绪　论

植物生理学的研究内容和任务

植物生理学(plant physiology)是研究植物生命活动规律及其与外界环境相互关系的一门科学。

植物生理学以高等绿色植物为主要研究对象，以揭示自养生物的生命现象本质及其与外界条件的相互关系，以为生产实际服务作为主要任务。

当今，随着分子生物学的迅猛发展，人们对植物生命活动奥秘的认识，已经从整体、器官、细胞水平深入到分子水平；另一方面，在宏观领域与环境科学、生态学等紧密结合，转向从生物圈及群体的角度进行综合研究。因而，植物生理学的研究内容日益广泛和深入。简而言之，植物生理学的研究内容可概括为以下几个方面：细胞生理、代谢生理、生长发育生理、逆境生理以及植物生理学的分子基础和生产应用。

植物细胞(plant cell)是植物体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、发育都发生在小小的细胞之中或者说源于细胞。植物细胞具有全能性，即植物体的每一个生活细胞都具有分化成一个完整植株的潜在能力。而植物细胞全能性的表现，则又依赖于细胞内基因的表达和调控。因此，要了解植物生命活动的规律和本质，必须从细胞水平、分子水平开展细胞生理的研究。

代谢(metabolism)是指维持生命活动过程中各种化学变化的总称。植物代谢生理主要是研究水分代谢、矿质营养、光合作用、呼吸作用及植物体内有机物质(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，从方向上可分为同化（或合成）和异化（或分解）。绿色植物代谢活动的一个最大特点是其自养性，能进行光合作用，这是代谢生理研究的一个重点领域。

生长发育(growth and development)是植物代谢活动的必然结果，生长发育生理主要研究植物的生长、分化、发育过程及其本质。具体来说，它包括细胞的分裂、伸长、分化，直至形态发生(morphogenesis)的各个方面：种子萌发、根、茎、

需要全本请访问 www.ertongbook.com

叶的生长以及开花、结实、衰老、死亡等过程，它是各种生命活动的综合表现。

逆境（environmental stress ）是指植物生长发育的不良环境条件（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反应，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相异，有其自身的规律和特点。植物逆境生理是今后值得深入研究的另一个重大课题，对祖国大西北生态农业的开发，有着特别重要的意义。

分子生物学（molecular biology）是研究核酸、蛋白质等生物大分子的形态、结构特征和规律性及其相互关系的科学。近年来，分子生物学的发展真可谓日新月异，并且迅速向生物学各个学科渗透，在分子水平（基因表达与调控）上植物生命活动规律的探讨对植物生理学产生了重大而深刻的影响，它使植物生理学研究的领域更广阔了，机制分析也更深入了。但分子生物学只是植物生理学的一个伴侣，不会取代植物生理学，正如一个多么复杂的生物大分子，不能代替多细胞的生物有机体一样。然而，我们必须十分关注分子生物学的发展和渗透，植物生理学老前辈罗宗洛教授曾多次鼓励青年植物生理学工作者多学一点分子生物学和遗传学，这是很有道理的。目前，国内植物生产类各专业未开设分子生物学和基因工程课程，因此，本教材除了在细胞生理，代谢生理及生长发育生理、逆境生理中紧密结合分子生物学知识外，还专门另设一章——植物生理学与分子生物学及基因工程。如果没有分子生物学和基因工程的基本知识，就无法学好现代植物生理学。

植物生理学既是一门基础理论学科，也是一门实践性很强的学科，它的诞生和发展与农业生产有着极为密切的关系。植物生理学是合理农业的基础，这一科学论断是非常正确的。当今，在光合效率与农业生产、作物对不良环境的抗性、提高作物体系的竞争能力、植物生长发育与激素、生物固氮、矿质营养吸收效率、遗传工程、细胞工程、菌根和土壤微生物、大气污染及病虫害综合防治等全球性农业亟待解决的重大研究课题中，有多项是属于植物生理学的研究范畴。这也充分说明植物生理学在农业现代化中占有非常重要的地位。因此，植物生理学与农业的关系也是一个必须给予高度重视的学习与研究的领域。对于高等农林院校本科学生来讲，更是如此。

以上各个部分概括了植物生理学宏观和微观的研究领域，有理论也有实践，彼此紧密相连，共同组成植物生理学的整体。同时也概括了植物生理学研究的不同水平：即分子、细胞、组织器官和整体水平、群体和群落水平；各种水平的研究，相互渗透、相辅相成，共同着眼于植物生理学的新发展、新高峰，都应受到重视，因此，植物生理学的任务就是在不同层次、不同水平上，研究和了解植物在各种环境条件下进行物质代谢、能量转化、信息传递和信号转导及形态建成等生命

活动的规律和机制，并服务于祖国的四个现代化，特别是农业现代化。

植物生理学的产生与发展

任何一门学科的产生和发展都离不开生产实践。植物生理学也是如此，生产实践决定植物生理学的产生，并随着生产力和其他学科的发展而发展。同时，植物生理学的发展又可推动生产的发展，并在实践中丰富自身。

植物生理学的奠基　植物生理学作为一门独立完整的学科体系形成之前，经历了漫长的奠基历程。我国古代劳动人民在生产实践中总结出许多有关植物生理学的知识。周肇基在《中国植物生理学史》（1998 年）一书中对此进行了系统和全面的论述，对弘扬中华民族科学技术成就，以及教育学生都有重要意义。在西欧也有许多古代植物生理学知识的记载。

在公元前 14～前 11 世纪殷墟甲骨卜辞拓片中就有“禾有及雨 三月”“雨不足辰、不佳、年祸”等记载。可见殷人已经认识到水分对植物生长的重要性以及作物具有一定的耐涝性。这些资料比起古希腊的记载至少要早 1 000 余年。早在公元前 3 世纪，战国荀况著《荀子·富国篇》中就记载有“多粪肥田”同时期，在韩非著《韩非子》中记载有“积力于田畴，必且粪灌”，这反映战国时期古人对作物施肥、灌溉已相当重视。

