

绿色植物的生活

[美] A. W. 高乐斯顿 著



上海科学技术出版社

內 容 提 要

本书从植物生理学的角度, 簡單扼要地闡述綠色植物的生命活动过程。全书包括: 綠色植物和整个自然界、綠色植物的細胞、植物的营养、植物的生长、分化和形态建成等五个部分。

本书一开始就叙述了綠色植物与整个自然界关系和它所起的作用; 然后用植物生理学結合生物化学和生物物理学等观点来闡明植物的生命活动現象和它的本质; 最后并以現代生物学观点結合实验方法, 研究綠色植物的分化和形态建成。

本书可供大专院校生物系学生、中学生物教师和学生、生物学工作者及生物学爱好者参考。

«FOUNDATIONS OF MODERN BIOLOGY SERIES»

THE LIFE OF GREEN PLANT

Arthur W. Galston

Prentice-Hall, Inc. 1962

綠色植物的生活

吳相鉦譯

上海科学技术出版社出版 (上海瑞金二路 450 号)

上海市书刊出版业营业許可証出 093 号

中华书局上海印刷厂印刷 新华书店上海发行所发行

开本 850×1156 1/32 印张 3 10/32 排版字数 85,000

1966 年 6 月第 1 版 1966 年 6 月第 1 次印刷

印数 1—3,000

統一书号 13119·724 定价 (科六) 0.48 元

目 录

1	綠色植物和整个自然界	1
	太阳是一个热核反应系統	2
	輻射能	3
	食物的供应	5
2	綠色植物的細胞	6
	細胞核和核蛋白体	7
	其他細胞器	13
	細胞壁	18
	液泡和液泡膜	20
	原生质环流	24
	細胞的类型	24
3	植物的营养	28
	光合作用	28
	矿质营养	39
	水分代謝	47
4	植物的生长	53
	生长的动力学	55
	分生組織和組織的构成	56
	生长的控制	61
	生长激素	62
	生长抑制剂	75

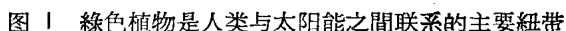
5	分化和形态建成	78
	器官培养和組織培养与形态建成的研究	80
	生殖器官的分化	91
	內因节律	100



綠色植物和整个自然界

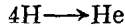
地球上生命的故事，也象地球本身的故事一样，要从太阳讲起。除去人类最近才开始利用原子能以外，太阳能始终是絕大多數生物的唯一能源。所有能够作功的机器都需要一定的能源才能开动起来：钟表利用卷紧的发条的能量，水电站利用从高处落下的水的动能，汽車利用汽油在氧化时所放出的化学能。所有的生物也是一样的，它們从可以被氧化的“燃料”中取得能量，这些“燃料”就是食物。从化学上讲，食物的分子是极其多种多样的，但是我們只要研究最主要的食物（简单的糖即葡萄糖）就可以得到一个食物化学性质的概念了。葡萄糖是 $C_6H_{12}O_6$ ，其中含有 6 个碳原子，12 个氢原子和 6 个氧原子。这种食物几乎是每一个活細胞中基本食物的分子，它是通过活的綠色細胞的光合机器，直接利用太阳能而生产的（图 1）。

因此，当一株綠色植物生长时，它实际上是在不断地汲取太阳能。人类或者直接消耗植物，或者消耗那些吃綠色植物的生物，因此人类也是在間接地汲取太阳能。甚至以汽油为动力的汽車，利用的也是已变成化石性的太阳能，因为这些太阳能是亿万年前死去的生物通过光合作用所累积起来的。假使沒有綠色植物起这种轉換太阳能的作用，地球上所有的生命都将停止。唯一的例外可能是某些細菌，它們是通过氧化一些不普遍存在的物质，例如亚铁离子来获得能量的。不过即使是这些生物，恐怕也是間接依賴太阳能的，何况对地球上全部生物來說，它們毕竟是很小的一部分。



近二十多年来,人們逐漸認識到,比原子小的一些粒子发生相互作用时,能产生巨大的能量。虽然原子能研究的发展是从裂变反应的发现开始的,但今天核子反应的研究却集中在聚变反应上。裂变反应是指象鈾这样大的原子分裂成为較小的原子和小于原子的粒子;聚变反应是指一些小的单位,例如质子,聚合在一起而形成比較大的单位,例如 α 粒子。聚变反应就是氫彈的基本原理,人們研究这种反应的另一目的,就是企图获得可控制的热核反应系统,作为工业上的能源。

