



〔美〕B.S.梅尔等著

黎盛隆译

薛德榕 张育初校

植物生理学导论

农业出版社



58.176
547

植物生理学导论

[美] B.S.梅尔 D.B.安德逊
R.H.波恩宁 D.G.弗拉泰涅

黎盛隆译 薛德榕 张育初校



农业出版社

中国科学院植物所



17452

内 容 提 要

本书是Meyer和Anderson等人,为美国大学生编写的教本。作者以1952年所著的《植物生理学》规范教本为基础,编写成本书的《植物生理学导论》第二版。全书共分24章,全面而扼要地论述了植物生理学各个方面的基本原理,以及汇集了植物生理学许多重大新进展,各章后面还引用和推荐一些较新的专著,以供读者进一步查阅参考。本书对大专院校生物系、农学系、果林系、土化系、植保系师生,以及有关部门科研工作者有一定的参考价值。

285298

序

本书是B. S. 梅尔、D. B. 安德逊和R. H. 波恩宁编写的《植物生理学导论》最新和最近的修订版。初版是根据B. S. 梅尔和D. B. 安德逊过去编写的大家都熟悉的《植物生理学》(该书于1952年刊过最后一版)编写而成,并于1960年刊行出版。本版虽然在总的叙述程序和基本原理方面,大体上保留了初版的轮廓,但是为了尽量充实这个知识领域内日益增长的科学研究新进展,本版内容也作了大量的修改。总题目的介绍顺序,只能看作是作者在逻辑上和心理上的表露,但也可按其它程序选择应用。为了有助于理解植物是一个各部分互相协调的整体,作者试图一章连一章进行整体性的讨论。

本书初步计划用作植物生理学初级教程,在一学期内或一至两个季期内使用。可以想象,学生的基础训练只是普通植物学或普通生物学和普通化学。尽管有机化学或生物化学的基础对学生开始学习植物生理学是很有帮助的,但作者并没有写进本书里;至于这些学科的基本原理,一旦需要时,则结合起来进行讨论。为了提高教程的质量,本书选择一些辅助读物,作为精读的资料。许多专题论文、高级教科书、杂志评论和各种科学书刊的文章等,所有在这个领域内现在均有参考价值的,都可把此类型的读物,当作特别可行的教学程序。

本书论述的中心,主要是牵涉到植物整体和生态学基础。作者强烈地感觉到,这对于理解植物生理学是适当的首要途径。但是并没有忽视对细胞水平和生化水平的论述,因为这些学科特别有助于理解植物的机能是一个各部分相互协调的整体。而且我们还试图讲授某些基于遗传差异(这些差异存在于不同植物类型之中)所引起的许许多多不同的生理反应的现象。

基础教程本身要求压缩篇幅，因而比之更广泛性地论述同一性质的一般性问题，在许多方面是一项更加艰巨的任务。近几年来，渗透到自然科学各个领域的知识急剧猛增，要将其写进和编成简明教科书，是一点也不容易的事情。至于审定章节题目到资料安排，各节适当比例，以及合乎各章节阐述的深度，都是相当艰巨的重任。

如同大多数基础教程一样，许多阐述分析多少都必须简明扼要。对于自然科学任何领域的简明扼要的论述，最重要的是要考虑，不仅要使论述本身其内部协调一致，而且也要和已往的解释相一致。这些问题，有一部分学生当他们对这个领域进一步深入研究时将会遇到。

在这本简明教科书里，由于篇幅所限，不可能从历史上或理论上对主题进行深入发挥论述，因此，本书不可避免地带有只此一家的气味，只此一家不是科学的正派精神。教师的主要作用就在于认识简明教科书的这种缺陷，并在学生头脑中努力消除这种只此一家的科学研究概念。

我们是为学生编写这本教科书的，希望得到植物生理界的同事们，按照本书的任务予以审定。本书多数章节的初稿，曾经指定一些读物，作为一年或一年以上在植物生理授课时间内参考利用。使用这些参考读物导致学生大量的积极性反应，说明是有益的，并对此表示感谢。在审查 Duke 大学 P. J. Kramer 博士的新著《植物和土壤水分关系：现代综述》某些章节时，我们还得到他的帮助，当时该书尚为原稿阶段；也得到俄亥俄州立大学 Carroll A. Swanson 博士、彼里斯诺维尔州立大学 Francis H. Witham 博士和地安那大学 Carlos O. Miller 博士审阅某些章节的帮忙。插图是取用其它资料来源中适用的图例，或者适当修改这些图例后采用。

B. S. 梅 尔

D. B. 安德逊

R. H. 波恩宁

D. G. 弗拉泰涅

目 录

序

第一章 导言	1
1—1 植物生理学与其它自然科学分支的相互关系	2
1—2 科学的植物生理学	4
1—3 植物生理与人类福利	7
第二章 溶液和胶体系统	9
2—1 溶液的一般性质	9
2—2 溶液浓度的表示方法	9
2—3 电解质和非电解质	11
2—4 酸、碱和盐	12
2—5 当量溶液	13
2—6 氢离子浓度	14
2—7 缓冲作用	16
2—8 胶体系统的一般性质	18
2—9 胶体系统的界面面积	19
2—10 吸附作用	19
2—11 胶体系统的命名	20
2—12 布朗运动	21
2—13 电性	21
2—14 絮凝作用	22
2—15 凝胶的性质	23
第三章 植物细胞	25
3—1 细胞的起源和发育	25
3—2 植物细胞的结构	26
3—3 细胞膜	29
3—4 细胞器	30
3—5 液泡	35
3—6 细胞壁	35
第四章 扩散、渗透和吸胀作用	42

4—1	气体的扩散	42
4—2	影响气体扩散速度的因子	44
4—3	溶质的扩散作用	46
4—4	渗透	47
4—5	膜和渗透性	48
4—6	自由能和水分势的概念	49
4—7	渗透压	51
4—8	膨压	51
4—9	渗透作用的定量概念	52
4—10	影响溶液渗透势的因子	54
4—11	吸胀作用	55
4—12	吸胀作用的动力学	56
4—13	渗透对吸胀作用的影响	56
4—14	吸胀作用的定量概念	58
第五章 植物细胞的水分关系		60
5—1	植物细胞是一个渗透系统	60
5—2	质壁分离	61
5—3	植物细胞渗透势的大小	62
5—4	影响植物细胞渗透势的因子	63
5—5	植物细胞的渗透量	65
5—6	植物体内水分渗透移动的动态	69
5—7	水分运动的吸胀机理	70
5—8	渗透势和衬质势之间的关系	71
5—9	植物体内水分活跃的被动代谢运输	71
第六章 植物体内的水分散失		73
6—1	叶面蒸腾作用的原理	73
6—2	气孔	75
6—3	气孔的体积和分布	78
6—4	气孔关闭和张开的机理	79
6—5	气孔的扩散能力	83
6—6	蒸腾强度的大小	84
6—7	影响蒸腾强度的因子	85

6—8	植物结构特点对蒸腾强度的影响	89
6—9	蒸腾强度的昼夜周期性	90
6—10	影响叶温的因子; 蒸腾作用的意义	94
6—11	水分以液体的形式自植物体丧失	97
第七章 水分的吸收		100
7—1	土壤的成分	100
7—2	大田条件下的土壤—水分的关系	103
7—3	永久萎蔫百分率	105
7—4	土壤—水分势	107
7—5	根和根系	108
7—6	根系的吸收区	109
7—7	根部解剖学	111
7—8	根毛	115
7—9	水分通过根部的途径	116
7—10	菌根	117
7—11	根部对水分的吸收	119
7—12	水分吸收的机理	120
7—13	影响水分吸收速度的环境因子	122
7—14	叶子对水分的吸收	126
第八章 内部的水分关系		127
8—1	水分通过植物体内的途径	127
8—2	茎部解剖学	129
8—3	水分通过植物运输机理的学说	138
8—4	水分内聚力的大小	142
8—5	水柱张力的发展	144
8—6	蒸腾作用与水分通过植物体移动的关系	146
8—7	水分的侧向移动	147
8—8	水分的下行移动	147
8—9	萎蔫	148
8—10	蒸腾作用和水分吸收每天周期性比较	149
8—11	植物细胞水分势的日变化	150
8—12	永久萎蔫	151

8—13	植物体内水分的再分配	152
8—14	抗旱性	154
第九章 新陈代谢的动力学和力能学		158
9—1	酶	158
9—2	酶的分类	160
9—3	酶的化学性质	161
9—4	酶的诱导作用	165
9—5	酶促反应的机理	166
9—6	影响酶促反应的因子	167
9—7	自由能	171
9—8	高能化合物	172
9—9	氧化还原反应	176
第十章 光合作用		178
10—1	辐射能	178
10—2	光合作用的全过程	182
10—3	叶子的解剖学与光合作用的关系	182
10—4	叶绿体的色素	183
10—5	叶绿素	184
10—6	叶绿素的合成	185
10—7	类胡萝卜素	188
10—8	藻红胆素	191
10—9	叶绿体的结构	191
10—10	叶绿体的作用	194
10—11	光合作用的“光反应”和“暗反应”	197
10—12	光合作用单位	198
10—13	希尔反应	199
10—14	在光合作用中释出的氧气来源	199
10—15	细菌的光合作用	200
10—16	光合磷酸化作用	200
10—17	光合作用的增益效应	201
10—18	辐射能转变为化学能	201
10—19	光合作用的碳途径	204

第十一章	影响光合作用的因子	211
11-1	“限制因子定律”	211
11-2	表观光合作用和真正光合作用	214
11-3	二氧化碳的作用	214
11-4	光的作用	219
11-5	温度对光合作用的影响	225
11-6	水分对光合作用的影响	227
11-7	氧浓度对光合作用的影响	228
11-8	内部因子对光合强度的影响	229
11-9	光合强度的日变化	230
11-10	光合作用的大小和效率	231
第十二章	呼吸作用	233
12-1	有氧呼吸	234
12-2	呼吸强度的比较	236
12-3	呼吸系数	237
12-4	影响有氧呼吸强度的因子	238
12-5	光补偿点	245
12-6	CO ₂ 的补偿点	246
12-7	光呼吸	246
第十三章	呼吸作用的代谢途径	249
13-1	无氧呼吸	250
13-2	糖酵解	255
13-3	丙酮酸的无氧氧化	260
13-4	丙酮酸的有氧氧化	261
13-5	电子传递和氧化磷酸化作用	266
13-6	呼吸作用过程的效率	268
13-7	戊糖磷酸途径	270
13-8	呼吸作用和粒线体的关系	272
13-9	二氧化碳的黑暗固定以及它和有机酸代谢的关系	273
第十四章	碳水化合物、脂质和相关化合物的代谢	277
14-1	单糖中的同分异构体	279
14-2	糖的反应状态	281

14—3	单糖的相互转变	282
14—4	植物醇	283
14—5	低聚糖的生物合成	283
14—6	作为养料贮存的多糖代谢	285
14—7	结构多糖的代谢	290
14—8	糖苷	296
14—9	花青素苷	297
14—10	花黄色素	298
14—11	脂质	299
14—12	脂肪的合成	299
14—13	脂肪酸的 β -氧化	303
14—14	脂肪酸、甘油与呼吸作用的关系	304
14—15	脂肪向糖的转变	305
14—16	磷脂	305
14—17	甾醇	305
14—18	蜡	306
14—19	角质和木栓质	306
14—20	类异戊二烯	307

第十五章 矿质盐类的吸收和利用 309

15—1	在植物体里被发现的元素	310
15—2	土壤——综合的阳离子交换	311
15—3	被动吸收离子	313
15—4	主动吸收离子	316
15—5	主动吸收离子的载体学说	317
15—6	盐类积累的一般概念	321
15—7	盐类的积累和有机酸的代谢	323
15—8	通过气生器官吸收矿质盐类	323
15—9	矿质元素在植物体中的一般作用	324
15—10	矿质盐类的利用	325
15—11	必需元素和非必需元素	326
15—12	矿质元素在植物体中的特殊作用	327
15—13	缺乏矿质元素症状	338
15—14	液培和砂培	340

第十六章 氮代谢	342
16—1 蛋白质	342
16—2 氨基酸	343
16—3 植物利用的氮化物来源	345
16—4 从土壤中吸收的含氮化合物	348
16—5 硝酸盐和硫酸盐的还原作用	349
16—6 氨基酸的合成	350
16—7 天冬氨酰胺和谷氨酰胺	353
16—8 核苷、核苷酸和核酸	355
16—9 蛋白质的合成	360
16—10 生物碱	371
第十七章 溶质的运输	373
17—1 韧皮部组织的解剖学	373
17—2 溶质在植物体内运输的一般概念	379
17—3 有机溶质向下运输	380
17—4 有机溶质向上运输	381
17—5 矿质元素的上行运输	384
17—6 矿质元素从叶子和其它侧生器官的向外运输	386
17—7 溶质的横向运输	388
17—8 溶质在木质部里运输的机理	389
17—9 在韧皮部中运输作用生理学的基本概念	389
17—10 溶质在韧皮部中运输的机理学说	394
第十八章 植物激素	399
18—1 生长素	400
18—2 生长素的化学性质	402
18—3 生长素的作用	404
18—4 生长素的运转	412
18—5 赤霉素	413
18—6 赤霉素的化学	414
18—7 赤霉素的作用	416
18—8 赤霉素的合成和运转	420
18—9 细胞激动素	421
18—10 细胞激动素的作用	422

18—11	细胞激动素的合成	425
18—12	脱落酸	426
18—13	脱落酸的作用	426
18—14	维生素	428
18—15	乙烯	429
18—16	乙烯的作用	429
18—17	植物体内其它类似激素的物质	431
18—18	激素作用的机理	432
18—19	激素相互间的作用	433
第十九章	营养生长	435
19—1	同化作用	435
19—2	生长过程	436
19—3	分生组织	437
19—4	初生生长活动	438
19—5	侧生器官的发育	447
19—6	根和茎的侧生生长	448
19—7	根尖和茎尖的人工培养	453
19—8	全能性	454
19—9	形态发育的遗传学基础	455
19—10	生长的度量或生长指标	456
19—11	生长的速度	457
19—12	养料的积累	458
第二十章	环境因子对植物营养生长的影响	460
20—1	环境因子对植物生长的影响	462
20—2	温度对生长速度和发生生长范围的影响	464
20—3	植物生存的极限温度	465
20—4	温度对形态建成的影响	466
20—5	温周期	467
20—6	寒害和抗寒性	468
20—7	热害和抗热力	471
20—8	辐射能对营养生长的影响	473
20—9	光质对营养生长的影响	475

20—10	内部水分状况对营养生长的影响	486
20—11	土壤溶液浓度对营养生长的影响	488
20—12	土壤空气中的气体浓度对营养生长的影响	489
20—13	矿质元素对生长的影响	490
20—14	氮素对生长的影响	491
20—15	大气中的气体和污染物对生长的影响	492
第二十一章 生殖生长		495
21—1	花的起源和发育	495
21—2	花粉和授粉	498
21—3	作为枯草喘息病源的花粉	502
21—4	胚胎的起源和内胚乳的生长	502
21—5	无融合生殖	503
21—6	种子的发育	505
21—7	果实的发育	506
21—8	单性结实	508
21—9	果实发育的若干生理状态	509
21—10	胚胎培养	511
第二十二章 环境因子对生殖生长的影响		513
22—1	光照对生殖生长的影响	513
22—2	光质对于生殖生长的影响	513
22—3	光照长短对生殖生长的影响	514
22—4	光周期现象的季相和地理相	517
22—5	基本的生物种类——长日照植物和短日照植物	518
22—6	光周期的诱导	520
22—7	光周期现象的综合机理	521
22—8	长日照植物和短日照植物在光周期反应中的基本差异	525
22—9	长日照植物和短日照植物在光周期机理中的基本相似点	529
22—10	植物生命进程的周期性习性	533
22—11	内生节律和光周期现象的关系	534
22—12	温度对生殖生长的影响	538
22—13	春化作用	539
22—14	碳水化合物和氮素的代谢	540
第二十三章 生长的相关性和生长的周期性		542

23—1	生长的相关性	542
23—2	生殖和营养体发育之间的相关性	542
23—3	根—冠的比率	544
23—4	顶端优势	547
23—5	顶端优势的机理	548
23—6	形成层的活动	550
23—7	叶和芽之间的生长相关性	551
23—8	极性	552
23—9	生长的周期性	552
23—10	生长的日周期性	553
23—11	营养体生长的季节周期性	555
23—12	营养体生长和生殖生长的循环周期性	559
23—13	热带植物营养体生长的周期性	560
23—14	叶色季节周期性	561
23—15	脱落	561
23—16	脱落的机理	563
23—17	叶子以外的其他器官脱落	565
第二十四章 萌发和休眠		567
24—1	种子的结构	567
24—2	萌发	571
24—3	水分和萌发的关系	572
24—4	光和萌发	574
24—5	温度和萌发	575
24—6	作为萌发和休眠中的因子——胚的发育	577
24—7	氧气和萌发	577
24—8	大麦种子的萌发过程	578
24—9	萌发过程的全貌	579
24—10	种子的寿命	580
24—11	芽的休眠	581
24—12	打破芽的休眠	582
24—13	延长芽休眠的方法	589
索 引		585
参考文献		617

第一章 导 言

本书的前身，写在三十多年以前，那时人类活动范围还比较狭小。自此以后，人类登上了月球，并发现月球是一个无生命的荒芜球体。我们的调查还概观了长期认为可能是生命有机体栖息地的火星，而今在能够辨认出来的范围内，发现它仅仅是一个较为巨大的月球样的天体。如果宇宙象我们设想的那样，时空都是无限的，那似乎就可以确信，在其它银河系里，仍存在着生命。但是除了想象以外，它们大概会永远在离开我们很远很远的地方。在还没有进一步弄清楚以前，据我们现在所知道的来说，这个地球上的生命，至少在我們的太陽系里，是唯一无二的现象。

绿色植物是这个地球上延续生命的主要建筑师。它们是生物界和非生物界之间唯一重要的桥梁。在前者之中我们是属于有意识的部分，而后者则为无生命有机体赖以存在。除了某些矛盾现象以外，绿色植物是唯一能利用其环境中存在的若干简单无机物质，并由这些物质合成复杂有机化合物的有机体种类。所有类型的生物都是由这些复杂的有机化合物构成的，同时它们也从这些有机化合物中获取其所需的能量。在生物体所有类型之中，只有绿色植物才有能力把太阳光能转变为贮藏于复杂有机化合物里的化学能。简而言之，绿色植物是食物的最终来源，这些食物不仅用于供给它们本身，而且还供给其它类型的生物，包括我们人类在内。

绿色植物计有数十万种，然其体积、形状和生理习性几乎有着令人难以置信的差异。正因为种类繁多，所以几乎每一个能够想象得到的栖息地，都有生物体存在。从沼泽地到半干旱的沙漠，几乎每一个类型的陆地表面，都为绿色植物所占据，并在热带、温带和亚寒带地区下都能生存。它们也通常是大量地分布于大部分海洋、

湖泊和河川。大部分生长于有水栖息地的绿色植物，是一些自由浮动的单细胞生物或群集生物，通常把此类生物叫做浮游生物。因此，植物以其绿色的叶层，铺展于地球表面。只有极端干旱或极端寒冷的地区才没有植物生活着或实际上的确如此。而且犹如所有其它生物体一样，绿色植物本身将是永久不灭的。

因此，在其全部生物学记述中，把植物学理解为人类科学知识最基础的分科。自从人类用实际经验的方法去研究植物，首次学会把种子撒到土地上并使其按照要求而生长的时候起，已经属于栽培植物，而不是野生植物。但是，在我们近代错综的文明国家里，植物培育的经验知识还是不充分的。对此，唯一的办法，就是训练和开创科学方法来研究植物，使有关植物知识在形式和效能上能成功地将其应用于管理和控制对人类有益的植物。

1—1 植物生理学与其它自然科学分支的相互关系

植物学常常被看作是植物生活的科学。但是作为一般的理解，植物学这个术语在极其广泛的意义上并没有完全包括这个领域。大家熟悉的若干其它学科，如农学、园艺学和林学的许多方面，显然都属于植物生活科学的范围。就这个词的广义来说，在这些领域的工作人员，实际上都推动着植物学的发展。

人们根据不同的观点来研究植物，而把植物生活的科学，划分为生理学、解剖学、遗传学、生态学、形态学、病理学和分类学等许多不同的分科，这是大家最熟悉的学科。科学知识这样来划分，不但便于有规律的记忆，而且对于强调植物生活的某些主要方面也是有益的。但是自然界本身最憎恶鸽笼式的分类架，而是存在着相互连续性，其中每一个分支都可与其它分支有关联。因此要对植物生理学领域或者植物学其它领域划一个固定范围，多少带有某些武断性。至于主题的几个方面几乎都有细微的关联。

但是，植物生理学通常被认为是植物学的分科，它是由植物体内所发生的各种过程的科学知识所组成的。所有的绿色植物，一般的

生理机制是相同的。假如不是如此，就不可能有科学的植物生理学。但是，植物在其外部形态结构、内部解剖和机能活动方式的明显差异，也反映出生理水平上相应的生理机能的多样性。在这种意义上，橡胶树的生理，不同于番茄的生理；马的生理不同于猫的生理。虽然这两种动物均具有许多共同的生理要素，但在两者之间仍有明显的生理差异。关于两种不同类型的植物，也可按此加以阐述。

植物的多样性，在总的趋向上反映了遗传机构的根本影响。不同种类的植物之间，在生理反应上的差别也象在形态上的极其显明的区别一样，都同样地反映了它们在遗传学上的差别。而且遗传差别的生理特征比之形态学的特征还要细微得多。例如某些品种比之同一种类的另外一些品种能更好地忍受低温的影响，但这两个品种在形态上几乎没有多大区别，甚至完全没有区别。当在不同种类的植物中甚至于同一种类不同品种中，比较研究它们的相同的生理功能和反应时，它们遗传特征的影响，如果没有显著的显露，那就是在隐性下展开的。

然而，正如本书后面将要讨论的那样，物质代谢的控制，不能只归结于遗传机构，而在遗传因子和环境条件之间还有着密切的关系。因此，研究各种环境因子对植物生理过程的影响，就成为植物生理学的一个不可分割的部分。例如，探讨光照、温度、湿度和土壤水分这些因子对于光合作用、呼吸作用、蒸腾作用和生长发育等生理过程的影响，就是属于此类研究的例子。这些研究可在实验室内或大田条件下进行。植物生理学这个范围与植物生态学范围互相重叠的边缘部分，通常叫做生理生态学。

长期以来，植物生理学的基本观点，就是把植物体内通常发生的复杂生理过程，归结为相对简单的物理学和化学过程。于是植物生理学领域，又可进一步区分为植物生物化学和植物生物物理学。由于化学和物理学实验技术的应用，从而导致有关阐述植物体内许多生理过程的重大进展。但是，应用化学和物理学原理对大部分这些生理过程进行最完善的解释仍然相当缺乏。不过，这并不是因为基本方案的错误，而是由于植物体内所发生的许多过程，比之非生

物界所进行的过程确实要复杂得多。至少，生命系统在外观上有着原因不明的倾向，比之已能解释的部分要多得多。

植物的生理过程并不能发生于空虚的空间，但却发生于细胞水平和亚细胞水平的单位里。生理结构和生理过程之间的关系既是相辅相成的，又是相反相成的。生长是一个复杂的协调的生理过程，它引致细胞、组织和器官的发育。但是，一旦细胞或组织的细胞结构形成以后，它对组织内所发生的生理过程便产生显著影响。结构为生理过程所铸造，而反过来，生理过程又受结构的影响。因此生理过程和结构是植物生长和植物习性的不可分割的整体部分。

1—2 科学的植物生理学

本书是植物生理学全部内容的一个缩影。如同其它自然科学一样，我们称之为植物生理学知识的主体本身，也是由若干世代这个领域内的研究工作者逐步建立起来的。本书的作者和读者，都应该把巨大的功劳归之于曾经推动这门学科发展的许多人的努力。在这个领域中不少科学家和学者作出的贡献比较小，他们只是使积累下来的知识得到保存和传播，起着承前启后的作用。整个植物生理学的科学知识，如同其它学科一样，常常被一些非本专业科学工作者加以说明，他们甚至在这个领域内作为智慧的先驱而显露出来。在这本概论的教科书里，只能有少数植物生理学家的名字被提及，其它的名字都未能引入，尽管他们的贡献在总体上是极其巨大的。

观测自然现象是所有科学研究的起点。有些自然科学如地质学和天文学，必须依照它们的本来性质，主要是在观测所得数据的基础上建立起来的。只有自然界本身的实际状态才能加以观测。在另外一些科学领域里，其中如物理学和化学就是最主要的例子，其最基本的事实就是由人类自己通过周密实验而获得的。生物科学在这些主要或完全是依靠观察的科学与其亚显微结构主要依靠实验的科学之间，居于中间位置。

植物生理学原则上是生物科学实验性的分科，但是一系列相应

的连续性实验，往往表明其是由于直接观测植物习性的结果。在大部分精密实验中，植物是栽培在所有能影响其生理过程和发育的环境因子均处于人工控制的条件下。作为生物学的研究单位通常可用细胞器、细胞、组织、器官、整株甚至于植物群体，其大小的选择须视实验目的而定。

在大田条件下，也就是植物处于自然环境的复杂因子下，测定形态发育的方式或生理过程的速度是不够严格的，但是为了某些实验目的，进行此类实验又是非常有益的。在这种类型的研究领域，假定要使实验获得有意义的解释，就必须同时设立对照，并在实验期间，几乎是连续地测定大体上起影响作用的环境条件。

任何自然科学的主要基础，都是由观测和实验所得的事实和数据所构成的。但是只有事实还不足以建立起科学知识的大厦。对这座大厦还必须进一步加工，也就是概括成规律性的公式。这些规律性的概括就是对涉及广阔科学研究领域的描述。它们初时通常是作为假定的理论或假说，对于这些理论和假说，常常还要通过除了最初提出这种假说本人以外的其它科学家作进一步的实验和反复验证。连续不断的实验，可能导致证实最初的理论，或者对其进行修改或者将其抛弃。

实验中所产生的疑问，往往要多于它们所回答的问题。考察问题的新途径以及理想的探讨线索，都不断提到精密试验人员面前。按照这种方法，实验将会导致更多的实验，也会积累更多的事实，并且也会提出更多的理论。某些被提出的假说会进一步得到证实，另外一些假说则被抛弃，再有一些假说则被修改。它们当中的大多数（正确的或者错误的）随后又依次提出进一步观测和实验。由于这样连续的和辛勤劳动的结果，便逐步构成了许许多多复杂的，而且经常更改的我们称之为自然科学的知识大全。

根据实验的结果，对自然现象进行假说性的解释，就是实验科学的本质。根据实验的新发现，进一步修改已被公认的概念，就会不断地提高科学规律的准确性。这样任何科学理论和科学规律，就在各个被接受阶段里都能够吸收新的东西。有些是依据这个领域的

权威所采纳的可靠事实作为牢固的基础。另一些则缺乏实验结果做证据，但得到某些工作者的赞成，然却被另一些工作者所抛弃。最后，任何科学总有某些令人半信半疑以致只获得少数人拥护的理论。再者有些目前广泛流传的理论，迟早也会由于新发现或对早已公认的事实有着不同解释而总会被抛弃或加以修改。

但是，关于对同样事实的解释，并不是所有科学家总是一致的。这种情况虽然和科学研究的精神完全一致，但对于学生和外人却常常感到莫名其妙。对合理解释自然现象的假说，抱不同意见这在实验材料不适当时最容易发生。对实验和观测的解释有着不同意见，在澄清科学观念上往往是不可避免的阶段。在我们的确实资料中，争论的焦点通常集中在分歧上面。因此，这样的争论往往会刺激进一步开展研究，从而常常会进一步丰富人类的科学知识。

非植物学家常常感到难以理解的事实是，很多实验所用的植物材料，都是一些对人类很少有益或很少为人类所利用的种类。植物生理学家，出于科学研究的基本要求，往往选用作实验的植物种类，特别适合于植物生理学家为了这样或那样的目的而为他们提供其希望研究的生理过程和现象。例如，单细胞小球藻，是光合作用实验研究中最广泛利用的生物体。这种藻类在培养基中能良好生长，可迅速用于各种室内实验，是研究光合机制不可缺少的生物体，因而没有遇到利用结构比较复杂的植物做实验材料时所遇到的某些混乱现象。再举一个例子，苍耳(*Cocklebur*)是一种无用的常见杂草，但在光周期实验中则广泛被利用。只要把这种植物置于适当比例的一个光—暗周期下，就可激起光周期反应从而导致植物开花。由于这样的原因，苍耳是特别适合于研究这种机制的。

又如象单细胞小球藻和苍耳一样，利用天竺鼠植物做实验所获得的结果，至少在可靠程度上比之其它植物种类，通常更有代表性。然而必须再次强调的论点，就是在一种植物体内所发生的生理过程，不一定在所有其它种类植物体内，以完全相同的方式发生。从一种植物到另一种植物在生理上发生的差异，可以定量，也可以定性。例如所有绿色植物都能进行光合作用，但在实现这个过程中所发生的

代谢途径,并不是在所有种类的植物中都是完全相同的。从一种植物到另一种植物在生理上的定量差异比之定性差异甚至更为普遍。不同种类的植物,其蒸腾作用强度常常极不相同,甚至于当它们处于相同环境条件下也不相同,这是许多可能出现的例子之一。

1—3 植物生理与人类福利

早已指出,植物是包括人类在内的所有生物的食物来源。人类的生存始于直接利用植物和植物产品作为食物。此外,被人类利用为食物的动物和动物产品,归根结底也全是起源于植物。甚至于被用来作为人类食物的鱼类和其它水生生物,其全部食物归根结底也同样是来源于含叶绿素的光合浮游生物。大部分以掠夺鱼类和其它水生动物作为主要食物来源的食物链,通常还包括一系列中间阶段的生物,但是所有此类食物链通常起源于光合浮游生物。

随着世界人口的增长,增加对人类有用食物的供应,已经成为越来越值得关心的问题。特别是在不发达的国家里,依靠农业要生产更多食物的压力,是相当巨大的。一些国家农作物的产量已经获得显著的提高,而这样丰富的食物来源应当归功于运用某些植物生理学原理的结果。但是这些国家都大大地限制了农业生产的发展。

除了主要食物对人类物质福利有重要意义以外,植物产品还包括木材、纤维(棉花、亚麻、西沙尔麻和大麻)、菜子油、橡胶和药材等等。主要的动物产品如皮革、羊毛也是间接来源于植物。

直至近代,世界上绝大多数人民白天大部分时间,都消耗于农业劳动上,而且今天世界上大多数国家的农业依然占优势。但是,在大多数高度发达的工业化国家里,农业生产效率相当高,以致从事农业的人口比例相对减少,并且仍继续在压缩这个比例。越来越多的人民生活在城镇和都市,而直接依赖于培育植物为生的人越来越少。美化和改造植物环境,对于这样多的城市人口有着重大的利害关系。对千百万人来说,园庭植物,观赏植物,花卉,蔬菜,果树,遮荫树等植物,是吸引城市居民消遣、美术、娱乐以及经常性体育

锻炼的地方。从某种稍为不同的意义上来说，满足多数居民娱乐需要的是许多公园、森林和狩猎场。所有这些能吸引人的地方，都极大地取决于植物的存在。

因此，只要人类还继续居住在地球上，就会想到与植物的密切关系。充分了解和合理控制植物的生长，将会促使植物生理学为世界人民作出重大的贡献。

第二章 溶液和胶体系统

生物系统的动力学，大都依据溶液和水分为其成分之一的胶体系统的物理化学性质来加以解释。生理上活跃的植物细胞含有极其大量的水分。因为水的溶解能力很强，所以以液体形态存在于植物细胞中的水分，从来不是很纯净的，而是含有溶解于其中的一些物质。另外，在真溶液中通常不含分散颗粒，一旦含有分散颗粒，且其大小在特定范围内，则这个由水和颗粒组成的系统便叫做胶体系统。

同样，在生物有机体的自然环境中，不但溶液中含有物质，而且水也常常含有分散性颗粒。河流、湖泊或者海洋以至土壤中的水分也是如此。甚至，雨滴这种自然界蒸馏的产物，也溶解有大气中的气体和其它物质。

2—1 溶液的一般性质

简单的溶液至少含有两种成分，一种成分（溶质）以分子或离子的形态，全部分散在另一种成分（溶剂）里。在最普通的溶液中，其溶剂是液体。天然产生的溶液通常含有多种不同的而且往往是很复杂的溶质。由于在无机界和有机界中最普遍的溶剂是水，因此以下主要是依据水溶液进行讨论。

2—2 溶液浓度的表示方法

如果一克分子的物质，在 20°C 时充分地溶解于准确计算的一公升水里，则便获得体积克分子溶液，通常叫做克分子溶液。由于所

有物质的克分子量都含有同样数目的分子 (6.02×10^{23}), 所以所有同浓度等体积的溶液, 均含有同样数目的溶质分子。如果一克分子溶液的特定体积是以同等体积的水来稀释, 便获得 $0.5 M$ 溶液。同样, 也可以用 $1/2$ 克分子量的物质, 在 20°C 条件下加水充分溶解到制成 1 公升溶液, 从而获得 $0.5 M$ 溶液。

一克分子的任何物质充分溶解于 1000 克水里, 便可得到重量克分子或克分子溶液。这样的溶液, 主要用于各种渗透现象的实验工作中。大多数一克分子的固体物质加于一公升水里, 就会增大体积, 这时溶液的体积超过一公升, 这种体积的增大叫做溶质的溶液体积。许多物质的溶液体积是很小的, 而少数甚至是负值, 也就是当溶质加到溶剂里时, 出现溶液体积的压缩现象。另一方面, 某些化合物的溶液体积是相当巨大的, 特别是糖类。当 1 克分子蔗糖加到 1,000 克水中时, 在 0°C 下便得到 1207 毫升体积的溶液。因此, 一克分子蔗糖的溶液体积是 207 毫升。而一克分子氯化钠的溶液体积, 则只有 18 毫升。因为每一种溶质都有不同的溶液体积, 所以可以得出结论: 同体积而不同物质的克分子溶液, 并不含相同数目的溶质分子或溶剂分子。把一克分子溶液的特定体积加入等体积的水进行稀释, 并没有得到 $0.5 M$ 克分子溶液, 因为这种溶液必须根据溶质存在的体积来稀释, 而不是依照溶液总的体积来稀释。

在生理实验工作中, 通常为了方便起见而制成以百分比为基础的溶液。以重量百分比为基础准确配制所有这样的溶液, 所遵循的操作程序最简单。如要配制 10% 的 NaCl 溶液, 就是把 10 克 NaCl 溶解于 90 克水中而成。同样, 要配制 20% 丙酮溶液, 就是把 20 克丙酮加 80 克水混合而成。这样的溶液叫做 w/w (重量/重量) 百分比溶液。经常利用的是把固体物质溶解于液体里, 叫做 w/v [重量(克)/体积(毫升)] 百分比溶液。如果溶解固体物质的溶剂是水, 则这种 w/v 百分比溶液, 可以相同或相当地叫做 w/w 百分比溶液, 因为 1 毫升水在 4°C 时等于 1 克。有时把液体加到液体里, 而配成 v/v (体积/体积) 百分比溶液。例如, 在色层分离技术中所用的溶液, 通常就是根据体积比例制备的。3:3:2 的丁醇—乙酸—水的溶液就是由 3

份体积丁醇、3份体积乙酸和2份体积水配制的。因为混合后液体的总体积往往低于混合前各自液体体积的总和，所以混合前必须分别计算出各种液体体积的误差。

表示溶液浓度的另一个系统是百万分之一(ppm)。这个系统所依据的基本事实是，水在4℃时每公升等于1000毫升，每毫升等于1,000毫克，于是1公升水是一百万(1,000,000)毫克。例如，如果把5mg物质溶解于水，调整到1,000毫升(1公升)，便可得到5ppm溶液。百万分之一的水溶液就等于每公升中含1毫克(1mg/公升)。

2—3 电解质和非电解质

某些水溶液能传导电流，另一些则不能。前者叫做电解质，而后者便叫做非电解质。电解质又可以进一步但不很严格地再划分为强电解质和弱电解质。许多酸、碱、盐都是强电解质。在植物代谢上为重要的化合物——有机酸，是弱电解质。糖、酒精、酮溶液则是非电解质。

溶液之所以能够传导电流，是取决于溶液中存在着带电粒子(叫离子)。带正电的离子叫做阳离子，带负电的离子叫做阴离子。一个阳离子可以携带一个到几个正电荷，一个阴离子可以携带一个到几个负电荷。在特定时间内，溶液中全部阳离子所带的正电荷总数，等于全部阴离子所带的负电荷总数。

溶液中不同类型的电解质，按照不同的方法形成离子。许多电解质，如NaCl和类似的盐类，甚至呈晶体形状也有离子结构。这种化合物的溶液的结构晶格遭受破坏时，原先排列于格内的阳离子和阴离子，便以静电学上等量数目释至溶液中。这种类型的化合物必然是强电解质。

某些不呈纯粹离子状态的物质放于溶液时，也是如此。HCl就是很恰当的例子，当把它溶解于水时，它便是强电解质。还有，乙酸(CH_3COOH)是一种弱电解质的例子，它属于另一种范畴。这

些化合物在溶液中多半仍呈分子状态，但在低浓度时仍有微弱分解，形成等量的阳离子和阴离子：



在离子和未离解的分子之间存在着动态平衡。1 M的乙酸溶液大约只有0.4%分子被离解。随着稀释度的增加，被分解的分子比例亦增大。例如，乙酸溶液浓度为0.0001 M时，处于分解状态的分子约为15%。但在极端稀薄的溶液里，其离解作用实际上与弱电解质完全相同。

一般认为，当强电解质如NaCl置于溶液中溶解时，离解度达100%。但这种溶质对溶液某些性质如其渗透势（参阅第4章）的影响，却不能根据其完全离解以按照所要求来进行定量。按照德拜-休格耳（Debye-Huckel）的理论，强电解质并没有按照完全离解作用发挥效力的事实，可以用离子间互吸作用来解释。例如，NaCl的阳离子和阴离子由于它们各自带有相反的电荷彼此相互吸引，结果NaCl分子中的阳离子有一部分是以离子对起作用，而不是以单独离子起作用。一个“离子对”在影响全部性质方面（如渗透势）仅有一半效应，而如果离子各自单独发挥作用则有两个离子发挥有效的影响。这些彼此结合而呈“离子对”的离子，被看成是与溶液中的自由离子处于动态平衡之中。

2—4 酸、碱和盐

当溶解于水时能够形成氢离子的物质，就叫酸性物质。因为氢离子在作用上是质子，所以有时把酸看作是能够把质子递给其它受体的化合物。由于各种各样的原因，可以不必认为自由氢离子（质子）就是充分地自由游荡于溶液之中，而且也有证据指出每个氢离子可松弛地连结于水分子，而成为水合氢离子（ H_3O^+ ）。根据这种观点，HCl的电离与水的反应可以下式表示：



因为 H_3O^+ （水合氢离子）在作用上是一种水合质子，而且水

合氢离子的 H_2O 往往可从化学方程式中省去，所以上述方程式通常可以简写为：



酸或碱的强度，决定于其在特定浓度中的离解程度。在溶液中能够产生 OH^- 离子的物质，便称为碱。碱有时也可看成是接受质子的受体物质。

当酸和碱在溶液中混合时而形成盐，由于碱中的羟基离子(OH^-)和酸中的氢离子(H^+)之间的化学结合的结果而生成水。这类反应叫做中和反应。下面是几个具体例子：



因此，可以把盐看作是酸中的阴离子与碱中的阳离子相结合的化合物。在上述方程式中，用箭头指向左边的逆反应叫做水解作用。

2—5 当量溶液

酸和碱的浓度，最通常用的是以当量溶液这个名称来表示。1 *N* 溶液含有一克当量重量的氢离子 (1.008g)，或在 20°C 时每升溶液含有的克当量数。这样，1 *N* 酸的当量溶液，就是每公升溶液中含有 1.008 克氢离子 (H^+)；1 *N* 碱的当量溶液，就是每一公升溶液中含有 17.008 克 (1 克当量) 离解的羟基 (OH^-)。当量溶液的稀释会降低其当量浓度，并随稀释程度增大而增大。一种酸性溶液的当量浓度，是以该溶液的总酸度来衡量，也就是以该溶液的游离 H^+ 浓度来衡量。同样地，碱性溶液的当量浓度是以该溶液的总碱度来衡量。因为 1.008 克氢离子 (H^+) 相当于 17.008 克电离羟基 (OH^-) 相同数目的离子，所以同一当量浓度的等体积的酸碱溶液，彼此能准确地进行中和作用。

2—6 氢离子浓度

某些最主要的生理现象，受到培养基的氢离子浓度的显著影响。因此，为了许多用途，氢离子浓度的指标比之溶液总酸度的指标显得更为重要。

正如前面已经提及，溶液中总酸度习惯上是以当量浓度来表示。于是也完全可以利用当量浓度来表示氢离子浓度。1 *N* 的醋酸溶液，大约只有 0.42% 发生离解。这种溶液，按其电离的（可滴定的）氢是 1 *N* 浓度，而按其实际离解的氢离子则只有 0.0042 *N*。

既然酸决不会是完全发生解离，因此任何酸的当量溶液总是低于按实际存在的氢离子来表示浓度的当量溶液。为了配制氢离子的当量溶液，就必须先配制一种大于以总酸度来表示的当量溶液。这样的溶液一定要有准确的浓度和离解度，也就是说每公升溶液中准确地含有 1.008 克实际上呈离子态的氢离子。

虽然，氢离子浓度很容易以当量浓度来表示，但在实际工作中由于这个系统过于麻烦，所以通常是不采用的，特别在生物学问题中往往涉及的氢离子浓度非常之低时，尤其如此。溶液的氢离子浓度通常是以 pH 值来表示。pH 值与其依当量浓度表示溶液的氢离子浓度之间，有一个简单的数学关系。由于这个系统实际上是普遍地被采用，因此就必须了解 pH 一词的意义以及 pH 值及其依当量浓度表示的氢离子浓度之间的关系。

在 pH 值和依当量浓度表示的氢离子浓度之间的关系，是对数关系（表 2.1）。任何溶液的 pH 值，是依当量浓度表示的氢离子浓度的负对数。零是 1 的对数；-1 是 0.1 的对数；-2 是 0.01 的对数；其余依此类推。因此，1 *N* 溶液的 pH 值是 0；0.1 *N* 溶液的 pH 值是 1；0.01 溶液的 pH 值是 2 ……其余依此类推。

所有水溶液也和纯水一样，在某种浓度范围内均含有氢离子，溶液中氢离子浓度和氢氧离子浓度的乘积是一个常数。这可用下述公式表示：

$$(H^+) \times (OH^-) = K \quad K = 10^{-14} \text{ (在 } 22^\circ\text{C 时)}$$

表 2.1 pH 值与依当量浓度表示的氢离子浓度之间的关系

依当量浓度的 OH^- 离子浓度	→	pOH	pH	←	依当量浓度的 H^+ 离子浓度
.000000000000001	10^{-14}	14	0	10^0	1
.000000000000001	10^{-13}	13	1	10^{-1}	.1
.000000000000001	10^{-12}	12	2	10^{-2}	.01
.000000000000001	10^{-11}	11	3	10^{-3}	.001
酸性范围 .00000000001	10^{-10}	10	4	10^{-4}	.0001
.0000000001	10^{-9}	9	5	10^{-5}	.00001
.000000001	10^{-8}	8	6	10^{-6}	.000001
..... .00000001	10^{-7}	7	7	10^{-7}	.0000001
.0000001	10^{-6}	6	8	10^{-8}	.00000001
.00001	10^{-5}	5	9	10^{-9}	.000000001
.0001	10^{-4}	4	10	10^{-10}	.0000000001
碱性范围 .001	10^{-3}	3	11	10^{-11}	.00000000001
.01	10^{-2}	2	12	10^{-12}	.000000000001
.1	10^{-1}	1	13	10^{-13}	.00000000000001
1	10^0	0	14	10^{-14}	.000000000000001

因此，氢离子浓度总是相当于某一特定的氢氧离子浓度。当溶液中 pH 值增高时，pOH 值便降低，反过来也是一样。例如，pH 值从 5 增至 6 时，则 pOH 值便从 9 降低到 8。而且只有 pH 值和 pOH 值都在 7 时，氢离子浓度才等于氢氧离子的浓度。因此，这是在 pH 等级中于 22°C 下的中性点，而相当于纯水的离解度。这个 pH 值表示大约在每 555,000,000 个水分子中只有一个水分子起离解作用。

在 pH 等级中，低于 7 的数值表示酸性范围，高于 7 的数值表示碱性范围。氢离子浓度大于氢氧离子浓度，是酸性溶液，而碱性溶液正好相反。pH 值较低则氢离子浓度较大。pH 值 5 的溶液氢离子浓度为 pH 6 的 10 倍，而为 pH 7 的 100 倍。这是前面已经提及的，事实的结论：即在 pH 值等级中这些数值彼此之间互为对数的关系而不是简单的算术关系。

溶液中氢氧离子的浓度，可用 pOH 这个单位表示以代替 pH 单位。尤其对于具有碱性的溶液，这似乎是逻辑上的实际应用。但是，

因为在 pH 和 pOH 之间有着明确的数学关系, 所以仅以 pH 值也能确定 pOH 值。因此可用 H^+ 离子表示酸性溶液, 用 OH^- 离子表示碱性溶液, 但习惯上则用 pH 这个单位来表示。

2—7 缓冲作用

如果把 1 毫升 1 N 的盐酸 (HCl) 溶液加于 10 毫升 1 N 醋酸钠溶液时, 将会引起该溶液的 pH 值从大约 8.8 改变到大约 6。但是如果把 1 毫升 1 N 的盐酸溶液加于 10 毫升 1 N 的 pH 值大约为 7 的 NaCl 溶液时, 混合后溶液的 pH 值将降低到接近于 1 (图 2.1)。

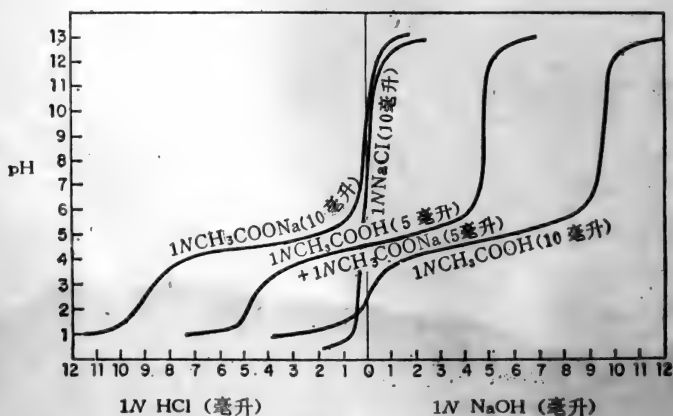


图 2.1 缓冲作用的曲线图解

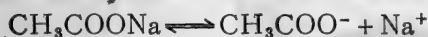
这个事实说明, 醋酸钠溶液以某种方式延缓因加酸而引起的 pH 值变化, 而当酸加入氯化钠溶液时, 就不起这种作用。这些化合物如醋酸钠溶液, 对于加入或减去氢离子或氢氧离子而引起的 pH 值变化, 相对地具有抵抗能力, 故通常称为缓冲溶液, 而溶液这种性质叫做缓冲作用。不能显示缓冲效应如 NaCl 这样的溶液就称为非缓冲溶液。

如果把 1 毫升 1 N 的 NaOH 溶液加到 10 毫升 1 N NaCl 溶液时, 则 pH 值显著升高。如果把 1 毫升同样的溶液 (NaOH) 加到 10

毫升 1 N 醋酸钠 (CH_3COONa) 溶液中, 则 pH 值升高也是显著的。换言之, CH_3COONa 溶液对加酸有缓冲作用, 而对加碱则无此作用。另一方面, 如果用 10 毫升 1 N 醋酸溶液代替醋酸钠溶液, 便会发现, 在加入氢氧离子时, 该溶液便具有强烈的缓冲作用。如把 1 克分子浓度的等体积的 CH_3COONa 和 CH_3COOH 溶液混合起来, 则在相当大的 pH 等级范围内都对酸和碱显示出缓冲作用。

在维持 pH 值稳定的有效性方面, 不同的缓冲溶液有很大差异。某些缓冲溶液对酸表现强烈的缓冲作用, 而对碱则缓冲作用很弱, 另一些缓冲溶液恰好相反。最常见的缓冲系统, 是由弱酸加上一种或多种盐类组成的系统。上述的 $\text{CH}_3\text{COONa}-\text{CH}_3\text{COOH}$ 缓冲溶液就是这样的系统。实际上生物体内所有重要的缓冲溶液, 都属于这一类型溶液。

缓冲作用实质上就在于把自由的氢离子和氢氧离子引入溶液时, 通过只是微弱分解的化合物的形成而极其迅速地结合起来。因此, 按加入酸或碱的体积比例而发生的 pH 值变化是相对小的。在阐释这些问题时, 让我们再次考虑溶解于水中的 CH_3COONa 和 CH_3COOH 两者所组成的溶液。这两种化合物的离解如下式所示:



CH_3COONa 的离解是强烈的, 但 CH_3COOH 仅有微弱的离解, 因为它是弱酸。

现在假定把少量 HCl 加于上述溶液里, 这就是相当于加入 H^+ 和 Cl^- 离子以及 HCl 分子; 但后者总是要离解, 以形成外加的离子就如原先存在的 H^+ 和 Cl^- 一样容易进行化合结合。由于 CH_3COOH 是一种离解力很弱的化合物, 所以在同一溶液中 H^+ 和 CH_3COO^- 不能以相当的浓度同时并存。因此, 加入的 H^+ 离子几乎全部结合以形成 CH_3COOH 。 Cl^- 离子和 Na^+ 形成 NaCl , 而 NaCl 可按通常的方式离解。结果是, 溶液中只微弱地增加氢离子浓度, 因而 pH 值降低也只是非常微弱的。

现又假定, 把少量的 NaOH 以代替 HCl 加于 CH_3COONa 和

CH_3COOH 组成的溶液里，这也是相当于加入 Na^+ 、 OH^- 离子和 NaOH 分子，但后者由于离解作用所产生的外加离子就如原先存在的 Na^+ 和 OH^- 一样很容易进行化合结合。但是上述溶液的 H^+ 和 OH^- 在相当浓度时不能并存，因为 H_2O 是一种离解力很弱的化合物。因此加入的大多数 OH^- 离子和由 CH_3COOH 生成的 H^+ 离子结合而形成 H_2O 。 CH_3COOH 离解越多，生成的 H^+ 离子越大量，而 H^+ 离子照理也与越多量的 OH^- 离子结合，直至实际上所有加入的 OH^- 离子都结合为止。 Na^+ 离子和 CH_3COO^- 离子结合以形成 CH_3COONa ， CH_3COONa 也依普通方式发生离解，结果是这个系统中的 H^+ 离子浓度降低非常微弱，因而该溶液的 pH 值仅仅微弱地升高。

2—8 胶体系统的一般性质

胶体系统类似溶液，是两相系统。但胶体系统又不同于溶液，其分散相颗粒既不是分子也不是离子，而是呈分子聚集（某些不稳定者除外）成一个胶体颗粒，往往是由成百个乃至成千个分子成堆聚集而成。但分子聚集不应该太大以致颗粒从系统中沉淀出来，因为稳定性被认为是胶体系统的属性之一。一般来说，如果分散性颗粒的直径处于 0.001—0.1（微米）范围内，则这个系统便被看作是胶体系统，如果大于这个范围者就是悬浮液，小于这个范围者则是溶液。某些物质的各个分子（如某些染料和若干种蛋白质）如此之大，以致达到胶体范围内的大小。因此，这些物质的分子扩散，同时既是溶液又是胶体系统。对于通常认可的胶体颗粒大小范围的界限有时是任意决定的，而实际上，一方面在胶体系统和悬浮液之间，另一方面又在胶体系统和溶液之间并无准确的界线。有一种从一个系统型到下一个系统型的准确的性质分级。悬浮的颗粒体积相对细小的悬浮液性质，是接近于胶体系统，而胶体系统中其分散颗粒更小者，则其性质就非常接近于溶液。

悬浮液的颗粒通常能在显微镜下可以看见，而胶体系统的颗粒

则不然。但是在电子显微镜下或在超显微镜下，则可以检查出胶体溶液的颗粒。

2—9 胶体系统的界面面积

通过以下例子，可以知道，把颗粒再分成胶体大小时，可以得到巨大的表面积。如果把每边为1厘米的1立方厘米固体物质切割为每边 $0.001\mu\text{m}$ （其大小近似组成胶体溶液的最小颗粒）则其表面积为6,000平方米。这6,000平方米表示每边为1厘米的1立方厘米的固体物质表面积增大10,000,000倍。固体和液体之间或互相不能混合的液体之间，其接触面积通称为界面。胶体颗粒和分散相溶液之间的接触面积，也可叫做界面面积。胶体系统界面面积和实际上分散于该系统中的物质团块相比较是相当巨大的。胶体系统某些最重要的性质，就是该系统内的巨大界面面积影响的结果。

2—10 吸附作用

界面的特点是能够固定所谓吸附作用的现象。通过下面这个简单的例子就能看到吸附现象，即用大约1克活性炭和大约0.025%的50毫升的甲基蓝溶液混合搅拌，经过滤后，发现滤液为无色，证明甲基蓝已被活性炭吸附。

吸附作用包括分子界面聚集，就如甲基蓝在碳—水界面聚集一样，而且是在所有类型界面都能发生的一种非常普遍的现象。气体分子在固体—气体界面的吸附作用就是一种普通现象。溶质可在固体—液体或者液体—气体的界面被吸附。溶剂分子（如水）同样也可在某种类型的界面被吸附。在胶体系统的界面也许会普遍发生吸附作用。在一些此类系统中溶质分子被吸附，在另一些系统中可能是溶剂分子，再有在另一些系统中溶质或溶剂分子都可能被吸附。如同活性炭—甲基蓝的例子所示，吸附作用同样可发生于非胶体颗粒大小的界面。在植物细胞中就存在着许多这样的界面。

2—11 胶体系统的命名

已经证明，胶体系统是由连续相和不连续相组成的，后者又是由分散颗粒构成，每个颗粒由于夹杂在连续相之中而彼此完全分开。连续相通常叫作分散界质，而不连续相则叫作分散相。按照另外一个术语（但通常只有分散界质是液体时才能适用），每个单独的分散颗粒叫做胶粒，而该系统的连续相则称为粒间液体。

若干胶体系统具有流动的性质，并多少都能容易从一个容器注入另一个容器。肉眼看来这样的系统往往看作是真溶液，但通过超显微镜的检查便显示其胶体性质，这样的系统叫作溶胶，非流动胶体系统叫作凝胶，后者将在本章后面予以讨论。

溶胶还可进一步分为疏水（希腊语“畏水”）溶胶和亲水（希腊语“爱水”），溶胶有两个类型。后者在分散相和水分之间存在着相当大的亲和力，而前者则没有这种亲和力。亲水溶胶两相之间的亲和力，是通过胶粒本身的水化作用来表示。水化作用就是一个或多个水分子和其它离子，分子或者胶粒相结合的过程。

关于亲水胶体的胶粒与水化作用的水分之间的严格关系，迄今仍然没有一致的看法，但广泛得到支持的只有两种概念。其一是，这种水化作用与胶粒物质内某些真溶液的水分有关系。其二是，没有出现真溶液，但水分子是定向包围于每个分散胶粒的外围，形成一个很厚的许多分子层的“外壳”。亲水胶体的胶粒，在一定条件下，很容易失去其水化作用的水分，这一事实似乎是对后一种理论的支持。当然这是完全有可能的，就是在某些亲水胶体系统中，水实际上分散存在于胶粒，而在另一些系统中，水仅仅是作为定位分子的外壳，再有在其它系统中，水化作用的两种形式都可能同时存在。

由分散于水中的金属物质构成的大多数胶体系统，是疏水胶体的例子。白明胶、琼脂、淀粉、金合欢胶的溶胶都是亲水胶体系统的例子。蛋白质溶胶也属于这一类型。实际上从高度亲水胶体到高度疏水胶体都存在着所有可能的等级。

2—12 布朗运动

1828年，植物学家布朗（Robert Brown）应用显微镜观察到悬浮于水中的花粉粒表现快速的振动运动。最初，布朗倾向于把这种运动归因于这个事实，即花粉粒是有生命活动能力的，但以死的花粉粒和死的孢子的检验证明也展现出同样的运动，因此有证据证明这种运动与生命活动过程决没有联系。现在我们已经知道，任何一个直径大约是4或5 μm 的颗粒，当其悬浮于液体时都将展示出这种运动。这种现象依发现者的名字称为布朗运动。

布朗运动是因溶剂分子的运动所引起的。甚至在布朗运动中被观察到的最小颗粒，与撞击它们的溶剂分子的大小相比，仍然是很大的。悬浮于液体中（如水）的颗粒，经受着液体分子的不断撞击。无论什么时候，颗粒在一个侧面所受的总撞击效应，要大于其它方面所受到的撞击效应，从而成为颗粒运动的原因。在下一个时刻，来自其它方向的对颗粒更大动力可能出现。从而改变着颗粒运动的方向。这样就产生了悬浮颗粒高度不规则的运动，这就是著名的布朗运动的由来。布朗运动的速度随着温度升高而增加，因为温度升高增加了溶剂分子运动的能量。这种现象是我们需要实际证明的，可看得见的物质运动学说的正确证据的最接近途径。在我们的肉眼能够看到真正的“分子跳跃”之前，物质运动就几乎开始了。

2—13 电 性

大部分胶粒都带有电荷。通过其运动在电场中可以发现，某些胶粒带负电荷，而另外一些则带正电荷。关于胶体颗粒上电荷的起源，通常认为是由于特定类型离子的吸附作用，或者由于构成胶粒的分子聚集的电离作用所引起。原来分散在任何一个系统里的全部颗粒，都带有相同符号的电荷。因为相同的电荷能互相排斥，从而防止聚集作用，这个事实与布朗运动都是胶体系统部分稳定的原因。

虽然胶粒带有电荷，但电学上胶体系统却属中性，因为实际上分散界质也同样带有电荷。当胶粒带负电荷时，分散介质则带正电荷，反之亦然。因为静电引力的作用，每个颗粒都被带相反电荷的离子“外壳”所包围。这种电荷在胶粒表面的排列现象称为“双电层”(图2.2)。

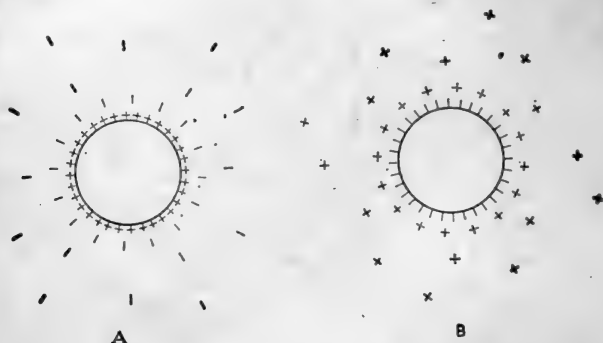


图 2.2 胶粒外围的电荷分布模式图
A.带正电荷 B.带负电荷

2—14 絮凝作用

前面已经指出，因为所有胶体颗粒都带有相同的电荷，所以胶体系统一般是稳定的。当颗粒的电荷被加入带有相反电荷的离子或胶粒所中和时(图 2.3)，布朗运动便引起胶粒互相碰撞。各个颗粒凝聚成为大颗粒，并且容易迅速沉淀，这种现象称为絮凝作用或沉淀作用或凝结作用。越过“双电层”的电位差相等的一点叫溶胶的等电点。疏水溶胶处于等电点时将发生凝聚作用。另一方面，亲水溶胶都具有附加的稳定因素，这是因为水化层的水在胶体颗粒碰撞过程中作为“缓冲垫层”而使凝聚作用不能发生，尽管胶粒颗粒的电荷已被中和。为了引起亲水溶胶的絮凝作用，必须成功地排除胶粒水化层和中和电荷(图2·3)。通过加入酒精或大量加入某些盐类也可以排除水化层。后一种方法，同样可以中和电荷而发生絮凝作用。当发生这种现象时，就叫做“盐析”作用。

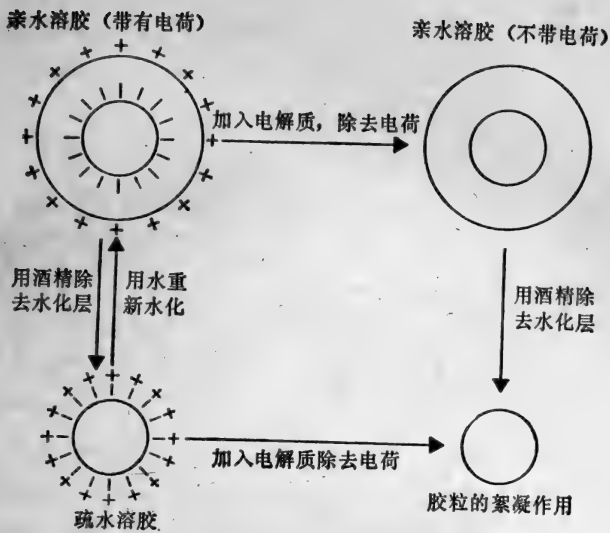


图 2.3 亲水溶胶胶粒絮凝作用的模式图

把少量亲水溶胶（如明胶或阿拉伯树胶的溶胶）加到疏水溶胶里，则利用相反电荷的电解质或胶粒便很难或不能使疏水溶胶发生絮凝作用。这种效应叫做“保护作用”，显然这是由于疏水溶胶的胶粒周围吸附着亲水溶胶胶粒，而使整个体系赋予亲水溶胶性质的缘故。

2—15 凝胶的性质

在一定条件下，大部分亲水溶胶能转变成凝胶，例如，可使不太稀薄的任何明胶溶液固定不动，并凝结形成凝胶。经常在餐桌上看到的饭后甜食品，就是人们常见的这样的胶质凝胶体。另外大家熟悉的凝胶是琼脂凝胶，它作为细菌、真菌和藻类的培养基而被广泛利用，而普遍用作家用的果子冻主要是果胶凝胶和淀粉凝胶。但是某些亲水溶胶通常不能形成凝胶，阿拉伯树胶和若干蛋白质溶胶就是纯粹的溶胶。

