



全国高等农业院校教材

全国高等农业院校教学指导委员会审定

植物生理学

萧浪涛 王三根 主编



中国农业出版社

全国高等农业院校教材
全国高等农业院校教学指导委员会审定

植物生理学

萧浪涛 王三根 主编

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

植物生理学 / 萧浪涛, 王三根主编. —北京: 中国农业出版社, 2004.1

全国高等农业院校教材

ISBN 7-109-08789-1

I. 植... II. ①萧...②王... 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 (2003) 第 119558 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人: 傅玉祥

责任编辑 李国忠

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2004 年 1 月第 1 版 2004 年 1 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm×960mm 1/16 印张: 25

字数: 445 千字

定价: 32.50 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

主 编 萧浪涛 (湖南农业大学)

王三根 (西南农业大学)

副主编 赵会杰 (河南农业大学)

李 唯 (甘肃农业大学)

徐克章 (吉林农业大学)

梁 颖 (西南农业大学)

编写人员 (以姓氏笔画为序)

王三根 (西南农业大学)

王惠群 (湖南农业大学)

厉秀茹 (北京农学院)

刘延吉 (沈阳农业大学)

苏冬梅 (中南林学院)

李 唯 (甘肃农业大学)

李合松 (湖南农业大学)

赵会杰 (河南农业大学)

徐克章 (吉林农业大学)

萧浪涛 (湖南农业大学)

梁 颖 (西南农业大学)

彭克勤 (湖南农业大学)

蔺万煌 (湖南农业大学)

主 审 胡笃敬 (湖南农业大学)

前 言

植物生理学是研究植物生命活动规律及其机理的科学,是现代农林业重要的理论基础。它作为一门重要的生物学基础理论课,已成为我国高等农林院校植物生产类专业的主干课程之一。

本教材在编写过程中,对所牵涉的知识点进行了全面的梳理和优化,吸取以往《植物生理学》教材和国外现行教材的优点,也注意联系农林业生产的实践。此外,在使用软件绘制插图和方便双语教学等方面也作了初步的尝试。

本教材共分 11 章。绪论和第三章由湖南农业大学萧浪涛编写;第一章由沈阳农业大学刘延吉和湖南农业大学彭克勤编写;第二章由甘肃农业大学李唯编写;第四章由北京农学院厉秀茹编写;第五章由吉林农业大学徐克章编写;第六章由中南林学院苏冬梅编写;第七章和第十一章由西南农业大学王三根和梁颖编写;第八章由河南农业大学赵会杰编写;第九章由湖南农业大学王惠群和李合松编写;第十章由湖南农业大学蔺万煌编写。初稿完成后由萧浪涛和王三根统稿。

本教材的编写还得到了编写人员所在院校特别是湖南农业大学的大力支持,中国农业出版社教材出版中心也提供了热心帮助。湖南农业大学植物激素重点实验室胡笃敬教授和孙福增教授对编写给予了指导和帮助,鲁旭东、夏石头、刘华英、吴顺、郭兆武、刘素纯等多位研究人员参与了校对和绘图工作。另外,本教材还参考引用了国内外多本教材与著作,在此一并表示衷心的感谢。虽然我们尽可能对参考资料引用情况进行了标注,但仍可能有遗漏之处,敬请原谅。

由于植物生理学研究不断向深度和广度拓展,特别是近年来从分子水平探讨植物生长发育机理的研究日新月异,本教材虽然力求全面反映这些新成果,但难免有疏漏。由于编者水平有限,加上时间紧迫,缺点和错误在所难免,请同行、专家和读者批评指正。为此,我们特设立了一永久网址(<http://www.phytohormones.com/ppbook>)负责收集反馈意见和进行讨论交流,网上还提供了所有插图和表格的电子文档供下载,以便在多媒体教学时使用。

编 者

2003 年 12 月

目 录

前 言

绪 论	1
一、植物生理学的定义与内容	1
二、植物生理学的产生与发展	2
三、植物生理学的应用实践	4
四、学习植物生理学的方法	5
复习思考题	6
第一章 植物细胞生理	7
第一节 植物细胞概述	7
一、高等植物细胞的特点	7
二、原生质的性质	9
三、细胞发育的阶段性与全能性	12
第二节 生物膜	14
一、生物膜的组分	14
二、生物膜的结构	14
三、生物膜的功能	17
第三节 细胞壁	17
一、细胞壁的结构与功能	17
二、胞间连丝	20
第四节 植物细胞的亚显微结构与功能	21
一、微膜系统	22
二、微梁系统	25
三、微球体系统	26
第五节 植物细胞信号转导	26
一、胞外信号	27
二、膜上信号转换系统	27

