

ND02113

高等学校教材

植 物 生 理 学

(第三版)

潘瑞炽 董愚得 编著

北京農業大學圖書館藏

登錄號 559942

編目 8945

720



高等教育出版社

(京)112号

图书在版编目(CIP)数据

植物生理学/潘瑞炽, 董愚得编著. —3版. —北京: 高等教育出版社, 1995
ISBN7-04-005192-3

I. 植… II. ①潘… ②董… III. 植物生理学 IV. Q945

中国版本图书馆CIP数据核字(95)第00982号

高等教育出版社出版
新华书店总店科技发行所发行
文字六〇三厂印装

开本787×1092 1/16 印张24.25 字数600 000

1979年3月第1版

1995年5月第3版 1995年5月第1次印刷

印数0001—15122

定价13.25元

第三版前言

本教材第二版问世以来，至今已有10年了。在此期间，植物生理学迅速发展，新成就不断出现，原来教材中有些内容显得过时了，有些新成果又未能反映，所以教材要作修订，以跟上学科的发展。读者在使用本教材过程中，曾提出很好的意见和建议，加上印刷上的一些错误，趁此第三版的机会，加以修正润饰。

第三版修订总的原则是重点在生长发育，兼顾其他章节。我们认为，生长发育是多种代谢的综合反映，密切联系生活实际和生产实际，非常重要。在国家大力提倡为农业生产服务的今天，更应该加强生长发育的生理生化，为农业生产服务架好桥梁。对作为未来中学生物教师的师范院校学生来说，较详细地掌握植物生长发育的内在变化规律，有利于指导中学生的学习，引起他们的学习兴趣，因为中学生常会提出许多在生活实际中看到的植物生长发育问题。基于这些原因，第三版教材中对第三篇“植物生长和发育”各章作了较大的变动和充实：(1)增加“光形态建成”一章，因为光敏色素的生理作用极为广泛，光控制植物生长、分化和发育，有必要另成一章，以便系统叙述；(2)重写“植物生长物质”一章，删去除草剂一节，增添一些新成就，如油菜素内酯、钙调节和多胺等；(3)对“植物的生长生理”一章改动较大，较详细讨论细胞分裂、延长和分化生理；将原来“植物的生长”一节，按茎、根、叶生长来叙述；最后讨论营养生长和生殖生长的相关等。

在其他章节中，第三版也作了一些修改。例如，在“植物体内有机物的转化和运输”一章中，删去“有机物代谢的调节”一节，增添“韧皮部有机物的装载和卸出”等内容。在“植物的抗性生理”一章中，新添“抗性生理通论”一节，讨论抗性生理的共性问题，然后才分别扼要叙述各种抗性的各自特点。

由于长期合作者北京师范大学董愚得教授不幸于1984年仙逝，第三版修订工作只好由本人独立完成。但是董教授诚恳恳的工作态度和与我愉快共事的情景，使我铭记不忘。

前两版教材分为上下两册，使用不大方便，现合为一册。书末增加中英文名词索引，供读者查阅；同时，在英文名词之后，注上国际音标，使学生能正确拼读。此外，感谢华南农业大学周肇基教授提供有关中国古代植物生理学知识的素材。

植物生理学的研究成果浩如烟海，如何选择、吸收和消化各种资料，最终成为教材内容，则颇费思考。本人主观上力求本教材适合教与学；力求加强基础，又重视联系生产。但个人能力有限，惟恐未能达到这个要求，仍请读者不吝指教。

潘瑞炘

1993年8月于华南师范大学

第二版前言

本书第一版是在1977年教学计划和教学大纲都未制定的特殊条件下，于极其短暂的时间内编写和印刷的，所以在内容和文字上都存在一些问题。第一版问世后，得到读者们的鼓励和支持，也承蒙各兄弟院校的师生们提出了不少宝贵意见，深表感谢！

现在，全国试行的教学计划和教学大纲已经制定，编写教材就有个依据；并且第一版已使用了多年，优缺点也逐渐清楚；同时，随着学科的发展和对教材认识的加深，修改教材的条件逐渐成熟。本版是在第一版的基础上，根据教育部颁发的高等师范院校用的植物生理学教学大纲进行修改的。主要变动的地方是：删节了一些与其他课程完全重复的内容（如固氮微生物，脂肪、蛋白质和核酸代谢等），增添了一些必要的内容（如呼吸调节控制等）并增写了“环境污染对植物的影响”一章（由潘瑞炽执笔），调整了个别章节，在文字上也作了一些修改。

作为教材，在分量上要适合教学时数，在叙述上要符合认识规律。编者很想将本教材写为基本教材，将架子搭好，将基本内容讲透，简明扼要，条理清楚，利于自学。这样，教师就有可能补充一些必要的内容，学生就有时间参阅一些必要的课外读物，扩大眼界。不过，这只是主观愿望，能否达到这个要求，还得由读者评论。

编者

1982年12月

第一版前言

本书是根据1977年10月在成都召开的高等学校理科生物类教材会议上拟定的植物生理学教学大纲编写的。本书共十章，即植物的水分代谢、植物的矿质营养、植物的光合作用、植物的呼吸作用、植物体内有机物的转化和运输、植物的生长物质、植物的生长、植物的成花生理、植物的生殖生理和植物的抗性生理。本书主要供高等师范院校生物系使用，也可供综合大学生物系和其他高等院校有关系科教学使用和参考。