公元前 1 世纪，西汉《氾胜之书》中，已将施肥方式划分为基肥、种肥和追肥；并且在书中总结了我国人民在距今 2 100 多年前创造的“区种法”；“汤有旱灾，伊尹作为区田，教民粪种，负水浇稼，区田以粪气为美，非必须良田也”；“凡耕之本，在于趣时，和土，务粪泽，早锄草获”，更是把作物水肥管理提高到了农业之根本的高度。在该书中还提出了种子安全贮藏的要点是“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，是种子安全贮藏的关键所在。

公元 6 世纪 30 年代北魏贾思勰著《齐民要术》，是中国古代最完整的一部综合性农书，该书中描述的“热进仓”贮麦法：“日曝令干，及热埋之”，可达到种子安全贮藏之目的，民间至今沿用。《齐民要术·种枣》载有“嫁枣法”：“正月一日，日出时，反斧斑驳椎之。名曰‘嫁枣’。不斧则花而无实，斫则子萎而落也。”《齐民要术·种李》载有“嫁李法”：“正月一日或十五日，以砖石著李树枝中，令实繁。”其要点是在枣、李的休眠期，用斧头的钝头在树干上敲打或用砖石停放在树杈间，使果树枝条的韧皮部受到一定程度的伤害，减少光合产物向下运输，枝条上部可获得较多有机营养，可收到增加开花结实的效果。该书中有关绿肥应用也有记载：“若粪不可得者，五六月中概种绿豆，至七八月犁掩杀之，如以粪粪田，则良美与粪不殊，又省功力。”此后过了 200 年，西欧的罗马人于公元 8 世纪末才开始利用动物粪便、石灰、石膏和豆科植物作肥料。根据克吕泥僧院的记录，在法

国南部直到 11 世纪，先进的庄园里才开始使用肥料。

公元 1149 年宋代陈旉著《农书》中指出：水稻田过肥会造成“苗茂而实不坚”的恶果，这就指明了在水稻生产中要注意处理好营养生长与生殖生长的相互关系。

最早认识生物的气体代谢的是我国明末清初《天工开物》(1637)的著者宋应星(1587—1660?)，他在‘论气’中指出“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。”这表明 300 多年前已经明确提出了植物生活中需要空气营养的重要观点。90 年后，Stephen Hales (1677—1761)在 1725—1727 年间才提出植物能吸收和放出气体，空气对植物生长很重要。

上述中国和西欧的古代生产实践和有关植物生理学知识的记载，都有一个共同的特点，即都是属于生产实践经验的总结，尚不能上升至理论加以解释。但这些知识的积累，正是植物生理学萌芽的基石。

世界上最早进行植物生理学实验的学者是荷兰的 Van Helmont(1577—1644)，他用盆栽小柳树，每天只浇雨水，5 年后柳树增长了 74.4 kg，而盆中土壤只减轻了 57 g，从而推论水是植物长大的物质来源。此后，1699 年英国学者 John Woodward (1665—1728)分别用雨水、河水和加入了花园土的水作薄荷的灌溉试验。结果发现加入了花园土的水浇灌的薄荷生长最好，河水次之，雨水洗灌的最差，他的结论是“单纯的水对于植物的生长发育是不够的。”他意识到土壤中有植物生长必需的物质存在，这预示了植物对矿物质营养的需求。

公元 18 世纪后半叶，英国学者开始了对光合作用的探索。1776 年，J. Priestley(1733—1804) 最早观察到植物可以“改善空气”。1779 年荷兰学者 J. Ingenhousz(1730—1799)证实，绿色植物只有在光下才能‘净化’空气，即吸收二氧化碳、释放氧气。1804 年 N. T. de Saussure (1767—1845)实验证明植物在光下利用 CO_2 进行光合作用而生长，从而逐步建立了空气营养的理论。

公元 18 世纪 80 年代进入了气体化学时代，法国学者 A. Lavoisier 指出，呼吸是燃烧的一种形式，在呼出的气体中含有水汽，首次指明，呼吸中吸收氧气后可产生二氧化碳和水。18 世纪末，逐步建立起了呼吸的总概念。

植物生理学的诞生与成长　植物生理学在生产实践和科学实验的母体中经过千年孕育，终于在公元 19 世纪后半叶脱颖而出。1840 年 J. von Liebig (1803—1873) 创立了植物矿质营养学说，提出施矿质肥料补充作物对矿质营养的消耗。1845 年德国学者 J. R. Mayer (1814—1878) 提出植物光合作用中积累的化学能来源于太阳能，并认为这种转化对阐明能量转化与守恒定律是一个特别重要的例证。1859 年，德国学者 J. von Sachs、W. Knop 和 W. Pfeffer 等人创立了植物的无土栽培技术，这是对植物营养研究的重大贡献。他们还对植物

的生长、光合作用等开展了大量的科学实验，使植物生理学逐渐形成为一个完整的学科体系，其重要标志是 J. von Sachs (1832—1897) 于 1882 年撰写的《植物生理学讲义》和课程的问世以及他的弟子 W. Pfeffer 三卷本《植物生理学》巨著的出版(1904 年) 。因此,J. von Sachs 和 W. Pfeffer 被称为植物生理学的两大先驱。

植物生理学的迅速发展 20 世纪植物生理学进入了迅速发展的时期。1920 年,美国学者 W. W. Garner 和 H. A. Allard 发现了植物光周期现象，发育生理学获得了新进展。物理学、化学的发展以及技术、设备、方法的进步，使得植物生理学的各个领域都取得了突飞猛进的发展。 20 世纪 30 年代到 60 年代相继发现了五大类植物激素。 50 年代，美国学者 M. Calvin 等采用 ^{14}C 示踪技术和层析技术，揭开了植物光合碳循环 (C_3 途径) 之谜。紧接着在 60 年代末期，M. D. Hatch 和 C. R. Slack 又发现了 C_4 双羧酸途径(C_4 途径)。在发现 C_3、C_4 途径的同时，还发现了光呼吸和景天酸代谢途径以及光敏色素、钙调素等等。植物组织培养也取得了飞速发展，并且在生产领域得到广泛应用。