[2]



事实上,参加热核聚变反应的4个氢原子,质量各为1.008;而从这一反应所产生的氦原子,质量为4.003。既然参加反应的质量比较多($4 \times 1.008 = 4.032$),而反应所产生的质量却比较少($1 \times 4.003 = 4.003$),于是方程式就不平衡了。根据爱因斯坦的质能关系方程式 $E = MC^2$ (E 为能量,以尔格为单位; M 为质量,以克为单位; C 为光速,每秒 3×10^{10} 厘米),损失的这一部分质量(0.029 质量单位)转变成能量了。虽然尔格是一个很小的单位(4千万个以上的尔格才是1卡),但这个方程式说明,只要有极少的质量变成能量,就会放出极大量的能来。据估计在太阳内部每分钟约有1亿2千万吨质量转变成能量,放射到太空中,成为辐射能。

在太阳辐射能中,地球表面每年约得到 5.5×10^{23} 卡,或约为每年每平方厘米 100,000 卡。在这些辐射能中,约有 1/3 消耗于水分的蒸发,剩下约有 67,000 卡可用于光合作用及其他方面。光合作用每年把大气里二氧化碳中的 2 千亿吨碳转变为糖;约为人类每年生产的全部产品重量的 100 倍。虽然光合作用是地球上规模最大的化学过程,但绿色植物利用辐射能的效率并不算高。全地球上每年的光合作用平均为 33 卡/厘米²,也就是说,光合作用只利用了可供利用能量的 1/2000 左右。当然,这个数字并不能给我们一个准确的概念,因为地球上有许多地方完全没有植物,而大量的辐射能却落到那些地面上。若作适当的校正,以地球上被绿色植物所覆盖的那一部分面积上的辐射能为基础来计算,那么全世界的光合作用效率可能是百分之几。

辐 射 能

当太阳这一热核反应炉中的氢转变为氦时,会产生许多种辐射。虽然这种辐射是多种多样的,但它们都是一个连续光谱的一部分,在这个光谱中各种辐射的特点,就是波长不同(图2)。若用数字来表示这些波长,可用毫微米作为基本单位(1微米是百万分

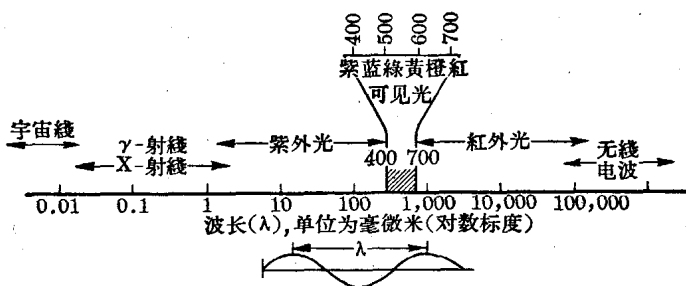


图 2 以波长的对数为标度画成的辐射光谱

之一米；1 毫微米是十亿分之一米）。可見光譜大約在 400~700 毫微米之間。有些人能够看見这个范围以外的紫外光或紅外光，但 400~700 毫微米是一个合理的平均范围。400 毫微米是光譜的藍紫一端，700 毫微米是紅色一端，光譜中的顏色依次为紫、藍、綠、黃、橙至紅。奇怪的是，植物对辐射的敏感范围几乎完全和人的眼睛一样，只有几种細菌能利用人所不能看到的紅外光。

在二十世紀初期，德国的物理学家馬克思·普朗克确定辐射能是包含在称为量子的顆粒中的，这些量子中所含能量的多少和辐射的頻率成正比。換一种方式来表示，就是：

$$E = h \times \nu$$

量子的 普朗克 辐射的
能量 常数 頻率

因为所有辐射的前进速度都相同（每秒 3×10^{10} 厘米），又因为頻率乘波长就等于光速，所以可由已知的波长求出頻率，反之亦然。因此，光的波长越长，它的頻率就越低，量子中的能量也就越少。

