

树木生理学

果林专业用

上册

山西农学院果林系果树教学小组
树木生理学教学小组

一九七三年

树木生理学

前言

本教材是遵照毛主席关于“学制要缩短，教育要革命。”“教材要彻底改革，有的首先删繁就简”的教导编写的初稿。

在教材的体系上破除了以往从种子到种子的顺序，而采取了从植物细胞生理开始到树木的抗性生理，中间有水分代谢、矿质营养、物质代谢以及树木的生长发育和生殖生理，整个讲义共分六章。

本教材是为我院果树林专业工、农、兵学员学习的试用本，因此取材多是以木本植物为对象。为了结合本专业目前的要求，内容又多以果树植物为主。为了使普通植物生理紧密联系实际专业的果树栽培学和造林学，在编写方法上仍以普通植物生理的基本理论为主来阐明与木本植物的关系，这样做一方面是在不削弱基本理论知识的基础上，尽量使理论联系实际。

但是，由于我们的政治水平和业务水平有限，恐有许多缺点和错误，希望同志们提出批评和指正，以便今后逐步提高。

毛主席语录

马克思主义的哲学认为十分重要的问题，不在于懂得了客观世界的规律性，因而能够解释世界，而在于拿了这种对于客观规律性的认识去能动地改造世界。

通过实践而发现真理，又通过实践而证实真理和发展真理。

知识分子从书本上得来的知识在没有同实践结合的时候，他们的知识是不完全的，或者是很不完全的。知识分子接受前人的经验，主要是靠读书。书当然不可不读，但是光读书，还不能解决问题。一定要研究当前的情况，研究实际的经验和材料，要和工人农民交朋友。

目 录

(上册)

前 言	i
第一章 细胞生理基础	
第一节 植物细胞的理化特性	1
第二节 细胞的吸水	14
第三节 细胞的透性和吸收	27
第四节 细胞中的催化系统——酶	30
第二章 树木的水分代谢	
第一节 水在树木生长上的重要意义及其特点	43
第二节 水分的吸收	45
第三节 水分的排出	50
第四节 树体内水分的移动	64
第五节 树体内水分的状况	75
第三章 树木的无机营养	
第一节 树木生育所必需的矿质元素及其生理作用	79
第二节 树木对矿质元素的吸收	87
第三节 矿质营养要素在树体内的分布和各部分的 季节性变化	100
第四节 矿质营养在树体内的移动	114
第五节 果树的缺素症	115
第六节 果树的营养分析	144
第七节 矿质营养的叶面散布	150

树木形态生理学

(生理部分)

第一章 细胞生理基础

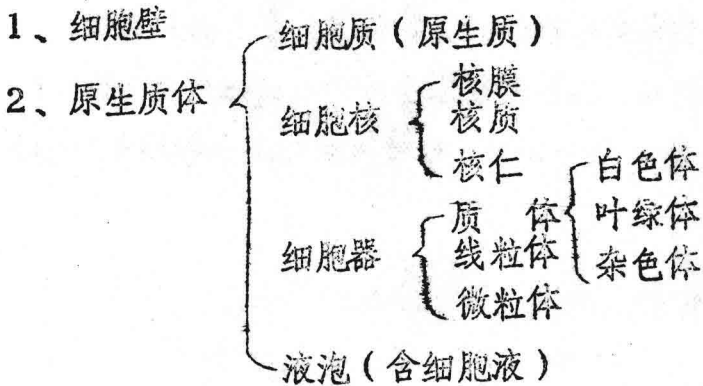
遵照伟大领袖毛主席关于“就人类认识运动的秩序来说，总是由认识个别的和特殊的事物，逐步地扩大到认识一般的事物。”的教导，为了认识、掌握和控制树木有机体的复杂的生命活动规律，先从细胞生理开始，因为从形态上看，细胞是植物体的结构单位，从机能上看有机体的生命活动是具体的在每一个细胞中进行，因而它又是植物体的基本生理单位。

