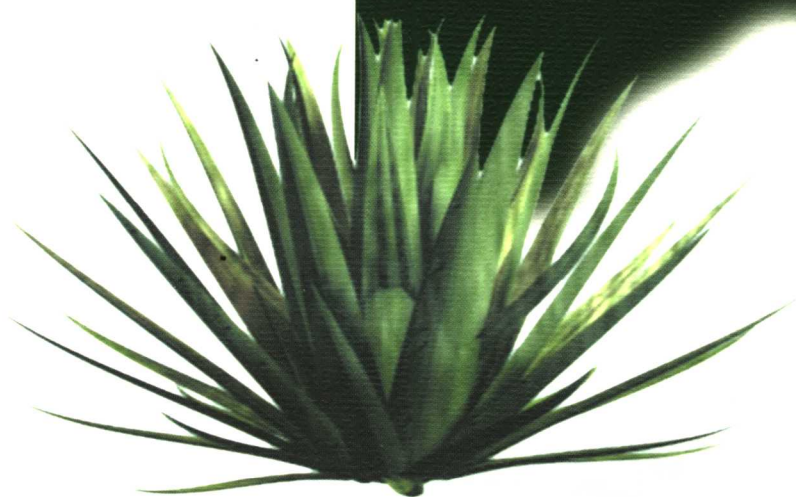


高等学校教材

植物 生理学

郝建军 康宗利 主编



化学工业出版社
教材出版中心

高等学校教材

植物生理学

郝建军 康宗利 主编



化学工业出版社
教材出版中心

· 北京 ·

(京) 新登字 039 号

图书在版编目 (CIP) 数据

植物生理学/郝建军, 康宗利主编. —北京: 化学工业出版社, 2005. 6
高等学校教材
ISBN 7-5025-7199-X

I. 植… II. ①郝…②康… 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 060565 号

高等学校教材

植物生理学

郝建军 康宗利 主编

责任编辑: 王文峡

文字编辑: 焦欣渝

责任校对: 于志岩

封面设计: 潘 峰

*

化学工业出版社

出版发行
教材出版中心

(北京市朝阳区惠新里 3 号 邮政编码 100029)

购书咨询: (010) 64982530

(010) 64918013

购书传真: (010) 64982630

<http://www.cip.com.cn>

*

新华书店北京发行所经销

北京云浩印刷有限责任公司印装

开本 787mm×1092mm 1/16 印张 18½ 字数 449 千字

2005 年 8 月第 1 版 2005 年 8 月北京第 1 次印刷

ISBN 7-5025-7199-X

定 价: 32.00 元

版权所有 违者必究

该书如有缺页、倒页、脱页者, 本社发行部负责退换

编 审 人 员

主 编 郝建军 康宗利

副主编 杨玉红 于 洋 李颖畅

编 者 (按姓氏汉语拼音排序)

郝建军 康宗利 李颖畅 王援朝

杨玉红 于 洋

主 审 张宪政

前 言

植物生理学是生命科学的基础学科之一，是各类院校与生物学相关专业的本科及研究生必修的一门专业基础课。因此，植物生理学教材建设备受国内外同行的重视。随着分子生物学、分子遗传学、基因工程、生物化学、环境生态及信息转导的研究成果日新月异，教材内容往往需要不断修改、充实和完善。

本教材是编者在多年教学实践的基础上，参考国内外近几年出版的一些植物生理学教材、专著和有关科学期刊编写而成。在编写过程中，重视基本概念、基本知识、基本理论以及理论与生产实践相结合，同时注意反映当代植物生理学的发展水平，吸收分子生物学、分子遗传学、基因工程、生物化学、环境生态及信息转导的最新研究成果，修改、充实、更新和完善了原有的内容，体现了先进性、完整性和实用性。在内容编排上，尽量做到由浅入深，由易到难，便于教学和自学。

本教材由郝建军和康宗利主编。全书共分十章，其中绪论、第二～五章由郝建军编写，第七章至第十章由康宗利编写，第一章、第六章由杨玉红编写，于洋、李颖畅（渤海大学）和王援朝也参加了各章的一些编写工作。全书由张宪政审定。

本教材的编写得到了沈阳农业大学、渤海大学诸多领导和广大师生的关心、指导和帮助，在此一并表示感谢。该教材中参考了国内外教材、专著及有关科学期刊，在此表示衷心的感谢。

尽管我们尽了最大的努力，希望本书能够成为读者需要的教材，但是由于编者水平有限，加之时间紧迫，书中缺点和错误在所难免，敬请读者批评指正。

编 者

2005 年 3 月

于沈阳农业大学

目 录

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、学习植物生理学的目的与任务 4
- 四、学习植物生理学的方法 5