按照教学计划，本课程是在植物学、无机化学、有机化学和生物化学等课程之后开设的，因此，本书是在上述课程基础上讨论植物生理知识，避免一些不必要的重复。本书的体系是以生理功能为主线贯穿各部分，从物质合成和光能利用入手，进一步讨论它们的转变，最终表现于生长发育。这样安排，对各个生理功能的叙述，既讨论其群体生理、个体生理，也深入到细胞水平、分子水平，内在联系紧凑，使学生对各功能形成一个整体概念；同时，也符合由浅入深、由易到难和循序渐进的教学法原则。

本书的绪论、第一、二、三、四、五、十章是由华南师范大学潘瑞炽执笔，第六、七、八、九章是由北京师范大学董愚得执笔。初稿完成后，由华东师范大学、北京大学、北京师范大学、华中师范学院、东北师范大学、西南师范学院、陕西师范大学和南京大学等院校的部分教师审稿，倪晋山、余叔文、王天铎、王万里、周佩珍、戴云玲、邵莉眉和吴兆明等同志及各兄弟院校提出许多宝贵意见，在此表示感谢。

在编写过程中，我们注意基本概念，重视基础理论，努力反映新的科学成就，尽力贯彻少而精、理论联系实际的原则。但是，由于我们水平有限，而且时间仓促，书中错误和不妥之处在所难免，请读者批评、指正。

潘瑞炽

董愚得

1979年3月

目 录

第三版前言	i
第二版前言	iii
第一版前言	v
绪论	1
一、植物生理学的定义和任务	1
二、植物生理学的产生和发展	1
三、植物生理学的展望	4
第一篇 植物的物质生产和光能利用	
第一章 植物的水分代谢	6
第一节 植物对水分的需要	7
一、植物的含水量	7
二、植物体内水分存在的状态	7
三、水分在生命活动中的作用	8
第二节 植物细胞对水分的吸收	8
一、细胞的渗透性吸水	8
二、细胞的吸胀作用	12
三、细胞的代谢性吸水	12
第三节 植物根系对水分的吸收	13
一、根系吸水的动力	13
二、影响根系吸水的外界条件	15
第四节 蒸腾作用	16
一、蒸腾作用的生理意义和部位	16
二、气孔蒸腾	17
三、影响蒸腾作用的外内条件	20
第五节 植物体内水分的运输	23
一、水分运输的途径	23
二、水分沿导管或管胞上升的动力	23
三、水分运输的速度	25
第六节 合理灌溉的生理基础	25
一、作物的需水规律	25
二、合理灌溉的指标	26
三、合理灌溉增产的原因	27
小结	28
第二章 植物的矿质营养	29
第一节 植物必需的矿质元素	29
一、植物体内的元素	29
二、植物必需的矿质元素	30
三、植物必需的矿质元素的生理作用	31
四、作物缺乏矿质元素的诊断	35
第二节 植物细胞对矿质元素的吸收	37
一、生物膜	37
二、被动吸收	39
三、主动吸收	40
四、胞饮作用	43
五、溶质在液泡的累积	44
第三节 植物体对矿质元素的吸收	45
一、植物吸收矿质元素的特点	45
二、根部对溶液中矿质元素的吸收	47
三、根部对土壤中非溶解状态矿质 元素的吸收	48
四、影响根部吸收矿物质的条件	49
五、植物地上部分对矿质元素的吸收	51
第四节 无机养料的同化	52
一、硝酸盐的代谢还原	52
二、氨的同化	53
三、生物固氮	55
四、硫酸盐同化	56
五、磷酸盐同化	57

第五节 矿物质在植物体内运输	57
一、矿物质运输的形式、途径和速度	57
二、矿物质在植物体内的分布	59
第六节 合理施肥的生理基础	60
一、作物的需肥规律	60
二、合理追肥的指标	61
三、施肥增产的原因	64
四、发挥肥效的措施	64
小结	65
第三章 植物的光合作用	67
第一节 光合作用的重要性	67
第二节 叶绿体及叶绿体色素	69
一、叶绿体的结构和成分	69
二、光合色素的化学特性	71
三、光合色素的光学特性	74
四、叶绿素的形成	77

第三节 光合作用的机理	79
一、原初反应	80
二、电子传递和光合磷酸化	81
三、碳同化	85
四、光合作用的产物	96
第四节 光呼吸	98
一、光呼吸的生物化学及功能	98
二、C ₃ 植物和C ₄ 植物的光合特征	101
第五节 光合作用的进化	105
第六节 影响光合作用的因素	106
一、外界条件对光合速率的影响	108
二、内部因素对光合速率的影响	111
第七节 植物对光能的利用	112
一、植物的光能利用率	112
二、提高光能利用率的途径	113
小结	116

