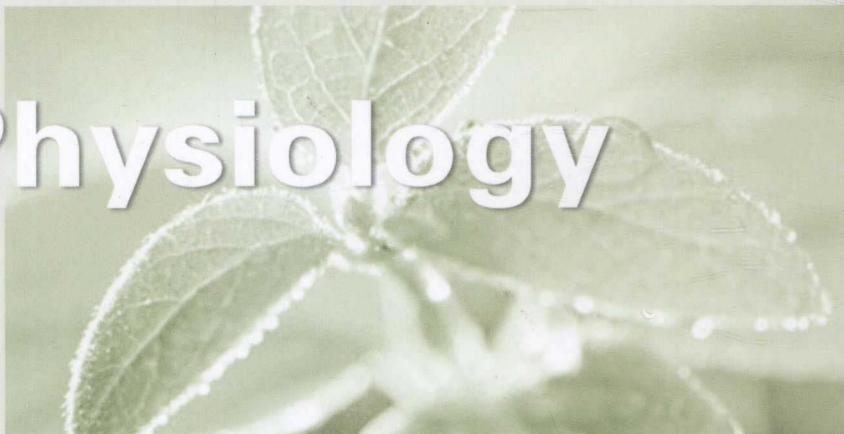


普通高等学校精品课程建设教材

# 植物生理学

蔡庆生 主编

## Plant Physiology



中国农业大学出版社  
ZHONGGUONONGYEDAXUE CHUBANSHE

植物生理学

# 植物生理学

教材

Plant Physiology



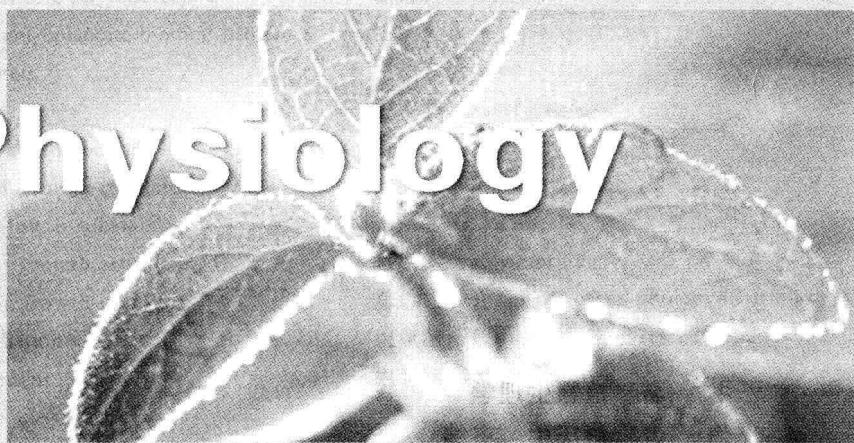
教材  
植物生理学

普通高等学校精品课程建设教材

# 植物生理学

蔡庆生 主编

Plant Physiology



中国农业大学出版社  
ZHONGGUONONGYEDAXUE CHUBANSHE

## **图书在版编目(CIP)数据**

植物生理学/蔡庆生主编. —北京:中国农业大学出版社,2011. 2

ISBN 978-7-5655-0132-6

I. ①植… II. ①蔡… 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(2010)第 215843 号

**书 名 植物生理学**

**作 者 蔡庆生 主编**

**策划编辑 孙 勇**

**责任编辑 孙 勇**

**封面设计 郑 川**

**责任校对 王晓凤 陈 莹**

**出版发行 中国农业大学出版社**

**邮政编码 100193**

**社 址 北京市海淀区圆明园西路 2 号**

**读者服务部 010-62732336**

**电 话 发行部 010-62731190,2620**

**出版 部 010-62733440**

**编辑部 010-62732617,2618**

**e-mail cbsszs @ cau.edu.cn**

**网 址 <http://www.cau.edu.cn/caup>**

**经 销 新华书店**

**印 刷 北京时代华都印刷有限公司**

**版 次 2011 年 2 月第 1 版 2011 年 2 月第 1 次印刷**

**规 格 787×1 092 16 开本 20.75 印张 513 千字**

**定 价 33.00 元**

**图书如有质量问题本社发行部负责调换**

# 前　　言

植物生理学是农学门类植物生产各专业的一门专业基础必修课程,也是生物门类多个专业的专业基础必修或选修课程。由于植物生理学科的迅速发展,国际国内植物生理学教材建设皆一直受到高度重视。无论是国外英文版的“Plant Physiology”还是国内中文版的《植物生理学》,都在不断出新,持续产生诸多版本。仅以南京农业大学植物生理学教学为例,从 20 世纪 70 年代末国家实施改革开放、恢复正常高等教育制度和秩序以来,先后使用了多个主编和出版渠道的植物生理学教材,如原北京农业大学主编的全国高等农业院校试用教材(1979)、江苏农学院主编的(1984)、潘瑞炽主编的(第 3 版,1995)、曹仪植和宋占午主编的(1998)、王忠主编的(2000)、武维华主编的《植物生理学》(2003)和李合生主编的《现代植物生理学》(第 1 版,2002;第 2 版,2006 年)。近年来,在合理选用部分国内教材为主要教材和辅助教材的同时,还先后以“Introduction to Plant Physiology”(Hopkins,第 2 版,1999)“Plant Physiology”(Taiz & Zeiger,第 3 版,2002;第 4 版,2006)等英文原版教材为教师备课用参考教材。在集各种教材之所长、结合植物生理学学科发展动态和学生学习状态反馈的基础上,自行研制和不断完善了本科生植物生理学课堂教学教案和多媒体教学课件。从多年来的教学实践出发,本次教材编写的主导思想是:编写一部反映当代植物生理学课程建设与植物生理学科发展最新成果、体现植物生产类特色、农林院校特点,适合农、林大学植物生产类及其相关专业本科生使用的教材。

