

全国植物生理学术讨论会材料

※※※※※※※※※※※※※※※※※※※
※ 近年来国外植生教材评述 ※
※※※※※※※※※※※※※※※※※※※

江苏农学院 高煜琳

江苏农学院生产科研处

一九七九年七月

近年来国外植生教材评述

江苏农学院 高煜珠

一、引言

植物生理学是一门研究绿色植物生命活动过程及其各种机理的一门生物科学，它的研究不仅阐明植物生活的基本规律，而且也是农、林、牧、渔、药物、植保等应用科学的基础之一。与解决人们的能源、粮食（广义的农产品）以及为人们创造生活的生态体系（ecosystem）都有密切关系，因此，近年来植物生理学研究愈益受到人们的重视，同时由于自然科学的兴旺发展，尤其分子生物学的成就为植物生理学开辟了新的领域，加之先进的研究工具，例如各种层析技术，电子扫描、电泳、电刻（蚀）（Freeze etch）质谱、放射性示踪以及细胞生物学分离技术等正在把植物生理学推向亚细胞与分子水平，60年代以来植物生理学科更加生气勃勃，富于一定的活力，正在“添翼起飞”迅猛发展！

随着植物生理学科的发展，必然要推动新的教材出现。因为从历史观点，30年代Raber的植生原理故然已显得陈旧肤浅，祇能作为历史文献，即使50~60年代认为较好的教材如Miller的“植物生理学”（1938）、МакКунноб的“植物生理学简明教程”（1948，第8版）、Curtis与Clark的“植物生理学导论”（1950年）、Robin的植物生理学（1954~1956），

Meyer 与 Anderson “植物生理学导论”(1960) Thomas Ronson 的植物生理学(1956)等, 虽然仍有可取和借鉴之处, 但毕竟已经赶不上形势的发展, 推陈出新, 反映学科发展现状的新的教材自然地就相继出现, 为了更好地借鉴国外经验, 近年来我国相继引进一些国外教材, 现就所读到的几本较普遍使用的教材的一些感觉, 汇集如下, 供讨论参考。

表1、 几本主要教材

作者	书 名	出版年份	引用文献专业 截止时间
Salisbury, F.R 等	Plant Physiology	1962	1967
Meyer 与 Anderson	Introductory of Plant Physiology	1973	1971
R.G. Bidwell	Plant Physiology	1974	1972
R.M. Devlin	Plant Physiology (第二版)	1975	1973
Noggle Frilz	Introductory Plant Physiology	1976	1974

二、几点趋势

比较上述教材不难发现, 由于作者的专长, 倾向以及编写观点所限, 各本教材之间并不雷同, 即使对同一章节的处理也是各有千秋, 但是略加比较即可看出仍有不少共同之处:

1. 编排的章节体系

教材章节体系是反映教材内在联系逻辑关系以及个别与整体的重要方面, 对于教材的质量起决定意义。综观几本教材, 虽然在内容的份量、章节多少等方面有很大差异, 但从总的趋向看, 除 Salisbury 一书独具特色外, 其余几本作者编排的逻辑顺序基

本上是一致的，大致的序列可以归纳为：

“细胞生理及其理化基础（物理化学、胶体化学、细胞、亚细胞、分子水平）→ 功能生理（如光合、呼吸、水分、矿质、运输等）→ 生化代谢（核酸、蛋白质、糖、脂类）→ 生长发育（生长、发育、繁殖、休眠、衰老、激素等）→ 群体生理或特殊生理（如林木、藻类、菌类等）→ 抗性生理（包括空气污染等）”基本的思路是从生命活动的物理化学基础，进入到分子结构，器官的可能、整体表现，群体活动，从微观到宏观，从局部到整体，基本上符合了生物发展的逻辑关系，这样的编排体系似乎已成为多数人所接受的一种趋势，但这并非一个固定模型，而祇是一个逻辑关系，各作者对某一章节安排仍有独自的见解，例如光合与呼吸两章，究竟是先讲光合后讲呼吸，或者是先讲呼吸后讲光合，在几本教材中多数是先讲呼吸代谢，后讲光合作用，但Meyer一书仍是光合在前面呼吸在后。因为生物的最大共性是以呼吸代谢为中心的能量与物质的代谢过程，而光合作用祇是在细胞分化叶绿素出现之后才能进行，因此从一个个体的发展看，呼吸代谢应是一个基础，所以先讲呼吸是符合生物发展的逻辑关系，但如强调自养是绿色植物的最大特征，那么先讲光合似乎也有足够的道理，但不管前一处理或后一安排都不影响全局格式，因此教材的章节顺序不应该强求一律，这是常识所能理解的。