近 20 年来，随着遗传学、分子生物学、基因工程技术的迅速发展，植物生理学的研究正在进入一个崭新的发展阶段，即在分子水平上研究植物的生长、发育、代谢及其与环境的相互作用等重要生命过程或现象的机制以及有效地调控这些生命过程为人类服务方面，取得了一系列新成果、新进展。作为植物生理学界的权威性综合刊物 Ann. Rev. of Plant Physiology (植物生理学年报) 也在 1985 年改名为 Ann. Rev. of Plant Physiology and Plant Molecular Biology(植物生理与植物分子生物学年报) 。在国际上最有影响的美国植物生理学会也从 1989 年起创立新刊 The Plant Cell 以适应植物分子生物学迅速发展的需要。中国植物生理学会主办的《植物生理学通讯》也从 1993 年开始,特地辟出‘ 植物生理与分子生物学 ” 专栏，反映一些重要领域在分子水平上的最新研究进展。

中国植物生理学的发展 我国现代植物生理学起步较晚，最早是张挺 (1884—1950) 从日本留学回国，自 1914 年起在武昌高等师范学校任教，讲授植物生理学，并编有讲义。其次是钱崇澍 (1883—1965)1915 年从美国留学回国，先后在金陵大学、厦门大学讲授植物生理学，并编写有讲义和实验指导，1917 年在国际刊物上公开发表 “ 钡、锶及铈对水绵的特殊作用 ” 论文。在国内第一位从事植物生理学实验研究并发表论文的是李继侗 (1892—1961)。20 世纪 30 年代从日本、美国留学回国的罗宗洛 (1898—1978)、汤佩松先后在中山大学、中央大学、武汉大学从事植物生理学的教学、科研工作，培养了不少人才，为中国的植物生理学奠定了基础。罗宗洛等在氮素营养及微量元素研究方面做出了较大的贡献。1941 年汤佩松和王竹溪发表了 “ 活细胞水分关系的热力学论述 ”，美国著名植物生理学家 P. J. Kramer 高度评价了这篇论文的先驱性贡献和首创地位。

需要全本请访问 www.ertongbook.com

殷宏章在植物感光运动和磷酸化酶、娄成后在植物感应性及电生理、崔澂在植物激素等研究领域都获得了重要研究成果。 1949 年新中国成立后，中国的植物生理学获得了很大的发展。主要表现在全国植物生理学研究与教学机构、专业的设立和扩大；为国家培养了大批的植物生理学专业人材。中国植物生理学会会员在 1963 年成立时约为 425 人，目前已发展到 5 000 余人；创办了学术刊物《植物生理学通讯》和《植物生理学报》、《植物学报》等，出版了数十种植物生理学教材和百余部专著；拓宽了研究领域，填补了空白，并有创新，硕果累累。有些研究（如光合磷酸化中间高能态的发现，光合膜、色素蛋白和有关电子载体蛋白复合物结构与功能及其调控的研究，关于胞间联络与原生质细胞间运动的研究，P－蛋白的发现，春化过程特异蛋白的鉴定和春化相关的 cDNA 克隆，采后生理，逆境生理，原生质体培养，植物呼吸代谢多条路线，生物固氮以及转基因植株的研究等）接近或达到世界先进水平。此外，中国的植物生理学还紧密联系农业生产实际，以作物的高产稳产、优质、高抗（抗病虫、抗旱）为中心，在植物激素和生长调节剂的应用、作物群体生理研究与实践、高抗逆性作物品种选育及植物细胞和组织培养技术的应用等方面都取得了许多成果，为祖国的农业现代化做出了积极的贡献。

新世纪植物生理学的展望

科学家预言，21 世纪是生命科学的世纪，而且必然是一个各学科相互渗透与相互交融的“大生物学”时代。作为研究植物生命活动规律及其与环境相互关系的植物生理学，处在生命科学的枢纽地位，肩负着繁重使命。在 21 世纪，全世界将面临着人口、粮食、能源、资源和环境等一系列社会问题挑战，植物生理学在解决全球五大问题中，特别是在与人类生存休戚相关的农业生产的持续发展中，扮演着十分重要的角色，任重而道远。植物生命活动是物质代谢、能量代谢、信息传递和形态建成的综合过程，展望 21 世纪，植物生理学研究的趋势可归纳为以下几个方面：

（1）与其他学科交叉渗透，从研究生物大分子到阐明个体生命活动功能、生产应用与环境生态相结合

世界科学发展史表明，没有学科之间的交叉和渗透，就没有现代科学和现代生物学。学科的交叉和渗透是 21 世纪植物生理学的发展趋势。在 21 世纪，植物生理学将继续受到来自两个方面的冲击和挑战。

在微观方面，由于生物科学领域中的细胞学、遗传学、分子生物学的迅速发展，使植物生命活动机制方面的研究继续向分子水平深入并不断综合。从生命科学研究的总体上来看，已表现出研究集合的趋势，即从“分子生物学”（molecu-

lar biology)到“整合生物学”(integral biology)；从单个基因的研究发展到基因学和基因组，从基因组研究发展到基因组学。它强烈地影响到植物生理学的发展趋向。突变体的利用使得花的发育研究取得了突破性进展，但研究成花过程不能完全依赖于突变体。植物体内各类基因的时空顺序表达调控着植物的生长发育，拟南芥菜和水稻等多种作物的基因组研究计划和已经启动的重要植物功能基因组研究计划为人类从整体上认识植物的生长发育机制提供了最好的机会。目前，分子生物学所进行的蛋白质、核酸和生物膜 3 个主要方面的研究，实际上也是植物生理学的研究内容。例如有关光合细菌反应中心结构与功能的阐明，正是不同学科间交叉渗透、相互协作的结果。在人们继续对光合作用深入研究时，仍需要用生物化学手段来提纯光合作用中的某些关键酶，然后研究其特性；用生物物理的方法分离光合膜组分，然后研究它们的作用光谱性质；用分子生物学技术克隆编码光合蛋白的基因，研究它们在发育过程中的表达和调控；从生理的角度研究上述这些组分的相互作用，从而在叶绿体、细胞、叶片和植物整体水平上进一步揭开光合作用过程和功能之谜。实现日光能转变为化学能的工厂化是人类共同的目标。在改造植物的共同任务中，植物生理学是分子生物学的重要基础，分子生物学可以看作为植物生理学的“学科伴侣”(subject companion)。像耐贮藏番茄转基因工程就是在植物生理学家杨祥发完成了乙烯生物合成机制的研究基础上而获得成功的。

