



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

植物 生理学

张治安 陈展宇 / 主编



吉林大学出版社

JILIN UNIVERSITY PRESS

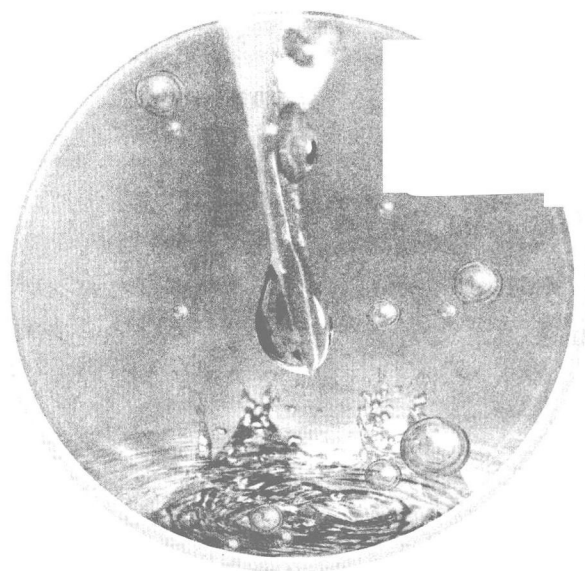
普通高等教育“十一 五”国家级规划教材



植物 生理学



张治安 陈展宇 / 主编



 吉林大学出版社
JILIN UNIVERSITY PRESS

图书在版编目 (CIP) 数据

植物生理学/张治安、陈展宇主编. —长春: 吉林大学出版社, 2009. 1

ISBN 978-7-5601-3216-7

I. 植… II. ①张… ②陈… III. 植物生理学-高等学校-教材 IV. Q945

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 003898 号

书 名: 植物生理学

作 者: 张治安 陈展宇 主编

责任编辑、责任校对: 孟亚黎

吉林大学出版社出版、发行

开本: 787×1092 毫米 1/16

印张: 23.75 字数: 564 千字

ISBN 978-7-5601-3216-7

封面设计: 张沐沉

长春大学印刷厂印刷

2009 年 2 月第 1 版

2009 年 2 月第 1 次印刷

定价: 46.00 元

版权所有 翻印必究

社址: 长春市明德路 421 号 邮编: 130021

发行部电话: 0431-88499826

网址: <http://www.jlup.com.cn>

E-mail: jlup@mail.jlu.edu.cn

前 言

植物生理学是研究植物生命活动规律,揭示植物生命现象本质的科学,是生物专业和植物生产类各专业的一门专业基础课,也是高等农业院校本科生物系列课程中的骨干课程。近年来,随着生物化学、分子生物学、基因工程及环境生态等研究的飞速发展,植物生理学的内容也不断地深化和发展。为适应我国高等教育面向 21 世纪教学内容和课程体系改革的需要,由吉林农业大学、吉林大学、沈阳农业大学、吉林农业科技学院、长春大学五所高等院校,合作编写了《植物生理学》一书,并被列入普通高等教育“十一五”国家级规划教材。本教材根据全国硕士研究生入学考试,农学门类《植物生理学》联合考试大纲编写,主要供高等农业院校植物生产类和生物类各专业,综合性大学和师范院校相关专业教学使用。期望能与已出版的植物生理学教材互相学习,互补共勉。本教材在编写过程中,吸取国内外植物生理学教材的优点及最新研究成果,同时,也充分注意联系农业生产的实践与应用。

本教材按照细胞生理、代谢生理、生长发育生理、逆境生理的体系共分为十一章,从植物生命活动的基本单位细胞生理开始,再以代谢生理为基础,全面叙述植物生长、发育、运动、开花、结实直至衰老的生长发育生理,最后介绍逆境生理。根据植物生理学研究发展趋势,把分子生物学内容渗透到教材的各个章节。在章节编排上,力求由浅入深、由易到难和循序渐进的原则。

本教材是全体编写人员集体智慧的结晶。绪论、第三、七章由张治安编写;第一章由武术杰和高巍编写;第二、五章由陈展宇编写;第四章由蔚荣海编写;第六章由许月编写;第八章由张美善编写;第九章由马尧、吕艳杰、魏书琴编写;第十章由康宗利编写;第十一章由武志海编写。最后由张治安、陈展宇统稿、定稿。

本教材初稿完成后,承蒙吉林农业大学徐克章教授精心审核,并提出宝贵的修改意见,深表谢意。在教材的编写中得到了吉林大学出版社和吉林农业大学教务处的指导和关怀。教材中引用了许多国内外教材、专著及科技期刊的大量资料和图片,在此一并表示感谢。

