

全国高等学校农林规划教材

植物生理学

张继澍 主编



高等教育出版社
Higher Education Press

全国高等学校农林规划教材

植物生理学

张继澍 主编



高等教育出版社
Higher Education Press

内容提要

本书在阐明植物生理学基本概念和基本理论基础上,注重理论与生产实际相结合,体现农林院校教材特色。为便于学生自学和复习,每章前指出本章学习重点及难点,章后附有小结,并给出体现本章要求的复习思考题。

全书分12章,按“细胞—营养代谢—生长发育—逆境生理”体系进行编排。内容包括植物细胞结构与功能、植物水分代谢、植物矿质和氮素营养、植物光合作用、植物呼吸作用、植物有机物质的运输和分配、植物生长物质、细胞信号转导、植物生长生理、植物生殖生理、植物成熟和衰老生理、植物逆境生理。

本书主要作为高等农林院校本科生教材,也可供综合性大学、师范院校学生使用,还可作为相关教学和研究人员的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

植物生理学/张继澍主编. —北京:高等教育出版社, 2006.1

ISBN 7-04-017745-5

I. 植... II. 张... III. 植物生理学—高等学校—教材 IV. Q945

中国版本图书馆·CIP数据核字(2005)第139409号

策划编辑 李光跃 责任编辑 张晓晶 封面设计 张志 责任绘图 朱静
版式设计 王艳红 责任校对 俞声佳 责任印制 杨明

出版发行 高等教育出版社
社址 北京市西城区德外大街4号
邮政编码 100011
总机 010-58581000

经销:蓝色畅想图书发行有限公司
印刷:中国农业出版社印刷厂

开本 787×1092 1/16
印张 29
字数 710 000

购书热线 010-58581118
免费咨询 800-810-0598
网址 <http://www.hep.edu.cn>
<http://www.hep.com.cn>
网上订购 <http://www.landaco.com>
<http://www.landaco.com.cn>
畅想教育 <http://www.widedu.com>

版次:2006年1月第1版
印次:2006年1月第1次印刷
定价:33.00元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 17745-00

编 审 人 员

主 编：张继澍(西北农林科技大学)

副主编：胡景江(西北农林科技大学) 王玉国(山西农业大学)

张少英(内蒙古农业大学) 宋纯鹏(河南大学)

参 编：

绪 论 张继澍(西北农林科技大学)

第一章 郭金耀(山西农业大学)

第二章 魏永胜 梁宗锁(西北农林科技大学)

第三章 曹翠玲(西北农林科技大学)

第四章 张少英(内蒙古农业大学)

第五章 张继澍(西北农林科技大学)

第六章 龚月桦(西北农林科技大学)

第七章 宋纯鹏(河南大学)

第八章 李月梅 樊保国(山西师范大学)

第九章 王玉国(山西农业大学)

第十章 王渭玲(西北农林科技大学)

第十一章 张继澍(西北农林科技大学) 宋纯鹏(河南大学)

第十二章 胡景江(西北农林科技大学)

审 稿：邹 琦(山东农业大学)

王姝清(西北农林科技大学)

郑 重 声 明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任，构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话：(010) 58581897/58581896/58581879

传 真：(010) 82086060

E - mail: dd@hep.com.cn

通信地址：北京市西城区德外大街4号

高等教育出版社打击盗版办公室

邮 编：100011

购书请拨打电话：(010)58581118

序

植物生理学是研究植物生命活动规律的一门学科,是农林院校植物生产类各专业的必修或选修专业基础课,同时也是现代农业生产的理论基础,在培养和提高学生综合分析问题能力、创新意识和科学素质方面有重要作用。因而历来受到各高等农林院校的重视。

植物生命活动是内部遗传信息与外部环境信息相互作用的具体表现。当代分子生物学的迅速发展正在对植物生理学产生深刻影响,促使其走向更加微观和深入的研究领域;生态学的发展同样给植物生理学发展带来新的机遇,为其解决与有关环境问题创造了条件。从这个意义上说,可以将植物生理学研究看作是串联微观分子生物学和宏观生态学的中间环节,其学科地位十分重要而不可替代,这也是现代植物生理学的重要标志之一。另外,作为农林院校的植物生理学教材,在阐明基本理论的基础上应更多重视植物生命活动过程中生理功能及其调控方面内容的介绍,强调基础理论与应用之间的衔接,培养学生逐步具备综合运用微观研究结果、回答或分析宏观问题的能力。在这些方面,本教材都做出了一定的努力和尝试。

