植物生理学

曹仪植

需要全本请访问 www.ertongbook.com

目　录

前言
第一章　植物的水分生理……(1)
Ⅰ 水分与植物细胞 ……(1)
1.1　水分与植物的生命活动 ……(1)
1.2　水的结构和性质 ……(2)
1.3　化学势、水势……(6)
1.4　水的迁移过程 ……(9)
1.5　植物细胞的水分得失……(11)
1.6　水势的应用及其局限性……(14)
1.7　测定水势的方法……(15)
Ⅱ 植物的水分平衡……(21)
1.8　土壤中的水分……(21)
1.9　植物根系对水分的吸收……(24)
1.10　水分向地上部的运输 ……(28)
1.11　蒸腾作用 ……(33)
1.12　合理灌溉的生理基础 ……(44)
第二章　矿质营养 ……(48)
Ⅰ 植物的矿质营养……(48)
2.1　植物的必需元素及其生理作用……(48)
Ⅱ 矿质元素的吸收……(61)
2.2　植物细胞对溶质的吸收……(61)
2.3　根系对矿物质的吸收……(70)
2.4　植物地上部分对矿质元素的吸收……(77)
2.5　矿物质在植物体内的分配……(78)
2.6　合理施肥的生理基础……(79)
Ⅲ 矿质营养的同化……(83)
2.7　氮素同化……(83)
2.8　硫酸盐的同化……(96)
2.9　磷酸盐的同化……(97)
2.10　阳离子的同化 ……(99)
第三章　光合作用……(100)
Ⅰ　光反应……(100)
3.1　光合作用的研究历史 ……(100)
3.2　原初反应，光能的吸收、传递和转换 ……(102)
3.3　电子和质子的传递 ……(112)

3.4 光合磷酸化 …… (119)
3.5 光反应中的能量转化效率 …… (120)
Ⅰ 碳代谢 …… (122)
3.6 C-3 光合碳还原循环 …… (122)
3.7 光呼吸 …… (129)
3.8 C-4 途径 …… (133)
3.9 景天酸代谢途径 …… (138)
3.10 蔗糖和淀粉的合成 …… (139)
Ⅱ 环境与光合作用 …… (144)
3.11 光照对光合作用的影响 …… (144)
3.12 二氧化碳对光合作用的影响 …… (148)
3.13 温度及其他因素对光合作用的影响 …… (151)
3.14 植物体内部因素对光合作用的影响 …… (154)
3.15 光合效率与农业生产 …… (155)
第四章 呼吸作用 …… (158)
4.1 呼吸作用的概念、意义和主要历程 …… (158)
4.2 呼吸作用中糖的分解过程 …… (160)
4.3 电子传递和氧化磷酸化作用 …… (169)
4.4 呼吸作用的调控 …… (178)
4.5 影响呼吸作用的因素 …… (180)
第五章 脂类和次生物质 …… (188)
5.1 脂类的代谢 …… (188)
5.2 植物次生产物 …… (193)
5.3 各种有机物代谢间的联系 …… (206)
第六章 植物的生长和发育 …… (208)
6.1 植物的生活周期 …… (209)
6.2 生长和形态发生的细胞基础 …… (212)
6.3 植物的组织培养 …… (218)
6.4 控制生长发育过程的信息系统 …… (224)
6.5 植物的生长 …… (230)
第七章 植物激素 …… (240)
7.1 生长素类 …… (240)
7.2 赤霉素类 …… (252)
7.3 细胞分裂素类 …… (261)
7.4 乙烯 …… (271)
7.5 脱落酸 …… (277)
7.6 其它天然生长调节物质 …… (281)
7.7 人工合成的生长抑制剂 …… (284)
7.8 植物生长调节剂与农业生产 …… (286)
第八章 植物的运动 …… (289)

8.1 膨胀运动 …… (290)
8.2 向光性 …… (291)
8.3 向重力性 …… (294)
第九章 韧皮部运输 …… (300)
9.1 物质运输的途径 …… (300)
9.2 韧皮部运输的特点 …… (303)
9.3 韧皮部运输的机制 …… (307)
9.4 同化物的分配 …… (313)
第十章 光控发育和光敏色素 …… (315)
10.1 光敏色素 …… (315)
10.2 隐花色素和紫外光—B 区受体 …… (322)
10.3 光控发育的光流量要求 …… (323)
10.4 光控发育和光调节的生理作用实例 …… (323)
10.5 各光受体之间的协同作用 …… (326)
第十一章 周期性现象和植物的开花诱导 …… (328)
11.1 近似昼夜节奏 …… (328)
11.2 光周期现象 …… (330)
11.3 春化作用 …… (336)
11.4 成花诱导与开花刺激物 …… (339)
11.5 春化和光周期现象在生产实践上的应用 …… (344)
11.6 花的发育和性别决定 …… (345)
第十二章 生殖、成熟和衰老 …… (349)
12.1 授粉和受精生理 …… (349)
12.2 胚胎发生和种子形成 …… (356)
12.3 果实的生长 …… (360)
12.4 休眠与萌发 …… (365)
12.5 衰老 …… (372)
第十三章 抗性生理 …… (375)
13.1 水分胁迫与抗旱性 …… (375)
13.2 高温胁迫和热激蛋白 …… (380)
13.3 低温胁迫与膜结构变化 …… (383)
13.4 盐胁迫和渗透调节 …… (387)
13.5 病害与抗病的物质代谢基础 …… (389)
13.6 植物对不良环境的交叉适应 …… (392)
附录一 植物生理学的热力学基础 …… (397)
附录二 英汉词汇表 …… (404)
主要参考文献 …… (418)

第一章　植物的水分生理

Ⅰ　水分与植物细胞

没有水就没有生命。世界上最早的生命是在海洋中产生的，陆生植物由水生植物进化而来，水是植物的“先天”环境。

植物一方面不断地从环境中吸收水分，满足其正常生命活动的需要，一方面又不断地将体内的水分散失到环境中去。在晴天、气温高和干燥时，一片叶子可在1小时内交换其中的全部水分。水分在环境-植物体间的移动，即植物对水分的吸收、水分在植物体内的运输和植物体向环境排出水分，是植物水分代谢（water metabolism）的主要内容。

在植物生长所需要的各种因子中，水通常对农业生产起最大的限制作用。因此在理论上和实践上都要求对植物与水分的关系有深刻的了解。

1.1　水分与植物的生命活动

1.1.1　植物的含水量

水是植物体的重要组成部分。植物体的含水量与植物种类、生长环境、器官和组织的特性有关。

不同植物的含水量有很大的不同。水浮莲等水生植物的含水量可达90%以上，而干旱环境中生长的地衣等低等植物则仅为6%左右。

同一种植物生长在不同的环境中，含水量也不同。生长在荫蔽、潮湿环境中的植物的含水量要比生长在向阳、干燥环境中的高。

同一植物的不同器官和组织的含水量差异很大。一般生长活跃部分，如根尖、幼苗、幼叶等含水量为70%～90%，主干为35%～70%，休眠芽约为40%，休眠种子为5%～15%。同一器官的生理年龄不同，含水量也会不同。

