新世纪高职高专教改项目成果教材

植物与植物生理

王衍安　龚维红　主编

刘慧敏　副主编

高等教育出版社

需要全本请访问 www.ertongbook.com

内容简介

植物与植物生理是生物类各相关专业必修的一门专业基础课。本书编者通过职业岗位群技能与能力需求分析和相关课程分析，立足“必需、够用为度”的原则，参考国内外同类教材结构框架，将植物生理与植物解剖结构的相关内容有机融合，体现了植物结构与功能、生长发育与环境的统一性，突出应用及与专业培养目标的有机结合。全书包括绪论和十一章正文，分别属于植物细胞与组织、植物的生理代谢、植物的生长发育与调控和植物环境生理与抗逆栽培等四个部分。

本书可用作高等职业技术院校生物类或植物生产类相关专业的植物与植物生理教材，也可供中等专业学校师生、农业技术人员和成人教育院校师生参考。

图书在版编目（CIP）数据

植物与植物生理／王衍安，龚维红主编．—北京：高等教育出版社，2004 11
ISBN 7－04－015763－2

Ⅰ.植... Ⅱ.①王... ②龚... Ⅲ.①植物学－高等学校：技术学校－教材②植物生理学－高等学校：技术学校－教材 Ⅳ.Q94

中国版本图书馆 CIP 数据核字（2004）第 109564 号

策划编辑 梁 琦 责任编辑 张晓晶 封面设计 王 睢 责任绘图 朱 静
版式设计 范晓红 责任校对 尤 静 责任印制

出版发行 高等教育出版社
社 址 北京市西城区德外大街 4 号
邮政编码 100011
总 机 010－58581000

购书热线 010－64054588
免费咨询 800－810－0598
网 址 http://www.hep.edu.cn
http://www.hep.com.cn

经 销 新华书店北京发行所
印 刷

开 本 787×1092 1/16
印 张 20 5
字 数 500000

版 次 年 月第 1 版
印 次 年 月第 次印刷
定 价 25 70 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换。
版权所有 侵权必究
物料号 15763－00

出 版 说 明

为认真贯彻《中共中央国务院关于深化教育改革全面推进素质教育的决定》和《面向21世纪教育振兴行动计划》，研究高职高专教育跨世纪发展战略和改革措施，整体推进高职高专教学改革，教育部决定组织实施《新世纪高职高专教育人才培养模式和教学内容体系改革与建设项目计划》（教高[2000]3号，以下简称《计划》）。《计划》的目标是："经过五年的努力，初步形成适应社会主义现代化建设需要的具有中国特色的高职高专教育人才培养模式和教学内容体系。"《计划》的研究项目涉及高职高专教育的地位、作用、性质、培养目标、培养模式、教学内容与课程体系、教学方法与手段、教学管理等诸多方面，重点是人才培养模式的改革和教学内容体系的改革，先导是教育思想的改革和教育观念的转变。与此同时，为了贯彻落实《教育部关于加强高职高专教育人才培养工作的意见》（教高[2000]2号）的精神，教育部高等教育司决定从2000年起，在全国各省市的高等职业学校、高等专科学校、成人高等学校以及本科院校的职业技术学院（以下简称高职高专院校）中广泛开展专业教学改革试点工作，目标是：在全国高职高专院校中，遴选若干专业点，进行以提高人才培养质量为目的、人才培养模式改革与创新为主题的专业教学改革试点，经过几年的努力，力争在全国建成一批特色鲜明、在国内同类教育中具有带头作用的示范专业，推动高职高专教育的改革与发展。

教育部《计划》和专业试点等新世纪高职高专教改项目工作开展以来，各有关高职高专院校投入了大量的人力、物力和财力，在高职高专教育人才培养目标、人才培养模式以及专业设置、课程改革等方面做了大量的研究、探索和实践，取得了不少成果。为使这些教改项目成果能够得以固化并更好地推广，从而总体上提高高职高专教育人才培养的质量，我们组织了有关高职高专院校进行了多次研讨，并从中遴选出了一些较为成熟的成果，组织编写了一批"新世纪高职高专教改项目成果"教材。这些教材结合教改项目成果，反映了最新的教学改革方向，很值得广大高职高专院校借鉴。

新世纪高职高专教改项目成果教材适用于高等职业学校、高等专科学校、成人高校及本科院校举办的二级职业技术学院、继续教育学院和民办高校使用。

高等教育出版社

2002年11月30日

前　言

植物与植物生理是生命科学的基础学科之一，是各类高职高专院校中与生物学相关的专业必修的一门专业基础课。

传统的植物与植物生理按不同的研究领域分为植物形态解剖学、植物生理学和植物分类学等不同学科或模块，在教材编写结构上各部分彼此独立，在内容上又存在不同程度的交叉重复或不衔接，同时与现有中学生物学教材也存在较多重复，与后续专业课程和专业培养目标也存在一定的脱节现象。鉴于此，编者多年来在高职高专“植物与植物生理”课程教学改革研究与应用的基础上，通过职业岗位群所需技能与能力分析和相关课程间知识结构与关系分析，立足理论教学“必需、够用为度”的原则，突出实践教学和应用。编写组在反复斟酌、讨论的基础上，确定了本书编写原则和大纲：将植物生理学的内容和植物解剖结构的相关内容有机融合，如由叶的发育和结构到光合作用和水分从叶面蒸腾散失，由根、茎的发育和结构到植物体内水分和无机营养的吸收与运输分配等，充分体现植物结构与功能的统一和植物生长发育及其生理代谢与外界环境的统一这两条重要的生物学原理；将植物形态与植物分类融合，并编入与理论教材配套的实训教程，以突出其应用性和可操作性。

