



国家林业局普通高等教育“十三五”规划教材
全国高等农林院校生物科学类系列教材

植物生理学

(第2版)

PLANT PHYSIOLOGY (2ND EDITION)

路文静 ■ 主编



中国林业出版社

国家林业局普通高等教育“十三五”规划教材
全国高等农林院校生物科学类系列教材

植物生理学

(第2版)

路文静 主编

中国林业出版社

内容提要

本书为国家林业局普通高等教育“十三五”规划教材。全书分为12章，内容包括植物的水分生理、植物的矿质营养、植物的光合作用、植物的呼吸作用、植物体内同化物的运输与分配、植物体内的细胞信号转导、植物生长物质、光形态建成、植物的生长生理、植物的生殖生理、植物的成熟与衰老生理和植物的抗逆生理。本书编写过程中强调基本概念的准确性，注重基础理论及其应用，努力反映新的科学成就，既保持课程自身体系的完整性，又尽量减少与其他相关课程的重复，力求做到内容先进、完整、精炼、实用，编排合理，便于教学和自学。

本书既可作为各高等院校相关专业教材，也可供考研同学或其他教学科研人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

植物生理学 / 路文静主编. —2 版. —北京：中国林业出版社，2017.6

国家林业局普通高等教育“十三五”规划教材 全国高等农林院校生物科学类系列教材

ISBN 978-7-5038-9063-5

I . ①植… II . ①路… 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 140498 号

国家林业局生态文明教材及林业高校教材建设项目

中国林业出版社·教育出版分社

策划编辑：肖基浒 吴卉 责任编辑：肖基浒
电 话：(010)83143555 传 真：(010)83143516

出版发行 中国林业出版社(100009 北京市西城区德内大街刘海胡同 7 号)

E-mail: jiaocaipublic@163.com 电话：(010)83143500

http://lycb.forestry.gov.cn

经 销 新华书店

印 刷 中国农业出版社印刷厂

版 次 2011 年 8 月第 1 版

2017 年 8 月第 2 版

印 次 2017 年 8 月第 1 次印刷

开 本 850mm×1168mm 1/16

印 张 26.75

字 数 634 千字

定 价 54.00 元

未经许可，不得以任何方式复制或抄袭本书之部分或全部内容。

版权所有 侵权必究

《植物生理学》(第2版)

编写人员

主 编

路文静

副 主 编

姬谦龙 顾玉红 王凤茹
郭红彦 王文斌 孙亚卿

编写人员 (按姓氏拼音排序)

谷俊涛(河北农业大学)
谷守芹(河北农业大学)
顾玉红(河北农业大学)
郭红彦(山西农业大学)
韩建民(河北农业大学)
胡小龙(西南林业大学)
姬谦龙(北京农学院)
贾晓梅(保定学院)
路文静(河北农业大学)
时翠平(河北农业大学)
孙亚卿(内蒙古农业大学)
王凤茹(河北农业大学)
王文斌(山西农业大学)
谢寅峰(南京林业大学)

主 审

蒋继志(河北大学)

前言

(第2版)

普通高等教育“十二五”规划教材《植物生理学》自2011年8月出版以来，得到了广大读者的认可，并于2015年获得第三届全国农林类优秀教材二等奖。为了反映近几年植物生理学领域的新成果，弥补第一版中出现的编写疏漏和印刷错误，经过各位编者的努力，完成了第2版书稿，并被列为国家林业局普通高等教育“十三五”规划教材。第2版基本保持了第1版体系，内容上添加了相关领域的最新研究进展，添加了主要名词的中英文索引，修订了各章思考题和推荐阅读书目。各章节编写人员及具体修改内容如下。

绪论由路文静编写。补充植物生理学发展历程中的重要事件，列举我国近几年在植物生理学领域取得的重要成果和对学科发展的重要贡献。

第1章植物的水分生理由孙亚卿编写。通篇重新表述，对部分内容进行精简，重写植物细胞对水分吸收一节，调整合理灌溉生理基础相关内容。

第2章植物的矿质营养由贾晓梅编写。主要修订植物必需矿质元素、根系吸收矿质元素的过程、影响根系吸收矿质元素的条件等内容，并由王凤茹教授整理添加了2017·*Nature*在线刊登的“离子通道和离子泵是一种复合体”的最新研究进展。

