

植物生命活动规律及其机理研究

ZHIWU SHENGMING HUODONG GUI LÜ JIQI JILI YANJIU

王小敏 著



电子科技大学出版社

University of Electronic Science and Technology of China Press

植物生命活动规律及其机理研究

ZHIWU SHENGMING HUODONG GUI LÜ JIQI JILI YANJIU

王小敏 著



电子科技大学出版社

University of Electronic Science and Technology of China Press

· 成都 ·

图书在版编目(CIP)数据

植物生命活动规律及其机理研究 / 王小敏著. —成都: 电子科技大学出版社, 2018. 7
ISBN 978-7-5647-6626-9

I. ①植… II. ①王… III. ①植物生理学—研究
IV. ①Q945

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2018)第 181061 号

内容简介

植物生理学是研究植物生命活动规律,揭示植物生命现象本质的科学。本书从植物生命活动的基本单位——细胞的生理活动开始,再以代谢生理为基础,全面论述植物生长、发育、运动、开花、结实直至衰老的生长发育过程,最后探讨了植物的抗性机理。本书结构合理,条理清晰,内容丰富新颖,是一本值得学习研究的著作,可供植物学科各领域的研究人员和科技工作者参考使用。

植物生命活动规律及其机理研究

王小敏 著

策划编辑 杜倩 刘愚

责任编辑 卢莉

出版发行 电子科技大学出版社

成都市一环路东一段 159 号电子信息产业大厦九楼 邮编 610051

主 页 www.uestcp.com.cn

服务电话 028-83203399

邮购电话 028-83201495

印 刷 三河市铭浩彩色印装有限公司

成品尺寸 170 mm×240 mm

印 张 17.75

字 数 230 千字

版 次 2019 年 3 月第 1 版

印 次 2019 年 7 月第 1 次印刷

书 号 ISBN 978-7-5647-6626-9

定 价 72.00 元

版权所有,侵权必究

前 言

植物世界是一个庞大、复杂的世界,占据了生物圈面积的大部分。从一望无际的草原到广阔的江河湖海,从赤日炎炎的沙漠到冰雪覆盖的极地,处处都有植物的踪迹。随着人们生产、生活的巨大变化,研究植物生命活动规律对农林业生产具有重要意义,同时,植物科学的机理研究与各个学科之间、生物科学各个分支学科之间的广泛渗透、相互交叉、相互作用,极大地推动了生物生物科学技术的进步。

植物的生命活动是复杂的,对于植物生长发育的机制以及植物在地球上产生和发展的历史,有很多方面我们还知之甚少,甚至一无所知。因此植物生理的理论需要不断发展和完善。无数植物学者、科学家通过一代代人不懈地探索、大量实验,逐渐揭开了植物新陈代谢的奥秘,使我们可以很快地在生产中加以利用。“知识就是力量”“科学就是生产力”,无数事实证明了这一真理。

本书在内容的选择上注意满足专业技术人员对植物与植物生理知识和技能的需求,吸纳了一些新知识、新技术,合理安排章节。内容上由浅入深,循序渐进;强调了系统性、科学性及先进性;突出了内容和生产实际的结合,以应用为目的,以必需、够用为度,以讲清概念、强化应用为重点,形成了涵盖专业能力的培养所应知应会的知识和技能体系。

全书共分7章,第1章植物生命活动规律基础,主要介绍植物生理学的相关基础知识;第2章植物细胞生理与信号转导,对植物细胞的结构、功能、基因表达及细胞信号传导进行了具体分析;第3~7章主要介绍植物生命活动及其机理研究,内容包括植

物的代谢机理、植物的生长机理、植物的成花与生殖机理、植物的成熟和衰老机理以及植物的抗性机理。

本书的撰写凝聚了作者的智慧、经验和心血,在撰写过程中参考并引用了大量的书籍、专著和文献,在此向这些专家、编辑及文献原作者表示衷心的感谢。由于作者水平所限以及时间仓促,书中难免存在一些不足和疏漏之处,敬请广大读者和专家给予批评指正。

