内 容 提 要

《植物生理学》是由农业部组织编写的，供全国农业院校农学类专业使用的基本教材。本教材按照“细胞生理—代谢生理—发育生理—逆境生理”的体系编排，共分11章，主要介绍植物的细胞结构与功能、水分生理、矿质与氮素营养、光合作用、呼吸作用、同化物的运输、分配与信号的传导、植物生长物质、生长生理、成花生理、生殖衰老和抗逆生理等方面的基本概念、原理、调控及其应用。本教材继承和发扬了农业院校传统植物生理学教材理论联系农业生产实践的特点；引进了分子生物学的有关内容；吸收了近年来国内外本学科的最新研究成果。全书图文并茂，内容深入浅出，是一本体现农业院校特色，反映当今植物生理学发展水平的新教材。

本教材各章后都有提纲挈领的小结和复习思考题，书末附有中英文名词对照与索引，适合于农学、园艺、植保、土壤等专业学生学习。此外，本书也可作为植物学科各领域教学和科研人员的参考书。

需要全本请访问 www.ertongbook.com

普通高等教育"九五"国家级重点教材

农学、园艺、植保、土壤等专业用

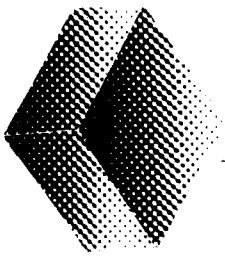
植物生理学

王 忠 主编

中国农业出版社

主　编　王　忠（扬州大学农学院）
副主编　王三根（西南农业大学）
　　李合生（华中农业大学）
编写者　王　忠（扬州大学农学院）
　　王三根（西南农业大学）
　　李合生（华中农业大学）
　　邹　琦（山东农业大学）
　　高俊凤（西北农业大学）
　　张蜀秋（中国农业大学生物学院）
　　顾蕴洁（扬州大学农学院）
　　梁建生（扬州大学生物科学与技术学院）
　　宋　平（扬州大学农学院）
　　陈　刚（扬州大学农学院）
主　审　刘友良（南京农业大学）
副　审　高煜珠（扬州大学农学院）
　　张继澍（西北农业大学）

本教材经全国高等农业院校教材指导委员会审定



前　言

植物生理学是农学类学生必修的一门专业基础课程。本教材是根据农业部教育司（1997）91 号文件，由农业部组织编写，为全国高等农业院校本科植物生理学基本教材。也是中华农业科教基金和扬州大学教材建设基金的资助项目，并由国家教育部面向 21 世纪生物教材编写组人员参与编写。

本教材是在吸收和继承 1979 年原北京农业大学和 1984 年原江苏农学院主编的《植物生理学》等传统教材的优点和特色的基础上编写的。以上两本教材曾多年被我国各高等农业院校广泛采用，为培养和造就大批从事植物生理和农业专门人才做出了重要贡献。面临当今学科的纵深发展和知识迅速更新的形势，本教材力求在阐明植物生理学的基本概念和基础知识的前提下，适当增加信息量，尽量反映本学科近年的发展和国内外的最新科研成果，同时为适应经济建设发展的需要，增强了植物生理学理论与农业生产实践相结合的内容，希望能为读者铺设一条通往实际应用的桥梁。

本教材共分十一章，绪论部分由邹琦编写；第一、七、十一章由王三根编写；第二、五章由李合生编写；第三章由高俊凤编写；第四、八、十章由王忠编写；第六章由梁建生、王忠编写；第九章由张蜀秋编写。顾蕴洁、宋平、陈刚等也编写了部分内容。初稿编写后，由各编写人员交互审阅，并经正、副主编多次修改，然后由王忠统稿以及设计、绘制图表，最后经刘友良、高煜珠、张继澍认真审定了全稿。顾蕴洁、陈刚、熊飞、吕冰、李克武、吴晓霞、裴正蕾、梁国斌和韩鹰等人为原稿的润色、中英文名词对照编排和校对付注了辛勤的劳动。

由于新增加内容较多，故本教材篇幅稍长。我们将其中一部分内容用仿体字排出，不作课堂讲授的要求，仅供参考之用，以便于学生自学，拓宽思路。各院校使用时可根据本单位学时数和具体情况适当取舍。每章后附有思考题和主要参考文献，书末附有中英文名词对照与索引，以备查用。

为了配合课堂讲授，由邹琦教授主编的《植物生理学实验指导》

和由王忠教授主编的《植物生理学复习思考题答案》两本书，将同本教材一起由中国农业出版社出版。

在教材的编写过程中得到了原农业部教育司和教学指导委员会以及中国农业出版社的指导和关心，并通过了他们的审定，也得到了参编人员所在学校领导的支持和众多师生的帮助，在此一并表示衷心感谢。这部教材中引用了国内外许多相关的资料和图片，借鉴了多所兄弟院校的教材，这些多数能从书后的参考文献中体现出来，但仍不可能全部列出，在此，特向有关人士深表歉意并谨致谢意。