虽然对问题处理作者之间互有差异，然而在章节分设方面仍有一个共同趋势，这就是“一章要讨论一个问题”，这样重点突出，概念清楚，同时也是科学发展必然趋势，例如过去国内教材受马瓦西莫夫教材的影响，常把“矿质营养与氮素代谢”编为一章，现在这样处理不适应科学发展，氮代谢本身已很庞大，蛋白质化学几乎

要单独成章，再与矿质编在一起，显然已不妥当，上述教材几乎毫无例外地把水分生理分为水分吸收，蒸腾作用和水分运输三章处理这样中心突出，便于教学，而又不损害其内部地联系。其他各章如光合、呼吸等也有类似的趋势，在生长发育一编按题设章的情况更加突出。这样的观点，上述教材全部内容都在20章以上。

Bidwell Salisbury 两书均多达29章，与国内过去教材有较大的出入，值得讨论。

2. 植物生理学毕竟应该是生理学

几本教材的作者如 Bidwell, Hoggale 等都强调植物生理学教材主要任务是讨论植物体内所发生的生理过程，并适当地讨论代谢途径、生化机理及分子结构与功能等，但是由于近代细胞学、分子生物学发展，很自然地已把生理功能、代谢途径带到亚细胞与分子水平，很多原属细胞学内容如生物膜、内质网、高尔基体、微丝微管等细胞器及分子结构与功能都已纳入植物教材之中，并出现很多纯属生化内容，如 Bidwell 一书中多聚体与大分子，能量转化等，70年代植物生理教材的重大变化就是代谢途径，生化机理，分子结构与功能正在取代一般的生理过程（至少在数量上），生物的味道在变淡，生物物理、生物化学的味道在加浓，这一趋势虽然作者都不是完全赞同，但仍抗拒不了这一大势所趋，用微观世界揭露自然界本质，无疑对人们有很大诱惑之力，不自觉地易于重机理轻过程，但是分子功能毕竟与形态建成，整体生理和群体活动有着很大距离，而后者正是学习普通植物生理的主要所在，因此，对二者在编写教材时要处理适当，要相当益彰，要体现是生理学，而不是生物学，更不是分子生物学。就上述几本教材的现有内容看，对这一关系处理尚属适当的，但对这一趋向仍有警惕的必要。可以设

想如果把植物生理学教材编成类似于 J. A. Price: *Molecular Approaches to Plant Physiology* 一书的内容, 虽然讨论的问题是深刻的, 但对了解植物生理学过程则是片断的, 因此它只能适合于参考, 不适合于作为教材, 不悉这样的看法适当否。

3. 理论联系实际

植物生理学既然是应用科学的基础学科之一, 它必然有一个理论联系实际的问题, 从上述的几本教材看, 各个编者对这一问题重视程度不同, 处理方式不一, HOGG 一书由于他是以农业院校专业为对象, 因此他在各章内都或多或少联系一些实际问题, 如呼吸代谢联系到种子萌发, 光合作用联系到栽培植物的光能利用、增产潜力, 植物矿质营养联系到土壤与根外施肥, 水分生理联系到抗旱问题, 另外如种子生理、生长物质就更加重视实际问题, 把各种生理学基本理论立足到一些实际问题, 这不仅使学生加深了对理论的理解, 培养同学的思考和解决问题的能力, 而又不损害植物生理学的完整的基本原理, 这应该是可取的。Salisbury 一书对这一问题处理是另一种方式, 他专门编写植物生理学应用, 把植物生理学原理同农业科学的各个方面联系起来, 充分体现了植物生理学是农业科学的基础, 并详细地论述了近年来引起广泛兴趣的边缘学科、生理生态学的基本动向, 给人以良好的印象, Bidwell 一书对这一问题处理也有类似之处, 以上两种方式, 前者是分散处理, 后者是集中处理, 从完整地体现植物生理学与农业科学的关系看, 似乎以后者较为深刻。

