

高等学校教学用书

植物生理学

卓仁松編

人民教育出版社

212
2/24

高等学校教学用书



植 物 生 理 学

卓 仁 松 編

人 民 教 育 出 版 社



本书内容分植物细胞生理、植物与水分的关系、植物的矿质营养、植物的光合作用、植物体内有机物质的转化与运输、植物的呼吸作用、植物的生长与发育七章。

本书最大的特点是在1958年全国农业大跃进的形势下,强调理论联系实际,基础课为专业课服务;并结合专业的具体需要,相应地讨论一些与生产上有关的问题。在每章的后面都附有复习题,可帮助读者重点复习各章的主要内容,联系实际进行思考。

本书主要供农学院的农学、植保、果蔬等专业教学参考之用。

植 物 生 理 学

卓仁松 编

人民教育出版社出版 高等学校教材编辑部
北京宣武门内承恩寺7号
(北京市书刊出版业营业许可证出字第2号)

上海大东集成联合印刷厂印刷 新华书店发行

统一书号 16010·191 开本 787×1092 1/16 印张 16 7/8
字数 386,000 印数 1—11,000 定价 (4) 1.60
1960年4月第1版 1960年4月上海第1次印刷

目 录

緒論.....	1	2. 水分在植物生命活动中的作用.....	38
(一) 植物生理学的任务.....	1	3. 水在植物体中的状态——结合水与消耗水.....	38
(二) 植物生理学与农业生产.....	1	(二) 植物对水分的吸收.....	39
(三) 植物生理学的发展.....	2	1. 根系的构造、作用及在土壤中的分布.....	39
1. 植物生理学的早期研究工作.....	2	2. 土壤水分的形式及其被植物利用的程度.....	40
2. 植物生理学的奠基与成长.....	3	3. 根系的吸水.....	41
3. 近代的植物生理学.....	4	4. 根压、吐水及伤流的观察.....	42
4. 我国的植物生理学.....	5	5. 影响根系吸水的外界条件.....	45
(四) 植物生理学的研究方法.....	6	(三) 水分在植物体中的运输.....	46
参考书介绍.....	7	1. 植物体内水分运输的途径.....	46
第一章 植物细胞生理.....	8	2. 水分运输的动力.....	47
(一) 细胞及生命的起源.....	8	3. 植物体中水流的速度.....	49
1. 生活物质的形成及特征.....	8	(四) 植物体内水分的散失.....	50
2. 细胞在植物生命过程中的作用.....	9	1. 蒸腾作用的生理意义.....	50
3. 微耳和细胞学说的要点及其评价.....	10	2. 蒸腾作用的研究方法及蒸腾量的指标.....	51
4. 植物有机体的整体性.....	10	3. 蒸腾作用与内在因子的关系.....	54
(二) 原生质及细胞壁的组成与胶体特性.....	11	4. 蒸腾作用与外在条件的关系.....	59
1. 植物细胞的构造.....	11	(五) 水分不足对植物的影响.....	60
2. 原生质的化学成分.....	12	1. 土壤干旱与大气干旱.....	61
3. 原生质的胶体性质.....	14	2. 萎蔫现象与萎蔫对植物的影响.....	61
4. 原生质的亚显微结构.....	17	3. 植物失水致死的原因.....	62
5. 细胞壁的理化性质与构造.....	21	(六) 植物对干旱的适应性.....	63
(三) 原生质的透性及溶解物质的进入细胞.....	22	1. 旱生植物的抗旱性.....	63
1. 测定原生质透性的方法.....	23	2. 中生植物的抗旱性.....	64
2. 原生质对各种物质的透性.....	23	3. 栽培植物耐旱力的测定.....	65
3. 溶解物质进入细胞的步骤与动力.....	24	4. 如何防止干旱.....	66
(四) 植物细胞的吸收水分.....	25	(七) 灌溉与排水.....	67
1. 植物细胞的吸水方式.....	25	复习题.....	69
2. 质壁分离与质壁分离复原现象.....	27	第三章 植物的矿质营养.....	71
3. 细胞液渗透压的测定.....	27	(一) 土壤的吸收性能与肥力.....	71
4. 水分进入细胞的动力——吸水力.....	29	(二) 高等植物与土壤微生物间的关系.....	72
5. 主动的或非渗透性的细胞吸水.....	31	(三) 根对矿质盐的吸收.....	75
(五) 植物细胞的催化系统.....	31	(四) 植物体中矿质盐的运输、再度利用与流失.....	80
1. 酶的性质.....	32	(五) 植物地上部分的矿质吸收.....	81
2. 酶的分类.....	33	(六) 必需矿质元素在植物体中的生理作用.....	82
3. 酶的生物学——作用方向性.....	33	(七) 植物矿质营养的研究方法.....	88
4. 外界因素与内部条件对酶活动的影响.....	34	(八) 土壤溶液酸度对植物矿质营养的影响.....	93
复习题.....	35	(九) 盐分过多对植物的影响.....	94
第二章 植物与水分的关系.....	37	1. 盐分的有害与不同植物的抗盐性.....	95
(一) 水分在植物生活中的重要性.....	37	2. 植物对土壤盐碱的抗性.....	96
1. 植物的含水量.....	37	(十) 施肥的生理基础.....	96
		复习题.....	99

第四章 植物的光合作用..... 101

- (一) 光合作用与碳素同化..... 101
- (二) 光合作用的宇宙作用及研究简史..... 103
 - 1. 光合作用的重要性——宇宙作用..... 103
 - 2. 光合作用的研究简史..... 103
- (三) 光合作用的研究方法..... 105
 - 1. 气流法..... 105
 - 2. 测定氧气的释放..... 105
 - 3. 测定光合作用的产物..... 106
- (四) 光合作用的碳素来源及其吸收途径..... 107
- (五) 叶绿体——光合作用的细胞器..... 108
 - 1. 叶绿体的形态与构造..... 109
 - 2. 叶绿体的化学组成..... 110
 - 3. 叶绿体中的色素..... 111
 - 4. 叶绿素的化学性质..... 113
 - 5. 叶绿素的光学性质..... 115
 - 6. 植物体中叶绿素的形成与破坏..... 116
- (六) 绿色植物对太阳辐射能的利用..... 118
- (七) 光合作用的机构及转化..... 119
 - 1. 光合作用的光反应与暗反应..... 120
 - 2. 水的光解反应..... 120
 - 3. 氢的传递过程..... 121
 - 4. 二氧化碳的固定与还原..... 121
 - 5. 碳的转化途径..... 122
 - 6. 光合作用的产物..... 124
- (八) 外界条件与植物特性对光合作用的影响..... 125
 - 1. 光强度对光合作用的影响..... 125
 - 2. 空气中二氧化碳浓度对光合作用的影响..... 127
 - 3. 温度对光合作用的影响..... 128
 - 4. 叶子含水量对光合作用的影响..... 128
 - 5. 矿质营养对光合作用的影响..... 129
 - 6. 影响光合作用过程各因素的相互关系..... 129
 - 7. 光合作用每日周期性的变化..... 130
- (九) 光合作用在农业上的实践..... 131
 - 1. 充分利用日光及人工光照..... 131
 - 2. 二氧化碳施肥..... 133
- 复习题..... 134

