

生物物理的 植物生理学导论

科学出版社

[美] P. S. 诺贝尔 著



生物物理的 植物生理学导论

〔美〕P. S. 诺贝尔 著

程炳高 译



342973

科学出版社

1984



北林图 A00004906

内 容 简 介

本书共分8章。第1至3章(细胞,水分,溶质)着重从物理学角度探讨植物细胞的水分关系及离子运输。第4至8章(光,光合作用,生物力能学;叶;植物)着重阐述各类能量的相互转换。各章都附有习题。

本书还有较多的附录(附录I至IX);最末还附有各章习题答案;在本书各章(及附录IX)之末,都附有参考文献。

本书适用于攻读植物生理学及细胞生理学等课程的大学高年级学生及研究生学习之用;本书与生物化学、光化学及植物生理生态学也有较密切关系而具较大参考价值;本书也是农林院校及生物系有关教师及其他有关科技工作者的良好补充读物。

P. S. Nobel

INTRODUCTION TO BIOPHYSICAL PLANT PHYSIOLOGY

W. H. Freeman and Company, 1974

生物物理的 植物生理学导论

[美] P. S. 诺贝尔 著

程炳嵩 王光裕 程 珊 译

程炳嵩 校

责任编辑 黄宗甄

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1984年12月第 一 版 开本:787×1092 1/32
1984年12月第一次印刷 印张:18 7/8 插页:2
印数:0001—4,200 字数:427,000

统一书号:13031·2733

本社书号:3758·13—10

定价: 3.50 元

序

植物生理学传统上常可分为诸如水分关系、矿质营养、代谢作用、光合作用等领域以及庞大的生长发育领域。上述这些有好些方面都与细胞生理学相交叠，而动植物间在细胞生理学上的差异是趋于消失的。植物生理学者或细胞生理学者的目标之一，是以正规的物理学及化学的术语去理解这类领域。借之就可建立正确的模型并预言对环境的反应。迄今为止，只在植物生理学及细胞生理学的某些方面才有这类物理化学的阐释。例如，离子及水通过细胞膜的移动，光合作用中太阳的辐射能向其他类型的能的转变，以及气体通过叶子的流动等。这些正是本书所要讨论的课题的一部分。

第1—3章从物理学角度叙述了植物细胞的水分关系及离子运输。第1章中我们讨论了扩散作用的概念之后，将研究细胞膜及细胞器膜对自由扩散所造成的物理学障碍。植物细胞上其他的物理学障碍是数量颇大的细胞壁，它限制了细胞的大小，同时也限制了细胞的容量。第2章中，我们在论述物理力量影响下水分经由细胞而移动时，将采用热力学方面的化学势梯度的论点。第3章的课题是探讨植物细胞溶质的出入，其中引入了膜内外电势差的概念。还发展了区分扩散作用与主动运输的一些正规的标准，并将运用不可逆热力学所包含的概念导出一重要参数，称作反射系数。采用反射系数，就可估算实际条件(而不是理想条件)下经由膜层的渗透压效应。用于描述离子移动及水分移动的热力学论点，对动物细胞也是同样适用的。

本书的第二部分是讨论各种类型能量的相互转换。第4章研究了光的特性及其吸收。当光能被非生命物质吸收时，辐射能总是迅速转换为热能。各种光合色素的排列以及它们特殊的分子结构，能使来自日光的部分辐射能在最后降解为热能前，被植物转换为其他类型的能量。第5章中我们讨论了叶绿素及光合作用各种辅助色素的一些独特的性质；我们知道正是光合作用才能引起这种能量转换。叶绿体吸收的光能导致形成ATP及NADPH₂。这二种化合物分别代表了携带有化学能及电能（氧化还原电势的能量）的二种通货（currencies）。第6章中讨论了它们实际上携带了多少能量。最后两章中我们研究了进出植物体的能量的各种类型，也即环境、能通量及植物体之间的相互关系。另外，影响蒸腾过程中水汽及光合过程中CO₂这二者移动的为数众多的阻力，也将予以详细讨论。由于这些论题以及其他一些论题与书中别处介绍的材料有依从关系，因而本书行文中采用了广泛交互参照的方式，以便选择某些特定方面参考研究。

