

# 植物生理学

主编 曹仪植 宋占午

兰州大学出版社

N1702\14

# 植物生理学

主编 曹仪植(兰州大学)  
宋占午(西北师范大学)  
编委 黄祥辉(华东师范大学)  
邱全胜(北京师范大学)  
朱长甫(东北师范大学)  
陈善娜(云南大学)

兰州大学出版社

**植物生理学**

主编 曹仪植 宋占午

兰州大学出版社出版发行

兰州市天水路 308 号 电话 8617156 邮编 730000

兰州大学出版社激光照排中心排版

兰州人民印刷厂印刷

开本: 787×1092 毫米 1/16

印张: 27

1998 年 8 月第 1 版

1998 年 8 月第 1 次印刷

字数: 675 千字

印数: 1—5000 册

ISBN7-311-01410-7/Q·22 定价: 32.00 元

ISBN7-311-01410-7/Q·22 定价: 32.00 元

## 前 言

植物生理学是以植物,特别是高等植物为研究对象的一门植物学分支学科。它研究从合子形成,经种子、幼苗、营养体生长,直到开花、结果的整个生活周期中,植物体在遗传因子控制和外界环境影响下,如何通过物质代谢、能量转化和信息传递而在一定的时间、空间有序进行生长发育的规律和机理。

对于植物生理学涉及的物质代谢、能量转化和信息传递三个主要内容可归纳如下:

植物体内进行的物质代谢离不开光合作用过程,它利用太阳能把二氧化碳、水和一些无机物转化成有机物,成为地球上几乎一切有机物质的原初生产者。光合作用合成的有机物作为呼吸作用的底物,通过呼吸代谢途径,分解成二氧化碳、水以及其他中间产物,后者参与植物体中各相关物质的代谢。除光合作用和呼吸作用外,植物体的物质代谢还包括水分的吸收和利用,矿质营养的吸收与同化,糖、脂肪、蛋白质、核酸的合成与分解以及其他次生物质的代谢等。

伴随着物质代谢过程进行着能量的转化:在光合作用合成有机物质的同时,把太阳能转化为化学能贮存起来。在呼吸过程中,通过生物氧化释放出这部分化学能,并以 ATP 作为能量转化的“通货”,在水分和矿质的吸收和运输、大分子物质的合成与转化、信息的传递与转化以及植物的生长和运动等生理生化过程中被利用。

植物生活周期在时间和空间上有条不紊地进行是与信息传递分不开的:以核酸为载体的遗传信息世代传递,它是植物个体发育沿确定方向进行的基础,并使植物体不断进化、发展。除遗传信息外,在外界物理、化学环境信号的影响下,植物体发展出像激素、磷酸肌醇信使系统、钙信使系统以及快速的电信号系统等信息传递系统,它是植物随环境变化在器官之间进行协调的过程。

综上所述,物质和能量代谢过程是植物生长发育的基础,而包括遗传信息在内的信息传递是控制生长发育的开关,三者有机的整合就组成了植物生理学的基本内容。在章节安排上,可大体分为两部分,第一部分(第一章至第五章)主要涉及物质代谢和能量转化,包括水分生理、矿质营养与同化、光合作用、呼吸作用、次生物质代谢等;第二部分(第六章至第十三章)以生活周期为主线,从信息传递物质,特别是激素开始,阐述在温度、日照等外界环境影响下的生长发育过程,包括植物激素、植物运动、光形态建成、周期性现象、生殖、成熟和衰老等。

像任何其他学科的发展一样,随着人类生产实践活动和科学研究的深入,在系统整理和理论概括的基础上,植物生理学作为一门学科应运而生。据记载,1800 年瑞士的 J. 塞内比埃撰写了世界上第一部植物生理学,19 世纪后期德国的 J. von 萨克斯首先开设了植物生理学专门课程。

近年来,随着研究的不断深入,植物生理学正朝着宏观和微观两个方向发展:从宏观上转向生态、环境研究,即由植物个体进入到群体、群落,研究植物间的相互影响,植物与环境的相互作用,自然生态系统和农业生态系统中所出现的生理学问题;从微观上,把植物体的各种生理活动,物质、能量、信息的转化还原到细胞水平、分子水平。

近年从分子水平探讨植物生命活动规律的研究正像当年生物化学研究对植物生理学一样产生着重大而深刻的影响,分子生物学对植物生理学的渗透是否有一天会代替植物生理学呢?

答案是否定的,因为不同的学科有不同的研究对象和方法,有不同的研究层次。以光合作用研究为例,生物化学家提取光合作用的酶,研究光合作用中的化学变化;生物物理学家分离光合膜,研究它们的作用光谱;分子生物学家克隆编码光合蛋白的基因,研究这些基因的表达调控;而植物生理学家研究上述这些组成的相互作用及其与周围环境的关系,从而在叶绿体、细胞、叶器官和整体水平上认识光合作用的过程和功能。当然,学科的划分不是绝对的,一个研究工作者对某个问题的研究也可涉及不同的学科,正是各个学科的相互渗透、相互交叉的研究推动着植物生理学研究不断深入。反过来,植物生理学的深入研究也促进了其他相关学科的研究。

作为一门生物学科,植物生理学的一些研究成果常借鉴于对人、动物、微生物的研究成果,例如在细胞膜、线粒体、呼吸代谢途径、大分子合成与分解、基因表达与调控、细胞信息系统等方面,植物体与人、动物等有许多雷同的地方,植物生理学家必须密切注意生物学相关学科的进展。与此同时,又要区别植物生命活动的特点,例如植物体具有特殊细胞器叶绿体及其基因组,使植物体营自养营养;植物扎根在土中营固定式生活,从而具有特殊的适应环境的方式;植物生长没有定限,一部分组织或细胞死亡,而另一部分组织和细胞却可以再生。与动物相比,植物在空间上和时间上可不断延伸;植物体细胞具有全能性,在适宜条件下可发展为完整的植株。上述这些特点赋予植物生命活动有别于其他生物的特点,极大地丰富了植物生理学的内容,也使植物生理学发展成一门独立的学科。

