



高等学校规划教材

GAODENG XUEXIAO GUIHUA JIAOCAI



高级植物 生理教程

GAOJI ZHIWU S _____ CHENG

王三根 主编

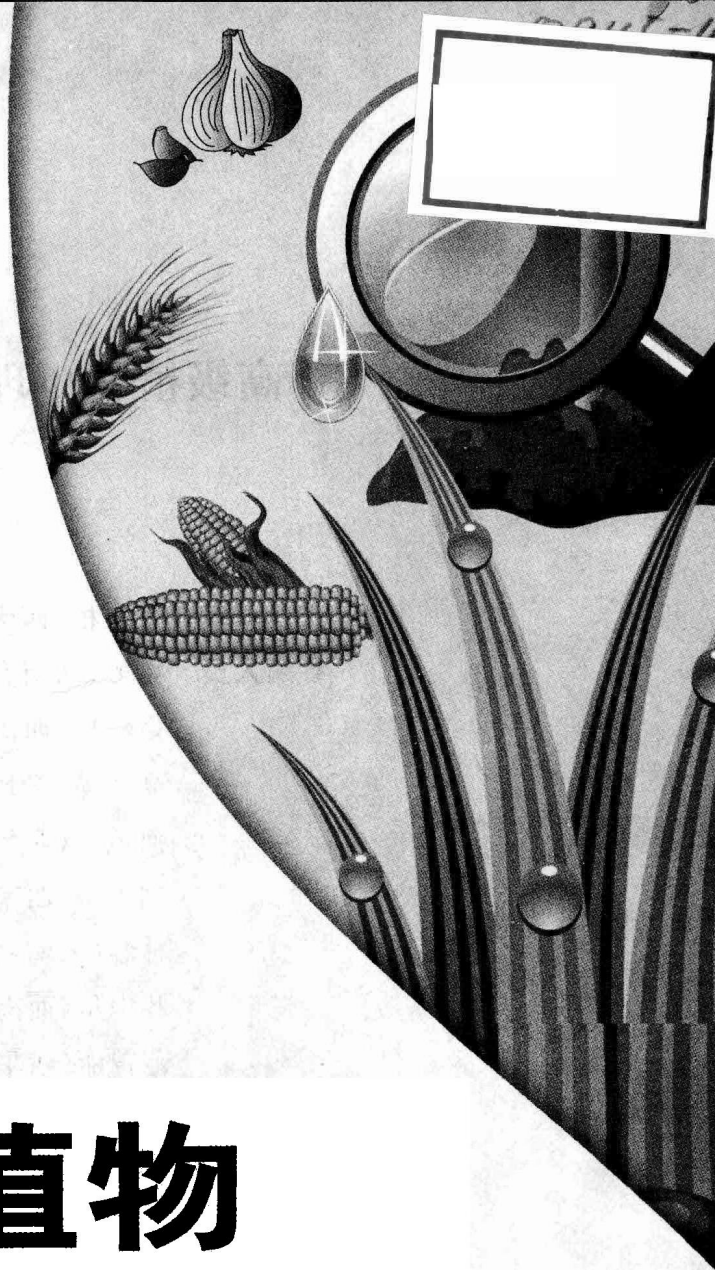
43



西南师范大学出版社
全国百佳图书出版单位 国家一级出版社



高等学校规划教材
GAODENG XUEXIAO GUIHUA JIAOCAI



高级植物 生理教程

GAOJI ZHIWU SHENGLI
JIAOCHENG

王三根 主编



西南师范大学出版社
SOUTHWEST CHINA NORMAL UNIVERSITY PRESS

图书在版编目(CIP)数据

高级植物生理教程/王三根主编. —重庆:西南
师范大学出版社, 2010. 7

ISBN 978-7-5621-4953-8

I. ①高… II. ①王… III. ①植物生理学—教材
IV. ①Q945

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 118973 号

高级植物生理教程

王三根 主编

责任编辑:杜珍辉

封面设计:  周娟 钟琛

出版、发行:西南师范大学出版社
(重庆·北碚 邮编:400715
网址:www.xscbs.com)

印 刷:重庆市伟业印刷有限公司
开 本:787mm×1092mm 1/16
印 张:16
字 数:420 千字
版 次:2010 年 8 月第 1 版
印 次:2010 年 8 月第 1 次印刷
书 号:ISBN 978-7-5621-4953-8

定 价:28.00 元

前 言

植物生理学是研究植物生命活动规律及其机理的科学,是现代农林业的理论基础。植物生命活动是植物不断地同化外界物质、利用获得的能量建造自己的躯体并繁衍其后代的综合过程。植物生理学的研究从分子、细胞、器官、整体和群体水平都有迅猛的发展。传统领域的植物生理学研究日趋深入;对植物生命活动整体性认识的欲望推动了各种模式生物的基因组计划和信号转导的研究;植物的物质与能量代谢及其调节的研究成果更加丰硕;研究内容大大扩展并与其它学科交叉渗透,新概念不断涌现;植物生理应用范围扩展,与农林、园艺、环境保护、资源开发、能源、航天、医药、食品工业等的关系日益密切。