由于编者水平有限，编审时间仓促，教材中定会存在不少缺点和错误，敬请科教界同仁和广大读者提出宝贵意见，以便今后作进一步修改和补充。

编　者

1999 年 5 月

需要全本请访问 www.ertongbook.com

目　录

前言

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、植物生理学与农业生产 …… 7

复习思考题 …… 10

参考文献 …… 10

第一章　植物细胞的结构和功能 …… 11

第一节　植物细胞的结构与组成 …… 11

一、细胞的概述 …… 11

二、原生质的性质 …… 13

第二节　细胞壁的结构与功能 …… 16

一、细胞壁的组成 …… 16

二、胞间连丝 …… 20

第三节　生物膜的结构与功能 …… 21

一、生物膜的化学组成 …… 21

二、生物膜的结构 …… 23

三、生物膜的功能 …… 24

第四节　植物细胞亚微结构与功能 … 25

一、细胞核 …… 25

二、叶绿体和线粒体 …… 26

三、细胞骨架 …… 27

四、细胞内膜系统 …… 30

五、其他细胞器 …… 32

六、细胞质基质 …… 34

第五节　植物细胞的基因表达 …… 35

一、细胞的阶段性与全能性 …… 35

二、植物细胞的核基因与核外基因 …… 36

三、植物细胞基因表达的特点 …… 38

小结 …… 40

复习思考题 …… 41

参考文献 …… 42

第二章　植物的水分生理 …… 43

第一节　水分与植物细胞 …… 43

一、水的物理化学性质 …… 43

二、水分在植物生命活动中的作用 …… 45

三、自由能、化学势、水势的基本概念 … 46

四、含水体系的水势组分 …… 50

五、水的移动 …… 52

第二节　植物细胞对水分的吸收 …… 53

一、植物细胞的水势 …… 53

二、植物细胞和组织水势的测定方法 …… 57

三、植物细胞间的水分移动 …… 60

第三节　植物根系对水分的吸收 …… 60

一、土壤中的水分和土壤水势 …… 60

二、根系吸水的部位 …… 61

三、根系吸水的途径 …… 62

四、根系吸水的机理 …… 62

五、影响根系吸水的土壤条件 …… 64

第四节　植物的蒸腾作用 …… 65

一、蒸腾作用的生理意义和方式 …… 65

二、气孔蒸腾 …… 66

三、蒸腾作用的指标和测定方法 …… 71

四、适当降低蒸腾的途径 …… 73

第五节　植物体内水分向地上部分的运输 …… 73

一、水分运输的途径和速度 …… 73

二、水分沿导管上升的机制 …… 74

第六节　合理灌溉的生理基础 …… 75

一、作物的需水规律 …… 75
二、合理灌溉指标及灌溉方法 …… 76
小结 …… 77
复习思考题 …… 78
参考文献 …… 79
第三章 植物的矿质与氮素营养 …… 80
第一节 植物体内的必需元素 …… 80
一、植物体内的元素 …… 80
二、植物必需的矿质元素和确定方法 …… 81
三、必需元素的生理功能及缺乏病症 …… 84
四、有益元素和有害元素 …… 89
五、作物的缺素诊断 …… 91
第二节 植物细胞对溶质的吸收 …… 92
一、被动吸收 …… 93
二、主动吸收 …… 96
第三节 植物对矿质元素的吸收及运输 …… 100
一、植物吸收矿质元素的特点 …… 100
二、根系吸收矿质元素的区域和过程 … 101
三、影响根系吸收矿质元素的因素 …… 103
四、叶片对矿质元素的吸收 …… 105
五、矿质元素在体内的运输和利用 …… 105
第四节 氮的同化 …… 107
一、植物的氮源 …… 107
二、硝酸盐的还原 …… 107
三、氨的同化 …… 109
四、生物固氮 …… 110
第五节 合理施肥的生理基础 …… 111
一、作物需肥特点 …… 111
二、施肥指标 …… 113
三、发挥肥效的措施 …… 115
四、无土栽培 …… 115
小结 …… 118
复习思考题 …… 119
参考文献 …… 120
第四章 植物的光合作用 …… 121
第一节 光合作用的研究历史 …… 121
一、光合作用总反应式的确定 …… 121
二、光反应和暗反应 …… 123
三、光合单位 …… 124
四、两个光系统 …… 125
第二节 叶绿体和光合色素 …… 126
一、叶绿体 …… 126
二、光合色素 …… 128
第三节 原初反应 …… 133
一、光能的吸收与传递 …… 133
二、光化学反应 …… 136
第四节 电子传递和光合磷酸化 …… 138
一、电子和质子的传递 …… 138
二、光合磷酸化 …… 144
三、光反应中的光能转化效率 …… 148
第五节 碳同化 …… 148
一、C_3 途径 …… 148
二、光呼吸 …… 154
三、C_4 途径 …… 157
四、景天科酸代谢途径 …… 164
五、C_3、C_4、CAM 植物的特性比较及鉴别 …… 166
第六节 影响光合作用的因素 …… 168
一、光合速率及表示单位 …… 169
二、内部因素 …… 169
三、外部因素 …… 170
第七节 光合效率与作物生产 …… 179
一、光能利用率 …… 179
二、提高作物产量的途径 …… 180
小结 …… 182
复习思考题 …… 183
参考文献 …… 184
第五章 植物的呼吸作用 …… 186
第一节 呼吸作用的概念及其生理意义 …… 186
一、呼吸作用的概念 …… 186
二、呼吸作用的生理意义 …… 187
第二节 呼吸代谢的生化途径 …… 188
一、糖酵解 …… 188
二、发酵作用 …… 190
三、三羧酸循环 …… 191
四、戊糖磷酸途径 …… 194
五、乙醛酸循环 …… 195
六、乙醇酸氧化途径 …… 197
第三节 电子传递与氧化磷酸化 …… 198
一、呼吸链的概念和组成 …… 198