作 者

2018 年 3 月

目 录

第 1 章 植物生命活动规律基础	1
1.1 植物生理学概述	1
1.2 植物生理学的产生和发展	6
1.3 植物生理学面临的机遇和挑战	9
1.4 植物生理学与农业可持续发展	12
第 2 章 植物细胞生理与信号转导	15
2.1 植物细胞概述	15
2.2 植物细胞的结构与功能	18
2.3 植物细胞的基因表达	36
2.4 植物细胞信号转导	38
第 3 章 植物的代谢机理	49
3.1 水在植物生命活动中的作用及在植物体内的运输 ...	49
3.2 植物生命活动必需的矿质元素及其吸收利用	52
3.3 植物光合作用的机制	62
3.4 植物的呼吸作用及其在农业生产中的应用	70
3.5 植物体内同化物运输与分配及其影响因素	92
第 4 章 植物的生长机理	101
4.1 种子萌发	101
4.2 植物生长的细胞学基础	108

4.3	植物生长与生长分析	112
4.4	光敏色素与植物的光形态建成	123
4.5	植物的运动	130
4.6	植物生长物质与农林生产	140
第5章	植物的成花与生殖机理	154
5.1	幼年期与花熟状态	154
5.2	植物春化特性及春化作用机理	155
5.3	光周期及其诱导植物成花的分子调控机理	161
5.4	花芽分化及性别分化	169
5.5	授粉和受精生理	179
第6章	植物的成熟和衰老机理	195
6.1	种子与果实成熟时的生理生化变化	195
6.2	植物种子及延存器官的休眠	205
6.3	植物衰老的机制及调控研究	213
6.4	植物器官的脱落	224
第7章	植物的抗性机理	231
7.1	逆境生理概念	231
7.2	逆境下植物的形态与生理响应	234
7.3	抗性各论	240
7.4	植物抗性相关基因的研究	264
参考文献		269

第 1 章 植物生命活动规律基础

植物生理包括细胞学、形态学、解剖学、分类学及生理学等方面的内容。通过对一个植物个体的细胞、组织和器官的研究,揭示植物生命活动的结构基础;通过对植物界各类群的研究,揭示植物生命演化的规律;通过对植物各种生命活动的研究,揭示植物个体生长发育的规律。

1.1 植物生理学概述

1.1.1 植物生理学的定义和研究内容

植物生理学(plant physiology)是研究植物生命活动规律的科学。其主要任务是研究和阐明植物体及其组成部分所进行的各种生命活动及其规律以及调节机理,同时研究环境变化对这些生命活动的影响。

植物生理学的研究对象包括从低等到高等的各类植物,但主要是高等绿色植物。植物的生命活动是物质代谢、能量代谢、信息传递和形态建成综合反应的结果,包括从胚胎形成到衰老死亡的整个生长发育过程。对该过程各个阶段内在机制及其与环境相互作用的研究构成了植物生理学研究的基本内容。因此,植物生理学的主要内容有以下 4 个方面。

1. 代谢

代谢(metabolism)是指维持生物机体生命活动所必需的各种化学过程的总称^①。其是生命活动的基础,各种代谢活动相互联系又相互制约,构成统一的整体。绿色植物区别于其他生物的最大特点是自养性(autotrophism),即具有光合作用的能力,因此植物的光合作用是植物生理学研究的核心内容之一。对光合作用机理的阐明将使人类能够更有效地促进光合作用,也为利用常规育种技术和基因工程技术提高植物光合作用的效率提供理论依据,同时,还有助于人工模拟光合作用来开发新的能源。植物生理学家在研究代谢过程中所面临的问题是非常复杂的,不仅需要阐明植物各个代谢的过程及其调节规律,而且需要阐明各个代谢活动之间复杂的相互作用及其调节机制。