植物每年通过光合作用而贮存在有机物中的太阳能是世界能源消耗量的10倍以上,每年从空气中固定的二氧化碳达150亿吨,占全球工业源二氧化碳释放量的60%以上。在人口爆炸、资源枯竭和环境恶化等问题日益严重的今天,植物是人类解决这些难题希望所在。植物可利用太阳光能,吸收 CO_2 和放出 O_2 ,合成有机物,在增收粮食、增加资源和改善环境等方面有不可替代的作用。通过植物生理的学习和研究,有助于认识与掌握植物生命活动的基本规律,更好地运用栽培技术,调控植物生长,改变环境条件,使之符合各类植物在不同生育阶段的需要,创立一个高产、优质、低耗的生产系统;有助于将植物的基本生理规律与遗传规律结合起来,更好地选育良种;有助于更好地开发植物资源;有助于解决植物的土壤营养、抗旱抗寒、防治病虫害等方面的实际问题,使农业生产上一个新台阶。

植物生理的研究突飞猛进、新成果不断涌现,本书从不同层次、不同角度介绍植物代谢发育的进展,管中窥豹、挂一漏万,主要有如下内容:第一讲,植物生理学研究近况与展望,包括植物生理学主要研究领域的近况、展望,植物

生理学与农业可持续发展。第二讲,植物细胞生理,包括植物细胞程序性死亡的特点及其普遍性,细胞程序性死亡中的信号转导和生理意义;细胞壁中的蛋白质、酶类、寡糖素,细胞壁与信号转导;叶绿体被膜、类囊体和光合色素,叶绿体的发育及叶绿体基因组。第三讲,植物的光合作用,介绍光合作用的原初过程、光合碳同化,植物对强光的响应,光合作用的光抑制与防御;作物高产生理基础,植物对光能的利用,光合性能与作物增产的途径。第四讲,植物生长物质,包括植物激素作用机理的研究,植物生长物质与化学调控;油菜素内酯、其它甾类激素及乙烯等激素的研究进展、作用机理和生理效应。第五讲,植物的光形态建成,介绍光形态建成与暗形态建成,光形态建成的若干例子;光敏素、隐花色素、向光素和其它光受体的生理作用、研究进展;植物向光性反应。第六讲,种子发育和萌发生理,介绍种子的发育进程及贮藏物质的代谢,种子休眠、萌发的特点与调控机理,种子发芽抑制物和促进物;种子活力的生理生化,种子的老化和劣变,提高种子抗逆力的措施等。

通过本课程的学习,应使学员进一步掌握植物体新陈代谢活动机理,植物生理活动过程中物质代谢、能量转换、信号转导以及由此表现出的形态建成诸方面有机联系的特点,理解植物生理研究分析技术的原理,为专业课程的学习与毕业实习、科学研究打下坚实的基础。

本教材的编写出版得到了西南大学专项经费资助,西南师范大学出版社的大力支持,特别是杜珍辉编辑的热心帮助,在植物生理的教改研究中承蒙重庆市教委的支持,编写过程中参考和引用了国内外及若干兄弟院校教材的许多资料和图片,在此一并表示衷心感谢。

由于编者学养识见有限,教材中定有不少缺点和错误,敬请广大同仁和读者不吝赐教,以俟异日修订完善。

编 者

2010年5月

目 录 MU LU

第一讲 植物生理学研究近况与展望	001
一、植物生理学主要研究领域的近况	001
二、植物生理学研究的展望	003
三、植物生理学与农业可持续发展	006
第二讲 植物细胞生理	009
一、植物细胞程序性死亡	009
二、细胞壁	020
三、叶绿体	038
第三讲 植物的光合作用	050
一、光合作用的生理生化	050
二、光合作用与植物对强光的响应	065
三、光合作用与作物高产生理基础	076
第四讲 植物生长物质	086
一、植物生长物质及其应用	086
二、油菜素内酯	094
三、乙烯	110
第五讲 植物的光形态建成	130
一、光形态建成的概述	130
二、光敏素	151
三、蓝光受体	163
第六讲 种子发育和萌发生理	181
一、种子的发育	182
二、种子休眠与萌发	190
三、种子活力的生理生化	218
主要参考文献	249



第一讲 植物生理学研究近况与展望

一、植物生理学主要研究领域的近况

(一) 飞跃发展的植物生理学

植物生理学(plant physiology)是研究植物生命活动规律及其机理的科学,是现代农林业的理论基础。它研究生活在环境中的植物,如何通过物质的转化、能量的转化和信息的传递表现出形态与类型转化的一系列循序渐进的过程。它是人类在生产活动中,不断对栽培植物进行研究,认识并观察记载其特征,生长发育所需外界条件,植物对人类的价值,以及在人的干预下有目的地进行培育等过程中逐渐发展起来的。

植物生命活动是物质转化、能量转换、形态建成(morphogenesis)及信息传递的综合反应,也就是植物不断地同化外界物质、利用获得的能量建造自己的躯体并繁衍其后代的代谢过程。

植物生理学的研究近年来从分子、细胞、器官整体和群体水平都有迅猛的发展,国际上著名的 *Annual Review of Plant Physiology* 每年出版一卷,评述有关领域的研究进展。到 1988 年该刊第 39 卷起,更名为 *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*,由此可见分子生物学向植物生理学领域的渗透。但是与此同时,植物生理学仍在向宏观领域迈进,比如该刊中的四个主要部分,仍然包括 Molecules and metabolism(分子与代谢)、Organelles and cells(细胞器与细胞)、Tissues, organs and whole plant(组织、器官与整体)和 Population and environment(群体与环境)等内容。从 2002 年第 53 卷起,又改名为 *Annual Review of Plant Biology*,编者没有作多少解释,只是说为了简化。从内容分析,除分子生物学外,生态学等方面的文章也在急剧增加,表明了学科间的交叉融合。