在教材的编写过程中,编者力求使本书体现系统性、科学性、新颖性和实用性,成为一本具有北方特色的植物生理学教材。但由于编者水平有限,书中有不妥及错误之处,敬请各位同仁和广大读者批评指正,以便再版时加以修改完善。

编 者

2009 年 1 月

目 录

绪论.....	(1)
一、植物生理学的定义和研究内容	(1)
二、植物生理学的产生和发展	(2)
三、怎样学好植物生理学	(4)
四、植物生理学的应用实践	(5)
五、植物生理学的展望	(7)
第一章 植物细胞生理.....	(8)
第一节 植物细胞概述.....	(8)
一、原核细胞和真核细胞	(8)
二、高等植物细胞结构特点	(9)
三、原生质的化学组成.....	(10)
四、原生质的特性.....	(11)
第二节 细胞壁	(13)
一、细胞壁的结构.....	(13)
二、细胞壁的化学组成.....	(14)
三、细胞壁的功能.....	(15)
第三节 生物膜	(16)
一、生物膜的化学组成.....	(16)
二、生物膜的结构.....	(18)
三、生物膜的功能.....	(19)
第四节 植物细胞亚显微结构与功能	(20)
一、内膜系统.....	(20)
二、细胞骨架.....	(24)
三、微球体系统.....	(26)
四、细胞质基质.....	(28)
第五节 胞间连丝	(29)
一、胞间连丝的结构.....	(29)
二、胞间连丝的功能.....	(30)
第六节 植物细胞的信号转导	(30)
一、胞外信号.....	(30)
二、膜上信号的转换.....	(32)
三、胞内信号的转导.....	(34)

四、蛋白质的磷酸化和去磷酸化·····	(36)
第二章 植物的水分代谢·····	(39)
第一节 水在生命活动中的作用·····	(39)
一、植物的含水量·····	(39)
二、植物体内水分存在的状态·····	(39)
三、水对植物的生理作用·····	(40)
四、水对植物的生态作用·····	(40)
第二节 植物细胞对水分的吸收·····	(41)
一、水势的概念·····	(41)
二、水分的运动方式及水通道蛋白·····	(42)
三、植物细胞的水势组成·····	(44)
四、植物细胞的吸水方式·····	(45)
五、植物细胞水势的测定·····	(46)
第三节 植物根系对水分的吸收·····	(47)
一、土壤的水分状态·····	(48)
二、根系吸水的部位·····	(48)
三、根系吸水的途径·····	(49)
四、根系吸水的机理·····	(49)
五、影响根系吸水的土壤因素·····	(51)
第四节 植物的蒸腾作用·····	(52)
一、蒸腾作用的概念及生理意义·····	(52)
二、蒸腾作用的部位及指标·····	(53)
三、蒸腾作用的气孔调节·····	(54)
第五节 植物体内的水分运输·····	(61)
一、水分运输的途径及运输速度·····	(61)
二、水分沿导管或管胞上升的动力·····	(62)
三、土壤—植物—大气连续体系·····	(63)
第六节 合理灌溉的生理基础·····	(63)
一、植物的需水规律·····	(63)
二、合理灌溉指标及灌溉方法·····	(64)
第三章 植物的矿质和氮素营养·····	(68)
第一节 植物必需的矿质元素及其作用·····	(68)
一、植物体内的元素·····	(68)
二、植物必需的矿质元素和确定方法·····	(69)
三、植物必需元素的生理功能及缺乏病症·····	(71)
四、有益元素和有害元素·····	(75)
五、作物的缺素诊断·····	(76)
第二节 植物细胞对矿质元素的吸收·····	(77)
一、细胞膜运输蛋白与离子跨膜运输·····	(78)

