



iCourse · 教材
高等农林院校基础课程系列



自主创新
方法先行

植物生理学

主编 苍 晶 李 唯

高等教育出版社



iCourse · 教材
高等农林院校基础课程系列



自主创新
方法先行

植物生理学

主 编 苍 晶 李 唯

副主编 于 晶 陈 刚 张东向 陈展宇 赵会杰 孙广玉

编 委 (按姓氏笔画排序)

于 晶 (东北农业大学)
孙广玉 (东北林业大学)
李 唯 (甘肃农业大学)
李富恒 (东北农业大学)
刘丽杰 (齐齐哈尔大学)
苍 晶 (东北农业大学)
陈 刚 (扬州大学)
陈展宇 (吉林农业大学)
张东向 (齐齐哈尔大学)
张治安 (吉林农业大学)
张秀丽 (东北林业大学)
张 超 (齐齐哈尔市园艺研究所)
赵会杰 (河南农业大学)
徐庆华 (东北农业大学)
龚春梅 (西北农林科技大学)
薛瑞丽 (河南农业大学)
魏小红 (甘肃农业大学)

高等教育出版社·北京

内容简介

植物生理学是研究植物生命活动规律及其与环境关系的科学,是农学类、生物科学类各专业的重要专业基础课程。

本教材是“iCourse·教材:高等农林院校基础课程系列”之一,全书共12章,按照“细胞生理→代谢生理→信号转导→发育生理→逆境生理”的体系编排,主要内容包括:植物细胞的结构与功能;植物的水分生理、矿质营养、光合作用、呼吸作用、同化物运输与分配;植物的细胞信号转导、植物生长物质;植物的生长生理、生殖生理、成熟和衰老生理;植物的逆境生理。为方便学生复习和自学,本教材配套的数字课程提供大量相关内容的数字资源,是教材内容的有力补充和扩展。

本书可作为全国高等院校植物生产类、生物科学类相关专业的植物生理学教材,也可作为植物学科各领域的教学、科研人员及考研学生的参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

植物生理学 / 苍晶, 李唯主编. -- 北京: 高等教育出版社, 2017.9

iCourse·教材. 高等农林院校基础课程系列

ISBN 978-7-04-047244-8

I. ①植… II. ①苍… ②李… III. ①植物生理学—高等学校—教材 IV. ①Q945

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 064896 号

Zhiwu Shenglixue

项目策划 王 瑜 李光跃 陈琪琳 李艳霞 吴雪梅

策划编辑 李 融 孟 丽 责任编辑 李 融 封面设计 张 楠 责任印制 田 甜

出版发行 高等教育出版社
社 址 北京市西城区德外大街4号
邮政编码 100120
印 刷 北京人卫印刷厂
开 本 850mm×1168mm 1/16
印 张 24.75
字 数 650千字
购书热线 010-58581118
咨询电话 400-810-0598

网 址 <http://www.hep.edu.cn>
<http://www.hep.com.cn>
网上订购 <http://www.hepmall.com.cn>
<http://www.hepmall.com>
<http://www.hepmall.cn>
版 次 2017年9月第1版
印 次 2017年9月第1次印刷
定 价 42.00元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换
版权所有 侵权必究
物 料 号 47244-00

iCourse·数字课程(基础版)

植物生理学

主编 苍晶 李唯

<http://abook.hep.com.cn/47244>

登录方法:

1. 电脑访问 <http://abook.hep.com.cn/47244>, 或手机扫描下方二维码、下载并安装 Abook 应用。
2. 注册并登录, 进入“我的课程”。
3. 输入封底数字课程账号(20 位密码, 刮开涂层可见), 或通过 Abook 应用扫描封底数字课程账号二维码, 完成课程绑定。
4. 点击“进入学习”, 开始本数字课程的学习。

课程绑定后一年为数字课程使用有效期。如有使用问题, 请发邮件至:

lifescience@pub.hep.cn



iCourse·教材
高等农林院校基础课程系列



自主创新
方法先行

植物生理学

主编 苍晶 李唯

用户名 密码 验证码 9502 进入课程

内容介绍

纸质教材

版权信息

联系方式

“植物生理学”数字课程与纸质教材一体化设计, 紧密配合。数字课程包括课件, 动画、视频、参考文献及拓展阅读等多种资源类型, 丰富知识的呈现形式, 以此辅助学生拓展知识、规范操作、跟踪前沿, 引导学生自主学习, 掌握相关技能点和知识点。充分运用多种形式媒体资源, 极大地丰富了知识的呈现形式, 拓展了教材内容。在提升课程教学效果同时, 为学生学习提供思维与探索的空间。