国际上另一本著名的 *Current Opinion in Plant Biology* 综述期刊中将刊登的文章归纳为如下几方面:生长与发育、基因组研究和分子遗传学、植物生物技术、生理与代谢、生物间的相互作用、细胞信号与基因调节、细胞生物学。其中植物生理学的主要专题是它的核心,但扩展了内容,也增添了不少分子遗传和生态方面的论文,而且还有联系农业问题的。可见植物生理学的扩展趋势有普遍性。

在细胞生物学方面组织和细胞培养研究迅速发展,每年都有大量的报道。原生质体培养也非常活跃,水稻、小麦、玉米、甘蔗等均有成功的报道。杨树、榆树等原生质体也产生了再生植株。已有 1200 余种植物经细胞和组织培养证明其有全能性表达,其中 20 余种在生产中应用推广取得经济效益。

细胞结构方面的研究进展迅速,如伸展蛋白(extensin)为富含羟脯氨酸的细胞壁结构蛋白,它也可在发育中及在受伤或感染情况下起重要作用。还发现细胞壁中也有富含



甘氨酸的蛋白质(glycine-rich protein),富含苏氨酸和羟脯氨酸的糖蛋白(threonine and hydroxyproline-rich glycoprotein)与富含组氨酸和羟脯氨酸的糖蛋白(histidine and hydroxyproline-rich glycoprotein)等。

新的植物激素与植物生长调节剂不断发现。化控技术已成了联系农学、园艺等应用学科与植物生理学的一座重要桥梁。如油菜素内酯(brassinolid, BR)、玉米赤霉烯酮(zearealenone)在植物中的发现、机理探讨及应用。

植物生长和发育中对光敏色素的深入了解,隐花色素(cryptochrome)概念的提出,使以光形态建成(photomorphogenesis)为重要代表的植物光生物学已成为和光合作用并列的又一支。

对植物衰老和脱落的研究,使得对超氧化物歧化酶、乙烯、脱落酸等酶与激素的研究达到了一个新的高度。

在环境生理的研究中,由于分子生物学技术的渗透,发现了多种逆境蛋白(stress protein)如热激蛋白、厌氧蛋白、紫外线诱导蛋白、病原相关蛋白、活性氧胁迫蛋白、冷驯化诱导蛋白等。逆境蛋白的诱导合成为研究植物的抗性开辟了一条新路子。

光合作用机理研究历来是植物生理学的重点。已从毫秒(10^{-3} 秒)、微秒(10^{-6} 秒)向纳秒(10^{-9} 秒)甚至更短时间水平研究光反应机理。Rubisco(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase)的结构与功能, C_3 、 C_4 与CAM途径的联系,中间类型植物的不断发现,使暗反应研究也有了新的突破。

在植物信号反应中,已发现植物细胞的信号分子有几十种。按其作用和转导范围可分为胞间通讯信号分子和胞内通讯信号分子。多细胞生物体受刺激后,胞间产生的信号分子又称为初级信使(primary messenger)即第一信使(first messenger),如各种植物激素,胞内信号分子常称为第二信使(second messenger)。同时在植物中发现了电信号(electrical signal)、水信号(hydraulic signal)等物理信号。姜成后等人经过数十年的研究后认为“电波的信息传递在高等植物中是普遍存在的”。

可将与植物发育分化相关的质外体信号分子粗略划分为以下三大类:与发育有关的多肽分子;病原菌侵染或伤害诱导的细胞壁信号分子;植物质外体中的其他信号分子,如环腺苷酸(cAMP)、钙调素(CaM)、个别细胞外基质(ECM)组分等。cAMP、 Ca^{2+} 、CaM等信号分子,兼有胞内和胞外信号功能,在生物中可能具有普遍生物学意义(孙大业,1999)。

自由基与活性氧、活性氮的研究,证明它们的产生对植物既有消极的伤害的一面,又有积极的有益的一面,在植物中有双重作用。

(二)植物生理学研究的总体进展

总之,植物生理学研究在以下几个方面都有新的发展。

1. 植物生理学传统领域的研究不断深入

在植物体内完成的光合作用和生物固氮被誉为地球上最重要的两大生化反应,也是植物生理学的传统研究领域。长期以来,植物生理学对这类基本问题机理的探索从未停止。如以分子生物学的方法技术研究植物生命活动规律,运用基因克隆技术获得与植物生命活动过程相关的基因,与光合作用有关的 Rubisco 大、小亚基基因、在生长发育过程中有重要作用的光敏素和钙调素基因、在植物氮代谢中起重要作用的硝酸还原酶基因及



与果实成熟有关的多聚半乳糖醛酸酶基因等;利用植物细胞转化及基因转移技术获得一大批转基因植物,使得对基因表达的调控进行分析研究成为可能;各种转化植物和突变体的获得为深入研究某一特定基因产物在生理过程中的作用提供了有力手段。生物技术与生子生物学手段使传统植物生理学方法难以解决的问题得到解决,丰富了植物生理学的研究内容,强化了植物生理学的研究方法,极其有力地推动了植物生理学的发展。

2. 关注植物生命活动的整体规律

对生命现象建立整体性认识的欲望推动了各种模式生物的基因组计划和信号转导的研究。水稻和拟南芥基因组计划的实施和多种模式植物突变库的建立,为人们在物理图谱、遗传图谱和基因组全序列的基础上开展功能基因组等整体性研究奠定了良好的基础。采用蛋白组学和激素组学等技术更是植物生理学研究方法由注重分析向分析与综合相结合发展的表现。信号转导是生物与外界、生物体细胞间相互沟通的一种复杂过程,其研究主要涉及信号感受、胞内第二信使系统以及胞间信号传递等方面。关于植物激素、钙信号、病原物和向性等植物信号转导系统的研究十分活跃。