参加本教材编写的人员均为全国各相关院校长期从事职业技术教育教学改革研究的一线骨干教师，对编写内容分工基本上是结合各人相对专长的研究领域进行的，以保证教材内容能尽可能充分反映相关领域的最新研究进展。本教材分绪论十一章正文，绪论和第三、四、六、九章由王衍安（山东农业大学职业技术学院）编写，第一、二章由龚维红（苏州农业职业技术学院）编写，第五、七章由朱爱林（山东农业大学职业技术学院）编写，第八章由刘慧敏（湖南永州职业技术学院）编写，第十章由邓玲娇（广西农业职业技术学院）编写，第十一章由张友朋（山东农业大学职业技术学院）编写。初稿完成后，先在编写人员间相互交叉审阅，在避免不同章节内容重复或遗漏的同时，也对书稿做了初步校正，然后由王衍安、张友朋统稿，张友朋负责全书插图编绘和文字排版，最后经李德全教授审定全稿。

本教材的编写得到高等教育出版社和山东农业大学教务处的关心和指导，同时也得到各编写人员所在单位领导和师生的关心和帮助，在此一并表示感谢。编者对教材中所引用的许多国内外教材、专著及科技期刊的大量资料和图片均尽最大可能一一做了标注，如有遗漏和错误敬请见谅。

本教材力求突出以下特点：

1. 突出高职高专特色

理论以必需、够用为度，做到解释基本概念，讲清基本理论，紧扣专业需求，理论联系实际，突出知识应用，突出技能与能力培养，在教材结构、体例和编写风格上按培养应用型人才的特点，不

过分强调内容的系统性。

2 注重与专业培养目标和后续专业课程的有机结合

作为专业基础课教材,根据生物类职业岗位群人才培养目标对本课程的知识和能力要求以及学习这些知识必备的基础知识,通过“精简、融合、重组、增设”等途径,调整和更新教学内容,注意与其他相关学科的衔接,减少交叉重复,根据知识点间的联系,构建教材结构体系。

3 从学生实际出发,突出适用性

针对高职高专生源差异和不同专业培养目标的不同,精选基本教学内容,理论讲解删除假设推论,减少原理论证,增加实例分析,突出理论应用,对部分机制性或实用技术内容增设阅读材料,增强可读性和趣味性,以满足不同院校教学之需。

4 深入浅出,重点突出

教材在内容丰富充实的基础上,以深入浅出,表述精练,突出重点,举例翔实而不繁杂,通俗易懂,便于教学,篇幅适当 (理论教学每学时不超过 4000 字) 为目标,同时也为相关专业的从业人员自学提供方便。

5 强调启发性

每一章附有教学目标要求、小结、重要概念和复习思考题,便于学生把握教材主要知识点和能力点等核心内容,突出应用性,强调启发性。

本教材的结构模式在国内同类教材中尚不多见,同时本学科领域的研究成果浩如烟海,日新月异,而编者水平有限,内容难免挂一漏万;此外,尽管我们在文字、图表等方面已十分仔细认真,但仍难免会有一些错误,敬请读者见谅。同时,也望读者能将对本书的意见和建议反馈给我们,以便本书再版时予以修改。

编 者

2004 年 7 月于山东农业大学

需要全本请访问 www.ertongbook.com

目　录

绪论 …… 1
一、植物与植物界 …… 1
二、植物与植物生理的概念及其研究内容 …… 2
三、植物与植物生理在生产实践中的应用 …… 3
四、植物与植物生理的学习方法 …… 5
复习思考题 …… 5
第一章　植物细胞和组织 …… 6
第一节　植物细胞结构 …… 6
一、细胞的基本概念 …… 6
二、植物细胞的形态和大小 …… 7
三、植物细胞基本结构 …… 7
第二节　原生质 …… 16
一、原生质的化学组成 …… 16
二、原生质的胶体特性 …… 18
第三节　植物细胞的分裂 …… 19
一、细胞周期 …… 19
二、有丝分裂 …… 19
三、减数分裂 …… 20
四、无丝分裂 …… 22
第四节　植物细胞催化系统——酶 …… 22
一、酶的概念 …… 22
二、酶的作用特点 …… 23
三、酶的化学组成 …… 24
四、酶的命名和分类 …… 25
五、影响酶促反应速率的因素 …… 27
六、同工酶 …… 29
第五节　植物的组织 …… 30
一、植物组织的概念 …… 30
二、植物组织的类型 …… 30
小结 …… 37
重要概念 …… 38
复习思考题 …… 38
主要参考文献 …… 39
第二章　植物的水分代谢 …… 40
第一节　水分在植物生命活动中的作用 …… 40
一、植物的含水量 …… 40
二、水在植物生活中的作用 …… 41
三、植物体内水分存在的状态 …… 41
第二节　植物细胞对水分的吸收 …… 42
一、水势 …… 42
二、渗透吸水 …… 42
三、吸涨吸水 …… 44
四、相邻细胞间水分的移动 …… 45
第三节　植物根系对水分的吸收 …… 45
一、根系吸水的部位 …… 45
二、根系吸水的途径与动力 …… 46
三、影响根系吸水的环境因素与调控 …… 50
第四节　植物体内水分的散失——蒸腾作用 …… 52
一、蒸腾作用的概念与生理意义 …… 52
二、蒸腾作用的方式 …… 52
阅读材料2-1 气孔运动机制 …… 55
三、蒸腾作用的指标 …… 55
四、影响蒸腾作用的内外因素与调节 …… 56
第五节　水在植物体内的运输 …… 58
一、水分运输的途径和速率 …… 58
二、水分运输的动力 …… 59
阅读材料2-2 水分运输的机制 …… 59
第六节　合理灌溉的生理基础 …… 60
一、作物的水分平衡 …… 60
二、作物的需水规律 …… 60
三、合理灌溉增产的原因 …… 61
四、合理灌溉的指标 …… 61

