植 物 生 理 学

陈润政　黄上志
宋松泉　傅家瑞　编著

中山大学出版社
·广州·

需要全本请访问 www.ertongbook.com

版权所有　翻印必究

图书在版编目(CIP)数据

植物生理学/陈润政,黄上志,宋松泉,傅家瑞编著 .—广州:中山大学出版社,1998.1
ISBN 7-306-01334-3

Ⅰ.植…　Ⅱ.①陈…　②黄…　③宋…　④傅…　Ⅲ.①植物学　②植物生理学　Ⅳ.Q145

中山大学出版社出版发行
(广州市新港西路135号)
中山大学印刷厂印刷　广东省新华书店经销
787毫米×1092毫米　16开本　21.25印张　500千字
1998年1月第1版　2001年8月第2次印刷
印数:1001~2000册　定价:29.90元

前　言

近年来，由于细胞学、生物化学、生物物理学和分子生物学的迅速发展以及新技术和新方法的应用，使植物生理学不断深化和发展。为适应教学改革的需要，解决教材问题，我们在过去几年陆续编写了一些植物生理学专题讲义的基础上，着手编写本书。由于目前全国还没有新的统一的植物生理学教学大纲，我们主要参考 1977 年制订的植物生理学教学大纲和近年的国内外有关教材进行编写。本书分 12 章，即：植物细胞、呼吸作用、光合作用、水分生理、植物的矿质营养、有机物的韧皮部运输、植物生长物质、种子生理、植物的生长与运动、成花生理、植物的生殖、成熟与衰老、植物的逆境生理。本书主要供综合性大学生物系使用，也可供高等师范院校生物系及其他高等院校有关系科教学使用和参考。

本书的第一、四、七、九、十一章是由陈润政执笔，第二、五章是由黄上志执笔，第三、六、十二章是由宋松泉执笔，绪论、第八、十章是由傅家瑞执笔。初稿完成后，承蒙武汉大学肖翊华教授和华南农业大学李明启教授审稿并提出许多宝贵意见，黄胜琴、曾祥跃、陈俊松和张施君等同志打印原稿，彭晓南等同志绘图；本书的编写和出版还得到我校教务处、出版社、生命科学学院和生物科学与技术系植物生理教研室的大力支持，在此表示衷心感谢。

在编写过程中，我们力求做到注意基本概念和基本理论，联系生产实际，尽量能反映本学科的新成就和新进展，但由于水平有限，加上时间仓促，书中错误和不妥之处在所难免，敬请读者批评、指正。

编　者

1997 年 1 月

目　录

绪　论 …… (Ⅰ)

一、植物生理学的研究对象和内容 …… (Ⅱ)

二、植物生理学的产生和发展 …… (Ⅲ)

三、植物生理学的发展前景 …… (Ⅳ)

第一章　植物细胞 …… (1)

第一节　植物细胞的结构与功能 …… (1)

一、细胞壁 …… (1)

二、细胞膜 …… (2)

三、原生质体 …… (5)

第二节　细胞间的通道 …… (8)

第二章　呼吸作用 …… (10)

第一节　呼吸作用和呼吸商 … (10)

一、呼吸作用的定义 …… (10)

二、呼吸商 …… (10)

第二节　碳水化合物降解的途径 …… (11)

一、贮藏物质转化为六碳糖 … (11)

二、糖酵解 …… (14)

三、发酵作用 …… (14)

四、三羧酸循环 …… (16)

五、磷酸戊糖途径 …… (17)

第三节　电子传递和能量转换 …… (18)

一、电子传递系统 …… (18)

二、氧化磷酸化作用 …… (20)

三、抗氰呼吸 …… (21)

第四节　呼吸作用的生理意义 …… (23)

一、糖酵解、三羧酸循环和电子传递系统的能量学 …… (23)

二、植物呼吸作用中间产物用于其它生物合成过程 …… (23)

第五节　呼吸作用的生化调节 …… (25)

一、糖酵解的调节 …… (25)

二、线粒体呼吸作用的调节 …… (26)

三、戊糖磷酸途径的调节 …… (27)

四、pH 的调节作用 …… (27)

第六节　影响呼吸作用的因素 …… (28)

一、底物供应 …… (28)

二、氧供应 …… (28)

三、温度 …… (29)

四、植物的类型和年龄 …… (29)

第三章　光合作用 …… (31)

第一节　光合作用的意义和早期研究历史 …… (31)

一、光合作用的意义 …… (31)

二、光合作用的早期研究历史 …… (32)

第二节　叶绿体及其色素 …… (33)

一、叶绿体的结构 …… (33)

二、叶绿体色素 …… (36)

第三节　光合作用的机理 …… (41)

一、爱默生增益效应：两个光反应系统 …… (41)

二、类囊体的四种主要复合物 …… (42)

三、水的光氧化 …… (45)

四、电子传递和光合磷酸化 … (46)

五、碳同化及其调节 …… (50)