第二篇 植物体内物质和能量的转变

第四章 植物的呼吸作用	118
第一节 呼吸作用的概念及其生理意义	118
一、呼吸作用的概念	118
二、呼吸作用的生理意义	119
第二节 植物的呼吸代谢途径	119
一、糖酵解	120
二、三羧酸循环	122
三、戊糖磷酸途径	122
第三节 生物氧化	125
一、呼吸链	125
二、氧化磷酸化	126
三、呼吸酶在细胞中的位置	127
四、呼吸过程中的氧化酶	128
第四节 呼吸过程中能量的贮存和利用	131
一、贮存能量	131
二、利用能量	132
三、光合作用和呼吸作用的关系	133
第五节 呼吸作用的调节和控制	134
一、巴斯德效应和糖酵解的调节	134
二、戊糖磷酸途径和三羧酸循环的调节	135
三、腺苷酸能荷的调节	136
第六节 影响呼吸作用的因素	136

一、呼吸速率和呼吸商	136
二、内部因素对呼吸速率的影响	137
三、外界条件对呼吸速率的影响	138
第七节 呼吸作用与农业生产	141
一、呼吸作用与作物栽培	141
二、呼吸作用与粮食贮藏	141
三、呼吸作用与果蔬贮藏	142
小结	143

第五章 植物体内有机物的转化和

运输	144
第一节 糖类的代谢	144
一、单糖	144
二、寡糖	145
三、多糖	145
第二节 脂肪的代谢	150
一、脂肪的生物合成	150
二、脂肪的分解	150
三、乙醛酸循环	151
第三节 核酸的代谢	153
一、核酸的合成	153
二、核酸的分解	154
第四节 蛋白质的代谢	155
一、蛋白质的生物合成	155

二、蛋白质的分解.....156

第五节 类萜、酚类和生物碱的代谢.....157

一、类萜.....157

二、酚类.....160

三、生物碱.....164

四、各种有机物代谢的相互联系.....165

第六节 植物体内有机物的运输.....167

一、有机物的短距离运输.....167

二、有机物的长距离运输.....168

三、有机物运输的机理.....172

四、外界条件对有机物运输的影响.....175

五、有机物的分配.....176

小结.....179

第三篇 植物的生长和发育

第六章 植物生长物质.....180

第一节 生长素类.....181

一、生长素的发现.....181

二、生长素在植物体内的分布和传导.....182

三、生长素的生物合成.....184

四、自由生长素和束缚生长素.....186

五、生长素的降解.....186

六、生长素的作用机理.....188

七、生长素的生理作用.....189

八、人工合成的生长素类及其应用.....190

第二节 赤霉素类.....192

一、赤霉素的结构.....193

二、赤霉素的分布和运输.....194

三、赤霉素的生物合成.....194

四、赤霉素的作用机理.....195

五、赤霉素的生理作用及应用.....198

第三节 细胞分裂素类.....198

一、细胞分裂素的种类及化学结构.....199

二、细胞分裂素的生物合成及运输.....201

三、细胞分裂素的作用机理.....202

四、细胞分裂素的生理作用和应用.....203

第四节 脱落酸.....204

一、脱落酸的化学结构.....204

二、脱落酸的分布和运输.....205

三、脱落酸的生物合成和代谢.....205

四、脱落酸的作用机理.....207

五、脱落酸的生理作用和应用.....207

第五节 乙烯.....209

一、乙烯的分布与生物合成.....209

二、乙烯的作用机理.....211

三、乙烯的生理作用和应用.....212

第六节 油菜素内酯.....214

一、油菜素甾体的种类及生物合成.....214

二、油菜素内酯的生理作用.....215

三、油菜素内酯的应用.....215

第七节 生长抑制物质.....215

一、生长抑制剂.....216

二、生长延缓剂.....217

第八节 多胺和钙调素.....220

一、多胺.....220

二、钙调素.....222

小结.....224

第七章 光形态建成.....225

第一节 光敏色素的发现和分布.....225

一、光敏色素的发现.....225

二、光敏色素的分布.....226

第二节 光敏色素的化学性质及光化学转换.....226

一、光敏色素的化学性质.....226

二、光敏色素的光化学转换.....227

第三节 光敏色素的生理作用.....229

一、光敏色素和酶.....229

二、光敏色素和植物激素.....229

第四节 光敏色素的作用机理.....230

一、膜假说.....230

二、基因调节假说.....230

第五节 蓝光反应.....232

小结.....233

第八章 植物的生长生理.....235

第一节 种子的萌发.....235

一、影响种子萌发的外界条件.....235

二、种子萌发的生理生化变化.....237

三、种子的寿命.....240

四、种子的老化.....242

第二节 细胞的生长和分化	242
一、细胞分裂的生理	243
二、细胞伸长的生理	244
三、细胞分化的生理	247
四、组织培养	249
第三节 植物的生长	252
一、茎的生长	252
二、根的生长	257
三、叶的生长	260
四、营养生长和生殖生长的相关	261
第四节 植物的运动	261
一、向性运动	261
二、感性运动	266
三、生理钟	269
小结	270
第九章 植物的生殖生理	272
第一节 幼年期	272
一、幼年期的特征	272
二、提早成熟	273
第二节 春化作用	273
一、春化作用的条件	273
二、春化作用的时期、部位和刺激传导	274
三、春化作用的生理生化变化	275
四、春化作用的机理	276
第三节 光周期	276
一、光周期反应类型	276
二、光周期刺激的感受和传导	279
三、光周期诱导	281
四、光对暗期中断	282
五、光敏色素与花诱导	283
六、光周期诱导开花的机理	284
七、春化和光周期理论在农业上的应用	286
第四节 花器官形成的生理	287