第五章 植物体内有机物质的转化与运

输..... 135

- (一) 新陈代谢的生理意义..... 135
- (二) 植物体中的贮藏物质与结构物质..... 136
- (三) 植物生活中的维生素..... 139
- (四) 植物生活中的生长素..... 140
- (五) 植物体中的有机酸..... 143
- (六) 植物体中主要有机物质的合成与转化..... 145
 - 1. 碳水化合物转化..... 145
 - 2. 脂肪及类脂肪的转化..... 147
 - 3. 蛋白质的变化..... 149

- (七) 植物体内的其他次生物质..... 151
 - 1. 橡胶..... 152
 - 2. 精油及树脂..... 153
 - 3. 鞣质..... 153
 - 4. 植物碱..... 154
 - 5. 抗菌素..... 155
 - 6. 植物杀菌素..... 155
- (八) 植物体内有机物质的形成与环境条件的关系..... 156
 - 1. 气候因素对于贮藏蛋白质和脂肪的形成..... 156
 - 2. 气候因素对于贮藏淀粉与糖分的形成..... 157
- (九) 植物体内有机物质的运输..... 158
 - 1. 有机物运输的途径、方向、速度与形式..... 158
 - 2. 有机物运输的机构或动力..... 160
- (十) 种子与果实成熟时的生物化学变化..... 162
- (十一) 人工促进果实成熟的方法..... 164
- (十二) 有机物在植物体内的运输与实践..... 165
- 复习题..... 166

第六章 植物的呼吸作用..... 168

- (一) 呼吸作用的生理意义..... 168
- (二) 呼吸作用的测定原理及方法..... 169
- (三) 呼吸作用的能量转变与利用..... 173
- (四) 呼吸作用量的指标..... 176
- (五) 发酵的概念与种类..... 179
 - 1. 酒精发酵..... 179
 - 2. 乳酸发酵、丁酸发酵及醋酸发酵..... 180
- (六) 呼吸与发酵的化学本质..... 181
- (七) 呼吸作用的理论..... 188
 - 1. 巴赫的氧活理论..... 188
 - 2. 巴拉金、维兰德的氢活理论..... 189
 - 3. 瓦伯格呼吸酶学说..... 190
 - 4. 氢的活化与氧的活理论..... 190
- (八) 呼吸作用中的酶..... 191
- (九) 呼吸作用与植物的免疫性..... 193
- (十) 影响呼吸作用的外界因素..... 196
 - 1. 温度..... 196
 - 2. 水分..... 196
 - 3. 氧气..... 197
 - 4. 光..... 197
- (十一) 呼吸作用的控制与农产品的贮藏..... 198
- 复习题..... 198

第七章 植物的生长与发育..... 200

- 种子的萌发..... 200
 - (一) 种子的成熟..... 200
 - (二) 种子的寿命与贮藏..... 201
 - (三) 种子的休眠与后熟..... 202
 - (四) 种子发芽的环境条件..... 203
 - (五) 种子的萌发与营养..... 206
- 植物的生长..... 206

(一) 生长的一般概念	206
(二) 生长的三个时期与生长量的研究方法	207
1. 植物生长的三个时期	207
2. 生长量的研究测定及生长曲线	208
(三) 维生素对植物根部及地上部生长的影响	211
(四) 生长素在农业上的应用	213
1. 吲哚乙酸及其衍生物	213
2. 苯乙酸及其衍生物	214
3. 苯酚酸及其衍生物	214
4. 顺丁烯二酸烯腈	215
5. 三氯醋酸, 苯甲氨酸的异丙酯及 2,4-二硝基 邻甲酚	216
6. 赤霉素	216
(五) 外界环境因素对生长的影响	220
1. 温度对生长的影响	220
2. 光照对生长的影响	220
3. 空气与土壤湿度对生长的影响	222
(六) 植物各部分生长的相互关系	223
1. 地上部与地下部的关系	223
2. 营养器官与繁殖器官生长的关系	224
3. 顶端优势	224
4. 再生作用与极性	225
(七) 植物的运动现象	226
1. 向地性	226
2. 向光性	220
3. 向化、向水和向热性	230
4. 感性运动	230
5. 膨胀运动	231
(八) 低温对植物生长的影响	232
1. 低温对植物的为害	232
2. 植物的耐寒性	233
3. 植物抗寒的锻炼与生理生化本性	235
4. 植物耐寒力的测定及防止冻害	237

植物的发育	238
(一) 个体发育的概念	238
1. 高等植物的生活史	238
2. 一次结实与多次结实的植物	238
3. 发育与生长的关系	239
(二) 植物个体发育的早期学说及其批判	241
(三) 米丘林的植物发育理论	242
(四) 李森科的阶段发育学说	244
1. 春化阶段——感温阶段	245
2. 光照阶段——植物发育的第二阶段	246
3. 阶段发育学说的存在问题	248
(五) 植物发育第三阶段的研究	249
(六) 多次结实植物的阶段发育问题	249
1. 乔木树种大发育周的阶段性	250
2. 乔木树种年发育周的阶段性	250
(七) 植物年龄周期性学说	251
(八) 受精与受精的生理过程	252
复习题	255

总结 258

(一) 植物各生理过程间的相互联系	258
1. 营养代谢与生长发育之间有相辅相成的联系	258
2. 同化与异化过程之间的矛盾与统一	259
3. 营养代谢各种机能间的错综关系	259
4. 各生理过程的物质代谢经常在变动	260
(二) 植物与环境条件的辩证统一	260
1. 环境条件对植物的影响是综合的而不是孤立的	260
2. 环境条件的量与质发生的影响不同	261
3. 植物在不同的发育时期对环境条件的要求不同	261
4. 环境条件对植物的生长发育并不是最适合的	261
(三) 控制植物生长发育的途径	262

