



普通高等教育“十二五”规划教材

# 植物生理学

王三根 主编



Plant  
Physiology



科学出版社

普通高等教育“十二五”规划教材

# 植物生理学

王三根 主编



科学出版社

北京

## 内 容 简 介

本书为全国高等院校生物、农学、园艺、植物保护、土壤农化、林学、草业、资源环境、生态等专业学生使用的基本教材。全书共分4篇13章,按照“细胞生理与信号转导-植物代谢生理-植物生长发育生理-植物逆境生理”的框架编排,主要介绍植物细胞的生理基础,基因表达与信号转导,水分生理,植物矿质与氮素营养,光合作用,呼吸作用,有机物的代谢、运输和分配,植物生长物质,植物的营养生长和运动,成花和生殖生理,成熟和衰老生理及逆境生理等方面的基本内容。本教材注重现代植物生理学发展的趋势,理论联系生产实践并考虑相关专业教学的特点,内容翔实,重点突出,脉络清晰,图文并茂,编排合理。各章前有学习提要,后有提纲挈领的小结和复习思考题,书末附有植物生理学常见汉英名词对照,方便学习查阅。

本书适合生物科学、生态学、农林、园艺等专业的本专科学生学习使用,也可作为相关领域教学科研人员的参考书。

### 图书在版编目(CIP)数据

植物生理学/王三根主编. —北京:科学出版社,2013

普通高等教育“十二五”规划教材

ISBN 978-7-03-037495-0

I. ①植… II. ①王… III. ①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(2013)第 103427 号

责任编辑:丛楠 韩书云/责任校对:鲁素

责任印制:阎磊/封面设计:迷底书装

**科学出版社出版**

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

**骏杰印刷厂印刷**

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2013年9月第一版 开本:787×1092 1/16

2013年9月第一次印刷 印张:24 1/4

字数:640 000

**定价:49.00元**

(如有印装质量问题,我社负责调换)

## 《植物生理学》编委会名单

- 主 编 王三根 (西南大学)
- 副 主 编 赵德刚 (贵州大学)
- 何龙飞 (广西大学)
- 文 涛 (四川农业大学)
- 梁 颖 (西南大学)
- 参编人员 吴中军 (重庆文理学院)
- 毛自朝 (云南农业大学)
- 王双明 (西南科技大学)
- 高焕晔 (贵州大学)
- 李志刚 (广西大学)
- 刘大军 (西南大学)
- 滕中华 (西南大学)
- 李忠光 (云南师范大学)

## 前 言

植物生理学是全国高等院校生物、农学、园艺、植保、土壤农化、林学、草业、资源环境、生态等专业的必修课或选修课。通过本课程的学习,使学生深刻地了解植物体内主要代谢活动机制,掌握植物与环境进行物质和能量交换的基本原理,植物形态建成的生理基础及植物生长发育的基本规律,了解环境对植物生命活动的影响和植物对逆境的抗性,了解现代植物科学的发展方向,并掌握一些主要植物生理指标的测定方法和进行植物生理分析的基本技术,为后续课程的学习与试验打下坚实的基础。

本教材注重现代植物生理发展的趋势,跟踪国际植物生理最新科学研究成果,力求反映学科新知识、新成就,考虑相关专业教学的特点,对涉及的知识进行系统地梳理和优化,按照“细胞生理-代谢生理-发育生理-逆境生理”的框架编排。全书共分4篇13章,从不同层次、不同水平、不同角度、纵横交错地探索植物生命活动规律的方方面面。第一篇是细胞生理与信号转导,包括第一章植物细胞生理基础,第二章植物细胞的基因表达与信号转导。这一部分可以说是从微观水平为后续内容的学习铺平道路,打下基础,从信息角度解析植物生命活动的本质特点。第二篇是植物代谢生理,包括第三章植物的水分生理,第四章植物的矿质和氮素营养,第五章植物的光合作用,第六章植物的呼吸作用,第七章有机物的代谢、运输和分配。这一部分是关于物质转化及功能与代谢的生理基础,可以说是剖析植物生命活动的一个横断面,即植物几乎每天都在发生的一些基本生理事件。第三篇是植物生长发育生理,包括第八章植物生长物质,第九章植物的营养生长和运动,第十章植物成花和生殖生理,第十一章植物的成熟和衰老生理。这一部分可以说是探索追踪植物生命活动的一个纵剖面,得以了解植物从胚胎发生、种子幼苗发育到开花结果生命周期中的代谢运动规律,由于植物激素在调控植物生长发育中的重要作用,被安排在本篇的开首。第四篇是植物逆境生理,包括第十二章植物逆境生理通论,第十三章植物逆境生理各论。这一部分可以说是从宏观视野将植物生命活动与外界环境条件,特别是逆境下自然界的运动变化联系在一起,从而在大背景下更加深刻认识植物的新陈代谢特点和适应能力。各章前有学习提要,后有提纲挈领的小结和复习思考题,书末附有植物生理学常见汉英名词对照,以便学习查阅。贯穿于全书的是植物生命活动过程中物质代谢、能量转换、信息传递及由此表现出的形态建成各方面的有机联系,这也是本教材的特点。