自20世纪60年代开始,西北农学院的石声汉教授、王绍唐教授和荆家海教授就曾先后主编植物生理学讲义,并几经修改、印刷和公开出版。目前我国已出版有多种版本的《植物生理学》教材,但由于植物生理学具有理论性和综合性强,涉及基础课、专业课知识面广,与农业生产联系紧密,与宏观、微观学科交叉渗透等特点,为适应全面素质教育及课程学时压缩的矛盾,使教材内容取舍及分量大小都不尽一致。为此,张继澍教授按照高等教育出版社《高等农林规划教材——植物生理学教材立体建设》,联合西北农林科技大学、山西农业大学、河南大学、内蒙古农业大学和山西师范大学等长期从事植物生理学教学和科研工作的同行,根据他们所在学校教学改革和教学经验积累,重新编写了这本《植物生理学》教材。教材吸收了国内外教材的优点,科学、准确地反映了本学科研究发展中公认的、成熟的最新研究成果(主要是生理机制、分子机制方面),体现了科学性与先进性。在努力阐明植物生理学基本概念和基本理论基础,注重与生产实际相联系,并利用现代生物学观点,对我国传统农业和现代农业、生态与环境等理论、实践问题进行科学总结和分析,体现农林院校教材特色。在文字表述上,体现教学适应性,由浅入深,由易到难,循序渐进,更符合认识规律,便于学生自学和创新思维能力的培养。

我期望这一教材的出版,对推动植物生理学教材建设、特别是对提高农林院校植物生理学教学质量和人才培养起积极作用。

山 仑

2005年12月8日

前 言

植物生理学是研究植物生命活动规律及其调控的一门学科。为了适应 21 世纪生命科学发展和高素质人才培养的教学改革需要,按照教育部高等教育出版社“全国高等农林教育出版规划”项目“植物生理学立体化系列教材建设”的要求,《植物生理学》教材由西北农林科技大学、河南大学、山西农业大学、内蒙古农业大学、山西师范大学等院校长期在教学第一线的教师分工协作共同编写。主要作为高等农林院校作物生产专业、林学专业、资源环境专业及生物专业本科生的植物生理学教学用书,也可作为从事相关教学和研究人员参考书。

本教材是按照“细胞—营养代谢—生长发育—逆境生理”教材体系编排。在编写中,主要参考了 Lincoln Taiz 和 Eduardo Zeiger(2002)主编的 Plant Physiology(3rd)和其他国内外近年出版的教材、有关文献,反映了编者所在各院校植物生理学教学经验和科研工作积累,体现科学性和先进性。在努力阐明植物生理学基本概念和基本理论基础,注重理论与生产实际的结合,体现农林院校教材特色。尽量做到由浅入深、由易到难、循序渐进,体现教学适应性、实用性。为便于学生自学复习,每章开始指出了该章学习的目的和重点,每章后附有小结并给出了体现教学基本要求的复习思考题。鉴于教学时间有限,书中灰度部分的内容,不做教学要求。

本初稿完成后,经张继澍、胡景江修改、统稿。由山东农业大学邹琦教授和西北农林科技大学王姝清教授进行了精心审稿,并提出了许多宝贵的修改意见。最后,由张继澍根据审稿意见进行了修改定稿。

在本教材编写过程中,承蒙中国工程院山仑院士鼓励和支持,并在百忙中特为本教材作“序”;参编者所在学校的教务处、教材科及教育部高等教育出版社吴雪梅和李光跃、张晓晶等领导、编辑同志对本书的顺利出版给予了大力支持和帮助。在校对、审稿过程中各位编委及西北农林科技大学生命科学院植物生理与细胞生物学教研室的周春菊、林岭、李绍军、慕自新、逢焕明、高梅和有机化学教研室的王俊儒等老师付出了辛勤劳动并提出了许多宝贵意见,在此一并表示诚挚的谢意。编者对教材中所引用的国内外教材、专著及科技期刊的资料和图片尽最大可能做了标注,如有遗漏和错误敬请谅解。