相关教材



植物生理学实验
陈刚 李胜



农业生态学
林文雄 陈雨海



普通遗传学实验
张祖新 严长杰

高等教育出版社

数字资源 先睹为快



视频



动画



拓展阅读



扫描二维码
下载Abook应用

出版说明

“十二五”是继续深化高等教育教学改革、走以提高质量为核心的内涵式发展道路和农林教育综合改革深入推进的关键时期。教育教学改革的核心是课程建设，课程建设水平对教学质量和人才培养质量具有重要影响。2011年10月12日教育部发布了《教育部关于国家精品开放课程建设的实施意见》（教高〔2011〕8号），开启了信息技术和网络技术条件下校、省、国家三级精品开放课程建设的序幕。作为国家精品开放课程展示、运行和管理平台的“爱课程（iCourse）”网站也逐渐为高校师生和社会公众认知和使用。截至目前，已启动2911门精品资源共享课和696门精品视频公开课的立项建设，其中的1000多门精品资源共享课和600多门精品视频公开课已经在“爱课程（iCourse）”网站上线。

高等教育出版社承担着“‘十二五’本科教学工程”中国国家精品开放课程建设的组织实施和平台建设运营的重要任务，在与广大高校，特别是高等农林院校的调研和协作中，我们了解到当前高校的教与学发生了深刻变化，也真切感受到课程和教材建设所面临的挑战和机遇。如何建设支撑学生自主学习和校际共建共享的课程和新形态教材成为现实课题，结合我社2009年以来在数字课程建设上的探索和实践，我们提出了“高等农林院校基础课程精品资源共享课及系列教材”建设项目，并获批列入科技部“科学思维、科学方法在高等学校教学创新中的应用与实践”项目（项目编号：2009IM010400）。项目建设理念得到了众多农林高校的积极响应，并于2012年12月—2013年6月，分别在北京、扬州、武汉、哈尔滨、福州等地陆续召开了项目启动会议、研讨会和编写会议。2014年，项目成果“iCourse·教材：高等农林院校基础课程系列”陆续出版。

本系列教材涵盖数学、物理、化学化工、计算机、生物学等系列基础课程，在出版形式、编写理念、内容选取和体系编排上有不少独到之处，具体体现在以下几个方面：

1. 采用“纸质教材+数字课程”的出版形式。纸质教材与丰富的数字教学资源一体化设计，纸质教材内容精练适当，并以新颖的版式设计和内容编排，方便学生学习和使用；数字课程对纸质教材内容起到巩固、补充和拓展作用，形成以纸质教材为核心，数字教学资源配合的综合知识体系。

2. 创新教学理念，引导自主学习。通过适当的教学设计，鼓励学生拓展知识面和针对某些重要问题进行深入探讨，增强其独立获取知识的意识和能力，为满足学生自主学习和教师教学方法的创新提供支撑。

3. 强调基础课程内容与农林学科的紧密联系，始终抓住学生应用能力培养这一重要环节。教材和数字课程中精选了大量有实际应用背景的案例和习题，在概念引入和知识点讲授上也总是从实际问题出发，这不仅有助于提高学生学习基础课程的兴趣，也有助于加强他们的创新意识和创新能力。

4. 教材建设与资源共享课建设紧密结合。本系列教材是对各校精品资源共享课和教学改革成果的集成和升华,通过参与院校共建共享课程资源,更可支持各级精品资源共享课的持续建设。

建设切实满足高等农林教育教学需求、反映教改成果和学科发展、纸质出版与资源共享课紧密结合的新形态教材和优质教学资源,实现“校际联合共建,课程协同共享”是我们的宗旨和目标。将课程建设及教材出版紧密结合,采用“纸质教材+数字课程”的出版形式,是一种行之有效的方法和创新,得到了高校师生的高度认可。尽管我们在出版本系列教材的工作中力求尽善尽美,但难免存在不足和遗憾,恳请广大专家、教师和学生提出宝贵意见与建议。