休眠种子的含水量很低，不表现明显的生命活动，当含水量增加到20%～25%时开始表现明显的生命活动，呼吸作用逐渐加强；当含水量达到40%～60%以上时，才可能发芽。

1.1.2　水分在生命活动中的作用

水分含量的变化密切地影响着植物的生命活动。水分的生理作用主要有以下几方面：

1. 水是细胞原生质的主要成分。原生质的含水量一般为70%～90%，使原生质保持溶胶状态，保证了代谢过程旺盛进行。如果含水量降低，原生质便可能从溶胶状态变为凝胶状态，生命活动大大减弱，如休眠种子。细胞失水过多，会使原生质破坏而导致细胞死亡。

2. 植物体内绝大多数代谢过程都是在水介质中进行的。一般来说植物不能直接吸收固态

需要全本请访问 www.ertongbook.com

的无机物质和有机物质，它们只有溶解在水中才能被植物吸收；各种物质只有溶解在水中后，才能随着水在植物体内各部分的移动而被运输到各个部分，从而把植物体的各部分联系成为一个整体；许多生化反应都是在水介质中进行的。

3. 水是一些代谢过程的反应物质。例如水是光合作用的原料，呼吸作用、有机物质的合成和分解等许多生化反应都有水分子的直接参加。

4. 充足的水分含量是植物生长的基础。细胞只有在保持大量水分而处于充分膨胀的状态下才能扩大、分裂，而细胞的分裂和扩大正是植物生长的基础。

5. 充足的水分能使植物保持固有的姿态。植物各器官中虽有一定的机械组织起支持作用，但这种支持是不够的，特别是在幼嫩组织中。植物固有姿态的维持还要靠细胞的膨胀。只有细胞中含有足够的水分，保持膨胀状态，才能使植物枝叶挺立，便于充分接受光照和交换气体。同时也使花朵张开，有利于授粉。

6. 水的理化性质给植物的生命活动带来了各种有利条件。例如：水有很高的气化热和比热，又有较强的导热性，有利于植物散发热量和保持体温；水有明显的极性，成为多种物质的良好溶剂，决定了许多化合物所特有的水合状态，使原生质的亲水胶体保持稳定；水可透过可见光和紫外光，对光合作用和植物的生长发育等很重要。

水分在植物体内的作用，不单与其含量有关，也与水分的存在状态有关。水分在植物组织中通常以束缚水和自由水两种状态存在。

束缚水（bound water）是指比较牢固地被细胞中胶体颗粒吸附而不易流动的水分。细胞的结构物质，如蛋白质、各种膜、细胞壁中的纤维素微纤丝等的表面都有许多亲水基团（如$-NH_2$、$-COO^-$、$-OH$等），这些亲水基团以氢键与水结合，使蛋白质、膜、微纤丝的表面形成一层水膜，其中的水分子难以移动，成为束缚水。把距离胶体颗料较远而可以自由移动的水分叫做自由水（free water）。事实上这两种状态水分的划分是相对的，它们之间没有一个明显的界限。

自由水参与各种代谢活动，通常自由水占总含水量的比重越大，代谢越旺盛。束缚水不参与代谢活动，但它与原生质等的性质有关。细胞中自由水和束缚水比例的大小往往影响代谢的强度。当植物处于不良环境（如干旱、寒冷等）时，一般束缚水的比重较大，代谢强度变弱，植物抵抗不良环境的能力增强。

当自由水含量不同时，原生质亲水胶体可以有两种不同的状态：自由水含量多的细胞，原生质颗粒完全分散在水介质中，胶粒与胶粒之间联系减弱，胶体呈现溶液状态，这种状态的胶体称为溶胶（sol）；自由水含量少的细胞，其原生质胶粒与胶粒相互结成网状，水则分布于网眼内，胶体失去流动性而凝结为近似固体的状态，这种状态的胶体称为凝胶（gel）。除了休眠种子的原生质体呈凝胶状态外，在大多数情况下，植物细胞的原生质都呈溶胶状态。

1.2 水的结构和性质

水的生理作用及水由土壤经植物体进入大气的机制，都与水的性质有关，水的性质又由其结构决定。

1.2.1 水分子的极性和氢键

水分子由1个氧原子与2个氢原子以共价键（covalent bond）结合而成，2个O—H键间

的平均夹角约为105°（图1—1 a）。因氧原子的电负性（electronegativity，指在分子内一个原子吸引电子的能力）比氢原子的大，使得共价键中的一对电子偏向于氧原子。这样在H_2O分子中氧原子一端带部分负电荷（δ^-），每个氢原子带部分正电荷（δ^+）。由于这种正、负电荷相等，所以H_2O分子仍表现电中性（electroneutrality）。但由于氢原子不对称地位于氧原子的一侧，所以正、负电荷的中心不重合，这样H_2O成为极性分子（polar molecule）。在相邻的H_2O分子间，带部分负电荷的氧原子与带部分正电荷的氢原子以静电引力互相吸引，形成氢键（hydrogen bond）（图1—1 b）。氢键是一种比较弱的键，其键能为8～42（kJ mol^{-1}），H_2O分子间氢键的键能约为20kJ mol^{-1}（离子键的键能为582（CsI）～1004（LiF）（kJ mol^{-1}），共价键的键能一般低于离子键，如O—O 138，C—O 351，O—H 460，C=C 607 kJ mol^{-1}）。尽管氢键很弱，但当体系中存在大量氢键时，其作用是不可忽视的。氢键是产生缔合分子的原因，缔合分子和简单分子处于平衡状态。缔合是放热过程，离解是吸热过程。因此，

$$n\ H_2O \underset{\text{离解}}{\overset{\text{缔合}}{\rightleftharpoons}} (H_2O)_n + \text{热}$$