第一章 植物细胞的结构和功能 6

- 第一节 植物细胞的化学组成 6
- 第二节 生物膜 7
 - 一、生物膜的化学组成 7
 - 二、生物膜的结构 7
 - 三、生物膜的功能 8
- 第三节 植物细胞的超微结构与功能 9
 - 一、原生质体 9
 - 二、细胞壁 16
 - 三、胞间连丝 20
- 第四节 细胞信号转导 20
 - 一、胞外信号 21
 - 二、膜上信号转换系统 21
 - 三、胞内信号 24
 - 四、蛋白激酶 27
- 复习思考题 29

第二章 植物的光合作用 30

- 第一节 光合作用的概念和意义 30
 - 一、光合作用的概念和特点 30
 - 二、光合作用的意义 30
- 第二节 叶绿体与光合色素 31
 - 一、叶绿体 31
 - 二、光合色素 32
- 第三节 光合作用的过程 36
 - 一、原初反应 37
 - 二、光合电子传递和光合磷酸化 39
 - 三、二氧化碳的固定与还原 44
 - 四、光合作用的产物 54
 - 五、光呼吸 (C_2 循环) 56
- 第四节 影响光合作用的因素 61

- 一、光合作用的指标 61
- 二、影响光合作用的内部因素 61
- 三、影响光合作用的外部因素 62
- 四、光合速率的日变化 64

第五节 C_3 植物、 C_4 植物、CAM 植物的比较 64

- 第六节 作物的光能利用率及提高途径 66
 - 一、作物光能利用率 66
 - 二、光能利用率低的原因 66
 - 三、提高光能利用率的途径 67

复习思考题 68

第三章 植物体内有机物质的运输与分配 69

- 第一节 概述 69
 - 一、有机物质运输的形式 69
 - 二、有机物质运输的途径 70
 - 三、有机物质的运输方向 72
 - 四、有机物质运输的度量 73
- 第二节 有机物质运输的机理 73
 - 一、韧皮部装载和筛分子装载 73
 - 二、有机物质在库端的卸出 75
 - 三、有机物质运输的动力 76
- 第三节 有机物质的分配与调控 79
 - 一、代谢源与代谢库及其相互关系 79
 - 二、有机物质分配的规律 81
 - 三、同化物的再分配与再利用 81
 - 四、光合产物分配与产量形成的关系 83
 - 五、有机物质运输与分配的调控 83
- 复习思考题 86

第四章 植物的呼吸作用 87

- 第一节 概述 87
 - 一、呼吸作用的概念 87
 - 二、呼吸作用的生理意义 87
 - 三、呼吸作用的主要历程 88
- 第二节 呼吸代谢的过程 88
 - 一、底物氧化分解 88

二、呼吸电子传递	97	四、植物叶片对矿质元素的吸收	152
三、氧化磷酸化	101	五、矿质元素在植物体内的运转与分配	153
四、呼吸作用的调控	103	第三节 植物体内氮、硫、磷的同化	153
第三节 影响呼吸作用的因素	105	一、硝酸盐的同化	154
一、呼吸作用的指标	105	二、磷酸盐的同化	156
二、影响呼吸作用的因素	106	三、硫酸盐的同化	157
第四节 呼吸作用与粮食果蔬贮藏	109	第四节 作物合理施肥的生理基础	157
一、呼吸作用与粮食贮藏	109	一、作物需肥的规律	157
二、呼吸作用与果蔬贮藏	110	二、合理施肥的指标	158
复习思考题	111	复习思考题	159
第五章 植物的水分代谢	112	第七章 植物生长物质	160
第一节 水在植物生命活动中的作用	112	第一节 生长素类	160
一、植物体内的含水量	112	一、生长素的发现	160
二、植物体内水分存在的状态	112	二、生长素的分布、存在形式与运输	161
三、水分在植物生命活动中的作用	113	三、生长素的代谢	163
第二节 植物对水分的吸收	114	四、生长素的生理作用	163
一、植物细胞对水分的吸收	114	五、生长素的作用机理	165
二、植物根系对水分的吸收	120	第二节 赤霉素类	167
第三节 植物的蒸腾作用	124	一、赤霉素的发现	167
一、蒸腾作用的概念和生理意义	124	二、赤霉素的分布、存在形式与运输	168
二、蒸腾作用的部位	125	三、赤霉素的代谢	168
三、气孔蒸腾	125	四、赤霉素的生理作用	168
第四节 植物体内水分的运输	132	五、赤霉素的作用机理	170
一、水分运输的途径	132	第三节 细胞分裂素类	172
二、水分运输的速度	133	一、细胞分裂素的发现	172
三、水分向上运输的机制	133	二、细胞分裂素分布、存在形式和运输	173
第五节 合理灌溉的生理基础	134	三、细胞分裂素的代谢	173
一、植物对水分的需要	134	四、细胞分裂素的生理作用	173
二、植物的需水规律	135	五、细胞分裂素的作用机理	175
三、合理灌溉的时期与指标	136	第四节 脱落酸	176
四、合理灌溉增产的原因	137	一、脱落酸的发现	176
复习思考题	137	二、脱落酸的分布、存在形式与运输	177
第六章 植物的矿质营养	138	三、脱落酸的代谢	177
第一节 植物的必需元素及其生理作用	138	四、脱落酸的生理作用	177
一、植物体内的元素	138	五、脱落酸的作用机理	180
二、植物必需元素与确定方法	139	第五节 乙烯	180
三、植物必需元素的作用	140	一、乙烯的发现	180
四、单盐毒害与离子拮抗	144	二、乙烯的生物合成及运输	181
第二节 植物对矿质元素的吸收与运转	145	三、乙烯的生理效应	182
一、植物吸收矿质元素的特点	145	四、乙烯的作用机理	183
二、细胞对溶质的吸收	146	第六节 油菜素甾醇类	184
三、根系对矿质元素的吸收	149		