生物体的新陈代谢和生长发育既受遗传信息也受环境信息的调节控制。遗传基因决定代谢和生长发育的基本模式,而其实现在很大程度上受控于环境的刺激;环境刺激信息包括生物体的外界环境和体内环境信息两个方面。对植物而言,由于基本上是生长在固定的位置,环境对其的影响更为突出。植物细胞的环境信息包括外界(如光、温、气等)和体内(如激素、电波等)两方面的信息。植物体要正常生长,就需要正确辨别和接受各种信息并做出相应的反应。

3. 植物物质与能量代谢及其调节的新视角

植物能量代谢中光能的吸收与传递、水的光解和氧的释放机理、光合膜四大复合体的结构和功能等方面继续受到关注。随着人类对植物天然产物的关注和开发,正在推动植物次生代谢的调控、植物次生代谢的分子生物学和分子遗传学等方面的研究。信息传递(message transportation)和信号转导(signal transduction)是植物生命活动的重要内容。植物虽不像动物那样具有发达的神经系统,但它生活在复杂多变的环境中,必须对环境的变化作出响应,或顺应环境的有规律的变化,形成植物固有的生命周期,或对严酷的环境条件进行适应与抵抗,以保持物种的繁衍。这些反应都是从“感知”环境条件的信号开始的,这方面的研究更加深入。

4. 植物生态生理学研究范围扩展

传统植物生理学比较注重植物个体的生命活动,现代植物生理学则同时关注群体以及群体中个体与个体之间、群体与群体之间的关系。例如利用卫星遥感技术可实现大区域内农作物生育期、水分与营养状况以及杂草生长情况的监测,其视野甚至可扩展到整个生物圈。此外,在研究植物在各种逆境条件的反应及其抗逆性的同时更加重视植物的环境与生态效应,特别是植物在指示和修复被污染的生境方面的作用。

二、植物生理学的展望

植物生理的研究从分子、细胞、器官、整体到群体水平都有伟大的成就,正如殷宏章先生早在谈到植物生理学的发展时就指出:“植物生理学的研究,有向两端发展的趋势,一方面随着现代生物化学、生物物理学、细胞生理学的发展,特别是分子遗传学的突跃,



已将一些生理的机理研究深入到分子水平,或亚分子水平,这是微观方向的发展。而另一方面由于环境的破坏和人为的污染,人与生物圈的关系逐渐受到重视,农林生产自然生态系统的环境生理对植物生理提出了大量基本的问题,需要向宏观方向发展。”沈允钢先生指出:“有人把一门科学的发展划分为初创、发展、活跃、成熟、成熟后期。那么,植物生理学正处于活跃期,它与许多学科正在加强交叉渗透而且在不断扩展其应用的广度和深度。”如果说 21 世纪是生物学世纪,那么研究植物生命活动的植物生理将有特别重要的位置,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。植物生理的发展正面临着前所未有的机遇和挑战,主要表现在如下几方面。

(一)研究内容的扩展及与其它学科的交叉渗透

当代科学发展的特点是综合与交叉,如分子生物学、分子遗传学、微生物学、生态学与植物生理的交叉渗透,电子计算机、互联网、生物物理、生物技术迅速发展对植物生理的深刻影响。许多界限已经被打破,往往一个研究课题需要多学科人才的综合组织才能完成。物理学、化学、工程与材料科学、激光与微电子技术的迅速发展,为植物生理提供了一系列现代化研究技术,如同位素技术、电子显微镜技术、X 射线衍射技术、超离心技术、色层分析技术、电泳技术以及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,成为探索植物生命奥秘的强大武器。

生命与非生命物质最显著的区别在于生命是一个完整的自然的信息处理系统。一方面生物信息系统的存在使有机体得以适应其内外部环境的变化,维持个体的生存;另一方面信息物质如核酸和蛋白质信息在不同世代间传递维持了种族的延续。生命现象是信息在同一或不同时空传递的现象,生命进化实质上就是信息系统的进化。

(二)机理研究的深入和新概念的不断涌现

如植物的各种生长物质、交叉适应、电波与化学信息传递的交错进行、逆境蛋白、植物生理的数学模型等等。分子生物学等新型研究手段的引入,使光合作用、生物固氮、植物激素和矿质营养分子机理等方面的研究成为热点。人类对植物天然产物的关注和开发正在推动植物次生代谢的调控、植物次生代谢的分子生物学和分子遗传学等方面的研究。在可持续农业的大前提和水稻功能基因组研究长足发展的大背景下,提出发展绿色超级稻的策略和主张。GA 在信号转导中的作用、磷脂信号分子在植物生长和激素反应中的作用以及多肽信号在分生组织建成中的作用等逐渐被发现。

如在对水稻基因组中可能的 30 个 *CIPK* 基因(*OsCIPK01*-*OsCIPK30*)的研究中,发现这些基因中有 20 个能够被干旱、盐、冷、聚乙二醇以及脱落酸等非生物胁迫中的至少一种胁迫所诱导。在“中华 11”粳稻中过量表达其中的 3 个 *CIPK* 基因 *OsCIPK03*、*OsCIPK12* 和 *OsCIPK15* 可以显著增强其对冷、干旱和盐胁迫的耐受性。同时,在冷和干旱胁迫下,过量表达 *OsCIPK03* 和 *OsCIPK12* 的转基因植株可以比野生型积累更多脯氨酸以及可溶性糖类。研究结果表明水稻 *CIPK* 基因在不同的胁迫反应中可能有多样性的功能,其中的一些基因可能在改进水稻耐胁迫方面具有潜在的价值。