第3章植物的光合作用由姬谦龙编写。对个别概念重新表述，添加高等植物光系统I—捕光天线(PSI-LHCI)晶体结构等最新研究进展，添加高等植物的光合碳同化途径可随着植物的器官、部位、生育期及环境条件而发生变化及C₃-C₄中间植物等内容，重写C₃、C₄植物生理特征。

第4章植物的呼吸作用由郭红彦编写。进一步规范了图表和部分文字描述。

第5章植物体内同化物的运输与分配由胡小龙编写。把章节内容中原有机物改为同化物，通篇进行重新表述，重写同化物分配规律。

第6章植物体内的细胞信号转导由谷守芹和韩建民编写。修订原版不规范表述，重写钙信号系统。

第7章植物生长物质由王凤茹编写。增加激素信号转导新的研究进展，添

加植物激素独角金内酯的相关研究。

第8章光形态建成由谷俊涛和路文静编写。补充光敏色素基因表达和作用机制等内容。

第9章植物的生长生理由谢寅峰编写。修订细胞伸长与植物激素(主要补充油菜素内酯对细胞伸长的调控作用),修订细胞程序性死亡特征,改写植物组织培养特点,补充组培新技术,补充植物生长分析指标知识点。

第10章植物的生殖生理由顾玉红编写。进一步完善影响花器官形成因素、成花诱导途径、花器官形成模型等内容,重写植物的性别类型。

第11章植物的成熟与衰老生理由时翠平编写。补充种子成熟过程中糖类变化相关内容;重写果实生长的单性结实现象;补充衰老时的生理生化变化及影响衰老的条件相关内容。

第12章植物的抗逆生理由王文斌编写。添加植物抗冷性的信号转导及水稻感受和抵御低温的机制,补充植物抗旱性的信号转导。

第2版编写过程中,各位编者对修订内容进行了充分讨论,初稿完成后,由王凤茹、顾玉红进行了修改,然后由路文静修订统稿,蒋继志教授审定全稿并提出修改意见和建议,最后由路文静、王凤茹、顾玉红做了进一步修改完善。

本教材引用了国内外许多教材、著作及相关论文的内容和图表,本书的编写得到了中国林业出版社以及各位编者所在院校的大力支持,在此一并表示感谢!

为了配合课堂讲授,由路文静、李奕松主编的《植物生理学实验教程》(第2版)将同本教材一起由中国林业出版社出版。

本书编者在编写过程中力求严谨、认真、规范,但因水平有限,书中可能存在不妥或错误之处,恳请读者批评指正。

编 者

2017年1月

前　　言

(第1版)

植物生理学是研究植物生命活动规律及其与外界环境相互关系的科学，是生命科学的重要基础学科。近年来植物生理学发展迅速，表现出与其他学科交叉渗透，研究领域不断向宏观、微观方向拓展，研究手段现代化，更加注重实际应用等特点。本书作为普通高等教育“十二五”规划教材，编写于新世纪第一次全国教育工作会议召开和《国家中长期教育改革和发展规划纲要(2010—2020年)》颁布之时。全国教育工作会议的召开和《国家中长期教育改革和发展规划纲要(2010—2020年)》的颁布为进一步深化教育体制改革，更新教育教学观念，提高人才培养水平指明了方向。要推进高校的改革创新、科学发展，首先要改革课程体系和教学方法，培养学生的独立思考、质疑权威、批判性思维和创新能力。教材作为培养人才的重要工具，其内容体系一定要适应改革的需要。通过学习领会全国教育工作会议和教育规划纲要精神，考虑到植物生理学的特点，本教材编写的基本思路定为：体系完整，知识准确，关注前沿，注重应用，简明扼要，条理清楚，编排合理，精练实用。每章附有小结、思考题和推荐阅读书目，便于学生总结和延伸阅读。