本书系由《植物细胞生理学：物理化学探讨》（W. H. Freeman and Company, San Francisco, 1970）一书发展而来。加添了叶与环境的相互作用（第7章）及植物整体（第8章）等章；其他生物物理学方面的论述也大大扩充了（包括新的附录）。许多其他的更改乃是来源于教室，后者实际上是本书最好的实验室。本书着重讨论的主要概念是那些对广泛地从生物学角度特别是从活体角度来理解各个过程来说比较重要的概念。书中常借助于种种计算而指出一些生理学表现的物理原则。学习本书时，基本微积分学及物理学的某些知识是有用的，但本书的目的是在不过分要求学生的学历背景及记忆力的情况下，鼓励学生获得精确的学识。勉励这本入门书以植物作为研究对象的，是 Jack Dainty 教授。Steve Cheung

博士对本书原稿作了关键性的审校。作者还想感谢 Robert S. Loomis 教授及 Douglas C. Spanner 教授的种种注释,他们详尽的审阅大大改进了本书的质量。本书作者对其他一些作者及出版者也谨志谢意,因为他们慨允本书采用他们的若干图表。

P. S. 诺贝尔

(1973年6月16日)

汝等刚强把犁人！
不要忘记，
你们的劳动是为了将来。
前进！严格要求！
更不要向后看！
使出你们全部的力气，
犁深！犁直！

引自《犁》 R. H. Horne, 1848.

目 录

序

1 细胞	1
1.1 细胞结构	1
1.1.1 一般的植物细胞	1
1.1.2 叶细胞	3
1.1.3 维管组织的细胞	5
1.1.4 根细胞	7
1.2 扩散作用	11
1.2.1 斐克第一定律	12
1.2.2 连续性方程与斐克第二定律	14
1.2.3 扩散的时间-距离关系	16
1.3 膜结构	22
1.3.1 膜的模型	22
1.3.2 细胞器膜	26
1.4 膜的透性	29
1.4.1 膜两侧的浓度差	30
1.4.2 透性系数	33
1.4.3 扩散作用与细胞浓度	34
1.5 细胞壁	38
1.5.1 化学与形态学	39
1.5.2 经由细胞壁的扩散作用	41
1.5.3 细胞壁的胁强-胁变关系	44
习题	48
参考文献	50

2 水分	53
2.1 物理性质	54
2.1.1 氢键键合	55
2.1.2 表面张力	57
2.1.3 毛细上升	58
2.1.4 木质部中的毛细上升	61
2.1.5 抗张强度	62
2.1.6 电性质	64
2.2 化学势	65
2.2.1 自由能与化学势	66
2.2.2 化学势的分析	70
2.2.3 标准状态	74
2.2.4 流体静压力	75
2.2.5 水的活性及渗透压	76
2.2.6 范托夫关系	78
2.2.7 衬质势	81
2.2.8 水分势	83
2.3 中央液泡与叶绿体	85
2.3.1 中央液泡的水分关系	85
2.3.2 玻意耳-范托夫关系	87
2.3.3 叶绿体的渗透响应	90
2.4 水分势与植物细胞	93
2.4.1 初始质壁分离	94
2.4.2 水汽的活性及水分势	96
2.4.3 植物与空气的界面	99
2.4.4 细胞壁水的压力	100
2.4.5 水通量	103
习题	106
参考文献	108
3 溶质	110

3.1 离子的化学势	111
3.1.1 电势	111
3.1.2 电中性与膜电容	113
3.1.3 离子的活性系数	115
3.1.4 能斯脱势	117
3.1.5 EN_K 的实例	120
3.2 通量和扩散电势	122
3.2.1 通量与淌度	123
3.2.2 溶液中的扩散电势	128
3.2.3 膜通量	131
3.2.4 膜扩散电势——戈德曼方程	134
3.2.5 戈德曼方程式的应用	138
3.2.6 董南电势	140
3.3 主动运输	142
3.3.1 电致性	143
3.3.2 温度系数 Q_{10}	146
3.3.3 尤辛-特奥雷尔方程	150
3.3.4 主动运输的实例	153
3.3.5 载体、溶质吸收与米凯利斯-门滕理论	160
3.4 不可逆热力学原理	166
3.4.1 通量、力和翁萨格系数	168
3.4.2 水与溶质的流动	170
3.4.3 体积通量、 L_p 与 σ	172
3.4.4 反射系数的数值	175
3.5 溶质穿过膜的移动	179
3.5.1 反射系数对初始质壁分离的影响	180
3.5.2 玻意耳-范托夫关系式的引伸	184
3.5.3 叶绿体的反射系数	186
习题	188
参考文献	191