阅读材料 2-3 节水灌溉与现代节水农业 …… 62
小结 …… 63
重要概念 …… 64
复习思考题 …… 64
主要参考文献 …… 65
第三章 植物的矿质营养与氮素同化 …… 66
第一节 植物必需的矿质元素 …… 66
一、植物体内的元素 …… 66
二、植物必需元素及其研究方法 …… 67
三、植物必需元素的生理作用及其失调症 … 70
四、有益元素的生理作用 …… 75
第二节 植物对矿质元素的吸收 …… 76
一、植物吸收矿质元素的区域 …… 76
二、根系吸收矿质元素的过程 …… 77
阅读材料 3-1 矿质元素的跨膜运输机制 …… 79
三、植物吸收矿质元素的特点 …… 81
四、影响根系吸收矿质元素的因素 …… 83
五、植物地上部分对矿质离子的吸收 …… 87
第三节 矿质元素在植物体内的运输和分配 …… 89
一、矿质元素运输的形式和途径 …… 89
二、矿质元素在植物体内的分配和再利用 … 89
第四节 植物的氮素同化与利用 …… 90
一、植物的氮源 …… 90
二、硝酸盐的还原 …… 91
三、铵态氮的同化 …… 92
四、生物固氮 …… 92
阅读材料 3-2 根瘤和菌根 …… 93
第五节 合理施肥的生理基础 …… 95
一、合理施肥增产的原因 …… 95
二、植物的需肥规律 …… 96
三、合理施肥的指标 …… 98
四、提高肥效的途径 …… 99
阅读材料 3-3 无土栽培 …… 99
小结 …… 102
重要概念 …… 103
复习思考题 …… 103
主要参考文献 …… 104
第四章 植物的光合作用 …… 105
第一节 光合作用及其重要意义 …… 105
一、光合作用的概念 …… 105
二、光合作用的重要意义 …… 105
第二节 进行光合作用的细胞器——叶绿体及叶绿体色素 …… 106
一、叶绿体色素及其性质 …… 107
二、叶绿素的形成及其影响因素 …… 110
第三节 光合作用过程概述 …… 111
一、光反应过程 …… 111
二、光合碳同化(暗反应) …… 114
三、光呼吸 …… 117
四、C_3、C_4 与 CAM 植物的光合特征 …… 118
五、光合作用的产物 …… 119
第四节 影响光合作用的因素 …… 120
一、光合作用的主要生理指标 …… 120
二、影响光合作用的内部条件 …… 121
三、环境因子对光合作用的影响 …… 122
四、光合速率的昼夜变化和季节变化 …… 127
第五节 光合作用与作物产量 …… 129
一、作物对光能的利用 …… 129
二、改善光合性能是提高作物产量的根本途径 …… 130
阅读材料 4-1 作物合理的群体结构应具备的标准 …… 131
小结 …… 133
重要概念 …… 133
复习思考题 …… 134
主要参考文献 …… 134
第五章 植物的呼吸作用 …… 136
第一节 呼吸作用的概念及生理意义 … 136
一、呼吸作用的概念 …… 136
二、呼吸作用的生理意义 …… 137
第二节 高等植物的呼吸系统 …… 138
一、有氧呼吸的重要途径——糖酵解-三羧酸循环途径 …… 139
二、戊糖磷酸途径(PPP) …… 141
三、电子传递与氧化磷酸化 …… 143
四、光合作用与呼吸作用的关系 …… 143
第三节 影响呼吸作用的因素 …… 145
一、呼吸作用的生理指标 …… 145
二、内部因素对呼吸作用的影响 …… 146

三、外界条件对呼吸作用的影响 …… 147
第四节　呼吸作用与农业生产 …… 149
一、呼吸作用与作物栽培 …… 149
二、呼吸作用与种子贮藏 …… 149
三、呼吸作用与果蔬贮藏 …… 150
四、呼吸作用与鲜切花保鲜 …… 152
小结 …… 152
重要概念 …… 153
复习思考题 …… 153
主要参考文献 …… 153
第六章　植物体内有机物质的运输与分配 …… 154
第一节　有机物质的运输 …… 154
一、有机物质运输的途径与形式 …… 154
二、有机物质运输的方向与度量 …… 156
阅读材料6-1 有机物质运输的动力 …… 158
第二节　有机物质的分配与调控 …… 160
一、源-库单位 …… 160
二、有机物质的分配规律 …… 161
阅读材料6-2 多年生植物同化产物的周年分配 …… 162
三、有机物质的运输分配与作物产量和品质 …… 165
小结 …… 166
重要概念 …… 167
复习思考题 …… 167
主要参考文献 …… 168
第七章　植物生长物质 …… 169
第一节　生长素类 …… 170
一、生长素的种类 …… 170
二、生长素的分布、运输与合成 …… 170
三、生长素的生理作用与应用 …… 171
第二节　赤霉素类 …… 174
一、赤霉素的种类和化学结构 …… 174
二、赤霉素的分布、合成及运输 …… 174
三、赤霉素的生理作用与应用 …… 175
第三节　细胞分裂素类 …… 177
一、细胞分裂素的种类 …… 177
二、细胞分裂素的分布、合成与运输 …… 177
三、细胞分裂素的生理作用与应用 …… 178
第四节　脱落酸 …… 179
一、脱落酸的分布、合成与运输 …… 179
二、脱落酸的生理作用与应用 …… 180
第五节　乙烯 …… 182
一、乙烯与乙烯发生剂 …… 182
二、乙烯的分布、合成与运输 …… 182
三、乙烯的生理作用与应用 …… 183
第六节　植物激素间的相互作用 …… 184
一、激素间的相对含量对生理效应的影响 …… 184
二、激素间的增效作用与对抗作用 …… 185
三、激素间的代谢与植物生长发育 …… 186
四、多种植物激素调节植物生长发育的顺序性 …… 186
第七节　其他天然的植物生长物质 …… 187
一、油菜素内酯 …… 187
二、茉莉酸类 …… 187
三、多胺类 …… 188
第八节　植物生长抑制物质 …… 188
一、生长抑制剂 …… 188
二、生长延缓剂 …… 189
阅读材料7-1 除草剂 …… 189
第九节　植物生长调节剂的使用原理与技术 …… 190
一、影响植物生长调节剂使用效果的因素 …… 190
二、植物生长调节剂的合理应用 …… 191
阅读材料7-2 植物生长调节剂在农业上的应用 …… 193
小结 …… 194
重要概念 …… 195
复习思考题 …… 195
主要参考文献 …… 195
第八章　植物的生长和运动 …… 196
第一节　植物的休眠与种子萌发 …… 197
一、植物的休眠 …… 197
阅读材料8-1 种子休眠解除的方法 …… 198
阅读材料8-2 芽休眠的调控方法 …… 200
二、种子的萌发 …… 201
第二节　植物的生长发育 …… 209