二、离子跨细胞膜的运输机制	(81)
第三节 植物体对矿质元素的吸收	(85)
一、根系吸收矿质元素的区域	(85)
二、植物吸收矿质元素的特点	(85)
三、根系吸收矿质的过程	(87)
四、影响根系吸收矿质元素的因素	(89)
五、植物地上部对矿质元素的吸收	(90)
第四节 矿质元素在植物体内的运输和利用	(90)
一、矿质元素在植物体内的运输	(91)
二、矿质元素在植物体内的分配与利用	(92)
第五节 植物对氮、硫、磷的同化	(92)
一、氮的同化	(92)
二、硫的同化	(98)
三、磷酸盐的同化	(99)
第六节 合理施肥的生理基础	(99)
一、作物的需肥规律	(100)
二、合理施肥的指标	(101)
三、合理施肥与作物增产	(101)
四、增强肥效的措施	(102)
第四章 植物的呼吸作用	(105)
第一节 植物呼吸作用的概念、类型及生理意义	(105)
一、呼吸作用的概念及特点	(105)
二、呼吸作用的生理意义	(106)
三、呼吸作用生理指标及其测定方法	(107)
第二节 植物呼吸作用的代谢途径	(109)
一、糖酵解	(109)
二、丙酮酸的去路	(111)
三、三羧酸循环	(112)
四、磷酸戊糖途径	(113)
五、乙醇酸氧化途径	(115)
六、乙醛酸循环	(116)
第三节 生物氧化与能量贮存	(117)
一、电子传递链	(117)
二、氧化磷酸化	(119)
三、末端氧化酶系统	(120)
四、呼吸过程中能量的贮存和利用	(123)
第四节 呼吸作用的调节与影响呼吸作用的因素	(124)
一、呼吸作用的调节	(124)
二、影响呼吸作用的因素	(127)

第五节 呼吸作物与农业生产	(130)
一、呼吸作用与作物栽培	(130)
二、呼吸作用与粮食贮藏	(130)
三、呼吸作用与果蔬贮藏	(131)
四、呼吸作用与作物抗病	(131)
第五章 植物的光合作用	(134)
第一节 光合作用的概念、意义及其度量	(134)
一、光合作用的概念及意义	(134)
二、光合作用的度量	(135)
第二节 叶绿体及光合色素	(136)
一、叶绿体的结构	(136)
二、叶绿体的化学组成	(137)
三、叶绿体的光合色素	(138)
第三节 光合作用的光反应机制	(145)
一、原初反应	(145)
二、电子传递与光合磷酸化	(146)
三、光能的分配调节与光保护	(152)
第四节 光合碳同化作用	(158)
一、 C_3 途径	(158)
二、 C_4 途径	(161)
三、景天科酸代谢途径(CAM 途径)	(163)
四、光合作用的产物	(164)
五、 C_3 、 C_4 、CAM 和 C_3 - C_4 中间型植物比较	(165)
六、光合作用和呼吸作用的关系	(166)
第五节 光呼吸	(168)
一、光呼吸的生物化学	(168)
二、光呼吸的生理功能	(169)
第六节 影响光合作用的因素	(170)
一、内部因素	(170)
二、外界因素	(170)
第七节 植物对光能的利用	(174)
一、作物光能利用率	(175)
二、光合作用与作物产量的关系	(175)
第六章 植物体内同化物的运输与分配	(180)
第一节 同化物运输的途径、形式和方向	(180)
一、同化物运输的途径	(180)
二、同化物运输的形式	(183)
三、同化物运输的方向	(184)
四、同化物运输的速率	(185)

第二节 同化物运输的机理	(186)
一、同化物在源端的装载	(186)
二、同化物在库端的卸出	(188)
三、同化物运输的机理	(189)
第三节 同化物的配置与分配	(192)
一、同化物的配置	(192)
二、同化物的分配	(194)
第四节 同化物运输与分配的调控	(196)
一、代谢调控	(196)
二、激素调控	(196)
三、环境因素对同化物分配的影响	(196)
第七章 植物生长物质	(199)
第一节 生长素类	(199)
一、生长素的发现与性质	(199)
二、生长素的分布、运输与存在形式	(200)
三、生长素的代谢	(202)
四、生长素的生理作用	(203)
五、生长素的作用机理	(204)
第二节 赤霉素类	(208)
一、赤霉素的发现与化学结构	(208)
二、赤霉素的分布、运输与存在形式	(208)
三、赤霉素的生物合成	(209)
四、赤霉素的生理作用	(209)
五、赤霉素的作用机理	(210)
第三节 细胞分裂素类	(212)
一、细胞分裂素的发现与化学结构	(212)
二、细胞分裂素的分布、运输与存在形式	(213)
三、细胞分裂素的代谢	(214)
四、细胞分裂素的生理作用	(214)
五、细胞分裂素的作用机理	(216)
第四节 脱落酸	(217)
一、脱落酸的发现和性质	(217)
二、脱落酸的分布与运输	(218)
三、脱落酸的代谢	(219)
四、脱落酸的生理作用	(220)
五、脱落酸的作用机理	(221)
第五节 乙烯	(223)
一、乙烯的发现和分布	(223)
二、乙烯的生物合成	(223)