一、油菜素甾醇类化合物种类及分布	184	五、植物的休眠	212
二、油菜素甾醇类化合物的生物合成	184	第四节 影响植物生长的环境条件	214
三、油菜素甾醇类化合物的生理效应及 应用	184	一、温度	214
四、油菜素甾醇类化合物的作用机理	186	二、光照	215
第七节 植物激素间的相互关系	186	三、水分	215
一、激素间的增效作用与拮抗作用	186	四、矿质	216
二、激素间的比值对生理效应的影响	186	第五节 植物的运动	216
三、激素间的代谢与植物生长发育的 关系	187	一、植物的向性运动	216
四、多种植物激素影响植物生长发育的 顺序性	187	二、植物的感性运动	218
五、植物对激素的敏感性及其影响 因素	187	三、植物的近似昼夜节奏——生物钟	219
第八节 其他天然植物生长物质	188	复习思考题	220
一、茉莉酸及其甲酯	188	第九章 植物的生殖、衰老和脱落	221
二、水杨酸	189	第一节 植物的成花诱导	221
三、多胺类	190	一、低温对成花的诱导——春化作用	221
四、玉米赤霉烯酮	191	二、光照对成花的诱导	224
五、寡糖素	192	三、植物营养和成花	229
六、三十烷醇	192	四、植物生长物质与开花诱导	229
七、系统素	192	第二节 植物花芽分化与性别表现	230
第九节 植物生长调节剂及其在生产上的 应用	192	一、花芽分化	230
一、植物生长促进剂	192	二、性别表现	231
二、生长抑制剂	193	第三节 植物的授粉与受精	234
三、植物生长延缓剂	194	一、花粉生理	234
四、应用生长调节剂的注意事项	195	二、授粉生理	236
五、植物的化控工程	196	三、受精生理	238
复习思考题	197	四、无融合生殖	238
第八章 植物的生长发育与运动	198	第四节 种子和果实发育	238
第一节 细胞发育	199	一、胚胎发生和种子形成	239
一、细胞发育	199	二、果实的发育	241
二、组织培养	200	第五节 植物的衰老与器官脱落	244
第二节 种子生理	202	一、植物的衰老	244
一、种子的休眠	202	二、器官的脱落	246
二、种子的寿命	204	复习思考题	248
三、种子的萌发	205	第十章 植物的逆境生理	250
第三节 植物的生长	208	第一节 概述	250
一、植物的生长曲线	209	一、逆境生理的有关概念	250
二、植物生长的相关性	209	二、植物在逆境下的形态变化与代谢 特点	251
三、植物生长的周期性	211	三、渗透调节作用	252
四、植物生长的独立性	211	四、植物激素在抗逆性中的作用	254
		五、膜保护物质与活性氧平衡	255
		六、逆境蛋白	256
		七、植物的交叉适应	257

第二节 植物的抗旱性与抗涝性	258	一、植物的盐害	271
一、植物的旱害及抗旱性	259	二、植物抗盐性	272
二、植物的涝害和抗涝性	263	三、盐胁迫及维持离子平衡的 SOS 途径	273
第三节 抗寒性	264	四、提高抗盐性的途径	273
一、抗冷性	264	复习思考题	274
二、抗冻性	265	附录 汉英名词对照表	275
第四节 抗热性	268	主要参考文献	287
一、热害	268		
二、热害的机理	269		
三、植物的抗热性及提高途径	270		
第五节 植物的抗盐性	271		

绪 论

一、植物生理学的定义与内容

植物生理学 (plant physiology) 是研究植物生命活动规律及其与外界环境相互关系的科学。植物的生命活动就是在水分代谢、矿质营养、呼吸作用、光合作用、物质转化与运输分配等物质代谢和能量代谢的基础上,表现出种子萌发、营养体生长、分化、生殖、成熟、衰老的整个生活过程。植物生理学就是研究植物生活过程中物质代谢、能量代谢、形态建成,在遗传信息和外界环境信号影响下,如何在时间和空间上有序地进行生长发育的规律和机理。植物生理学的研究内容基本上可以分为五大部分。