緒 論

(一) 植物生理学的任务

植物生理学是研究植物生命现象的科学。我們对于有生命的植物有机体,要認識其生活活动的基本規律及其生活活动中的各种功能。从种子萌发,植株生长,以至开花和結实产生后代,高等植物的生活活动是多种多样的,有很多变化。这些生活活动綜合起来表现为植物的营养、生长和发育。生活活动也就是营养、生长与发育的过程。如果更詳細地划分,这些功能中应包括植物的水分代謝、矿质营养、光合作用、呼吸作用、有机物质的轉化与积累、生长运动、器官的发育与开花結实。这些功能互相連系,互相依賴与互相制約,同时又与环境互相作用。因此,植物的生命现象是这些功能与环境之間相互作用的辯証統一的表现。

虽然植物的生活活动是多种多样的,但是具有一定的发展規律。植物生理学的任务就在于揭露生命活动的基本規律,发现植物的营养、生长、发育的內在联系及其与环境的相互作用。根据这些規律,定向地控制植物的发育,改造植物的本性。

植物生理学也和其他科学一样,是为社会主义和共产主义建設服务的,它具有理論联系实际的积极意义。随着科学水平的提高和人民对农产品的質与量的要求的提高,植物生理学的任务将愈来愈重大。正如偉大的俄罗斯植物生理学家季米里亚捷夫所指出的那样“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”。所以說,植物生理学的任务不仅是了解自然,而是認識植物生活活动的規律以及这些活动規律与周圍环境的关系,从而有計劃地控制这些生活活动,以滿足人类的需要。

(二) 植物生理学与农业生产

既然植物生理学的任务是認識和控制植物的生命过程,以滿足人类的需要,所以,植物生理学的知識在植物栽培方面是非常需要的。植物生理学的知識,是合理化栽培措施的理論基础。理論指导实践。植物生理学的研究促进了农业生产的提高;而农业生产中存在的問題,也刺激了植物生理学問題的研究,因而更加丰富和加深了有关植物生活的理論知識。

农业生产与植物生理学的关系十分明显。現在已經能够根据作物的不同生长季节与不同发育时期制定灌溉制度,以最經濟地用水。也能利用植物体内水分动态平衡的原理,改变土壤的灌溉为“人工雨”的空中灌溉,使作物用水更节省,而且生长更好。为了进行土壤的深翻耕、分层分期施肥、混合肥料的施用、不同作物施用不同的肥料,必須先了解植物营养生理的問題。合理密植是有充分的理論根据的,在单位面积耕地上用一定方式播种一定数量的种子,使每个植株都有

足够的营养面积,充分利用地力和阳光,获得更高的产量。1958年以来,有許多卫星田由于实行了合理密植,因而穗多、穗大、粒多、粒重,取得了大丰收。根据这些卫星田的经验,密植并不是愈密愈好,而要在一定栽培条件下,科学地规定出适当的密度与播种方式。在选种工作中用杂交的方法以繁育良种,这首先要认识植物品种的性质(如早熟性、抗寒抗旱能力、产量等)。我們已经能够创造抗性植物类型。已能根据植物的代谢呼吸强度,用生长素防除莠草,或防止一年生及多年生植物落花落果,或促进果树开花结实,促进果实后熟,控制休眠,防止蔬菜及馬鈴薯、洋葱在贮藏时期萌发,提高种子发芽率。此外还有很多其他措施,成果都很显著。在植物有机体的可塑性潜力影响到它的易变性及新陈代谢的进一步特殊化方面,还有待进一步努力。

我国的社会主义制度为科学的发展创造了有利的条件。今后植物生理学的发展必须結合我国的具体情况,面对生产,由实际生产問題出发,再分別輕、重、緩、急,重点深入,照顾全面。因此,植物生理学的任务是重大的,它必须为增产粮食及工业原料而努力。

(三) 植物生理学的发展

人类自远古就与植物发生密切关系,因此对植物的特性已开始有一些认识。在农业生产实践中,人类逐渐积累了有关植物的生存条件和发酵方面的知识。我国甲骨文中已有关于植物水分生理的知识,可知般人已认识作物具有一定的耐涝性,也知道水是植物的生长条件之一。此外,关于早春太阳昏暗影响植物的生长,酿酒与貯酒技术等,都有史实可据。到了西周,把土壤分为三等九级,对土壤的肥力有一定的认识。孔子曾以植物的营养生长与生殖生长的道理,比喻人的学习。公元前三世纪已应用苕子作绿肥。关于土壤对农作物生长的影响,以及如何调节,也说明得相当精细。战国以后,虽然阴阳五行学说盛行,但是劳动人民创造的許多农业技术措施,都吻合植物生理学的原理,并能重视植物的土壤条件。齐民要术中所提的豆科与谷物轮作法,是很重要的经验。罗马人提出灰分、石膏、石灰与泥灰等矿质肥料,也与动物排泄物一样有良好效果,这与我国的记载差不多。不过早期的关于植物生活的知识,是依靠观察及经验得来的,还不能对这些现象加以理论的说明。

1. 植物生理学的早期研究工作

植物生理学是一门比较年青的科学,在近百年来才从植物学与农业化学中发展出来。在其发展过程中,主要问题在于研究植物的有机物营养,也就是研究无机化合物的吸收与轉化为植物本身的物质的过程。虽然植物生理学是植物学的一部分,但是它是作为植物营养科学而开始发展起来的。

科学的植物生理学开始于16世纪与17世纪的土壤营养试验。植物体内物质的来源问题,几百年来早已就引起了研究者的注意。最初用试验方法回答这个问题的,是荷兰学者范海尔蒙(Van Helmont, 1577—1644)。他把一条五磅重的柳枝,种植在盛有三百多磅土壤的盆中,经过五年的悉心照顾,柳枝生长成树,植株重达164磅,但盆中的土壤只失去二两。他认为柳树体重