非致死热激诱导的热激蛋白使植物产生获得性的耐热性(acquired thermotolerance, AT)。通过筛选突变体并结合反向遗传学研究方法,研究发现 1 个热诱导的转录因子 HsfA2 可使热激蛋白持续表达从而延长拟南芥 AT 的持续时间。



(三)从分子到群体不同层次的全面发展

如水稻基因组计划,包括遗传图的构建、物理图的构建和 DNA 全序列测定。叶绿体基因的结构和表达,人与生物圈(Man and the Biosphere)规划中植物生理生化研究,对太空中的植物生命活动规律的探索,使人们对生命现象的整体性认识有了深入了解。

随着拟南芥和水稻基因组测序完成,加速植物功能基因组的研究并推动以改良重要农艺性状为目标的农业生物技术的发展将对农业和经济发展起到至关重要的作用,同时这也是生命科学领域的一大研究热点。植物功能基因组学包括转录组学、蛋白质组学和代谢组学几个主要部分。这一新兴领域的诞生使得组学的方法与观念渗透到传统的生理学中,将植物生理学纳入了植物功能基因组学研究的大领域,并促进了遗传学的发展。植物基因功能的确定、植物激素作用机制的研究、植物生长发育和代谢等调控网络的构建等备受关注,其研究成果将逐步成为现代农业发展的原动力之一,现代植物生理学研究前沿对农业发展的影响将更为深远。

如水稻分蘖数目和角度是决定其产量的 2 个非常重要的生物因子,新克隆的控制水稻分蘖角度的经典基因 *LAZY1* 和主要 QTL 位点 *TAC1* 在弄清水稻分蘖角度的遗传调控方面有重要意义。*LAZY1* 编码 1 个禾谷类特有的功能未知的蛋白,它通过调控生长素的极性运输来控制分蘖的角度;同样,*TAC1* 也编码 1 个未知功能的蛋白。*LAZY1* 和 *TAC1* 的作用可能都是使分蘖保持直立或较小的角度,它们的突变导致分蘖角度偏大。这些研究成果丰富了人们对水稻分蘖角度调控机理的认识,为水稻的分子改良奠定了基础。

(四)植物生理应用范围的扩展

早已不再只限于指导合理灌溉、施肥和密植等,而是扩展到调节作物生长发育、控制同化物运输分配、改善产品质量、保鲜贮藏、良种繁育、除草抗病;与农林、园艺、环境保护、资源开发、能源、航天、医药、食品工业、轻工业和商业等的关系日益密切。植物生理学特别是植物营养生理学和发育生理学等方面的知识被广泛应用于多种蔬菜和经济作物的工厂化无土栽培,用于模拟生物圈以及封闭条件下的生命支持系统研究,应用于载人航天和外星探测等领域。植物生理学工作者也更加注意与应用学科相结合以促进彼此的交流和发展。

植物每年通过光合作用而贮存在有机物中的太阳能是世界能源消耗量的 10 倍以上,每年从空气中固定的二氧化碳达 150 亿吨,占全球工业源二氧化碳释放量的 60% 以上。在人口爆炸、资源枯竭和环境恶化等问题日益严重的今天,植物是人类解决这些难题希望所在。如因阐明光合碳循环而于 1961 年获得诺贝尔奖的 Calvin 教授现在大力研究发展能源植物。

如拟南芥基因组计划揭示了大量涉及氮素吸收、代谢和分配相关的基因,经过研究可以确定氮素状态(有机 N 和无机 N)调控的基因网络,分析鉴别氮素反应的顺式因子并鉴定重要基因的功能,阐明该基因表达蛋白的生化特性,揭示出与其它生物大分子相互作用的意義,并确定每个基因的时空表达。研究将使人类更深入地了解植物体中的氮素代谢和复杂的调控网络。由于氮源和氮素代谢在作物产量中发挥着中心作用,这些结果将对农业发展有着广泛的影响。

植物抗逆是一个复杂的信号转导和调控过程,包括抗旱、抗盐碱、抗热、抗寒、抗养分



缺乏和抗重金属毒害等,深入探讨其适应机理可以提高作物适应环境的能力提供实验依据。应用逆境生理知识可以指导抗旱、抗涝、抗寒、抗盐和抗病,并在以植物生理学特征为指标的植物新品种选育中显示出优越性和重要性。设施农业的兴起带来一系列新的课题。如温室大棚内光照不足,成为产量的限制因子;温度波动大而遭受逆温危害;大棚多年固定在同一位置造成土壤营养状况严重失衡,有害离子累集,病原物滋生繁殖等。这些促使人们就棚内作物的耐阴性、抗病性、抗寒与抗热性等方面进行研究。

随着植物激素研究的深入,人们在认识各种植物激素分子结构的基础上,合成了多种植物生长调节物质,研制出多种生长调节剂。使用生长调节剂已成为农林业生产不可或缺的重要措施。如赤霉素可以有效地解决杂交水稻“包颈”的问题;多效唑可以抑制很多作物秧苗徒长而具有壮秧的效果;乙烯可以催熟香蕉;树木扦插育苗时使用萘乙酸促进生根和提高成活率;施用乙烯利可以刺激流胶而增加橡胶的产量。此外,植物生长调节剂还能够用于化学除草、调节植物开花和坐果、控制植物性别分化、防止衰老和器官脱落以及打破休眠等用途。