温度升高时水的缔合程度降低，高温时水主要以单分子状态存在；温度降低时水的缔合程度增大；液态水凝结成冰时，全部水分子缔合在一起，成为一个巨大的缔合分子。

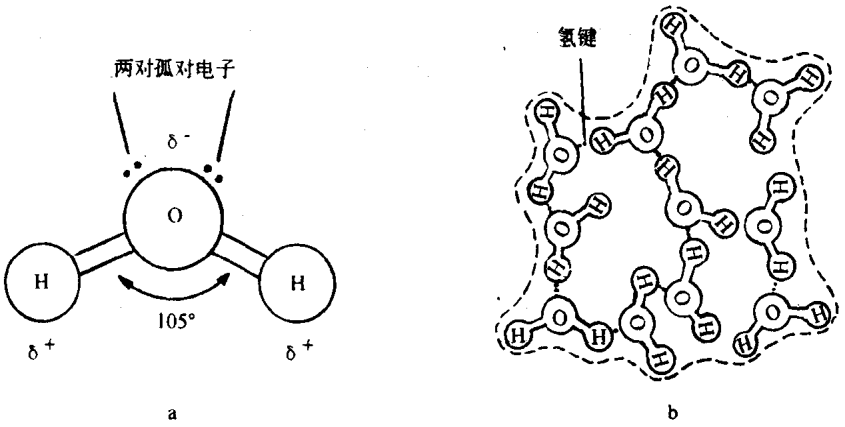


图1—1 水分子的极性（a）和分子间氢键（b）

1.2.2 水的物理性质

水的沸点（boiling point）

通常，若一物质的分子量（MW）越高，则其在一定温度下越趋于固态或液态，分子量越低越趋于气态（或液态）。要使固态变为液态或液态变为气态，就要克服将分子互相联系在一起的分子间作用力。要做到这一点，较重分子与较轻分子相比需要更多的能量（热量）。例如低分子量的烃类：甲烷（CH_4）、乙烷（CH_3CH_3）、丙烷（$CH_3CH_2CH_3$）、正丁烷（$CH_3CH_2CH_2CH_3$），在室温下都是气体，它们各自的分子量分别是16、30、44和58。正戊烷（MW=72）的沸点是36℃，正己烷、正庚烷和正辛烷在室温下均为液体，它们各自的分子量是86、100和114。而十九烷（MW=268）在室温下是固体（熔点32℃）。NH_3（MW=17）和CO_2（MW=44）在室温下是气体，而H_2O（MW=18）是液体。这正是因为大量的氢键使水中存在缔合分子，要破坏氢键，使各分子分离开来呈气态，就必须提供较多的热量，即提高温度。如果水中没有缔合分子，那么水在193K（−80℃）左右就会沸腾。这一温度大大低于一般的环境温度（15℃～25℃）。如果真是这样，含水的活细胞是不能生存的。

水的比热（specific heat）

比热是指使单位质量的物质温度升高1℃所需的热量。除液态NH_3外，所有的固态和液态物质中，水的比热最大（4.187kJ $kg^{-1}K^{-1}$）。温度升高意味着分子振动得更快，而氢键是对分子振动的一种约束。因此与其他液体相比，需要更多的热量来破坏氢键，以使水的温度升高。同样，当水的温度降低时，会释放出比其他液体更多的热量。正因为水能吸收或释放较多热量而又不使其本身的温度发生明显变化，所以含有大量水分的生物体可以抵抗外界温度波动可能造成的伤害。也正因为地球上有大量的水，才不致使它的温度有剧烈的变动。

水的气化热（vaporization heat 或 latent heat of vaporization）

气化热是指在一定温度下将单位质量的物质由液态转变为气态所需的热量。25℃时水的气化热是2.45kJ kg^{-1}（586 kcal kg^{-1}），这是所知液体中最大的，其中绝大部分能量被用来打破水分子间的氢键。水的高气化热使植物可以通过蒸腾作用（见1.11）降低体温，避免日光辐射可能造成的热伤害。

水的密度（density）

水从液态变为固态时，它的密度不是增大，而是减小。由于氢键的方向性，在冰的晶体中，每个水分子周围有序地分布着四个水分子，形成一种具有空穴的不紧密结构。当水加热时，氢键断裂，水分子趋于堆积紧密，这会使水的体积减小；同时又由于热膨胀，会使水的体积增大。在0℃～4℃之间，氢键断裂的效应较热膨胀占优势，水的密度增大；但当加热到4℃以上时，分子热运动增强的影响占优势，水的密度减小。因此在4℃时（严格讲是3.98℃）水的密度最大。由于这一性质，冬天冰将浮在水面上，使下面的水层不易结冰，有利于水生动植物的生存。也由于水结冰时体积增大，就会在寒冷季节对动植物组织造成伤害（见13.3.2）。

水的内聚力（cohesion）、粘附力（adhesion）和表面张力（surface tension）

液体状态下同类分子间具有的分子间引力叫做内聚力，液相与固相间的相互吸引力叫做粘附力。由于水中存在大量的氢键，水的内聚力十分强大；由于水的极性性质，它可以吸引其他极性物质，在二者之间形成氢键。因此水与极性物质间有较强的粘附力。如果水与某物体间的粘附力大于水的内聚力，则称此物体为可湿性的。

在空气-水界面（interface）上的水分子受到水中相邻的水分子的引力（氢键）要远远大于界面另一面气相水分子的引力（气相中的水分子数相对来说太少，且距离太远），这使得空气-水界面会缩小其面积。从热力学的角度，处于界面的水分子能量高，不稳定，而一体系会自发地向稳定状态变化，在这里就是缩小表面积，使高能分子的数量减少。掉落的水滴是球形的，就是因为球形的表面积相对来说最小。可以认为在界面上存在着一种力，这种力就是表面张力，它可以看作是增大单位表面积所需要的能量，从另一方面，也可看作是表面对液体的其他部分产生的压力。

毛细作用（capillarity）

内聚力、粘附力和表面张力的共同作用产生了毛细作用（现象）。毛细作用是指在液体与固体相接触的表面间的一种相互作用，它使液面变得弯曲。如图1—2所示，在一个玻璃毛细管（capillary tube）中，水与玻璃间的粘附力使管壁周围的液面上升，空气-水的界面成为弯月面，表面积增大。表面张力趋于使表面积减小（即使弯月面变平），对表面下部的水产生拉力，拉力又通过内聚力传导到整个水柱，使水柱沿玻璃管上升，直到上升力与水柱的重量相平衡为止。上升高度与管的半径成反比。

上升力＝毛细管内壁周长×表面张力系数×液体与毛细管壁的接触角的余弦

$=2\pi r\ T\cos\alpha$.

下降力＝水柱重量$=\pi r^2 h\rho g$.

平衡时 上升力＝下降力，

$\therefore\ 2\pi r\ T\cos\alpha=\pi r^2 h\rho g$.

$h=2\pi r\ T\cos\alpha/\pi r^2\rho g$

$=2\ T\cos\alpha/r\rho g$.

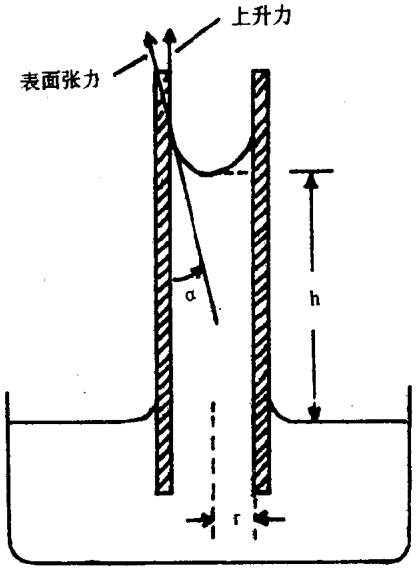


图 1—2　毛细作用示意图

r 毛细管半径，h 水柱高度，T 表面张力系数，α 液体与毛细管壁的接触角，ρ 液体密度，g 重力加速度。水的表面张力系数 T 为 0.0728Nm^{-1} (0.0728 kg s^{-2}，20℃。随温度升高表面张力系数降低)，水的密度 ρ 为 998.2 kg m^{-3} (20℃)，$g=9.806$ m s^{-2} (纬度 45°)。水与玻璃管这类可湿性管壁间的接触角 α 为 0°，故 $\cos\alpha=1$。所以 $h=14.9/r$ (高度的单位是 m，半径的单位是 μm)。典型的管胞半径为 40 μm，细胞壁中孔的半径为 0.005 μm，则上升高度分别约为 0.37 m 和 3000 m。