增加的原因,不可能由于土壤,而是由于水分,錯誤地认为水分是使植物体重增加的主要物质。不过这个研究工作是在三百多年前进行的,那时候显微镜才初次应用,生物科学的水平很幼稚。因此,范海尔蒙的工作仍有一定的贡献。其后,英国的武德瓦特(Woodward, 1665—1728)比较薄荷在雨水、河水中以及混有泥土的水中的生长情况,发现植物在混有泥土的水中生长良好,说明了植物对矿物质的需要。马尔比节(Malpighi, 1628—1694)与格鲁(Grew, 1641—1712)发现植物体内有管道相连,有向上与向下的液流,并提出绿叶是制造养料的器官。哈利斯(Hales, 1672—1761)测量蒸腾及根压,得出比较可靠的结果,并第一次对于水分的吸收与运输加以理论解释。

2. 植物生理学的奠基与成长

植物生理学奠基于18世纪,成长于19世纪。18世纪欧洲的化学与物理学发展很快,促进了植物生理学的研究。1753年俄国的罗蒙诺索夫提出植物碳素营养的概念,他认为肥大的叶子从空气中得到丰富的肥料,使树木生长繁茂。普利斯特列(Priestley, 1771)发现老鼠在密闭钟罩下不久就死亡,但如与绿色植物放在一起就可延长生命,说明植物能恢复被动物污浊的空气。英根·浩斯(Ingen Housz, 1779)发现只有植物的绿色部分,而绿色部分只有在日光下,才能净化空气。辛尼比涅(Senebier, 1782)证明植物产生氧,同时也吸收二氧化碳,并认为二氧化碳是营养物质,确定了植物气体交换现象及其作用。德骚苏尔(De Saussure, 1840)用定量方法证明植物吸收二氧化碳的体积与放出氧的体积大致相等。他提出水与碳同时被植物同化,植物的生长还依赖于少数来自土壤的其他元素,这些研究大大推动植物生理学的进一步发展。一直到18世纪末,植物生理学还没有脱离化学而成为一门独立科学,观察现象很少结合植物本身,对问题的解决很片面,但是材料却累积了不少,对于奠定植物生理学的基础,起了很大作用。到了19世纪,由于关于营养问题的研究迅速发展,其他问题的研究也有成就,因而使植物生理学逐渐成为一门科学。英国的奈特(Knight, 1787—1838)进行植物体有机物代谢和运输的研究,开始注意到植物的生长运动。他巧妙地利用轮转方法抵消地心吸力,确定了根的向地性,并注意根的向水性,叶的镶嵌及卷须的盘旋运动。布森戈(Boussingault, 1802—1899)首先应用砂培试验法,做了许多氮素营养的实验,又以精密的气体分析工作,确定光合作用与呼吸作用的不同。他与李比西(Liebig, 1803—1873)反驳当时盛行的“腐植质”营养学说,认为光合作用才是植物有机物质的主要来源,并指出土壤中的氮并不是直接由动植物尸体供给植物,而是通过了一系列的变化,才以硝酸盐的方式进入根系。李比西建立了矿质营养学说,确定了化学施肥的原理。他的“归还律”及“最低限度定律”,企图调整人类与自然界物质交换,是有错误的理论。19世纪末达尔文关于植物感应性及运动的三部著作,大大地推动了植物生理学的发展,使它成为一个完整的科学。这三部著作是攀缘植物(Climbing Plants, 1874)、捕虫植物(Insectivorous Plants, 1875)、植物运动的动力(Power of Movement in Plants, 1880)。这些著作中从机能观察生物的进化,提出不少有关生理的理论。德国的萨克斯(Sachs, 1832—1897)对植物的生长、光合作用、矿质营养做了很多研究,并加以理论解释。他的工作促进了植物生理学形成一个完整的体系。此外,他还把植物生理的知识整理成书,成为大学的一门课程。这本植物生理学讲义(Vorlesungen über Pflan-

zenphysiologie) 在 1882 年出版。薩克斯的一些實驗資料與方法至今仍常引用, 他与費弗尔 (Pfeffer)、祖斯德 (Jost) 及莫利斯 (Molisch) 等樹立學派, 寫了一些植物生理學及植物化學的教科書, 在植物生理學的發展上貢獻很大。不過薩克斯學派在工作方法上過多地从一方面看問題, 未離開機械唯物論的觀點。季米里亞捷夫 (1843—1920) 沿着唯物主義的方向前進, 遵循着達爾文學說及能量不滅概念, 他的研究具有嚴密的科學基礎。他使植物生理學成為一種以唯物主義為根據的科學。他粉碎了解釋生命過程的唯心的生機論, 指出植物生理學的正確發展途徑。季米里亞捷夫關於光合作用的經典試驗, 根系營養和水分狀況等的研究資料, 他的學派的經典著作, 對於植物生理學發生很大的影響。他的植物生理學派, 是世界上最先進的, 並起着領導的作用。

3. 近代的植物生理學

20 世紀, 植物生理學各方面的研究都較以前深入, 成就較多, 學派也不少。這將在以後各章討論中提及。現在只加以簡單介紹。

細胞研究方面有蘇聯 А. И. 奧巴林對細胞中酶活動特點的研究, 我國吳素萱的細胞核穿壁運動的研究, 萎成后的原生質電導性的研究; 此外還有美國奧伯頓 (E. Overton) 的透性研究, 奧斯德豪德 (V. Osterhout) 的細胞電生理研究, 瑞士佛萊葉斯林 (A. Frey Wyssling) 對原生質及細胞壁顯微結構的研究等; 都是近來很重要的研究。

水分代謝方面, 有蘇聯 Л. А. 馬克西莫夫抗旱及蒸騰的研究, 闡明了植物抗旱性的生理基礎; 美國黎明斯頓 (B. E. Livingston) 對蒸騰的測定及生理過程的研究; 英國有狄克遜 (H. H. Dixon) 解釋植物體水分上升, 創立內聚力的學說。

在礦質營養的研究方面, 蘇聯 С. Н. 維諾格拉斯基 (С. Н. Виноградский), 對土壤微生物的作用有很深刻的研究; Л. Н. 普里亞尼施尼可夫確定植物吸收氮肥的情況, 根分泌物對磷酸鹽的吸收; 我國羅宗洛有關於各種主要農作物對 NH_4^+ 和 NO_3^- 吸收的一系列研究, 這些規律在整個植物營養理論與農業實踐上都很重要。此外, 還有美國霍格蘭 (D. R. Hoagland) 研究礦質元素的需要與吸收; 瑞典倫力牙 (H. Lundegardh) 研究離子吸收機制。