1. 研究植物的物质代谢

通过研究植物的水分代谢、矿质营养、呼吸作用、光合作用,来了解植物如何利用 H_2O 、 CO_2 、无机离子合成碳水化合物、脂肪、蛋白质、核酸、维生素、生理活性物质(如植物激素等生长物质)和种类繁多的次生物质(如萜类、酚类、生物碱等),以及这些物质又是如何转化、分解或者排出体外。这是植物生命活动的物质基础。

2. 研究植物的能量转化

绿色植物在把无机物合成有机物的同时,还把光能转化成电能,并通过 ATP 等高能物质以化学能的形式贮存于有机物之中。同时,通过有机物质的分解与氧化,将所释放的能量以 ATP 形式用于植物的生长发育。这是植物生命活动的能量基础。

3. 研究植物的形态建成

在物质代谢与能量转化的基础上,植物通过细胞分裂分化、器官形成,不断地完善与更新,使植物个体由小变大,从营养生长转向生殖生长,最终开花、受精、结实、成熟、衰老、脱落或休眠等,完成整个生活史。在这样复杂的生活周期中,既有通过各种酶类、内源生长物质(包括促进剂和抑制剂)、某些色素(如光敏素)的内部调控,又有温度、光照、水分、气体、盐类、pH 等环境条件(包括顺境与逆境)的外部影响。所有这些均为控制植物的生长发育,满足人们的需要提供理论依据。

4. 研究植物的信息传递

植物生活周期在时空上有条不紊地进行是与信息传递分不开的,以核酸为载体的遗传信息世代传递,它是植物个体发育沿确定方向进行的基础,并使植物体不断进化、发展。除遗传信息外,外源和内源物理、化学信号在植物整体水平上的传递,以及在细胞水平上的信号传递(细胞信号转导),形成多种信息传递系统,它们不仅使植物体内相互联系进行协调的生长发育过程,而且也表现出与环境的协调与统一。在这一过程中,包括遗传信息在内的信息传递是控制生长发育的开关。大量事实表明,采用物理、化学、生物等方法和技术不仅能改变信息的传递,而且能改变信息的类型来影响植物的生长发育,这为人类改变植物的种性和调控植物提供了新的途径。

5. 研究植物的类型变异

类型变异是植物对复杂生态条件和特殊环境胁迫的综合反应。由于环境因子的复杂性和特殊性，必然导致植物在形态结构、生命周期、代谢途径、生理功能、种群类型等方面发生变异，并表现出相应的复杂性和多样性。而植物生理学则主要研究代谢类型及生理功能的变异。例如碳素同化类型、呼吸代谢多条途径以及电子传递和末端氧化类型、感温类型、感光类型、逆境蛋白类型（如热击蛋白、厌氧蛋白、盐胁迫蛋白）等。

上述五个部分构成植物生理学的全部内容，其关系是：物质代谢和能量转化是形态建成的基础，信息传递是形态建成的开关，形态建成是物质代谢、能量转化和信息传递的必然结果，而类型变异则是植物适应各种环境条件的综合表现。

由以上五个部分的研究也可以看出，植物生理学是从分子→亚细胞→细胞→组织→器官→个体→群体不同水平上来研究植物生命活动的规律性及其与外界环境条件的关系。

二、植物生理学的产生与发展

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，劳动人民在生产实践中就总结出许多植物生理学的知识，但正式成为一门独立学科的课程，则开始于 19 世纪 Liebig 的营养学说（1840 年）创立之后，Sachs《植物生理学讲义》（1882 年）的问世，Pfeffer 巨著《植物生理学》的出版。这两部著作实际上是对 19 世纪植物生理学的总结，标志着植物生理学已达到成熟阶段，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。至此，植物生理学从植物学和农学中脱颖而出，成为一门引人注目的生命科学。

1771 年，英国化学家 J. Priestley 观察到，在光下燃烧的蜡烛与薄荷枝条放在同一个密闭的玻璃罩内蜡烛不熄灭；同样，将老鼠与薄荷放在同一个玻璃罩内，老鼠亦未死。他指出，植物有“净化”空气的作用（现在把 1771 年定为光合作用发现的年代）。1779 年，荷兰的 J. Ingenhousz 证实，植物只有在光下才能“净化”空气。在 1782 年，瑞士的 J. Senebier 用化学分析方法证明， CO_2 是光合作用必需的，而 O_2 是光合作用的产物。这些工作使人们逐渐认识到叶片在植物营养中的重要作用。1804 年，N. T. De Saussure 出版了《植物化学分析》一书。正确指出，水参与光合作用；植物放出 O_2 的体积大致等于吸收 CO_2 的体积；植物不能同化空气中的氮素，必须供给硝酸盐作为氮源。

1840 年 Liebig 出版的《化学在农学和生理学上的应用》一书，根据植物灰分的分析结果和农业中物质循环的一般见解，提出植物体内碳素是从大气中获得的，而所有的矿质都是从土壤中获得的；只有无机物质才能供给植物以原始材料，于是矿质营养学说问世了。