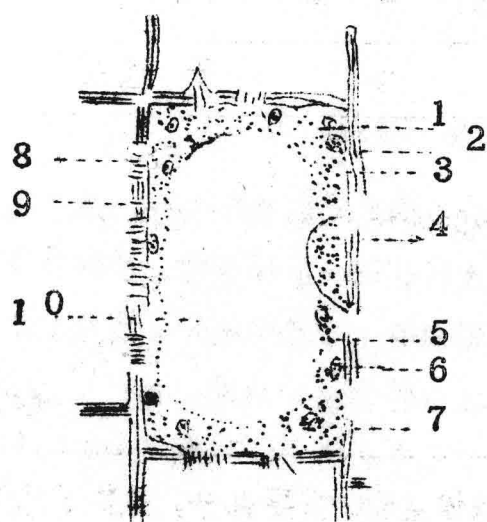
为了掌握植物体的生命活动规律，我们先从细胞着手研究细胞各部分（特别是原生质）的一些重要理化特性，这些特性对细胞的基本生理过程的影响以及细胞的催化系统等。

第一节 植物细胞的理化特性

一、细胞的构造：

从形态部分知道，典型的植物细胞是由以下各部分组成：





图I-1 高等植物细胞模式图

- 1—中质；2—质膜；
3—液泡膜；4—细胞核；
5—微粒体；6—质体；
7—线粒体；8—胞间联
丝；9—细胞壁；10—
液泡。

上面所介绍的细胞核及各种细胞器都是原生质的特化部分，也是细胞有生命的一部分，细胞壁和液泡是原生质生命活动的产物，所以原生质是生命现象的主要体现者。

二、原生质的化学组成：

由于原生质在生命活动中的重要性，许多科学工作者对它的化学组成早已进行了研究，但由于原生质不断地进行着代谢作用，化学组成也不断的改变，细胞的外面又有坚硬的细胞壁不易把原生质取出来，因此到目前为止，还不能得到准确的结果，许多数字只是近似值。

根据近代分析的结果，植物细胞原生质一般含水约为75—85%，蛋白质10—20%，脂类2—3%，碳水化合物1%和约1%的无机盐与其他物质。

见下页植物细胞化合物类型（占干重的%）表。

植物细胞化合物类型（占干重的%）表1—1

	干 重%
蛋白质	63.1
脂肪、拟脂及其他可溶于乙醚的物质	20.75
灰 分	6.45
未知物质	9.70

由上表可以看出，蛋白质是组成原生质的重要部分，证实了恩格思在“反杜林论”中指出的“生命是蛋白质的存在形式”。

核^{核酸}酸是核蛋白的组成部分，在细胞新陈代谢中起着重要作用，同时核^{核酸}酸（去氧核糖和核糖核^{核酸}酸）在遗传中承担重要的作用。原生质中的无机物，可以和有机物结合在一起，也可以成为离子状态（例如钾、钙、镁、铁、硫酸、磷酸等离子），此外原生质里还含有酶、辅酶、核苷酸、抗坏血酸、谷胱甘肽等。

在活跃的生活细胞内，原生质含水量达80%以上，干燥种子含水量较少，但也不少于10%，水在原生质中存在的状态有二种：一种是保持流动状态存在的叫作自由水，可以参加物质代谢过程，作为溶剂。此种水容易失去；另一种水被原生质胶体分子和金属离子所吸附的，例如与蛋白质以氢键方式结合，而构成原生质结构的成分，这种水失去了流动性，就叫作束缚水。它占原生质总含水量的4.5%左右。束缚水中又分为渗透束缚水（与一定的渗透压有关）与胶体束缚水。后者蒸汽压力很低，因而在-40℃左右才结冰，并且不能作为溶剂也不易丢失。这种水量的增加，可以增强

细胞对干旱、高温、低温的抵抗力。植物的抗性与它的关系很大。干燥种子中所含的水分多为束缚水。

三 三、原生质的理化特性（胶体性质）

由于原生质的组成中主要是蛋白质，核酸等高分子化合物，它们质点的大小属于胶体范围（颗粒直径在0.001—0.1微米），它们均匀分布于连续相中，因此，原生质是一个胶体系统。

下面将原生质与生命活动有关的几种性质介绍如下：

（一）庞大的界面与界面能：

在原生质的胶体系统中，胶体粒子不溶于水，但有高度的分散性，这样就使得分散相与连续相之间存在着庞大的物理分界面，生物体内的化学反应就可在这么一个大的界面上迅速地进行。