在计划编写本部教材之初,正值国家教育部推行全国研究生统一入学考试农学门类初试科目和内容进行优化和调整之时。因此,本教材在内容上力求充分展现植物生理学基本概念和基础知识、结合实际反映植物生理学学科及相关联学科的研究和发展动态的同时,注意涵盖教育部制定的农学门类研究生全国统一考试植物生理学考试大纲考查范围。以便于使用本教材的学生“了解植物生理学的研究内容和发展简史,认识植物生命活动的基本规律,理解和掌握植物生理学的基本概念、基础理论知识和主要实验的原理与方法。能够运用植物生理学的基本原理和方法综合分析、判断、解决有关理论和实际问题”。

本教材共分 11 章,分别为:第 1 章,植物细胞生理;第 2 章,植物水分生理;第 3 章,植物的矿质和氮素营养;第 4 章,光合作用;第 5 章,植物的呼吸作用;第 6 章,植物体内同化物的运输与分配;第 7 章,植物激素生理与信号转导;第 8 章,植物生长生理;第 9 章,植物生殖生理;第 10 章,植物成熟、衰老和脱落生理;第 11 章,植物的逆境生理。全书由蔡庆生统稿,交由沈振国和蒋德安主审。张阿英、史永红、陈莹、李军营、娄来清、沈立等也参与了编写、绘制部分图表等工作,在此一并表示感谢。

本教材中引用了国内外许多已出版的教材和科技论文中的图表、数据和资料,为尊重版权

和知识产权,引用之处一一加以标注。

受编者水平和编审时间限制,教材中定有不少缺点和错误,敬请各位前辈、同行和广大读者批评指正,提出宝贵意见,以便今后作进一步修订完善。

编 者

2010 年 10 月

# 目 录

<b>绪论</b> .....	1
1. 植物生理学的基本概念和基本内容 .....	1
2. 植物生理学的理论与实验基础 .....	2
3. 植物生理学的发展与生物科学发展史 .....	2
4. 植物生理学的展望 .....	6
<b>第1章 植物细胞生理</b> .....	8
1.1 植物细胞概述 .....	8
1.2 植物细胞壁的结构、组成和生理功能 .....	10
1.3 植物细胞膜与内膜体系.....	13
1.4 细胞骨架.....	16
1.5 胞间连丝.....	19
1.6 细胞器.....	20
1.7 细胞质基质.....	20
1.8 植物细胞信号转导概述.....	21
参考文献 .....	28
<b>第2章 植物水分生理</b> .....	30
2.1 水在植物生命活动中的重要性.....	30
2.2 植物细胞对水分的吸收.....	32
2.3 植物根系对水分的吸收.....	37
2.4 植物的蒸腾作用.....	41
2.5 植物体内的水分运输.....	49
2.6 合理灌溉的生理基础.....	50
参考文献 .....	52
<b>第3章 植物的矿质和氮素营养</b> .....	54
3.1 植物体内的必需元素.....	54
3.2 植物对矿质元素的吸收与运输.....	64
3.3 植物氮、磷、硫素的同化.....	71
3.4 合理施肥的生理基础.....	74
参考文献 .....	76
<b>第4章 光合作用</b> .....	77
4.1 光合作用的研究历史.....	77