绿色植物利用太阳能、 CO_2 和 H_2O 进行物质和能量改造的光合作用，同时进行吸收 O_2 放出 CO_2 的呼吸作用，奠定了植物生理学物质和能量代谢与循环的基础；无土培养法成功地证明了植物从土壤吸收必需的营养元素，植物不能直接利用空气中的氮素，豆科植物通过与其他微生物共生固定大气中的氮素及氮肥在肥料中的作用等一系列矿质营养的理论，为作物施肥奠定了理论基础，直接推动了农业生产的发展；Pfeffer 和 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；Garner Allard（1920）发现的植物光周期现象促进发育生理学的迅速发展；19 世纪末 Darwin（1859）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理论等。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。这一时期，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。

20 世纪初，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逐渐离开了植物生理学，而完全属于微生物学研究的对象；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、色谱、电泳、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生命活动的秘密，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。这种变化意味着，虽然植物生理学为其他学科的出现提供了良好条件，但自身似乎被削弱。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，但自身理论的发展受到了很大限制。

后来，由于生物化学、生物物理学、分子生物学及其他先进生物科学的新思想、新方法的有力推动，植物生理学各个领域的研究从 20 世纪 50 年代初开始取得了惊人的成就。Carvin 等用¹⁴C 示踪技术和色谱技术相结合，揭开了数十年不能解决的 CO₂ 固定还原之谜；快速荧光光谱和其他光谱扫描技术，使得对光合作用原初反应的研究达到了瞬息万变的惊人程度；60 年代左右对 C₃、C₄、CAM 途径及光呼吸的发现把光合作用研究推向了一个崭新的阶段；核磁共振、X 射线衍射、电镜技术、高速冷冻离心技术等其他新技术对于了解细胞的结构与功能、探索细胞内部代谢反应的分工等，都起到了很大的推动作用。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、植物对逆境的适应等都得到了更新与调整；新的植物激素的相继发现，分子生物学的渗入等为植物生理学增添了许多新的内容与光彩。植物生理学的发展出现了又一个高潮，形成了“百花齐放、百家争鸣”的繁荣景象。

中国是一个具有悠久历史的国家，古代劳动人民在从事农业生产中早就对植物的生命活动积累了不少知识。例如，公元前 14~11 世纪殷墟甲骨文中就有旱害和涝害的记载，这比古希腊至少要早 1000 年。其后，在闻名于世的《汜胜之书》（公元前 1 世纪）、《齐民要术》（533~544 年）、《农政全书》（1625 年）、《天工开物》（1637 年）等著作中，分别有关于植物性别、种子萌发的处理与贮藏、生长发育等植物生理学的知识。但是，由于中国长期处于封建社会，劳动人民积累的生产知识和经验，难以上升到理论水平。

中国现代实验性的植物生理学是从国外引进的。最早是张挺从日本留学回国，从 1914 年起在武昌高等师范任教，讲授植物生理学，并编有讲义；其次是钱崇澍 1915 年从美国留学回来，先后在江苏甲种农业学校、金陵大学、东南大学、厦门大学讲授植物生理学，编印讲义和实验指导；1917 年他与 W. J. V. Osterhout 发表了关于“铜镧铈”对水绵特殊作用的文章，这是中国第一篇植物生理学研究的论文。再后是李继侗 1925 年从美国回来，在南开大学讲授植物生理学，并指导实验；1929 年他在英国的《植物学年刊》（Annals of Botany）上发表了题为《光对光合速率变化的瞬时效应》一文，最早启示光反应不止一个，被国外学者认为是光合作用中很重要的一篇论文；他是中国从事植物生理学

实验研究的第一人。

20 世纪 30 年代初，是中国植物生理学的教学与研究，培养人才与建立队伍的起始时期。李继侗 1929 年在清华大学、罗宗洛 1930 年从日本回来先后在中山大学和中央大学、汤佩松 1933 年从美国回来在武汉大学分别建立了实验室，并且系统地开展组织培养、矿质营养和呼吸代谢等方面的研究，培养了不少人才，为中国的植物生理学奠定了基础。值得提出的是，1941 年汤佩松和王竹溪发表《活细胞水分关系的热力学论述》。在分析植物细胞的水分关系时，他们在这篇论文中根据热力学原理首先提出了“势能”和“化学势差”的观点，比国外第一次使用“水势”术语早将近 10 年，就连美国著名植物生理学家、水势概念的提出者之一 P. J. Kramer 也高度评价了这篇论文的超时代意义，承认了汤、王的前驱性贡献和首创地位。