从我国植物生理学的教学实践看, 理论联系实际是中国式的植物生理学教材的一大特点, 不言而喻, 我们所说的理论联系实际决不是象“四人帮”统治时所提倡的那样, 用栽培代替生理, 用栽培

措施来取代植物生理学基本原理，我们所提倡的是植物生理学的研究要为增加农业生产，改善人类的生态环境等实际问题提供理论根据，探索控制途径输送改造自然的手段，而不是代替它们。我认为 *Noggle, Solisburg* 与 *Bidwell* 他们在编写时对理论与实际处理还是值得我们学习的。再者，近年来所兴起的植物生理学与生态学的边缘学科生理生态学，与遗传学的边缘学科生理遗传学，结合农业生产的作物生理学，给植物生理学增加了许多有实际意义的新内容，在今后的教材中适当增加一些这方面内容，我认为是有好处的。

4. 图文并茂，插图新颖

上述教材与 60 年代以前教材比较，插图数量显著增加，不仅有很多精细绘制的具有立体构型的示意图，并有不少电镜图，如叶绿体、线粒体、高尔基体、内质网、细胞壁等都有清晰的电镜图片，使许多捉摸不定的微观结构真实可见，插图不仅可帮助读者进行形象思维，变抽象为具体，并能对复杂事物高度概括，便于掌握（*Bidwell* 一书），如我们在植物生理学常提到的叶绿体片层结构，类囊体构造，生物膜的流动镶嵌假说用文字讨论十分繁琐，尚不易使学生掌握要领，可是用图片说明比较方便，且印象深刻。所以针对教材内容绘制或者选取些合适插图，将使教材倍增声色，图文并茂，插图新颖是评价教材质量的重要方面，*Bidwell* 一书插图最为精采很值得学习借鉴。

此外，国外教材还有不少值得我们学习地方，每本教材不仅编写有主要索引，并备有各种附录，如单位换算，度量单位等，在文献方面更是丰富多采，每章后都列有大量一般文献、专门文献，或

者是一般论文、综合性评论、教科书等，为同学们的学习提供了很大方便，这也是评价教材的优点的一个重要方面，我认为过去国内教材在这方面存在有较大的缺陷。

三、主要章节的变动情况

一门教材虽然不能包罗本学科的全部内容，但它应该反映这门科学发展的基本水平，所以教材内容有明显的时代特点，上述几本教材都出版于70年代左右，本身推陈出新的原则，在继承的基础上都不同程度地吸收了60年代以来研究的新成果，但从教材的全部内容看，植物生理学教材的传统材料仍占70%以上，不少新的材料抵不过是对19世纪30年代就已提出的概念的修正与发展，如生物膜结构与透性，溶质吸收与运转，水势、生长物质、光周期、光敏色素等，都是在19世纪或本世纪30年代早已提出的，只是由于近年来研究手段的现代化，而对这些问题认识的补充与深化，而近年来真正提出的新概念，除了有关分子生物学、光合作用原初过程，光合链与光合磷酸化， C_3 与 C_4 途径，光呼吸等而外，其他方面创见并不多见，这一情况说明19世纪与20世纪30年代对植物生理学发展的历史贡献，再者也反映了植物生理学教材的基本内容已经渐趋成熟。

综观几本教材，感到与60年代前教材比较，变动和发展的部分大致如下：

1. 细胞及其理化基础：在上述的教材中除Salisbury一书外，其他几本教材在开首几章，对细胞的化学基础、胶体性质以及一般的化学知识，如溶液、酸碱、缓冲剂、氧化还原等作了最基本的介绍，但并没有很新的内容，似乎有点平淡无味，如同学前期课程学习扎实，这部分材料显得多余，但另一方面对细胞的高分子结