---

4. 2 能量转换细胞器——叶绿体	78
4. 3 光合色素	79
4. 4 光反应	85
4. 5 光合碳同化	95
4. 6 影响光合作用的因素	105
4. 7 提高植物光能利用率的途径	111
参考文献	113
<b>第 5 章 植物的呼吸作用</b>	<b>114</b>
5. 1 呼吸作用的概念及生理意义	114
5. 2 植物呼吸代谢途径	115
5. 3 呼吸作用的调节与控制	125
5. 4 呼吸作用的影响因素及应用	126
参考文献	129
<b>第 6 章 植物体内的同化物的运输与分配</b>	<b>130</b>
6. 1 同化物运输的途径	130
6. 2 韧皮部中运输物质的主要形式	133
6. 3 同化物的运输方向	134
6. 4 同化物的运输速度	135
6. 5 同化物的运输机制	136
6. 6 同化物的装载和卸出	137
6. 7 同化物的配置和分配	142
参考文献	145
<b>第 7 章 植物激素生理与信号转导</b>	<b>146</b>
7. 1 植物激素的概念	146
7. 2 生长素类	146
7. 3 赤霉素类	156
7. 4 细胞分裂素类	163
7. 5 脱落酸	168
7. 6 乙烯	173
7. 7 其他生长调节物质	179
7. 8 植物激素的相互关系	182
7. 9 植物激素的测定方法	184
7. 10 植物生长调节物质	185
参考文献	189
<b>第 8 章 植物生长生理</b>	<b>190</b>
8. 1 生长与分化	190
8. 2 环境条件对生长的影响	208
8. 3 光形态建成	210
8. 4 植物的运动	218

---

参考文献	226
<b>第 9 章 植物生殖生理</b>	228
9.1 幼年期	229
9.2 春化作用	231
9.3 光周期现象	234
9.4 植物激素及营养物质对植物成花的影响	242
9.5 花器官的形成	244
9.6 植物受精生理	249
参考文献	256
<b>第 10 章 植物成熟、衰老和脱落生理</b>	257
10.1 种子发育和成熟生理	257
10.2 果实生长和成熟生理	261
10.3 植物衰老生理和器官脱落	267
参考文献	278
<b>第 11 章 植物的逆境生理</b>	279
11.1 植物逆境生理通论	279
11.2 植物的水分胁迫生理	286
11.3 植物的低温胁迫生理	292
11.4 植物的热胁迫生理	298
11.5 植物的盐胁迫生理	301
11.6 植物的环境污染	307
参考文献	311
<b>附录1 植物生理学主要相关网站</b>	313
<b>附录2 中英文名词对照(按照发音顺序排列)</b>	314

# 绪 论

## 1. 植物生理学的基本概念和基本内容

尽管植物种类多种多样,但植物生命活动的基本原理尤其是控制它们代谢和生长发育的基本原理是相通的。可以讲,植物生理学(Plant Physiology)是一门以植物尤其是以高等植物为研究对象,研究这些植物生命活动过程中支配和调控其代谢和生长发育的基本原理的学科。是综合利用现代分子生物学研究技术与传统生理生化手段,植物学、分类学、解剖学、细胞学、生态学等多个学科的知识,并基于物理和化学原理,来认识植物生命活动现象和规律及其之间的关系,认识外界环境会如何对植物生命过程施加影响的科学。它作为植物生产类和生物类的一门专业基础课,为植物高产、优质提供理论依据;为植物基因功能及表达调节和转基因等研究提供明确的生理目标和调控措施。