一、花分化初期茎生长点的形态及生理变化	287
二、花器官形成所需的条件	288
三、植物性别分化	289
第五节 受精生理	290
一、花粉寿命和贮存	290
二、柱头的生活能力	291
三、外界条件对授粉的影响	291
四、花粉和柱头的相互“识别”	292
五、花粉的萌发和花粉管的伸长	293
六、受精前后雌蕊的代谢变化	294
小结	296
第十章 植物的成熟和衰老生理	297
第一节 种子成熟时的生理生化变化	297
一、主要有机物的变化	297
二、其他生理变化	298
三、外界条件对种子成熟和化学成分的影响	300
第二节 果实成熟时的生理生化变化	301
一、果实的生长	301
二、呼吸骤变	303
三、肉质果实成熟香味变化	304
四、果实成熟时蛋白质和激素的变化	306
第三节 种子和延存器官的休眠	306
一、种子休眠的原因和破除	306
二、延存器官休眠的打破和延长	308
第四节 植物的衰老	308
一、衰老时的生理生化变化	308
二、影响衰老的外界条件	311
三、植物衰老的原因	311
第五节 植物器官的脱落	312
一、环境因子对脱落的影响	312
二、脱落时细胞及生化变化	313
三、脱落与植物激素	315
小结	317

第四篇 植物对不良环境的反应

第十一章 植物的抗性生理	318
第一节 抗性生理通论	318
一、逆境对植物代谢的影响	318
二、生物膜与抗逆性	319
三、渗透调节与抗逆性	320
四、脱落酸与抗逆性	320
第二节 植物的抗寒性	322
一、冻害的生理	322

二、冷害的生理.....	326
第三节 植物的抗旱性.....	328
一、干旱对植物的伤害.....	329
二、作物抗旱性及其提高的途径.....	329
第四节 植物的抗热性.....	330
一、高温对植物的危害.....	330
二、内外条件对耐热性的影响.....	331
第五节 植物的抗涝性.....	331
一、湿害.....	332
二、涝害.....	332
第六节 植物的抗盐性.....	332
一、盐分过多对植物的伤害.....	332
二、作物的耐盐性及其提高的途径.....	333
第七节 植物的抗病性.....	333
一、病害对作物生理生化的影响.....	333

二、作物抗病的生理基础.....	334
小结.....	335
第十二章 环境污染对植物的危害	336
第一节 大气污染对植物的危害.....	336
一、二氧化硫.....	336
二、氟化物.....	337
三、氯气.....	338
四、光化学烟雾.....	338
第二节 水和土壤污染对植物的危害.....	340
第三节 植物在环境保护中的作用.....	340
一、净化环境.....	340
二、环境监测.....	341
小结.....	342
主要参考文献.....	343
索引.....	351

绪 论

一、植物生理学的定义和任务

植物生理学(plant physiology)是研究植物生命活动规律的科学。

植物的生命活动是在水分代谢、矿质营养、光合作用和呼吸作用等基本代谢的基础上,表现出种子萌发、生长、运动、开花、结果等生长发育过程。这些生命活动是相互联系、相互依赖和相互制约的。

植物生理学的任务是研究和了解植物在各种环境条件下,进行生命活动的规律和机理,并将这些研究成果应用于一切利用植物生产的事业中。

植物通过光合作用,利用日光能同化二氧化碳和其他无机物,形成有机物,供作动物(包括人类)和微生物的食物和能量。植物体内的光合产物,通过有机物的转变过程,形成各式各样的有机化合物(其中有些是次生物质)。这些有机化合物又是工业、医药原料或中草药的有效成分。

植物对地表、水域和大气的化学成分,产生着巨大的影响。占大气体积21%的氧气,就是植物光合过程中释放出来的。植物遗体参与土壤形成的过程,豆科植物等固氮植物(通过固氮微生物)的生物固氮,大大丰富了生物圈中流通和积累的总氮量。植物根部吸收矿质元素,对岩石和水源中某些无机元素也起了集聚作用。

由此可见,植物的生长发育是农业生产和林业生产的中心过程,它为畜牧业和水产业提供了有机物质基础;水土保持和环境净化与植物生长有密切关系;植物合成的植物碱、橡胶、鞣质等又是工业原料或药物有效成分。我们认识了植物的生理生化过程和本质的,就可以合理地利用光、气、水、土资源,发展农(林)业生产,保护和改造自然环境,为加快社会主义建设,实现我国四个现代化,特别是农业现代化服务。

二、植物生理学的产生和发展

早在六七千年以前,我国劳动人民就以农耕为主要生产活动,因此与农业生产密切相关的植物生理学知识就不断得到孕育和总结,内容十分丰富。现扼要阐述我国古代植物生理学知识,这对弘扬中华民族科学技术成就,激发学生的爱国热情有现实意义。

1. 水分代谢 早在距今3 000多年前,刻在动物甲骨上的象形文字——甲骨文卜辞拓片上已有“贞禾有及雨?三月”(释意是贞问庄稼有没有及时的雨水?三月卜问的)和“雨弗足年?”(释意是雨水不够庄稼用吗?),说明人们对水分和植物生长的关系有了一些认识。现代农业上有一种新兴的滴灌技术,许多人认为这是外国的发明创造,殊不知距今360多年前的《群芳谱》(1621年成书)已有记载,无花果“结实后不宜缺水,常置瓶其侧,出以细溜,日夜不绝,果大如瓶”。