由于我们的理论水平和实践范围的局限性,书中的缺点和错误在所难免,敬请读者批评指教。

编 者

2005 年 5 月

目 录

绪论	1	四、影响蒸腾作用的因素	49
一、植物生理学的定义和对象	1	第五节 植物体内的水分运输	51
二、植物生理学的内容	1	一、水分运输的途径	51
三、植物生理学的产生和发展	2	二、水分沿导管或管胞上升的动力	51
四、植物生理学对农业做出的贡献和发展趋势	5	第六节 植物水分平衡与合理灌溉	53
第一章 植物细胞的结构与功能	8	一、土壤-植物-大气连续体系	53
第一节 植物细胞的组成和性质	8	二、植物的水分平衡	53
一、植物细胞的组成	8	三、合理灌溉与节水农业的生理基础	54
二、原生质的性质	9	小结	58
第二节 植物细胞的超微结构与功能	11	复习思考题	59
一、细胞壁	11	第三章 植物的矿质营养与氮素营养	61
二、原生质体	16	第一节 植物体内的必需元素	62
小结	29	一、植物体内的元素	62
复习思考题	29	二、植物必需的矿质元素及其确定方法	62
第二章 植物的水分代谢	30	三、必需元素的生理作用	68
第一节 水在植物生命活动中的重要性	30	四、有益元素和有害元素	74
一、植物的含水量	30	五、矿质元素的重复利用及缺素症状	75
二、水对植物的生理生态作用	31	六、作物缺素诊断	76
三、植物体内水分存在的状态	32	第二节 植物细胞对溶质的吸收	77
第二节 植物细胞对水分的吸收	32	一、被动吸收	78
一、植物细胞的渗透性吸水	32	二、主动吸收	82
二、植物细胞的吸胀吸水	37	第三节 植物对矿质元素的吸收及运输	87
三、细胞的代谢性吸水	37	一、植物叶面对矿质元素的吸收	87
四、细胞水分的跨膜运动	37	二、植物根系吸收矿质元素的特点	87
第三节 植物根系对水分的吸收	38	三、植物根系吸收矿质元素的区域和过程	88
一、根部吸水的区域	38	四、影响根系吸收矿质元素的土壤因素	90
二、根系吸水方式及其动力	38	五、矿质元素在体内的运输	91
三、根系吸水阻力	40	第四节 氮素及其他元素的同化	94
四、影响根系吸水的因素	40	一、氮素的同化	94
第四节 蒸腾作用	42	二、硫酸盐的同化	98
一、蒸腾作用及其生理意义	42	三、磷酸盐的同化	98
二、植物蒸腾作用的部位及度量	43	第五节 合理施肥的生理基础	99
三、气孔蒸腾作用	44	一、作物需肥特点	99

二、施肥指标	100	三、戊糖磷酸途径	158
三、发挥肥效的措施	102	四、呼吸链电子传递系统	161
小结	102	五、氧化磷酸化和能量的贮存利用	167
复习思考题	103	六、呼吸作用的调节和控制	170
第四章 植物的光合作用	104	第三节 影响呼吸作用的因素	173
第一节 光合作用的意义	104	一、植物体内部因素的影响	173
第二节 叶绿体及其色素	106	二、环境因素对呼吸速率的影响	174
一、叶绿体的化学组成	106	第四节 呼吸作用与农业生产	177
二、叶绿体色素	106	一、呼吸作用与作物栽培	177
三、叶绿素的生物合成	110	二、呼吸作用与农产品贮藏	178
第三节 光合作用的机制	112	三、呼吸作用与植物抗病性	182
一、原初反应	112	小结	182
二、电子传递与光合磷酸化	116	复习思考题	183
三、碳同化	120	第六章 植物体内有机物的运输	
第四节 光呼吸	127	分配	184
一、光呼吸的生化途径	127	第一节 植物体内有机物的运输	184
二、光呼吸的意义	128	一、有机物运输的途径	184
第五节 C_3、C_4 与 CAM 植物光合特性		二、有机物运输的方向	187
比较	129	三、有机物运输的速度和速率	188
一、叶片解剖结构	130	四、有机物运输的形式	189
二、光合特性	130	第二节 有机物运输的机制	191
第六节 光合作用的产物	131	一、韧皮部装载	191
一、叶绿体中淀粉的合成与降解	131	二、有机物在筛管中远距离运输的	
二、蔗糖合成途径	131	动力	194
第七节 影响光合作用的因素	133	三、韧皮部卸出	197
一、光合速率	133	四、新技术在有机物运输研究中的	
二、影响光合作用的外界条件	133	应用	199
三、影响光合作用的内部因素	141	第三节 有机物的分配	200
第八节 植物光合作用与作物产量	143	一、源、库、流的概念	200
一、光合性能与作物产量	143	二、源、库、流的相互关系	201
二、植物对光能的利用	143	三、有机物分配的规律	202
小结	147	四、有机物的再分配	205
复习思考题	148	五、源库理论与作物产量	206
第五章 植物的呼吸作用	150	第四节 影响有机物运输与分配的环境	
第一节 呼吸作用的概念及其生理意义	150	因素	208
一、呼吸作用的概念和类型	150	一、温度	208
二、呼吸作用的生理意义	151	二、水分	208
三、呼吸指标及其测定	151	三、光	208
第二节 植物的呼吸代谢途径	153	四、矿质元素	209
一、糖酵解	153	五、植物激素和植物生长调节剂	209
二、三羧酸循环	156	小结	210