高等教育出版社

2014年7月

前言

植物生理学是研究植物生命活动规律及其与环境相互关系的科学,是农学类、生物科学类各专业的重要专业基础课程。随着植物生理学科的迅猛发展,国内外植物生理学教材建设始终受到高度重视。作为“iCoures·教材:高等农林院校基础课程系列”之一,本教材是在2011年“植物生理学数字课程”的基础上,不断丰富和关注植物生理学学科发展动态及学生学习状态,集各类相关教材之所长编写而成。该教材力求简明扼要,避免内容重复与陈旧;反映学科进展,兼顾经典学科间交叉的知识点;体现农林特色,理论联系实际;丰富数字资源,适应个性培养。

本教材共分12章,每章前设置了“章节提要”“关键词”和“知识导图”,概括本章要点,引导学生构建主体知识体系;每章后设置了“问答题”和“开放性讨论”,帮助学生回顾并及时掌握重点内容。

全书编写分工如下:绪论李富恒;第1章张东向;第2章李唯;第3章苍晶;第4章龚春梅;第5章陈展宇;第6章于晶;第7章徐庆华;第8章张治安;第9章赵会杰、薛瑞丽;第10章魏小红;第11章陈刚;第12章孙广玉、张秀丽。本教材初稿完成后,由部分编写人员交叉互审,全书由苍晶统稿。张东向、徐庆华、于晶、孟婧、刘丽杰、张超、卢秋薇等人在原稿的润色、中英文名词对照表的编排及全书的校对等方面付出了辛勤劳动。

为了方便学生灵活自主学习,本教材通过“纸质教材+数字课程”的形式出版,配套设计的“植物生理学”数字课程,提供了课件、动画、图片、习题库、章节小结、拓展知识窗及主要章节或重要知识点的授课视频等大量数字资源,一方面通过多种媒体形式激发学生学习兴趣,另一方面通过拓展知识增强学生对植物生理学知识的理解,并开阔视野,是本教材的有力补充和扩展。

本教材编写过程中引用了国内外相关教材与论文的资料和图表,并得到高等教育出版社生命科学与医学出版事业部的大力支持和帮助,在此一并表示衷心感谢!

由于编者水平有限,书中难免存在疏漏错误或欠妥之处,敬请读者批评指正。

苍晶 李唯

2016年8月

目 录

绪论·····	001
---------	-----

第 1 章 植物的细胞生理·····	010
--------------------	-----

第一节 细胞壁·····	012
第二节 细胞膜·····	016
第三节 微膜系统·····	020
第四节 微梁系统·····	030
第五节 微球体系统·····	034
第六节 胞间连丝·····	037
第七节 细胞浆的性质·····	039

第 2 章 植物的水分生理·····	044
--------------------	-----

第一节 水在植物生活中的作用·····	046
第二节 植物细胞对水分的吸收·····	048
第三节 植物根系对水分的吸收·····	054
第四节 植物的蒸腾作用·····	059
第五节 植物体内水分的运输·····	066
第六节 合理灌溉的生理基础·····	067

第 3 章 植物的矿质营养·····	071
--------------------	-----

第一节 植物必需的矿质元素·····	073
第二节 植物细胞对矿质元素的吸收·····	080
第三节 植物根系对矿质元素的吸收·····	090
第四节 矿质元素在植物体内的运输与分配·····	096
第五节 植物对氮、硫、磷的同化·····	097
第六节 合理施肥的生理基础·····	103

第 4 章 植物的光合作用	109
第一节 光合作用概述	111
第二节 光合色素	112
第三节 光合作用的机理	118
第四节 光呼吸	138
第五节 影响光合作用的因素	141
第六节 植物的光能利用率	149
 第 5 章 植物的呼吸作用	 154
第一节 植物呼吸作用概述	156
第二节 高等植物呼吸作用的多样性	157
第三节 呼吸作用的调节与能量利用	174
第四节 呼吸代谢与其他物质代谢的关系	177
第五节 影响呼吸作用的因素	180
第六节 呼吸作用与农业生产	183
 第 6 章 植物体内同化物的运输与分配	 187
第一节 同化物运输的途径和形式	189
第二节 同化物运输的机理	194
第三节 同化物的配置与分配	199
 第 7 章 植物细胞信号转导	 208
第一节 信号与受体结合	210
第二节 跨膜信号转换	213
第三节 胞内信号转导	215
第四节 细胞生理反应	221
第五节 细胞信号转导网络	221
 第 8 章 植物生长物质	 223
第一节 生长素类	225
第二节 赤霉素类	233
第三节 细胞分裂素类	238