2. 矿质营养 《荀子·富国篇》“多粪肥田”^①。《韩非子》“积力于田畴，必且粪灌”^②，说明战国时期古人已十分重视施肥和灌溉，而且把二者紧密联系起来，这是植物营养生理发展史上的一个重大进步。西汉《记胜之书》^③已记载施肥方式有基肥、种肥和追肥之分，也记载杂草压青做绿肥的技术。《广志》“苕草色青黄，紫花，十二月稻下种之，蔓延殷盛，可以美田，叶可食”^④，开创了人类历史上率先使用豆科绿肥的记录。

3. 光合作用 《吕氏春秋》辨土篇里“正其行，通其风”。播种方式由撒播改为条播，不但便于田间管理，也改善株间通风透光条件。《论气》中写道“由气而化形，形复返于气，百姓日习而不知也”；“气从地下催腾一粒，种性小者为蓬，大者为蔽牛干霄之木，此一粒原本几何，其余皆气所化也”。^⑤说明该时已经知道植物长大是气体代谢的缘故。

4. 呼吸贮藏 西汉《记胜之书》提出种子安全贮藏的基本原则：“种，伤湿、郁，热则生虫也。”强调种子要“曝使极燥”，降低种子含水量。《齐民要术》提到“蒿艾箠盛之，良，以艾蒿闭窖埋之亦佳。”艾含多种芳香油成分，有杀菌灭虫作用。窖麦法必须“日曝令干，及热埋之”^⑥，这种“热进仓”的窖麦法民间一直流传至今。该法对种子无害，较高温度能杀灭部分病虫害，促进种子后熟，降低呼吸速率，提高种子生活力。1400年前，我国已记载窖藏瓜果蔬菜的技术。窖藏低温、高湿、CO₂浓度高，呼吸消耗降低，适合果蔬贮藏。此法至今仍为我国广大北方地区民间贮藏果蔬的主要方式。

5. 植物生长物质 《种艺必用》载“凡接矮果及花，用好黄泥晒干，筛过，以小便浸之。又晒干，筛过，再浸之。又晒又浸，凡十余次。以泥封树枝，用竹筒破两片封裹之，则生根。次年，断其皮，截根栽之”。这就是反复用尿处理土壤，使土壤吸附尿中的成分（包括吲哚乙酸），促进果树匍枝（空中压条法）生根成活。

6. 生长发育 《齐民要术》种榆白杨篇载“初生三年，不用采叶，尤忌捋心，捋心则科茹不长”。强调保护顶芽，使其保持顶端优势，成栋梁之材。对于地下部和地上部的相关性，明代《沈氏农书》说“麦根深而胜壅，根益深而苗益肥，收成必倍”。《农书》总结出水稻田由于过肥造成“苗茂而实不坚”的恶果^⑦，这就是告诫农家，禾苗营养生长过旺会引起生殖生长失调。气候条件对水稻开花结实的影响，《田家五行》中有精辟的论述，“当知稻花见日方吐，阴雨则收，正当其盛吐之时，暴雨忽至，卒不能收，被雨所伤，遂致白颀(sà, 白颀指瘪粒)之患”^⑧。《齐民要术》种枣篇记有“以仗击其枝间，振去狂花”。减少养分消耗，保持年年均衡生产。现在的人工疏花疏果就是由此演变发展而来。关于柿果脱涩法，《格物粗谈，果品》云“红柿摘下未熟，每篮用木瓜三枚放入，得气即发，并无涩味”^⑨。显然是利用成熟的木瓜释放出乙烯，催熟柿果。古人当时虽不完全了解其中机理，但从“得气即发”四个字道出了催熟的关键是“气”。在控制果树物质运输以获得高产方面，《齐民要术》种枣篇“正月一日日出时，反斧斑

① 战国荀况撰：《荀子》，公元前3世纪

② 战国韩非撰：《韩非子》，公元前3世纪

③ 西汉记胜之撰：《记胜之书》，公元前1世纪

④ 晋代郭义恭撰：《广志》，公元3世纪

⑤ 明末清初宋应星：《论气》

⑥ 北魏贾思勰撰：《齐民要术》，公元6世纪30年代成书。是我国现存最早、最完整的一部综合性农书。

⑦ 宋代陈旉撰：《农书》，1149年成书

⑧ 元末明初袁元礼：《田家五行》（二卷）

⑨ 宋代苏轼著：《格物粗谈》

驳推之。名曰‘嫁枣’。不斧则花而无实；斫者子萎而落也”。休眠期内用斧之钝头在树干上敲打，使树干韧皮部受轻伤，有机物质向下运输减少，地上枝条有机营养相应增多，促使花芽分化，有利开花结实。至今我国果树产区对枣、梨、柿、李等果木，所用的“开甲”、“割树”、“删树”、“压枣”、“刮皮”等技术，正是“嫁枣”法的演进。