本教材为多所院校通力合作的产物,力图体现系统性、科学性、先进性、可读性,主要分工为:西南大学编写绪论、第一章、第三章及附录;云南农业大学编写第二章;西南大学与西南科技大学协作编写第四章;四川农业大学编写第五章、第六章;西南大学与云南师范大学协作编写第七章;贵州大学编写第八章、第十章;重庆文理学院编写第九章;广西大学编写第十一章、第十二章;西

南大学与广西大学协作编写第十三章。在广泛征求意见的基础上,编写人员互相审阅修订,再次修订后,由王三根统稿。

本教材的编写出版得到了科学出版社编辑的帮助及编者学校教务部门的支持。另外,编写过程中参考和引用了国内外及若干兄弟院校教材的许多资料,在此一并表示衷心感谢。由于编者水平有限,教材中难免有疏漏和不足之处,敬请广大读者批评指正,以便今后修改完善。

编 者

2013年6月

# 目 录

绪论	1	三、植物生理学与农业可持续发展	4
学习提要	1	四、关于植物生理学的学习方法	5
一、植物生理学的概念及内容	1	本章小结	6
二、植物生理学的产生与发展	1	复习思考题	6

## 第一篇 细胞生理与信号转导

第一章 植物细胞生理基础	8	四、细胞结构与功能的统一	24
学习提要	8	本章小结	24
第一节 植物细胞概述	8	复习思考题	25
一、植物细胞的特点	8	第二章 植物细胞的基因表达与信号转导	26
二、原生质的性质	10	学习提要	26
第二节 细胞壁的结构和功能	11	第一节 植物细胞的基因表达	26
一、细胞壁的结构和化学组成	11	一、植物细胞的阶段性和全能性	26
二、细胞壁的功能	13	二、植物细胞的核基因和核外基因	30
三、胞间连丝	14	三、植物细胞基因表达的特点	32
第三节 生物膜的结构和功能	15	第二节 植物细胞的信号转导	34
一、生物膜的化学组成	15	一、细胞信号转导概述	34
二、生物膜的结构与特性	16	二、胞外信号及其传递	37
三、生物膜的功能	17	三、跨膜信号转换	39
第四节 植物细胞的亚微结构与功能	18	四、胞内信号及其转导	41
一、微膜系统	18	五、蛋白质可逆磷酸化与生理响应	44
二、微梁系统	22	本章小结	47
三、微球系统	23	复习思考题	48

## 第二篇 代谢生理

第三章 植物的水分生理	50	三、细胞吸胀吸水与代谢性吸水	57
学习提要	50	四、植物细胞吸水与水孔蛋白	57
第一节 水在植物生命活动中的重要性	50	第三节 植物根系对水分的吸收	58
一、植物含水量及水分存在状态	50	一、根系吸水的部位	58
二、水的生理生态作用	51	二、根系吸水的途径	59
第二节 植物细胞对水分的吸收	52	三、根系吸水的机制	60
一、水势与植物细胞水势的组分	52	四、影响根系吸水的环境条件	61
二、细胞的渗透吸水	55	第四节 植物的蒸腾作用	63

一、蒸腾作用的意义与指标 .....	63	二、光合作用的意义 .....	95
二、气孔蒸腾 .....	64	第二节 叶绿体及其色素 .....	96
三、环境条件对蒸腾作用的影响 .....	67	一、叶绿体的结构和化学组成 .....	96
第五节 植物体内水分的运输 .....	68	二、叶绿体色素的种类与特性 .....	98
一、水分运输的途径 .....	68	第三节 光合作用的机制 .....	104
二、水分运输的机制 .....	69	一、光能的吸收、传递与转换 .....	105
第六节 水分平衡与合理灌溉 .....	70	二、电子传递与光合磷酸化 .....	106
一、作物的需水规律 .....	70	三、碳同化作用 .....	112
二、合理灌溉指标及方法 .....	70	第四节 光呼吸 .....	117
本章小结 .....	71	一、光呼吸的代谢途径 .....	118
复习思考题 .....	72	二、光呼吸的生理功能 .....	118
<b>第四章 植物的矿质和氮素营养</b> .....	73	三、C <sub>3</sub> 植物、C <sub>4</sub> 植物与CAM植物的比较 .....	120
学习提要 .....	73	第五节 光合作用的生理生态 .....	122
第一节 植物体内的必需矿质元素 .....	73	一、光合作用指标 .....	122
一、植物体内的元素组成 .....	73	二、影响光合作用的外界条件 .....	122
二、植物必需元素及其研究方法 .....	73	三、内部因素对光合作用的影响 .....	126
第二节 植物必需元素的生理功能及其 缺素症 .....	75	第六节 光合作用与作物产量 .....	127
一、必需元素的一般生理作用 .....	75	一、光合性能与作物产量 .....	127
二、大量元素的生理功能及缺素症 .....	75	二、植物对光能的利用 .....	129
三、微量元素的生理功能及缺素症 .....	78	本章小结 .....	129
第三节 植物对矿质元素的吸收利用 .....	79	复习思考题 .....	131
一、植物细胞对矿质元素的吸收 .....	79	<b>第六章 植物的呼吸作用</b> .....	132
二、根系对矿质元素吸收的特点 .....	82	学习提要 .....	132
三、矿质元素的吸收运输 .....	83	第一节 呼吸作用的概念及其生理 意义 .....	132
四、影响根系吸收矿质元素的因素 .....	85	一、呼吸作用的概念 .....	132
第四节 氮的同化 .....	86	二、呼吸作用的生理意义 .....	132
一、植物的氮源 .....	86	第二节 糖的无氧降解 .....	133
二、硝酸盐的还原 .....	86	一、糖酵解 .....	133
三、氨的同化 .....	88	二、丙酮酸的还原 .....	136
四、生物固氮 .....	88	第三节 糖的有氧降解 .....	136
第五节 合理施肥的生理基础 .....	89	一、三羧酸循环 .....	136
一、作物需肥规律 .....	89	二、戊糖磷酸途径 .....	139
二、合理施肥的指标 .....	92	三、乙醛酸循环 .....	141
本章小结 .....	93	第四节 电子传递与氧化磷酸化 .....	142
复习思考题 .....	94	一、生物氧化的概念 .....	142
<b>第五章 植物的光合作用</b> .....	95	二、呼吸链的组分及功能 .....	142
学习提要 .....	95	三、氧化磷酸化 .....	144
第一节 光合作用的概念及意义 .....	95	四、呼吸链与末端氧化系统的多样性 .....	145
一、光合作用的概念 .....	95	第五节 影响呼吸作用的因素 .....	148