太阳的辐射达到地面时，由于許多复杂的情况，会发生很大的变化。例如，大气中的臭氧(O_3)就会吸收很多紫外光。这是很幸运的，因为紫外光若不减弱，会使地球上的生物受到严重的伤害。水蒸汽吸收很多紅外光（热綫），大气中的少量二氧化碳也在某种程度上吸收一些紅外光。这也有助于使地球上的溫度保持在适于生物的范围之内。最后落在地面上的太阳能，主要是可見光和紅外光，但也有少量波长較长的紫外光。这些透过大气的辐射就是地球上所有生物的能量基础。正是綠色植物通过它的光合作用过

程,才貯藏下来一部分落到地面上的輻射能。

食物的供应

所有的动物和人类,都是依賴綠色植物所累积的太阳能来生活的。植物通过光合作用能累积多少能量,决定于光合作用每年貯藏 2 千亿吨碳这一数字还能增加到多大程度。

增加食物产量的一个方法是扩大耕地面积和增加单位面积产量。关于光合生产率的大多数估計数字都說明: 地球上的水域对光合总产量的貢獻最大,地球上的光合作用約有一半(甚至可能高达 80%)发生在海洋和淡水区域中。我們是否能“耕种”海洋或者用极为肥沃的培养液在很大的“培养缸”中培养各种藻类作为食物? 在这些新型的农业中,植物学的知識显然将起很大的作用。

另一个增加食物产量的途徑就是改造植物本身。由于科学的农业之发展,目前植物学在这方面已經作出了很多貢獻。遺傳学把越来越优良的植物品种給我們栽培;植物生理学告訴我們注意植物在营养方面的需要,教我們用特殊的化学处理方法去改变植物的生长习性;植物保护学告訴我們如何防治病虫害;土壤学告訴我們如何去提高土壤肥力并保持这种复杂的土壤环境,其中包括土粒、有机物和生物。也許,有一天我們会对光合作用的机制了解得如此深刻,使我們能够控制并改进植物体内光合作用的效率,甚至在活細胞以外有效地重复它。

綠色植物的細胞

科學家們總是力圖把他們所研究的問題歸結為尽可能簡單的術語。生物學家公認細胞是所有生物的基本結構單位和功能單位，已有一百多年了。當然，對單細胞的生物來說，細胞就是生物體；對於多細胞的生物，就還有進一步的組織和分化的問題，以及細胞間的協調和競爭的問題。雖然沒有一個謹嚴的生物學家會認為了解細胞就等於了解整個生物體；但對生物進行有意義的研究，細胞確實是一個合理的起點。因此讓我們先看一看所有細胞的一般特點，然後再詳細研究高等綠色植物細胞的特點。

細胞的大小變化很大，細菌細胞的直徑小於1微米，而伸長的細胞可長達數毫米。即使是一個相當小的細菌細胞，也會有 10^{12} 個分子之多。基本生物結構的這種巨大的複雜性，使我們清楚地認識到，為什麼研究生物學所用的方法及其精確程度，大大不同於研究物理學或化學所用的方法（物理學和化學的研究單位可以簡單到一個單獨的質子或一個單獨的量子）。

一個人工分離出來讓它單獨生長的植物細胞，通常呈球狀（圖3）；但它被其他細胞包圍時，就呈多角形。莖或根的伸長區中的細胞，形狀大致象一個盒子，長約50微米，寬約20微米，高約10微米，體積大約為10,000立方微米。假若1千萬個這樣的細胞緊密地排在一起，總體積為1立方厘米或1毫升。一個植物細胞複雜的和高度分化的結構，包含三個主要區域：

1. 細胞壁 這是比較堅硬的，一般認為是沒有生命的、化

学上很复杂的物质，这些物质由细胞的其他部分所分泌；

2. 原生质体(或细胞中活的部分) 它由一个有选择透性的膜完全包围着；

3. 液泡 它是一个没有生命的贮藏器官，含有水溶液，其中为无机盐和代谢活动所产生的有机分子。

细胞壁起着植物的骨骼的作用，它使植物体坚固，并具有一定的形状。液泡的功能是作为一个排泄系统，因为液泡中所聚积的物质会由于细胞中的化学变化而被有效地除去。因此我们必需在原生质体中寻找那种代表着生命特征的不休止活动的场所，而这种活动是具有我们称为生命的那种有高度组织和变动状态的特点的。