复习思考题	210	一、乙烯的发现与结构	267
第七章 植物细胞信号转导	211	二、乙烯的分布与运输	268
第一节 植物细胞信号转导概述	211	三、乙烯的生物合成	268
一、细胞信号转导的基本概念	211	四、乙烯的生理作用及应用	270
二、植物细胞信号转导的特点	213	五、乙烯的作用机制	272
三、植物细胞信号转导研究内容和意义	214	第六节 其他植物生长物质	274
第二节 植物细胞信号转导过程	215	一、多胺	274
一、刺激与感受	215	二、油菜素内酯	276
二、信号转导	216	三、茉莉酸及其衍生物	277
三、蛋白质的可逆磷酸化	226	四、水杨酸	278
四、细胞反应	228	五、三十烷醇	279
小结	229	六、玉米赤霉烯酮	279
复习思考题	230	七、系统素	279
第八章 植物生长物质	231	八、乙酰胆碱	279
第一节 生长素类	232	九、寡糖素	280
一、生长素的发现	232	第七节 植物生长抑制物质	280
二、生长素在植物体内的分布和运输	233	一、生长抑制剂	281
三、生长素的生物合成和降解	236	二、生长延缓剂	281
四、生长素的生理作用	238	第八节 植物生长调节剂在农林生产中的应用	283
五、生长素的作用机制	241	一、植物体内激素之间的相互关系	283
第二节 赤霉素类	245	二、应用生长调节剂的注意事项	285
一、赤霉素的结构和种类	245	小结	288
二、赤霉素的分布和运输	246	复习思考题	289
三、赤霉素的合成和代谢及其调节	247	第九章 植物的生长生理	291
四、赤霉素的生理作用	248	第一节 细胞的发育	292
五、赤霉素的作用机制	250	一、细胞分裂期	292
第三节 细胞分裂素类	253	二、细胞伸长期	293
一、细胞分裂素的发现及其结构	253	三、细胞分化期	293
二、细胞分裂素的分布和运输	254	四、植物的组织培养	296
三、细胞分裂素的合成与代谢	255	第二节 种子的萌发	299
四、细胞分裂素的生理作用	257	一、影响种子萌发的环境条件	299
五、细胞分裂素的作用机制	258	二、种子萌发时的生理生化变化	302
第四节 脱落酸	260	第三节 环境条件对生长的影响	305
一、脱落酸的发现与结构	260	一、光照	305
二、脱落酸的分布与运输	261	二、温度	306
三、脱落酸在高等植物体中的合成与代谢	262	三、水肥的影响	308
四、脱落酸的生理作用	264	四、机械刺激	308
五、脱落酸的作用机制	265	五、植物间的相互作用	309
第五节 乙烯	267	第四节 光形态建成	309
		一、光形态建成的概念	309

二、光受体	310	复习思考题	367
三、光敏色素	310	第十一章 植物的成熟和衰老	
第五节 植物生长的相关性	315	生理	369
一、地上部分和地下部分的相关性	316	第一节 种子成熟时的生理生化变化	369
二、主茎和侧枝的相关性	318	一、贮藏物质的变化	369
三、营养生长和生殖生长的相关性	319	二、呼吸速率的变化	371
第六节 植物生长的周期性	320	三、含水量的变化	371
一、生长大周期	320	四、内源激素的变化	372
二、生长的昼夜周期	321	五、外界条件对种子成熟和化学成分	
三、生长的季节周期	321	的影响	373
四、生物钟	322	六、谷类作物空瘪粒的形成及影响空瘪	
第七节 植物的运动	322	粒形成的因素	374
一、向性运动	323	第二节 种子及延存器官的休眠	376
二、感性运动	327	一、休眠的概念和适应意义	376
小结	329	二、种子的休眠	376
复习思考题	330	三、芽休眠	378
第十章 植物的生殖生理	332	四、休眠的延长和打破	378
第一节 春化作用	333	第三节 果实的生长和果实成熟时的生理	
一、春化作用的概念和反应类型	333	生化变化	379
二、春化条件及春化解除	334	一、果实的生长	379
三、春化刺激的感受和传递	335	二、果实呼吸跃变	381
四、春化作用的机制	336	三、肉质果实成熟时的生理生化变化	384
五、春化作用的应用	338	四、果实成熟调控的分子生物学进展	387
第二节 光周期现象	339	第四节 植物的衰老	389
一、光周期与光周期现象的发现	339	一、植物衰老的模式	389
二、植物对光周期反应的类型	340	二、衰老过程中细胞结构的变化	390
三、临界日长与临界暗期	341	三、衰老时的生理生化变化	391
四、光周期诱导	343	四、衰老的激素调节	393
五、光敏色素在开花中的作用	346	五、环境条件对衰老的调节	394
六、成花诱导的多因子途径	347	六、衰老机制	395
七、光周期理论在农业生产上的应用	348	第五节 器官脱落	398
第三节 花器官形成及性别表现	349	一、器官脱落与离层的形成	398
一、花器官形成	349	二、脱落的激素调控	400
二、植物的性别分化	352	三、影响脱落的因素	402
第四节 授粉受精生理	357	四、控制器官脱落的途径	403
一、花粉的发育及基因调控	358	小结	403
二、柱头的生活能力	360	复习思考题	404
三、花粉萌发和花粉管生长	361	第十二章 植物的抗性生理	405
四、受精生理	364	第一节 植物的抗寒性	406
五、授粉受精后的生理生化变化	365	一、冷害生理	406
小结	367	二、冻害生理	408