构及其功能，细胞的亚显微结构作了较新的反应，可以说已达到了70年代水平，Bidwell所绘用的植物细胞结构的示意图，已反映了当前对植物细胞的基本认识（图1）。用细胞及其理化性质作为本课程的基础，并非是70年代教材的新特点，实际上50年代教材如Curtis、Golston、Thomas等著作也已采用了这种体系，只不过现在对细胞的认识已经更加精细。

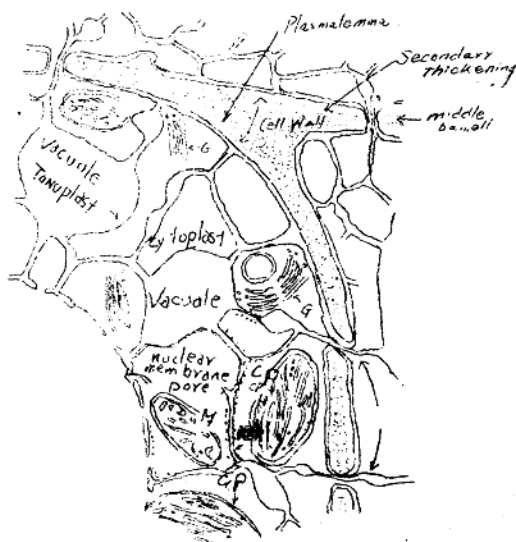


图1、植物细胞模式图

（依 Bidwell P 45）

2 光合作用

光合作用始终是植物生理学活跃中心之一，随着近年来先进的

研究手段，对光合作用的机理的研究已取得惊人的进展，成果丰硕（可参考：Proceedings of the fourth international Congress on Photosynthesis, 1978），因此，上述的几本教材中，除Meier一书介绍过于简略外，其余几本教材都引进了不少新的发展，由于各方面问题都在充实、更新，一章光合作用已感到容纳不了，因此新教材多数已把光合作用分在二、三、四章，与50~60年代教材比较有了如下新的发展：

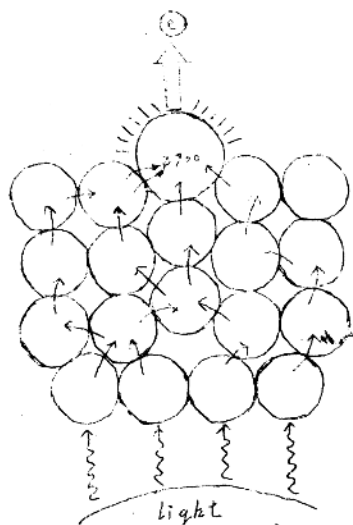
1. 光合作用单位与类囊体

大家知道，希尔发现分离叶绿体可以放氧，阿农证明，分离的叶绿体照光后不仅可放氧并可同化 CO_2 ，令人信服地证明叶绿体是光合作用单位，但是60年代以来实验证明，并不须要一个完整的叶绿体，只须要很小的叶绿体片断即可完成希尔反应，因此认为有可能叶绿体是由若干个微小的叶绿单位所组成，那么这个单位究竟是个什么样的结构，引起许多人的兴趣。

(1) 光合作用单位，所谓光合作用单位，现在概念是指对进行有效的光化学反应所必须的最低的一群相互协作的色素分子，它能吸收和迁移一个光量子到达激发电子积放的陷阱中心。Pork与Bickins从叶绿体的片层结构上分离了光合单位，分子量为200万，包含约230个叶绿素分子，他们称这个分离单位叫“量子体”(Quantasomes)，并能在电镜下分辨出它的形态界限(教材上已引用了这个电镜图)。

“量子体”内叶绿素分子紧密排列，有利于能量的共振传递，量子迁移的顺序是从吸收短光波色素分子向吸收长光波色素移动，假定“量子体”内具有少量吸收长光波色素分子，那么这些色素分子就自然地成为能量隔井或捕捉器(Traps)，现在相信构成色素系