六、叶绿体代谢产物的运转

及其调节 …… (59)
七、光呼吸 …… (62)
第四节 环境条件对光合作用的影响 …… (65)
一、植物的光合速率 …… (65)
二、光对光合作用的影响 …… (66)
三、CO_2 对光合作用的影响 … (68)
四、温度和其它条件的影响 … (69)
第五节 植物群落和作物群体的光合作用 …… (71)
一、光合作用与作物产量的关系 …… (71)
二、光能利用率 …… (72)
三、植物群落或群体的光能利用率 …… (74)
第四章 水分生理 …… (78)
第一节 植物与水分 …… (78)
一、植物的含水量 …… (78)
二、水的生理生态作用 …… (79)
第二节 植物细胞对水分的吸收 …… (79)
一、水势 …… (79)
二、植物细胞的渗透作用 …… (81)
三、植物细胞的水势和细胞之间的水分流动 …… (84)
四、植物细胞的吸胀作用 …… (85)
第三节 根系对水分的吸收 … (86)
一、吸水的部位 …… (86)
二、主动吸水和被动吸水 …… (87)
三、影响根系吸水的环境因素 …… (89)
第四节 蒸腾作用 …… (90)
一、蒸腾作用的概念及其类型 …… (90)
二、蒸腾作用的生物学意义 … (90)
三、蒸腾作用的指标及其测定 …… (91)
四、气孔及其运动机理 …… (91)
五、影响蒸腾作用的因素 …… (95)
第五节 植物体内的水分运输 …… (95)
一、水分运输的途径 …… (95)
二、水分运输的动力 …… (96)
第六节 灌溉的生理基础 …… (97)
一、作物的需水规律 …… (98)
二、合理灌溉的指标 …… (98)
第五章 植物的矿质营养 …… (100)
第一节 植物的必需元素 … (100)
一、植物干物质中的元素…… (100)
二、研究植物营养的方法 … (100)
三、必需元素 …… (102)
四、必需元素的生理作用及其缺乏病症 …… (104)
第二节 植物对矿质元素的吸收 …… (110)
一、根系和根际 …… (110)
二、离子进入根的途径…… (110)
三、溶质吸收的特性 …… (113)
四、溶质的跨膜运转系统 … (115)
五、根部离子吸收的调节 … (122)
第三节 氮和硫的同化 …… (125)
一、氮循环 …… (125)
二、生物固氮作用…… (126)
三、硝酸盐和氨离子的同化 …… (129)
四、硫酸盐的同化 …… (131)
第四节 矿物质在植物体内的运输和再利用 …… (133)
一、木质部和韧皮部的长距离运输 …… (133)
二、矿质养分在地上部和根部的环流…… (134)
三、矿质养分的再利用…… (135)
第六章 有机物的韧皮部运输 … (136)
第一节 有机物运输的途径、形式和速度 …… (136)
一、运输的途径 …… (136)
二、运输的形式 …… (137)

需要全本请访问 www.ertongbook.com

三、运输的速度…… (139)
四、运输的方向 …… (139)
第二节 有机物韧皮部运输的机理 …… (140)
一、韧皮部的结构 …… (140)
二、韧皮部的装载 …… (142)
三、筛管的运输机制 …… (144)
四、韧皮部的卸出 …… (146)
第三节 有机物的分配及其控制 …… (149)
一、库器官的类型 …… (149)
二、同化物分配和库源关系 …… …… (149)
三、库器官同化物输入的调节 …… (150)
四、原生质的胞间运动和高分子物质的移动…… (151)
第七章 植物生长物质…… (152)
第一节 生长素类…… (153)
一、生长素的发现…… (153)
二、天然存在和人工合成的类生长素…… (154)
三、生长素在植物体内的分布和传导…… (155)
四、生长素的生物合成及其代谢 …… (157)
五、生长素的作用机理…… (159)
六、生长素的生理作用…… (161)
七、生长素类在生产上的应用 …… (162)
第二节 赤霉素类…… (162)
一、赤霉素的发现…… (162)
二、赤霉素的结构和分布…… (163)
三、赤霉素的生物合成…… (164)
四、赤霉素的作用机理…… (164)
五、赤霉素在生产上的应用 …… (166)
第三节 细胞分裂素类…… (166)
一、细胞分裂素的发现及其化学结构…… (166)
二、细胞分裂素的分布和运输 …… (168)
三、细胞分裂素的生物合成 …… (169)
四、细胞分裂素的作用机理 …… (170)
五、细胞分裂素的生理作用及应用…… (170)
第四节 脱落酸…… (171)
一、脱落酸的发现…… (171)
二、脱落酸的化学结构和分布 …… (171)
三、脱落酸的生物合成…… (172)
四、脱落酸的作用机理…… (173)
五、脱落酸的生理作用及应用 …… (174)
第五节 乙烯…… (176)
一、乙烯的结构和分布…… (176)
二、乙烯的生物合成…… (176)
三、乙烯的作用机理…… (178)
四、乙烯的生理作用及应用 …… (178)
第六节 其它天然的植物生长物质…… (180)
一、油菜素内酯…… (180)
二、茉莉酸类化合物…… (181)
三、三十烷醇…… (181)
四、多胺…… (181)
五、钙调素…… (182)
六、水杨酸…… (182)
第七节 生长抑制剂和生长延缓剂…… (182)
一、青鲜素…… (183)
二、矮壮素…… (183)
三、三碘苯甲酸…… (184)
四、整形素 …… (184)
五、比久（B_9） …… (185)
六、多效唑（PP_{333}） …… (185)