在宏观方面，植物生理学与环境科学、生态学等密切结合，产生了环境生理学(environmental physiology)、生态生理学(ecological physiology)，使生理学朝向更为综合的方向发展，即由植物个体扩大到群体一人类一地球一生物圈的大范围，大大扩展了植物生理学的研究范畴。植物生理学应用于生产的趋势会更加明显，在农业方面，将会遍及指导合理灌溉、合理密植、科学施肥、调节作物生长发育、控制同化物分配、改善产品质量、设施栽培、保鲜贮藏和育种繁殖及作物抗病、抗虫、抗盐、抗旱、抗涝、抗寒等过程。随着航天事业的发展，宇宙生物学将有着广阔的发展前景，探索金星、火星等地球外行星上，在缺 O_2、缺水、低温、紫外辐射等极端的环境条件下生命存在的可能性及其特殊生理生化代谢类型，还有植物在宇宙失重条件下的生理生化变化都将成为人类 21 世纪生命科学的重大研究课题。

对植物与环境关系的研究，也有一个从宏观到微观的发展过程，即从微观的角度深入对这种宏观关系的认识和调控。植物对逆境胁迫的反应及适应性机制将是今后相当长一段时期的重大研究课题，对我国西部大开发有重要的现实意义。

随着系统科学、控制论理论、数学模拟、电子计算机及信息技术、航天技术、纳米技术等新技术、新理论的应用和发展，将会不断地向植物生理学输入新理

论、新概念、新思维、新技术及新方法，植物生理学将会以崭新的面貌展现于 21 世纪。可以预见，在 21 世纪，植物生理学和环境保护、资源开发、航天、医药、食品工业、轻工业及商业等的关系将日益密切。

(2) 对植物信号传递和转导的深入研究，将为揭示植物生命活动本质，调控植物生长发育开辟新的途径

半个多世纪以来，随着分子生物学和遗传学的发展，人们已经明白，核酸是一切生物遗传信号的载体，并通过所谓中心法则来完成基因表达。近 30 年来，人们更进一步发现在动物和植物体内都存在着环境信号、代谢信号的传递问题；同时植物从感受环境刺激到作出生理反应，还必须通过细胞的信号转导系统，才能实现。

植物体内信号传递（ signal transportation）和信号转导(signal transduction)在植物生命活动过程中占据着举足轻重的关键地位，一旦植物体内信号传递和转导机制在分子水平上得以认识和调控，许多在 20 世纪内尚未揭示的植物生命现象的本质将会在 21 世纪里展现出来。像植物开花机制，查清开花刺激信号传递和转导的问题就是关键所在；又如光形态建成问题，查清光敏色素、隐花色素等光受体如何接受光信号以及在传递光信号中的下游组分也同样是关键问题。

目前有关信号传递的研究包括：信号受体（化学的和物理的信号感受）、胞间信号传递(物理的、化学的信号和方式)、胞内信号传递(第二信使系统)。世界上生物具有复杂的多样性，但是生物中同样存在着许多基本的共同点，信号传递就是生命现象中的共同点之一。所谓第二信使系统是将来自外部的环境信号和胞间信号传递到胞内，使细胞产生相应生理反应的媒介。 cAMP、钙和磷酸肌醇等三种信使系统是当前研究最多的细胞内信号传递系统。其中 cAMP 信使系统的研究还处在起步阶段。细胞内信号传递和转导是一个由多级反应构成的级联系统，包括信号、信号结合蛋白，蛋白激酶和由蛋白激酶控制的许多功能蛋白共同完成的。当前，国际上在植物激素、病原体和保卫细胞等方面的信号传递和转导研究最为活跃。已有科学实验证明，采用物理、化学、生物等方法和技术不仅能改变信号的传递，还能改变信号的类型。在 21 世纪,对光信号、植物激素信号、重力信号、电波信号及化学信号等所诱导的信号传递和转导机制的深入研究，将会揭开植物生理学崭新的一页。

(3) 植物生命活动过程中物质代谢和能量转换的分子机制及其基因表达调控仍将是研究的重点

在自然界中，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。因而，在新世纪里，对植物生命活动过程中物质代谢和能量转换的深入研究占有特别重要的位置。由于光合作用在植物乃至在地球上能量和物质循环中的作用和地位，因而对光合作用能量转换的研究倍受重视。近 20

多年来，诺贝尔化学奖中就有三次是与光合作用能量转换研究有关：1978 年能量转换的化学渗透学说；1988 年细菌光合反应中心三维结构的阐明以及 1992 年电子传递的马库斯理论。当前的研究热点集中在探讨氧的释放机制和类囊体膜的各部分以及相关的四大蛋白复合体、关键酶 Rubisco 的结构和功能及活性调节上。光合作用（也包括呼吸作用）能量转换机制将在分子水平和超分子水平上得到阐明。同时，目前将光合能量转换机制与生理生态联系起来进行研究正在走向高潮。这类研究不仅能够较全面地了解影响田间作物光能转换效率的原因，并且还将逐渐寻找出各种改善的途径（包括各种理化技术，基因表达调控等），从而将光合能量转换机制研究与解决人类面临的粮食、能源问题紧密联系起来，以便在生产中发挥更大的指导作用。植物次生代谢及其产物（如植物毒性物质、植物色素、类萜等等）的分子生物学和分子遗传学及其代谢关键酶的鉴定和克隆等，亦将成为 21 世纪植物生理学研究的新热点。