此后，殷宏章、汤玉韦、姜成后、汪振儒、李中宪、石声汉等人的出色工作，对中国植物生理学的发展也做出了重要贡献。他们的论文经常被国外学者引用。

解放前，由于队伍小，设备差，再加上颠沛流离的不安定条件，中国的植物生理学工作是分散而无计划的，研究范围相当狭窄。解放后，尽管中国的植物生理学也有不少曲折，但确实取得了很大的进展。表现在：①设立研究与教学机构，在某些重点大学设置植物生理学专业，并在相关的高等院校开设植物生理学课程；②创办学术刊物、出版教材和专著；③扩大队伍，已从解放前的 20 人左右发展到现在的 5000 人以上；④扩展研究领域，解放前主要集中于生长、营养和代谢方面，建国以来不但补齐了空白，而且又有创新，包括从分子、细胞、组织、器官、个体到群体各个水平的深入研究，有些研究（如在光合磷酸化、微生物生理、组织培养、植物信息理论、活性氧代谢等领域）接近或达到世界先进水平；⑤密切结合农业生产实践，新中国成立以来中国的植物生理工作者针对中国农业生产上存在的与植物生理学密切相关的问题进行深入研究，对提高产量改善品质起到推动作用。

目前中国植物生理学正处于全面发展时期，以研究植物生命活动为己任的植物生理工作者，应努力攀登，为推动中国的农业现代化的发展作贡献。

三、学习植物生理学的目的与任务

植物生理学属于基础理论学科，主要任务是探索植物生命活动的基本规律；然而植物生理学又是一门实践性很强的学科，与农业、林业、环境等的关系极为密切。人类的文明得以实现和维持，在很大程度上依赖于植物，也依赖于人类对植物的认识程度和控制能力。植物通过它们的功能为地球上的生命活动提供必需的能源、食物和气体。研究这些功能的植物生理学必然成为合理的植物生产和利用的基础。人类在与自然的斗争中，要用自然科学去了解自然，目的在于改造自然，利用自然，从自然中获得更多财富。学习和研究植物生理学的目的，应该是在揭发和认识生命活动规律的基础上，发挥人的主观能动性，去干涉和控制植物，为经济建设服务。当今，由于人口不断增加，工业迅速发展，耕地面积日益减少，将面临着人口、粮食、能源、资源和环境等一系列的严重问题，尤其是农业已发展到今天的水平，对植物生理学将提出更多更高的要求。例如，美国农学家 S. H. Wittwer 曾提出农业上亟待解决的 11 项重大研究课题：光合效率与作物产量，生物固氮，品种改良，遗传工程，营养吸收效率，菌根和土壤微生物，抗逆性，大气污染，提高作物体系的竞争能力，病虫综合防治，激素控制与植物发育。其中的大部分属于植物生

理学范畴。植物生理学的深入研究将为 21 世纪的农业发展做出重要贡献。

四、学习植物生理学的方法

首先，植物生理学研究探讨的核心内容是植物生命活动过程中的“功能及其调控机理”。在学习时，必须注意到植物生命活动的一些重要特性：①植物的整体性，植物虽有各种器官的分化和功能的分工，但各器官、功能间既相互协调又相互制约；②植物与环境的统一性，物质流、能量流和信息流构成了植物生命活动的全过程，植物只有与外界不断地进行物质、能量和信息交换才能生存，而且信息流起着调控生命活动的作用；③植物自身的可变性，即植物的遗传性是长期进化形成的，还将不断地发生适应、变异和进化。

其次，植物生理学是一门实验性科学，其主要研究方法是实验。要充分重视实验的作用，但在学习时要充分认识到各种分析方法的局限性。各种实验研究往往只对少数植物样本某一部分的某些生理活动加以分析，而且是在特定条件下进行的，所得研究结果的普遍性将受到许多限制。因此，必须在分析的基础上进行综合，不仅要联系个体内的各种生理过程，而且要将植物体与其生存环境条件联系起来。同时，植物生理学应该从微观到宏观，从分子、细胞水平到整体、群体水平各种层次进行研究，研究成果相互补充和相互促进，这样才能获取关于植物生命活动规律及其机理的正确认识。

再者，要结合农业生产实践学习植物生理学。生产实践决定植物生理学的产生，而学习植物生理学的根本目的是指导生产实践。生产实践不断向植物生理学提出新的课题，实践经验是植物生理学的宝贵财富。要克服只注重理论学习而轻视实验技术、重视生理机理而忽视生产实践、重室内实验而轻田间实验的不良倾向。

最后，在学习本课程时要做到课堂学习与自学相结合。对于一些前沿内容，尤其要加强自学的力度，多阅读专业期刊中的最新文献，因为任何教材都难以及时反映这些领域的最新成果。同时，还应该充分利用国内外丰富的网络资源不断地学习和更新有关知识。