第八节　除草剂…… (185)
一、除草剂类型 …… (186)
二、主要的除草剂及其作用机理
…… (186)
第八章　种子生理 …… (187)
第一节　种子的贮藏物质及其
在萌发中的变化…… (187)
一、种子的贮藏物质…… (187)
二、种子萌发时的物质转化
…… (189)
第二节　种子萌发的外界条件
…… (194)
一、水分…… (194)
二、温度…… (196)
三、氧气 …… (196)
四、光 …… (197)
第三节　种子的休眠 …… (198)
一、种子休眠的适应意义 … (198)
二、种皮在种子休眠中的效应
…… (199)
三、胚未发育完全或种子未完成
后熟作用 …… (200)
四、发芽抑制物…… (200)
五、基因表达与休眠 …… (201)
第四节　种子的寿命与贮藏
…… (202)
一、种子的寿命 …… (202)
二、在贮藏中影响种子寿命
的因子 …… (202)
三、种子活力是评定播种品质
的指标…… (203)
四、种子生活力的检验原理
和方法…… (204)
第九章　植物的生长与运动…… (206)
第一节　植物细胞的生长和分化
…… (206)
一、细胞分裂期 …… (206)
二、细胞伸长期…… (207)
三、细胞分化期…… (208)
第二节　组织培养…… (209)
一、组织培养的原理…… (209)
二、培养基及组织培养的
环境条件…… (210)
三、组织培养在生产上的应用
…… (211)
第三节　植物生长的动态分析
…… (212)
一、生长速率…… (212)
二、生长大周期和一年生植物
的生长曲线…… (212)
第四节　环境条件对植物生长
的影响…… (213)
一、温度…… (213)
二、光照…… (214)
三、水分…… (216)
第五节　植物生长的周期性
…… (216)
一、昼夜周期性…… (216)
二、季节周期性…… (217)
第六节　植物生长的相关性
…… (217)
一、地下部和地上部的相关… (218)
二、主茎和侧枝的相关…… (219)
三、营养生长与生殖生长的相关
…… (220)
四、极性和再生…… (221)
第七节　植物的运动 …… (222)
一、生长性运动…… (222)
二、膨胀性运动…… (226)
三、近似昼夜节奏——生物钟
…… (227)
第十章　成花生理…… (229)
第一节　光周期现象…… (229)
一、光周期反应类型…… (229)
二、光周期诱导…… (230)
三、光敏色素及其在光周期
诱导成花中的作用…… (237)
四、光周期诱导成花的物质基础

…… (243)
五、光周期理论在生产上的应用
…… (244)
第二节　春化作用…… (244)
一、春化作用的一般性质…… (245)
二、去春化作用…… (247)
三、春化与光周期的相互关系
…… (247)
四、春化作用的刺激物…… (248)
五、春化中的代谢变化…… (249)
六、温度对开花的直接效应… (249)
第三节　花的发育 …… (250)
一、诱导后茎端的早期变化… (250)
二、性别分化…… (250)
第十一章　植物的生殖、成熟与衰老
…… (253)
第一节　授粉生理…… (253)
一、花粉的化学成分…… (253)
二、花粉的寿命和贮藏…… (253)
三、柱头的受粉能力…… (254)
四、花粉的附着与识别…… (254)
五、花粉萌发与花粉管伸长… (257)
第二节　受精生理 …… (258)
一、受精作用…… (258)
二、受精引起的代谢变化…… (259)
三、无融合生殖与单性结实… (260)
第三节　果实的生长与成熟
…… (261)
一、果实的生长…… (261)
二、果实成熟生理 …… (262)
第四节　种子成熟生理 …… (265)
一、种子成熟过程的生理生化
变化 …… (265)
二、环境条件对种子成分及
成熟过程的影响 …… (269)
第五节　衰老与脱落 …… (270)
一、衰老的类型…… (270)
二、衰老时的生理生化变化
…… (271)
三、衰老的机理与调控 …… (272)
四、脱落的种类 …… (273)
五、脱落的机理…… (273)
第十二章　植物的逆境生理 …… (275)
第一节　逆境和抗逆性 …… (275)
一、植物的逆境 …… (275)
二、植物的抗逆性…… (276)
三、研究植物逆境生理的意义
…… (277)
第二节　水分逆境 …… (278)
一、旱害和抗旱性 …… (278)
二、水分过多的为害和植物
的耐涝性…… (286)
三、盐害和抗盐性…… (288)
第三节　温度逆境…… (292)
一、冷害和抗冷性…… (292)
二、冻害和抗冻性…… (296)
三、热害和抗热性…… (301)
第四节　氧逆境…… (305)
一、植物体内活性氧的产生
和转化…… (306)
二、高浓度氧对植物的伤害… (307)
三、植物对氧伤害的抗性…… (309)
第五节　病害和抗病性…… (311)
一、植物病原生物对植物的侵染
…… (311)
二、病原生物对植物的危害… (312)
三、植物的抗病性…… (313)
第六节　环境污染对植物的危害
…… (314)
一、大气污染对植物的危害… (314)
二、水和土壤污染对植物的危害
…… (320)
三、植物在环境保护中的作用
…… (320)

绪　论

一、植物生理学的研究对象和内容

植物生理学（plant physiology）是研究植物生命活动规律的科学，是生物科学的一个重要分支。植物生理学的研究范畴应当包括整个植物界的各种类型植物的生命活动，但由于和人类关系最密切的植物（含农作物、林木、园艺作物和资源植物等）大多数是高等植物，因此植物生理学研究的对象往往着重于高等植物。

植物生理学是研究植物体内所进行的各种生理过程及其作为这些生理过程的生物物理和生物化学基础，这些过程的机理以及与环境条件的关系和形态结构的关系。从群体、整体、器官、组织水平深入到细胞、亚细胞和分子水平，把宏观与微观结合来阐明植物生命活动的规律。研究的目的不仅要认识和解释现象，而且更要掌握其规律性，能动地为农、林、园艺等生产服务。