一、呼吸作用的指标 .....	148	二、植物次生代谢物的转化 .....	156
二、影响呼吸作用的内部因素 .....	149	三、植物次生代谢的意义 .....	161
三、影响呼吸作用的外部因素 .....	149	第二节 有机物运输的途径 .....	161
第六节 植物呼吸作用与农业生产 .....	150	一、短距离运输系统 .....	162
一、呼吸作用和作物栽培 .....	150	二、长距离运输系统 .....	163
二、呼吸作用与粮油种子储藏 .....	150	第三节 有机物运输的规律与机制 .....	164
三、呼吸作用与果实蔬菜储藏 .....	151	一、韧皮部运输的物质和速率 .....	164
本章小结 .....	151	二、韧皮部运输的机制 .....	166
复习思考题 .....	152	第四节 有机物的分配与调节 .....	168
第七章 有机物的代谢、运输和分配 .....	153	一、代谢源与代谢库 .....	168
学习提要 .....	153	二、有机物分配规律 .....	169
第一节 植物代谢物的转化 .....	153	本章小结 .....	170
一、植物的初生代谢与次生代谢 .....	153	复习思考题 .....	171

### 第三篇 植物生长发育生理

第八章 植物生长物质 .....	174	第五节 植物激素的作用机制 .....	198
学习提要 .....	174	一、生长素的作用机制 .....	198
第一节 植物激素和植物生长调节剂 .....	174	二、赤霉素的作用机制 .....	201
第二节 植物激素的发现和特性 .....	175	三、细胞分裂素的作用机制 .....	203
一、生长素的发现和特性 .....	175	四、脱落酸的作用机制 .....	205
二、赤霉素的发现和特性 .....	177	五、乙烯的作用机制 .....	206
三、细胞分裂素的发现和特性 .....	177	六、油菜素内酯的作用机制 .....	207
四、脱落酸的发现与特性 .....	179	第六节 其他植物生长物质及其应用 .....	208
五、乙烯的发现与特性 .....	180	一、其他植物生长物质 .....	208
六、油菜素内酯的发现和特性 .....	180	二、植物生长物质的应用 .....	213
第三节 植物激素的代谢 .....	181	本章小结 .....	218
一、生长素的代谢 .....	181	复习思考题 .....	219
二、赤霉素的代谢 .....	185	第九章 植物的营养生长与运动 .....	220
三、细胞分裂素的代谢 .....	186	学习提要 .....	220
四、脱落酸的代谢 .....	187	第一节 生长、分化和发育 .....	220
五、乙烯的代谢 .....	188	一、生长、分化和发育的概念 .....	220
六、油菜素内酯的代谢 .....	190	二、生长、分化和发育的相互关系 .....	221
第四节 植物激素的生理作用 .....	191	第二节 植物生长与生长分析 .....	222
一、生长素的生理作用 .....	191	一、植物生长与分化的特点 .....	222
二、赤霉素的生理作用 .....	193	二、植物组织培养 .....	224
三、细胞分裂素的生理作用 .....	194	三、生长曲线与生长大周期 .....	227
四、脱落酸的生理作用 .....	195	四、植物生长的周期性 .....	229
五、乙烯的生理作用 .....	196	第三节 种子萌发与幼苗生长 .....	230
六、油菜素内酯的生理作用 .....	197	一、种子萌发的概念及条件 .....	230