三、胞内信号	28
复习思考题	33
第二章 植物的水分关系	34
第一节 水在植物生活中的作用	34
一、植物体内的含水量及水分存在的状态	34
二、水分在植物体内的生理作用	35
第二节 植物对水分的吸收	37
一、植物细胞的吸水	37
二、植物根系的吸水	44
第三节 植物的蒸腾作用	50
一、蒸腾作用的生理意义	50
二、蒸腾作用的度量指标	51
三、植物的蒸腾及其调节	51
第四节 植物体内水分的运输	58
一、水分运输的途径与速度	58
二、水分沿导管上升的机制	60
第五节 合理灌溉的生理基础	61
一、作物的需水规律	61
二、合理灌溉的指标	62
复习思考题	64
第三章 植物的矿质营养	65
第一节 植物必需的矿质元素	65
一、植物所处大环境的元素组成	65
二、植物体内的元素	66
三、植物的溶液培养	66
四、植物的必需元素	67
五、必需矿质元素的生理功能及缺素症	69
第二节 植物对矿质元素的吸收	73
一、植物吸收矿质元素的特点	73
二、细胞吸收矿质元素的机理	74
三、根系对离子的吸收	80

第三节 矿质元素在植物体内的长距离运输与分配	84
一、矿质元素的长距离运输	84
二、矿质元素的再分配	85
第四节 合理施肥的生理学基础	86
一、根据作物种类及生育期施肥	86
二、矿质营养和产量效应	89
三、叶面施肥	91
复习思考题	92
第四章 植物的呼吸作用	93
第一节 植物呼吸作用的概念、类型及生理意义	93
一、呼吸作用的概念及类型	93
二、呼吸作用的生理意义	94
第二节 高等植物呼吸代谢的多样性	95
一、呼吸化学途径的多样性	95
二、呼吸链电子传递系统的多样性	103
三、末端氧化酶系统的多样性	110
第三节 呼吸代谢的调节	113
一、巴斯德效应和糖酵解的调节	113
二、TCA 循环的调节	114
三、PPP 的调节	115
第四节 呼吸作用的度量指标及其影响因素	115
一、呼吸作用度量指标	115
二、内部因素对呼吸速率的影响	116
三、外界条件对呼吸速率的影响	117
第五节 植物呼吸作用与农业生产的关系	119
一、呼吸效率的概念	120
二、呼吸作用与作物栽培	120
三、呼吸作用与粮食贮藏	120
四、呼吸作用与果蔬贮藏	121
复习思考题	123
第五章 植物的光合作用	124

第一节 光合作用的概念、意义及其度量	124
一、光合作用的概念及意义	124
二、光合作用的度量	125
第二节 叶绿体及光合色素	126
一、叶绿体的结构	126
二、叶绿体的化学组成	128
三、叶绿体的光合色素	129
第三节 光合作用的机理	137
一、光合作用的研究历史	137
二、同化力的形成	138
三、碳同化作用	146
第四节 光呼吸	153
一、光呼吸的生物化学	153
二、光呼吸的生理功能	154
第五节 C_3 、 C_4 、CAM 和 $C_3 - C_4$ 中间型植物	155
第六节 影响光合作用的因素	157
一、内部因素	157
二、外界因素	157
第七节 植物对光能的利用	162
一、作物光能利用	163
二、光合作用与作物产量的关系	164
复习思考题	165
第六章 植物体内同化物运输与分配	167
第一节 植物体内同化物的运输系统	167
一、短距离运输系统	167
二、长距离运输系统	169
第二节 同化物运输的形式、方向和速率	171
一、同化物运输的形式	171
二、同化物运输的方向	171
三、同化物运输的速率	173
第三节 同化物的运输机理	173
一、韧皮部装载	174
二、筛管运输的机理	176

