。从时代背景看，这是由于在哲学思想方面受文艺复兴哲学思想的影响，人类思想得到一定的解放，开始对天与神崇拜的宇宙觀轉为对物质世界重視的緣故。从科学本身的发展来看，这门科学的发軔是与农业实践有密切关系的，农业的发展要求在生理上回答植物体中物质的来源問題，要求知道植物是如何生活的，首先是如何进行营养的。可以說，植物生理学作为植物的一支存在，是以植物营养科学的資格而开始的；同时，也可以看出，当时的形态解剖学家也注意到植物体内組織的功能，自然也促进了对生理机能的探索。不过，那时的研究頗受动物生理学家哈維(W. Harvey)所发现的血液循环学說的影响，致使植物生理的研究发生偏向，例如黑尔斯(Hales)就企图寻出与动物生理功能的完全一致性，想在植物体内找出类似动物体中的循环系統，将植物体内液流流动与血液循环同等比拟，而想找出其循环的途徑，因此走了許多弯路。

科学的植物生理学的奠基与成长 植物生理学奠基于十八世紀而成长于十九世紀。因为十八世紀和十九世紀初叶，首先在欧洲，由于农业中封建主义的崩潰，新成长的資本主义

緒表-2 科学的植物生理学奠基时期的代表性研究

学者姓名及其年代	研究方法与内容	成果及其影响
普列斯特来(J. Priestley) (1733—1804)	发现老鼠在密闭钟罩下不久即死，但将老鼠与綠色植物一起放在钟罩内，可延长此动物的生命。	植物能恢复被动物所“污浊”的空气。
因根浩兹(J. Ingenhousz) (1730—1799)	发现植物只有在日光下才能活化空气，且仅限于綠色部分，并提出在活化空气的过程中可能供給植物某些营养。	把普列斯特来的工作肯定下来；初步建立植物的空气营养的观念。
森尼別(J. Senebier) (1742—1809)	发现植物能活化空气的原理，証明在氧气产生的同时，伴以 CO_2 的吸收，并认为 CO_2 的吸收与营养有关。	确定了植物的气体交换现象及其作用，知道了植物从空中吸收什么气体。
德蘇苏尔(N. T. DeSaussure) (1757—1845)	开始用定量方法証明植物吸收 O_2 的体积大致等于吸收 CO_2 体积。吸收并分解 CO_2 的結果，使植物的体重增加。他是第一个去詳細分析植物灰分的人。他提出水与碳是同时被植物同化的；认为植物的生长，还依赖于少量的来自土壤的其他元素。此外，他提出呼吸作用是植物生活的一个重要的作用。	为呼吸作用及光合作用奠定了良好基础；为矿質营养提供了研究途徑。这些基本研究大大推动了以后植物生理学的发展。
納特(T. A. Knight) (1785—1838)	他巧妙地利用輪轉方法抵消了地心吸力，确定了根的向地性，他并注意到根的向水注。叶子的鑲嵌排列及触須盘旋运动，是接触刺激产生的。	在植物生理方面，开始注意到激应性的研究，并用明确的試驗來說明此类問題，扩大了植物生理学研究的領域，并打击了活力理論。

經濟对农业生产提出了更高的要求;同时,由于化学与物理学都有飞跃的发展,这样就推动了植物生理学的研究工作。在这个期間,不但扩大了有关植物营养的資料,并且同时也逐渐改变了研究这个问题的本身,使它从植物土壤营养的科学,更进一步包括了作为綠色植物生存的主要物质来源的大气环境。从上表中列出的十八世紀到十九世紀初年的主要代表性的研究,就可以看出其发展概略。

以上各学者的工作,发现了光合作用和呼吸作用,确定了空气的成分。特别是德骚苏尔的工作逐渐深入到营养本质的研究,有着重大的意义。但迄至十八世紀末,植物生理学仍未能脱离化学而自成一門独立科学。因为研究的方向主要是从大气化学出发,研討如何利用植物来“改善空气”为目的,并没有把气体交换现象結合到植物本身,作为植物的功能来研究。就是在矿质营养方面,也只集中在从土壤中吸收那些物质的証据上下功夫,絲毫沒有考虑到吸收的物质在植物体中的轉化問題。这个时期的研究是很片面的,但是为植物生理学奠定了良好的基础。