胶体既有很大的界面，也就有很大的界面能，于是胶粒可依靠其含有丰富能量的大界面上进行活动，它们能吸引，甚至是紧紧的抓住与自己有亲和力的分子，这种现象称为吸附作用。在生活的细胞中，依靠吸附与解吸作用，使物质可在界面上很快转移（实验证明比扩散快几百倍），尤其是各种细胞器对酶类及反应物的吸附与解吸作用的配合，调节了细胞内所进行的各种化学反应过程，如合成与分解，氧化与还原等。

（二）亲水性：

原生质中的高分子化合物蛋白质是由许多氨基酸缩合而成的。氨基酸的通式是：



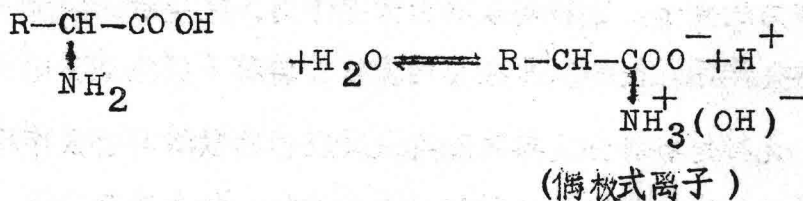
氨基酸中的 羧基和氨基均为亲水基，因此蛋白质具有许多亲水端根，使得胶粒可以紧紧的吸附水分，使胶粒外面带有水膜，这能对胶

粒起保护作用，不致凝集在一起。这种胶粒吸引水分的力量称为水合力（水合力是由于在蛋白质质点的周围水分子受蛋白质分子中极化基的影响有定向地排列而形成水化层）。水化层中的水与溶液中其他的水的性质不同，它们的蒸汽压极低，冰点约为 -40°C ，且不能溶解糖，食盐等极易溶于水的物质。水化层中的水一般叫束缚水。因此水合力使得原生质通常能保持一部分的“束缚水”，不致于无限度的失水，有利于在不良环境中生存；亲水性也使得风干的种子具有强烈的吸水作用，有利于吸水膨胀发芽。

(三) 电性：

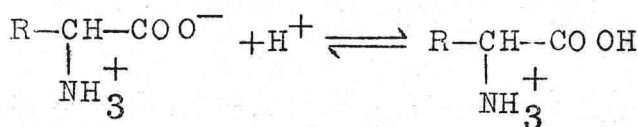
原生质的电性也是由氨基酸的性质决定的，氨基酸含有一个酸性的基和一个碱性的氨基。

在水溶液中，氨基酸可以按下式离解：

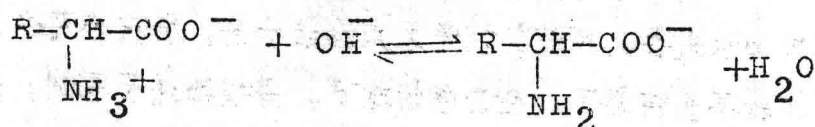


右端是带有正负相等电荷的偶极式离子，所以氨基酸属于两性电解质，并可以作为缓冲物质，在保持有机体内一定的氢离子浓度（pH值）方面起着重要作用。

在不同的pH下，氨基酸离解的情况就不同，在酸性溶液中抑制了 $-\text{COOH}$ 的离解，使氨基酸呈碱性的阳离子存在：



而在碱性溶液中则抑制氨基的解离，而呈酸性的阴离子存在：



原生质的电性有维持胶体稳定性的作用,且随时可与带不同电荷的离子结合,有利于细胞对矿质离子的吸收。不过由于蛋白质的等电点较低即 $\text{pH} < 7$; (当溶液在一定 pH 值时,蛋白质质点所带的正负电荷恰好相等,即不向阳极移动也不向阴极移动,此时 pH 值叫蛋白质的等电点) 因而常呈酸解离为主,所以有利于阳离子的吸收。

(四) 胶凝作用与胶溶作用:

原生质及一些高分子化合物溶液在温度比较低或浓度比较高的时候会变为固体状的凝胶,这种形成凝胶的过程称为胶凝作用,在胶凝过程中有些会脱去大量的水而形成坚硬的干凝胶,如风干的种子;有些仍保留很多水分而形成半固体状态的冻状物,称为冻胶(例:鱼冻、凉粉、藕粉、洋菜等)。反之,降低浓度或升高温度或者机械搅动又能使凝胶变为溶胶,这种作用称为胶溶作用。机械的搅动又称为触变,生活细胞的原生质具有触变的性质,许多微生物进入植物细胞使植物发生病害是以触变的办法先把寄主原生质变稀而钻进去的。