三、乙烯的生理作用	(224)
四、乙烯的作用机理	(225)
第六节 植物激素之间的相互关系	(227)
一、生长素与赤霉素	(227)
二、生长素与细胞分裂素	(227)
三、生长素与乙烯	(227)
四、赤霉素与脱落酸	(228)
五、细胞分裂素与脱落酸	(228)
第七节 其他植物生长物质	(228)
一、油菜素甾体类物质	(228)
二、茉莉酸类	(229)
三、水杨酸	(230)
四、多胺	(231)
五、玉米赤霉烯酮	(231)
六、三十烷醇	(231)
七、系统素	(232)
八、寡糖素	(232)
第八节 植物生长调节剂及其在农业生产上的应用	(232)
一、植物生长促进剂	(232)
二、植物生长抑制剂	(234)
三、植物生长延缓剂	(234)
四、乙烯释放剂——乙烯利	(235)
五、应用植物生长调节剂的注意事项	(236)
六、植物的化控工程	(236)
第八章 植物的营养生长	(239)
第一节 植物生长的细胞学基础	(239)
一、细胞的分裂期	(239)
二、细胞的伸长期	(240)
三、细胞的分化期	(241)
四、组织培养	(244)
第二节 植物的生长	(247)
一、种子的萌发	(247)
二、植株生长分析的指标和生长大周期	(252)
三、植物生长的周期性	(253)
四、植物生长的相关性	(254)
第三节 植物生长的环境效应	(259)
一、植物的光形态建成	(259)
二、温度对植物生长的影响	(266)
三、水分对植物生长的影响	(268)

四、矿质营养对植物生长的影响	(268)
五、机械刺激对植物生长的影响	(268)
第四节 植物的运动	(268)
一、植物的向性运动	(268)
二、植物的感性运动	(272)
三、植物的近似昼夜节奏运动	(273)
第九章 植物的生殖生理	(276)
第一节 幼年期与花熟状态	(276)
一、幼年期	(276)
二、花熟状态	(277)
第二节 春化作用与成花诱导	(277)
一、春化作用的概念与反应类型	(277)
二、春化作用的条件	(278)
三、春化作用的时期和部位	(279)
四、春化作用的机理	(280)
五、春化作用的应用	(283)
第三节 光周期现象与成花诱导	(283)
一、光周期现象的发现和植物光周期类型	(284)
二、光周期现象与植物地理起源和分布的关系	(287)
三、光周期诱导及其感受部位	(288)
四、影响植物光周期诱导的因素	(289)
五、光周期诱导的机理	(291)
六、光周期理论在农业生产上的应用	(295)
第四节 花器官形成和性别表现	(296)
一、茎端分生组织形态和生理生化变化	(296)
二、影响花器官形成的条件	(297)
三、花器官发育的基因调控	(298)
四、性别表现	(299)
第五节 授粉受精生理	(302)
一、授粉生理	(303)
二、受精生理	(307)
第十章 植物的成熟、衰老和脱落生理	(311)
第一节 种子和果实的成熟生理	(311)
一、种子的发育及基因表达	(311)
二、种子成熟时的生理生化变化	(312)
三、果实的生长和果实成熟时的生理生化变化	(316)
第二节 植物的休眠生理	(320)
一、芽休眠	(320)
二、种子休眠	(321)

第三节 植物的衰老生理·····	(323)
一、植物衰老的概念、类型及意义·····	(323)
二、植物衰老的变化·····	(324)
三、植物衰老的机理·····	(325)
四、植物衰老的调节·····	(327)
第四节 植物器官脱落的生理·····	(329)
一、器官脱落的概念和类型·····	(329)
二、器官脱落的机理及其影响因素·····	(329)
第十一章 植物的抗逆生理·····	(334)
第一节 逆境与植物抗逆性通论·····	(334)
一、逆境的概念及类型·····	(334)
二、植物抗逆性方式·····	(335)
三、逆境对植物的伤害·····	(335)
四、植物对逆境适应的生理机制·····	(335)
第二节 植物的抗寒性·····	(342)
一、冷害与抗冷性·····	(343)
二、冻害及抗冻性·····	(345)
第三节 植物的抗旱性·····	(348)
一、干旱及干旱类型·····	(348)
二、干旱对植物的伤害·····	(348)
三、干旱伤害的机理·····	(350)
四、植物对干旱的适应·····	(351)
五、提高作物抗旱性的途径·····	(351)
第四节 植物的抗涝性·····	(352)
一、涝害对植物的影响·····	(352)
二、植物的抗涝性·····	(353)
三、提高植物抗涝性的途径·····	(354)
第五节 植物的抗盐性·····	(354)
一、盐胁迫对植物的伤害·····	(354)
二、植物对盐胁迫的适应机理·····	(355)
三、提高植物抗盐性的途径·····	(355)
第六节 植物的抗热性·····	(356)
一、热害对植物造成的伤害·····	(356)
二、植物耐热性的生理基础·····	(357)
三、提高植物抗热性的途径·····	(358)
第七节 环境污染与植物抗性·····	(359)
一、大气污染·····	(359)
二、水体污染和土壤污染·····	(360)
三、提高植物抗污染力与环境保护·····	(361)
参考文献·····	(364)