第四节	脱落酸·····	244
第五节	乙烯·····	250
第六节	其他天然的植物生长物质·····	254
第七节	植物激素间的相互作用·····	254
第八节	植物生长调节剂及其在农业生产上的应用·····	256
第 9 章	植物的生长生理 ·····	262
第一节	植物细胞的生长生理·····	264
第二节	种子生理·····	269
第三节	植物生长的基本特性·····	278
第四节	外界环境对植物生长的影响·····	293
第五节	植物的光形态建成与光受体·····	295
第 10 章	植物的生殖生理 ·····	305
第一节	成花诱导生理·····	307
第二节	花器官形成生理·····	318
第三节	授粉受精生理·····	323
第 11 章	植物的成熟和衰老生理 ·····	330
第一节	种子与果实的成熟·····	332
第二节	植物的衰老·····	343
第三节	植物器官的脱落·····	348
第 12 章	植物的逆境生理 ·····	353
第一节	植物逆境生理通论·····	355
第二节	寒害与植物的抗寒性·····	358
第三节	热害与植物的抗热性·····	363
第四节	旱害与植物的抗旱性 ·····	365
第五节	涝害与植物的抗涝性·····	369
第六节	盐害与植物的抗盐性·····	371
第七节	植物的抗病性·····	374
第八节	环境污染与植物抗性·····	378

绪论

植物生理学是研究植物生命活动规律及其与外界环境条件相互关系的科学，回答“植物活着的道理是什么”的问题，主要探索植物物质代谢与能量代谢、生长发育与形态建成、信息传递和信号转导等方面的内容。植物生理学的发展起源于农业生产实践，经历了孕育、诞生与成长、发展与壮大等漫长的过程。未来植物生理学向着微观和宏观两个方面发展，并体现“研究层次深、学科交叉广、联系实践密、研究手段新”等特点。

植物生理学是一门实验科学，要学好植物生理学必须重视实验方法和实验技能的训练，坚持理论联系实际。

关键词

植物生理学 研究内容和任务
发展简史 研究展望

一、植物生理学的定义、研究内容和任务

植物生理学 (plant physiology) 是研究植物生命活动规律及其与外界环境条件相互关系的科学。

植物的生命活动十分复杂,但大致可分为生长发育与形态建成、物质代谢与能量代谢、信息传递和信号转导 3 个方面。依其研究内容,植物生理学可分为 6 个方向:

1. 细胞生理

细胞是植物体生命活动的基本单位。植物的一切物质代谢、能量代谢、信息传递和信号转导,以及生长、分化和发育都发生在细胞中或源于细胞。植物细胞具有全能性,其产生一个完整植株的潜在能力也要依赖于细胞内的基因表达和调控才能得以实现。因此,要了解植物生命活动的规律和本质,必须从细胞水平、分子水平开展细胞生理研究。

2. 代谢生理

代谢 (metabolism) 是指维持生命活动过程中各种化学变化的总称。代谢是生命的基础,植物体在复杂的物质代谢和能量转换的基础上,实现其生长发育和形态建成。植物代谢生理主要包括:水分代谢、矿质营养、光合作用、呼吸作用、各种有机物的转化与运输等。绿色植物代谢活动的最大特点是其自养性,即不需要摄取现成的有机物作为食物来源,而以太阳光能作为能源,将简单的无机物、 CO_2 和 H_2O 转化合成为糖类等有机物。植物以这些糖类为基本骨架,将吸收的氮、磷、硫等矿质元素进一步合成蛋白质、核酸、脂质等生物大分子。植物具有多种代谢途径,在合成有机物的同时,也根据生长发育的需要进行复杂的有机物分解和再合成过程,为植物提供各种代谢产物,同时伴有复杂的能量吸收、贮藏与再利用等转化过程。

3. 生长发育生理

生长发育是植物代谢活动的必然结果,是植物生命活动的外在表现。生长发育生理主要研究植物的生长、分化、发育的过程和本质,具体包括生长和发育两个方面:生长 (growth) 是指细胞数目的增加和体积的增大;发育 (development) 是指细胞分化形成新组织、新器官,即形态建成 (morphogenesis),具体表现为种子萌发,根、茎、叶生长,开花、结实、衰老、死亡等过程。

4. 逆境生理

逆境 (environmental stress) 是指对植物生长发育不利的环境条件 (如干旱、水涝、寒冷、冰冻、高温、盐渍以及环境污染因子等) 的总称。植物逆境生理主要是研究植物在各种逆境胁迫下生命活动规律及其适应和抵抗逆境的生理反应。植物逆境生理的研究对于农业生产具有重要的意义,是当前研究的热点之一。