在生活的细胞中,原生质是兼有溶胶和凝胶两种状态的胶体,处于休眠态的原生质表现为凝胶状态,这时自由水减少,束缚水的比例增多由于束缚水不易脱除与结冻,从而有利于植物的抗旱和抗寒。

(五) 盐析和凝固:

如果加入较多量的电解质到原生质中,会发生沉淀现象,这种沉淀现象称为盐析。其原因是电解质夺取了溶胶中的水分又中和了电荷,胶粒既失去保护作用的水化层,因而容易因运动碰撞而引起凝聚沉淀。如

果在一定时间内加水进去，可使它恢复原来溶液状态，表现出可逆性，但若时间过久，就不能恢复了，在自然情况下，当植物遇干旱时，造成细胞大量脱水，会由于电解质浓度提高而造成盐析。

将汞、银、金、铜等重金属或其他毒物加入原生质中，会引起不可逆的凝固，从而导致有机体的死亡。另外，在自然的情况下，当有机体衰老时，胶体便逐渐失去分散性而凝聚起来，引起原生质新陈代谢的低落，最终走向死亡。

(六) 团聚作用

亲水胶体的粒子有很大的水合作用。水分子距离粒子越近则结合力越强；相反的则越弱，所以自由水和水层之间并没有明显的界限（图—A）。

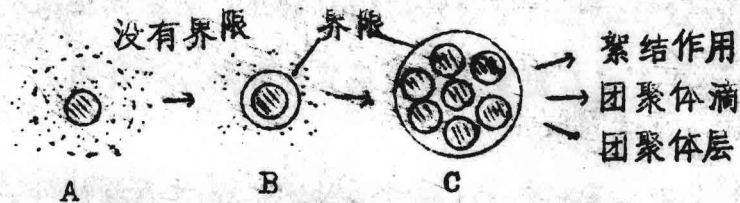


图1—2 胶体粒子的脱水作用

A—散乱的水合层； B—明显的水合层；

C—团聚作用开始。

当以适量的脱水剂（酒精丙酮）加入到这种溶胶时，靠外部的水分子即被脱水而近粒子的水分子因粒子结合力的关系，不能脱离粒子所以束缚水和自由水之间形成一层明显的界限（图—B），如果这样的脱水粒子相遇，因表面张力倾向最小值，于是各个粒子的水层相互结合，形成共同的水膜，然而这种胶体粒子上仍吸附有一层水，所以粒子间并不接触，这样就形成了团聚作用，（图—C）

如果这种作用继续下去，便会形成较大而在显微镜下可以看到的絮状体，进一步群集成团聚体滴，团聚体滴可以逐渐加大，以致因动力而沉下去，最后形成团聚体层。

无论在团聚作用开始形成的时候，或形成之后，胶体粒子和水分并不像凝集那样完全分开，胶体粒子仍然形成共同水膜，但各个粒子仍有它自己的水层，仍保持它们的独立性。

团聚作用在生命形成的道路上是一个非常重要的步骤，而且团聚作用对于液泡的形成也有关系。

(七) 缓冲性：

某物质能对抗外来酸碱物质不致引起pH改变的作用，称为缓冲作用，具备这种作用的溶液叫缓冲溶液。

由于蛋白质本身是两性电解质，能接受质子和供给质子，同时磷酸盐，碳酸盐在原生质中也形成缓冲体系，所以原生质对外来酸碱物质的影响不致使其pH值发生多大变化，即具缓冲作用。

(八) 粘性和弹性：

原生质一般处于液体的溶胶状态，但它具有粘性，据实验它的粘性是水的24倍，细胞液的15倍；但原生质粘性的变异范围很大，主要看外界条件和自身的代谢强度而决定。

原生质具有弹性。当原生质的形状被改变的时候，它往往保持有恢复原状的能力。当原生质的弹性大时，其抗旱抗寒的能力提高，因为当不良环境而使细胞脱水引起变形时，由于原生质具有较大的弹性，可以使其恢复原状，这样因机械压挤而受害的程度就减少了。