农业生产的实践孕育了植物生理学,而近代植物生理学的每一个重大成果又使农业技术产生重大变革,产量极大提高。例如对矿质营养的研究导致了化肥的使用,使作物产量较之传统农业有极大提高;由植物激素的研究推动了生长调节剂和除草剂的人工合成,从而在打破休眠、控制生长、调节花果形成、贮藏保鲜和提高产量、质量等方面起了很大作用;根据作物群体光能利用和有机物质分配的原理,指导农业生产上间作套种、合理密植和高光效育种的推广应用;组织培养技术的发展已为作物育种、快速繁殖、脱除病毒和植物性药物的工业化生产提供了可靠的途径等等,这些成果充分证明植物生理学是农业发展的基础。

展望未来,全球范围的人口、资源和环境三大问题,无不与农业生产有密切联系,而高产、优质、低耗、重生态的农业发展在许多方面又与植物生理学相联系。例如有关权威人士提出的11个发展农业生产的研究课题(光合效率与作物产量、生物固氮、品种改良、遗传工程、营养吸收效率、菌根与土壤微生物、抗逆性、大气污染、提高作物体系的竞争能力、病虫综合防治、激素控制和植物发育),大多数属植物生理学范畴。植物生理学的深入研究将为二十一世纪的农业发展做出重要的贡献。

本教材在内容安排、材料取舍方面尽量提供较新的研究成果,而不是将它作为一种完全固定的理论体系介绍给学生。作为一本教材,阐述研究思想的发展是十分重要的。科学知识是不断发展和创新的,它们形成了科学发展链上的一个个环节,在不断发现的过程中充满刺激、挑战和矛盾,而正是这些使得科学技术具有无限的魅力。编者力图使学生在学完本教材后能解决一些问题,同时又提出一些新的问题,在学习前人总结的知识基础上进行自己的探索。

植物生理学是建立在实践基础上的学科,正确地观察现象,提出问题、分析问题,巧妙地设计实验,采用适当、先进的实验手段精确地进行操作,对实验结果做出合理的解释,这些都是一个科学工作者所应具有素质,而这也正是当前大学生普遍存在的弱点。本教材中注意安排了有关内容,以求对学生有所帮助。

本教材是在1994年编写的植物生理学讲义基础上,经与全国七十余所兄弟院校的同行交流,吸取各院校提出的建议与意见,而由参加编写的各校教师重新修订后出版的。必须指出的

是,当前植物生理学学科发展迅速,涉及的分支领域十分广泛,任何一本教材都不可能包罗植物生理学研究的全部内容。编者只希望本教材能对现行其它植物生理学教材在某些方面有所补充,并形成自己的特色,使之能满足不同层次、不同专业领域的读者需要。

在本书编写过程中,得到兰州大学校、系两级领导的大力支持,同时也吸收了兄弟院校师生的修改建议,在此表示衷心的感谢。书中不少插图引自 Taiz 和 Zeiger 主编的《Plant Physiology》(1991)、Salisbury 和 Ross 主编的《Plant Physiology》(1992)、Mohr 和 Schopfer 主编的《Plant Physiology》及其他一些文献,在此向原作者表示感谢。景文野老师为教材绘制了大量插图,在此一并感谢。

由于编者对当代植物生理学认识水平的限制,教材虽经修订和补充,仍难免有错误与不足之处,诚挚地希望阅读了本教材的前辈、同行、学生能继续提出宝贵的批评和建议,以便进一步修订完善。

编者  
一九九七、十二

# 目 录

## 前言

|                      |       |
|----------------------|-------|
| 第一章 植物的水分生理          | (1)   |
| I 水分与植物细胞            | (1)   |
| 1.1 水分与植物的生命活动       | (1)   |
| 1.2 水的结构和性质          | (2)   |
| 1.3 化学势、水势           | (6)   |
| 1.4 水的迁移过程           | (9)   |
| 1.5 植物细胞的水分得失        | (11)  |
| 1.6 水势的应用及其局限性       | (14)  |
| 1.7 测定水势的方法          | (15)  |
| II 植物的水分平衡           | (21)  |
| 1.8 土壤中的水分           | (21)  |
| 1.9 植物根系对水分的吸收       | (24)  |
| 1.10 水分向地上部的运输       | (28)  |
| 1.11 蒸腾作用            | (33)  |
| 1.12 合理灌溉的生理基础       | (44)  |
| 第二章 矿质营养             | (48)  |
| I 植物的矿质营养            | (48)  |
| 2.1 植物的必需元素及其生理作用    | (48)  |
| II 矿质元素的吸收           | (61)  |
| 2.2 植物细胞对溶质的吸收       | (61)  |
| 2.3 根系对矿物质的吸收        | (70)  |
| 2.4 植物地上部分对矿质元素的吸收   | (77)  |
| 2.5 矿物质在植物体内的分配      | (78)  |
| 2.6 合理施肥的生理基础        | (79)  |
| III 矿质营养的同化          | (83)  |
| 2.7 氮素同化             | (83)  |
| 2.8 硫酸盐的同化           | (96)  |
| 2.9 磷酸盐的同化           | (97)  |
| 2.10 阳离子的同化          | (99)  |
| 第三章 光合作用             | (100) |
| I 光反应                | (100) |
| 3.1 光合作用的研究历史        | (100) |
| 3.2 原初反应,光能的吸收、传递和转换 | (102) |
| 3.3 电子和质子的传递         | (112) |