在古时，西欧的罗马人所使用的肥料，除动物的排泄物外，还包括某些矿物质（如灰分、石膏和石灰等），他们也懂得绿肥的作用。他们记载的方法很多和我国总结的相似。

上述中国和西欧的古代植物生理学知识记载，都说明由于生产实践才出现植物生理的萌芽。没有生产劳动，任何人都不能凭空创造出植物生理学。

16世纪至17世纪是植物生理学研究的开始时期。荷兰的van Helmont(1577~1644)是最早进行植物生理学实验的学者，他进行柳树枝条试验，探索植物长大的物质来源。其后，英国的S.Hales(1672~1761)研究蒸腾，从理论上解释水分吸收与运转的道理。英国的J.Priestley(1733~1804)发现老鼠在密封钟罩内不久即死，老鼠与绿色植物一起放在钟罩内则不死。荷兰的J.Ingenhousz(1730~1799)接着了解到绿色植物在日光下才能清洁空气，初步建立起空气营养的观念。

18世纪至19世纪是植物生理学的奠基与成长时期。法国的G.Boussingault(1802~1899)建立砂培试验法，并开始以植物为对象进行研究工作。德国的J.von Liebig(1803~1873)提出施矿质肥料以补充土壤营养的消耗，成为利用化学肥料理论的创始人。德国的J.von Sachs(1832~1897)对植物的生长、光合作用和矿质营养做了许多重要实验，促使植物生理学形成一个完整的体系。他于1832年编写了《植物生理学讲义》，他的弟子W.Pfeffer在1904年出版了《植物生理学》，标志着植物生理学作为一门学科的诞生，因此Sachs被称为植物生理学的奠基人，Sachs和Pfeffer被称为植物生理学的两大先驱。这个时期自然科学的三大发现——细胞学说、进化论和能量守恒学说对植物生理学的发展也产生了深远的影响，如光合作用的光能转换为化学能，并以有机物形式贮存起来（能量守恒）。

20世纪是植物生理学进入飞跃发展时期。随着物理学和化学的成就以及研究仪器与方法的改进，使得分析结果更加精细和准确。在这个时期，植物生理学的各个方面都有突破性的进展。例如，基于植物细胞全能性的概念，成功地进行细胞培养和组织培养，形成完整的植株，在生产上发挥很大的作用；光合作用中光、暗反应、光呼吸、 C_3 、 C_4 和CAM途径的发现，把光合作用研究推向了崭新阶段；生长发育过程中的光周期和光敏色素的发现，为调控植物生长发育打下理论基础；钙和钙调素的深入研究，了解细胞内功能的调节机理；各种植物生长物质的发现和合成，更有效地控制植物的生长发育，提高产量。

我国植物生理学起步较晚，发展又缓慢。钱崇澍(1883~1965)1917年在国际刊物上公开发表“钡、镉及铋对水绵的特殊作用”论文，又在各大学讲授植物生理学，因此，钱崇澍是我国植物生理学的启业人。30年代初是我国植物生理学教学和研究起始期。李继侗(1892~1961)、罗宗洛(1898~1978)和汤佩松(1903~)等先后从国外回国，在大学任教，建立实验室，进行科学研究，为我国植物生理学奠定了基础。所以，他们三人是我国植物生理学的奠基人。解放前，由于从事植物生理的队伍小，设备差，加上颠沛流离，发展极慢。解放后，尽管有一些曲折，但植物生理学还是有较大的发展，具体表现在研究和教学机构的设立剧增，队伍迅速扩大，研究成果众多，其中比较突出的有：殷宏章等的作物群体生理研究，

沈允钢等证明光合磷酸化中高能态存在的研究，汤佩松等首先提出呼吸的多条途径的论证，娄成后等深入研究细胞原生质的胞间运转，等等。这些研究在国际上都是较早发现或提出的。近十多年来，组织培养和细胞培养研究迅速开展，特别在花药和花粉培养、单倍体育种方面做了大量工作，成绩显著。

近二三十年，植物生理学的发展有四大特点：

1. 研究层次越来越宽广 由于科学发展，植物生理学研究水平从个体水平深入到器官、组织、细胞、细胞器一直到分子水平，向微观方向发展；另一方面，根据生态平衡、农林生产需要，则从个体水平扩展到群体、群落水平，向宏观方向发展。将分子生物学应用于植物生理学的研究越来越多，取得了引人注目的成就，形成一个潮流，从分子水平角度去研究植物生理的文章迅速增多。美国出版的《植物生理学年评》(Annual Review of Plant Physiology)从1988年开始改为《植物生理学和植物分子生物学年评》(Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology)，这样易名，就反映了这种潮流。然而，宏观的群体水平研究也不容忽视，因为防止环境污染、保持生态平衡和提高农林生产等问题，都需要从宏观方面研究环境和植物的相互影响、植物(作物)成为群体时的生理生化变化等。事实上，从分子到群体不同层次的研究都是需要的，它们紧密联系，却不能相互代替。

2. 学科之间相互渗透 随着科学发展，学科与学科之间相互渗透，相互借重的现象越来越多。植物生理学要不断引进兄弟学科新的概念、新的方法以增强本学科的活力，解决理论问题和实际问题。