原生质具有生命活动的能力，不但是具有这些化学成分和理化特性更重要的是由于这些组成物和特性的有机结合成为复杂的可变的生物结构。

四、原生质的亚显微构造

近代利用电子显微镜，X—衍射等技术，对细胞的亚显微结构（2000A—10A）进行了研究，但到目前为止，还不能完全了解，主要有两种看法：

（一）立体网状结构学说：

是根据原生质中主要组成物质蛋白质和拟脂分子的排列来解释的可以分为基本结构（中质）和表层结构（质膜和液泡膜）图

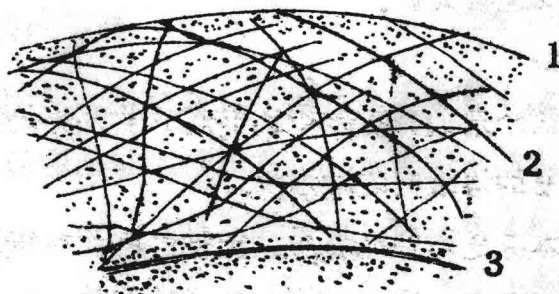


图 原生质层结构

1—原生质膜； 2—中质； 3—液泡膜；蛋白质分子以长线表示，拟脂以点表示。

1、原生质的基本结构（中质）原生质体内的中质基本上是由蛋白质所组成，所以原生质的结构可以由蛋白质分子的排列来说明。蛋白质分子的排列可以呈弯曲的链状结构，它是由许多氨基酸缩合而成的多肽形式，，由很长的主链和很多侧链构成的（图）。

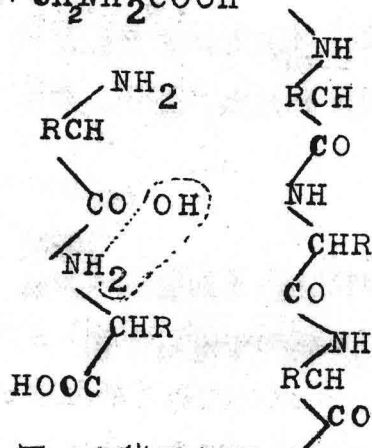
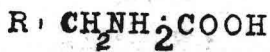


图 多肽及其形成

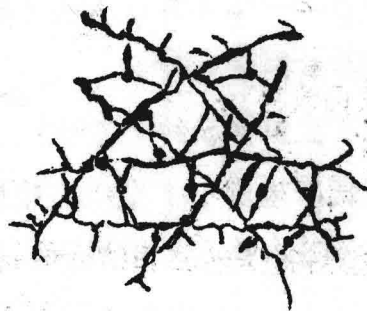
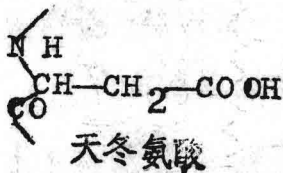


图1-4原生质中蛋白质分子的排列

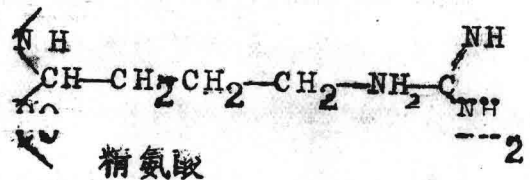
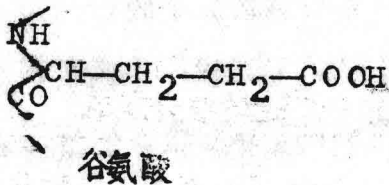
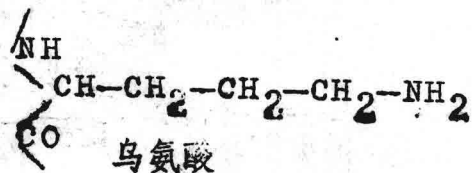
主链（弯曲的粗线）可以呈各种排列，在主链的两侧有各种侧链（细线），这些侧链的末端有着不同性质的端根或称基团 中的黑点即表示各种端根（或端群）相连结之处。