本教材在编写内容上力求做到以下几点：①继承发扬国内外众多优秀教材的内容框架和特色，同时根据植物生理学的发展现状和趋势，引入新概念、新技术、新理论和新成果。例如，“植物生长物质”一章，关于各类植物激素调控植物生长发育的作用机制，近年来取得了较大的研究进展，包括从激素信号的感知到信号在胞质的传递，再到在核内引起特异基因的表达和酶活性变化等，教材中对相关内容进行了较详细的介绍；考虑到植物次生代谢及次生代谢产物在植物生产中越来越被人们重视，“植物的呼吸作用”一章添加了呼吸代谢与其他物质代谢一节，将初生代谢与次生代谢紧密联系，并介绍了次生代谢产物。②教材既保持了植物生理课程体系的完整性，又尽量减少与其他相关课程的重复内容，缩减篇幅，精练实用。例如，细胞生理是植物生理学的基础内容，但

多数学校在平台课中开设了细胞生物学，因此，教材中没有专门叙述这部分内容；“植物的呼吸作用”一章关于糖类分解代谢的过程，目前一般在生物化学课程中作为重点内容进行讲解，故本书中只简单介绍了代谢过程，重点强调代谢途径及其进行部位和生理意义。③注重理论与生产实际相结合，突出应用性。教材每章都添加了实际应用的内容。

全书分为绪论和12章。绪论由路文静编写；第1章由史树德编写；第2章由贾晓梅编写；第3章由姬谦龙编写；第4章由郭红彦编写；第5章由胡小龙编写；第6章由谷守芹编写；第7章由王凤茹编写；第8章由谷俊涛和路文静编写；第9章由谢寅峰编写；第10章由顾玉红编写；第11章由时翠平编写；第12章由王文斌编写。本教材初稿完成后，各编写人员进行了交互审阅，就有关内容进行研讨、补充，正、副主编经过多次修改，然后由路文静统稿，蒋继志教授审定全稿并提出修改意见和建议，最后由韩建民、路文静做了进一步修改完善。

本书引用了国内外许多教材、著作及相关论文的内容和图表，本书的编写得到了中国林业出版社以及各位编者所在院校的大力支持，在此一并表示感谢！

本书编者在编写过程中力求严谨、认真、规范，但因水平有限，对书中可能存在的不妥或错误之处，恳请读者批评指正。

编 者

2011年5月

目 录

前言(第2版)

前言(第1版)

绪 论	(1)
0.1 植物生理学的研究内容	(1)
0.2 植物生理学的发展历程	(2)
0.3 植物生理学的发展趋势	(5)
本章小结	(8)
思 考 题	(8)
推荐阅读书目	(8)
第1章 植物的水分生理	(9)
1.1 植物对水分的需要	(9)
1.1.1 植物的含水量	(9)
1.1.2 植物体内的水分存在的状态	(10)
1.1.3 水分在植物生命活动中的作用	(10)
1.2 植物细胞对水分的吸收	(12)
1.2.1 植物细胞的吸水方式	(12)
1.2.2 细胞水分的跨膜运动	(18)
1.3 植物根系吸水和水分向上运输	(19)
1.3.1 根系吸水的部位及途径	(19)
1.3.2 根系吸水的动力与机理	(21)
1.3.3 影响根系吸水的因素	(23)
1.3.4 水分在植物体内的运输	(26)
1.4 蒸腾作用	(29)
1.4.1 蒸腾作用的概念及生理意义	(29)
1.4.2 蒸腾作用的方式和度量指标	(30)

1.4.3 气孔蒸腾的机理	(31)
1.4.4 影响蒸腾作用的条件	(38)
1.4.5 蒸腾作用的调节	(39)
1.5 合理灌溉的生理基础	(40)
1.5.1 作物的需水规律	(40)
1.5.2 合理灌溉的指标	(41)
1.5.3 合理灌溉增产的原因	(42)
1.5.4 灌溉的方法	(42)
本章小结	(44)
思考题	(45)
推荐阅读书目	(45)
第2章 植物的矿质营养	(46)
2.1 植物必需的矿质元素	(46)
2.1.1 植物体内的元素	(46)
2.1.2 植物必需的矿质元素	(46)
2.1.3 植物必需矿质元素的生理作用及其缺素症	(48)
2.1.4 植物缺乏矿质元素的诊断	(52)
2.2 植物细胞对矿质元素的吸收	(53)
2.2.1 生物膜的结构和功能	(53)
2.2.2 细胞吸收溶质的方式和机制	(55)
2.3 植物体对矿质元素的吸收	(63)
2.3.1 植物吸收矿质元素的特点	(64)
2.3.2 根系吸收矿质元素的区域和过程	(65)
2.3.3 影响根系吸收矿质元素的条件	(68)
2.3.4 植物地上部对矿质元素的吸收	(69)
2.4 矿物质在植物体内的运输和分布	(70)
2.4.1 矿物质运输的形式、途径	(70)
2.4.2 矿物质在植物体内的分配	(72)
2.5 植物对氮、硫、磷的同化	(72)
2.5.1 氮的同化	(72)
2.5.2 硫的同化	(77)
2.5.3 磷酸盐的同化	(77)
2.6 合理施肥的生理基础	(78)
2.6.1 作物的需肥规律	(78)
2.6.2 合理施肥的指标	(79)