学习植物生理学的要求和方法

植物生理学属于基础理论学科，也是一门实验学科，实践性很强。世界上只有那种来自于生产实践、符合自然规律的理论，同时又能指导实践的学科才有强大的生命力。植物生理学从其诞生迄今之所以受到人们的重视，最根本的原因就是它来自于农业生产实践和科学实验，能帮助人们认识植物生命活动的基本规律及其与环境的相互关系，能为栽培植物、改良植物提供理论依据，并能不断地提出控制植物生长发育的有效方法，服务于人类。这就是植物生理学的基本特性。为学好植物生理学，必须要有正确的观点和学习方法。

首先，要建立历史的观点、发展的观点。既要了解植物生理学的过去和现在，又要知道本学科的发展趋势。作为初学者，必须认真阅读教材，掌握好本学科的基本概念、基本理论知识及科学实验方法。但教材总是落后于科学实验和生产发展的，科学知识是不断发展更新的。因此，必须重视学习植物生理学研究中的思想方法和创新精神，学会查阅国内外科技文献，注意了解学科发展的新成就，新动向。而不要把主要精力放在死记硬背已有的研究结论上，要在学习前人总结的理论知识基础上，提出问题，分析问题，善于独立思考，并进行自己的探索。同时要注意辩证思维，把握知识间的内在联系。植物生命活动是动态的，植物与环境之间、体内的各种生理代谢过程之间、各器官生长、分化、发育之间都是紧密相连的，并处于经常变化之中，只有摆脱孤立静止的和片面的思维方式，才能学到真正有用的知识。

其次，要坚持理论联系实际。在学习植物生理学的理论知识，如光合作用机制、激素作用机制时，一定要认真学习相关研究的实验设计思路、方案、方法及实

验结果和结果分析。在某种意义上说，它比学习一个研究结论要重要得多。也要重视实验课的学习，以验证和丰富课堂理论，掌握科学实验方法，加强实验技能的训练，克服高分低能现象。此外，植物生理学诞生于农业生产实践，又要服务于生产实践，因此要特别重视观察和联系农业生产实际，到生产实践中去发现问题，进行周密的调查、研究、观察、分析和综合，以解决生产实际中的问题，从生产实践和科学实验中提高和发展植物生理学的理论知识。

思 考 题

1. 什么叫植物生理学？植物生理学研究的内容和任务是什么？
2. 植物生理学是如何诞生和发展的？从中可以得到哪些启示？
3. 21 世纪植物生理学的发展趋势如何？
4. 如何看待中国植物生理学的过去、现在和未来？
5. 怎样才能学好植物生理学？

参 考 文 献

1 江苏农学院主编植物生理学.北京：中国农业出版社，1986
2 王忠主编.植物生理学.北京：中国农业出版社，2000
3 潘瑞炽，董愚得编著.植物生理学.第三版，北京：高等教育出版社，1995
4 周肇基.中国植物生理学史.广州：广东高等教育出版社，1998
5 中国植物生理学会秘书处编.机会与挑战——21 世纪中国植物生理学展望（上海）.1993
6 中国植物生理学会编.中国植物生理学会第八次全国会议学术论文汇编（厦门）.2000

Ⅰ 细 胞 生 理

1 植物细胞的亚显微结构与功能

细胞(cell)是生物体(病毒和噬菌体除外)结构和功能的基本单位。植物和其他生物一样,都是由无数功能和形态结构不同的细胞组成的,植物的一切生命活动都发生在细胞之中。

一般而言,细胞是很小的,只能借助于显微镜才能观察到。16世纪末至17世纪初,人们用组合镜片开始了对微观世界的探索。1665年,英国学者Hooke用他自制的显微镜观察到软木上有许多排列紧密的蜂窝状小室,并命名为"细胞"。1838—1839年,德国植物学家Schleiden和动物学家Schwann创立了细胞学说,提出"细胞是有机体,动物和植物都是这些有机体的集合物,它们按照一定法则而排列在动植物体内。"恩格斯把细胞学说、能量守恒和转化定律及进化论并列为19世纪自然科学的三大发现。19世纪末至20世纪初,人们在光学显微镜下,发现了细胞的主要结构单位和细胞的无丝分裂、有丝分裂、减数分裂,以及性染色体。在20世纪30～40年代细胞学和生物化学的结合,使细胞组成和细胞各部分功能的认识不断深化。细胞化学方法的应用,获得的最早和最重要的发现之一是:证实线粒体是进行有氧呼吸,释放能量的场所。

光学显微镜受光的性质制约,其最大的放大倍数未达到2 000倍,只局限于识别0.2 μm以上的物体。由于用电子束代替了光束的电子显微镜的问世,其最大放大倍数目前已达3亿倍,分辨率可达0.001 μm。利用电子显微镜和超薄片新技术已经发现了线粒体、叶绿体和高尔基体等的亚显微结构(submicroscopic structure),即指只能在电子显微镜下看到的内部结构,这还包括不同类型的内质网膜,初生壁结构物质纤维素微纤丝网状结构。后来又发现了由微丝系统、微管系统及中间纤维系统所组成的细胞骨架。近二三十年来,更由于电镜技术与同位素示踪、层析技术、超速离心技术以及分子生物学技术的结合和发展,使人们在细胞水平,分子水平上逐步认识了细胞各个部分的亚显微结构和功能。生物的细胞结构与功能是协调统一的,生物体内的一切代谢过程和各种生理活

需要全本请访问 www.ertongbook.com

动，都是在细胞内展开的，并与细胞结构紧密相连。本章将从细胞亚显微结构与生理功能结合的角度，探讨细胞生理学的若干问题，可为深入学习植物体生命活动过程及其规律奠定必要的基础知识。

