

ZHIWU SHENGLIX

高等学校教材

植物生理学

(第二版)上册

潘瑞炽 董愚得 编



高等教育出版社

高等学校教材

植物生理学

(第二版) 上册

潘瑞炽 董恩得 编

*

高等教育出版社出版

新华书店北京发行所发行

人民教育出版社印刷厂印装

开本 787×1092 1/16 印张 12.5 插页 1 字数 287,000

1979年3月第1版 1983年9月第2版 1984年4月第1次印刷

印数 00,001—28,900

书号 13010·0920 定价 1.30 元



前 言

本书是根据 1977 年 10 月在成都召开的高等学校理科生物类教材会议上拟定的植物生理学教学大纲编写的。本书共十章,即植物的水分代谢、植物的矿质营养、植物的光合作用、植物的呼吸作用、植物体内有机物的转化和运输、植物的生长物质、植物的生长、植物的成花生理、植物的生殖生理和植物的抗性生理。本书主要供高等师范院校生物系使用,也可供综合大学生物系和其他高等院校有关系科教学使用和参考。

按照教学计划,本课程是在植物学、无机化学、有机化学和生物化学等课程之后开设的,因此,本书是在上述课程基础上讨论植物生理知识,避免一些不必要的重复。本书的体系是以生理功能为主线贯穿各部分,从物质合成和光能利用入手,进一步讨论它们的转变,最终表现于生长发育。这样安排,对各个生理功能的叙述,既讨论其群体生理、个体生理,也深入到细胞水平、分子水平,内在联系紧凑,使学生对各功能形成一个整体概念;同时,也符合由浅入深、由易到难和循序渐进的教学法原则。

本书的绪论、第一、二、三、四、五、十章是由华南师范大学潘瑞炽执笔,第六、七、八、九章是由北京师范大学董愚得执笔。初稿完成后,由华东师范大学、北京大学、北京师范大学、华中师范学院、东北师范大学、西南师范学院、陕西师范大学和南京大学等院校的部分教师审稿,倪晋山、余叔文、王天铎、王万里、周佩珍、戴云玲、邵莉眉和吴光明等同志及各兄弟院校提出许多宝贵意见,在此表示感谢。

在编写过程中,我们注意基本概念,重视基础理论,努力反映新的科学成就,尽力贯彻少而精、理论联系实际的原则。但是,由于我们水平有限,而且时间仓促,书中错误和不妥之处在所难免,请读者批评、指正。

潘瑞炽

董愚得

一九七九年三月

再 版 前 言

本书第一版是在 1977 年教学计划和教学大纲都未制定的特殊条件下,于极其短暂的时间内编写和印刷的,所以在内容上和文字上都存在一些问题。第一版问世后,得到读者们的鼓励和支持,也承蒙各兄弟院校的师生们提出了不少宝贵意见,深表感谢!

现在,全国试行的教学计划和教学大纲已经制定,编写教材就有个依据;并且第一版已使用了多年,优缺点也逐渐清楚;同时,随着学科的发展和对教材认识的加深,修改教材的条件逐渐成熟。本版是在第一版的基础上,根据教育部颁发的高等师范院校用的植物生理学教学大纲进行修改的。主要变动的地方是:删节了一些与其他课程完全重复的内容(如固氮微生物,脂肪、蛋白质和核酸代谢等),增添了一些必要的内容(如呼吸调节控制等)并增写了“环境污染对植物的影响”一章(由潘瑞炽执笔),调整了个别章节,在文字上也作了一些修改。

作为教材,在分量上要适合教学时数,在叙述上要符合认识规律。编者很想将本教材写为基本教材,将架子搭好,将基本内容讲透,简明扼要,条理清楚,利于自学。这样,教师就有可能补充一些必要的内容,学生就有时间参阅一些必要的课外读物,扩大眼界。不过,这只是主观愿望;能否达到这个要求,还得由读者评论。

