

全国高等林业院校试用教材

植物生理学

北京林学院主编

林学系各专业用

农业出版社

主编人：王沙生 高荣孚
编写人：王沙生 张良诚 陆宪辉 吴贯明
高荣孚 董建华
审稿人：关裕宓 汪安琳 孟庆英 林良民
洪铁宝 项蔚华 胡义文 徐声杰
彭幼芬 裴保华

(以姓氏笔划为序)

全国高等林业院校试用教材

植 物 生 理 学

北京林学院主编

农业出版社出版 新华书店北京发行所发行

农业出版社印刷厂印刷

787×1092 毫米 16 开本 20.5 印张 447 千字
1979 年 7 月第 1 版 1979 年 7 月北京第 1 次印刷
印数 1—15,500 册

统一书号 16144·1938 定价 2.10 元

目 录

第一章 引言	1
第二章 植物细胞的化学成分	4
第一节 碳水化合物	4
一、单糖	4
二、双糖	8
三、多糖	9
第二节 氨基酸和蛋白质	15
一、氨基酸	15
二、蛋白质	19
第三节 核酸	21
一、核酸的组成成分	22
二、核苷和核苷酸	23
三、核酸的分子结构	25
四、核酸在细胞中的分布和作用	29
第四节 类脂化合物	30
一、真脂	30
二、磷脂	30
三、糖脂	32
四、硫脂	33
第三章 植物细胞的酶	34
第一节 酶的一般概念	34
第二节 辅酶、辅基和金属活化剂	35
一、辅酶和辅基	35
二、金属活化剂	42
第三节 酶的特性和作用机理	42
一、酶的特性	43
二、酶的结构及其作用机理	45
第四节 酶的命名和分类	46
一、氧化还原酶类	46
二、转移酶类	47
三、水解酶类	47
四、裂解酶类	48
五、异构酶类	48

六、合成酶类	49
第五节 影响酶活性的因子	49
一、温度	49
二、pH 值	50
三、酶和底物浓度	51
四、抑制剂	51
第六节 植物体中的酶	53
第四章 植物细胞的结构和功能	55
第一节 细胞的组成及其超显微结构	55
一、细胞壁	55
二、原生质体各部分	57
第二节 原生质的胶体性质	67
一、原生质的化学成分	67
二、原生质的胶体性质	68
第五章 植物的呼吸作用	70
第一节 植物的有氧呼吸	70
一、糖酵解—三羧酸循环途径	71
二、磷酸戊糖途径	78
三、乙醛酸循环	79
四、氧化酶的作用	80
第二节 植物的无氧呼吸	82
第三节 呼吸作用的调节和控制	83
一、巴斯德效应	83
二、反馈调节	84
三、膜的调节作用	85
第四节 影响呼吸作用的因素	85
一、植物内因的影响	85
二、环境条件的影响	87
第六章 光合作用	91
第一节 叶绿体结构和光合色素	92
一、叶绿体的超微结构	92
二、光合色素	92
第二节 光合作用的光反应	96
一、叶绿素的光化学反应	96
二、光系统 I 和光系统 II	97
三、光合磷酸化	98
四、光合单位和作用中心	99
第三节 光合碳还原途径	101
一、光合碳还原途径 (Calvin-Benson 循环)	101
二、 C_4 -二羧酸途径 (Hatch-Slack 循环)	105

三、光呼吸和乙醇酸氧化	107
第四节 影响光合作用的内外因素	111
一、植物的内部因素对光合速率的影响	111
二、环境因素对光合速率的影响	112
第七章 水分代谢	116
第一节 植物细胞的水分关系	116
一、水势的概念	116
二、渗透势和压力势	117
三、植物细胞的水势、渗透势和压力势	119
第二节 根系对水分的吸收	122
一、根压和主动吸水	122
二、水势和根系吸水	123
第三节 蒸腾作用	124
一、蒸腾作用的意义	124
二、蒸腾的类型和叶子的扩散阻力	125
三、蒸腾作用对水分运输的影响和被动吸水	133
第四节 环境因子对根系吸水 and 蒸腾的影响	135
一、影响根系吸水的因子	135
二、影响蒸腾的因子	136
三、自然条件下的蒸腾	138
第八章 矿质营养	141
第一节 植物的必需元素	142
一、大量元素和微量元素	142
二、元素的生理作用	142
第二节 植物对矿质元素的吸收	147
一、植物吸收矿质的特点	148
二、根对矿质吸收的机理	149
三、叶子对矿质的吸收和叶面营养	155
第三节 影响根系吸收矿质的因子	155
一、内部因子	155
二、环境因子	156
第四节 矿质营养在体内的上运和分配	158
第九章 植物体内主要有机物质的代谢和运输	160
第一节 碳水化合物的代谢	160
一、蔗糖的合成和分解	160
二、淀粉的合成和分解	161
三、纤维素的合成和分解	164
第二节 类脂化合物的代谢	164
一、脂肪合成	165
二、脂肪分解	167