一、根的生长分化 …… 209
二、茎的生长分化 …… 210
三、叶的生长分化 …… 213
四、高等植物生长发育的特点 …… 214
阅读材料 8-3 植物的组织培养 …… 216
第三节 植物生长的相关性 …… 218
一、地上部分与地下部分的相关性 …… 218
二、主茎与分枝、主根与侧根的相关性 …… 220
三、营养生长与生殖生长的相关性 …… 221
第四节 影响植物生长的环境因素及其调控 …… 222
一、温度 …… 222
二、光 …… 223
三、水分 …… 224
四、矿质元素 …… 224
五、植物激素 …… 225
六、机械刺激 …… 225
第五节 植物的运动 …… 225
一、向性运动 …… 226
二、感性运动 …… 227
三、生物钟 …… 228
小结 …… 228
重要概念 …… 229
复习思考题 …… 229
主要参考文献 …… 230
第九章 植物的成花与花期调控 …… 231
第一节 幼年期与花熟状态 …… 231
一、幼年期 …… 231
二、缩短幼年期的途径 …… 233
第二节 春化作用与成花诱导 …… 233
一、春化作用的条件 …… 233
二、春化作用感受时期、部位和传递 …… 235
三、春化作用的生理变化 …… 235
四、春化作用的应用 …… 236
第三节 光周期与成花诱导 …… 236
一、植物成花的光周期反应类型 …… 237
二、光周期诱导 …… 238
三、光周期理论的应用 …… 243
第四节 营养条件与成花诱导 …… 244
第五节 植物激素与成花诱导 …… 245
第六节 花器官的形成与性别分化 …… 245
一、生长锥分化时的形态及生理变化 …… 245
二、影响花芽分化的条件 …… 246
阅读材料 9-1 木本植物花芽形态建成的类型 …… 248
三、植物的性别分化 …… 249
阅读材料 9-2 开花生理 …… 250
第七节 草本与木本植物成花的比较与花期控制 …… 252
一、草本植物 …… 252
二、木本植物 …… 254
小结 …… 255
重要概念 …… 256
复习思考题 …… 256
主要参考文献 …… 256
第十章 植物的成熟与衰老 …… 258
第一节 授粉与受精 …… 258
一、花粉粒和胚囊的发育 …… 258
阅读材料 10-1 减数分裂时间判断 …… 259
阅读材料 10-2 花粉的化学组成 …… 262
二、传粉 …… 264
三、受精 …… 265
阅读材料 10-3 受精的调控 …… 267
四、受精后的变化 …… 268
第二节 种子的发育与成熟 …… 274
一、种子成熟时的生理生化变化 …… 274
二、外界条件对种子成熟过程和化学成分的影响 …… 276
第三节 果实的生长发育和成熟 …… 277
一、果实的生长 …… 277
二、果实成熟时的变化 …… 279
第四节 植物的衰老和器官脱落 …… 282
一、植物的衰老和控制 …… 282
二、器官的脱落和调节 …… 285
小结 …… 288
重要概念 …… 289
复习思考题 …… 289
主要参考文献 …… 289
第十一章 植物的环境生理与抗逆栽培 … 291
第一节 逆境与植物对逆境的适应性 … 291

一、逆境的概念和种类 …… 291
二、植物对逆境的反应 …… 291
三、逆境对植物代谢的影响 …… 293
第二节　低温伤害与植物的抗寒性 …… 293
一、低温对植物的影响 …… 293
阅读材料 11-1 逆境胁迫下的两个重要假说 …… 294
二、植物抗寒性的生理基础 …… 296
三、提高植物抗寒性的途径 …… 297
第三节　热害与植物的抗热性 …… 297
一、热害 …… 297
二、高温对植物的危害 …… 298
三、植物抗热性的机制 …… 300
四、提高植物抗热性的途径 …… 301
第四节　旱害与植物的抗旱性 …… 301
一、旱害及类型 …… 302
二、植物体内水分亏缺的度量 …… 302
三、干旱对植物的危害 …… 302
四、植物的抗旱性 …… 303
五、提高抗旱性的途径 …… 305
第五节　涝害与植物的抗涝性 …… 306
一、湿害 …… 306
二、涝害 …… 306
三、植物的抗涝性 …… 307
第六节　盐害与植物的抗盐性 …… 307
一、盐分过多对植物的危害 …… 308
二、植物的抗盐途径 …… 308
三、抗盐植物 …… 309
四、提高植物抗盐性的措施 …… 309
阅读材料 11-2 几种常见耐盐树种 …… 310
第七节　环境污染与植物生产 …… 311
一、大气污染 …… 311
二、水污染 …… 312
三、土壤污染 …… 313
阅读材料 11-3 植物在环境保护中的作用 …… 313
四、提高植物抗污染性的途径 …… 315
第八节　渗透调节与交叉适应 …… 316
小结 …… 316
重要概念 …… 317
复习思考题 …… 317
主要参考文献 …… 318