某些物质形成凝胶的能力是很惊人的。明胶溶胶通常只要含一份明胶对 100 份水这样低的比例,就能凝结。琼脂凝胶只含有 0.15% 琼脂就可以配制培养基。在这种凝胶里,一份琼脂就具有结合大约 700 份水的能力。

某些凝胶遇热为可逆的。当这种凝胶加热时能变成溶胶(胶溶作用),而冷却时又恢复其凝胶状态(胶凝作用)。通常这种可逆状态可以反复多次,直至在溶胶或凝胶状态下,只要其胶体系统的物理性质没有受到重大影响时,就能继续进行。

大多数赞成凝胶结构学说的人通常认为,凝胶的固相和液相是连续的。最通常的是把固相想象为由亚显微大小的长纤维丝的网眼构成,而在纤维丝交错构成的网眼空间为液相所占据。这种理论通常称为“柴堆”(brushpile)学说,意思是说固相是线条构成的想象中的网状混合物。在凝胶介质中如同在水介质一样,其中所发生的扩散常数,导电系数,以及化学反应速度都接近相同,这些事实证明这种学说的真实性。因为,有弹性的凝胶能够容易转变为亲水溶胶,而亲水溶胶也容易变为凝胶,所以许多亲水溶胶也具有纤维状结构,看来是有可能的。

第三章 植物细胞

有关动植物细胞结构知识的进展，和显微镜技术的进步有着不可分割的联系。第一个描述细胞的人是虎克 (Robert Hooke)，他在 1665 年首次用显微镜观察了木栓组织的细胞。实际上他看到的只是细胞壁，因为木栓细胞是死的，而且生活细胞内的成分已经丧失。随着显微镜质量的提高和镜检技术的进步，经过多年以后，渐渐的发现并研究了细胞内的其它成分。大约在 20 世纪初期，细胞内最重要的部分已被鉴别出来了。

但是，主要是由于光本身的性质而使光学显微技术的应用受到严格的限制。光学显微镜在理论上可以获得的最大放大率大约是 2,000 倍，而实际上在大多数工作中，较高的放大率也只有 1,000—1,200 倍。1950 年前后在研究细胞结构方面已开始成功地使用电子显微镜技术。除了利用电子射线代替光线工作外，电子显微镜和光学显微镜所遵循的一般工作原理是相同的。在理论上利用电子显微镜的放大率可达 200,000 倍，虽然大多数观察所利用的放大率还是很低。换句话说，电子显微镜所获得的放大率约为光学显微镜的 100 倍。而且在同样放大率条件下，比方说 1,000 倍，电子显微镜所获得的物象比之光学显微镜更清晰。电子显微技术的利用，使细胞微细结构的知识，获得了惊人的发展。今天，已经深信无疑地看到了细胞的组分并揭露某些大组分的非常微细的结构。被揭示出来的生活细胞，犹如一个迷人的微观世界，这个微观世界在结构上非常复杂。

3—1 细胞的起源和发育

直至十九世纪中叶，人们还不能普遍地接受细胞仅仅是来自原

有细胞这个原理。现在已经清楚，绝大多数细胞是通过原有细胞的有丝分裂或减数分裂——通常叫胞质分裂而产生的，在高等植物，有丝分裂的细胞分裂过程，主要发生于某些特定的称之为分生组织的区域里（参阅第 19 章和 21 章）。主要的分生组织是位于根、茎尖端的顶端分生组织，多年生单子叶植物的次生分生组织，双子叶植物和裸子植物维管束形成层，双子叶植物木栓形成层以及某些种类的节间分生组织。此外还有另一条途径就是可以通过原有细胞融合的方法形成新细胞，这种融合作用是高等植物在受精和三倍体融合过程中出现的（参阅第 21 章）。虽然以这些方法形成新细胞的数量比之通过细胞分裂所形成的数量显著要少，但是这些过程，特别是受精作用却是植物生活史上的中枢。无论是以分裂方法或者以融合方法形成的新细胞，其发育都包括以后的增长和成熟（参阅第 19 章）。

3—2 植物细胞的结构

高等植物的组织里，每个细胞实际上就是由充满水分的细胞壁包围着的一间很小的具有多面体的小室，胞壁主要是由纤维素和与碳水化合物有密切关系的其它化合物组成（图 3.1）。植物细胞的形状和体积的变化是巨大的，而若干不同的类型的细胞将在以后的章节予以讨论，并用图示加以说明。某些类型的植物细胞是具有相等的直径，即一个侧面的大小并没有极大地超过其它侧面的大小。许多薄壁组织细胞，都具有这个类型的特点。另外一些类型的细胞，尤其是在输导组织中的细胞则是细长的。如管胞、导管、筛管，韧皮部和木质纤维以及韧皮部和木质部的放射状细胞（参阅第 8 章和第 17 章），就属于这种类型的细胞。细胞体积的变化同样也是很大的。少数维管束植物的等直径细胞，其直径可小于 $10\mu\text{m}$ （微米）或者大于 $200\mu\text{m}$ （微米）。某些细长型的细胞，其大小还可大大地超过这个范围。棉花纤维是个单独的细胞，而某些品种其纤维长度可以大大地超过 4 厘米。苧麻韧皮部纤维细胞是一个极端的例子，其长度竟达到 55 厘米。

几乎所有成熟植物的生活细胞内部，其大部分均被一个大而充

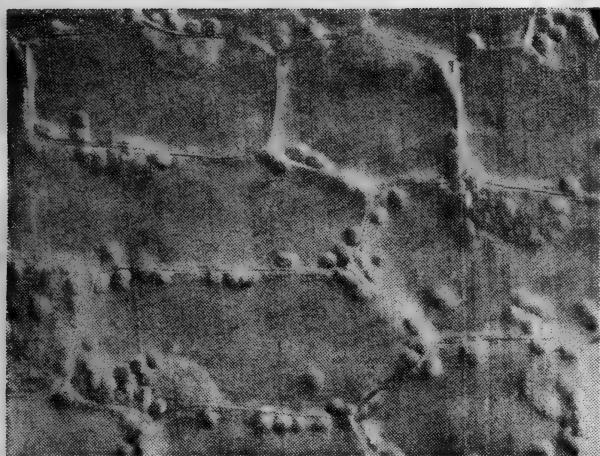


图 3.1 加拿大菲藻 (*Anacharis canadensis*) 叶子细胞的细胞核、叶绿体和细胞壁

满细胞液的液泡所占据。细胞液是由水和大量溶解于水的各种物质或分散的胶体所组成。

细胞的代谢过程，大部分只限于细胞质和位于细胞质中的密致结构组织。在幼龄植物分生组织细胞里，其内部实际上都为细胞质所占据，但在成熟细胞里，原生质只呈一个相对稀薄层，靠近内壁并被液泡推向边缘。

大部分细胞质由未分化的基础物质组成，这些物质在光学显微镜下观察是透明的或接近透明的。在活动细胞里，细胞质的基础物质，以至其中所含的各种特殊结构成分，都含有大量的水分。无水部分的基础物质，多半是类似蛋白质的物质，而且在胶体状态下最常见的是溶胶，但有时也会变成凝胶。许多各种不同的酶类，无疑是细胞质最本质的组成部分（参阅第 9 章）。

在基础物质的基质里，发现有许多类型的结构单位，叫做细胞器。在光学显微镜下大部分细胞器都可以看到，但许多结构复杂的单位，除了在电子显微镜下把倍数放得很大以外，否则不能鉴别出来。少数微小的细胞器，在电子显微镜下发现其存在之前，甚至没有发现（图 3.2）。

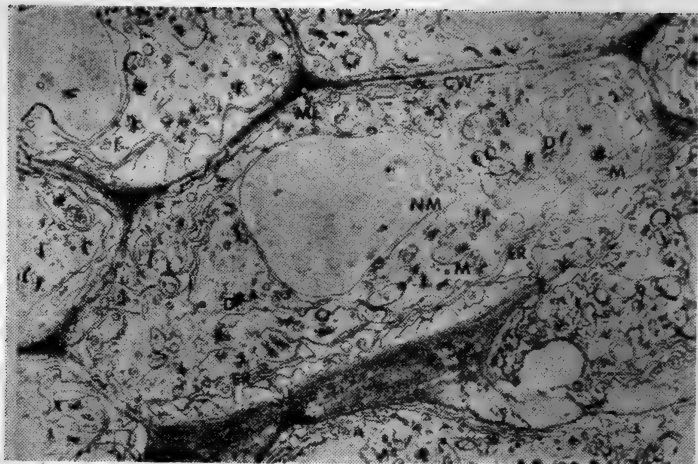


图3.2 玉米根冠细胞电子显微镜相片 ($\times 2100$)

M. 线粒体 ER. 内质网 D. 分散高尔基体 NM. 核膜

CW. 细胞壁 ML. 中间片层

(引自 H. H. Mollenhauer 的相片)

在许多植物细胞里 (当然决不是全部), 细胞质呈流体状态。这可据许多类型植物细胞中观察到的运动现象 (又叫胞质环流) 而得到证明。细胞质围绕着细胞壁的内表面循环, 就是表示原生质最简单的流动现象。如在紫露草属雄蕊茸毛的细胞中, 细胞质细丝通过液泡而伸延, 这时原生质循环就可能变得非常复杂。质体和其它显著的细胞器通过细胞质流动也被动地环绕着细胞而运动。某些细胞器的状态, 如内质网 (参阅后面 3—4) 是否受胞质环流所影响, 还未弄清楚。虽然胞质环流的动力还不了解, 但是为了保持胞质运转, 必须消耗能量倒是显而易见的。随着温度上升, 胞质运动也加速, 直至超过细胞的忍受力而达到损伤程度为止; 低温也可阻碍胞质运动, 温度接近冰点时便停止运动。缺氧时胞质环流也会停止, 这就意味着胞质运动涉及有氧呼吸作用过程 (参阅第 13 章)。

虽然动植物的细胞结构成分基本上是相似的, 但也必须认识到一般植物细胞与一般动物细胞相比, 还有三个特点须加区别。每个植物细胞都有一个坚固的细胞壁; 成熟的植物细胞还有一个大的液

泡位于中间，在植物细胞质里埋藏有质体，其中叶绿体就是一个最显著的例子。

3—3 细胞膜

邻接于细胞壁一侧的细胞质外围，就是质膜。同样地，邻接于液泡的细胞质则为液胞膜所分隔（参阅第5章）。质膜厚度只有7—8毫微米〔注1〕，在

光学显微镜下不能看到。质膜是柔软的结构，除水以外，主要是由蛋白质和脂质组成。这两种化合物在质膜和液泡膜里的排列顺序，如图3.3所示。这种排列的重要证据是：在倍数很高的电子显微镜下，膜显示出各自约为2—3毫微米宽的两条黑带，和两条黑带之间同样为2—3毫微米宽的明亮区域。这种膜的排列叫做单位膜（图3.4）。

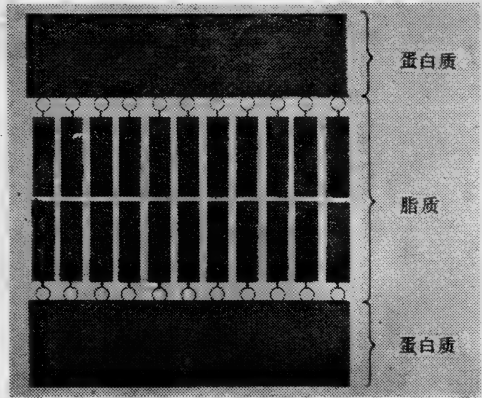


图3.3 单位膜的模式图

大部分细胞器（如果不是全部的话）均被膜所包围。许多种膜似乎都属单位膜类型。正如后面所讨论的，在质膜、液泡膜和某些细胞器（特别是细胞核和内质网）的膜之间有着相互关系。

质膜和液泡膜均具有不同渗透性（参阅第5章）。溶质越过这些膜的运转往往需要新陈代谢提供的能量，而且通常是逆浓度梯度进

质膜和液泡膜均具有不同渗透性（参阅第5章）。溶质越过这些膜的运转往往需要新陈代谢提供的能量，而且通常是逆浓度梯度进

注〔1〕毫微米（ $m\mu$ ）等于 10^{-6} 米， 10^{-3} 毫米（ mm ）或 10^{-3} 微米（ μm ），以前广泛应用的是 millimicron（毫微米、 $m\mu$ ）这个单位，1毫微米等于 10\AA ，这是在讨论光波波长和细胞器大小时，常常应用的另一个单位。

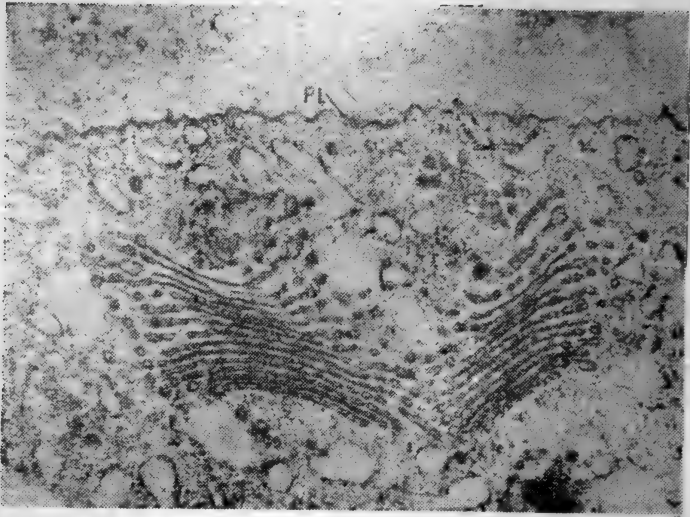


图 3.4 九节木 (*Psychotria bacteriophila*) 顶端分泌的根状茎细胞的电子显微镜相片。表示单位膜(质膜PL)和分散高尔基体。×47000
(引自 H. T. Horner 等的相片)

行的(参阅第15章和17章)。包围着细胞器的膜必然也具有类似的不同渗透性的特征。

3—4. 细胞器

细胞核

在大多数植物细胞中,细胞核是最显著的细胞器。它多少近似球体,直径通常在5微米到25微米范围内。维管束植物,一个细胞通常只有一个核,然而某些类型细胞也可能有几个核。成熟的筛管细胞(参阅第17章)是众所周知的高等植物唯一的没有细胞核的活细胞实例,虽然当其最初形成时,这些细胞仍有细胞核存在。细胞核被具有小孔的单位膜包裹着(图3.5)。小孔的直径大约为50—100毫微米。毫无疑问,这些小孔将有助于细胞核主体内外物质的交流。正如后面所讨论的,核膜延伸到原生质,并可能在此处与

内质网连接起来。

细胞核内充满核液，核液中有一个或多个实体叫做核仁，核仁比周围的核液更加密致且略呈球形。核仁显然是核蛋白体结构的中心，并含有大量的RNA物质(关于细胞质的核蛋白体，后面将要讨论)。核蛋白体

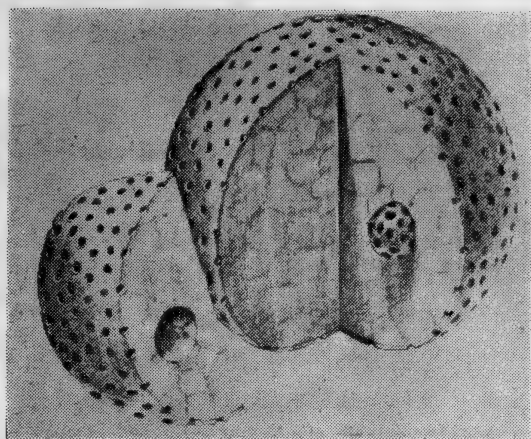


图 3.5 细胞核结构的图象概念

也同样存在于核液里，并且参与蛋白质的合成。作为遗传物质的染色质，含有DNA，也同样被发现于核液里。处于休眠状态的细胞，染色质可能没有什么特殊或者显示出网状结构。在高等植物濒临有丝分裂或无丝分裂的细胞核分裂之前，染色质便变成染色体。

已经证明，细胞核是控制细胞的中枢。在整个控制作用的机理中，DNA、RNA 和核蛋白体起着关键性作用，遗传信息被转移到蛋白质和酶的合成，后者极大地控制着代谢的方向和细胞结构的发育(参阅第 16 章)。

质体

大多数(如果不是全部的话)植物细胞的细胞质，其质体是分化明显的实体。通常质体是某些类型代谢活动的中枢。除著名的含有叶绿素和类胡萝卜素的叶绿体以外(参阅第 10 章)，植物细胞的细胞质中，还含有有色体和白色体，有色体含有其它色素而不是叶绿素，白色体为无色质体。叶绿体(图 10.5)是光合作用和淀粉合成的中枢，这将在第 10 章里更详细地加以叙述。有色体含有红色和黄色的类胡萝卜素。某些类型的果实和花卉的红色和黄色，就是由于

它们均含有有色体的缘故。淀粉质体是白色体中的质体，如叶绿体一样，它是淀粉合成的中心（参阅第14章）。其它的白色体看来是起着蛋白质以及油的积累中心的作用。

线粒体

线粒体（又叫粒腺体）在细胞中的存在，多年以前就已经被承认。在光学显微镜下观察时，线粒体类似球体、棒体或线状体。但是，因其体积很小（直径为 $0.5\mu\text{m}$ 到 $1.0\mu\text{m}$ ，长为1至 $2\mu\text{m}$ ），故其内部结构，直至应用电子显微镜观察之前几乎一无所知（图3.2）。现在已经证明，线粒体的结构非常复杂，如图13·7的模式所示。每个线粒体均被内外膜所封闭。内膜以突伸的形式（叫脊）缩入线粒体内部。这种脊状突起类似棚架或者微型管，并且常常彼此相联结。每一种膜显然是属于前面已经叙述的单分子膜。线粒体至少在某些类型的细胞里显然可以通过分裂过程而增殖。线粒体在呼吸作用中的基本作用，将在第13章中予以讨论。它们也可以合成数量有限的蛋白质。

内质网

内质网这个细胞器的存在，甚至在使用电子显微镜观察细胞结构之前，就已经深信无疑了。它是把整个细胞质分成网眼的分支膜系统。某些细胞，内质网呈现狭窄小管形状，但更普遍的是由长形折叠的片状膜组成（图3.6）。当在电子显微镜下观察细胞切面时，可以看到内质网是一串串的成对排列的单位膜（图3.2）。核膜伸出与内质网相互联结，构成一个单独的膜系统，贯穿于整个细胞体内。某些证据还表明它与质膜、液泡膜也有类似的相互关系，不过对此还是不能肯定，也有可能内质网在细胞内组成一个越位系统，但是对此同样也决不是确信无疑。

核蛋白体

核蛋白体是相对细小的近似圆球状的微粒体，其直径大约为20毫微米，在许多类型的细胞中（但不是所有类型的细胞），它与内质网相结合。核蛋白体只位于内质网的外侧（图3.2）。当核蛋白体结合于内质网结构上时，这种内质网在分类上归入粗糙型；如果内质

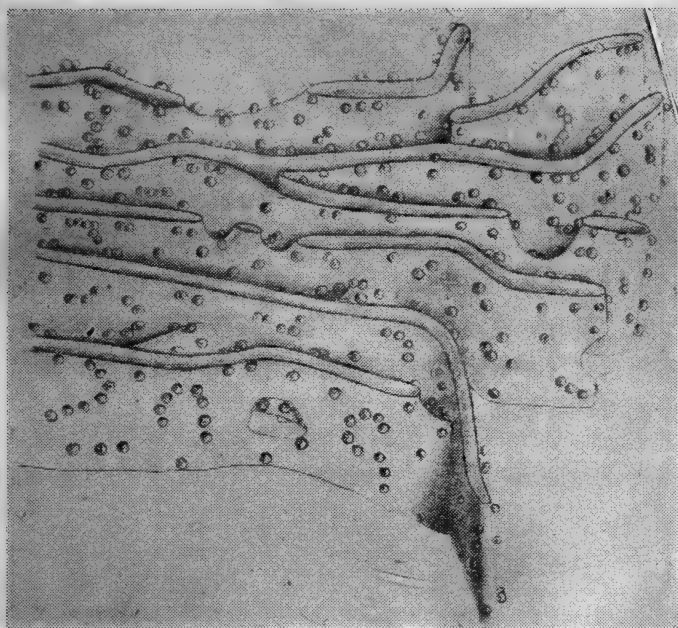


图 3.6 表示核蛋白体的内质膜结构图象概念

网没有核蛋白体存在，则内质网便归入平滑型。在细胞质、细胞核和叶绿体内也同样发现没有核蛋白体存在，正如前面提及的，核蛋白体是在核仁里制造的，但这是不是唯一的起源呢？现在尚未弄清楚。除水分外，核蛋白体几乎全是由蛋白质和核糖核酸(RNA)所组成。核蛋白体在蛋白质合成中的主要作用，将在 16 章中予以讨论。

微粒体几乎作为核蛋白体的同义语，现在已经过时了。对于粗糙型内质网的核蛋白体，微粒体这个名称仍然适用，因为这种核蛋白体连同内质网碎片可以通过离心法加以收集。

高尔基体

自从 1903 年高尔基第一次肯定存在着这种细胞器之后，在很长时间内，这种细胞器存在的真实性依然是争论着的对象。但是随着电子显微镜的出现，现在已经证实，动植物细胞都有这种器官，并且已相当详细地揭示其结构。在细胞器范围内，看到堆集状态的压

缩类似囊的膜状物叫贮水槽，通称(分散)高尔基体(图 3.2、3.4、3.7)。由膜周围部分组成的(分散)高尔基体，形成一个相互联络的小管网状物。某些小管的末端变成类似小泡囊的瘤状突起叫做泡囊。(分散)高尔基体的泡囊，看来在胞壁物质沉淀方面，而不是在胞壁/胞质界面上纤维素沉淀方面起着重要的作用。在胞壁/胞质的界面范围内，小泡囊看来稍微离开(分散)高尔基体本体，并移向质膜，最后可能与这种膜合成一体而使泡囊内容物沉淀到质膜的外侧。虽然(分散)高尔基体在显微相片上往往作为独立的细胞器显示出来，但有证据表明某一特定的(分散)高尔基体有膜与细胞中一系列其它(分散)高尔基体相联结。几个(分散)高尔基体的集合体就叫高尔基体。

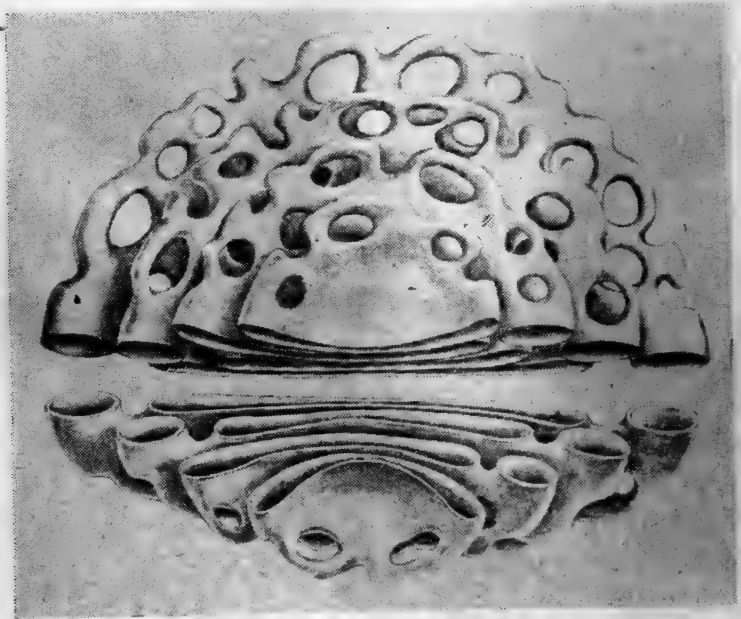


图 3.7 (分散)高尔基体结构的图象概念

微管

微管是一种非常地小的细胞器(直径约为 25 毫微米)，在动植物细胞中都可发现。若干生理功能可归因于微管，特别是在动物细

胞中尤其如此。正如后面将要提到的，微管对植物细胞壁的形成，显然起着一定的作用。

过氧化物酶体和乙醛酸循环体

这两种细胞器表面上非常相似，两者的大小范围都约在 $1-2\mu\text{m}$ 左右，但它们在功能上却是非常不同。过氧化物酶体在光呼吸作用过程中，起着非常重要的作用（参阅第12章），而乙醛酸循环体则参与脂肪代谢的某些阶段（参阅第14章）。

3—5 液 泡

大多数成熟的植物细胞最显著的特征之一就是有一个充满细胞液并为细胞质层所包围的巨大的中心液泡。在这种成熟的植物细胞中，液泡所占据的体积可以达到整个细胞总体积的90%。在根茎顶端的原始形成层和分生组织的细胞，通常含有许多细小的液泡分散于整个细胞质。但是成熟的细胞，不管这个细胞来自初生根或茎部分生组织，还是来自形成层的细胞，作为代表性的只是具有一个巨大的中央液泡，这个液泡是在细胞增大时，通过位于分生组织的众多的小液泡相互聚集而形成的。

作为溶质存在于液泡之中的许许多多的物质，有糖、矿物质、有机酸、氨基酸、脂肪酸、酰胺、糖苷和如同花色素苷之类的水溶性色素。脂肪和有关的化合物，也以充分乳化形态存在于液泡里。通常以胶体状态存在的许多物质之中，有蛋白质、单宁、树脂和脂质等。在某些成熟细胞的液泡中还发现有草酸钙结晶。

3—6 细胞壁

植物细胞的显著特征之一，就是有一个相对坚硬的（虽然也常有弹性），主要是由充满着水分的碳水化合物或类似碳水化合物组成的细胞壁。植物细胞壁是在细胞分裂过程中形成的，并在细胞生长的以后阶段继续增大。

在维管束植物中接近核分裂之前植物细胞便开始进行胞质分裂。核分裂（有丝分裂）是一个复杂的过程，它牵涉到由核网变为染色体，染色体的复制，复制染色体的分离，以及最后由每对子染色体形成子核等机理。在有丝分裂的后期阶段，新膜开始在细胞中心位置发育。膜边缘渐渐伸展，最后在所有侧面与原先细胞壁并合，于是在两个重新形成的新细胞之间便形成一个横隔膜，叫做细胞板（图 3.8）。初生膜（中间片层）大部分（如果不是全部的话）是因不定形的果胶质化合物组成（参阅第 14 章）。中间片层显示其超越分子水平或胶体水平的非结构性组织。

当细胞开始增大时，由纤维素、半纤维素和果胶化合物组成的薄的初生壁形成于中间片层的两侧。这些增生的胞壁层与原先存在于细胞侧边的细胞壁连接起来，以至使各个子细胞的原生质被包裹于细胞壁之内，于是除了两个细胞之间有某些联络之外，整个细胞壁是连续着的，对此后面还将有谈及。初生壁是相对薄的结构，在大多数细胞，其厚度大约为 $1-3\mu\text{m}$ 范围。

初生壁的结构很复杂（图 3.9），它基本上是由纤维素的微纤维组成，并嵌进稠密的和无定形的果胶化合物和半纤维素的水凝胶（参阅第 14 章）。纤维素的微纤维是构成细胞壁的基本骨架。这几种类型的化合物在细胞壁内的比例，可能因一种类型的细胞壁与另一种类型的细胞壁而有很大不同。

纤维素的微纤维，是由类似链子的长条状纤维素分子构成。每个这样的纤维素分子是由许多 D-葡萄糖残基在 $\beta 1-4$ 键部位相连



图 3.8 图示洋葱根尖细胞在细胞分裂时细胞壁形成的步骤。中间的细胞表示两个子细胞核之间的细胞板，顶端细胞尚未有分裂；底下两个细胞表示形成了新的横向细胞壁，两个子细胞已完全分离

结（参阅第 14 章）而成。在一个纤维素“分子”中，葡萄糖残基的数目是可变的，但一般很少少于 1,000 个，而往往比这个数目要大许多倍。单个微纤维，其直径为 20 毫微米左右而长度大约达到 $4\mu\text{m}$ 。每一束微纤维，至少有一部分纤维素分子是以晶体的方式排列，也就是纤维素分子沿着微纤维的长轴方向，相互对接，而呈有规律的排列。此外，每一束微纤维中还有非晶形的部分，其纤维素分子呈不定向排列。在横向胞壁和所有等径细胞的胞壁，微纤维的排列通常是紊乱的。

但是，许多类型的细胞特别是在输导组织，沿着一个轴的方向伸长要大于其它轴的方向。这种细胞壁的边壁形成的初生态微纤维是定向地并行排列，而且与细胞伸展的方向成直角。当细胞伸长进程中，大部分微纤维以基本上相同的排列方式伸向细胞内部，但是，初期出现的那部分被扯开而愈来愈接近垂直的位置。这样初生壁伸延的结果，导致微纤维分级排列，从胞壁最内层近似横向排列到靠近中间片层的几乎成垂直排列（图 3.9）。

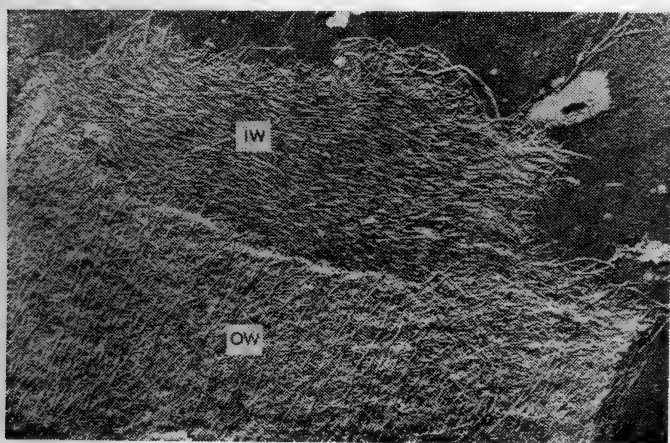


图 3.9 表示灯心草初生细胞壁微纤维电子显微镜相片 ($\times 29,000$) 内部细胞壁的微纤维部分 (IW)，其排列与细胞的长轴相垂直(沿细胞伸延的方向谓之长轴)；外部的细胞壁(OW)，其排列与细胞的长轴相平行

大约在细胞停止增大时，纤维素在许多类型细胞的初生壁内表面上进一步沉积，这种沉积的过程可以延续到细胞壁显著增厚为止。组成增厚的部分通称为次生壁，其厚度常在 $5-10\mu\text{m}$ 左右。在某些类型的细胞中，次生壁厚度可增至细胞内部的大部分位置为胞壁所占据。例如棉花纤维就是如此，它实际上就是单个的伸长的种子表皮细胞。如同初生壁所见，次生胞壁的纤维素也呈微纤维形式。每一层次生胞壁是由多少平行的且往往又以相同方向排列的微纤维束组成。各层新生的次生壁与其相邻的次生壁层往往以不同的角度排列（图 3.10）。



图 3.10 *Valonia* (藻类) 次生胞壁的电子显微镜相片 ($\times 11,300$)，图示不同层次的微纤维具有不同的排列角度

许多次生壁尤其是木质部的次生壁，含有非糖的成分，通称木质素（参阅第 14 章）。在次生胞壁，除纤维素以外，木质素是最丰富的化合物。木质素并没有结合到胞壁纤维素的结构，但却是纤维

素微纤维素周围的基质成分。大部分木材组织的韧性和强度，就是由于次生壁结构含有这种化合物的缘故。某些成熟细胞的初生壁和中间片层，往往也有少量的木质素存在。

植物细胞壁还有另外两种重要的非糖类的化合物——角质和木栓质。前者指的是类似蜡质的混合物，这些化合物在叶子、茎、果实和其它器官的表皮细胞壁外表面常可找到，它是角质层的主要成分。有角质的细胞壁对水分具有相对的不透性。因此，在表皮细胞外壁含有角质就能大大减少水分从这些细胞蒸发逸去。木栓质是木栓组织细胞壁的主要成分，它和角质一样，对水分也具有很高的不透性。几乎所有多年生植物的茎和根，或迟或早都将被木栓细胞层所包围。结果，自这些器官较老部分丧失水分就非常之低。角质和木栓质两者在化学上都没有明显特征性差别。

所有细胞都有中间片层和初生壁，但次生壁则仅存在于一定类型的细胞，例如，形成层、薄壁组织和厚角组织就没有次生细胞的发育。另一些例子如韧皮部纤维、石细胞、管胞、导管和木质纤维则具有显著的次生细胞壁。许多类型的此类细胞，尤其是木质部细胞，在其原生质体消失以后很长时间内，依然保持着其在植物体内的功能。

初生细胞壁在一定范围内表现柔软而有弹性，并保持能增大胞壁面积的能力，而且往往在厚度上显示出可逆性变化。次生细胞壁没有弹性且几乎常常有极大刚性，细胞壁面积的扩大能力很小，在厚度上往往不能显示出可逆性变化。

虽然，表面上看来各个细胞质体似乎均被束缚于其自身的细胞壁之内，但应用非常精密的显微镜研究指出，一个细胞与其邻接细胞是互相联系的。在初生细胞壁有一个细小的薄的区域，叫做原纹孔 (*primary pits*)。在若干组织，细小的胞质丝通过细胞壁，使每一个细胞的胞质与邻接的细胞连通起来 (图 3.11 和图 3.12)。正如它的名称所示，这些胞间连丝常常集中在原纹孔的地方 (通过这一区域的胞间连丝可以多达十条)。边界纹孔 (*Bordered pits*) 是另外类型的细胞结构，这种边界纹孔至少将有助于某些类型的胞间运

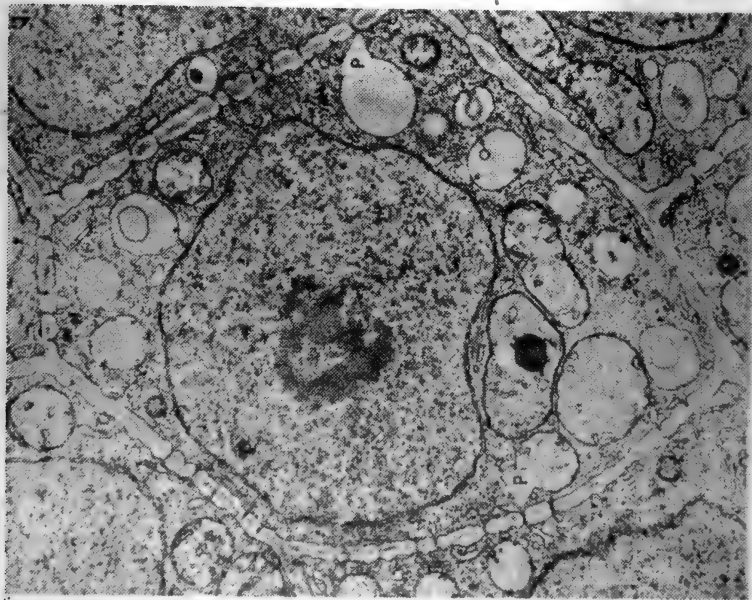


图 3.11 在 *Selaginella lepidophylla* 孢子母细胞胞壁的胞间连丝。 $\times 39,300$
(引自 H. T. Horner 等的电子显微镜相片)



图 3.12 穿越玉米根尖表皮细胞壁的胞间连丝
(P)、(CW) 细胞壁、(PL) 质膜、(ER)
内质网 ($\times 103,000$)
(引自 H. H. Mollenhauer 的电子显微镜相片)

输。边界纹孔仅在次生细胞壁发现，并且是本质部的成分（图 8.6 和 8.7）和多种细胞的特别显著的特征。

关于细胞壁形成的动力学，除了主要地或者多半是由于细胞质组分活动的结果而外，其它知道得很少。若干种不同的细胞器，被许多研究者认为至少暂时牵连到这个过程。在这些细胞器之中有微管、高尔基体、核蛋白体和内质网。

第四章 扩散、渗透和吸胀作用

植物体是由地球表面发现的若干极其普通的化学元素组成的。这些化学元素，作为相对简单的无机化合物，出现于植物环境的周围。它们主要是以这些简单化合物形式，或者以这些化合物的阴离子或阳离子形式进入植物体。其中有些物质多半是通过地上器官进入，而另外一些则主要是通过根部进入。二氧化碳和氧气主要是通过气孔进入。水和无机盐的阴离子和阳离子则通常是通过根部由土壤进入植物体。

物质不仅能不断地从环境进入植物体，而且也能不断地从植物体排除出去。大量的水蒸气就是从叶子和其它地上器官散逸到大气中去。在一定条件下，二氧化碳从植物体内排出，而在另一些条件下氧气又能从植物体进入大气。某些挥发性的化合物同样也能从许多植物的地上器官排出。二氧化碳和其它物质也能由根部排入土壤。

相当大量的物质进出于植物体的运动，是通过扩散作用过程来实现。在植物内部某些物质从一个部位转移到另一个部位，同样也是通过扩散作用来实现。但是物质从植物某个器官转移到植物另一个器官，往往要跨越相当长的距离，因此它多半是通过更加复杂的机理来实现（参阅第8章、17章）。

4—1 气体的扩散

可以引证许多有关气体扩散的例子。如果把装有氨、醚、薄荷油、香水或者任何其它具有特殊气味的易挥发性物质的瓶子，在房里打

开盖子，则在很短时间内就可在整个房里感觉到有特殊的气味。这种气体分子的传播作用，部分原因就是由于扩散作用所引起，虽然气流往往有助于促进这些气体分子的扩散。

如果把装有容易看见的气体（如溴气）的瓶子，放在预先抽去空气且没有气流的钟状玻璃罩内，然后打破盛有气体的瓶子，则整个玻璃罩内很快就弥漫褐色的溴气气体。溴气气体在整个玻璃罩内的传播是通过溴气分子本身的运动来实现，这就是扩散的简单例子。如果把盛有溴气的瓶子，放在未有抽去空气的玻璃罩内被打破，则要使溴气完全充满整个玻璃罩所需的时间，较之在真空玻璃罩内要长得多。在这些条件下，溴气分子的自由运动被空气的气体分子所阻碍，因而降低了扩散速度。如果在玻璃罩内增大空气压力，则溴气通过空气的扩散速度将进一步降低。不考虑空气的压力，溴气将终于充满整个瓶子。这样，由于其它气体分子的存在而影响气体分子的扩散作用，仅仅表现于速度方面而不表现于方向方面。

由于分子的运动能量关系，所以它们能持续不断地运动。特殊的分子运动方向，在任何特定的时间内是不能预告的。分子是沿直线运动着，若因这个方向上同某些其它分子或物体相碰撞而发生偏斜。碰撞后，分子运动的方向又重新沿直线行进，但运动的方向却与前不同。这种碰撞发生非常频繁时，分子运动的方向也因此而变得极其反复无常。任何一个分子象这样远离它原来的地方，或者碰撞后又折回到它原来的地方，其运动的距离可以是很远的。

例如，在房里把盛满氨气的瓶子打开盖子，氨分子迟早将会既进入瓶子又从瓶里逸出。开始时由于瓶内单位体积所含氨分子数目（高浓度）要大于瓶子外面，所以在一定时间内，氨分子逸出瓶子的数量要大于进入瓶子的数量。只要瓶里氨分子浓度依然大于瓶外的浓度，则单位时间内从瓶子逸出的分子数目，就大于进入瓶内的数目。当瓶内氨分子浓度等于瓶外的浓度时，则单位时间内进入瓶内的分子数量，便等于从瓶内逸出的分子数量。

然而分子的运动依然发生，并且在单位时间内进入瓶内分子数量和逸出瓶外的分子数量相等时，这种状态便叫做动态平衡。在平

衡条件下，我们不能把此时的分子运动看作是扩散作用，而只能用它来表示纯分子运动的特征，也就是这个系统的一部分获得或者丧失某些类型的分子，而却消耗在这个系统的另一部分里。根据这个概念可以明白只有在整个系统各部分扩散的物质浓度不相同，扩散作用才能发生，而且只要维持着浓度差，则这个过程就能继续进行。

因为，如果温度保持不变时，则任何气体所产生的压力和气体的浓度（单位体积内的分子数目）成正比，所以得出的结论是：气体的扩散作用可以气体在该系统的不同部位有着不同的气体分压这个术语来解释。气体的扩散作用就是分子从其分压较高区域到其分压较低区域的净移动过程。

扩散作用的现象和质体运动有着明显的区别，质体运动时，分子多少是集成一个单位来运动，并且是在某些外力作用下的运动，而不是象扩散作用那样，是由于单个分子本身的运动能量引起的。风和气流是典型的物理过程，叫做对流，这是属于质体运动的例子。推动气体和液体的质体运动可以通过许多途径来实现，而这种运动的众多例子则是普通的常识。

任何气体扩散的方向，完全由这种气体本身分压的差异所控制，而不受该系统其它气体的扩散速度或者扩散方向所影响。因此，在某一系统中有一种或几种气体在一个方向上扩散，而另一种或几种气体却可以在相反的方向上扩散。各气体的扩散方向，决定于其本身分压的差异，而扩散速度则决定于影响特定气体扩散速度的因子。

4—2 影响气体扩散速度的因子

气体密度

不同的气体有不同的扩散速度，甚至置于同样环境因子影响下也是如此。例如，氢气的扩散速度，就大于任何其它气体的扩散速度。不同气体的相对扩散速度与其相对密度的平方根成反比。相对

密度就是以一定体积氢气的重量为基准而与同体积气体重量的比较,如以1代表氢气的密度,则氧气的相对密度就是16。因此氢气扩散速度与 $1/\sqrt{16}$ 成比例,而氧气扩散速度则与 $1/\sqrt{1}$ 成比例。所以在同温同压条件下氢气扩散速度比氧气要快4倍。二氧化碳的相对密度是22,因此氢气的扩散速度比二氧化碳扩散速度将近快5倍。

温度

提高温度就能加快扩散速度,这种现象至少部分原因是由于提高了扩散气体运动能力的缘故。扩散作用的 Q_{10} 注(1)的实际计量值,通常是介于1.2和1.3之间。这个值是纯物理过程的特征。

扩散梯度

气体扩散的方向,就是从该气体分压较高的区域移至分压较低的区域,这个事实前面已曾强调指出。扩散的速度,也同样受分压差异所影响。一般来说,两个区域之间,分压差异愈大,则扩散速度就愈快,但是这两个区域之间分子扩散作用所必须经过的距离,同样也是一个因子。分压和距离两者都是扩散梯度的组成因子。扩散作用的速度与分压差异成正比,而与扩散路程的距离成反比。扩散梯度等于该系统中被其距离所分开的传递和接受两端点路程之间的分压差异(图4.1)。这个梯度愈大或者愈陡,则扩散速度也就愈快速。

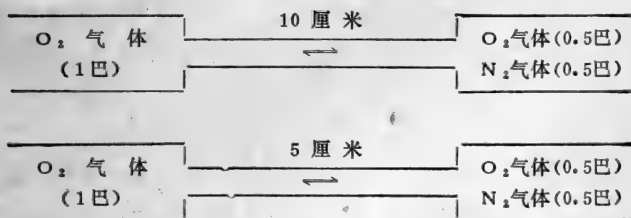


图 4.1 表示扩散梯度的距离是影响扩散梯度因子的模式图

注: (1) 任何反应过程的Q值,就是规定温度每升高10°C时反应速度增加的倍数,如果反应速度增加2倍,Q值就是2,等等。

扩散介质的浓度

一般来说，介质浓度愈大，也就是扩散分子所通过的介质单位体积的分子数目愈多，则扩散速度愈低。正如本章已经指出的，溴气气体通过真空扩散的速度要快于通过含有空气的扩散速度。

4—3 溶质的扩散作用

溶液中溶质分子或离子具有充分的运动能量，足以使其从一个地方运动到另一个地方。证明溶质扩散作用最简单的方法，就是把高锰酸钾晶体或者某些其它在溶液中显现颜色的物质，放入盛水的玻璃圆筒底部。然后把玻璃圆筒放于不受干扰的恒温条件下，由于分子或离子扩散到水溶液，随后水就会慢慢改变其颜色。这个实验要说明的最显著现象之一，就是溶质通过水的扩散速度极端缓慢。这种情况的出现，部分原因是由于这个实验中扩散梯度的陡度随时间延长而降低所引起，而更主要的是由于液体中密集的分子，极大地阻碍着已溶解分子或离子的扩散作用。但是，这些实验也可能会引起误解。如果扩散的距离很短，则扩散作用可能非常快速。因为细胞的扩散作用所牵涉的距离是很短的（通常用微米来度量），所以从一个相邻细胞到另一个细胞的扩散作用可能非常快速。

任何溶质的扩散方向是由其本身浓度上的差异决定的，而不牵涉到同一系统中其它溶质的扩散速度和方向。溶质颗粒的扩散速度，类似于气体，也受温度和扩散梯度的陡度所影响，但在溶液中溶质的扩散速度，还受以下一些附加因子的影响：

扩散颗粒的大小和质量

小分子或离子，其扩散速度要大于大分子或大离子。例如氢离子的扩散速度就比葡萄糖分子快许多倍。同样，高度水化的离子，其扩散作用就要低于只有少量水分子束缚于其上的离子，因为水化作用的水与离子或分子相结合，实际就是增大其体积。溶质颗粒的质量同样也是影响扩散速度的因子。当两个同样大小但不同质量的颗粒之间相比较时，则重量大的颗粒扩散速度较低。

溶解度

一般来说，液体中越是容易溶解的物质，通过该液体的扩散速度也越快。溶解度对扩散速度的影响，原则上是以溶解度影响扩散梯度来解释，因为如果液体中很容易溶解的溶质比液体中只有微弱溶解的溶质，就更有可能形成陡梯度。

4—4 渗 透

了解渗透过程的动力学和渗透压物理量的意义，对于解释植物细胞和组织的水分关系是重要的一环。

图 4.2 可简单证明渗透作用。一个类似囊袋的膜，内部充满蔗糖浓溶液，并把它浸在盛水烧杯里。用橡皮塞紧塞囊袋的顶部。囊袋的膜是以稍微有弹性且水能透过而蔗糖不能透过或实际上不能透过的物质做成的。

经过一个短小时后，原来柔软的囊袋变得刚硬而膨胀。这是因为水分通过膜而进入囊内的净运动所致。这样水分的净运动就是渗透作用的例子。水分进入囊内所显示出的压力遍及全部溶液，以及这种压力也碰撞着膜的内壁。如果膜对溶质实际上是非透性，则最后整个系统将达到动态平衡，此后，膜内的水分体积不再进一步增大。

应该强调的是，透过膜的渗透作用所牵涉的是溶剂而不是溶液。在生物体内水是唯一通过渗透作用运动的重要溶剂，因此在讨论这个渗透过程时将限于水。水分在渗透过程的运动方向，受着水势在量上的差异所制约，这将在后面更详细地讨论。

严格的渗透作用机理，依然是一个未确切了解的问题。长期以来

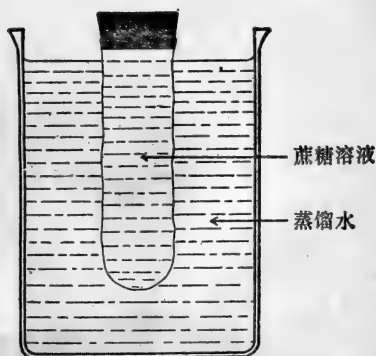


图 4.2 证明通过不同透性膜的渗透作用装置图

都把它看成是以溶剂分子作为扩散颗粒的特殊扩散状态。但不同的考察使某些权威认为，渗透作用是质体通过膜的流动现象而不是按照扩散作用固有的分子与分子的运动现象。或许完全可能的过程是，质体通过某些类型的膜时，渗透过程主要是或者完全是流动现象，而通过另一些类型的膜时则主要是或者完全是扩散现象。然而不管所涉及的机理如何，水分渗透运动的方向遵循着制约扩散作用方向一样的原理。

溶质（呈分子态或离子态）同样也可通过对该溶质具有透性的任何膜而运动。当这种溶质的运动是由于扩散作用所引起时，则这种运动是与各个类型的溶质颗粒浓度差相一致。溶质通过膜的扩散作用与水分通过同样膜的渗透作用没有关系。因此水分通过膜的速度，和任何类型溶质通过膜的速度之间，没有任何比例关系。

4—5 膜和渗透性

渗透性的概念是和膜分不开的。渗透性是膜的性质，而不是通过膜而扩散的物质的性质。许多不同类型的物质薄片和薄层，如橡胶、羊皮纸、火棉胶、明胶、铁氰化铜等都可用作膜。

某些膜对于所有的物质具有不透性，另一些膜允许所有的或者相当数量的物质通过，而很少受到阻碍。许多生物学上重要的膜，属于称为特异形态的透性膜。这种膜允许某些物质通过比另一些物质要容易得多。它们可能是并且常常是不让某些物质透过，而对另一些物质则可以完全自由地扩散透过。在前节所述的渗透系统的膜，就是特异形态透性膜的一个例子。

最简单类型的膜，实质上就是分子筛。这种类型膜的膜孔，容许小于一定体积的胶粒、分子、离子扩散通过，而超过这个体积范围就不能通过。火棉胶、羊皮纸和铁氰化铜的膜之所以具有不同的渗透性，主要就是因其具有类似分子筛的性质。

一些膜具有不同的透性，就是因为某些物质在其中的溶解比另一些物质更加容易的缘故。这种类型的膜作用的例证如同图 4.3 实

验所示。在试管中，可以看到，第一支管在三氯甲烷顶部加入一薄层水，水上面注满乙醚并用塞子盖妥。第二支管除用二甲苯代替乙醚外，均按第一支管方法配制。经几天后，可以看到，第一支管水层水平线升高，而第二支管则下降，水层移动所通过的距离在第二支管就不甚明显。第一支管中，乙醚通过水膜层扩散比之三氯甲烷更加容易，因此在水膜层下面的液体体积增大，于是水膜层便上升。第二支管里三氯甲烷通过水膜层比之二甲苯更加容易，因此在试管里水膜层下降。第二支管里在一定时间内三

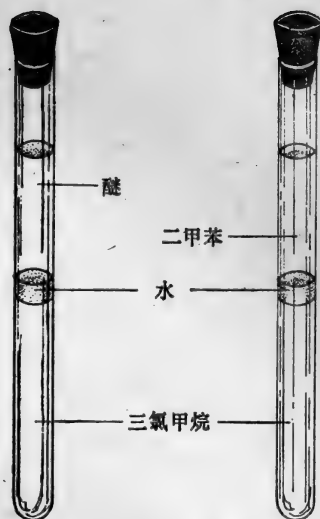


图 4.3 证明具有不同渗透性水膜的实验图解

氯甲烷通过水膜层的扩散比之第一支管的乙醚要低很多。在这三种化合物中，乙醚最易溶于水，三氯甲烷次之，二甲苯最难。水膜层对于这三种物质的渗透性，明显地与其在水中的溶解度有关。

本节只是根据无机膜来讨论渗透性基本原理。对于植物细胞的胞内膜和细胞的边界膜，这些原理也同样适用，对此将在其它章节中再加详细讨论，但这种作用的许多方面还不能解释。许多这样的膜不仅在简单词义上表明具有渗透性，而且对溶质出入膜内外还能进行代谢性控制。

4—6 自由能和水分势的概念

根据公认的热力学原理，每一个系统内部都具有在恒温条件下能够工作的自由能（参阅第 9 章）。理想的扩散现象（正如前面已曾讨论）应该根据它们的自由能差异来分析，但是对于相对简单的系

统而言，根据浓度或分压差去分析，也可以得到满意的解释。然而，倘若在渗透作用中，对于水分的运动，依然用普通数量意义上的单位体积的浓度差，就不能准确地加以解释。渗透作用的基本推动力，是水分自由能在膜两侧的差异。作为任何物质自由能的绝对值是不容易确定的。关于每克分子水的自由能，可以水分势一词表示，并任意规定在常用温度和大气压条件下的零值。虽然绝对的水分势不能测量和不能计算，但以这个零值为基点，然后加上或减去是能够确定的。为了定量地记述水分势，既可以在能量单位上用每克尔格，也可以压力单位用平方厘米达因或巴来表示，一巴等于每平方厘米 10^6 达因。广泛应用的常见压力单位是大气压，一巴等于 0.987 个大气压。这里讨论所用的压力单位，因为在分析植物水分关系的许多特点上，压力单位比之自由能单位更有意义。水在渗透系统和系统的另一部分中，将由水分势大的区域（较小的负数值）移向水分势小的区域（较大的负数值）。

如果对水分加以压力，如密闭系统加上活塞，或限制密封渗透计的界壁，或者由于渗透作用而使细胞液体积膨胀时的植物细胞等，则密闭系统中水的水分势便因加上外加压力的数值而提高。例如，如果加上的压力是 8 巴，则水分势便提高 8 巴。同样地，如果水分处于张力条件下（张力在物理学上等于负压），则其水分势便因张力数值而降低。对水分势施予任何有影响的压力，无论压力是加于纯水或者加于溶液，这在定量上都是相同的。这个原理对于任何外加的张力也是适用的。

水溶液，水分势将同样受到溶质颗粒（离子加分子）与水分子之比例数值所影响。比例愈大，则水分势的负值也愈大，这是因为溶质颗粒降低了水分自由能的缘故。当溶质的分子或离子浓度有很大范围时，水分势的降低值与溶质颗粒对溶剂分子的比率近似成比例。

借助于衬质力 (Matric forces) 通过吸附作用而使大部分水分子束缚于分子或胶粒，从而降低水分自由扩散，在某些系统中同样也导致水分势降低。如同后面将要讨论的，这种质力，在某些类型

的植物细胞中起着极其重要的作用，而在大部分土壤中对于测定水分势也是最重要的因素（参阅第7章）。

4—7 渗透压

在一定的理想条件下，装于渗透计的溶液显示出来的最大压力叫做渗透压。渗透计是测量渗透压大小的装置。如果通过如图4.2仪器装置的塞子插入测压计或压力表，则这个装置就可作为粗糙的渗透计。大部分准确测量渗透压的渗透计，是由一个圆柱状的多孔陶土管构成的，管孔上沉淀着不同透性的铁氰化铜的透性膜。应用灵敏的水银测压计或其它方法可以测定压力的演变。必要的理想条件（只有在严格的实验条件下才能办到）是：膜只对溶剂才有透性；膜浸入于纯溶剂之中；装入的溶液无须极大稀释便可获得压力平衡。实验装置的温度同样也应当可以控制和记录，因为溶液的渗透压，部分地还受到溶液本身温度的影响。

鉴于渗透压基本定义广泛扩大应用于表示实际压力，于是渗透压同样也可在势压（potential pressure）意义上加以利用而无须使用实际压力。根据这种表示方法，在烧杯中加入一克分子的蔗糖溶液，可以表示在25℃时具有27巴的渗透压。如果这种溶液于25℃时在理想渗透系统中被允许与纯水达到平衡，则27巴的渗透压将显示出来。如同后面讨论中将会弄清楚的，渗透压基本上是溶液中降低水分势的定量指标，这是因为这种溶液内含有溶质的缘故。水分势的这个成分，现在通常叫做渗透势，而不是渗透压，因此1克分子蔗糖溶液的渗透势是-27巴。应该指出的是，渗透势的数值含有“-”符号，而数值上等于含有“+”符号的渗透压。在开放系统中，渗透势的数值和水分势的数值是相等的，并具有相同的符号。

4—8 膨 压

在密闭渗透计或者植物细胞里，因渗透和吸胀作用（参阅后面）

而显示出来的实际压力，便是膨压。膨压和渗透压不是相同的术语，因为后者如同前面所述，指的是在某些特定条件下显示出来的最大压力，而膨压是实际表现出来的这种势能的一部分。通常膨压在溶液中占优势时，其大小数值位于零与其溶液渗透势之间，而且带“正”（“+”）符号。但是如果溶液中张力占优势时，则膨压带负（“-”）符号。膨压在溶液中占优势时，还对其所处的系统行使壁压作用。

4—9 渗透作用的定量概念

让我们假定具有 -20 巴渗透势的溶液完全充满着无弹性的而且只能让水透过的囊膜内，其仪器装置类似图4.2所示。并进一步假定这个囊膜浸于纯水之中。溶液的水分势为 -20 巴，囊外侧的水分势为 0 。因此水分越过膜而进入溶液，也就是从水分势较大区（水分势为零）进入较小区（较大的负数值）。由于单位时间内都有少量水分子跑出囊外，然后又进入囊内，所以进入的水分便在囊内整个溶液中逐渐增加膨压。溶液内的水分受到压力而增大溶液的水分势，因为溶液内水分在压力作用下而增大自由能（造成低负数值）。如果我们假定溶液的稀释是如此微弱以致可以忽略不计，则溶液的膨压达到 20 巴时，便可获得动态平衡。在这一点上，初始时由于溶质的存在而使溶液具有 -20 巴的水分势，便被 20 巴膨压所抵销。结果溶液的水分势变成零值，而和囊膜外侧纯水水分势的数值相等。当膜内外两侧水分势相等时，渗透便停止进行，单位时间内水分子通过膜进入囊内的数量便等于移向囊外的数量。换句话说，在膜内外建立了动态平衡。因为我们假定膜是没有弹性或者几乎没有弹性的，所以为了使溶液膨压增大到 20 巴，只要很少量的水分进入溶液即可。因此，溶液实质上并没有稀释，所以溶液最后的渗透势与开始时的渗透势实际上是相等的。

在生物体内水分通过膜而渗透运动，通常是从一种溶液进入另一种溶液，而不是从纯水进入溶液。因此让我们考虑，除了囊膜外侧以 -12 巴渗透势的溶液代替纯水外，这里的情况恰好与前面所述

的情况相类似。在任何膨压产生之前，初时囊内溶液水分势是 -20 巴，外部溶液为 -12 巴。因此，水分通过囊膜从溶液外部渗透进入内部，也就是从水分势负数值较小区进入负数值较大区。随着内部溶液膨压增高，溶液的水分势也增大。当膨压达到 8 巴时，内部溶液的水分势将从 -20 巴提高到 -12 巴，后者恰是外部溶液的水分势。于是，当膨压在内部溶液达到 8 巴而占优势时，在这个特定系统内便达到动态平衡。

在前面的讨论中，曾经假定膜是无弹性的。而许多膜特别是生物膜，在一定范围内是有弹性的。当膜有适当的弹性时，在渗透过程中，其内部溶液渗透势的变化就显得更加复杂了。现在让我们假定，除了达到动态平衡之前，由于膜有弹性而足以容许内部溶液体积增大 25% 以外，渗透系统与前述的情况相同。当内部溶液增大体积时，溶液便进一步稀释，也就是浓度降低。溶液的渗透势，随溶液浓度降低而变成较小的负数值（接近于零）。当不考虑电离和水合作用时（参阅后面），渗透势随溶液体积的变化而变化，可以按照下述公式计算出来：

$$P_1 V_1 = P_2 V_2$$

P_1 内部溶液初始渗透势
 V_1 内部溶液初始体积
 P_2 内部溶液结束时渗透势
 V_2 内部溶液结束时体积

因此，在这个渗透系统中，最后的渗透势将是 -16 巴（ $-20 \times 1 = P_2 \times 1.25$ ）。在这些条件下，为了获得内部溶液水分势和外部溶液（渗透势为 -12 巴）水分势达到动态平衡，只需 4 巴的膨压，然而外部溶液仍然保持 -12 巴的渗透势。在这样的系统中，内部溶液的膨压增大（从零到 4 巴）而其渗透势也同样增大（从 -20 到 -16 巴）。如果外部溶液的体积相对地大于内部溶液的体积，则前者渗透势的变化通常可以忽略不计。根据前面的讨论，应该得到证明：在渗透系统内稀溶液的水分势始终是等于其渗透势加膨压，若用数学式表示则为：

$$\Psi_o = \Psi_s + \Psi_p$$

式中 Ψ_0 代表水分势, Ψ_s 渗透势 (即由溶质参与的成分) Ψ_p 压势, 通常叫膨压。

当应用于第二个实例的初始水分势时则为:

	Ψ_0	Ψ_s	Ψ_p
外部溶液	-12	=	-12 + 0
内部溶液	-20	=	-20 + 0

在动态平衡时, 内部溶液水分势, 将变为等于外部溶液水分势, 这样 Ψ_0 值在平衡时可按如下方法计算:

$$-102 = -20 + \Psi_p \quad \Psi_p = +8 \text{ (巴)}$$

渗透势 (Ψ_s) 除了在纯水中其值为 0 以外, 始终是负数值。压势 (Ψ_p) 通常是正值, 但处于张力条件下的液体中则变成负数值, 而处于大气压条件下的液体中则为 0 值。水分势 (Ψ_0) 可以是正值、0 值或者是负数值。在植物细胞内通常是负数值。

4—10 影响溶液渗透势的因子

浓度

增加溶液的浓度, 常常会引起溶液渗透势变成较大的负数值。如果溶质是非电解质, 并且其分子也不能获得水化水, 则渗透势几乎是严格地与克分子浓度成正比, 也就是与溶质与溶剂的比率成正比。这样溶质克分子溶液的理论渗透势在 0°C 时是 -22.7 巴。在溶质离解或者水合或者两者兼存的溶液中, 其渗透势的增高与克分子浓度的增大并不成正比关系。

溶质分子的电离作用

渗透势具有综合的性质, 即一方面取决于溶质 (不管属于什么类型) 颗粒的数量, 另一方面与溶液中溶剂颗粒的数量成比例。在一定重量的水中, 同样数目的离子溶质分子或胶体微粒的系统, 均具有相同的渗透势。实际上, 在胶体系统中, 胶粒的浓度通常很低, 以致对渗透势的影响可以忽略不计或几乎可以忽略不计。如果溶质发生离解 (无论是局部或者全部), 则其渗透势比之非离解的负数值

还要更大。倘若电解质(如NaCl)在1克分子浓度时完全呈自由离子状态,则该溶液理论上的渗透势为 -45.4 巴(2×-22.7)。实际测出的1克分子浓度的NaCl溶液的渗透势为 -43.2 巴,这说明最大的离子迁移率条件是十分近似这种溶液的。