早在 100 多年前就已有植物生理学教材问世。随着科学的发展,植物生理学学科内容的持续充实、更新和深入,不断有新的植物生理学教材出版。以国际上被广泛使用的植物生理学英文原版教科书为例,有 Hopkins 主编的“Introduction to Plant Physiology”, Taiz 和 Zeiger 主编的“Plant Physiology”。尽管它们经过几次再版,但其框架基本变化不大。前者分植物与能量、植物与水分和矿质营养、植物生长发育、胁迫与次生代谢、植物生物技术(第 3 版新添)等五大部分,后者详细划分为植物细胞、能量与酶、水与植物细胞、植物水分平衡、矿质营养、溶质转运、光合作用(光反应、碳反应、生理生态因子、韧皮部运输)、呼吸与脂代谢、矿物质同化、次生代谢与植物防御、基因表达与信号转导、细胞壁、生长与发育、光敏色素与植物发育的光调控、蓝光反应(气孔运动与形态建成)、植物激素(生长素——生长激素、赤霉素——株高调节因子、细胞分裂素——细胞分裂调节因子、乙烯——气态激素、脱落酸——种子成熟与抗逆信号)、开花调控、逆境生理等 25 章内容。

总的来看,植物生理学涉及细胞生理、代谢生理、生长发育生理和逆境生理等几大方面。其中,以研究植物细胞结构特点与功能为主的植物细胞生理是了解植物生命活动规律的必要基础。植物代谢生理广泛地包括水分代谢、矿质营养、光合作用、呼吸作用等物质代谢和能量代谢的内容,它们是植物生长发育的基础。生长发育生理则以植物生命活动周期为主线,贯穿激素作用、信号转导、环境调控等内容,由内里到外在地反映植物生长、分化和发育全过程中生命活动规律和调控作用。同样是研究植物生命活动规律的逆境生理则侧重于研究植物适应或抵御胁迫环境(逆境)的生理特点和反应规律,随着地球环境的变化、植物和作物生长环境的逆变,研究逆境生理越来越得到重视。

很显然,植物生理学所涉及的研究内容都与农业生产实际有着密切关系,其中,对于植物

矿质营养和水分的吸收和运输、光合和呼吸作用研究与农业生产实际关系最为直接,即使是看上去与农业生产实际无直接关联的植物生长、信号转导等研究,也可通过植物生长调节物质来人为调控开花、结果、果实成熟和衰老等过程,从而加深了植物生理学与农业生产实际间的关系。

## 2. 植物生理学的理论与实验基础

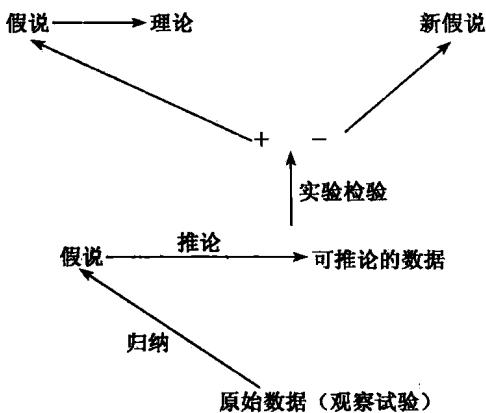
植物生理学是一门量化性较强的科学,其知识体系的获得与其他科学存在许多相似之处,但是,植物生理学所研究的对象远远比物理学、化学要复杂得多,其复杂性导致了植物生理学所面对的各种特有的困难。必须强调,植物生理学知识的获得起始于由精确的手段所测得的观测或实验数据,它们是提出植物生理学种种假说的基础,对于假说推导的结论进一步采用实验进行验证,对于经过实验证过的结论进行推论,由假说和推论间的成功演绎将最终导出可信服的理论(图绪1)。

与其他自然科学一样,作为获得植物生理学知识和建立植物生理学理论的基础,正确地观测植物生命活动现象,采取成熟的手段获取可靠的实验数据,并完善地诠释,使观测或实验所得的结果可以随时重现,这些是植物生理学研究中所必需的。任何故意篡改或实验有总体过失情况下所得到的信息都不再属于科学的范畴,在科学的研究工作中,严谨诚实是不可或缺的品质。

一方面,在科学实验中,提出与植物生理学相关的问题非常重要,只有可以被解答的问题才具有科学意义。但是,一些在某个阶段或时期“没意义”的问题,会随着科学技术的发展而变得有意义,先进可靠的技术手段对于数据的获得是必需的。另一方面,农业生产实践过程中会持续产生一系列新的有待解决的科学和实际问题。总体而言,植物生理学研究是从农业生产实践中孕育,从已确立好的技术手段开始,随着相关科学技术的进步而发展的。当研究手段变得不恰当时,需要及时从技术和理论层面进行修正;当生产实践出现新的问题时,需要借助各种方式不断深入发展植物生理学理论与实验手段,反过来利用植物生理学研究成果促进农业生产技术改革。