|      |                       |       |
|------|-----------------------|-------|
| 3.4  | 光合磷酸化 .....           | (119) |
| 3.5  | 光反应中的能量转化效率 .....     | (120) |
| I    | 碳代谢 .....             | (122) |
| 3.6  | C-3 光合碳还原循环 .....     | (122) |
| 3.7  | 光呼吸 .....             | (129) |
| 3.8  | C-4 途径 .....          | (133) |
| 3.9  | 景天酸代谢途径 .....         | (138) |
| 3.10 | 蔗糖和淀粉的合成 .....        | (139) |
| II   | 环境与光合作用 .....         | (144) |
| 3.11 | 光照对光合作用的影响 .....      | (144) |
| 3.12 | 二氧化碳对光合作用的影响 .....    | (148) |
| 3.13 | 温度及其他因素对光合作用的影响 ..... | (151) |
| 3.14 | 植物体内部因素对光合作用的影响 ..... | (154) |
| 3.15 | 光合效率与农业生产 .....       | (155) |
| 第四章  | 呼吸作用 .....            | (158) |
| 4.1  | 呼吸作用的概念、意义和主要历程 ..... | (158) |
| 4.2  | 呼吸作用中糖的分解过程 .....     | (160) |
| 4.3  | 电子传递和氧化磷酸化作用 .....    | (169) |
| 4.4  | 呼吸作用的调控 .....         | (178) |
| 4.5  | 影响呼吸作用的因素 .....       | (180) |
| 第五章  | 脂类和次生物质 .....         | (188) |
| 5.1  | 脂类的代谢 .....           | (188) |
| 5.2  | 植物次生产物 .....          | (193) |
| 5.3  | 各种有机物代谢间的联系 .....     | (206) |
| 第六章  | 植物的生长和发育 .....        | (208) |
| 6.1  | 植物的生活周期 .....         | (209) |
| 6.2  | 生长和形态发生的细胞基础 .....    | (212) |
| 6.3  | 植物的组织培养 .....         | (218) |
| 6.4  | 控制生长发育过程的信息系统 .....   | (224) |
| 6.5  | 植物的生长 .....           | (230) |
| 第七章  | 植物激素 .....            | (240) |
| 7.1  | 生长素类 .....            | (240) |
| 7.2  | 赤霉素类 .....            | (252) |
| 7.3  | 细胞分裂素类 .....          | (261) |
| 7.4  | 乙烯 .....              | (271) |
| 7.5  | 脱落酸 .....             | (277) |
| 7.6  | 其它天然生长调节物质 .....      | (281) |
| 7.7  | 人工合成的生长抑制剂 .....      | (284) |
| 7.8  | 植物生长调节剂与农业生产 .....    | (286) |
| 第八章  | 植物的运动 .....           | (289) |

|                                 |       |
|---------------------------------|-------|
| 8.1 膨胀运动 .....                  | (290) |
| 8.2 向光性 .....                   | (291) |
| 8.3 向重力性 .....                  | (294) |
| <b>第九章 韧皮部运输</b> .....          | (300) |
| 9.1 物质运输的途径 .....               | (300) |
| 9.2 韧皮部运输的特点 .....              | (303) |
| 9.3 韧皮部运输的机制 .....              | (307) |
| 9.4 同化物的分配 .....                | (313) |
| <b>第十章 光控发育和光敏色素</b> .....      | (315) |
| 10.1 光敏色素 .....                 | (315) |
| 10.2 隐花色素和紫外光—B 区受体 .....       | (322) |
| 10.3 光控发育的光流量要求 .....           | (323) |
| 10.4 光控发育和光调节的生理作用实例 .....      | (323) |
| 10.5 各光受体之间的协同作用 .....          | (326) |
| <b>第十一章 周期性现象和植物的开花诱导</b> ..... | (328) |
| 11.1 近似昼夜节奏 .....               | (328) |
| 11.2 光周期现象 .....                | (330) |
| 11.3 春化作用 .....                 | (336) |
| 11.4 成花诱导与开花刺激物 .....           | (339) |
| 11.5 春化和光周期现象在生产实践上的应用 .....    | (344) |
| 11.6 花的发育和性别决定 .....            | (345) |
| <b>第十二章 生殖、成熟和衰老</b> .....      | (349) |
| 12.1 授粉和受精生理 .....              | (349) |
| 12.2 胚胎发生和种子形成 .....            | (356) |
| 12.3 果实的生长 .....                | (360) |
| 12.4 休眠与萌发 .....                | (365) |
| 12.5 衰老 .....                   | (372) |
| <b>第十三章 抗性生理</b> .....          | (375) |
| 13.1 水分胁迫与抗旱性 .....             | (375) |
| 13.2 高温胁迫和热激蛋白 .....            | (380) |
| 13.3 低温胁迫与膜结构变化 .....           | (383) |
| 13.4 盐胁迫和渗透调节 .....             | (387) |
| 13.5 病害与抗病的物质代谢基础 .....         | (389) |
| 13.6 植物对不良环境的交叉适应 .....         | (392) |
| <b>附录一 植物生理学的热力学基础</b> .....    | (397) |
| <b>附录二 英汉词汇表</b> .....          | (404) |
| <b>主要参考文献</b> .....             | (418) |

# 第一章 植物的水分生理

## I 水分与植物细胞

没有水就没有生命。世界上最早的生命是在海洋中产生的，陆生植物由水生植物进化而来，水是植物的“先天”环境。

植物一方面不断地从环境中吸收水分，满足其正常生命活动的需要，一方面又不断地将体内的水分散失到环境中去。在晴天、气温高和干燥时，一片叶子可在1小时内交换其中的全部水分。水分在环境-植物体间的移动，即植物对水分的吸收、水分在植物体内的运输和植物体向环境排出水分，是植物水分代谢（water metabolism）的主要内容。

在植物生长所需要的各种因子中，水通常对农业生产起最大的限制作用。因此在理论上和实践上都要求对植物与水分的关系有深刻的了解。

### 1.1 水分与植物的生命活动

#### 1.1.1 植物的含水量

水是植物体的重要组成部分。植物体的含水量与植物种类、生长环境、器官和组织的特性有关。

不同植物的含水量有很大的不同。水浮莲等水生植物的含水量可达90%以上，而干旱环境中生长的地衣等低等植物则仅为6%左右。

同一种植物生长在不同的环境中，含水量也不同。生长在荫蔽、潮湿环境中的植物的含水量要比生长在向阳、干燥环境中的高。

同一植物的不同器官和组织的含水量差异很大。一般生长活跃部分，如根尖、幼苗、幼叶等含水量为70%~90%，主干为35%~70%，休眠芽约为40%，休眠种子为5%~15%。同一器官的生理年龄不同，含水量也会不同。

休眠种子的含水量很低，不表现明显的生命活动，当含水量增加到20%~25%时开始表现明显的生命活动，呼吸作用逐渐加强；当含水量达到40%~60%以上时，才可能发芽。

#### 1.1.2 水分在生命活动中的作用

水分含量的变化密切地影响着植物的生命活动。水分的生理作用主要有以下几方面：

1. 水是细胞原生质的主要成分。原生质的含水量一般为70%~90%，使原生质保持溶胶状态，保证了代谢过程旺盛进行。如果含水量降低，原生质便可能从溶胶状态变为凝胶状态，生命活动大大减弱，如休眠种子。细胞失水过多，会使原生质破坏而导致细胞死亡。