5. 信息生理

信息传递 (message transfer) 和信号转导 (signal transduction) 是植物适应环境和抵抗逆境的重要枢纽。植物生长在复杂多变的环境中,为了适应这些多变的环境,时刻做出应对的响应。因此,植物在长期进化过程中逐渐形成了对恶劣环境条件的适应和

抵抗能力,以此来保持其物种的繁衍。这些响应是从外界的物理或化学信号刺激开始的,并由感受器官将刺激信息传递到反应器官,进而引发生理反应。信号从感应部位传递到反应部位的过程,称为信息传递。如根系将感受到的缺水信号传递到叶片,叶片作出气孔关闭的运动反应;在单个细胞水平上,信号与受体结合后,通过一系列分子生物学机制转变为植物生理效应的全过程,称为信号转导。这些信息传递和信号转导与植物体内的遗传信息表达密切相关。

6. 分子生理

随着分子生物学的快速发展,人们对植物生命活动本质的认识已经从整体、器官、细胞水平深入到分子水平,从生命活动的描述性、组成性认识深入到动态的机理性和精细调控过程的认识。

植物生理学的主要任务:揭示植物生命现象的本质及其与外界条件的相互关系,为生产实践服务。即一方面继续探索生命活动的基本规律,进行理论研究;另一方面是将理论研究成果服务于植物生产实践。

二、植物生理学的产生和发展

植物生理学的产生经历了由实践到理论的漫长过程。我国古代劳动人民在农业生产中总结出很多有关植物生理学的知识。远在3 000多年前(公元前14—公元前11世纪),在甲骨文中就有关于农业耕耘施肥的记述,其后在《荀子·富国篇》《汜胜之书》《齐民要术》《天工开物》等专著中更有许多阐述。例如豆类与谷物的轮作法、“多粪肥田”、施肥方式、“七九闷麦”法(即春化法)等。但由于时代的限制,劳动人民积累的生产知识和经验,得不到科学实验的验证和理论上的概括,在长时间内未能形成科学体系。

随着人类生产力以及其他基础学科的发展,科学的植物生理学经历了从孕育到快速发展的过程(表0-1),概括起来可划分为三个历史阶段。

第一阶段:植物生理学的孕育阶段(16—17世纪)

这一阶段是从1627年荷兰人凡·海尔蒙特(J. B. van Helmont)的柳树栽培实验开始,直到19世纪40年代德国化学家李比希(J. von Liebig)创立了植物矿质营养学说为止,经历了200多年的时间。

在植物生理学未成为一门独立的学科之前,其产生是从土壤营养研究开始的。农业生产的发展要求植物生理学回答:植物体中的物质从哪里来?又是如何进行营养的?凡·海尔蒙特把一株重2.27 kg的小柳树栽在木桶中,每天浇水,5年以后柳树增加了74.4 kg,质量增加了30多倍,而木桶中土壤的质量只减少了57 g。因此,他认为植物生长的物质来源不是土而是水。这是人类第一次用实验的方法研究植物的生理现象,凡·海尔蒙特是世界上最早进行植物生理学实验的学者。

此后,英国的海尔斯(S. Hales)研究了植物的蒸腾作用,从理论上解释了植物水分吸收与运转的过程。他将植物干馏,观察到有气体放出,推测植物体能吸收气体状态物质,这一发现使人们注意到空气营养,建立了土壤营养和空气营养的概念。英

◎知识拓展0-1

凡·海尔蒙特的柳树栽培实验图解

◎知识拓展0-2

植物放氧净化空气图解

国学者普里斯特利(J. Priestley)观察到植物的绿色部分有放氧现象,发现老鼠与绿色植物可以在一定时间内共存。荷兰科学家英根浩兹(Jan Ingenhousz)发现植物的绿色部分只有在光下才能放 O_2 ,在黑暗中则释放 CO_2 ,为研究光合作用和呼吸作用奠定了基础。

第二阶段:植物生理学的诞生与成长阶段(18—19世纪)

从李比希矿质营养学说的建立到19世纪末德国植物生理学家萨克斯(J. Sachs)和他的学生费弗尔(W. Pfeffer)的两部《植物生理学》专著问世为止,植物生理学的奠基与成长阶段经历了约半个世纪的时间。在此期间,19世纪的三大发现,即细胞学说、能量守恒定律和生物进化论陆续确立,推动了植物生理学的诞生与发展。