当粘附力小于内聚力时，接触角 α＞90°，液面向上弯曲，发生毛细下降 ($\cos\alpha<0$)。如水对石蜡的 α 约为 110°，汞对玻璃的 α 约为 150°，水在石蜡毛细管及汞在玻璃毛细管中均会发生毛细下降。

木质部中的导管就是一种管壁可湿的毛细管。在人为条件下 (如一段干树干)，导管可以通过毛细作用向上吸水。但在植物体中，从根到叶形成了一个连续的水柱，在导管中没有空气-水的界面，因此木质部中水的移动与毛细管中水的移动是不同的。

植物细胞壁的纤维素微纤丝间有许多空隙，它们形成很多小而弯曲的毛细管网络。直接暴露于空气中的细胞壁 (如叶肉细胞中) 可借毛细作用保持水分而不致干燥。

土壤下层的水分可通过毛细作用上升到地面蒸发散失，农业生产中松土的措施可以破坏土壤毛细管，从而保持水分。

水的不可压缩性 (incompressibility)

与其他液体一样，水是难以压缩的。这意味着当外力欲使水的体积减小时，水将产生大小近于相等的反作用力 (正的静水压力)；或者说，给一个装满水的密闭容器中增加很少量的水，就会对容器产生很大的压力。植物体含有大量的水分，所以，这一性质在植物体中也是适用的。原生质体中的水对细胞壁产生的压力是维持植物形态的重要因素。植物吸水后产生向外的压力，引起细胞扩大，从而使植物生长。某些植物的花瓣和叶子，由于水分进出其基部的一些特殊细胞而引起压力变化，产生向上或向下的运动。叶面上气孔的保卫细胞吸水产生的压力使气孔张开 (见 1.11.2)。

水的高抗张 (拉) 强度 (tensile strength)

抗张 (拉) 强度是指抵抗张 (拉) 力的能力，即液体在断裂前所能经受的最大张 (拉) 力。内聚力使水具有很高的抗张强度，水分子间的氢键能抵抗水柱中的水分子彼此被拉开。根据实验，20℃时水可忍受约 30 MPa 的拉力 (也就是说水柱受到拉力，在断裂前可产生－30 MPa 的静水压力)，这相当于铜或铝丝的抗张强度的 10%。观察到的抗张强度决定于测定时所用管

的直径、管壁物质和水中存在的溶质。

水中溶解的气体会降低水的抗张强度。当水受到的压力降低（即受到拉力）时，其中溶解的空气会逸出形成气泡，气泡在拉力作用下会不断膨胀，而使水柱断裂。这一现象对木质部中水的运输会起破坏作用（见 1.10.3）。

水的电性质

水具有极高的介电常数 (dielectric constant)。介电常数可理解为对抵消电荷间相互吸引作用的能力的一种测度。由于这一性质，水是许多电解质和极性分子的良好溶剂。水分子带正电的一端与负离子相吸引，带负电的一端与正离子相吸引，有效地屏蔽了它们的电荷。这样，正、负离子间的静电作用力大大减弱，难以结合在一起，从而增加了它们的溶解度。另一方面，水的极性端可以在大分子带电基团周围定向排列，形成水合层 (shell of hydration)，这就减弱了大分子间的相互作用，增进其溶解，维持大分子溶液的稳定性。

1.3 化学势、水势

一物质在两个区域间移动的方向可以由其在两个区域中的化学势差判定，水分在土壤、植物体、大气间运动时，其移动方向可以由水势差判定。

1.3.1 化学势

根据热力学原理，将一体系中可以用于做有用功的能量称为该体系的自由能 (free energy)，以 G 表示。一体系可以由多种成分构成，将在恒温恒压条件下体系中 1 mol 的某组分的自由能（偏摩尔自由能）称为此组分的化学势 (chemical potential)，以 μ 表示。一体系中 B 物质的化学势 μ_B 由下式规定：

$$\mu_B = \mu_B^* + RT\ln a_B + Z_B FE + V_{B,m}P + m_B gh \qquad (1—1)$$

式中：a_B B 物质的活度，Z_B B 物质所带的电荷数，E B 物质所处体系的电势，$V_{B,m}$ B 物质的偏摩尔体积 (partial molal volume)，可理解为在一多组分的体系中 1 摩尔 B 物质所具有的体积，它可能与纯物质的体积不相同（水的偏摩尔体积可近似地认为等于 0.018 L mol^{-1}），P 压力，m_B B 物质的质量，h 体系相对于参比态的高度，R 气体常数，T 绝对温度，F 法拉第常数，g 重力加速度。μ_B^* 为参比状态的化学势。由 μ_B^* 项的存在可以看出，化学势 μ_B 是一相对的量（下面我们会看到，在解决象物质转移之类的问题时，μ_B^* 不起作用）。化学势的单位通常采用 kJ mol^{-1}（或在较早的文献中 kcal mol^{-1}）。

通常将包括电项 Z_BFE 的 μ_B 称为电化学势 (electrochemical potential)，而将不包括电项（物质不带电荷或电势 E 为 0，$Z_BFE = 0$）的 μ_B 称为化学势。本书也采取这一处理。

物质 B 从体系 1 转移到体系 2（也可以把其中一个体系视为另一体系的环境），其电化学势变化为：

$$\begin{aligned}\Delta\mu_B &= \mu_{B2} - \mu_{B1} \\ &= (\mu_B^* + RT\ln a_{B2} + Z_BFE_2 + V_{B,m}P_2 + m_Bgh_2) \\ &\quad - (\mu_B^* + RT\ln a_{B1} + Z_BFE_1 + V_{B,m}P_1 + m_Bgh_1) \\ &= RT\ln(a_{B2}/a_{B1}) + Z_BF\Delta E + V_{B,m}\Delta P + m_Bg\Delta h \qquad (1—2)\end{aligned}$$

一个物质转移的过程会自发地向 $\Delta\mu_B < 0$ 的方向进行，即顺着电化学势梯度 (electrochemical potential gradient) 由 μ_B 高的区域向 μ_B 低的区域转移，相反的过程则需要外

部提供能量。当物质的转移达到平衡时，$\Delta\mu_B=0$，即两个区域中B物质的电化学势相等。在植物生理学中，把物质顺着电化学势梯度的转移称为被动转运（passive transport），逆着电化学势梯度的转移称为主动转运（active transport），主动转运是一个消耗外部能量的过程。

1.3.2 水的化学势、水势

因水分子不带电荷，故水溶液中水的化学势 μ_w 为：

$$\mu_w = \mu_w^* + RT\ln a_w + V_{w,m}P + m_w gh \qquad (1-3)$$

式中 μ_w^* 是与所考虑体系的温度相同、处在相同大气压力下的纯水的化学势，规定其值为0；P 为溶液的静水压力（hydrostic pressure）与大气压之差。通常在应用时以水的摩尔分数 x_w 代替水分活度 a_w，这样式（1—3）变为：

$$\mu_w = \mu_w^* + RT\ln x_w + V_{w,m}P + m_w gh \qquad (1-4)$$

浓度项 $RT\ln x_w$ 表明水的浓度（摩尔分数）越高其化学势越高。水的摩尔分数与其中溶质的量有关，溶质的量越大则水的摩尔分数越小。水中溶解溶质后将使溶液产生渗透压（osmotic pressure），渗透压 π 与溶液浓度 C 的关系是：

$$\pi = iCRT \qquad (1-5)$$

式中 i 是等渗系数。电解质在水中会发生电离，使得实际的粒子数比分子数（由浓度 C 代表）多，而渗透压与溶质的实际粒子数有关。i 反映了电离的结果。例如 $i=1.5$，就是说1 mol的某电解质在水中可产生1.5 mol的粒子。i 与电解质的种类和溶液浓度有关。