二、氧化磷酸化 …… 200
三、抗氰呼吸 …… 202
四、呼吸链电子传递多条途径 …… 203
五、末端氧化系统的多样性 …… 204
六、呼吸作用中的能量代谢 …… 206
七、光合作用和呼吸作用的关系 …… 207
第四节 呼吸代谢的调控 …… 208
一、巴斯德效应和糖酵解的调节 …… 208
二、丙酮酸有氧分解的调节 …… 209
三、PPP 的调节 …… 209
四、能荷的调节 …… 209
五、电子传递途径的调控 …… 210
第五节 呼吸作用的生理指标及其影响因素 …… 210
一、呼吸作用生理指标及其测定方法 … 210
二、内部因素对呼吸速率的影响 …… 211
三、外界条件对呼吸速率的影响 …… 212
第六节 植物呼吸作用与农业生产的关系 …… 214
一、呼吸效率的概念和意义 …… 214
二、种子及幼苗的呼吸作用 …… 214
三、果实、块根、块茎的呼吸作用 …… 216
四、呼吸作用和作物栽培 …… 217
小结 …… 218
复习思考题 …… 219
参考文献 …… 219
第六章 同化物的运输、分配及信号的传导 …… 221
第一节 植物体内有机物质的运输系统 …… 221
一、短距离运输系统 …… 221
二、长距离运输系统 …… 223
第二节 韧皮部运输的机理 …… 226
一、研究韧皮部同化物运输的方法 …… 226
二、韧皮部中运输的物质 …… 229
三、同化物运输的方向和速度 …… 230
四、韧皮部装载 …… 230
五、韧皮部卸出 …… 234
六、韧皮部同化物运输的机理 …… 236
第三节 光合同化物的相互转化 …… 238
一、光合细胞中同化物的相互转化 …… 238
二、库细胞中同化物的相互转化 …… 242
第四节 同化物的分配及其控制 …… 245
一、源和库的关系 …… 245
二、同化物的分配及影响因素 …… 248
三、同化物的再分配与再利用 …… 252
第五节 植物体内的信号传导 …… 253
一、胞间信号的传递 …… 253
二、膜上信号的转换 …… 255
三、胞内信号的转导 …… 256
四、蛋白质的磷酸化和去磷酸化 …… 260
小结 …… 261
复习思考题 …… 262
参考文献 …… 262
第七章 植物生长物质 …… 264
第一节 植物生长物质的概念和研究方法 …… 264
一、植物生长物质的概念及其种类 …… 264
二、研究植物生长物质的方法 …… 265
第二节 生长素类 …… 267
一、生长素的发现和种类 …… 267
二、生长素的代谢 …… 268
三、生长素的生理效应 …… 271
四、生长素的作用机理 …… 273
第三节 赤霉素类 …… 275
一、赤霉素的发现及其种类 …… 275
二、赤霉素的生物合成与运输 …… 276
三、赤霉素的生理效应 …… 278
四、赤霉素的作用机理 …… 279
第四节 细胞分裂素类 …… 280
一、细胞分裂素的发现和种类 …… 280
二、细胞分裂素的运输与代谢 …… 282
三、细胞分裂素的生理效应 …… 283
四、细胞分裂素的作用机理 …… 284
第五节 脱落酸 …… 285
一、脱落酸的发现和性质 …… 285
二、脱落酸的代谢 …… 287
三、脱落酸的生理效应 …… 288
四、脱落酸的作用机理 …… 289
第六节 乙烯 …… 291
一、乙烯的发现与结构特点 …… 291
二、乙烯的生物合成及运输 …… 291