2.6.3 发挥肥效的措施	(81)
本章小结	(81)
思 考 题	(82)
推荐阅读书目	(82)
第3章 植物的光合作用	(83)
3.1 光合作用的重要性	(83)
3.1.1 光合作用的概念和研究历程	(83)
3.1.2 光合作用的重要性	(84)
3.2 叶绿体和光合色素	(84)
3.2.1 叶绿体	(84)
3.2.2 光合色素的种类、结构和化学特性	(86)
3.2.3 光合色素的光学特性	(88)
3.2.4 叶绿素的生物合成和影响条件	(89)
3.3 光合作用的过程和机理	(91)
3.3.1 原初反应	(92)
3.3.2 电子传递与光合磷酸化	(94)
3.3.3 碳同化	(102)
3.3.4 C ₃ 植物、C ₄ 植物和CAM植物的光合特性比较	(108)
3.3.5 光合产物及其转化	(110)
3.4 光呼吸	(112)
3.4.1 光呼吸的途径	(112)
3.4.2 光呼吸的生理功能	(114)
3.5 影响光合作用的因素	(114)
3.5.1 光合作用的指标	(114)
3.5.2 内部因素对光合作用的影响	(115)
3.5.3 外界条件对光合作用的影响	(115)
3.6 植物对光能的利用	(120)
3.6.1 植物的光能利用率	(120)
3.6.2 作物光能利用率低的主要原因	(121)
3.6.3 提高光能利用率的途径	(121)
本章小结	(122)
思 考 题	(123)
推荐阅读书目	(124)

第4章 植物的呼吸作用	(125)
4.1 呼吸作用的概念和生理意义	(125)
4.1.1 呼吸作用的概念	(125)
4.1.2 呼吸作用的生理意义	(126)
4.2 植物的呼吸代谢途径	(126)
4.2.1 糖酵解	(127)
4.2.2 无氧呼吸	(129)
4.2.3 三羧酸循环	(129)
4.2.4 戊糖磷酸途径	(131)
4.2.5 乙醇酸代谢途径	(133)
4.2.6 乙醛酸循环途径	(133)
4.3 电子传递与生物氧化	(134)
4.3.1 呼吸链	(134)
4.3.2 氧化磷酸化	(136)
4.3.3 底物水平磷酸化	(137)
4.3.4 末端氧化酶	(137)
4.4 植物呼吸代谢的多样性	(139)
4.4.1 底物氧化降解途径的多样性	(139)
4.4.2 电子传递途径的多样性	(140)
4.4.3 末端氧化酶系统的多样性	(140)
4.5 呼吸代谢与其他物质代谢	(141)
4.5.1 呼吸过程中的物质代谢与能量代谢	(141)
4.5.2 植物的初生代谢和次生代谢	(143)
4.5.3 植物主要次生代谢产物	(144)
4.5.4 植物次生代谢工程的应用前景	(147)
4.6 呼吸作用的调节和控制	(147)
4.6.1 巴斯德效应和糖酵解的调节	(147)
4.6.2 三羧酸循环的调节	(148)
4.6.3 磷酸戊糖途径的调节	(149)
4.6.4 腺苷酸能荷的调节	(149)
4.7 呼吸作用的指标及影响因素	(150)
4.7.1 呼吸作用的指标	(150)
4.7.2 呼吸速率的影响因素	(151)
4.8 呼吸作用与农业生产	(153)
4.8.1 呼吸作用与作物栽培	(153)
4.8.2 呼吸作用与粮食(种子)贮藏	(153)