第六章　植物体内有机物质的运输与分配

教学目标要求

理论目标：

1　了解植物体内有机物质运输的研究方法和有机物质运输与外界条件的密切关系。

2　理解并掌握有机物质运输的形式、方向及度量，植物体内有机物质运输分配规律。

技能目标：

1　掌握植物体内有机物质运输分配途径、形式和度量的研究方法。

2　学会运用同化产物在植物体内的运输规律，分析解决生产实际问题，如施氮肥过量会引起小麦、水稻和棉花徒长的原因，分析小麦或水稻子粒空瘪的原因和防治措施。

植物体内有机物质的运输分配，适应了植物器官和组织间的分工，协调了生长发育，也决定了营养物质的流向和数量。搞清植物体内有机物质的运转分配规律，可以有目的地采取措施，减少无谓的消耗，增加营养物质向经济器官的分配，以达到增加作物产量和改善品质的目的。

第一节　有机物质的运输

一、有机物质运输的途径与形式

(一) 有机物质运输的途径

按照运输距离的远近，植物体内的有机物质运输可分为短距离运输与长距离运输。二者既相对独立又密切相关，前者为后者奠定基础，后者是前者的必然结果。

1　短距离运输

短距离运输是指在有机物质进入专门的输导组织之前，常常发生在细胞内及细胞间的运输，其距离一般只有几微米。

胞内运输主要是指通过扩散和原生质流动等形式在细胞内和细胞间进行的物质交换。

胞间运输是指通过质外体、共质体或交替途径等进行的细胞间物质运输。质外体是一个连

需要全本请访问 www.ertongbook.com

续的自由空间，没有原生质及其他屏障的阻挡，所以有机物质在其中运输速率很快，物质移动的动力完全是物理的；共质体运输主要是通过胞间连丝实现的，无机离子、糖类、氨基酸、蛋白质、内源激素和核酸等均可通过胞间连丝进行转移。在有机物质进行质外体或共质体运输的同时，大多数情况下是两条途径通过转移细胞交替进行。转移细胞又称运输细胞，是一种起转运过渡作用的特化细胞（如图 6-1），其细胞壁与质膜向内伸入细胞质中，形成许多皱褶，呈片层或类似囊泡，扩大了质膜的表面积，增加了溶质转运的面积，通过囊泡的运动可挤压胞内物质向外分泌到输导系统，许多植物的根、茎、叶和花序的维管束附近都存在着转移细胞。当质外体两端的扩散梯度平衡时，运输物质被质膜选择吸收进入原生质内部参与代谢活动，或在共质体内继续进行运输；当质外体的两端再度出现扩散梯度时，细胞内的溶质又可透过质膜进行质外体运输。这样，有机物质在胞内与胞间可以反复进行交替运输。

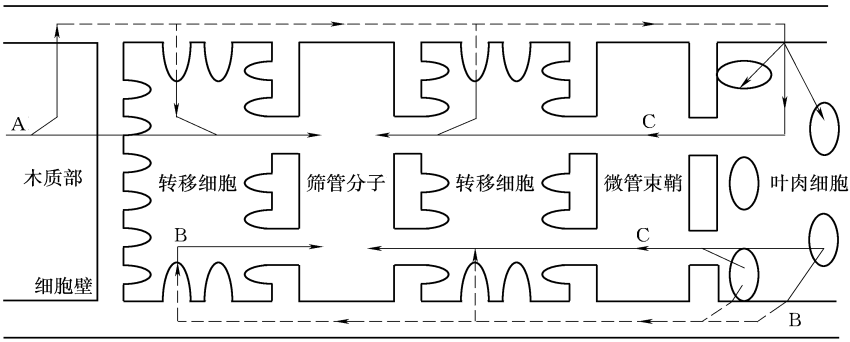


图 6-1　胞间运输途径示意图

实线箭头表示共质体途径，虚线箭头表示质外体途径

A　蒸腾流　B　同化产物在共质体、质外体交替运输　C　共质体运输

2　长距离运输

木质部和韧皮部是植物体内进行长距离运输的两条途径。实验证明，大量的有机物质，特别是光合同化产物的运输，几乎全部是由韧皮部的筛管完成的，韧皮部是植物体内有机物质运输的主要通道。这可通过环割实验或同位素示踪实验得以证明。

环割实验是研究物质运输的经典方法。环割是将木本植物的树干（枝）上的一圈树皮（韧皮部）剥去而保留树干（木质部）的一种处理方法（如图 6-2）。

经过一段时间，环割上部枝叶照常生长（因为根系吸收的水分、矿质等可沿导管正常向上输送），而环割的上端切口处会逐渐形成粗大的愈伤组织，有时形成瘤状物。这是因为植物光合作用的同化产物是经过韧皮部向下运输的，环割后同化产物运输受阻，在环割上端切口处积累，促进此处生长加强，组织增生。如果环割不宽（如 0.3～0.5 cm），过一些时候，愈伤组织可以使上下树皮再连接起来，恢复有机物质向下运输能力；如果环割较宽，上下树皮就不能连接，如果主干环割过宽，环割口的下端又无一定的枝叶，时间一久，根系就会死亡，“树怕剥皮”就是这个道理。