编 者

1982年12月

目 录

前言.....	i	四、作物缺乏矿质元素的诊断.....	39
再版前言.....	ii	第二节 植物细胞对矿质元素的吸收.....	40
绪论.....	1	一、生物膜.....	40
一、植物生理学的定义和任务.....	1	二、被动吸收.....	43
二、植物生理学的产生和发展.....	1	三、主动吸收.....	44
三、植物生理学的学习方法.....	3	四、胞饮作用.....	46
第一篇 植物的物质生产和光能利用.....	5	五、矿质元素在细胞内的移动.....	46
第一章 植物的水分代谢.....	5	第三节 植物体对矿质元素的吸收.....	47
第一节 植物对水分的需要.....	6	一、植物吸收矿质元素的特点.....	48
一、植物的含水量.....	6	二、根对溶液中矿质元素的吸收.....	49
二、植物体内水分存在的状态.....	6	三、根对土壤中非溶解状态矿质 元素的吸收.....	51
三、水分在生命活动中的作用.....	7	四、影响根部吸收矿物质的条件.....	52
第二节 植物细胞对水分的吸收.....	7	五、植物地上部分对矿质元素 的吸收(根外营养).....	55
一、细胞的渗透性吸水.....	7	第四节 无机养料的同化.....	56
二、细胞的吸胀作用.....	12	一、硝酸盐的代谢还原.....	56
三、细胞的代谢性吸水.....	12	二、氮的同化.....	57
第三节 植物根系对水分的吸收.....	13	三、生物固氮.....	59
一、根系吸水的动力.....	13	四、硫酸盐同化.....	61
二、影响根系吸水的外界条件.....	15	五、磷酸盐同化.....	62
第四节 蒸腾作用.....	17	第五节 矿物质在植物体内运输.....	62
一、蒸腾作用的生理意义.....	17	一、矿物质运输的形式、途径和速度.....	62
二、植物的蒸腾部位和气孔运动.....	17	二、矿物质的分布.....	64
三、影响蒸腾作用的外内条件.....	21	第六节 合理施肥的生理基础.....	65
第五节 植物体内水分的运输.....	25	一、作物的需肥规律.....	65
一、水分运输的途径.....	25	二、合理追肥的指标.....	67
二、水分沿导管或管胞上升的动力.....	25	三、施肥增产的原因.....	69
三、水分运输的速度.....	27	四、发挥肥效的措施.....	70
第六节 合理灌溉的生理基础.....	27	小结.....	71
一、作物的需水规律.....	28	第三章 植物的光合作用.....	73
二、合理灌溉的指标.....	29	第一节 光合作用的重要性.....	73
三、合理灌溉增产的原因.....	30	第二节 叶绿体和叶绿体色素.....	75
小结.....	30	一、叶绿体的结构及成分.....	75
第二章 植物的矿质营养.....	32	二、叶绿体色素的化学特性.....	77
第一节 植物必需的矿质元素.....	32	三、叶绿体色素的光学特性.....	80
一、植物体内的元素.....	32	四、叶绿素的形成.....	83
二、植物必需的矿质元素.....	33	第三节 光合作用的机理.....	86
三、植物必需的矿质元素的生理作用.....	35		

一、原初反应	87
二、电子传递和光合磷酸化	88
三、碳同化	92
四、光合作用的产物	99
第四节 光呼吸	100
一、光呼吸的生物化学及功能	101
二、 C_3 植物和 C_4 植物的光合特征	102
第五节 光合作用的进化	105
第六节 影响光合作用的因素	106
一、外界条件对光合速率的影响	107
二、内部因素对光合速率的影响	111
第七节 植物对光能的利用	112
一、植物的光能利用率	112
二、提高光能利用率的途径	114
三、光合作用的模拟	117
小结	117
第二篇 植物体内物质和能量的转变	119
第四章 植物的呼吸作用	119
第一节 呼吸作用的概念及其生理意义	119
一、呼吸作用的概念	119
二、呼吸作用的生理意义	120
第二节 植物的呼吸代谢途径	120
一、糖酵解	121
二、三羧酸循环	123
三、戊糖磷酸途径	125
第三节 生物氧化	126
一、呼吸链	127
二、氧化磷酸化	127
三、呼吸酶在细胞中的位置	129
四、呼吸过程中的氧化酶	130
第四节 呼吸过程中能量的贮存和利用	133
一、贮存能量	133
二、利用能量	134
三、光合作用和呼吸作用的关系	135
第五节 呼吸作用的调节和控制	136
一、巴斯德效应和糖酵解的调节	136
二、戊糖磷酸途径和三羧酸循环的调节	137
三、腺苷酸能荷的调节	137
第六节 影响呼吸作用的因素	138

一、呼吸速率和呼吸商	138
二、内部因素对呼吸速率的影响	139
三、外界条件对呼吸速率的影响	140
第七节 呼吸作用与农业生产	143
一、呼吸作用与作物栽培	143
二、呼吸作用和粮食贮藏	144
三、呼吸作用和果蔬贮藏	145
小结	145
第五章 植物体内有机物的转化和运输	147
第一节 碳水化合物的代谢	147
一、单糖	147
二、寡糖	149
三、多糖	150
第二节 脂肪的代谢	156
一、脂肪的生物合成	156
二、脂肪的分解	156
三、乙醛酸循环	157
第三节 核酸的代谢	159
一、核酸的合成	159
二、核酸的分解	161
第四节 蛋白质的代谢	161
一、蛋白质的生物合成	162
二、蛋白质的分解	163
第五节 类萜、酚类和生物碱的代谢	164
一、类萜	164
二、酚类	167
三、生物碱	171
四、各种有机物代谢的相互联系	173
第六节 有机物代谢的调节	175
一、细胞内调节	175
二、细胞间调节	179
三、环境调节	180
第七节 植物体内有机物的运输	181
一、有机物运输的一般情况	181
二、有机物运输的机理	184
三、外界条件对有机物运输的影响	186
四、有机物的分配	188
小结	190

绪 论

一、植物生理学的定义和任务

植物生理学(Plant physiology)是研究植物生命活动规律的科学。

植物的生命活动是在水分代谢、矿质营养、光合作用和呼吸作用等基本代谢的基础上,表现出种子萌发、营养器官生长和运动、开花、受精、果实和种子的成熟等生长发育过程。这些生命活动是相互联系、相互依赖和相互制约的。

毛主席曾指出,人们为着要在自然界里得到自由,就要用自然科学来了解自然,克服自然和改造自然,从自然里得到自由。植物生理学是自然科学中的一门科学,所以它的任务不应局限于消极地认识自然,解释自然,更重要的是积极地去改造自然。植物生理学的任务在于研究和了解植物在各种环境条件下,进行生命活动的规律和机理,从而将这些研究成果应用于一切利用植物生产的事业中。