第三节 含氮化合物的代谢	168
一、氨基酸的合成和分解	168
二、核酸的合成和功能	170
三、蛋白质代谢	173
第四节 植物体内有机物质的运输	175
一、有机物质的运输途径和方向	175
二、有机物质的运输形式和速度	177
三、有机物质运输的机理	178
四、影响运输的因素	180
第十章 植物激素和生长调节物质	183
第一节 植物激素	183
一、生长素	183
二、赤霉素	188
三、细胞分裂素	190
四、乙烯	192
五、脱落酸和其它生长抑制剂	194
第二节 合成的生长调节物及在生产上的作用	195
一、人工合成的生长调节物	196
二、生长延缓剂	198
第三节 除草剂	199
一、除草剂的种类	199
二、除草剂的作用机理	203
第十一章 种子生理	205
第一节 种子的萌发	205
一、种子萌发的生理变化	205
二、环境条件对种子萌发的影响	211
第二节 种子休眠	212
一、种子休眠的类型	212
二、生长激素和种子休眠	213
三、解除休眠过程的生理变化	214
第十二章 植物的生长	216
第一节 生长分析的基本概念	216
第二节 树木的高生长和直径生长	218
一、茎延长的细胞基础	219
二、树木的高生长	220
三、树木的直径生长	221
四、环境因子对生长的影响	222
五、生长的相关性	224
六、芽的休眠	226
第三节 提高森林生产力的生理基础	228

一、研究森林生产力的主要方法	228
二、森林的生产力	229
三、提高森林生产力的途径	233
第十三章 植物的开花和生殖生理	236
第一节 花的发生	236
一、花前成熟	237
二、光周期反应	239
三、春化作用	246
四、关于木本植物的成花问题	250
五、营养及其他条件对成花的影响	251
第二节 花器的形成	252
一、花器的分化和生长	252
二、花的能育性	253
三、花的性别表现	254
第三节 传粉和受精	257
一、花粉的发芽	258
二、受精和座果	259
第四节 果实成熟的生理变化	261
一、果实成熟时的变化	261
二、呼吸跃变期	262
三、果实成熟的机理	263
第五节 衰老和脱落	263
一、植物的衰老及其原因	263
二、叶的脱落	266
第十四章 植物对不良自然环境条件的抗性	268
第一节 植物的抗旱性	268
一、植物体内水分亏缺的度量	268
二、水分亏缺引起的植物生理反应	270
三、严重干旱造成的危害	272
四、抗旱性的基础和提高抗旱性的措施	274
第二节 植物的抗寒性	277
一、冷害和冻害的生理机理	277
二、抗寒性的生理基础和抗冻锻炼	278
第三节 植物的抗盐性	281
一、土壤盐分过多对植物的危害	282
二、抗盐性的生理基础和提高抗盐性的方法	283
第十五章 植物的抗病性和抗虫性	285
第一节 植物的抗病性	285
一、植物抗病的机理	285
二、环境因子对植物抗病性的影响	292

第二节 植物的抗虫性	295
一、植物抗虫性的概念和机理	295
二、提高植物抗虫性的可能途径	297
第十六章 植物对大气污染的反应	301
第一节 污染物进入植物的途径及危害	301
一、大气污染物的种类	302
二、污染物进入植物的途径	302
三、主要污染物对植物的伤害	303
第二节 植物生理过程对大气污染的反应	312
一、植物水分代谢的变化	313
二、光合作用的变化	314
三、呼吸作用的变化	316
第三节 提高植物对大气污染抗性的途径	317
一、植物对大气污染的抗性	317
二、抗性植物的选择	317
三、提高植物对大气污染抗性的办法	318
后记	320