4.8.3 呼吸作用与果蔬贮藏	(154)
本章小结	(154)
思 考 题	(155)
推荐阅读书目	(155)
第5章 植物体内的同化物的运输与分配	(156)
5.1 同化物的运输系统	(156)
5.1.1 同化物的短距离运输系统	(157)
5.1.2 同化物的长距离运输系统	(159)
5.2 同化物运输的过程和机理	(161)
5.2.1 韧皮部装载	(161)
5.2.2 筛管中同化物运输的机理	(161)
5.2.3 韧皮部卸出	(163)
5.3 同化物的配置与分配	(163)
5.3.1 同化物的配置	(163)
5.3.2 同化物的分配	(164)
5.3.3 同化物的再分配	(166)
本章小结	(166)
思 考 题	(167)
推荐阅读书目	(167)
第6章 植物体内的细胞信号转导	(168)
6.1 信号与受体结合	(168)
6.1.1 信号	(168)
6.1.2 受体	(170)
6.2 跨膜信号转换	(172)
6.2.1 跨膜信号转换概念	(172)
6.2.2 G蛋白及其介导的跨膜信号转换途径	(172)
6.2.3 类受体蛋白激酶与二元组分信号系统	(174)
6.3 细胞内信号转导及信号网络	(177)
6.3.1 以肌醇磷脂代谢为基础的信号系统	(177)
6.3.2 Ca^{2+} 信号系统	(179)
6.3.3 环腺苷酸信号系统	(181)
6.4 信号转导中的蛋白质可逆磷酸化	(181)
6.4.1 蛋白激酶	(182)

6.4.2 蛋白磷酸酯酶	(184)
本章小结	(185)
思考题	(185)
推荐阅读书目	(185)
第7章 植物生长物质	(186)
7.1 植物生长物质的概念及其种类	(186)
7.1.1 植物激素的概念、特点和分类	(186)
7.1.2 植物生长调节剂	(188)
7.1.3 研究植物生长物质的方法	(188)
7.2 生长素	(189)
7.2.1 生长素的种类和化学结构	(189)
7.2.2 生长素在植物体内的分布和运输	(192)
7.2.3 吲哚3-乙酸的生物合成和降解	(194)
7.2.4 生长素的生理作用和应用	(197)
7.2.5 生长素的作用机理	(199)
7.3 赤霉素类	(202)
7.3.1 赤霉素的化学结构和种类	(202)
7.3.2 赤霉素的分布和运输	(204)
7.3.3 赤霉素的生物合成与代谢	(204)
7.3.4 赤霉素的生理作用和应用	(205)
7.3.5 赤霉素的作用机理	(207)
7.4 细胞分裂素类	(209)
7.4.1 细胞分裂素的种类和化学结构	(209)
7.4.2 细胞分裂素的分布与运输	(210)
7.4.3 细胞分裂素的生物合成和代谢	(211)
7.4.4 细胞分裂素的生理作用和应用	(212)
7.4.5 细胞分裂素的作用机理	(213)
7.5 乙烯	(216)
7.5.1 乙烯的发现和化学性质	(216)
7.5.2 乙烯的分布、生物合成及调节	(217)
7.5.3 乙烯的生理作用和应用	(219)
7.5.4 乙烯的作用机理	(221)
7.6 脱落酸	(222)
7.6.1 脱落酸的化学结构和分布	(222)
7.6.2 脱落酸的生物合成、代谢和运输	(224)