光合作用及碳素同化方面, 蘇聯茲維特 (М. И. Цвет) 對葉中色素色層分析的研究; 德國威爾斯泰脫 (R. Willstätter) 及費雪爾 (H. Fisher) 對葉中色素化學性質的研究; 蘇聯劉比明科 (B. И. Любименко) 對葉綠素形成的研究; 庫爾薩諾夫 (А. Л. Курсанов) 對根系吸收碳素機制的研究; 英國伯萊克曼 (E. F. Blackman) 發現光合作用的暗反應, 並對影響光合作用的環境條件做了不少工作; 希爾 (R. Hill) 對光合作用光反應的研究; 美國阿農 (Arnon) 關於葉綠體離開植物體進行光合作用的研究; 卡爾敏與本生 (M. Calvin, A. A. Benson) 對光合作用暗反應中碳固定與還原的研究; 范涅兒 (O. B. Van Niel) 研究細菌的光合作用, 以及不靠光能而靠化學能合成有機物的碳素同化。

在呼吸作用方面, 蘇聯有 А. Н. 巴赫的生理氧化學說。В. Л. 巴拉金的呼吸色素原可逆氧化學說; С. И. 考斯德切夫對呼吸與發酵關係的研究; В. А. 魯賓對酶在呼吸作用中適應性的研究; 英國有布萊克曼 (Blackman) 對呼吸作用類型的研究; 德國有瓦布格 (O. Warburg) 對呼吸作用

末端氧化酶的研究;美国有凯林(D. Keilin)细胞色素学说的研究;我国汤佩松在高等植物适应酶,种子呼吸的温度系数,氧对细胞呼吸的影响及细胞呼吸的动态,光合作用和呼吸作用中氧化和还原电位差的变化等方面的研究,都是很重要的贡献。

在有机物的转化和运输方面,苏联普里亚尼施尼可夫发现碳水化合物与含氮物质转化的联系;A. E. 勃拉尼士切因与M. T. 克里兹曼发现氨基交换作用;苏联A. A. 库尔萨诺夫的输导组织生化活动引起有机物质的积极转移;我国殷宏章关于植物磷酸酶的组化化学研究;德国敏赫(E. D. Münch)的有机物集体流动学说;英国海生(T. G. Mason)及马思凯(E. J. Maskell)的原生质活化扩散学说;美国哥蒂斯(O. F. Curtis)的原生质流动学说;都是很重要的。

在生长运动方面,苏联H. P. 霍乐尼尔对生长素做了许多研究。荷兰柯格儿(F. Kögl)分离出生长素;美国温特(F. W. Went)对生长的定量测定及作用的研究;波恩纳(J. Bonner)、丹奥伯比克(J. Van. Overbeek)、斯库格(Skoog)等对生长素的广泛研究,也有不少成就。

在发育方面,苏联H. H. 克速启的年龄周期性学说;米丘林关于植物遗传性在个体发育与系统发育随年龄变异的学说;李森科的阶段发育学说;M. X. 柴拉轩的植物发育的生长素学说;德国克列布斯(G. Klebs)的碳氮学说;美国加拿尔(W. W. Garner)及阿拉尔特(H. A. Allard)的光周期学说。

近代植物生理学由于许多工作者的努力,现在已经比较成熟了。资本主义国家植物生理学研究的特点,是注重个别生理过程的分析,研究的对象只是温室的植物与离体的植物组织,虽然在理论上有一定成绩,但是理论脱离实际,而只是积累了一些资料。另一方面,在以苏联为首的社会主义国家,植物生理学家注意从整体去看生理过程,从植物发生的历史去解释问题,力求理论结合实际。生态生理方面的研究,解决了不少农业中的实际问题。例如由于贮藏加工的需要而发展的呼吸生理学;由抗旱的需要而发展的水分生理学。李森科的阶段发育学说,就是着重于从整体研究生命活动的规律。俄国和苏联的植物生理学在呼吸、发酵、光合的生物化学研究方面,都走在其他国家的前面。在社会主义制度下,植物生理学的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,以及理论结合实践的研究方向。

4. 我国的植物生理学

我国由于长期的封建统治与帝国主义的侵略,在解放以前植物生理学这门年轻的科学不为人所重视,发展迟缓。最早的研究论文是1917年钱崇澍的关于钼、镉、钨对水绵生长的影响,那是在国外发表的。1930年前后,罗宗洛、李继侗、汤佩松等在中山大学、清华大学及武汉大学建立研究中心,为国内培养了一些研究与教学人材。但是在旧中国,科学研究和教学工作都得不到发展,培养出来的植物生理学工作者为数有限。

作为一门科学的植物生理学,在人民政权建立以后,才在中国得到真正的发展。同时以米丘林生物学为基础的农业科学也开始对植物生理学提出了广泛的要求。在教学方面,植物生理学现在已经成为一门重要的基础课。大多数有关的高等学校里都成立了植物生理教研室,有的已经发展为植物生理学专业。1949年人民政权建立后,开始在中国科学院系统内成立了植物生理

學研究機構。在上海的實驗生物研究所設立了植物生理研究室。1952年又由植物生理研究室擴充為直屬於科學院的植物生理研究所，集中了研究水分生理、礦質營養、形態建成、生物化學和微生物生理等問題的有專長的研究人員，配備了大量幹部，大量增加設備，成為國內研究植物生理的中心。1957年在北京成立植物生理實驗室，有條件的農業研究所，也正在添設植物生理學研究部門。植物生理學者由於學習辯證唯物主義與米丘林學說，政治認識與哲學思想逐漸提高，重新認識了植物生理學的目的與任務，使植物生理學在農業實踐中發揮作用。對稻、麥、棉的生理問題，已針對實際加以研究解決。在合理灌溉、合理密植、掌握水稻需肥規律及適宜耕層深度方面，制定了很嚴密的研究計劃。

總之，新中國在黨的正確領導下，加上歷年來勞動人民所積累的豐富農業生產經驗，植物生理學發展的條件是異常優越的。1958年大躍進以來，農業生產大大提高，因而對植物生理學提出了更多的要求。這鼓舞了我們的植物生理工作者，使他們深深地認識了，在全國大躍進的形勢下，植物生理學工作者在建設社會主義的事業中所負的重要責任，因而對自己提出了更嚴格的要求。