三、乙烯的生理效应 …… 293
四、乙烯的作用机理 …… 294
第七节 其他植物生长物质 …… 294
一、油菜素甾体类 …… 294
二、茉莉酸类 …… 296
三、水杨酸 …… 298
四、多胺类 …… 299
五、其他 …… 301
第八节 植物生长物质在农业生产上的应用 …… 302
一、植物激素间的相互关系 …… 302
二、植物生长调节剂在生产上的应用 … 304
三、应用生长调节剂的注意事项 …… 308
四、植物的化控工程 …… 310
小结 …… 311
复习思考题 …… 311
参考文献 …… 313
第八章 植物的生长生理 …… 314
第一节 生长、分化和发育的概念 … 314
第二节 细胞的生长和分化的控制 … 315
一、细胞分裂的控制 …… 315
二、细胞生长的控制 …… 317
三、细胞分化的控制因素 …… 320
第三节 植物的组织培养 …… 323
一、组织培养的意义和分类 …… 323
二、组织培养的基本方法 …… 325
三、组织培养的应用 …… 328
第四节 种子的萌发 …… 331
一、种子萌发的特点与调节 …… 332
二、影响种子萌发的外界条件 …… 333
第五节 植株的生长 …… 336
一、生长速率 …… 336
二、生长大周期与生长曲线 …… 337
三、植物生长的周期性 …… 339
第六节 植物生长的相关性 …… 342
一、地上部分与地下部分的相关 …… 342
二、主茎与侧枝的相关 …… 344
三、营养生长与生殖生长的相关 …… 347
四、植物的极性与再生 …… 348
第七节 环境因素对生长的影响 …… 349
一、影响生长的环境因素 …… 349
二、光形态建成的作用机理 …… 352
第八节 植物的运动 …… 358
一、向性运动 …… 358
二、感性运动 …… 364
小结 …… 365
复习思考题 …… 366
参考文献 …… 368
第九章 植物的成花生理 …… 369
第一节 春化作用 …… 369
一、春化作用的概念和反应类型 …… 369
二、植物通过春化的条件 …… 370
三、春化作用的机理 …… 371
四、春化作用在农业生产上的应用 …… 374
第二节 光周期现象 …… 374
一、植物光周期现象的发现和光周期类型 …… 375
二、光周期诱导的机理 …… 378
三、光敏色素在成花诱导中的作用 …… 383
四、光周期理论在农业生产上的应用 … 385
第三节 花器官形成和性别表现 …… 387
一、从营养生长到生殖生长的过渡 …… 387
二、性别分化与表达 …… 388
小结 …… 391
复习思考题 …… 392
参考文献 …… 393
第十章 植物的生殖和衰老 …… 394
第一节 受精生理 …… 394
一、花粉的构造和成分 …… 394
二、雌蕊的结构 …… 396
三、花粉萌发和花粉管的生长 …… 397
四、双受精 …… 398
五、花粉和雌蕊的相互识别 …… 398
六、受精对雌蕊代谢的影响 …… 401
七、影响受精的因素 …… 401
第二节 种子的发育 …… 402
一、胚的发育 …… 402
二、胚乳的发育 …… 404
三、种子发育和贮藏物质的积累 …… 406
四、环境条件对种子贮藏物质积累的影响 …… 408
第三节 果实发育和成熟 …… 409

一、果实的生长 …… 409
二、单性结实 …… 410
三、果实的成熟 …… 411
四、果实成熟的分子生物学进展 …… 414
第四节 植物的休眠 …… 415
一、种子的休眠 …… 415
二、芽休眠 …… 419
第五节 衰老与脱落 …… 420
一、植物的衰老 …… 420
二、植物器官的脱落 …… 426
小结 …… 429
复习思考题 …… 430
参考文献 …… 431
第十一章 植物的抗逆生理 …… 432
第一节 抗逆生理概论 …… 432
一、逆境和植物的抗逆性 …… 432
二、植物在逆境下的形态变化与代谢特点 …… 433
三、渗透调节与抗逆性 …… 434
四、植物激素在抗逆性中的作用 …… 436
五、膜保护物质与活性氧平衡 …… 438
六、逆境蛋白 …… 439
七、植物的交叉适应 …… 441
第二节 抗寒性 …… 442
一、抗冷性 …… 442
二、抗冻性 …… 444
第三节 抗热性 …… 448
一、热害 …… 448
二、高温对植物的危害 …… 449
三、植物耐热性的机理 …… 450
第四节 抗旱性与抗涝性 …… 451
一、抗旱性 …… 451
二、抗涝性 …… 455
第五节 抗盐性 …… 457
一、盐害 …… 457
二、盐分过多对植物的危害 …… 457
三、植物抗盐性及其提高途径 …… 458
第六节 抗病性与抗虫性 …… 459
一、抗病性 …… 459
二、抗虫性 …… 463
第七节 环境污染与植物抗性 …… 466
一、环境污染与植物生长 …… 466
二、大气污染 …… 466
三、水体污染和土壤污染 …… 469
四、提高植物抗污染力与环境保护 …… 471
第八节 抗逆生理与农业生产 …… 474
一、提高作物抗逆性的途径 …… 474
二、作物的抗性育种 …… 474
三、抗性生理与分子生物学 …… 475
小结 …… 475
复习思考题 …… 476
参考文献 …… 477
中英文名词对照与索引 …… 478



绪　论

一、植物生理学的定义和研究内容

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。

植物的生命活动十分复杂，但大致可区分为生长发育与形态建成、物质与能量代谢、信息传递和信号转导三个方面。

生长发育（growth and development）是植物生命活动的外在表现，它主要包括了两个方面：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的增加；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），包括从种子萌发，根、茎、叶的生长，直到开花、结实、衰老、死亡的全过程。人类对植物生命活动的认识正是从对其生长发育的观察和描述开始的，所谓“春华秋实”，“春发、夏长、秋收、冬藏”等等，便是人类对植物生长发育规律直观认识的写照。