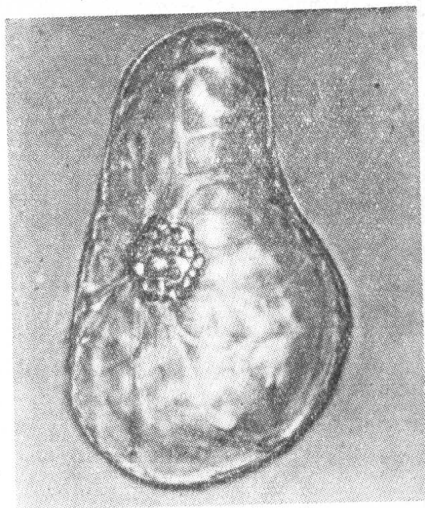


图 3 一个生长在悬滴培养中的单独的豌豆大细胞

注意细胞壁，中央的大细胞核，核周围的淀粉粒，还有细胞质丝和悬在其中的一个大液泡

细胞核和核蛋白体

在最近几十年中，生物学家们已经有理由肯定细胞中原生质体的主要成分在结构、化学和功能上的意义。细胞内，在大小和重要性方面，细胞核(图 4)应被认为是主要的细胞器。这是一种球状的颗粒，通常直径为 5~10 微米，包含着细胞的基本的遗传信息，其形式呈长线状，是由复杂的称为脱氧核糖核酸(简称 DNA)的物质组成的。在不发生分裂的细胞中，DNA 通常呈一种染色质的网；染色质对于某些颜色很深的染料有很大的亲和力，因此得到了这个名称。当一个细胞快要分裂成两个细胞时，就可清楚地看到染色质实际上是以一种称为染色体的棒状颗粒的形式而存在的，每个细胞中的染色体，都有一个基本而固定的数目。例如，在

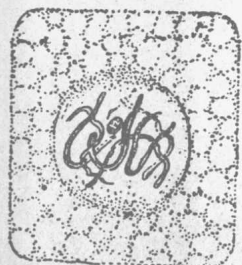
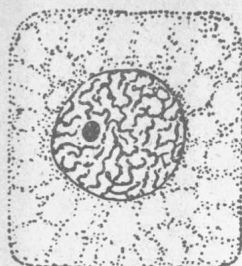


图 4 未分裂的
(上)和正在分裂
(下)细胞中的
细胞核

豌豆植株中，几乎每个细胞都有 14 个染色体，分成两组，每组 7 个，每一组都是由亲本的一个组衍生而来的。同样地，人体细胞中染色体的基本数为 46，其中一半来自母亲，另一半来自父亲。

完全成双成对的一套染色体称为二倍体 ($2n$)，由父本或母本得来的基本数称为单倍体 (n)。高等植物体的所有细胞至少都是二倍体，不过成熟的花粉粒中和胚珠中胚囊内的性细胞是单倍体。在生殖过程中，单倍体是由孢子母细胞中所进行的减数分裂或无丝分裂而产生的。当单倍体的性细胞融合而产生合子时，就恢复成二倍体。因此，就染色体数目和 DNA 来说，高等植物是通过这样的循环：单倍体与二倍体在其中相互交替，来源不同的单倍体细胞融合后就形成了新的二倍体的个体，这就提供了一个产生新型生物体的机会。

直到最近，人们一直认为植物体的所有细胞都是二倍体，但是新的证据说明有些细胞是二倍体的倍数，例如 $4n$ ， $6n$ ， $8n$ 等等。这些多倍体可能是由于细胞核分裂后没有紧接着分为两个细胞而形成的。细胞中染色体的倍数现在已能用天然的或合成的各种化学药剂来控制。

在染色体中发现的 DNA 分子，人们都相信它的形式是两条互相交错的螺旋状结构(图 5)。每个个别的分子都是非常长的，它们都由许多个基本单位串成长链而成，这些基本单位称为核武酸，共有四种。长链中核武酸的排列次序大概决定着这个长链所携带的遗传信息。例如，假定分别以 A, B, C, D 来代表这四种核武酸，那么排列顺序为 -ABCD- 的长链和排列顺序为 -ACBD- 或 -ADBC- 或 -ABBACD- 的长链所组成的遗传信息就不同。因此，我们人类和每一种生物的遗传实质，大概就在于 DNA 分