19世纪后半叶植物生理学逐渐发展成为一个完整的学科体系。1840年,李比希的《化学在农学和生理学上的应用》一书问世,建立了植物矿质营养学说,提出施用矿质肥料以补充土壤营养的消耗,这标志着植物生理学成为了一门独立的学科。1859年,萨克斯、克诺普(W. Knop)和费弗尔等人创立了植物无土栽培技术,成功地使植物在按固定配方配制的营养液中完成了生活史,使植物营养研究进入了精确化和定量化阶段,为植物必需的大量元素和微量元素的陆续发现创造了条件,也为农作物的科学施肥奠定了理论基础。在细胞学说的推动下,费弗尔开展了对植物原生质特性的研究,他和范特霍夫(J. H. van't Hoff)全面研究了细胞的渗透现象,提出了细胞渗透学说,科学地解释了水分进出细胞的现象。在能量守恒定律确定后,迈耶(Meyer)认为光合作用也符合这一规律,光合产物中积累的能量就是由日光能转化而来,因此其本质就是将光能转化为化学能,但未获实验证明。19世纪60年代,俄国著名植物生理学家季米里亚捷夫用自行设计的仪器对叶绿素的吸收光谱进行了比较精确的研究,证明光合作用所利用的光就是叶绿素所吸收的光。从而证明了光合作用也符合能量守恒定律。在植物呼吸作用研究方面,确认了呼吸作用是一种“生物燃烧”,所释放的能量来自于呼吸底物中所储藏的能量。在植物生长发育与环境影响的关系方面,达尔文(Darwin)关于植物运动的详细观察与实验开辟了植物感应性研究的新领域。

19世纪末,在全面总结植物生理学研究成果的基础上,萨克斯出版了第一本《植物生理学讲义》(1882年)、费弗尔出版了三卷本的《植物生理学》巨著(1897年)。这两部著作的问世,标志着植物生理学从植物学中分离出来,成为了一门独立的新兴学科。因此,萨克斯被称为植物生理学的奠基人,他和费弗尔被称为植物生理学的两大先驱。

第三阶段:植物生理学的迅速发展阶段(20世纪以后)

20世纪是科学技术飞跃发展的世纪,也是植物生理学快速发展壮大的时期。

一方面,随着作为植物生理学基础理论的物理学和化学,特别是原子与分子物理、固体物理、物理化学、结构化学等学科的迅速发展,为从更深层次认识生命活动本质提供了可能性;与植物生理学密切相关的一些学科,如细胞生物学、遗传学、微生物学、生物物理学也不断壮大,促进了植物生理学的发展。另一方面,一系列现代

化研究技术,如同位素技术、电子显微镜技术、X线衍射技术、超离心技术、色层分析技术、电泳技术、计算机图像处理技术、激光共聚焦显微镜技术、膜片钳技术等的应用,成为人类探索生命奥秘的强大武器。自20世纪50年代以来,随着DNA双螺旋结构的揭示及遗传密码的破译,另一门新兴学科——分子生物学异军突起,以其强大的生命力迅速渗透到生命科学的各个领域。分子生物学的研究成就,使植物生理学对植物生命现象的认识更加深入,从过去的个体、器官、细胞、亚细胞和生化反应的水平,向生物大分子的结构与功能以及代谢过程和性状控制的原初原因——基因表达与调控的探索前进了一大步。

在这样的历史背景下,进入20世纪以来,特别是20世纪50年代以后,植物生理学的研究在微观、个体和宏观三个层次上都发生了巨大的变化,获得了许多重大突破。

在微观方面,通过对生物膜结构与功能的研究,提出并确定了膜的流动镶嵌模型:以类脂为主要成分构成的双层膜上镶嵌着各种功能蛋白,执行着诸如电子传递、能量转换、离子吸收、信号转导等重要生理功能。

在光合作用研究中,卡尔文(M. Calvin)等把 ^{14}C 示踪和层析技术相结合,研究了光合作用中 CO_2 同化的历程,提出了著名的卡尔文循环,即“光合碳循环”,揭开了数十年所不能解决的 CO_2 固定与还原之谜;20世纪60年代以后,又陆续发现了 C_4 类型、景天科酸代谢(CAM)途径和光呼吸现象,把光合作用的研究推向了崭新阶段;由于电子显微镜和X线衍射技术的应用,使人们的视野逐步从细胞水平深入到亚细胞水平,进而深入到生物膜和生物大分子空间三维结构的水平,弄清了光合膜上许多功能性色素蛋白复合体的三维立体结构,将结构与功能的研究推向了微观世界。