第一章 引言

一、植物生理学的内容

植物生理学是研究植物生命活动规律的科学。基本内容大致可以概括为三个方面：代谢生理、生长发育生理和环境生理。

高等绿色植物通过根从土壤中吸收水分和各种矿质盐；通过叶从空气中吸收二氧化碳；并利用太阳辐射能制造各种有机营养物质。因此，植物的整个生命活动就是不断地同化外界环境的物质和能量；同时，植物体内也交织着物质的合成和分解，能量的释放和固定。虽然这些代谢过程之间都有着不可分割的联系。但是为了教学方便，却是按照光合作用、水分代谢、矿质营养、呼吸作用和有机物质代谢分别叙述的。

植物在进行以上各种代谢作用的基础上逐渐成长壮大，在一定阶段开始生殖，最后终于衰老死亡。植物的这种生长发育过程受控于光、温度和重力等各种外界因子。但是它们对环境因子变化的反应方式，则决定于本身的遗传特性。植物生理学的一部分内容就是阐明植物的各种生长发育现象（根、茎、叶的生长规律和相互关系，花的发生和形成，种子和芽的形成、休眠和萌发）的机理，并探索控制这些过程的途径。

在植物生活中往往会遇到各种不利的环境因子，如旱涝、盐碱土、低温、病虫害和大气污染等。由于各种植物在形态解剖和代谢类型上都有自己的特点，因此对不利的环境因子可以表现出不同的适应和抵抗能力。研究植物对各种不利环境因子的抗性的生理基础，对于扩大农林业的栽植面积和增加产量是非常重要的。

本书的主要任务是介绍高等植物的生理过程，但是为了说明问题，特别是在阐明某些基本生理过程的机理时，仍然在很多地方需要引用低等植物的材料。因为高等植物和低等植物的某些生理过程，如光合作用、呼吸作用、生物膜的结构和功能等，具有基本一致的机理。同时，低等植物由于结构简单，生活条件容易控制，往往成为极其有用的研究工具。许多植物生理的重大问题都是从低等植物取得突破，从而大大加深和丰富了我们对高等植物生理过程的理解。

虽然本书主要为林业及其他有关专业编写，但是本书不能专讲木本植物的生理学，而只是着重联系木本植物的生理特点。因为，木本植物作为生理学的研究对象是比较困难的。当前，木本植物生理的研究工作在整个植物生理学的范畴内是比较落后的部分，有更多的必然王国等待探讨。如果我们局限于木本植物的材料，就难以比较系统地深入地介绍植物生理过程的各个方面及其内在联系。此外，植物生理学的某些理论，虽然目前仅限于说明草本植物，但是还不能断言它与木本植物就没有联系。例如，光周期现象和春化作用的理论

可以说明许多草本植物成花的道理；但是，目前基本上还不能用以解释木本植物的成花问题。木本植物的成花显然是一种更为复杂的现象，而且很可能和草本植物成花的机理有某种联系。所以，我们不能完全排斥那些目前认为可能是纯粹属于草本植物的内容。

二、植物生理学的发展

植物生理学作为一门学科，是在农林业生产发展过程中逐步形成和提高的。植物生理学的一部分内容就是从植物栽培中概括出来的。同时，植物栽培事业又不断提出新的研究课题，从而促进了植物生理学的发展。

植物生理学是实验的科学，研究方法主要来源于化学和物理学。化学和物理学的进展不断地向现代植物生理学提供新的研究工具，为提出问题和解决问题带来新的启发。例如，放射性同位素的应用在五十年代大大促进了植物代谢作用的研究。高度灵敏的气相色谱法证实了植物组织能够产生微量乙烯，从而肯定了乙烯是一种具有重要生理作用的内源激素。电子显微镜和一些研究物质结构的新仪器，正在逐步将植物生理学提高到分子水平。在生物科学中植物生理学的数量概念是比较强的，随着研究工作在分析和综合两方面的深入，要求进一步用数学语言来表达植物的各种生理过程和功能。

植物的各种生理过程和功能是以一定的结构为基础的。所以，植物解剖学和细胞学的知识也是很重要的。此外，生物化学的研究成果正在不断丰富植物生理学的内容，以致在很多方面已经很难划分生理和生化之间的界限了。