## 3. 植物生理学的发展与生物科学发展史

植物生理学的产生与发展皆与生物科学发展史、与其他相关学科的科学与技术发展、甚至与社会动态有着密切关系。表绪1以年表的形式记叙了自公元前400年左右至20世纪中后期植物生理学的历史,以及生物科学与世界史上的重大事件。一方面,由于近20多年中植物生理学发展极其迅速、科学发现事件众多,从中舍取较为困难;另一方面,科学发展历史事件需要经过一定的岁月才能载入历史,故未列入。



图绪1 从实验到理论假说的基本模式

(参照 Mohr, 1995)

**表1 植物生理学发展简史**(参照清水, 2002; 王忠, 2002; <http://wikipedia.org/wiki/>)

生物科学与世界史上的重大事件	植物生理学发展史上的事件
公元前 753 罗马建国	公元前 400 左右 Aristoteles 植物营养调查, 为后来的腐殖质学说的先驱
287 Teoflast《植物志》	
50 Bulinius《博物志》	
77《药物志》, 记载 600 余种植物	
180 左右 综合解剖学和生理学的知识, 使其系统化	
1000 左右 欧洲结束了封建社会	
1280《植物论》	
1492 哥伦布发现新大陆	
1545 最初在意大利 Padova 建成植物园	1563 Parisie 开始分析无机营养
1555 明确生理学定义	
1590 第一台显微镜问世	1648 Van Helmont J B 植物(柳枝)营养实验
1628 Harvey W《血液循环原理》	1650 Glauber 硝酸盐能提供植物营养
1665 Hooke L 首次绘出细胞图案	1699 Woodward J 植物生长与溶于水中的物质有关
1668 开始进行否认自然发生学说的实验	
1700《植物学的规范》开始双命名法	1727 Hales S《植物静力学》(水分运输、根压与大气中养分)
1735 林奈《自然体系》, 近代分类学的基础	1772 Priestley J 发现植物释放氧气(薄荷、小鼠、钟罩试验)
1748 Needham 提出自然发生学说	1779 Ingenhousz J《植物实验》, 明确植物在光下释放氧气
1763 开展植物受精研究	
1765 瓦特发明蒸汽机, 工业革命开始	1788 Senebier J 发现 CO <sub>2</sub> 与光共同为光合作用所需, 提出植物同化日光能的假想
1776 美国独立宣言	1793 明确花与昆虫间的关系
1777 最初的《植物杂志》发行	1797 Saussure N de 进行光合作用与呼吸的定量研究
1780 Lavoisier A L 明确呼吸与燃烧间的关系	1804 Saussure N de《植物化学分析》, 为植物生理化学奠定基础
1789 法国大革命	1823 观察到花粉管
1790《植物的变化》	1837 发现叶绿体在光合作用中的重要性
1805《植物地理学》	1838 Schwann T, Schleiden M J 建立细胞学说的基础
1806《动物化学讲义》	
1809《动物哲学》	
1824《自然分类序刊》	
1828 Wöhler F 合成尿素	
1830 法国七月革命	
1838 Schleiden M J 提出细胞学说	1840 Liebig J《适用于农业与生理学的有机化学》, 明确 CO <sub>2</sub> 与含氮化合物对植物生长的必要性, 提出矿质营养学说
1842 在植物花粉细胞中发现染色体 能量守恒定律	1845 Mayer J R 明确植物光合作用中积累的化学能来自于太阳能
	1846 提出原生质的概念