在植物发育生理方面,成功地使植物组织、细胞和原生质体在离体培养条件下通过脱分化和再分化成长为新的植物个体。这一成就的重大意义不但在于证明了植物细胞的“全能性”,而且为植物细胞工程和基因工程的大力发展创造了条件。自20世纪40年代至50年代末相继发现了植物光周期现象和控制光周期现象的色素蛋白复合体——光敏色素(phytochrome),目前,已知受光敏色素控制的生理过程多达几十种。

从20世纪30年代首次确定生长素的分子结构以来,已陆续确定了5大类植物激素和10余种内源生长物质,植物激素的测定方法由最初的生物鉴定法发展到现在的高效液相色谱技术(HPLC)和酶联免疫技术(ELISA),后者的灵敏度可达到 10^{-12}g 。

在20世纪下半叶获得长足发展的另一个领域是植物逆境生理学的研究。随着人口的增加和工业化进程的加速,旱、涝、盐碱、环境污染等问题日益严重,对逆境生理的研究提出了愈来愈迫切的要求。20世纪70年代以后,植物生理学家们主要围绕着生物膜的组成、结构和功能与植物抗逆性的关系,逆境条件下的活性氧(active oxygen)伤害和活性氧清除系统与植物抗逆性,植物“热激蛋白”(heat shock protein)及其他“逆境蛋白”的功能和表达调控,植物细胞渗透调节物质的合成代谢及调控,

植物抗旱和抗盐基因的鉴定和功能研究等方面开展了与植物适应逆境机理相关的研究工作。到 20 世纪末，许多研究已进入通过抗逆基因的克隆和转移培育抗逆作物新品种的阶段。

· 表 0-1 植物生理学发展史上的大事件

植物生理学发展史上的大事件		植物生理学发展史上的大事件	
前 400 年左右	Aristoteles 植物营养调查,成为之后腐殖质学说的先驱		确立植物生理学实验,明确无机盐溶液培养植物的方法
1563 年	Parisie 开始分析无机营养	1877 年	研究渗透压
1648 年	van Helmont J B 植物(柳枝)营养实验	1878 年	《动物与植物共同的生命现象讲义》
1650 年	Glauber 发现硝酸盐能提供植物营养	1880 年	Darwin 父子《植物的向性运动》开始了植物激素研究
1699 年	Woodward J 发现植物生长与溶于水中的物质有关	1882 年	Sachs J V 《植物生理学讲义》,开设了“植物生理学”课程
1727 年	Hales S 《植物静力学》(水分运输、根压与大气中养分)	1883 年	发现细菌进行光合作用
1772 年	Priestley J 发现植物释放氧气(薄荷、小鼠、钟罩实验)	1888 年	观察原生质分离
1779 年	Ingenhousz J 《植物实验》,明确植物在光下释放氧气	1889 年	发现并命名线粒体
1788 年	Senebier J 发现 CO ₂ 与光共同为光合作用所需,提出植物同化日光能的假想	1897 年	Pfeffer W 《植物生理学》
1793 年	明确花与昆虫间的关系	1898 年	确立“光合作用”一词
1797 年	Saussure N De 进行光合作用与呼吸的定量研究	1902 年	Haberlandt G 提出植物体细胞具有再生完整植株的潜力
1804 年	Saussure N De 的《植物化学分析》为植物生理化学奠定基础	1905 年	Blackman 区分光合作用的光反应和暗反应中磷酸在酵母提取液发酵中的作用
1823 年	观察到花粉管	1906 年	Willstätter R M 确定叶绿体的化学构造
1837 年	发现叶绿体在光合作用中的重要性	1910 年	Boysen-Jensen 证明与植物向性有关的物质的存在
1840 年	Liebig J 的《农业与生理学的有机化学》书中明确 CO ₂ 与含氮化合物对植物生长的必要性,提出矿质营养学说	1915 年	Willstatter R M 纯化植物色素研究获得诺贝尔化学奖
1845 年	Mayer J R 明确植物光合作用中积累的化学能来自于太阳能	1919 年	Paal 证明植物向性与生长共同作用机制
1846 年	提出原生质的概念	1920 年	Garner 发现光周期
1851—1855 年	证明植物只能利用土壤中的无机氮化合物	1923 年	Went F W 证明植物生长激素的存在
1851 年	《高等植物发芽研究》证明植物世代交替	1924 年	认识乙烯与植物果实成熟间的关系
1857 年	Pausteur L 证明微生物的乳酸发酵作用	1925 年	Fischer H 的叶绿素构造研究(1930 年诺贝尔化学奖)
1862 年	Sachs J V 证明光合作用产物为淀粉	1926 年	Kurosawa 发现疯长水稻体内恶苗病菌毒素将脲酶结晶化
1865 年	Sachs J V 证明叶绿体中含有叶绿素	1929 年	认识 ATP 在糖的磷酸化过程中的作用
1866 年	Sachs J V 《实验植物生理学讲义》,	1933 年	阐明糖酵解(EMP)途径
		1935 年	Yabuda 分离并命名赤霉素
		1937 年	Krebs H 发现和命名了柠檬酸循环