溶质分子的水化作用

在第二章,我们已经知道,亲水溶胶的胶粒具有很高的水化作用。水分子以某种相似的方式附着于许多类型的溶质分子或离子。于是,水分子与溶质颗粒相结合就叫做水化水。不同种类的分子和离子,都有不同数量的与它们相结合的水分子。束缚于溶质颗粒的水分子,比如水化水再也不能作为溶剂的一部分而发挥作用。实际上,含有水化溶质颗粒的溶液,比之其克分子浓度表示的溶液,其浓度更高,而且其渗透势也具有相应较大的负数值。例如1克分子蔗糖溶液的渗透势为 -25.1 巴。这与蔗糖溶液渗透势的理论值(-22.7 巴)产生的误差,被认为是由于蔗糖分子水化作用的结果。

温度

溶液的渗透势随着温度升高而具有更大的负数值。对于理想的溶液,渗透势与绝对温度成正比关系。

4—11 吸胀作用

如果水分滴于少量的菜豆和豌豆种子,隔几个小时以后,它们就

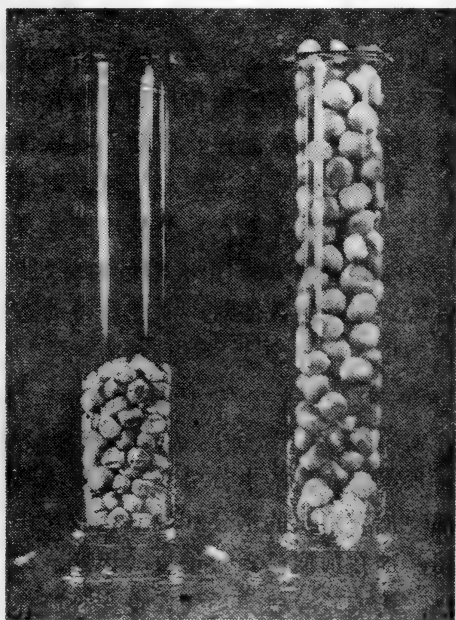


图 4.4 表示豌豆种子吸胀作用的照片。每一量筒装有同样数目的种子。左边量筒内装风干种子,右边量筒内的种子在照相前让其吸收24小时水分

显著膨胀起来(图 4.4), 外表皮对水具有透性的任何其它类型的种子, 当其与水接触时, 也以同样方式显示出来。其它许多物质当其浸入水里时, 也以类似方式膨胀起来, 如淀粉、纤维素、琼脂、白明胶和海带柄等。某些物质浸于其它液体时, 也有类似的膨胀作用。所有这些现象, 都属于称为吸胀过程的例子。吸胀时被物质吸收的水量吸胀物质的干重比较起来, 其数量是很大的。例如, 一片干海带柄所吸收的水分可以达到其本身重量的 15 倍。

水分也可以呈蒸汽以至液体状态而被吸胀。在潮湿天气时, 门和其它木制品的膨胀, 就是这种现象的极平常的例子。如果含水量非常低的植物组织, 也同样能吸收水蒸汽。

4—12 吸胀作用的动力学

如同前面所述, 水分子的自由能及其相应的水分势量值, 由于任何系统中存在着吸附作用和毛细管作用而降低, 因为毛细管能使水分子被束缚起来而停止流动。吸胀体分子对水分子具有很大的亲和力, 结果只要吸胀体相对干燥, 则这些物质负数值的水分势将占居优势。把吸胀体浸入水分势比其本身较大(低负数值)的介质中, 它就会随时发生吸胀作用。只有当吸胀体的水分势和外部介质的水分势达到相同的数值时, 才能获得动态平衡。

4—13 渗透对吸胀作用的影响

只有当介质的水分势超过吸胀体时, 水分才被吸胀而进入物质内部。加有溶质的水分和纯水比较起来, 往往有降低溶液水分势的作用, 这在前面已曾讨论过。因此, 与吸胀体接触的溶液渗透势的大小, 影响着吸胀作用的速度和吸胀体平衡时的含水量。

如果把吸胀体浸入于渗透势较低(较大负数值)的溶液时, 则平衡时每单位干重所持的水分数量就较小(表 4.1)。因为平衡时吸胀物质的水分势必须与外围液体的水分势相等, 所以, 可以据此作

表4.1 浸于不同渗透势溶液中的苍耳种子对水分的吸胀作用

溶液体积克分子浓度	溶液渗透势(大气压)	平衡状态时种子吸水量占种子干重的%
H ₂ O	0.0	51.58
0.1 MNaCl	-3.8	46.33
0.2	-7.6	45.52
0.3	-11.4	42.05
0.4	-15.2	40.27
0.5	-19.0	38.98
0.6	-22.8	35.18
0.7	-26.6	32.85
0.8	-30.4	31.12
0.9	-34.2	29.79
1.0	-38.0	26.73
2.0	-72.0	18.55
4.0	-130.0	11.76
饱和	-375.0	6.35
饱和 LiCl	-965.0	-0.29

为渗透对吸胀影响的证据。但是渗透势和吸水量之间，并没有严格的比例关系。在外围溶液浓度较低时，渗透势降低几个巴便会引起吸水量略有减少，但高浓度时，为了等量改变吸水量的体积，就需要降低几百巴的渗透势。这些证据表明，最初增加水分进入任何吸胀体内所持的力，比之以后继续增加吸水所持的力要巨大得多。

如果以某种手段限制吸胀体，则吸胀体因吸胀所产生的压力，往往是一个巨大的数值。例如，利用钻孔机按照辟开面的要求钻孔，就可成功地采集岩石的片块，其方法是在孔上插进大小适合的坚固木桩，并把水注入木桩。由于木桩对水分的吸胀作用而显示出来的压力，足以使岩石裂开。

由于吸胀而显示出来的实际压力，类似于渗透而显示出来的压力，故在逻辑推理上也可称之为膨压，非限制性的吸胀体显示出来的膨压，并没有任何大于其在非限制性液体的膨压。只有当吸胀完全受到阻碍时，例如把它封闭于无弹性的壁内，在吸胀体内才能显示出膨压来。

吸胀体有类似于溶液渗透势 (Ψ_s) 的成分叫做衬质势 (*Matric potential*) Ψ_m , 衬质势主要是由于吸附力的作用所致把水分子束缚于吸胀体分子或胶粒的缘故。在溶液里水分含量与溶质一定数量比例愈大, 则渗透势的负数值愈小。同样, 在吸胀体中水分含量与吸胀体一定数量的比例愈大, 则衬质势的负数值愈小。对于纯水来说, 衬质势类似于渗透势, 总是负数值。充分干燥的吸胀体, 如风干的种子, 其衬质势可达 -1,000 巴甚至更低一些。当这些种子局部膨胀时, 其衬质势的负数值很小; 当它们在大气压条件下的纯水中达到最大吸胀状态时, 它们的衬质势便上升到零。

4—14 吸胀作用的定量概念

吸胀体的水分势等于吸胀体的衬质势 (始终是负值) 加上任何膨压或者可能加于吸胀体的其它压力:

$$\Psi_o = \Psi_m + \Psi_p$$

如果吸胀体是非限制性, 就不涉及压力因素, 因此上述方程式可简化为:

$$\Psi_o = \Psi_m$$

如果把衬质势为 -100 巴的吸胀体浸于纯水中, 则由于没有涉及到压力成分, 所以吸胀体最初的水分势为 -100 巴。当吸胀体与水之间达到平衡状态时, 二者的水分势均为零。换句话说, 这时水分子占据着吸胀体所有可能被吸附的部位。如果把相对少量的吸胀体浸于体积很大渗透势为 -20 巴的溶液里, 则达到平衡时, 吸胀体的衬质势和水分势均为 -20 巴。在这些条件下, 并不是所有可能吸附的位置都为水分子所占据。因此, 在非限制性的吸胀体中, 吸胀体的水分势与浸泡溶液的水分势处于平衡状态, 是通过吸胀体衬质势的调节来实现的。

现在设想这样一种情况: 把初始衬质势为 -100 巴被一个无弹性但能透水的壁所包围并把吸胀体浸于纯水之中。通过无限少量的水进入吸胀体内而将达到平衡状态。平衡状态时吸胀体的水分势为

0, 这不是由于降低衬质势所引起, 而是因为 +100 巴压势 (Ψ_p) 发展的结果。如果这样吸胀系统是浸于 $\Psi_s - 20$ 巴体积又很大的溶液, 而不是浸于纯水, 则平衡状态时, 吸胀体的 Ψ_0 为 -20 巴, 但这也不是因为降低吸胀体衬质势的负数值, 而是因为吸胀体获得 180 巴膨压的结果。

第五章 植物细胞的水分关系

5—1 植物细胞是一个渗透系统

多年以来，已经习惯把具有液泡的植物细胞，看作是一个很少封闭着的渗透系统。鉴于植物细胞是一个具有错综复杂的结构单位（近年来，其中有许多已被证实），因此，上述看法实在是一个过分简单的观点，但这个观点对于分析水分在植物体内由细胞到细胞的运动，以及水分从邻近溶液进出于植物细胞的运动，仍然是有用处的。虽然，植物细胞中存在着其它的细胞膜，但是，水分和溶质在细胞内外运转时，必须通过细胞壁以及部分或全部胞质层。

细胞壁通常是由若干层组成，而每层本身又具有很复杂的结构（参阅第3章）。一般来说，由纤维素、半纤维素以及果胶类物质组成的细胞壁（如大多数薄壁组织的细胞），对于水分和溶质均是全透性的。水分和溶质大概是通过胞间的亲水物质而进入这样的细胞壁。木质化的细胞壁，通常对水分和溶质是全透性的。但是另一方面，在有适当数量木栓质和角质的细胞壁中，对于水分和溶质的通过始终是相对非透性的，并且对这些化合物往往几乎全部不能透过。

大多数成熟植物细胞壁的界限是细胞质层，这一层是以结构上特殊的质膜和液泡膜为界线，质膜邻接于细胞壁，而液泡膜邻接于液泡（参阅第3章）。虽然这些膜的存在，只有应用电子显微镜才能明显地揭示出来，但由于各种类型生理实验的结果，很早以前就已经确认活细胞中有着这些膜的存在。

细胞质膜的透性是有差异的，并在植物细胞的功能上起着渗透系统的作用。“细胞质膜”这一名词在含糊意义上，指的是质膜加上内部细胞质和液泡膜。事实上，要阐明这些膜的成分实际上具有

不同渗透性性质的各种状态，是不可能的。质膜通常被认为是细胞质膜系统中最重要单位，因为进入植物细胞的许多物质，是在细胞质中被截获和利用的，而且在细胞质中，被合成的类似化合物，可以无须经过液泡膜而排往细胞外面。

研究细胞质膜渗透性的结果表明，膜的渗透性存在着明显的异常现象。细胞质膜对于大多数生理上重要溶质的渗透性，如糖、电解质、有机酸和氨基酸等看来是有很大的不同。这就是，一种类型的细胞不同于另一类型的细胞，而同一类型的细胞在不同时间内也有变化。许多成熟植物细胞的细胞质膜对于上述种类的溶质看来具有相对的非渗透性。但是因为细胞质层在代谢上是活跃的，所以必须把细胞质层看成是超出被动膜范围。在许多类型的细胞中，溶质分子或离子穿过膜而活跃地运转，并常常是逆浓度梯度进行的（参阅第15、17、19章）。离子或分子如此穿过膜而活跃运转，是依赖呼吸作用中（参阅第13章）释出的能量作为动力的。

5—2 质壁分离

如果把具有液泡的植物细胞，浸入渗透势负数值大于其细胞液的溶液，并假定其细胞膜，对于外部溶液的溶质具有相对的非渗透性，那末细胞形态上就会发生一系列特征性变化。如果细胞壁弹性足够大，则初始时细胞稍有膨胀，由于外渗的结果，首先发生的是整个细胞体积逐渐收缩，这就导致细胞液对细胞质和细胞壁的压力减低。许多细胞中，这种体积收缩现象可在显微镜下量度出来，即使是在细胞壁相对无弹性且体积几乎没有变化的细胞中，也能检验出来。一旦细胞壁的弹性达到最低限度以内，则细胞体积便不再进一步收缩了。

因为细胞壁对环境溶液的水分和溶质具有完全自由通透性。因此，外界溶液能与质膜接触，细胞液持续不断地丧失水分，假如没有细胞壁存在。所以在细胞壁已经停止收缩之后，细胞液体积仍继续收缩。结果，细胞质层在这个阶段开始离开细胞壁。如果外界溶

液浓度足够大，则细胞壁和细胞质的分离就会变得非常显著（图5.1），这种现象叫做质壁分离。质壁分离期间，细胞质收缩的型式，对于每种类型的细胞多少带有典型特征，虽然质壁分离可能有某些变化，仍须决定于细胞质内部的理化条件，以及用于引起质壁分离的溶质种类。在细胞质和细胞壁分离之后，细胞壁和细胞质外膜之间的空隙，注满着外界溶液。

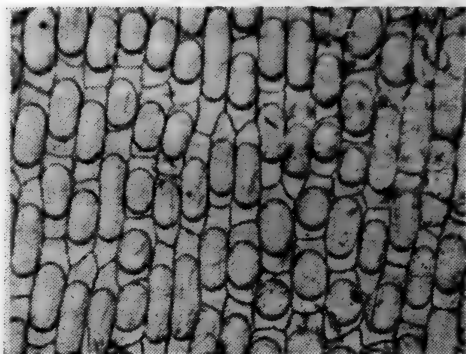


图 5.1 洋葱鳞茎表皮细胞的质壁分离现象
(引自 E. Stadelmann 显微相片)

如果把质壁分离的细胞浸于水中，则由于水分向液泡渗透运动，结果质壁分离的细胞又渐渐复原，并恢复膨胀状态。同样，如果把质壁分离的细胞，浸于渗透势负数值小于液泡的溶液，也同样发生恢复，但其达到紧张度，要小于纯水。

5—3 植物细胞渗透势的大小

渗透势作为植物细胞水分势的主要成分之一，其数值的大小是一个重要的因素。同一植物的不同组织和器官，在细胞渗透势方面，彼此之间的差异相当巨大。例如，叶子细胞渗透势的负数值，几乎总是大于同一植物幼根细胞的渗透势。甚至同一植物的相同器官（例如叶子），各细胞渗透势的平均值通常也是极其不同的。在任何一个器官内，这种组织和另一种组织的渗透势也常常是有差异。例如，在相同叶子里，叶肉细胞渗透势的负数值通常要大于非绿色表皮细胞的渗透势。

一般来说，中生植物的细胞渗透势，通常介于-2巴到-40巴范围。一定的植物细胞或细胞群，其渗透势数值并不是固定不变

的，而往往有很大变动。但许多类型的植物细胞，其渗透势昼夜变化多少是有规律的（图 6.5）。另外季节性变化也是极其明显的（图 5.2），特别是在温带地区植物的叶子细胞和其它组织尤其如此。这种渗透势的变化，显著地影响到它们的细胞水分势。

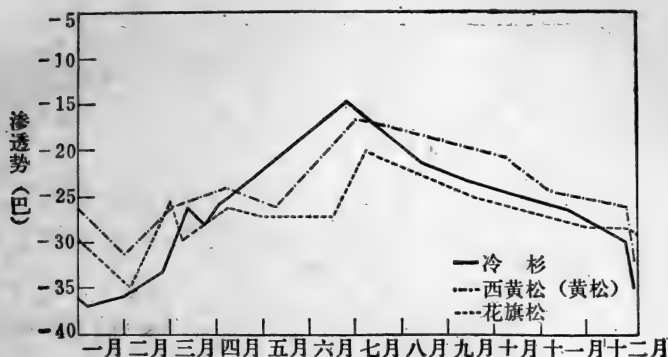


图 5.2 常绿树叶子渗透势的季节性变化
(引自 Gail 植物学杂志, 1926: 437)

5—4 影响植物细胞渗透势的因子

影响植物细胞含水量或者细胞液中溶质含量的任何因子，都将影响到这种植物细胞渗透势的大小。作为植物整体的含水量，以至结构细胞的含水量，主要是受植物蒸腾和吸收水分的相对速度所控制（参阅第 8 章）。后一个过程显著地受着土壤中居支配地位的含水量和其它条件所影响。同种植物的植株个体，当其生长于干旱条件下，其渗透势的负数值，必定大于良好供水条件下生长的植株（表 5.1）。这种现象至少部分原因是由于土壤有效水分供应较少，从而导致叶片含水量相对下降。此外可能涉及到的其它因子是由于生长速度下降而使矿质盐类和可溶性的养料常常得以积累；以及改变非可溶性碳水化合物（淀粉）/可溶性碳水化合物（葡萄糖）的平衡反应朝向可溶性碳水化合物一边移动等，都将影响到植物细胞渗透势的大小。

表 5.1 不同土壤含水量对玉米细胞渗透势的影响

土壤含水量 (占干重%)	顶端渗透势 (巴)	根部渗透势 (巴)
31	-22.29	-5.99
23	-23.38	-7.32
16	-24.68	-7.89
14	-25.37	-9.36
13	-25.80	-11.49
11	-26.82	-12.14

(引自 Hibbard 等资料, 《生理学研究》1916, 452)

细胞液中溶质的含量, 是受植物特殊代谢过程所控制的, 也受植物自环境对矿质盐类吸收作用所制约。光合强度, 特别是叶片组织的光合强度, 对于植物细胞渗透势的影响是一个重要的因子。由于光合作用的结果, 植物细胞中糖含量增多, 从而提高细胞渗透势的负数值。植物固有的代谢过程会影响到细胞内各种可溶性有机化合物(如简单的碳水化合物、有机酸和氨基酸等)的浓度和种类, 因而显著影响着细胞渗透势的大小。代谢条件及其对渗透势的影响, 也可能由于环境条件发生变化而改变。例如, 众所周知, 在同种树木之中, 其阳生叶子和阴生叶子的渗透势是有差异的。阳生叶子渗透势的负数值几乎总是较大, 对此, 至少可以假定, 这部分原因是由于其光合作用活动较为强烈所致。

有助于提高植物细胞渗透势的矿质盐类, 是从土壤中吸收的(部分或全部浸于水中的水生植物, 则自水中吸收), 然而, 不同种类的植物, 在忍受土壤高浓度矿质盐类方面, 却很不相同。在一定范围内, 所有植物都能适应于基质中矿质盐类含量的变化。这种适应的一个主要方向, 就是随着植物吸收矿质盐类的介质渗透势的降低, 植物细胞的渗透势也相应降低(表 5.2)。

原产于盐分土壤的植物种类, 其渗透势的负数值常常相对地较大。这种土壤是富含可溶性盐类的, 并且发现生长于这种土壤的植物种类, 由于相当大量地吸收矿质盐类, 因此它们具有非常高的渗透势负数值。事实上, 已经知道任何植物种类的渗透势绝大多数为

表 5.2 土壤溶液渗透势对玉米根部渗透势的影响

土壤溶液的渗透势 (巴)	根部细胞液的渗透势 (巴)
-1.23	-4.65
-2.02	-5.55
-3.42	-6.70
-5.02	-7.65
-7.31	-8.30

(引自 Mc Cool 等《土壤科学》1917 3, 129)

负数值。曾经发现滨藜属的盐生矮灌木 (*Atriplex confertifolia*) (一种盐碱土上的植物种类) 其负数值为 -205 巴。盐土沼泽植物, 一般也有明显的渗透势负数值。这与基质中含有相当高的盐类也有关系。但是除了这种喜盐植物以外, 大多数类型的植物细胞之所以有着巨大的渗透势, 乃是由于有机溶质多于矿质盐类所致。已经证明, 根部细胞比之地上器官的细胞, 可能不属于后一种叙述的情况。

5—5 植物细胞的渗透量

让我们考察三个相类似的植物细胞, 其中每个细胞的膨压都等于零, 而细胞液的渗透势为 -14 巴。细胞 A 浸于纯水, 细胞 B 浸于渗透势为 -10 巴的溶液, 而用于泡浸细胞 C 的溶液渗透势为 -14 巴 (图 5.3), 因为每个细胞都没有膨压, 所以细胞内部的水分势等于其渗透势 (-14 巴)。假定用于泡浸细胞的液体体积与细胞本身的体积比例是非常巨大。如果没有相反的说明, 则关于这些细胞, 我们将作某些简单的假定 (其它细胞将在本章其余部分讨论): (1) 细胞与周围溶液的温度都是相同的; (2) 细胞质膜只是对水分显示渗透性, 而细胞壁对水分和溶质均显示其渗透性; (3) 全部细胞的细胞壁都具有同样的弹性; (4) 细胞体积变化很小, 以致这种变化对细胞液渗透势的任何影响, 可以忽略不计。

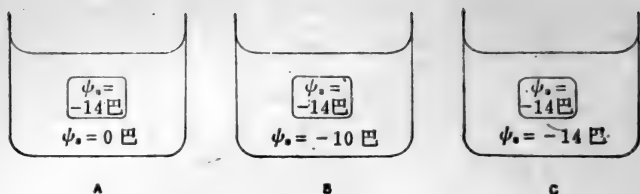


图 5.3 浸于不同渗透势溶液中的相似的细胞

把细胞A浸入时，水分立即渗透进入细胞A，这是因为细胞液的水分势为-14巴，而其周围纯水的水分势为零的缘故。水分进入细胞，结果引致细胞内侧膨压逐渐升高，恰似渗透压计所显示。这种膨压不仅在细胞液内居优势，而且还对细胞质层施以一种抗衡力量，并依次传至细胞壁。除非细胞壁完全没有弹性，否则增加膨压就会引起细胞某些膨胀。对细胞液施以14巴的压力将使其水分势增加14巴。因为细胞液的初始水分势是-14巴，所以对细胞液施以14巴的膨压，就会使细胞液的水分势增大到零值，这个数值也就是细胞周围水分的水分势，因此，当细胞液中获得14巴膨压时也就达到动态平衡。

细胞B的细胞液初始水分势是-14巴，而其周围溶液的水分势是-10巴。因此，这将是水分进入细胞的净运动。于是，细胞内的膨压得以发展，但在这些条件下，以其最大值计算也只能达到4巴。因为细胞液初始的水分势为-14巴，扣除膨压4巴后，这个数值终于减少到等于其周围溶液的水分势-10巴。因此，在这些条件下，只要获得4巴膨压，就可以达到动态平衡。

在上述规定的条件下，细胞C仍然处于初始质壁分离状态。因为其渗透势既然相等，所以细胞液的水分势等于其周围溶液的水分势，当然除了大气压力外，都处于没有任何压力之下。于是，一旦把细胞浸入溶液中，就会立即建立动态平衡。既然水分进入细胞不是净运动，因此也就没有膨压的发展，这是所有植物细胞开始质壁分离时最常见的情况。

细胞A和B的动态平衡，通过调整细胞液的水分势直至其等于

环境介质的水分势便可获得。每一个这样的细胞，通过提高膨压的大小便可实现这种调节作用，因此，膨压和渗透势都是决定细胞液水分势的两种主要成分。在细胞C里因为细胞液和溶液的水分势初时就已经相等，所以，膨压的大小就没有变化。除了细胞膨压明显为零以外，细胞液的水分势在数值上不等于其渗透势，这与非封闭性溶液有所不同。

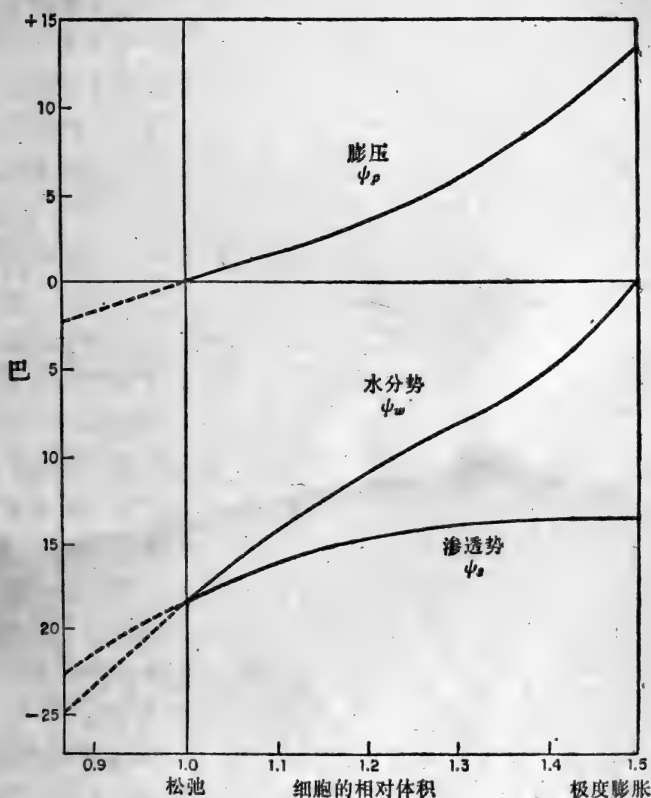


图 5.4 渗透势、膨压、水分势和植物细胞体积之间的相互关系 (引自 Höfler 等)

图 5.4 指出细胞水分势、膨压和渗透势之间的相互关系。这个简图还考虑到细胞体积的变化对这些物理量的影响。细胞体积的变

化对细胞渗透量影响的简单关系，在此以前的讨论中，一直是忽略的。当细胞完全松弛时（相对体积 = 1.0），细胞的水分势等于其渗透势（-20巴），而膨压等于零。随着水分进入细胞而使其体积增大时，由于细胞液的稀释，结果细胞液渗透势负数值变小。随着细胞体积的增大，膨压大小变化的型式，并不是所有类型的细胞都相同，但通常是遵循图 5.4 所示的趋向变化。随着膨胀度的增大，细胞水分势便逐渐趋于零值。当细胞达到最大膨胀度时（相对体积 = 1.5），其膨压等于渗透势，但符号相反，而细胞水分势等于零。

许多类型的细胞，其细胞体积变化极其明显地小于图 5.4 所示的数值，因此，通常在研究植物细胞的水分关系时，往往可以忽略不计。某些植物种类的许多细胞，其细胞壁实际上没有弹性，尤其在早生植物组织的许多细胞更是如此。

植物细胞的水分势、膨压和渗透势之间的基本关系，如同一个封闭的渗透计，且可用相同的公式表示：

$$\Psi_0 = \Psi_s + \Psi_p$$

在植物组织里，许多细胞承受着其周围细胞所施的压力。这种细胞的水分，除了承受细胞本身的膨压以外，还承受着此种外源的压力。这种压力在决定细胞水分势方面，恰如许多因子一样，可以作为细胞本身的膨压而起作用。因此，每个此种细胞的真正水分势的负数值，比之各个单独细胞水分势受到外源压力的总量还要小。这种情况的例子，至少在某些叶片内确实存在，因为这些叶片的表皮层细胞对其下方的叶肉细胞施予一种压力。在叶片、叶柄和茎，当置风力下弯曲时，也同样产生这一类型的压力。

在导管和某些类型的植物细胞，水分往往变成一种张力状态（参阅第 8 章）。这种来自外源压力的影响，便提高了水分势的数值。张力所发生的影响，实际上是一个负数压，恰好持有相反的作用。只有当被封闭的水分体积收缩到周围的细胞质和（或）细胞壁因它们与水彼此粘着向内牵引时，这种作用在导管或细胞里才会发生。结果，来自细胞壁而施于细胞液的逆牵引力，致使细胞液变成张力状态。在这些条件下，膨压是一个负数值，而细胞液内发展的

张力（负数压）将等于负数的膨压。在图 5.4 中，可以看到这种膨压的曲线，稍为向左延伸。膨压是负数值的细胞，其水分势的负数值要大于其渗透势。

在评论植物的水分关系方面，许多著作和文章中广泛地引用的一个名词，就是扩散压亏（DPD）。扩散压亏的数量相当于溶液中（或吸胀体或土壤中）水分扩散压减去同温和大气压下纯水的水分扩散压。在基本概念方面，DPD除了名词本身固有的亏值性和不用一定的负（-）数值表示以外，就是等于水分势。换句话说，+10巴DPD就等于-10巴的水分势。

5—6 植物体内水分渗透移动的动态

为了简化这一部分的讨论，对细胞体积变化引起的细胞液渗透势的变化，可以忽略不计（如图 5.4 所示），因为通常这些变化并没有大到足以实质上改变植物细胞水分关系的任何曲线图。

让我们假定某个细胞 X 的渗透势为 -14 巴，膨压为 8 巴，而第二个细胞 Z 的渗透势为 -12 巴，膨压为 4 巴。并让我们进一步假定，这两个细胞彼此之间能够发生内部联系，即水分能从一个细胞经渗透运动转移到另一个细胞（图 5.5）。

在没有压力条件下，细胞 X 的细胞液水分势应当是 -14 巴，但是因为膨压 8 巴，细胞液水分势便提高到 -6 巴。同样，如果没有 4 巴膨压的影响，则细胞 Z 的细胞液水分势应当是 -12 巴，但因有 4

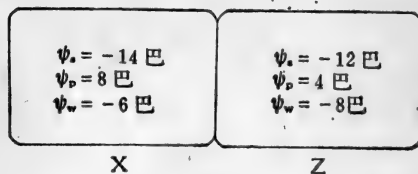


图 5.5 说明两个相邻细胞之间水分运输机理的简图

巴膨压，故细胞 Z 的水分势是 -8 巴。因此细胞 Z 的水分势负数值大于细胞 X，于是水分便由 X 渗透到 Z。在两个细胞水分势相等以前，水分持续表现由细胞 X 进入到 Z 的净运动。在植物体内由细胞到

细胞的水分运动中，趋于平衡的是水分势，而不是渗透势。遍及任何贮水系统的水分势，基本上趋于获得一致的数值这只是一种特殊的概念。因此，正如这个例子所示，水分由渗透势负数值较大的细胞移往负数值较小的细胞，也决不是不可能的。

两个细胞之间达到动态平衡以后，它们的水分势很少严格等于其初始水分势的平均值。一般的叙述是，当处于平衡时，两个细胞的水分势是相等的，而且这个数值大约位于这两个细胞的初始值之间。

无论什么时候，两个相邻细胞的水分势各不相同，它们之间存在着一定的水分势梯度。只有这个梯度存在时，水分子才有可能是一个细胞运转到另一个细胞的渗透运动。只要其它条件相同，这个梯度愈陡，也就是水分势差额愈大，则一个细胞自另一个细胞获得水分也就愈快。“水分势梯度”这个名词可适用于一系列这样的细胞，即这些细胞的水分势是从一个细胞到另一个细胞顺次增高。关于这种梯度的若干例子，将在以后的章节中予以讨论。

5—7 水分运动的吸胀机理

前面已经论及，植物细胞可以纯粹看作是渗透系统。毫无疑问，大多数植物细胞中，至少在某些生育阶段，水分从细胞到细胞的运动是以渗透机理起作用的。但是，在植物体内，相当一部分的水分运动，是由吸胀作用机理引起的，而不是渗透机理的作用。正如前章已曾讨论，这种吸胀机理是由于吸胀体内存在着基质势所致。这种基质势始终是一个负数值。无论何时，只要吸胀体内的水分势负数值大于相邻周围的溶液，水分就会从溶液进入吸胀体内。

当种子萌发的第一阶段，水分不但通过吸胀作用进入成熟的干燥种子，而且还有证据表明，通过吸胀过程，可使水分进入正发育为种子的胚珠。例如，棉铃在种子发育的晚期阶段里，其水分势的负数值显著大于按渗透势计算出来的数值。这就表明，这个时期渗透机理的作用，不足以恰当地说明这个时期水分进入正处于成熟阶

段的种子的原因，而且这些结果似乎可以解释：成熟的棉花种子水分势负数值多半表现为基质势。似乎也有这种可能，就是吸胀在使水分进入处于活跃生长的无液泡或者液泡尚未完全发育的分生组织细胞中，也起着相当大的作用。毫无疑问，在内部为亲水胶体物质所占据的细胞内，吸胀作用在水分运动过程中也会起着巨大的作用。在生长过程中，吸胀作用也是大量水分进入正处于扩展和增厚的细胞壁的原因。

5—8 渗透势和衬质势之间的关系

在此之前，作为植物细胞水分势的独立成分，已曾讨论了渗透势和衬质势。许多细胞中都存在着这两种类型的势能 (potential)。有时认为它们的效应是累加起来的，并且这两者的总和应当作为一个单位，用以计算植物细胞的水分势。但是这种解释，在理论上至少对于具有液泡的细胞是不适当的。让我们把细胞具体化为其细胞具有一定渗透势并且也具有亲水胶体。后者又有衬质势，但它却与细胞液的渗透势相平衡，譬如浸于溶液的种子衬质势与溶液渗透势相平衡。于是当处于平衡时这两者的能量将作为一个单位共同影响到细胞的水分势，而这种作用的大小将是渗透势和衬质势的平衡值。

水分在细胞内的运动过程中，也许在细胞某个部分以衬质势为主，而其它部分则以渗透势为主。例如，叶肉细胞壁的水分势，当水分在蒸腾过程中失去时，主要是因衬质势作用的结果而增大负数值。一旦细胞壁水分势的负数值变得大于以渗透势为主要成分的细胞液的水分势时，则水分便经过细胞质由细胞液移往细胞壁。

5—9 植物体内水分活跃的被动代谢运输

很多年以前，就已经认为，除了早已知道的渗透作用和吸胀作用的机理而外，植物体内还存在着水分代谢运输机理，它是利用呼

吸过程中放出的能量，使水分透过细胞膜而引起水分运输。因此，这种水分运输，可以有效地逆水分势梯度进行，或者顺着这个梯度而加速运输。在某些植物组织里已经证明，在水分吸收或运输速度和呼吸作用之间具有相关性，此类发现更有助于说明水分活跃代谢运输作用的概念。但是，很有可能，这种相关性仅仅是间接关系。植物体内所发生的许多其它过程是以呼吸作用的能量为动力，而水分运输常常是依赖这些过程，而不是依赖呼吸本身的过程。这些代谢过程，包括溶质的运输(参阅第15、17章)，原生质循环，以及生长过程中原生质合成和细胞壁面积的扩大等。再者，细胞膜对水分具有很大的渗透性，以致水分逆水分势梯度通过它运动时，需要消耗相对巨大的能量。但还没有证据表明，消耗这么巨大的能量与水分从细胞的运动有关系。简单地说，水分在植物体内的代谢运输，看来不是不存在，就是小到可以忽略不计的程度。

第六章 植物体内的水分散失

所有植物为了生存和发育都需要水分，而且大多数植物对水分的需要量还是相当大的，这是普通的常识。然而，一般却不那么了解，多数植物种类从土壤吸收的水分，其绝大部分仍将由植物散失到大气中去，而不是永久地参与植物的生长发育或者植物的代谢过程。缺乏这种普遍的认识，大概是由于下列事实：虽然水分是以液体形式供给植物和被植物吸收，但是非常大量散失的部分，却是看不见的水蒸汽形态。

水蒸汽从生活植物中散失，称为蒸腾作用。这种散失过程可以发生在处于大气中的植物体的任何部分，甚至可以发生于与土壤空气接触着的根部。但是总的来说，叶子是主要的蒸腾器官。大部分的蒸腾是通过叶子气孔进行的，这叫做气孔蒸腾。少量的水蒸汽，是由叶子表皮细胞通过角质层直接蒸发的，这叫做角质层蒸腾。植物所有的地上部分，都可以通过蒸腾散失一部分水分，尽管由于表皮层的某些器官几乎不允许水分透过，而使水分从这些器官散失的速度是很低的。草本植物的茎、花和果实的一些蒸腾属于角质层蒸腾，但数量很少。大部分草本植物的茎、花、果实都具有气孔，而气孔又允许从这些器官进行气孔蒸腾。水蒸汽的散失也可通过果实和树木茎部的皮孔进行，这叫做皮孔蒸腾。

6—1 叶面蒸腾作用的原理

其后的讨论，几乎全部涉及叶面的气孔蒸腾，因为大多数植物由其它器官散失水蒸汽的数量，还比较少。我们知道，水分是通过维管束的水分输导组织输送至叶子细胞，从而使叶子全部活细胞的

液泡得以充满水分,同时细胞原生质和细胞壁也同样为水分所饱和。因此,水分从湿润的细胞壁蒸发到细胞间隙的内部气腔,俨如水分由任何湿润表面蒸发到周围大气空间。胞间空隙形成一个连接的系统,其分支遍及整个叶子(图 6.1)。在某些特殊情况下,胞间空隙

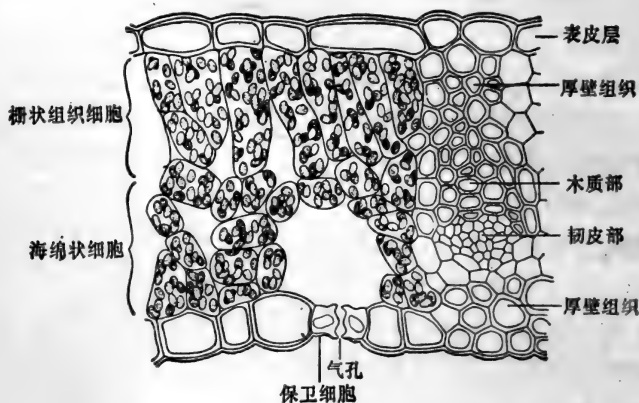


图 6.1 北美鹅掌楸叶子横切面的一部分

注满液态水分,但在正常条件下,胞间空隙是为空气所占据。

如果气孔关闭,则只是由于叶肉细胞壁蒸发的结果,胞间空隙全部体积将为水蒸汽所饱和。但是,当气孔张开时,水蒸汽就会通过气孔扩散到外部大气中去。除非大气的蒸汽压等于或者大于胞间空隙的蒸汽压,否则水分总是向外扩散。白天期间,大气蒸汽压一般总不会大于或等于胞间空隙的蒸汽压。这种扩散速度,主要决定于叶子蒸汽压超过大气蒸汽压的差额,虽然正如本章后面将要讨论的,气孔扩散能力也是一个重要的因子。

叶子每个表皮细胞,都有一侧露于大气。水分便从这些细胞的表面直接蒸发到大气中去。实际上,所有地面叶子的表面都复盖着一层叫做角质的蜡状物质。水不易透过这层物质,因此,它大大地直接降低了通过表皮细胞壁的蒸腾作用。角质层厚度随植物种类和叶子生育环境条件之不同而有差异。例如,生育在晴朗阳光下的叶子,其角质层厚度比生育在遮荫条件下的叶子要厚。在具有密致角

质层的叶子里，也会发生角质层蒸腾，甚至通过角质层上小裂缝蒸腾，可能还是很大。在温带地区，大部分植物种类通过角质层蒸腾量，不到叶子总蒸腾量的 10%，其余都属于气孔蒸腾。

6—2 气 孔

因为 80—90% 的水蒸汽散失都属于气孔蒸腾，因此，在进一步讨论之前，让我们先谈谈气孔的结构和机能。

关于气孔最重要的生理现象，就是时而关闭时而张开。张开时，气孔是叶子胞间空隙和外围大气之间进行气体交换的主要途径。关闭时，叶子和环境之间的气体交换就显著受到阻碍。在生理上最重要的气体如 O_2 、 CO_2 和水蒸汽，主要是通过气孔进入叶子或逸于叶外。气体通过气孔在任何方向上的运动，主要是扩散现象，虽然如同后面将讨论的，在某些条件下气体的质体运动也可以通过气孔进行。尽管气孔是气体进入叶子和逸出的主要通道，但是，应该不要忘记，至少有少量的气体是直接通过整个叶子的角质层和表皮层出入的。在淹没于水中的水生维管束植物，它们与环境之间的全部气体交换，就是通过表皮层进行的。

严格地说，气孔是分布于植物表皮层的微细孔道（图 6.2）。它被两个具特征性的通称为保卫细胞的表皮细胞包围着（图 6.3）。除根部外，气孔可以产生于植物体的任何部分，但是对于大多数种类来说，大部分是分布于叶子上面。大多数植物气孔孔道的大小有所不同，须视保卫细胞的紧张度而定，而通常（特别是在夜间）孔道完全闭合。不同植物的气孔结构，在细节上有着显著差异，但是，对于所有维管束植物来说，两个保卫细胞之间的孔道，其基本特征则是相同的。对于大多数植物来说，略呈肾状形或蚕豆形的保卫细胞，比之其它任何类型，都更具代表性。图 6.4 表明气孔和围绕气孔的两个保卫细胞的透视图。保卫细胞含有叶绿体，而与其它表皮细胞不同。另外，保卫细胞所含的细胞质比例也大于其它表皮细胞。

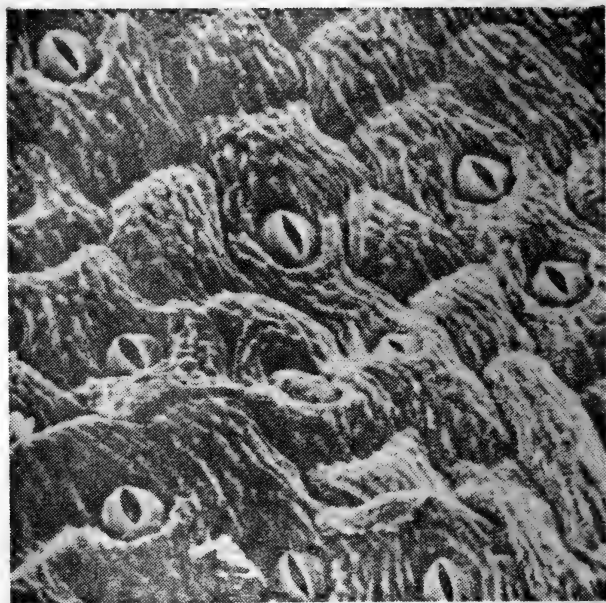


图 6.2 置于扫描电子显微镜下观察到的羽裂石竹叶子的外表面
(引自 Y 和 J. Heslop-Harrison 的相片)



图 6.3 吊竹梅叶子下表皮张开的气孔
(引自 T. Johnson 的相片)

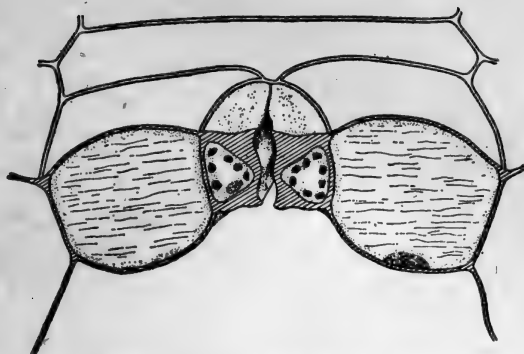


图 6.4 气孔及其相邻细胞透视图

表 6.1 各种植物叶子气孔的分布和体积*

植 物 名 称	每平方厘米叶面的气孔数目		当气孔(下表皮)完全张开时的体积 (长×宽)	引用资料
	上表皮	下表皮		
紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	169,00	13,800	—	M
苹果 (<i>Pyrus malus</i>) var.	0	29,400	—	M
小檗 <i>Berberis vulgaris</i>	0	22,900	—	K
菜豆 <i>Phaseolus vulgaris</i>	4,000	28,100	7 × 3μm	E
竹节秋海棠 <i>Begonia coccinea</i>	0	4,000	21 × 8μm	E
黄栌 <i>Quercus velutina</i>	0	58,000	—	Y
黑杨 <i>Populus nigra</i>	2,000	11,500	—	S
黑胡桃 <i>Juglans nigra</i>	0	46,100	—	K
甘蓝 <i>Brassica oleracea</i>	14,100	22,600	—	M
蓖麻子 <i>Ricinus communis</i>	6,400	17,600	10 × 4μm	E
欧洲酸樱桃 (<i>Prunus cerasus</i>) var.	0	24,900	—	M
洋紫苏 <i>Coleus blumei</i>	0	14,100	10 × 5μm	E
洋常春藤 <i>Hedera helix</i>	0	15,800	11 × 4μm	E
欧洲栎 <i>Quercus robur</i>	0	45,000	—	S
蝶瓣天竺葵 <i>Pelargonium domesticum</i>	1,900	5,900	24 × 9μm	E
冬青 <i>Ilex opaca</i>	0	17,000	1.25 × 6.5μm	K
曼陀罗 <i>Datura stramonium</i>	144,000	18,900	—	K
洋丁香 <i>Syringa vulgaris</i>	0	33,000	—	K
椴树 <i>Tilia vulgaris</i>	0	13,000	—	S
玉米 <i>Zea mais</i>	5,200	6,800	19 × 5μm	E
桑 <i>Morus alba</i>	0	48,000	—	K

(续)

植 物 名 称	每平方厘米叶面的气孔数目		当气孔(下表皮)完全张开时的体积(长×宽)	引用资料
	上表皮	下表皮		
早 金 莲 <i>Tropaeolum majus</i>	0	13,000	12 × 6 μ m	E
千年不烂心 <i>Solanum dulcamara</i>	6,000	26,300	—	K
燕 麦 <i>Avena sativa</i>	2,500	2,300	38 × 8 μ m	E
碗 豆 <i>Pisum sativum</i>	10,100	21,600	—	K
桃 树 (<i>Prunus persica</i>) var.	0	22,500	—	M
马 铃 薯 <i>Solanum tuberosum</i>	5,100	16,100	—	M
赤 栎 <i>Quercus rubra</i>	0	68,000	—	Y
猩 红 栎 <i>Quercus coccinea</i>	0	103,800	—	Y
绵 枣 儿 <i>Scilla nutans</i>	5,500	5,100	—	S
向 日 葵 <i>Helianthus annuus</i>	8,500	15,600	22 × 8 μ m	E
美 国 梧 桐 <i>Platanus occidentalis</i>	0	27,800	—	K
番 茄 <i>Lycopersicon esculentum</i>	1,200	13,000	13 × 6 μ m	E
臭 椿 (樗) <i>Ailanthus glandulosa</i>	0	38,600	—	K
吊 竹 梅 <i>Zebrina pendula</i>	0	1,400	31 × 12 μ m	E
小 麦 <i>Triticum sativum</i>	3,300	1,400	38 × 7 μ m	E
桃 叶 栎 <i>Quercus phellos</i>	0	72,300	—	Y
白花酢浆草 <i>Oxalis acetosella</i>	0	4,500	—	S
红 豆 杉 <i>Taxus baccata</i>	0	11,500	—	S

• Eckerson *Bot Gaz* 46 1908; 221; Salisbury, *phil. Trans. Royal Soc. (London)*, B 216, 1927; 1; Kisser, *Tabulac Biologicae* (W Junk Berlin), 5, 1929; 242; Miller *plant physiology*, 2d ed. New York, 1938; 422; Yocum, *Plant Physiol*, 10, 1935:795.

6—3 气孔的体积和分布

气孔孔道的体积,因不同植物种类而有很大不同,而且任何一种植物,各个气孔之间也稍有差异。然而,气孔孔道总是很小的,其大小常以微米表示(表 6.1)。虽然这些张开的孔道与人类体躯的尺寸相比是极其微小,但当其与通过这个孔道的气体分子体积相比,却又显得巨大。以直径为 0.000454 μ 的水分子计算,需要 2,000 个以上的水分子并排排列,才达到 1 μ 的距离。CO₂ 和 O₂ 分子的直

径比水分子大。由于气孔的直径通常要超过 1μ ，因此，对于通过它而扩散的气体分子来说，气孔孔道显然已经是相对巨大了。

一般来说，叶子表皮的气孔数，每平方厘米，可达几千个到几十万，准确的数目则决定于植物的种类及其叶子生育的环境条件。

表 6.1 列举了许多代表性植物叶子每平方厘米气孔数的平均值。但是，对于任何植物来说，可能还存在着与这个平均值的显著差异，因为这个数值须决定于叶子的生育环境条件。同一种类的两株植物，如果一株生长在温室里，另一株生长于室外，则其每单位叶面积的气孔数，也完全不同，或者同一种植物的叶子在不同生长季节里发育，其气孔数也不一样。

如同表 6.1 所示，大多数植物的上表皮和下表皮，都分布有气孔。而在大量其他植物，特别是林木类，其气孔则多限于分布在下表皮。即使上下表皮都分布有气孔的植物种类，其大多数气孔通常也是（但也不一定总是）分布在下表皮。漂浮于水面的叶子，如睡莲，其气孔多半分布于上表皮。气孔孔道相对细小的植物，其单位面积的气孔数要多于气孔孔道相对大的植物。一般来说，蒸腾强度和气孔的大小及其分布之间，没有发现有正相关关系，其它因子在决定水蒸汽从胞间空隙的散失速度倒是更加重要。

6—4 气孔关闭和张开的机理

气孔张开的程度，受着保卫细胞和表皮细胞（特别是邻接于保卫细胞的表皮细胞）膨压的变化所影响。通常起主要作用的是保卫细胞膨压的变化。一般来说，与之相关的表皮细胞膨压增高，有助于气孔孔道张大，反之亦然。这种膨压差异愈大，则气孔孔道张开也愈大。

保卫细胞膨压变化影响到气孔孔隙大小的机理，将因气孔的结构、形状、分布位置的变化而有所不同。在许多植物种类中都可以看到一种类型的保卫细胞，其邻接于气孔一侧的胞壁厚度要大于邻接于表皮细胞一侧的厚度（图 6.4）。随着膨压增大，保卫细胞薄壁这一边的扩张度要大于厚壁那一边，因而促使厚壁这边呈凹面状态，

从而引起两个保卫细胞之间呈现一道裂缝——气孔孔道。

如果不受其它条件限制的话（最普通的是植物内部水分不足和不良的温度条件），那末，大多数植物的气孔在有阳光条件下是张开的，并且只要有光照射，气孔就依然张开。随着阴暗的来临，气孔即行关闭，直至再次得到光照之前依然停留于关闭状态。因此，在白天气孔通常是张开，而夜间则关闭，尽管也有许多不属于这一规律的例外情况。

常见的气孔张开和关闭的昼夜变化图形表明：白天保卫细胞的膨压要大于夜间的膨压。许多测定植物保卫细胞渗透势的结果表明，白天时间的负值要大于夜间的负值。表皮细胞的渗透势，在白天时间，其进程曲线并没有明显的变化，而夜间则近似于保卫细胞（图 6.5）。

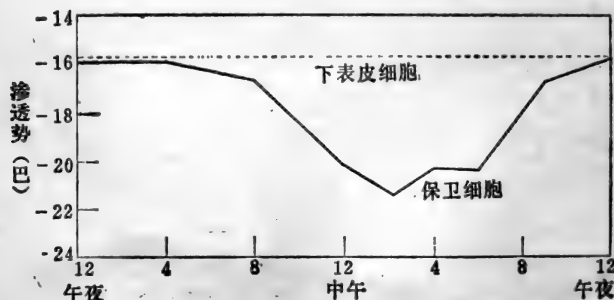


图 6.5 常春藤表皮细胞和保卫细胞渗透势的昼夜变化

早晨保卫细胞渗透势负数值高，结果其水分势的负数值也增高（以邻接的表皮细胞为基准），所以水分进入细胞，提高其膨压，于是气孔孔隙张开。水分从邻接的细胞进入保卫细胞，也可使邻接的表皮细胞降低膨压，这也许有助于气孔张开。保卫细胞渗透势负数值的降低，导致其膨压降低以及气孔孔道变得狭小，结果引起发生逆转气孔张开的一系列过程。

在光下，保卫细胞的渗透势为什么有较大的负数值，而在黑暗中就比较小呢？这些过程目前还不完全清楚。只有当细胞液溶质含量的增加，才能够引起渗透势降低，因为在溶质增加的同时，保卫

细胞的含水量通常也有增加。在保卫细胞的细胞液里溶质含量的增加，可能起因于糖和其它可溶性化合物在细胞里的合成；或者起因于非可溶性碳水化合物如淀粉转变为可溶性的糖类；或者是邻近细胞的溶质运转到保卫细胞之故。这三种可能性都是存在的，至少是间接地起作用的。保卫细胞能进行一定程度的光合作用，但是所合成的碳水化合物数量与保卫细胞里平常存在的数量，似乎不相适应。保卫细胞的某些糖类，显然是自邻近叶肉细胞里合成然后运来于此。而且后面的讨论将会提及，照光下，发现有 K^+ 离子移进保卫细胞。后面又将讨论到，非可溶性的多糖在保卫细胞内也会转变为可溶性化合物。反之，光合作用停止时，保卫细胞的溶质便向外输出，而可溶性的化合物转变为非可溶性的化合物，于是保卫细胞内的渗透势就有较低的负数值。

还发现，气孔的关闭、张开和胞间空隙内 CO_2 浓度有着密切关系。一般来说， CO_2 低浓度时，可导致气孔张开，而 CO_2 高浓度时，气孔便关闭。气孔张开和关闭与光之间的联系，可能就在于：光合作用期间，胞间空隙的 CO_2 浓度下降，而停止光合作用时，由于呼吸作用，结果引起 CO_2 浓度增高。许多植物种类，在黑暗中，如果胞间空隙 CO_2 浓度接近于通常大气 CO_2 浓度，则气孔就关闭，但若放于没有二氧化碳的气体中，则气孔就张开。 CO_2 溶解于保卫细胞及其它叶片细胞的浓度，将随细胞空隙的 CO_2 浓度而变动。

光合作用活动和保卫细胞 CO_2 浓度之间的相互关系，目前已经完全弄清楚，但是， CO_2 浓度与保卫细胞渗透势及膨压变化之间的关系，则知道得还不多。不过极大的可能性是： CO_2 浓度的变化影响到保卫细胞的 pH 以致某些酶活性也受到影 响（参阅第 9 章）。 CO_2 浓度提高而 pH 下降；降低 CO_2 浓度则 pH 上升。

许多植物种类的保卫细胞所含的淀粉，或是在保卫细胞经光合作用合成的，或是由叶肉细胞合成然后运转而来的，或者同时起源于保卫细胞和叶肉细胞的。在某些植物种类里，曾经发现，在光下，保卫细胞的淀粉可以转变成糖，而在黑暗中则又可以由可溶性糖转变为淀粉。这种由非可溶性的碳水化合物转变为可溶性糖类的可逆

转变，无疑是有其原因，这种原因多半是由保卫细胞渗透势的变动所引起。这些碳水化合物的转变，必然是以酶系统所催化，而酶活性又受保卫细胞的 pH 所影响。曾经测定，某些植物种类的保卫细胞，当气孔张开时，pH 便升高。关于保卫细胞的酶系统以及 pH 值对这些酶活性影响的完整知识，至今依然是相当贫乏。

根据前面的讨论，我们可以概括为可能存在的渗透理论，说明光引起气孔张开的过程：

光 → 光合作用 → 降低整个叶子的 CO_2 浓度 → 保卫细胞的 pH 值上升 → 合成酶的活化，使非可溶性的多糖转变为可溶性糖类 → 提高保卫细胞细胞液渗透势的负数值 → 提高水分势的负数值 → 水分由邻近细胞进入保卫细胞 → 提高保卫细胞膨压 → 气孔张开。

光合作用停止时导致气孔关闭，上述过程的顺序便逆转进行。

上述气孔张开和关闭的理论，大体上是长时间以来的主张，但从近年发现 K^+ 离子在这个过程中起作用的观点来看，上述理论可能需要抛弃，至少也要进行修改。在几种植物都曾发现，当保卫细胞置于光下， K^+ 离子便由邻近表皮细胞进入保卫细胞。虽然这种过程似乎可能从有机酸获得阴离子，但是并没有肯定什么阴离子伴随钾离子进入。当保卫细胞照光时有大量钾盐的移动，对于解释其渗透势负数值降低是适当的。这个负值下降便导致水分向内渗透，从而提高保卫细胞的膨胀度。钾的作用看来比较特殊，因为在植物体内已曾发现类似的其它离子，例如钠，在与保卫细胞有关的这类过程中，并不起作用。钾离子的运动和伴随着阴离子进入保卫细胞并不是简单的扩散过程，而是能量的代谢过程。这些都表明，钾离子进入的能量代谢过程，可能靠非环式光合磷酸化作用所驱动（参阅第10章）。随着黑暗的到来，钾离子渗出保卫细胞，其渗透势变成较小的负数值，水分从保卫细胞渗至邻近的表皮细胞，并降低保卫细胞的膨胀度。要了解 K^+ 离子对气孔开闭机理的作用是不是普遍的，或者仅仅是主要的，抑或在某些植物 K^+ 离子是起作用的，而另一些植物，气孔的开闭还决定于保卫细胞可溶性糖含量的变化，在弄清楚这些问题之前还须以其它种类的植物再进一步进行研究。

叶内水分动态的状况，对于气孔开闭的机能也有重大的影响。在白天，植物体内往往出现水分不足，特别是在晴朗温暖的白天更是如此（参阅第8章）。一般来说，在植物体内水分总体积的压缩，便引起每一单个细胞水分体积的收缩，尽管这种影响对于每个细胞并不等同。这样，叶子细胞含水量的降低，还不足以引起显著的萎蔫，这叫做早期萎蔫。在这样的条件下，保卫细胞的膨压降低，结果水分便自此渗透到附近的细胞。由于保卫细胞含水量减少，于是膨压下降，从而引起气孔局部以至全部关闭。因为植物体内水分继续不足，所以常常引起气孔关闭，甚至在光和温度都有利于气孔张开条件下也是如此。很有可能的是，在温暖晴朗的白天，气孔张开的程度决定于光引起张开和水分不足引起关闭这两者之间的平衡程度。

温度也同样影响气孔张开和关闭。例如，在光和内部水分关系都有利的条件下，棉花和烟草（图6.6）的气孔张开将随温度的升高而增大，直至25—30℃为止。

毫无疑问，最有利于气孔张开的温度范围，不同的植物是不相同的。

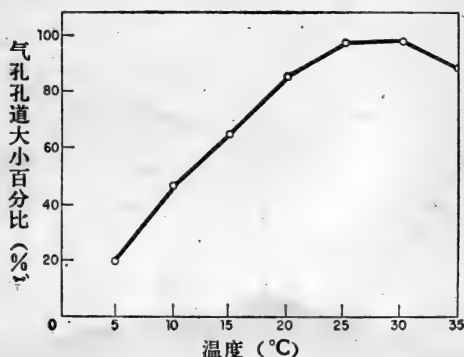


图6.6 温度和棉花气孔孔道大小之间的关系

6—5 气孔的扩散能力

由于胞间空隙和大气之间主要是通过气孔进行着气体交换，因此，气孔的扩散能力是重要的因素。在气孔完全张开的叶子虽然气孔的总面积大概不会超过连结各个气孔所占表面积的3%，而通常只稍大于1%，但每单位叶面积散失的水蒸汽可以达到同样面积的

自由蒸发面的50%，甚至还要更高。例如桦树的叶子，由叶面气孔蒸腾散失的水分为同面积自由蒸发面散失水分的65%以上。这种植物的气孔只分布于叶子的下表面。假定张开的气孔总面积只占叶面积的1%，则可以明白平常通过气孔扩散出去的水蒸汽，其速度至少比同面积的自由蒸发面的扩散速度要大50倍。

尽管张开气孔的总面积很小，而从叶子散失水蒸汽的速度却相当高，这是因为通过小孔（如气孔）扩散时产生了一个相当陡的蒸汽压梯度。如果水蒸汽从自由水面进入大气，则整个自由水面的上空密布着水蒸汽分子，这些分子随着与自由表面的距离增大而逐渐变得稀薄，结果蒸汽压梯度也就趋于平缓一致。但是当水蒸汽分子通过很小的孔道（如气孔）扩散时，且这个孔道又与附近的孔道保持着一定空间距离，则经过这个孔道的扩散是以半月形向空间的所有方向逸出。这就导致孔道上面大气蒸汽压要低于扩散作用是在自由蒸发面进行时的蒸汽压，因此，有着较陡的蒸汽压梯度。所以通过孔道所发生的扩散速度，比之同样面积的自由蒸发面的扩散速度要快速得多。当扩散作用是通过许多孔道同时发生时，其总效率比之全部孔道加在一起的总面积扩散作用效率要高。

并不是所有通过气孔而流动的气体，都是通过扩散作用进行的。例如，风可使叶子向前向后弯曲，从而引起细胞间隙交替地收缩和扩张，由此相应地带动着内外气体的质体流动。无疑，当叶子温度发生急速变化时（参阅本章后面），也同样发生气体的质体流动。如在晴朗白天，风速变化无常，或者叶子处于直射光照和阴暗条件交替出现的时候（例如，白天天空散布着零星阴云），这种情况是比较普遍的。随着温度升高，胞间空隙的气体体积增大，促使气体通过气孔向外流动。反之，温度下降气体向内流动。

6—6 蒸腾强度的大小

可以利用单位叶面积，单位鲜重或干重，单株植物或单位农田面积，单位森林面积来计算蒸腾作用。其强度可以按小时、日、季

节、或年周期计算。已经知道不同的植物种类，或同一植物种类在不同环境条件下，其蒸腾强度也有很大的不同。

温带地区的阔叶植物，其蒸腾强度大约是 5 克/平方分米叶面积·小时。叶面积一词，按字义解释是：任何阔叶植物露出的表面积，是计算面积的 2 倍。在有利于气孔蒸腾的条件下，蒸腾强度一般在 0.5 克—2.5 克/平方分米·小时之间。夜间或者土壤干旱、低温、以及其它不利于气孔蒸腾的条件下，其强度可能低于 0.1 克/平方分米·小时，甚至更低一些。在有利条件下，许多草本植物一天当中所蒸腾散失的水分体积，常为它本身所含水分的几倍。

高大的植物，例如已成长的树木，显然不能直接测出其蒸腾强度，而只能根据若干已知叶子的蒸腾强度和林木叶子数目的数据计算出来。要准确地计算出高大树木的叶子数目，其本身是一件艰巨的工作。有少数此类资料可供参考，如高达 47 英尺的糖白槭共有 177,000 张叶子，总面积为 68,000 平方分米。同样，也可计算一英亩耕地面积或自然植被蒸腾作用所散失的水分（当然这只能是近似值）。计算结果表明，玉米在其生长季节，由于蒸腾作用所散失的水分，用来铺盖这块土地，可以深达 40 厘米。落叶树的蒸腾强度，如比较大的柞树，在美国南部东海岸山脉，估计其散失量相当于年降雨量为 40—55 厘米的水分。

6—7 影响蒸腾强度的因子

植物蒸腾强度，或其任何一片叶子的蒸腾强度，每日每时每分都经常地变化。植物水分的散失，之所以迅速地变化，乃是由于环境因子影响植物体内生理状况的结果。影响蒸腾强度最重要的因子是：（1）太阳辐射；（2）湿度；（3）温度；（4）风；（5）土壤水分有效程度。

太阳辐射：太阳辐射指的是太阳光射到地球表面上的可见光和其它形式的光能（红外光和紫外光）（参阅第 10 章）。太阳辐射蒸腾强度的主要影响是光影响植物气孔的张开和关闭。根据研究，大多