光合作用是植物最基本的生命特征,相关的研究结果是农业中作物、蔬菜、花卉等提高光能利用效率的基础。应用光合作用知识有利于改进作物的间作和轮作制度和推广合理密植,以提高作物的光能利用率,从而增加复种指数和产量;在作物育种上还可以指导理想株型育种和高光效育种。

植物生殖生理是提高作物育性和产量的理论基础,从传粉、受精、胚胎发生到种子生理等都成为当今植物学的研究热点之一。植物次生代谢研究也日趋受到重视,在农业上,代谢组可直接反映农作物的生理状况和农产品的品质性状(尤其是营养价值)。次生代谢与植物的抗性和品质紧密相关,植物对病害和虫害的抗性在很大程度上取决于细胞内植保素的合成调控,而植物化学的研究是研制绿色抗杀虫剂的基础。应用光周期知识可以指导引种和两系法杂交水稻和杂交小麦的育种实践。应用组织培养知识可以指导优良作物和林木品种的快速繁殖。

应用植物矿质营养知识可以指导营养诊断和合理施肥。农作物的生长发育,也多用营养成分的比例、盈亏与分配来说明。因此,营养代谢成为合理利用农业资源,田间作业改革的主要依据。这些研究成果应用于田间生产,为光照、水分、肥源、土壤、物种、人工等资源制定了均衡安排的方案,田间作物的单位面积产量与经济效益得以成倍的提高。研究成果改进和创造了大面积作物生产的新技术。诸如化肥、农药的制造与应用,叶面施肥,适于温室、大棚的无土栽培,工厂化育苗移栽的设置,复种作业轮、间、套作等的实施,花木的造型栽培,以及农产品加工、长期储藏保鲜等。

植物生理学研究有四个动向:从研究生物大分子到阐明复杂生命活动——基因组学、基因结构与功能的研究;实现生命整体性的重要环节——信号传递的研究;生命活动的能量和物质基础——代谢及其调节的研究;植物与环境(非生物和生物环境)的相互关系——生物的协同进化和适应的研究。植物完成它们的生长发育是植物生命活动最终的和综合的结果,必然是建立在上述四个方面的基础上的。

三、植物生理学与农业可持续发展

世界面临着人口、食物、能源、环境和资源问题的挑战。据资料,全球人口以每天270 000人,每年9千万到1亿人的水平增长,而平均每人拥有可耕地从1950年的0.45

公顷降到 1968 年的 0.33 公顷,2000 年降至 0.23 公顷,预计到 2055 年将降至 0.15 公顷。全球本来适合耕作的土地就不多,占 22%左右。我国的形势也很严峻,人口总数为世界之最,人均耕地则很少。占世界 7%的耕地要养活占世界 22%的人口;同时要提高农产品的品质,考虑营养、口味、健康等,适应人们生活水平不断提高的需要;保护环境和生物多样性,维持良性的生态循环。

据 1999 年夏季在美国圣路易斯召开的“第十六届国际植物学大会”上公布的资料,当时世界人口是 60 亿,2025 年可能达到 80 亿。由于人口的增加和高质量食物的需求,到 2025 年将要求在现在每年 200000 百万吨谷物的基础上增加 50%的产量,这个额外的产量将要在比现存土地资源更少,淡水、化学品和劳动力更紧张的基础上生产出来。为了面对新世纪的挑战,必须培养更高产和稳产的作物品种,对土壤、水分和病虫害的控制需更精细有效,将传统方法和生物技术相结合去发展可持续农业生产。要通过高产优质高效发展农业,植物生理学在其间有重要作用。

植物可利用太阳光能,吸收 CO_2 和放出 O_2 ,合成有机物,在增收粮食、增加资源和改善环境等方面有不可替代的作用。通过植物生理的学习和研究,有助于认识与掌握植物生命活动的基本规律,更好地运用栽培技术,调控植物生长,改变环境条件,使之符合各类植物在不同生育阶段的需要,创立一个高产、优质、低耗的生产系统;有助于将植物的基本生理规律与遗传规律结合起来,更好地选育良种;有助于更好地开发植物资源;有助于解决植物的土壤营养、抗旱抗寒、防治病虫害等方面的实际问题,使农业生产上一个新台阶。已知全球有 50 余万种植物,其中只有数千种被人们栽种或培养,大规模利用的种类很少,只有百余种,仅仅其中三种作物(水稻、小麦、玉米)的胚乳就提供了全球人口所需粮食的一半以上。植物浑身都是宝,都有可供综合利用的特殊有机物。

有人预测了 21 世纪农业增产潜力与科技成果的关系,认为通过植物育种、灌溉和作物保水、遗传工程、生长调节剂、增加 CO_2 浓度、生物固氮、提高光合效率、复种多熟、温度





增产潜力,高产再高产。

对传统农业实行技术改造,优化和重组各项技术措施和 production 方式。实行产前、产中、产后一体化和农工商结合经营。

生产场地的扩展,使植物生产不局限于耕地,在水域、海洋、荒山、滩涂、草原、沙漠、城市屋顶、阳台、隙地等等,发展利用太阳能辐射和环境条件的特殊农业,此外还包括航天,潜艇条件下生产食物、供氧需求等。

农林牧副渔综合发展,充分利用植物性生产所固定的能量和形成的多种物质,以满足人类对食物,能源的需求,维持合适生态环境的“持续农业”。

农业是通过绿色植物“加工”太阳能的产业,植物的生长发育既是生产过程,又是产品本身。植物生理学是研究绿色植物生命活动规律的科学,是合理农业的基础,农作物生产不外乎要抓好两件事,一是改造植物遗传性,一是改善栽培技术,而要做好这两件事必须基于对植物生命活动规律的认识。