近年来，生物科学发展很快。例如，在微观方面出现了分子生物学和遗传工程等分支，在宏观方面提出了生态系统和环境保护的研究方向。由于学科之间的相互渗透，植物生理学的面貌也正在发生显著变化。过去提出的一些观点、假说和理论，需要根据新的事实加以检验，或者加以补充提高，或者予以扬弃。

植物生理学的研究对象是植物的生命活动，而生命现象是非常复杂的问题。在揭开生命奥秘的道路上，我们还要走很长的距离。在植物的生命活动中存在着种种复杂的矛盾，例如合成和分解、生产和消耗、光合和呼吸、休眠和萌发、生长和发育等等。为了更好地掌握植物生理学，我们不但应该具备必要的基础知识，采用现代的实验方法，还需要建立辩证唯物主义的宇宙观，才能做到“去粗取精，去伪存真，由此及彼，由表及里”，通过最简捷的途径达到我们的目的。

三、植物生理学在植物栽培实践中的作用

植物生理是遗传育种和植物栽培各门课程的基础。它的理论和实验方法将帮助从事林业和其他经济树种栽培技术工作的人员，在增加产量、改进质量和提高劳动生产率方面，进行必要的试验研究；并提供分析问题和解决问题的方法。

几乎所有的栽培措施都需要通过影响植物的各种生理活动和功能，才能得到提高产量和质量的效果。如果对这些措施的生理基础没有深刻的理解，那就很难做到根据具体情况

的灵活应用，至于革新和创造那就更不容易了。例如，植物的生长发育需要水和养分，但灌溉施肥并不是越多越好，在应用不当的时候，不仅徒然消耗劳力和资金，甚至往往引起相反的结果。所以，在拟订这些措施的时候应该问一问植物本身，需要什么，何时需要，需要多少。又如，种子在采收以后，要想办法保持它们的休眠状态以利贮藏；在播种的时候又要采取措施打破休眠，促进发芽。各种植物的种子都有不同的特性，只有掌握种子生理的规律，因势利导，才能达到目的。

为了在本世纪末把我国建设成为“四个现代化”的社会主义国家，需要在农林业的生产和科学研究中积极引进各种新技术，以期在较短的时间内大幅度地增加生产。在植物栽培中要广泛应用各种化学药剂，如植物生长调节物质、除草剂和各种农药。这些化学药剂的使用量小，而对植物和环境所发挥的作用却非常强烈。因此要求更加严格的科学态度，在大面积使用之前常要求根据植物本身和环境条件的特点进行必要的试验。在这方面，植物生理学的理论和实验方法是非常有用的。

栽培技术措施在提高农林业生产方面过去发挥了巨大作用，今后仍然要继续发挥作用。但是，今后如果要取得重大突破，看来需要更多地注意改造植物本性方面的工作。为了这个目的，已经采用了 γ 射线、热中子和其他物理化学方法，诱导植物的遗传性发生变化。近年来，由于遗传物质的研究日益深入，人类将来还可以通过改变基因结构，使植物获得需要的性状。因此，增加生产的潜力是无穷无尽的。在这些工作中植物生理和生化的知识也是很重要的。

第二章 植物细胞的化学成分

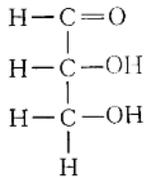
组成细胞的化学成分很复杂，但主要是碳水化合物、蛋白质、核酸和类脂四种。下面简单介绍这些物质的化学结构及其生理功能。

第一节 碳水化合物

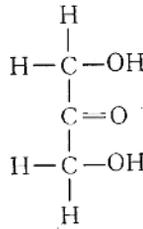
碳水化合物是植物的主要成分之一，其含量常占植物体干重的60—90%。植物捕获太阳光能进行光合作用的最主要产物就是碳水化合物。它们是植物新陈代谢和能量储藏的基本物质，如植物体中的葡萄糖、蔗糖和淀粉等；它们也构成植物体的支持骨架，如组成细胞壁的纤维素、半纤维素等。

碳水化合物是由碳、氢、氧三元素通常按1:2:1之比组成的，如 $C_5H_{10}O_5$ （五碳糖）、 $C_6H_{12}O_6$ （六碳糖）、 $C_{12}H_{22}O_{11}$ （双糖）。但是在碳水化合物中，氢与氧的比例并不永远等于2:1，例如脱氧核糖的分子式为 $C_5H_{10}O_4$ 、鼠李糖为 $C_6H_{12}O_5$ 。但也有一些化合物如乙酸 $C_2H_4O_2$ 、甲醛 CH_2O ，它们都不是糖，其分子中氢与氧之比却也为2:1。确切地说，碳水化合物是多羟醛类或多羟酮类，或水解后产生多羟醛或多羟酮的一类有机化合物。