4 光	195
4.1 波长与能量	197
4.1.1 光波	197
4.1.2 光能	199
4.1.3 辐射通量与照度	204
4.1.4 日光	205
4.2 分子对光的吸收作用	209
4.2.1 电子在光吸收过程中的作用	210
4.2.2 电子自旋与态的多重性	211
4.2.3 分子轨道	214
4.2.4 叶绿素对光的吸收	218
4.3 解除激发	221
4.3.1 萤光、磷光和无辐射跃迁	222
4.3.2 解除激发的竞争途径	223
4.3.3 寿命与量子产额	226
4.4 吸收光谱与作用光谱	229
4.4.1 能级图中的振动支能级	230
4.4.2 夫兰克-康顿原理	233
4.4.3 吸收谱带与吸收系数	235
4.4.4 共轭	239
4.4.5 作用光谱	242
4.4.6 植物光敏素的吸收光谱与作用光谱	243
习题	248
参考文献	251
5 光合作用	253
5.1 叶绿素——化学与光谱	256
5.1.1 类型与结构	256
5.1.2 吸收光谱与荧光发射光谱	258
5.1.3 植物活体内的吸收带	262
5.2 其他光合色素	264

5.2.1 类胡萝卜素	265
5.2.2 藻胆素	270
5.3 光合色素间激发的传递	271
5.3.1 激发的共振传递	274
5.3.2 光合色素间激发的传递	276
5.3.3 激发的俘获	279
5.4 光合单位与增益效应	282
5.4.1 光合单位	282
5.4.2 光合单位对激发的加工	283
5.4.3 光合作用光谱与增益效应	285
5.4.4 两个光系统的组成	287
5.5 电子流与光合磷酸化作用	290
5.5.1 电子流	291
5.5.2 电子传递途径中的组份	293
5.5.3 电子流的类型	299
5.5.4 光合磷酸化作用	301
习题	301
参考文献	304
6 生物力能学	307
6.1 吉布斯自由能	308
6.1.1 化学反应与平衡常数	310
6.1.2 化学能与电能的相互转换	314
6.1.3 氧化还原电势	317
6.2 生物能通货	319
6.2.1 ATP, 结构与反应	320
6.2.2 ATP 形成的吉布斯自由能变化	324
6.2.3 NADP-NADPH ₂ 氧化还原电偶	326
6.3 叶绿体生物力能学	329
6.3.1 氧化还原电偶	330
6.3.2 ATP 形成与电子流的偶联	335

6.3.3 偶联机理	338
6.4 线粒体生物力能学	341
6.4.1 电子流组份——氧化还原电势	342
6.4.2 氧化磷酸化作用	344
6.5 生物圈中的能流	347
6.5.1 入射光——斯忒藩-玻耳兹曼定律	348
6.5.2 吸收的光与光合效率	350
6.5.3 食物链与物质循环	352
习题	353
参考文献	355
7 叶	358
7.1 阻力	359
7.1.1 紧靠叶的未搅动界面层的阻力	360
7.1.2 未搅动层厚度	361
7.1.3 气孔	363
7.1.4 气孔阻力	365
7.1.5 角质层阻力	368
7.1.6 细胞间隙阻力	368
7.1.7 斐克第一定律与阻力	369
7.2 蒸腾作用的水汽通量	371
7.2.1 阻力网络	372
7.2.2 阻力值	374
7.2.3 叶水汽浓度	377
7.2.4 叶子中相对湿度与 c_{wv} 举例	379
7.2.5 水汽通量	382
7.2.6 J_{wv} 的气孔调节	383
7.3 光合作用的 CO_2 通量	385
7.3.1 阻力网络	385
7.3.2 叶肉面积	388
7.3.3 细胞壁阻力	390