2. 信息传递和信号转导

植物的代谢和生长发育过程无论在时间还是空间上都是有序进行的。这种有序性不仅受控于遗传信息,还受环境因子的影响,如植物需光种子的萌发、向光性反应、向重力性反应、春化作用、光周期现象、光形态建成等。因此,植物具有“感知”和传递环境信号并影响遗传信息表达的能力。植物内源和外源的物理或化学信息(或信号)通过在植物整体水平和细胞水平上的传递来调节植物的代谢和发育,前者通常称为信息传递,而后者则称为细胞信号转导。植物所具有的信息传递系统不仅使植物体不同部分的代谢和发育相互联系和协调,而且也与环境条件的变化相一致。揭示植物信息传递的机制,探索出调节或改变植物代谢或发育的物理、化学或生物的方法和技术,将会极大地提高植物生产效率,拓展植物的应用领域,造福于人类。

① 李合生. 现代植物生理学[M]. 3版. 北京:高等教育出版社,2012.

3. 生长发育和形态建成

植物的生长发育和形态建成是植物生命活动的外在表现。生长(growth)是指细胞数目、体积和重量的不可逆增加;发育(development)是指由于细胞分化导致的形态、结构和功能上的有序变化,即形态建成。形态建成(morphogenesis)指植物在物质代谢和能量代谢的基础上发生的个体大小、形态结构和功能方面的变化。在物质与能量代谢的基础上,植物通过细胞分裂和分化、组织和器官的发生及形成,使植物个体由小变大,从营养生长转向生殖生长,从而完成生活史。在这个领域,植物生理学研究的任务是揭示植物发育的规律及其与代谢和环境因子的关系。

4. 逆境生理

植物生理学还要研究在寒冷、干旱、水涝、盐碱、污染、病虫害等不利环境条件下植物的生命活动规律及调控机理,即逆境生理。^①在逆境条件下,植物的生命活动有别于适宜环境下的特殊规律,揭示其规律将有助于建立在逆境条件下的植物栽培体系和改善植物抗逆性的育种途径,因此植物逆境生理也是植物生理学研究的一个重要领域。

1.1.2 现代植物生理学发展的特点

近二三十年来,植物生理学的研究内容向微观和宏观两方面迅速发展。有以下四大特点。

1. 研究层次越来越广

随着生命科学特别是分子生物学的快速发展、拓宽和深入,对植物生命活动本质的认识已经从整体、器官、细胞水平深入分子水平;从生命活动的描述、组成成分分析深入动态机理和调控

^① 蔡永萍. 植物生理学[M]. 北京:中国农业大学出版社,2008.

过程的认识。在分子水平(基因表达与调控)上探讨植物生命活动的规律,使植物生理学研究领域更广阔、机制分析更深入。在宏观领域,植物生理学与环境科学、生态学等紧密结合,从生物圈及群体的角度对各种外界环境因子与植物生命活动的相互响应进行了深入的研究。

2. 学科之间相互渗透

随着科学的发展,学科之间相互渗透、相互借鉴已是必然。植物生理学在发展过程中不断引入相关学科新概念、新方法以增强自身学科的活力,开拓新的研究领域。如分子生物学领域基因组测序技术的发展及功能基因组学(functional genomics)、蛋白组学(proteomics)和代谢组学(metabolomics)等的研究,使得植物生理学能够在细胞及分子水平上研究植物生命活动及其调控机制。在宏观领域,植物生理学的研究还与生态学及环境科学相结合,形成了一些新的边缘学科,如植物生理生态学(plant physiological ecology)、植物生态生理学(plant ecophysiology)、植物环境生理学(environmental plant physiology)、植物群体生理学(physiology of plant populations)等,主要研究植物的生长发育和生理特性对各种环境条件的响应和适应机理。

3. 理论联系实际

植物生理学是理论与实际密切结合的实验性学科,是合理农业的基础。植物生理学的研究技术和成果为解决农业(植物生产业)的重大问题提供理论基础,农业生产实际又不断为植物生理学研究提出新的课题。作物生理学、作物逆境生理学、作物育种生理学、设施栽培生理学、植物宇宙生理学等都是植物生理学 with 植物生产业实际相结合的产物。