到了十九世紀,由于植物营养研究的迅速发展及扩大营养以外研究的成就,使植物生理学逐渐形成了独立的一門科学。

下面我们簡要介紹几个十九世紀的学者的卓越工作。

緒表-3 科学的植物生理学成长时期的代表性研究

学者姓名及其年代	研究方法与内容	成果及其影响
布森戈(J. Boussingault) (1802—1899)	他是植物生理学中实验派的代表。他第一个建立砂培試驗法,做出了許多关于氮素营养的正确实验;以精密的气体分析工作确定了光合作用与呼吸作用的异同。	打击了“腐殖质”学說并为氮素营养指出了正确的研究路綫。建立了光合作用是有机物质的主要来源,土壤是植物矿物质供給者的理論。确定了植物呼吸和光合过程中碳水化合物氧化和还原的化学公式。
李比西(J. Liebig) (1803—1873)	为化学肥料利用理論的创始人。提出以矿质肥料施入土壤中来代替植物每年从土壤里摄取以及消耗掉的营养元素。	推翻了“腐殖质”学說,拟定“归还定律”,并提出“最低限度定律”的概念。确定了一般化学施肥原理,确立了关于有意识地調整人类和自然間物质交换的明确思想。
达尔文(C. Darwin) (1809—1882)	从食虫植物研究了植物的激应性,从植物的向光运动研究中发现了植物生长素的作用;由机能上看生物的进化,提出許多有关生理的理論。	具体工作同理論上都大大推动了植物生理学的发展。
薩克斯(J. Sachs) (1832—1897)	对植物的生长、光合作用、矿质营养都做了許多重要实验,并从理論上加以解釋。	确定了叶綠体为光合作用处所,淀粉为光合作用产物,并提出水分的活动是細胞壁吸脹作用的学說、器官形成的成长素学說。他的工作促进了植物生理学形成一完整的体系。
季米里亚捷夫(К. А. Тимирязев) (1843—1920)	从他的精密的試驗得出了紅光是光合作用中最有效的光綫,从而确定了叶子的綠色就是适应这种功能的結果。提出了干預植物生理过程改变遺傳的可能性。	粉碎了解釋生命过程唯心的生机論,把进化思想正确地应用到植物生理学方面去。指出了植物生理学发展的正确途徑。

由上面的研究可以看出在十九世紀中植物生理学渐次从农业化学领域中分离出来，并结合营养以外的其他生理问题的研究成果而自成一独立分支。首先看布森戈的研究，他不但设计了植物生理方面的一些仪器与方法，同时提出“向植物本身请教”的方针^①，开始以植物为对象应用当时理化的新知识从事研究；其次，李比西更从植物生理的角度创立学说以解释合理化施肥。所以二氏的工作可以说是植物生理学的诞生并成为一门独立科学的标志。

到了十九世紀末期，达尔文父子关于植物的感应性研究出版之后，更丰富了植物生理学的内容。至于达尔文提出的有机界在不断的变化与发展，所有的自然界都有他的过去、现在与将来的学说，对植物生理学的影响很大，使植物生理学者知道不应满足于单纯的生活现象的分析，而应进一步去考虑该有机体发生的历史与环境的关系。

薩克斯在植物生理学的许多方面都进行了研究工作，并在水分生理、器官形成方面提出了他的学说。至今仍常引用他的好些实验资料与方法，他同他的弟子費弗尔(Pfeffer)等在德国树立了学派，他们在植物生理学的发展上贡献是很大的；不过在薩克斯等的理论中往往多着重于从一方面看问题，所以我们常常嗅得出机械唯物论的味道。由于他的学派的工作，促进植物生理学成为一个完整体系并成为大学中的一门专门课程。

季米里亚捷夫的主要论文发表于十九世紀末而其工作则跨越了十九世紀与二十世紀。他在光合作用的经典试验中，摧毁了十九世紀中以形而上学的“生命力”解释生命现象的生机论^②，而成为先进的俄罗斯——苏维埃植物生理学派的创始人。季米里亚捷夫沿着唯物主义的方针尤其是遵循着达尔文学说和能量不灭及转化律，更使植物生理学建筑在完整与严密的科学基础上，成为一种唯物主义及历史主义的科学。此外，季米里亚捷夫还把根系营养、水分状况等新的研究资料丰富了这门科学。他和他的学派的经典著作满布在近代植物生理学中，不论在苏联及其他国家中都有很大的影响。