统I的一种叶绿素a吸收高峰在700nm长光波段，称为P700，而另一种吸收短光波683nm的叶绿素a叫P683，当后者吸收光子为单线激发态时，即可将能量迁移和集中到P700，因此可以认为除P700色素分子外，其它色素分子都可叫作“天线色素”。据统计在叶绿体内约每300~400个叶绿素分子有1~2个P700，它就是光量子体的作用中心。



光量子体作用中心示意
图2、(依 Devlin, 259页)

(2) 类囊体

叶绿体片层结构已得到了肯定证明，从60年代后通过片层横切发现，片层结构是一些类似囊状体重叠构成的，因此Munko称它叫类囊体，实际上高等植物叶绿体是由好多个类囊体以一定高度与层次堆成的基粒类囊体，与个别类囊体延伸到间质同另一基粒相连的间质类囊体所组成。每100片左右类囊体叠成一个基粒，

每个叶绿体大约有20~100个基粒。从叶绿体分离和重组研究证明：量子体是依附于类囊体膜上，除一环是在间质内进行外，光原初反应与 e^- 传递。光合磷酸化等都是在类囊体膜上进行，因此研究类囊体膜结构对于了解光反应及 e^- 传递过程具有密切关系。

虽然上述问题至今并未完全弄清，并存在一定争议，但作为一个教材对比较抽象的问题作上述讨论，给学生一比较明确概念，不能不认为是一个进步。

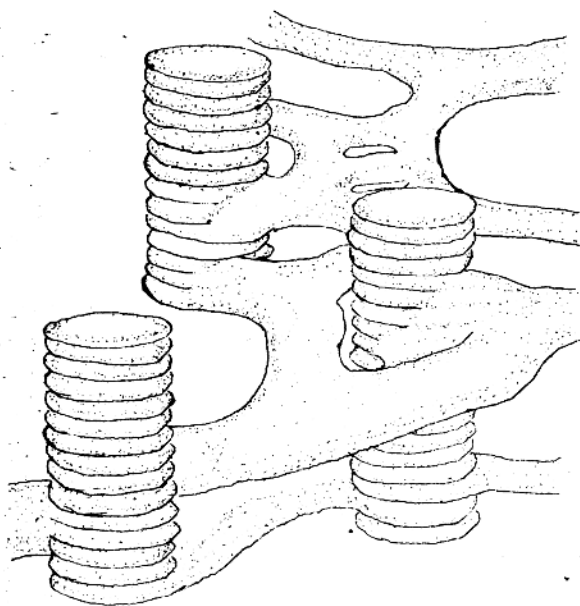
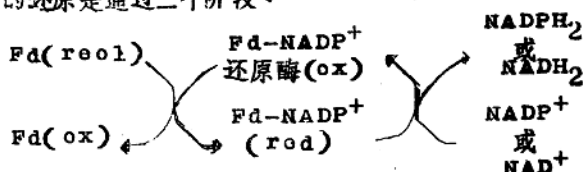


图3、叶绿体示意：基粒-间质类囊体)
(依 Bidwell, p.57)

2 光合链——“同化力”产生

近年来通过对两个色素系统分离组合的研究，对光合作用原初光反应以及光合链的 e^- 传递活动已取得许多新的发展，但教材对这些问题尤其对原初光反应很少讨论，作为一般教材可能是适当的，教材所反应的主要是环绕“同化力”的产生，概括地讨论了电子传递以及ATP与NADPH的生成。

关于电子传递方面主要是对传递电子成员，如PQ（质醌）、PC（质兰素）、Fd（铁氧还蛋白）的性质和作用比60年代教材有了更加详细交待（主要表现在Devlin一书），使读者对光合链的组成有了进一步了解。关于色素系统I的原初电子受体Fd的性质似乎比过去更加清楚，它是结合态的铁氧还蛋白，它对NADP的还原是通过三个阶段：