续表续 1

生物科学与世界史上的重大事件	植物生理学发展史上的事件
1855 提出“所有细胞由细胞产生”	1851—1855 证明植物只能利用土壤中的无机氮化合物
1859 提出“种的变异”	
1862—1883 达尔文《物种起源》	1851《高等植物发芽研究》证明植物世代交替
1866—1909 孟德尔《杂交植物研究》	
1870 普法战争	1857 巴士德证明微生物的乳酸发酵作用 1862 Sachs J V 证明光合作用产物为淀粉 1865 Sachs J V 证明叶绿体中含有叶绿素 1866 Sachs J V《实验植物生理学讲义》，确立植物生理学实验，明确无机盐溶液培养植物的方法
1879 观察植物细胞核分裂	1877 研究渗透压
1881 创立实验发生学	1878《动物与植物共同的生命现象讲义》
建立细菌培养法，确立细菌学	1880 Darwin 父子《植物的向性运动》，开始了植物激素研究
1882《免疫细胞说》	1882 Sachs J V《植物生理学讲义》，首先开设植物生理学课程
1885 否定遗传获得性	1883 发现细菌进行光合作用
1887 研究条件反射	1888 观察原生质分离
1898《植物器官学》	1889 发现并命名线粒体
发现并命名烟草花叶病毒病	1897 Pfeffer W《植物生理学》
1900 再次发现孟德尔的遗传法则	1898 确立“光合作用”一词
发现化学热力学法则和生物体内溶液的渗透压(1901 年诺贝尔化学奖)	1902 Haberlandt G 提出植物体细胞具有再生完整植株的潜力
1901《突然变异学说》	1905 Blackman 区分光合作用中的光反应和暗反应
Montgomery 发现同源染色体	磷酸在酵母提取液发酵中的作用
Landsteiner K(奥地利)研究血型分类与遗传(1930 年诺贝尔生理医学奖)	1906 Willstätter R M 确定叶绿素的化学构造
1902 Morgan T H, Sutton W 提出染色体在遗传中的作用(1933 年诺贝尔生理医学奖)	1910 Boysen-Jensen 证明与植物向性有关的物质的存在
Starling E H(英)发现激素	1915 Willstätter R M 纯化植物色素研究，获诺贝尔化学奖
1903 Bordet J 发现免役抗体	1919 Paál 证明植物向性与生长共同作用机制
1907 Harrison R 开发组织培养技术	1920 Garner 发现光周期
1914—1918 第一次世界大战	1923 Went F W 证明植物生长激素的存在
1915 发现抗生素	1924 认识乙烯与植物果实成熟间的关系
1918 Muller H J(美)利用 X-射线诱导突变(1946 年诺贝尔生理医学奖)	1925 Fischer H 叶绿素构造研究(1930 年诺贝尔化学奖)
1921 Spemann H(德)动物胚胎发育中的诱导作用(1935 年诺贝尔生理医学奖)	1926 黑泽发现疯长水稻体内恶苗病菌毒素将脲酶结晶化
1926 Svedberg(瑞典)发明超速离心机	1929 认识 ATP 在糖的磷酸化过程中的作用

续表第 1

生物科学与世界史上的重大事件	植物生理学发展史上的事件
1930 Wilhelm A 利用电泳装置分析血清蛋白 (1948 年诺贝尔化学奖)	1933 阐明糖酵解(EMP)途径 Kogl 提取分离得到生长素,并确定其构造
1933 Ruska 使用电子显微镜	1935 蔡田 分离并命名赤霉素
1935 Stanley 病毒结晶化	1936 Опарин А И Oparin A I《生命起源》
1938—1945 第二次世界大战	1937 Krebs H 发现和命名柠檬酸循环
1939 Müller P H(瑞士)发现高效杀虫剂 DDT (1948 年诺贝尔生理医学奖)	1938 Hill R 发现希尔反应
1940 Beadle G W & Tatum E L(美)发现基因 受到特定化学过程的调控 Lederberg J(美)发现细菌遗传物质及基 因重组现象(1958 年诺贝尔生理医学奖)	1939 Kamen M D 使用同位素标记技术研究光合作用 1940 首次用电子显微镜拍摄叶绿体 1944 Woodward R B 合成含叶绿素在内的有机化合物 (1965 年诺贝尔化学奖)
1944 Avery O T(美)发现 DNA 的作用	1945 Virtanen A I 农业化学与营养化学的研究与发现,获 诺贝尔化学奖
1948 Lipmann F A(德)发现辅酶 A 及其作为 中间体在代谢中的作用(CoA, 1953 年诺 贝尔生理医学奖)	阐明线粒体机能 1951 阐明脂肪酸代谢
1950—1953 抗美援朝战争	1953 证明原始大气环境下氨基酸合成 Racker 发现戊糖磷酸途径(PPP)
1953 开发相差显微镜 Watson J D & Crick F H C 完成 DNA 模 型(1962 年诺贝尔生理、医学奖)	1954 Calvin M 明确光合作用过程中 CO <sub>2</sub> 固定途径(1961 年诺贝尔化学奖) Arnon D I 等研究光合作用机制
1955 Harman 提出自由基损伤学说	1955 Skoog F K 激动素命名及其结构的确定
1959 Kornberg A, Ochoa de Albornoz S(美)人 工合成 RNA, 发现 RNA 和 DNA 的生物 合成机制(1959 年诺贝尔生理、医学奖)	1959 Hemdricks 发现光敏色素 Cross B E 明确 GA <sub>3</sub> 结构
1961 Holley R W, Khorana H G, Nirenberg M W(美)阐明遗传密码及其在蛋白质合成 中的作用(1968 年诺贝尔生理医学奖)	1960 Woodward R B 人工合成叶绿素分子
Jacob F, Monod L J(法)提出 mRNA 概念 (1965 年诺贝尔生理医学奖)	1961 Mitchell P D 提出化学渗透学说(1978 年诺贝尔化 学奖)
Mitchell P D(英)发表化学渗透学说 (1978 年诺贝尔生理、医学奖)	1962 Murashige 和 Skoog 配置 M S 培养基
1963 在动物线粒体中发现 DNA	1963—1965 大熊和 Addicott F T 分离纯化出脱落酸
1968 完成遗传密码的解读	1966 Hatch M D, Slack C B 明确 C <sub>4</sub> 途径
1971 Brenner S(英), Horvitz H R(美), Sulston J E(英)发现器官发育和细胞程序性细胞 死亡(细胞程序化凋亡)的遗传调控机理 (2002 年诺贝尔生理医学奖)	1970 Kok B H <sub>2</sub> O 裂解放氧机理 Mitchell 发现油菜素
1973 Lauterbur P C(美), Mansfield S P(英)关 于核磁共振成像的研究(2003 年诺贝尔 生理医学奖)	
1974 Claude A, Duve C, Palade G 发现细胞结 构与功能	