根据细胞的结构和生命活动方式，所有生物细胞可分为两大类，即原核细胞（prokaryotic cell）和真核细胞(eukaryotic cell)。除细菌和蓝藻以外的低等植物和高等植物均由真核细胞构成。真核植物细胞由细胞壁和原生质体组成。细胞与细胞之间由许多称为胞间连丝的结构相连。与动物细胞相比，植物细胞特有的细胞结构和细胞器包括 细胞壁、液泡、叶绿体和其他质体(图 1－1)。

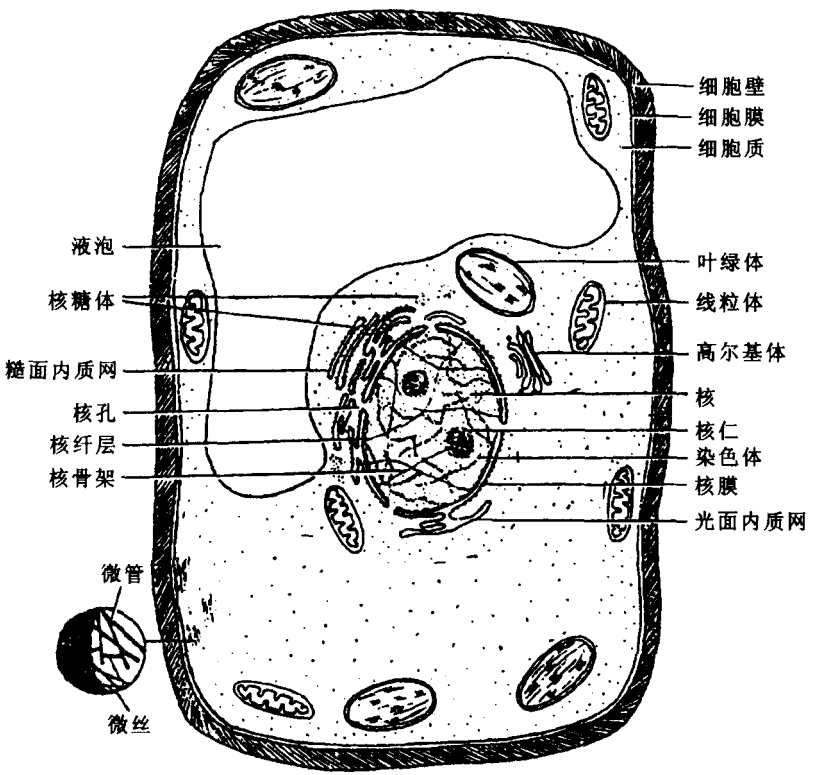


图 1－1 细胞模式图

(引自翟中和等，2000)

1.1 细 胞 壁

植物细胞与动物细胞相比，最显著的特征就是具有细胞壁（cell wall)。细胞壁绝不是细胞的非生命组成部分，除了含有大量的多糖之外，也含有多种具有生

理活性的蛋白质，参与多种生命活动过程，对植物生活有重要意义。

1.1.1 细胞壁的化学组成

高等植物和绿藻等细胞壁成分中 90%是多糖（polysaccharides），包括纤维素，半纤维素、果胶物质；此外还含有结构蛋白、酶类、木质素以及矿物质等。

纤维素(cellulose）是植物中最广泛的骨架多糖，植物细胞壁和木材大约一半是由纤维素组成的。纤维素分子大约由 300～8 000 个 β－D－吡喃葡萄糖残基以 β－1,4－糖苷键连接而成的无分支的长链，相对分子质量大约在 50 000 到 400 000 之间。

半纤维素(hemicellulose ）也是细胞壁中广泛存在的多糖，其主链是一条 β－1,4－吡喃葡萄糖残基的多聚物直链，侧链各异，可被稀碱溶液提取。它可分为多聚己糖和多聚戊糖两类。多聚己糖中包括多聚甘露糖和多聚半乳糖，主要存在于秸秆、木材之中。多聚戊糖主要有多聚木糖和多聚阿拉伯糖，前者存在于芦苇、木材中，后者存在于花生壳中。

果胶物质（pectic substances ）是胞间层和初生壁的主要成分。果胶物质是一类成分比较复杂的多糖，它是由半乳糖醛酸组成的杂聚糖，根据其成分和理化性质可分为三类：即果胶酸、果胶和原果胶。果胶酸（pectic acid）的主要成分是多聚半乳糖醛酸，是水溶性的，其羧基离解而与钙、镁结合生成果胶酸盐，大量存在胞间层中。果胶(pectin)是半乳糖醛酸酯及少量半乳糖醛酸以 α－1,4－糖苷键连接而成，也是水溶性的，存在于胞间层和初生壁中。原果胶（protopectin)是由果胶酸，果胶与其他多糖（阿拉伯聚糖、半乳聚糖、鼠李聚糖等）结合而成。它不溶于水，主要存在于初生壁中，在苹果和柑橘皮中含量丰富。在稀酸和原果胶酶作用下，原果胶可转变为可溶性果胶，然后用乙醇使之沉淀，再加糖加酸使之成为冻胶而制成果酱、果膏及奶糖等。

结构蛋白(structural protein） 是细胞壁的重要组成部分之一。最早发现的结构蛋白是伸展蛋白 (extensin）。它在初生壁中约占壁干重的 5%～10% ,是一类富含羟脯氨酸的糖蛋白（hydroxyproline-rich glycoprotein，HRGP） ,其中羟脯氨酸(Hyp)含量占 30%～40%。羟脯氨酸残基与阿拉伯聚糖或半乳聚糖共价结合。伸展蛋白分为两类：一类不溶于水，称之为伸展蛋白 －1 ,即早期发现的壁结构蛋白；另一类可溶于水，称之为伸展蛋白 －2，它与抗逆性有关。迄今，已从植物细胞壁中分离出多种结构蛋白，如富含苏氨酸和羟脯氨酸的糖蛋白(THRGP)、富含组氨酸和羟脯氨酸的糖蛋白 (HHRGP)等(表 1－1)。1986 年，ondit 和 Meagher 从矮牵牛基因文库中分离了 *grp－1* 基因，它编码的富含甘氨酸的蛋白质 GRP－1 由 384 个氨基酸组成，其中 67%为甘氨酸。