近年来也有些间接证明，Fd并不是色素系统I的最初电子受体，而另外有一种比Fd更负的物质叫铁氧还蛋白还原物质（FRS），由色素系统I来的电子首先交给FRS，还原的FRS再把电子传给Fd，至于FRS的化学性质并不清楚，祇知是几种分子的复合物。PC（质兰素）是含铜蛋白质，它是最靠近P700的电子供体，已得到比较可靠的证明，PQ（质体醌）的化学性质已经比较清楚，在叶绿体内至少已发现有四种PQ化物，它们是三种生育酚（Tocopherylquinones）与维生素K，当对叶绿体用对色素系统I有活性的光波照光时PQ还原，而当用对色素系统II有活性

的光照光时，PQ 氧化，比较清楚说明 PQ 是色素系统 I 的原初电子受体，至于在 PQ 与 PO 之间的电子传递成员 $Cytb_6$ 与 $Cyt f$ 的问题在 60 年代都已得到充分证明。

两个色素系统通过光合链的电子传递的一种产物是 $NADPH_2$ ，与光合链偶联着另一产物是 ATP，所谓光合磷酸化作用。关于光合磷酸化的讨论，几本教材仍限于 60 年代水平，重点讨论了非环式光合磷酸化，理论上认为最可能磷酸化部位仍在 $Cytb_6$ 与 $Cyt f$ 之间，至于环式光合磷酸化问题，认为高等植物祇有在排除非环式光合磷酸化情况下，如只用 $> 680 \text{ nm}$ 光波照射，因为只有 $PSII$ 活动，不能从 H_2O 获得电子，也不放氧时，由 P_{700} 所来的电子还原 Fd ，还原 Fd 又不用来去还原 $NADP^+$ ，这时还原 Fd 也可把 e^- 再传给 $Cytb_6$ 时，又可产生一个 ATP，也即是说只有 PSI 活动时将有两个 ATP 合成，在高等植物体内有无单独的环式光合磷酸化，或者是产生 ATP 补充反应，多数人持怀疑态度，因此在教材中对环式光合磷酸化未予重视。在 *Salisbury* 一书中对光合磷酸化祇作了最概括地介绍（不足二百字）对光合作用这一重要反应如此简略，似乎不妥。

至于光合磷酸化机理，尤其是化学渗透学说近年来有很多新发展，但几本教材都未提及，我看为了使学生对这一发展稍有所了解，略作介绍未尝不可，现在趋势认为，光合作用中合成 ATP 动力与氧化磷酸化一样也是质子动力所形成的，即在电子传递过程中，在类囊体膜内外形成了质子的浓度梯度，类囊体膜内的质子浓度高于膜外，因此，质子有自动向膜外运输的趋势，在这种被动运输过程中，能够将渗透功转化成化学功，即合成 ATP（图 4）。这种学说虽然并未最后肯定，但也具有一定说服力。

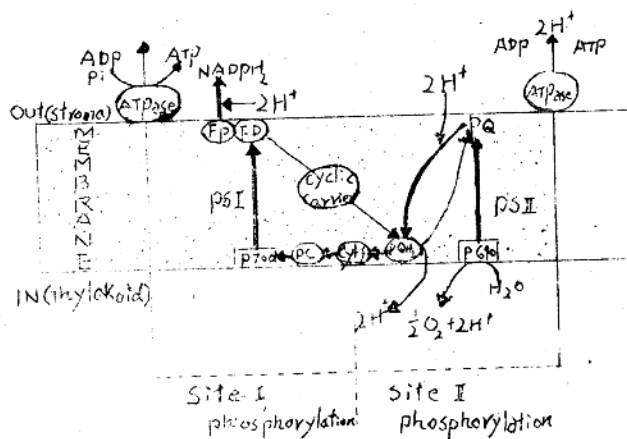


图4、电子传递与ATP形成示意
(依Hall: Photosynthesis, p. 35)

(3) CO_2 同化:

60年代以来,在光合作用碳代谢方面有两大发现一是 C_4 途径或Hatch—Slack途径,另一是光呼吸,应该承认这些发现给植物生理学带来了深刻的影响,提出了许多新的概念,如 C_3 C_4 途径,低补偿植物,高补偿植物,等引起了植物生理学家与农学家们的广泛兴趣。在上述教材中除Salisbury与Meyer两本书未作充分讨论外(受出版时代影响),其余几本教材都作了较详细地讨论。