数植物种类，在没有光的时候，气孔通常关闭，因此，在黑暗时，气孔蒸腾作用实际上是完全停止。除了光影响气孔张开以外，因为其它环境因子都不可能影响气孔蒸腾，所以在影响蒸腾强度的环境因子之中，光占据着主要的地位。

此外，太阳光影响蒸腾强度，是通过叶温起作用，这将在本章后面加以讨论。

湿度：表示湿度的基本单位是蒸汽压，它代表水蒸汽的局部压力，对于任何特定的大气温度来说，都有一个最大的蒸汽压叫做饱和蒸汽压（表 6.2）。任何大气所具有的蒸汽压可以从零到饱和的蒸汽压。

表 6.2 不同温度下的饱和蒸汽压

温 度 (°C)	饱 和 蒸 汽 压	
	mm/Hg	mb
15	12.79	16.9
20	17.54	23.2
25	23.76	31.4
30	31.82	40.2
35	42.18	55.7
40	55.32	73.0

长期以来，习惯上是根据毫米水银柱的等值压力来定量表示蒸汽压力。但是作为表示此值的米制系统单位是毫巴（一个毫巴等于千分之一巴）（参阅第 4 章）。一毫米水银柱等于 1.32 毫巴。通常作为湿度值的单位，是用大气饱和百分数的相对湿度来表示，或者用代数式表示为：以实际上的蒸汽压除以同温条件下的饱和蒸汽压，再乘 100。根据相对湿度和大气温度来计算其实际蒸汽压，就是以相对湿度乘以同一温度下的饱和蒸汽压。在生理学工作中，以相对湿度来表示湿度单位是不够满意的，因为相对湿度是蒸汽压和温度的函数。

一般来说，如果其它因子不变，则大气中蒸汽压大而蒸腾强度低。当气孔是张开的时候，则叶子水蒸汽向外扩散的速度将决定于

胞间空隙内的蒸汽压和大气中蒸汽压之间的差额程度。

温度：温度影响气孔蒸腾强度，显然多半是根据温度对胞间空隙和外侧大气之间的蒸汽压差异的影响来分析。假定气孔张开的叶温和周围大气的温度从 20℃ 升到 30℃，除非叶子显著出现水分亏缺的情况，否则，这种温度的升高，将导致胞间空隙的蒸汽压从大约 23.2 毫巴提高到 42.0 毫巴（分别为 20℃ 和 30℃ 时便为大气饱和的数值）。胞间空隙的大气是与叶肉细胞相当广阔的蒸发面直接接触的。为了简化这一部分的讨论，假定在普通叶温时，叶子胞间空隙基本上保持饱和蒸汽压。但是，在周围环境大气中，蒸汽压的状况非常不同。在晴朗的白天，也就是说，很有代表性的白天，其蒸腾强度很高，然而在空气自由流动的地面，大气蒸汽压的日进程，常常没有什么变化（图 6.7）。但是当空气的流动受到阻碍时，在急剧

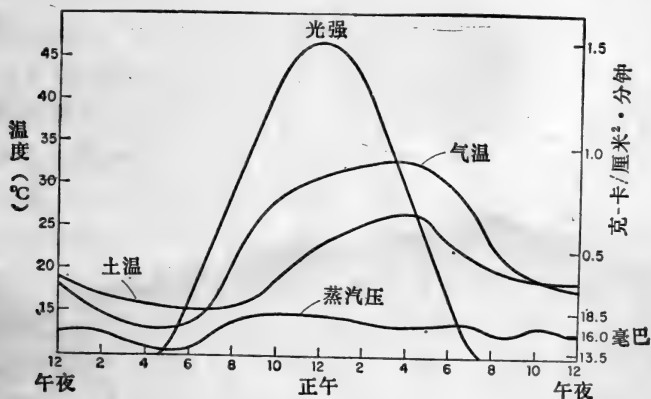


图 6.7 在标准白天条件下若干环境因子的日变化
(在近地平线范围内测定光照强度)

蒸腾着的植物周围，大气蒸汽压却发生显著变化。如果我们假定（作为我们特定的例子），植物外围的大气蒸汽压，在 20℃ 时是同一温度下胞间空隙饱和蒸汽压的 1/2，也就是 11.6 毫巴 ($23.2 \div 2 = 11.6$)，因此，在 20℃ 时蒸汽压相差 11.6 毫巴 ($23.2 - 11.6 = 11.6$)。但是在 30℃ 时，胞间空隙的饱和蒸汽压提高到 42.0 毫巴左右，而植

物周围大气蒸汽压，在大多数情况下提高不显著，甚至小到可以忽略不计温度对蒸腾作用影响的程度。现在胞间空隙和大气之间的蒸汽压相差 30.4 毫巴 (42.0 - 11.6)，结果使水蒸汽往叶外的扩散速度大约等于 20°C 时的三倍。因此，温度上升的效应主要是提高透过气孔的蒸汽压梯度的陡度，从而加速蒸腾作用强度。

在上述讨论中，曾经假定，叶子和周围大气处于相同的温度。正如后面的讨论所指出的，叶温在直射光下常常高于周围大气的温度。如果由于叶子吸收太阳光，使叶温超过周围大气的温度时，则常常导致胞间空隙的蒸汽压超过周围大气的蒸汽压。如把温度条件固定于 30°C，则胞间空隙的蒸汽压和大气蒸汽压之间的差值是 30.4 毫巴。但是若叶子继续吸收太阳光，则叶温上升到 35°C，水分继续由叶肉细胞壁蒸发到胞间空隙，直至其蒸汽压大约等于 35°C 时的饱和蒸汽压为止 (55.7 毫巴)。假定空气温度依然是 30°C，则胞间空隙和大气之间的蒸汽压将相差 44.1 毫巴 (55.7 - 11.6)，终于使蒸腾强度显著地高于气温和叶温都是 30°C 时的蒸腾强度。

考虑到下列的事实，即通常在阳光照射的白天，叶子温度比周围空气稍高，那么根据前面所述，也可明白，这就有可能自叶子进行蒸腾，即使叶子周围的大气处于饱和蒸汽压条件下 (相对湿度为 100%) 也会发生。例如，若大气在 30°C 时被饱和 (蒸汽压为 42.0 毫巴) 而叶子胞间空隙在 35°C 下被饱和 (蒸汽压为 55.7 毫巴)，则蒸汽压的差异是 13.7 毫巴。

水蒸汽通过叶子气孔向外扩散的速度，同样受温度的影响。一般来说，温度愈高则扩散速度愈快，这是由于蒸汽压梯度的形成所致。但是由于扩散作用的 Q_{10} 值很低 (参阅第 4 章)，所以这种影响不甚显著，如果把它与温度影响透过气孔的蒸汽压梯度陡度相比较，则在重要意义上只居于从属的地位。

风：风影响蒸腾强度比较复杂，并且部分地决定于占支配地位的环境条件。相对低的风速对于蒸腾作用有两个主要的并且经常是相反的影响。

在平静无风的大气中，水蒸汽往往积累于蒸腾叶子附近。微风

即使只有缓慢的风速，都可以把积累于叶子附近的大部分或全部水蒸汽分子吹走，从而提高透过气孔的蒸汽压梯度的陡度，导致提高其后的水蒸汽散失的速度。当气孔大部分或全部关闭时，或者大气的蒸汽压接近饱和时，风对蒸腾作用的影响是不够显著的。

风同样能影响到叶子的温度，进而影响其蒸腾强度。有风时，叶子温度要低于平静大气中（没有风）的叶子温度。在强烈的太阳光下，风降低叶温可以起主导的作用。但在不甚强烈的阳光下，风对降低叶温的影响很小，或者还可能提高叶温。

任何时候，风对于蒸腾作用的全面影响，将决定于其透过气孔的蒸汽压梯度的陡度和叶子温度的相对影响。

在有风条件下，枝条和新梢的摇摆，叶片的振动和弯曲，所有这些都将使风对蒸腾作用的影响变得复杂起来。在强风条件下，可以显著阻碍蒸腾作用强度，这可能是在这样的条件下，由于蒸发强度加剧而引起保卫细胞膨压降低所造成的结果。

有效水分：虽然蒸腾作用在短时间内可以相当快的速度持续地超过水分的吸收速度（参阅第8章），但一般来说，如果土壤条件对水分的吸收相当困难，则蒸腾强度便立即显现出受到相应的阻碍。因此，土壤水分对植物吸收的有效程度是相当重要的，并且往往是蒸腾作用的限制因子。影响植物吸收水分速度的土壤因子，主要是：（1）土壤中的有效水分；（2）土壤温度；（3）土壤的通气状况；（4）土壤溶液中溶质的浓度（参阅第7章）。所有这些都是间接影响蒸腾强度的因子。

6—8 植物结构特点对蒸腾强度的影响

不同类型的植物，即使并非生长于实际上同样的环境条件下，然其蒸腾强度都很不相同。一种类型的植物和另一种类型的植物，其蒸腾强度之所以不同，部分原因是由于植物内部的生理过程和条件的差异引起的。如叶子细胞的渗透势、原生质和细胞壁的吸胀能力、气孔的效能等。结构上的差异（特别是叶子），不同植物生长于

相同环境条件下，以不同的速度，从植物散失水蒸汽也不相同。结构上的特征如：（1）总的叶面积；（2）根系的分布和总体形态学；（3）角质的厚度；（4）表皮茸毛的有无；（5）气孔的体积、距离、分布和结构特点；（6）叶肉细胞的内部表面积和叶子外部表面积之间的比例，都可能以这样或那样的方式去影响蒸腾强度。但是只根据对植物解剖学特点的观察，以推测并作出关于相关蒸腾强度的正确结论，已经证明是不可靠的。很多植物种类，根据它们特有的结构特点，一般判断其蒸腾强度多半较低，但实验证明，当环境条件有利时蒸腾强度非常迅速。

6—9 蒸腾强度的昼夜周期性

没有那一个类型生物能比扎根植物更加不可避地受到环境条件所支配。植物生育环境中的许多因子，或多或少都显示出有规律的周期性。在生理上，真正最重要因子是：太阳光、温度、土壤和空气。其它的因子通常是次要的，象风速、大气蒸汽压和大气中 CO_2 的含量等，它们至少在某些生态环境中，也可以发生周期性的昼夜变化。正因为植物生理过程的速度，部分地受着生育的环境因子所制约，所以它们也显示出有规律的昼夜周期性。

一种植物的生境和另一种植物的生境，在环境条件的昼夜周期性上的差异，也是很大的。而且，在任何特定生境中，季节之间的这种周期性也有变化，而且在任何一个季节里，各天之间的气象条件也会有变化。因此，任何植物生理过程的昼夜周期性，各天之间在曲线图上都有颇大变化，就是由占优势的循环着的环境条件决定的。所以设想选择一个特定类型的环境因子的昼夜循环，作为讨论各种植物生理过程速度上发生昼夜变化的参考标准是必要的。为此目的，我们将选择一个具有代表性的夏季白日，作为我们的“标准日”。我们将把这个假定的“标准日”看作天气是相对地晴朗，土壤含水量近似田间持水量（参阅第7章），最大温度范围介于 30°C — 35°C 之间。我们还假定，代表着这一天的太阳光、气温、土温、风

速以及大气湿度的昼夜周期性变化，对这个标准日的影响的条件也是很显著的。为了方便起见，我们把它叫做“标准日条件”(图6.7)。在潮湿温暖和热带地区的许多夏季白天，实际上大体等于这样的条件。

蒸腾作用的过程，显示出具有周期性的特征，并随着植物种类，而特别是明显地随着环境条件昼夜间变化的曲线图多少也有变化。图6.8是表示苜蓿在近似标准日条件下，蒸腾强度的昼夜周期性。其它许多植物在相应条件下，也显示出蒸腾强度有类似的昼夜周期性。

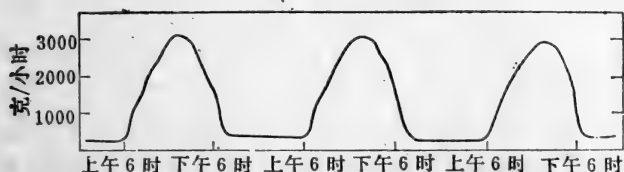


图6.8 紫花苜蓿在连续三天近似“标准日”条件下蒸腾强度的昼夜周期性。蒸腾强度以大约2平方米紫花苜蓿地(2区平均)每小时克表示

在黑暗时间，蒸腾强度一般很低，并且大多数植物种类，这个时期的水蒸汽散失认为只限于角质层蒸腾。蒸腾进程的周期性，指的几乎完全是气孔蒸腾。下面解释气孔蒸腾周期性的动力学，部分是理论推算值，但和已知的事实也很一致。周期性现象，可根据两个因素来分析：(1) 气孔的扩散能力；(2) 透过气孔的蒸汽压梯度的陡度。

对于特定的蒸汽压梯度陡度的气孔扩散能力，是随着气孔孔隙的增大而累进地(尽管并不是成比例)增高(图6.9)。这种扩散能力，可按单位时间在一定温度和标准蒸汽压梯度陡度条件下，水蒸汽通过气孔扩散的数量，可以定量地表示出来。但是，在分析蒸腾作用动力学时，必须考虑气孔的巨大数量。还应该考虑整个植物或植物某一部分，有意义的蒸发量是全部气孔扩散能力的总和。但由于并不是所有的气孔都是在同一时间张开，所以要以这个数值作为

表示总扩散能力，事实上是不可能的。

水蒸汽散失的速度，并不一定等于气孔的扩散能力，因为它还受着蒸汽压梯度陡度因子干扰的影响。如果植物外围的空气是流动的，则蒸汽压梯度通常是近乎恒定不变的，而水蒸汽的散失和气孔的扩散能力便接近于成正比关系。这是因为在这样的条件下，接近于叶表面大气的蒸汽压大体上保持不变。除非温度条件发生显著的变化，否则胞间空隙的蒸汽压，大体上也就是大气的蒸汽压，虽然正如后面我们将要提到的，那也有某些例外的情形。

但是，在极其平静的气流中，情况就很不相同（图 6.9）。根据气孔孔道的测定，水蒸汽散失的速度并没有赶得上气孔扩散能力的增高。在非常平静的气流中，透过气孔的蒸汽压梯度的陡度，不能长时间保持不变，因为蒸腾作用的结果，使接近叶表面形成高蒸汽压的大气层。正如前面所述，风常常是提高蒸腾速度的主要原因之一，这就是风能吹走积集于叶子表面附近的水蒸汽。

早晨蒸腾速度开始上升，这是由于气孔张开而渐渐增高其总扩散能力的结果。当每个气孔张开以后，透过气孔的蒸汽压梯度，便在胞间空隙和外侧大气之间建立起来。在黑暗时间，叶子细胞膨胀度升高，于是胞间空隙常为水蒸汽所饱和。因此，当早晨气孔张开时，对于最常见的叶温来说，叶子胞间空隙的蒸汽压可能最大。在晴朗白天，当气孔刚张开时，叶子胞间空隙的蒸汽压总是大于大气

SIX

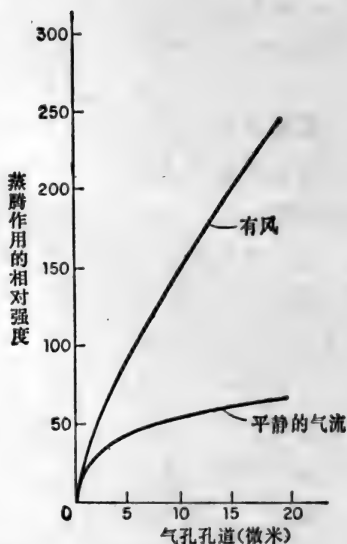


图 6.9 在平静和有风的大气中，气孔蒸腾强度和孔道之间的关系

中的蒸汽压，而且其数值常常是相当巨大。因此气孔一旦张开时，就立即使水蒸汽通过气孔向外扩散。

但是气孔在总值上获得最大的扩散能力以后隔一段时间，蒸腾强度依然持续增高。这是因为透过气孔的蒸汽压梯度的陡度逐渐增大的结果。在白天，气温和叶温都是累进地升高，但在直射光下，叶温升高要稍为大于气温。因此，在晴朗白天，正如前面所讨论的，在上午时间，叶子内部和外部大气之间的蒸汽压梯度是累进地增加，这是对于解释气孔一旦达到接近于其最大扩散能力时，还会提高蒸腾强度的一个重要因子。

早晨气孔从开始张开到完全张开，几乎只有瞬间，尔后在植物体内经历着一系列的变化，最后引起蒸腾强度下降。但是，大体上在白天上午时间，引起蒸腾强度提高的因子，超过了用以抵销蒸腾强度提高的因子。大多数植物，当蒸腾作用快速进行时，吸收水分的速度赶不上水分从叶子散失的速度（参阅第8章）。结果引起整株植物（尤其是叶子）的含水量下降。叶子含水量降低，便逐渐地引起气孔关闭。在植物叶片，有些气孔的关闭，甚至在蒸腾强度达到最高峰值之前便开始。在叶子中央气孔关闭之前，接近叶尖和叶缘的大多数气孔已开始关闭，因为叶子水分亏缺现象，首先是在叶子边缘部位显现出来。随着叶子水分亏缺的逐渐增加，越来越多的气孔便逐渐关闭。于是在午后时间，植物叶子气孔总扩散能力便降低。

叶子含水量减少，同样也影响到透过气孔的蒸汽压梯度的陡度。叶肉细胞膨压降低引致细胞壁和细胞液的水分势为较大的负数值。这就意味着（虽然还不是没有疑问），细胞壁水分势负数值的增高，会降低水分从此处蒸发出去的速度。可以想象，这将会防止整个胞间空隙维持饱和蒸汽压。结果透过气孔的蒸汽压梯度的陡度将变得十分平缓，而水蒸汽逸走的速度便降低。

下午时间，气温和太阳光强度明显降低，于是引起叶温下降。叶温下降便引起胞间空隙蒸汽压降低。但在晴朗白天，温度的变化很少影响到外侧大气的蒸汽压，因此，使得透过气孔的蒸汽压梯度

的陡度平缓下来。阴暗时刻，由于透过气孔蒸汽压梯度的陡度变小，从而降低蒸腾强度，并随着影响的增大蒸腾强度也持续降低。同样，在接近黄昏时，由于太阳光强度逐渐降低，从而促进气孔关闭加速，并减少叶子水分含量的亏缺。在大多数下午时间，蒸汽压梯度的陡度对气孔蒸腾的影响降低，而气孔便又逐渐关闭起来。黄昏时候，所有气孔实际上都已全部关闭，气孔蒸腾便告停止。黑暗时间，植物水蒸汽的散失，通常只限于角质层蒸腾。

温度、光照强度、湿度和土壤供水情况的变化，都可以显著地影响蒸腾强度周期性的趋势以及昼夜水分散失的数量。这些条件之一即土壤供水情况对蒸腾强度的影响如图 6.10 清楚所示。

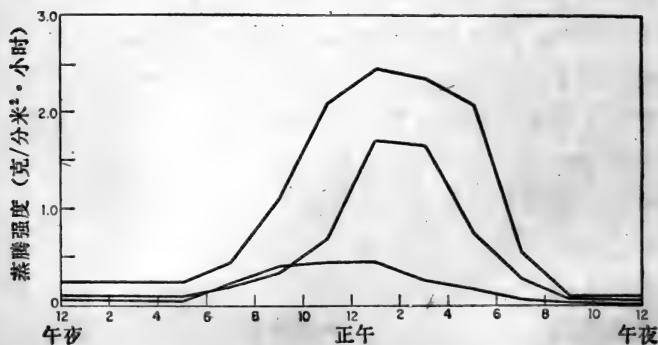


图 6.10 菜豆在土壤逐渐干旱条件下连续三天时间，蒸腾强度的昼夜周期性

6—10 影响叶温的因子；蒸腾作用的意义

一般来说，叶温和叶子周围环境的温度相差并不很大，但也有许多例外的情形。在理论上，可以把叶温看作是由四个不同的影响因素所决定的：(A) 热量散失，(B) 热量吸收，(C) 内部吸热过程（能量利用），如光合作用和蒸腾作用，(D) 内部放热过程（能量释放），如呼吸作用。

热量散失，指的是通过传导（包括对流）和辐射的物理过程，

把热量从叶子散失出去。热量吸收，是由于同样的物理过程而使叶子获得能量。

热量传递，是通过分子间的接触发生的，通称为热量传导。叶子与其环境之间的温差愈大，则热量传导也愈加快，如果叶温较高，则热便迅速从叶子传导到大气中去，相反，如果环境温度较高，则热便从环境传导到叶子。无论何时，由叶子散失的热量，通过传导作用由叶子递给大气中的气体分子，于是便在叶子附近形成对流过程。冷气体就会取代叶子表面附近的由于通过传导作用而变得比较温暖的气体。对流的结果，就加速自叶子传导热量的速度。根据同样的理由，风和其它空气流动，也可以加速热量传导。

自叶子散失热量的另外一种热成分，是长波辐射（红外线）。依据一般原理，这种热量散失之所以能够发生，只能是由于叶子温度高于其它物体时这样的射线才会被传导。

正如刚才指出的，热量吸收包括通过传导作用而获得热量，也包括辐射能的吸收。最熟悉的辐射能类型，是可见光、红外线辐射和紫外线辐射（参阅第 10 章）。这些射线，可由叶子直接从照射到其上面的阳光吸收，或者通过反射而被吸收。叶子也可从其它来源吸收长波射线，但只有辐射源的温度高于叶子时才能进行。

我们需要指出的吸热过程，就是光合作用和蒸腾作用。尽管光合作用作为生物界基本的贮能过程是重要的，但光合作用所消耗的能量和照射到叶子上面的太阳辐射能比较起来是很微少，它对叶温的影响通常可忽略。而蒸腾作用往往却是影响叶温的重要因子。

影响叶温的主要内部放热过程是呼吸作用，但是它对于叶温的影响一般是很微小的（第 12 章中可以看到某些例外的情形）。

我们利用英文字母来代表本节第一段所提及的几个过程，并证明：如果 $A + C = B + D$ ，则叶子处于热量平衡。但是如果 $B + D$ 超过 $A + C$ ，则叶子便积累热量，温度上升。另一方面，如果 $A + C$ 超过 $B + D$ ，则叶子热量亏缺，叶温下降。

对于大部分计算叶子的能量关系，只有 A 、 B 和 C 的蒸腾作用部分才有重要意义。这些不同数值的相对作用，首先被看作是在近

似“标准日”条件下发生，这个“标准日”的条件，本章前面已有提及。这样的标准日，热量吸收（B）是太阳辐射最重要的成分。在夏天正午，接受直射光的辐射能强度，多至1.3克-卡/平方厘米叶面积/分钟（图10.2），甚至还要大一些。这个数字包括直接射到叶面的辐射能，和自高空间接反射到叶面的能量。当这些辐射能照射到叶面时，有些被反射，有些被传导，而有些则被吸收。只有被吸收的入射光能，才可以影响到叶面温度。上述被吸收能量的比例值，因叶子类型不同而有变化，但是代表值可能是50%。因此，在晴朗白天的阳光下，被叶子吸收的太阳辐射能大约是0.65克-卡/平方厘米/分。还有一些从其它部位（除天空外）反射来的能量，以及被再反射的红外线能量也被吸收，但这部分能量是比较小的。

上述接收太阳能的速度，足以使一克水（比热为1.00克-卡）的温度在一分钟内升高0.65℃。但是叶子物质的比热要低于水。根据向日葵叶子测定的结果，其比热为0.88克-卡，这大概是一个有代表性的数值。而且大部分叶子相当于一平方厘米叶面积的重量，大大地小于一克。这个数值可因叶子厚度的不同而有变化，但对许多不同类型的叶子来说，其代表值的范围大约为0.02克±0.005克左右。置于“标准日”光强条件下，如果不是由于叶子散失能量和有些能量利用过程中也消耗能量，则吸收的能量可使具有代表性的叶子温度上升值为 $\frac{0.65}{0.02 \times 0.88}$ 或每分钟约为37℃。

实际测量结果指出，置于直射光下的叶温，通常至少要比周围环境的温度高出几度，而有时实际升高到15℃，但这不能作为证明上面计算指出的提高叶温的证据。实际上，叶子显然有着有效的散热机构，以防止叶温过度升高。

前面已经提及，热量散失是热量机理之一。第二，是通过蒸腾作用散失热量，蒸腾过程中，由于水分蒸发，太阳能便转变为动能。每克液体水分子变为水蒸汽分子，在30℃时需要消耗580克-卡能量。一般来说，大多数植物蒸腾作用最强烈时，其速度为3g/平方分米/小时，虽然其速度有时还要更高。这样一种蒸腾强度，每

分钟每平方厘米利用的能量为 0.29 克-卡 ($\frac{580 \times 3}{100 \times 60}$), 这可以把此数值与叶子接受太阳辐射能的数值 (0.65 克-卡/平方厘米/分) 进行比较。

因此, 在强光下, 对蒸腾作用高强度有利的条件时, 蒸腾作用所利用的能量约占叶子吸收太阳能总量的 $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ 。

正如前面已经提及, 如果吸收辐射能的速度和蒸腾强度很大, 则吸收的大量辐射能被消耗于水分的蒸发过程, 虽然在这样的条件下, 它所吸收的全部能量似乎未必都用于蒸腾作用。另一方面, 如果吸收的辐射能很高, 但由于叶子内部水分不足或其它原因, 蒸腾速度很低, 则被吸收的大部分能量, 便通过热量散失的途径而被消耗。

若吸收太阳能的速度相对要低, 而条件对蒸腾作用依然有利, 则蒸腾作用往往成为消耗被吸收的太阳能的主要因子。因此, 高速度的蒸腾与低速度的能量吸收结合在一起, 往往导致叶温低于叶子周围环境的温度。

夜间, 在黑暗条件下, 蒸腾强度通常很低, 对叶温的影响自然很小。但是, 叶子及其周围环境之间的热量交换, 并没有停止。因此, 夜间叶子可从比叶子温度要高的土壤和岩石表面吸收红外线辐射能从而获得能量。同样, 叶子也可通过长波 (红外线) 辐射的方法, 把其能量向较冷的大气中散失。如果叶子散失能量的速度, 超过其吸收速度, 则叶温要低于其周围环境的温度。夜间, 同样可以通过传导作用, 在叶子和环境之间进行热量交换, 但通常其量很小。

植物地上部其它器官的温度, 也同样受着类似于控制叶温的机理的制约。

6—11 水分以液体的形式自植物体丧失

如果把一盆含水量很高的燕麦幼苗用钟罩罩起来, 则在相当短的时间内, 便可以观察到液体从叶尖部位慢慢渗出。在叶尖形成的

叶滴渐渐扩大，最后流向叶子一侧或者离开叶子掉落，这是液体从无损伤的植物体丧失的过程，叫做“吐水”(图6.11)。这种现象非常普遍，尽管尚有很多植物种类还未被观察到，但已有记载的就超过300种。在有利于根系吸收水分而蒸腾作用又相对低的条件下，吐水是最经常又最大量看到的现象。在大部分温带地区，当寒冷夜间与相对温暖的白天交替出现的晚春，上述条件



图 6.11 番茄叶子的吐水现象

更是极其普遍。在这个季节，夜间或早晨，经常可以观察到吐水作用。在草本植物的尖端和其它植物的叶尖和叶缘吐出的水滴，往往会错误地看成是露水而加以混淆。

吐水的过程，是来自位于叶子边缘类似于排水器的结构。这种结构往往又叫“水孔”或“水口”。水分经过排水器向外渗流出来，是由于木质部各成分的汁液发展起来的压力所致，而不是排水器本身的局部压力。这种压力通常认为是与所谓根压相同(参阅第8章)。一般推测，水分所受的压力，是来自木质部导管，通过胞间空隙而后再经过吐水孔排出植物体外。这些不是纯水，至少含有微量的溶质，包括糖、氨基酸和矿质盐类。虽然温带地区的大部分植物，以液滴形式向外渗出水分，其体积很小，但某些热带地区的植物种类，吐水过程中排出的分量却是很大的。印度原产的芋 *Colocasia nymphaefolia*，其幼叶在一夜当中以吐水方式排出的液体，就高达100毫升之多。

在叶子、花和其它器官，还发现一种腺体。某些腺体能分泌水分，更准确地说，是一种稀释溶液。由腺体排出水分或稀释液，显

然是由于腺体本身的生理作用所引起，而不是由于木质部导管溶液中形成的压力（如同排水器那样）所致。糖（如花蜜）和某些矿质盐，便是由某些腺体所分泌的。非溶解性物质如松脂和挥发油，则是由某些类型植物的腺体所分泌的。

第七章 水分的吸收

虽然植物可以通过几乎任何表面去吸收水，但对于陆生植物来说，通过根部以外的其它器官所吸收的数量是很小的。根据观察天然生境中的植物，可以证明，从土壤中吸收的水分和矿质盐类，主要是通过根系进行的。因此，要对水分的吸收作任何充分的研究，必须了解土壤的性质，特别是影响到水分从土壤进入植物根部的性质。

7—1 土壤的成分

一般来说，土壤复合体有五种不同的成分，这就是：

(1) 土壤的矿物质

实际上，所有土壤的母质，都来源于经历无数变化的岩石。岩层通过各种风化过程，变成大小不同的碎片，而大部分土壤主要就是由这些碎片所组成。土壤中岩石颗粒的大小是不同的，从石头和砾石一直到胶体粘粒的亚微粒。根据颗粒的大小，通常把土壤的矿质部分，划分为几种类型。这种分类常常把很大的土壤颗粒除外（岩石碎片、卵石等），现在一般常用的分类法如下：



在不同类型土壤中，各类比例很不相同。

肥沃土壤含有大量的粘粒，对于植物生长非常重要的许多土壤性质，就是来源于这些粘粒。在粘粒组分中，其颗粒呈扁平状和类似片状。大部分粘粒颗粒呈胶体分散状态，并具有胶体系统的性质。粘粒颗粒是复合体，类似于其它许多胶体系统，在颗粒结构内含有水分。相反，砂土和粉砂土壤颗粒，只有其表面才保持水分。因此，

在土壤中含有大量粘粒时，土壤便具有很高的持水量。

胶体粘粒的胶核，当与水分接触时，通常带负电荷。这些带电荷颗粒的存在，使有可能进行阳离子交换，这一点将在后面结合矿质盐类的吸收才详细讨论（参阅第15章）。在钙离子存在时，每个单独的粘粒颗粒便多少完全地凝聚成复合颗粒。在大多数土壤中，大量胶体粘粒呈薄膜形态包围于巨大土壤颗粒周围，并与土壤中有机质牢固地结合。因此，粘粒颗粒的絮聚作用，常常导致除粘粒外还包含有细砂和粉砂以及有机质的复合团粒的形成。这些复合团粒叫做土壤团粒。为了农业利用的目的，充分发育的团粒结构乃是极为理想的，因为这样的土壤结构有利于提高土壤保持湿润的能力，并有利于土壤通气。

（2）土壤的有机质

大部分土壤，都含有主要来自植物残体中局部分解的有机物质，也有少量来自动物残体及其排泄物。有机物质含量比例变化很大，从几乎完全没有（如某些砂粒沉积物）至95%，如某些泥炭土中其含量或许更多。在普通农业土壤中，有机物质含量很少超过15%。

有机物质是土壤微生物大部分活动过程的中心地带。这当中最重要的活动过程之一，就是有机物质的氧化作用，这种作用多半是由于细菌和真菌代谢活动的结果，虽然也许会发生有限的纯化学分解过程。在非常有利于微生物活动的条件下，土壤中有机物质完全被氧化而消失。由于这种原因，在热带地区土壤有机物质，特别是耕作地土壤，其含量是很低的。甚至在较为温暖地区土壤耕作通常引起有机物质的迅速流失而降低其含量，其主要原因是耕种而使通气良好加速分解的结果。基于这种原因，经常把有机物质施加到土壤中去，在优良土壤管理方面是一项普遍的措施。

由于腐烂过程，使土壤中大部分有机物质处于不同的分解阶段。施于土壤中的大部分有机物质，呈黑色无定型物质形态称为腐植质。腐植质主要是由来自植物遗体的纤维素和木质素的分解产物所组成。由于条件不利于有机物质的氧化分解，于是腐植质便积累土壤之中。

(3) 土壤水分和土壤溶液

水通常是土壤的成分，虽然其含量可能不相同（从只有痕迹到足以使土壤饱和，也就是完全充满着土壤颗粒的空间）。土壤水分之中，溶解有不同数量的各种化学物质。这些物质主要是来自岩石颗粒的化学风化和分解；来自有机物质的分解；来自微生物的活动；来自土壤成分和植物根系之间的反应。因此，把它说成土壤溶液比之说成土壤水分更为确切，虽然在讨论土壤水分关系时，通常是不考虑溶质在土壤水分中的含量。

(4) 土壤的空气

土壤颗粒的大小、形状和排列是没有规律的，这就保证土壤中存在着一一定数量的空间，甚至在非常密致排列的土壤中亦然。这个空间称为土壤孔隙。大小空隙数目大致相等的土壤，比之大部分是大孔隙或大部分是小孔隙的土壤，更有利于大多数种类植物根系的生育。在这种土壤中，大孔隙有利于充分地排水和通气，而小孔隙有助于大量毛细管作用以保持水分。任何特定土壤的孔隙，取决于土壤本身的物理条件和化学条件。例如，有利于土壤团粒结构的条件，通常可以增加土壤的孔隙。干土的土壤孔隙的空间可以完全为气体所占据，而当土壤被饱和时则完全为水分所占据。或者通常的真实情况是，部分为水分和部分为气体所占据。在任何特定土壤中，气体和水分的相对比例有所不同，须视土壤中水分含量而定。

在通气良好的土壤中，土壤空气在气体比例方面常常与大气中固有的比例相差不远。相反，在通气不良的土壤中，土壤空气的组成方面，可能发生显著变化（参阅本章后面）。

(5) 土壤生物

土壤植物区系，包括细菌、真菌和藻类。任何土壤中所存在的有生命的生物，大体上最为大量的就是细菌。这当中有硝化细菌、硫化细菌、固氮菌、氨细菌和纤维素分解细菌。细菌能够充分氧化分解纤维素及其类似化合物，是腐植质形成的最重要的原因。细菌的数量，在不同土壤之间，差异很大，而在某种特定土壤中，也随着季节和土壤其它条件的变动而发生变化。在大多数土壤中，每克

土壤含有的细菌数量，介于二百万到二亿之间。随着土壤深度的增加，细菌数量便迅速减少，至底土层开始无菌或实际上无菌。一般来说，在土壤温度（35—45℃），通气良好和供水充足但又不过量的土壤中是有利于大多数细菌的大量繁殖。另一方面，某些种类的细菌属嫌气性，故只有在土壤空气缺乏时才大量繁殖，反硝化细菌和某些固氮菌（*Clostridium* spp.）就是属于嫌气细菌。

一般来说，在酸性土壤中，真菌最为丰富。在这种土壤中，真菌多半代替细菌而作为分解有机物质的主力。

土壤的动物区系，包括原生动物、线虫类、蚯蚓、昆虫、昆虫幼虫和挖穴开洞的高等动物。蚯蚓对于土壤（至少是对许多土壤）结构的影响最为重要。它们的活动，主要是使土壤松散，这就有利于土壤通气和水分分布。许多其它土壤动物，对于土壤结构也有类似的影响。

7—2 大田条件下的土壤—水分的关系

许多地区在土壤表层以下，有一个土壤完全为水分所饱和的水平面。采用任何钻孔的方法，钻入地下至这个深度时，便看到水分处于这一水平。土壤完全为水分所饱和这一点，叫做水位。在任何地区，水位的深度往往不同，有时显著地随着降雨量、蒸发的相对速度、蒸腾的相对强度以及其它因子而发生季节性的周期变化。相对非透性的土壤层，往往妨碍水分向下渗透，而不能充分促使水位暂时升高以至于远远超出真正水位的水平。这种暂时的水位，除了其影响常常只是暂时性以外，实质上与真正的水位对于土壤—水分关系的影响是相同的。

多年来，一直把水分从水位上升到维持土壤潮湿条件的表层土壤的作用，主要归结于毛细管的作用，但现在已经弄清楚，把这种土壤水分来源的重要性强调得太过份了。实验证明，通过毛细管作用使水分从水位经土壤上升，以可以测定的速度也很少超过若干米的高度。典型的壤土中，水分的毛细管上升的绝对高度并没有超过

3米。不但在高度方面，通过毛细管作用使水分在土壤中移动大大低于以往曾经认为的高度，而且在大多数土壤中，水分移动的实际速度也是很低的。

在河流谷地或接近大量水源的地方，水位通常处于土壤表层以下不会超过数米深度范围内。但是，在许多种土壤中，水位远离表土，也就是说，它对大多数植物根系所贯穿的土层土壤潮湿条件很少影响或者没有影响。在许多干燥地区，则完全没有水位。

土壤水分的最主要来源，一部分是降雨（虽然冰雪的溶解也是常有的），它使水分渗入土壤。在干旱地区，这是对植物有效的天然水分的唯一来源。甚至于在相当湿润地区，一年中的旱季期间，这也是在大多数土壤中有效水分的主要来源或者唯一来源。在许多干旱地区，灌溉对于供应农作物水分也是一个重要的途径。灌溉水分的渗透特性，本质上也类似自然降水。

现在让我们来研究渗透而来的水分是怎样在土壤里分布。我们假定，被研究的土壤是相对干燥，也就是说，含水量大体上保持在田间持水量以下（参阅后面），而对于若干米深以下的土壤结构，实质上是均质的。而且我们还假定，水位远离表土，对于下层土壤的水分条件没有影响。

随降雨或者灌溉而来的水分通过表土层进入土壤，使含水量增加到足以开始引起土壤毛细管的水分分配。重力作用也有影响，但是在假定条件中，与毛细管向下作用力量相比较是如此微小，以致可以忽略不计。因为外来的水分是通过土壤分配，所以水膜逐渐变得稀薄，直至水分沿毛细管向下移动终至小到可以忽略不计为止。当这种土壤水分稀薄到一定限度时，则土壤水分此时可被看作只是占据着土壤中最小的空隙。

这种表土潮湿覆盖层的深度，将决定于毛细管作用而使水分可能向下移动的范围。对于一定数量的水分来说，砂土最大而粘土最小。再者，这种土壤潮湿层的含水量，近似于一致，而且在土壤潮湿层和与干旱土带之间，其界限是非常分明的。

水分在毛细管中的移动变得小到可以忽略不计以后，土壤潮湿

层的含水量，便称为田间持水量。除非水位是在土表几米以内，否则在降雨和灌溉后两天或少于两天内，大多数土壤便达到其田间持水量。掌握土壤的田间持水量远非为水分所饱和这一点是相当重要的。田间持水量的变幅介于土壤干重5%（纯粹砂土中）到45%（粘土中）之间。

现在又让我们假定，在土壤表层由于蒸发作用或者蒸腾作用所丧失的水分不是很大量之前，再次把等量水分灌入上述相同土壤。在达到毛细管作用接近新的平衡以后，表层土壤并没有增加含水量，但这一层下面的第二层，便被湿润至其田间持水量。换句话说，第二次施加的水分，等于第一次的水量，它不是用于增加早已湿润到超过田间持水量的土壤层的含水量，而是由于毛细管进一步移动的结果，从而提高了第二层土壤的田间持水量，而这一层的位置恰好处于第一次因降雨而被湿润的土层区域下面，同时其厚度也大体相等。虽然在这些条件下水分分布的严密机理或许是相当复杂，但是第二次增加的水分，似乎是在重力作用下引起水分通过土壤湿润层而简单流动才产生的作用，在此以后，水分通过毛细管作用而分布到较低的土壤干旱层。

于是，持续降雨或灌溉，就会继续深透到被其田间持水量湿润的土壤层。如果水位不太深，而丰富的雨量或大量的灌溉而使水分渗入土壤，且能被生长于其上面的植物所利用的水量又不太多，则最后从土壤表面直至水位的地方，都将被其田间持水量所湿润。如果再加供给土壤以水分，则在水位以上的整个土壤大部分都达到其田间持水量以后，这种水分就在重力作用下经过土壤向下渗透，而且将变成地下水的一部分。在更加湿润地区的许多土壤中，至少在每年潮湿的季节里，这样的条件是很普遍的，这就表明水位不是处于太深的地方。这种水分向下渗透到水位的作用，乃是影响表土以下的水位深度的一个重要因子，当然这个因子在不同季节之间常常有着巨大变动。

前面所讨论的只是一种可能存在的最简单情况，就是将其看作是均质的土壤。但是，大部分土壤是由若干个特殊层次的垂直连续

带组成，每一层次多少都有其特殊的理化性质。甚至由于犁耕或其它栽培活动而长期连续翻动以后，至少还有某些原始土壤层的外貌，依然保持不变。在犁耕层以下的层次范围内，土壤的原始结构组成，通常保持其原来的完整性。虽然个别的土壤层其本身常常是完全的均质状态，但是在特定的土壤中，每一个这样的层次，可能有其本身各不相同的田间持水量。因此，不同层次的含水量，即使在水分毛细管分布达到平衡以后，也可能是完全不同的。

7—3 永久萎蔫百分率

当生长于土壤之上的植物刚好表现永久萎蔫状态时，则该土壤含水百分率（以土壤干重计算）就叫做永久萎蔫百分率（又叫萎蔫百分率、萎蔫点、凋萎系数）。如果不对土壤供给水分，那么永久萎蔫的植物，就不能恢复其膨胀度。永久萎蔫百分率是土壤水分关系的生理指标。

在广泛测定永久萎蔫百分率之前，可以假定各种植物对于土壤含水量的吸收能力有着显著的差别。例如，假定能忍耐干旱条件的植物种类，在其外观上显现出萎蔫之前，比之那些遭受干旱时便立即显现出损伤和死亡的植物种类，更能吸收低百分率的土壤水分。但实验结果表明，大多数植物种类，在其出现永久萎蔫之前，在特定土壤类型中其含水量减少的数值是相同的。某些耐旱的植物种类，则被认为是例外。

虽然根据测定生长于特定土壤中的大多数植物，对特定土壤的永久萎蔫百分率表明没有显著的变化，但是，它们的萎蔫百分率却随着土壤类型不同而有很大变化。在一些粗砂土壤中，当生长于其上的植物发生永久萎蔫时，土壤中剩余含水量只占土壤干重的1%；而重粘土这个数值可以达到25%。

永久萎蔫百分率的意义在于：当土壤含水量低于这个数值时，植物就不能生长。出现萎蔫的植物依然不断吸收土壤中的水分，但吸收的速度极慢，以至不能使膨胀度恢复过来，因为萎蔫的植物，

其蒸腾作用的速度（多半属角质层蒸腾），超过了植物自永久萎蔫百分率（或土壤水分最低含量）土壤中吸收水分的速度。

7-4 土壤—水分势

前面在讨论植物细胞和组织的水分关系时，已经指出，就表示水分关系的动态而言，水分势是最有意义的单位，因为植物吸收水分的所有问题，都牵涉到土壤和植物水分关系的问题，所以，如果使用动力学单位来阐明植物对水分的吸收，那么把水分势的概念引伸到土壤尤为理想（图 7.1）。

土壤水分势总是负数值，并含有两个主要成份。其一是，土壤溶液的渗透势，在大多数土壤类型中，其负数值很少低于几十巴，则盐碱土却显著超越这个数值而属例外。其二是，土壤颗粒和水分子之间的吸引力。这种衬质力同样也参与吸胀作用（参阅第 4 章）并可以达到相当巨大的数值，特别在干旱土壤中更是如此。在潮湿土壤中，有着很高的含水量或田间持水量，于是渗透势便是决定土壤水分势负值的主要成分。在干旱土壤中，基质力几乎是完全决定

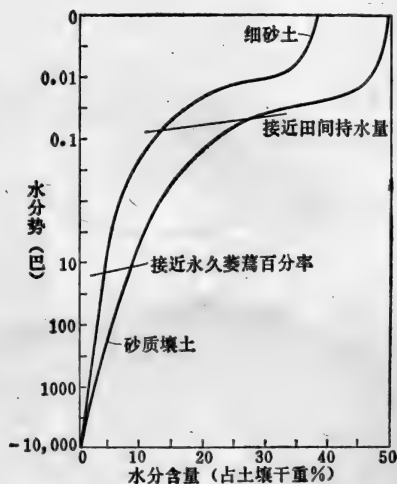


图 7.1 在整个土壤水分范围内两种土壤水分势和土壤含水量之间的关系。注意：图中纵轴的刻度是 1 的对数

（引自 Russell 的资料 1939）

土壤水分势更大负值的成分。在绝大多数土壤处于饱和状态时，水分势仅仅稍低于零，处于田间持水量时也不超过 -10 巴，而处于永久萎蔫百分率时，大约接近 -15 巴。土壤含水量处于萎蔫百分率以

下范围时，水分势的负值急剧增大，以至可被植物吸收的水分是极为少量。当土壤含水量位于饱和状态和田间持水量之间时，植物吸收水分就没有受到阻碍，因为此时土壤水分势较低，但对大多数植物来说，因为土壤通气不足，于是对水分吸收的速度也减慢。

在大多数土壤中，处于永久萎蔫百分率和田间持水量范围内的水分，植物较易于利用。一般来说，沙质土壤这个范围较窄，壤土则较宽，而粘土则最宽。因此，在田间持水量范围内粘土含有最大量的有效水分和无效水分，壤土次之，沙土最少。

7—5 根和根系

植物根系如同其地上部，形态和结构常常是有差别的(图 7.2)。但是，绝大多数的土壤条件，对于根系的分布有着显著的影响。虽



图 7.2 在肥沃粉砂壤土上冬小麦分别在降雨量为26至32英寸(左)，21至24英寸(中)，16至19英寸条件下，一般根系的发育
(引自 Weaver 和 Clements 1938)

然根系穿越土壤的深度，部分决定于植物种的特性，但是，也会随各种土壤因子而改变。例如，在排水良好的土壤中，植物根系可以长得

深并有大量侧根，而表土下面 1 分米或 2 分米深处有积水的土壤中，同一种类的不同植株，却是结构上完全不同的浅根系。有岩石层存在，或如硬盘一样极其密实的土壤层，也可限制根系向深入发展。

在排水良好的土壤中，大部分农作物的根群，主要分布于表层至 1—2 米深的区域。个别一些根系穿越至更深的部位，而在许多农作物中，少数根系可以深达 3 米。树木根系扎入土壤的深度，并没有通常想像的那么深。大部分巨大成年树木的根系，通常多发现于 1 或 2 米的上层土壤。树木根系的生长，其深度很少超越表土以下 4 米。

当种子萌发时，最初出现的根叫初生根。这是由胚里早已分化的顶端生长区域发育而来。初生根可以看作是植物主轴向下的伸展，它逐渐延长，直径增大和产生侧根。初生根的侧根和次侧根，叫做次生根。

初生根及其侧根，统称为初生根系。种子植物的初生根系只能由胚胎发育而来。许多种类的植物，只有初生根系持续存在，至少是作为主要的根系贯串于多年生植物的一生之中，尤其是某些木本植物，这种初生根系可能是极其巨大的。

所有其它的根系，—不管其发育于植物任何器官，均叫不定根。来自鳞茎、块茎、球茎、地下茎和插条的根系，均属这一类型。不定根，甚至可以来自某些植物的叶子如秋海棠、落地生根和蕨类植物。这种根系，也可由许多植物垂直茎的最低位节间发育而来，尤其是单子叶植物，更是如此。在某些植物中，例如玉米，可由表土上面的节间长出不定根并发育，成为所谓支柱根。当不定根由茎产生时，最普遍的是在节间长出。

通常把植物的根系，区分为两大类型；即主根系和须根系。实际上，所有不定根系均属后一种类型，而在前一种类型中，初生根系占优势，而初生根本身常常是显著的。

7—6 根系的吸收区

水分和矿物盐的吸收，大部分是在根部末端部位进行。由于根

系的强烈分枝，所以在成熟植物根系上面，通常具有数百万的根尖。从生理学的观点来看，根系所具有的根尖数目，或许是影响植物从土壤中获得水分和矿质盐类的最重要指标。

在湿润空气中生育的根群，其根尖外部形态，最容易观察。在精密检验根尖时发现，用放大率不需大于手持放大镜的倍数，就能清楚辨别出四个互相区别但又彼此联系的根区，在许多植物中甚至用肉眼也能看到。在根部顶端有一个非常短的根区，呈白色，俗称根冠。紧接根冠上方，且局部为根冠所覆盖，便是分生组织区，这是大量细胞分裂的根区，其长度很少超过1毫米，略带黄色，以此可与其他根区相区别。在分生组织的上方，为细胞伸长区，其长度通常不大于几毫米，在这里根长度可以大量地伸长。再在这个根区的上方，通常是根毛区，上面附生着纤弱的类似毛状的表皮细胞向外突出，常称根毛。根毛区在长度上的变化，取决于植物的种类及其根系所处的生育环境条件。

大量证据表明，在根尖区，最大量吸收水分是与根毛区或者根毛大量发育的根区相适应。在细胞延长区，水分吸收速度也很高，但水分通过根冠和分生组织区进入根部则相对减少。

整个根部（从根毛区到分生组织区）吸收矿质盐类的数量完全相同。根尖的分生组织区，对于积累和保持矿质盐类所具有的能力也很高（第15章）。

根据根端的测定，根部吸收区的长度，随植物种类、根龄以及根部所处生育条件而有巨大变化。紧接根毛区的上方，根部有一层或多层的外细胞层，变成了木栓化或木质化或两者兼备，而老龄根已发育成木栓形成层（参阅本章后面部分）。

通常认为，通过老龄的木栓化根部吸收水分，是很少见的。但是，实验证明，许多树木根部相当多数量的水分，可以通过根部这些部分去吸收。通过森林树木木栓化根部所吸收的水分，多于通过这些根末端的非木栓化部分这也是可能的。

7—7 根部解剖学

如果通过根尖从中央纵切（如图示）并置于显微镜下观察，则可看到根部各区解剖学（图 7.3）。根冠是一个多少呈笔套状的细胞群，罩于分生组织区的末端。根尖通过在土壤中的生长，就会逐渐使根冠外部末端细胞脱落，但是这些细胞又被产生于分生组织区外部细胞层通过细胞分裂而形成的根冠新细胞所代替。

根尖的分生组织，是由细小的具有明显细胞核的薄壁细胞组成。当通过细胞分裂而形成新细胞以后，它们便开始增大体积主要是沿根部长轴方向扩伸。分生组织细胞的分裂及其随后的伸长，便导致突破生长区，使根冠通过土壤向前伸进，这就是根部长度的原因。细胞伸长的范围，在长度上不会超过几毫米。只有根尖的一小部分（至多不过是几毫米），是通过土壤向前伸进。因此，正在生长的根尖，一旦通过分裂形成的细胞，接着就继续伸长，今天在分裂区的细胞，明天就在细胞伸长区，其后分生组织继续分裂，又在其上产生新的细胞层（参阅第 19 章）。

通过根毛区横切面的典型根部解剖学，如图 7.4 所示。幼根的结构，表明许多显著的特征，皮层比较厚，例如，肉质根其厚度往往是中柱半径

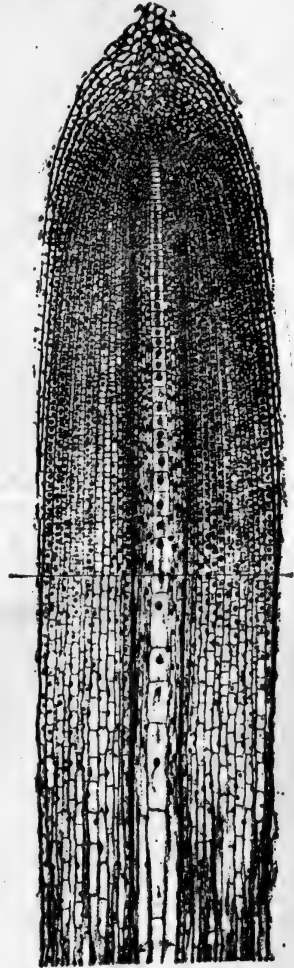


图 7.3 洋葱根尖的中央纵切面（长度大约3毫米）
（引自 Tillman Johnson 的照片）

(主要的维管束中心)的若干倍。在根部皮层,其细胞间隙也十分显著。在根部几乎肯定有内皮层存在,它一般被看作是相当于皮层的最内层。恰好就在内皮层存在着一个薄壁细胞中柱鞘组织的狭窄区。这个范围常常是连续性的,但是在某些植物(后面将要叙述)也可能是中间断的。

在根部之中初生木质部和初生韧皮部呈现放射状排列。如同横切面所见,初生木质部,是呈多条(通常是2至5束,虽然有时可多达20束)放射束。许多植物根部中央是由木质部组成,而另一些植物(尤以单子叶植物为甚)则由髓部组成。通常木质部放射束的终点与中柱鞘相连接,但在某些植物它们则穿越内皮层,从而把中柱鞘环分割成一系列不连续的弓形(如横切面所见)。根部的初生韧皮部呈组织斑纹(如横切面所见)与木质部的位置交替排列着(图7.5)。

产生于根部组织的各个类型的细胞结构,实质上与产生于茎部相应类型的细胞结构相类似(第8章)。

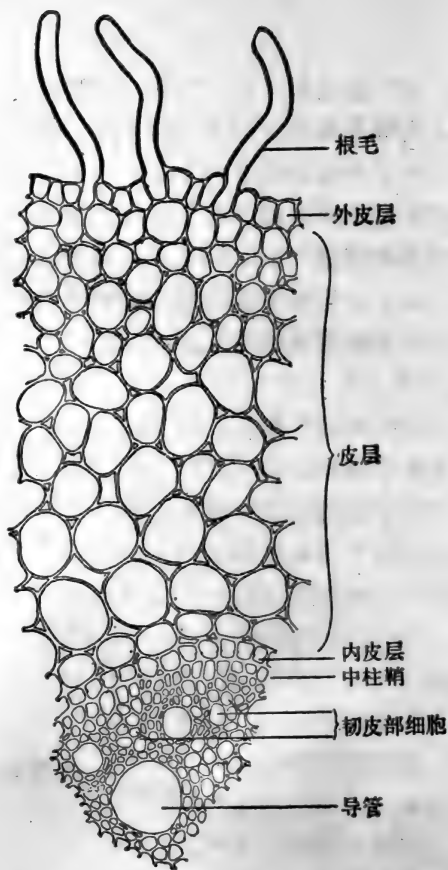


图 7.4 通过根毛区的玉米幼根(部分)横切面

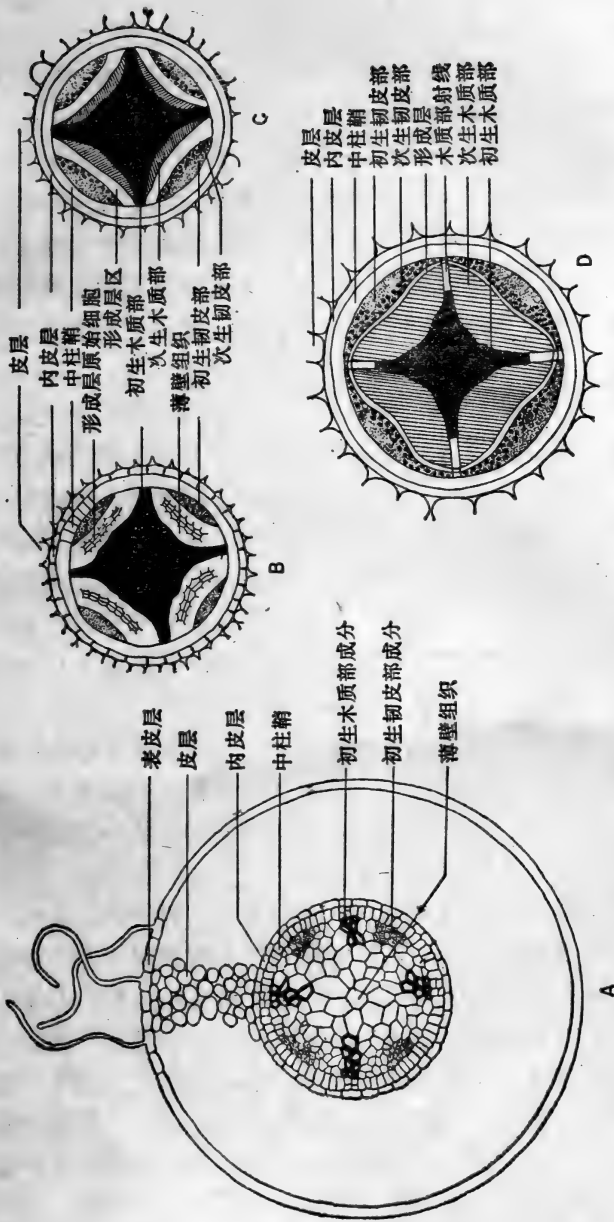


图 7.5 双子叶植物次生韧皮部和次生木质部发育模式图示：
 A. 横切面示出初生木质部和韧皮部成分 B. 根部中央范围示出初生木质部（黑色），初生韧皮部（斑点）和初生形成层成分。注意整个根部中心变成初生木质部 C. 晚较阶段示出次生木质部和次生韧皮部的发育 D. 后期阶段示出更广阔的次生韧皮部和次生木质部，以及一个完全环绕着木质部的形成层。

除少数情形以外，所有多年生以及许多一年生植物的根部直径不断增粗，因为它们依靠形成层活动而增大其年龄，发源于幼根的形成层，居于韧皮部组织束的内侧和居于木质部束的外侧。据横切面所见，初生成层就如一条波纹带，穿越各韧皮部束的内侧和各木质部束的外侧。这种形成层一旦分化，就在其内侧表面产生次生木质部，而在其外侧表面则产生次生韧皮部。在形成层内部至初生韧皮部的部位，通过根部形成层活动最初形成的次生组织要特别快速。由于这种生长速度的差异，根部形成层横切面就很容易呈现圆形状态，此后，形成层细胞的分裂速度，就大体等于围绕着整个形成层周围。

大多数多年生植物的根部，迟早都将为木栓细胞层所包围。初生木栓形成层，常常起源于中柱鞘。由于木栓形成层的活动而产生木栓细胞层，而根部皮层（包括内皮层）便开始破裂，这些组织的细胞便死亡、腐烂和脱落，因此，老根具有平滑且带褐色的特征。只有皮孔能穿破木栓质的覆盖。随着年龄的增长，次生木栓形成层便逐渐深伸韧皮部组织。这就导致中柱鞘和老龄韧皮部逐渐丧失。因此，老根的皮肤，实质上类似树干和树木较大枝条的皮层（参阅第19章）。

在没有出现次生增厚的植物根部（如许多单子叶植物），表皮细胞层可以完整保留，并且往往达到木栓化。在另一些植物，表皮层可能死亡和腐烂，但当出现这种情形时，皮层以下的一层细胞便依次成为木栓化。

初生根系的侧根常起源于中柱鞘，其中多数恰在根毛区上方形成。通常侧根起源的位置，正相对于初生木质部束。在大多数植物中，侧根形成的最初阶段是通过恰好位于内皮层内侧的若干中柱鞘细胞分裂而发育成为分生组织细胞群（图7.6）。通过一系列连续分裂活动，这些细胞很快便形成一个具有根冠、细胞分裂区等等特征的根部尖端分生组织。随着这些分生组织的发育，内皮层和附于内皮层表面的组织，首先被压缩而后破裂。正在伸长的侧根，通过附于其表面的组织而穿出，同时部分是靠机械压力的作用，以及或许

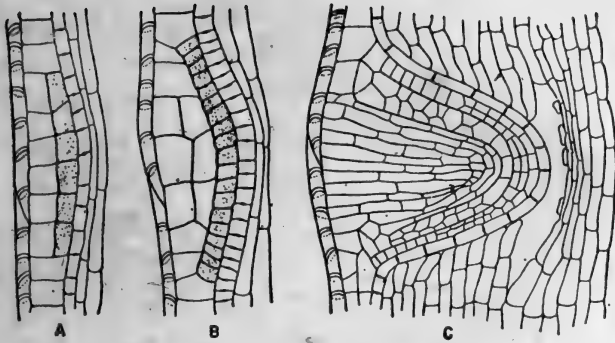


图 7.6 侧根形成的三个阶段。发生于中柱鞘的分生组织细胞（斑点）和由此发育而来的侧根细胞

部分是靠消化其所穿越的组织。最后，侧生的幼根，从形成侧根的部位显露出来，并且变成外形上明显可见的根系的一部分。由于正在伸长的侧根具有这样的穿透作用，促使老龄木栓化组织破裂，这样也可部分地解释为通过木栓化根部以吸收水分的原因。（前面已曾讨论）。

7—8 根 毛

根毛是根毛区表皮层细胞向外的突伸物，根毛区的长度因植物种类及其生育环境而异，一般可从几毫米到数厘米。既然根毛区是居于细胞伸长区的后面，那么单独的根毛就不可能沿根轴通过土壤而向前伸进。任何迅速生长的根尖，新根毛恰好位于伸长区后面不断发育。于是新根毛在接触土壤不同部分过程中不断发育，这个事实的基本意义就在于吸收水分和矿质盐类。很多根毛在整个生长季节依然活着，而在少数植物中，根毛能变成木栓化或木质化并持续生活一年或更长时间。

植物根系的根毛分布和数量，看来是有明显变化的。某些植物只有少几条特征性根毛或没有根毛，而另一些植物，其数量则显著受到根部生育环境条件的影响，还有另一些根系，在相当广阔范围内生育，却有着大量的根毛。

根毛实质上是由表皮细胞的外壁，靠近细胞末端的部位，多少与表皮层细胞的长轴形成一个直角呈管状的伸出物，它是表皮细胞的完整部分(图 7.7)，根毛只能从某些表皮层细胞发育而来。其长度

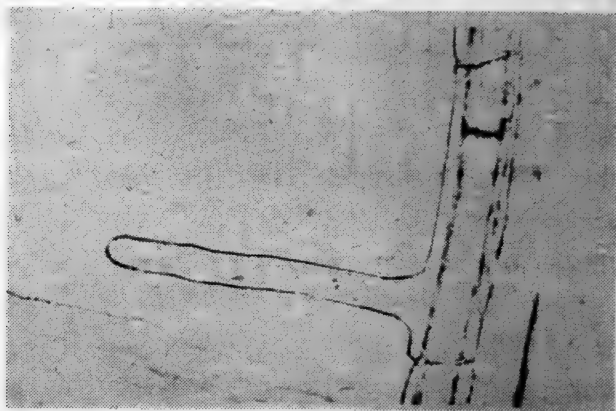


图 7.7 幼根的根毛
(引自 Tillman Johnson 照片)

