

高等农业院校教材

植物生理学

(上:理论教程)

白宝璋 田纪春 王清连 主 编



中国农业科技出版社

高等农业院校教材

植物生理学

(上:理论教程)

白宝璋 田纪春 王清连 主 编

中国农业科技出版社

(京) 新登字 061 号

图书在版编目(CIP)数据

植物生理学 / 白宝璋等主编. —上—, 理论教程. —北京: 中国农业科技出版社,
1996. 12

ISBN 7—80119—274—5

I. 植… II. ①白… III. 植物生理学 IV. Q945

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (96) 第 13898 号

责任编辑
出版发行

经 销
印 刷
开 本
印 数
版 次
定 价

杜 洪

中国农业科技出版社

(北京海淀区白石桥路 30 号)

新华书店北京发行所发行

吉林省科技印刷厂

787×1092 毫米 1/16 印张:17.75

1—3000 册 字数:477 千字

1996 年 12 月第一版 1996 年 12 月第一次印刷

16.00 元

前 言

植物生理学是研究植物生命活动规律的科学,是高等农业院校植物生产类专业的主干课程和农学类专业的重要专业基础课程。近年来,由于新技术和新方法的不断应用,以及细胞学、遗传学、生物化学、生物物理学和分子生物学的飞速发展,使得植物生理学不断地深化和发展。为适应高等农业教育改革的需要,由吉林农业大学、山东农业大学、山西农业大学、云南农业大学、河南农业大学、黑龙江八一农垦大学、苏州大学、石河子大学、延边农学院、河北农业技术师范学院、河南职业技术学院、合肥经济技术学院、怀化师范高等专科学校等院校协作,编写此书,作为农业院校农学类专业的教材,亦可作为综合大学和师范院校相关专业师生以及农业、林业、园艺、生物、环境科技工作者的参考书。

本书按照“细胞生理—营养与代谢—生长与发育—逆境生理”的体系分为12章:细胞结构与功能、水分代谢、矿质营养、光合作用、呼吸作用、有机物质运输与分配、生长物质、营养生长、成花生理、生殖与成熟、衰老脱落与休眠、逆境生理。在章节编排上,力求由浅入深,循序渐进;在内容取舍上,力求吸收国内外教材的某些优点,尽力反映新近资料。为此,我们慎重地增加了以往教材中尚未编入的章节和内容。

在编写过程中,先由各位编者分头执笔,后由白宝璋统稿,邹琦主审。各校参加编写人员名单如下:

主 编	白宝璋	田纪春	王清连	
副主编	陈先声	高辉远	陈红卫	
参 编	(按姓氏笔划排序)			
	王 玮	王玉国	王景安	王晶英
	贝丽霞	白 嵩	叶尚红	冯志学
	田文勋	刘华山	安瑞莲	伍贤进
	吴春花	陈更新	陈展宇	陈琳娜
	苏国兴	张 燕	张治安	沈军队
	金英兰	金锦子	赵 萍	赵会杰
	赵景阳	徐克章	殷奎德	鲁玉贞
主 审	邹 琦			

本书在编写过程中,自始至终得到参编院校各级领导尤其是教材科的亲切关怀与鼎力支持;得到中国农业科技出版社编辑室副主任杜洪先生的精心设计与大力协助;山东农业大学邹琦先生在百忙之中,对书稿进行推敲、审校、修改,付出了辛勤的劳动;吉林农业大学图书馆齐永家和初丽娟同志利用业余时间排版。在此,全体编写人员表示由衷谢意。

在编写过程中,虽然在主观上希望做到:注意基本概念,重视基础理论,尽量反映最新科学成就,密切联系实际。但是,由于水平所限,而且时间仓促,书中错误和不妥之处在所难免,敬希各校诸位同仁和广大读者批评指正。

编 者

1996.12.12

目 录

绪论	(1)	二、气孔蒸腾	(29)
一、植物生理学的定义和内容	(1)	第四节 水分在植物体内的运输	(34)
二、植物生理学的产生与发展	(2)	一、水分运输的途径	(34)
三、植物生理学的任务与展望	(4)	二、水分运输的动力	(34)
第一章 植物细胞的结构与功能	(6)	三、水分运输的速度	(35)
第一节 细胞壁	(6)	第五节 作物合理灌溉的生理基础	(36)
一、胞间层	(6)	一、植物的需水规律	(36)
二、初生壁	(6)	二、合理灌溉的时期与指标	(36)
三、次生壁	(7)	三、合理灌溉增产的原因	(37)
四、细胞壁形成的机理	(8)	第三章 植物的矿质营养	(38)
第二节 细胞膜	(8)	第一节 植物必需元素及其作用	(38)
一、细胞膜的组分	(8)	一、植物体内的元素及其含量	(38)
二、细胞膜的结构	(10)	二、植物必需元素的标准与确定方法	(39)
三、细胞膜的功能	(11)	三、植物必需元素的作用	(40)
第三节 原生质体	(11)	第二节 植物对矿质元素的吸收与运转	(49)
一、微膜系统	(11)	一、植物细胞对矿质元素的吸收	(49)
二、微梁系统	(15)	二、植物根系对矿质元素的吸收	(53)
三、微球体系统	(16)	三、植物叶片对矿质元素的吸收	(57)
第四节 细胞浆	(16)	四、矿质元素在植物体内的运转与分配	(58)
一、细胞浆的组成	(16)	第三节 植物体内氮磷硫的同化	(59)
二、细胞浆的性质	(16)	一、硝酸盐的同化	(59)
三、细胞浆的功能	(18)	二、磷酸盐的同化	(61)
第五节 植物细胞间的通道	(18)	三、硫酸盐的同化	(62)
一、胞间连丝	(18)	第四节 作物合理施肥的生理基础	(63)
二、共质体与质外体	(20)	一、作物需肥的规律	(63)
第二章 植物的水分代谢	(21)	二、合理施肥的指标	(63)
第一节 水在植物生命活动中的作用	(21)	三、合理施肥增产的原因	(64)
一、植物体内的含水量	(21)	第四章 植物的光合作用	(65)
二、水在植物体内的状态	(21)	第一节 光合作用的意义、特点与度量	(65)
三、水分的生理作用	(22)	一、光合作用的概念与意义	(65)
第二节 植物对水分的吸收	(22)	二、光合作用的过程与特点	(65)
一、植物细胞对水分的吸收	(22)	三、光合作用的度量	(66)
二、植物根系对水分的吸收	(26)		
第三节 植物的蒸腾作用	(28)		
一、蒸腾作用的概念、意义和指标	(28)		