植物通过光合作用,利用日光能同化二氧化碳和其他无机物,形成有机物,供作动物(包括人类)和微生物的有机食物和能量来源。植物体内的光合产物,通过有机物的转变过程,形成各式各样的有机化合物(其中有些是次生物质)。这些有机化合物又是工业、医药原料或中草药的有效成分。

植物对地表、水域和大气的化学成分,产生着巨大的影响。占大气体积 21% 的氧气,就是植物光合过程中释放出来的。植物遗体参与土壤形成的过程,豆科植物等固氮植物(通过固氮微生物)的生物固氮,大大丰富了生物圈中流通和积累的总氮量。植物根部吸收矿质元素,对岩石和水源中某些无机元素也起了集聚作用。

由此可见,植物的生长发育是农业生产和林业生产的中心过程;它为畜牧业和水产业提供了有机物质基础;水土保持和环境净化与植物生长有密切关系;植物合成的植物碱、橡胶、鞣质等又是工业原料或药物有效成分。我们认识了植物的生理生化过程和本质,就可以合理地利用光、气、水、土资源,发展农(林)业生产,保护和改造自然环境,为加快社会主义建设,实现我国四个现代化,特别是农业现代化服务。

二、植物生理学的产生和发展

(一) 植物生理学与实践的关系

恩格斯早就指出,科学的发生和发展一开始就是由生产决定的。植物生理学的产生也是由生产实践的需要所决定的。

早在纪元前 1,400—1,100 年(即三千多年前),我国古代劳动人民在农业生产中就总结出许

多植物生理学的知识。例如,在甲骨文上的卜辞上就反映出作物与水分及太阳有密切的关系^①。到了西周,禹贡一书(约为纪元前七世纪的著作)把土壤分为三等九级,可知那时对土壤肥力已有了一定的认识。在公元六世纪写的《齐民要术》,更全面地总结了劳动人民在农业技术上的成就,其中涉及作物对水分和肥料的需要,植物的性别,种子的处理、繁殖和贮藏等知识。在西欧,罗马人使用的肥料,除动物的排泄物外,还包括某些矿物质,如灰分、石膏和石灰等^②。他们也知道绿肥的作用。所有这些,都说明由于古代劳动人民的生产实践,已出现植物生理学的萌芽。没有生产劳动,任何人都不可能凭空创造出植物生理学。

科学的植物生理学开端于十六世纪到十七世纪的土壤营养的试验(包括矿质营养和水分营养)。从时代背景来看,这是由于受到文艺复兴哲学思想的影响,开始由对天与神的崇拜转为对物质世界的重视。从农业生产来看,由于生产发展,要求植物生理学回答的问题很多,如植物体中的物质从哪里来的,植物怎样进行营养的,等等。那时还是偏重于解决土壤营养问题,后来才发展到要解决空气营养问题。

在以后的岁月中,资本主义经济对农业生产提出更高的要求;同时,物理学和化学都有飞跃的发展,使植物生理学研究方法有较大的改进,而且应用物理、化学原理认识生理变化,这就大大推动了植物生理学的研究工作。到了十九世纪,植物生理学逐渐形成为一门独立的学科。在以往大量的生产实践经验和前人的工作基础上,法国布森戈(J. Boussingault, 1802—1879)对氮素营养和光合作用提出理论根据,并开始以植物为对象进行较细致的研究工作;德国李比西(J. Liebig, 1803—1873)提出施矿质肥料以补充土壤营养的消耗,成为利用化学肥料理论的创始人。他们两人的工作可以说是植物生理学成为一门独立学科的标志。

生产实践决定植物生理学的产生,而植物生理学的发展又促进农(林)业生产的前进。例如,利用溶液培养法了解到植物必需的矿质元素后,就奠定了施用化学肥料的理论基础,使作物产量成倍成倍地增加;将植物激素深入研究的成果,应用于生产,在防止器官脱落、调节生长、插条生根、贮藏和提高产量等方面均起着较大的作用,人为调控植物的生育,获得高产;由植物激素的研究逐渐引伸出来的化学除草剂代替了几千年来人工除草,大大节约了劳动力;春化现象和光周期现象的发现,对栽培、引种、育种等方面的贡献也很大;通过植物组织培养的研究,进一步认识到植物细胞“全能性”,从一个体细胞培养出一个完整植株,这在整个生物学领域中是一个重大突破,而且为育种学提供了创新的方法;弄清光合作用的本质,使作物栽培和育种对太阳光能利用的重视,合理安排栽培季节和种植规格,育出高光效品种,最大限度地利用光能,提高产量;在人们逐步明确光合过程机理的基础上,开展人工模拟光合作用的工作,获得初步成果,并向着人工合成有机物,最终人工合成粮食的方向迈进。

(二) 植物生理学与其他学科的关系

植物生理学是从植物学分出来的,是植物学的分科。植物的结构和功能是统一的。全部生理活动都建立在细胞活动的基础上,所以,在探讨植物各种生理功能时,必须与植物细胞学、植物形

① 朱培仁,1957. 甲骨文所反映的上古植物水分生理学知识. 南京农学院学报, 2: 173—212.

② 普里亚尼施尼柯夫,1955. 农业化学, 73 页. 高等教育出版社.