绪 论

一、植物生理学的定义和研究内容

(一)植物生理学的定义

植物生理学(plant physiology)是研究植物生命活动规律、揭示植物生命现象本质的科学。生命活动是信息传递、物质代谢、能量转化与形态建成的综合反应。任何一个活的有机体都有不断地同化外界物质,利用所获取的能量建成自己躯体的本领,这是生物的共同特征。

在生物界中,绿色植物具有无与伦比的特殊性,这就是绿色植物不需要任何含有能量的有机食物,而是完全利用太阳能和无机物(CO_2 、 H_2O 、矿质元素等),合成其赖以生存的所有物质,自给自养地建造自己的躯体,这叫做生物的自养性。绿色植物自养的生命活动是地球上一切有机物质的根本来源,是生物利用太阳能的主要途径,同时,为人类及其他生命活动提供了氧气和有机物质。所以,绿色植物是植物生理学研究的对象;其生命活动是它研究的核心问题和主要内容;为生产实际服务,造福于人类是它的主要任务。

(二)植物生理学的研究内容

植物生理学的基本内容主要由细胞生理、代谢生理、生长发育生理和逆境生理 4 个部分组成。

1. 细胞生理

细胞是植物生命活动的基本单位,植物的一切物质代谢、能量代谢、信息传递和信号转导以及生长、分化、发育都在细胞中进行或者源于细胞,是各种生理活动与代谢过程的组织基础。细胞生理主要讲授细胞的结构与功能、细胞的生物化学组成、细胞器的结构与功能、细胞信号转导的分子反应机制等,是学习其他各部分的基础。

2. 代谢生理

植物代谢生理是植物生理学的核心内容之一。代谢(metabolism)是指维持生命活动过程中物质能量交换和各种化学变化的总称。代谢生理主要研究植物的水分代谢、矿质营养、光合作用、呼吸作用、植物体内有机物质(糖、蛋白质、脂肪、核酸、激素)的转化、运输等各种生理活动规律及代谢过程,它们是各种生命活动的基础和微观体现。植物的代谢,从性质上可分为物质代谢和能量代谢;根据代谢方向可分为同化(或合成)作用和异化(或分解)作用。绿色植物代谢活动的一个最大特点是其自养性(autotrophism),能进行光合作用,这是代谢生理研究的一个重点领域。

3. 生长发育生理

生长发育(growth and development)是植物生命活动的外在表现,它主要包括两个方面的内容:一是由于细胞数目的增加、细胞体积的扩大而导致的植物体积和重量增加的生长过程;

二是由于新器官的不断出现带来的一系列肉眼可见的形态变化,即形态建成(morphogenesis),具体表现为种子萌发,根、茎、叶的生长,直到开花、结实、衰老、死亡等的发育过程。

4. 逆境生理

逆境(environmental stress)是指对植物生长发育不利的各种环境因素(如干旱、水涝、寒冷、冰冻、高温、盐渍以及环境污染因子等)的总称。植物逆境生理主要是研究植物在各种逆境胁迫下生命活动规律及其适应和抵抗逆境的生理机制,它们是逆境下各种生命活动的整合,与植物在正常、适宜环境条件下的生理过程不同,有其自身的规律和特点,随着生态环境的恶化,逆境生理是今后值得深入研究的另一重大课题。

上述四个部分相互联系构成了植物生理学的整体,其中包括信息传递与调控。从四个研究组成也可反映植物生理学研究的不同水平:分子水平→亚细胞水平→细胞水平→组织水平→器官水平→个体水平→群体水平。在这些研究中包含有宏观与微观。植物生理学正向着微观深入与宏观综合的方向发展。