第二节 叶绿体与光合色素	(66)	二、能量贮存	(107)
一、叶绿体	(66)	三、末端氧化酶类	(107)
二、光合色素	(68)	四、呼吸作用与光合作用的关系	(111)
第三节 光的吸收、能量转换与同化力 形成	(72)	第四节 呼吸作用的调节与影响呼吸 作用的因素	(111)
一、原初反应	(73)	一、呼吸作用的调节	(111)
二、同化力的形成	(74)	二、影响呼吸用的因素	(113)
第四节 二氧化碳的固定与还原	(78)	第五节 呼吸作用与农业生产	(115)
一、 C_3 途径(还原的戊糖途径)	(78)	一、呼吸作用与作物栽培	(115)
二、 C_4 途径(四碳二羧酸途径)	(80)	二、呼吸作用与作物抗病	(115)
三、CAM 途径(景天酸代谢途径)	(82)	三、呼吸作用与粮食贮藏	(116)
四、 C_3 植物、 C_4 植物、CAM 植物的 比较	(83)	四、呼吸作用与果蔬贮藏	(116)
五、光合作用的产物	(84)	第六章 植物体内有机物质的运输与分配	(117)
第五节 光呼吸(C_2 循环)	(86)	第一节 有机物质运输的形式、 途径、方向和度量	(117)
一、光呼吸的生物化学	(86)	一、有机物质运输的形式	(117)
二、光呼吸的生理功能	(87)	二、有机物质运输的途径	(118)
三、光呼吸的调节控制	(88)	三、有机物质运输的方向	(120)
第六节 影响光合作用的因素	(89)	四、有机物质运输的度量	(120)
一、内部因素	(89)	第二节 有机物质运输的机理	(121)
二、外部因素	(89)	一、有机物质在源端的装载	(121)
三、光合速率的日变化	(92)	二、有机物质在库端的卸出	(122)
第七节 光合作用与产量形成	(92)	三、有机物质运输的动力	(123)
一、光能利用率与产量的关系	(92)	第三节 有机物质的分配与调控	(125)
二、改善光合性能是提高作物产量的 根本途径	(93)	一、代谢源与代谢库及其相互关系	(125)
三、 C_3 植物与 C_4 植物的光合效率	(93)	二、有机物质分配的规律	(126)
第五章 植物的呼吸作用	(95)	三、光合产物分配与产量形成的关系	(127)
第一节 呼吸作用的意义与度量	(95)	四、有机物质运输与分配的调控	(128)
一、呼吸作用的概念、特点与意义	(95)	第七章 植物的生长物质	(133)
二、呼吸作用的度量	(96)	第一节 生长素类	(133)
第二节 呼吸代谢的途径	(97)	一、生长素的发现与化学本质	(133)
一、糖酵解途径	(97)	二、生长素的分布与运输	(134)
二、三羧酸循环	(99)	三、生长素的存在形式与代谢	(135)
三、戊糖磷酸途径	(99)	四、生长素的生理效应	(138)
四、乙醇酸氧化途径	(102)	五、生长素的作用机理	(139)
五、乙醛酸循环途径	(103)	第二节 赤霉素类	(140)
六、呼吸代谢途径之间的关系	(104)	一、赤霉素的发现与化学本质	(140)
第三节 生物氧化与能量贮存	(105)	二、赤霉素的分布与运输	(141)
一、生物氧化	(105)	三、赤霉素的的存在形式与生物合成	(142)