从历史条件看，在十九世紀中，由于生产力的蓬勃增长，植物生理学便是当时生物学、化学同农业发展中的产物。这些科学的进步使它成长为一门独立的科学而且得到了很大的发展。可是，当时科学的指导思想，也反映了十八世紀英国工业革命以来的机械唯物论的观点。例如，学者们企图将高级运动状态的复杂生命过程简化为单纯的理化现象；在研究植物与环境的关系时片面地强调了个别因素的作用。再加以在十九世紀初，由于受黑格尔的唯心主义哲学的影响，使生机论一度在生物学中滋长起来。例如，生机论者常借美国学者騷伯(Draper)在黄色光线对光合作用最有效率的试验所得到的错误结论，就企图证明植物同其他生物的生活过程不是受科学所确定的自然法则所支配，而是受不可知的“生命力”所支配的。所以说，在这个时期里的植物生理学虽然主要受着机械唯物论的思想支配，而在解释结果时往往染上唯心论的色彩。所以我们现在特别要善于对待以前有关植物生理的许多学说，它们大都在不同程度上带有机械唯物论乃至唯心论的成分，成为片面的或不正确的理论，但是好些学说也在不同程度上含有其合理部分。自然，在任何科学的发展史中，每一时

① 普里亚尼施尼柯夫：农业化学，高等教育出版社，1955年，87页。

② 季米里亚捷夫选集，卷1，苏联国立农业书籍出版社，1948年，387页。

期都有其正确部分，也有其錯誤部分。然而我們不應該把一切形而上学的观点看做当时的产物而无原則地加以原諒，也不宜因其含有形而上学的观点而将其中合理的内容一笔抹煞。所以，我們應該以历史唯物主义的观点来对待过去的成果。今天就需要我們將正确的内容抽出来，重新加以评价，結合現代科学水平辯証唯物地批判其錯誤的地方，发揚其正确的地方。

近代的植物生理学和祖国的植物生理学 从二十世紀开始，植物生理学在各个生理过程都分別深入研究，各个学派亦应时而生，成就很多，此处只对最主要方面分別提一个引子，詳情散見以后各章。

細胞生理学方面——在美国有欧維頓(E. Overton)对細胞透性的研究，阿斯特好特(V. Osterhout)对細胞电生理学的研究。在瑞士有佛萊-維史林(A. Frey-Wyssling)对原生質及細胞壁亚显微結構的研究。在苏联有奥巴林(А. И. Опарин)直接对活的植物細胞中酶促作用特点的研究。

水分生理方面——在俄罗斯、苏联有馬西莫夫(Н. А. Максимов)对蒸騰及抗旱的研究，創蒸騰效率的測定。在美国的有李魏斯吨(B. E. Livingston)关于蒸騰的測定与研究。在英国由迪克逊(H. H. Dixon)創內聚力学說以解釋水分上升的原因。

矿質营养和氮素同化作用方面——在俄罗斯、苏联有維諾格拉特斯基(С. Н. Виноградский)对土壤微生物作用的深刻研究，有普里亚尼施尼柯夫(Д. Н. Пранишников)确定植物吸收氮肥类型及根分泌物对于磷酸盐的吸收。在美国的有荷格倫特(D. R. Hoagland)研究矿質元素的需要与吸收。在瑞典有龙特格特(H. Lundegardh)研究离子吸收机制。

碳素同化作用方面——在俄罗斯、苏联有刘比明科(В. Н. Любищенко)对叶綠素形成的研究，茲維特(M. И. Цвет)对叶中色素的色层分析的发现，庫尔薩諾夫(А. Л. Курсанов)对光合作用根部吸收CO₂机制的研究，在德国的有威尔斯泰尔(R. Willstätter)及費雪尔(Han Fisher)对叶中色素化学性质的研究。在英国由布萊克曼(F. F. Blackman)对光合作用的黑暗反应的发现及限制因素定律的創立，以及希尔(R. Hill)对光合作用的光化学反应的研究。在美国的有万涅(C. B. Van Niel)对細菌光合作用及化能合成作用的研究，阿农(Arnon)等对离体光合作用的研究，卡尔文与本生(M. Calvin A. A. Benson)对光合作用碳环的研究。

有机物轉化运输方面——在苏联有普里亚尼施尼柯夫发现含氮物質轉化与碳水化合物代謝的連鎖，勃拉翁铁因(А. Е. Браунштейн)及克里茲曼(М. Г. Крицман)的氨基交換作用的发现。在德国由敏赫(E. D. Münch)創集体流动学說。在英国由梅生(T. G. Mason)及馬思凱(E. J. Maskell)創活化扩散学說。在美国有寇蒂斯(O. F. Curtis)对运输作用的广泛研究及原生質流动学說的創立。在苏联有庫尔薩諾夫(А. Л. Курсанов)的由輸导細胞各种生化活动的結果而进行各种物質本身的积极轉移的学說。