蛋白质的侧链主要有下面几类：（多胜链）

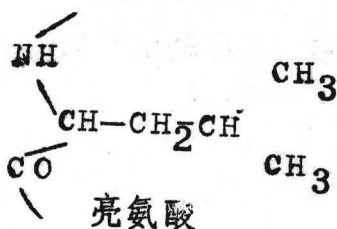
酸性侧链



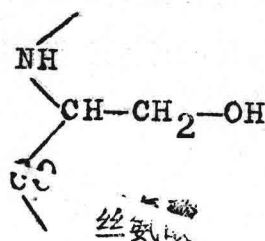
碱性侧链



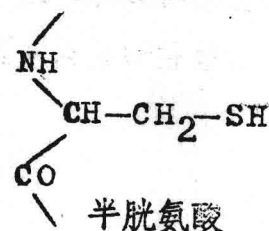
亲脂侧链

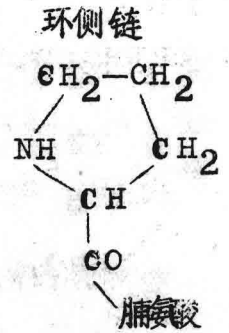
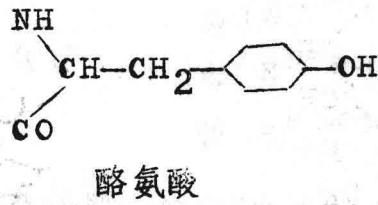
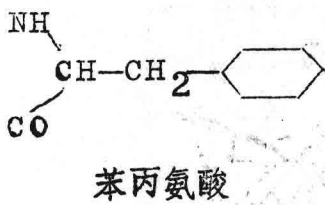


亲水侧链



含硫侧链





这些侧链是能互相结合的，例如，酸性端根和碱性端根以盐和脂的形式结合，亲脂根之间可以彼此吸引，亲水根间也可相互吸引进行水合作用，两个巯基根之间可结合形成硫桥，还有一些游离的端根将会和亲脂根，亲水根、水分或无机盐的离子结合起来（图）

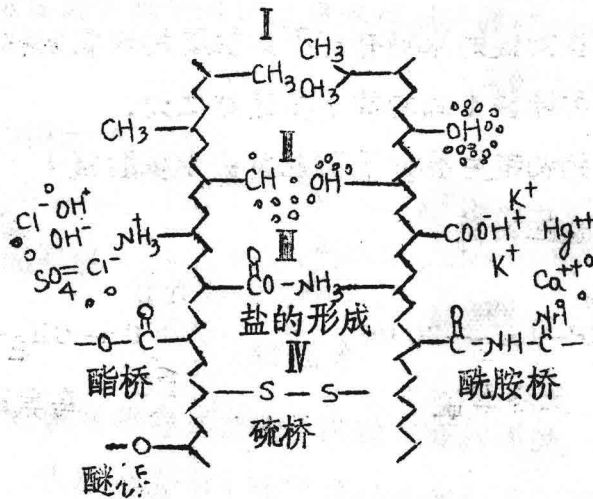
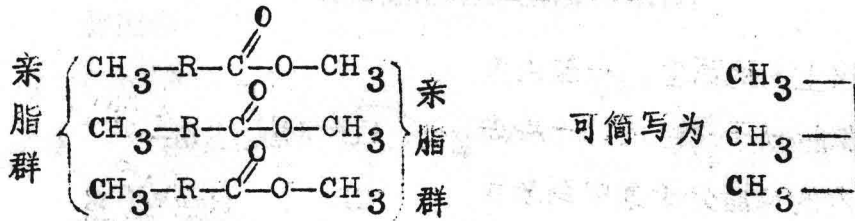
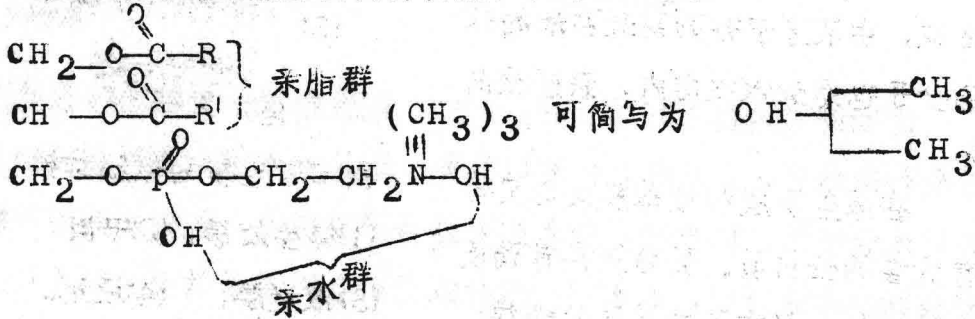