四、赤霉素的生理效应	(143)	三、种子的萌发	(172)
五、赤霉素的作用机理	(143)	第二节 植物生长的细胞学基础	(176)
第三节 细胞分裂素类	(144)	一、细胞的分裂	(177)
一、细胞分裂素的发现与化学本质	(144)	二、细胞的伸长	(177)
二、细胞分裂素的分布与代谢	(145)	三、细胞的分化	(178)
三、细胞分裂素的生理效应	(146)	四、组织培养	(178)
四、细胞分裂素的作用机理	(147)	第三节 植物生长的基本特性	(180)
第四节 脱落酸	(148)	一、植物生长的“慢-快-慢”特性	(180)
一、脱落酸的发现与化学本质	(148)	二、植物生长的周期性	(181)
二、脱落酸的分布与代谢	(149)	三、植物生长的相关性	(182)
三、脱落酸的生理效应	(149)	四、植物生长的独立性	(185)
四、脱落酸的作用机理	(150)	第四节 植物的营养繁殖生理	(185)
第五节 乙烯	(151)	一、插条繁殖生理	(186)
一、乙烯的发现	(151)	二、嫁接繁殖生理	(188)
二、乙烯的生物合成	(151)	第五节 影响植物生长的环境条件	(191)
三、乙烯的生理效应	(152)	一、温度	(191)
四、乙烯的作用机理	(153)	二、光照	(192)
第六节 植物激素间的相互关系	(153)	三、水分	(193)
一、生长素与赤霉素	(153)	第六节 植物的运动	(193)
二、生长素与细胞分裂素	(153)	一、植物的向性运动	(193)
三、生长素与乙烯	(153)	二、植物的感性运动	(195)
四、赤霉素与脱落酸	(154)	三、植物的近似昼夜节奏运动	(196)
第七节 油菜素内酯	(155)	第九章 植物的成花生理	(198)
一、油菜素内酯的发现与化学本质	(155)	第一节 温度对成花诱导——春化作用	(198)
二、油菜素内酯的生理效应	(155)	一、春化作用的发现	(198)
第八节 多胺	(156)	二、春化作用的条件	(198)
一、多胺的发现	(156)	三、春化作用的机理	(199)
二、多胺的种类与分布	(156)	四、春化作用的应用	(201)
三、多胺的代谢	(157)	第二节 光照对成花诱导——	
四、多胺的生理效应	(158)	光周期现象	(202)
五、多胺的作用机理	(159)	一、光周期现象的发现	(202)
第九节 植物生长调节剂	(160)	二、光周期现象的概念与	
一、植物生长促进剂	(160)	光周期反应的类型	(202)
二、植物生长延缓剂	(164)	三、植物对光周期的适应性与地理起源和	
三、植物生长抑制剂	(166)	分布的关系	(204)
四、乙烯释放剂	(168)	四、植物的光周期诱导	(205)
第八章 植物的营养生长	(169)	五、光周期理论在农业上的应用	(207)
第一节 种子生理	(169)	第三节 植物成花诱导的生理生化基础	(208)
一、种子的休眠	(169)		
二、种子的寿命	(171)		

一、光敏素与植物的成花诱导	(208)	第二节 植物衰老的机理与调节	(239)
二、甾类化合物与植物的成花诱导	(210)	一、植物衰老的机理	(239)
三、植物激素与植物的成花诱导	(211)	二、植物衰老的调节	(243)
四、营养状况对植物成花的影响	(212)	第三节 器官的脱落	(245)
第四节 植物的花芽分化与性别表现	(213)	一、器官脱落的概念	(245)
一、花前成熟	(213)	二、器官脱落的机理	(245)
二、花芽分化	(213)	第四节 植物的休眠	(248)
三、性别表现	(215)	一、休眠的器官、类型和阶段	(249)
第十章 植物的生殖与成熟	(217)	二、休眠诱导与解除的气象因子	(249)
第一节 花粉生理	(217)	三、休眠的生理生化变化	(251)
一、花粉的化学组成	(217)	四、植物休眠的人工控制	(252)
二、花粉的寿命与贮藏	(218)	第十二章 植物的逆境生理	(253)
第二节 授粉生理	(219)	第一节 植物抗性的生理生化基础	(254)
一、柱头的授粉能力	(219)	一、逆境胁迫下植物的一般生理变化	(254)
二、花粉在柱头上的附着与识别	(220)	二、逆境胁迫下植物的渗透调节现象	(255)
三、花粉萌发与花粉管伸长	(221)	三、逆境胁迫下植物的内源激素变化	(257)
四、授粉后花粉与柱头的代谢变化	(222)	四、逆境胁迫下植物的自由基伤害	(258)
第三节 受精生理	(223)	第二节 植物的抗寒性与抗热性	(259)
一、受精作用	(223)	一、植物的抗寒性	(259)
二、受精引起的代谢变化	(224)	二、植物的抗热性	(263)
三、无融合生殖与单性结实	(224)	第三节 植物的抗旱性与抗涝性	(265)
第四节 成熟生理	(225)	一、植物的抗旱性	(265)
一、谷物种子成熟的生理生化变化	(225)	二、植物的抗涝性	(268)
二、果实的生长与果实成熟的生理生化变化	(229)	第四节 植物的抗盐性	(270)
一、盐份过多对植物的危害	(270)	一、盐份过多对植物的危害	(270)
二、植物的抗盐性及其提高途径	(271)	二、植物的抗盐性及其提高途径	(271)
第十一章 植物的衰老、脱落与休眠	(233)	第五节 环境污染对植物的伤害	(272)
第一节 植物的衰老及其进程	(233)	一、大气污染对植物的伤害	(272)
一、植物衰老的概念、类型与意义	(233)	二、水体污染对植物的伤害	(275)
二、植物衰老的进程	(234)	三、土壤污染对植物的伤害	(276)

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的科学,即用物理学、数学、化学和生物学的技术与方法研究植物如何生活,如何生长,如何生殖,以及与环境条件的相互关系,绿色植物是植物生理学的主要研究对象。

总起来说,植物的生命活动是物质代谢、能量转化、形态建成、信息传递和类型变异的综合过程。具体地说,植物的生命活动是在水分代谢、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,表现为种子萌发、株体生长、分化、生殖、成熟、衰老、脱落或休眠等过程。在上述生命活动过程中,植物不仅表现出内在的相互联系、相互依存、相互制约,而且表现出与环境条件的协调与统一。