最简单的糖是甘油醛和二羟基丙酮。



甘油醛



二羟基丙酮

碳水化合物可分成三类：

单糖 是最简单的糖，水解时不能产生更小的糖单位。

低聚糖 水解时产生2—8个单糖。

多糖 由多个单糖，通过糖苷键结合成的高分子量的复杂物质。

一、单 糖

单糖按其所含碳原子数目又可分为丙糖、丁糖、戊糖和己糖等。

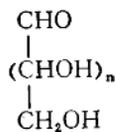
(一) 植物体中主要的单糖 植物体中主要的单糖如表 2-1 所示:

表 2-1 植物体中主要的单糖

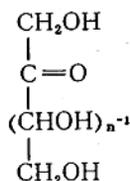
类 别	名 称	分 子 式
丙 糖	D-甘油醛 二羟基丙酮	$C_3H_6O_3$
丁 糖	D-赤藓糖 D-赤藓酮糖	$C_4H_8O_4$
戊 糖	L-阿拉伯糖 D-木糖 D-木酮糖 D-核糖 D-核酮糖 D-脱氧核糖	$C_5H_{10}O_5$ $C_5H_{10}O_4$
己 糖	D-葡萄糖 D-甘露糖 D-半乳糖 L-山梨糖 D-果糖 L-鼠李糖	$C_6H_{12}O_6$ $C_6H_{12}O_5$
庚 糖	D-景天庚酮糖	$C_7H_{14}O_7$

最简单的单糖是含有三个碳原子的糖,称丙糖,如D-甘油醛和二羟基丙酮。它们的磷酸酯在细胞代谢中占有重要地位。丁糖中的D-赤藓糖、D-赤藓酮糖是光合、呼吸代谢中的中间产物。戊糖中的D-木糖、L-阿拉伯糖是细胞壁复杂聚合物的成分,如阿拉伯糖结合成半纤维素、树胶及阿拉伯聚糖;木糖结合成半纤维素及木聚糖。五碳的D-核糖和D-脱氧核糖分别为核糖核酸和脱氧核糖核酸的成分。这二种核酸都是生物遗传上的重要物质。己糖中的D-葡萄糖、D-果糖是高等植物中常见的糖类,植物中的淀粉及纤维素都是葡萄糖构成的多糖;而果糖常存在于蜂蜜及鲜果汁中。己糖中的D-甘露糖、D-半乳糖主要以结合形式存在于多糖或糖苷中,如半乳糖存在于乳糖中(一种双糖);甘露糖存在于甘露聚糖及各种树胶中。七碳的景天庚酮糖也是光合、呼吸中的一个重要中间产物,在碳循环中占重要地位。