第一章 植物细胞的结构和功能

高等植物是由亿万个细胞组成的。细胞是植物机构与功能的基本单位，是植物物质代谢、能量代谢、信息传递、形态建成的基础。

细胞种类繁多，形态、结构与功能各异，却有共同的特征：所有的细胞表面均有由磷脂双分子层与镶嵌蛋白质构成的生物膜，即细胞膜；所有细胞都有两种核酸，即 DNA 和 RNA，它们作为遗传信息的载体；除个别特化细胞外，作为合成蛋白质的细胞器——核糖体，均存在于一切细胞内；细胞的增殖一般以一分为二的方式进行分裂，遗传物质在分裂前复制加倍，在分裂时均匀地分配到两个子细胞内，这是生命繁衍的基础和保证。

第一节 植物细胞的化学组成

植物细胞是由细胞壁和原生质两部分组成的，原生质是细胞生命活动的执行者。由于原生质不断地进行各种代谢活动，其成分也经常发生变化，只能大致了解其一般的成分（表 1-1）。

表 1-1 组成细胞原生质的一般成分

物 质	含量/%	平均相对分子质量	物 质	含量/%	平均相对分子质量
水	85	18	脂类	2	700
蛋白质	10	36000	其他有机物	0.4	250
DNA	0.4	10^7	无机物	1.5	55
RNA	0.7	4.0×10^5			

水分是原生质的重要组分，一般约占 80% 以上。干燥的种子原生质含水量较少，但一般也高于 10%。关于水分生理，将在水分代谢一章详述。

无机物也是构成原生质的重要组分，其具体内容将在植物的矿质营养一章中详述。

DNA 主要存在于细胞核中，是遗传信息的携带者和传递者，是生命密码的承载者。RNA 按其功能，一般可分为核糖体 RNA（rRNA）、转移 RNA（tRNA）和信使 RNA（mRNA）。生物体中，这三种 RNA 共同协作完成了蛋白质的生物合成。近年来，在生物体内，还发现了多种小分子 RNA（即 miRNA 和 siRNA 两大类），一般由 21~22 个核苷酸组成，可以诱导与其序列相同或相近的靶 mRNA 的降解或翻译抑制，从而引发转录后的基因沉默；小分子 RNA 还可以诱导靶基因组蛋白的甲基化，从而引起转录水平的基因沉默。由小分子 RNA 诱导的基因沉默是生物界的普遍现象，在个体发育和诱导抗性等方面，具有极其重要的意义。最近兴起的基于小分子 RNA 干涉（RNA interference, RNAi）诱导基因沉默的技术，已日益广泛地应用于分子生物学和分子遗传学等方面，取得了举世瞩目的重大成就。

蛋白质是生命的特征物质，是生命活动的主要执行者。

脂类物质也是细胞的主要成分之一。细胞中的脂类主要有真脂、磷脂和糖脂三类。真

脂是细胞内的贮藏物质；磷脂和糖脂是生物膜的主要组分，约占生物膜干重的 50%。细胞中 95% 以上的脂类化合物都集中在生物膜上。

糖类物质是自然界分布最广泛、数量最多的有机化合物，是植物体的主要成分，其含量占植物体干重的 60%~90%。植物捕获光能进行光合作用的主要产物就是糖类物质。糖类物质在植物体内的功能主要有两个方面：一是作为贮藏物质，为生命体提供能量和碳骨架，如淀粉、蔗糖和某些单糖及其磷酸酯；二是作为细胞的结构物质，如细胞壁中的纤维素、半纤维素和果胶物质等。

第二节 生物膜

生物膜 (biomembrane) 是指构成细胞的所有膜的总称。按其所在位置可分为两种：一种是处于细胞质外面的一层膜，称为细胞膜 (cell membrane)，又称质膜 (plasma membrane)；另一种是处于细胞质中构成各种细胞器的膜，称为内膜 (endomembrane)，或称内膜系统。质膜可由内膜转化而来（如子细胞的质膜由高尔基体小泡融合而成）。

一、生物膜的化学组成

生物膜主要由蛋白质和脂类组成，此外还含有少量的多糖、微量的核酸和金属离子及水分。蛋白质约占 60%~75%，脂类占 25%~40%，糖等占 5% 左右。这些组分，尤其是脂类与蛋白质的比例，因不同细胞、细胞器或膜层而相差很大。功能复杂的膜，其蛋白质含量可达 80%，而有的只占 20% 左右。

二、生物膜的结构

关于生物膜的结构有许多假说与模型，下面介绍两种模型。

(一) 流动镶嵌模型

1972 年，S. J. Singer 和 G. Nicolson 提出膜的流动镶嵌模型 (fluid mosaic model)。该模型认为生物膜具有如下基本结构特点 (图 1-1)。

1. 脂质以双分子层形式存在，构成膜骨架

在脂质双分子层中，脂类分子疏水基向内，亲水基向外。

2. 膜蛋白的多样性

膜蛋白并非均匀地排列在膜脂两侧，而是有些位于膜的表面，以静电作用与膜脂亲水头部结合，称为外在蛋白或周边蛋白；有些嵌入膜脂之间，甚至穿过膜的内外表面，称为内在蛋白，在膜脂的疏水区蛋白质以表面疏水基团与烃链形成较强的疏水键而结合。