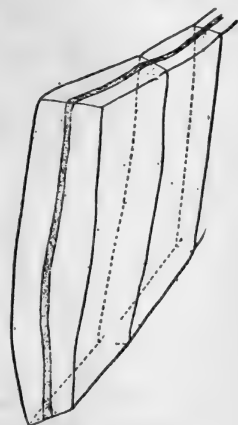
从短于 1 毫米到大约 1 厘米范围，而其直径通常为 10 微米左右。有些根系，每平方毫米的根部表面，附有多达几百条根毛，虽然，通常每单位面积的根毛数目没有那么多。在根部特定面积上，由于有根毛存在，通常可增大根部接触表面积 3—10 倍。

根毛的细胞壁，主要是由纤维素和果胶类化合物组成。细胞壁外层，似乎完全是由果胶类化合物构成（大部分属果胶钙）。具有韧性的根毛和土壤胶粒彼此粘着，就是这种果胶胶膜作用的结果。由于根毛与土壤胶粒彼此之间紧密粘着，因此，应用洗涤方法或其它任何方法，要使大部分根毛无损伤或无损坏地与土壤分开是有困难的。属于表皮细胞之一部分的根毛，其内壁充满着一层稀薄的原生质，并与表皮细胞原生质相连接。

7—9 水分通过根部的途径

水分进入根部，主要是通过根毛和根尖表皮细胞的细胞壁。来

自外皮层细胞的水分，经过连续排列的皮层薄壁细胞，然后进入内皮层细胞（图 7.4）。内皮层细胞壁，往往不是一般的结构。这种细胞的一种类型（图 7.8），其径向的内表面，存在着一条越过细胞壁的稠密带。这条稠密带叫做凯氏（Casparian）带，常呈木栓化，其宽度和结构，因植物种类的不同而异。这条稠密带的存在，阻碍着水分通过细胞壁的移动。某些种类植物，内皮层细胞壁非常之厚，但这些植物，对应于木质部组织每一面的外端（如横切面所示），却存在着一些孤立的薄壁内皮层细胞，叫做“通道细胞”（*Passage cell*）。这些细胞可能有助于水分和溶质通过内皮层的运输。通过内皮层细胞成熟而发育的侧根原始细胞，也许有助于水分和溶质通过内皮层细胞的运输作用。



中柱 ← → 皮层

图 7.8 内皮层细胞的凯氏（Casparian）带部位示意图

通过内皮层细胞以后，水分便进入木质部导管，但在大多数植物，要进入木质部导管还得越过几层中柱鞘细胞。大量证据表明，大量水分以径向方向，经过所谓“自由空间”（而不是经过原生质和液泡）的主要成分——细胞壁而横越根部（参阅第 15 章）。许多木本植物和其它类型植物之中，当水分通过老龄木栓化根部而被吸收时，水分横越组织的过程，与上面所述有所不同。在到达木质部组织之前，水分必须依次经过栓化细胞（木栓细胞），而后进入次生韧皮部和形成层。

7—10 菌 根

在许多种类植物的根部，能够正常地感染着真菌的菌丝体。这样的根部和与其结合的真菌菌丝统称菌根。在外生菌根，菌丝体主

要附于根部外面，形成类似鞘状的斗蓬围绕根部。某些菌丝，也可伸入根部皮层区。内生菌根的菌丝，主要附于表皮层和皮层的细胞。真菌的感染，一般通过寄主引起根毛停止形成。在某些植物种类，由于真菌感染的结果，导致寄主植物根尖形成叉状分枝。许多权威学者认为，在大多数维管束植物的根部，都有菌根。

在许多森林植物种类中，例如山毛榉、栎树、北美胡桃和许多针叶树，都发现有外生菌根。生长于富含腐殖质的土壤中，外生菌根特别多。与森林树木共生的菌根，一般多是真菌担子菌纲。为外生真菌感染的寄主根部，常常为真菌菌丝密集地覆盖着，以至寄主根部甚至没有一部分能与土壤直接接触。

在兰花、石南和龙胆科的许多种植物以及某些树种如槭和胡桃等均发现有外生菌根。

看来由于真菌菌落缺乏分解纤维素或木质素所必需的酶系统，因此，真菌的感染不能引起寄主组织的腐烂。菌丝能够伸入幼嫩的正在生长的寄主根部细胞。于是，真菌便能够利用寄主未被杀死的组织的细胞以吸收碳水化合物和氨基酸。菌根联合体被认为是共生关系。真菌菌丝能极大地增大根部表面积，因此，可以设想，这将会增大植物对水分和矿质盐类的吸收。

真菌的菌丝体，有助于增大对水分吸收的能力，这对于某些寄主植物的生存，可能具有非常重要的作用。各种松树，具有生活于保水能力相对差的砂质土的能力，可能与菌根有关系。没有被真菌感染的松树，其蒸腾作用表面积为根部表面积的3倍。这样的比率，看来不利于这种松树的生存，因为在这个区域内，土壤水分条件经常处于半亏缺状态。在松树根部，有菌根存在，估计可以增大吸收面积达许多倍，于是形成一个非常有利的蒸腾作用的表面积/根系吸收表面积的比率。

菌根除了能增大对水分吸收以外，还极其有力地证明，菌根也同样能促进对矿质盐类的吸收。例如，对生长于湿草原土的松树进行实验，发现长有菌根的松树比没有菌根的松树对磷（P）的吸收增多234%，对氮（N）的吸收增多86%，对钾（K）的吸收增多75%。

7—11 根部对水分的吸收

按照植物吸收水分的观点，水分在土壤中容易移动和不易移动以至完全不能移动之间，应该加以明显地区别。如果水分的毛细管运动容易发生，那么当植物吸收水分时，水分的运输就可朝向植物幼根移动。在毛细管作用下，水分在土壤中以相当快的速度移动时，要有两个主要条件：(1) 任何土壤中，水位之上的范围不得超过数米。(2) 在任何上层土壤中，经暴雨或灌溉以后，并在土壤含水量降低至其田间持水量之前。由于与根尖接触的包围土壤颗粒的水膜的水分减少，因此大量的水分便通过毛细管作用朝向这些颗粒移动。水分这种通过土壤毛细管移动的实际速度，可能是影响植物对水分吸收速度的一个因子。但是，根系的生长不是停滞不动，而是多少不停地穿越土壤继续生长。一般来说，随着土壤潮湿度增大到田间持水以上，大多数植物种类的生长速度便降低，这是因为，土壤空气相应减少之故。因此，在水分毛细管移动的土壤中（必需相对潮湿），其根部伸长速度，要低于其它条件相似而稍为干旱土壤中的根伸长速度。根尖穿越土壤的持续生长，使它与土壤其它部分的水分相接触，以致即使水分毛细管移动至土壤某个部位已告停止，也由于根尖本身伸长而进入尚未耗尽水分但仍可产生毛细管作用的土壤区域，从而重新使水分毛细管运动以达到根尖部位。

许多植物长时间生长于含水量介于田间持水量和永久萎蔫百分率之间的土壤条件下。土壤含水量处于这个范围内，水分的毛细管移动十分缓慢。一旦存在于与根尖接触的土壤颗粒的大部分水膜水被吸收，那么，如果土壤含水量低于田间持水量，则通过毛细管作用从附近土壤移来的水分，就不能以任何显著数量来补偿。

当土壤含水量低于田间持水量时，水分朝向根部移动的速度减慢，因此，根部获得水分，主要是通过根系不断生长以穿越土壤，从而增大对水分的接触吸收作用。许多植物成熟的根系，具有数百万个根尖。这样大量的根尖，每一个均通过土壤而不断向前伸进，

就有可能留下一道痕迹，而供吸收的大部分水分则存在于（与根尖接触）土壤颗粒之间的细小空隙之中。相当大量的水分，就是以这种方式被吸收，至少在某些种类植物是如此。例如四个月龄的一株黑麦全部根群总长度，估计等于623公里。因此，黑麦根群长度，平均每天大约增加5公里。此外，还曾统计每日平均形成的新根毛，其长度将近90公里。这种根群的伸长速度，在田间持水量条件下，每天从砂质土中吸收的水量有1.6公升，而从重粘壤土中吸收的水量为2.9公升。

同一植物根系的不同部位，往往分布于水分势不同的土壤区域，其中有些可能处于永久萎蔫百分率以下。很多种类的植物在这样的条件下还能生存，甚至还能生长。

7—12 水分吸收的机理

由于蒸腾作用的结果，叶子叶肉细胞的水分势负数值增大，于是引起木质部导管中水分转为张力状态（负压），从而导致木质部导管中水分势降低（第8章）。在根部吸收区，木质部导管的水分势一旦超过邻近细胞时，就可以越过根部而形成水分势梯度，其负数值将从细胞到细胞，从表皮层到木质部，逐渐增大。这种梯度的性质，将在第8章加以详细讨论。

无论何时，幼根细胞的周围细胞壁水分势负数值，总是大于土壤的水分势，水分才能从土壤进入根部。既然多数土壤的土壤溶液渗透势的负数值，只是一巴的小部分，因此在水分能从含水量等于或者大于田间持水量的土壤中进入根部之前，根部吸收细胞的水分势，并不需要很大的负数值。

刚才所述的水分吸收过程，通常叫做“被动吸收”，因为水分进入根部是由起源于植物顶端的状况所决定，而根部细胞看来只是起辅助的作用。蒸腾作用通常是决定着增大叶肉细胞水分势负数值的过程（第6章），虽然植物地上部器官如茎顶端、幼叶和幼果的生长在植物顶端区也可以产生较大的负数值水分势。

前面所述的水分吸收机理，无疑是大量吸收水分进入植物根部的原因，但是已经知道它不认为是在植物体内起唯一作用的水分吸收机构。在很多种类植物，称为根压的内部压力，常常在木质部导管部位发展起来（第8章）。由于根压所引起的树液溢泌作用，也可以利用某些类型的植物，将其切除顶端的根系，浸于蒸腾测量计而加以证明（图7.9）。经过一小时之后，稀释液便开始从切除顶端的部位

渗出，而被吸收的水分，将在蒸腾测量计的毛细管侧臂中，通过半月形弯面的移动而表示出来。只要测定溢泌出来的水分体积，便可发现它大体等于被吸收的体积。换句话说，水分的吸收和在植物体内向上行方向移动，是由于根细胞内部所发生的过程所引起。这一类型的吸收作用包括局部位于根系的吸收机理，通常均称谓“主动吸收”。吐水（第6章）根压和主动吸收，通常均被看成是同一现象的不同形态。

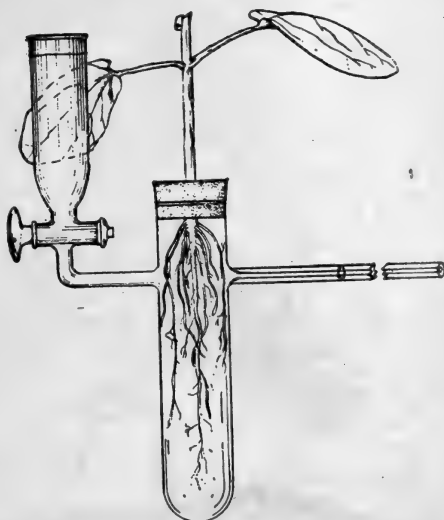


图7.9 由于幼嫩植物根系水分主动吸收，而引起树液溢泌作用的蒸腾测量计装置图示

充分的证据证明，植物根部具有一个主动吸收的相对简单的渗透机构，但也不能肯定它就是决定着根压、木质部溢泌作用和吐水的唯一机构。已经证明，很多种类植物的木质部导管汁液的渗透势及其水分势很少超过 -2 巴。但是这个负数值已大于多数土壤田间持水量或含水量很高条件下的水分势。因此，可通过根部细胞的“多层细胞膜”，使水分自土壤向木质部导管进行渗透性移动，尽管事实上这些根部细胞负数值的渗透势，不是大于土壤溶液也不大于木质

部导管的溶液。对水分渗透性移动机构的解释是：它是由于从表皮层到木质部导管横越根部从细胞到细胞形成一个稳定的负数值水分势梯度所致。不过，水分经过细胞壁也能产生一定的移动的可能性也不能忽视（参阅第 15 章“自由空间”一段）。

虽然主动吸收渗透机构的存在没有多大疑问，但是若干实验的结果却难于与水分吸收这种过程全部是依靠这种机构之作用的观点相一致。因此，假定所存在的主动吸收是一个辅助机构，而作为这个机构的动力，则取决于根部细胞的代谢活动。

但是，代谢过程对水分主动吸收的影响多半或者全部都是间接性质。细胞吸收矿质盐类是显著地受到细胞内占优势的代谢条件的影 响，特别是受到有氧呼吸速度的影响（第 15 章）。而且有充分的理由使能相信：矿质盐类进入导管多半也是受到邻近生活细胞代谢条件所控制。因此，代谢条件可能影响着木质部液体和土壤溶液之间的渗透陡度，因为代谢条件也能影响矿质盐类的吸收及其从细胞到细胞之间的移动；同时代谢条件对于水分主动吸收的影响多半或全部是通过这种方法或其它间接方法以发挥作用。

虽然某些植物在一定条件下由于主动吸收（第 8 章）的结果而溢泌出来的水分是相当大量的，但一般来说，由于这种作用而进入植物体内的水分体积，和由于被动吸水而进入植物体内的水分体积比较起来，还是很小。主动吸水在降低土壤含水量的效果，似乎也显著低于被动吸收的效果。主动吸收的机构，也不能逆着负数值大于 -1 或 -2 巴的水分势去吸收水分；而被动吸收机构则导致以较快的速度对水分的吸收，直至基质水分势接近永久萎蔫百分率（接近 -15 巴）为止。

7—13 影响水分吸收速度的环境因子

任何能够影响土壤水分势和幼根外围细胞壁水分势的因子，都会影响到水分的吸收速度。而且植物根部通过土壤的生长，或多或少都是持续进行的，因此当土壤含水量低于田间持水量时，则只有

根部生长连续进行时，才有可能以相当巨大的速度吸收水分。因此，影响根系生长速度的因子，也会显著地影响着被吸收的水分数量。

根据前面的讨论，可以清楚地看出，蒸腾强度极大地影响着水分的吸收速度。因此，任何能够影响蒸腾作用速度的因子，也将间接地影响着水分的吸收速度。反之，正如讨论蒸腾作用时已经提及的，任何能够影响水分吸收速度的因子，也同样会影响到蒸腾强度。现对影响水分吸收速度比较重要的土壤因子进一步加以讨论。

1. 土壤有效水分

一般来说，土壤有效水分，被认为是土壤中可供利用的那一部分水分，它超过永久萎蔫百分率。由于土壤含水量自田间持水量降低到永久萎蔫百分率，所以对植物有效的水分也减少，因而促使吸收水分速度降低。这种影响在某种程度上是由于叶子渗透势在土壤含水量降低时变成很大的负数值所抵销，至少在若干种类植物是如此。正如下一章将要讨论的，在比较极端条件下，叶子细胞的水分可能变成张力状态。因此，当土壤一水分势降低时，叶子的水分势便出现极大的负数值。这样就能提高被动吸水机构的功效。

土壤含水量低于永久萎蔫百分率时，植物吸收水分是如此缓慢，以至通常不能维持叶子细胞的膨胀度。土壤含水量相对高于田间持水量范围时，这就引起许多种类植物吸收水分的速度降低，因为含水量提高而伴随着土壤通气条件降低（后面将要讨论）。

2. 土壤温度

许多种类植物在土温过于冷冻时，便会降低对水分的吸收速度，但是这种效应的准确程度，因不同植物而异。一般来说，原产于温暖地区的植物，当土壤冷冻超过原产地低温气候时，其吸收水分的速度便大大降低。例如，西瓜和棉花均属温暖季节的作物，在 10°C 时其吸收的水分只有 25°C 时的20%，而甘蓝属于寒冷季节的作物，在低于上述两种温度时，其吸收的水分则为高温时的75%。土温与水分吸收速度之间的关系，根据白三叶草在几种土壤一水分势情况下所得的蒸腾强度如图7.10所示。类似的关系，毫无疑问，对其它种类植物也是适用的。因此，根据这样明显的道理，可以知道

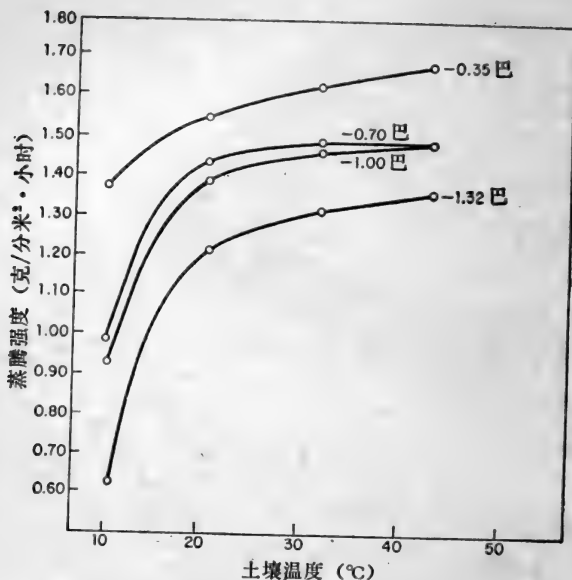


图 7.10 不同的土壤—水分势下白三叶草的蒸腾强度与土壤温度的关系
(引自 Cox 和 Boersma 的资料 1967)

植物根系不可能从冻结的土壤中吸收水分。

低土温为什么能够阻碍植物对水分的吸收速度，这显然是相当复杂的机构，它涉及的主要因子有：(1) 阻碍根部的伸长速度；(2) 增大水分的粘滞性；(3) 降低水分通过土壤的移动速度；(4) 增大根部细胞膜的粘滞性，从而降低细胞膜对水分的渗透性；(5) 降低根部细胞的代谢活动。

土温有时太高，往往也同样影响水分的吸收速度。例如柠檬、柑桔、朱栾等，曾经发现，当土壤温度超过 30°C 或 35°C 时，就会降低根系对水分的吸收速度。

3. 土温通气条件

一般来说，在通气良好的土壤里，大多数种类植物根部吸收水分的速度要比通气不良的土壤更加快速。缺少空气的土壤中，O₂ 浓度可能接近于零值，而 CO₂ 浓度则上升到 21% 也不希奇。当土壤为

水分所饱和或者近乎饱和时，最常见的现象是土壤空气不足。处于这样的条件下，似乎可能是由于严重缺氧比之由于 CO_2 积累而导致水分吸收速度降低（在许多植物中已被证明）要更加明显土壤。中有效 O_2 的供应迅速减少，就会降低根部细胞的呼吸强度，从而影响其它代谢过程以至根部生长速度。生理条件扰乱的后果之一，就是水分吸收速度降低。当大多数种类植物的根部在实际缺氧的土壤中至少能够短时间生活时，这大概是由于无氧呼吸作用（第13章）的结果，但若这个过程持续时间较长便导致许多植物根部死亡。各种陆生植物能够忍受土壤氧气不足的条件，是有显著不同的。例如，当土壤因淹水而引起空气不足时，玉米和烟草在几天时间内就受到严重损害，而向日葵和高粱受影响则较轻。在所有栽培作物中，水稻是另一个极端的例子，它能正常生长在淹水的土壤里。同样在一些树木之中，例如柏树、紫树和红树，它们的根系能正常生长于被水饱和或者淹水的土壤里，而柞树、松树和美国鹅掌楸，却不能长时间生活在这样的条件而不受损害或者死亡。

与大多数类型的植物不同，水生植物的根部能够自然地生长于被水分饱和的土壤，并且有规律地从这种土壤中吸收水分。某些种类的水生植物，具有发育良好的从叶子经过茎干连接到根部的胞间空隙。已经证明，在若干种类的这样的植物氧气通过这种途径到达根部，毫无疑问，在许多其它种类的水生植物中，也会有这样的 O_2 输送途径。但是，另外一些种类的植物，它们的根部虽则生长于淹水的土壤中，但却没有显著的通气系统。不过即使在这些植物中，一些气体从地上器官到达根部，也可能是经过一般大小的胞间空隙来实现，在这些种类植物的根部，经过顶端下行移动成为有效的 O_2 量减少或者完全没有，显然这是因为在氧浓度相对低的条件下，仍然能够继续进行其代谢过程。

4. 土壤溶液浓度

潮湿地区的大多数土壤中，土壤溶液浓度往往很低，以至它对土壤—水分势的影响极为微弱。另一方面，在盐碱土中，溶解于土壤水分的盐类则很高，常常足以导致土壤溶液呈现极高的负数值渗

透势，这在极端情况下可能达到 -100 巴或甚至更低。大量的肥料施于温室或农业土壤中（特别是砂质土），或者含有高浓度可溶性盐类的水分进行灌溉，则往往可以引起土壤溶液渗透势负数值降低几巴或者更多。

除了土壤含水量低于田间持水量以外，土壤—水分势实质上等于土壤溶液的渗透势。一般来说，当基质渗透势负数值增大时，水分吸收速度便降低。溶质对水分进入根部的影响，看来主要是渗透势的作用，而离子的特殊效应仅仅起着辅助的作用。只有当基质溶液渗透势负数值不大于几巴时，大多数植物才能正常生长发育。盐生植物也就是原产于盐碱土或盐碱基质之上的植物是唯一的例外。

7—14 叶子对水分的吸收

叶子或植物其它地上部，往往由于降雨、露水或降雾而变湿。洪水也会使植物地上部器官暂时被淹浸。许多种类的植物，至少能通过叶子而吸收有限的水分。很多种类植物的萎蔫叶子，可以将其浸于水中而使其膨胀度得到恢复。在夜间也往往可观察到萎蔫叶子恢复其膨胀度。这种恢复的部分原因，有时是由于叶子吸收露水的结果，虽然夜间水分的吸收速度超过蒸腾强度，是使叶子夜间恢复膨胀的主要因子（参阅第8章）。

第八章 内部的水分关系

陆生植物根部所吸收的水分，绝大部分在蒸腾过程中散失，只有少量水分才被用于生长和光合过程，而某些种类植物还可能有少量水分通过吐水作用而散失。因此，水分必须从根部吸收区，越过中间组织和器官而运输到被利用的部位，或者从这个部位散失于植物体外。水分通过植物体而移动的过程，称之为水分的传导、运输或转移。

树体里水分向上运输就是最为明显的例子。已经知道，许多种类的树木，生长最高的高度至少可达 100 米，其中有海岸红杉(*Sequoia sempervivens*)、加州巨杉(世界爷)(*Sequoiadendron gigantea*)、西北美洲洋松(*Pseudotsuga douglasii*)、澳洲桉树(*Eucalyptus* spp.)。由于树木的根系，至少总是深入地下几米，因此被吸收上行的部分水分所通过的实际距离要超过树木地面的高度。

高大树木完成这一功能所依据的机理，是以大量实验以至更多的推理为基础。下面将讨论汁液通过植物体而上升的原理，基本上是以其在树体内的运转为依据，因为关于这个问题的许多实验工作，都是以树木种类进行的。被证明适用于高大树木的这种现象的任何解释，对于很矮小的维管束植物种类，也是适用的。

8—1 水分通过植物体内的途径

对于大多数植物来说，水分进入植物体内的主要途径是通过根尖部位或靠近根尖的表皮细胞和根毛来实现(图 7.4)。大多数林木和灌木，相当大量的水分也可以通过老龄的木栓化根部来吸收。不管水分要经过什么中间组织来运输，然而它最后总是要进入根部木

质部导管或管胞，然后水分一旦进入木质部导管，一般是向上移动。木质部组织刚好连接于根尖的后面，水分经过根部进入茎以至叶柄，最后再经许多分支以后，通常最终到达叶片叶肉细胞(图8.1)。

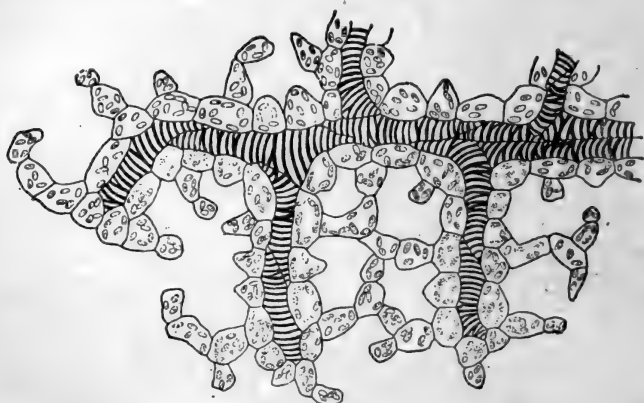


图 8.1 苹果叶肉细胞里的导管终端

叶子的大多数细胞，只有少数细胞远离叶脉或者叶脉末端。在植物体内，水分所通过的木质部组织就像一个连续的单位系统。经过导管或管胞的水分，大多数就是沿着这条途径而同时移动。水分自叶子木质部导管进入叶肉细胞。在叶肉细胞中，水分是从细胞到细胞移动，然后通过蒸发作用由细胞蒸发到细胞间隙而散失。水分通过根部细胞和叶子叶肉细胞的移动，必须看成是水分运输过程的一个整体部分。

虽然，大量的水分是沿着上面所述的途径通过植物体并在蒸腾过程中散失，但也有少量水分不是如此。在整个运输途径中，少量水分进入邻近的生活细胞，并在细胞分裂、增大、特别是由形成层分化而来的细胞中被利用。正处于活跃生长的茎尖、根尖和果实所利用的水分也是十分大量的，然而含叶绿素的细胞在光合过程中也利用水分，但主要还是利用生长增大体积的时期。然而对于大多数种类植物来说，在生长和代谢过程中所利用的水分，还不到进入植物体内水分的1%或2%，其余部分都在蒸腾过程中自植物体内散失。

至少是从 1671 年马尔皮基氏 (Malpighi) 进行环状剥皮实验以来, 已经公认木质部是植物主要的水分输导组织。把茎剥去一圈 (或叫“环状剥皮”), 即从外部刚好到木质部整个组织割去一条狭窄带而不阻碍水分进入茎部环割以上的器官。另一方面, 把茎木质部组织整个外层割去, 就会导致着生于环剥上部的叶子几乎立即呈现萎蔫。

8—2 茎部解剖学

如果对水分所通过的组织解剖学缺乏某些知识, 几乎不可能在理论上去阐明水分移动的机理, 因此在进一步讨论水分移动过程之前, 扼要概述茎部结构是有必要的。茎在其结构上有很大不同, 每种类型的植物都有某些它们本身固有的解剖学特点。但是某些共同的组织结构型式, 依然被认为是主要地位, 而且大多数植物茎部结构都是接近于这样或那样的共有的排列方式。

图 8.2 和图 8.3 是两种代表性植物的茎部解剖横切面。玉米代表草本单子叶植物的茎结构, 北美鹅掌楸代表木本双子叶植物的茎结构。

根据对一年生茎部的研究, 并不能真正了解木本植物的茎部结构。这些一年生植物茎部的初生组织, 就是在茎部伸长生长时其顶端生长点所形成的组织发育而来。同样, 几乎所有多年生植物茎部的直径, 也会由于形成层次生组织发育的结果而生长增大。由于形成层细胞的分裂、增大和分化, 结果在形成层的内表面得以增生木质部的附加层 (次生木质部), 而在其外表面则增生新的韧皮部组织层 (次生韧皮部)。木本植物茎部的次生长, 发源于它们发育的第一个季节, 而以后的每一个生长季节仍然持续这种生长。因此几年以后, 任何木本植物茎部的巨大体积, 都是由次生组织构成。木本植物茎部的顶端生长、侧生长, 以及这些生长过程与茎部初生及次生组织的形成之关系, 将在第 19 章才更详细地加以讨论。

春天形成的木质部组织, 就横切面观察, 往往在形态上显著不

同于以后季节形成的组织。许多被子植物之中，“春材”比“夏材”具有更多更大的导管，细胞壁通常也比随后形成的夏材要薄。在针叶树，春季形成的管胞比之其后生长季节形成的管胞的细胞壁要更薄，细胞横切面直径要更大。由春材过渡到夏材，通常有一个极其明显的分层。另一方面，每年春季都直接在上一年夏季期间产生的稠密组织之上，形成更为广阔的木质部组织，从而无论在任何两个连续季节形成的木质部各区之间，都显示出一个突出的分界线。这种生长的结果，就是任何树木的树干和支干的横切面，均显示出同心层系统，称为年轮，每个年轮代表着一年生长的增加量。偶尔在某个季节可能不产生年轮，或者多于一个以上的年轮，但通常每个年轮都代表着一年时间内由于形成层活动的结果所形成的木质部。

在许多树木种类中，由于木质部组织年龄增加，于是它们的各种组成结构、化合物和色泽都发生显著变化，结果边材转变为心材。当边材成熟转化为心材时，任何木质部仍然生活着的细胞的细胞壁都不断增加木质化程度，随后这些细胞不久便死亡。死亡组织的含水量一般降低，而如油脂、松脂、树胶、单宁之类的化合物，则积

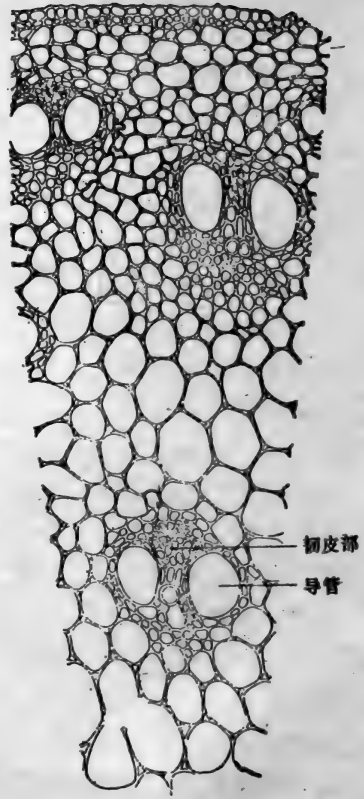


图 8.2 横切面所见的玉米幼茎之一部分。图示三束维管束和两部分其它组织在维管束之间的大细胞组织，有时是髓部有时是薄壁组织

累于细胞或细胞壁。与边材相比，大多数树木心材呈黑色，这是由于这些化合物积累的结果。

在成龄树木中，心材只保持一个中心圆柱，而被一个圆筒状的边材所包围。边材的厚度可以从几个年轮层到多个年轮层，其数量变化取决于植物的种类及其生长的环境条件。在若干植物之中（苹果、榆树），心材实际上依然为水分所饱和，而另一些植物之中（白蜡树）心材却相对干燥。像苹果和榆树之类的

树种中，心材的水分多半被看成是相对稳定，且不直接参与运输作用。

与次生木质部发育的同时，次生韧皮部组织也由形成层发育。木栓形成层也发源于树皮，并在此处产生木栓形成层（参阅第19章）。因此当树木生长到老龄时，在外层组织也与木本茎部的木质部一样，发生着深刻的变化。

图8.4和图8.5，作为被子植物群的代表——北美鹅掌楸木质部

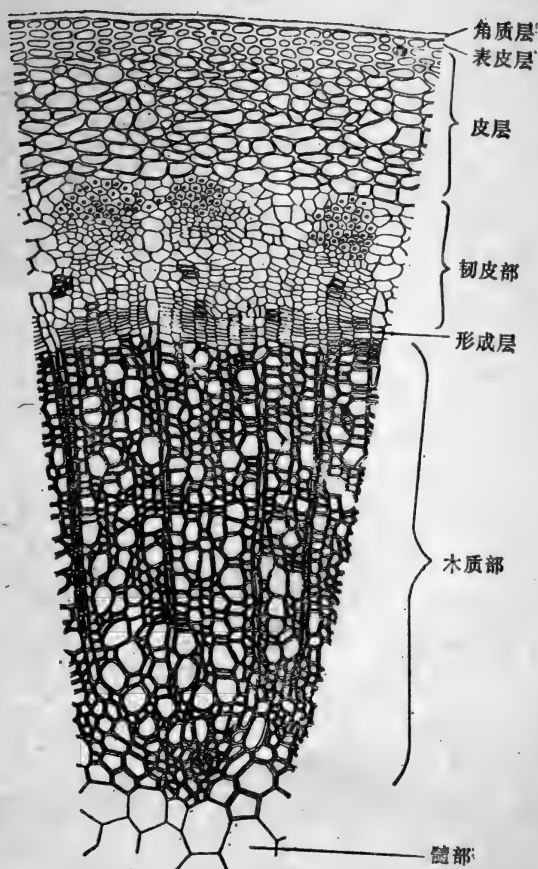


图8.3 横切面所见的北美鹅掌楸幼茎之一部分

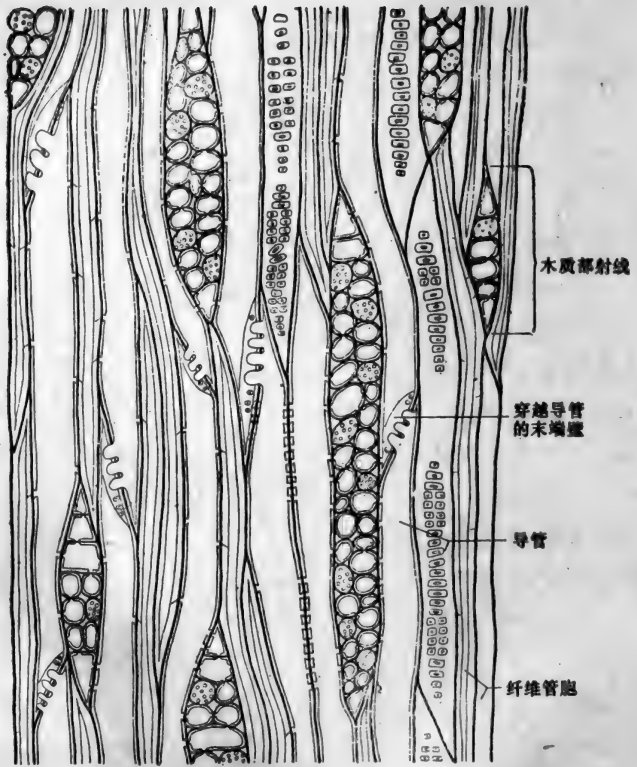


图 8.4 一小段北美鹅掌楸木材的弦切面图。除导管末端的管壁，为了清楚显示木材的结构而用透视图表示外，这是一个平面切面图。大部分导管和纤维管胞以切面图表示，只有少数弦切面管壁是用外观图表示。导管的具缘纹孔则用外观图和切面图表示。放射状细胞末端细胞壁和放射状细胞之间表示单纹孔

(仿 L. G. Livingston)

的纵向、弦切、径向切面，用以比较详细地概述茎部作为水分运输成分和细胞结构的概念。图 8.6 和图 8.7，以类似的方式，叙述裸子植物的代表——美国五针松木质部的组织结构。乔木状的单子叶植物如棕榈，其输导系统十分复杂，本书对此不拟赘述。

被子植物木材木质部组织，是由导管、管胞、各类型纤维、木

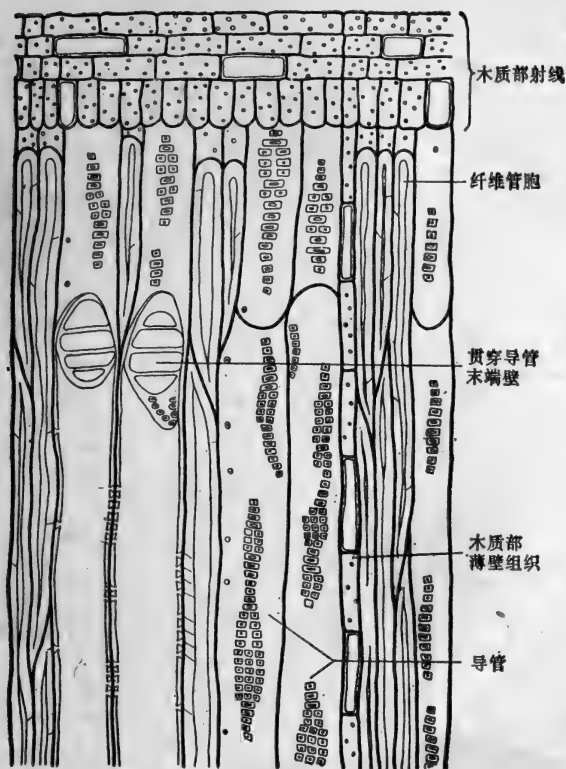


图 8.5 一小段北美鹅掌楸木材的径向切面图。大部分导管管壁以外观图表示。两个导管壁以断面图表示。导管管壁上的具缘纹孔以外观图和断面图表示。在木质部放射状胞壁和木质部薄壁组织胞壁的单纹孔则以外观图表示
(依 L. G. Livingston)

材薄壁组织和木质部放射状细胞组成。这些组织的分布比例和排列形状，因不同类型的植物而有其巨大的变化。

在被子植物的木质部组织中，最具特征性的成分是导管。一般来说，这是一个可以通过木质部几米长的或多或少类似管状的结构组织。在某些种类植物中，导管里常常可以看到有孔眼的横壁，而在另一些种类植物中，则没有横壁或者常常没有横壁。导管的垂直

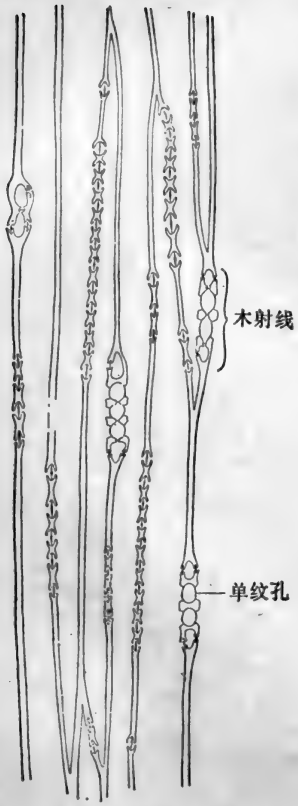


图 8.6 一小段美国五针松木材的弦切面。垂直伸长的成分是管胞。以断面图表示管胞和边缘放射状细胞上具缘纹孔。以断面图表示其它放射状细胞上单纹孔。在边缘放射状细胞和其它放射状细胞之间示出半具缘纹孔

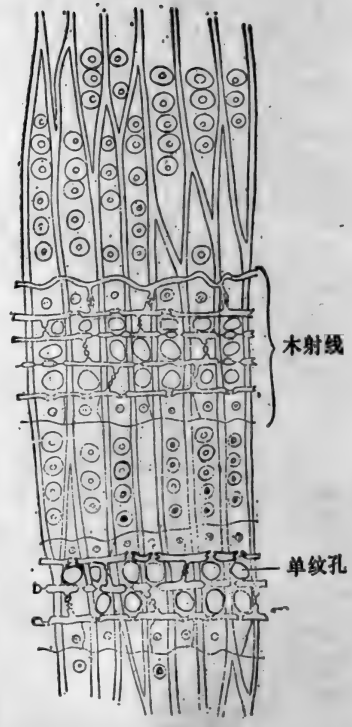


图 8.7 一小段美国五针松木材的径向切面图。垂直伸长的成分是管胞。管胞中的具缘纹孔以外观图表示，而边缘放射状细胞中的则以断面图表示，在放射状细胞中以外观图和断面图表示单纹孔。在边缘放射状细胞和其它放射状细胞之间，示出半具缘纹孔。三排边缘细胞只以略图扼要示意

壁已经木质化，已经木质化的初生木质部，常常形成如同环状或螺旋状等特征性的增厚。树木导管直径的大小，大约从 20 微米到 40 微米左右。藤本植物直径可达 700 微米左右。在植物的某些部位，特别是在茎节上、在叶子的叶片内、和具有分枝的根系中，导管的分枝是极其广泛的。

导管上薄壁区叫做纹孔，它们不仅分布于导管与导管或导管与细胞相邻接的所有导管壁部位，而且也分布于大多数成熟的细胞壁部位。在植物细胞壁中所发现的三个主要纹孔类型是，单纹孔、具缘纹孔、半具缘纹孔（图 8.8）。严格地说，“纹孔”一词指的是只在一个细胞的次生壁上的孔穴，而“纹孔对”则通常指的是两个邻接细胞的互补纹孔。

图 8.9 表示导管各个发育阶段，这是一个比木材其它成分的形成更为复杂的现象。由形成层分裂而来的原始细胞，其直径迅速扩大，同时相当明显的液泡也发育起来。导管成分的纵向壁还形成次生木质化层，随后便发生原生质分解和末端壁溶解。这一系列的连续演变过程的结果，便形成一个典型的小管——由许多导管成分合并而成的无生命的导管，每一个导管成分，都是由来源于形成层细胞分裂的单个细胞分化而成。许多种类植物，特别是木本植物，导管的形成不是以刚才所述的一般正规方法产生。

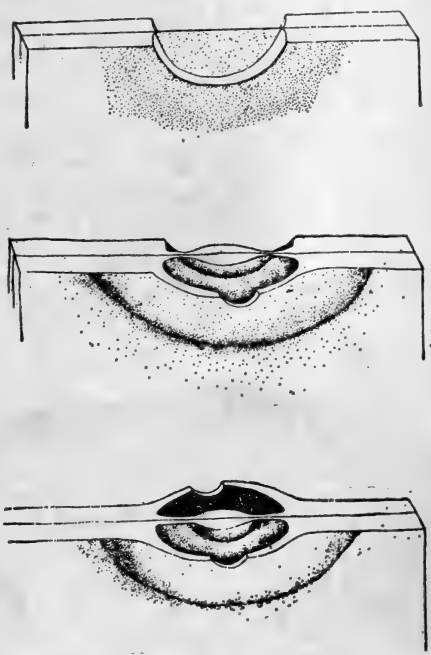


图 8.8 美国五针松纹孔模式透视图示
下：全半具缘纹孔 中：半具缘纹孔
上：单纹孔

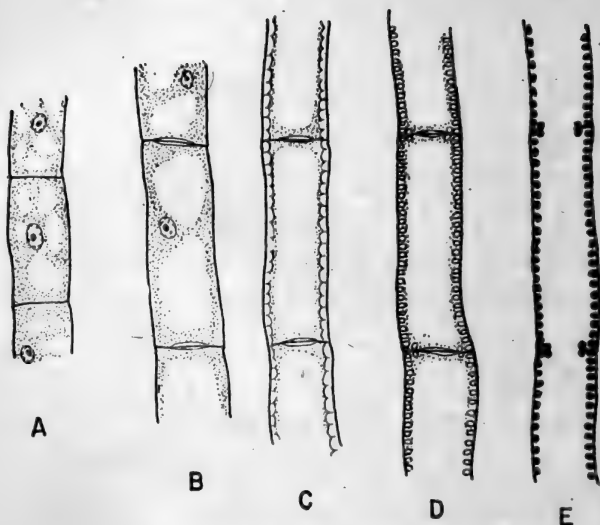


图 8.9 芹菜叶柄导管各个发育阶段

A. 已扩大的形成层细胞 B. 在幼龄导管末端壁示出的双面突出加厚 C. 在导管侧壁上形成螺旋状加厚时, 末端壁依然存在 D. 在导管中原生质解体, 在末端薄壁的部分上螺旋状加厚 E. 成熟的导管, 末端壁消失 (仿 Esau)

在许多这样的植物种类中, 导管成分的末端互相重叠, 并在末端附近的侧壁部位还发育着孔穴 (图 8.4)。

在许多林木中发现有管胞, 但并非所有的被子植物都有管胞存在。它们通常是具有棱角厚壁的多少类似纺锤形的细胞。成熟的管胞不具原生质, 因此它类似于木质部导管, 不具有生命。最大的管胞长约 5 毫米而直径约 30 微米。管胞的细胞壁, 类似于导管, 具有纹孔。管胞是水分运输的细胞, 但是在大多数被子植物中, 它们作为水分运输通过的途径, 比通过导管运输的速率显著要低得多。

除了所形成的细胞形状和体积不同, 以及不象形成导管那样由各个成分呈直线并合排列以外, 管胞由形成层发育而来所经历的过程与导管成分的形成过程在本质上相类似。

实际上，所有被子植物的木质部组织，都含有木材薄壁组织细胞，这些细胞不同于上面所述的成分，在它们分化后的一段时间内依然活着。通常一直活到它们部分地变成心材时为止，木材薄壁组织细胞才出现死亡。木材薄壁细胞，一般是稍微伸长，并且在木质部是呈一个细胞邻接着另一个细胞，成串地垂直排列。因此，木材薄壁组织束，通常构成一个以垂直方向，通过木材的长距离伸延。贯穿于整个木质部年轮组织的木材薄壁组织束的分布，因植物种类不同而有差异。在某些种类植物，它们是分散地遍布于木质部的，而另一些种类植物，它们则分布于夏材（换句话说，就是在生长季节的末期）所产生的最外层或外面两层细胞。还有另一些种类植物，它们只是与导管相接触，或者与其它木材薄壁组织细胞相接触，而后者又与导管相接触。

前面所述的木质部各种成分，均与长轴垂直的方向定向排列。除了这种垂直系统以外，在木质部里还存在着横向的放射状系统，这些系统的细胞，其长轴与茎长轴成直角方向排列。这些横向排列的组织单位，称之为维管射线。在大多数种类植物的茎部，这些射线从韧皮部的外端通过形成层进入木质部，连续穿越若干距离。木质部所见的维管射线部分，称之为木质部射线或木射线，而在韧皮部的部分则叫韧皮部射线。木质部射线在宽厚度以及长度上的变化幅度，可由一个细胞到许多个细胞而不同，但某一类型的射线通常都显示出该类型植物的特征（图 8.4—图 8.7）。木质部射线细胞类似于木材壁组织细胞，它们直至木材组织转变为心材之前依然活着。木质部射线大概起着水分由木质部运输到韧皮部的运输通道的作用，由韧皮部运输到木质部生活细胞的可溶性养分，也是沿着这条途径进行的。

生活的射线细胞，在各点上与生活的木材薄壁细胞相接触。这样就在木材圆筒状结构内，形成一个由垂直定向的木材薄壁组织束和横向木质射线束的生活细胞构成的单位系统。因此，这里有着一个由生活细胞构成的相互交迭连接而成的网状组织，贯穿于大量的非生命的导管、管胞以及任何被子植物茎部最幼龄部分的纤维。没

有一个输导成分(即使有也许只是少数)——导管或管胞——不是以一点就是以更多点与这种连续性的生活细胞系统相接触。

裸子植物的木材结构比之被子植物要简单得多,一般来说,这一类群的木本植物,在其茎部结构上也比之后一类群的植物要更为一致。只是针叶树的木材,普遍存在着管胞或木射线细胞。大多数针叶树,也同样存在着木材薄壁组织细胞,而许多种类植物还存在着类似管胞的纤维细胞。在针叶树和被子植物之间,一个非常显著的差别,总的来说就是前者没有导管。

在针叶树木材中,管胞是特殊的成分,以此作为构成这些树木的绝大部分木质组织。针叶树管胞,彼此连结,构成一个稠密状的木质组织。垂直相互靠接的管胞,总是沿着其渐尖形部分垂叠起来(图 8.7)。水和溶质从一个管胞移向另一个管胞,是借助于相邻胞壁的纹孔来实现。因为,在几乎全部是由管胞构成的木质部组织具有大量的横壁存在,所以水分通过这些组织运输时所遇到的阻力,要大于跨越含有导管的木质组织。但是有趣地指出,针叶树是世界上高大的树木,水分在这些树木体内向上运输,却是通过管胞来实现的。

8—3 水分通过植物运输机理的学说

木质部汁液在植物体内是如何上升的机理, 已曾提出一系列学说, 而每一种学说也许要牵涉到一个以上的过程的机理。水分通过植物体向上运输的可能机理, 根据我们现有的知识水平, 大概有三种被认为是合乎道理的, 现予以讨论。

“有生命学说”

虽然水分通过导管和管胞的纵向运输属非生命性质, 但却或多或少总是与生活细胞(木质薄壁组织和木质部射线)有着内在联系。因此常常有人提到水分向上运输是茎内生活细胞以某些方式起作用, 尽管还没有直接证据支持这种观点。

显然许多实验已经完全证明, 引起汁液在树木体内上升的最主

要机理，与茎部生活细胞没有依赖关系。例如应用 22 米高的 75 年
老齡树木做实验。在接近地面的地方锯断，并在锯口部位应用对生活
细胞有毒害的三硝基（苯）酚（苦味酸）溶液浸润。三硝基酚溶
液便沿着树干慢慢上升。经三硝基酚处理后，又用含有复红（一种
红色染料）溶液涂于树干末端，浸润三天，溶液便通过已被三硝基
（苯）酚杀死的生活细胞组织上升到树干顶端。对同样茎干经 90℃
高温完全杀死后，水分也依然沿着这样的茎干持续上升。

然而，在上述所有实验中，都观察到茎部顶端的叶子，部分或全
部被杀死，且迟早总要表现出萎蔫和枯萎，虽然这效应通常是隔几天
以后才显露出来而非立即可以看到。“有生命学说”的提议者认为，茎
部的生活细胞对于水分通过植物体是重要的因素，并以此作为证据。
然而毒药对叶子的致命作用之所以较迟才表现出来，可能有两个方
面原因或者两个之中的一个原因所引起。茎部组织细胞被杀死后，往
往会引起填塞导管或管胞物质的形成，从而阻碍水分向上运输。而且
在处理部位的细胞死亡，便引起有毒性化合物释至输导通道，当它
运输到叶子时这些有毒性化合物也同样会引起叶子细胞死亡。

根压

通常木质部的汁液，可以由茎部切
顶根株的新伤口（图 8.10）、树木残桩新
伤口、或者新刀痕的地方、或者钻入植
物体孔穴的部位溢泌出来。在大多数植
物中，这种汁液的流出，是由于木质部
导管稀释液含有来自根部的机械压力所
引起，因此称为“根压”（第 7 章）。完
整植株的吐水现象也同样是由于根压作
用所引起的（第 6 章）。

任何植物根压的大小，通常可用测
压计测出。除少数例子外，木质部汁液
溢泌出来的压力，就已记录的植物而
言，通常不超过 2 巴，而大多数植物还

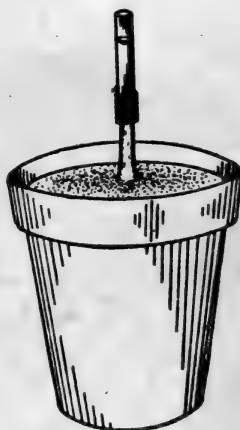


图 8.10 利用盆栽植物的
切顶根株证明根
压的实验装置图

要低于这个数值。某些高大树木的根压，例如桦树，其木质部导管有着重力水压梯度。换句话说，随着树木高度的增加，根压便下降，降低的比率大约是每升高一米降低 0.1 巴。

虽然某些种类植物在一定条件下，可用根压说明水分通过植物而向上移动的动力，但有种种理由认为，为什么不能把根压看成是水分通过植物体向上移动的主要动力以至是重要的机理呢？第一，许多种类植物，从来没有观察到这种现象。第二，除了少数矮生植物而外，根压的大小还不足以使水分上升到顶端。在大多数种类植物中，由根压引起的水流速度也不足以补偿蒸腾强度。第三，根压通常是很小的，至少在温带地区的夏季当蒸腾作用强烈时是如此。当蒸腾强度剧烈时，大部分植物伤口表面，不仅未能分泌汁液，而且往往还能吸收供给伤口表面的水分。

水分内聚力学说

水分子虽然不停地运动，但彼此之间也牢固地互相吸引着。在大量的液体中，水分子之间所存在的吸引力是不明显的，但当水分子被限制于直径很小的长管子里的时候，则常常可以证明分子间有吸引力的存在。如果水分子在长管子的顶端得到“牵引力”，则由于水分子之间的吸引作用（“内聚力”）而压迫水分沿着整个水柱传导。而且由于水分子和管壁分子之间有吸引力，从而使水柱不能在应力下牵引水分子远离周围管壁。植物体内的水分输导系统，恰似一条类似连续封闭着的线状水柱，从植物的顶端一直通往植物的底部。正因为水分子和附着于木质部导管壁的水分子之间的内聚力作用，所以这个系统中任何一点上的应力都将传递到所有其它部分。这种应力紧紧地拉着水柱，因而在管子内部产生一种张力状态。

水分随时都可能由叶肉细胞壁蒸发到细胞间隙，因此叶肉细胞壁的水分势负数值较大。于是这种细胞壁的水分势便是吸收水分的起点（第 5 章）。因此水分将由邻近的原生质进入细胞壁，从而引起液泡的水分转移到原生质层。由此形成的水分势较大负数值，便依次传递到细胞的各个部位。结果在叶片内沿着水分移动的方向，在细胞之间（从细胞到细胞）逐渐增大负数值，于是木质部导管和实

现蒸腾作用的细胞之间形成一个水分势梯度。因此，水分便从一定的导管或管胞进入邻近细胞，从而在为水柱所占据的木质部成分形成张力。在叶子的其它木质部导管，也同时形成相似的张力。随后，木质部成分的水分势 (ψ_w)，将降低到接近于张力的数值。例如，以纯水为标准作比较，在 13 巴张力条件下（相当于负数压），在同温和大气压时，便具有 -13 巴的水分势 (ψ_w)（参阅第 5 章）。木质部汁液的渗透势 (ψ_s) 很少低于 -1 巴或 -2 巴，因此渗透势不是决定水分势的主要因子。

无论何时，只要水分由相邻的根部细胞进入木质部导管下端受到阻碍，则水柱内便有相当大的张力形成，在这样的条件下，水分由木质部导管进入叶肉细胞的速度也相对缓慢。如果在这种条件下，水分仍然持续由叶肉细胞蒸发逸出，则叶肉细胞内的水分含量（即使细胞膨压降低到零值），也仍有可能继续减低。由于细胞壁和水分之间的粘着现象，因此含水量减低便使细胞壁向内牵引，并进一步减少水分的含量，但细胞壁对水分具有逆牵引的作用，从而使水分处于张力状态（第 5 章）。这些细胞的水分势负数值要大于其渗透势，这也似乎是有可能。另一种可能是硬叶型的叶子，其叶肉细胞，比之草质型叶子的叶肉细胞，似乎要保持更多的水分。

在输导成分内发展起来的张力，将沿着其整个输导系统传递到恰处于根尖后面的终端部位，而且可能（至少经常是）越过根部组织而传递。当叶子散失水分的速度大大超过土壤吸收水分的速度时，这就有利于增加木质部导管内张力的数值。

水分从土壤越过根部细胞进入输导成分最低端的横向运输，必须看成是水分运输过程的一个不可分割的部分。在输导成分的最低终端部位，木质部导管或管胞是与中柱鞘相连接，或者少数是直接与根部内皮层细胞相连接（图 7.4）。由于张力（水分势）在输导成分发展起来的负数值要大于根部细胞的水分势，所以水分便从邻近的根细胞进入输导成分。当水柱中张力相对降低时，越过根细胞所形成起来的水分势梯度，便与水分通过叶肉细胞时在其中所形成起来的水分势梯度相似。沿着水分移动的方向，从细胞到细胞的水

分势负数值变得愈来愈大，也就是从根外面的细胞朝向木质部的水分势的负数值愈来愈大。无论何时，只要这些细胞的水分势负数值大于土壤水分势时，水分便从土壤进入根部的外层细胞（第7章）。如果木质部导管产生的张力很大，那么它们就可能比根细胞的渗透势有更大的负数值。水分通过根部的细胞所发展起来的张力，在某种意义上仍与已经记述的叶肉细胞发展起来的张力相似。由于根细胞渗透势负数值一般较低，因此根细胞中发展起来的张力有可能大于叶子细胞的张力。当植物体内的整个流体动力学系统（包括根部和叶子细胞）转变成张力状态时，水分便通过这个系统从根部吸收表面以大流量方式转移到叶片的蒸腾表面。

在大多数树木中，实际上所有向上转运的水分，都是在导管或者边材最外层年轮少数管胞中进行；而在某些种类植物，特别是环孔材，几乎完全局限于最外层年轮。大家知道，某些种类树木（山毛榉、美国梧桐、红杉等），树干的心材可能由于腐烂而完全消失。事实上，已经证明，在这些中空而又仍然继续维持生命和繁茂生长的树木中，心材对水分向上转运不起主要作用。

8—4 水分内聚力的大小

如果把水分通过木质部导管移动假定为这种理论的基本条件，那么水分内聚力的大小，必须足以抗衡加于水分之上的应力。水分通过植物体移动的最高高度不超过120米。这个高度的水柱，受到来自水分本身重量的最大应力，大约等于12巴。而且，水分通过输导组织时还会遇到一定的阻力。水分流动的速度愈大，则它所受到的阻力也就愈大。在其流动速度相当于通常蒸腾强度时，其所遇到的阻力，估计约等于支持水分到达植物顶点所需的压力，因此作为水分最小的内聚力相当于24巴。这个值还必须加上水分通过根部组织和叶子叶肉细胞时水分所遇到的阻力（只有几巴）。因此，水分输送到最高大树木顶端所需的最小内聚力，大约是30巴。实验测得的水分内聚力，其可达到350巴（尽管这个数值变化不定）。

应用图8.11的装置，可以证明水分有内聚力存在。当蒸发作用开始于多孔陶土杯时，水分便移向垂直的玻璃管，继而水银自贮水槽向上移动。在一个成功的实验中，可以看到，水银将持续上升直至超过气压计的水平面。此时，水分将立即缩入管子，这种现象之所以产生，乃是由于水分子之间有内聚力以及水分子和毛细玻璃管壁之间有粘着力的结果。水分在细管内成为张力状态，并由于水分和水银之间有很强的粘着力，因而使这种张力传至水分下面的水银柱。水柱的牵引力起源于陶土杯的蒸发表面，并且由于水分子之间具有引力作用，从而使陶土杯的毛孔维持着许多极其微小的水分弯月面。已经证明，

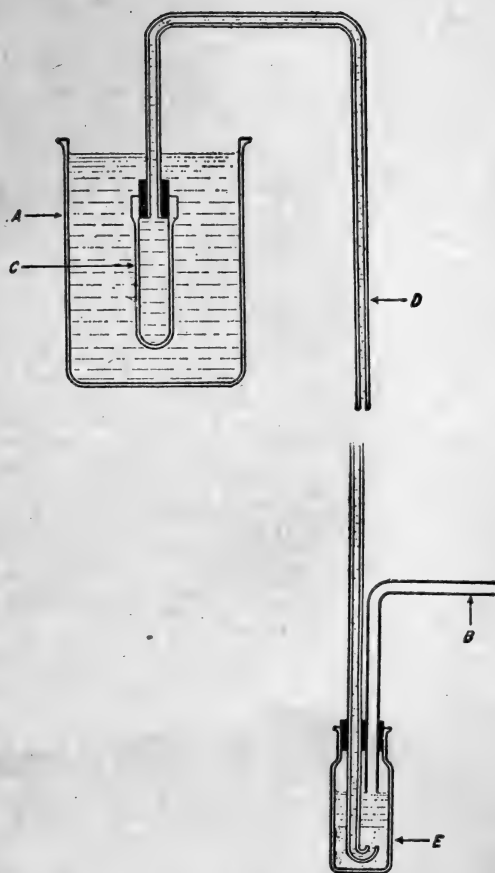


图 8.11 表明蒸发结果使水柱内产生张力的装置图

A. 煮沸水的烧杯 B. 玻璃管
 C. 灌满水的多孔陶土杯 D. 灌满水的毛细管 E. 瓶内贮放水银。为了保证实验成功地进行，重要的是使C和D的水分没有气泡。实验是通过A中的水煮沸并让热水通过装置流向弯管（虹吸管）而至B的外面。在多孔陶土杯C附近移开烧杯A进行实证。

在这样的实验装置中，水银上升的高度可以达到 226.6 厘米。这样的高度，相当于单独由大气压维持的水银柱高度的三倍。虽然在这个实验中，水柱内最大的张力不超过 2 巴，但这个图解的实例可被看成是类似植物体内起作用的物理学系统。

8—5 水柱张力的发展

在木质部导管中水分常常处于张力状态，这已经通过显微镜下的直接观察而得到令人信服的证明。若干草质植物的茎部，特别是葫芦科植物，用以作为这样的观察材料，那是非常适当的。这些正在快速进行蒸腾作用的完整植株，把其茎横放显微镜台的适当位置加以固定，并通过细致解剖标本的方法，就可以单独检查各条导管的情况。如果把观察下的一条导管，用细针针尖刺入，则在破口部位便可立即看到水柱突然跃动，这就表明水分在完整导管中处于张力状态。

有趣的证据是，利用所谓树径记录仪，可以证明水分在树木茎内木质部导管中常常处于张力状态。这是一个测定树干直径变化的自动记录仪。其灵敏度很高，而且仪器本身不受温度变化影响。树径记录仪主要用于测定树木直径生长的周期性变化。即使树木直径已经停止生长，可是它们的直径昼夜周期性变化也是有规律地出现的。

图 8.12 记录了树干直径在极其微弱生长季节的几天时间内树干直径周期性生长的变化。午后时间内，树干直径最小，这时水柱无疑是处于最大张力条件下。当水柱张力处于绷紧状态时，其直径缩小。这是因为在水分子和导管管壁之间有着巨大的粘着力，从而使导管微弱收缩之故。树干直径所发生的昼夜周期性变化，乃是由于导管或管胞交替变化所引起的，也就是当水分处于张力状态时就收缩，而随后在张力松弛时就膨胀扩大。

虽然早已公认木质部导管的水分有张力存在，但至 1964 年以前还没有适当的技术装置可以进行定量测定。图 8.13 所示是测定

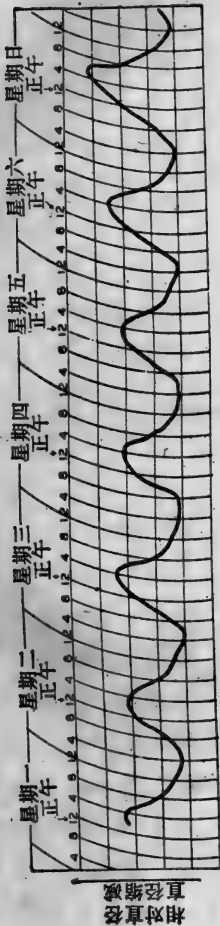


图 8.12 利用树径记录仪测定辐射松 (*Pinus radiata*) 树干直径的日变化图
(参照 Mac Dougal 论据 1936)