子中核甡酸单位的某种重复的排列情况，而 DNA 是在我們的細胞核中的染色体里面的。

在大多数生物的細胞中，細胞核与細胞的其余部分(这部分称为細胞质)是被一个核膜分开的。用电子显微鏡可以看到这个膜，它是双层的，上面有一些小孔和突起，与細胞质相通。細胞分裂之前，当細胞核分裂(有絲分裂)时，核膜好像是完全分解了，剩下的核物质就可以与原生质体的其余部分自由地混合。以后，每一个細胞核中的一个或几个核仁就完全不再是一个有組織的小顆粒，大概是溶化在細胞质中了。核仁是在細胞中染色体上的特定部位形成的，主要由称为核糖核酸(RNA)的物质組成。RNA 与 DNA 在化学上的区别就是：RNA 中的每一个核甡酸单位都含有一个称为核糖的糖，而 DNA 中則含有另一个类似的糖，因为这种糖中少一个氧，所以称为脫氧核糖。RNA 也象 DNA 一样，大概也是由重复的核甡酸单位串連成的长鏈所組成的。事实上，人們认为 DNA 是把一种細胞类型所特有的基本图形印在 RNA 之上的。目前，生物学家們相信，所有能够自我繁殖的生物学单位(染色体、病毒等)，都是依靠 DNA 或 RNA 来傳遞基本信息的。

目前我們已有很好的证据說明細胞中蛋白质的合成需要 RNA。大多数研究工作者都相信一种蛋白质的特异性，是由其中的氨基酸分子的特殊排列順序所产生的，而这种

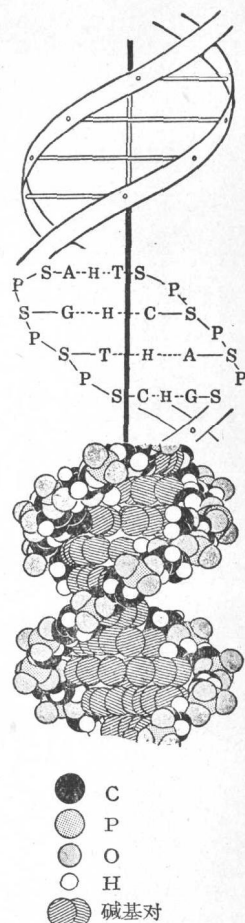


图 5 DNA 分子的螺旋状結構

成对的螺旋是长的、綫型的多核甡酸鏈。P 和 S 两个字母代表每一螺旋中磷酸(P)和糖(S)的基石；A, T, G, C 四个字母代表核甡酸单位中的四个碱基，即腺嘌呤(A)，胸腺嘧啶(T)，鳥嘌呤(G)和胞嘧啶(C)；H 代表这些对碱基間的氢鍵，氢鍵使两个螺旋联系在一起

排列順序又由細胞中 RNA 分子的某種結構特點所決定。最後，一直可以把這種特點追溯到 RNA 中核糖酸單位的排列順序，而 RNA 中的這種順序大概又是決定於細胞核中的 DNA。因此細胞核基因中的 DNA 就是通過把它的特異性傳遞給 RNA，再由 RNA 傳遞給蛋白質，而控制着原生質中蛋白質的特異性的。我們還不知道 RNA 控制蛋白質分子中氨基酸排列順序的確切機制，但是這樣假定是合乎邏輯的：即 RNA 中核糖酸排列的順序使得 RNA 分子中產生特殊的表面特性，而某些氨基酸就正好能安在 RNA 長鏈上的這些特殊位置上。