二、植物生理学的产生和发展

植物生理学的产生与发展同其他学科一样受到生产力发展水平、相关学科的发展水平及思想意识形态的制约。在形成一个独立完整的体系过程中,经历了漫长的发展历程。植物生理学的产生与发展大致经历了以下三个阶段。

(一)植物生理学的孕育阶段

这一阶段从1627年荷兰人J. B. van Helmont做柳枝实验开始,直到19世纪40年代德国化学家J. von Liebig创立植物矿质营养(mineral nutrition)学说为止,共经历了200多年的时间。

植物生理学孕育的阶段是从探讨植物营养和植物体内汁液流动问题开始的。那时,古希腊哲学家Aristotle关于植物营养的“腐殖质学说”还统治着学术界,他用动物的营养方式来理解植物,认为正像动物通过胃、肠吸收营养一样,植物的根是通过从土壤中吸收腐殖质来构成其躯体的。医生兼炼金术士J. B. van Helmont是第一个用实验否定这种学说的人,他在一个大木桶中装入90 kg土壤,栽植了一株2.27 kg重的柳枝,以后只浇灌雨水,而且防止灰尘进入土壤中。5年后,长成的柳树重达76.7 kg,而土壤重量只减少了几十克。J. B. van Helmont由此认为:植物是靠水来构成躯体的。可以说,J. B. van Helmont是第一个用科学实验来探讨植物营养本质的人,他的实验结果虽然动摇了Aristotle的学说,但由于当时的化学知识尚处在比较原始的“炼金术”阶段,并不知道空气的组成和化学成分,更不知道水是由什么构成的,因此J. B. van Helmont不可能从他的实验结果得出正确的结论。

1771年,氧的发现者英国人J. Priestley发现绿色植物有净化空气的作用,他把老鼠和燃烧的蜡烛放在密闭的玻璃钟罩里,不久老鼠便窒息而死,蜡烛也失去燃烧能力;但若在钟罩里放入绿色植物,经过几天,钟罩里的空气能使蜡烛继续燃烧并支持老鼠的生存。后来,有人重复J. Priestley的实验而得出相反的结果,即植物也能把空气变坏。荷兰科学家Jan Ingenhousz就这些矛盾的结果进行了一系列实验,于1779年指出:植物只有在光下才有净化空气的作用,并且只有植物的绿色部分才具备这种能力;在黑暗中,植物与动物一样,也能使空气变坏。那时,关于燃烧的理论还被“燃素学说”所统治,认为物质的燃烧是脱去其中燃素的过程,J. Priestley把空气中能够助燃并维持动物生命的成分称为dephlogisticated air

(可译为“脱燃素的气”,也就是以后所说的氧气);直到 1782 年,法国化学家 A. L. Lavoisier 才推翻了燃素学说,首次拟定了化合物的合理命名法,将 dephlogisticated air 命名为氧(oxygen),而动植物在黑暗中释放出的有害气体则是 CO_2 。以后,随着化学和物理学知识的不断丰富和实验技术的不断发展,对植物生命活动的研究也逐渐走向定量化和精确化。19 世纪初,瑞士植物生理学家 de Saussure 利用定量化学实验证明,植物在光下吸收的 CO_2 与放出的 O_2 有等体积关系,但在此期间所增加的重量加上释放出的 O_2 重量,超过了所吸收的 CO_2 重量,de Saussure 认为,多余的重量是由水提供的。此外,这一时期还明确了 CO_2 同化的产物是糖和淀粉;光是推动此过程的动力;将叶片中的绿色色素命名为叶绿素(chlorophyll);初步探讨了不同光谱成分对 CO_2 同化作用的影响。至此,关于植物光合作用的概念已初具雏形。

1804 年,de Saussure 在他的著作《对于植物的化学分析》中就指出:植物体内的碳素是从空气中得来,而氮素则是以无机盐的形式从土壤中吸收来的。1840 年,德国化学家 J. von Liebig 以植物灰分分析的多年实验结果为依据,在他的著作《化学在农业及生理学中的应用》中声称:植物只需要无机物作为养料,便可维持其正常生活;除了碳素来自空气以外,植物体内所有的矿物质都是从土壤中取得的。这些结论宣布了植物矿质营养学说的诞生,确立了植物区别于动物的“自养”特性,使争论了两个世纪的植物营养来源问题终于有了一个正确的结论。

(二)植物生理学的诞生与成长阶段

这一阶段从 1840 年 J. von Liebig 矿质营养学说的建立到 19 世纪末德国植物生理学家 J. Sachs 和他的学生 W. Pfeffer 所著的两部植物生理学专著问世为止,植物生理学的诞生和成长经过了约半个世纪的时间。

