

《中国农业百科全书·生物学》卷分册

植物生理生化

沈康 吴贯明 饶立华主编

农业出版社

前 言

本书是《中国农业百科全书·生物学》卷的一个分册，应农、林院校广大师生和农业科技工作者的要求，作为单行本出版。全册共设80个条目，86幅插图，约24.7万字。

根据《中国农业百科全书》的编写宗旨和要求，本书以条目的形式，简要、系统、全面地介绍植物的水分生理、光合作用、呼吸作用、无机营养、有机物代谢和运输、植物生长发育、植物逆境生理等生理生化方面的基本理论、基本知识及其基本的应用技术。全册既介绍基本概念，同时又反映了植物生理生化研究的新成就和新进展。条目释文力求简明扼要、深入浅出，尽量选用国内外的新资料和新技术，一些重要条目后附有供读者进一步研读的参考书目，书后还附有条目英文索引和内容索引，以便读者快速查阅。

本书由南京农业大学、北京农业大学、南京林业大学、浙江农业大学、南京大学、南京师范大学、上海植物生理研究所等单位的20位专家、教授撰写、审订而成，谨此致谢。

编辑出版专业性百科全书我们尚缺经验，书中疏漏之处，恳请广大读者批评指正，以便在《中国农业百科全书·生物学》卷出版时更正。

编 者

1988年8月

目 录

前言

条目分类目录

植物生理学.....	1
水分生理.....	4
水分吸收.....	9
水势.....	11
水分输导.....	14
蒸腾作用.....	17
水分利用效率.....	20
水分平衡.....	21
光合作用.....	23
叶绿素.....	28
光合原初反应.....	33
光合磷酸化作用.....	37
光合碳同化.....	39
C ₃ -植物.....	45
C ₄ -植物.....	46
光呼吸.....	49
光合效率.....	53
呼吸作用.....	55
糖酵解.....	60

三羧酸循环	63
磷酸戊糖途径	66
呼吸链	71
氧化磷酸化作用	74
无机营养	76
离子吸收	80
必需元素	84
大量元素	86
微量元素	89
磷素营养	96
钾素营养	100
氮素营养	102
硝酸盐还原作用	107
氮同化作用	112
营养诊断	115
无土培养	118
生物化学	120
有机物代谢	126
糖类	130
糖类代谢	142
脂类	148
脂类代谢	157
氨基酸	167
氨基酸代谢	174
蛋白质	182
蛋白质代谢	190
核酸	195

核酸代谢.....	200
次生物质.....	207
有机物运输.....	212
植物运动.....	219
植物生长.....	222
植物激素.....	231
生长素.....	233
赤霉素.....	238
细胞分裂素.....	241
脱落酸.....	243
乙烯.....	246
油菜素.....	248
植物生长调节剂.....	248
芽休眠.....	252
种子休眠.....	254
生长周期.....	257
光敏素.....	260
光形态建成.....	263
顶端优势.....	269
根冠比.....	271
光周期现象.....	273
春化作用.....	279
花发端.....	282
种子成熟.....	285
果实成熟.....	289
衰老.....	293
器官脱落.....	297

采后生理.....	298
种子贮藏.....	300
逆境生理.....	303
耐寒性.....	306
耐旱性.....	311
耐盐性.....	313
耐涝性.....	317
条题英文索引.....	320
内容索引.....	323

植物生理学 (plant physiology) 研究植物生命活动的科学。植物的生命活动包括植物体内的物质和能量代谢,植物的生长和发育,以及植物对环境条件的反应等。植物生理学的主要研究对象是绿色高等植物,绿色植物的光合作用是地球上一切有机物质的源泉。人类生活所需的植物材料主要仰仗于高等植物,研究绿色植物的生理活动对物质世界有特殊的重要意义。

植物生理学的研究可以总结为3个方面:①弄清植物生命活动包含的基本过程,并了解这些过程是如何进行的。②深入揭示这些过程的实质,就是其内在机理。③找出这些过程与环境条件的关系,并通过环境影响来调控这些过程,使植物更好地为人类服务。