3. 理论联系实际 植物生理学虽是一门基础学科，但其任务是运用理论于生产实践，满足人类的需要。植物生理学的研究成果对一切利用植物生产为对象的事业，有普遍性和指导性的作用。例如，对农业、林业和海洋业的植物，植物生理学不只是为它们的栽培和育种提供理论依据，而且不断提供新的和有效的手段，为进一步提高产量和改良品质以及综合利用做出贡献。新的植物生长物质的发现和合成，以调节作物和果树的生长发育，获得丰产，就是其中一例。

4. 研究手段现代化 由于数学、物理和化学等学科的发展，实验技术越来越细致，仪器设备越来越精密和自动化。层析、电泳、分级离心、放射性同位素示踪、分光光度计等已是实验室的基本设备或必须掌握的技术。气相色谱仪、高效液相色谱仪、质谱仪、电子显微镜等仪器的应用逐渐普遍，分析仪与电脑配合，可以自动地分析蛋白质中各种氨基酸的含量和序列，以及其他物质等。研究手段的现代化，使研究数据精确可靠，而且迅速获得，大大促进了植物生理学的发展。

三、植物生理学的展望

植物的生命活动可分为物质转变、能量转变和信息传递3个方面。一般来说，先研究物质转变，后能量转变，最终是信息传递，这是科学发展的规律。当然，这个顺序不是机械分割的，而是反复深入的。

经过长期的研究，现在大致已经知道植物体的主要化学成分、功能及其转变过程，如糖类、蛋白质和脂肪等。当然，还有特殊少量物质的形成和转变，尚待研究。

能量转变是目前研究的重点。植物通过光合作用将太阳光能转变成化学能，贮存于一些高能化合物中，也可在生物膜上形成电位差，还可以转变为电能或热能。ATP是生物能量的主要“通货”，贮存于化合物中。植物体内能量转变大都和生物膜有关，所以生物膜结构和功能的研究，已成为植物生理学的焦点。

信息传递的研究逐渐受到重视。因为植物不象动物那样有神经系统和血液循环系统，各部分之间和各种活动之间如何通讯和协调，亟需研究清楚。现在知道，激素、光敏色素、钙调素等能传递细胞的一些信息，基因能传递植物世代与世代之间的信息，但都是初步的。植物生理学和分子遗传学协作对信息传递的深入研究，将有助于调控植物的生命活动，有意识地改变植物种性，在理论上和实用上发生根本性的突破。

世界面临着食物、能源、资源、环境和人口五大问题。这些问题都和生物学有关。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起着不可替代的、重大的作用。因此，植物生理学在解决五大问题中是扮演着重要角色的。应当强调指出，中国植物生理学家还要充分认识到我国耕地少人多，单位面积产量低的国情，提高为农业服务的积极性，为我国农业现代化作出应有的贡献。农业现代化的本质是农业科学化，即创立一个高产、稳产、优质、低耗的农业生产系统。低能消耗是农业发展的新方向。绿色植物可以固定太阳能，农业本来是生产能量的产业。但目前农业增产主要靠化学肥料、农药、农业机械，它们消耗的能量比作物产生的能量多得多。在现今世界能源紧张的情况下，这个局面应当改变，要发挥植物本身利用太阳能的本领。这就牵涉到光合作用、生物固氮等植物生理学问题。由此可见，植物生理学在社会主义建设中和在实现农业现代化过程中的任务非常艰巨。任重道远，我们要勇挑重担。

尽管植物生理学近几十年来有很大的发展，也在生产上起着较好的作用，例如，植物激素深入的研究，在防止器官脱落、插条生根、防止倒伏、除草等方面产生了很好的效果；春化现象和光周期现象的发现，对作物栽培、引种和育种等方面有指导意义。然而，我们对植物生命活动在变化规律的了解还不够，控制和改造植物的本领则差得更远。正当现代自然科学日新月异的今天，植物生理学面临着严峻的挑战，要奋起直追。

当前我国植物生理学在国民经济建设中的主要任务是：

1. 深入基础理论研究 植物生理学的基础理论研究是探索植物生命活动的本质。过去许多例子说明，基础理论问题一旦突破，往往产生超出预期的效果，会给农业生产带来革命性的变化。例如，由于细胞培养、组织培养的研究成功，为遗传育种、植物繁殖提供了新技术。基础理论研究既要吸收国外的成就，又要有自己的特色；既可了解其作用机理，又可探讨其调节控制。
2. 大力开展应用基础研究和应用研究 在部分力量从事重大基础理论研究的同时，要有较多人力、物力从事应用基础研究和应用研究，使科学技术迅速转化为生产力。植物生理学是指导科学种田的理论基础，光合、水分、矿质、抗性、呼吸、生长发育和有机物运输等都与提高作物产量，改善产品品质有直接关系。植物生理学应与农业各学科合作，针对当地生产存在问题，进行研究，解决问题，促使农业现代化。

第一篇 植物的物质生产和光能利用

代谢(metabolism)是维持生命各种活动(如生长、繁殖和运动等)过程中化学变化(包括物质合成、转化和分解)的总称。植物代谢的特点在于它能把环境中简单的无机物直接合成为复杂的有机物,因此植物是地球上最重要的自养生物。