态解剖学联系起来。随着学科的发展,逐步得知不同生态类型的植物或不同分类地位的植物的某些生理性状(譬如对水分和 CO_2 的利用,对光的适应,等等)是有所不同的。所以,植物生理学的进展,有助于植物生态学及植物分类学对这些问题的深入认识;反之,植物生态学和植物分类学的知识,亦使植物生理学对植物界的生理活动了解得更全面、更深入。

植物生理学的发展与其他学科也有关,其中与物理学、化学的关系最密切。近年来,植物生理学研究水平从群体、整体水平,器官、组织水平,深入到细胞水平、亚显微结构水平,以至分子水平,从宏观到微观。要说明生理活动的机理,必须由植物生理学、化学和物理学等工作者的共同协作,才能求得解决。例如,光合作用的机理、呼吸代谢变化、物质进出细胞等等,往往引用许多现代物理和生物化学的知识。至于植物生理学的研究手段,更是非借助精密的科学实验技术和仪器(例如,层析、电泳、分级离心、放射性同位素示踪、冰冻蚀刻、分光光度计、质谱仪、电子显微镜等等)不可。

三、植物生理学的学习方法

要学好植物生理学,一定要贯彻下列观点,才能掌握其精神实质,学以致用,也才能分析问题和解决问题。

(一) 辩证唯物主义观点

植物的生命活动是一种高级的物质运动形式的表现,它与外界环境的联系非常紧密,因此,学习植物生理学时,不应该用孤立的、静止的、片面的观点去分析问题,必须坚持辩证唯物主义的观点,尤其是用矛盾分析的方法去分析问题。

1. 生理过程就是一种矛盾运动 植物的生命活动本身就是一种矛盾运动,例如,吸水与失水、光合与呼吸、同化与异化,都是矛盾的现象,植物就是在各种矛盾过程中生长发育,而且也只有有这样既矛盾又统一的过程中,才能生长发育。

2. 内因是变化的根据,外因是变化的条件 植物的生命活动是由植物本身的特性和外界环境共同影响的。不同植物在同一环境中表现不一(例如寒潮到来,水稻幼苗有冷死的可能,而小麦不会冻死),同一植物在不同环境中表现也不相同(例如晚稻在短日照下才能完成光周期诱导,可以抽穗开花;而在长日照下就不能完成光周期诱导,不能抽穗开花)。所以,任何一种生理过程都受内因和外因的影响。外因是变化的条件,内因是变化的根据。在处理生产上出现的问题时,既须重视外因的影响,应用各种措施去调节植物的生命活动;同时更必须注意内因的特性,因势利导,才能得到积极的效果。例如,水稻可以在低洼田地生长,而大豆、花生在过湿田地上种植则会烂种、烂根。所以,在自然面前无所作为的消极态度,或是不管自然规律而一味蛮干的反科学态度,都是十分错误的。

3. 抓主要矛盾和矛盾的主要方面 植物生命活动是非常复杂的,就拿叶子发黄来说,原因很多,光照不足、氮肥缺乏、温度过低、病害、衰老等条件中任何一种,都会使叶色变黄。然而,植物生命活动却不是杂乱无章的。我们在处理生产上的生理问题时,一定要善于区别主要矛盾和次要矛盾、矛盾的主要方面和次要方面等,要用全力找出它的主要矛盾和矛盾的主要方面。看清

问题,抓住关键,问题就可迎刃而解了。否则,就会被复杂的表面现象所迷惑,不是眉毛胡子一把抓,解决不了问题,就是如堕烟海,无从抓起。

4. 事物都是一分为二的 植物生活离不开外界环境,如温度、水分、肥料等都是植物生活必不可缺的,但是温度过高或水肥过多,也能转而为害。我们必须树立一分为二的观点,充分发挥环境因素积极的一面,限制其消极的一面,甚至将消极因素变为积极因素。例如,植物是需要水分的,但土壤水分过多反而使植物受湿害或涝害。在生产实践上,要保证土壤水分不过多也不缺少,使植物生长正常。但是,也可以利用干旱进行播种前干旱锻炼,以增强抗旱性;或是利用干旱抑制生长(如水稻晒田、小麦蹲苗),以促进后期的发育。

(二) 实践观点

植物生理学是一门实验科学,所以,学习植物生理学,必须强调实验观察。一方面到生产第一线进行周密的观察和调查研究,对植物生命活动有丰富的感性认识,才能在理论上掌握其规律性;另一方面在实验室内,把植物安排在人工控制的条件下,借助实验仪器以探索其生理变化,譬如叶子的光合作用、根的吸收水肥,甚至某种功能中的某个反应。这种控制若干条件而只改变少数条件去研究局部变化的方法,就是实验方法中的分析方法。应用分析方法,可以取得大量的资料,从而认识个别生理过程或一个生理过程的某个反应。但是,各生理过程不是各不相关的,所以,在分析之后,还要进行综合工作,综合各个生理过程的相互关系、植物与环境条件的相互作用。这样分析与综合相结合的研究方法所获得的结论,才是较为完整的知识。

(三) 进化发展观点

一种植物有它的过去、现在和将来,有它的发展过程。生命现象是连续的,个别的植物只不过是整个链条中的一个环节。用实验方法所得的结果,只不过是一种植物或某些植物一生中或一段时间,或是某些植物一代中的个别生理活动的结论,因此是不完整的。所以要正确理解植物的生理功能(例如各种向性运动,发育所要求的温度高低和日照长短等),必须运用进化发展的观点,从植物历史上去追寻,才能得出完善的答案。实验法同历史法是相互辅助的。实验法给我们以具体数据,历史法则从历史的观点,指出进化上的适应和可能发展的途径。