二、幼苗的形成 .....	234	第四节 受精生理 .....	272
三、植物的光形态建成 .....	238	一、花粉生理与柱头生理 .....	272
第四节 植物生长的相关性 .....	246	二、花粉与雌蕊的相互识别 .....	273
一、地下部和地上部的生长相关 .....	247	本章小结 .....	275
二、主茎和侧枝的生长相关 .....	247	复习思考题 .....	275
三、营养器官与生殖器官的生长相关 .....	249	<b>第十一章 植物的成熟和衰老生理</b> .....	277
第五节 植物的运动 .....	250	学习提要 .....	277
一、向性运动 .....	250	第一节 种子成熟时的生理生化变化 .....	277
二、感性运动 .....	253	一、种子的发育成熟进程 .....	277
三、生理钟 .....	254	二、种子发育的代谢变化 .....	279
本章小结 .....	255	第二节 种子及延存器官的休眠 .....	282
复习思考题 .....	255	一、休眠的概念和适应意义 .....	282
<b>第十章 植物成花和生殖生理</b> .....	257	二、种子休眠与芽休眠 .....	282
学习提要 .....	257	三、休眠的延长和打破 .....	284
第一节 春化作用 .....	257	第三节 果实的生长和成熟 .....	286
一、春化作用的条件 .....	257	一、果实发育的特点 .....	286
二、春化作用的时期和感受部位 .....	259	二、肉质果实成熟时的生理生化变化 .....	288
三、春化作用的机制 .....	259	三、果实成熟的机制及其调控 .....	289
四、春化作用的应用 .....	261	第四节 植物的衰老 .....	291
第二节 光周期现象 .....	262	一、植物衰老的模式 .....	291
一、植物对光周期的反应 .....	262	二、衰老的结构与代谢变化 .....	292
二、植物对光期与暗期的要求 .....	263	三、植物衰老的机制 .....	294
三、光周期诱导 .....	265	第五节 器官脱落 .....	296
四、光周期理论的应用 .....	267	一、器官脱落与离层的形成 .....	296
第三节 花芽分化及性别分化 .....	268	二、脱落的激素调控 .....	296
一、成花诱导的多因子途径 .....	268	三、影响脱落的环境因素 .....	298
二、花芽分化 .....	269	本章小结 .....	299
三、性别分化 .....	270	复习思考题 .....	299

## 第四篇 植物逆境生理

<b>第十二章 植物逆境生理通论</b> .....	302	二、植物生理代谢的变化 .....	305
学习提要 .....	302	第三节 生物膜与抗逆性 .....	307
第一节 植物的逆境和抗逆性 .....	302	一、逆境下膜结构和组分的变化 .....	307
一、植物的逆境及其响应 .....	302	二、逆境下膜的代谢变化 .....	308
二、植物抗性的方式及其比较 .....	303	第四节 渗透调节与植物抗逆性 .....	308
三、胁迫的原初伤害与次生伤害 .....	304	一、渗透调节的概念 .....	308
第二节 逆境下植物的形态与生理 响应 .....	305	二、渗透调节物质 .....	308
一、植物形态结构的变化 .....	305	三、渗透调节的生理效应 .....	310
		第五节 自由基与植物抗性 .....	311

一、自由基与活性氧的作用·····	311	第三节 植物的抗旱性与抗涝性·····	335
二、植物对自由基的清除和防御·····	313	一、抗旱性·····	335
三、活性氮·····	315	二、抗涝性·····	338
第六节 植物的交叉适应及逆境蛋白···	317	第四节 植物的抗盐性·····	340
一、植物的交叉适应现象·····	317	一、盐害与抗盐性·····	340
二、逆境蛋白与抗逆相关基因·····	318	二、植物抗盐性及其提高途径·····	341
三、逆境间的相互作用·····	324	第五节 植物的抗病性与抗虫性·····	344
本章小结·····	324	一、抗病性·····	344
复习思考题·····	325	二、抗虫性·····	348
<b>第十三章 植物逆境生理各论</b> ·····	326	第六节 环境污染与植物抗性·····	350
学习提要·····	326	一、环境污染与植物生长·····	350
第一节 植物的抗寒性·····	326	二、提高植物抗污染能力与环境保护·····	354
一、抗冷性·····	326	本章小结·····	356
二、抗冻性·····	328	复习思考题·····	356
第二节 植物的抗热性·····	332	附录 中英文名词对照·····	357
一、热害与抗热性·····	332	主要参考文献·····	374
二、植物抗热性的机制·····	334		
三、提高植物抗热性的途径·····	334		

# 绪 论

**【学习提要】**掌握植物生理学的概念与研究内容,了解植物生理学的产生、巨大成就及其发展趋势和在现代农业可持续发展中的作用,理解植物生理学的学习方法及需注意的问题。

## 一、植物生理学的概念及内容

植物生理学(plant physiology)是研究植物生命活动规律及其与环境相互关系的科学。在地球生物圈这样一个复杂的生态系统中,绿色植物可以完全依靠无机物和太阳能,合成它赖以生存的各种有机物,自给自足地建成其躯体,成为自养生物(autotroph),还能与其他生物提供食物。因此,植物在物质循环和能量流动中处于十分重要的地位,成为整个生物圈运转的关键。

生活在环境中的植物,通过物质的转化、能量的转化与信息的传递从而表现出形态的变化,完成其生命活动过程。换言之,植物生命活动是在水分平衡、矿质营养、光合作用、呼吸作用、物质转化与运输分配等基本新陈代谢(metabolism)的基础上,表现出种子萌发、幼苗生长、营养器官与生殖器官的形成、运动、成熟、开花、结果、衰老、脱落、休眠等生长、分化和发育进程。高等植物形态结构、代谢反应和生理功能的基本单位是细胞,植物激素和酶等是调控这些生命活动的物质基础,植物生命活动过程表现出与环境条件的协调和统一。