第二节 植物的抗旱性	412	二、植物感病后的生理变化	434
一、干旱的概念及类型	412	三、植物抗病的生理基础	435
二、干旱对植物生理过程的影响	412	四、植物诱导抗病性	437
三、严重干旱致死的原因	416	第七节 环境污染对植物的为害	439
四、植物的抗旱性	416	一、大气污染对植物的为害	439
五、渗透胁迫与渗透调节	418	二、水和土壤污染对植物的为害	442
第三节 植物的抗热性	419	三、植物在环境保护中的作用	442
一、高温胁迫对植物的伤害	419	第八节 抗性生理通论	443
二、植物的抗热性	421	一、逆境下植物的生理代谢变化	443
第四节 植物的抗盐性	422	二、生物膜与抗逆性	443
一、盐分过多对植物的为害	423	三、逆境蛋白与抗逆性	444
二、植物的抗盐性	424	四、渗透调节与抗逆性	445
第五节 植物的氧胁迫	426	五、植物激素与抗逆性	445
一、植物体内活性氧的产生	426	六、交叉适应与抗逆性	445
二、活性氧对植物的伤害作用	428	小结	446
三、植物对氧胁迫的抗性	431	复习思考题	447
第六节 植物的抗病性	433	主要参考文献	448
一、病原物的致病性	434		

绪 论

一、植物生理学的定义和对象

学科区分是依据研究对象所具有的特殊矛盾决定的。植物生理学(plant physiology)是研究植物生命活动规律的科学,或者说是揭示、认识和控制植物生命活动规律的科学。从科学研究发展过程看,植物生理学是植物学的一个分支,是在认识植物形态、解剖和分类的基础上,采用不断发展的生物学、物理学、化学等理论和方法,研究植物生命现象的生物物理及生物化学变化及其过程,以及环境条件对植物生命活动影响的本质。现代科学的发展和先进测试手段的利用,促进了本学科的发展,为进一步深入探索生命活动机制,为农业生产发展服务发挥了重要作用。

植物生理学研究对象应该是自然界各种类型的植物,但由于和人类关系密切的植物大多数是高等植物,如农作物、果树、蔬菜及林木等,所以本教材更多地注意高等植物。

二、植物生理学的内容

生命活动是一种以蛋白质和核酸为主体的特殊的物质和能量的运动。其特点是组成和活动的高度复杂性和规律性,内部严格的相互联系和相互制约,重要组成成分的不断自我更新以及对环境条件的巨大依赖性和彼此间的相互影响,因此它具有自己的特殊规律。生命活动包括物质的代谢、能量的转化、信息转导和形态建成。

绿色植物生命活动最重要的特征是它能利用无机物(如 CO_2 、 H_2O 、矿质元素等)和太阳能,合成它所赖以生活的所有物质,自给自养地建成自己的身体,这称为生物的自养性。绿色植物自养的生理活动是地球上一切有机物质的根本源泉,是生物利用太阳能的主要途径。植物生命活动的基本规律是营养代谢、生长和繁殖。

植物营养(图绪-1)分为无机营养和有机营养。无机营养包括水、 CO_2 及矿质元素;有机营养分为需要量大的糖类、蛋白质、核酸、脂肪和微量的维生素、生长素、赤霉素、细胞分裂素、乙烯等。

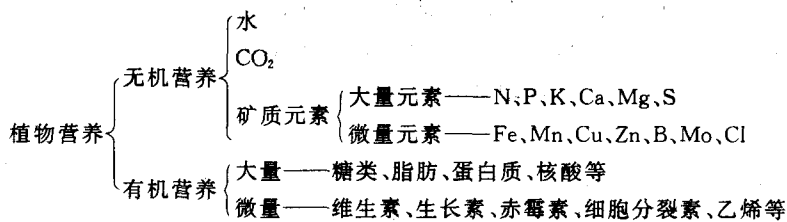


图 绪-1

植物的基本代谢主要包括:水及无机盐的吸收、运输、利用及损失(水及无机盐代谢);植物绿

色部分如何利用太阳能,将 CO_2 和 H_2O 变成有机碳化物,使太阳能转变为化学能,并放出 O_2 (光合作用);如何将有机物从生产部位运到消耗贮藏部位(物质运输分配);生活细胞如何将光合产物氧化分解为 CO_2 和 H_2O ,并放出能量(呼吸作用);植物如何利用呼吸的中间产物和能量,合成复杂的结构成分或合成大分子贮藏物质,而这些物质在一定条件下又可分解,输送到新的生长部位或生殖器官,再度转化为大分子物质(物质转化)等。

生长和繁殖是植物各种生理功能的综合表现。生长表现在体积、重量不可逆地增加和形态有规律地演化。繁殖是内部一系列生理生化变化,最后导致性器官出现,经开花、授粉、受精、籽实生长,产生新一代。

植物生活于变化着的环境条件之中,其生命活动必然受到种种环境条件的影响。植物细胞不断感受、接收各种环境信号以及来自相邻细胞的各种化学和物理信号,并做出适当的生理反应,以维持生命活动的进行(细胞信号转导)。植物对逆境的适应和抵抗能力是植物在长期的系统发育中与不良环境条件(逆境)斗争而产生和发展起来的,是植物长期进化的结果。