高等植物的生活史从受精卵分裂开始，经历胚胎发生期，完成种子发育阶段；种子萌发后植物经历幼龄期、性成熟期、开花结实期以及衰老期。植物在生命活动的整个过程中产生许多变化，概括起来是：物质转化、能量转化、信息传递和形态建成。在叶绿素的参与下，绿色植物能将 CO_2 和 H_2O 以及其它无机物转变为有机物，同时将太阳的辐射能转变为化学能。这个光合作用过程是植物体内进行所有物质转化和能量转化的基础。光合作用和所有的代谢过程是植物生长发育的基础，而生长发育则是各个代谢过程的综合表现，也包括形态建成过程。与动物和微生物相比，植物本身有其独特之处，首先是绿色植物具有自养性，能利用无机物自行制造有机物；其次是植物扎根在土中营固定式生活，因而对不良环境的抗性较强；再其次是植物生长无定限，虽然部分组织或细胞死亡，但同时却有器官、组织或细胞再生或更新，不断生长；最后的特点是植物体细胞具有全能性，即具有完整细胞核的细胞，都具有分化成一个完整植株的潜在能力。因此，植物生理的研究不但具有生物共性，而且还有其特殊性，具有重大的理论意义。

二、植物生理学的产生和发展

我国古代劳动人民在农业生产中总结出很多有关植物生理学的知识，例如豆类与谷物的轮作法、“粪种”（即用粪水浸泡种子）法、“七九闷麦”法（即春化法）等。但由于中国长期处于封建社会，劳动人民积累的生产知识和经验，得不到科学实验的验证和理论上的概括，在长时间内未能形成科学体系。

随着人类生产力以及其它基础学科的发展，科学的植物生理学得到相应的发展。植物生理学的产生是从土壤营养的研究开始，农业生产的发展要求植物生理学回答：植物体中的物质从那里来，又是如何进行营养的。直到 19 世纪德国李比希（Liebig，1840）建立矿质营养学说，提出施矿质肥料补充土壤营养的消耗；与此同时法国布森格（Boussingault）用实验证明植物不能利用空气中的氮素；而克诺普（Knop）、费弗尔

(Pfeffer) 在无土条件下培育植物成功，这些都是对植物营养理论的重大贡献。18 世纪海尔斯 (Hales) 将植物干馏，观察到有气体放出，推测植物体能吸收气体状态物质，这一发现使人们注意到空气营养。普利斯特利 (Priestley) 在发现氧后不久也观察到植物的绿色部分有放氧现象 (1779 年)。同年荷兰印根胡兹 (Ingenhousz) 发现植物的绿色部分只有在光下才能放氧，在黑暗中则放 CO_2，这既证实了光合作用也发现了呼吸作用。

19 世纪在西欧广泛进行资产阶级产业革命，造成了社会生产力的高涨，机器和化肥的应用促进了农业生产的发展，因此对植物内部活动过程的了解有更多的要求，植物生理学便逐渐形成了独立的学科体系。1845 年罗伯特·迈尔 (Robert Meyer) 把能量守恒定律应用到植物生理学，确定了光合作用也服从这一定律，并且指出光合作用的基本特点是把光能转变为化学能。其后俄国季米里亚捷夫 (Gimiriazev) 证明光合作用所利用的光就是叶绿素所吸收的光；而巴赫 (Bach)、巴拉琴 (Palladin) 和科斯梯切夫 (Kostychev) 则确认呼吸作用是“生物燃烧”，其释放的能量来自呼吸底物中所贮藏的能量。

有关形态建成方面也有很大发展。1920 年加纳 (Garner) 和阿拉德 (Allard) 提出光周期学说，阐明日照长度对植物开花的作用。随后博斯威克 (Borthwick) 等人发现了光敏素，把形态建成推进到细胞和分子水平。另外，组织培养技术的发展大大推动了植物生长发育的研究。1904 年在含有无机盐溶液及有机成分的培养基上成功地培养了胡萝卜和辣根菜的离体胚。1934 年怀特 (White) 用番茄根建立了第一个无性繁殖系，并发现在迅速生长的根尖病毒浓度很低，这为培养无毒植株奠定了基础。Skoog 和崔澂发现腺嘌呤或腺苷可以解除培养基中生长素对芽形成的抑制作用，确定了腺嘌呤/生长素的比例是控制芽和根形成的主要条件之一。由于广泛研究和培养技术的不断改进，特别是单细胞培养并诱导分化成植株的成功，以及植物生长物质知识的不断增多，加上农业生产上不断提出新的要求，大大促进了这一领域研究的的广泛开展。同时，使早期提出的细胞全能性假说，得到了科学的证实。

20 世纪初期迄今，由于物理学、化学的发展，以及先进技术的应用，促进了植物生理学突飞猛进向前发展。生物科学领域中的细胞学、遗传学、分子生物学、生物化学、生物物理学等的发展，使深入研究植物生命活动的机理变得更为有效。各种问题的研究趋向分子水平深入，又不断综合，提出新概念。初期的植物生理学着重外界条件的影响和外表的变化。30 至 40 年代生物化学的发展对植物生理学的冲击很大，促使植物生理研究大大地深入到植物内部的机理。60 年代中期分子生物学成为一个学科，使植物生理学的范畴更广阔，分析也更深入。反映这种趋势的突出例子是：国际著名的学术期刊《植物生理学年鉴评论》(Annual Review of Plant Physiology)，于 1985 年改名为《植物生理学及植物分子生物学年鉴评论》(Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology)，这表明在植物生理学领域的研究中分子生物学的比例加大了。

我国现代植物生理学的发展可追溯到 1917 年钱崇树在国外发表了一篇有关离子吸收的论文，但他后来没再从事植物生理学工作。20 年代末，罗宗洛、李继侗和汤佩松先后回国开展植物生理学方面的研究，为中国植物生理学的发展奠定了基础。但在旧中国，科学工作者的研究未被重视，发展缓慢。解放后，综合性大学生物系和农、林、师