(四) 植物生理學的研究方法

植物的生命現象很複雜，要解釋這些生命現象，需要以先簡而後繁的方法進行分析。採用物理學的、化學的與生物學的實驗方法，認識植物體的某一部分或某一生理過程，然後再進行綜合性的研究。我們不但需要知道各個生活過程間的聯繫，也必須揭露它們之間的矛盾，因為矛盾是事物發展的根本原因。只有深入了解生活過程中的矛盾，才能更好地了解它們之間的聯繫。對各個生活過程進行精細而有系統的分析，才可能深入了解植物的全部生活及其組成的各個過程。此外，我們還要把植物體與其生存的環境條件聯繫起來，把實踐工作，由實驗室推向廣大的自然界，走向田野，密切與農業生產相結合。

用實驗法得到的結果，只是植物在它的一生中或者是一段時間中的生理活動。從生命的前後相繼來看，這還不夠完整。我們要解釋植物現有的生活特性，就需追究它過去的历史。因此，實驗法必須在歷史方法的基础上進行。例如我們要了解葉綠素為什麼是綠色的，根與莖對地心吸力的影響為什麼有相反的表現，植物在發育過程中為什麼有一定的階段性，諸如此類的重要生理問題，如果不從植物的歷史去追究，很難得到完善的解釋。形而上學者把植物與環境分開，把植物一生的生活活動與它的歷史發展分開；機械唯物論者把實驗法與實驗法所獲得的結果認為是唯一的說明生命現象的資料。這些研究方法都是錯誤的。自從達爾文創立進化論之後，生物學中的歷史方法才獲得了應有的發展。我們只有根據進化論原理，才可能徹底認識植物的各種功能。通過實驗分析與綜合，再聯系到歷史發展的研究方向，才是唯物辯證法的方向。也就是說，馬克思列寧主義哲學的方法論，是研究植物生理學的基础。要精確並且完滿地說明植物的生活，只有遵循唯物辯證法的研究方向。

参考书介绍

下面的参考书,可在学习本课程时配合阅读,以补充本教材的不足处。这些书及文章只限于中文及中译本,以论及植物生理学基本知识的著作为主,比较专门的文献则列在以后每章的参考书部分。

1. 鲁宾:植物生理学,第一册,高等教育出版社1959年版。

这本书是较新的苏联高等学校课本,内容扼要明晰,原文全书已出版。

2. 萨比宁:植物营养生理学原理,上、下册,科学出版社1958年版。

这部书是已故萨比宁教授的遗著,是一本植物生理学方面的经典著作。内容除了营养问题外,还有新陈代谢生理学,叙述生动,对读者有启发思考的好处。

3. 克列托维奇:植物生物化学基础,高等教育出版社1958年版。

本书是奥巴林院士所推荐的高等学校用书,内容包括酶、新陈代谢、光合作用、发酵、呼吸等部分。

4. 斯卡兹金等:植物生理学实验指导,高等教育出版社1959年版。

本书是较完备的植物生理实验指导,对一般的基础实验技术训练,帮助很大。

5. 马克西莫夫:植物生理学简明教程,上、下册,高等教育出版社1959年版。

本书内容丰富,叙述中有很多联系生产实践的例子。

6. 潘瑞璣等:植物生理学,高等教育出版社1958年版。

7. 北大植物生理教研组:植物生理(交流讲义),高等教育部教材编审处,商务印书馆1954年版。

8. 汤佩松等:植物生理学讲义,北京农业大学1952年版。

9. 卢其(Urich Ruge):植物生长与发育实验指导,科学出版社1957年版。

10. 阿尼基耶夫等:植物生理学夏季实习,高等教育出版社1958年版。

11. 安田贞雄:植物生理学的栽培学泛论,新农出版社1952年版。

12. 马克西莫夫:植物的生活,中国科学院植物生理研究所1953年版。

这本通俗小册子,深入浅出地讨论植物生理问题,读者对象虽然是中等学校学生及干部,但是也很值得我们一读。

13. 汤佩松:现代中国植物生理学工作概述,中国科学图书仪器公司1955年版。

14. 认真执行农业“八字宪法”保证1959年农业更大跃进:水肥土种密保工管,农业科学通讯,1959(1):17—28页。

15. 植物生理学通讯,科学出版社出版。

16. 生物学文摘,植物学部分,中国科学技术情报研究所出版。

17. 植物学报,科学出版社出版。

18. 科学通报,科学出版社出版。

定期刊物是报导科学的最新进展,我们学习植物生理学时需要课本,但是课本要经过一段时间的材料整理再出版,在科学界跃进那么迅速的情况下,有时候常常在这方面不能满足我们的要求,因此也需要阅读期刊,及时地得到课本上来不及列入的资料。

19. 卓仁松:怎样学好植物生理学,福建农学院教学简报,第八期,1954年4月。

20. 卓仁松:苏联植物生理学的成就,福建农学院院刊,第36期,1957年11月。

第一章 植物細胞生理

目的：建立对細胞及生命起源的正确唯物观点；認識原生質的一些重要物理化学特性；并从这些特性联系到細胞的基本生理現象。

主要内容：生活物質的形成与特征，植物生命过程中細胞的作用，微耳和学說的要点及评价；原生質及細胞壁的胶体特性与組成；植物細胞的透性；植物細胞的吸收水分；植物細胞的催化系統。

(一) 細胞及生命的起源

1. 生活物質的形成及特征

20 世紀以前，大多数的自然科学家对生命的起源很模糊，有的认为生活物質可以在自然界突然发生，有的虽然不同意这种无中生有的变幻，但认为生命應該是来自生命、細胞是来自細胞，还是不求甚解。这些形而上学的看法，要想理解生命的起源事实上是不可能的。