续表

植物生理学发展史上的大事件	植物生理学发展史上的大事件
1938 年 Hill R 发现希尔反应	1988 年 Deisenhofer J 等阐明光合细菌反应中心结构,获诺贝尔化学奖
1939 年 Kamen M D 使用同位素标签技术研究光合作用	1992 年 Marcus R A 提出包括光合作用在内的生命体系中的电子传递体系理论,获诺贝尔化学奖
1940 年 首次用电子显微镜拍摄叶绿体	1997 年 Polo B 等阐明三磷酸腺苷(ATP)合成中的酶催化机理,首次发现离子传输酶,即钠钾离子泵,获诺贝尔化学奖
1944 年 Woodward R B 合成叶绿素在内的有机化合物(1965 年诺贝尔化学奖)	2001 年 Leland H H 等发现细胞周期的关键调节因子,获诺贝尔生理学或医学奖
1945 年 Virtanen A I 关于农业化学与营养化学的研究与发现获诺贝尔化学奖,阐明线粒体机能	2002 年 Sydney B 等发现器官发育核细胞程序性死亡的遗传调控机理,获诺贝尔生理学或医学奖
1951 年 阐明脂肪酸代谢	2003 年 Peter A 和 Roderick M 对细胞膜中的离子通道结构和机理的研究获诺贝尔化学奖
1953 年 证明原始大气环境氨基酸合成 Racker 发现戊糖磷酸途径(PPP)	2006 年 Andrew F 等发现 RNA 干扰——双联 RNA 引发的沉默现象,获诺贝尔生理学或医学奖
1954 年 Calvin M 明确光合作用过程中 CO ₂ 固定途径(1961 年诺贝尔化学奖); Arnon D I 等研究光合作用机制	2009 年 Elizabeth H B 等发现“端粒和端粒酶如何保护染色体”,获诺贝尔生理学或医学奖
1955 年 Skoog F K 命名激动素并确定其结构	2012 年 John G 和 Shinya Yamanaka 发现成熟细胞可被重写成多功能细胞,获诺贝尔生理学或医学奖
1959 年 Hemdricks 发现光敏色素; Cross B E 确定 GA ₃ 结构	2013 年 James E R 等发现细胞囊泡运输的运行与调节机制,获诺贝尔生理学或医学奖
1960 年 Whoodward R B 人工合成叶绿素分子	
1961 年 Mitchell P D 提出化学渗透学说(1978 年诺贝尔生理学或医学奖)	
1962 年 Murashige 和 Skoog 配制 MS 培养基	
1963— 大熊和 Addicott F T 分离纯化出脱落酸	
1965 年 Hatch M D, Slack C B 明确 C ₄ 途经	
1966 年 Kok B 阐明 H ₂ O 裂解放氧机理 Mitchell 发现油菜素	
1970 年 Mitche H 等阐明光合作用反应中心的三维结构(1988 年诺贝尔生理学或医学奖)	

三、植物生理学的研究展望

21 世纪是生物学的世纪,研究植物生命活动规律的植物生理学具有重要的枢纽地位,因为植物为其他生物,包括人类的生产和生活,提供了赖以生存和发展的物质和能量基础。

植物生理学的研究可分为微观和宏观两个方向。在微观方向,植物生命活动本质方面的研究向分子水平深入并不断综合。随着现代生物化学、生物物理学、细胞生理学的发展,特别是分子遗传学的突跃,已将一些生理学机理的研究深入到分子水平,或亚分子水平,继第一个真核单细胞生物酵母的 DNA 全序列被阐明后,拟南芥、水

© 知识拓展 0-3
模式植物拟南芥