范院校普遍开设植物生理学课程，中国科学院、农科院以及许多农、林业研究部门也设立专门研究机构，培养了一大批从事植物生理学方面的人才，做了大量研究工作，发表的论文有的已接近国际先进水平，甚至居于领先地位。随着我国工业、农业、林业和园艺生产的发展，植物生理学必将得到蓬勃的发展，为实现我国四个现代化作出贡献。

三、植物生理学的发展前景

植物生理学的产生和发展，决定于生产的发展和其它学科的发展，而植物生理学的发展又反过来促进农、林业等生产的发展。展望前景，一方面是植物生理学本身的发展，另一方面是植物生理学的应用。

溶液培养法（无土栽培法）在阐明植物对养分需要上起过决定性作用，并奠定了施用化肥的理论基础。近几年来溶液培养法已发展成为一种实用的农业生产手段。如前苏联在西伯利亚利用无土栽培法生产饲料，英国则用此法生产花卉，在阿拉伯国家的沙漠地带则用此法在室内种植蔬菜和谷物。我国许多地方近年来也应用无土栽培法生产蔬菜和花卉。

植物激素的发现促进了植物生长调节剂的研制和生产，并且广泛应用于农业生产，取得了显著的效果。如杂交水稻制种时保证花期相遇；去雄、疏花、保果、改变株型、改善品质，以及插条生根、打破休眠、延长贮藏期、人工催熟等问题，都可应用植物生长调节剂来解决。此外，有些植物生长物质（如 2,4－D）还用作除草剂，能选择性地除去稻田的杂草，以代替田间中耕除草的繁重劳动，因而开辟了农药界的新领域。

组织培养技术的理论与应用有很大的发展。由营养芽脱分化为愈伤组织，愈伤组织经过大量繁殖后再分化出许多芽和根，成为许多小苗，这便可大大提高繁殖系数和缩短育苗时间。还可通过组织培养生产某些特殊物质（次生物质）。近年来原生质体的培养取得可喜的进展，已经获得很多再生植株，通过原生质体融合和细胞杂交，并结合常规的选育技术，有可能育出新的植物。另外通过组织培养技术可获得单倍体植株。对试管苗繁殖中的“玻璃化”、激素后效应、遗传稳定性和复壮等问题，有待进一步研究。同时还应用组织培养技术诱导体细胞胚的发生，从体胚培养进入人工种子的研制研究。在离体培养中，可以较好地研究细胞和组织的分化，深入了解植物发育的分子机理。

为避免育种工作的盲目性，必须选择那些具有优良农艺性状和经济性状的亲本，构成最佳的遗传组合，以求产生理想的植物体。细胞生理学的现代技术能使单个细胞长成植株，且能操纵体细胞内的遗传物质。无疑，植物生理学与遗传学结合，对人类的未来是非常重要的。

认识了植物对自然界的光温反应规律，不仅可以解释植物生长发育的现象，而且还可以预测引种成功的可能性，用人工方法控制植物的开花季节等。光敏素的发现开辟了形态建成的分子基础研究，目前还发现另一调控形态建成的色素——隐花色素，两者均为学者们所重视。

存在于叶绿体基质中的核酮糖－1,5－二磷酸羧化酶/加氧酶（Rubisco）是地球上主要的可从空气中取得 CO_2 的酶，目前已被作为遗传工程中的一个重要目标，近年来对该酶的晶体结构、反应机构、调节及分子生物学方面研究进展迅速。其次，固氮酶的研究亦已进入分子水平。

需要全本请访问 www.ertongbook.com

水分在植物生命活动中扮演着一个非常重要的角色，水分胁迫往往使膜蛋白从膜系统游离下来，导致蛋白质变性聚合。可是正常性种子的细胞却能耐脱水，而顽拗性种子则否，学者们对这个问题感到困惑，近年来对其研究十分活跃。

种子品质严重影响到作物产量。当前对种子品质研究的趋向有两个方面：一是从种子萌发潜力（或称生活力）和耐藏性的高低进行研究；另一是寻找种子品质的分子标志。

在多次农业及粮食的国际会议讨论中，曾提出十余项迫切的研究任务，其中多项属于植物生理学的范畴，如光合作用与生产、生物固氮、矿质吸收、对不良环境的抗性、对竞争性生物系统的抗性、植物的生长发育与激素等。其余几项如遗传工程、细胞工程、菌根和土壤微生物、大气污染、病虫害的控制等也与植物生理学有关，可见植物生理学是农业现代化的主要基础。

光合作用的研究，在解决粮食问题和能源问题两个方面都将发挥巨大作用。甚至还涉及环境保护方面，因为工业发展，石油、煤等的燃烧量大，空气中 CO_2 显著增加，以致影响气候环境，增加光合作用来吸收 CO_2 是对策之一。更为突出的是新能源的开发。地球上捕获、转化太阳能的最主要途径是绿色植物的光合作用，每年能固定 3×10^{21}J，10 倍于世界上每年的能量消耗。为此提出如下办法：(1) 利用植物残渣制成沼气；(2) 使植物产物发酵制造酒精；(3) 利用不适于耕种的土地栽植产油脂或碳氢化合物的植物以提取燃料；(4) 利用藻类或离体叶绿体在光下产生氢气；(5) 用提取的叶绿素及人造的无机半导体物质来摸拟光合作用，分解水放出氢气。这些做法都是根据植物生理学研究发展出来的。太阳能取之不尽，如能用来产生氢气作为燃料，燃烧后生成水，可反复使用，且不会造成污染。