植物枝条张力而设计的装置。把后面剥去皮的叶柄穿过拧紧的盖子，而后伸出压力室。当切断小枝时，由于水柱有着张力，因而使水分从伤口表面退缩到小分枝。通过逐渐把氮气压缩进去的方法，把压力施于叶子和小分枝组织上面。当水分刚好露出小枝条伤口表面时，如在适当透镜下所观察，可以看到水柱纤细的程度和小枝条切割时受张力作用下所存在的纤细程度相同迫使水分自小分枝伤口流出所需施加的压力，恰好等于小分枝切割时的内在张力（负数压力）。尽管这种实验程序不能被认为是测定水柱内张力的准确方法，但所获得的数值无疑地是大体正确的。

木质部导管的水分动力学状况，大约是介于一个很小的正压（当根压居于支配地位时）到 -100 巴的张力左右（若干沙漠植物所测得的数值）。木质部水分的张力，往往降至 -5 巴到 -30 巴的狭窄范围。由于流体静力学重力的影响，朝向树木顶端的张力往往大于基部的张力。

导管和管胞在其分化时普遍含有水分，而以后的变化时期也依然充满着水分。最后，由于这种或那种原因，植物体内的水柱多半是会断裂的，尽管任何一株正常执行功能活动的植物，至少还有某些水柱依然完

整无损地保留着。极端干旱或持续干旱是引起水柱断裂的一个原因。在寒冷气候带冬季期间，树木茎部的水分常交替地蒙受冻结和解冻的作用。木质部导管的水分冻结时，溶解于水中的气体便排出而形成气泡，因此切断了水柱的连续性。但是水柱的连续性被破坏以后，如何再重新建立起来，至今仍然不明白，尽管在少数植物种类中提出根压这个重要的机理可能是适当的。



图 8.13 测定木质部导管所显示出来的张力大小装置图

(引自 Scholander 等 1966)

8—6 蒸腾作用与水分通过植物体移动的关系

在广泛讨论水分沿植物上升的内聚力理论中，多半强调蒸腾作用与水分沿植物体上升过程的关系。但是，蒸腾作用并不是促使水分沿植物体内上升移动的直接原因。只有当植物顶端部位各器官的细胞壁和液泡形成水分势的负数值足够巨大时，木质部导管的水分才能上升。因为叶肉细胞的细胞壁水分的蒸发，所以产生负数水分势是最常见的原因，于是在讨论到这方面时，一般都把蒸腾作用的过程与汁液上升移动的机理联系起来。正是由于蒸腾作用影响叶肉细胞产生相对的负值水分势，所以蒸腾作用带动着一连串水分通过植物体的运转过程。在任何一种植物主茎末端或接近末端的细胞中，任何一个能导致产生相对的负值水分势的过程，都会推动水分向上运输。在夜间，蒸腾作用实际上已经停止以后，水分仍能持续向上移动。在蒸腾作用停止后，水分向上运转乃是由于黄昏时叶肉细胞残存的负值水分势所引起。水分持续进入这些叶肉细胞，一直到处于有利条件下这些细胞获得最大膨胀度为止。同样，水分也将移

往正处于迅速生长着的茎或果实，这是因为在某一生长阶段，水分被束缚而增大这些器官细胞水分势的负数值，因此水分能够进入这些正活跃生长的中心部位。水分进入这些生长区域，可能也如依据物理学机理一样，也依赖于代谢机理，但是还不能令人信服地证明存在着这样的代谢机理。

8—7 水分的侧向移动

大多数种类植物的茎部，水分由细胞到细胞的辐射状侧向移动，无疑是沿着导管射线进行的。木本植物的茎部，水分的侧向移动也可沿着弦切方向在茎周围进行。在树木中，除了木材纹理属螺旋状之外，输导导管在树木的一侧，其上端通常与同侧的枝条相联系，而其下端则与同侧的根群相联系。如果树木茎部没有水分作侧向移动，那么可以设想，当把树木一侧的根部切除时，就会导致同侧的枝条或叶子缺乏水分，甚至于死亡。

利用苹果树、桃树、柞树和其它树木种类进行实验，把植物根系的一侧切除，以确定是否有水分作侧向移动。经此种方法处理后，虽然植株含水量和生长势降低了，但树木两侧叶子，其含水量并没有差异。在被切除根系一侧之上的叶子，在晴朗温暖的日子，并没有比其它侧的叶子显出更为萎蔫的状态。这些结果强有力地表明，在树木茎部有着水分的侧向移动，而且植物的水分输导系统，是作为一个统一系统来发挥作用的。

8—8 水分的下行移动

水分移动的内聚力理论，也同样被证明是水分通过植物上行或下行输导的原因。无论何时，只要位于基部（同其它部位相比较而言）器官细胞水分势的负数值大于其上部顶端器官细胞，则水分输导方向上，就可以逆向进行。实验上已经证明，暴雨时（特别是高速蒸腾后的暴雨），水分可能被树木叶子吸收，并经由树干向下传

导。本章后面将要叙述的白天柠檬果实的水分向外运输，就是水分向相反方向运输的另一个例子。

8—9 萎 蔫

在农学家和园艺学家之中，最常看到的一种现象，就是许多植物的叶子，在炎热夏天午后常常萎蔫，即使是下雨或通过灌溉的方法来补充水分，也只有晚上才能恢复其膨胀度。在炎热而干旱地区或者较温暖地区的炎热气候条件下，这种萎蔫现象是每天有规律地出现，即使以水分供应给土壤，也依然如此。这种常有的植物反应，称之为暂时性萎蔫或者过渡性萎蔫，而其出现，显然是由于蒸腾强度暂时超过水分的吸收速度所引起。其结果是，植物体内水分总体积缩小，尽管并非所有组织中都同样是如此。一般来说，叶子细胞中，含水量降低最为明显。当叶子细胞中水分体积缩小到足以引起整个膨压或绝大部分膨压丧失时，便叫做萎蔫。

萎蔫作为一种最显著的现象，主要是出现于其叶子组织大体上是由薄壁组织叶肉细胞组成的植物种类，以及其叶子正常扩展形态主要是依赖于细胞膨胀度维持的植物种类。许多种类植物的叶子是靠木质化组织来支持。许多具有这种叶子的植物种类，包括生长于世界上大多数半干旱地区的众多的硬叶型植物。这些植物的叶子，在某种意义上，其萎蔫状况也与薄壁组织细胞一样，在其叶子细胞中可以显著丧失膨压。但是这些叶子的萎蔫通常没有低垂折叠或卷曲的特征，因为这些外观的萎蔫症状恰好是以薄壁组织细胞为主体的叶子所特有。

即使是在白天没有显著的萎蔫，但也会经常呈现初始萎蔫现象。初始萎蔫一词，适用于叶子细胞的膨压只是局部的丧失，并没有导致叶子显著地下垂、折叠或卷曲。陆生植物的叶子，在晴朗温暖的日子（环境条件还不足以严酷到引起极端显著地出现暂时萎蔫），初始萎蔫几乎是经常产生。叶子要成为暂时萎蔫状态，首先总是通过初始萎蔫状态阶段。初始萎蔫、暂时萎蔫与永久萎蔫（详见后

面讨论)彼此有区别。永久萎蔫是由于土壤中水分不足所引起,而不是由于蒸腾作用暂时超过吸收作用的结果。

作为一般的规律,叶子首先萎蔫,因为它是最大量丧失水分的器官,但是当内部水分亏缺变得更加严重时,膨压降低就会逐渐地扩大而波及到植物体所有部分。因此,任何时候,任何持续萎蔫,膨压的丧失就全面扩展到植物体各个组织(虽然通常也不是同等程度)。如果萎蔫一词指的是接近完全丧失膨压,那么无论什么生活细胞都有可能萎蔫,而在有关这些讨论中,将对萎蔫一词以一般意义加以应用。萎蔫状态持续时间较长,则这种有规律的丧失膨压将表现得非常显著。因此我们可以说,不仅有萎蔫的叶子或植物的其他部分,而且还有萎蔫的植株。

由于萎蔫影响到内部流体静力学系统的动力学,所以它将会引起植物内部生理过程和条件发生一系列深刻的变化。某些这方面的影响,早在第6章讨论影响蒸腾作用的周期性因子时已经提及。在第11章和第20章还将分别叙述萎蔫对光合作用和生长方面的影响。

8—10 蒸腾作用和水分吸收每天周期性比较

萎蔫现象以及每天降低叶子及植物其他器官含水量的许多实验结果,都间接证明白天时间蒸腾强度常常超过水分吸收速度。但是只有少数研究才是在24小时内或更长一些时间内同时测定蒸腾强度和水分吸收速度。

图8.14指出在近似“标准日”条件下利用火炬松进行这种类型的一个实验结果。如图所示,在白天时间水分吸收速度要显著落后于蒸腾强度,也就是说,蒸腾强度处于相对高阶段。在实验第二天非常明显的趋势是:白天水分吸收速度最高峰比之蒸腾强度最高峰的出现要稍晚。利用其它种类植物所作的实验,也得到类似的结果,而对其中某些实验结果来说,吸收作用的最高速度晚于蒸腾作用的最高速度甚至更加明显。在夜间,吸收作用速度持续高于蒸腾

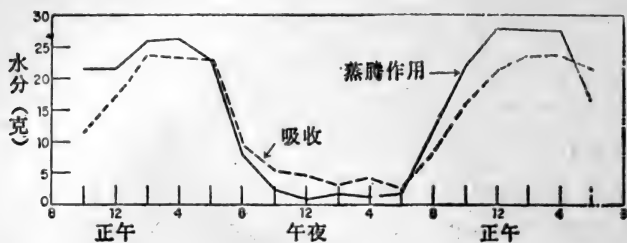


图 8.14 火炬松 (*Pinus taeda*) 蒸腾作用和水分吸收作用的每天周期性比较
(引自 Kramer 资料 1937)

强度。换句话说，在白天时间，植物组织逐渐耗尽水分，而夜间植物组织的水分又逐渐得到补充。水分的吸收速度落后于蒸腾强度，主要是由于根部生活细胞对水分通过有相当大的阻力所致。

8—11 植物细胞水分势的日变化

对于叶子和植物其它器官含水量的日变化，曾经作过许多测定。这些测定对于说明大多数植物在生长季节期间其内部水分亏缺几乎是每日发生的一种现象，那是有价值的。但是这些测定不能作为描述植物内部水分关系动态的确实根据。例如，同样改变含水量，但这种改变对于一种植物叶细胞水分势或膨压的影响远远不同于另一种植物。如果以水分势或类似的动力学单位描述水分存在状况，那么就能完满地解释含水量的变动对于内部水分运转和生理过程的影响。

有人曾经利用前面所述的压力室装置的方法，研究葡萄叶子在近似“标准日”条件下水分势的日变化（图8.15）。早晨，这种叶子的水分势距离零值并不很远，到上午直至午后期间负值逐渐增大，而夜间接近早晨之前水分势的负值又相对减低。这种水分势日变化的型式，无疑是代表了许多种类的植物。当然在植物其它器官细胞中，也有类似的水分势日变化，尽管这种变化可能没有那么明显。

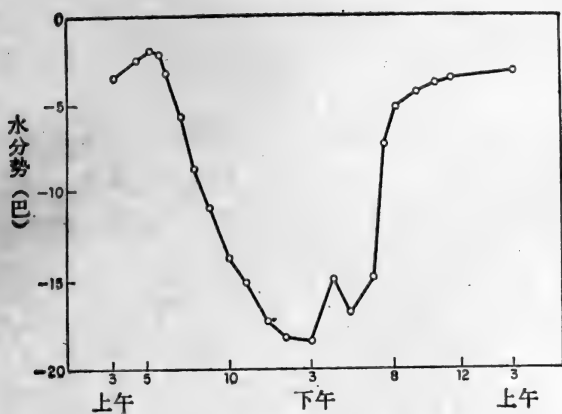


图 8.15 葡萄叶子水分势的日变化
(引自 Klepper 资料1968)

8—12 永久萎蔫

永久萎蔫指的只是除非增加土壤含水量，否则植物就再也不能恢复生长的萎蔫。永久萎蔫是由于土壤水分势负值显著增大，以致水分进入植物体内的速度不足以维持植物的膨压而产生。与暂时萎蔫一样，明显可见的永久萎蔫症状只有在薄叶的植物种类才可看到，但是在生理上，所有陆生植物，其情况大体相同。

当土壤水分逐渐枯竭时，暂时萎蔫便慢慢过渡到永久萎蔫。此时，植物每天晚上由暂时萎蔫恢复过来的历程非常缓慢，以致不能完全恢复，最后甚至于轻微的夜间恢复也都不可能，这样植物便成为持续性的永久萎蔫，但是活跃的生长仍然保留一个较长的时间。

当土壤中有效水分耗尽时，植物体内水分与土壤水分之间的连续性被切断，于是植物体内的大量水分实质上变成一个孤立单位的动力学系统。当这种情形占支配地位时，动力学系统中的应力便逐渐加强，此后即使气孔也如永久萎蔫的植物一样关闭起来，可是角质层蒸腾仍然继续进行，因此植物体内的水分总体积便逐渐缩减。植物持续处于永久萎蔫状态，无需多少天便因水分亏缺而往往导致

根毛死亡。这就是为什么许多植物从永久萎蔫恢复过来(即使有也是很少)非常缓慢的一个原因,甚至于土壤水分再度成为有效状态时也是如此。

前面已经引证,在蒸腾旺盛的植物体内,张力可以传递到动力学系统的所有部分。水柱发生的张力如果足够强大,那么它便会传递到根部细胞和地上器官的细胞。当永久萎蔫时,植物体内水分体积持续缩小,残留的大部分水分便陷入张力状态。只要永久萎蔫维持多久,这种状况就维持多久。

8—13 植物体内水分的再分配

当植物体内充满水分时,一个器官或组织的水分势到另一个器官或组织的水分势之间的差别将缩减到最小的数值。但是当植物吸收水分的速度不足以补偿蒸腾强度时,其内部水分亏缺便继续增大,而在植物某些部分可能产生的水分势比之其它部分可能有显著不同。在这种条件下水分可能从植物的一个器官再行分配到其它器官。内部水分不足的程度愈大则这种内部水分再分配也愈大。

水分从果实转运到叶子,或者反过来由叶子转运到果实,看来是很普遍的现象。在成熟柠檬果实中,每天交替出现扩张和收缩(图8.16)便可说明这种现象。正如图中所示,大约每天上午6时左右,柠檬果实体积开始收缩,一直延续至下午4时之前为止。显而易见,此时与之相应的蒸腾作用正是高速度进行的,因而水分便由果实转运到其它器官,这是因为水分直接自果实本身蒸腾散



图 8.16 柠檬果实直径大小的日变化
(引自 Bartholomew 资料 1926)

失减少之故。下午4时至第二天上午6时之间，果实体积则逐渐增大，这个事实表明，在这段时间内水分逆向运输到果实。这些结果明显地说明，水分通过木质部可以作任何方向的移动，其移动方向须视植物不同部位的水分势而定。

然而棉铃的特点则在其16天增大生长期间却完全不同于刚才所述的成熟柠檬果实的情况。虽然白天增大生长的速度稍为大于晚间增大生长的速度，但棉铃的直径却是一致地增大（图8.17）。甚至

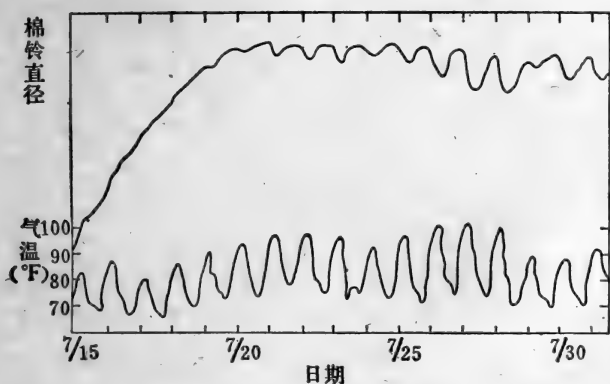


图 8.17 棉铃直径大小的日变化。前5天棉铃继续生长。待棉铃生长达到最大体积以后，每天温暖时间内棉铃表现出显著收缩
(引自 Anderson 和 Kerr 1943)

当叶子严重萎蔫时，棉铃仍旧继续增大，这个事实说明，即使在这样的条件下，水分仍然继续运向正处于生长的果实中。但是棉铃停止增大以后，其直径发生可逆变化，这与正在发育的柠檬果实相似。这种体积方面的日变化，无疑在已经停止增大生长的许多其它类型的多汁果实也会常常出现。

即使老龄茎部损失水分，可是正处于生长的茎尖仍然可以持续获得水分。例如，番茄植株第一节以上的茎部，白天和晚上的长度生长速度大体相等。但第一节以下的茎部，其长度在白天明显收缩而夜间茎节上下部分的伸长却相等，无疑这是相当于茎部细胞膨胀

度的可逆变化。白天，尽管茎部其它部分丧失水分，可是茎尖分生组织细胞却依然持续获得水分，因为它们在生长过程中所利用的某些水分或许是来自老龄茎部的细胞。

作为一般规律，很可能是正处于活跃生长的分生组织（如正处于生长的茎尖、根尖和正在增大的果实），在其内部水分不足条件下，它们的水分势负数值要大于其它组织。实验结果表明，这些组织的水分势多半是由吸胀作用所引起而并非起源于渗透作用（第5章）。甚至在引起叶子暂时萎蔫的条件下，水分仍然持续进入分生组织区，以供给它们持续生长。然而在内部严重缺水条件下如接近或相当于永久萎蔫状态时，整个分生组织的生长就大大减慢，或者完全受到抑制（第20章）。

8—14 抗旱性

某些植物种类，在经常缺乏水分的生态环境中生存和发育的能力较之另外一些种类的植物要强。这种植物在干旱时期的生命很少受到损害或者没有受到损害的能力叫做抗旱性。原产于半干旱地区的所有多年生植物，多少具有一些抗旱能力。对于那些原产地由于这样或那样的原因而过度干旱（即使在潮湿气候条件下）的生态环境中的植物，也同样具有耐旱能力。抗旱的植物种类或品种在一定地区的农业经济上（如美国西北部干旱农业区）是极其重要的。在干旱地区，某些农作物的品种比之同一种类的其品种有着更高的产量。例如硬粒小麦和二粒小麦就是耐旱的高产品种。

在半干旱地区（如美国西南部和邻近的墨西哥）或局部地区干旱的生态环境生长的大多数植物，按常规可以把它们划分为三类群：（1）短命植物，（2）肉质植物，（3）耐旱植物。

以明显的雨季为特征的所有半干旱地区的植物营养体，其生长最显著的特征就是短命。随着雨季的来临，这些植物的种子便萌发并且在几周时间内就全部完成其生活周期。到第二个雨季到来之前的干旱期间，新的作物种子依然活着。这种植物叫做“避开干旱的

植物”。这些植物的耐旱性远远比不上许多一年生的中生植物。

大部分半干旱地区的植被，多半是由肉质植物所组成(图8.18)，

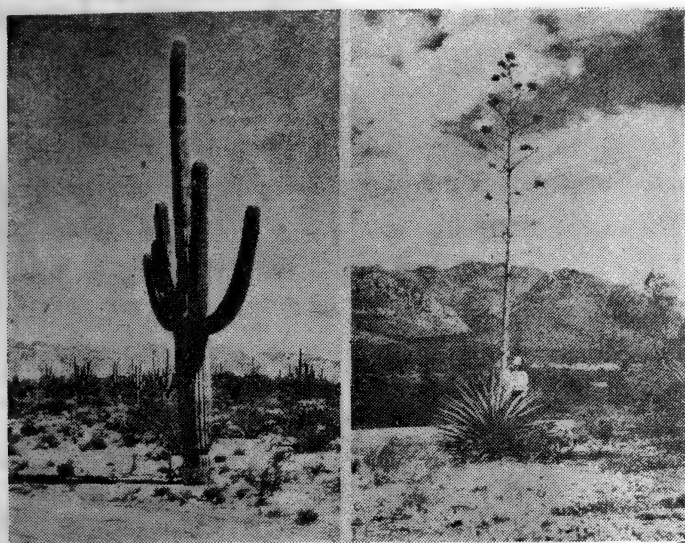


图 8.18 在美国亚利桑那州南面的半沙漠地区的肉质植物

左：仙人掌 右：在结实中的龙舌兰

(B. S. Meyer 提供的照片)

而且常常在局部地区干旱的生态环境中才可看到，如潮湿气候区的沙丘和海滨。美国半沙漠地区最明显的肉质植物，大部分属于仙人掌科。其它属于极为重要的许多肉质植物的科属还有大戟科、百合科、景天科、番杏科、石蒜科。肉质植物不仅在结构上是一个特殊的类群，而且在代谢上(第13章)和节约用水方面也同样是一个特殊的类群。肉质植物的生长习性是由于肉质茎的内部组织或某些种类的肉质叶子里积贮有相当水分而能在干旱时期生活。角质层相对粗厚多毛，许多肉质植物的气孔只有夜间才张开也是这些植物保存水分的重要因子。因此，许多仙人掌甚至在完全从土壤中拔出以后，仍能生活几个月的时间。

少数种类的植物，由于它们的根系扎得很深(通常达到水位)，所以能在干旱的环境中生活，如紫花苜蓿和黍等。

至此，前面所述的抗旱植物种类，从其细胞能够在持续且严重地降低含水量时并没有受到损害这种意义上来说，还没有一种可被认为是真正的抗旱植物。只有那些通常叫做“耐旱植物”，才是真正的抗旱植物。在高等植物中，非常极端的例子之一就是大量分布在美国西南部和墨西哥北部的半干旱地区的*Larrea divaricata*。这种植物在整个雨季和旱季都具有相同的叶子构型。在旱季，*Larrea divaricata* 叶子的含水量，常常低于其自身干重的50%。另一方面，大多数中生木质植物的叶子含水量，常常占其自身干重的100%至300%。

某些植物种类，尤其是苔藓、地衣、藻类，在干旱时期实际上含水量降低至气干条件下仍能生存，并且当再把它们放回潮湿条件下时，便能很快恢复其生命活动。许多植物的种子，即使其含水量降至接近气干条件下仍不至丧失其生活能力的意义上来说，也是属于抗旱性。

旱生植物某些结构上和机能上的特征，在某种程度上将有助于其在干旱生态环境中生存。许多这样种类的植物，叶子是相对细小并且随着旱季的来临叶子便相继脱落。许多属于旱生生态环境的植物，在解剖学上是以密致角质层和下表皮厚角组织为特征的。

所有前面已经提及的特征，多半趋于减少蒸腾作用的水分丢失。然而，根据大多数旱生植物的实验证明，较低的蒸腾强度多半是由于根系所处环境的土壤含水量较低所引起。当土壤水分供应充足时，大部分旱生植物的蒸腾强度并不低于许多中生类型的植物。

当长时间土壤水分不足时，植物体内所贮存的水分将逐渐耗尽。此时，虽然旱生植物的气孔在大部分时间或者所有时间内都是关闭的，但是角质层蒸腾仍然继续进行，结果内部水分不足更显得强烈。这样，植物内部水分逐渐亏缺的后果，就是不断增加流体动力学系统内的应力，从而逐渐增大植物所有部分的水分势负值。这种情况持续下去，迟早将会引起那些耐旱性低或者不耐旱的植物趋于死亡，或者局部死亡。另一方面，许多耐旱的植物能够在数日内忍受这样的条件，并没有遭受不能恢复过来的损害作用。

植物抗旱性的主要因子之一，就是它们的细胞具有忍受高度脱水的能力而不至于受到不能恢复的损害。但是由于干旱的结果而使植物细胞死亡的主要原因，显然不是原生质的脱水而是伴随而来的机能破坏。

由于细胞严重脱水，于是液泡收缩大于细胞壁，因此导致原生质变形和破裂。完整结构细胞的破坏，显然是缺乏耐旱性特征的植物细胞死亡的主要原因。植物细胞的极端脱水，常常伴随着蛋白质和其它代谢物质水解反应断裂。在非耐旱性植物中，这种紊乱的代谢作用本身可能是有害的，或者破坏原生质的亚显微结构。

第九章 新陈代谢的动力学和力能学

9—1 酶

在生理温度范围内(对多数植物来说大约从10℃到40℃),生活细胞特点就是具有以相当快的速度完成化学转化的能力,而在非生命系统中这种转化作用非常缓慢,甚至完全不能发生。每一个活跃进行代谢的细胞,都是数以百计的此类反应的部位,并控制着这些反应的方向沿着复杂的然而是有联系的途径进行。反应是有条不紊地一个接着一个,一个阶段连接一个阶段进行着。这种代谢系统所固有的规律是如此巧妙,以致极其复杂的生理过程都能顺利地迅速地完成。

生活细胞的许多化学反应中每种反应如此有条不紊地进行,都是通过称为酶的某些特殊的化合物来实现。所有的酶主要是蛋白质(图9.1),虽然大多数酶(后面将要讨论的)还必须有与其结合的非蛋白质部分作为其组成成分,或者多少是与蛋白质部分牢固地结合。例如,

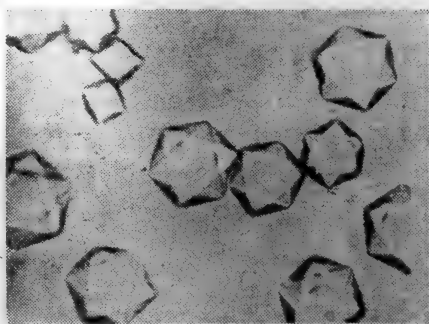
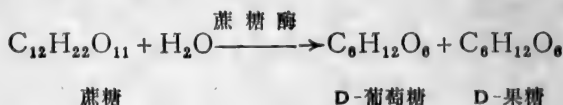


图 9.1 来自洋刀豆的尿素酶晶体
(引自 J. B. Sumner 的照片)

在蔗糖酶作用下把蔗糖(双糖)分解为D-葡萄糖和D-果糖,就是这种酶促反应的简单例子:



被酶作用的化合物叫基质。实际上某些酶能同时作用于二种基质。第十六章中讨论转氨基反应时所涉及的酶就是一个适当的例子。

在生物体内发现各种不同的酶类，至少有成千种。某些细胞无疑含有数百种不同的酶类。但它们并不是杂乱无章地分布于细胞中。已经知道，某些酶类显然与一定的细胞器相结合。例如，参与有氧呼吸（第十三章）的酶类，如果不是全部就是大部分分布于粒线体。某些酶类，不只在一种细胞器里发现。例如，参与电子传递的酶类，均可在粒线和叶绿体里找到（第十、十三章）。另一方面，某些酶类，主要是（如果不是全部）存在于并且起源于细胞原生质。例如，参与糖酵解（第十三章）的酶类，看来就是这种酶类。

所有酶类基本上是催化剂，并且事实上常常把它们称为有机催化剂。酶不能起动与支配反应分子之间能量交换规律不一致的化学反应，而只能加速化学反应的进程。但是一条重要的途径，就是酶也能够控制代谢的方向。细胞里如果完全没有特定的酶类，就不能在被酶催化反应的范围内进行代谢作用。例如，大多数高等植物细胞内没有纤维素酶，因此，植物不能像许多细菌和真菌那样消化纤维素。

在只能作用于一定的基质或基质的化学团的意义上来说，酶具有特异性，例如尿酶对尿素就显示出绝对的特异性，它只能作用于以尿素为基质的化学反应。显然，每一类型的酶类只能作用于一种特殊类型的化学键，如果同时作用于两种基质，则对于这两种基质的化学键，酶都必须具有特异性。当许多化合物具有相同的化学键时，则这些化合物也可能被同样一种酶所催化。例如，苦杏仁酶（emulsin）能够水解任何 β -糖苷（第十四章），这是因为在所有这种糖苷的糖和非糖基团之间的化学键都是相同的。

酶的特异性，还可通过这种事实来证明，也即是同样的基质在不同酶类的作用下，可以得到不同的最终产物。棉子糖（三糖）（第十四章）是由果糖、葡萄糖、半乳糖这三种六碳糖的残基组成。在蔗糖酶作用下，棉子糖水解为果糖和密二糖，而在苦杏仁酶作用下则水解为蔗糖和半乳糖。蔗糖酶作用于组成棉子糖的果糖和葡萄糖残基之间的化学键；而苦杏仁酶则作用于葡萄糖和半乳糖残基之间

的化学键。

酶是生物体的代谢产物，而作为特殊类型的蛋白质，它们的生物合成将在第十六章才进行讨论。

9—2 酶的分类

许多酶都是依据被其作用的基质而命名，ase 作为酶名称的公共后缀，但亦并非不变。例如蔗糖酶 (Sucrase)、纤维素酶 (Cellulase) 和麦芽糖酶 (Maltase)。某些酶的名称，表示其所参与的反应类型，以及被它作用的基质。例如，琥珀酸脱氢酶和细胞色素氧化酶就是如此。有些酶的名称则不能像迄今所叙述的那样推导。正如前面已经提及，苦杏仁酶 (Emulsin) 就是其中之一。木瓜蛋白酶和菠萝蛋白酶则是在植物体内发现的另外两种蛋白质水解酶。

酶的全部分类法和系统命名法，由国际生物化学协会酶学委员会在 1961 年推荐使用。这个委员会建议把酶划分为以下六个主要类型：

(1) **氧化还原酶** 属于催化氧化还原反应的酶类。如氧化酶和脱氢酶等 (第十三章)。

(2) **移换酶** 属于催化化学基团移转的酶类，如氨基移转酶 (第十六章) 就是一个很适当的例子。

(3) **水解酶** 利用水以催化各种化合物起水解作用的酶类。如蔗糖酶、纤维素酶和脂肪酶 (脂肪水解酶)。

(4) **裂解酶** 通过非水解作用的方法，可逆催化化学基团从基质移去的酶类。例如脱羧酶 (使 CO_2 从分子裂解出来的酶类，第十三章)。

(5) **异构酶** 催化化合物转变其同分异构体的酶类。如糖酵解中的磷酸丙糖异构酶就是这种酶的例子 (第十三章)。

(6) **连接酶** 催化两个分子在反应中彼此结合的酶类，它还能使 ATP 和类似化合物中的磷酸键裂解 (参阅本章后面)。例如某些硫激酶 (第十四章)。

酶学委员会还进一步建议对每种具体的酶,采用特殊的“通俗名称”(或土名)和顺序名称。对于大多数的酶来说,“通俗名称”早已被习惯所利用。顺序名称,在可能的程度上表示酶的作用功能。例如,脂酶在这个系统中,其顺序名称应当叫做甘油酯水解酶。本书采用的是酶的通俗名称,之所以如此,部分原因是因为特殊的通俗名称已为习惯所应用,而顺序名称依然未被广泛利用。

9—3 酶的化学性质

如同前面所述,所有酶类大体上是由严格顺序排列的氨基酸残基构成的蛋白质(第十六章)。不同类型的蛋白质,其氨基酸排列顺序不相同,而且对于某些蛋白质来说(包括某些酶类)已被彻底研究。若干酶类就是由这些蛋白质分子组成,如尿酶和木瓜蛋白酶。必须假定,这些酶类之中,氨基酸残基的排列方向和顺序是赋予酶具备催化性质的因素。但是许多酶还要有非蛋白质组分,使其牢固地结合于蛋白质,或者牢固地结合于蛋白质成分,使酶执行催化作用的功能。常常用“辅助因素”这个术语来表示酶类或酶系统的这种组分。

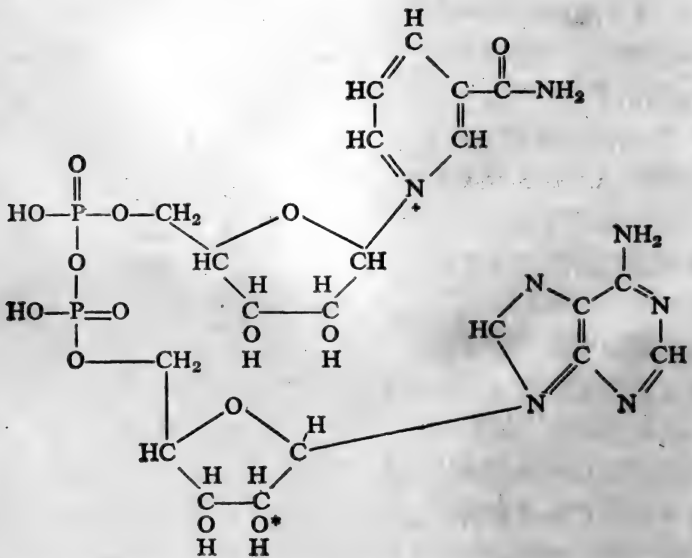
许多金属都属于这种“辅助因素”,特别明显的是铁、铜、锌、镁、锰、钼和钾。其中某些是酶的结构成分,例如在酪氨酸酶和抗坏血酸氧化酶中的铜,过氧化氢酶和过氧化物酶中的铁。当这些非蛋白质基团作为酶分子一个完整部分时,通常称之为做辅基。许多酶当其执行催化功能时,要求有某些阳离子参与作用,例如 Mg^{++} 、 Mn^{++} 、 Ca^{++} 、或 K^{+} 等。这些离子通常称为金属活化剂,在一些系统中它们与酶蛋白质结合不甚牢固,而在另一些系统中,它们则多少牢固地与酶蛋白质结合。在植物体内,微量元素起着非常重要的作用(第十五章),就在于它们作为酶的辅基或者作为酶系统的金属活化剂而起作用。

许多酶类,如果没有某些复杂的非蛋白质的有机分子存在,就不能执行其催化作用。这些非蛋白的有机分子中,有一些作为构成A辅基而被牢固地结合于酶本体,另有一些与酶结合不甚牢固,并

称为辅酶。无论是作为辅基或者作为辅酶，这些复杂有机化合物的结构都有相当一部分是来自通常叫做维生素的化合物（第十八章）。这就是为什么维生素在生活有机体营养中如此重要的主要原因，尽管不能因此推论，所有的维生素都是作为酶系统的组成部分而起作用。这些极其重要的辅酶，现在逐一详细论述如下。

吡啶核苷酸

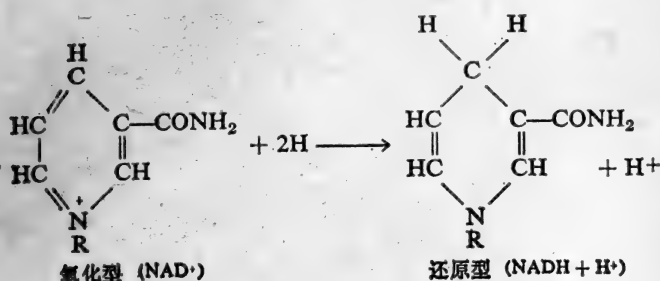
在细胞力能学上，有两种极端重要的辅酶，通称吡啶核苷酸。烟酰胺腺嘌呤二核苷酸分子（ NAD^+ ）（辅酶 I）是由一分子烟酰胺，一分子腺嘌呤，两分子 D-核糖和两分子磷酸组成。烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸（辅酶 II），还带有一个附加的磷酸根，如以下图式所示。烟酰胺（尼克酰胺）在分类上，属于维生素类如烟酸之类的化合物之一。



烟酰胺腺嘌呤二核苷酸（NAD）。烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸中（ NADP^+ ）以 $-\text{H}_2\text{PO}_4$ 取代 \bullet 号中的 OH 位置。

吡啶核苷酸的还原型，其辅酶分别称为 $\text{NADH} + \text{H}^+$ 和 $\text{NADPH} + \text{H}^+$ 。从下面的化学结构式中，可以明白地说明其表示方式的理

由。在化学结构式中，除烟酰胺外，分子中的其它部分则用R表示。



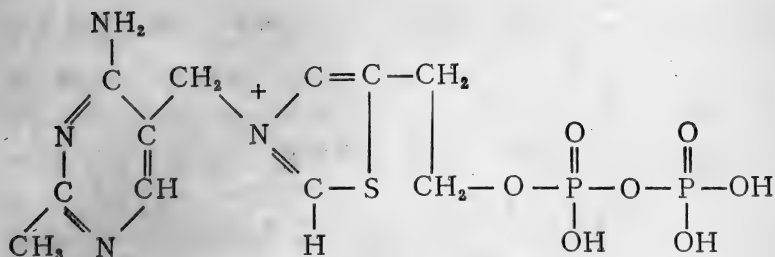
在非还原型(氧化型)的 NAD^+ 中缺少一个电子，通常在氮原子上用正号表示。这些化合物的还原，包括从基质(底物)上脱去两个氢原子，并把它转移到 NAD^+ ，这就等于转移两个氢质子(2H^+)和两个电子。其中一个电子用来补偿烟酰胺部分的氮原子上所缺乏的电子；另一个电子加上一个质子(联合起来相当于一个氢原子)加于第4个碳原子(顶端)。剩下一个氢原子(H^+)释放到溶液。因此，这种化合物的还原型可写成 $\text{NADH} + \text{H}^+$ 。 NADP^+ 的还原也是以同样方法实现。

这两种化合物的还原型，常可分别写成 NADH_2 和 NADPH_2 ，或分别写成 NADH 和 NADPH 。多年以来，把 NAD^+ 叫做二磷酸吡啶核苷酸(DPN^+)，而 NADP 叫做三磷酸吡啶核苷酸(TPN^+)，在讨论这些辅酶当中，依然是经常遇到这些名称。

这两种吡啶核苷酸，是催化生物体内许多基本而重要的氧化还原反应的脱氢酶和还原酶的辅酶。其还原型是高能化合物(详见后面)。有关这两种化合物参与反应的许多例子，将在本书后面特别是在第十章和第十三章当中予以讨论。

黄素核苷酸

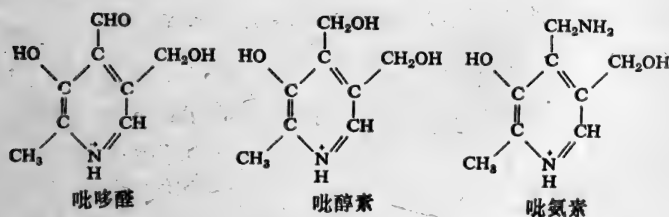
黄素单核苷酸(FMN)和黄素嘌呤二核苷酸(FAD)是这种类型的众所周知的辅酶，这两种化合物的分子部分是由核黄素(维生素 B_2)构成。这是牢固结合于酶蛋白的辅酶的例子。



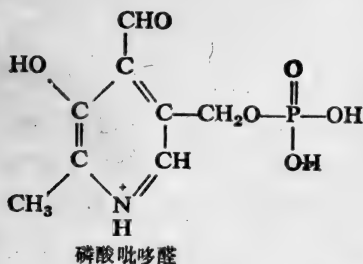
在硫胺素分子中，存在着硫原子，这是值得注意的。由某些脱羧酶、氧化酶和酮酶的催化反应中，焦磷酸硫胺素作为辅酶参与反应。这些酶促反应的例子，将在第十三章中讨论。

吡哆醛

吡哆醛以及与它密切有关的吡醇素、吡氨素，统称为维生素B₆。



由这些化合物衍生而来的辅酶之中，了解得最多的是磷酸吡哆醛。这种辅酶参与转氨基作用，脱羧作用和包括氨基酸代谢在内的其它重要反应（第十六章）：



泛酸

B族维生素的重要性就在于，它是构成辅酶A的含有硫分子的复合物之一。这种化合物的化学和能量的关系，将在本章后面讨论，

而它在某些极端重要代谢反应中的作用，将在第十三章、十四章中予以讨论。

9—4 酶的诱导作用

很早以前就已经知道，在微生物体内某些酶的合成，通常只有当基质存在时才能发生，而在没有基质时，就没有酶的出现。这种酶通常叫做诱导酶。在高等植物里，只有少数几种酶才属于这种类型，虽然也有可能多于目前已被发现的数量。在高等植物中，一个最熟悉的例子就是硝酸还原酶，这种酶能催化硝酸盐转变为亚硝酸盐（十六章）。如果把植物放于含有硝酸盐的培养基中生长，则至少能把这种酶从某些植物中提取出来，但是，如果培养基中铵化物是作为基质的氮源，那就不能从植物中提取出这种酶。

9—5 酶促反应的机理

为了使分子或离子相互作用，它们必须发生接触这是普通的原理。由于它们具有运动能量，所以在任何系统中分子或离子，常常彼此相互频繁碰撞。但是并非每一个这样的碰撞，都可在两个参与作用的质点之间发生化学反应，即使存在着发生这样反应的倾向也仍然如此。如果碰撞是相对缓慢，则质点只能各自发生跳跃。在任何瞬间，系统中总有一部分分子或离子的运动速度十分缓慢，另外一些则运动速度十分迅速，还有一些则位于中间状态。如果在两个质点之间的碰撞十分激烈，则它们的电子层就能互相碰击到可以发生化学反应的程度。原子和电子重新排列，它们的化学键再行改组，从而导致形成不同类型的原子、离子或分子。

作为质点相互作用所需的能量，超过分子或离子进入绝对接触状态所需的能量，称为活化能。一种类型的化学反应与另一种类型的化学反应所需的活化能数值有很大差异。当某种化学反应所需的活化能很小，则这种反应很容易发生，反之，如果很大则反应进行

得很缓慢或者完全不能发生。酶促作用的机理，类似于其它催化作用，似乎是降低化学反应活化能之一。当活化能降低时，系统中大部分质点便具有足够的能量以引起反应（图9.2）。

9—6 影响酶促反应的因子

研究高等植物体内各种因子对酶促反应的影响，直至今今天几乎依然都是在离体条件下进行。通常进行研究的程序，首先是制备多少纯

净的酶提取液，然后在可控制的条件下，把这些提取液与基质（底物）混合，最后测定其发生速度。当酶促反应发生于活细胞时，则要受着参与反应的细胞器结构特点的影响，而且在活体内还有另外的因子如pH（不同于提取液中检查出来的pH）的影响。因此，在体外研究所得的结果引用于体内，那么必然受到某些条件所限制。似乎有这种可能，这就是各种因子对于被提取的酶的影响，与对活体内同样的酶的影响，在量方面是不同的，虽然在质方面或许是相似的。

温度

温度对酶促反应的影响，可分为两个显著不同的方面，而且往往是相反的。一般来说，随着温度的升高而加快酶促反应的速度，但在大多数植物组织内，温度开始升至40℃时，对酶促反应就会引起抑制性或者破坏性作用。一般来说，破坏性的影响是蛋白质所特有的不可逆的热变性现象，而且容易发生于潮湿的或者液态的介质里。处于干燥种子或芽孢里的酶，往往可以忍受100℃的高温，甚至

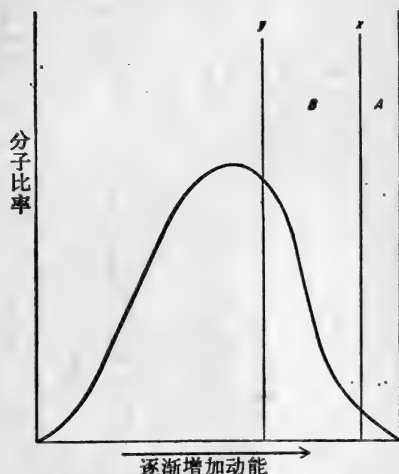


图 9.2 酶影响活化能的模式图
A. 没有酶时分子的化学反应 B. 有酶存在时，由于分子的活化能从X降低到Y而引起的附加反应

长时间的高温也没有呈现任何损害性影响。对于酶促反应的最适宜温度就是，温度升高而引起的任何进一步的促进性影响，恰好被温度对酶系的破坏作用所抵销(图9.3)。

氢离子浓度

酶活性极大地受到反应介质中氢离子浓度的影响。已经知道，氢离子浓度对生物界现象的影响，被认为是一个非常因素。一般来说，在某一个最适宜的氢离子浓度范围内，酶活性似乎是最高，而在这个最大值的两侧，常常是急速降低(图9.4)。作为酶活动最适宜的和有限制的pH值，对于不同的酶类来说是不相同的。某些酶类活动最适宜的pH值，可以低到pH 1.5，而另一些酶类则可能高达pH 10，虽然大多数酶的最适pH值，介于pH 6到pH 8这个范围。但是作为某种酶类最适宜的pH值，亦将随着酶的来源、基质种类，反应介质中其它物质的种类、温度等的不同而有变化。因为酶是蛋白质，所以pH

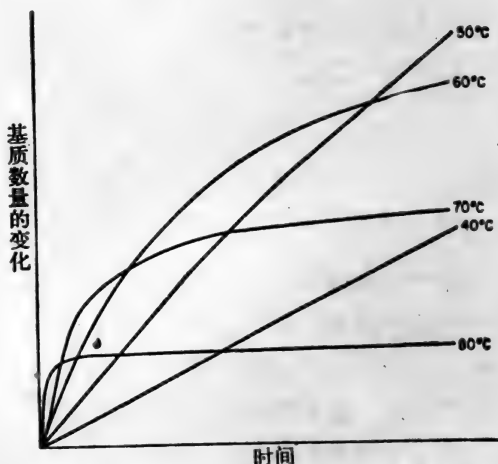


图 9.3 在一定时间内，温度对酶促反应速度影响的一般曲线图
(引自 Dixon 和 Webb 资料 1958)

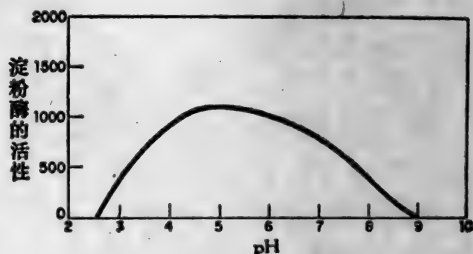


图 9.4 麦芽淀粉酶的活性和pH之间的关系
(Sherman 资料 1919)

值必然极大地影响着组成蛋白质的氨基酸和羧酸基团离子的性质（第十六章）。另外过高或过低的pH值，也可以局部完全终止酶蛋白的活动。

酶浓度

只要其它因子如基质浓度、pH、和温度等还没有成为限制性的因子，则酶促反应的速度，通常将随着酶浓度而直线上升(图9.5)。对于这种一般性的规律，也有少数例外，其中大部分是由于反馈抑制作用所引起，对此以后还要进一步加以讨论。

基质浓度

在一定酶浓度范围内，增加基质浓度，首先反应速度便开始急速上升，这样一直持续到进一步增加基质浓度也不能再进一步提高反应速度时为止(图9.6)。这条曲线急速上升的部分代表其浓度范围内基质分子的数量不能充分满足酶进行反应的要求。当这种浓度使曲线达到平缓而移至平滑状态时，其活性就不能随基质浓度的增加而再进一步提高。换句话说，基质浓度超过某一范围时，酶浓度在反应中便变成了一个限制性因子。

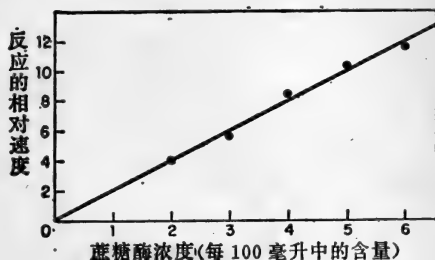


图 9.5 蔗糖酶的浓度及其水解活性之间的关系

(Nelson 和 Hitchcock 资料 1921)

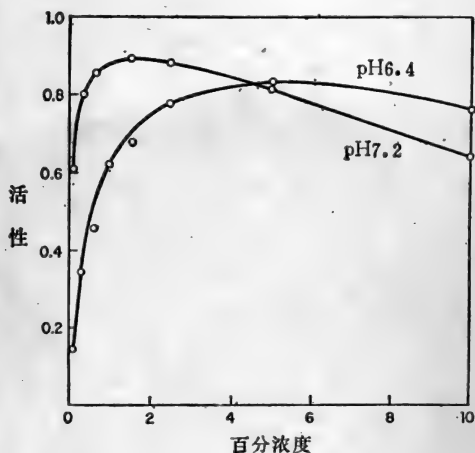


图 9.6 基质浓度和脲酶活性之间的关系

(Howell 和 Summer 资料 1934)

最终产物浓度

酶促反应也类似其它化学反应，服从于质量作用定律。因此，在试管内进行酶促反应时，随着反应最终产物的积累，反应的表观速度便降低。但是，在生活细胞里，继大部分酶促反应以后，最初反应产物便进一步转化，因此，最初反应产物没有进一步的积累，从而不能由于质量作用定律的影响使它们本身的合成受到阻碍。

在酶促反应的某些阶段中，由于反应产物与一部分酶相结合而使产物的合成受到阻碍，这一部分被结合的酶，开始时是在代谢途径中参与产物的合成。这种现象叫做反馈抑制作用。

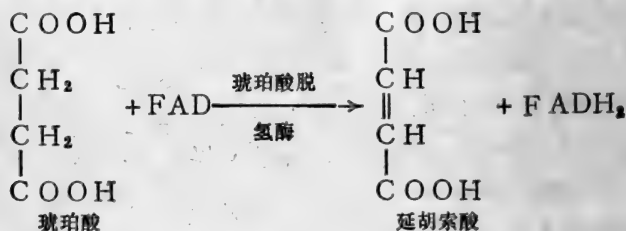
已经知道，反馈激活作用的情况也存在于植物代谢过程。反馈抑制作用和反馈激活作用，可能是细胞中一种重要的抑制机理。

水合作用

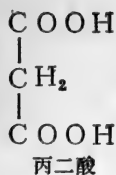
种子萌发时，最容易证明提高水合作用对植物组织中酶促反应的影响。在干燥但具有生活力的种子中，酶活性一般很低，而且常常没有活性存在（根据任何一种已知的特殊酶所测定）。当种子萌发而发生水分吸胀作用时，酶活性多少是进展性地增高，这种影响常归结为提高种子组织的水合作用，至少也是间接起着作用。

抑制剂

抑制剂是能减慢或者阻碍酶活性的化合物。酶抑制剂可区分为两种主要类型（竞争性抑制剂和非竞争性抑制剂）。竞争性抑制剂，其分子结构类似于基质分子的结构，占据着酶的某些反应部位，于是在这些部位上暂时阻塞反应的进一步进行。例如在FAD参与下，由于琥珀酸脱氢酶的作用，使琥珀酸转变为延胡索酸：



丙二酸在结构上类似于琥珀酸：



如果把丙二酸加进反应系统，则在任何一瞬间，它便阻塞酶分子上的若干反应部位（要不然这些酶将会有效地把琥珀酸转变为延胡索酸），促使反应速度减慢。竞争性抑制剂的影响（上述就是这一种例子），可由于反应系统中基质浓度的增加而逐渐变为无效。酶与普通基质结合的次数和与竞争性抑制剂的结合有关，这是一种偶然的現象，它决定于竞争性抑制剂和基质之间的相对浓度。

在非竞争性抑制作用之中，抑制剂以不再留有空隙的方式与酶相结合。因为酶分子与非竞争性抑制剂分子结合而变成不活性的复合物，所以即使加入更多的基质也不能提高反应速度。在这样的条件下，减少参与反应的酶分子数量，便成为一个限制性因子，而不是基质浓度。非竞争性抑制剂，包括碘乙酸酯、氟化钠、氰化物、叠氮化物和一氧化碳。

9—7 自由能

第四章在扩大水分势概念中，已经谈到自由能是系统内部成分的一种性质。任何系统内部成分的自由能，可用以下方程式表示：

$$F = E + PV - TS$$

其中 E ——分子内能，包括转移、旋转、振动、电子能量和核子能量。

PV ——压力和体积相乘的乘积（一公升一个大气压相当于 24.2卡）。

T ——绝对温度。

S ——熵，表示分子的无效功，或分子随机移动的数值。

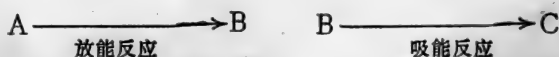
当讨论水分势 (Ψ_w) 时，不考虑方程式的 E 值，因为水分势这个值并没有包括分子的内能。但是当讨论代谢过程时， E 值的存在

是有意义的。每个分子所固有的能量，对于不同类型的分子来说是不相同的。由于 E 和 S 两值是未知数，所以不可能计算出 F 的绝对值。但当一种化合物变为另一种化合物，或一种化合物与另外一种化合物起反应时，所发生的自由能变化值，则有可能计算出来。例如一克分子葡萄糖完全氧化为二氧化碳和水时， ΔF （自由能变化）的数值大约为 $-673,000$ 卡。 ΔF 是个负数值，就是说这是一个减少自由能的反应。

自发地减少自由能的反应，叫做放能反应。增加自由能的反应，叫做吸能反应。这些反应，只有把能量以“强制”反应的方式加于系统时才能发生。例如：（1）光合作用中的光化学反应，就是由光量子提供能量；（2）吸能代谢反应和放能代谢反应之间的“偶联”反应，如后面所述。

9—8 高能化合物

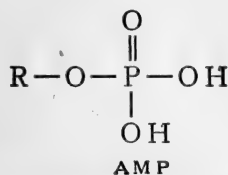
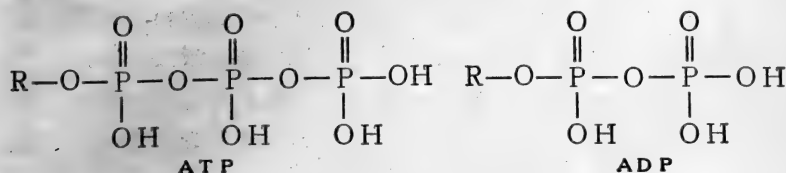
在许多代谢反应中，由放能反应所形成的能量，可应用于“强制”吸能反应之中。但是这些反应必须有共同的反应剂才能进行。



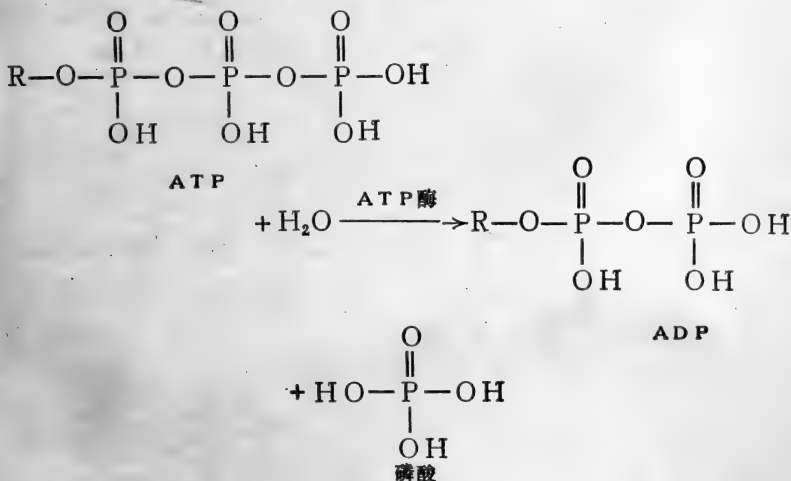
特征性的偶联于放能反应的化合物（上图中的 B ），就是高能化合物。当这些化合物经水解作用或氧化反应后，它们便大大降低自身的自由能。在参与连续偶联反应中，这些化合物的内能至少有一部分转移给其它化合物，或者转移给吸能反应中的最终产物。

研究最充分的高能化合物是三磷酸腺苷核苷酸（ATP），它广泛或许是普遍地存在于生物有机体。腺苷分子是由一分子嘌呤碱基（腺嘌呤），和一分子D-核糖组成。腺苷分子加一个磷酸根，便得到一磷酸腺苷核苷酸（AMP）。由一分子AMP和增加的第二个磷酸根便形成二磷酸腺苷核苷酸（ADP）。三磷酸腺苷核苷酸（ATP），则是ADP分子增加第三个磷酸根而形成。这些化合物的化学，将在

第十六章进一步讨论。下面是这三种化合物的分子结构式，R代表腺苷部分：



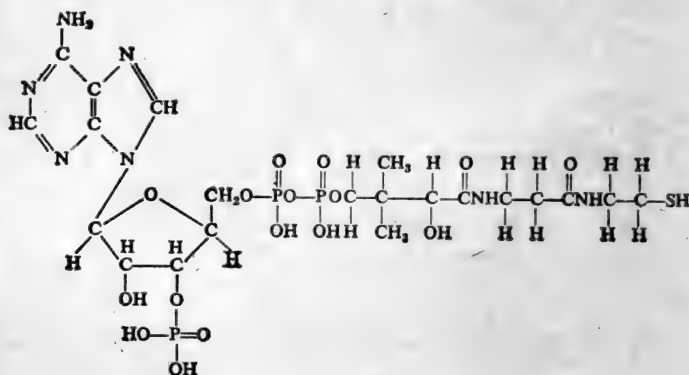
ATP发生如下的水解作用变成ADP



pH 7 时在这种反应中，自由能的变化接近于 -8,000 卡/克分子。二磷酸腺苷核苷酸 (ADP)，进一步水解为一磷酸腺苷核苷酸 (AMP) 和磷酸，也同样产生很大的自由能变化 (约 -6,500 卡/克分子、pH 7 时)。另一方面，AMP 水解为腺苷和磷酸时，包含着酯键的破裂而不是焦磷酸键。在这里 pH 7 时，自由能的变化只有 -2,200 卡/克分子。ATP 在代谢反应中的作用，将在下一章才讨论。

虽然ATP和ADP是核苷型高能化合物中最重要的高能化合物，但是另一些化合物在生物体内也同样起着巨大作用。其中在植物代谢中较为重要的有：鸟苷三磷酸（第十三章、十四章和十六章）、尿苷三磷酸（第十四章、十六章）、黄苷三磷酸（第十章）。

辅酶A和某些有机酸之间形成的硫酯，是参与代谢过程的另外一群高能化合物。辅酶A一部分是由B族维生素和泛酸组成，含有反应能力很强的硫氢（基）群；



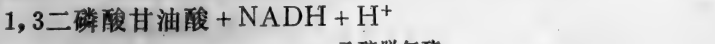
为了方便起见，这些化合物通常写成CoA-SH。在这一群化合物之中，了解最多的硫酯是乙酰辅酶A（乙酰-S-CoA），它在pH 7水解时，自由能的变化约-8,000卡/克分子：



在脂肪氧化（第十四章）和呼吸作用（第十三章）的Krebs循环中，乙酰辅酶A起着重要的作用。属于这一类型的还有两种重要化合物，这就是琥珀酰-S-CoA（第十三章）和丙二酰（基）-S-CoA（第十四章）。

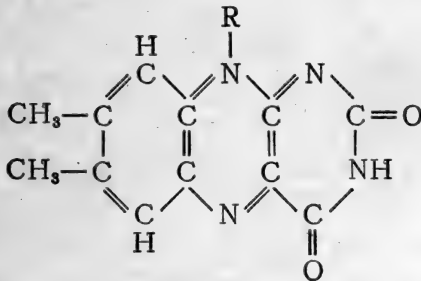
从植物代谢的观点来看，还原型的吡啶核苷酸(NADH + H⁺和NADPH + H⁺)是高能化合物。在细胞内能量传递中，它们起着极端重要的作用。据计算，若把NADH + H⁺氧化成为NAD⁺，则引起自由能的变化约为-52,000卡/克分子。NAD⁺参与许多偶联反应，

下面便是一个例子（也可参阅第十三章）。

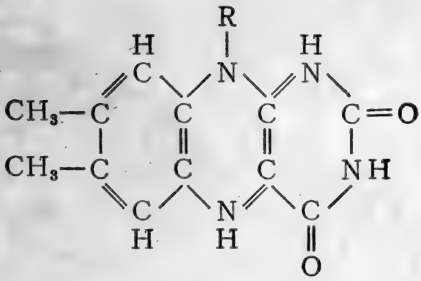


事实上， $\text{NADH} + \text{H}^+$ 的若干内能是通过氧化参加最初反应的基质（3-磷酸甘油醛）获得的，并通过乙醛的还原作用而传递和加于下一步反应的最终产物（乙醇）。

类似上述方式的 $\text{NADPH} + \text{H}^+$ ，在许多类型的反应中也起着高能化合物的作用。 FMNH_2 和 FADH_2 也同样属于这样的类型。黄素是这些化合物的一部分，它们的氧化型和还原型如下：



氧化型



还原型

细胞色素是另一类群的化合物，它们的还原状态，实际上是起着高能化合物的作用。许多此类化合物的化学结构是相似的，且在

动植物细胞都有发现。它们属于巨型且结构复杂的分子，由类似于叶绿素镁卟啉基(第十章)的Fe卟啉辅基所组成，并与蛋白质的一部分相结合。在叶绿体和粒线体都发现有细胞色素，并且在光合作用(第十章)和呼吸作用(第十三章)中起着重要的作用。

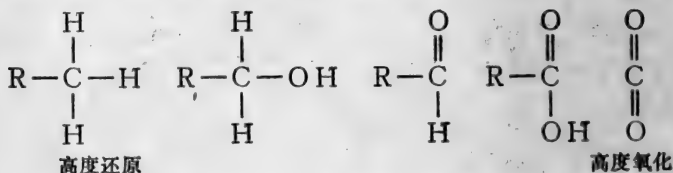
9—9 氧化还原反应

在氧化还原反应类型的代谢过程中，许多反应都是此类过程的一个组成部分。因此了解这种反应的性质和含义，对于理解组成代谢途径的许多特殊生化阶段的重要意义是非常必要的。

如果参与反应的特定分子获得电子，那么这个分子可说是被还原。作为化学方程式通常并没有明显写出获得电子或者丢失电子。在组成代谢过程的大部分还原作用中，通过分子还原获得电子同时也获得质子，这就等于譬如说从分子中获得氢原子(一个质子+1个电子)。在获得电子和氢原子的同时，分子被还原并得到化学能，这种化学能是在前面讨论的自由能方程式中E值的一个组成部分。

因为能量是不能创造或者消灭，于是被还原的分子得到化学能的同时，其它某些分子在反应中必然损失化学能。失去化学能和失去电子的分子称之为被氧化。失去氢原子或者原子团是许多氧化反应的特点，这是因为质子和电子从一个分子移到另外的分子，这种过程常常是同时发生的。

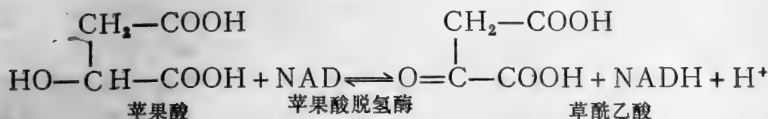
某些氧化反应，是以增加氧和碳之间化学键数量为特征的。碳族化合物的相对氧化程度，可以举例介绍如下：