按照自然現象发展的規律，生命的发生就是一种物質运动的特殊形式。这种形式使我們打破过去对无机界与生命之間沒有关系的傳統看法，恰恰相反，生命与无机界之間并沒有一条深不可越的鴻沟，在发展过程中生命正是无机界演化出来的新物質。奧巴林院士总结了現代自然科学的成就，把这种物質运动的特殊形式分为三个主要阶段：第一阶段是碳氫化合物和它是簡單衍生物的形成，是原始有机物質的出現；第二阶段是复杂的有机化合物，如碳水化合物、氨基酸、核苷酸，及蛋白質的形成，特別是作为有机化合物的高級形式物質——蛋白質，它的出現最为重要；第三阶段是产生具有新陳代謝能力的蛋白質，由于蛋白質有代謝的特征，就进一步演化成为有生命的結構。虽然現在地球上我們所看到的有机物質是生物通过光合作用及化学能合成这些方法形成的，但是在光合作用及化学合成所形成的有机物未出現之前，地球上已有通过非生物方法形成碳氫化合物及其衍生物。根据門捷列夫的意見，碳化物与水起作用时，就产生碳氫化合物。这种化合即使在現代，同样能够在地球上进行。物質向着生命起源发展的第一阶段，現在已經不为絕大多數自然科学工作者所怀疑。关于生命发展的第二阶段，大批有机化学方面的資料告訴我們，低分子的碳氫化合物及其氫氮衍生物，可以在水溶液里或是潮湿的气层中发生聚合与縮合，形成各种复杂的有机物。米勒尔(C. Миллер)使无声放电穿过甲烷、氫、氨和水蒸汽的混合液，經過几个昼夜，溶液中就可以发现甘氨酸、丙氨酸及其他氨基酸的产生。氨基酸再合成蛋白質最大的困难是氨基酸縮合为多肽时需要大量的能，每个肽鍵約需 400—3,000 卡的能量，但这合成是可能的。不久以前美国的科学工作者提出原子輻射綫可以使无机含氮物質变成簡單的有机物，他們用鈷 60 发生的 γ -射綫射击碳酸銨，得到甘氨酸及其他氨基酸。因此他們认为生命是由若干无生命的含碳化合物产生出来的，而促使这些化合物形成生命，很可能是自然界中的鈾或釷放出的 γ -射綫。第三阶段是一个有决定性的阶段，直接牽涉到生命的演化。这时候物質化合成为多分

子的蛋白質綜合體，叫做團聚體。這團聚體能夠與環境中的物質進行交換，發展成為有生命的結構。正如恩格斯所說的：生命的起源首先是生活蛋白質起源於化學物質；其次是細胞起源於生活蛋白質。生活蛋白質是生命的傳遞者，它的化學成分與周圍環境互相交換不斷地自新，進行新陳代謝。從純粹的化學觀點來看，新陳代謝是許多個別比較簡單的反應，如氧化、還原、水解、醇醛縮合等的綜合。從活的生物體來看，這些反應是在原生質中按一定的時間條件而相互聯系成為一個統一有機體系。它們不是偶然發生的，也不是雜亂無章的，而是有嚴格的順序性與某種規律性。有機體內數以萬計的反應不僅在時間上緊密銜接，不僅在順序上互相連鎖，還使有機體能夠在一定的外界條件下按照一定的規律去適應這些條件而生存。因此，新陳代謝不但保存了自身，而且還生長、增殖並發展，為了更好地進行物質交換，生活物質對於供給它生長的外界條件，還具有感應性，有發生運動的能力。新陳代謝是植物生活體必需的特性及生存的方法。不同的植物有不同的成分與結構，因而也具有不同的代謝作用，對環境條件的反應也各不相同。這樣植物便有各種多樣的品種。每一個品種都有自己的代謝類型及環境條件的要求與反應。對環境條件，植物是有適應能力的，環境條件稍微發生變化時，植物仍能生活下去，不過為了適應新的環境，新陳代謝的強度多少是起了改變，但是還保持自己的代謝類型，這便是遺傳性。如果環境變化很大，植物適應不了生活上所必需的物質與能量，由於得不到應有的物質與能量，很可能死亡，有些適應力比較大的植株，在別的植株死亡了它們還能夠生存。既然能夠生存下來，也說明它們的代謝類型曾發生了改變，原生質結構中那些適合於新環境的部分增加，不適於新環境的部分減少。這量變的結果使整個植物產生新的性質，適合在新環境里生活，造成了植物體的變異。

2. 細胞在植物生命過程中的作用

大多數的生物體是由細胞構成的，這些細胞是構成植物體的形態與生理單位，因此我們要研究植物的複雜生活現象，由簡而繁，是有必要先從植物的細胞入手。但是研究細胞的生理活動，並不等於說細胞就是生命的基础，因為細胞之外還有生命，細胞不過是生活物質的組織形態之一，是生命存在的一種形式，真正生命的基础還是生活物質的存在。生活物質有時候以細胞形式存在，有時候以非細胞形式暫時存在，以後再變成細胞，有時候一直以非細胞形式存在。不論有無細胞的形態，都同樣地在植物生命過程中起作用。如細菌是具有細胞形態，但是有時候也能在非細胞的形態下生活，成為極小的、在普通顯微鏡下看不見的、容易通過細菌濾器小孔的物質，這時候細菌的新陳代謝方式，與具有細胞形態的細菌不同。烏琴柯夫(М. Д. Утенков)與蘇克涅夫(В. В. Сукнев)的工作，證明這些通過細菌濾器的生活物質，可以再成為有明顯細胞形式的細菌。又如病毒與噬菌體，都是很小的生活體，要在電子顯微鏡下才能看到。雖然病毒與噬菌體都不具有細胞的形態，但是既然有新陳代謝能力，我們不能不承認它們是有生命的。病毒是伊萬諾夫斯基(Д. И. Ивановский)在煙草花葉病發現的無色結晶狀濾過性微生物。以後我們知道這類微生物很多，寄生在動植物體內，使動植物發生病害。噬菌體也是一種非細胞形式的生活物質，是加馬列依(Н. Ф. Гамалей)在上世紀末發現的，這類微生物寄生在細菌上，把細菌分解。愛倫郭恩(Л. Е. Эhlenborg)與格魯森科(И. Е. Глуценко)證明高等植物的傷口，可以由非細胞物質，在

一定条件下形成細胞而愈合，馬鈴薯、棉花、番茄及其他植物的組織中已确定有这种現象。这些苏維埃的工作者告訴我們生命的界限不只在於細胞，生命还可能存在于細胞之外。同时，一个多細胞的有机体是一个复杂的体系，它不仅由細胞，而且由非細胞的生活物質构成。这一体系內，每一个細胞或每一細微部分都是与別的部分，与外部的自然界相互作用，相互制約，相互依賴的。

植物有机体内的細胞，是处在不断运动、不断变化的变动系統中。一部分細胞由于生命活动的結果而衰老和死亡，另一部分細胞則重新形成。細胞在生命活动过程中不断地生长与发育。如細胞的分裂便是細胞的一个发育阶段，一切細胞有它自己的发生、发育与終了，也就是有它自己的系統发育与个体发育。我們如果要研究細胞在植物生命过程中的作用，就必须圍繞着它的历史发育与个体发育来研究它，研究它的发生、发育、衰老和死亡。各种細胞生存的时间长短不一，根据組織的不同及其他原因而有分別，例如上皮細胞只有几天的生存期，乔木和灌木的导管細胞、管胞、木質纖維細胞，几个星期后就死亡，木質薄壁組織細胞可以生存数十年，有的三十到三十五年，有的达一百年。