对上述这些相互联系、相互依存、相互制约的生命现象的研究,就是植物生理学的基本内容。本书从不同层次、不同水平、不同角度探索植物生命活动规律的方方面面,大致可分为4个部分。

第1部分是细胞生理与信号转导,包括植物细胞的结构、功能及原生质性质、生物膜特性,植物细胞的基因表达与信号转导等。这一部分可以说是从微观水平为后续内容的学习铺平道路,打下基础,从信息角度解析植物生命活动的本质特点。

第2部分是植物代谢生理,包括植物的水分生理,植物的矿质和氮素营养,光合作用,呼吸作用和有机物的代谢、运输与分配。这一部分是关于物质转化及功能与代谢的生理基础,可以说是剖析植物生命活动的一个横断面,即植物几乎每天都在发生的一些基本生理事件。

第3部分是植物生长发育生理,包括植物生长物质,植物的营养生长和运动,植物成花和生殖生理,植物的成熟和衰老生理。这一部分可以说是探索追踪植物生命活动的一个纵剖面,得以了解植物从胚胎发生、种子幼苗发育到开花结果生命周期中的代谢运动规律,由于植物激素在调控植物生长发育中的重要作用,被安排在本部分的开首。

第4部分是植物逆境生理,包括植物逆境生理通论和植物逆境生理各论。这一部分可以说是从宏观视野将植物生命活动与外界环境条件,特别是逆境下自然界的运动变化联系到一起,从而在大背景下更加深刻认识植物的新陈代谢特点和适应能力。

在学习植物生命现象及运动规律时,始终不应忘记植物生命活动过程中物质代谢、能量转换、信息传递及由此表现出的形态建成(morphogenesis)几方面的相互联系。

## 二、植物生理学的产生与发展

人类在生产生活中,不断对植物进行研究,认识并观察记载其特征、生长发育所需外界条件、

作物对人类的价值及在人的干预下有目的地进行培育等。植物生理学就是在这些生产和生活实践中逐渐形成和发展起来的。

河南裴李岗和浙江河姆渡等新石器时代遗址的发掘证明,我们的祖先早在 7000 多年前就已在黄河流域和长江流域种植粟和水稻等农作物,以农耕为主要生产活动,因此与生产实践密切相关的植物生理知识不断得到孕育和总结,内容十分丰富。

距今 3000 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?)的记载,说明人们对水分和植物生长的关系有了一些认识。公元前 3 世纪战国荀况撰的《荀子·富国篇》有“多粪肥田”,韩非撰的《韩非子》有“积力于田畴,必且粪灌”的记载,说明战国时期古人已十分重视施肥和灌溉,而且把二者密切联系起来。

公元前 1 世纪西汉《汜胜之书》涉及多种作物的选种、播种及“溲种法”等进行种子处理的方法。例如,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。公元 3 世纪晋代郭义恭撰《广志》书中“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”,开创了人类历史上率先使用豆科绿肥的记录。

公元 6 世纪北魏贾思勰著《齐民要术》中,有大量涉及水分、肥料、种子处理、繁殖和贮藏等方面的知识。例如,“美田之法,绿豆为上”就是最早的关于豆科植物和禾本科植物轮作制度的认识。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。该法的实质是用较高温度杀灭部分病虫害,促进种子成熟,降低呼吸速率,提高种子活力。该书“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。该书还对酿酒、做酱、制醋等有详细的记载。

西欧古时的罗马人使用的肥料,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),他们也知道绿肥的作用。古希腊也有关于旱害和涝害的记载。

上述点滴的资料说明生产与生活实践是植物生理产生的基础。

最早用试验来解答植物生命现象中的疑难,把结论建立在数据上的是荷兰人 van Helmont (1577~1644)。他用柳树枝条连续 5 年做试验,探索植物长大的物质来源。英国的 Priestley (1733~1804)证实绿色植物是高等动物“生命之友”,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可存活。这是对绿色植物光合作用认识的启蒙阶段。随后荷兰的 Ingenhousz (1730~1799)进一步发现植物的绿色部分只有在光下才放出  $O_2$ ,在暗中却放出  $CO_2$ ,后一结论意味着植物也有呼吸作用。

法国的 Boussingault (1802~1879)建立砂培试验法,并开始以植物为对象进行研究。德国的 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。

20 世纪是植物生理飞跃发展的时期。随着物理学和化学的成熟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的各个方面都有突破性进展。从 20 世纪后半叶光合作用的研究就可看出植物生理取得的成绩。

20 世纪 40 年代至 50 年代末,卡尔文(Calvin)等用  $^{14}C$  研究光合碳同化,阐明了二氧化碳转化成有机物的途径。他于 1962 年获诺贝尔奖。50 年代, Pietro 等证明叶绿体光下进行希尔(Hill)反应可还原辅酶 II ( $NADP^+$ ),肯定了它是光合作用重要的能量转换反应产物。Arnon 等发现叶绿体可进行循环和非循环光合磷酸化,使人们了解到腺苷三磷酸(ATP)合成也是光合作用的重要能量转换反应。50 年代末,爱默生(Emerson)的双光增益效应和 Blinks 的光色瞬变效