高等绿色植物具有多种特殊生理功能:自养营养、全能性、“四固”能力,即固定碳素、固定氮素、分解水释放出氧气和制造氢气的能力;具有合成橡胶、香料、药物等特殊代谢物质的能力,有很强的适应性和抗逆能力等等。深刻揭露绿色植物这些特殊本领并加以利用,可以开辟植物生产的应用新领域,提高人们驾驭自然、利用植物资源的能力,为振兴农业不断提供新方法、新途径。

当前植物生理学中基础性研究分工细致,已深入到分子、细胞、组织、器官、个体、群体、生态等不同层次,需要运用不同的手段,分别探讨。但若想用基础理论成就解决农业生产问题,必须认清它在整体活动实际情况中承担的角色,才能确定是否适宜。

我国农业正在向高产、优质、高效发展,植物生理学为合理农业提供理论依据。从植物无机营养原理的阐明到促进化肥的生产和应用;从植物光合特性和有机物运转分配规律的了解到指引人们进行以培育矮秆直立叶型作物品种为中心的绿色革命;从对植物激素的作用和代谢调节的研究到衍生出多种多样生长调节物质和除草剂的生产和应用;从植物细胞生理的探讨到对很多作物的插枝、嫁接和组织培养等无性繁殖技术的发展;从果蔬采后生理的认识 to 一系列保鲜措施的制定;从对植物生长发育和光周期及温度的关系的发现到对生产实践中作物的引种和季节调控的广泛指导作用等。植物生理一方面从“分子→亚细胞→细胞→组织→器官→个体→群体”,从微观到宏观全方位地发展基础理论,探索植物生命活动的本质;另一方面大力开展应用基础研究和应用研究,使科学技术迅速地转化为生产力。农业生产不断提出新课题,使植物生理学大有用武之地,这正是植物生理学充满活力之所在。



第二讲 植物细胞生理

一、植物细胞程序性死亡

(一)细胞程序性死亡的概念与特点

1. 细胞程序性死亡的概念

细胞程序性死亡(programmed cell death, PCD)是生物体发育过程中普遍存在的由基因决定的细胞主动有序的死亡方式。细胞死亡可以分为两种形式:一种是坏死性或意外性死亡(necrosis 或 accidental death),它一般是物理、化学损伤的结果,即细胞受到外界刺激,被动结束生命;另一种死亡方式即为程序性死亡,这是一种主动的、为了生物的自身发育及抵抗不良环境的需要而按照一定的程序结束细胞生命的过程。在 PCD 发生过程中,一般伴随有特定的形态、生化特征出现,此类细胞死亡被称为凋亡(apoptosis)。当然,也有的细胞在 PCD 过程中并不表现凋亡的特征,这一类 PCD 被称为非凋亡的程序性细胞死亡(non-apoptotic programmed cell death)。PCD 是高等生物体内广泛存在的一种能够及时清除不需要的细胞和可能有害机体细胞的机制。

植物的 PCD 机制使其组织和器官功能得以表达,从而进行更有效的营养生长和生殖生长。在衰老的叶子和花瓣、准备萌发种子的糊粉层、维管束的木质部、生殖器官(如花药和子房)及根冠等组织中均有 PCD 的发生,并且随着 PCD 的发生这些组织和器官表现不同的生理特征。在发生过敏反应(hypersensitive reaction)时,细胞程序化死亡可在感染区域及其周围形成病斑(lesion),从而防止病原体的扩散。PCD 是植物发育及对环境应答反应过程中的一个重要组成部分,可保证植物正常生长发育,维持内环境的相对稳定,更好地适应生存环境,减轻不利条件下对植物的整体损伤。

在形态上,发生 PCD 的细胞先以细胞质和细胞核浓缩、染色质边缘化为特征,随后由膜包围 DNA 片段而形成凋亡小体。在生化上,PCD 与信号传导有关,信号分子可能是蛋白质、激素、过氧化物、无机离子等化学成分,发生 PCD 的细胞表现为被诱导产生核酸内切酶,核 DNA 从核小体间降解断裂,产生带有 3'-OH 端的、大小不同的寡聚核小体片段,这些片段在凝胶电泳上可以见到“梯形”DNA 条带(DNA ladder)。在遗传上,PCD 受到基因有序活动的控制,需要特定基因的转录和蛋白质合成,并可被特定基因表达所控制。

根据有关细胞程序性死亡的大量研究,这些变化在不同物种间、同一物种的不同个体间,以及同一个体的不同器官、不同组织间都表现出很大的相似性,表明这一过程由一些进化保守的分子介导。研究证明,这是由一个基因群编制的程序控制的严格有序的复杂分子过程。此过程受细胞内外多种信号系统的诱导和细胞内多种基因的级联反应的调控。各