2. 植物体内绝大多数代谢过程都是在水介质中进行的。一般来说植物不能直接吸收固态

的无机物质和有机物质，它们只有溶解在水中才能被植物吸收；各种物质只有溶解在水中后，才能随着水在植物体内各部分的移动而被运输到各个部分，从而把植物体的各部分联系成为一个整体；许多生化反应都是在水介质中进行的。

3. 水是一些代谢过程的反应物质。例如水是光合作用的原料，呼吸作用、有机物质的合成和分解等许多生化反应都有水分子的直接参加。

4. 充足的水分含量是植物生长的基础。细胞只有在保持大量水分而处于充分膨胀的状态下才能扩大、分裂，而细胞的分裂和扩大正是植物生长的基础。

5. 充足的水分能使植物保持固有的姿态。植物各器官中虽有一定的机械组织起支持作用，但这种支持是不够的，特别是在幼嫩组织中。植物固有姿态的维持还要靠细胞的膨胀。只有细胞中含有足够的水分，保持膨胀状态，才能使植物枝叶挺立，便于充分接受光照和交换气体。同时也使花朵张开，有利于授粉。

6. 水的理化性质给植物的生命活动带来了各种有利条件。例如：水有很高的气化热和比热，又有较强的导热性，有利于植物散发热量和保持体温；水有明显的极性，成为多种物质的良好溶剂，决定了许多化合物所特有的水合状态，使原生质的亲水胶体保持稳定；水可透过可见光和紫外光，对光合作用和植物的生长发育等很重要。

水分在植物体内的作用，不单与其含量有关，也与水分的存在状态有关。水分在植物组织中通常以束缚水和自由水两种状态存在。

束缚水 (bound water) 是指比较牢固地被细胞中胶体颗粒吸附而不易流动的水分。细胞的结构物质，如蛋白质、各种膜、细胞壁中的纤维素微纤丝等的表面都有许多亲水基团（如  $-\text{NH}_2$ 、 $-\text{COO}^-$ 、 $-\text{OH}$  等），这些亲水基团以氢键与水结合，使蛋白质、膜、微纤丝的表面形成一层水膜，其中的水分子难以移动，成为束缚水。把距离胶体颗粒较远而可以自由移动的水分叫做自由水 (free water)。事实上这两种状态水分的划分是相对的，它们之间没有一个明显的界限。

自由水参与各种代谢活动，通常自由水占总含水量的比重越大，代谢越旺盛。束缚水不参与代谢活动，但它与原生质等的性质有关。细胞中自由水和束缚水比例的大小往往影响代谢的强度。当植物处于不良环境（如干旱、寒冷等）时，一般束缚水的比重较大，代谢强度变弱，植物抵抗不良环境的能力增强。

当自由水含量不同时，原生质亲水胶体可以有两种不同的状态：自由水含量多的细胞，原生质颗粒完全分散在水介质中，胶粒与胶粒之间联系减弱，胶体呈现溶液状态，这种状态的胶体称为溶胶 (sol)；自由水含量少的细胞，其原生质胶粒与胶粒相互结成网状，水则分布于网眼内，胶体失去流动性而凝结为近似固体的状态，这种状态的胶体称为凝胶 (gel)。除了休眠种子的原生质体呈凝胶状态外，在大多数情况下，植物细胞的原生质都呈溶胶状态。

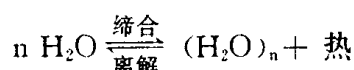
## 1.2 水的结构和性质

水的生理作用及水由土壤经植物体进入大气的机制，都与水的性质有关，水的性质又由其结构决定。

### 1.2.1 水分子的极性和氢键

水分子由 1 个氧原子与 2 个氢原子以共价键 (covalent bond) 结合而成，2 个 O—H 键间

的平均夹角约为  $105^\circ$  (图 1—1 a)。因氧原子的电负性 (electronegativity, 指在分子内一个原子吸引电子的能力) 比氢原子的大, 使得共价键中的一对电子偏向于氧原子。这样在  $\text{H}_2\text{O}$  分子中氧原子一端带部分负电荷 ( $\delta^-$ ), 每个氢原子带部分正电荷 ( $\delta^+$ )。由于这种正、负电荷相等, 所以  $\text{H}_2\text{O}$  分子仍表现电中性 (electroneutrality)。但由于氢原子不对称地位于氧原子的一侧, 所以正、负电荷的中心不重合, 这样  $\text{H}_2\text{O}$  成为极性分子 (polar molecule)。在相邻的  $\text{H}_2\text{O}$  分子间, 带部分负电荷的氧原子与带部分正电荷的氢原子以静电引力互相吸引, 形成氢键 (hydrogen bond) (图 1—1 b)。氢键是一种比较弱的键, 其键能为  $8\sim 42\text{ (kJ mol}^{-1}\text{)}$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  分子间氢键的键能约为  $20\text{ kJ mol}^{-1}$  (离子键的键能为  $582\text{ (CsI)} \sim 1004\text{ (LiF) (kJ mol}^{-1}\text{)}$ , 共价键的键能一般低于离子键, 如  $\text{O—O } 138, \text{C—O } 351, \text{O—H } 460, \text{C=C } 607\text{ kJ mol}^{-1}$ )。尽管氢键很弱, 但当体系中存在大量氢键时, 其作用是不可忽视的。氢键是产生缔合分子的原因, 缔合分子和简单分子处于平衡状态。缔合是放热过程, 离解是吸热过程。因此,