在此期间,19 世纪三大科学发现——细胞学说、能量守恒定律和生物进化论相继确立,有力地推动了植物生理学的发展。在植物矿质营养的研究方面,明确了植物不能从空气中直接同化氮素,而只有与豆科植物共生并使之形成根瘤的细菌才可固定空气中的分子态氮;法国学者 J. B. D. Boussingault 以石英砂和木炭为基质,利用矿物盐溶液实现了植物的无土培养;1859 年,Knop 和 W. Pfeffer 成功地使在按固定配方配制的营养液中培养的植物完成了生活史,使植物营养研究进入了精确定量化阶段,为确定植物必需的大量元素和微量元素创造了条件,也为作物施肥奠定了理论基础。在细胞学说的推动下,W. Pfeffer 开展了植物原生质特性的研究,他和 J. H. van't Hoff 全面研究了渗透现象,提出了渗透学说,科学地解释了水分进出细胞的现象。

在能量守恒定律确定之后,1845 年,R. Meyer 认为光合作用也服从这一定律,光合作用产物中积累的能量就是由日光能转化而来的,因此,光合作用的本质就是将光能转化为化学能,但他未能用实验证明这种设想。19 世纪 60 年代,俄国著名植物生理学家 Тимирязев (季米里亚捷夫)用自行设计的仪器对叶绿素的吸收光谱进行了比较精密的研究,证明光合作用所利用的光就是叶绿素所吸收的光,从而证明了光合作用也符合能量守恒定律。

19 世纪末 20 世纪初,J. Sachs 和 W. Pfeffer 在全面总结了植物生理学以往的研究成果的基础上,分别写成了《植物生理学讲义》(J. Sachs, 1882)和三卷本的专著《植物生理学》(W. Pfeffer, 1897),成为影响达数十年之久的植物生理学经典著作,是植物生理学发展史中的重要里程碑。这两部著作的问世,意味着植物生理学已成为一门独立的学科。

(三)植物生理学迅速发展阶段

20 世纪是科学技术突飞猛进的世纪,也是植物生理学快速壮大发展的世纪。

由于生物化学、生物物理学、分子生物学以及其他先进生物科学的有力推动,并深入到植物生理学的各个领域,从 20 世纪 50 年代初期开始,植物生理学研究取得了惊人的成就。Calvin 等由于采用 ^{14}C 示踪技术与层析技术相结合的方法,揭开了 CO_2 固定与还原之谜。20 世纪 60 年代左右, C_3 、 C_4 、CAM 途径与光呼吸的发现把光合作用的研究推向了崭新阶段。核磁共振、X 光衍射、电镜技术、高速冷冻离心技术等,对了解细胞的结构与功能,探索细胞内部代谢反应的分工等等,都起到了很大的推动作用。

20 世纪 50 年代所形成的许多植物生理学理论与方法,如细胞对离子的吸收与运输、同化物的运输与分配、吸水力概念、植物对逆境的适应等都得到了更新与调整。新的内源激素的发现、植物生长调节物质的人工合成等在农作物的化学控制中起到重要作用。近 50 多年为植物生理学发展的第二次高潮。

(四)我国植物生理学发展概况

我国是一个具有悠久历史的国家,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知识就不断得到孕育和总结,内容十分丰富。公元前 3 世纪,在《荀子·富国篇》里有“多粪肥田”,在《韩非子》里记有“积力于田畴,必且粪灌”,说明战国时期古人已十分重视施肥和灌溉。西汉《汜胜之书》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。窖麦法必须“日曝令干,及热埋之”。这种“热进仓”的窖麦法民间一直流传至今。《齐民要术》种枣篇里有“正月一日出时,反斧斑驳椎之。”名曰“嫁枣”。可使树干韧皮部受轻伤,有机物向下运输减少,地上枝条有机营养相应增多,促使花芽分化,有利于开花结实。这里仅举部分例子说明我国古代劳动人民就有丰富的植物生理的感性认识和经验,但由于中国长期处于封建社会,劳动人民积累的生产知识和经验很难上升到理论。

我国植物生理学起步较晚,科学家钱崇澍,1917 年在国外刊物上公开发表“钼、镨及铈对水绵的特殊作用”论文,为我国第一篇植物生理学科方面的论文,他是我国植物生理学的开拓者。20 世纪 30 年代,李继侗、罗宗洛、汤佩松分别从日本和美国留学归来,在我国开展植物生理学方面的工作,为我国第一代植物生理学家。此后,殷宏章、汤玉伟、姜成后、崔澄、汪振儒、李中宪、石声汉等人的出色工作,对我国植物生理学的发展也做出了重要贡献,他们的论文经常被国外学者引用。