4. 研究手段现代化

由于实验技术的发展,仪器设备越来越精密和自动化,如同

位素技术、电子显微镜技术、X 射线衍射技术、超离心技术、色层分析技术、电泳技术以及近年来发展起来的计算机图像处理技术、激光共聚焦显微镜技术、膜片钳技术等,为植物生理学的研究提供了极大的方便。

1.1.3 植物生理学研究的一般科学方法

简单来说,科学方法是指通过各种手段从客观世界中获取原始的第一手材料,并对这些材料进行整理、加工,从中找出规律性的东西。科学研究大致包含三个基本环节:发现问题、提出假说、检验假说并得出结论,其基本特征是客观性、探索性和理论指向性(建立理论)。

1. 发现问题

科学研究的过程是从提出问题开始的。植物生理学研究的有的直接来自于生产实践,有的来自于正在进行的研究过程。发现问题的基本方法是观察和实验,其基本要求是客观地反映所研究的事物,结果必须是可以重复出来或者说是可以检验的。观察和实验需要具有相应的科学知识。例如,在电子显微镜下观察植物细胞,如果观察者是一位没有植物细胞知识的人,他除了看到细胞内分布各种结构外,不会发现什么问题。如果让一位训练有素的植物生理学家来观察,他就可以根据细胞的来源判断出细胞可能发生了哪些变化。需要注意的是,观察和实验切不可为已有的知识所束缚,当原有知识与观察和实验得到的结果发生矛盾时,只要观察和实验的结果是客观的而非主观臆测的,那就说明原有知识不完全或有错误。例如,早期利用电子显微技术研究植物筛管细胞的筛孔时,发现筛孔是堵塞的,这直接影响了人们对有机物质通过筛孔运输机理的认识。后来通过改进植物材料的固定方法发现,在正常情况下筛孔是开放的,只有当韧皮部受伤时筛孔才是堵塞的。这些实例说明,进行科学观察时既要尊重已有的成果,又不能受已有成果的限制。只有不断地修改观

察和实验的错误,才能使认识更接近事实。

2. 提出假说和进行检验

根据观察和实验发现的问题或现象提出某种可能的解释,也就是提出设想或假说,再根据假说推导出一个可以用实验加以检验的预测,然后设计实验和实施实验来验证这个设想或假说。最后根据实验的结果得出结论。拟南芥、水稻、金鱼草等是植物生理学研究常用的模式植物。需要注意的是,在植物生理学研究已经深入细胞和分子水平的今天,学科之间的交叉无处不在,所以从提出设想、设计和实施实验到得出结论,都需要多学科的知识。

1.2 植物生理学的产生和发展

植物生理学作为一门独立完整的学科在诞生之前经历了漫长的历程。西欧古代,有许多植物生理学知识的记载,我国更是在公元前3世纪就有相关的记录与介绍。植物生理学的产生和发展可分为以下3个阶段。

1.2.1 植物生理学的孕育阶段(17—18世纪)

有记载的第一个设计实验定量研究植物生长的人是荷兰学者 Van Helmont(1577—1644),他将一个重 2.27kg 的柳树枝条栽植在一个盛有 90.8kg 干燥土壤的陶钵中,此后只浇雨水或蒸馏水,而且防止灰尘进入土壤中。5年后,柳树重达 76.8kg,土壤只减少约 56.7g,由此, Van Helmont 认为植物是靠水来构成躯体的。但由于当时的化学知识尚处在比较原始的阶段,不知道水是由什么构成的,因此 Van Helmont 不能从他的实验结果中得出正

确的结论^①。

其后,英国的 S. Hales(1672—1761)研究植物的蒸腾作用,从理论上探索植物水分的吸收与运转。英国的 J. Priestley(1733—1804)发现老鼠与绿色植物一起放进钟罩内不死。荷兰的 J. Ingenhousz(1730—1799)初步建立起空气营养的概念。