水的化学势中浓度项与渗透压的关系是：

$$RT\ln x_w \approx -V_{w,m}\pi \qquad (1-6)$$

在植物生理学中，通常将水的化学势除以水的偏摩尔体积 $V_{w,m}$，使其具有压力的单位（帕，Pa，百万帕，MPa，或巴，bar，1 bar=1×10^5Pa=0.1MPa），并引进了一个新的概念，水势（water potential），以希腊字母 ψ 代表。水势的定义是：体系（或体系的一部分）中的水的化学势与处于大气压下的、和体系的温度相同的纯水的化学势之差，除以水的偏摩尔体积：

$$\psi = \frac{\mu_w - \mu_w^*}{V_{w,m}} = \frac{RT\ln x_w + V_{w,m}P + m_w gh}{V_{w,m}} = P - \pi + \rho gh \qquad (1-7)$$

式中的 ρ 为水的密度。可以看到，静水压力 P 增大则水势增大，渗透压 π 增大（即溶质的含量增高），则使水势降低。

水会从水势高的区域自发地向水势低的区域迁移。

在植物生理学中通常将压力对水势的影响称为压力势（pressure potential），以 ψ_P 代表，在数值上 $\psi_P = P$；将渗透压对水势的影响称为渗透势（osmotic potential）以 ψ_π 代表。因为渗透压是因水中溶解了溶质所引起，故又将渗透势称为溶质势（solute potential），以 ψ_S 代表（本书中统一称为溶质势），在数值上 $\psi_S = \psi_\pi = -\pi$，即溶质的存在使水势降低；将重力对水势的影响称为重力势（gravity potential），以 ψ_g 代表。这样，式（1—7）可表示为：

$$\psi = \psi_S + \psi_P + \psi_g \qquad (1-8)$$

· 关于水势的单位

化学势的单位是 J mol^{-1}，偏摩尔体积的单位是 m^3mol^{-1}，1 Pa=1Nm^{-2}=1 J m^{-3}，故水势的单位是：J mol^{-1}/m^3mol^{-1}=J m^{-3}=Pa。

需要全本请访问 www.ertongbook.com

1.3.3 水势的组成

溶质势（或渗透压）

水势组成中的溶质势 ψ_s 项（渗透压 π 项），反映了溶液浓度对水势的影响。设想一个开口容器，其底部为一层坚固的半透膜，它允许水分子通过，不允许蔗糖分子通过。在这一容器中注入蔗糖溶液，将容器浸入烧杯内的纯水中，使蔗糖液面与水面相平（图 1—3a）。由于蔗糖溶液和纯水都在标准压力下，而纯水的活度（浓度）高于蔗糖溶液中水的活度（浓度），所以纯水的水势高于蔗糖溶液的水势，水将由烧杯进入容器（实际过程是，在同一时间内，从烧杯的纯水进入容器中蔗糖溶液的水分子比从蔗糖溶液进入纯水的水分子多，其净结果是水由烧杯进入容器）。随着水的进入，容器中的液面不断上升，静水压力也不断增大，即蔗糖溶液的水势不断增高（水柱的压力使水分子从容器向烧杯移动的速度加快）。最后当液面上升到某一高度时，半透膜两侧水分子进出的速度（在一定时间内通过的水分子数）相等，达到动态平衡，液面高度不再变动（图 1—3b）。这时水柱产生的静压等于该蔗糖溶液的渗透压。从另一个角度看，若开始时便给蔗糖溶液施加相当于平衡时水柱静压的压力，那么就会使膜两侧水分子通过的速度相等，即阻止渗透作用（图 1—3 c）。所以溶液的渗透压也可以定义为：为阻止渗透作用所需加给溶液的额外压力。

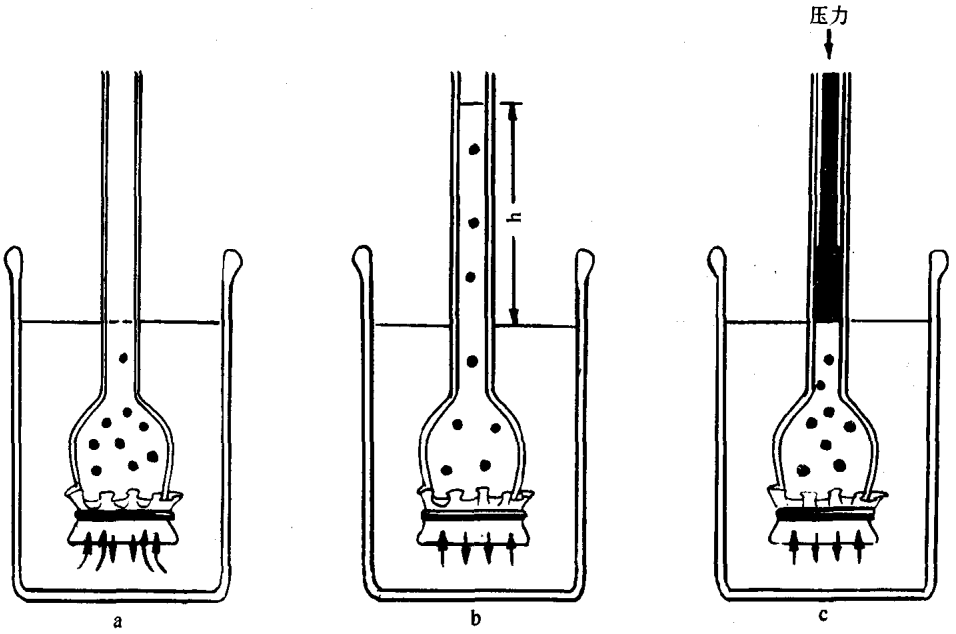


图 1—3 渗透压的产生及测定示意图

渗透压是一种压力，它是外现的。溶质势是一种潜在的势能。当含有一定溶质的溶液置于烧杯中时，它不产生渗透压，但却具有溶质势。

压力势（压力）

压力势项代表静水压力对溶液水势的影响。由于植物细胞具有较坚挺的细胞壁，这样当细胞吸收很少量的水分后，就会产生一个大的、正的静水压力，通常称为膨压或胀压（turgor）。

应当注意，压力 P 是静水压力与大气压力的差值，而不是静水压力的绝对数值：P = 绝对压力－大气压力。在标准状态，静水压力为 0.1013 MPa，而 P =0 MPa。处在接近于绝对

真空中的水，其 P 值约为 -0.1 MPa，而绝对压力则趋于 0 MPa。

重力势

重力作用使水向下移动，即使处于较高位置的水比较低位置的水有较高的水势。重力势 ψ_g 是重力对水势的影响，它与相对于参比状态的水的高度差 h 、水的密度 ρ_w 和重力加速度 g 有关：

$$\psi_g = \rho_w g h \qquad (1—9)$$

$\rho_w g$ 的值约为 0.01MPa m^{-1}。

一个静止的水柱，其中各部分的重力势与压力势是相关互补的，即重力势与压力势的和为一定值。处于较高位置的水，其重力势较高，但它受到的上方水柱的压力较小，故压力势较低（图 1—4）。