表 1-1 植物细胞初生壁结构糖蛋白的化学组成

糖蛋白	蛋白质/%	糖类/%	糖的组成/%		
			阿拉伯糖	半乳糖	葡萄糖
THRGP	70	30	100	0	0
HHRGP	58	42	63	37	0
HRGP	60	40	90	6～7	2

植物细胞壁中至少分布有 20 种以上的酶，大多数为水解酶类，少数属于氧化还原酶类。细胞壁中主要的酶类有：纤维素酶、多聚半乳糖醛酸酶、酸性磷酸酶、β－葡糖苷酶、β－甘露糖苷酶、阿拉伯糖苷酶、β－木糖苷酶、淀粉酶、果胶甲基酯酶、海藻糖酶、过氧化物酶及苹果酸脱氢酶等。有些酶能够溶于盐溶液，表明是离子型结合的，有些则是共价结合于壁中的，有些酶是糖蛋白。过氧化物酶在细胞壁中含量很丰富，它以可溶性的、离子型结合和共价结合的三种形式存在。

植物凝集素(lectins) 是一类存在于细胞壁中能与多糖结合或使细胞凝集的蛋白，已发现 100 多种，多数为糖蛋白。各种凝集素在化学组成上有较大差别，但它们对糖基结合都具有专一性，即凝集素上的结合部位与相应的糖构型之间存在着一定的互补关系，为其识别的基础。

木质素(lignin) 不是糖类，而是苯基丙烷衍生物的单体构成的聚合物。一般而言，针叶树的木质素主要是松柏基丙烷的聚合物；阔叶树的木质素是松柏基丙烷和丁香丙烷的聚合物，而稻类和竹类植物的木质素则是松柏基丙烷、丁香丙烷和对－甲香豆丙烷的聚合体。木质素是植物细胞壁的一种结构成分，可以增加细胞壁的抗压强度。特别是在木本植物成熟的木质部中，其含量可达 18%～38%，主要分布在纤维、导管和管胞中。

矿质元素(mineral element) 也是细胞壁的重要成分之一，其中最重要的是钙的存在，其浓度约为 10^{-5}～10^{-4} mol·L^{-1}，壁中 Ca^{2+} 浓度远远大于胞内，是植物细胞最大的钙库。Ca^{2+} 和细胞壁聚合物交叉点的非共价离子结合在一起，对细胞伸长有抑制作用。

孙大业等(1993) 发现细胞壁中有钙受体——钙调素（calmodulin，CaM ）和 CaM 结合蛋白(calmodulin binding proteins，CaMBPs)的存在。

1.1.2 细胞壁的亚显微结构

典型的高等植物细胞壁可分为三层：胞间层（intercellular layer)、初生壁(primary wall) 以及次生壁(secondary wall)。

这里重点讨论初生壁的亚显微结构。细胞壁中的主要成分纤维素分子通过彼此间的羟基形成的大量氢键相互平行地集结成立体晶格状，称为分子团或微团(micelle)。大约每 20 个微团集结成束，这种纤维束称为微纤丝（microfibril)，直径为 10～25 nm。多个微纤丝又组成大纤丝（macrofibril)(图 1－2)。电子显微镜下可看到的细丝，就是微纤丝，细胞壁就是以纤丝素微纤维为主体所构成的网状结构(图 1－3)。

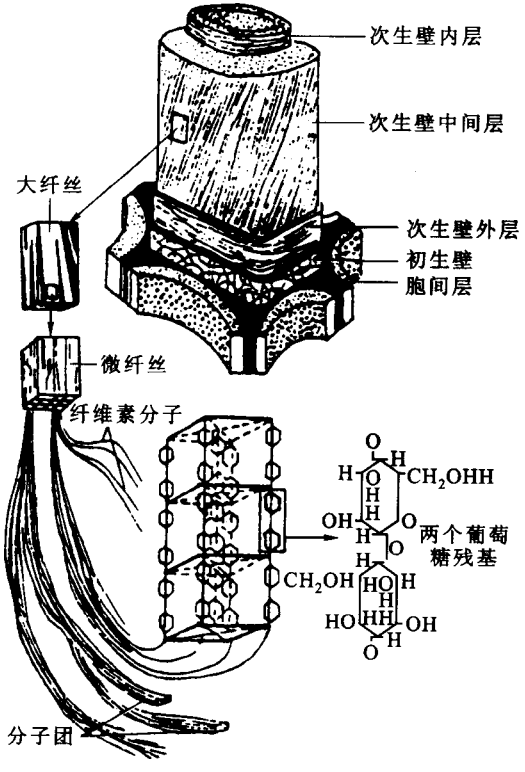


图1－2　细胞壁的亚显微结构图解

细胞生长过程中，在内质网核糖体形成的伸展蛋白（伸展素），经高尔基体分泌到细胞壁中通过肽键交联形成一个独立的网状系统，与纤维素网系互为补充。

细胞壁中各种多聚物大分子是如何组建成一个完整细胞壁结构，有多种假说，其中影响较大的是细胞壁“经纬”模型假说，认为初生壁是由两个交连在一起的多聚物——纤维素微纤丝和伸展蛋白网络之间通过环绕在微纤丝外的封闭型的伸展蛋白相互交织而成的结构，悬浮在亲水的果胶——半纤维素胶体基质中。其中，微纤丝是‘经’(warp)，平行于壁平面排列，而伸展蛋白是‘纬’(weft)，垂直

于壁平面排列。在纤维素微纤丝网孔之间有以氢键与其连接的木葡聚糖作为“闩锁”(latches)控制微纤丝在伸展蛋白网孔之间的滑动，进而影响细胞的伸展生长。环绕在纤维素微纤丝周围的伸展蛋白分子大部分是螺旋体构象，但也含有一些非螺旋体的纽结（kinks）而发生弯曲。伸展蛋白分子之间通过形成异联酪氨酸基团相聚在一起（图 1－4）。