植物生理学发展简史 根据甲骨文论证,中国早在三千多年前已有阳光、雨水与肥料对作物生长的重要性的记述。其后的一些中国农业专著如《汜胜之书》(公元前100年),《齐民要术》(533—544年)更有许多具有植物生理学概念的阐述。而明末的《天工开物》(1637年)最为突出地提出了植物生长与气的关系。这比欧洲人发现植物光合作用与空气的关系(J. Priestley, 1772年)要早一百多年。西欧一些教科书把植物生理学的历史追溯到比利时人J. B. 赫尔蒙特(1577—1644年)的盆栽柳枝的实验,但他认为水是柳枝生长的物质来源的结论是不完全正确的,他的实验在时间上与中国的《天工开物》是相似的,赫尔蒙特的不完整的结论的一部分指出了植物与水分的关系。以后的研究者

补充了植物营养来自土壤的观念,法国的N. T. 德索修尔(1757—1845年)的定量工作更明确了土壤中的无机盐在植物生长中的作用。随着化学的进展,德国的J. 李比希(1803—1873年),法国的J. D. 布森戈(1602—1899年)等系统地发现了必须给农业土壤补充养料,才能维持作物的良好生长的证据。

英国的S. 黑尔斯(1672—1761年),最早提出植物从空气中获得部分营养的概念,但完整的光合作用的气体交换实验是G. 普利斯特利(1733—1804年)的贡献,以后经荷兰的J. 英根胡斯(1730—1799年),德国的J. R. 迈耶(1814—1878年)等继续工作证明绿色植物的在光照下能将从空气中得来的 CO_2 和从土壤中得来的水合成为有机物质并释放出 O_2 ,整个过程称为光合作用。

19世纪,细胞学说(1839年)、物质与能量守恒定律(1842年)和《物种起源》(1859年)的确立为植物生理学的理论提供了依据。其他方面如物质运输、水分吸收与蒸腾、植物的感应性和运动等各个方面都有大量的植物生理学知识的积累。到了这一时期植物生理学已达到成长与成熟的阶段,有了植物生理学的专门课程以及植物生理学手册和教科书出版,如J. 萨克斯(1865年),W. 费弗尔(1881年)的巨著。但是植物生理学的更进一步发展还是在20世纪,特别是30年代以后,由于生物化学、生物物理学和分子生物学的推动,现代化实验技术如层析、电泳、同位素、电子显微镜、X-射线衍射、超速离心和核磁共振等的应用,使代谢生理的内幕得到了揭示,光合作用的研究进入了崭新的阶段,植物内源激素不断发现,其它如离子的吸收和传导、同化物的运输和分配以及植物对逆境的适应等方面的知识都得到了更新。

植物生理学主要内容 植物生理学所研究的植物的生命活动主要是指植物体内的物质和能量代谢。植物的生长发育是植物代

谢过程的综合表现。植物的代谢过程和生长发育都离不开环境条件的制约。因此，植物生理学的内容可以分为代谢、生长发育、与环境条件的关系等几个方面，但它们都是植物整体生命活动不可分割的几个侧面。

植物生理学有关代谢的内容有呼吸作用、光合作用、水分代谢、矿质营养以及有机物质在植物体内的转化和运输等。呼吸作用是植物的氧化代谢过程，呼吸提供了生命活动所需的能量和生物合成所需的原料，是一切需氧生物赖以维持生命活动的基本条件。光合作用是绿色植物将日光能转变为化学能并用于生产有机物质的过程。光合作用为绿色植物本身提供了自养能力，并在自然界的物质和能量循环中起重要作用。植物进行正常生命活动必须有充足的水分供应，因此植物与水分关系的研究也是植物生理学的一个重要领域。植物从环境中吸收的养分主要是无机物质，矿质营养是研究植物对无机养分的吸收、运转和利用问题。植物代谢过程中包含一系列物质的转化和运输，因此转化和运输问题也是代谢研究的一个基本内容。