温度升高时水的缔合程度降低, 高温时水主要以单分子状态存在; 温度降低时水的缔合程度增大; 液态水凝结成冰时, 全部水分子缔合在一起, 成为一个巨大的缔合分子。

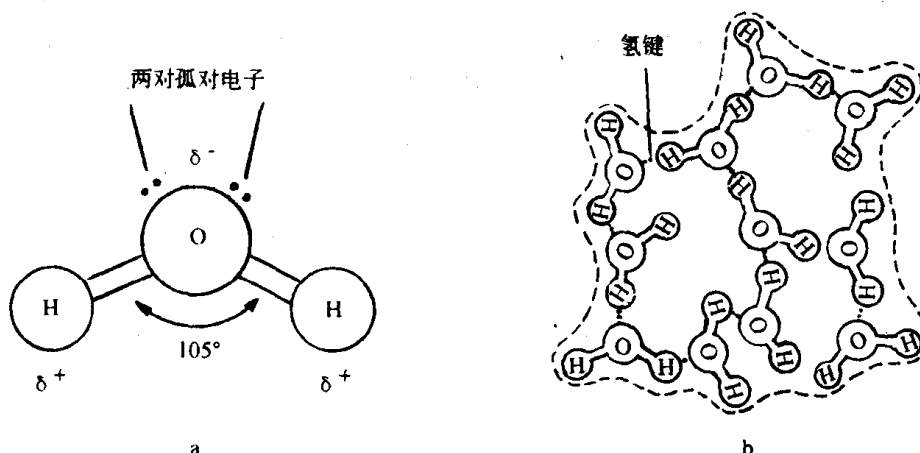


图 1—1 水分子的极性 (a) 和分子间氢键 (b)

### 1.2.2 水的物理性质

#### 水的沸点 (boiling point)

通常, 若一物质的分子量 (MW) 越高, 则其在一定温度下越趋于固态或液态, 分子量越低越趋于气态 (或液态)。要使固态变为液态或液态变为气态, 就要克服将分子互相联系在一起的分子间作用力。要做到这一点, 较重分子与较轻分子相比需要更多的能量 (热量)。例如低分子量的烃类: 甲烷 ( $\text{CH}_4$ )、乙烷 ( $\text{CH}_3\text{CH}_3$ )、丙烷 ( $\text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH}_3$ )、正丁烷 ( $\text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH}_2\text{CH}_3$ ), 在室温下都是气体, 它们各自的分子量分别是 16、30、44 和 58。正戊烷 (MW=72) 的沸点是  $36^\circ\text{C}$ , 正己烷、正庚烷和正辛烷在室温下均为液体, 它们各自的分子量是 86、100 和 114。而十九烷 (MW=268) 在室温下是固体 (熔点  $32^\circ\text{C}$ )。  $\text{NH}_3$  (MW=17) 和  $\text{CO}_2$  (MW=44) 在室温下是气体, 而  $\text{H}_2\text{O}$  (MW=18) 是液体。这正是因为大量的氢键使水中存在缔合分子, 要破坏氢键, 使各分子分离开来呈气态, 就必须提供较多的热量, 即提高温度。如果水中没有缔合分子, 那么水在  $193\text{K } (-80^\circ\text{C})$  左右就会沸腾。这一温度大大低于一般的环境温度 ( $15^\circ\text{C} \sim 25^\circ\text{C}$ )。如果真是这样, 含水的活细胞是不能生存的。

### 水的比热 (specific heat)

比热是指使单位质量的物质温度升高  $1^{\circ}\text{C}$  所需的热量。除液态  $\text{NH}_3$  外, 所有的固态和液态物质中, 水的比热最大 ( $4.187\text{kJ kg}^{-1}\text{K}^{-1}$ )。温度升高意味着分子振动得更快, 而氢键是对分子振动的一种约束。因此与其他液体相比, 需要更多的热量来破坏氢键, 以使水的温度升高。同样, 当水的温度降低时, 会释放出比其他液体更多的热量。正因为水能吸收或释放较多热量而又不使其本身的温度发生明显变化, 所以含有大量水分的生物体可以抵抗外界温度波动可能造成的伤害。也正因为地球上大量的水, 才不致使它的温度有剧烈的变动。

### 水的气化热 (vaporization heat 或 latent heat of vaporization)

气化热是指在一定温度下将单位质量的物质由液态转变为气态所需的热量。 $25^{\circ}\text{C}$  时水的气化热是  $2.45\text{kJ kg}^{-1}$  ( $586\text{kcal kg}^{-1}$ ), 这是所知液体中最大的, 其中绝大部分能量被用来打破水分子间的氢键。水的高气化热使植物可以通过蒸腾作用 (见 1.11) 降低体温, 避免日光辐射可能造成的热伤害。

### 水的密度 (density)

水从液态变为固态时, 它的密度不是增大, 而是减小。由于氢键的方向性, 在冰的晶体中, 每个水分子周围有序地分布着四个水分子, 形成一种具有空穴的不紧密结构。当水加热时, 氢键断裂, 水分子趋于堆积紧密, 这会使水的体积减小; 同时又由于热膨胀, 会使水的体积增大。在  $0^{\circ}\text{C}\sim 4^{\circ}\text{C}$  之间, 氢键断裂的效应较热膨胀占优势, 水的密度增大; 但当加热到  $4^{\circ}\text{C}$  以上时, 分子热运动增强的影响占优势, 水的密度减小。因此在  $4^{\circ}\text{C}$  时 (严格讲是  $3.98^{\circ}\text{C}$ ) 水的密度最大。由于这一性质, 冬天冰将浮在水面上, 使下面的水层不易结冰, 有利于水生动植物的生存。也由于水结冰时体积增大, 就会在寒冷季节对动植物组织造成伤害 (见 13.3.2)。

### 水的内聚力 (cohesion)、粘附力 (adhesion) 和表面张力 (surface tension)

液体状态下同类分子间具有的分子间引力叫做内聚力, 液相与固相间的相互吸引力叫做粘附力。由于水中存在大量的氢键, 水的内聚力十分强大; 由于水的极性性质, 它可以吸引其他极性物质, 在二者之间形成氢键。因此水与极性物质间有较强的粘附力。如果水与某物体间的粘附力大于水的内聚力, 则称此物体为可湿性的。

在空气-水界面 (interface) 上的水分子受到水中相邻的水分子的引力 (氢键) 要远远大于界面另一面气相水分子的引力 (气相中的水分子数相对来说太少, 且距离太远), 这使得空气-水界面会缩小其面积。从热力学的角度, 处于界面的水分子能量高, 不稳定, 而一体系会自发地向稳定状态变化, 在这里就是缩小表面积, 使高能分子的数量减少。掉落的水滴是球形的, 就是因为球形的表面积相对来说最小。可以认为在界面上存在着一种力, 这种力就是表面张力, 它可以看作是增大单位表面积所需要的能量, 从另一方面, 也可看作是表面对液体的其他部分产生的压力。

### 毛细作用 (capillarity)

内聚力、粘附力和表面张力的共同作用产生了毛细作用 (现象)。毛细作用是指在液体与固体相接触的表面间的一种相互作用, 它使液面变得弯曲。如图 1—2 所示, 在一个玻璃毛细管 (capillary tube) 中, 水与玻璃间的粘附力使管壁周围的液面上升, 空气-水的界面成为弯月面, 表面积增大。表面张力趋于使表面积减小 (即使弯月面变平), 对表面下部的水产生拉力, 拉力又通过内聚力传导到整个水柱, 使水柱沿玻璃管上升, 直到上升力与水柱的重量相平衡为止。上升高度与管的半径成反比。

上升力 = 毛细管内壁周长 × 表面张力系数 × 液体  
与毛细管壁的接触角的余弦

$$= 2\pi r T \cos\alpha.$$

下降力 = 水柱重量 =  $\pi r^2 h \rho g$ .