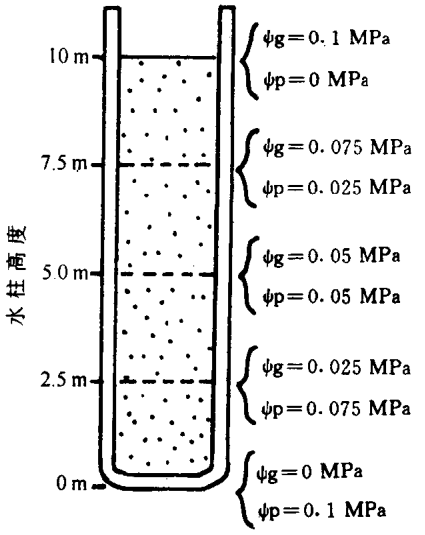


图 1—4 静止水柱中水的重力势与压力势相关互补

当我们所考虑的是在很小范围内（即一个区域与另一区域的高度差不大）水的移动时，水势组成中的重力项 $\rho g h$（或 ψ_g）可以略去。式（1—7）和（1—8）分别变为：

$$\psi = P - \pi \qquad (1—10)$$

$$\psi = \psi_P + \psi_S \qquad (1—11)$$

即溶液的水势等于静水压力与大气压力的差值 P 减去溶液的渗透压，或压力势加上溶质势。

衬质势

在一些文献或教科书中，水势的组成为：

$$\psi = \psi_P + \psi_\pi + \psi_m \qquad (1—12)$$

其中的 ψ_m 是衬质势。衬质（matrix）是指其表面能吸附水分的物质，在植物细胞中主要有蛋白质、淀粉、细胞壁等。泥土颗粒也是一种衬质。衬质与水的相互作用使水势降低，把这种衬质对水势产生的影响称为衬质势（matric potential）。（注意，不是指衬质自身的水势）。

衬质可以通过三种作用使水势降低：1）衬质的表面与水分子间的吸引力使得在衬质周围形成水膜，这部分水的自由能降低；2）衬质表面所带的固定电荷使得带相反电荷的离子聚集在其周围，这使衬质附近溶质的浓度升高，从而使溶质势降低；3）衬质与其周围的水间存在的毛细现象使水受到拉力（负的静水压力），降低水的压力势。通常的实验技术无法明确区分出这几种不同的作用，即以衬质势作为总的概括。

一种意见认为，衬质通过影响 ψ_P 和 ψ_π 而影响水势，它的作用已经在 ψ_P 和 ψ_π 中所包括，因此不能再与 ψ_P 和 ψ_π 加和，总水势中不应有 ψ_m 项；另一种意见认为，具有液泡的细胞含水量很高，这时衬质势趋于 0，故可忽略，因此总水势中可以不包括 ψ_m。

干燥的木材、种子等具有很低（负）的 ψ_m（可达 -300 MPa），因此有极强的吸水能力。其中的亲水物质对水的吸附可以使体积有很大的增加，而当外界环境限制其体积增大时，这些物质便会对环境产生巨大的压力。例如在石头上钻孔，紧紧地打入干木楔，然后使木楔吸水，这时产生的压力可以使石头破裂。

干种子主要通过吸涨作用获得水分。种子萌发前，蛋白质的表面和细胞壁中的多糖必须先水合。

影响土壤水势的主要因素是具有衬质性质的土壤颗粒，因此有时以衬质势来代表土壤的水势。

1.4 水的迁移过程

当水分由土壤经植物体进入大气时，通过了多种不同的介质（如细胞壁、细胞质、导管

等），其机制也各不相同。我们将讨论水分迁移的一些基本过程。

1.4.1 扩散

扩散（diffusion）是一种自发过程，它导致物质从某一浓度较高（化学势较高）的区域向其邻近的浓度较低（化学势较低）的区域发生净移动。扩散作用是由于分子的随机热运动（random thermal agitation）所造成的。由于浓度高的区域比浓度低的区域每单位体积有较多的分子，因而向低浓度区域移动的分子就比向相反方向移动的分子多。一个中性物质的扩散作用将使存在于一液体或气体的不同区域间的浓度差拉平。

关于扩散作用的斐克定律（Fick's law）指出，扩散速率与浓度梯度成正比：

$$J_B = -D_B \frac{\Delta C_B}{\Delta x} \tag{1—13}$$

式中 J_B 为 B 物质的迁移速度（流量），指 B 物质在单位时间内通过单位面积的量（mol m^{-2} s^{-1}）。D_B 为扩散系数（diffusion coefficient），它是对物质在一定的介质中移动的难易程度的测度，可以通过实验得出。Δx 为两点间的距离，ΔC_B 为 B 物质在两点间的浓度差，$\Delta C_B/\Delta x$ 即为浓度梯度。式中的负号（—）指出扩散是顺着浓度梯度进行的。

由 Fick 定律可以推导出物质扩散一定距离所需的时间。假设开始时物质 B 集中在原点，通过扩散作用，在某一点 B 物质的浓度达到原点浓度的一半，那么所需的时间 $t_{c=1/2}$（下标指出是某一点的浓度达到原点浓度的二分之一所需的时间）与两点间距离 X 的关系是：

$$t_{C=1/2} = \frac{X^2}{D}K \tag{1—14}$$

式中 K 是与体系几何形状（geometry）有关的常数（为方便起见，在以后的计算中取 $K=1$），D 为扩散系数。式（1—14）表明，扩散所需时间与距离的平方成正比。

水溶液中小分子物质的扩散系数 D 约为 $10^{-9}m^2s^{-1}$。一个细胞约长 50 μm，物质从细胞的一端通过扩散作用到达细胞的另一端所需的时间 t（按式 1—14 中的条件）为：

$$t = \frac{(50\times10^{-6}m)^2}{10^{-9}m^2s^{-1}} = 2.5s$$

这表明小分子物质在很短距离的扩散是迅速的。但对于长距离，例如 1m 的扩散，则

$$t = \frac{(1m)^2}{10^{-9}m^2s^{-1}} = 10^9 s \approx 24 \text{ 年}$$

我们知道，一片玉米叶约长 1m，一株玉米的寿命仅几个月。上面的计算表明，水溶液中小分子物质在细胞大小的范围内扩散是有效的，而对于长距离的迁移，则扩散作用远不能满足生理需要。

1.4.2 集流

集流（mass flow 或 bulk flow）是指液体中成群的（groups）原子或分子（如组成水溶液的各种物质的分子）在压力梯度下共同的移动，例如水管中水的流动、河水的流动、降雨等。