环割处理在实践中有多种应用。例如，对苹果、枣树等果树的旺长枝条进行适度环割，可使环割上方枝条积累糖分，提高 C/N 比值，促进花芽分化，提高坐果率，控制徒长。又如，在进行花

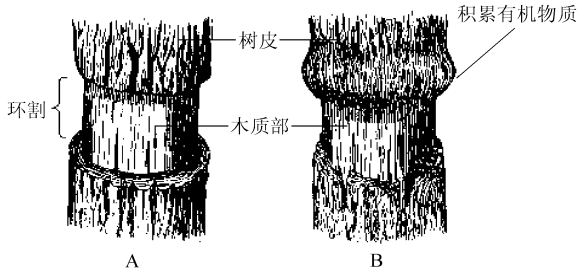


图 6-2　韧皮部环割实验示意图

A　开始环割的树干　B　环割后一段时间的树干

木的高空压条繁殖时，可在欲生根的枝条上环割，在环割处敷上湿土并用塑料纸包裹，由于此处理能使养分和生长素集中在切口上端，故利于发根。另外，在用改良半叶法测定双子叶植物的光合速率时，需在测定叶的下方进行环割处理（对单子叶植物可进行化学环割，即用三氯乙酸等蛋白质沉淀剂，涂叶枕下叶鞘以杀死韧皮细胞），防止叶中光合产物外运。

同位素示踪法是证明有机物质运输途径更准确的方法，用$^{14}CO_2$饲喂叶片，追踪光合产物的运输途径和方向，发现在叶柄或茎内含^{14}C的光合产物主要积累在韧皮部。

（二）有机物质运输的形式

韧皮部汁液化学组成和含量因植物的种类、发育阶段和生理生态环境等因素的变化而表现出很大的变异。一般来说，典型的韧皮部汁液样品其干物质含量占 10%～25%，其中糖类占 90%以上，而蔗糖又是糖类中的主要成分，因此蔗糖是光合产物运输的主要形式。糖类以蔗糖形式运输的优点是蔗糖具有很高的水溶性，适于在筛管中运输，蔗糖具有很高的稳定性，适于从源运到库。除蔗糖外，在某些植物（如南瓜、榆树）的韧皮部中的棉籽糖（三糖）、水苏糖（四糖）和毛蕊花糖（五糖）、在苹果和樱桃的韧皮部中发现的山梨醇糖也是糖类运输的形式，这些糖都是非还原糖。

韧皮部中有机含氮物运输的形式主要是氨基酸和肽类。氨基酸主要是天冬氨酸、谷氨酸、丝氨酸和天冬酰胺等，含量一般为 0.03%～0.5%。其他有机物质可能还有维生素、核苷酸、脂质、有机酸、某些内源激素和酶类等，还有磷酸盐、硫酸盐以及 K^+，Na^+，Mg^{2+}和 Cl^-等无机离子，其中 K^+含量最高，Cu，Fe 和 Mn 等移动性差的元素在筛管中含量很少。

二、有机物质运输的方向与度量

（一）有机物质运输的方向

绝大多数有机物质在韧皮部中的运输是非极性的，筛管液流既向下运输，又向上运输，运输方向往往随植物生长发育时期不同而变化。营养生长阶段，上部叶片的光合产物主要运往茎尖，下部叶片的主要运往根部，中部叶片的则既运往茎尖，又运往根部；到生殖生长阶段，营养生长明显减弱，光合产物主要运往花和果实，少数运往根部（如图 6-3）。

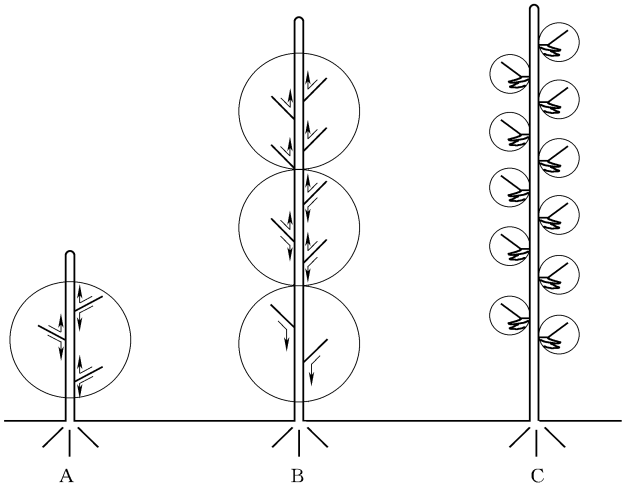


图 6-3　大豆不同发育阶段的同化产物运输的方向

箭头表示运输方向

A　三出叶阶段　B　茎生长和开花阶段　C　结实阶段，每片叶子主要供应腋内的果实

同化产物运输的基本方向是由源经过流到库。所谓源，又称代谢源，一般把制造或供应养料的组织、器官或部位称为源，绿色植物中，通常是指进行光合作用的功能叶片。库又称代谢库，是指利用、消耗或正在积累同化产物或其他养分的组织、器官或部位，如植物的生长点、发育中的幼叶、花、果实和种子等。流即同化产物的物质流，是指光合产物等从源到库的过程，包括连接源、库的输导组织的结构及其性能，如维管束的大小、连接方式、发育状况和运转能力等。在植物生长发育的一生中，源和库是相对的，是可以转化的（如图 6-4）。