应的发现使人们认识到光合作用中存在两种光化学反应,接着就从叶绿体分离出两种光系统。Woodward 于 1965 年因合成叶绿素分子等工作获得诺贝尔奖。

20 世纪 60 年代初, Mitchell 提出了化学渗透假说, Jagendorf 等用叶绿体进行光合磷酸化分阶段研究,证明光合磷酸化的高能态就是化学渗透假说中的跨膜质子梯度。这不仅使人们了解光合作用中的能量转换机制,并且导致将质子动力势与离子运转、类囊体结构动态变化和能量转换反应调控过程联系起来研究。Mitchell 于 1978 年获诺贝尔奖。60 年代至 70 年代初,人们对一些植物光合作用生理特性的研究促使了光呼吸和四碳双羧酸途径的发现和阐明。这使人们更加认识到光合碳代谢复杂性,并且看到了影响光合效率和速率的重要环节。Kok 和 Joliot 对光合放氧动力学的研究开始了对水氧化机制的探讨,发现氧释放伴随有 4 个闪光周期的摆动,说明需要积累 4 个氧化当量才能完成水分子裂解放氧。70 年代末,集光色素蛋白复合体磷酸化反应的发现为两种光系统间能量分配调节机制的研究开辟了道路。

20 世纪 80 年代中期,便携式光合测定系统和荧光分析仪的使用促进了光合生理的探讨与机制研究的结合,为更有力地指导农业等生产实践提供了较好的手段。80 年代末, Deisenhofer、Huber 和 Michel 测定了光合细菌反应中心结构,这是膜蛋白复合体细节及光合原初反应研究的突出进展。研究时间缩短到微秒( $10^{-6}$  s)级、纳秒( $10^{-9}$  s)级甚至皮秒( $10^{-12}$  s)级。他们于 1988 年获得诺贝尔化学奖。1992 年, Marcus 因研究包括光合作用电子传递在内的生命体系的电子传递理论而得诺贝尔化学奖。90 年代末,催化光合作用的光合磷酸化和呼吸作用的氧化磷酸化的腺苷三磷酸(ATP)合成酶( $CF_1$  和  $F_1$ )的动态结构与反应机制的研究获得了重大进展。研究者 Walker 和 Boyer 获 1997 年诺贝尔奖。

在人类基因组计划实施后,模式植物拟南芥、水稻等植物基因组计划的相继实施,标志着植物生理正以崭新的步态前进在 21 世纪。

总之,植物生理学的研究从分子、细胞、器官、整体到群体水平都有伟大的成就,正如殷宏章先生早在谈到植物生理学的发展时就指出:“植物生理学的研究,有向两端发展的趋势,一方面随着现代生物化学、生物物理学、细胞生理学的发展,特别是分子遗传学的突跃,已将一些生理的机制研究深入到分子水平或亚分子水平,这是微观方向的发展。而另一方面由于环境的破坏和人为的污染,继第一个真核单细胞生物酵母的 DNA 全序列被阐明后,第一个植物拟南芥基因组测定也已经结束。人与生物圈的关系逐渐受到重视,农林生产自然生态系统的环境生理对植物生理提出了大量基本的问题,需要向宏观方向发展。”

如果说 21 世纪是生物学世纪,那么研究植物生命活动的植物生理学将有特别重要的位置,因为植物为其他生物,包括人类的生产和生活提供赖以生存和发展的物质和能量基础。

植物生理的发展正面临着前所未有的机遇和挑战,主要表现在如下几方面。

1. 研究内容的扩展及与其他学科交叉渗透 当代科学发展的特点是综合与交叉。例如,生物化学、分子生物学、分子遗传学、微生物学、生态学与植物生理的交叉渗透。电子计算机、互联网、生物物理、生物技术迅速发展对植物生理的深刻影响。许多界限已经被打破,往往一个研究课题需要多学科人才的综合组织才能完成。物理学、化学、工程与材料科学、激光与微电子技术的迅速发展,为植物生理提供了一系列现代化研究技术,如同位素技术、电子显微镜技术、X 射线衍射技术、超离心技术、色层分析技术、电泳技术及计算机图像处理技术、激光共聚焦显微镜技术、膜片钳技术等,成为探索植物生命奥秘的强大武器。

2. 机制研究深入和新概念不断涌现 如植物的各种生长物质、交叉适应、电波与化学信息传递的交错进行、逆境蛋白、植物生理的数学模型等。目前,分子生物学等新型研究手段的引

人,使光合作用、生物固氮、植物激素和矿质营养分子机制等方面的研究成为热点。人类对植物天然产物的关注和开发正在推动植物次生代谢的调控、植物次生代谢的分子生物学和分子遗传学等方面的研究。

3. 从分子到群体不同层次的全面发展 例如,水稻基因组计划包括遗传图谱的构建、物理图谱的构建和 DNA 全序列测定。叶绿体基因的结构和表达。人与生物圈(Man and the Biosphere)规划中植物生理的研究,对太空中的植物生命活动规律的探索,使人们对生命现象的整体性认识有了深入了解。多种模式植物突变库的建立,为人们在物理图谱、遗传图谱和基因组全序列的基础上开展功能基因组学(functional genomics)、蛋白质组学(proteomics)、代谢组学(metabonomics)等整体性研究奠定了良好的基础。植物基因功能的确定、植物激素作用机制的研究、植物生长发育和代谢等调控网络的构建等备受关注。