新中国成立后,我国培养了一大批专门从事植物生理学工作的人员,发表了许多学术论文,中国的植物生理学获得了很大的发展。中国植物生理学会会员在 1963 年成立时约为 625 人,目前已发展到 5000 余人,创办了学术刊物《植物生理学通讯》、《植物生理学与分子生物学报》等。有些研究(如光合磷酸化中间高能态的发现、光合膜、色素蛋白、有关电子载体蛋白复合物结构与功能及其调控的研究、P-蛋白的发现、植物呼吸代谢多条路线等)接近或达到当时世界先进水平。

三、怎样学好植物生理学

植物生理学是一门基础理论学科,良好的数学、物理、化学等相关学科的知识是学好植物生理学的基础,而有机化学、生物化学和生态学与植物生理学的关系更为密切。同时,植

物生理学也是一门实践应用性很强的学科,它的诞生和发展都与生产实践有着极为密切的关系。它要求我们要善于观察,注重理论和实践的结合,结合经济建设和生产实践进行研究。

(一)充分认识植物与动物的区别

理论上,植物、动物以及微生物的生命活动和代谢过程是相同的,但在长期的进化过程中,植物形成了特有的生长和发育特性。植物和动物的最大区别在于植物固着生活,不能运动,或只有有限的运动。动物靠运动获得食物和逃避不良环境;而植物则通过自养和提高适应环境的能力来生存。一方面植物,通过光合作用将无机物合成有机物质获得能量维持其生命过程;另一方面,其生长发育进程必须与环境保持高度的一致,随时改变其结构和生理功能以适应变化着的环境。首先,植物与动物不同的是器官发生的顺序性,其顶端生长点永远保持胚的特性,随着生长发育进程不断产生新的器官,而新器官能否产生要根据环境的变化。同时,植物的生长发育进程也受环境的影响,表现较大可塑性。其生长、性别分化以及开花和结实均取决于环境。第二,植物无法逃避其所处的不良环境,表现为极强的环境适应能力和抗逆境能力,植物与环境的协同进化和适应是当前研究的一个热点问题,有重要的理论和实际应用价值。第三,植物不象动物那样具有发达的神经系统,其主要靠复杂的物质代谢来适应变化着的环境。所以,不同植物以及同一植物在不同生长环境条件下有着不同的物质代谢过程和次生代谢产物。而植物的次生代谢正在受到人们的重视,是人类获得有用天然产物的主要来源。第四,植物器官的分工不像动物那样复杂并具有严格的专一性,植物的器官具有多种功能,并在不同时期表现不同的功能。如动物激素的产生来自于专一的腺体,而植物的每个器官和组织均有产生激素的能力;又如动物的物质运输和交流动力来自于心脏,而植物的物质运输和交流的动力则来自于输出和输入两端的环境和生理状况。了解植物区别动物的这些特性,有助于对植物生理学的理解。

(二)要重视实验研究,善于观察和分析

现在植物生理学已逐渐从宏观深入到微观,从生理现象的描述深入到分子水平,但正如以上所述,最初植物生理学的形成和发展主要来自于人们对植物生命现象的观察和记载,形成感性认识,并逐步上升为理性认识。在植物生理学不断完善和发展的今天,在日常生活中留心对植物生命现象和过程,特别是对植物与环境、植物与动物间关系的观察,不仅有助于对复杂植物生理现象的理解,提高学习兴趣;同时,也有可能发现新的生命现象。例如,生物相生相克现象,植物与环境、植物与动物间的物质和信息交流,最初都是通过对自然现象的观察,形成感性认识后进一步研究完善成为理论的。应该指出,虽然现代植物生理学实现了与分子生物学的有机结合,但对植物与环境、植物与其他生物之间的关系等生态生理学方面的问题还不清楚,有待研究。这方面的观察研究将会有创新性的发现和成果。

(三)理论与生产实践相结合

植物生理学的形成和发展也离不开生产实践,劳动人民在长期的生产实践中积累了丰富的经验。植物生理学来自于生产实践,而服务于生产实践也是植物生理学的根本任务。

四、植物生理学的应用实践

植物生理学是合理农业的基础。植物生理学在历史上最突出的贡献主要在于其理论研究成果对农作物生产的影响。20世纪60年代以来的“绿色革命”就是应用了植物生理学中