概括起来,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

通过植物的水分代谢、矿质营养、呼吸作用、光合作用,研究植物如何利用 H_2O 、 CO_2 、无机离子(以及豆科等植物吸收的空气中 N_2)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、多胺及其它生长物质)和种类繁多的次生物质(如类萜、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 和 $NADPH + H^+$ 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,并以 ATP、 $NADH + H^+$ 、 $NADPH + H^+$ 、 $CoA \rightleftharpoons SH$ 等形式将所释放的能量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、组织分化、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。在这样复杂的综合过程中,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

近半个世纪来,随着分子生物学的发展,业已明确,核酸是一切生物遗传信息的载体。这类信息的传递或表达,一方面通过所谓中心法则(DNA(包括自我复制)→RNA→蛋白质→性状表现)来完成,另一方面又通过所谓第二信使物质(如环腺苷酸、 Ca^{2+} -CaM、多胺、 IP_3 等)来实现。在这一过程中,植物激素也能影响信息的传递。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。这为人类改变植物的种性提供了可靠的依据。

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应力的综合反应。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),等等。

上述五个部分构成植物生理学的全部研究内容。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前提,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。

从上述五个部分也可以窥见植物生理学研究的不同水平:分子→亚细胞→细胞→组织→器官→个体→群体。在这些研究中,既包含局部与整体,又包含微观与宏观。

二、植物生理学的产生与发展

植物生理学是随着生产力和其它基础学科的发展而发展,在形成一个独立完整的体系时经过了漫长的发展历程。植物生理学的产生与发展基本上可分为三个阶段。

1. 植物生理学的诞生阶段

14~16 世纪,欧洲经过文艺复兴运动,冲破了神学的束缚,开始进行科学探索。植物生理学的诞生是从探索植物的营养开始的。17 世纪上半叶,荷兰的 Van Helmont 进行柳树栽培试验。他在土壤已称重的桶中,栽入预先称重的柳树,不断浇灌雨水,使其生长,并仔细收集枯枝落叶,记录重量。历经 5 年,其结果是:柳枝增重 169.3 磅(76.86 kg),而土壤失重不到 0.2 磅(0.09 kg)。他认为,柳枝的增重来自水分。这篇论文发表于他死后 4 年的 1648 年。Van Helmont 的结论虽然不正确,但却开创了用实验方法探索植物的生命活动,为植物生理学研究奠定了良好的开端。

18 世纪,植物生理学得到了进一步的发展。S. Hales 认为,植物的营养物质,一是来自土壤和水分,二是来自空气。与此同时,植物学家 M. Malpighi 首先采用环割方法研究植物体内的物质运输。18 世纪后半叶开始了对光合作用的探索。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。1782 年,瑞士的 J. Senebier 用化学分析方法证明,CO₂ 是光合作用必需的,而 O₂ 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;植物吸收 O₂ 的体积大致等于吸收 CO₂ 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。

2. 植物生理学的独立阶段

这一阶段开始的标志是,1840 年 J. Liebig 出版了《化学在农学与植物生理学中的应用》一书。他指出,植物体的碳素是叶片从大气中获得的,而所有的矿质则是根从土壤中吸收的,只有无机物才能供给植物以原始材料。与此同时, J. Boussingault 对植物的营养也进行了一系列的研究。1859 年, Knop 和 Pfeffer 利用自己研制的营养液首先开创了无土栽培的技术,这是对植物营养研究的重大贡献。19 世纪后半叶, Pfeffer 与 Van't Hoff、F. Overton 分别对渗透现象和物质进入细胞开展研究。在光合作用方面, R. Meyer 首先将能量守恒定律应用于光合作用的研究,他认为光合过程中所积累的能量就是太阳光能; K. A. Тимирязев 则证明,光合作用所利用的光就是叶绿素所吸收的光。在呼吸方面,已经确认呼吸作用是一种“生物燃烧”(即生物氧化),这一过程中所释放的能量来自底物所贮藏的能量。

应该说,植物生理学作为一门独立的学科与课程,其重要标志是 J. Sachs《植物生理学讲义》的问世和 Pfeffer 三卷本《植物生理学》巨著的出版。从此,植物生理学便从农学和植物学中脱颖而

出,自成独立而完整的体系,成为一门引人注目的生命科学。

3. 植物生理学的深化阶段

从本世纪初以来,是植物生理学蓬勃发展和不断深化的阶段。这是由于物理学、化学的飞速发展和先进技术(同位素示踪、人工气候室、组织培养、电镜技术、X光衍射、核磁共振、各种分离技术和各种光谱扫描技术等)的应用,促进了植物生理学的深入和发展。同时,生物科学领域中的细胞学、遗传学、分子生物学、生物化学和生物物理学的发展,使植物生理学已走上了现代化的发展道路。而本书中所论述的绝大多数内容正是在这一阶段所取得的重要成果。

4. 我国植物生理学的发展概况

我国是一个具有悠久历史的国家,古代的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,纪元前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一千年。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》(1625~1626年)、《天工开物》(1637年)等著作中,分别有关于植物性别、种子萌发和处理与贮藏、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,根本不能上升到理论。

我国现代实验性的植物生理学是从国外引进的。最早大约是张挺(1884~1950)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(1883~1965)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“铜镨铈”对水绵特殊作用的文章,这是我国第一篇植物生理学研究的论文。再后是李继侗(1892~1961)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;他是国内从事植物生理学实验研究的第一人。