平衡时 上升力 = 下降力,

$$\therefore 2\pi r T \cos\alpha = \pi r^2 h \rho g.$$

$$h = 2\pi r T \cos\alpha / \pi r^2 \rho g$$

$$= 2 T \cos\alpha / r \rho g.$$

$r$  毛细管半径,  $h$  水柱高度,  $T$  表面张力系数,  $\alpha$  液体与毛细管壁的接触角,  $\rho$  液体密度,  $g$  重力加速度。水的表面张力系数  $T$  为  $0.0728 \text{ N m}^{-1}$  ( $0.0728 \text{ kg s}^{-2}$ ,  $20^\circ\text{C}$ 。随温度升高表面张力系数降低), 水的密度  $\rho$  为  $998.2 \text{ kg m}^{-3}$  ( $20^\circ\text{C}$ ),  $g = 9.806 \text{ m s}^{-2}$  (纬度  $45^\circ$ )。水与玻璃管这类可湿性管壁间的接触角  $\alpha$  为  $0^\circ$ , 故  $\cos\alpha = 1$ 。所以  $h = 14.9 / r$  (高度的单位是  $\text{m}$ , 半径的单位是  $\mu\text{m}$ )。典型的管胞半径为  $40 \mu\text{m}$ , 细胞壁中孔的半径为  $0.005 \mu\text{m}$ , 则上升高度分别约为  $0.37 \text{ m}$  和  $3000 \text{ m}$ 。

当粘附力小于内聚力时, 接触角  $\alpha > 90^\circ$ , 液面向上弯曲, 发生毛细下降 ( $\cos\alpha < 0$ )。如水对石蜡的  $\alpha$  约为  $110^\circ$ , 汞对玻璃的  $\alpha$  约为  $150^\circ$ , 水在石蜡毛细管及汞在玻璃毛细管中均会发生毛细下降。

木质部中的导管就是一种管壁可湿的毛细管。在人为条件下 (如一段干树干), 导管可以通过毛细作用向上吸水。但在植物体中, 从根到叶形成了一个连续的水柱, 在导管中没有空气-水的界面, 因此木质部中水的移动与毛细管中水的移动是不同的。

植物细胞壁的纤维素微纤丝间有许多空隙, 它们形成很多小而弯曲的毛细管网络。直接暴露于空气中的细胞壁 (如叶肉细胞中) 可借毛细作用保持水分而不致干燥。

土壤下层的水分可通过毛细作用上升到地面蒸发散失, 农业生产中松土的措施可以破坏土壤毛细管, 从而保持水分。

水的不可压缩性 (incompressibility)

与其他液体一样, 水是难以压缩的。这意味着当外力欲使水的体积减小时, 水将产生大小近于相等的反作用力 (正的静水压力); 或者说, 给一个装满水的密闭容器中增加很少量的水, 就会对容器产生很大的压力。植物体含有大量的水分, 所以, 这一性质在植物体中也是适用的。原生质体中的水对细胞壁产生的压力是维持植物形态的重要因素。植物吸水后产生向外的压力, 引起细胞扩大, 从而使植物生长。某些植物的花瓣和叶子, 由于水分进出其基部的一些特殊细胞而引起压力变化, 产生向上或向下的运动。叶面上气孔的保卫细胞吸水产生的压力使气孔张开 (见 1.11.2)。

水的高抗张 (拉) 强度 (tensile strength)

抗张 (拉) 强度是指抵抗张 (拉) 力的能力, 即液体在断裂前所能经受的最大张 (拉) 力。内聚力使水具有很高的抗张强度, 水分子间的氢键能抵抗水柱中的水分子彼此被拉开。根据实验,  $20^\circ\text{C}$  时水可忍受约  $30 \text{ MPa}$  的拉力 (也就是说水柱受到拉力, 在断裂前可产生  $-30 \text{ MPa}$  的静水压力), 这相当于铜或铝丝的抗张强度的  $10\%$ 。观察到的抗张强度决定于测定时所用管

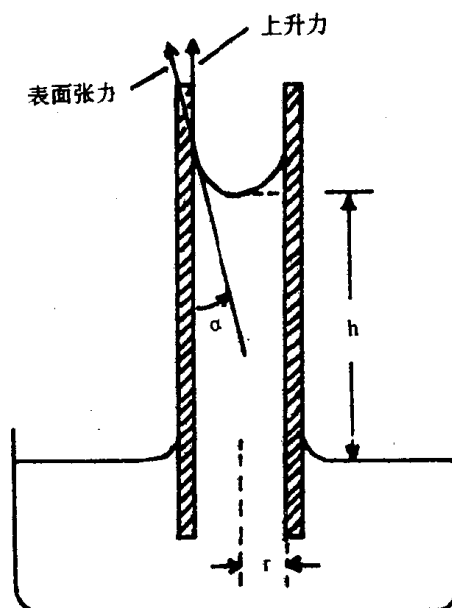


图 1—2 毛细作用示意图

的直径、管壁物质和水中存在的溶质。

水中溶解的气体会降低水的抗张强度。当水受到的压力降低（即受到拉力）时，其中溶解的空气会逸出形成气泡，气泡在拉力作用下会不断膨胀，而使水柱断裂。这一现象对木质部中水的运输会起破坏作用（见 1.10.3）。