呼吸作用方面——在俄罗斯、苏联有巴赫(А. Н. Бах)創立生理氧化过程学說，巴拉金(В. Л. Палладин)的呼吸色素元可逆氧化学說，考斯德切夫(С. Н. Костычев)对呼吸与发酵演化关系学說的創立，魯宾(В. А. Рубин)对呼吸作用的酶的适应性的研究。在英国由布萊克曼对呼吸作用类型的研究。在德国由瓦布格(O. Warburg)对呼吸作用末端氧化酶的研究。在美国有凱林(D. Keilin)的細胞色素学說。

生长运动方面——荷兰人郭葛(F. Kögl)首先分离出生长素。在美国的有温特(F. W. Went)对生长的定量測定及其作用的研究，波納(J. Bonner)，丹阿武比克(J. Dan Overbeek)，斯庫格(Skoog)等对生长素的广泛研究。差不多与温特同时，在苏联有霍乐德尼(Н. Г. Холодный)对生长素的作用已开始研究。

植物的发育方面——在德国由克里布斯(G. Klebs)的糖氮比学說，在俄罗斯、苏联有克倫凱(Н. П. Кренке)的年齡循环学說，米丘林关于植物遺傳性在个体发育与系統发育随年齡异的学說，李森科的阶段发育学說。柴拉軒(М. Х. Чайлахян)的植物发育的生长素学說。在美国有加納尔和阿拉尔特(W. W. Garner, H. A. Allard)的光周期学說。

以上众多学者在时代背景的推动及主观努力下，使植物生理学各方面在近五十年中获得了辉煌的成就，越来越成为比较成熟而重要的科学之一。但须留意，总的来看，可以说近代植物生理学的发展是沿着两条道路前进的。

在俄罗斯、苏联，由于季米里亚捷夫在上世纪末和本世纪初，就对植物生理学提出了正确的目的与任务，提供了正确的研究方法与方向。十月革命以后，苏联共产党的号召与米丘林学说的影响使植物生理学者更充分地领会了季米里亚捷夫的观点。苏联植物生理学者大都注意到从整体去看个别的生理过程，他们除分析外并从事综合的研究，从植物发生的历史上去找问题的答案，并力求理论结合实际，着重生态生理的研究以解决农业上的实际问题。例如，由抗旱的需要而发展了水分生理，由于贮藏加工的需要而发展了呼吸生理。李森科的阶段发育的学说，更是特别着重于从整体去研讨生物学规律的典型代表。这个学说影响所及，促使植物生理学界注意改正二十世纪早期一直遗留下来的只重视个别功能的理化方面的分析而不重视发育的偏差。最后，我们应特别注意的是，在优越的社会主义制度下的植物生理学家最重要的特点是有意識地应用辩证唯物主义的观点与方法，以及结合社会主义生产实践的方向进行工作，所以苏联的植物生理学特别是近年来有全面高速的发展。

在资本主义国家的各学派主要是受萨克斯及其弟子等的直接或间接的影响^①，其特点是特别注重于个别生理过程的精细分析。他们在某些理论方面也做出了一定的成绩。最突出的例子如：最近卡尔文(M. Calvin)等已将光合作用的CO₂合成部分的机制的各步骤进一步弄清楚；阿农(D. I. Arnon)等使离体叶绿体能进行光合作用的工作。这些成就将光合作用过程的認識推进了一大步。但是，他们的特点是理论脱离实际，为科学而科学，研究的对象大多数仅仅是温室里的植物和离体的植物组织，在方法上则着重于单因子的分析，故对农业和一般生物学的意义并没有获得应有的说明。此外，他们常常缺乏从历史的观点方法去衡量事物，所以除自发性的辩证唯物论者外，许多的研究成果往往只是对某些具体问题贡献了大量资料，但在理解整体方面则常常犯观点上的错误，而且经常淹没在具体事实之中而不能自拔。

目前植物生理学研究的共通特点是在方法上的重新武装，更紧密地利用理化方面的成就与方法去确定生理问题。现在国际科学界在这方面越来越广泛地利用示踪原子、差示离心法、电子显微镜和紫外线显微镜、分光光度计、色层分析法、电泳法等，使植物生理学有可能利用新的技术来着手解决认为不能直接研究的许多生理问题，将许多内部深刻的过程放到实验的基础上来研究。所以近代尤其是近年在植物生理学各方面，象巨浪一样涌出许多崭新的成就，使这门科学的面貌改观。苏联学者在这个新的基础上更重视联系环境条件从个体发育与系统发育出发，这样就能将新的方法所揭露的可靠的事实放在适当的地位，如此可以更完善地探寻生理规律。

祖国的植物生理学实际上不限于专门刊物上发表的论文。祖国劳动人民在农业生产上

^① 萨克斯在 Wuirzburg 大学的实验室，实为当时植物生理研究的中心，许多国家的学者都来此观察学习。