植物的代谢,从性质上可分为物质代谢和能量代谢,从方向上可分为同化(assimilation)或合成(anabolism)和异化(disassimilation)或分解(catabolism)。具体来说,植物从环境中吸收简单的无机物,经过各种变化,形成各种复杂的有机物,综合成为自身的一部分,同时把太阳光能转变为化学能,贮藏于有机物中。这种合成物质的同时获得能量的代谢过程,称为同化作用。反之,植物将体内复杂的有机物分解为简单的无机物,同时把贮藏于有机物中的能量释放出去,供生命活动用。这种分解物质的同时释放能量的代谢过程,称为异化作用。这样划分不是绝对的,其实在同化作用中有异化反应(如光合作用暗反应中消耗ATP,生成ADP和Pi),在异化作用中有同化反应(如呼吸作用中把ADP和Pi形成ATP)。同化和异化是密切联系的对立统一,只有这种辩证的统一,才能构成植物的生命活动,植物的个体才能得到发展。

本篇分三章:植物的水分代谢、植物的矿质营养和植物的光合作用。前两章叙述植物对水、肥的吸收和利用,属于土壤营养;后一章讨论绿色植物利用外界的二氧化碳和水,合成本淀粉等有机物,同时将光能转变为化学能贮藏于光合产物中,属于空气营养。简单来说,本篇就是说明糖类物质的初级合成和光能转变为化学能的过程。

第一章 植物的水分代谢

陆生植物是由水生植物进化而来的,因此,水是植物的一个重要的“先天”环境条件。植物的一切正常生命活动,只有在一定的细胞水分含量的状况下,才能进行,否则,植物的正常生命活动就会受阻,甚至停止。所以说,没有水,就没有生命。在农业生产上,水是决定收成有无的重要因素之一,农谚说:“有收无收在于水”,就是这个道理。

植物从环境中不断地吸收水分,以满足正常生命活动的需要。但是,植物又不可避免地要丢失大量水分到环境中去。这样就形成了植物水分代谢(water metabolism)的3个过程:水分的吸收、水分在植物体内运输和水分的排出。

第一节 植物对水分的需要

一、植物的含水量

植物体中都含有水分，但是植物体的含水量并不是均一和恒定不变的，因为含水量与植物种类、器官和组织本身的特性和环境条件有关。

不同植物的含水量有很大的不同。例如，水生植物(水浮莲、满江红、金鱼藻等)的含水量可达鲜重的90%以上，在干旱环境中生长的低等植物(地衣、藓类)则仅占6%左右。又如草本植物的含水量为70~85%，木本植物的含水量稍低于草本植物。

同一种植物生长在不同环境中，含水量也有差异。凡是生长在荫蔽、潮湿环境中的植物，它的含水量比生长在向阳、干燥的环境中的要高一些。

在同一植株中，不同器官和不同组织的含水量的差异也甚大。例如，根尖、嫩梢、幼苗和绿叶的含水量为60~90%，树干的为40~50%，休眠芽的为40%，风干种子的为10~14%。由此可见，凡是生命活动较旺盛的部分，水分含量都较多。

二、植物体内水分存在的状态

水分在植物体内的作用，不但与其数量有关，也与它的存在状态有关。水分在植物细胞内通常呈束缚水和自由水两种状态，而这又与原生质有密切联系。

原生质的化学成分，主要是由蛋白质组成的，它占总干重60%以上。蛋白质的分子很大，其水溶液成为高分子溶液，具有胶体的性质，因此，原生质是一个胶体系统(colloidal system)。蛋白质分子形成空间结构时，疏水基(如烷基、苯基等)包在分子内部，而许多亲水基(如 $-NH_2$ ， $-COOH$ ， $-OH$ 等)则暴露在分子的表面。这些亲水基对水有很大的亲和力，容易起水合作用(hydration)。所以原生质胶体微粒具有显著的亲水性(hydrophilic nature)，其表面吸引着很多水分子，形成一层很厚的水层(图1-1)。

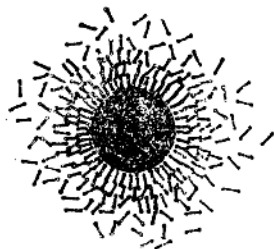


图1-1 亲水胶粒周围的水层示意图

水分子距离胶粒越近，吸附力越强；相反，则吸附力越弱。靠近胶粒而被胶粒吸附束缚不易自由流动的水分，称为束缚水(bound water)；距离胶粒较远而可以自由流动的水分，称为自由水(free water)。事实上，这两种状态水分的划分是相对的，它们之间并没有明显的界限。

自由水参与各种代谢作用，它的数量制约着植物的代谢强度，如光合速率、呼吸速率、生长速度等。自由水占总含水量百分比越大，则代谢越旺盛。束缚水不参与代谢作用，但植物要求低微的代谢强度去渡过不良的外界条件，因此束缚水含量与植物抗性大小有密切关系。

由于自由水含量大小不同，所以原生质亲水胶体有两种不同的状态：一种是含水较多的细胞，原生质胶粒完全分散在介质(medium)中，胶粒和胶粒之间联系减弱，胶体呈现溶液状态，这种状态的胶体称为溶胶(sol)；另一种是含水较少的细胞，其原生质胶粒和胶粒相互结成网状，液体分布在网眼内，胶体失去流动性而凝结近似固体状态，这种状态的胶体称为凝