第一篇 植物的物质生产和光能利用

代谢(metabolism)是维持生命各种活动(如生长、繁殖和运动等)过程中化学变化(包括物质合成、转化和分解)的总称。植物代谢的特点在于它能把环境中简单的无机物直接合成为复杂的有机物,因而植物成为地球上最重要的自养生物。

植物的代谢,从性质上可分为物质代谢和能量代谢,从方向上可分为同化(assimilation)或合成(anabolism)和异化(disassimilation)或分解(catabolism)。具体来说,植物从环境中吸收简单的无机物,经过各种变化,形成各种复杂的有机物,综合成为自身的一部分,同时把太阳光能转变为化学能,贮藏于有机物中。这种合成物质的同时获得能量的代谢过程,叫做同化作用。反之,植物将体内复杂的有机物分解为简单的无机物,同时把贮藏于有机物中的能量释放出去,供生命活动用。这种分解物质的同时释放能量的代谢过程,叫做异化作用。这样划分不是绝对的,其实在同化作用中有异化反应(如光合作用中的水光解),在异化作用中有同化反应(如呼吸作用中生成水)。同化和异化是密切联系的对立统一,只有这种辩证的统一,才能构成植物的生命活动,植物的个体才得到发展。

本篇分为三章:植物的水分代谢、植物的矿质营养和植物的光合作用。前两章叙述植物对水肥的吸收和利用,属于土壤营养;后一章讨论绿色植物利用外界的二氧化碳和水,合成蔗糖等有机物,同时将光能转变为化学能贮藏于光合产物中,属于空气营养。简单来说,本部分就是说明碳水化合物等物质的初级合成和光能转变为化学能的过程。

第一章 植物的水分代谢

陆生植物是由水生植物进化而来的,因此,水是植物的一个重要的“先天”环境条件。植物的一切正常生命活动,只有在一定的细胞水分含量的状况下,才能进行,否则,植物的正常生命活动就会受阻,甚至停顿。所以说,没有水,就没有生命。在农业生产上,水是决定收成有无的重要因素之一,农谚说:“有收无收在于水”,就是这个道理。

植物从环境中不断地吸收水分,以满足正常生命活动的需要。但是,植物又不可避免地要丢失大量水分到环境中去。这样就形成了植物水分代谢(water metabolism)的三个过程:吸收水分、水分在植物体内运输和水分的排出。

第一节 植物对水分的需要

一、植物的含水量

植物体中都含有水分,但是植物体的含水量并不是均一和恒定不变的,因为含水量与植物种类、器官和组织本身的特性和环境条件有关。

不同植物的含水量有很大的不同,例如水生植物(水浮莲、满江红、金鱼藻等)的含水量可达鲜重的90%以上,在干旱环境中生长的低等植物(地衣、藓类)则仅占6%左右。又如草本植物的含水量为70—85%,木本植物的含水量稍低于草本植物。

同一种植物生长在不同环境中,含水量也有差异。凡是生长在荫蔽、潮湿环境里的植物,它的含水量比生长在向阳、干燥的环境中要高一些。

在同一植株中,不同器官和不同组织的含水量的差异也甚大。例如,根尖、嫩梢、幼苗和绿叶的含水量为60—90%,树干为40—50%,休眠芽为40%,风干种子为10—14%。由此可见,凡是生命活动较旺盛的部分,水分含量都较多。

二、植物体内水分存在的状态

水分在植物体内的作用,不但与其数量有关,也与它的存在状态有关。水分在植物细胞内通常呈束缚水和自由水两种状态,而这又与原生质有密切联系。

原生质的化学成分,主要是由蛋白质组成的,它占总干重60%以上。蛋白质的分子很大,分子量在一万至几千万,分子直径为1—100纳米(nanometer,简写为nm),其水溶液成为高分子溶液,具有胶体的性质,因此,原生质是一个胶体系统(colloidal system)。蛋白质分子形成空间结构时,疏水基(如烷基基、苯基等)包在分子内部,而许多亲水基(如 $-\text{NH}_2$, $-\text{COOH}$, $-\text{OH}$ 等)则暴露在分子的表面。这些亲水基对水有很大的亲和力,容易起水合作用(hydration)。所以原生质胶体微粒具有显著的亲水性(hydrophilic nature),其表面吸引着很多水分子,形成一层很厚的水层(图1-1)。水分子距离胶粒越近,吸附力越强;相反的,则吸附力越弱。靠近胶粒而被胶粒吸附束缚不易自由流动的水分,叫做束缚水(bound water);距离胶粒较远而可以自由流动的水分,叫做自由水(free water)。事实上,这两种状态水分的划分是相对的,它们之间并没有明显的界限。

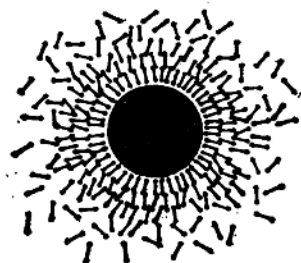


图1-1 亲水胶粒周围的水层示意图

自由水参与各种代谢作用,它的数量制约着植物的代谢强度,如光合速率、呼吸速率、生长速度等。自由水占总含水量百分比越大,则代谢越旺盛。束缚水不参与代谢作用,而植物要求低微的代谢强度去渡过不良的外界条件,因此束缚水含量与植物抗性大小有密切关系。由此可见,自