4. 植物生理应用范围的扩展 早已不再只限于指导合理灌溉、施肥和密植等,而是扩展到调节作物生长发育、控制同化物运输分配、改善产品质量、保鲜贮藏、良种繁育、除草抗病;与农林、园艺、环境保护、资源开发、能源、航天、医药、食品工业、轻工业和商业等的关系日益密切。植物生理学特别是植物营养生理学和发育生理学等方面的知识被广泛应用于多种蔬菜和经济作物的工厂化无土栽培,用于模拟生物圈及封闭条件下的生命支持系统研究,应用于载人航天和外星探测等领域。植物生理学工作者也更加注意与应用学科相结合以促进彼此的交流和发展。

### 三、植物生理学与农业可持续发展

植物生理学作为基础学科,其主要任务是探索植物代谢的基本规律及其与环境的关系。植物生理学从诞生迄今之所以受到人们的重视,就在于它能指导生产实践,为栽培植物、改良和培育植物提供理论依据,并不断提出控制植物生长的有效方法。例如,植物激素的发现导致了植物生长调节剂和除草剂的普遍应用;“绿色革命”的兴起使稻麦等粮食产量获得了新的突破;植物细胞全能性理论的确立,组织培养技术迅猛发展为植物基因工程的开展和新种质的创造提供了条件。

世界面临着人口、食物、能源、环境和资源问题的挑战。据资料显示,全球人口以每天 270 000 人,每年 9 千万到 1 亿人的水平增长,而平均每人拥有可耕地从 1950 年的  $0.45\text{hm}^2$  到 1968 年的  $0.33\text{hm}^2$ ,2000 年降至  $0.23\text{hm}^2$ ,预计到 2055 年将降至  $0.15\text{hm}^2$ 。全球本来适合耕作的土地就不多,约占 22%。我国的形势也很严峻,人口总数为世界之最,人均耕地则很少。而世界人口在 2025 年可能达 80 亿。由于人口的增加和高质量食物的需求,到 2025 年将要求在现在每年 200 000 百万 t 谷物的基础上增加 50% 的产量,这个额外的产量将要在比现存土地资源更少,淡水、化学品和劳动力更紧张的基础上生产出来。为了面对新世纪的挑战,必须培养更高产和稳产的作物品种,对土壤、水分和病虫害的控制需更精细有效,通过传统方法和生物技术相结合去发展可持续农业生产,植物生理学在其间有着极其重要的作用。

植物可利用太阳光能,吸收  $\text{CO}_2$  和放出  $\text{O}_2$ ,合成有机物,在增收粮食、增加资源和改善环境等方面有不可替代的作用。通过植物生理学的学习和研究,有助于认识与掌握植物生命活动的基本规律,更好地运用栽培技术,调控植物生长,改变环境条件,使之符合各类植物在不同生育阶段的需要,创立一个高产、优质、低耗的生产系统;有助于将植物的基本生理规律与遗传规律结合起来,更好地选育良种;有助于更好地开发植物资源;有助于解决植物的土壤营养、抗旱抗寒、防治病虫害等方面的实际问题,使农业生产上一个新台阶。已知全球有 50 余万种植物,其中只有数千种被人们栽种或培养,大规模利用的很少,只有百余种,仅其中 3 种作物(水稻、小麦、玉米)的胚乳就提供了

全球人口所需粮食的一半以上。植物浑身都是宝,都有可供综合利用的特殊有机物。

有人预测 21 世纪农业增产潜力与科技成果的关系,认为通过植物育种、灌溉和作物保水、遗传工程、生长调节剂、增加 CO<sub>2</sub> 浓度、生物固氮、提高光合效率、复种多熟、温度适应、保护栽培等,可使农业增产 1.4 倍。这些科学技术几乎都直接或间接地与植物生理学的发展有关。

植物生理学一方面不断地吸收各种先进的科学理论与技术,从“分子→亚细胞→细胞→组织→器官→个体→群体”,从微观到宏观全方位地发展自己的基础理论,探索植物生命活动的本质;另一方面大力开展应用基础研究和应用研究,使科学技术迅速地转化为生产力。现代植物生理学在农业上应用越来越广,至少包括如下领域:种子培育和壮苗生理;无性快速繁殖;作物高产优质的生理基础;理想株型和品种的选育与栽培;作物的光能利用和产量形成;作物器官相关性和调控;作物的合理与经济施肥;作物的合理与经济用水;植物激素和植物生长调节剂的应用;微量元素肥料的应用;植物物质运输的调控;作物的群体合理结构与看苗诊断;植物次生代谢生理与次生物质的生产;器官脱落与衰老生理与对结实的合理调控;对植物衰老的调控;种子的安全贮藏和蔬菜、花卉的保鲜;提高作物对不良环境条件的抗性;生物固氮;人工设施栽培环境的控制;转基因植物生产及其安全性控制等。