7.3.4	质膜阻力	392
7.3.5	细胞质阻力	393
7.3.6	叶肉阻力	394
7.3.7	叶绿体阻力	394
7.3.8	光合作用	395
7.3.9	呼吸作用与光呼吸作用	398
7.3.10	CO_2 总阻力网络	399
7.3.11	补偿点	401
7.3.12	CO_2 通量	403
7.3.13	J_{wv} 与 J_{CO_2} 之间的关系	406
7.4	能通量	408
7.4.1	太阳辐射能	410
7.4.2	被吸收的红外辐射	413
7.4.3	被发射的红外辐射	414
7.4.4	α 、 α_{IR} 与 ϵ_{IR} 的值	415
7.4.5	净辐射	418
7.4.6	辐射项举例	420
7.4.7	热的传导与对流	422
7.4.8	热传导举例	424
7.4.9	伴随蒸腾的热通量	425
7.4.10	露水和霜形成时的热通量	426
7.4.11	霜和露水形成举例	428
7.4.12	植物群落中的阴叶	429
习题		431
参考文献		434
8 植物		437
8.1 叶冠层上方的气体通量		438
8.1.1 风速		438
8.1.2 通量		440
8.1.3 涡流扩散系数		441

8.1.4	冠层上方的空气阻力	442
8.1.5	蒸腾作用与光合作用	443
8.1.6	J_{CO_2} 与 $c_{CO_2}^a$	445
8.1.7	J_{wv} 与 c_{wv}^a	446
8.2	植物群落内部的气体通量	447
8.2.1	涡流扩散系数与阻力	448
8.2.2	水汽	449
8.2.3	光照	451
8.2.4	叶吸收系数的数值	453
8.2.5	光补偿点	454
8.2.6	CO_2 浓度与通量	454
8.2.7	夜间的 CO_2	456
8.3	土壤	457
8.3.1	热性质	458
8.3.2	土壤能量结算	460
8.3.3	土壤水分势	461
8.3.4	达西定律	463
8.3.5	土壤水传导系数	464
8.3.6	圆柱形对称时的通量	466
8.4	水在木质部和韧皮部中的移动	468
8.4.1	根组织	468
8.4.2	木质部	469
8.4.3	泊肃叶定律	470
8.4.4	泊肃叶定律的应用	472
8.4.5	韧皮部	475
8.4.6	韧皮部内含物与移动速度	476
8.4.7	韧皮部流动的机理	478
8.4.8	韧皮部中水分势各组份的可能值	479
8.5	土壤-植物-大气连续系统	482
8.5.1	水分势各组份的值	483

8.5.2 阻力与面积	486
8.5.3 日变化	488
习题	490
参考文献	493
附录	497
I 常用变量及其单位	497
II 常用常数及其数值	504
III 换算因子	509
IV 缩写与符号	513
V 自然对数与常用对数	517
VI 微积分	520
VII 吉布斯自由能与化学势	538
VIII 关于不可逆热力学的进一步讨论	549
IX 生物膜两侧电势差的测定	555
习题答案	564
译后记	575
索引	578

1 细 胞

1.1 细胞结构

在正式研究扩散及其他生物物理课题之前，我们先概略地叙述一下若干植物细胞及组织结构。这样，对本书其他各部分所需的许多解剖学术语就能有所介绍。

1.1.1 一般的植物细胞

图 1.1 所示为高等植物的一个代表性的叶细胞，该图画出了植物细胞中可见到的较大的亚细胞结构。在原生质体外围是主要由纤维素及其他多糖类组成的细胞壁；这些多聚物为单个细胞以及整个植物体提供了坚硬性。由于细胞壁含有极多相对大型的孔隙，因而它对水分及溶质的进入植物细胞，并不起重要的渗透障碍物的作用。在细胞壁的内部而细胞质的外围，是一层细胞膜，叫做原生质膜，或叫质膜。这层膜的透性决定于特定的溶质，因而，质膜对进出植物细胞的物质具有调节本领。细胞质内含有细胞器，例如叶绿体及线粒体，它们是互不相同但都具有外膜的隔室 (compartments)，在这些细胞器中能量能从一种形式转换为另一种形式。细胞质内还具有核、特殊的微体如“过氧化物酶体”、数量很多的核糖体、蛋白质以及影响水的热力学特性的许多其他结构及其他大分子。

在高等植物(也在低等植物即进化程度较差的植物)的成熟细胞中，有一大型的中央液相部分，叫做液泡。液泡外面围

• 1 •