30年代初,是我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(1898~1978)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,为我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》^①。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、王的先驱性贡献和首创地位。

此后,殷宏章、汤玉韦、姜成后、崔澈、汪振儒、李中宪、石声汉等人的出色工作,对我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,我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,我国的植物生理学尽管也有不少曲折,但确实是取得了很大的进展。这表现在: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人左右;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,包括了从分子、细胞、组织、器官、个体到群体各个水平的深

^① Tang P.S., Wang J.S.: J. Phys. Chem. 1941, 45: 433~453

入研究。有些研究(如光合磷酸化、微生物生理、组织培养)接近或达到世界先进水平;⑤密切结合农业生产实践,建国以来我国的植物生理学工作者针对我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。近年来,以高等农业院校和农业科研机构为主体的作物栽培生理学正以崭新的面貌活跃在农业科研中的各个领域,并取得了可喜的成果。可以预料,作为植物生理学的一个重要分支,作物栽培生理学对加速我国的农业现代化将发挥更大的作用。

当前,我国农业已由传统农业向高效农业发展,积极开展科教兴农,大力普及科学技术,不断提高劳动者的素质,积极推动基础理论和应用基础的研究,制定攀登计划,其中如“主要农作物高产高效抗逆的生理基础研究”,纯属植物生理学的研究内容与范畴。由此表明,植物生理学在未来的现代化农业生产中将发挥更加重要的作用。

三、植物生理学的任务与展望

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、园艺、环境的关系极为密切。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 曾提出农业上急待解决的 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。其中的大部分课题属于植物生理学的研究范畴。

1. 光合作用

这是跨学科的自然科学重大研究课题。因此,倍受物理学家、化学家和生物学家的关注。据记载,在与光合作用相关的研究中已有 7 项重大成果荣膺诺贝尔奖。随着光合作用的深入研究和最终突破,不仅为人工模拟这一过程提供理论基础,而且为太阳能的进一步利用提供新的途径。

2. 生长物质

植物内源激素的发现与研究,导致并促进生长调节剂的人工合成和实际应用。这为人类调控植物的生长发育提供行之有效的手段,已在插条生根、防止脱落、打破休眠、人工催熟、贮藏保鲜、单性结实、性别控制、促进分化、延缓衰老、提高抗性、化学除草等方面取得了显著的成果。有人预测,在未来的现代化农业中植物生长物质将与化肥、农药一起成为不可缺少的三大类物质。因此,植物生长物质将日益受到人们的重视和广泛的应用。

3. 组织培养

原来只是一种实验技术。但近年来,却得到了飞速发展。在理论上,它阐明了细胞的全能性;在应用上,单倍体植株的获得为育种工作另辟新径,试管植物的出现为加速植物的无性繁殖提供新的手段。同时,组织培养也为保存种质资源创造了可靠的方法。

4. 无土栽培

这是一项古老而又有前途的生物技术。如果说植物营养的研究导致植物生理学的建立,那么无土栽培在阐述植物对养分需求方面则起过决定性的作用。近年来,无土栽培又有新的进展,通过电脑自动调控光、温、肥、水。因此,倍受各国重视,已成为一种切实可行的农业生产手段,美国已把无土栽培列为当代十大技术发展之一。

5. 育种引种

植物生理学研究领域的扩展也为作物育种提供理论依据。除了采用细胞融合和组织培养进行育种之外,根据 C_3 植物和 C_4 植物在光呼吸等主要生理特性上的差异开展了高光效育种;为提高种

植密度,充分利用光能而进行理想株型的育种;春化现象、光周期现象的发现大大促进了育种工作的发展,利用春化处理一年内可培育3~4代冬性作物,利用南繁〔短日植物(如玉米)可到海南岛,长日植物(如小麦)可到云南〕北育一年内可培育2~3代,从而加速育种进程;光周期现象的发现,对于引种驯化,扩大品种栽培的适应性也具有重要意义;根据光周期理论,发现光敏核不育水稻,这在简化杂交水稻制种将有重要作用;根据赤霉素具有促进茎伸长生长的作用,可解决禾谷类作物(如大麦)育种时花期不遇的问题;等等。因此,人们深信,随着植物生理学的发展将为改变植物的种性,控制植物的发育,加速育种进程提供新的理论和新的方法。

此外,随着分子生物学的发展与植物基因工程技术的兴起,使得植物生理学的研究将进入一个新的阶段。特别是导入抗性基因、反义基因和某些特定基因,使改良植物的目的更加明确与有效。反过来又使植物生理学的研究材料更加丰富多采。随着生态科学与环境科学的发展,植物生理学的研究将会出现新的理论。同时,由于计算机、遥感、数学模型的研究与应用,将使植物生理学在更大规模上控制植物的生长发育,将为更加有效地改造自然、利用自然做出新的贡献。

第一章 植物细胞的结构与功能

一切生物都是由细胞构成的。而且,不论单细胞生物或多细胞生物,细胞都是生物体的结构与功能的基本单位。因为生物体的物质代谢、能量转化、信息传递、形态建成都是以细胞为基础的。

按照结构,所有生物的细胞基本上可以分为两类:一类是原核细胞(prokaryotic cell),包括细菌与蓝藻;另一类是真核细胞(eukaryotic cell),包括除细菌与蓝藻以外的所有的动物与植物。