在压力梯度下的水的集流是植物体中水经木质部做长距离迁移的主要机制。与扩散不同，集流与物质的浓度梯度无关。

1.4.3 渗透作用

水迁移的第三种方式是渗透作用（osmosis），渗透是指液体通过半透膜（semipermeable

membrane）进行扩散的现象。半透膜是一类具有选择透性的薄膜，它允许水或某些分子通过，而不允许其他分子通过。在活细胞中有多种膜，它们将细胞分隔为不同的区域，并在很大程度上控制着物质在不同区域间的运动。这些膜在不同程度上具有选择透性，它们允许水和其他一些小的、不带电荷的物质通过，限制大的分子、特别是带电荷的物质通过。

近年来的研究发现，动、植物的细胞膜及植物液泡膜上有一类内部蛋白，分子量约 25 kDa～30 kDa，其多肽链 6 次穿越膜并形成孔道，特异地允许水分子通过，称为水通道蛋白或水孔蛋白（aquaporin，water channel protein）。水通道蛋白不是水泵，它通过减小水越膜运动的阻力而使细胞间水分顺水势梯度迁移的速率加快。水通道的开闭可有效地调节水分的跨膜运动。Hg^{2+}、高浓度的外部溶质会使孔道关闭，水势和膨压的变化也影响孔道的开闭；水孔蛋白磷酸化后活性提高。一些因素也可能通过影响水孔蛋白基因的表达而影响水分代谢。传统上认为水是经膜内的孔洞扩散通过膜，水孔蛋白的发现及对其功能逐渐深入的了解，对传统认识提出了挑战。

水的渗透方向和可能的渗透速率由膜两侧的水势梯度决定：水从水势高的一侧向水势低的一侧自发地渗透；如果渗透过程中的阻力相同，则两侧的水势差越大，渗透速率越大。

1.5 植物细胞的水分得失

水分进、出植物细胞，由植物细胞与其环境间的水势梯度决定：如果细胞的水势高于环境的水势，细胞失水；反之则水分进入细胞。

参考图1—5，假设在室温（20℃）下一敞口的烧杯中装有浓度为 0.1 mol L^{-1}的蔗糖溶液，这时其静水压力与外界大气压力相等，故 $\psi_P = P = 0$，则 $\psi_{溶液} = \psi_{s溶液} = -0.244$ MPa (a)。设想一成熟细胞（具有中央大液泡和坚硬的细胞壁），处于松驰状态（膨压为 0，即静水压力与外界大气压相等），溶质的总渗透浓度为 0.3mol L^{-1}，则 $\psi_{s细胞} = -0.732$ MPa，$\psi_{细胞} = \psi_{s细胞} = -0.732$ MPa (a)。把这个细胞放入上述蔗糖溶液中，假定蔗糖不能通过质膜，由于 $\psi_{溶液}$ 高于 $\psi_{细胞}$，水分便会从蔗糖溶液进入细胞（实际是进入液泡）。因为植物细胞被坚挺的细胞壁所包围，即使是细胞体积很轻微地增大，都会使细胞的静水压力有很大的增加。当水通过质膜进入细胞时，细胞壁被向外伸展的原生质体压迫，细胞壁则抵抗这种作用力，对原生质体产生向内的压力。这样静水压力增大，即 $P > 0$。随着水分不断进入细胞，$\psi_{P细胞}$，并且 $\psi_{细胞}$ 不断增大，细胞内外的水势梯度 $\Delta\psi$ 便不断减小，最终细胞内外的水势相等（$\Delta\psi = 0$ MPa），这时水的净迁移就停止了。由于细胞仅吸收了很微量的水分，因此不改变烧杯中蔗糖溶液的浓度，溶液的 ψ、ψ_s 及 ψ_P 均不改变。这样当水分迁移达到平衡时，$\psi_{细胞} = \psi_{溶液} = -0.244$ MPa。假定细胞壁十分坚硬，那么细胞只要吸收极少量的水就会产生足够大的静水压力，因此在达到平衡时细胞的渗透浓度基本上没有变化，也就是说 $\psi_{s细胞}$ 保持不变。在这一条件下，可以计算出细胞的压力势

$\psi_{P细胞} = \psi_{细胞} - \psi_{s细胞} = -0.244 - (-0.732) = 0.488$ MPa (b)。

我们再把这个细胞从 0.1mol L^{-1}的蔗糖溶液转移到浓度为 0.3 mol L^{-1}的蔗糖溶液中。由于后者的水势 $\psi_{溶液} = \psi_{s溶液} = -0.732$ MPa，低于 $\psi_{细胞}$（--0.244MPa），细胞中的水分（实际上主要是液泡中的水分）进入溶液。当水移出细胞时，原生质体的体积缩小，它作用于细胞壁的伸展力减小，细胞壁对原生质体的压力便同时减小。这样因 $\psi_{P细胞}$ 的减小而使 $\psi_{细胞}$ 不断降低，最终使得 $\psi_{细胞} = \psi_{溶液} = -0.732$ MPa。做与上例中同样的假设，那么平衡时

$\psi_{P细胞} = \psi_{细胞} - \psi_{s细胞} = -0.732 - (-0.732) = 0$ MPa (c)。

如果把第一例中的细胞从 0.1mol L^{-1}的蔗糖溶液中转入浓度为 0.4 mol L^{-1}的蔗糖溶液，会发生什么情况呢？首先，与上例一样，细胞（即液泡）会失水。但当因失水使 $\psi_{P细胞}$ 降为 0 后，$\psi_{细胞}$（−0.732MPa）仍比 $\psi_{溶液}$（−0.976MPa）高，细胞继续失水，细胞体积会减小。但由于细胞壁的伸缩性有限，原生质体的伸缩性较大，所以细胞壁会停止收缩而原生质体继续收缩下去。这时在显微镜下可以观察到原生质体从局部区域（通常是细胞的角隅处）开始与细胞壁分离，在原生质体与细胞壁的间隙充满蔗糖溶液（蔗糖可透过细胞壁）。植物细胞由于液泡失水而使原生质体与细胞壁分离的现象称为质壁分离（plasmolysis），把上一例中由于细胞失水而使细胞的压力势刚好降为 0 时的状态称为初始质壁分离（incipient plasmolysis）。随着失水的继续，质壁分离的区域逐渐扩大，最后原生质体可能与细胞壁完全分离，收缩成球状小团。由于液泡失水，液泡液的浓度会不断升高，溶质势不断降低；又由于质壁分离，原生质体与胞壁间无相互作用力，原生质体受到的压力与外界溶液受到的压力相同（同等于大气压力），$\psi_{P细胞} = 0$。当水分迁移达到平衡时，$\psi_{细胞} = \psi_{s细胞} = \psi_{溶液} = -0.976$ MPa (d)。