在这一族化合物中，从左到右在碳和氧之间化学键数量分别为0、1、2、3和4。化学键数目愈多，分子氧化程度愈高，并且还包含着

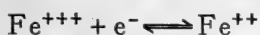
化学能的损失。

前面已经谈及，许多氧化还原反应是呈偶联型。一系列此类反应是组成Krebs循环的一部分（第十三章）。这里以苹果酸转变为草酰乙酸为例子，说明这一类型反应的性质。



在这个反应中苹果酸失去两个氢原子，表示着苹果酸被氧化。草酰乙酸在碳和氧之间比苹果酸多一个化学键，这个事实又进一步证明其氧化作用。因为苹果酸被氧化，所以它在反应中失去化学能。一分子辅酶 NAD^+ 由于获得两个氢原子（质子加电子）而被还原。合成的 $\text{NADH} + \text{H}^+$ 在消耗苹果酸能量过程中获得能量。

某些化合物（前面提及的细胞色素就是一例），通过各自获得或者失去自由电子而被还原或氧化。细胞色素中所含的铁，可以交替获得或者失去电子，结果是在 Fe^{++} （二价铁）和 Fe^{+++} （三价铁）之间，交替变换。作为铁还原作用的方程式，从三价铁到二价铁反应如下：



在细胞色素铁离子氧化状态下，这种可逆变化的重要意义，将在第十章、十三章予以讨论。

第十章 光合作用

除少数例外，生物界活动所消耗的物质和能量主要是由光合作用所积累。生物体内所有组成动植物的细胞结构，或者对于它们生存所必需的各种各样的复杂分子，都来源于光合作用的产物和从环境中获得的简单无机化合物。

不仅组成动植物体细胞结构的大部分物质基本上来源于光合作用，而且生物体活动过程中所消耗的能量，也同样来自光合作用。动植物在其代谢过程以及生长、运动过程或者其它方面所能够利用的，只能是食物氧化过程中所释出的能量。在食物氧化中释出的化学能，全部代表光合作用原来引进有机化合物分子中的转换而来的太阳辐射能。

无论什么样的经济财富，其绝大部分都是直接地或间接地起源于光合作用的结果。不仅动植物的产物是如此，而且来自地质年代的世袭财富——煤、石油、煤汽等也都代表着光合作用的能力。在燃烧矿物燃料所放出的能量，代表着经历过地质年代的太阳辐射能，是在人类出现以前的地质世纪由繁茂生长的植物通过光合作用而捕获并转变为化学能。

因此，光合作用对人类的利益关系，甚至大于任何其它生物。这不仅是人类也如植物和其它动物一样，纯粹是为了他们的生存而依赖于光合过程，而且对有助于维持人类在超过纯粹生存水平的生活水平方面许多物质财富充足的能量来源，也同样依赖于光合作用。

10—1 辐射能

为了充分认识光合作用、叶绿素的合成和特性，以及其它方面

的光生物学过程，必须具备光和其它辐射能物理性质的基本知识，据其某些性质判断，辐射能显然是以波动波的形式穿越空间。普通的太阳光，或者来自任何人工光的“白光”，肉眼看来似乎是一样，但是通过三棱镜分辨以后，光便显示出有颜色的光谱（如同 Newton 1667年第一次看到的）。太阳光的光谱中，最显著的色谱顺序是：红、橙、黄、绿、蓝绿、蓝、紫。这些色谱，各自具有不同范围的光波波长（图10.1）。波长就是两个连续波峰之间的距离。人们

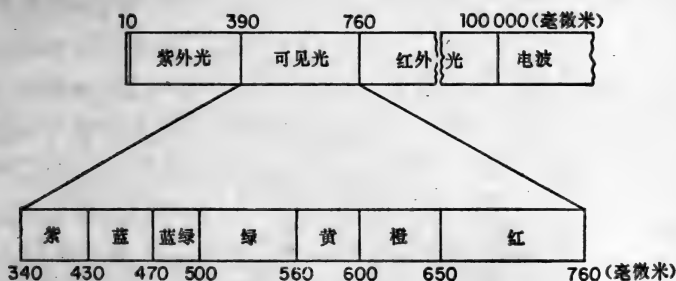


图 10.1 辐射能的光谱

感觉到的光波波长范围，是从 390 毫微米的紫色光，到大约 760 毫微米的远红光。

但是，可见光只是辐射能光谱中很小的一部分。可见红光以外，还有一个很长的红外辐射区，其波长范围可延长到 100,000 毫微米。电波更长，其范围可达 1000 米甚至更长。利用于无线电和电视传播的波，就是这个电磁波的一部分。

可见光以下的区域，在辐射能范围内则可划为紫外光区，其波长范围很短，约达到 10 毫微米左右。甚至还有更短的 X-射线 (0.01—10 毫微米)，它被普遍地利用于医疗和 X-射线照相技术。在这个范围以下还可划为 γ 射线 (0.0001—0.01 毫微米)，这是由镭发射的射线，同样也可利用于医疗。所有之中最短的是宇宙射线，其波长为 0.0001 毫微米以下的范围。

由太阳到达地球表面的辐射能，其波长范围约从紫外光的 300 毫微米到红外光的 2,600 毫微米。在非可见的红外光之中，大约只

有一半的太阳辐射能到达地球表面。植物在其天然生态环境中，同样受到极端长的电波和极端短的宇宙波的辐射，但却没有实验证明，这些辐射能中的任何一种类型对于植物的任何影响。

在前面讨论中，我们把辐射能看作是波动的现象（虽然这个结论不太合理）。某些辐射能的现象，例如，光在视觉系统中的作用，只要假定光以波的形式传播作为基本条件，就能作出满意的解释。但是根据这种假设，光在其它方面的作用就显得完全无从理解。这当中最重要的是光化学反应，如光对感光相片纸的作用和光在光合作用过程中的作用。只有现在从光具有特殊性质这个假设出发，才可以满意地解释上述的现象。根据这种概念，光的辐射被描述为细小的粒子流。每一个粒子叫做光子。当这种光子打击到适当物质时，光子的能量便转移到被其打击物质的电子上，于是便引起光化学反应。表示光子的能量叫做量子。依据Planck's（普朗斯克）定律，量子（ q ）的能量值与其波长有关，现以如下方程式表示：

$$q = h\nu = \frac{hc}{\lambda}$$

在这项方程式中， h 代表普朗斯克常数（ 6.624×10^{-27} 尔格·秒） ν 代表辐射能频率（振波数/秒）， c 代表光速（ 3×10^{10} 厘米/秒，在空气或真空中）， λ 代表波长（厘米）。因为 h 和 c 是常数，这就表明量子能量值与其波长成反比。例如，波长为 100 毫微米的紫外光辐射量子的能量值为紫色光子（波长为 400 毫微米）量子能量的 4 倍，为远红光（波长 800 毫微米）量子能量的 8 倍。

在讨论辐射能量子概念时，通常利用的单位是爱因斯坦，把它定为一个克分子的光子（或量子）为 6.02×10^{23} 。根据光化学当量原理，一个光量子（不管量子的能量值）在吸收现象中，只能激活一个分子或一个原子。因此一个爱因斯坦能活化一个分子的化合物。爱因斯坦只是数量单位而不是能量单位，因为光量子的能量值，对应于爱因斯坦单位，是随其波长之变化而变化的。

辐射变化有着几条不同途径，其中最主要的有：（1）照度、（2）性质、（3）持续时间。

照度，是单位时间内单位面积所接受的辐射能量，通常用尔格/平方厘米·秒，微瓦特/平方厘米或克-卡/平方厘米·分表示。克-卡/平方厘米·分叫做拉格里 (langley)，大约等于 4.2×10^7 尔格/平方厘米·分或 7×10^5 尔格/平方厘米·秒。在中温带地区晴朗夏天的正午，太阳辐射能投射到地面的强度介于1.2和1.5拉格里之间。平均强度为1.4拉格里，大约等于 5.9×10^7 尔格/平方厘米·分。光强度和光照明亮度是不相同，后者是作为肉眼可以感觉到的光照明能力的指标。它们不能用于表示相同的单位，但是在这两个数量之间，通常有着极其密切相关。相当于光强度1.2到1.5拉格里的照明度约为8,000到10,000米烛光。在相同纬度的冬季阴天照射强度和照明度只相当于晴朗夏天相应时间内的10%，甚至低于10% (图10.2)。

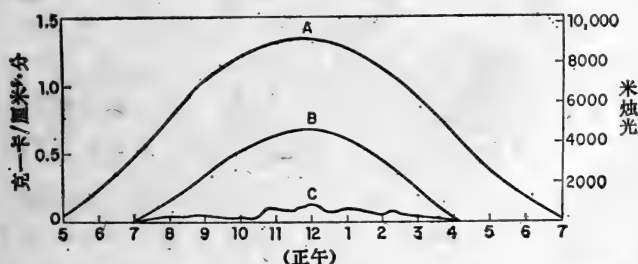


图 10.2 地平线上光强度的日变化。根据哥伦布、俄麦俄地区测定绘成的曲线图 (北纬40°)

A. 七月初晴朗日 B. 元月初晴朗日 C. 元月初重云日

在解释植物的光生物现象中，虽然照射强度通常是用米烛光单位来表示能量单位，这是因为米烛光的测量比之能量的测量要更为方便之故。

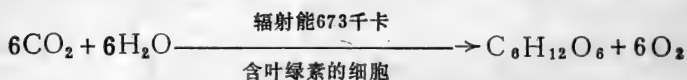
性质指的是光的波长成分。例如，来自钨丝灯泡的光的性质，和来自太阳光的性质极其不同。后者含有丰富的蓝光，并且与前者相比，则红外光相当贫乏。同样来自萤光管的光性质，不同于来自钨丝灯泡的光的性质，后者在光谱中红光部分含量比之前者要丰富得多。

持续时间应用到植物的光照关系上，指的是在一天24小时当中，植物获得的照明时间的长短。

10—2 光合作用的全过程

关于有机体中进行光合作用的基本事实，在20世纪的最初年代，已经得到公认。已经知道，在光合作用过程中利用 CO_2 和 H_2O ，必需有来自光的能量，并且只能够在含有叶绿素细胞里才能进行。还进一步认识到，在这个过程中放出氧气，并且也容易检查出第一个产物——碳水化合物。

光合作用过程的总结性方程式，可以写成以下的式子：



在这个方程式中，并没有表示出光合作用过程的机理，而仅仅以简单的化学符号，记述所发生的纯物理化学变化状况。通常的写法是，把六碳糖写成光合作用中形成的第一个碳水化合物，但实际上它既不是第一个产物也不是唯一的最后产物。严格地说，673千卡的能量值，仅仅是作为葡萄糖的有效值，但是在合成任何一个六碳糖时，或者在由六碳糖合成双糖或多糖时，每一个 CH_2O 基团，在反应中所需的能量都是大体相同的。

10—3 叶子的解剖学与光合作用的关系

在维管束植物中，光合作用主要是在叶子里进行的。多数种类植物，这种叶子是薄而扩展的器官，与其本身的体积相比，具有巨大的外表面。这种结构类型使含有叶绿体而又对着光排列的大量细胞数目广泛分布于叶子体积的各个部分。在叶子细胞内部，其胞间空隙的曲折途径很广阔，以至实际上每个绿色细胞都与叶子内的空气相接触。针叶树的叶子，也与阔叶树的叶子相类似。由于这种松散的细胞结构，叶子内部表面（与内部细胞空间相接触的叶细胞表面）与显露于外侧表皮细胞的表面相比较时，是十分巨大的。例如紫丁

香的叶子，其内表面大约是其外表面的13倍。大多数 CO_2 通过气孔扩散到胞间空隙后，便被叶肉细胞直接吸收，也有一些可以直接通过表皮细胞而被吸收（第十一章）。因此，叶子细胞间空隙的存在，比之如果全部气体均通过叶子外表面直接被吸收，则提供了一个更加巨大的 CO_2 吸收表面。因为叶子内部所有的细胞壁，通常或多或少被水分所饱和，所以内部空间的蒸汽压要大于叶子外侧的大气蒸汽压。这就使得叶子细胞有可能吸收大气中 CO_2 ，即使通常叶子所处的外部大气是相对干燥。只要气孔打开，胞间空隙的内部空气与外侧大气彼此相连通，于是 CO_2 能够很少受到阻碍的从外侧空气进入细胞间的空隙。 CO_2 进入后便溶解于水分饱和的叶肉细胞壁部位， CO_2 和水起反应，形成碳酸（ H_2CO_3 ）。其中有一些便以这种形式扩散到叶绿体内，而另一些则呈溶解状态的 CO_2 。

10—4 叶绿体的色素

绿色是植物王国占居优势的颜色。除少数以外，叶子都是绿色。许多其它植物器官如草本植物和树木的幼茎、幼果和花萼等，也同样是绿色。植物的绿色物质，通常给予一个总的名称叫做叶绿素，虽然，实际上植物体内所发现的，是许多不同类型的叶绿素。

叶子和许多其他植物器官，也同样含有叶绿素。不过，这个事实的证据，不太充分。除了叶子里叶绿素发育不良，或者由于植物衰老以及其它生理上的变化而遭受破坏而外，黄色素是很少显露出来的。例如，来自黑暗中生长的玉米植株，不能合成叶绿素，但通常显示出黄色，这是因为黄色素存在之故。秋天，许多木本植物的叶子，由于叶绿素分解，也同样使含于叶子中的黄色素显露出来。叶绿体的黄色素，或者叶子的黄色素这样一群化合物，叫做类胡萝卜素。

某些类型的海藻叶绿体，还含有红色素和蓝色素，通称藻红胆素（*phycobilins*），或者一些种类植物虽无叶绿体，但却有相当于叶绿体结构性的物质。

10—5 叶绿素

叶绿素是由一族化学上密切联系的化合物组成。作为两类叶绿素的结构式如图10.3所示。它是一个由具有复杂结构的卟啉环（头

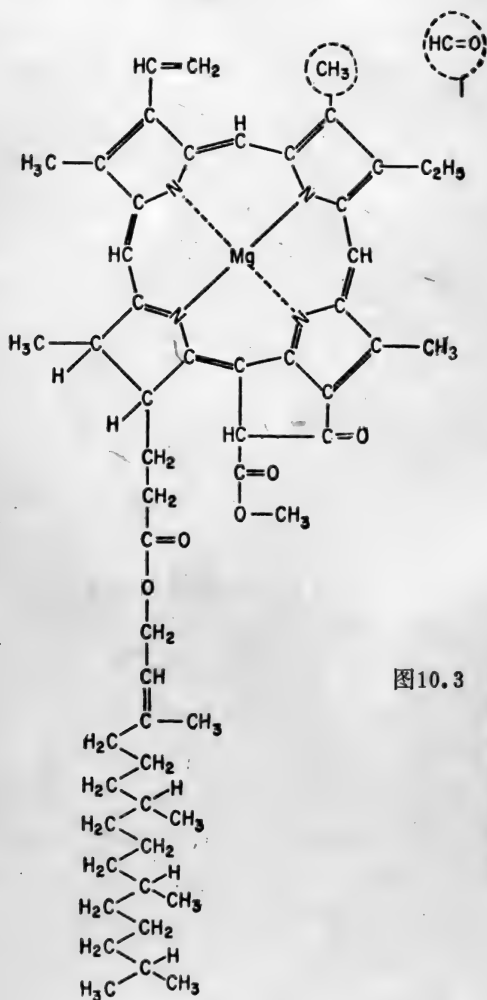


图10.3 叶绿素*a*的结构式。这个结构式中双键可能具有另外的排列，叶绿素*b*的结构式除了在附加有虚点的CH₃位置上，被HC=O取代外，其余部分和叶绿素*a*完全相同

部) 以及与之相连的植物醇基 ($C_{20}H_{39}$ 尾部) 构成的蝌蚪状分子。卟啉环是由四个相互以侧链连接起来的吡咯环组成。分子的金属元素镁结合到这个环上。碳氢化合物的植醇基, 在水解作用时, 分解成植醇 ($C_{20}H_{39}OH$), 植醇是类异戊二烯的衍生物(第十四章)。

很早以前, 已经知道, 除光合作用细菌外, 所有光合作用的有机体, 几乎普遍发现有叶绿素 *a* 存在。所有的高等植物和绿藻都含有叶绿素 *b*, 但大多数其它海藻的藻类则没有发现。褐藻和硅藻含有叶绿素 *c* 而不含叶绿素 *b*。同样, 红藻含叶绿素 *d* 而不含叶绿素 *b*。紫色光合细菌, 含有另外一种类型的色素, 叫细菌叶绿素。而绿色光合细菌, 还含有类似的另外的色素, 叫做绿硫细菌叶绿素。所有这些叶绿素, 在化学合成上都非常近似, 而且都属于含有镁原子的化合物。本章后面, 将要讨论的原叶绿素, 也属于这类化合物。

叶绿素在化学上与若干种生理上重要的化合物有着非常密切的关系。这当中最重要的有血液血红蛋白的血红素, 动植物细胞中的细胞色素, 以及过氧化氢酶和过氧化物酶等。所有这些化合物, 都含有铁, 而不是卟啉环中的金属镁原子。

所有叶绿素都显示出萤光现象。当利用辐射光照射某些物质时(所利用的光波波长要大于该物质所吸收的光波), 就可以证明这种性质。在反射光下观察叶绿素 *a* 的乙醇溶液, 就可以清楚地看到深血红色的萤光显示出来。同样叶绿素 *b* 的乙醇溶液, 也显示出褐红色的萤光现象。生活细胞的叶绿素, 也有萤光现象。

10—6 叶绿素的合成

叶绿素是植物合成活动的产物。已经知道, 许多条件是植物合成叶绿素所必需, 至少也有很大的影响。缺乏其中任何一个条件, 都将抑制或者是强烈阻碍着叶绿素的合成, 结果便引起大家知道的黄化病。当由于缺乏某一种矿质元素而破坏叶绿素的形成时, 常常应用黄化病这个术语。任何一个品种叶子, 都可以显示出不同类型的黄化病。决定黄化病类型的是限制叶绿素形成的因子(第15章)。

下面讨论的主要是高等植物体内影响形成叶绿素 a 和 b 的因子。

遗传因子

根据玉米某些新品种的习性，便可知道某些遗传因子是叶绿素形成所必需的条件，就是说，这些玉米种苗，即使放在有利于叶绿素形成的环境条件下，也不能合成叶绿素。当种子中的养分一旦耗尽时，这样的“白化苗”便告死亡。这种特征作为孟德尔的隐性因子被遗传于这种玉米品系里，因此这个因子只有在植物纯接合子之中才显现出来。遗传因子或多或少影响着叶绿素合成的类似情况，还可以在许多其它种类植物得到证明。

光

对被子植物，光通常是叶绿素形成所必需的条件。但是，在海藻、苔藓、羊齿和针叶树即使黑暗中也尤如在光下能形成叶绿素，虽然缺乏光所形成的叶绿素数量，要低于有光时形成的数量。少数被子植物如水莲 (*Nelumbo*) 的种苗和柑桔幼胚的子叶，在缺光条件下也能形成叶绿素。

相对低的光照强度，在诱导叶绿素合成方面，一般是有成效的。除了波长大于 680 毫微米以外，在可见光光谱波长范围内，只要其能量充足，就可以引起苍白种苗（黑暗中生长而缺乏叶绿素的种苗）形成叶绿素。

与植物体内合成其它复杂的化合物相类似，叶绿素相当于经历一长串反应后的最终产物。黑暗中生长的高等植物种苗，通常呈黄色，但实际上它们含有微量的绿色色素，叫做原叶绿素。原叶绿素在化学上与其它叶绿素有着密切的关系。它与叶绿素 a 不同，仅仅表现于其分子中少了两个氢原子。叶绿素原是叶绿素 a 的直接前体，这就是有力的证据。原叶绿素还原成叶绿素 a ，显然是合成叶绿素的最后一个阶段。这一步反应只有在光下才能发生，而原叶绿素转变为叶绿素 a 时，前者是吸收光能的主体。

强光能引起叶子中叶绿素的分解，虽然其分解速度要低于叶绿素溶液中的分解速度(见第十一章有关光氧化的讨论)。因此，处于强光条件下，叶绿素的合成和分解一般是同时进行。这个概念与以

下的事实相一致，即在许多植物种类中，随着光照强度降到较低值时，单位重量的叶子或单位叶面积的叶绿素含量便逐渐增加。在这个界限以下，如果光强度进一步降低，又会引起叶绿素含量下降。

氧气

缺氧时，即使是在有利于叶绿素形成的条件下对白化种苗照光，也不能形成叶绿素。这个事实表明，有氧呼吸至少对于叶绿素合成的某些反应阶段是必要的条件。

碳水化合物

耗尽了可溶性碳水化合物的白化叶子，即使置于有利于叶绿素合成的所有其他条件下，也不能转变为绿色。但是如果把这种白化叶子浸于糖溶液，则叶子吸收糖并能迅速合成叶绿素。因此，供给碳水化合物养分，对于叶绿素的形成也是必要的条件。

氮素

因为氮素是叶绿素分子的一个组成部分，所以植物体内缺乏这种元素时，就可发现叶绿素合成受到阻碍，叶绿素不能发育，通常是判断植物体内缺乏氮素的症状之一（第十五章）。

镁

象氮一样，这种元素也是叶绿素分子的一个组成部分，植物体内缺乏镁，老叶的特征性黄化斑点便显示出来（第十五章）。

铁

缺乏有效态的铁元素，绿色植物便不能合成叶绿素而叶片立刻便变成白色或者黄色（第十五章）。虽然铁元素没有参加叶绿素分子的组成，但它对于叶绿素合成却是必要的因子。

其它金属元素

缺乏锰、铜、锌时，植物或多或少都显示特殊的黄化病（第十五章）。这些元素在叶绿素合成过程中显然至少是起着间接的作用。

温度

一般来说，叶绿素的合成可以在大幅度的温度范围内进行。白化的小麦植株，在3—48℃的范围内，任何温度值都可以合成叶绿素，但以介于26—30℃之间其合成最为迅速。利用马铃薯块茎所进

行的实验，除了叶绿素合成最快速度的温度是11—19℃之间这点有所不同而外，其结果也有某些类似。叶绿素合成的温度以及促使叶绿素最迅速合成的温度范围，是随着植物种类不同而有相当巨大的差异，这是毫无疑问的。

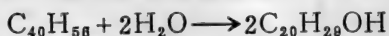
水分

前面已经谈及，叶子组织的脱水，不仅能抑制叶绿素的合成，而且显然还会加速叶绿素的分解，这种影响最熟悉的例子就是干旱期间草地变成褐色。

10—7 类胡萝卜素

这是一群橙色、红色、黄色和褐色的色素。叶子的类胡萝卜素，局限于叶绿体，而且大多数藻类细胞，类胡萝卜素也同样分布于叶绿体。光合细菌的类胡萝卜素，则存在于载色体。某些其它植物器官如某些花的花瓣，类胡萝卜素则发现于有色体。

在植物体内，发现不同的类胡萝卜素，至少有60种。在化学上它们是类异戊二烯的衍生物（第十四章）。在这群色素当中，了解最清楚的是最初从胡萝卜根部分离出来的橙黄色的胡萝卜素。这是一种分子式为 $C_{40}H_{56}$ 的烃类化合物，且有三种同分异构体，在植物体内含量最丰富的是 β -胡萝卜素，而且在叶绿体内看来是稳定不变的（图10.4）。这种化合物是维生素A的前体。在动物体内的维生素A就是通过水解 β -胡萝卜素分子形成的：

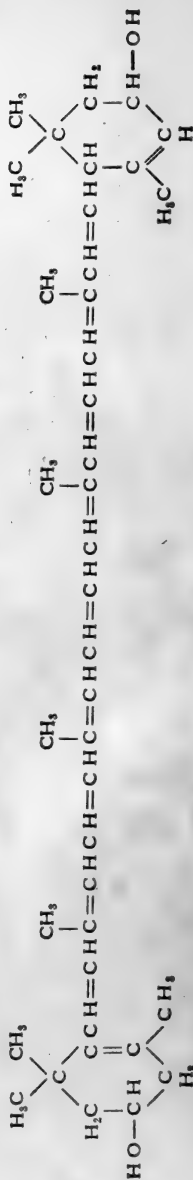


番茄红素是番茄果实、红胡椒、玫瑰和其它种类里发现的红色色素，它和胡萝卜素是同分异构体（图10.4）。

叶黄素多半是黄色或褐色的色素，它们大部分（不是全部）分子式是 $C_{40}H_{50}O_2$ 。在化学上叶黄素和胡萝卜素有着极其密切的关系，而且在植物体内可由一种类胡萝卜素很容易转变为另外一类胡萝卜素。一般来说，叶黄素在植物体内的含量比胡萝卜素更为丰富。



玉米黄质



黄体色素

图10.4 番茄红素、胡萝卜素、玉米黄质、黄体色素的结构式

叶黄素（图10.4）是叶子最丰富的黄色素，叶子的其它黄色素还包括玉米黄质、紫罗兰黄质、稳黄质和新叶黄素。各种海藻的叶柄还含有一系列其它的黄色素。其中，最为丰富的是岩藻黄质，它赋予褐藻一种特有的颜色。另外这一类型的几种褐色素，也同样存在于硅藻，包括岩藻黄质、硅藻黄质、双硅藻黄质等。

10—8 藻红胆素

藻红胆素是很多藻类中发现的一群带有红色或者蓝色的色素。在含有叶绿体的一些植物种类中，藻红胆素也存在于叶绿体里，而在另外一些植物种类中，虽然不含结构性的叶绿体，但却含有相当于叶绿体的细胞物质，这样，也有藻胆红素的分布。这些色素牢固地结合于蛋白质的一部分，例如大部分红藻和某些蓝绿藻的藻红蛋白，以及大部分蓝绿藻和某些红藻的藻蓝蛋白就是了解最清楚的蛋白色素复合体。光敏色素（第20章）是高等植物酶促活动的活化色素，也似乎是藻胆红素。虽然在其它方面，藻胆红素不同于叶绿素，但由于前者的分子也含有四个吡咯环，因此在化学结构上也有某些类似。但是藻胆红素的这些环是以直链方式排列，而与叶绿素环式排列显著不同。

10—9 叶绿体的结构

除蓝绿藻和光合细菌以外，叶绿体是光合作用的中心部位。蓝绿藻在光合过程中起着作用的原生质单位不是结构上的质体，而光合细菌则依赖载色体来完成光合作用的任务。藻类的叶绿体，其形状和体积有着很大的变化，但高等植物，从外观上看，一个种类与另一个种类是彼此相似的。高等植物的成熟叶绿体，呈典型的扁平椭圆形的球体，其长轴长度介于2—4 μm 之间。高等植物的一个细胞内叶绿体的数量，少则几个多则可达一百个以上，而且在细胞发育的不同阶段，其数量也完全不同。某些藻类和苔藓类至少有些叶

绿体是通过原先存在的叶绿体分裂而形成。而高等植物很少有，或者没有这样的叶绿体分裂，它们似乎起源于简单的小体，称之为前质体，它是在细胞质中发育起来的。

应用电子显微镜的研究，揭示了含有密集基粒的叶绿体内部微细结构（图10.5）。叶绿体是由两层具有不同透性的外膜包围着，而

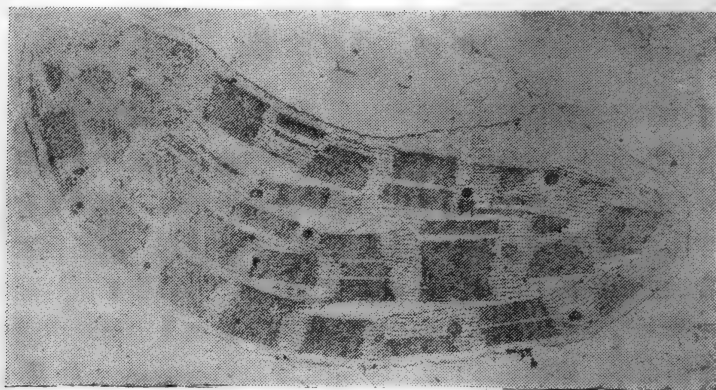


图 10.5 表明正文讨论的玉米叶子叶绿体的内部结构
× 41,200

(引自 L. K. Shumway 的电子显微照片 1967)

其内部是一系列彼此平行且全长延伸的暗带，叫做片层。片层之上显现出密致的区域，正如横断面所见，是一个片层和另一个片层的堆积，叫做“基粒片层”也叫做细小的类囊体。基粒群一词指的是基粒堆积的总体。在高倍电子显微镜下观察基粒，有如图10.6所示。连接基粒片层之间的不太密集的片层，叫做间粒，或基质片层，又叫巨大的类囊体。片层之间的空隙，为一种无色透明的类似蛋白质的物质即间质所占据。间质本身也可能贯穿于片层。叶绿素和其它色素，可能分布于整个片层之内或其表面。核蛋白体分布于间质之中，而不是分布于线粒体。

在放大倍数非常高的电子显微镜下检查密致的片层部分，还显示出更加精细的结构。基粒群片层膜的内表面，由密集的单位称为量子转化体组成（图10.7），量子转化体的排列可以是非常有规律或

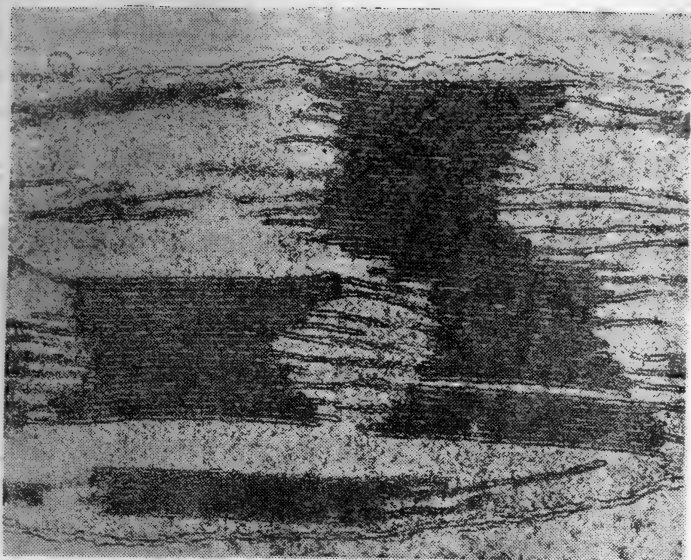


图 10.6 放大观察野咖啡叶子的叶绿体基粒 $\times 94,000$
(引自 H. T. Horner 电子显微照片)

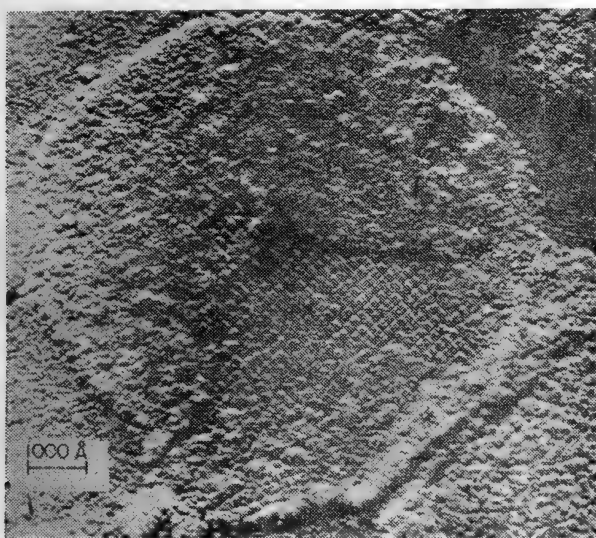


图 10.7 一个基粒群片层的平面观。照片的下方部分，具有规律性的排列方式的小粒是小的量子转化体
(引自 R. B. Park 的电子显微照片 1967)

者是随机方式。菠菜叶绿体片层的每一个量子转化体体积大约是 18×16 毫微米，而厚度约为10毫微米。

正如通常所预料，叶绿体的化学组成是极端复杂的。前面已曾讨论，除了色素以外，还包括苯醌、甾醇、脂、磷脂、甘油、蛋白质、氨基酸、DNA、碳水化合物和各种各样的酶类等。

无论是叶绿体的微细结构，或者是其化学成分，都不能充分说明叶绿体的动力学作用。但是根据组成叶绿体结构成分的亚质体结构的知识，将会更好地有助于探讨叶绿体机能作用的方式。今天这样的知识，任何决定性的意义上仍未存在，但是种种假设都有助于从分子水平的角度去考察叶绿体片层可能具有的结构。关于叶绿体结构的理论雏型，大多数假设都认为它存在着脂肪和亲水蛋白质的交替层。图10.8就是一个雏型例子。这种雏型，在理论上认为叶绿

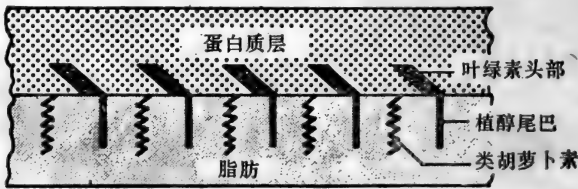


图 10.8 叶绿体片层的脂肪层和蛋白质上叶绿素和胡萝卜素分子假设排列模式图

素分子的每一个亲水性卟啉头，都定向地延伸到亲水的蛋白质层，而亲油的植醇尾巴，则延伸到脂肪层，而类胡萝卜素分子被认为只存在于脂肪层。

10—10 叶绿体的作用

多年来一直认为，希尔 (Hill) 反应所表明的一个部分的光合作用，简单来说，只是靠叶绿体来实现，又认为，要继续完成光合作用全过程，还必须有除叶绿体以外的生活细胞的其它成分参与作用。但是1954年阿农 (Arnor) 及其同事们指出，与植物细胞完全分离出来的叶绿体，如果把其放于适当的介质中，就可以完成光合

作用的全过程。叶绿体是一个具有酶系统的结构组织，致使它无论处于完整的细胞里，或者细胞以外的适当介质里，都能够完成光合作用的全过程，或者同类性质的过程。

叶绿体在光合作用中的作用，主要是吸收光能和能量转移。继光合作用的光化学反应阶段以后的暗反应，也同样发生于叶绿体。对叶绿体分馏成各个组成部分进行的实验所得出的结论，认为光合作用的光化学反应只发生于叶绿体的片层结构，而光合作用的暗反应和其它过程将全部或大部分发生于间质。

只有被吸收的光才能在光合作用过程中被利用。任何色素本身有着一种明显的性质，就是它在可见光谱中吸收某些部分的光波在很大程度上远远超过其它部分的光波。利用适当的有机溶剂，能把叶绿体色素从叶子或者其他光合作用组织里提取出来，然后对其进行了许多吸收光谱方面的研究。根据这些研究资料可以准确地计算出，每一种色素所吸收的光可能是光合作用中作为能量来源的入射光的比例。叶绿素 a 和 b 的明显吸收带，是在可见光谱中蓝紫光部位和短红光部位(图10.9)。

β -胡萝卜素只吸收蓝紫光部的波长(图10.10)。另外藻胆素主要是吸收可见光的绿—橙光部分(图10.11)。

在光合作用中所利用的光波，主要是由叶绿素所吸收，而胡萝卜素(蓝绿藻和红藻的藻胆素)所吸收的光，在光合作用中只起辅助性的作用。这些辅助色素所吸收的光，在把其作为光合作用能量来源而加以利用之前，必须

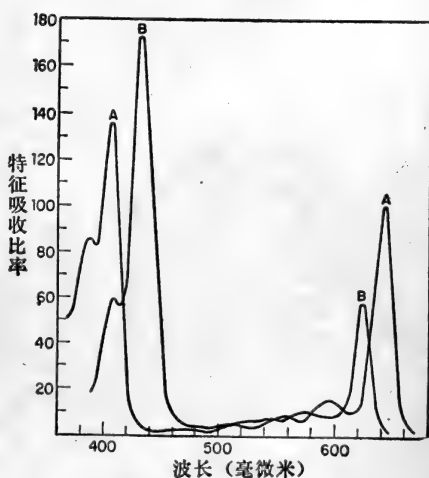


图 10.9 叶绿素 a 和 b 在乙醚溶液中的吸收光谱

(引自 Zecheile 和 Comar 资料 1941)

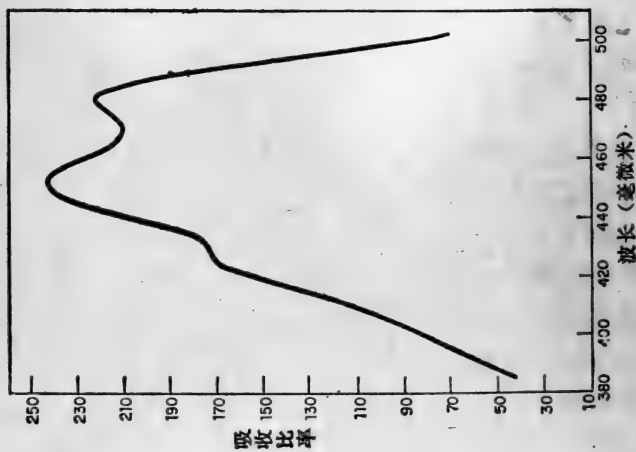


图10.10 乙醇溶液中 β -胡萝卜素的吸收光谱
(Miller 等的资料 1935)

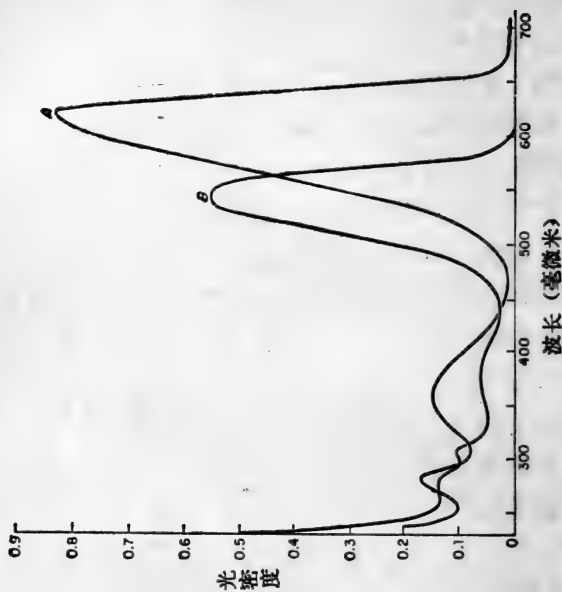


图10.11 两种代表性的藻胆素的吸收光谱
A. 藻蓝素 B. 藻红素
(引自 OhEocha 的资料 1962)

转移给叶绿素。然而，如果没有一种或多种叶绿素存在，那么任何类型的细胞就都不能实行光合作用。因此在光合作用中，叶绿素除了吸收光能之外，在其它方面也有其不可缺少的机能作用。

10—11 光合作用的“光反应” 和“暗反应”

温度超过10—25℃范围时，如果光照强度和CO₂浓度没有受到限制，则光合作用的 Q_{10} 约等于2。纯粹化学反应的特有 Q_{10} 值为2—3。这个事实表明，参与光合作用的反应是属于纯化学类型的反应。由于这种现象为Blackman于1905年所指出，因此这种反应常常叫做Blackman反应，又常常叫做暗反应。因为这种反应不需要光，所以反应可以在有光或者无光下进行。根据光合作用机理的现代解释，指出许多暗反应参与光合作用过程。

仅仅依靠吸收的光所进行的化学反应叫做光化学反应。包括这样一种反应或多种反应的光合作用，其本意就是只有光存在时才能实现。光化学反应的 Q_{10} 值大约等于1。在低光强条件下，即使CO₂浓度相当高，而其它条件对光合作用也有利，那么光合作用过程的温度系数也大约等于1，这就表明，在这样的条件下，光合作用强度为光化学阶段所限制。现在认为，在光合作用过程中至少包括两种光化学反应。

光合作用过程包括光化学反应和纯化学反应（“暗反应”），同样也可把植物置于间歇闪光下的研究结果来证明。正如Emerson和Arnold于1932年所证明，绿藻（小球藻）培养物置于每秒闪光50次的间歇光下，每次照光缩短为0.0034秒，暗期为0.0166秒，则吸收每一个单位光的光合作用产额同连续光照下的速度相比，大约增加四倍。

可以假设，光化学反应或者最初所发生的反应（正如刚才叙述的结果）解释如下。当连续光照条件下，光反应所生成产物的速度超过了相对缓慢的暗反应中所利用的产物的速度。但是当光照是间

歇处理时，全部或者大部分光化学反应产物或这种反应的程序，在间歇的暗阶段期间可被暗反应排除，因此每单位光的光合作用产额便显著提高。

这些结果表明，光合作用强度被这个过程的最缓慢阶段所限制。在光强度较低而 CO_2 供应充足情况下，光化学阶段便受到限制，而温度只能是微弱地影响到光合作用强度。但在强光照、 CO_2 供应充足、温度较低的情况下，光合作用强度则为暗阶段所限制，并将随温度的升高而显著提高光合作用强度。

10—12 光合作用单位

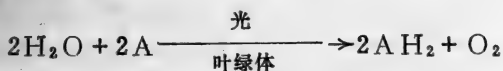
要理解叶绿体在光合作用中可能的作用机理的一种途径，就是试图确定所谓光合作用单位的大小。光合单位就是当光合作用的暗反应比光反应要慢得多的时候，为了以最高效率还原一个 CO_2 分子所必需具备的叶绿素分子的数量。根据各种类型的实验证明，叶绿素分子的数量是惊人的巨大。近年计算指出，每一个光合单位几乎有500个叶绿素分子。

光合单位的重要意义似乎是，因为许多叶绿素分子作为光波吸收剂，所以只有少数分子才参与光合作用的光化学反应。换言之，就是许多叶绿素分子在能量传递上，只是起着辅助色素的作用，只有极少数叶绿素分子才在反应中心发挥作用。前面已经提及量子转化体或许可以用来表示这种生理学单位的形态学解释，因为这里具有光合作用过程中存在着两个光化学反应的重要证据，所以一般认为在叶绿体内也存在着两种不同类型的光合作用单位。

当植物置于只有较低的光强条件下（通常处于自然条件下），许多叶绿素分子所吸收的光能高效能地转移给少数反应中心，以提高光合作用效率。但是在高光强条件下，许多叶绿素分子所吸收的光，比之在光化学上活跃分子所能利用的光要快速得多，因此在这样的条件下，光合作用是一种相对无效的过程。

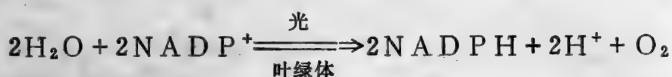
10—13 希尔反应

1937年，英国生物化学家R. Hill就已经证明，叶绿体悬浮液置于含有适宜受氢体的水里并照光时，便有氧放出。反应可用下式说明，A代表受氢体。



在这个反应中，若干可以用作受氢体的化合物是2,6-二氯酚、苯醌和某些醌酚类化合物。

其后，非常重要的发现，就是在Hill反应中，NADP和NAD⁺可以起着受氢体（氧化剂）的作用。



希尔反应的基本特点是，水光解和产生还原型的吡啶核苷酸，并以消耗辐射能来获得自由能（还原能力）。这个反应或者可与相比的近似反应，在光合作用全过程中是一个组成步骤。

10—14 在光合作用中释出的氧气来源

多年以来，或多或少都曾暗自假设，光合作用所释出的氧气都来源于其利用的CO₂，这个假定的依据是，光合作用中放出的O₂和参与反应的CO₂的O₂，在数量上相等。但是鲁本（Ruben）及其同事们，于1941年利用含有O₂的二氧化碳和水作为光合作用的原始物质，以小球藻进行实验，所得结果指出，光合作用中放出的O₂来自水分子。换言之，水分子在光合作用中必须裂解，这种发现与Hill反应的相互关系相一致。这种发现的明显结论是，参与整个光合反应过程的水分子，必须多于一般常规总结性方程式中所指出的水分子数量，因为放出的克分子O₂要多于仅仅来自六个克分子水。

10—15 细菌的光合作用

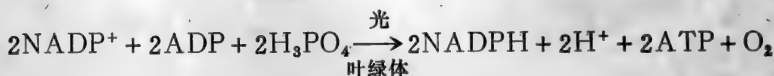
虽然本书主要是讨论高等植物的光合作用，但由于20世纪中叶凡尔尼(van Niel)和其它学者研究了光合细菌的光合作用过程，从而导致本质上进一步了解光合作用的机理。嫌气性绿色细菌和紫色细菌光合作用的全部反应，除了H来源不是水以外，其它都与高等植物相类似。例如，绿色硫化细菌在光合作用中可以利用H₂S作为H的来源，其全部反应是：



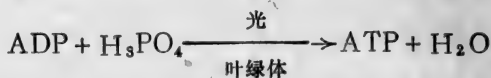
在这个过程中或者其它类型的细菌光合作用过程中，没有O₂放出，这又进一步证明光合作用中释出的O₂是来源于H₂O。

10—16 光合磷酸化作用

当叶绿体悬浮液放于含有ADP、无机磷、NADP⁺而无CO₂的水溶液并照光时，便能合成ATP和NADPH⁺ + H⁺和放出O₂。即使不能应用下列方程式表述这个过程的机理（见图10.13），然而这也是一种净化学效应：



这种类型的光合磷酸化表示，包括NADP⁺的希尔反应，同时实现着ADP的磷酸化作用。如果把NADP⁺以及CO₂从反应系统中排除，则只有ATP的合成而没有O₂的放出：



这些反应的第一种叫做非环式光合磷酸化，第二种叫做环式光合磷酸化。这些术语的推理由来将在后面讨论中加以阐明，两者都属嫌气性过程。

10—17 光合作用的增益效应

1943年Emerson和Lewis发现，在远红光光谱中，光波波长超过680毫微米对绿藻（小球藻）的光合作用完全毫无效果，尽管叶绿素 a 可以吸收若干这种光谱的光波。后来曾经发现，低效率的远红光可以加上短波光而提高光合作用效率。当远红光和短波光同时被吸收时，光合作用过程所利用的每个单位光能的效率，要高于光合作用中分别吸收利用的每种波带的总和，这种现象叫做光合作用的增益效应。并且也已经证明，两个独立而又相互作用的光反应参与光合作用的光化学反应阶段，光合作用增益效应的现象也在高等植物体内得到证明（图10.12）。

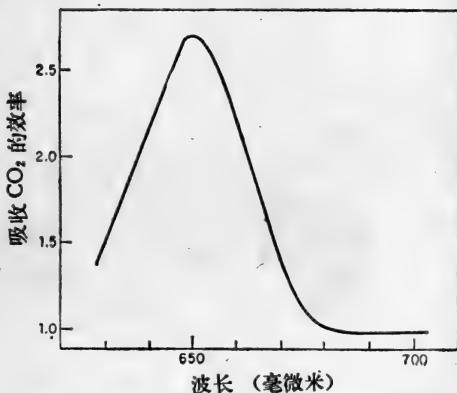


图 10.12 弱光条件下一枝黄花光合作用的增益效应
(引自 Björkman 资料 1966)

10—18 辐射能转变为化学能

光合作用的突出特点是在光化学反应阶段中，把辐射能转变为化学能。这种能量转变的机理远未有完全了解。但是已知道，关于这个过程的推测性假说已能用公式表述。任何可以接受的假设，都必须具备重要的事实和前面已经讨论过的概念，其中包括叶绿体的结构和作用、植物色素的吸收光谱、光合作用单位、希尔反应、在光合过程中放 O_2 来源于水、光合作用增益效应和光合磷酸化作用。

在光合作用的光化学阶段方面的现有假设认为，在光化学反应

中似乎有两种光反应，叫做系统 I 和系统 II，并通过一系列电子载体把它们连结起来。这种假设，随着科学知识的进一步积累，经过修改之后几乎已经确定下来，并以图 10.13 所示的某种简单化的形式描

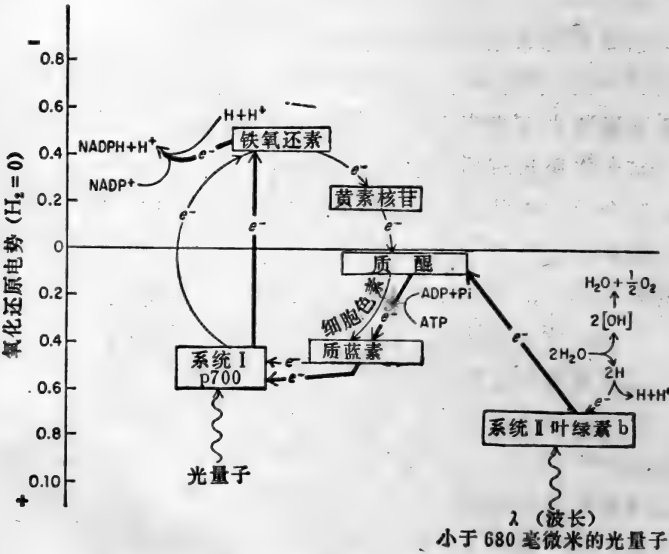


图 10.13 光合作用的光化学阶段图解

绘出来。左边纵座标以 H_2 为标准表示各个组成部分的相对氧化还原电势。这个纵座标的负数值表示还原电势，而正数值表示氧化电势。

除了光合作用的增益效应现象以外，另外还可根据不同的抑制剂作用，证明在光化学过程中有两种光反应存在。用二氯苯(基)二甲脲可以抑制系统 II，而对于系统 I 没有干扰的作用。

每一个系统的工作都是通过不同的色素复合体起调节作用。系统 I 是以具有 P_{700} (P_{700} 表示吸收波长最大的区域) 的叶绿素 a 为特征。这种形态的叶绿素 a，在光合单位上看来也是该系统中光化学上有效的活物质。叶绿素 a 和其它色素的吸收光谱将依其物理状态而稍有不同。因此叶绿体的同一色素的不同化合物(形态)在其吸收光谱方面可能略有区别。

系统 I 的其它色素，包括其它形态的叶绿素 a，某些形态的叶绿

素 b 以及类胡萝卜素,在传递光能方面起着辅助作用,即这些色素把光能吸收到光化学上活化的中心 P_{700} 。所有光合作用上活跃的光波均被这个系统吸收和利用。环式光合磷酸化作用与系统 I 有着关系。

系统 II 是以具有最大的吸收光谱约 672 毫微米的叶绿素 a 形态为特征,或许还有其它形态的叶绿素 a ,某些形态的叶绿素 b ,某些形态的叶绿素 c (在褐藻)和类胡萝卜素等色素。这些色素的大部分,大概是在捕获光波当中起辅助作用,而不是在光合单位的光化学上活跃反应中心。红藻和蓝绿藻的藻胆素也同样在这个系统中起着辅助色素的作用。这些藻胆素对于这样的植物来说,这种作用的能力特别重要,因为它们主要是吸收可见光谱中的中间部分。这部分光波被叶绿素吸收的程度相对低,而且这部分光波能够穿越到最深的水层。

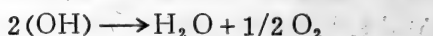
只有短于 680 毫微米左右的光波,才被系统 II 吸收和利用。而且只有长于 680 毫微米的光波投射到叶绿体时,也只是系统 I 发挥作用。当短光波也同时投射到叶绿体时,正如前已叙述,便会产生光合作用的增益效应。非环式光合磷酸化作用与系统 II 有联系。

两个光合作用单位(系统 I 和系统 II)是否有某些形态上的差异?或者在叶绿体片层结构上是否有中间联系?至今仍不清楚。

系统 I 的假定性作用如下:叶绿素分子中的电子吸收光量子的能量,引起电子转变为“激发”状态,也就是其能量立即超过它通常的限额能量。由于具有过多的能量,从而激发电子离开叶绿素分子,并顺次传递给铁氧还蛋白、FMN(黄素单核苷酸)、质体醌、细胞色素、质体蓝素以及或许迄今尚未鉴定的化学物质。在从一个受体分子传递到另一个受体分子的往返传递过程中,电子失去其过多的能量,但此时至少有一部分能量是用于由 ADP 和无机磷酸合成 ATP 的过程中而贮藏起来,以及或许由于偶联反应的结果而通过一系列的细胞色素链而消耗。当电子完成其循环路线后又折回到叶绿素分子时,它便恢复其“基态”或非激活态。在系统 I 的作用过程中既没有 O_2 放出也没有 $NADP^+$ 还原。

系统 II 的假设性作用比之系统 I 要更加复杂,并且还包含有系统 I 的相当重要的部分。系统 II 的色素吸收光量子,导致希尔型反

应中水的光解,以及产生过多能量的(“激活”)电子。水的光解导致水的歧化作用以形成H(氢)、H⁺(质子)、OH(氢氧根)和e⁻(电子)。来自水分子的电子代替叶绿素分子所丧失的电子,或者电子本身变为激活状态。概括地说,OH基是通过以下综合效应的反应而结合的。



这个反应的真实机理还不清楚,但是值得指出的是,这是引起O₂释出的光合作用的一个步骤。

激活的电子首先传递给质体醌,在以ADP和无机磷形成ATP的偶联反应中它们利用了电子某些多余能量,于是电子便从质体醌开始经过细胞色素链而传递。这是一个非环式光合磷酸化过程。经过细胞色素传递的电子,然后参与系统I色素的叶绿素分子。这些叶绿素分子恰好由于光能的激活而失去一个电子并把这个电子传递给铁氧还蛋白。

但是在系统II,电子不是传递给FMN,而是用以还原NADP⁺为NADPH + H⁺。由于电子是沿着这条路线自由传递(它不同于系统I的电子),因此电子或电子的同等物是从叶绿素分子外部来源获得的,所以上述所有分子始终都保持其完全限额的电子。

不管准确程度如何,图10.13也许是描述光合作用的光化学阶段的反应过程。一般认为,光化学阶段的基本作用,主要似乎是形成NADPH + H⁺和ATP,这相当于创造某种从前称为“同化力”的东西。这两种化合物或许还有其它大多数相似但尚未鉴定的化合物,作为如何把来自辐射能的化学能转移给其它分子的研究手段。

10—19 光合作用的碳途径

有一种也许是逻辑推理的沿用观点,就是把光合作用局限于光解阶段(由于光解的结果导致辐射能转变为ATP和NADPH + H⁺形式的化学能),因而认为这是光合过程的唯一的特殊的阶段。但是CO₂的还原和还原后接着发生的许多重要的含碳物质代谢的有关合成活动,很早之前也已经被看成是光合作用全过程中的一个组成部

分。这些合成过程，是通过叶绿体里进行的酶促暗反应复合体来实现。虽然这些反应不需要光，但在缺光时，这些过程是很缓慢的，因为这些过程也依赖于光合作用中光化学反应提供的产物。

卡尔文—本森循环 (Calvin-Benson)

四十年代后期，卡尔文、本森和其他学者开始研究光合作用的“碳途径”，也就是研究光合过程中被利用的 CO_2 连续转变的一系列化合物。这些实验是通过含有放射性标记 C^{14} 的 CO_2 和碳酸氢盐供与实验植物(一般是单细胞藻类—小球藻和栅藻)的方法进行，放射性标记物供与后测量经历时间，然后用煮沸的甲醇杀死细胞，并调查所含放射性化合物种类(图10.14)。通过色层分析或放射自显照相

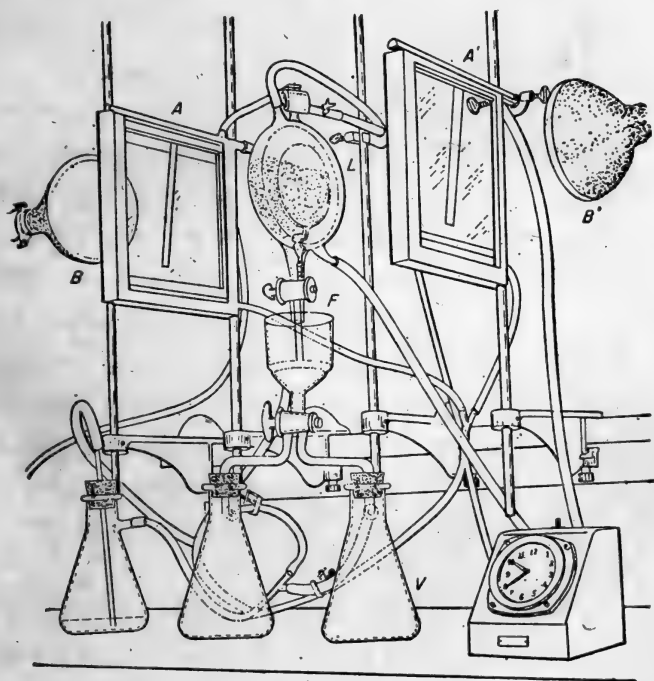


图 10.14 测定光合作用最初产物的装置图

A. A'. 装有水的防热罩 B. B'. 强烈溢光灯 L. 装细胞悬浮液的“把子糖” F. 泉华-玻璃过滤器, 用于经不同照明时间后, 杀死来自悬浮液的细胞 V. 作为接收细胞悬浮液的滤出液之容器.

技术的方法，以鉴定所形成的化合物。

即使在很短时间内，发现一系列化合物均显示出放射性。经施与 $C^{14}O_2$ 的细胞在 1 分钟内便显示其放射性，含有放射性的化合物是糖、磷酸糖、有机酸和氨基酸。但是当进行光合作用的藻类置于含有放射性 CO_2 条件下只要 5 秒钟或者更短时间，则可发现最初含有放射性的化合物是磷酸甘油酸（三碳酸），而且还发现几乎所有的放射性都积集于磷酸甘油酸分子。再置于 $C^{14}O_2$ 的短时间处理，则放射性便局位于这些分子的羧基。因此，从逻辑上似乎可以假定，这个羧基是通过 CO_2 加于一个二碳“受体”分子而形成。但对这种分子的验证却毫无成果，后来进一步的研究表明， CO_2 的受体实际上是一个五碳原子的磷酸糖（1,5-二磷酸核酮糖）。

卡尔文 (Calvin) 和其它工作者，根据放射性示踪碳在整个代谢循环中的行迹，鉴定碳还原反应的顺序，这个顺序部分呈环式，如图 10.15 所示。三个 1,5-二磷酸核酮糖分子之中，每一个分子，固定一个 CO_2 分子，每个 CO_2 分子加上三个水分子，终于形成六个分子的 3-磷酸甘油酸。正如前面已经提及，这种化合物，在光合作用这个阶段中，是最容易首先检验的产物。六分子 3-磷酸甘油酸，在包括 6ATP 的反应中，转变为六分子的 1-3-二磷酸甘油酸，并伴随每个 ATP 转变为 ADP 的反应。1-3-二磷酸甘油酸被 $NADPH + H^+$ 还原为六分子的 3-磷酸甘油醛（磷酸酯丙糖）。在这种反应中，每还原一个 3-磷酸甘油醛分子，便形成一分子 $NADP^+$ 和一分子 H_3PO_4 。在最后两个反应所利用的 ATP 和 $NADPH + H^+$ 是光合作用的光解阶段产生的。这两个反应的重要性，原则上就在于把光合作用中的光解阶段和 CO_2 还原阶段连结起来，并把原来从太阳光捕获的能量引入重要的代谢产物。

每形成六个分子的 3-磷酸甘油醛，就有一个分子进入代谢库，并代表着代谢系统中净得的底物和能量。另外五个分子的 3-磷酸甘油醛，经过一系列的相互转变，包括各种磷酸糖的转变，最后又形成三个分子 5-磷酸核酮糖。在这些相互转变的反应中利用 H_2O ，而在另外一些反应中则释出磷酸。 CO_2 的受体—1,5-二磷酸核酮糖的再形成，

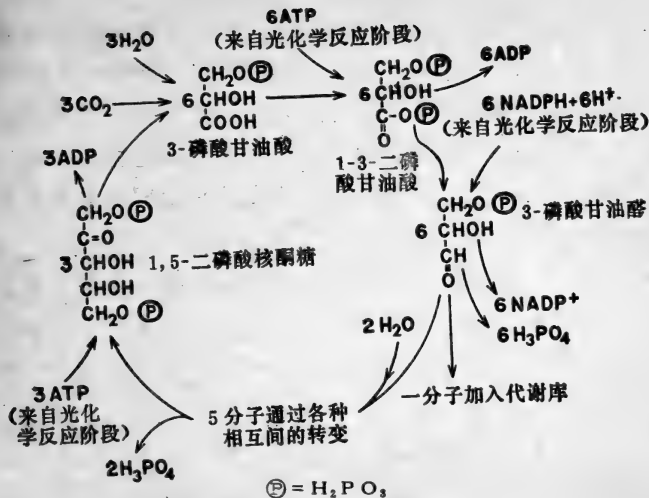
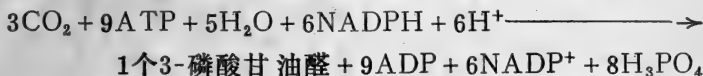


图10.15 碳还原循环

是通过5-磷酸核酮糖与ATP发生反应而进一步发生磷酸化作用才实现。后一种化合物(ATP)被认为是来自光合作用的光解阶段。

简单地说,卡尔文一本森碳还原循环的概要,是由下列几项复杂反应组成:(1) CO_2 的固定;(2) CO_2 固定产物通过NADPH + H^+ 和ATP的一系列反应而被还原(ATP和NADPH + H^+ 从太阳获得必需的能量);(3) 代谢库所获得的底物和能量,相当于一个分子3-磷酸甘油醛或相当于还原三个之中每一个 CO_2 分子;(4) CO_2 受体分子——1,5-二磷酸核酮糖,在总数没有减少情况下重新组成。光合作用这个阶段的总括性方程式,可以表述如下:



正如前面已经指出,除了那些直接参与碳还原循环的化合物之外,另外还有其他一些化合物,在以 C^{14}O_2 供给正在进行光合作用的藻类细胞时,也容易获得放射性。这些化合物之中有碳水化合物(如蔗糖),某些有机酸,各种脂类物质和许多不同的氨基酸等。氨基酸的合成,通常涉及硝酸盐的还原,而在这个还原过程中,正在进行光合

作用的细胞是由光合磷酸化获得所必需的能量（第十六章）。上述这些化合物是由碳还原循环的中间产物合成，并且只要这些化合物的合成是由光合作用的光解阶段所产生的ATP和NADPH + H⁺所促进，那么这种合成也可认为是与光合作用产物直接有关系。大部分此类化合物，也可在非光合组织通过其它合成过程来形成，虽然这些组织中，在这些过程所利用的全部能量和大部分主要底物，终究是来自光合作用过程。