地球上的空气、土地和水源受到污染日益严重，利用植物净化和监测环境日益被重视。

植物生理学一面向“微观”方向发展，另一趋势是向“宏观”方向发展，从以植物个体或器官为研究对象走向群体和群落。随着环境科学的发展，以及电子计算机的应用、遥感遥测技术的研究、数学模型的研究等等，将使植物生理学在更大规模上控制植物的生长和改造自然。植物生理学的发展不仅使农业生产的面貌发生深刻变革，也会对工业的发展产生深远的影响。

本教材既依据研究对象和内容、学科的产生与发展安排章节与编写内容，同时也考虑到学科发展前景，因此除阐明基本原理和基础知识外，还拟引导读者较多地接触学科发展的边缘与前景，能更多地领悟到今后植物生理学的任务，使在学习上增加动力与信念。

第一章　植物细胞

植物和其它生物一样，都是由细胞（cell）构成的。植物细胞既是植物体的结构单位，也是功能单位。植物的物质代谢、能量代谢、信息传递和形态建成都是以细胞为基础的。因此，要了解植物生命活动的规律，必须研究植物细胞的结构和功能。

所有细胞可分为两大类，即原核细胞（prokaryotic cell）和真核细胞（eukaryotic cell）。原核细胞结构简单，核质与细胞质之间没有明显的核膜，因而无明显的细胞核；除质膜外，细胞质内无其它膜层结构：如内质网、线粒体、叶绿体和高尔基体等，但有核糖体。细菌、蓝藻等单细胞生物属于原核细胞一类。真核细胞具有明显的由膜包裹的细胞核，细胞质高度分化形成各种执行不同生理机能的细胞器，如线粒体、质体等，这些细胞器通过膜的联系，组成复杂的内膜系统。除细菌和蓝藻以外的低等植物和高等植物都是由真核细胞构成的。由于本书的研究对象主要是高等绿色植物，所以我们只讨论真核细胞。

第一节　植物细胞的结构与功能

真核植物细胞由两大部分组成：细胞壁（cell wall）和原生质体（protoplast）。细胞壁包围着原生质体，原生质体包括细胞质（cytoplasm）、细胞核（nucleus）和液泡（vacuole）（图 1－1）。

一、细胞壁

植物细胞的一个显著特征就是具有细胞壁。细胞壁是包围质膜的一层坚硬外壳，它是由纤维素、半纤维素、果胶质、木质素和蛋白质组成的。细胞壁具有稳定细胞形态、减少水分散失和保护作用；它还参与细胞的生长、分化、细胞识别和抗病等代谢活动。细胞壁包括初生壁、次生壁和胞间层三部分（图 1－2）。

1. 初生壁

初生壁厚约 1～3 μm，它是由纤维素、半纤维素、果胶质和蛋白质组成的。

纤维素是由 300～15 000 个 D－葡萄糖基以 β－1，4－糖苷键结合形成的，不分支，长约 0.25～5μm，不溶于水。纤维素分子之间平行排列，横向以氢键相连，100 个左右的纤维素分子聚集成束，称微胶团，再由约 20 个微胶团以长轴平行排列形成微纤丝，再由许多微纤丝聚集形成大纤丝。

半纤维素是由葡聚糖和葡萄糖醛酸－阿拉伯木聚糖构成，通过氢键联结在纤维素的骨架上。

果胶质是由鼠李糖聚半乳糖醛酸组成的，它结合在纤微素－半纤微素复合体上。

初生壁中的蛋白质主要是伸展蛋白、一些酶和凝集素。伸展蛋白是一类糖蛋白，它在细胞壁中通过肽键形成一个独立的网状系统，有增加壁强度的作用，它在细胞生长中

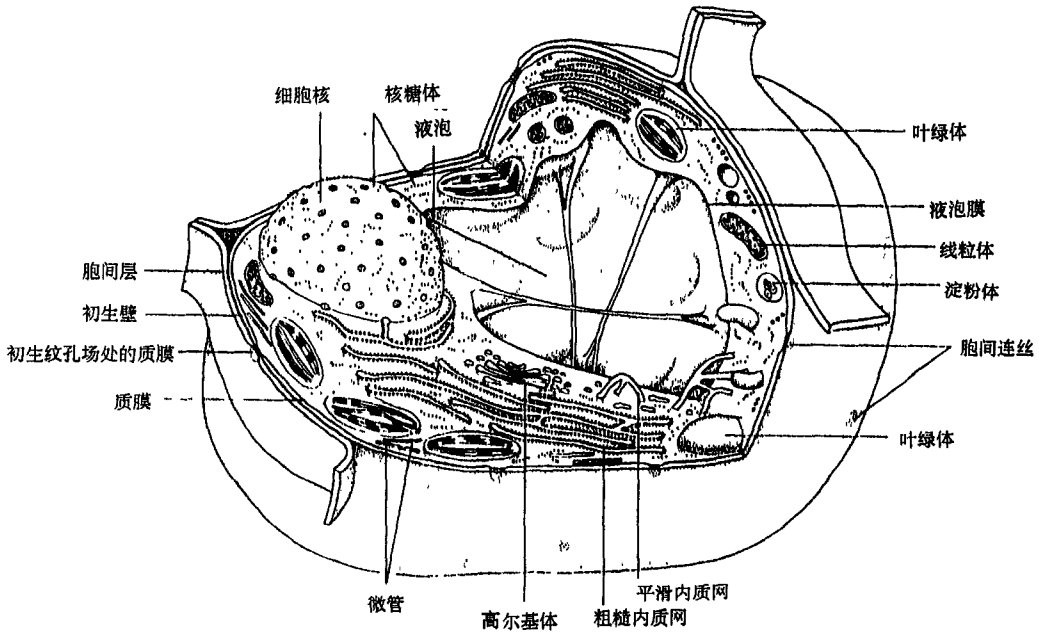


图 1－1　植物细胞示意图

也起重要的作用。初生壁中的酶类主要有纤维素酶、过氧化物酶、苹果酸脱氢酶、磷酸酶、多种糖基水解酶和转移酶等。这些酶在细胞生长过程中起重要的调节作用。凝集素在细胞识别中起重要作用。