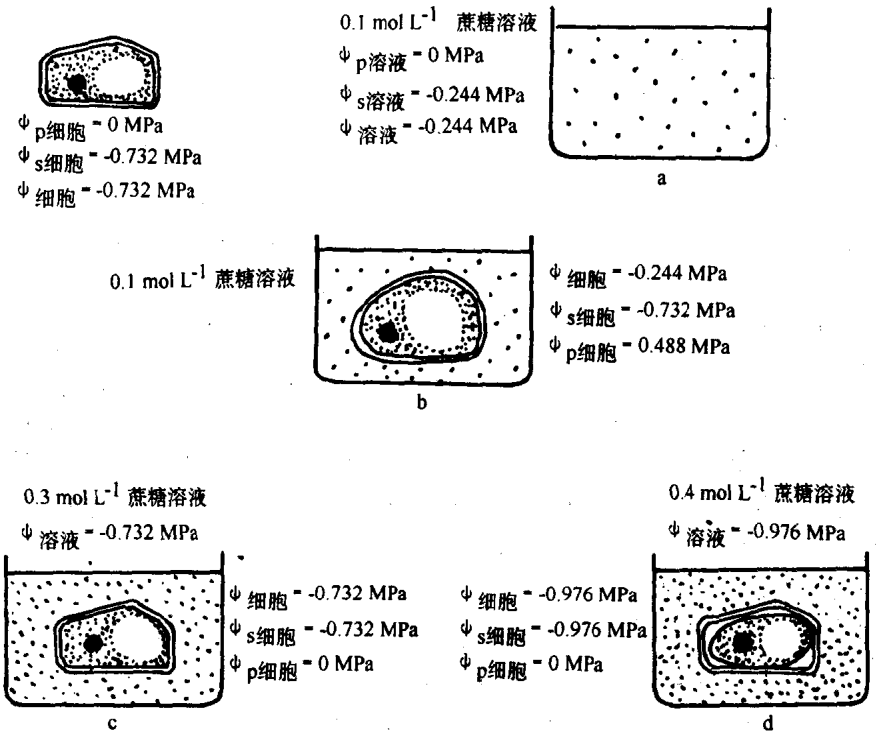


图 1—5　细胞的水分得失及其水势的组成

由于原生质对于蔗糖不是完全不能通透，因此发生质壁分离的细胞如果较长时间放在浓溶液中，蔗糖会逐渐进入液泡，$\psi_{s细胞}$、$\psi_{细胞}$ 同时降低，外界的水分进入细胞，液泡的体积变大，整个原生质体慢慢地恢复原来的状态，这种现象叫做质壁分离复原（deplasmolysis）。把在浓溶液中发生了质壁分离的细胞转入清水或稀溶液，外界的水便会进入细胞，最终也会导致质壁分离复原。

可以利用质壁分离和质壁分离复原的现象解决下列问题：1）说明原生质层具有半透膜的性质；2）判断细胞死活。死细胞的原生质丧失了半透性，因而不能发生质壁分离；3）观察

物质通过细胞壁与通过原生质的难易程度的差别；4）利用初始质壁分离测定细胞的溶质势；5）利用质壁分离复原测定物质进入细胞的速度。

在上面的例子中，都假定细胞壁是刚硬的，基本不伸缩，从而细胞的体积不变化。但实际上细胞壁（特别是未木质化的细胞壁）具有一定的伸缩性．因此细胞的体积会随着水分的进出而发生变化，溶质势和压力势的变化也就复杂了

如图1—6，实线是细胞处于液相中的情形。垂直于横轴的虚线Ⅰ及其与三条曲线相交点的数值，表示一个通常细胞的体积（以细胞壁为界）和与之相应的ψ、ψ_P、ψ_S。此种细胞如果放到高水势的溶液中，细胞将吸水，体积增大，虚线向右移动，ψ、ψ_P、ψ_S相应增高；放到纯水中达到平衡后，细胞体积最大，$\psi=0$，$\psi_P=-\psi_S$（Ⅱ）；如果放到低水势的溶液中．细胞失水，体积减小，虚线向左移动，ψ、ψ_P、ψ_S相应降低。达到初始质壁分离时（Ⅲ），$\psi_P=0$，$\psi=\psi_S$．此时是处于液相中的最小体积；若细胞继续失水（外界溶液的水势更低），则发生质壁分离，在壁与原生质体间充满外界溶液。此后细胞体积不再减小，原生质体的体积继续减小，ψ_S不断降低。$\psi_P=0$，$\psi=\psi_S$。小液流法测定的是细胞原状（图中垂直虚线Ⅰ处）的水势，质壁分离法测定的是处于初始质壁分离状态时（图中垂直虚线Ⅲ处）细胞的水势，也就是溶质势（见1.7）。点线是细胞处于气相中的情况（在发生初始质壁分离的Ⅲ点的右侧，点线与实线重合）。当细胞处于气相中时．以蒸汽状态得失水分，失水时体积缩小，ψ、ψ_P、ψ_S降低。到ψ_P降至0后，并不发生质壁分离（因为原生质体失去的水分全部都经过细胞壁进入大气，在质膜与壁间不可能积聚液体）．若继续失水，则细胞壁内凹，细胞体积减小。又由于原生质体的伸缩性远远大于细胞壁的，当原生质体继续收缩时，细胞壁实际上会对原生质体产生向外的拉力，即负压力。此时$\psi_P<0$，ψ_S不断降低，但仍有$\psi=\psi_P+\psi_S$的关系，这时$\psi<\psi_S$。

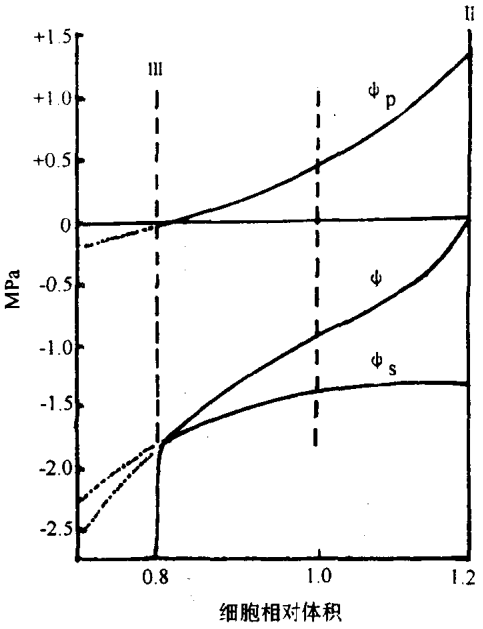


图1—6　细胞水势、压力势、溶质势与细胞体积的关系

在相邻细胞间水分的迁移同样是按从水势高的细胞到水势低的细胞的方向进行。

植物体一般不能直接调节其膨压，它可通过调节细胞中溶质的浓度（吸收、合成，或排出、降解）而改变ψ_S，进而改变ψ，导致细胞水分的得失，并影响ψ_P。

当两个区域的水势不同时，就有可能发生水的迁移。但水分是否迁移、迁移的速率有多大，还要看迁移阻力的大小。例如将蔗糖溶液与纯水用不透水的物质隔开，那么虽然两种液体存在水势差，但由于阻力无穷大，所以实际上不发生水的迁移，即迁移速率为0。

* 水分的主动转运问题

主动转运的本意是指细胞消耗代谢能将水分从水势低的区域转运到水势高的区域（逆水势梯度）。这在植物体中似乎不存在。一是没有实验证据；另一方面，由于细胞的各组分对水有很大的通透性，如果消耗代谢能将水分从低水势区转运到高水势区，那么水分会很容易自发地迁移回低水势区（如同用抽水机将低处的水抽到高处的充满网眼的筛子中一样），结果造成能量的浪费。很难设想植物体中会存在这种不利于其生存的机制。但植物体可利用代谢能主动地将溶质从低浓度区域转运到高浓度区域，从而造成某一区域水势降

需要全本请访问 www.ertongbook.com