在植物形态变化的背后，是肉眼难以观察到的物质和能量转化过程，而物质转化与能量转化又紧密联系，构成统一的整体，统称为代谢（metabolism）。植物的代谢活动包括水分的吸收、运输与散失；矿质营养的吸收、同化与利用；光合作用；呼吸作用；有机物的转化、运输与分配等方面。代谢过程归根结底是运行于植物体内的一系列生物化学和生物物理的变化，而生长发育则是代谢作用的综合表现和最终结果。代谢作用是生命的基础，代谢一旦停止，生命也就不复存在，生长发育更无从谈起。某些代谢环节如果发生重大变化或遭到破坏，也必然会影响到生长发育。如有的植物由于合成赤霉素的某些基因缺失，赤霉素合成发生障碍，因而茎不能正常生长，变为“矮生型”；又如苹果树缺少微量元素锌，便会影响生长素的生物合成，使新生叶不能展开，发生“小叶病”。

绿色植物代谢活动的一个最大特点，是它的“自养性”（autotropism），这也是它与动物的最大区别。它不需要摄取现成的有机物作为食物来源，而能以太阳光能作动力，将简单的无机物如 CO_2 和 H_2O 合成为碳水化合物，又以碳水化合物作为基本骨架，将吸收来的各种矿质元素如氮、磷、硫等合成蛋白质、核酸、脂类等生物大分子。不仅如此，由于植物代谢环节和代谢途径的多样性，其代谢产物多达数千种，分子结构又极为复杂，至今仍有大量化合物尚难以人工合成。目前，世界上还没有任何人工建造的化工厂，能在温和的条件下，将 CO_2 和 H_2O 直接合成为碳水化合物，更不用说成千上万种更加复杂的有机

需要全本请访问 www.ertongbook.com

物。由此可见，把绿色植物比作一个“天然超级化工厂”是毫不夸张的。

信息传递（message transportation）和信号转导（signal transduction）是植物生命活动的另一个重要方面。植物虽不像动物那样具有发达的神经系统，但它生活在复杂多变的环境中，必须对环境的变化作出响应，或顺应环境的有规律的变化，形成植物固有的生命周期，或对严酷的环境条件进行适应与抵抗，以保持物种的繁衍。这些反应都是从“感知”环境条件的物理或化学信号开始的。在许多情况下，感知信息的部位与发生反应的部位往往不是同一器官，这就需要感受器官将它所感受到的信息传递到反应器官，并使后者发生反应。如：进入秋季，夜长增加，这个物理信号如果被一年生短日植物的叶片所感受，便会在远离叶片的茎顶端分生组织开始一系列成花的生理准备，直至花芽形成和开花；而多年生落叶树木的叶片，则会在夜长增加的物理信号诱导下发生叶柄离层的形成和脱落、枝条进入休眠状态等一系列生理反应。

除了感受环境条件信号外，植物内部各器官、细胞之间，甚至细胞内部也频繁地进行着信息的传递。例如，高等植物的根分化成特殊的吸收器官，必须依赖地上部分（冠）供给碳水化合物才能生存；反之，冠部也须依赖根系提供水分、矿质元素和某些微量活性物质。这种根和冠之间频繁的物质与信息交流，也成为植物生理学的重要研究内容之一。

一般说来，信息传递主要指物理或化学信号在器官间或细胞间的传输，而信号转导则主要指细胞内外的信号，通过细胞的信号转导系统（见第六章第五节）转变为植物生理反应的过程。

除此之外，植物体内还有一种非常重要的信息传递，那就是遗传信息通过遗传物质的载体——DNA 在世代间的传递。关于遗传信息传递的研究属于遗传学的领域，已超出了植物生理学的范畴。不过，在信号转导的过程中，也包含着遗传信息如何实现表达的问题，在这一层次上，植物生理学与现代分子遗传学又融为一体了。

二、植物生理学的产生和发展

植物生理学是一门实验性科学，它是从植物学这门古老的科学中分化而来的。传统的植物科学是从描述植物的外部形态开始的，于是产生了植物形态学和以形态学为基础的植物分类学；显微镜的发明，使人们对植物形态的描述从外部深入到内部，从宏观深入到微观，又产生了植物解剖学。随着认识的深入，描述性科学也由静态向动态发展，从而产生了植物形态发生学、植物胚胎学等分支学科。与描述性科学不同，实验科学的结论都来自经过周密设计的实验和对实验结果的科学判断。植物生理学正是从追究植物生命现象的原因开始孕育，并且逐渐成长，最后从它的母体植物学中脱胎而出的。由于代谢作用是生命现象的基础，而对代谢作用的认识离不开化学和物理学理论与研究技术的发展，所以，植物生理学是随着化学和物理学的发展而产生和发展起来的。