植物生理学的基本内容可概括为 4 部分:① 细胞结构与功能。它是各种生理活动与代谢过程的组织基础。② 营养与代谢生理。主要包括光合、呼吸、水分代谢、矿质营养、有机物运输与分配,细胞信号转导等各种功能、机制与环境条件的影响。③ 生长发育。它是各种功能与代谢活动的综合反映,包括生长、分化、发育与成熟、休眠、衰老(包括器官脱落)及其调控。④ 逆境生理。包括植物在逆境条件下的生理反应、抗逆性等。这 4 个部分相互联系构成了植物生理学的整体。

三、植物生理学的产生和发展

植物生理学的产生和发展与其他学科一样,是由生产实践的需要和生产力及其他基础学科的发展决定的。远在科学的植物生理学诞生之前,人们在生产实践中已经积累了丰富的植物生理学知识,特别是有着 5 000 年文明史的中国,在这方面做出了突出的贡献。由有古文字可考的公元前 1400—1100 年的殷墟卜契,可以证明我国在殷代已知水是植物生长的条件,作物有一定的耐涝性。我国古代的《尚书》、《诗经》、《管子》、《吕氏春秋》等已大量记述了有关农事的活动经验。北魏的《齐民要术》是我国现存的最早、最完整的综合性农书,其中记述了植物和环境的统一、播种前种子处理、防寒保苗、熏烟防霜、保墒抗旱、轮作、施用有机肥、高度集中水肥的区种法、植物生长发育的某些现象和规律、利用微生物的发酵来制酒及沤麻等。另外,在西欧古罗马时代也有对植物生理感性认识的记载。由于时代的限制,当时还不可能上升为理论;但为植物生理学的孕育、诞生积累了丰富的感性认识。此外,随着生产力和其他基础学科的发展,14 世纪到 15 世纪文艺复兴时代,人们的思想从神学观念的束缚中解放出来,开始回到物质世界,寻求物质世界的种种奥秘。随着自然科学和技术的进步,以形态和分类学占中心地位的植物学在 15—18 世纪获得了蓬勃发展,到 17 世纪才开始有了植物生理学的研究。

植物生理学的发展大致可分为 3 个阶段。李比希(Liebig)矿质营养学说提出之前为第一阶段,李比希矿质营养学说提出(1840 年)以后到 19 世纪末为第二阶段,20 世纪初至今为第三阶段。

植物生理学发展的第一阶段是从探讨植物营养问题开始的。人们当时把注意力集中在“植

物体内是由什么物质构成的?植物从什么地方得到需要的物质?”这一问题上。荷兰的凡·海尔蒙(Van Helmont)曾进行过有名的柳树枝条质量试验,探索植物长大的物质来源,通过试验他认识到水是植物生长的重要原料,可是却忽略了植物可从空气中得到物质的可能性,更未考虑到光的作用。其后,英国的海尔斯(S. Hales)研究蒸腾,从理论上解释水分吸收与运转的道理。1979年英国的普利斯特利(J. Priestley)发现老鼠在密封的钟罩内不久即死,而与绿色植物一起放在钟罩内则不死,观察到植物的绿色部分有放 O_2 现象。同年荷兰的印根浩兹(J. Ingenhousz)进一步发现绿色植物在光下放 O_2 、黑暗中释放 CO_2 。第一阶段的发展导致土壤营养和空气营养概念的初步建立,并认识到叶子在植物营养中的作用。

第二阶段是以李比希的《化学在农学和生理学上的应用》一书于1840年问世为起始标志。书中提出只有无机物质才是供给植物的原始材料,需施矿质肥料以补充土壤营养的消耗,成为利用化学肥料理论的创始人。和李比希同时代的法国学者布森格(Boussingault)用实验证明植物不能利用空气中的氮素。1859年,克诺普(Knop)和费弗尔(Pfeffer)的植物溶液培养成功对植物营养理论的发展做出了重大贡献。费弗尔和凡特·霍夫(Vant Hoff)提出的渗透学说有力地推动了人们对水分进出细胞的研究。俄国科学家季米里亚捷夫(Gimiriasev)于19世纪60年代对叶绿素吸收光谱的研究,证明光合作用所利用的光是叶绿素所吸收的,光合作用符合能量守恒定律。能量转化方面的另一项重大进展是俄国科学家巴赫(Bach)、巴拉琴(Palladin)和科斯梯切夫(Kostychev)确认了呼吸作用是一种“生物燃烧”,其释放的能量来自呼吸底物中所贮存的能量。19世纪末达尔文(Darwin)关于植物运动的研究,开辟了植物对环境刺激感应能力(excitability)研究的新领域;对植物向性运动的研究最终导致生长素的发现;内源激素的相继发现大大丰富了植物调节控制的生理研究等。这一系列成就使植物生理学从孕育、诞生到茁壮成长,是植物生理学发展的黄金时期,并与其他学科一起极大地推动了农业生产的发展,提高了作物产量。在这一阶段关于植物生理学的专著也陆续问世。1800年瑞士的塞内比埃(Sepkoski, JJ)撰写了第一部《植物生理学》,19世纪后期,德国的萨克斯(J. Sachs)开设了植物生理学课程。1822年萨克斯的《植物生理学讲义》问世,1904年其弟子费弗尔(Febvre)的三卷本巨著《植物生理学》出版。这两部著作实际上是对19世纪植物生理学研究的总结,标志着植物生理学已达成熟阶段,成为一门独立的学科,对植物生理学的发展起了很大的推动作用。第二阶段的成就与当时的细胞学、进化论和能量守恒定律的建立和影响是分不开的。