(二) 单糖的分子结构 单糖是多羟基醛或多羟基酮,属于多羟基醛的称醛糖,属于多羟基酮的称酮糖。



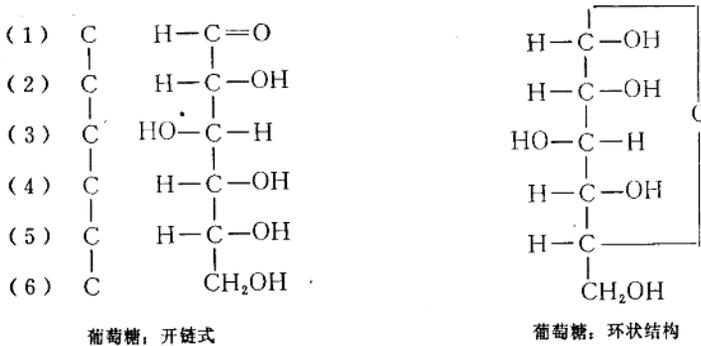
醛糖



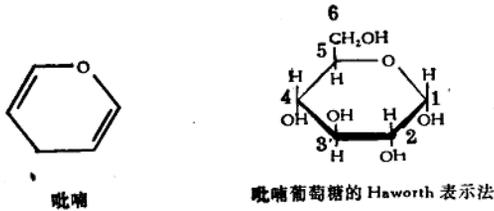
酮糖

单糖一般以两种形式存在，即开链结构与环状结构。下面以葡萄糖和果糖为例表示单糖的两种结构形式。

葡萄糖的开链式和环式结构如下：

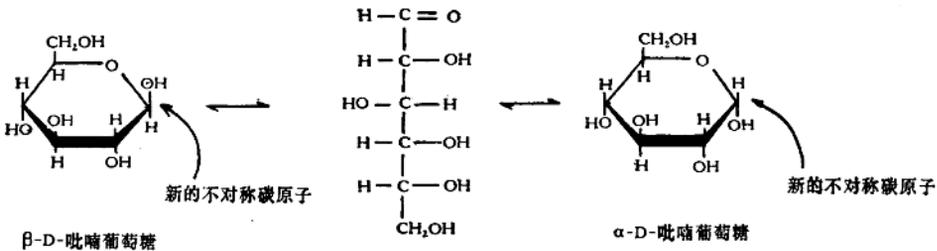


在葡萄糖的环状结构中，醛基与第五位碳原子上的羟基形成半缩醛，成为一个六员环，与吡喃的结构相似，因此它又可称为吡喃糖。哈瓦思 (Haworth) 将吡喃葡萄糖的结构式写成六角形的环状：



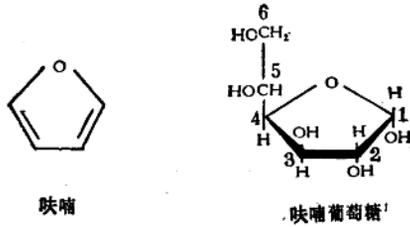
吡喃环结构在己醛糖中较普遍，除葡萄糖外，己糖中的半乳糖、甘露糖也都呈吡喃环结构。

葡萄糖的环状结构比它的开链结构多了一个不对称碳原子，因而有二种异构体，分别称为 α -及 β -异构体。



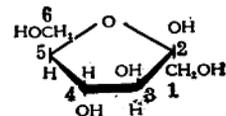
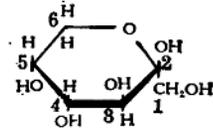
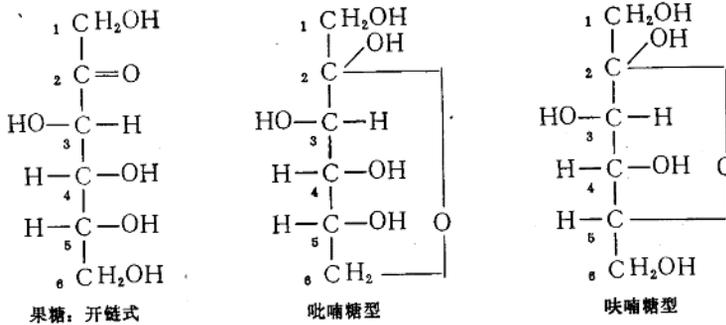
在溶液中， α -葡萄糖和 β -葡萄糖能够通过开链式而互相转变，并且与开链式形成平衡混合物。

此外，葡萄糖的环状结构还可以有1—4型，即醛基与第四位碳原子上的羟基形成半缩醛，成为一个五员环，与呋喃的结构相似，因此又称为呋喃糖。呋喃葡萄糖的结构式如下：

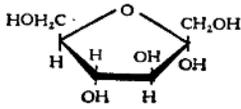
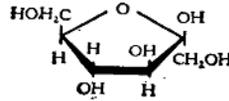


呋喃葡萄糖极活泼，比较不稳定，在自然界中很少见到。

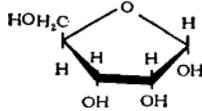
果糖是一种含酮基 $C=O$ 的糖。在花的蜜腺、蜂蜜及水果汁液中，果糖呈自由形式存在，并具有吡喃糖的结构，即它的酮基和第六位碳原子上的羟基形成闭环。处于结合状态的果糖（如在蔗糖及各种多糖中的果糖残基）则具有呋喃糖的结构，即它的酮基和第五位碳原子上的羟基形成闭环。