以代谢为基础，植物的一生首先表现为营养体的营养生长，而后经发育过程进行开花结实的生殖生长。在生长发育过程中植物体内有激素和各种调节物质的作用，同时又受环境条件调节各部分的形态建成。植物生理学的生长发育部分就是研究植物营养生长和生殖生长的现象、规律、机理和环境影响。

植物进行生命活动需要适宜的光线、温度、空气和水分等环境条件；但植物一生中也会经常会遇到各种不利的环境条件，如干旱、低温、高温、水涝、盐渍以及随现代工业发展而来的大气、土壤和水质污染。这些不利于植物生命活动的环境条件称为逆境，植物对逆境的抵抗力和忍耐力称为抗性。逆境对植物生理的影响面很广，是造成作物减产的重要原因，因此在植物生理学中

另辟一个分支称为逆境生理。

植物生理学与农业科学及农业生产的关系 植物生理学是农业科学的基础，与农业生产密切相关。农业科学中的主要科目如作物栽培学、包括作物的营养与施肥在内的土壤农业化学、作物的遗传育种、农产品的贮藏保鲜，以及作物病虫害防治等都离不开植物生理学的理论基础。

作物的栽培以及作物的营养与施肥都必须服从作物本身的生理特性，尤其是作物不同的生长发育时期的特殊要求。并且还应考虑到不同的栽培目的。在栽培措施中，通过合理密植提高农作物对光照等条件的利用效率；调节水肥，促进有机物积累；施用生长调节剂控制作物的生长发育、开花结实以及脱落、休眠和衰老过程；以达到提高产量与改善品质的目的。当前农业对产品质量有进一步的要求，如粮食作物生产中对蛋白质含量和特殊氨基酸成分的要求，因此对这些作物的代谢与环境条件之间关系的研究又提出了新的课题。

以改良品种为目的的作物遗传育种，不仅要对各品种的生理性状有深刻的了解，并需要具备必要的生殖生理知识。某些与植物优良性状有关的生理特征，还可用作子代鉴定的指标。

农产品的贮藏保鲜主要与农产品的采后生理有关。采收后的果实与种子或植物其他部分的经济价值与它们的内含物在贮藏中的保存或转化密切相关，对这些生理过程的适宜调控在经济上具有十分重要的意义。

参考书目

Wareing, P. F. A., *Plant physiology odyssey*, Annual reviews Inc, 1982, New York.

(彭佐权)

水分生理 (water relations of plants) 植物生理学分

支之一，研究植物生命活动与水分的关系，包括水在植物生活中的作用和意义、植物的水分状况（指水势，相对含水量或紧张度）以及植物的水分代谢。水是生命存在的必要条件，植物的一切生理活动必须在适宜的水分状况下进行。水分供应状况较其它任何环境因子更能决定植物的产量。

植物的含水量 水是植物体的重要组成部分。原生质的含水量通常在80%以上。水作为原生质的成分，其重要性不亚于组成原生质骨架的蛋白质和脂类分子，如果含水量降至一临界水平，就会引起原生质结构的改变和最终导致死亡。少数植物和植物器官能脱水到气干状态而不丧失其生活力，有些种子和孢子甚至能耐受烘干程度的脱水状态，但是它们的生理活力总是随着组织含水量的下降而显著减弱。

植物的含水量因物种而异，水生植物的含水量可达鲜重98%，而生长在岩石上的地衣含水量可低至6%。一般草本植物含水量为85%左右，木本植物则低于此值。同一植物不同器官和组织的含水量有很大差异。根尖、幼叶等生长活跃部分含水量较高，一般可达90%以上；草本茎的平均含水量约80—90%，木本茎约40—50%。树木休眠芽的含水量约为40%。成熟种子含水量较低。一般风干种子的含水量为10%左右，油料种子则更低。植物的含水量与所处环境条件有关，并表现明显的季节变化和昼夜变化。生长在荫蔽、潮湿处的植物，含水量常较向阳、干燥处的植物为高；春、秋季的含水量较夏、冬季为高；夜间的含水量较白昼为高。