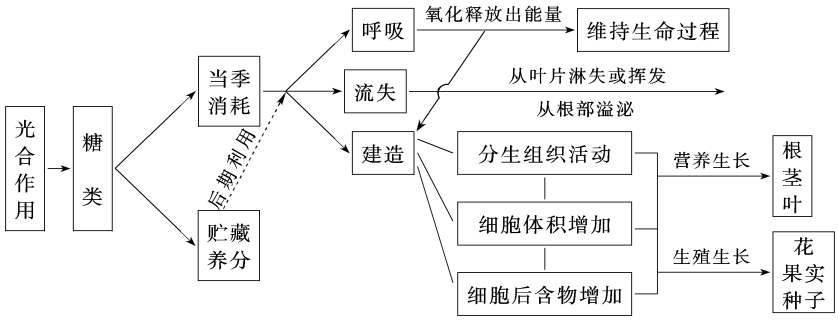


图 6-4　果树光合产物的来源与去向

例如，当发育中的叶片大小未达长成叶的 1/2 时，有机物质只输入不输出，此时该叶片为代谢库；当叶片长到 1/2～2/3 期间，有机物质既可输入也可输出，此期间该叶片同时具有源和库的作用；当叶片长达成叶的 2/3 以上时，有机物质只输出不输入，此时该叶片就完全成了代谢源。果实、种子形成时，它们是强大的库，吸引大量营养物质运入；当种子萌发时，种子又是源，子叶或胚乳内的营养物质运往幼苗的茎尖和根尖，供生长发育之用。源与库的转化意味着物质运输方向的变化。植物体内有许多库，各个库的强弱不同，库之间的竞争也影响筛管液流的方向。

有机物质在韧皮部除了进行纵向的单向或双向运输外，还可以在筛管间进行横向运输，但在一般情况下，横向运输很少，只有当纵向运输受阻时，横向运输才会加强，另外，有机物质的运输方向还与所运输的物质有关，少数物质（如生长素）在韧皮部中只能从形态学的上端向下端运输，即所谓极性运输。

（二）有机物质运输的度量

植物体内有机物质的运输快慢可用运输速率和运输率两个度量表示。

有机物质的运输速率，指的是被运输的物质在单位时间内所移动的距离，通常以 $cm \cdot h^{-1}$ 表示，大多数植物一般为 30～150 $cm \cdot h^{-1}$。不同种类植物或植物生长的不同阶段的运输速率不同，例如，同位素示踪法测得，大豆为 84～100 $cm \cdot h^{-1}$，甜菜为 85～100 $cm \cdot h^{-1}$，马铃薯为 20～50 $cm \cdot h^{-1}$，甘蔗约为 270 $cm \cdot h^{-1}$，柳树为 100 $cm \cdot h^{-1}$，南瓜幼龄时较快，约为 72 $cm \cdot h^{-1}$，老龄时则较慢，为 30～50 $cm \cdot h^{-1}$。

有机物质的运输率，指的是有机物质在单位时间内通过单位运输通道横截面积运输的数量，也称比集运量（SMT），通常用 $g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$ 表示。

$$\text{运输率 (SMT)} = \frac{\text{单位时间内转移的物质量 } (g \cdot h^{-1})}{\text{运输通道的横截面积 } (cm^2)}$$

例如，马铃薯的某一块茎在 100 d 内长成的质量为 210 g，其中有机物质占 24%，而与该块茎相连的匍匐茎韧皮部断面为 0.0042 cm^2，则韧皮部有机物质运输率：

$$\text{运输率 (SMT)} = \frac{210 \times 24\%}{24 \times 100 \times 0.0042} g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1} = 5\ g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$$

上述结果是以韧皮部断面计算的。进一步分析，有机物质是通过筛管运输的，筛管横截面积仅为韧皮部的 1/5，所以筛管的有机物质运输率为 $5 \times 5\ g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1} = 25\ g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$。据计算，大多数植物的运输率为 1～13 $g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$，最高可达 200 $g \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$。

阅读材料 6-1　有机物质运输的动力

关于同化产物运输的机制，在植物生理研究历史上，曾经提出过多种理论。目前，人们较普遍接受的是德国植物生理学家 Münch 于 1927 年提出的压力流动学说。这个学说的基本论点是：筛管内有机物质运输是由渗透作用产生的压力梯度推动的，是一个物理过程，筛管通道中存在着一个单向的呈密集流动的液流（集流），有机物质随液流的流动而运输。叶肉细胞光合作用产生的蔗糖和其他有机物质，经由共质体或质外体运输途径装入筛管，这个过程称为装载。蔗糖等装入筛管后，筛管内水势降低，从蒸腾流运上来的水分，沿着水势梯度，通过渗透作用进入筛管。渗透作用产生的压力推动水分及其中的溶质一起运往库区。蔗糖等到达库区后，即从筛管

卸出,供库细胞利用或贮藏。蔗糖卸出的结果是使筛管内水势升高,水分外流,可重新进入导管,继续在体内循环流动。这样,源端不断装载,库端不断卸出,筛管两端始终维持着压力差,使筛管内物质运输得以顺利进行(如图 6-5)。