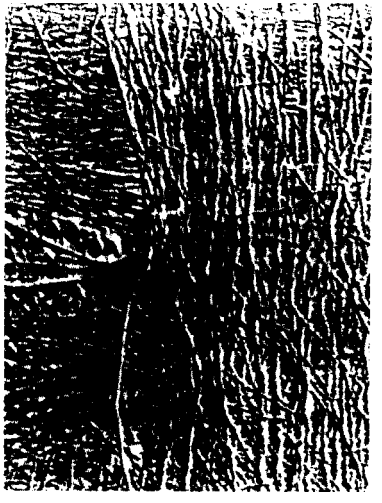


图 1－3　电镜下的细胞壁结构图
（引自 Bidwell，1979）

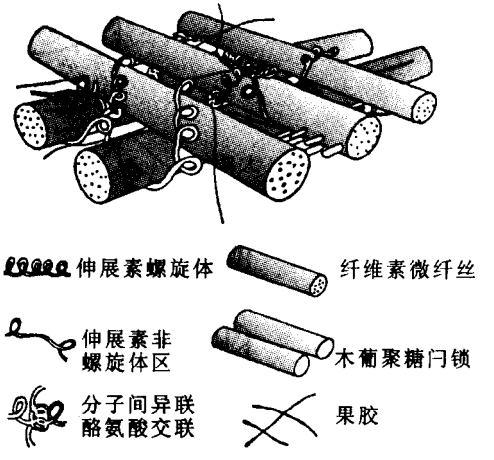


图 1－4　细胞壁结构的“经纬模型”
（引自 wilson，1986）

1.1.3　细胞壁的功能

1．稳定细胞形态　细胞壁是包围在质膜外的一层坚硬外壳，具有一定的抗张力，当细胞吸水产生膨压时，由壁产生作用方向相反的壁压，可以防止细胞破裂，并维持细胞的大小与形状。

2　控制细胞生长扩大　细胞壁是由纤维素微纤丝网络和伸展蛋白网络相互交织而成，因此细胞壁的伸展生长受其限制。细胞壁中的过氧化物酶可催化生长素的氧化，破坏生长素；还能以几种不同的方式催化各种大分子，如木质素、伸展蛋白、半纤维素的相互交联，从而限制细胞伸展（图 1－5）。细胞壁中的钙会降低壁的伸展性。

3．参与胞内外信息的传递　细胞壁中存在 Ca^{2+}、CaM、CaMBPs，这表明细胞壁可能在沟通胞外信息通路及与胞内信号联系方面有重要意义。

4．防御功能　细胞壁不仅作为结构屏障阻止胞外病原微生物的进入，而且在细胞受到感染和伤害时，能积极参与防御反应。细胞壁中的多种水解酶可以

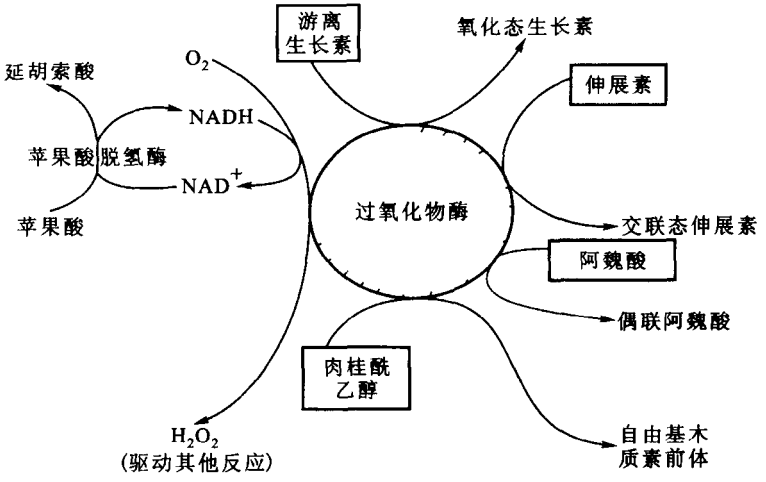


图 1-5　过氧化物酶限制细胞伸展图解

(引自 Lamport,1980)

降解真菌病原体；细胞壁多糖水解碎片中的活性成分如葡糖苷寡糖素，可诱导植物抗毒素合成酶基因活化而产生抗毒素。此外，在植物受到侵染时，细胞壁中会产生抑制物质（如蛋白酶抑制剂）以抑制病原菌释放的酶。细胞壁中的伸展蛋白也有防病抗逆的功能。植物凝集素具有外源抗体类同的作用。Mirelman (1975)、Barkal - Golan 等(1978）分别用小麦胚凝集素（WGA)、大豆凝集素(SBA 试验，证明它们能抑制多种病原菌丝的生长和孢子的萌发。

5. 识别作用　豆科植物根细胞壁中的凝集素能识别根瘤菌细胞壁中的糖蛋白，并由此决定豆科植物能否与根瘤菌之间建立共生关系。细胞壁中的多聚半乳糖醛酸酶和凝集素还可能参与砧木和接穗嫁接过程中的识别反应。

1.2　原生质体

植物细胞原生质体（protoplast）包括细胞质、细胞核和液泡。细胞质（cytoplasm）由质膜、胞基质、内膜系统、细胞骨架及细胞器等组成。

1.2.1　细胞膜

细胞膜(cell membrane）又称为生物膜(biomembrane)，是指由脂类和蛋白质组成的具有一定结构和生理功能的胞内所有被膜的总称。按其所处位置，细胞膜可分为两类：一是包围细胞原生质的外膜，叫质膜（plasma membrane）；二是包围或组成各种细胞器的膜，叫内膜(endomembrane)。植物细胞内有些细胞器具

需要全本请访问 www.ertongbook.com