### 水的电性质

水具有极高的介电常数（dielectric constant）。介电常数可理解为对抵消电荷间相互吸引作用的能力的一种测度。由于这一性质，水在许多电解质和极性分子的良好溶剂。水分子带正电的一端与负离子相吸引，带负电的一端与正离子相吸引，有效地屏蔽了它们的电荷。这样，正、负离子间的静电作用力大大减弱，难以结合在一起，从而增加了它们的溶解度。另一方面，水的极性端可以在大分子带电基团周围定向排列，形成水合层（shell of hydration），这就减弱了大分子间的相互作用，增进其溶解，维持大分子溶液的稳定性。

## 1.3 化学势、水势

一物质在两个区域间移动的方向可以由其在两个区域中的化学势差判定，水分在土壤、植物体、大气间运动时，其移动方向可以由水势差判定。

### 1.3.1 化学势

根据热力学原理，将一系统中可以用于做有用功的能量称为该体系的自由能（free energy），以  $G$  表示。一系统可以由多种成分构成，将在恒温恒压条件下系统中 1 mol 的某组分的自由能（偏摩尔自由能）称为此组分的化学势（chemical potential），以  $\mu$  表示。一系统中 B 物质的化学势  $\mu_B$  由下式规定：

$$\mu_B = \mu_B^* + RT \ln a_B + Z_B FE + V_{B,m} P + m_B gh \quad (1-1)$$

式中： $a_B$  B 物质的活度， $Z_B$  B 物质所带的电荷数， $E$  B 物质所处体系的电势， $V_{B,m}$  B 物质的偏摩尔体积（partial molal volume），可理解为在一多组分的体系中 1 摩尔 B 物质所具有的体积，它可能与纯物质的体积不相同（水的偏摩尔体积可近似地认为等于  $0.018 \text{ L mol}^{-1}$ ）， $P$  压力， $m_B$  B 物质的质量， $h$  体系相对于参比态的高度， $R$  气体常数， $T$  绝对温度， $F$  法拉第常数， $g$  重力加速度。 $\mu_B^*$  为参比状态的化学势。由  $\mu_B^*$  项的存在可以看出，化学势  $\mu_B$  是一相对的量（下面我们会看到，在解决象物质转移之类的问题时， $\mu_B^*$  不起作用）。化学势的单位通常采用  $\text{kJ mol}^{-1}$ （或在较早的文献中  $\text{kcal mol}^{-1}$ ）。

通常将包括电项  $Z_B FE$  的  $\mu_B$  称为电化学势（electrochemical potential），而将不包括电项（物质不带电荷或电势  $E$  为 0， $Z_B FE = 0$ ）的  $\mu_B$  称为化学势。本书也采取这一处理。

物质 B 从体系 1 转移到体系 2（也可以把其中一个体系视为另一体系的环境），其电化学势变化为：

$$\begin{aligned} \Delta \mu_B &= \mu_{B2} - \mu_{B1} \\ &= (\mu_B^* + RT \ln a_{B2} + Z_B FE_2 + V_{B,m} P_2 + m_B gh_2) \\ &\quad - (\mu_B^* + RT \ln a_{B1} + Z_B FE_1 + V_{B,m} P_1 + m_B gh_1) \\ &= RT \ln (a_{B2}/a_{B1}) + Z_B F \Delta E + V_{B,m} \Delta P + m_B g \Delta h \end{aligned} \quad (1-2)$$

一个物质转移的过程会自发地向  $\Delta \mu_B < 0$  的方向进行，即顺着电化学势梯度（electrochemical potential gradient）由  $\mu_B$  高的区域向  $\mu_B$  低的区域转移，相反的过程则需要外

部提供能量。当物质的转移达到平衡时,  $\Delta\mu_B=0$ , 即两个区域中 B 物质的电化学势相等。在植物生理学中, 把物质顺着电化学势梯度的转移称为被动转运 (passive transport), 逆着电化学势梯度的转移称为主动转运 (active transport), 主动转运是一个消耗外部能量的过程。

### 1.3.2 水的化学势、水势

因水分子不带电荷, 故水溶液中水的化学势  $\mu_w$  为:

$$\mu_w = \mu_w^* + RT \ln a_w + V_{w,m}P + m_w gh \quad (1-3)$$

式中  $\mu_w^*$  是与所考虑体系的温度相同、处在相同大气压力下的纯水的化学势, 规定其值为 0;  $P$  为溶液的静水压力 (hydrostatic pressure) 与大气压之差。通常在应用时以水的摩尔分数  $x_w$  代替水分活度  $a_w$ , 这样式 (1-3) 变为:

$$\mu_w = \mu_w^* + RT \ln x_w + V_{w,m}P + m_w gh \quad (1-4)$$

浓度项  $RT \ln x_w$  表明水的浓度 (摩尔分数) 越高其化学势越高。水的摩尔分数与其中溶质的量有关, 溶质的量越大则水的摩尔分数越小。水中溶解溶质后将使溶液产生渗透压 (osmotic pressure), 渗透压  $\pi$  与溶液浓度  $C$  的关系是:

$$\pi = iCRT \quad (1-5)$$

式中  $i$  是等渗系数。电解质在水中会发生电离, 使得实际的粒子数比分子数 (由浓度  $C$  代表) 多, 而渗透压与溶质的实际粒子数有关。 $i$  反映了电离的结果。例如  $i=1.5$ , 就是说 1 mol 的某电解质在水中可产生 1.5 mol 的粒子。 $i$  与电解质的种类和溶液浓度有关。

水的化学势中浓度项与渗透压的关系是:

$$RT \ln x_w \approx -V_{w,m}\pi \quad (1-6)$$

在植物生理学中, 通常将水的化学势除以水的偏摩尔体积  $V_{w,m}$ , 使其具有压力的单位 (帕, Pa, 百万帕, MPa, 或巴, bar, 1 bar =  $1 \times 10^5$  Pa = 0.1 MPa), 并引进了一个新的概念, 水势 (water potential), 以希腊字母  $\psi$  代表。水势的定义是: 体系 (或体系的一部分) 中的水的化学势与处于大气压下的、和体系的温度相同的纯水的化学势之差, 除以水的偏摩尔体积:

$$\psi = \frac{\mu_w - \mu_w^*}{V_{w,m}} = \frac{RT \ln x_w + V_{w,m}P + m_w gh}{V_{w,m}} = P - \pi + \rho gh \quad (1-7)$$