原核细胞较小,直径约 $1\sim 10\mu\text{m}$,其主要特征是缺乏明显核膜包裹的细胞核。整个细胞是由界限分明的两个部分组成:一是细胞质,分化极为简单,除若干个核糖体(ribosomes)外,不存在其它微细结构;二是由线型DNA构成的若干个拟核体(nucleoid)。原核细胞不能进行有丝分裂,主要靠二分体分裂(binary fission)进行繁殖。

真核细胞较大,直径约 $10\sim 100\mu\text{m}$,其主要特征是核质被明显的膜包裹,形成界限分明的细胞核。同时,细胞质高度分化,形成大小不等的各种分隔组织——细胞器;各类细胞器并不是孤立的,而是通过膜的串联沟通,形成了复杂的内膜系统。由于微管的分化,使得细胞的分裂方式从二分体分裂进化为有丝分裂。不言而喻,这类细胞是构成高等生物的基本单位。

第一节 细胞壁

植物细胞的显著特征之一就是具有细胞壁,这是包围质膜的一层坚硬而略有弹性的外壳,它是由高尔基体或内质网分泌的多聚物逐渐沉积而成。细胞壁是由纤维素、半纤维素、果胶质、木质素和蛋白质组成;有时还覆盖着角质、蜡质和木栓质等。细胞壁具有稳定细胞形态,减少水分散失,防止微生物侵染与机械损伤等保护作用。依据结构与形成过程,细胞壁可分为三层:胞间层、初生壁、次生壁。

一、胞间层

胞间层又称中胶层,为相邻细胞所共有。早在细胞进行有丝分裂之前,常常在将来成为赤道板的位置上出现约由200个微管集积而成的带状物,特称为早前期带。目前认为,正是这种早前期带决定着胞间层的形成,把行将分裂的细胞一分为二。

构成胞间层的物质主要为果胶质,一是由果胶酸与其它多糖(如纤维素、阿拉伯聚糖)结合而成的原果胶,二是由果胶酸羧基与某些金属离子(如 Ca^{2+} 或 Mg^{2+})结合而成的果胶酸盐。这两类物质均不溶于水,一般呈胶体状态,不具任何结构,具有胶粘和柔软的特性。果胶质既把相邻的细胞连成一个整体,又起缓冲作用,不阻碍细胞的生长。同时,还成为病原微生物入侵的屏障。

二、初生壁

随着细胞体积的增大,在胞间层的两侧原生质体各自形成厚约 $1\sim 3\mu\text{m}$ 薄层,即初生壁。它是由纤维素、半纤维素、果胶质和蛋白质组成。其中,纤维素和半纤维素构成了细胞壁的分子骨架。

纤维素是构成初生壁的基本结构物质。每个纤维素分子是由 $500\sim 10\,000$ 个D-葡萄糖残基通过 β -1,4-糖苷键连结成无分枝的长链,长约 $0.25\sim 5\mu\text{m}$ 。从图1-1可见,纤维素分子之间平行排列,横向之间以氢键相连,约由100个纤维素分子聚集成束,叫微胶团(或称微团),再由约20个微胶团以长轴平行排列构成微纤丝,再由许多微纤丝聚集成大纤丝。在初生壁中微纤丝的

排列疏松而散乱，构成基础骨架。然后在微纤丝的间隙中充满半纤维素和果胶质，所以薄壁细胞的细胞壁弹性较大。

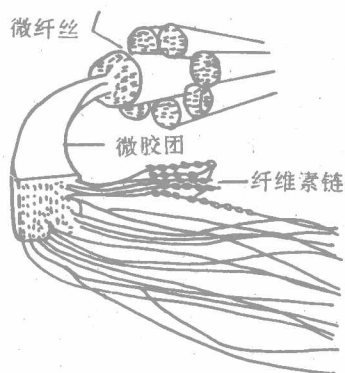


图 1-1 纤维素分子组成微纤丝的过程

半纤维素由葡聚糖和葡萄糖醛酸-阿拉伯木聚糖组成，它通过氢键连于纤维素的骨架上。

分散的果胶质是由鼠李糖聚半乳糖醛酸组成，通过中性多聚半乳糖醛酸、阿拉伯聚糖和半乳糖连结在纤维素-半纤维素复合体上。

初生壁中还含有蛋白质，有时含量高达 10%。其中，伸展蛋白 (extensin) 是细胞壁蛋白的主要成分，属于糖蛋白类，富含羟脯氨酸和丝氨酸，横向连接果胶。细胞壁蛋白可以是结构组分，也可以是细胞壁酶或其它功能的蛋白 (如抗病蛋白)。目前已知，伸展蛋白具有识别功能，并能抑制某些病原微生物所分泌的多聚半乳糖醛酸酶的活性。初生壁的结构如图 1-2 所示。

三、次生壁

当细胞的扩展逐渐停止时，细胞壁仍能继续增生而加厚，这种在初生壁上加厚而成的细胞壁叫做次生壁。

次生壁是由纤维素、半纤维素、木质素和果胶质组成。但与初生壁相比，次生壁中纤维素含量增加，并且沉积较多的木质素，而果胶质的含量却大大降低。同时，次生壁中微纤丝的排列比初生壁中的紧密而有规则，这些微