图 I—5 相邻多链的结合方式

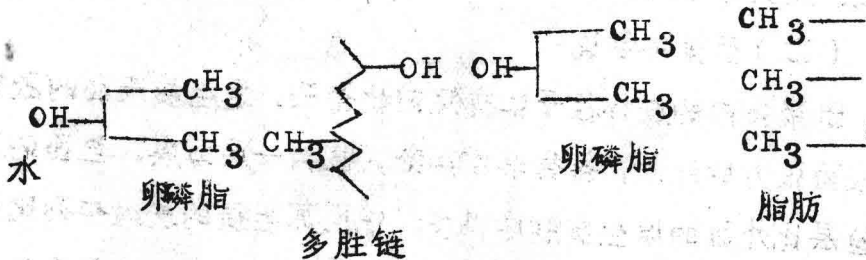
以上便形成了原生质中蛋白质部分的结构。但是原生质的化学组成除蛋白质以外，还有脂类化合物（脂肪及拟脂），也是十分重要的，它们往往和蛋白质结合而形成原生质的构成物质。脂肪的结构式：



植物体内的拟脂主要为卵磷脂，其结构式是：



所以脂肪和卵磷脂的端群便可以分别与蛋白质多肽链的侧链相结合成为以上形式：



2 原生质的表层结构（原生质膜和液泡膜）：

原生质的重要组成物质中除了蛋白质以外，还有脂类化合物，其中最主要的是卵磷脂。我们知道脂类化合物具有集中到表面的特性，所以原生质表面就形成了与内部性质不同的表层，叫做原生质膜。已经了解，拟脂分子具有两个端根，亲水根与亲脂根，可用 O 表示。原生质膜也就是由拟脂分子组成的单分子薄膜，亲水根向外（图 1）。在具有液泡的成年细胞中，在原生质内表面也有一层富于拟脂的薄膜，称为液泡膜，（图 3）

这层膜按照上面的原理，一般认为是由两层拟脂分子所组成，一层是由原生质内的拟脂分子集中到表面另一层是由液泡中的拟脂分子集中而成，由液泡中排列到表面来的拟脂分子也是亲水根向内，亲脂根向外。

在原生质膜和液泡膜表面又含有大量的蛋白质。蛋白质具有高度的亲水性，且有不同性质的端根，所以网眼里经常充满水分，无机盐糖类、脂类等物质。

(二) 团聚体学说：

团聚体内的胶体粒子都有定向的排列。原生质表面的胶体粒子由于表面张力的缘故，排得非常紧密，成为一层薄膜；里面的液泡膜的胶粒层比外面的原生质膜厚得多；中间原生质的胶粒排列比液泡膜和原生质膜弱得多。中质蛋白质分子间缺乏价键。因为蛋白质分子大多数侧链是亲水的。凡是末端具有亲水基的低分子物质都是这种蛋白质分子间引力的主要传递体，而有机酸对造成原生质结构起很大的作用；然而，由于蛋白质分子是亲水物质，它的水合膜能减弱蛋白质分子间的引力，所以，原生质分子间的联系并不是很牢固的。

到目前为止，我们只是了解关于原生质亚显微构造的两种最普遍的看法。这些看法，我们还不能认为是最后确定的。

根据立体网状结构学说，可以解释细胞的许多理化特性和生理现象，例如粘性弹性、流动性、透性等，但缺点是机械一些，不易说明

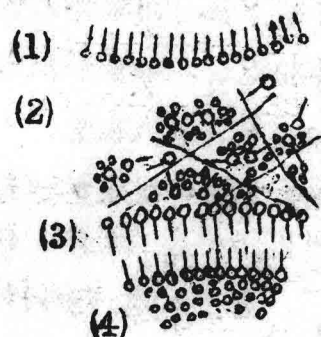


图1-7原生质的微细结构

(1)原生质膜；(2)中质；

(3)液泡膜；(4)液泡。

带粗线的小圆圈—拟脂分子；

细线—蛋白质分子之侧链；

小圆圈—水分子。