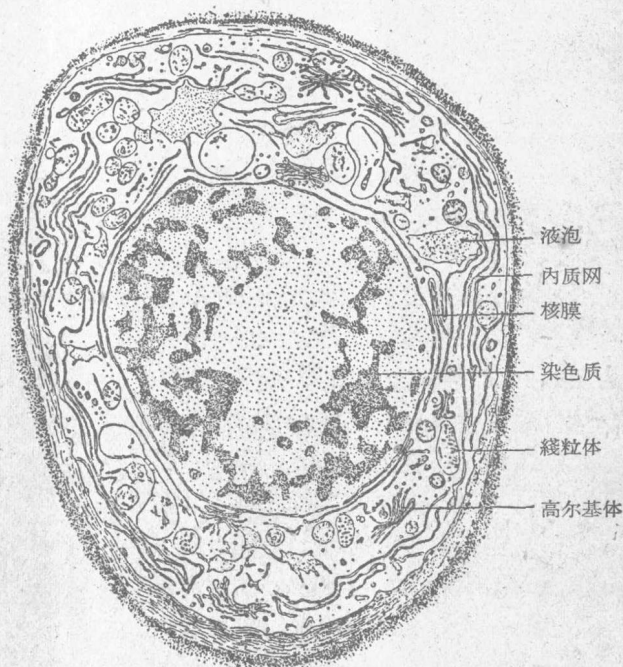


图 6 电子显微镜下的玉米根尖細胞

这是从距頂端 75 微米处所作的橫切面。中央的一部分为細胞核，注意其中色較深的染色质区域以及双层核膜上的許多小孔；貫穿在整个細胞质中的很长的沟渠状物为內质网，它是細胞核的双层膜上的突起；有些突起的杯状或圓形顆粒为綫粒体，其内部的突起为嵴；聚成一群的、頂端膨大的、短的沟渠状物是高尔基体；細胞质中顏色較淺内部有点的区域为液泡

巨大的蛋白质分子是由組成它的氨基酸合成的，这发生于細胞质的各个部分中，其中也包括核蛋白体，核蛋白体是很小的球状的顆粒，直径不到1微米。核蛋白体好象位于称为內质网的沟渠状双层膜的多分枝系統上的膨大部分(图6)。这些沟渠状的结构起源于細胞核上的双层膜，一直延伸到細胞质的所有各个角落。在匀浆器中使細胞破碎后，可以用离心法把一堆核蛋白体分离出来，这种分离出来的核蛋白体在加有适当RNA时，就能把氨基酸合成为蛋白质。虽然核蛋白体大概是細胞中蛋白质合成的主要場所，但其他細胞器，例如綫粒体和叶綠体，大概也具有这种功能。

核蛋白体和其他細胞器所合成的許多种蛋白质，調节着細胞中所发生的化学反应的速度。这些蛋白质具有特殊的催化特性，我們称之为酶。酶的作用有决定性意义，因为它们是通过控制那些合成細胞成分的化学反应而决定着細胞的根本特性的。例如，在某些种植物中，开紅花和开白花的植物之間，在遺傳上的差別仅仅是由于一对基因。从化学上說，这种差別的根源就在于紅色品种的花瓣細胞中有一种酶，能把无色的前体物质轉变为紅色色素，而白色品种中就不能发生这种轉变。細胞质中这种酶的合成是由細胞核中的遺傳物质DNA所控制的，因此决定花瓣顏色的，正是这种DNA(图7)。这种控制大概是通过細胞核中所制造的RNA而傳遞給細胞质的。

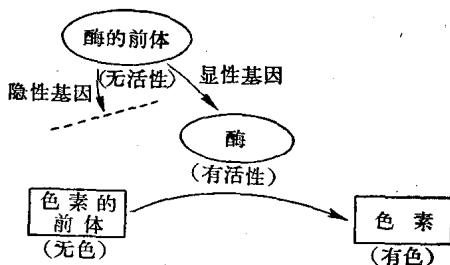


图7 基因可能控制特殊的酶的合成，而酶又控制着細胞中的化学作用

在任何一個細胞中，都有上千种酶，每一种酶控制着一种化学反应或一类近似的化学反应。許多种酶都已被我們从細胞中提取出来，并被純化，分离，最后結晶出来。它們主要是或純粹是由蛋白质組成的。某些酶完全是蛋白质。另一些酶主要是蛋白质(酶本体)，其上又連接着一个小分子(輔酶)(图8)。在这种情况下，