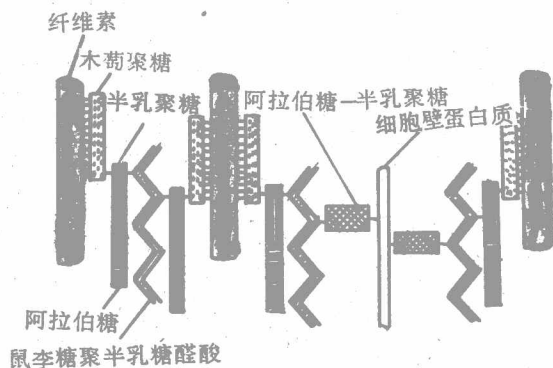


图 1-2 初生细胞壁的结构图解

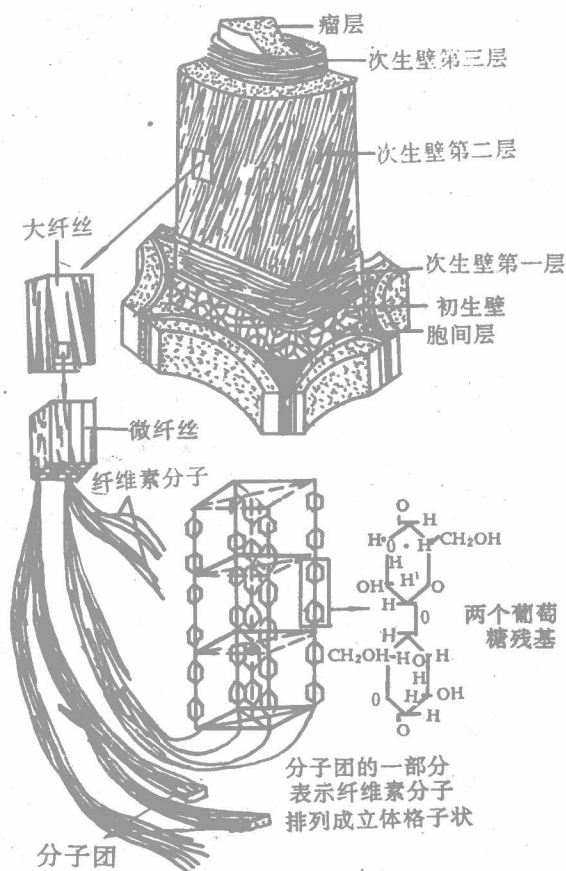


图 1-3 细胞壁的详细结构图解

排列比初生壁中的紧密而有规则，这些微

纤维平行排列绕细胞纵轴旋转，而且相邻两层微纤维的旋转方向常常相反。从而，十分有利于增加次生壁的机械强度。

细胞壁的结构如图 1-3 所示。

四、细胞壁形成的机理

关于细胞壁形成的机理，包括三个问题：一是构成壁物质的合成场所，二是控制壁物质沉积的体系，三是控制壁物质排列的信息。

关于构成细胞壁的大分子的合成场所，目前认为，高尔基体和粗糙型内质网是参与组成细胞壁的纤维素、半纤维素、果胶形成及其结构多聚化的场所，它们通过分泌囊泡 (secretory vesicles) 分泌成壁物质。试验发现，标记的 ^{14}C -葡萄糖运输的途径是从高尔基体或内质网→分泌囊泡→细胞壁。

关于分泌囊泡分泌出的多聚物如何一层一层地沉积成壁，目前认为，与微管 (microtubules) 有关，它能控制成壁物质向成壁处沉积。一般说来，微管决定细胞壁中新的微纤维的沉积方向，微管的排列方向垂直于细胞壁扩展的主轴。凡是微管集中的地方，微纤维的排列都有一定的取向，经纬分明，该处的细胞壁就特别厚。但是，关于微管如何控制微纤维的排列，迄今尚不明确。

第二节 细胞膜

一切活细胞都有一层质膜。在细胞内，除微管、微丝、核糖体、细胞核中的核仁与染色质外，其余的细胞器均被膜包裹着。按照所处位置，细胞膜可分为两类：一是包裹整个细胞的膜叫质膜，二是包裹各种细胞器的膜叫内膜，或内膜系统。据测定，膜的干重占原生质干重的 70%~90%。

一、细胞膜的组分

分析表明，细胞膜的主要成分是脂类、蛋白质。此外，尚含少量的多糖、微量的核酸与金属离子，以及水分。在膜中脂类起“骨架”作用，蛋白质决定膜功能的特异性。在大多数的膜中，脂类与蛋白质的比例约为 1:1，但在高脂膜（如圆球体膜）两者的比例可达 4:1，而在高蛋白膜（如线粒体内膜）其比例为 1:3.6。

1. 膜脂 在大多数细胞膜中，脂类含量约占膜干重的 50%。细胞中 95% 以上的脂类集中于膜。构成植物细胞膜的脂类有磷脂、糖脂、硫脂和固醇。在此主要介绍磷脂和固醇。

(1) 磷脂。以甘油为骨架，此外还有 2 分子脂肪酸、1 分子磷酸、1 分子胆碱（或其它物质）的残基。在高等植物的细胞膜中磷脂有磷脂酰胆碱、磷脂酰肌醇、磷脂酰乙醇胺、磷脂酰丝氨酸和磷脂酰甘油。业已查明，组成质膜与内质网膜的磷脂是磷脂酰胆碱，线粒体膜的磷脂是磷脂酰丝氨酸，叶绿体片层膜的磷脂是磷脂酰肌醇和磷脂酰甘油，还含硫脂（亦称磺酸脂）。