7.6.3 脱落酸的生理作用和应用	(225)
7.6.4 脱落酸的作用机理	(226)
7.7 油菜素内酯	(228)
7.7.1 油菜素内酯的化学结构和分布	(228)
7.7.2 油菜素内酯的生物合成、代谢和运输	(228)
7.7.3 油菜素内酯的生理作用	(230)
7.7.4 油菜素内酯的信号转导	(231)
7.8 其他天然的植物生长物质	(233)
7.8.1 水杨酸	(233)
7.8.2 茉莉酸	(235)
7.8.3 多胺类	(236)
7.8.4 多肽	(237)
7.9 植物激素的相互关系	(239)
7.9.1 激素间的相互作用	(239)
7.9.2 激素间的比值对生理效应的影响	(241)
7.9.3 植物激素影响植物生长发育的顺序性	(242)
7.10 植物生长调节剂	(242)
7.10.1 植物生长调节剂的类型	(243)
7.10.2 应用生长调节剂的注意事项	(245)
本章小结	(247)
思 考 题	(248)
推荐阅读书目	(248)
第8章 光形态建成	(250)
8.1 光形态建成与光受体	(251)
8.1.1 光形态建成与暗形态建成	(251)
8.1.2 光受体	(251)
8.2 光敏色素	(251)
8.2.1 光敏色素的发现	(251)
8.2.2 光敏色素的结构、性质和分布	(252)
8.2.3 光敏色素基因及其表达调控	(255)
8.2.4 光敏色素的生理作用及作用机制	(256)
8.3 蓝光和紫外光受体	(259)
8.3.1 隐花色素和向光素	(259)
8.3.2 紫外光 B 受体	(260)
本章小结	(261)

思 考 题	(261)
推荐阅读书目	(261)
第9章 植物的生长生理	(262)
9.1 细胞生长的生理	(262)
9.1.1 细胞分裂的生理	(262)
9.1.2 细胞伸长的生理	(264)
9.1.3 细胞分化的生理	(267)
9.1.4 程序性细胞死亡	(268)
9.2 植物组织培养	(271)
9.2.1 植物组织培养的概念与种类	(271)
9.2.2 植物组织培养的条件及程序	(271)
9.2.3 植物组织培养的特点及应用	(273)
9.3 种子的萌发	(275)
9.3.1 种子萌发的生理生化变化	(275)
9.3.2 影响种子萌发的环境条件	(277)
9.4 植物营养器官的生长	(279)
9.4.1 营养器官生长的周期性	(280)
9.4.2 影响营养器官生长的条件	(282)
9.4.3 植物生长分析指标	(284)
9.5 植物生长的相关性	(286)
9.5.1 地下部(根)和地上部(冠)的相关性	(286)
9.5.2 主茎(主根)和侧枝(侧根)生长的相关性	(288)
9.5.3 营养生长和生殖生长的相关性	(289)
9.6 植物的运动	(291)
9.6.1 向性运动	(291)
9.6.2 感性运动	(295)
9.6.3 生理钟	(298)
本章小结	(298)
思 考 题	(299)
推荐阅读书目	(299)
第10章 植物的生殖生理	(300)
10.1 花器官形成与性别分化	(301)
10.1.1 花器官原基的形成	(301)

10.1.2 影响花器官形成的因素	(301)
10.1.3 成花诱导的途径	(302)
10.1.4 控制花器官形成的基因	(304)
10.1.5 植物的性别分化	(305)
10.2 春化作用	(307)
10.2.1 春化作用的基本概念	(307)
10.2.2 春化作用的反应类型	(307)
10.2.3 春化作用的条件	(308)
10.2.4 春化作用的时期和部位	(309)
10.2.5 春化效应的传递	(310)
10.2.6 春化作用的机理	(310)
10.2.7 春化作用在生产中的应用	(311)
10.3 光周期现象	(312)
10.3.1 光周期的概念和光周期的反应类型	(312)
10.3.2 临界日长、临界暗期和暗期间断	(313)
10.3.3 光周期刺激的感受和传递	(316)
10.3.4 光周期诱导	(318)
10.3.5 光周期理论在生产中的应用	(319)
10.4 植物的授粉受精生理	(321)
10.4.1 花粉的特点	(321)
10.4.2 柱头的类型和生活力	(322)
10.4.3 花粉与柱头、花柱之间的识别	(323)
10.4.4 花粉萌发和花粉管伸长生长	(326)
10.4.5 受精作用	(327)
10.4.6 授粉受精对雌蕊代谢的影响	(328)
10.4.7 无融合生殖	(328)
本章小结	(329)
思 考 题	(330)
推荐阅读书目	(330)
第11章 植物的成熟与衰老生理	(331)
11.1 种子成熟生理	(331)
11.1.1 种子成熟过程中的生理生化变化	(331)
11.1.2 影响种子发育的环境因素	(333)
11.2 果实成熟生理	(334)
11.2.1 果实的生长	(335)