2. 次生壁

当细胞停止扩大后，细胞壁仍能继续增生而加厚，形成所谓次生壁，它位于初生壁与原生质膜之间。次生壁一般比初生壁厚，是由纤维素、半纤维素、木质素和果胶组成。与初生壁比较，次生壁的纤维素含量增加，并有较多的木质素，而果胶质的含量较少，因此结合的水分少，具有更大的密度。次生壁中也含有伸展蛋白。

3. 胞间层

胞间层又称中胶层，是由果胶类物质组成的。它位于相邻细胞的初生壁之间，将细胞粘连在一起。果胶类物质不溶于水，通常呈胶体状态，不具任何结构，具粘性。果胶质除了把相邻细胞联结在一起外，还起缓冲和阻止病菌入侵的作用。

二、细胞膜

根据所处位置，细胞膜可分为两类：一是包围着细胞质的膜，称为质膜；二是包围着各种细胞器的膜称为内膜，或内膜系统。

1. 细胞膜的化学成分

细胞膜的主要成分是脂类和蛋白质，还含少量的多糖、微量的核酸和金属离子以及水分。在大多数的膜中，脂类与蛋白质的比约为 1:1 。

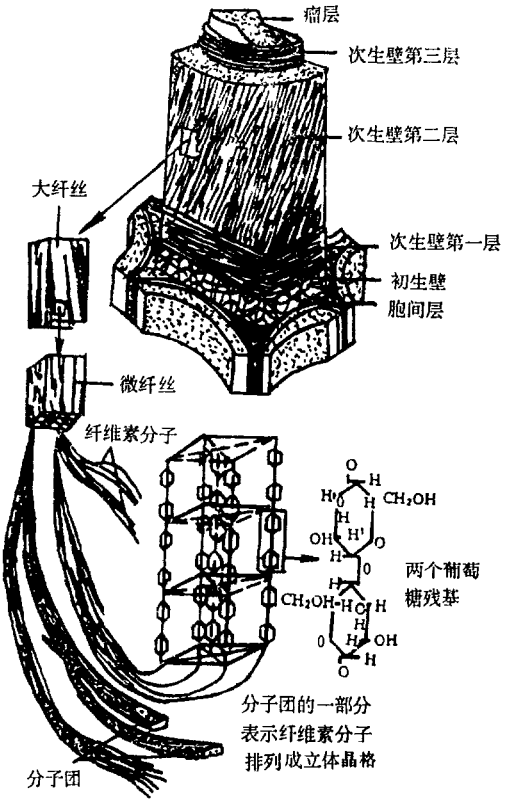


图 1－2　细胞壁的详细结构图解

构成植物细胞膜的脂类有磷脂、糖脂、硫脂和固醇。构成细胞膜的蛋白质基本上是球蛋白。按照排列位置及其与膜脂的作用方式，膜蛋白可分为外在蛋白和内在蛋白。在细胞膜中还有膜糖，主要以糖脂和糖蛋白的形式存在，通常分布在质膜的外表面。

细胞膜的水大部分呈液晶态的结合水，约占膜重量的 30%。细胞膜中的金属离子在蛋白质与脂类中可能起盐桥的作用。比如，镁离子对 ATP 酶复合体与脂类结合具有促进作用；钙离子对调节膜的生物功能有重要作用。

2. 细胞膜的结构

关于细胞膜的结构很早就有人进行研究。1895 年 Overton 研究各种未受精卵细胞的透性，发现脂溶性物质很容易透过细胞膜，而非脂溶性物质很难透过，因此他认为在细胞表面存在一层类脂。1925 年 Gorter 和 Grendel 提出红细胞的质膜由两层类脂分子所组成。Danielli 和 Davson 于 1935 年提出了一个在类脂双分子层外部有蛋白质覆盖的质膜模型。1957 年 Robertson 在 Danielli 等人的基础上提出了单位膜模型。1972 年 Singer 和 Nicolson 提出了膜的“流动镶嵌模型”。

现简单介绍单位膜模型和流动镶嵌模型。

单位膜模型的要点是：膜是由磷脂和蛋白质组成的。磷脂是一种兼性分子，一是由磷酸、胆碱或其它基团构成的极性“头部”，具有亲水性；二是由两条脂肪酸长链构成

的非极性“尾部”，具有疏水性（图 1－3）。磷脂分子成双层排列，疏水性的尾部向内、亲水性的头部向外、与蛋白质分子结合，呈现三层结构（图 1－4）。认为膜内外表面的蛋白质并不是球状蛋白，而是薄片状的。这种具有三层结构的膜称为单位膜（unit membrane），一切细胞膜都具有单位膜的结构。

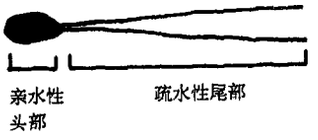


图 1－3　磷脂结构示意图

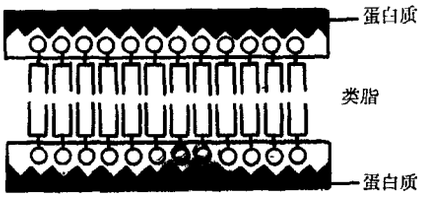


图 1－4　单位膜模型

单位膜模型的缺点是把细胞膜的动态结构描绘成一种静止的结构，并且认为所有膜都具有一样的成分。现已知道，不同的膜（例如质膜、线粒体膜、内质网膜等）具有不同的功能。它们的结构也应存在差异。但单位膜模型就难以说明各种膜功能的特异性以及为何有些蛋白质很难从膜分离出来，而有些蛋白质却容易与膜的类脂分开。