需要指出的是，磷脂中的 2 分子脂肪酸，通常 1 分子是饱和的，主要是硬脂酸 (18:0) 和棕榈酸 (16:0)；另 1 分子往往是不饱和的，主要为油酸 (18:1)、亚油酸 (18:2) 和亚麻酸 (18:3)。不同类型的植物，磷脂中两类脂肪酸的含量不同。例如，抗热性强的植物，膜脂中饱和脂肪酸含量较高，有助于高温下保持膜的稳定性；耐寒性强的植物，膜脂中不饱和脂肪酸比例较大，而且不饱和程度（双键数目）亦高，有助于低温下保持膜的流动性。

(2) 固醇。植物细胞的固醇含量低于动物细胞。在高等植物质膜中的固醇含量高于内膜。构成细胞膜的固醇主要是 β -谷甾醇和豆甾醇。据研究，固醇的作用可能对细胞膜脂类的物理状态有

一定的调节作用。在相变温度〔引起生物膜发生相（液相－液晶相－凝胶相）变的温度〕以上时，固醇可抑制脂肪酸链的旋转异构化运动，降低膜的流动性；在相变温度以下时，固醇又可阻止脂肪酸链的结晶态出现。Lyons 等人指出，喜温植物在温度降至膜脂发生相变的温度时，膜脂由液晶态转变为凝胶态，致使膜发生收缩，于是在膜上出现龟裂的通道使膜的透性增大，造成离子外渗，破坏细胞内的离子平衡。

2. 膜蛋白 细胞内约有 20%～25% 的蛋白质参与膜的结构。已经证实，构成膜的蛋白质基本上是球蛋白。由于膜蛋白是膜功能的主要承担者，而各种细胞器所表现的特异功能又都是由膜完成的。因此，凡是膜的功能越复杂，它所含膜蛋白的种类与数量也越多。根据在膜中的排列位置及其与膜脂的作用方式，膜蛋白可分为外在蛋白和内在蛋白（图 1-4）。

(1) 外在蛋白。亦称外围蛋白或表在蛋白（占膜蛋白总量的 20%～30%）。由于组成这类蛋白质的氨基酸以亲水性为主，或由于亲水基团外露，所以与膜脂的亲水性基团靠近而分布于膜的内外表面，通过静电等较弱的非共价键而与膜脂相连。这种结合很不牢固，很容易用盐溶液从膜上分离出来。外在蛋白具有收缩与伸展的能力，从而引起细胞的变形运动，而细胞的吞噬作用、胞饮作用正是与外在蛋白的收缩活动有关。

(2) 内在蛋白。又叫嵌入蛋白或整合蛋白（占膜蛋白总量的 70%～80%）。这类蛋白含有较多的疏水性氨基酸，或者其亲脂性基团分布于分子表面，因此能与膜脂的疏水部分接近，并且结合得十分牢固，很难分离。内在蛋白的排列方式多种多样，或者仅仅嵌入某一侧的膜质层，或者埋在脂类的双分子层中，或者贯穿于全膜，也有的以多酶复合体形式与外在蛋白结合。

3. 膜糖 以糖脂和糖蛋白为主，存在于质膜或内膜系统中，约占质膜干重的 2%～10%。

(1) 糖脂。大多数细胞膜都含有糖脂，主要是单半乳糖甘油二酯、双半乳糖甘油二酯和三半乳糖甘油二酯。例如，叶绿体片层中就含有这类糖脂。

(2) 糖蛋白。由少量蛋白质与糖结合而形成。其中，糖类主要是中性糖（D-半乳糖、阿拉伯糖）和氨基糖（D-半乳糖胺）。通常，一个蛋白质分子可以连结 1～15 个糖分子，而这些糖分子则以分枝低聚糖形式与蛋白质结合。糖的残基一般是附着在蛋白质的丝氨酸、苏氨酸、天冬酰胺、赖氨酸或羟脯氨酸上。因为这些氨基酸的残基分别具有游离的羟基或氨基，可与糖的羟基缩合。

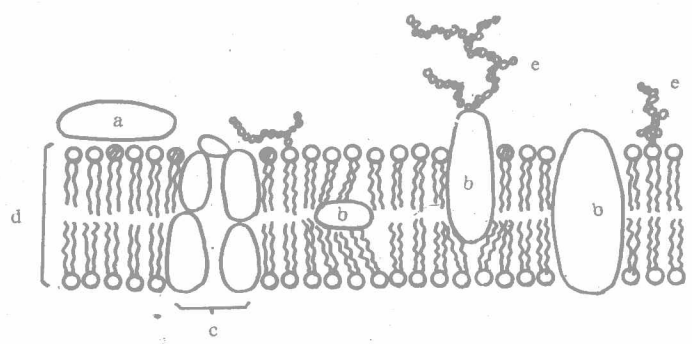


图 1-4 生物膜结构的模式图

- a. 外在蛋白 b. 内在蛋白 c. 多酶复合体
- d. 脂类双分子层 e. 糖脂和糖蛋白的糖链

通常，膜糖分布在质膜的外表面，而且糖链向外伸展，好象细胞的“触角”（图 1-4）。由于单糖彼此间结合方式、排列顺序、种类、数量，以及有无分枝等差别，因此组合是多种多样的，形成了各种细胞表面的特异图象。这是各种细胞具有各自抗原性的分子基础，也是各种细胞之间相互识别的标记，并借此进行信息交换。

4. 水与金属离子 据测定，植物细胞膜还含有一定量的水和金属离子。