用组织鲜重%或干重%来表示的植物含水量，虽然易于测定，但作为一个反映植物水分状况的指标是有缺陷的。因为不同植物的正常含水量常有显著差异，一个物种充分吸水膨胀时的含水量可能与另一物种萎蔫时的含水量相同。同一植物不同年龄的

叶片间也会出现这种现象。相对含水量（植物组织含水量占该组织充分吸水膨胀时含水量的百分数）和水势（见水势）能比较正确地反映植物的水分状况，目前使用比较广泛，但也不能完全克服上述缺陷。

水的生理作用 水在植物体内的生理功能，主要有下列几方面：①水是原生质的重要成分。原生质中的大分子（蛋白质、核酸等）通过和水分子相结合形成一种独特的结构，使原生质成为胶体状态，生命所依存的原生质骨架即以此为基础。②水是优良的溶剂。气体、矿质和其它溶质均溶于水中进入植物细胞，并在细胞间和器官间进行输导。细胞质膜和大多数细胞的细胞壁对水都有较高透性，依靠由此而形成的连续水相，将植物体的各部分连系成一整体，使各种溶质的输导得以进行。同时，水又是反应介质，细胞内的许多生物化学反应都在水介质中进行。③水在许多重要生化反应中作为反应物或底物。例如光合作用就以水为反应物，其重要性和 CO_2 相同。一切酶促水解反应都以水为底物。呼吸作用中的许多反应也需要水的直接参与。④水能维持植物细胞的紧张度。细胞的生长必须在细胞充分吸水膨胀时才能进行；气孔的开放要求保卫细胞保持一定的紧张度；植物的紧张运动（如叶片运动，花瓣开合）决定于局部细胞紧张度的变化；草本植物正常挺立姿态的维持亦有赖于细胞的紧张度。

植物体内的水分，可分为束缚水和自由水两种形式。被细胞亲水物质表面所紧紧吸附的这部分水称为束缚水，距亲水物质表面较远能自由移动的这部分水称为自由水。自由水具有上述各种生理功能，束缚水则不具这些功能，因此植物组织中自由水与束缚水的比例能影响生命活动强度。由于束缚水不易逸失，植物失水会使自由水与束缚水比例改变而引起生命活动强度的变化。例如，当种子干燥到含水量为10%左右时，自由水已丧失殆尽，所

剩水分基本上属于束缚水，此种子虽能保持存活，但已没有明显的生命活动。干燥种子吸水后自由水含量逐步提高，生命活动亦随之活跃起来。当种子含水量提高到20—25%时，呼吸作用显著增强；当含水量提高到40—60%，开始发芽。

植物的水分代谢 植物的水分代谢，是通过植物与周围环境不断进行水分交换来实现的。植物从土壤吸收水分，水分通过植物体，再散失到大气中去。对此循环不息，形成水分代谢，植物体内的水分因之而处于动态平衡状态。水分在土壤—植物—大气这一连续体系中的移动，其方向、速率和限度决定于水势梯度。由于大气湿度很少处于饱和状态，大气水势经常保持着 -10MPa 以下的低值，而植物的叶水势不会低于 -5MPa ，这样大的水势差使植物地上部分向大气失水成为不可避免。蒸腾失水后叶水势下降，于是在植物体内自上而下形成一个水势梯度，使根部水分不断向叶部移动（见水分输导）。由此而形成的根与土壤间的水势差，使土壤水分源源进入根内。因此，水分的吸收、输导和蒸腾是水分代谢的基本内容，水势梯度是水分代谢的驱动力量。当大气干旱植物蒸腾过剧或土壤干旱根部水源枯竭时，植物水分收支失去平衡，便会出现暂时萎蔫或永久萎蔫现象。萎蔫是植物调整水分供求关系借以恢复水分平衡的适应反应。萎蔫时气孔关闭，气体交换受阻，不但使蒸腾量急剧下降，光合作用亦受抑制。持续较久的萎蔫会严重影响植物的产量甚至生命。