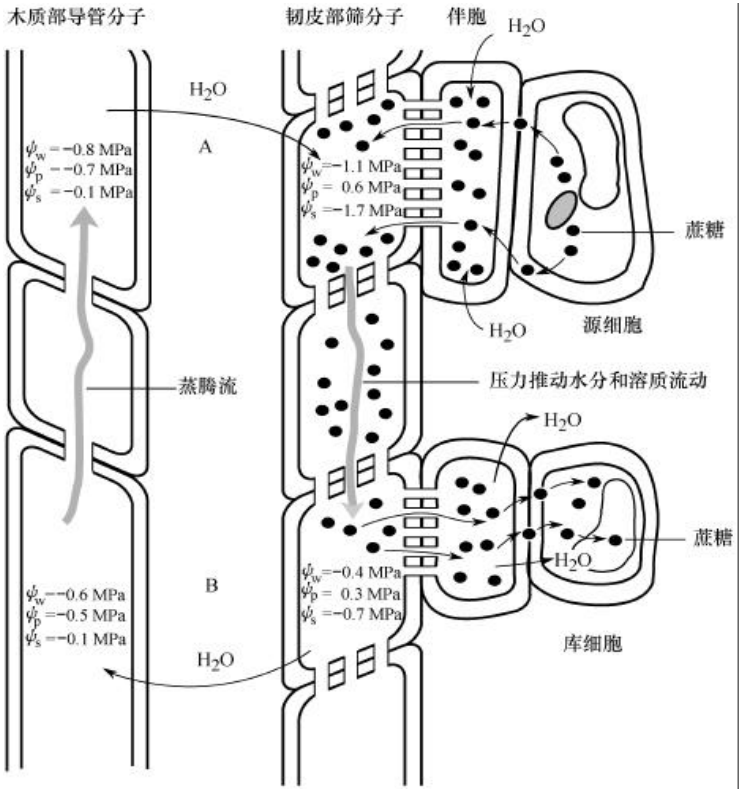


图 6-5　韧皮部内同化产物运输的压力流动学说

筛管分子主动装载源细胞的蔗糖和水分渗透进入,形成较高膨压(A),水分和溶质流到下端,筛管主动卸出蔗糖到库细胞,水分也流出,导致较低膨压(B)。水分随蒸腾流上升。水分因筛管主动装载而运到筛管(引自潘瑞炽,2004)

压力流动学说涉及的运输机制简练、明确、易懂,并为若干生理实验所支持。其一,韧皮部中确实存在着正压力,使其内汁液不断流动,筛管汁液自蚜虫吻针的溢泌现象(1 h 溢出液流的体积可超过被刺入筛管细胞容积的 10 万倍)就是证据。其二,用白蜡树干所做的实验表明,生长季节,随着树干距离地面高度的增加,韧皮部汁液中各种糖的浓度也在增加,但秋天落叶后,不存在随高度的浓度差。其三,某些微量活性物质,例如生长素,只有在输导组织两端存在糖浓度梯度时,才能和糖一起被运输。

但是,压力流动学说也对两个问题难以解释。其一,同一筛管中同时存在着物质的双向运输;其二,筛管不是中空的管道,而是充满胞间连丝或为胼胝质局部堵塞,液流通过筛孔时阻力相

当大，据估算总压力势需高达0.26 MPa才能驱使液流移动，这与植物体内的实际情况相差甚远。

后人对压力流动学说的补充，主要着眼于有机物质在流经筛管过程中的某些耗能过程。20世纪60年代，Thaine等提出了细胞质泵动学说，认为筛管分子内腔的细胞质呈几条长丝，形成胞纵连束，纵跨筛管分子，束内呈环状的蛋白质丝反复地有节奏地收缩与扩张，形成一种蠕动，把细胞质长距离泵走，糖分亦随之流动。不同的胞纵连束内物质的运输方向可以不同，所以成功地解释了筛管中物质的双向运输现象。同时，在筛管运输物质过程中，伴胞代谢活跃，不断向筛管提供ATP。在ATP的驱使下，K^+在伴胞和跨筛板之间进行快速循环，导致筛板两侧产生电位梯度，K^+从筛板一侧经筛孔移向带负电的另一侧时，也就带动了蔗糖分子的移动。上述理论认为物质在筛管中的运输过程中有一个消耗ATP的中间动力。

综上所述，有机物质运输的动力有两个方面：一是来自输导系统两端的压力势差，二是来自输导系统中间提供的动力。前者是有机物质运输的基本动力，后者是对前者的辅助与补充，二者相互配合，协同合作，共同推动着有机物质的运转。

第二节　有机物质的分配与调控

一、源－库单位

虽然同化产物运输的基本方向是由源到库，但是在植物体内有多个源器官和库器官，同化产物在源、库器官间的运输存在着时间和空间上的调节和分工。通常把一个源器官与直接接纳其输出同化产物的库器官及其间的输导组织所组成的供求单位称为源－库单位。如菜豆某一复叶的光合同化产物主要供给着生此叶的茎及其腋芽，则此功能叶与着生叶的茎及其腋芽组成一个源－库单位（如图6－6）；又如结果期的番茄植株，通常每隔三叶着生一果穗，此果穗及其下三叶便组成一个源－库单位（如图6－7）。必须指出，源－库单位概念是相对的，其组成不是固定不变的，它会随生长条件而变化，并可人为改变。例如，番茄通常是下部三叶向其上果穗输送光合同化产物，当把此果穗摘除后，这三叶制造的光合同化产物也可向其他果穗输送。源－库单位不仅在空间上有一定的分布，而且在一定的发育阶段也有变化，例如，成熟叶片在植株营养生长阶段主要向根和茎的分生组织供应营养，而当进入生殖生长阶段后，则主要向其生殖器官供应营养。源－库单位的可变性是整枝、摘心和疏果等栽培技术的生理基础。

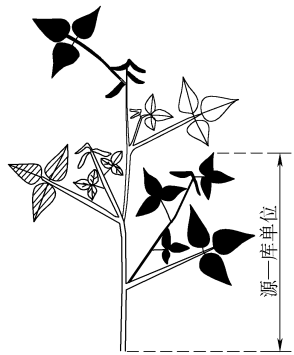


图6－6　菜豆的源－库单位模式图
（引自Tanaka和Fujita，1979）

需要全本请访问 www.ertongbook.com