在科学的植物生理学诞生之前，人们通过肉眼的观察记载和生产劳动中经验的积累，已具备了关于植物生命活动的丰富的感性知识。在这方面，我国劳动人民有过突出的贡献。如远在公元前 3 世纪，战国时期的《荀子·富国篇》中，就有“多粪肥田”的记载。西汉《氾胜之书》已将施肥方式分为基肥、种肥、追肥。公元 6 世纪北魏贾思勰所撰《齐民要术》描述了“热进仓”贮麦法：“日曝令干，及热埋之”，此法至今仍在民间应用。我

国劳动人民为解决冬小麦春播不能正常抽穗问题而创造的“七九闷麦法”，实际上就是现在的“春化”法。

然而，统治我国两千余年的封建制度，成了科学技术发展的沉重桎梏。西方工业革命开始以来，我国又屡遭列强侵略，国力日衰，致使我国科学技术的发展大大落后于西方；加之中国的传统哲学，从不强调通过科学的对比实验认识客观世界，因此，在作为实验科学的植物生理学诞生的过程中，主要的贡献来自欧洲也就不足为奇了。

始于17世纪中叶的英国资产阶级革命使社会生产力空前高涨，也为18世纪60年代开始的产业革命准备了条件。英国的这两次革命很快影响到整个欧洲，在促进欧洲特别是西欧国家生产力发展的同时，也极大地促进了科学技术的发展。在这种历史背景下，探究植物生命活动奥秘的研究也就应运而生了。植物生理学的发展大致经历了以下三个阶段：

第一阶段：植物生理学的孕育阶段　这一阶段从1627年荷兰人凡·海尔蒙（J.B.van Helmont）做柳枝实验开始，直到19世纪40年代德国化学家李比希（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，古希腊哲学家亚里斯多德（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。医生兼炼金术士凡·海尔蒙第一个用实验否定了这种学说，他在一个大木桶中装入90kg土壤，栽植了一株2.27kg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76.7kg，而土壤重量只减少了几十克。凡·海尔蒙由此认为：植物是靠水来构成躯体的。可以说，凡·海尔蒙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亚里斯多德的学说，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，因此凡·海尔蒙不可能从他的实验结果得出正确的结论。到了1771年，氧的发现者英国的普里斯特利（J. Priestley）才发现绿色植物有净化空气的作用，他把老鼠放在密闭的玻璃钟罩里，不久老鼠便窒息而死，其中的空气也失去助燃能力；但若在钟罩里放入绿色植物，经过几天，钟罩里的空气能重新恢复助燃能力并支持老鼠的生存。后来，有人重复普利斯特利的实验而得出相反的结果，即植物也能把空气变坏。荷兰科学家英根浩兹（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，普里斯特利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，法国化学家拉瓦锡（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（noxious gas）则是二氧化碳。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，瑞士植物生理学家索苏尔（de Saussure）利用定量化学实验证明，植物在光下吸收的二氧化碳与放出的氧气有等体积关系，但在此期间所增加的重量加上释放出的氧气重量，超过

了所吸收的二氧化碳重量，索苏尔认为，多余的重量是由水提供的。此外，这一时期还明确了二氧化碳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二氧化碳同化的影响。至此，关于植物光合作用的概念已初具雏形。

光合作用的发现动摇了植物营养的腐殖质理论，促使科学家以新的观念探究植物土壤营养的秘密。由于18世纪末至19世纪初化学分析的技术已有了明显的进展，因而促进了对植物和土壤化学成分的研究。1804年，索苏尔在他的著作《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，德国化学家李比希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。

第二阶段：植物生理学诞生与成长的阶段 这一阶段从1840年李比希矿质营养学说的建立到19世纪末德国植物生理学家萨克斯（J. Sachs）和他的学生费弗尔（W. Pfeffer）的两部植物生理学专著问世为止，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陆续确立，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，而与豆科植物共生并使之形成根瘤的细菌则可固定空气中的分子态氮；法国学者布森格（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，诺普（W.Knop）和费弗尔成功地使培养在按固定配方配制的营养液中的植物完成了其生活史，使植物营养研究进入了精确化和定量化阶段，为植物必需的大量元素和微量元素的陆续发现创造了条件，也为农作物施肥奠定了理论基础。在细胞学说的推动下，费弗尔开展了植物原生质特性的研究，他和范特霍夫（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，迈耶（R. Meyer，1845）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，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季米里亚捷夫（Тимириязев）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，从而证明光合作用也符合能量守恒定律。在植物呼吸作用研究方面，俄国科学家巴赫（Bach）、巴拉金（Palladin）和科斯梯切夫（Kostychev）做出过重要贡献，确认呼吸作用是一种“生物燃烧”，所释放的能量来自呼吸底物中所储藏的能量。在生长发育生理方面，达尔文关于植物运动的详细观察与实验开辟了植物感应性研究的新领域。

至19世纪末20世纪初，萨克斯和费弗尔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和植物生理学发展史中的重要里程碑。这两部著作的问世，意味着植物生理学终于从它的母体植物学中脱