这样的例子还有很多。从植物无机营养原理的阐明到促进化肥的生产与应用;从植物光合特性和有机物运转分配规律了解到指引人们进行以培育矮秆直立叶型作物品种为中心的绿色革命;从对植物激素的作用和代谢调节的研究到衍生出多种多样生长调节物质和除草剂的生产与应用;从植物细胞生理的探讨到对众多作物的插枝、嫁接和组织培养等无性繁殖技术的发展;从果蔬采后生理的认识认识到一系列保鲜措施的制定;从对植物生长发育与光周期及温度关系的发现到对生产实践中作物的引种和季节调控的广泛指导作用等。如今,关于生物能源与植物生理学的研究,作物产量形成与高产理论研究,环境生理与作物抗逆性研究,设施农业中的作物生理问题,植物生理学与遗传育种学相结合等方面,植物生理学都表现出迅猛发展的势头。总之,植物生理学在基础理论上的深入突破及应用研究上的全面发展,将会使其在新世纪里显示出更加蓬勃的活力与生机。

#### 四、关于植物生理学的学习方法

在学习植物生命活动规律时,需注意其如下特性:植物的整体性,细胞是植物结构功能的基本单位,植物有各种器官的分化和功能的分工,但植株各种细胞、组织、器官间是相互协调、相互制约的整体;植物与环境的统一性,植物生活和生长所需的物质、能量和信息均与周围环境相联系,植物只有在与外界不断地进行物质、能量和信息交换中才能生存;植物自身的可变性,植物的遗传性是以往长期进化形成的,还将不断地发生适应、变异和进化,随着环境的改变,植物的形态、生理代谢往往会发生很大变化。

要充分认识到植物对于人类衣食住行的特殊意义,理解植物生理学在解决实际问题中的理论指导作用,有责任感和使命感。要了解植物生理学具有很多前沿研究领域,其发展突飞猛进,无论是立志投身这一学科研究或作为相关学科的基础课进行学习,都将大有可为。同时要联系农林业生产实践学习。生产实践决定植物生理学的产生发展,而学习植物生理学的根本目的是指导生产实践。生产实践不断向植物生理学提出新的课题,实践经验是植物生理学的宝贵财富。

植物生理学是理论性和实践性均很强的学科,它的发展与实验技术和手段的进步密不可分。要充分重视实验方法技术,同时必须在分析的基础上进行综合。在实验时可以借助可能的物理、



化学和生物学方法对植物的复杂生命活动进行分析,但要充分认识到分析方法的局限性。各种实验研究往往只对少数植物样本的某一部分的某些生理活动加以分析,而且是在特定的条件下进行的,所得研究结果的普遍性将受到许多限制。因此,必须在分析的基础上进行综合,不仅要联系个体内的各个生理过程,而且要将植物体与其生存环境条件联系起来。同时,植物生理学应该从微观到宏观,从分子、细胞水平到整体、群体水平各种层次进行研究,相互补充和相互促进,才能获取关于植物生命活动规律及其机制的正确认识。

植物生理学与生物科学的其他学科(如植物学、生物化学、细胞生物学、遗传学、分子生物学等)既交叉联系,又有相对独立性和学科特色。植物生理学研究有几个明显动向:从研究生物大分子到阐明复杂生命活动,到基因结构与功能及各种组学的研究;从实现生命整体性的重要环节到信号传递的研究;从生命活动的能量和物质基础到代谢及其调节的研究;从植物与环境(非生物和生物环境)的相互关系到生物的协同进化和适应的研究。植物生理学的新成果不断涌现,内容日新月异,而教学课时数有限,因此在学习本课程时要做到课堂学习与自学相结合,注意学习方法的更新。对于一些前沿内容,尤其要加强自学的力度,多阅读专业期刊中的最新文献,因为任何教材都难以及时反映这些领域的最新成果。互联网的发展为植物生理学提供了一个很好的信息平台,应该充分利用国内外丰富的网络资源不断地学习和更新有关知识。

## 本章小结

植物生理学是研究植物生命活动规律及其与环境相互关系的科学。绿色植物为自养生物,在物质循环和能量流动中成为整个生物圈运转的关键。本门课程主要学习植物的细胞生理、功能与代谢生理及有机物转化运输、生长发育生理及环境生理等几个部分。植物通过物质代谢、能量转换、信息传递及由此表现出的形态建成完成其生命活动的过程。

千百年的生产与生活实践是植物生理学的萌芽,而用实验来解答植物生命现象则起于16世纪至17世纪。18世纪和19世纪是植物生理学的奠基与成长时期。20世纪以来,植物生理学进入飞跃发展阶段,与分子生物学等学科交叉渗透,互相促进,从微观到宏观全面发展,在跨入21世纪之后,面临着前所未有的机遇和挑战。植物生理学的研究从分子、细胞、器官、整体到群体水平都有伟大的成就。

植物生理学是基础科学,但它的产生和发展都与农林等应用科学密切相关。世界面临着人口、食物、能源、环境和资源问题的挑战。植物生理学能为生产实践做出应有的贡献,显示出广阔的应用前景和发展活力。

在认识植物生命活动规律时,要注意植物的整体性,植物与环境的统一性,植物自身的可变性。要理解植物生理学在解决实际问题中的理论指导作用,充分重视实验方法技术,同时必须在分析的基础上进行综合,不仅要联系个体内的各个生理过程,而且要将植物体与其生存环境条件联系起来。要采用正确的学习方法,课堂学习与自学相结合,注意学习方法的更新。

## 复习思考题

1. 什么是植物生理学?它研究的内容是什么?
2. 举例说明植物生理学与生产实践的关系。
3. 谈谈你从植物生理学的发展得到的启示。
4. 你认为怎样提高植物生理学的学习效率?