1.2.2 植物生理学诞生与成长阶段(19 世纪)

法国的 G. Boussingault(1802—1899)建立砂培实验法,并开始以植物为对象进行研究。19 世纪 40 年代,德国化学家 J. von Liebig(1803—1873)发表《化学在农学和生理学上的应用》,奠定了化学施肥的基础,是化学肥料理论的创始人。19 世纪末,德国植物生理学家 J. Sachs 的《植物生理学讲义》(1882)和他的学生 W. Pfeffer 的三卷本的专著《植物生理学》(1904)的问世,标志着植物生理学成为一门独立的新兴学科。J. Sachs 和 W. Pfeffer 被称为植物生理学的两大先驱。

1.2.3 植物生理学发展与壮大阶段(20 世纪至今)

20 世纪是植物生理学迅速发展的阶段。如:植物光周期现象和光敏色素的发现;5 大类植物激素的确定;水势概念的提出;光合作用的光反应、暗反应、碳同化(C_3 、 C_4 、CAM)和光呼吸途径的发现,光合膜上功能色素蛋白复合体立体结构的研究;植物细胞全能性、植物干细胞概念的提出和相关研究,不仅成功地通过植物组织培养技术形成完整的植株,还有望调控植物的生长和分化;钙和钙调素等的深入研究,了解细胞内信号功能的调节机理等。

Garner 和 Allard 在 1920 年发现了植物的光周期现象。1928 年荷兰学者 Went 鉴定出植物中存在促进生长的物质,随后植物激素研究得到了深入发展,相继确定了生长素、赤霉素、细胞分裂

① 张立军,刘新. 植物生理学[M]. 2 版. 北京:科学出版社,2011.

素、乙烯和脱落酸等植物激素。这些研究成果促进了植物发育及其调节机理研究的迅速发展。在 20 世纪 40 年代后期和 50 年代初期, Melvin Calvin 领导的研究小组将刚问世不久的 HC 示踪技术和层析技术相结合, 在光合作用领域获得新的突破, 破解了 CO_2 固定还原的生化途径之谜。Robert Emerson (1903—1959) 等发现的“红降现象”(1943) 和“双光增益效应”(1956), 导致了两个光反应和两个光系统概念的提出。光系统 I、光系统 II 和其他光合电子传递体的成功分离, 使人们能够描绘出光能所驱动的电子在类囊体膜上的传递路径, 并揭示了光合磷酸化的机理, 从而将光合作用研究推向一个新的发展阶段。

与此同时, 植物的组织培养技术也取得了飞速的进展。1902 年, 德国植物学家 Haberlandt 在细胞学说的基础上提出细胞全能性(totipotency)学说, 他认为, 高等植物的组织、器官可以不断分割, 直到单个细胞。如果每个细胞都有与植物个体一样的性质和能力, 那么, 可以通过植物细胞培养使单个细胞发育成为一个新个体。以后的研究证实, 花粉和原生质体在适宜的培养条件下也可分化发育成一个完整的植株。植物细胞和组织培养的研究进展不仅在植物发育机理研究、农业生产和次生代谢物质生产等领域发挥了重要作用, 也为后来的植物基因工程发展铺平了道路。

1.2.4 中国植物生理学的发展

我国比较系统的实验性植物生理学始于 20 世纪初, 钱崇澍(1883—1965)是我国植物生理的启业人, 1917 年, 他在国际刊物上公开发表了《钡、镥及铈对水绵的特殊作用》论文, 并在各大学讲授植物生理学。1949 年以后, 我国植物生理的研究和教学工作发展较快, 出现了一批研究成果。如殷宏章等对作物群体生理的研究, 沈允钢等证明了光合磷酸化中高能态存在的研究, 汤佩松等提出呼吸代谢多条途径, 娄成后等对细胞原生质胞间运转的研究等, 还有花药和花粉培养、单倍体育种等方面也成绩显著。改革开放后, 随着我国科研水平的提高, 植物生理学的研究工作迅