流动镶嵌模型（fluid mosaic model）也认为，膜脂呈双分子层排列，疏水性尾部向内，亲水性头部向外。但认为膜蛋白并非均匀地排列在膜脂两侧，而是有的镶在膜脂外面（外在蛋白），有的嵌入膜脂中间或穿过膜的内外表面（内在蛋白）（图 1－5）。

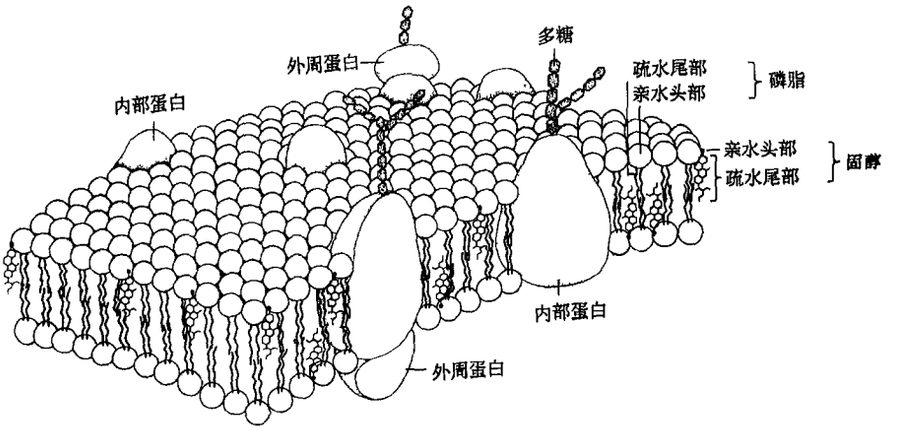


图 1－5　细胞膜的流动镶嵌模型

流动镶嵌模型具有两个特点：

(1) 膜的流动性。这个模型认为无论类脂的双分子层还是膜的蛋白质都是可以流动的。试验证明，质膜中类脂分子的脂肪酸链部分在正常生理状态下处于流动状态。膜的脂质分子也能在膜平面进行侧向扩散运动。膜脂所含脂肪酸的碳链愈长或不饱和度愈高，流动性愈大。膜蛋白不仅能进行侧向扩散运动，而且能在与膜平面垂直的方向上下

运动。

(2) 膜的不对称性。膜的不对称性主要指膜脂和膜蛋白分布的不对称性。在膜脂的双分子层中外半层以磷脂酰胆碱为主，而内半层则以磷脂酰丝氨酸和磷脂酰乙醇胺为主；并且不饱和脂肪酸主要存在于外半层。膜脂内外两半层所含的蛋白质种类和数量不同。另外，糖蛋白与糖脂只存在于膜的外半层，且糖基处于膜外，也呈现不对称性。

流动镶嵌模型是目前得到比较广泛支持的模型。但是，细胞膜结构的许多问题现在还不很清楚，有待深入研究。

3. 细胞膜的功能

细胞的膜系统把细胞与外界环境隔开，又把细胞内的空间分隔成许多小区域，即形成各种细胞器，使细胞的生命活动有分工，各种生理过程有条不紊地进行。内膜系统又把各种细胞器联系起来，共同完成一些生理生化反应。例如，光呼吸是在叶绿体、过氧化体和线粒体内共同完成的。

细胞膜是某些生化反应的场所。比如，在线粒体和叶绿体内的某些生化反应就是在膜上进行的。

细胞膜调控物质的吸收与转移。这是通过扩散、主动运输、胞饮作用和分泌等方式进行的。

细胞膜具有识别功能，细胞对外界因素的识别过程发生在细胞膜。已经知道，膜糖的残基分布于膜的外表面，能够识别外界的某些物质。雌蕊的感受器是柱头表面的蛋白质膜。花粉粒外壁的糖蛋白与柱头质膜的蛋白质只有通过互相识别，才能完成受精作用。

三、原生质体

细胞中所有的生活物质称为原生质（protoplasm）。植物细胞除去细胞壁而得到的原生质球状体称为原生质体。原生质体主要由细胞质（cytoplasm）、细胞核（nucleus）和液泡（vacuole）组成。

1 细胞质

细胞质的成分包括质膜、细胞质基质、内膜系统、细胞骨架、核糖体、线粒体和质体等。

(1) 细胞质基质。细胞质在光学显微镜下，它是均匀一致的透明质；在电镜下，可看到许多不同类型的细胞器，细胞质除去这些细胞器，就是细胞质基质（cytoplasmic matrix），亦称细胞浆（cytosol）。从生物化学的角度讲，它是细胞质的可溶相，是经过超速离心后所留下的上清液部分。细胞质基质的化学成分有水、无机离子、溶解的气体、糖类、脂类、氨基酸、核苷酸、蛋白质和 RNA 等。

过去认为细胞质基质是无色透明均一的胶体物质。但通过研究，现在发现细胞质基质也存在一些亚显微结构。在电镜下，可看到细胞质基质含有许多纤维，这些纤维维持细胞的形态和运动，也提供细胞器的固着点。这些纤维包括微管、微丝和中间纤维。它们都是蛋白质，并相互联结成主体的网络，形成所谓细胞骨架（cytoskeleton），称为微梁系统（microtubule system）。

蛋白质是细胞质基质的主要成分，因此细胞质基质具有胶体性质，如界面扩大、亲

需要全本请访问 www.ertongbook.com