三、韧皮部的卸载	178
第四节 植物体内同化物的分配及调控	180
一、源与库的相互关系	181
二、同化物的分配规律	181
三、同化物的再分配与再利用	183
四、调控同化物运输与分配的因素	184
复习思考题	187
第七章 植物生长物质	189
第一节 植物生长物质的概念与测定方法	189
一、植物生长物质的概念	189
二、植物生长物质的测定方法	190
第二节 生长素类	192
一、生长素的发现和种类	192
二、生长素在植物体内的分布与运输	194
三、生长素的代谢	196
四、生长素的生理效应	198
五、生长素的作用机理	200
第三节 赤霉素类	202
一、赤霉素的发现	202
二、赤霉素的化学结构与活性	202
三、赤霉素的生物合成与运输	203
四、赤霉素的生理效应	204
五、赤霉素的作用机理	205
第四节 细胞分裂素类	207
一、细胞分裂素的发现与化学结构	207
二、细胞分裂素的分布、存在形式及运输	208
三、细胞分裂素的代谢	208
四、细胞分裂素的生理效应	209
五、细胞分裂素的作用机理	210
第五节 脱落酸	212
一、脱落酸的发现与化学结构	212
二、脱落酸的分布与运输	213
三、脱落酸的代谢	213

四、脱落酸的生理效应	214
五、脱落酸的作用机理	216
第六节 乙烯	217
一、乙烯的发现	217
二、乙烯的生物合成和调节	218
三、乙烯的生理效应及其作用机理	220
第七节 其他植物生长物质	222
一、油菜素内酯	222
二、茉莉酸类物质	223
三、水杨酸	224
四、其他生长物质	225
第八节 植物生长物质在农业生产上的应用	227
一、植物激素间的相互关系	227
二、植物生长调节剂类型及应用	228
三、应用植物生长调节剂的注意事项	233
复习思考题	234
第八章 植物的生长生理	235
第一节 植物生长的细胞学基础	235
一、植物细胞的生长与分化	235
二、植物组织培养及其应用	240
第二节 种子的萌发	244
一、种子萌发的过程	244
二、影响种子萌发的因素	245
三、种子萌发过程中的生理生化变化	248
四、促进种子萌发的途径	252
第三节 植物的生长	252
一、植物的生长规律及周期性	252
二、植物生长的相关性	256
三、植物的极性与再生	260
四、环境条件对植物生长的影响	260
五、植物的光形态建成	263
第四节 植物的休眠	270
一、芽休眠	270

二、种子休眠	271
三、休眠期间的生理生化变化	273
第五节 植物的运动	274
一、向性运动	274
二、感性运动	278
三、近似昼夜节奏	280
复习思考题	281
第九章 植物的成花生理和生殖生理	283
第一节 春化作用	284
一、春化作用的概念及春化植物类型	284
二、感受低温的时期和部位	285
三、春化作用的条件	286
四、春化作用的机理	287
五、春化作用理论在农业生产上的应用	289
第二节 光周期现象	290
一、光周期现象的概念与光周期反应类型	290
二、光周期在成花诱导中的作用	293
三、光敏色素与成花诱导	298
四、光周期理论在农业上的应用	299
第三节 植物激素与成花诱导	301
一、生长素、乙烯与成花诱导	301
二、赤霉素与成花诱导	301
三、细胞分裂素与成花诱导	302
四、脱落酸与成花诱导	302
五、甾类化合物与成花诱导	302
第四节 花器官形成与性别分化	303
一、花器官形成的 ABC 模型	303
二、环境条件对花器官形成的影响	304
三、花的性别分化	305
第五节 授粉受精生理	307
一、花粉生理	308
二、柱头生理	309
三、受精生理	310

复习思考题	313
第十章 植物的成熟和衰老生理	314
第一节 种子的发育与成熟	314
一、种子的发育	314
二、种子的成熟	316
第二节 果实的生长与完熟	320
一、肉质果实的生长	320
二、果实完熟时的生理生化变化	321
第三节 植物的衰老	323
一、植物衰老的类型	323
二、植物衰老的意义	324
三、植物衰老过程中的生理生化变化	325
四、植物衰老的原因与调控	326
第四节 植物器官的脱落	327
一、离层形成与器官脱落	327
二、激素与脱落的关系	327
三、影响器官脱落的外界因素	329
四、植物器官脱落的化学调控	330
复习思考题	332
第十一章 植物的抗逆生理	333
第一节 植物抗逆的生理基础	333
一、逆境和植物的抗逆性	333
二、植物在逆境下的形态与生理变化	334
三、渗透调节与抗逆性	335
四、植物激素在抗逆性中的作用	336
五、膜的变化与自由基平衡	337
六、逆境蛋白与抗逆相关基因	339
第二节 抗寒性	340
一、抗冷性	340
二、抗冻性	342
第三节 抗热性	345
一、热害与抗热性	345