环状结构的果糖也有 α -及 β -两种异构体。

 α -D-呋喃果糖 β -D-呋喃果糖

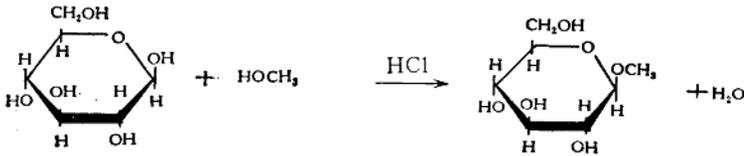
除果糖外，核糖在其衍生物中也总以呋喃糖出现。



D-呋喃核糖

(三) 糖苷 单糖分子中的苷羟基（半缩醛羟基）比一般醇羟基活泼，能与许多有机物发生脱水缩合的反应。

单糖分子中的苷羟基与其他含有一OH的有机物脱水，缩合而成的醚状化合物称为苷或配糖体。苷也有 α -及 β -两种，自然界中一般多为 β -苷。糖苷中的氧桥键特称为苷键。

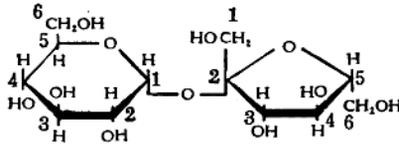
 β -D-葡萄糖 β -甲基-葡萄糖

如果另一个单糖分子代替上式中的甲醇，则两个单糖分子也可通过苷键相互连接起来而形成双糖；多个单糖以这种方式连接起来的复杂化合物，就是多糖。

二、双 糖

双糖是两分子单糖的缩合物。植物体中重要的双糖有蔗糖及麦芽糖二种。

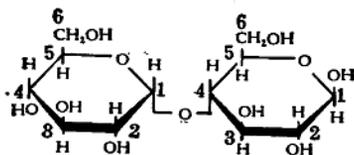
(一) 蔗糖 蔗糖是最重要的一种双糖。它在植物界中分布最广，植物体的各个部分差不多都含有蔗糖。它不仅是光合作用中的一个主要产物，而且也是植物体中碳水化合物

蔗糖(α -D-吡喃葡萄糖-1:2- β -D-呋喃果糖苷)

储藏和运输的主要形式。我们食用的甘蔗糖和甜菜糖主要是蔗糖。一般水果中也含有较多的蔗糖。

蔗糖是由一分子的 α -D-吡喃葡萄糖的苷羟基与 β -D-呋喃果糖的苷羟基脱水缩合而成的，所以它既是 α -葡萄糖苷又是 β -果糖苷。分子中没有游离的苷羟基，所以是非还原性双糖。蔗糖极易被酸水解，植物中的蔗糖酶可以水解蔗糖为葡萄糖和果糖。

(二) 麦芽糖



麦芽糖(α -D-吡喃葡萄糖-1,4-D-吡喃葡萄糖苷)

麦芽糖存在于许多植物中，但含量极微。它是淀粉的组成部分，淀粉经淀粉酶水解可以产生麦芽糖。

麦芽糖为二分子 α -D-吡喃葡萄糖通过1,4键连结，有一个自由的苷羟基，所以它是还原糖。

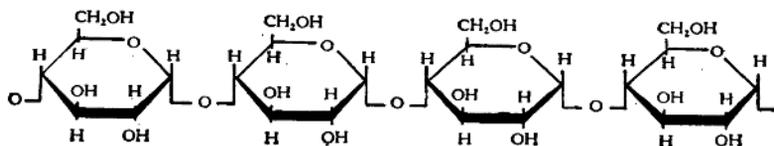
三、多 糖

多糖是由许多单糖分子缩合而成的高分子化合物，在植物体中占有很大的比例。按其功能可分为两大类：一类是储藏的营养物质，如植物的淀粉、动物的糖元；另一类是构成植物骨架的不溶性多糖，如纤维素、半纤维素等。

下面介绍几种常见的多糖：

(一) 淀粉 淀粉是许多高等植物的一种储藏物质。在禾谷类作物的种子、树木中的橡实和板栗、番薯的块根、马铃薯的块茎，以及一些植物的果实中，淀粉的含量都很高，约为20—70%；而在植物的叶子中，其含量常不超过1—2%。在植物体中，淀粉呈淀粉粒存在，其形状、结构和大小随植物种类及其成熟度而不同。

淀粉分子是由许多 α -D-葡萄糖分子缩合成的，分为直链淀粉和支链淀粉两种：



直链淀粉