续表续 1

生物科学与世界史上的重大事件	植物生理学发展史上的事件
1970 Berg P 以核酸生物化学为基础的基因工程研究(1980 年诺贝尔化学奖)	
Gilbert W Sanger F 核酸碱基配对(1980 年诺贝尔化学奖)	
1982 生长激素的遗传工程生产胰岛素	1982 Mitchel H 等阐明光合作用反应中心三维结构(1988 年诺贝尔生理医学奖)
1980 Neher E, Sakmann B(德)开发膜片钳技术,发现细胞膜上离子通道的功能(1991 年诺贝尔生理医学奖)	1988 Deisenhofer J 等阐明光合细菌反应中心结构,获诺贝尔化学奖
1980 Gilman A G, Rodbell M(美)发现 G 蛋白及其与细胞信号传导的关系(1994 年诺贝尔生理医学奖)	1992 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
1980 Blobel G(德)发现蛋白质具有内在信号物质控制其运送到细胞内的特定位置(1999 年诺贝尔生理医学奖)	
1980 Hartwell L H, Hunt R T, Nurse P M(美)发现细胞周期中的关键调节因子(2001 年诺贝尔生理医学奖)	
1986 Furchtgott R F(美)发现一氧化氮在心脏血管中的信号传递功能(1998 年诺贝尔生理医学奖)	
1988 Agre P 在人体细胞中发现水孔蛋白(2003 年诺贝尔化学奖)	
1998 Fear A, Mello C C 发现 RNA 干扰现象——双链 RNA 的沉默机理(2006 年诺贝尔生理医学奖)	1997 Walker J 等提出和阐述 ATP 合成过程、ATP 合酶的动态结构和作用机理,获诺贝尔化学奖

#### 4. 植物生理学的展望

在世界人口增加、粮食不足、能源紧缺、环境污染等现状下,农业及其相关产业对植物生理学寄予了更大期望。以追施氮肥实现粮食增产为例,利用 Haber 法合成氨、生产氮肥,该过程需要的能量主要依赖石油,故氮肥的价格随石油价格而波动。在石油危机的当今,肥料价格也越来越高,仅仅靠增加施肥来提高作物产量既受到经济方面的限制,不合理的施肥同时又会对农业生态环境造成负面影响。利用固氮菌内的固氮酶催化固氮反应机制,借助于遗传工程,将以往只是存在于豆科植物中的根瘤菌扩展到其他植物,使其他高等植物也具有固氮能力,预计这类研究将会取得满足植物对氮的需求的效果。

农业生产中,培育和推广优质高产品种、优化栽培管理技术是保证作物品质和产量的两条重要途径。其中,既需要遗传学、育种学的理论和实践,也需要植物生理学研究的深入。以光合作用的研究为例,20 世纪中叶,植物生理学家即根据植物固定 CO<sub>2</sub> 的方式将植物分为 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 型,到了 20 世纪后期,选育高光效、高 CO<sub>2</sub> 浓缩机制、低光呼吸作物新品种已成为高产