二、热害的机理	346
三、植物耐热性的机理	347
第四节 抗旱性与抗涝性	348
一、抗旱性	348
二、抗涝性	351
第五节 抗盐性	352
一、盐害与抗盐性	352
二、盐害的机理	353
三、植物抗盐性及其提高途径	353
第六节 环境污染与植物抗性	354
一、环境污染与植物生长	354
二、大气污染	354
三、水体污染和土壤污染	355
四、提高植物抗污染能力与利用植物保护环境	356
复习思考题	357
附录 I 植物生理学常见名词汉英对照	358
附录 II 植物生理学常见名词英汉对照	370
主要参考文献	382

绪 论

Preface

纵观地球生物圈这样一个复杂的生态系统，植物是主要的生产者，而动物是主要的消费者，微生物是主要的分解者。绿色植物可以完全依靠无机物和太阳能，合成它赖以生存的各种有机物，不需利用现成的有机物而建成其躯体，成为自养生物 (autotroph)。因此，植物在物质循环和能量流动中处于十分重要的地位，成为整个生物圈运转的关键。自古以来，人类自身衣食住行乃至生存环境都直接或间接地依赖于植物生产，而人类至今也无法离开植物来大规模生产食物。目前，植物每年通过光合作用而贮存在有机物中的太阳能高达世界能源消耗量的 10 倍以上，每年从空气中固定的碳素多达 $7 \times 10^9 \sim 12 \times 10^9$ t，占全球工业源二氧化碳释放量的 60% 以上。在人口、粮食、资源和环境等问题日益严重的今天，植物才是人类解决这些难题的最大希望所在。

植物生理学是一门重要的生物学基础理论课，也是我国高等农林院校植物生产类专业的主干课程之一，这是由农林生产与植物生理学的密切关系所决定的。要学习植物生理学课程，我们必须首先对这门学科的主要内容、发展趋势、应用领域和学习方法有一个明确的认识，以便为深入学习这门学科和开展相关研究打下坚实的基础。

一、植物生理学的定义与内容 (Definition and Content of Plant Physiology)

植物生理学 (plant physiology) 是研究植物生命活动规律及其机理的科学，是现代农林业的理论基础。植物生命活动是物质转化、能量转换、形态建成及信息传递的综合反应，也就是植物不断地同化外界物质、利用获得的能量建造自己的躯体并繁衍其后代的过程。植物生理学的主要任务在于研究和了解植物在各种环境条件下生命活动的规律和机理，并将研究成果应用于各种植物产业中。

由于绿色植物的光合作用是地球上有机物的主要来源，是生物蓄积太阳能的主要途径，所以植物生理学把绿色植物的自养生命活动作为它的主要研究内

容,因而它的基本内容一般可概括为细胞生理、代谢生理、生长发育生理和逆境生理4个部分。其中细胞生理主要是研究植物细胞的结构和功能,细胞是各种生命活动的结构和功能的基本单位;代谢生理主要是研究光合作用、呼吸作用、水分代谢、矿质营养、植物体内物质运输以及植物激素等各种功能活动及代谢过程,它们是各种生命活动的微观体现;生长发育生理主要研究植物生长、分化、发育、成花、生殖及衰老等过程,它们是各种生命活动的综合表现;逆境生理主要是研究各种环境胁迫下植物机能的适应和抵抗,它们是逆境下各种生命活动的整合。这4个部分各有其宏观和微观的研究领域,相互紧密联系,组成植物生理学知识体系的整体。

二、植物生理学的产生与发展 (Origin and Development of Plant Physiology)

科学的发生和发展一开始就是由生产实践决定的。植物生理学也不例外。中国古代劳动人民在长期的农林生产中总结出许多朴素的植物生理学知识。河南裴李岗和浙江河姆渡等新石器时代遗址的发掘证明,我们的祖先7000多年前就已在黄河流域和长江流域种植粟和水稻等农作物。3000多年前的殷代甲骨文中,已经有稻、禾、稷、粟、麦等农作物名称。公元前2世纪的《吕氏春秋》中就有“任地”、“变土”、“审时”等多篇总结当时对气候周期性与植物生长周期性认识的文献。公元前1世纪氾胜之所著的《氾胜之书》涉及多种作物的选种、播种和贮种的方法以及“溲种法”等进行种子处理的方法。公元6世纪贾思勰所著的《齐民要术》中,有大量涉及水分、肥料、种子处理、繁殖和贮藏等方面的知识。如“美田之法,绿豆为上”就是最早的关于豆科植物和禾本科植物轮作制度的认识。到南宋陈旉所著《陈旉农书》、元代王桢所著《王桢农书》和明代徐光启所著《农政全书》等系统的农业著作中就有了更多的植物生理学方面内容。此外,其他国家的古籍中也有不少有关植物生理学内容的类似记载。但是,植物生理学在古代文献中只是一些散见于不同著作中的零碎知识,而且多以描述为主,没有形成独立的科学体系。