灌溉的生理基础 灌溉是通过维持植物正常水分代谢来保持植物产量的重要农业措施。从生理上看，灌溉是调整土壤水势与植物水势的关系，使植物在蒸腾失水时能从土壤获得足够的水分补给，以避免由植物水分亏缺所引起的一系列不利效应，如生长停顿、光合受阻、代谢失调、萎蔫、落叶以及死亡。为此目的所必须保持的土壤含水量取决于多方面的因素。例如蒸腾量大的植

物要求有较高的土壤含水量，因为只有提高土壤水势使植物与土壤间保持较大的水势差，才能提供足够的水流量来补偿蒸腾消耗。反之，蒸腾量小的植物耗水量低。较低的土壤含水量就能保证所需的水势差。根据发育良好的植物由于根阻力小，较小的水势差就能提供植物要求的水流量，保持植物水分平衡所需的土壤含水量亦由此而降低。因此，凡是能够影响蒸腾速率和根系发育的因子，都能影响植物保持水分平衡所需的最低土壤含水量。

植物轻度失水虽不致引起气孔关闭，但足以抑制植物生长，特别是叶面积的发育，从而影响总光合产量。因此在作物生长早期，应保持较高的土壤含水量，以保证叶面积的迅速增长，封行后在不影响气孔开放的前提下可以适当降低土壤含水量，因为叶层发育到一定程度后，增加叶面积已不能进一步提高总光合产量，此时适当控制水分供应来抑止徒长和减少无效分蘖，反能提高收获指数。

用土壤含水量作为灌溉指标不失为一个好办法，但临界土壤含水量因物种、生育阶段、气候条件和土壤性质等因素而变化，难以准确掌握。进行合理灌溉最好是根据生理指标。生理指标是植物体水分状况的直接反映，本身已包括了气候和土壤因子的影响，所以较土壤含水量指标更为稳定和可靠。植物叶片的水势是最灵敏的生理指标，植物失水时，叶水势迅速下降。可以按作物种类和生育阶段制定灌溉的临界叶水势。再依据临界叶水势确定灌溉日期。由于气孔运动受叶水势影响，随着叶水势的下降，气孔开度逐渐减少，直至完全关闭。所以气孔开度亦可作为灌溉的生理指标。此外，植物失水时渗透势随之下降，故叶片渗透势亦可用作生理指标。但渗透势变化幅度较小，作为灌溉指标不如水势灵敏。

参考书目

Kramer, P. J., *Water Relations of Plants*, Academic Press, 1983, New York.

(吴贯明)

水分吸收 (water absorption) 水分进入植物体的过程。通过水分吸收,植物从环境中获取水分来保持体内的水分平衡。植物体各个部分都有吸收水分的能力,叶片吸收雨水、雾滴和露滴的现象早为人所证实。但植物主要的吸水器官是根,主要的水源来自土壤。水分吸收的动力是水势差(见水势)。

主动吸水和被动吸水 水分吸收基本上是个物理过程,即水分只是顺了水势梯度而移动,代谢能并不直接参与吸水过程。植物依靠根和土壤之间的水势差从土壤中吸收水分,只要根水势低于土壤水势,土壤水就能源源进入根部。植物的伤流现象表明,根部有主动保持较低水势并借以从土壤中吸取水分的能力,切除了地上部分的植物根系仍能从土壤中继续吸收水分,并通过木质部向上输送。这种吸水方式,称为主动吸水。主动吸水的原因是由于根部的生活细胞能向根木质部不断释放溶质(以无机离子为主),溶质的积累使木质部汁液的溶质势下降,从而使木质部水势保持在一较低水平。已知根水势决定于根木质部的水势,根木质部能保持较低水势,根与土壤间就能保持一定的水势差,根部就能保持从土壤中吸水的能力。释放入木质部的溶质是依靠根的代谢活动从土壤摄取的,释放过程可能也需要消耗代谢能,因此低温、缺氧、缺糖和某些毒物能通过抑制根部代谢来影响主动吸水。主动吸水通常发生在缓慢蒸腾的植物中。根据P. J. 克雷默(1983年)在接近田间持水量的土壤上所作的植物水势测定,缓慢蒸腾的植物,木质部汁液中由于溶质的积累,渗透势可低至 -0.2MPa ;压力势保持正值,约为 0.05MPa ;水势值为