种诱导 PCD 的诱导因子和阻止 PCD 的存活因子作用于此级联反应的不同环节。

控制 PCD 的基因有两类:一类是抑制细胞死亡的;另一类是启动或促进细胞死亡的。两类基因相互作用控制细胞正常死亡。线虫(*Caenorhabditis elegans*)是研究 PCD 的理想材料,对其 PCD 基因调控机理的研究有较大的突破。线虫成体有 1090 个细胞,在发育过程中有 131 个细胞必然发生程序死亡。在其中最早发现了与死亡有关的基因。已经证明它有 11 个基因与 PCD 有关。其中 3 个基因与 PCD 的开始有关,两个基因 *ced3* 和 *ced4* 是细胞死亡所必需的,如果这两个基因发生突变,原来要死亡的细胞就可生存下来并分化,甚至行使功能;第三个基因 *ced9* 则是对 PCD 行负调控,获得此基因的突变株可阻止原应发生 PCD 的细胞进入 PCD 过程。其余 7 个基因 *ced1*, *ced2*, *ced5*, *ced6*, *ced7*, *ced8* 和 *ced10* 在控制相邻细胞吞噬死亡细胞方面起作用。*nucl* 基因则是负责被吞噬细胞 DNA 的消化。另外 3 个基因 *ces1*, *ces2*, *egl1* 决定着细胞进入还是不进入死亡程序,这些基因可能与 *ced9*, *ced3* 和 *ced4* 协同作用。根据分子过程发生的先后将 PCD 过程划分为三个阶段,即启动阶段(initiation)、效应阶段(effector)和降解清除阶段(degradation),每个阶段又包含了由若干分子事件参与的过程(崔克明,2000)。

2. 细胞程序性死亡的特点

细胞程序性死亡是细胞的一种基本生物学现象,在多细胞生物中去除不需要的或异常的细胞是必要的,它在生物体的进化、内环境的稳定以及系统发育中起着重要的作用。细胞程序性死亡不仅是一种特殊的细胞死亡类型,而且具有重要的生物学意义及复杂的分子生物学机制。

早期的细胞程序性死亡关注形态学及生物化学变化。如利用光镜和电镜对形态学特征进行详细的研究,发现细胞程序性死亡的一个显著特征就是细胞染色质的 DNA 降解。细胞内钙离子浓度的升高是细胞发生程序性死亡的一个重要条件。内源性核酸内切酶是参与细胞发生程序性死亡所必需的。

形态学观察表明细胞程序性死亡的变化是多阶段的,细胞程序性死亡往往涉及单个细胞,即便是一小部分细胞也是非同步发生的。首先出现的是细胞体积缩小,连接消失,与周围的细胞脱离,然后是细胞质密度增加,线粒体膜电位消失,通透性改变,核质浓缩,核膜核仁破碎, DNA 降解;胞膜有小泡状形成,膜内侧磷脂酰丝氨酸外翻到膜表面,胞膜结构仍然完整,最终可形成几个凋亡小体。

生物化学变化的一个显著特点是细胞染色体的 DNA 降解,这是一个较普遍的现象。这种降解非常特异并有规律,所产生的不同长度的 DNA 片段为 180~200 bp 的整倍数,而这正好是缠绕组蛋白寡聚体的长度,提示染色体 DNA 恰好是在核小体与核小体的连接部位被切断,产生不同长度的寡聚核小体片段。实验证明,这种 DNA 的有控降解是一种内源性核酸内切酶作用的结果,该酶在核小体连接部位切断染色体 DNA,这种降解表现在琼脂糖凝胶电泳中就呈现特异的梯状 ladder 图谱。

已发现许多与细胞程序性死亡的相关基因及调控过程。其实细胞程序性死亡不仅仅是 DNA 的有控降解,在细胞程序性死亡的过程中往往还有新的基因的表达和某些生物大分子的合成作为调控因子。

细胞程序性死亡的过程大致可分为以下几个阶段:接受信号→调控分子间的相互作用→蛋白水解酶的活化→进入连续反应过程。

有研究认为,线粒体不仅是细胞呼吸链和氧化磷酸化的中心,而且是细胞程序性死亡调控中心。植物细胞的液泡在细胞程序性死亡中发挥了重要作用。首先是液泡的裂解,然后释放出水解酶类攻击细胞器,核 DNA 和线粒体 DNA 在 20 分钟内完全降解。这种特殊水解酶类的表达包括核酶和蛋白酶类,液泡裂解后释放出来裂解核 DNA 和其他细胞器的 DNA。植物细胞中的液泡体积很大,占有细胞的大部分空间,如果这一巨大的酸性细胞器裂解,胞质将很快被酸化,几分钟内细胞就会死亡。

尽管细胞程序性死亡过程的详细机制尚不完全清楚,但是已经确定 caspase 即半胱天冬蛋白酶在凋亡过程中起着必不可少的作用,细胞程序性死亡的过程实际上是 caspase 不可逆有限水解底物的级联放大反应过程。至少已有 14 种 caspase 被发现,caspase 分子间的同源性很高,结构相似,都是半胱氨酸家族蛋白酶。根据功能可把 caspase 基本分为二类:一类参与细胞的加工,如 Pro-IL-1 β 和 Pro-IL-1 δ ,形成有活性的 IL-1 β 和 IL-1 δ ;第二类参与细胞程序性死亡,包括 caspase2,3,6,7,8,9,10。在拟南芥基因组中有 10 多个类 caspase 的同源基因,在番茄细胞中也发现类 caspase 参与 PCD 的过程。

植物中诱导产生一切分化成熟后为死细胞(管状分子、纤维细胞、石细胞、木栓细胞等)的因子(如生长素、赤霉素、乙烯和脱落酸等激素,氧分压和干燥等外界环境条件)都是诱导 PCD 的因子。病原体的侵入、高温等也是诱导死亡程序开启的外界因子。像诱导动物细胞发生程序性死亡一样,细胞色素 c 和活性氧是诱导植物细胞发生程序性死亡的重要内在因子。

(二)植物细胞程序性死亡的普遍性

1. 细胞程序性死亡与植物发育

(1) 细胞程序性死亡与生长分化 已经具有排列有序的分化的细胞分子 (transcription