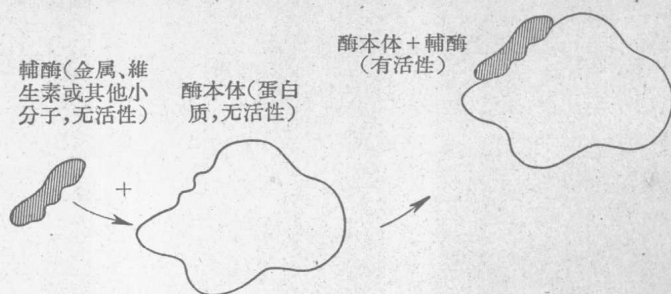
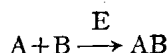


图 8 有些酶是由一个大的蛋白质的酶本体和小的辅酶组成的
只有酶本体-辅酶的复合体才有活性

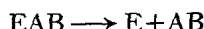
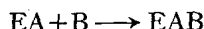
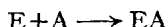
酶本体或辅酶都不能单独起催化作用；假若这两部分分开了，催化活性就停止了；假若它们再结合起来，催化活性又可完全恢复。

能起辅酶作用的各类分子为：(a)金属，象铁、锰、铜、锌、钼、镁等；(b)维生素，象硫胺素、核黄素、烟碱酸、吡醛素等。无论是金属类型或维生素类型的辅酶，有活性的辅酶单位常要比单纯的金属或维生素复杂一些；例如，铁可能存在于血晶质中，血晶质是一种有机的络合分子，其中央为铁；烟碱酸可能成为一种被三个磷酸所酯化的衍生物。某些酶，例如含金属的黄蛋白类，就含有一种类型以上的辅酶。有一种特殊的含金属的黄蛋白称为乙醛氧化酶，它的有活性的酶分子除去含有基本的结构蛋白以外，还有游离的铁、血晶质中的铁和一种复杂的结合形式的核黄素，称为核黄素腺嘌呤双核武酸。所有这些辅酶都是它的活性所需要的，并且它们必须联结在蛋白质的恰当位置上，才能有效。

酶催化许多种化学反应，其中包括合成、分解、水解、氧化、还原等反应。它们也催化一些基团的传递反应，如氨基、甲基、磷酸基的传递等等。一般地说，一种酶有一种特异性，它仅仅催化一种反应或一种类型的反应，而酶的特异性最后是由基因所决定的。所有的酶在起作用时，好象都是先与它所作用的物质形成一个化学的络合物，然后酶与底物的络合物再发生某种内部的分子重新排列，结果使底物发生变化，最后放出反应的产物来。例如，假定两种小分子A和B，慢慢结合而形成一种大分子AB，并且这一反应是由酶E所催化的，那么下列总反应



就可分为以下几步：



若将这些方程式加在一起，总反应就是



注意，在这里酶好象并不是反应中的一个成分。最后一个步骤中酶的再生，就解释了它在总反应中的催化作用，并且只要很少量的酶，就可以使底物和产物发生很大的总的变化。极少量的矿质元素和维生素之所以在生理过程中特别重要，就是因为它们是特殊酶分子中的辅酶。

因此，分布在各种细胞器上和细胞质的非颗粒部分之上的酶，就是细胞中化学工厂的直接主宰。所有的细胞之所以有其各自的特点，是由于它们都有自己的化学组分；而化学组分又是由细胞中的酶决定的；酶的性质决定于细胞质中的 RNA；而 RNA 的特性又决定于细胞核中的 DNA。

其他细胞器

线粒体为腊肠状的细胞器，长一至数微米，宽约半微米。它们有一个双层膜，膜的內层旋卷成无数片状的嵴(图 9)。线粒体能氧化各种有机物的分子，从而在这一过程中放出能量。人们相信这是线粒体在细胞中的主要功能。象对核蛋白体一样，也可以用离心法把一堆线粒体从细胞匀浆中分离出来，然后用适当的有机物质喂给它。当线粒体中发生氧化作用时，能量就貯藏在三磷酸腺甙(ATP)的特殊的高能磷酸键中(图 10)。因为细胞能利用这些键中的能量来作各种各样的功，所以連續不断地发生的线粒体中的氧化作用，就供給细胞以它所需要的“能量货币”ATP。典型的细胞中有上百个线粒体，分散在整个细胞质中。在代谢特别活