胎而出，独立成为一门新兴的学科。

第三阶段：植物生理学发展、分化与壮大阶段　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。

作为植物生理学理论基础的物理学和化学，特别是原子与分子物理、固体物理、物理化学、结构化学等的发展，开创了从更深层次认识生命活动本质的可能性；与植物生理学密切相关的一些学科，如细胞学、遗传学、微生物学、生物物理学也不断壮大，并且迅速改变着自己的面貌。由于植物生理学的研究领域不断扩展，研究内容不断深化，以致许多原属植物生理学范畴的内容，依据生产需求和学科发展的需要而逐渐成长为一门独立的学科，从植物生理学中分化出去，正如植物生理学当初从它的母体植物学中分化成独立学科一样。最典型的例子是随着化学肥料在农业生产中的应用愈来愈广泛，以及对土壤营养研究的深入发展，出现了一门独立的学科——农业化学；随着生物化学这门新兴学科的高速度发展，植物生物化学的研究也由开始以植物构成成分的静态研究为主，逐步向动态的代谢过程及其调控的方向发展，最终由植物生理学中孕育成型，成长为独立的学科——植物生物化学。另一方面，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，为生命科学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、电泳技术以及近年来发展起来的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，成为人类探索生命奥秘的强大武器。自20世纪50年代以来，随着DNA双螺旋结构的揭示及遗传密码的破译，另一门新兴学科——分子生物学异军突起，以其强大的生命力迅速渗透到生命科学的各个领域。分子生物学的研究成就，使植物生理学对植物生命现象的认识更加深入，从过去的个体、器官、细胞、亚细胞和生化反应的水平，向生物大分子的结构与功能以及代谢过程和性状控制的原初原因——基因表达与调控的探索前进了一大步。

在这样的历史背景下，进入20世纪以来，特别是50年代以来，植物生理学的研究在微观、个体和宏观三个层次上都发生了巨大的变化，获得了许多重大突破。

微观方面，通过对生物膜结构与功能的研究，提出并确定了膜的“流动镶嵌”模型：以类脂为主要成分构成的双层膜上镶嵌着各种功能蛋白，执行着诸如电子传递、能量转换、离子吸收、信号转导等重要生理功能。

在光合作用研究中，卡尔文（M.Calvin）于50年代利用^{14}C示踪和纸上层析两种技术，揭示了光合作用中CO_2同化的历程，提出了著名的卡尔文循环，即“光合碳循环”；60年代以后，又陆续发现了C_4类型、景天科酸代谢（CAM）和光呼吸作用；由于快速荧光光谱技术和激光技术的应用，将光合作用原初反应研究的时间跨度从毫秒级（ms，10^{-3} s）一直缩短为皮秒（ps，10^{-12}s）和飞秒（fs，10^{-15}s）级；在空间跨度上，电子显微镜和X-射线衍射技术的应用，使人们的视野逐步从细胞水平深入到亚细胞水平，进而深入到生物膜和生物大分子空间三维结构的水平，分辨率达到10^{-10}m（1Å/10nm）级，弄清了光合膜上许多功能性色素蛋白复合体的三维立体结构，将结构与功能的研究推向了微观世界。

在植物生长发育生理方面，成功地使植物组织、细胞和原生质体在离体培养条件下通过脱分化和再分化成长为新的植物个体。这一成就的重大意义不但在于证明了植物细胞的“全能性”，而且为植物细胞工程和基因工程的大力发展创造了条件。自40年代至50年代

末相继发现了植物光周期现象和控制光周期现象的色素蛋白复合体——光敏色素（phytochrome），目前已知受光敏色素控制的生理过程不下几十种。关于植物生长物质的研究，从30年代首次确定生长素的分子结构以来，已陆续确定了5种公认的植物激素和10余种内源生长物质，植物激素的测定方法则由最初的生物鉴定法发展到现在的高效液相色谱技术（HPLC）和酶联免疫技术（ELISA），后者的灵敏度可达到10^{-12}g。

随着世界人口的急剧增加和工业化进程的加速，全球环境恶化的问题日益严重，不但旱、涝、盐碱等灾害有增无减，而且又增加了诸如环境污染、温室效应的加剧和大气臭氧层破坏带来的紫外辐射增强等新的灾害。这种状况对逆境生理的研究提出了愈来愈迫切的要求；而生物物理、生物化学和分子生物学的研究成果则进一步促使逆境生理的研究向纵深发展，对植物抗逆性的生化与分子生物学，如：生物膜的组成、结构和功能与植物抗逆性的关系；逆境条件下的活性氧（active oxygen）伤害和活性氧清除系统与植物抗逆性；植物“热激蛋白”（heat shock protein）及其他“逆境蛋白”的合成及其功能等都有了更多的了解。此外，还通过对抗逆性有关基因的转移和改造，培育出大量抗逆性强的作物新种质。

如上所述，分子生物学的迅速发展对传统的植物生理学提出了严峻挑战，许多植物生理学家转向从事分子生物学的研究；权威性的国际植物生理学评论刊物 Annual Review of Plant Physiology 从1985年起改为 Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology；主要刊登植物分子生物学的刊物和不少专著相继问世，这一切都使植物生理学的传统内容相形见绌。面对这种形式，学术界甚至发出了“植物生理学往何处去”的惊呼。