3. 膜的不对称性

膜的不对称性主要是由脂类和蛋白质分布的不对称造成的。虽然同一种磷脂可见于脂双层的任一层，但它们的数量是不等的。蛋白质在膜中有的半埋于内分子层，有的半埋于外分子层，即使贯穿全膜的蛋白质也是不对称的。另外，寡糖链的分布也是不对称的，它们大多分布于外分子层。

4. 膜的流动性

膜的流动性包含两个方面：其一是脂类分子是液晶态可动的，脂类分子随温度改变经常处于液晶态和液态的动态平衡之中，两相中脂类分子排列不同，流动性大小也不同；其二是

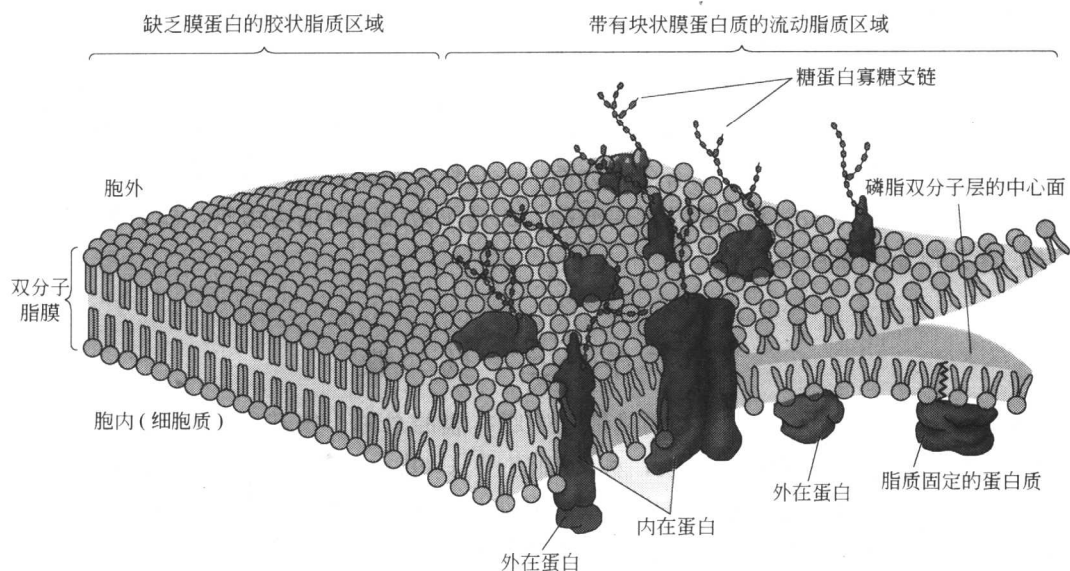


图 1-1 膜的流动镶嵌模型

(引自 Buchanan 等, 2000)

分布于膜脂双分子层的蛋白质也是流动的，它们可以在脂分子层中侧向扩散，但不能翻转扩散。这说明了少量膜脂与膜蛋白有相对专一的作用，这种作用是膜蛋白行使功能所必需的。

流动镶嵌模型强调膜的流动性，得到比较广泛的支持。

(二) 板块镶嵌模型

1977 年，M. K. Jain 和 White 提出板块镶嵌模型 (plate mosaic model)。这一模型认为，生物膜是由具有不同流动性的“板块”镶嵌而成的动态结构。生物膜所含的脂类分子有多种，它们具有不同的相变温度。在一定温度下，有的区域膜脂处于晶态，有的则处于具有一定流动性的液晶态。因此，整个生物膜可以看成是由不同组织结构、不同大小、不同性质、不同流动性的可移动的“板块”所组成，高度流动性的区域和流动性比较小的区域可以同时存在，随着生理状态和环境条件的改变，这些“板块”之间可以彼此转化。

三、生物膜的功能

(1) 分室作用 细胞的膜系统不仅把细胞与外界环境隔开，而且把细胞内的空间分隔，使细胞内部区域化 (compartmentation)，即形成各种细胞器，从而使细胞的代谢活动“按室进行”。各区域内均具特定的 pH、电位、离子强度和酶系等。

同时，由于内膜系统的存在，又将各个细胞器联系起来共同完成各种连续的生理生化反应，比如光呼吸过程就是由叶绿体、过氧化物体和线粒体三者协同完成的。

(2) 代谢反应的场所 细胞内的许多生理生化过程在膜上有序进行。如光合作用的光能吸收、电子传递和光合磷酸化是在叶绿体的光合膜，呼吸作用的电子传递及氧化磷酸化过程是在线粒体内膜上进行的。

(3) 物质交换 质膜的另一个重要特性是对物质的透过具有选择性，控制膜内外进行物质交换。如质膜可通过扩散、离子通道、主动运输及内吞外排等方式来控制物质进出细胞。各种细胞器上的膜也通过类似方式控制其小区域与胞质进行物质交换。