关于 C_3 途径60年代以来并无多大新的发展,不清楚问题仍未突破,教材所反应内容并无新颖之处。

C_4 途径开始于应用 $^{14}CO_2$ 饲喂甘蔗等热带作物，发现首先出现的光合产物不是 PGA，而是苹果酸、草酰乙酸等四碳二羧酸，Hatch-Slack 立即意识到这是绿色植物同化 CO_2 另一途径，经过将近 10 年研究已基本勾划出了 C_4 反应途径（图 5）。

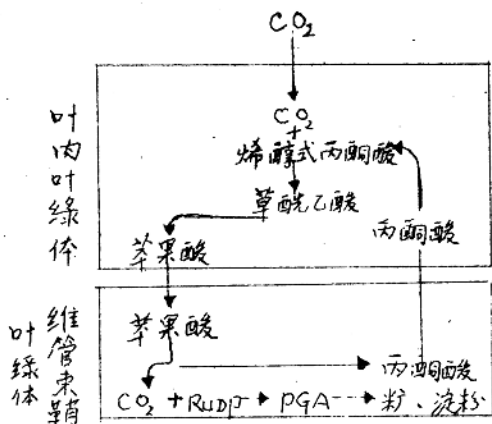


图 5、 Hatch-Slack 途径 (示意) 依 NOGGLE P. 186

由上可见， C_4 途径实质上是由 C_3 与 C_4 途径衔接的协同过程。 CO_2 是经两类不同细胞两次固定而完成的。这样途径有什么生物学意义？已证明 CO_2 第一次固定是通过与 CO_2 亲和力很大的磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶，迅速地将周围浓度很低的 CO_2 固定在二羧酸中，而后运转到维管束鞘细胞释放出来，使这里的 CO_2 浓度显著增高，有效地提高了与 CO_2 亲和力较低的核酮糖二磷酸羧化酶的固定活性， C_4 途径很象是浓缩 CO_2 的泵作用。正因为泵的作

用,使得具有 C_4 途径的 C_4 植物表现了 CO_2 补偿点低,光饱和点高,甚而不存在光饱和点现象,这些优点都是提高植物光合效率所必须的。一些实验证明,在光饱和点地方, C_4 植物比一般植物光合要大一倍以上,尤其在高温、干旱条件下, C_4 植物高的光合效率表现得尤为突出。 C_4 途径发现给提高光合效率,挖掘作物增产潜力提供了很大启示,引起了各方面的注意。

现已证明 C_4 途径光合作用的反应过程可分为三种类型: $NADP-Me$ 一型; POK 一型; $NAO-Me$ 一型,教材尚未加以反映。

几乎与 C_4 途径发现的同时,证明了美国植物生理学家 Deo Key 所发现的绿色植物在光下积放 CO_2 现象,叫光呼吸,比较清楚地证明,绿色组织在光下呼吸与在暗处呼吸有很大差异。植物生理学中计算净光合时传统的采用总光合扣除暗呼吸的观点是不对的,采用红外线 CO_2 分析仪的分析已充分证明绿色组织照光后发生了一种与光合作用有密切联系的光呼吸作用,它同暗呼吸有本质不同,光呼吸强弱是决定净光合大小的重要因素,特别重要的发现 C_3 植物光呼吸较强,一般可达光合速率 $1/3$,甚而接近 $1/2$,使得 C_3 植物同化 CO_2 效率大为降低,而 C_4 植物一般光呼吸极弱,有利于提高 CO_2 同化效率, CO_2 同化途径同光呼吸内在联系的机理虽然并不清楚,但这种关系却引起人们高度重视,至于说光呼吸是否就是限制植物生产(提高光合效率)的决定因素,目前仍有不同观点。关于光呼吸生物化学及其全部过程,除了 Noegle 一书外,其他几本教材都几乎未提,从总的情况看,上述教材对光呼吸的讨论都不够重视,虽然 Noegle 对光呼吸单独设章,但对问题的讨论与现有对光呼吸认识已有很大差距。

关于光合作用的其他方面与 60 年代教材相比,祇是取捨安排