由水和束缚水的比率往往影响植物的代谢强度。

自由水/束缚水的比率是经常变化着的。正常进行强烈代谢的细胞,它的自由水含量占总含水量的百分比高,而束缚水含量则低,所以自由水/束缚水比率大;休眠种子或越冬植物细胞则相反,自由水/束缚水比率小。由于自由水含量大小不同,所以原生质亲水胶体有两种不同的状态:一种是含水较多的细胞,原生质胶粒完全分散在介质(medium)中,胶粒和胶粒之间联系减弱,胶体呈现溶液状态,这种状态的胶体称为溶胶(sol);另一种是含水较少的细胞,其原生质胶粒和胶粒相互结成网状,液体则分布于网眼内,胶体便失去流动性而凝结近似固体状态,这种状态的胶体称为凝胶(gel)。除了休眠种子的原生质是呈凝胶状态外,在大多数情况下,植物细胞原生质都呈溶胶状态。这点可从原生质运动的事实得到证明。自由水越多,原生质粘性就越小,代谢越旺盛;反之,则粘性大,代谢弱。粘性(viscosity)是指液体流动时受阻的现象。

三、水分在生命活动中的作用

水分在植物生命活动中的作用是很大的,水分含量的变化密切地影响着植物的生命活动。

第一、水分是原生质的主要成分。原生质的含水量一般在70—90%,使原生质呈溶胶状态,保证了旺盛的代谢作用正常地进行,例如根尖、茎尖。如果含水量减少,原生质便由溶胶变成凝胶状态,生命活动就大大减弱,例如休眠种子。如果细胞失水过多,可能引起原生质破坏而致死亡。

第二、水分是代谢作用过程的反应物质。在光合作用、呼吸作用、有机物质的合成和分解的过程中,都有水分子参与。

第三、水分是植物对物质吸收和运输的溶剂。一般来说,植物不能直接吸收固态的无机物质和有机物质,这些物质只有溶解在水中才能被植物吸收。同样,各种物质在植物体内的运输,也要溶在水中后才能进行。

第四、水分能保持植物的固有姿态。由于细胞含有大量水分,维持细胞的紧张度(即膨胀),使植物枝叶挺立,便于充分接受光照和交换气体,同时,也使花朵张开,有利于授粉。

由于水分在植物生命活动中起着如此重大的作用,所以,满足植物对水分的需要是植物体正常生存十分重要的条件;适时灌溉是夺取农业丰收的重要保证。

第二节 植物细胞对水分的吸收

一切生命活动都是在细胞内进行的,吸水(absorption of water)也不例外。细胞吸水有三种方式:未形成液泡的细胞,靠吸胀作用去吸水;液泡形成以后,细胞主要靠渗透性吸水;另外还靠与渗透作用无关的代谢性吸水。在这三种方式中以渗透性吸水为主。

一、细胞的渗透性吸水

渗透作用是水分进出细胞的基本过程。水分移动需要能量作功,所以要首先讨论自由能和水利势的概念,然后再讲渗透问题。

(一) 自由能和水势

根据热力学原理,系统中物质的总能量可分为束缚能(bound energy)和自由能(free energy)两部分。束缚能不能转化为用于做功的能量,而自由能是在温度恒定的条件下用于做功的能量。一种物质每一摩尔的自由能就是该物质的化学势(chemical potential)。水势就是偏摩尔体积水的化学势,衡量用于反应或移动的能量的高低。人们把相同温度下一个系统中一偏摩尔容积的水与一偏摩尔容积纯水之间的自由能差数,叫做水势(water potential)^①。纯水的自由能最大,水势也最高。但是水势的绝对值不易测得。因此,在同样温度和同样大气压的条件下,测定纯水和溶液的水势,以作比较。纯水的水势定为零,其他溶液就与它相比。溶液中的溶质颗粒降低水的自由能,所以溶液中水的自由能要比纯水低,溶液的水势就成负值。溶液越浓,水势越低。水势通常以巴(bar)来表示,一巴等于 10^6 达因/平方厘米;也可以用大气压(atmosphere)表示,一巴等于0.987大气压。

现列举几种化合物在 25°C 下的水势和不同环境下叶片的水势范围,使读者对水势得到大体概念:纯水的水势是0巴,荷格伦特(Hoagland)氏培养液是-0.5巴,海水是-25巴,1摩尔蔗糖溶液是-26.9巴,1摩尔氯化钾溶液是-44.6巴。完全膨胀的叶片的水势是0巴;土壤水分供应充足、生长迅速的叶片的水势是-2到-8巴之间;土壤干旱、生长缓慢的叶片的水势是-8到-15巴之间。中生的草本植物叶在水势低于-15巴情况下,短期内可以生存,如水势低至-20到-30巴,则叶片伤亡;沙漠灌木在严重干旱的情况下,叶片生长停顿,其水势极低,为-30到-60巴,甚至有-100巴的报道。

和其他物质一样,水分移动需要能量,因此,水分一定是从高势区域顺着能量梯度(energy gradient)流到低势区域,也就是说,水分是由水势高处流到水势低处。

(二) 渗透作用

把蚕豆种皮或猪膀胱紧缚在漏斗上,注入蔗糖溶液,然后把整个装置浸入盛有清水的烧杯中,漏斗内外液面相等[图1-2(1)]。由于蚕豆种皮或猪膀胱是接近半透膜(semipermeable