我们认为，植物生理学作为一门独立的学科，有它特殊的研究领域和范畴，分子生物学的研究成就，只能使人们对植物生命现象的认识更加深入，从过去的个体、器官、细胞、亚细胞和生化反应的水平，向代谢过程和性状控制的原初原因——基因表达与调控的探索前进了一大步。但分子生物学不可能代替植物生理学，正如20世纪以来生物化学的迅速发展大大丰富了植物生理学的内容，并且形成了一门新兴的植物生物化学学科，但植物生理学并没有被生物化学所代替一样。这是因为，植物在自然界中的生存与繁衍是以个体为基本单位而体现出来的，植物各个器官的生命活动必须在个体水平上进行整合（integration），才能成为一个完整的植物体。

正因为如此，植物整体生理学的研究正借助现代生物化学与分子生物学的成就而以新的面貌出现，尤其是植物器官间物质与信息传递的研究正成为新的研究热点。如：关于物质如何由源端（source，即物质的输出端）装入和库端（sink，物质的输入端）卸出的机理；关于源库之间信息交换的机理；关于物质与信息交换的“高速公路”——维管束结构与功能的研究，都已取得了令人瞩目的成就。这些研究不但对于农业生产中增加产品器官的产量具有重要意义，而且也预示着理论上的新突破。据最新报道，叶片向茎端运输的物质中，不但有大量的基本营养物质和微量的生长调节物质，而且还有作为遗传信息表达载体的mRNA，这一发现为彻底解决困扰植物生理学家几十年的“成花素”问题带来了曙光。

植物整体生理学的一个重要领域是根系与地上部关系的研究。由于根系固定在土壤中，观察研究困难，因而对根系生命活动的了解很少。近年来，随着研究方法的改进和创

新，根系生理的研究有了许多可喜的进展，如某些植物的根系能够“感知”地上部铁、锌等营养元素亏缺的信号，从而通过调整其代谢，向根际土壤中分泌大量有机酸等分泌物，以加强对土壤中难溶性元素的溶解和吸收；这些分泌物还会对根际微生物和相邻的其他植物产生微妙的影响，为植物生态学和农田生态学的研究提供了新的信息。

在宏观领域，植物生理学的研究还与生态学及环境科学相结合，形成了一些新的边缘学科，如植物生理生态（physiological plant ecology）、植物环境生理学（environmental plant physiology）、植物群体生理学、植物生长发育的数学模拟等，主要研究植物的生长发育和生理特性对各种环境条件的响应；在农田群体、植物群落和整个生态系统中植物个体间的相互关系，以及这种关系如何影响群体和群落的发展等等。近年来，这类研究已愈来愈多地运用数学方法和计算机手段，直至与遥感技术相结合，来分析作物群体发展的趋势、预测产量、预报生态系统的发展动态等。这些研究不但能为解决农业生产中的重大问题提供理论基础，而且还可为自然和社会的可持续发展提供科学依据。

三、植物生理学与农业生产

植物生理学从诞生之日起就与农业生产结下了不解之缘。著名的俄国植物生理学家季米里亚捷夫早在20世纪30年代就作出了“植物生理学是合理农业的基础”这一科学论断，植物生理学发展史已经雄辩地证实了这一论断的正确性。最显著的标志如植物矿质营养学说的创立为无机肥料的施用奠定了理论基础，由于化肥的大量施用使世界粮食产量急增，同时促进了肥料工业的大发展；自30年代开始的植物激素的陆续发现导致了植物生长调节剂和除草剂的普遍应用，给农业生产带来革命性的变革，也为农药工业的发展开辟了新天地；自50—60年代开始，在光合作用与产量关系的理论指导下，植物生理学家与育种学家相结合，开创了以培育矮秆、耐肥、抗倒、叶片直立、株型紧凑的水稻、小麦品种为主要内容的“绿色革命”，使稻麦产量获得了新的突破。50—60年代植物细胞全能性理论的确立，不但使人们掌握了如组织培养、细胞及原生质体培养等高效快速的植物无性繁殖新技术，而且为植物基因工程的开展和新种质的创造提供了先决条件。

以上这些成就，不但在历史上曾经为农业生产的革命作出过重大的贡献，而且至今仍在通过自身的不断发展继续发挥着重要的作用，同时也成为植物生理学最活跃的几个研究领域。

在21世纪来临之际，人类面临着一大堆急待解决的难题，其中尤以人口、粮食、能源、资源等问题最为突出。由于中国人均资源占有量远低于世界发达国家，所以这些问题更显得特别突出。为了解决这些难题，中国农业的唯一出路就是按照集约化的增长模式，在保证物质投入不断增长的基础上，大幅度增加科技投入，开辟出一条高产、优质、高效的可持续发展之路。作为合理农业基础的植物生理学，则应当在这条道路的开创过程中继续做出应有的贡献。

按照中国农业生产发展的趋势，我们认为以下几方面可能成为今后植物生理学与农业生产相结合的重要研究领域：

（一）作物产量形成与高产理论

这是植物生理学多年来常盛不衰的研究课题之一，已经形成了“作物产量生理学”、

需要全本请访问 www.ertongbook.com