育种的主要目标。

目前人类所使用的大部分能源都是化石燃料,即由过去久远的绿色植物所固定的太阳能。当今人类日益扩大的生产活动消耗的石油和煤炭比绿色植物固定太阳能所形成的要多得多,由此下去,地球上的化石能源枯竭将不可避免,因此,替代化石能源的开发越来越受到世界范围内的重视,其中,开发能源植物资源已成为热门课题。高光能利用率、生育期调控、物质吸收转运等植物生理学知识在能源植物资源的开发中富有应用潜力。

植物的生命活动既受到遗传因素的控制又随时受到环境因素的调控,一方面,相关领域、相关学科的科学的研究的持续发展和深入,极大程度地丰富了植物生理学的研究内涵。尤其是借助分子生物学理论和研究手段,从基因水平的基因功能表达到性状表达,利用种种遗传突变体深入研究植物生理学所要研究的正常环境条件下及各种逆境条件下植物生长发育调控机制,这已成为植物生理学发展的趋势。另一方面,植物生理学研究的深入,又对人类面临的人口、健康、环境、粮食、能源及其他资源等诸多问题的解决起着直接和间接的作用,并且与解决这些问题所开展的相关领域的研究有着密切联系。

# 第1章 植物细胞生理

细胞是一切生物有机体结构、代谢、功能和遗传的基本单位，单个细胞就可以成为一个独立的生物。高等植物则是由亿万个细胞组成的、既相互联系又相互制约的有机整体。细胞的分裂、生长和分化是生物有机体生长和发育的基础。由于植物生理学主要研究高等植物生命活动规律，因此，本章重点介绍高等植物细胞的特点，为深入学习后续章节奠定必要基础。

## 1.1 植物细胞概述

17世纪英国学者 Hooke(1665)观察发现软木塞有许多小室，称之为细胞(cell)，他首次把细胞作为有机体的结构单位。实际上 Hooke 观察到的仅是植物死细胞的细胞壁。1831年 Brown 在兰科植物的表皮细胞中发现了细胞核。1839年德国学者 Schleiden 和 Schwann 创立了细胞学说(Cell Theory)，指出一切动物和植物皆由细胞组成，它们依照一定的规律排列在动植物体内。细胞学说的创立引起了人们对多种细胞进行观察研究的兴趣，并把大家的注意力吸引到了细胞的内部结构上。Purkinje(1840)在动物细胞和 Mohl(1846)在植物细胞中观察到细胞的内含物质，叫原生质体(protoplast)。至此，细胞的概念初步形成：“细胞是由膜包围的原生质团”。围绕在核周围的原生质称为细胞质(cytoplasm)，核内的物质称为核质(karyoplasm)。此后，生物学家对细胞的结构、功能了解得越来越详细。研究还发现除病毒、类病毒外，所有已知的生物体都由细胞构成。

### 1.1.1 细胞的共性

从进化的角度看，不同生物的细胞有着共同的祖先，尽管细胞种类繁多，形态结构与功能各异，它们却都具有一些共同的基本特性。

细胞在化学组成上具有共性。组成细胞的基本元素包括碳(C)、氢(H)、氧(O)、氮(N)、磷(P)、硫(S)、钙(Ca)、铁(Fe)、钾(K)、钠(Na)、氯(Cl)与镁(Mg)等，这些化学元素构成细胞结构与功能所需要的许多无机和有机化合物。最基础的生物小分子是核苷酸、氨基酸、脂肪酸与单糖，它们又构成核酸、蛋白质、脂类与多糖类等重要的生物大分子。这些生物大分子一般以复合分子的形式组成细胞的基本结构体系，如核蛋白、脂蛋白、糖蛋白与糖脂等。以至在下列几个方面形成了构成各种生物体的所有细胞所具有的共同特性。

(1)所有的细胞表面均有由磷脂双分子层与镶嵌在其中的蛋白质构成的膜称为质膜(plasma membrane)也称为细胞膜(cell membrane)。细胞膜使细胞与周围环境保持相对的独立性，形成相对稳定的细胞内环境，并通过细胞膜与周围环境进行物质交换和信号转导。在真核细胞内，细胞膜内陷演化为细胞的内膜系统，构成各种以膜为基础的功能专一的细胞器。质