植物生理学成为独立的科学体系还是在其大量引入了实验手段以后。以实验为主要手段的近代植物生理学则始于荷兰 van Helmont (1627) 的柳条试验,他首次证明了水直接参与植物有机体的形成,这引起人们对农业灌溉的重视;英国 Priestley (1771) 曾观察到植物的绿色部分有放氧的现象;荷兰 Ingenhousz (1779) 等发现植物的绿色部分只有在光下才能放氧;德国 von Liebig (1840) 提出的植物矿质营养学说,则奠定了施肥的理论基础,同一时期法国 Boussingaut 也建立了砂培法并证明植物不能利用空气中的氮素。18世纪末至

19 世纪初, 植物生理学的先驱者德国 von Sachs 和 Pfeffer 在植物生长、光合作用和植物矿物质营养等方面进行过很多卓有成效的开创性研究, 直到 Pfeffer (1904) 出版《植物生理学》专著。至此, 植物生理学发展成为一门独立的学科。此后的 19 世纪末至 20 世纪是植物生理学大发展的时期。这一时期, 植物生理学在物理、化学、仪器分析和计算机等其他学科成果的支持下不断改进其实验技术, 促进了这一学科的飞速发展。同时, 从发展的细胞学、遗传学、生物物理学、生物化学和分子生物学等相关学科吸取营养, 从而形成了具有比较系统而完整的知识体系, 微观上向分子水平深入, 宏观上扩展到生态系统, 应用上密切联系生产实践的现代植物生理学。例如在光合作用研究领域, Wilstatter 对叶绿素的纯化和结构分析 (获 1915 年诺贝尔奖)、Calvin 采用¹⁴C 示踪技术而导致光合碳循环的发现 (获 1962 年诺贝尔奖)、Woodward 成功合成叶绿素 (获 1965 年诺贝尔奖)、Mitchell 关于光合磷酸化的化学渗透理论 (获 1978 年诺贝尔奖)、Deisenhofer 关于细菌光合中心复合体结构的分析 (获 1988 年诺贝尔奖) 以及 Waker 和 Boyer 关于与光合磷酸化有关的 ATP 合成酶动态结构的研究 (获 1997 年诺贝尔奖) 等重大发现是这一时期植物生理学辉煌成就的典型代表。

根据植物生理学一个多世纪来的发展历程特别是近年所取得的主要研究成果推测, 目前的植物生理学研究表现出以下几个主要的发展趋势。

1. 对植物生理学传统领域的深入研究 在植物体内完成的光合作用和生物固氮被誉为地球上最重要的两大生化反应, 也是植物生理学的传统研究领域。长期以来, 植物生理学对这类基本问题机理的探索从未停止。目前, 分子生物学等现代研究手段的引入, 使光合作用、生物固氮、植物激素和矿质营养分子机理等方面的研究重新成为研究热点。

2. 对植物生命活动的整体性认识 对生命现象建立整体性认识的欲望推动了各种模式生物的基因组计划和信号转导的研究。水稻和拟南芥基因组计划的实施和多种模式植物突变库的建立, 为人们在物理图谱、遗传图谱和基因组全序列的基础上开展功能基因组等整体性研究奠定了良好的基础。采用蛋白组学和激素组学方法更是植物生理学研究方法由单纯的分析向分析与综合相结合发展的表现。信号转导是生物与外界、生物体细胞间相互沟通的一种复杂过程, 其研究主要涉及信号感受、胞内第二信使系统以及胞间信号传递等方面。目前, 关于植物激素、钙信号、病原物和向性等植物信号转导系统的研究十分活跃。

3. 植物的物质与能量代谢及其调节 植物能量代谢中光能的吸收与传递、水的光解和氧的释放机理、光合膜上四大复合体的结构和功能等方面将继续受