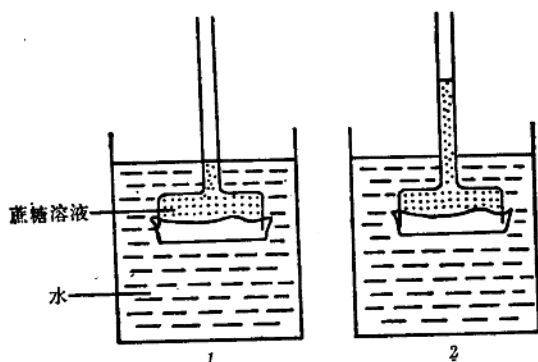


图1-2 渗透现象

1. 实验开始时; 2. 经过一段时间

^① 一个系统的水势是系统中一偏摩尔水分在相同温度条件下,从纯水移向系统中某一点时,可用于做功的能量。

membrane)(即让水分子通过而蔗糖分子不能透过的一种薄膜),所以整个装置就成为一个渗透系统。在一个渗透系统中,水的移动方向决定于半透膜两边溶液的水势高低。水势高的溶液的水,流向水势低的溶液。实质上,半透膜两边的水分子是可以自由通过的,可是清水的水势高,蔗糖溶液的水势低,从清水到蔗糖溶液的水分子比从蔗糖溶液到清水的水分子多,所以在外观上,烧杯中清水的水流入玻璃管内,玻璃管内液面上升,静水压也开始增高。随着水分逐渐进入玻璃管内,液面越上升,静水压也越大,压迫水分从玻璃管内向烧杯移动速度就越快,膜内外水分进出速度越来越接近。最后,液面不再上升,停留不动,实质上是水分进出的速度相等,呈动态平衡[图 1-2 (2)]。水分从水势高的系统通过半透膜向水势低的系统移动的现象,就叫做渗透作用(osmosis)。

(三) 植物细胞是一个渗透系统

一个成长植物细胞的细胞壁主要是由纤维素分子组成的,它是一个水和溶质都可以通过的透性膜(permeable membrane)。质膜和液泡膜则不同,两者都是半透膜(关于生物膜的结构详见第二章),因此,我们可以把原生质层(包括质膜、中质和液泡膜)当作一个半透膜来看待。液泡里面的细胞液含有许多溶解于水中的物质,具有水势。这样,细胞液、原生质层和环境中的溶液之间,便会发生渗透作用。所以,从物理学角度来看,可以把植物细胞看作是一个渗透系统。

我们可用一个简单的实验去证明这一点。把具有液泡的细胞置于某些对细胞无毒害的物质(例如蔗糖)的浓溶液中,外界溶液的水势低,细胞液水势高,细胞液的水分就向外流出,液泡体积变小,细胞液对原生质体和细胞壁的压力也减低,因为细胞壁和原生质体都具伸缩性,这时整个细胞的体积便缩减一些。假如此时的外界溶液还是比较浓,水势比细胞液低,细胞液的水分将继续外流,但是,由于细胞壁的伸缩性有限,而原生质体的伸缩性较大,所以细胞壁停止收缩,而原生质体继续收缩下去,这样,原生质体便开始和细胞壁慢慢分开。起初只是细胞的各角上稍微分离,后来分离的地方渐渐扩大,最后原生质体和细胞壁完全分开,原生质体收缩成球状小团(图 1-3)。原生质体和细胞壁之间的空隙便充满着蔗糖溶液。植物细胞由于液泡失水,而使原生质体和细胞壁分离的现象,称为质壁分离(plasmolysis)。从这个现象可以看到,原生质层确是半

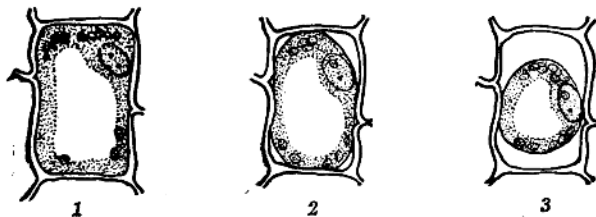


图 1-3 植物细胞的质壁分离现象

1. 正常细胞; 2, 3. 进行质壁分离中

透膜,植物细胞是渗透系统。

如果把发生了质壁分离现象的细胞浸在水势较高的稀溶液或清水中,外面的水分便进入细

胞,液泡变大,整个原生质体慢慢地恢复原来状态,这种现象叫做质壁分离复原(deplasmolysis)。由于原生质层不是一个理想的半透膜,事实上溶质是可以通过原生质层的,只不过速度较慢;因此发生质壁分离的细胞如果较长时间放在浓溶液中,溶质逐渐进入细胞,细胞液浓度提高,外界水分进入细胞,最后也会产生质壁分离复原现象。

我们可以利用质壁分离现象解决下列几个问题:第一、说明原生质层是半透膜。第二、判断细胞死活。只有活细胞的原生质才是半透膜,才有质壁分离现象;如细胞死亡,原生质结构破坏,半透膜性质消失,不能产生质壁分离现象。第三、测定细胞液的渗透势。

(四) 细胞的水势

细胞吸水固然与其细胞液的渗透势有关,但并不完全决定于渗透势,因为原生质体的外围还有细胞壁存在,限制原生质体膨胀;与此同时,细胞亲水胶体又有吸水的本领,所以细胞吸水情况比前述渗透作用更复杂。