第三阶段是从20世纪初开始至今,经过动荡与分化,植物生理学进入飞速发展时期。20世纪初叶,随着各学科领域的深化和发展及生产实践的需要,许多原属植物生理学范畴的内容逐渐分化出去,变为独立学科。如植物营养的研究已超出了植物生理学的内容而转变为农业化学;在早期植物生理学中占有一定地位的微生物学如菌根、固氮菌与寄主的共生、固氮及寄生现象的生理等都逐渐离开了植物生理学,而完全成为微生物学研究的内容;萌芽时期的病毒学也属于植物生理学范畴,但不久即分离出去。尤其是20世纪30年代以后,由于同位素、电子显微镜、X射线衍射、层析、电泳及超速离心等现代化研究技术的发展和运用,人们能够深入到细胞内部探索各种生命活动的奥秘,生物化学得到了突飞猛进的发展,原属植物生理学核心部分的代谢生理脱离植物生理学。这些变化虽然说明植物生理学为其他学科的出现提供了良好的条件,但其自身的发展似乎被削弱。该时期的研究工作主要偏向于个体生理与环境的关系,可称之为生态生理和个体生理,虽然与农业生产有一定关系,但自身理论的研究

究和发展受到了很大限制。

由于基础学科和生物学领域内生物化学、生物物理学、遗传学、细胞学和分子生物学等的发展,以及同位素示踪、冷冻高速离心、电泳分离、生物技术、计算机技术及电子学技术等新技术、新方法的应用,有力地推动了植物生理学的飞速发展,从20世纪50年代初开始,植物生理学研究取得了重大的突破性进展。如50年代卡尔文的光合碳循环、光合作用原初反应,60年代左右对光合作用中 C_3 、 C_4 、CAM途径及光呼吸的发现,把光合作用的研究推向了崭新阶段。细胞全能性的发现及由此发展起来的植物细胞和组织培养技术在生产和植物育种等研究中得到广泛应用。生长发育过程中光周期与光敏色素的发现,新的植物激素物质和生长调节剂的不断涌现,信息转导新研究领域的开辟等,为深入了解细胞内的调节机制,更有效地控制植物生长发育打下了理论基础。50年代形成的许多植物生理学的理论与方法,如细胞对离子的吸收与运输、同化物的运输与分配、吸水力概念和植物对逆境的适应等都得到了更新与调整,提出了土壤-植物-大气连续体系、细胞内信号转导、氧代谢和氧胁迫、源库关系及同化物装卸等新概念和新理论。

随着分子生物学的发展和渗透,尤其是拟南芥被用作科学研究的模式植物以来,对植物生命活动的研究向着遗传学和分子生物学机制不断深入发展,促进了对植物发育及其调控网络全面系统的了解。从分子水平的角度去研究植物生命活动,为植物生理学向分子水平研究发展增添了活力。反映这种趋势的突出例子是:国际著名的学术期刊《植物生理学年评》(Annual Review of Plant Physiology)从1985年改名为《植物生理学和植物分子生物学年评》(Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology);也许是因为除分子生物学外,生态学及其他生物学科与植物生理学的交叉也在急剧增加,2002年它又改名为《植物生物学年评》(Annual Review of Plant Biology)。国际上有多种以植物生理学命名的期刊,也有以植物生物学命名的。其中一本名为Current Opinion Plant Biology的综述期刊中将刊登的植物生物学文章归纳为7个方面:生长与发育、基因组研究和分子遗传学、植物生物技术、生理与代谢、生物间的相互作用、细胞信号与基因调节及细胞生物学。可见植物生理学的主要专题是它的核心,并扩展了与之密切相关的分子生物学、细胞生物学和一些生态学内容。美国的Plant Physiology期刊是比较受人重视的,其名称虽未改,但翻阅它这两年刊登的文章,除了传统的植物生理学内容外,也增添了不少与分子遗传学和生态学有关的论文,而且还有联系农业问题的。可见,近几年来植物生理学的扩展趋势是有普遍性的。植物生物学还包括形态结构研究学和系统分类等,因此,有人把着重于植物生命活动探讨的部分称为功能植物生物学或植物生命科学。在国内除新出版了《生物工程学报》、《生物工程进展》外,《植物生理学报》改名为《植物生理学和植物分子生物学学报》,《植物学报》等刊物刊登有关植物生理与植物分子生物学相互交叉渗透的论文也逐渐增多。总之,近30年来,由于对生命化学本质有了更深刻的认识,分子生物学的新概念、新思想和新技术的引入,使植物生理学从认识自然进入利用分子生物学和基因工程的理论和方法,按照人们的需要定向地制造(或改造)植物的新时期,汤佩松称之为创新植物时期。