-0.15MPa。因土壤水势为-0.03MPa，根与土壤的水势差为0.12MPa。此时植物出现伤流现象。

根部的吸水能力也可以依靠地上部分的蒸腾作用来获得，蒸腾失水引起叶内细胞水势下降。叶内细胞依靠其低水势从叶脉木质部中吸取水分，木质部失水后产生张力（即负压力势）。这种张力传递到根木质部使根水势大幅度下降，从而形成根的吸水能力。这种吸水方式，称为被动吸水。被动吸水出现在旺盛蒸腾的植物中。根据上述试验中克雷默的测定结果，旺盛蒸腾的植物，根木质部汁液中溶质浓度低，溶质势仅有-0.05MPa；压力势出现负值，达-0.5MPa；水势值为-0.55MPa。因土壤水势为-0.03MPa，根与土壤的水势差可达-0.52MPa。由于蒸腾作用能使根与土壤间形成较大的水势差，所以被动吸水是植物更为重要的吸水方式。根据内聚力学说，在根木质部张力的作用下，土壤水分可以经由根的质外体（由细胞壁、胞间层和细胞间隙构成）以集体流动方式进入木质部。但许多植物内皮层细胞径向和横向壁上存在栓质的凯氏带，阻碍了水分的质外体运输，到达皮层组织的水分仍须以渗透方式通过内皮层细胞进入木质部。

影响水分吸收的因子 水分吸收受根系发育状况、土壤含水量、土壤温度、土壤通气状况和土壤溶质势等一系列内、外在因子的影响。①根系发育状况：包括根的分布深度和密度。深根植物从土壤中获取的水分常较浅根植物为多。例如生长在通气良好土壤上的玉米，在上层土壤的水分耗竭后，能从1—2m深处吸取所需的水分；木本植物的根系能深入土层10m以下获取水分。根的分布密度通常用根长密度（每立方厘米土壤中根长的厘米数）来表示。根长密度大时，植物吸水表面增加，土壤输水距离缩短，有利于水分吸收。②土壤含水量：土壤含水量的减低导致土壤水势和土壤导水性的下降。土壤水势下降减少了根与土壤间的水势

差，土壤导水性下降增大了土壤水向根移动的阻力，两者都不利于水分吸收。③土壤温度：在低温下，水的粘度增大和根的透水性减小，使水分不易进入根部。低温还降低根的生长水平和代谢水平。根生长下降直接影响根长密度，根代谢水平下降间接影响主动吸水。④土壤通气状况试验证明，缺氧和高 CO_2 条件可以使水稻、小麦和玉米幼苗的吸水量降低14—50%。短期处于通气不良环境使根部呼吸减弱，影响主动吸水；如果时间延长，根部无氧呼吸积累的乙醇和土壤产生的一系列还原性毒物，会使根系中毒死亡。⑤土壤溶质势：一般土壤溶液浓度很稀，溶质势不会低于 -0.1MPa ，对根系吸水影响不大。但在盐渍土壤中，土壤溶质势有时会低于 -1.5MPa ，一般植物就无法从中获取水分。在施用化学肥料过多和过于集中时，也会使局部土壤溶质势大幅度下降，妨碍根部吸水。

参考书目

Kramer, P. J., *Water Relations of Plants* Academic Press, 1983, New York.

(吴贯明)

水势 (water potential) 物系中的水与同温纯水的化学势差。用以表示一物系中水的能量水平。已知水的移动能力决定于本身的化学势，水总是从化学势高处自发向化学势低处移动。水势是从水的化学势导出的，故具有化学势的基本性质，即水也是从水势高处自发向水势低处移动，水势差同样可以说明物系间水分移动的方向、速率和限度。

水势是根据平衡态热力学原理，用化学势来标志植物的水分状态。早在1941年，中国学者汤佩松和王竹溪就著文分析细胞水分关系，提出了“势能”和“化学势差”的观点，是水势概念的最早倡导者。目前的水势概念，是先由 R. O. 斯泰坦尔和 S. A.