细胞吸水情况决定于细胞水势。典型细胞水势是由三个势组成的:

$$\psi_w = \psi_M + \psi_s + \psi_P$$

ψ_w 是细胞或组织的水势, ψ_M 是衬质势(matric potential), ψ_s 是渗透势(osmotic potential), ψ_P 是压力势(pressure potential)。

衬质势是细胞胶体物质亲水性和毛细管对自由水束缚而引起水势降低值。未形成液泡的细胞具有一定的衬质势(详后),但已形成液泡的细胞,其衬质势很小,只占整个水势的微小部分,通常省略不计。上述公式可简化为:

$$\psi_w = \psi_s + \psi_P$$

本公式适于有液泡的细胞或细胞群。

渗透势亦称溶质势(solute potential)。渗透势是由于溶质颗粒的存在而使水势降低的部分。溶液的渗透势决定于溶液中溶质颗粒(分子或离子)总数。譬如在 0.1 摩尔浓度的 NaCl 中,有将近 80% 的 NaCl 分解成 Na^+ 和 Cl^- , 即它的溶质颗粒总数比同浓度的非电解质多 80%, 渗透势也低 80%。如果溶液中含有多种溶质,则其渗透势是各种渗透势的总和。植物细胞的渗透势值因内外条件不同而异。一般来说,温带生长的大多数作物叶组织的渗透势在 -10 至 -20 巴,而旱生植物叶片的渗透势很低,达 -100 巴之多。渗透势的日变化和季节变化也颇大,凡是影响细胞液浓度的外界条件,都使其渗透势改变。

压力势是外界压力影响体系水分移动的势值。细胞吸水膨胀而对细胞壁产生的压力叫做膨压(turgor pressure)。膨压是细胞紧张度(turgidity)产生的原因,膨压的数值反映细胞紧张度的大小。由于细胞壁具有有限的伸缩性,所以,在细胞壁受膨压作用而延伸的同时,势必引起压力势的加大。压力势与渗透势及衬质势相反,后两者是负值,而压力势往往是正值。草本作物叶片细胞的压力势,在温暖天气的下午约为 +3 至 +5 巴,晚上则为 +15 巴。在特殊情况下,压力势会等于零或负值。例如质壁分离时,压力势是零;剧烈蒸腾时,细胞的压力势会呈负值。

细胞含水量不同,细胞体积会发生变化(尤其是嫩叶和细胞壁未木质化的细胞),渗透势和压

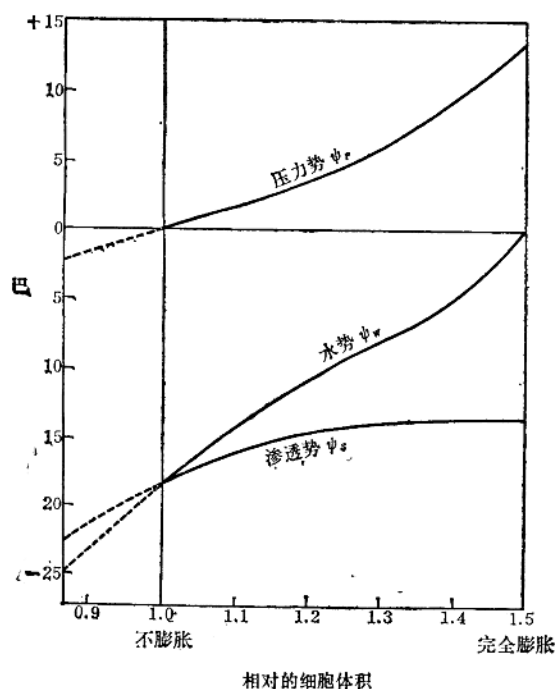


图 1-4 植物细胞的相对体积变化与水势(ψ_w)、渗透势(ψ_s)和压力势(ψ_p)之间的关系的图解

力势因之也发生改变。现以图 1-4 说明细胞水势、渗透势和压力势三者在细胞不同体积中的变化。在细胞初始质壁分离时(相对体积=1.0),压力势为零,细胞的水势等于渗透势,两者都呈最小值(约-20巴)。当细胞吸水,体积增大时,细胞液稀释,渗透势增大(使它负得少一些),压力势也增大。当细胞吸水达到饱和时(相对体积=1.5),渗透势与压力势的绝对值相等(约 15 巴),但符号相反,水势便为零,不吸水。

前面已经指出,叶片细胞的压力势在剧烈蒸腾时,是呈负值的(图 1-4 的虚线部分),因为在蒸腾迅速时,细胞壁表面蒸发失水多于原生质体蒸发失水,所以原生质体不会脱离细胞壁。细胞壁便随着原生质体的收缩而收缩,压力势就从正值变为负值。失水越多,压力势越负。从该图左边还可以看出,在上述情况下,水势低于渗透势。

(五) 细胞间的水分移动

上面讨论细胞水分在清水或溶液中的交换过程是从水势高的流到水势低的。细胞之间的水分流动方向又决定于什么呢?

相邻两细胞的水分移动方向,决定于两细胞间的水势差异,水势高的细胞中的水分向水势低

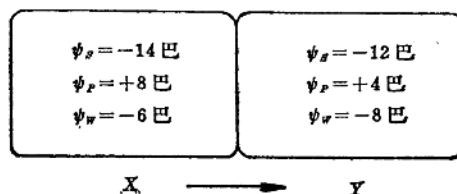


图 1-5 两个相邻细胞之间水分移动的图解