3. 微耳和細胞学說的要点及其評價

細胞学說是要确立細胞是动植物构造与发展的基础，它的意义在于它确定了一切多細胞有机体的构造和发育原則的統一性，并因而成为建立生物界发展学說的基础，即有机界进化理論的基础。

学者們早就在研究細胞，細胞学說的奠基者們認為細胞的起源与发展是細胞学說不可分割的部分，如高良尼諾夫、許萊頓和許旺等人，就提出植物与动物的細胞都是从有生命的、极微小的无結構物質起源的。不过微耳和却断言細胞是唯一的生命形态，細胞之外是没有生命的，細胞在最初就存在，因此細胞只能由細胞产生。他認為細胞的分裂是細胞形成的唯一方式，把发展观念归結为細胞分裂的鎖鏈，把細胞的发展观念从細胞学說中驅逐出去。这个論断牽涉到最初細胞是从那儿来的，即細胞是唯一的生命最初形态，把生命的研究局限于細胞这一方面，因而地球上生命起源的問題也就擱在一边不去理会。同时，微耳和机械地把有机体看为單純的細胞总和，有机体是細胞的集合，是細胞的国家。他过分強調細胞的个体性与独立性，而沒有看到細胞間的关系与生物的整体性，忽視了生活物質的基础就是由于細胞間的联系。虽然細胞也有它們相对的个体性，但是这相对的个体性是要用辯証唯物的看法才对。微耳和的錯誤使細胞学說的研究进展得很慢，在微耳和学說的影响下，生理学家便以研究个别細胞的特性代替整个有机体的研究，甚至有人把有机体的生理学轉变为細胞生理学。

不过微耳和的学說也有它貢獻的一面。我們知道細胞的发现，是19世紀的三大成就之一，可以与能量不灭定律及达尔文的进化論相媲美。微耳和与其他学者能坚持細胞是生物体組成的基本单位以及細胞是来自細胞，摆脱上帝創造生物的思想，至少在当时是前进的。

4. 植物有机体的整体性

植物有机体可以由无細胞(如病毒、噬菌体、过滤性細菌等)、单細胞(如細菌、藻类等)或多細胞

胞(如高等植物)所构成。但是在生理上,我們如果依这种划分法来理解植物的整体性,就会犯錯誤。上面我們剛剛指出微耳和的錯誤,在于他把生物体看为細胞的总和,因而引致到认为多細胞有机体的生命活动,是組成它的細胞的生命总和。其实,多細胞有机体的个别細胞,并不是相当于一个单細胞有机体,也不是相当于无細胞形式的有机体。在高等植物中,各部位是紧密的組成为一个活动单位,如同化有机物质,是在綠色的叶子里进行,但是如果没有根部吸收矿物质及水分,沒有莖部的运输傳导,叶子里有机物的合成就要降低或是停止。单独依賴叶子本身,是不可能进行有机物质的同化的。植物在生活过程中,它的細胞、組織与器官是互相联系依存,成为一个整体。

植物的进化,由簡而繁,它的組織与器官間的分工也愈細,可是它們之間的密切合作与協調也愈重要。这些各自封閉在胞壁里的无数細胞,不能因細胞壁而隔开,必須有原生质的联系才能生活。植物体中各器官間在功能上必須相互关照、相互制約。对外来的刺激,必須有感受、傳遞与反应能力。同时,还必须把制成的食物运输到各部分;必須把吸收进来的水分、矿物质在植物中分布开。由生命活动过程可以知道高等植物各部分进行的各种新陈代謝是綜合起来的。这种种的新陈代謝,以后我們要更詳細地討論介紹。通过討論,逐漸地認識新陈代謝过程,我們就能够进一步認識到高等植物只有成为一个統一的整体,才能适应变化多端的外界环境。由多細胞所組成的高等植物体,是完整的、統一的、复杂的体系。

(二) 原生质及細胞壁的組成与胶体特性

1. 植物細胞的构造

活的細胞是由原生质与細胞核組成,外面包圍着一层結实而具有彈性的細胞壁(图1)。

原生质是細胞的主要成分,是一切生活物质的基本結構。通常是一种半液态、透明、无色的物质,充滿了年青細胞的絕大部分。随着細胞的生长,原生质中出現了液泡,液泡逐漸变大,联合成为一个或数个液泡。原生质与細胞核被挤到边緣,貼近細胞壁。原生质有三层:最外边的薄层叫做原生质膜;原生质与液泡接触的一层叫做液泡膜;在两膜中間的原生质叫做中质。在原生质中有

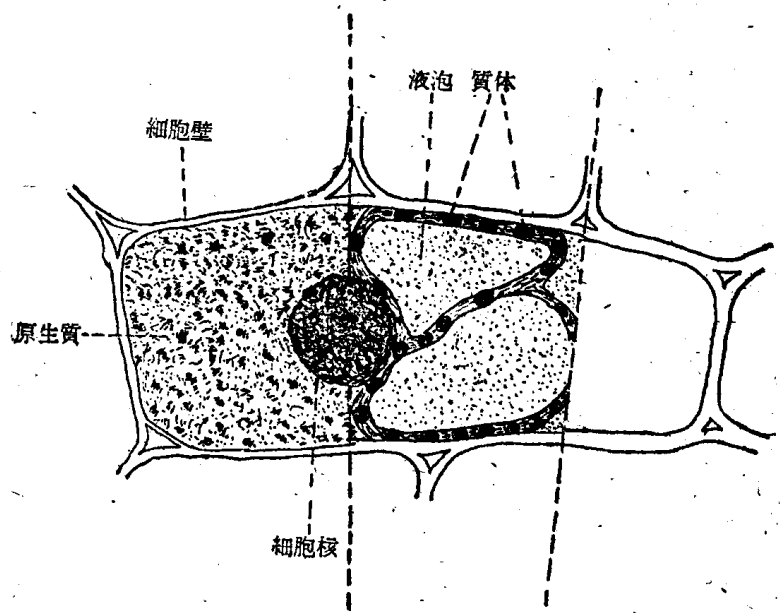


图1. 生长的細胞各部分的变化:左边示年青的,中間示成长的,右边示充分分化的(Gardner, 1949)。