我国现代植物生理学的发展可追溯到1917年钱崇澍(1883—1965)在国外发表的我国第一篇关于植物生理的论文——《钡、锶和铯对水绵的特殊作用》。20世纪20年代末,罗宗洛、李继侗和汤佩松先后回国在大学任教,开设植物生理课程,建立实验室,开展科学研究,奠定了我国植

物生理学的基础。但在旧中国,由于人才缺乏,设备差,加上社会动荡,植物生理学研究发展缓慢。尽管如此,经过他们不懈努力,也获得了一定的成就。其中如罗宗洛等对于氮素营养及微量元素的研究,殷宏章对植物感光运动以及植物磷酸化酶的研究,汤佩松关于植物呼吸作用的研究,娄成后对于植物感应性及电生理的研究,石声汉在矿质营养方面的工作,崔激在生长素和微量元素上的成就等,均做出了一定的贡献。中华人民共和国成立后党和政府对科学教育事业非常重视和关心,植物生理学的研究和教学机构、人员队伍不断发展壮大,研究经费和仪器设备不断得到改善,取得一批具有重大意义的研究成果。如汤佩松等首先提出对呼吸的多条途径的论证,殷宏章等的作物群体生理研究,沈允钢等证明光合磷酸化中高能态存在的研究,娄成后等对细胞原生质的胞间运转研究等,这些研究在国际上都是较早发现和提出的。近 20 年来在花药培养、单倍体育种、赤霉烯酮的研究、水稻光敏核雄性不育、提高作物水分利用效率、逆境生理及采后生理等方面都取得可喜的成果。人材培养方面,在一些综合性大学、农业院校设立了植物生理专业;中国科学院和不少高等学校还建立了国家级、部级重点实验室,招收硕士、博士研究生,设立博士后流动站,为国家培养了大批人才。

四、植物生理学对农业做出的贡献和发展趋势

农业生产实践孕育了植物生理学,而近代植物生理学的每一重大成果又使农业技术产生重大变革,作物产量极大提高。例如对矿质营养的研究奠定了化肥生产基础,提供了无土栽培新方法,并对合理施肥、提高作物产量做出了贡献。光合作用研究为农业生产上间作套种、多熟栽培、合理密植、矮秆化和高光效育种等提供理论依据。植物激素的研究推动了生长调节剂和除草剂的人工合成及应用,为防止器官脱落、打破休眠、控制生长、调节花果形成、插条生根、贮藏保鲜和提高产量质量开辟了新途径。春化和光周期现象的发现及研究,对栽培、引种、育种有重要指导作用。植物根源信号转导的研究为节水灌溉提供新途径。组织培养技术的发展、“细胞全能性”预言的实现,为发展花药育种、原生质体培养、细胞杂交融合、基因导入等育种新方法提供了基础,为快速繁殖、脱除病毒和植物性药物的工业化生产提供了可靠的途径等。这些成果充分证明植物生理学是合理农业的重要理论基础。

当前世界面临着食物、能源、资源、环境和人口 5 大问题,这些问题都与生物学有关。在 21 世纪,作为自养生物的绿色植物在为人类增加食物、增加资源、保护环境和改善环境中发挥着重要的、不可取代的作用。而研究植物生命活动规律和机制的植物生理学必将愈来愈感到责任重大,仍将处于持续发展阶段。它围绕如何解决食物、能源、资源等全球性问题向宏观和微观方向深入发展。在宏观上与环境生物学、生态生理学等更广泛的结合,从群体、群落着眼研究植物间的相互影响,植物与环境的相互作用及使资源再生和环境得到保护,自然生态系统和农业生态系统中所出现的生理问题。从微观上,在细胞和分子水平上研究植物体内的物质代谢、能量转化、信息转导、形态建成和植物抗逆性及其他生理活动的机制。

当今,植物生理学面临着分子生物学和现代农业的挑战,这也是更新和发展植物生理学的极好机遇。分子生物学的渗透,为植物生理学带来了新思想、新观点、新概念和新方法,为植物生理学注入了新的活力。如同 20 世纪 50 年代生物化学、生物物理学的发展对植物生理学的渗透一样,当今分子生物学的发展和渗透也不会取代植物生理学,因为不同的学科有不同的研究对象和方法,有不同的研究层次。Taiz 和 Zeiger 主编的 *Plant Physiology* 一书(1991)