速在国际植物生理学领域占有一席之地。如:光合膜、色素蛋白和有关电子载体蛋白复合物结构与功能的研究;作物群体生理和高光效育种;水稻及拟南芥的突变群体构建,水稻分蘖控制基因的克隆及分蘖控制分子机理的研究;春化过程特异蛋白的鉴定和春化相关的 cDNA 克隆;植物-昆虫相互作用,植物-微生物相互作用,共生固氮,植物和昆虫抗逆性及对环境的适应机制,植物遗传转化技术、优质高抗农作物基因工程和植物生物反应器的研究等。

1.3 植物生理学面临的机遇和挑战

1. 现代研究手段的飞速发展深入阐释植物生命活动提供了可能

在植物生理学的发展过程中,每一个重大成果的取得都与研究手段的进步密不可分。我们知道,植物生理学的先驱者们利用化学分析技术阐明了光合作用气体交换的本质。矿质营养学说的建立不仅有赖于化学分析技术,还有赖于无土栽培技术的应用。正是由于同位素示踪技术和层析技术的应用,Calvin 等才得以阐明光合碳还原循环途径。植物光敏素的发现则归功于双波长分光光度技术的建立。酶联免疫技术和质谱分析技术的应用使我们能够以更精确、更快捷的方式对植物激素展开研究。由于快速荧光光谱技术和激光技术的应用,将光合作用原初反应研究的时间跨度从毫秒级(ms, 10^{-3} s)一直缩短为皮秒(ps, 10^{-12} s)和飞秒(fs, 10^{-15} s)级。

2. 学科间的交叉渗透对植物生理学研究者和学习者提出了更高的要求

随着现代科学技术的迅猛发展,学科间的交叉渗透不断加

强。在植物生理学的孕育和产生阶段,自然科学的三大发现——细胞学说、能量守恒定律、进化论的观点,为植物生理学的发展提供了良好的基础。化学分析理论和技术的应用对于植物生理学的创立功不可没。在植物生理学的快速发展阶段,植物生理学家汤佩松与理论物理学家王竹溪合作,提出了水分化学势的概念。光敏素的发现则要归功于植物生理学家、生物物理家、化学家和工程师的紧密合作。英国生物化学家 Peter Mitchell (1920—1992) 提出线粒体 ATP 生物合成的化学渗透学说,促进了植物光合作用机理、有机物质的跨膜转运、植物细胞的离子吸收等研究。植物突变体的应用,分子生物学、细胞信号转导的研究进展,对植物生长发育调节研究的促进作用是不言而喻的。所以,具有对相关学科研究进展的敏感性,同时能够将相关学科知识应用于植物生理学,并且能够与植物生理学知识整合,对植物生理学研究至关重要。

由于生物科学领域中的细胞学、遗传学、分子生物学的迅速发展,使植物生命活动机制方面的研究继续向分子水平深入并不断综合。从生命科学研究的总体上来看,已表现出如下的研究趋势,即从“分子生物学”(molecular biology)到“整合生物学”(integral biology),从单个基因或生命大分子的研究发展到各种生物“组学”(X-omics),如基因组学(genomics)、蛋白质组学(proteomics)、糖组学(glycomics)和代谢组学(metabonomics)等,将各组学的信息综合形成快速发展的数据库系统和分析方法,进一步发展成为生物信息学(bioinformatics)和网络生物学(network biology)。这些发展强烈地影响到植物生理学的研究趋势。特别是利用突变体使得花发育遗传控制与花发育生理研究取得了突破性进展。植物体内各类基因的时空顺序表达调控着植物的生长发育,拟南芥、水稻等多种植物的基因组研究计划已进入后基因组时代,正在为人类从整体上认识植物的生长发育机制提供最好的机会。目前,分子生物学所进行的蛋白质、核酸和生物膜 3 个主要方面的研究,又与生态、发育时期、组织器官等时空表达相