式中的  $\rho$  为水的密度。可以看到, 静水压力  $P$  增大则水势增大, 渗透压  $\pi$  增大 (即溶质的含量增高), 则使水势降低。

水会从水势高的区域自发地向水势低的区域迁移。

在植物生理学中通常将压力对水势的影响称为压力势 (pressure potential), 以  $\psi_p$  代表, 在数值上  $\psi_p = P$ ; 将渗透压对水势的影响称为渗透势 (osmotic potential) 以  $\psi_\pi$  代表。因为渗透压是因水中溶解了溶质所引起, 故又将渗透势称为溶质势 (solute potential), 以  $\psi_s$  代表 (本书中统一称为溶质势), 在数值上  $\psi_s = \psi_\pi = -\pi$ , 即溶质的存在使水势降低; 将重力对水势的影响称为重力势 (gravity potential), 以  $\psi_g$  代表。这样, 式 (1-7) 可表示为:

$$\psi = \psi_s + \psi_p + \psi_g \quad (1-8)$$

· 关于水势的单位

化学势的单位是  $\text{J mol}^{-1}$ , 偏摩尔体积的单位是  $\text{m}^3 \text{mol}^{-1}$ ,  $1 \text{ Pa} = 1 \text{ Nm}^{-2} = 1 \text{ J m}^{-3}$ , 故水势的单位是:  $\text{J mol}^{-1} / \text{m}^3 \text{mol}^{-1} = \text{J m}^{-3} = \text{Pa}$ 。

### 1.3.3 水势的组成

#### 溶质势（或渗透压）

水势组成中的溶质势  $\psi_s$  项（渗透压  $\pi$  项），反映了溶液浓度对水势的影响。设想一个开口容器，其底部为一层坚固的半透膜，它允许水分子通过，不允许蔗糖分子通过。在这一容器中注入蔗糖溶液，将容器浸入烧杯内的纯水中，使蔗糖液面与水面相平（图 1—3a）。由于蔗糖溶液和纯水都在标准压力下，而纯水的活度（浓度）高于蔗糖溶液中水的活度（浓度），所以纯水的水势高于蔗糖溶液的水势，水将由烧杯进入容器（实际过程是，在同一时间内，从烧杯的纯水进入容器中蔗糖溶液的水分子比从蔗糖溶液进入纯水的水分子多，其净结果是水由烧杯进入容器）。随着水的进入，容器中的液面不断上升，静水压力也不断增大，即蔗糖溶液的水势不断增高（水柱的压力使水分子从容器向烧杯移动的速度加快）。最后当液面上升到某一高度时，半透膜两侧水分子进出的速度（在一定时间内通过的水分子数）相等，达到动态平衡，液面高度不再变动（图 1—3b）。这时水柱产生的静压等于该蔗糖溶液的渗透压。从另一个角度看，若开始时便给蔗糖溶液施加相当于平衡时水柱静压的压力，那么就会使膜两侧水分子通过的速度相等，即阻止渗透作用（图 1—3c）。所以溶液的渗透压也可以定义为：为阻止渗透作用所需加给溶液的额外压力。

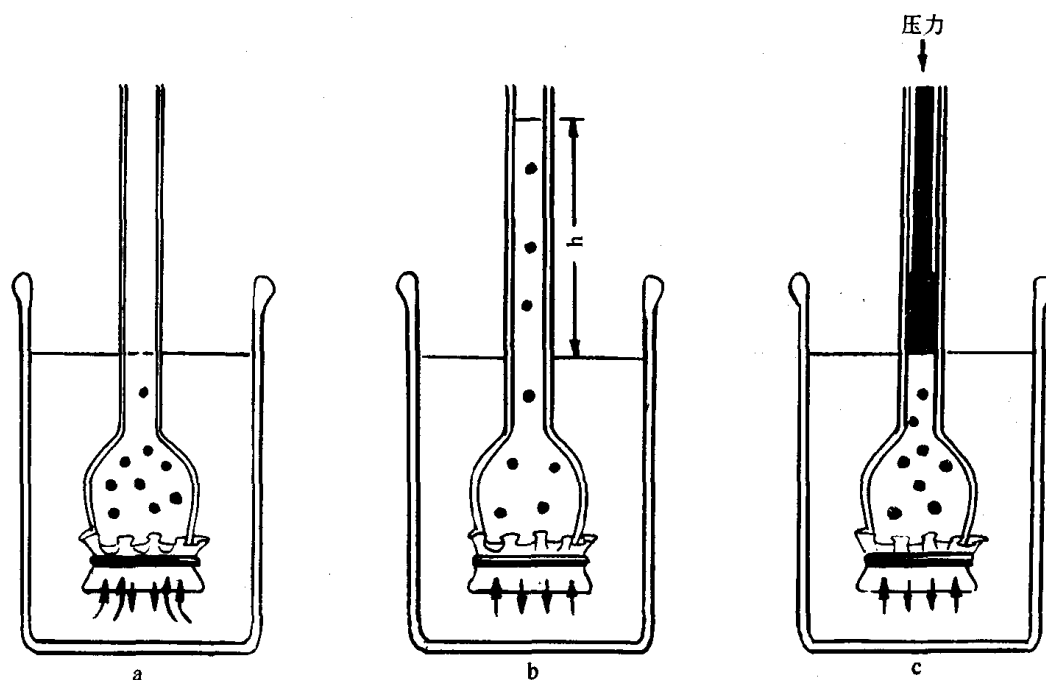


图 1—3 渗透压的产生及测定示意图

渗透压是一种压力，它是外现的。溶质势是一种潜在的势能。当含有一定溶质的溶液置于烧杯中时，它不产生渗透压，但却具有溶质势。

#### 压力势（压力）

压力势项代表静水压力对溶液水势的影响。由于植物细胞具有较坚挺的细胞壁，这样当细胞吸收很少量的水分后，就会产生一个大的、正的静水压力，通常称为膨压或胀压（turgor）。

应当注意，压力  $P$  是静水压力与大气压力的差值，而不是静水压力的绝对数值： $P = \text{绝对压力} - \text{大气压力}$ 。在标准状态，静水压力为 0.1013 MPa，而  $P = 0$  MPa。处在接近于绝对