有关前面讨论的碳还原循环反应过程的基本事实，到目前为止都是以单细胞绿藻进行实验所发现。但是，大体上已经证明，这种循环或至少与此十分近似的循环。在一系列高等植物种类中，同样也是适用的。

Hatch-Slack途径

以两个主要研究者命名的Hatch-Slack途径，至少作为光合作用的另一条代谢途径，已经得到有力的证明。当甘蔗叶子放于C¹⁴O₂环境内令其进行光合作用时，只要经过几秒钟时间便可发现相当大量的放射性碳（80%或更多）都积集于苹果酸和天门冬氨酸，而分布于磷酸甘油酸则极其少量。随后在玉米、高粱、某些类型的热带牧草、以及某些双子叶植物如藜属、苋属、滨藻属的某些品种，也同样发现这条固定CO₂的途径。许多其它植物种类，也许同样有这条途径。

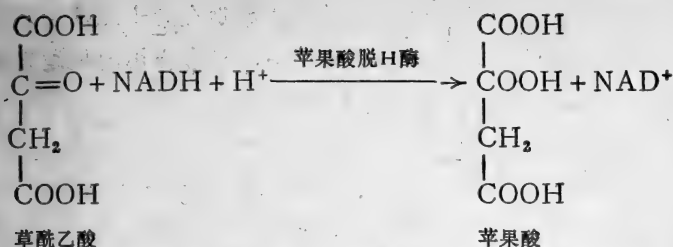
在通过CO₂与磷酸烯醇型丙酮酸反应的一些植物中（第十三章）形成草酰乙酸，以固定CO₂，这也是可能的。已经证明，当用C¹⁴O₂供与植物时，放射性碳非常迅速地进入草酰乙酸：



磷酸烯醇型丙酮酸

草酰乙酸

通过众所周知的Krebs循环（第十三章）的逆反应，使草酰乙酸转变为苹果酸：



通过氨基还原作用（第十六章）的途径，同样也可使草酰乙酸转变为氨基酸和天门冬氨酸。但是，草酰乙酸也有可能以直接合成的途径导致光合作用，而苹果酸和天门冬氨酸，通过与草酰乙酸可逆反应的途径，仅仅作为代谢库而起作用。

Hatch-Slack途径的令人感到有趣的特点是，光合作用全部过程的两个阶段有着空间隔离。在通过这条途径以固定碳的所有植物种类中，其含有叶绿体的叶子细胞，在维管束周围呈放射状排列。维管束鞘是单层的巨大的薄壁细胞，这些细胞含有特别巨大的叶绿体。在维管束鞘周围是一层细小的叶肉细胞，这一层含有叶绿体的细胞比之维管束鞘细胞所含的叶绿体要细小得多。

前面已经谈及，光合作用过程的各个活动阶段，大体上说 CO_2 的固定，看来只局限于叶肉细胞。再进一步的反应阶段，包括光合作用能量的积贮反应，看来则发生于维管束鞘细胞。

草酰乙酸经脱羧而放出 CO_2 和丙酮酸。丙酮酸重新用作 CO_2 的受体，因而以循环方式发挥作用。 CO_2 被第二个受体分子所固定，而这个受体分子非常类似于在卡尔文一本森(Calvin-Benson)循环中起关键性作用的1,5-二磷酸核酮糖。光合作用过程的下一个步骤，类似于Calvin-Benson循环或者至少是十分近似这样的循环。Hatch-Slack途径的主要特点，是在光合作用过程中所利用的 CO_2 通过比Calvin-Benson途径更多的循环路线而释于贮能反应过程中。

对于沿着Hatch-Slack途径固定 CO_2 的大多数种类来说，在大气 CO_2 浓度和非抑制性光强条件下，其光合作用速度已被证明显著大于只是沿着Calvin-Benson途径的大多数植物种类的光合作用速度。要解释这种原因，看来大部或全部可能是为了实现Hatch-Slack

途径的植物光呼吸强度较低之故。这种关系将在第十二章中加以充分讨论。实现Hatch-Slack途径的植物中，光合作用的最适宜温度也要高于Calvin-Benson途径占优势的植物。

第十一章 影响光合作用的因子

11—1 “限制因子定律”

研究各种条件对光合强度影响的早期研究者，曾经试图找出每一个因子与光合作用之关系的最小值、最适值和最大值。例如，在鉴别温度对光合作用影响时，一般都认为，在最小温度值以下光合作用就不能进行，在最适温度条件下光合作用进行最为迅速，而超过最大值时光合作用遂告停止。但是，这种观点的倡议者，不久就发现“最适值”有着不规则的波动。在强光条件下，发现 CO_2 的最适浓度，要大于弱光条件下的数值，“最适的”温度也会随着光强度的变化而不同，而作为植物最适的光强度，在适当供应水分时又不同于水分供应不适当时的情况。

在弄清楚各种因子对光合作用影响的问题上，第一个重要的步骤，就是引进 F. F. Blackman 1905 年提出和阐述的“限制因子定律”。这个定律本质上是 Liebig's “最低定律”的进一步发挥（第二十章），并且被这条定律的作者所描述：“当某个生理过程的最快速度由许多单个的因子决定时，则该过程的速度，便受到‘最低’因子的速度所限制”。

根据 Blackman 提出的说明（图11.1），这条限制因子定律就能加以完满的解释。假定光强度恰好能使叶子在光合作用中以每小时 5 毫克的速度吸收 CO_2 ，那么如果每小时只有 1 毫克 CO_2 进入叶子，则限制光合作用强度的因子便是 CO_2 浓度。当增加 CO_2 供应量时，光合作用又可以达到每小时 5 毫克 CO_2 的速度。这时若再进一步增加 CO_2 供应量，则对光合作用强度将不会发生影响（除非是增加 CO_2 浓度，足以引起阻碍光合作用的效应），这是因为光能不充

足是能够限制有效地利用 CO_2 的缘故。于是光便立即变成限制性的因子。如果要进一步提高光合作用强度，则只有进一步增加光强度才能实现。这些结果如同图 11.1 ABC 所示。这种理论认为，光合作用强度将随着限制因子（这个例子是 CO_2 ）数量增加而进展性地提高，直至某些其它因子成为限制性因子（这个例子是光强度）时为止。在这一点上当增加突然停止（图 11.1 是 B 点），则光合作用强度便变成恒定值（图 11.1 是 BC）。根据这个概念，当光合作用强度被一系列因子中某个因子所限制时，则只有改变这个因子朝着对光合作用有利的方向发展，才能导致光合作用强度提高。

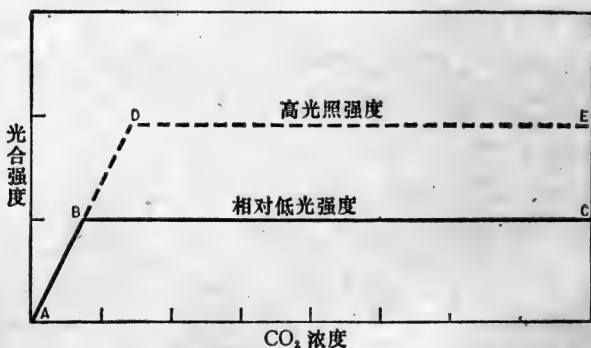


图 11.1 说明 Blackman 限制因子定律的模式图

如果光强度大到足以允许叶子每小时利用 10 毫克 CO_2 的程度，则光合作用强度将随着 CO_2 浓度的增加而升高，直至达到这个数值大约相当于低光照强度时光合作用最大值的 2 倍。在这样的条件下，其结果可用图 11.1 的 ADE 来说明。

光和 CO_2 不仅是限制光合作用过程的因子。从理论上，如同本章后面所要谈及的例子，影响光合作用过程的任何一个因子，在特定条件下都可以作为限制性因子。

其后，大多数研究工作者都不能接受 Blackman 首先倡议的以极其简单形式表示的限制因子定律。大多数研究者发现，当光合作用强度（沿纵座标方向）随着以横座标表示的某个因子定量改变而

增高时，所形成的曲线并未发现如 Blackman 限制因子定律的公式所主张的那种突然改变为水平线（图 11.1 的 *B* 点和 *D* 点），而只能是逐渐改变为近似与横坐标平行的状态（图 11.4）。在这种转变范围内，可以看出增加两个因子之中的任何一个因子，都将导致光合作用强度的增高。

与其说对曲线方向逐渐改变的说明，不如说对 Blackman 最初理论所主张的突然改变，至少部分是基于这样的事实，即光合作用的部位是在叶绿体，而甚至在一片细小叶子里就有数百万个叶绿体。显然这些叶绿体彼此之间不可能在极其相同时间内受到极其相同条件的作用。所有叶绿体既不是同样地得到阳光，也不是同等地获得 CO_2 的供应。因此当某个因子接近限制值时，在某些叶绿体可以检验出的光合作用强度比之另外一些要来得迅速。因此，照光是完全有可能成为对某些叶绿体的限制因子，而对于另外一些叶绿体， CO_2 也可能同时成为限制性因子。这种解释也同样适用于大部分影响光合作用的其它因子。因此，作为一个整体器官来测定，当影响光合过程的因子改变时，其光合作用强度，只能显示出逐渐改变的性质，并且正如图 11.4 所示，这种改变只局限于曲线的有限范围。据图中可以看出两个或两个以上的因子，都可以认为是同时发生作用的限制性因子。

应该指出的是，在 Blackman 最初的公式中，并没有注意限制因子理论的其它限制条件。正如本章后面将要提及，当处于高强度光照或者高浓度 CO_2 下，影响光合作用强度的大部分因子，都能显示出降低或者抑制光合作用过程的效果。

虽然，对于限制因子最初概念强调须加修改，但既没有使这条定律作为充分接近事实方面失去效用，也没有降低按照这种观点以解释各种因子对光合强度综合影响的价值。意义深长的事实是，除了相对狭窄的变化范围以外，通常光合强度主要还是决定于不大有利的因子。为了方便起见，可以把前面谈及的任何一个因子作为限制因子，或者作为相对最小值因子。

限制因子定律是适用于所有生理过程，并且将在有关生长现象的第二十章中进一步得到阐述。

11—2 表观光合作用和真正光合作用

光合作用的测定，是会因下列事实而变得复杂，这种事实是：某些其它过程包括同类物质在细胞内同时发生。在所有细胞中，呼吸作用（第十二章和第十三章）连续进行，结果使光合作用中合成的部分碳水化合物被氧化。这就导致按照通常测定光合作用方法所引起的误差。在一定时间内所形成的光合产物数量的测定，总是低于包括呼吸作用所消耗部分的真实数值。在光合作用的许多实际测例中，同时进行的呼吸作用常被忽视，而所得结果叫做表观光合作用或者净光合作用。换言之，就是光合作用强度已经减去呼吸作用强度。因为，在快速进行光合作用的组织中，光合作用强度通常为呼吸作用强度的10至20倍，所以表观光合作用强度并不经常显著低于真正光合作用强度。为了多种目的，测定表观光合作用强度如同测定真正光合作用强度一样，有着极其重大或者更为重大的意义。“真正”光合作用强度的假设性数值，往往是通过校正测定时间内发生的呼吸作用的总表观强度而计算出来。作为这样的校正值，通常是测定处于完全黑暗条件下的相同植物或器官的呼吸作用强度而获得。但是，这并不总是理想的测定程序，因为某些类型的植物还有在光下增强呼吸作用（第十二章），叫做光呼吸，光呼吸作用使叶子气体交换变得复杂化。

CO_2 被植物消耗的速度，是表观光合作用的指标，在适宜的田间条件下，其数值通常介于10—30毫克 CO_2 /平方分米叶面·小时之间。表示表观光合作用的另一个指标，便是叶子干重的增加量，在有利条件下，其数值通常可达0.5—2.0克/平方米·小时。

11—3 二氧化碳的作用

绿色植物所利用的全部 CO_2 ，可呈液态、 H_2CO_3 或者碳酸盐的形态到达叶绿体。陆地植物， CO_2 唯一的重要来源，就是大气。呼吸作

用释出的 CO_2 ，如果没有远离植物，也可在光合作用中被利用，但是在有利于光合作用条件下，这只能占被利用 CO_2 总量的一小部分。浸于水中的植物，作为光合作用的底物，通常是碳酸盐、重碳酸盐以及液态的 CO_2 和 H_2CO_3 。

大气主要是由 N_2 （约占 78%）和 O_2 （约占 21%）两种气体组成，此外，还含有一些变化不定但决不是大量的水蒸汽，以及少量的其它气体。 CO_2 就是这些少量的气体之一，其平均值约占大气体积的 0.03%（300ppm），然而在生物界却起着非常重要的作用。由于绿色植物光合活动的结果，来自空气的 CO_2 在化学上便参与有机分子的无限循环，而这恰好就是生命的基础。鉴于其重要的生物学作用，大气中 CO_2 的比率似乎是有微小波动。然而为了简化讨论的理由，可把大气中 CO_2 浓度看成是近乎维持恒定的数值。

大气中 CO_2 的来源

虽然绿色植物从大气中不断吸收 CO_2 ，可是其它过程却又不断地以这种气体补充积贮到大气之中。 CO_2 作为动植物呼吸作用的产物，不断地返回到大气中去。

由于绿色植物和非绿色植物呼吸作用的结果， CO_2 便释放到大气中去。为了便于讨论这部分的目的，细菌也被划分为非绿色植物。作为 CO_2 的生产者，细菌这一群微生物也是具有相对重要的意义，但对其研究还是很少。由于细菌和真菌活动的结果，动植物的有机残体逐被分解。在这种腐败过程中，由于这群有机体代谢活动的结果，残体内所含的碳呈 CO_2 形态，大量释出并逸于大气之中。从土壤中释出的 CO_2 气体，通常是非常大量也是非常频繁的，这叫做“土壤呼吸”。土壤呼吸多半表示微生物的呼吸。微生物这种呼吸作用而释于大气中的 CO_2 ，要大于所有动物呼吸作用所释出的 CO_2 。

来自火山、矿泉和煤、石油、汽油、木材以及其它燃料燃烧生成的 CO_2 ，也同样释放到大气中去，但是这些来源的每年总增加量比之大气中原有的 CO_2 数量还是少得多。

海洋比之大气更是 CO_2 的重要贮存库。海洋几乎占据地球表面积的 3/4，而对于植物有用形态的碳，据估计，海洋含量约为大气

含量的 80 倍。海洋的 CO_2 参与一系列的复杂的化学循环和生物循环。海洋植物在光合作用中消耗 CO_2 ，而在呼吸作用中释出 CO_2 。海洋动物既以海洋植物也以海洋动物为食物，但就陆地动物来说，所有的食物全都来源于光合作用。海洋生物所消耗的食物中一部分碳，在其呼吸作用中呈 CO_2 形态释于水里。水生微生物能够分解动植物的残体，并使含于有机残体的大部分碳呈 CO_2 形式释出。在溶解性的 CO_2 、磷酸盐和碳酸氢盐之间，同样也存在着复杂的平衡。大量的碳酸盐和某些海洋动物彼此结合以形成贝壳。另外一些海洋动物和某些海洋植物通过化学结合的形式以固定大量的 CO_2 ，如珊瑚礁石灰岩的碳酸钙就是普遍熟悉的例子。由碳酸氢盐变为碳酸盐便有碳酸释出，因而增加有效态 CO_2 在水中的含量。上述暗礁的岩石（石灰石等）偶尔可以超出海平面，而且以碳酸盐形态结合的 CO_2 又再次释放到大气中去，或者在岩石分解时溶解于流动着的水中。

在淡水中，就不存在着完全类似于海洋那种 CO_2 的复杂循环。

在海洋和大气之间，也同样有着 CO_2 的气体交换。事实上，在理论根据方面，这种假定很容易论证。大气 CO_2 浓度和海洋 CO_2 浓度之间，多少有效地维持着动态平衡。凡是大气 CO_2 含量低于平常值，则 CO_2 可能从海洋释出；凡是大气 CO_2 浓度向相反方向改变，则 CO_2 便从大气溶解于海洋，于是在海洋和大气之间便维持着一个大范围的动态平衡，这种现象也许是大气 CO_2 浓度恒定不变的主要原因。

自然界中碳循环的性质如图 11.2 所示。

CO_2 的进入

已经清楚知道，在若干植物种类，大多数 CO_2 是通过气孔进入叶子的，而对于大多数种类来说，这种假定大体上是真实的，而且也许是正确的。但是，某些类型植物中，有相当数量的 CO_2 是直接通过角质层进入表皮细胞。某些种类植物，例如鳄梨、秋海棠，这似乎是 CO_2 进入的主要途径，甚至当气孔完全开放时也不例外。所有溶解性的 CO_2 、碳酸氢盐、碳酸盐都是直接通过表皮进入淹没于

水中的维管束植物的叶子。

CO_2 通过气孔进入植物体内的速度，按照气孔孔隙总面积所占比例，非常巨大。在有利于光合作用的条件下， CO_2 从大气扩散进入梓属植物的叶片，其速度是每小时每平方厘米叶片表面积为 0.07 毫升。因为这种植物叶子的气孔只占叶片表面积的 0.9%，所以假定所有 CO_2 都通过气孔，则 CO_2 气体扩散进入的速度，便是每小时每平方厘米气孔缝隙面积为 7.77 毫升。在同样条件下，

普通的 NaOH 溶液从大气吸收 CO_2 ，甚至在迅速流动的空气中，每小时每平方厘米只有 0.177 毫升。换句话说， CO_2 通过气孔的扩散速度，近似于有效吸收面积扩散速度的 50 倍。

大气 CO_2 浓度的变化对光合强度的影响

虽然大气 CO_2 浓度平均值是 0.03%，但在植物生长范围内，其实际含量可从这个平均值的 1/2 到超出这个平均值若干倍。在相对静止的空气中，在光合强度很高的地区， CO_2 含量常常低于 0.03% 这个平均值，也不是罕有的现象。例如，在玉米地白天条件下，凡光合强度较高的条件下，植物周围空气中 CO_2 含量可能稍为低于大气白天时间的平均值。同样，在茂密森林里，与树木冠层同一水平线上的大气中，当强烈进行光合作用时，其 CO_2 含量往往要显著低

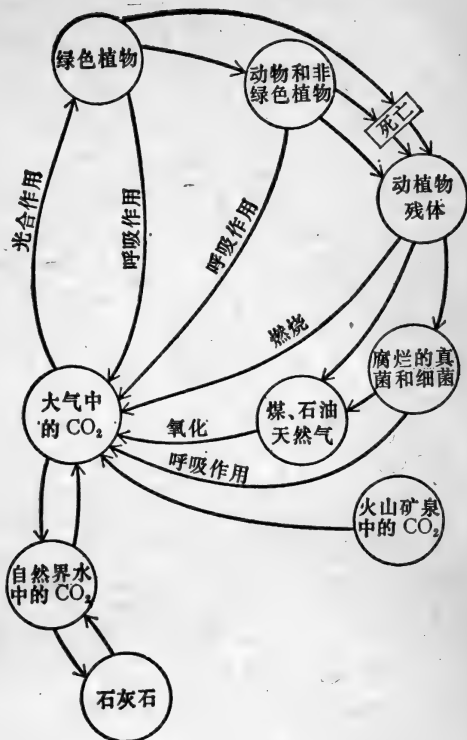


图 11.2 碳循环

于大气中 CO_2 平均含量。在紧密封闭的温室里，晴朗白天期间，其空气 CO_2 的含量往往低于大气平均含量。

在植物生长的田地，植物所利用的 CO_2 ，有相当大的一部分可能是由局部“土壤呼吸作用”所提供，也就是由土壤微生物呼吸作用所释出。在有机物质丰富的肥沃土壤以及许多森林土壤，这样的 CO_2 释出特别明显。当土壤呼吸作用明显加剧时，在接近地表的空气层中就可能局部增加 CO_2 浓度。这种 CO_2 含量的升高，当夜间矮生植物的光合作用的补偿影响已不存在时，便达到最大值。在肥沃田地里，由于“土壤呼吸作用”的结果，在 24 小时内释出的 CO_2 ，可能等于或者超过白天光合作用期间所消耗的 CO_2 。

大气中 CO_2 含量，同样也受到重雾和轻雾的影响。在多雾的早晨，每单位体积大气的 CO_2 含量，在某种程度上要高于晴朗的早晨，而表观光合强度，与明亮大气中的情况却相反（如果其它条件不是限制因子），也会相应地增加的。

一般来说，至少在经过比较短的时期内，光合强度将随 CO_2 浓度的增加而提高，直至某些其它因子（最普通是光）成为限制因子时为止。实验结果指出， CO_2 浓度和光合强度之间的关系如图 11.3

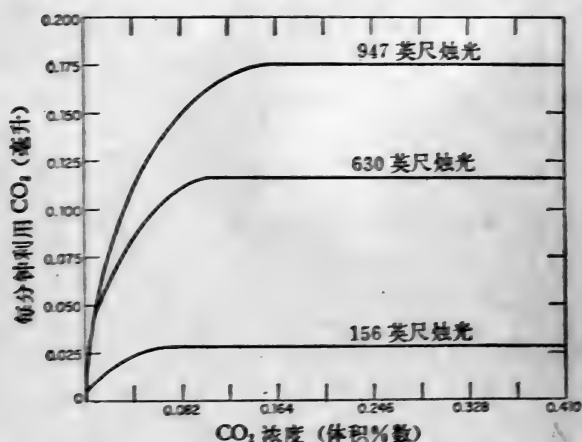


图 11.3 小麦在三种不同光强度时， CO_2 浓度和光合强度之间的关系

(引自 Hoover 等的资料 1933)

所示。正如图中所示，即使光照强度也达到最高值，可是夏季中午阳光也只能利用 10% 左右。

如果其它因子不属限制因子，则大多数植物种类中，至少在瞬间内光合强度将随 CO_2 浓度增加而升高，一直达到 CO_2 浓度为通常大气 CO_2 浓度的 15—20 倍，有时甚至还要更高。较高的 CO_2 浓度，往往也会阻碍光合作用的进行。开始抑制光合效果的 CO_2 浓度，将随植物种类、光合组织的发育阶段、置 CO_2 中处理时间的长短和其它主要环境条件的变化等而有所不同。例如，八仙花属的叶子里，在很短的实验时间内， CO_2 浓度高达 20%，光合强度虽然显著受到阻碍，但还未达到完全被抑制的程度。

自然条件下的潮湿地区的有利温度季节，大气 CO_2 浓度对所有处于光照下的光合作用组织，就是最经常的光合作用限制因子。只要其它因子不受限制，则大气 CO_2 浓度增加到至少为通常大气 CO_2 含量 (0.03%) 的几倍时，是有利于光合作用的，这看来似乎没有什么怀疑。但是已经证明，在持续几小时或几天内，只要 CO_2 浓度稍微高于有助于提高光合作用时，就可能在较长时间内对光合过程有阻碍效应。例如，番茄植株置于 CO_2 浓度白天为普通大气 CO_2 含量的 10 倍时，则在不到两周时间内，就显示出有害的影响来。

11—4 光的作用

光合作用时被绿色植物贮藏于碳水化合物分子中的能量，只能由光提供。任何一个能够引起光合作用可见光谱范围内辐射能的任何来源，也会诱导光合作用，而且所提供的能量也是巨大的。光合作用的有效光范围内，少数较长的光波以及若干较短的红外线光波均能被光合细菌所利用，但一般来说，这种光合过程只能利用光谱中的可见光部分。在自然条件下，太阳光无论是来自直射光或者是来自天空或其它物体反射而来的散射光，都是用于光合过程的辐射能的唯一来源。但如果光强度足够巨大，则在人工光源条件下也会进行光合作用。各种电光经常用于光合作用的实验工作，并且在某种

程度上用于补充温室的光照来源。

光也如其它形式的辐射能一样，在其强度（照度）、性质和持续时间方面都有所不同，并且这种因子对光合作用的影响，将按以下三个标题进行讨论。

叶子的光学性质

投射到叶子的可见光之中，通常也如辐射能一样，一部分被反射，一部分通过叶子透射，还有一部分被叶子吸收。被叶子吸收的可见光的比例，随着叶子类型和光照强度而有显著差异，但通常是80%左右。被叶子吸收的可见光比例和与被叶子吸收的总辐射能比例之间，有一个明显的区别。因为，被叶子吸收的红外线只有很少的一部分，所以对于大多数类型的叶子来说（第十六章），被叶子吸收的总辐射能只占50%左右。在可见光谱内，蓝紫光区和橙红光区被吸收要相对多，而吸收相对少的部分在黄绿光区。显然这是由于大部分叶子为绿色之故。大部分叶子的吸收光谱，多半是依照前一章已经阐述的叶绿素和类胡萝卜素吸收光谱来说明。

光强度的变化对光合强度的影响

一般来说，随着光照强度的增高，光合强度也增大，直至某些其它因子（最普通的是 CO_2 浓度）成为限制条件时为止（图11.4）。

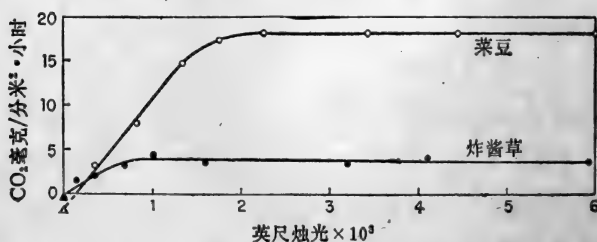


图 11.4 菜豆（阳生植物）和炸酱草（阴生植物）的表观光合强度和光强度之间的关系

（引自 Böhning 和 Burnside 1956）

只要其它因子不受限制，则在相对低的光照强度下，光合强度和光照强度大体成正比例关系。在平常大气 CO_2 浓度条件下，并且又不受其它因子的限制，则光合作用的最高强度，大体上是稍为低于最

大太阳光光照强度时便可达到（最大太阳光光照强度是以晴朗夏天中午为标准，通常相当于8,000—10,000英尺烛光）。

大气中CO₂浓度和其它因子不受限制时，则光合作用达到最高强度时的最低光照强度，常常叫做饱和光强度。阳生植物和阴生植物之间的饱和光强度，有着显著差异。菜豆是典型的阳生植物，其光合强度的最高点，一般认为至少要稍为高于2,000英尺烛光时才能达到（图11.4）。对于其它的阳生植物——大豆、棉花、烟草、向日葵、蓖麻和番茄等，根据某些研究者所测定，在夏天中午阳光最大值的1/4—1/3光照强度时，便达到最高速度。大多数栽培植物均属于阳生植物。

炸酱草是典型的阴生植物，在一般大气CO₂浓度和其它因子不受限制条件下，光合作用的最高速度是在大约1,000英尺烛光光强时达到（图11.4）。这些研究所发现的其它阴生植物表现出大体相同的习性，包括非洲堇菜、黄槿属和几种蕨类植物等。咖啡（某些品种）和可可是少数阴生作物中的两种植物。

上述讨论的那些结果，是用单片叶或者细小植株作为实验材料而获得的，这些实验材料彼此很少或者完全没有相互遮荫的部分。当按照整体树木来考虑光对光合作用的影响时，便有着各种不同的关系。例如，整株苹果树的光合强度将随光照强度增高而逐渐升高，直至达到或者接近最高值的太阳光。这是毫无疑问的，因为大树内部的许多叶子是非常荫蔽。一般来说，虽然大多数种类植物（或许是全部）叶子最高光合强度显著地低于最高值的太阳光。可是研究结果指出，一株苹果树的许多内部叶子所接受的阳光，只有边缘叶子的1%，甚至少于1%。因此，即使处于最高值的光强度，可是苹果树的许多叶子不能以最大效能进行光合作用。光强度越低，则这些叶子不能发挥作用的部分也越大。因此，入射光强度越大，则单位叶面积平均光合强度也越大。每株树总光合作用随光照强度的增加而逐渐增大，直至超过或者至少接近可能的最大光照强度。

内部荫蔽对光合强度的影响，可通过不同植物如北美刺果松和

金鱼藻，以及水下的水生植物进行实验而得到证明。毫无疑问，在许多具有稠密叶层排列的其它类型植物中，也会有这种影响。某些大田栽培作物的密集群体也有类似的影响。紫花苜蓿的试验地，植物内部遮荫也十分显著，以致这小区的光合作用可看成是一个单位，在最高光强或者接近于最高光强时达到最高值（图11.9），苹果树的情况就是如此。

阳光照射到地球表面的强度，每小时以至每个季节之间是有变化的，并且随着气象条件的差异也不相同。云、雾、灰尘、大气湿度，所有这些都影响到投射于地球表面的光照强度。受光方位和倾斜角度，也同样影响到投射于某个位置的光照强度的因子，尤其在丘陵地区和多山国家，这种影响特别显著。在其它条件相同情况下，光照强度将随着海拔高度的增高而提高，而在水生栖息地，光照强度则随着水平面以下深度的增加而降低。随着光质或大或小的变化，自然界光照强度也有很大变化。但是通常在室外露天条件下，光强度变化对生理的影响，要大于光质成分变化所带来的影响。

导致出现不同种类植物处于不同光强条件下的最重要生态学因子之一，就是高大植物矮小植物荫蔽的影响。某些植物种类生长繁茂，并且只有在完全露天的地方，才能有效地进行光合作用，另外一些种类植物，只有在十分荫蔽的栖息地，才能完成其正常的生活周期。

甚至处于树冠稍微开放之下，光照强度也只有全部阳光的 1/10 到 1/20。因此，生长于树阴环境里的大多数植物，光常常是它们进行光合作用的限制因子。至于能够正常生长于深层荫蔽的植物种类是则属例外。在阴天，光同样也是光合作用的一个限制因子。由于许多地区冬季阴天常占优势，因此在这些月份，温室植物光合强度常常很低。在冬季，光照时间较短，也同样会导致光合强度逐日降低。

极端强烈的光照，也会出现抑制光合作用的效应，这种现象叫做灼伤。灼伤效应看来主要是或者根本就是由于光氧化现象所引起。在光下，叶子消耗 O_2 ，并利用 O_2 以氧化某些细胞组分，同时在

这个过程中放出 CO_2 。光氧化是一种异常的过程，而不应该同呼吸作用相混淆，特别是不能与光呼吸的呼吸作用类型相混淆（第十二章）。这个过程在任何相当时间内的延长，都会引起某些细胞成分的氧化，包括叶绿素的氧化，并将对发生光氧化的细胞产生普遍损害的影响。一般认为，细胞中类胡萝卜素的存在，能抗御光氧化对叶绿素破坏，从而起着保护性作用。

光可以直接和间接影响到光合作用。低光照强度有利于气孔关闭，因而由于限制 CO_2 进入从而有时会阻碍光合作用的进行，就如起着直接限制因子的作用。同样，强光往往引起蒸腾作用加剧，间接降低叶片细胞内的含水量，产生负数值较大的水分势，这也会降低光合强度。

不同光质对光合作用的影响

根据不同波长的辐射波对菜豆光合强度影响的研究结果，如图 11.5 所示。研究结果表明，最大光合作用强度，是在可见光谱的橙

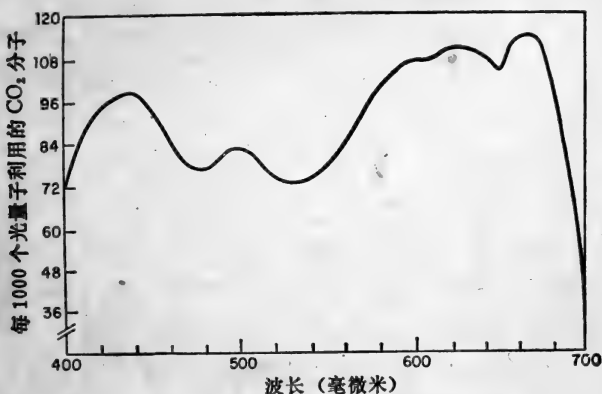


图 11.5 菜豆在不同波长光波下的光合强度
(引自Balegh和Biddulph资料 1970)

红光区，其次是蓝紫光区，最低是可见光谱的中间区。一般来说，光合作用最大区是与叶绿素和类胡萝卜素的最大吸收带相一致，采用其它陆生植物和绿藻 (*Ulva lactuca*) 也获得类似的结果，但是在红藻 (*Porphyra* sp.) 最大光合作用强度，是在可见光的中间

区，其证据是藻胆素在该有机体内起着重要的辅助色素的作用。

生长于天然生境的植物，在许多条件下，多少是连续地受到投射到地球表面的全阳光不同性质光波的照射。例如，在阴天，光强度不仅低于晴朗白天，而且所含蓝光和绿光的比例也较丰富。

经过树冠顶层过滤的阳光，其绿光含量要比直射阳光丰富，因为光谱中的红光和蓝光已被叶子吸收。在阔叶林，树木冠顶几乎形成连续的天棚，因此，这种现象对光质的影响特别显著。生长于这种森林里的草本植物，灌木和细小树木所受的太阳光，不仅光强度低于全阳光，而且来自森林天棚的光质也不相同。

被水淹没的水生植物的栖息地，无论是光强和光质，都非常不同于地球表面的太阳光的光强和光质。被水层吸收的辐射波，光谱中的橙红光区比之蓝绿光区有更大效果。由于自然界的水对于各种光波的吸收系数稍有不同，须视溶解和分散于水中的物质而定，可是一般来说，短波区穿透水层深度比长波区要大，因此随着深度的增加，无论淡水或海水，不仅光强度降低，而且光质也有很大变化。例如，生长于水深 20 米的水生植物和生长于 1 米深处的同样的植物两者相比较，虽然光强降低，但吸收蓝绿光部分却丰富得多。

高山植物和低海拔植物相比较，也是处于不同光成分条件之下，大气层吸收太阳辐射短波部分比之长波部分更有效果。因为光通过较短距离的大气层，所以高海拔的阳光强度不仅大于低海拔，而且可见光所含的短波部分和紫外光部分也比较丰富。

光周期的持续时间对光合作用的影响

一般来说，一天当中，如果光照强度适宜，则照光时间为 10 或 12 小时，比之虽有适当光条件，但照光时间只有 4 或 5 小时的植物更有效果地进行光合作用。在北极地区夏季，一天 24 小时都能连续进行光合作用。虽然一天当中，其光合强度可能有着周期性变化。为了证明在连续光照下光合作用具有相当大的潜力，可以应用某些实验结果来说明。例如，幼龄苹果树的叶子，连续以 3,200 英尺烛光进行照明，温度为 25℃，CO₂ 为通常大气的含量，结果证明至少在 18 天时间内没有降低强度情况下连续地进行光合作用。

11—5 温度对光合作用的影响

每种植物叶子的温度很少等于大气的温度，于是要测定温度对陆生植物光合作用的影响就显得复杂。直接受光照射的叶子，常常是以很快的速度进行光合作用，此时植物的叶温往往要高于周围大气的温度。因此，当陆生植物处于任何巨大光强条件下，并要求这种植物的叶温维持在所需数值范围内，如果不是不可能做到的话，那么至少也是相当困难的。只有测定当时的实际叶温，才有可能评价叶温对光合作用的影响。由于这种原因，许多研究温度对光合作用影响的实验，是以浸水植物为材料。这样在植物体和水环境之间，便维持着一个近似的热量平衡。

光合作用的温度界限

光合作用可以在相当阔的温度范围内进行。在几种针叶树，温度低于 -6°C 时，光合作用强度仍然可以超过呼吸作用强度。热带植物如果处于这样的低温就不能进行光合作用，而许多温带地区的植物仍然可以进行。大多数热带植物种类，温度低于 5°C 时，显然就不能进行光合作用。作为光合作用的另一个极端温度范围，就是一种原产于温泉的藻类，在 75°C 时还能生活而且接近这个温度时，或许还能进行光合作用。许多半荒漠植物和热带种类植物，能忍受 55°C 的气温也不致死亡，并且或许稍为低于这个数值时，尚能进行光合作用。大多数温带地区的植物，以相对快的速度进行光合作用的温度范围，大约为 $10-15^{\circ}\text{C}$ 。

温度对光合强度的影响

如果 CO_2 、光和任何其它因子都不是限制因子，则光合作用的初始速度，将随温度的升高而加剧，直至达到某一点为止。这一点的界限值，随各类型植物之间稍有不同。如果温度进一步增高，则光合作用初始强度便急速下降。而且，在不超过生理界限内，处于所有较高温度下，光合强度将随时间而连续降低（图11.6）。在这些范围内温度越高，则光合强度的降低也越急剧，而且也越快速。

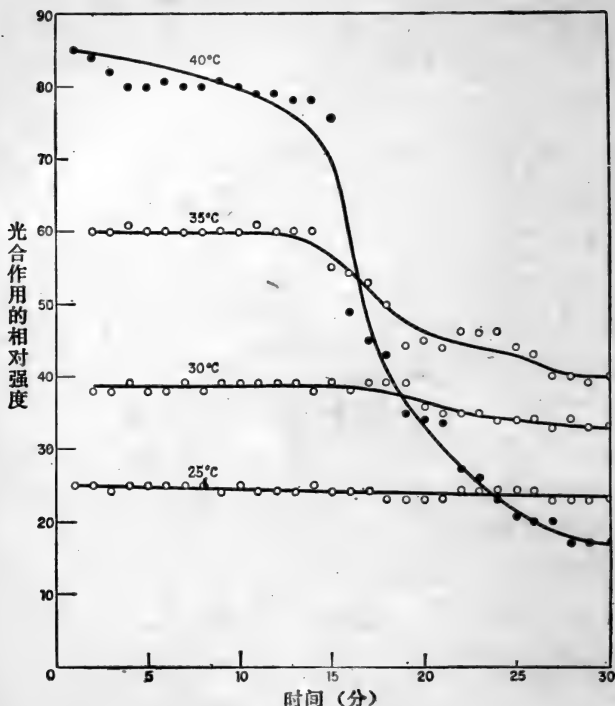


图 11.6 光强度和CO₂浓度为非限制因子时，30分钟内不同温度条件下加拿大菲藻的相对表观光合强度

光合强度随时间而降低的原因，可能是高温使酶失去活性之故（第九章）。

应该强调指出，这里阐述的温度和光合作用之间的关系，只有在其它环境条件不受限制的情况下才适用。因此，根据全部进程的温度特征的实验，必须把植物置于大气中其CO₂含量要显著高于普通大气中含量(0.03%)的条件下进行。

由于某些其它因子的限制性影响，所以自然界中普通温度条件下的光合作用往往不可能达到最高速度。一般生理范围内的温度，很少影响到生长于荫蔽环境条件下的植物光合强度，也很少影响到阴天低光强度下的植物光合强度。在这样的条件下，光是限制光合作用的因子。

同样，由于大气中 CO_2 浓度为限制因子，所以在温暖白天，充分浇水的植物置于明亮光照下，往往不能以在普通温度下可能达到的最高强度进行光合作用。例如，曾经发现在田间条件下大约 16°C 至 19°C 温度范围内，紫花苜蓿光合强度很少受温度的影响。换句话说，在这样的条件下光合过程的温度系数大约等于1。

11—6 水分对光合作用的影响

光合过程中所利用的水分，不到陆生植物所吸收水分的1%。因此，实际上，水分作为一个因子间接影响光合作用，必然显著大于直接的影响。换句话说，如果因缺乏作为原料的水分而成为光合作用的限制因子，要是有的，那也是很少的。但是叶片含水量降低导致光合强度下降，这种现象可用某些研究水分抑制苹果树表观光合强度的结果加以说明。当土壤水分从田间持水量逐渐变干时，在气温为 26.7°C 的几天时间内，表观光合强度降低就变得明显了，而且在肉眼可以看出萎蔫之前，其降低状况已经相当显著。当土壤水分含量降低到永久萎蔫百分率而且叶子明显出现萎蔫之际，表观光合强度比原初光合

强度降低87%。经土壤灌水后，几小时内叶子便恢复膨胀，但是经过2—7天还不能恢复到表观光合作用的原初强度。与此明显有关的最近观察指出，水分再次成为土壤中可利用状态之后，干旱对光合作用的抑制性影

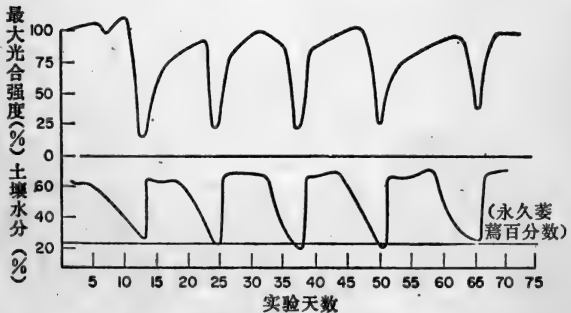


图 11.7 甘蔗表观光合强度的变化和在五个干旱周期内土壤含水量的变化(P.W.P) 当土壤干旱接近永久萎蔫百分率时，采用灌溉方式使其含水量上升到近似饱和值
(引自 Ashton 的资料 1956)

响，可能还要停留一段时间。土壤水分对甘蔗光合强度的影响，也曾获得类似的结果（图11.7）。

叶子含水量降低对光合强度的影响，可能出于这样两个主要原因：（1）气孔的扩散能力降低；（2）叶绿体和其它原生质部分的水合作用降低，这在某种意义上也降低光合作用机构的有效性，后一种作用将在本章后面进一步加以讨论。

11—7 氧浓度对光合作用的影响

陆生植物的光合器官，很少处于氧浓度比大气中氧浓度（约21%）相差很大的地方。因此，研究氧浓度对光合强度的影响，主要是从理论关系上来考虑。许多植物，当氧浓度增高就会引起光合强度降低，而大气中正常的氧浓度同低氧浓度相比较，就高到足以减缓光合强度（图11.8）。这种效应通常叫瓦布格效应，这是德国生物化学家Warburg于1920年在藻类（*Chlorella*）里第一次发现。瓦布格效应的作用也可在许多陆生植物得到证明，其中如小麦、大豆就可以作为例子来引用。另外一些陆生植物种类如玉米、甘蔗、高粱等则没有呈现这种效应。

光合作用的瓦布格效应和光呼吸过程（第十二章）之间，看来有着密切关系。已经证明，表现这种效应的植物种类之中，相对高的氧浓度导致光合

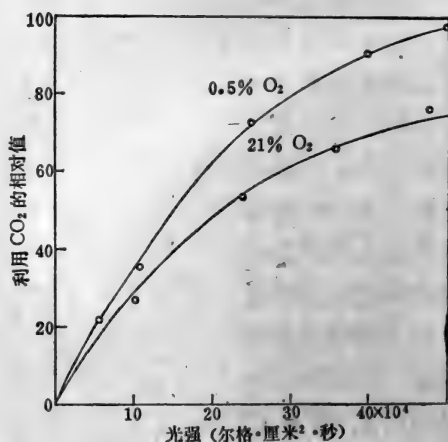


图 11.8 不同光强条件下，低氧和高氧浓度时小麦的相对光合强度
(引自 McAlister 和 Myers 的资料 1940)

作用大部分中间产物转变到合成乙醇酸要大于低氧浓度时的转变合成量。乙醇酸在光呼吸中是重要的中间产物。正如在第十二章将要更加详细讨论，具有高光呼吸的植物种类，比之低光呼吸的植物种类，其光合作用效能要低得多。

11—8 内部因子对光合强度的影响

除了环境因子对光合作用影响以外，光合强度也同样受到植物体内部某些因子的影响。一般来说，由于此类研究实验常遇到困难，因此，这些内部因子对光合作用的影响，比之外部因子对光合作用的影响，就了解得更少。但是根据我们现有的知识水平，简单讨论这些因子的影响也是可以的。

叶绿素的含量

许多实验的结果，似乎指出这样的结论，即维管束植物叶子的叶绿素含量和光合作用之间，并没有成比例关系。换句话说，在这些植物种类里，叶绿素含量很少是光合作用的限制因子，即使所有外界条件都有利于光合作用，也是如此。

原生质的水合作用

前面已经提及，原生质成分的水合作用，是影响光合作用的重要内部因子。特别是对于叶绿体的水合程度来说，更是如此。由于叶绿体水合作用降低，因此它们的水分势就变成较大的负数值。在向日葵，水分势为 -8 巴、豌豆为 -12 巴，就足以抑制离体叶绿体的放氧，由此推论，水分也影响到光合作用过程。在自然条件下叶子这样的水分势数值是常常产生的。

叶子解剖学

任何叶子的光合强度，部分是以叶子解剖结构所决定。胞间空隙的大小和排列；栅状组织和海绵状组织的相对比例和排列；气孔的大小、位置和结构；内皮层和外皮层的厚度；绿色组织的数量和位置；非绿色叶肉组织的比例和排列；维管束系统的大小排列和效能，所有这些都影响光合作用强度。叶子结构能影响光合作

用，主要是由于影响到 CO_2 的进入，影响到穿透绿色薄壁组织的光强度，影响到叶子细胞维持膨压以及影响可溶性碳水化合物向光合细胞以外的运输速度。

细胞器的显微结构

细胞组分的显微结构，特别是叶绿体的显微结构，也可能影响到光合强度，甚至于影响到光合过程。例如，玉米叶绿体内与片层膜结合的系统好象是与叶绿体外膜相连接，而在许多其它种类植物的叶绿体内，则没有看到这种结构排列。因此曾经假定，这种类型的叶绿体结构，可能是植物实现 Hatch-Slack 代谢途径居优势的特征。

11—9 光合强度的日变化

对于小区的紫花苜蓿，其表观光合强度日变化的典型曲线，如图11.9所示。这些资料是根据充分供水的小区实验得到的：大约在

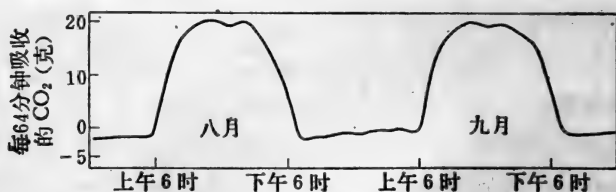


图 11.9 紫花苜蓿表观光合强度的日变化
(引自 Thomas 和 Hill 的资料 1937)

2平方米的紫花苜蓿灌溉小区，周围用透明的聚乙烯薄膜围成小屋，以每分钟数千升的循环速度，使空气通过小屋循环。植物置于接近“标准日”（第六章）条件下，通过测定流入和流出的气流 CO_2 浓度的差别，便可计算被植物净消耗的 CO_2 量。一般来说，如同前面叙述的苹果树，在这些条件下，光合强度和光强度之间呈现密切相关。

无数其它类型的光合强度日周期变化，也有可能。任何这样日周期的模式，均部分取决于植物类型和供测光合作用的单位植物材

料，例如到底是单片叶子，是小株植物大植株如树木，或者是栽培小区。光合作用的周期性还将随着环境条件日周期变化而发生显著的变化。环境条件不仅一个气候中心和另一个气候中心有差别，而且在任何一个气候地区内，季节之间以及每日之间同样也有不同。

11—10 光合作用的大小和效率

由于光合作用是地球生物经济学上起着不能取代的作用，因此，全球光合作用的大小，以及光合过程中由太阳能转变为化学能的效率，对于人类有着巨大的利害关系。在本节所引用的全部数字，当然都属估计性质，但大体上也足以接近真实大小的范围，根据这些数字可以引伸出意义深长的结论。

一般认为，地球表面上陆生植物通过光合作用，每年以有机化合物的形态所固定的碳，估计有 $2-3 \times 10^{10}$ 吨；在水生植物方面，包括大量的海洋生物和植物性浮游生物，估计数字不甚确切，但由这些水生生物固定的碳素总量，至少也许等于陆生植物所固定的数量，而且可能显著要大得多。据估计，作为人类食物而利用的有机物质，每年只占陆生植物光合作用所制造出来的1%左右。

投射到地球表面的太阳辐射能，其总数量估计每年约为 5×10^{20} 千卡，大约只有0.1—0.3%才在光合过程中转变为有机化合物的能量。这样低的转化率的一个原因，就是太阳辐射能中有一半是光谱中的红外线，这在光合作用中是不能被利用的。就辐射能总量来说，整个生物界看来只是边缘的作用！但是所合成的光合产物的绝对数量，如同前面估计所指出的，都是相当巨大的。

光合作用效率，本来并不如前面指出的那么低。在实验室条件下培养小球藻 (*Chlorella*)，可以获得高达20%的光合效率，而在大规模培养的藻类中，其光合效率也有7—10%，而且在室内条件下，计算某些陆生植物叶子的光合效率也可高达15%。作为全球性光合作用低效率的原因，特别是对于陆生植物低效率的原因，那是很清楚的。地球表面上的广大地区，主要是雪地、冰地和荒漠地

带，那里实际上没有植物生活；另外一些广大地区是半荒漠地带，只生长着稀少的植物；海洋也同样占着巨大的比例，实际上也属于荒漠或者至少是半荒漠，因为那里占支配地位的是一个类型或另一个类型的不利于光合作用的条件。而且除了热带、亚热带地区以外，有植物覆盖的地区，每年只有一部分时间才进行光合作用。无论人工栽培的植物或天然植被，都是如此。在栽培作物之中，光合作用效率进一步损失，还由于植物在生长周期的早期阶段，其所在面积并没有完全为植物所占据。某些光能利用效率较高的作物，包括玉米、甜菜、甘蔗和小麦等，在大田生长季节里通过光合作用把所接受的太阳能的 $2 \pm 0.5\%$ 转变为化学能。计算指出，至少某些森林植物种类的树木，其光合作用效率也有同样大小的范围。

第十二章 呼吸作用

在暗房中萌发的种子，经过几天发育起来的幼苗，其总重量逐渐增加，但其干重则不断减低。通过化学分析，已经知道，生长于缺光条件下的幼苗，其干重减轻完全是由于贮藏于种子的一部分养料消耗所致。这些幼苗总重量的增加，几乎完全是由于吸收水分的结果，因为在萌发初期阶段，吸收水分所增加的重量，远远超过养分消耗所引起的任何干重减轻的数量。在一周或两周内，幼苗所吸收的矿质盐类的数量，通常非常微小，以致对于幼苗的干重或总重量没有多大的影响。

如果把暗处发育的幼苗放于生长室内，这时空气可以缓慢且连续地通往生长室，如果经常分析气体的成分，那么就可以证明，从生长室输出的气体之中 O_2 百分含量要低于进入的气体，而 CO_2 百分含量则高于进入的气体。同时，如果把幼苗密封于量热计中，同样也可以证明，热（能量的一种形式）也是连续地从其中释放出来。

所有这些现象，导致干重降低的养分消耗， O_2 吸收、 CO_2 释出和能量释放，都是呼吸作用过程的种种外部表现，这些过程不仅发生于萌发的幼苗，而且也发生于所有生活细胞。

在广泛研究呼吸作用的任何特殊意义之前，已经发现，伴随着呼吸作用而进行着气体交换。这种现象对于动物和植物都是如此。在呼吸过程中动植物通常总是消耗 O_2 而放出 CO_2 。因此，长期以来，呼吸作用一词，指的是外观上显而易见的气体交换，而且在这种意义上，至今依然常常借来使用。

但是，正如后面将会谈及，气体交换的常见类型并不一定伴随着呼吸作用。在呼吸过程中既不总是放出 CO_2 ，也不总是利用 O_2 。

由于这些原因，植物生理学家使用“呼吸作用”一词，主要是指生活细胞中养分的氧化作用，同时导致能量释出。一部分能量转移到化合物而不是经氧化释出，还有一些则用于细胞某些活动过程。

12—1 有氧呼吸

前面所述的呼吸作用，严格来说应叫做有氧呼吸，因为在呼吸过程中消耗了大气中的 O_2 。在植物细胞还普遍出现所谓无氧呼吸（第十三章）。无氧呼吸不需要大气中的氧气，但在有氧情况下也可进行。这两类呼吸之间的基本差别，在于有氧呼吸的某些阶段大气中的氧作为反应剂而参与反应，但在呼吸作用的任何一个阶段没有氧参与时，便是严格的无氧呼吸。“呼吸作用”一词如果没有明确规定使用时，通常指的就是有氧呼吸。

假定六碳糖是呼吸基质，则有氧呼吸的综合性化学方程式是：



显然，当六碳糖氧化时，这样复杂的反应是不会如同这个简略方程式所记述的那样，只是以一个简单步骤便可完成。实际上，这是包含着植物代谢系统中一系列相互衔接的反应过程。关于这个问题将在下一章中加以叙述。上述简略的化学方程式，只给我们指出：氧化一克分子六碳糖需要6克分子的 O_2 ；由于氧化的结果，分别放出6克分子的 CO_2 和 H_2O ；以及释放出可供利用的673千卡的能量。因为等量克分子重的气体占有相同的体积阿佛加德罗(Avogadro's)学说，所以当六碳糖氧化时所利用的 O_2 体积等于释出的 CO_2 体积。由于这种呼吸作用，而形成的 H_2O ，便成为含于呼吸细胞中总含水量之一部分，这部分水通常叫做代谢水分。

高等绿色植物细胞常用的氧化基质之中，最普通的是六碳糖。非可溶性碳水化合物，例如淀粉，只有它们转变为可溶性糖以后，才能用于呼吸作用过程。当碳水化合物为呼吸基质时，代谢途径将依照第十三章所讨论的内容来实现。当植物细胞同时含有碳水化合物和脂肪时，显然在脂肪分解之前碳水化合物首先便在呼吸作用中

被消耗。当脂肪作为呼吸基质时，在降解产物发生氧化之前，脂肪（非溶解性物质）必须首先转变为溶解性化合物，然后才能被利用（第十四章）。除了组织中耗尽碳水化合物和脂肪以外，植物细胞的呼吸过程中利用蛋白质作为呼吸基质，似乎不是普遍出现。例如饥饿的叶子里，蛋白质转变为氨基酸，然后氧化氨基酸，在氧化过程中，通常伴随着天门冬酰胺、谷氨酰胺和其它酰胺的合成。在极端饥饿条件下，这些酰胺持续氧化，终于导致植物组织中氨的释出（第十六章）。

正如后面几章将要指出，呼吸过程中细胞内形成大量的极其活跃的化合物，这些化合物再进一步通过其它合成途径，在植物代谢过程中井然有序地合成其它化合物。这种反应化合物的产生是呼吸过程的重要作用之一。呼吸过程的另一个重要作用，就是积贮能量以供细胞利用。生活细胞中，也如无机系统一样，能量的形式有：化学能、热能、辐射能、表面能、机械能、势能等等。呼吸过程中，由分子释出的全部能量，最主要是来源于原先在光合过程中所捕获的辐射能。

通过对剧烈呼吸的植物材料如萌发种子，开放的幼芽，或花蕾等放进量热计后加以密闭，就很容易证明呼吸过程中释出的热能。例如一百克萌发的小麦种子，极其迅速地放出热能，在短暂时间内，比之对照量热计中装入同样重量的死种子高出 20°C 。虽然呼吸过程中放出的能量，通常是以热量单位（卡或千卡）来表示，但是能量的主要部分却不是以热量的形式放出。以热量形式释出的一部分能量在细胞呼吸过程中全部丧失。从植物观点来看，这是一种纯粹的消耗，而且与机器磨擦损失的能量相类似。温血动物显著不同于植物，在呼吸过程中放出的热量，是维持体温的重要来源。

呼吸过程中放出的可利用的能量，最主要的途径是在各种合成过程中被利用（特别是在幼龄细胞）。甘油和各种脂肪酸的合成（第十四章）就是这类反应的最有意义的例子。促进这种吸热的合成反应所需的能量，是来源于 ATP 或其它高能化合物（第九章）。腺三磷（ATP）是把来自呼吸基质分子的能量传递给需能合成反应的

主要分子态传递物。呼吸过程的主要作用是合成ATP。呼吸基质分子中所释出的能量多达50%，有时甚至更高，这些能量均被保存于至少是暂时保存于ATP分子之中（第十三章）。

除了吸热合成反应以外，植物细胞中的其它需能过程就是维持原生质结构；在细胞分裂时染色体和其它细胞成分的迁移；细胞质的流动；细胞对溶质的积累（第十五章）；溶质运转（第十七章）；茎逆重力的生长；以及根尖克服土壤摩擦阻力的生长等等。虽然在这些过程中所利用的大部分能量（如果不是全部），是来源于呼吸作用，但与吸热合成反应中所利用的能量相比，则任何这些过程中所利用的能量，还是相对要小。

但是，并非所有的植物生理过程，都依赖呼吸作用的能量作为原动力。蒸腾作用就是一个最显著的例外，在这种过程中，作为水分蒸发所需的能量，或者直接来自太阳辐射能，或者来自周围大气中的热能。

12—2 呼吸强度的比较

依照 O_2 的消耗和 CO_2 的放出以表示呼吸强度，其变化相当巨大，但也须视植物器官和组织以及环境条件而定。因为呼吸作用是位于原生质，所以组织之中的原生质比例和该组织之中呼吸强度之间，往往有着相关关系。一般来说，在分生组织里如生长着的根尖、茎尖或萌发种子的胚芽，呼吸强度最为强烈。恰恰就在这种组织中，就其组织总干重来说，原生质所占的比例最大。成熟的组织如光合作用活跃叶子，大部分的组织干重，多半是由惰性细胞壁物质组成，因此这些组织的呼吸强度，用一般术语来表示，就几乎是恒定不变地低于对照条件下同样的分生组织。衰老的组织如黄色叶子，或者成熟果实，原生质占干重的比例更小，其呼吸强度通常低于活跃代谢条件下相同类型的组织。休眠种子和孢子的呼吸强度最低，而种子萌发时最显著的生理特点之一就是呼吸强度显著增高。但是在休眠种子的组织里，呼吸强度相对缓慢，主要不是由于原生质的

比率低，而是由于其它因子引起。这些因子之中，组织缺乏水合作用是最重要的因子之一。

对一系列植物器官的代表性呼吸强度，列于表12.1。表中数据

表 12.1 植物组织的呼吸强度。依24小时内每克干重吸收的 O₂ 体积或者放出 CO₂ 体积表示

植 物	器 官	温度℃	呼吸强度 吸收 O ₂ 毫升
小 麦 (<i>Triticum sativum</i>)	幼 根	15—18	67.9
红三叶草 (<i>Trifolium pratense</i>)	叶	20—21	27.2
水 稻 (<i>Oryza sativa</i>)	幼 根	14—17	44.4
皱叶薄荷 (<i>Mentha aquatica</i>)	根	18—19	37.2
洋 丁 香 (<i>Syringa vulgaris</i>)	叶 芽	15	35.0
椴 树 (<i>Tilia europa</i>)	叶 芽	—	66.0
莴 苣 (<i>Lactuca sativa</i>)	萌发种子	16	82.5
罂 粟 (<i>Papaver somniferum</i>)	萌发种子	16	122.0
霉 菌 (<i>Aspergillus niger</i>)	菌 丝 体	—	1800.0

释放 CO₂ 毫升

指出，作为部分植物的平均速度，仅仅被认为是一个近似值，因为任何一个部分的组织或器官的呼吸强度，由于各种内部因子或外部因子的影响而容易发生显著的波动。

12—3 呼吸系数

呼吸过程中放出的 CO₂ 体积和吸收的 O₂ 体积之比例，叫做呼吸系数或称呼吸商。正如前面已经指出，六碳糖完全氧化时则为：

$$\frac{6 \text{ 克分子 CO}_2}{6 \text{ 克分子 O}_2} = 1$$

对于任何植物或植物任何部分的呼吸系数，可通过同时测定放出的 CO₂ 量和消耗的 O₂ 量而确定。

萌发的种子，其积贮的养分主要呈碳水化合物形态，只要 O₂ 能够自由地进入这样的种子，则其呼吸系数常常是接近于 1。例如，实际上对于所有谷类作物（小麦、玉米、燕麦等）的萌发籽粒来说，

都是如此。许多植物种类的叶子和大部花卉，其呼吸系数也同样是接近于1。

但是当主要的呼吸基质不是六碳糖或者氧化不完全，则放出的 CO_2 体积和消耗的 O_2 体积之比例，显著偏离于1。对于以油脂为主要养分的种子来说，其呼吸系数常常低于1，因为脂肪中氧和碳的比例要低于其在碳水化合物中的比例。例如作为脂肪的代表（第十四章），棕榈酸甘油酯（ $\text{C}_{51}\text{H}_{98}\text{O}_6$ ）在完全氧化时其呼吸系数大约为0.7。基于同样理由，当呼吸基质的原料主要是蛋白质时，其呼吸系数低于1（通常0.8—0.9）。某些植物的叶子，特别是多汁类植物的叶子则以相反的情况占居优势，在这些植物体内，某些二羧酸如苹果酸、酒石酸、草酸不断积累并作为主要的呼吸基质。这些化合物与碳水化合物相比，氧含量相对要多，因此其呼吸系数大于1。

正如下一章将要更充分讨论，无氧呼吸的特征，就是呼吸过程释出的 CO_2 和消耗的 O_2 并没有任何一相应的关系。严格来说，无氧呼吸过程并没有呼吸系数。但是比较经常的是（特别是 O_2 供应不足时）有氧呼吸和无氧呼吸均在植物组织里同时进行。在这样的条件下，放出的 CO_2 体积同吸收的氧体积相比，是非常巨大的，呼吸系数远远大于1。

12—4 影响有氧呼吸强度的因子

许多因子，某些是内部因子，另一些是外部因子，都已知是影响植物细胞呼吸强度的因子。在某些条件下，呼吸过程的代谢途径及其强度，都可能被占优势的因子所影响。例如，在缺乏足量的 O_2 进入组织时，可能强迫某些呼吸作用沿着无氧呼吸代谢途径进行，从而能够影响到呼吸系数的提高。

原生质条件

正如前面已经指出，幼龄分生组织中，原生质含量比较丰富，每克干重的呼吸强度，往往要高于含有大量细胞壁物质的以及常常还含有非生命细胞的衰老组织。但是，原生质含量的总数，仅仅是

组织呼吸能力的大体指标。事实上，各种细胞器内部结构的相互关系，以及酶系统的产生和分布，各类型细胞之间彼此各不相同，而且毫无疑问，这些均对呼吸强度有着重大影响。由于细胞器是有氧呼吸的中心，所以人们把注意力都集中于线粒体。每个细胞线粒体的数目，是控制该细胞呼吸强度的重要因子。

温度

如同对于大多数其它生物学过程一样，温度对呼吸强度的影响，也颇为复杂。一般来说，在一定范围内，温度升高将引起呼吸强度加剧（图 12.1）。在 0°C 到 45°C 之间的温度范围内，温度升高便引起

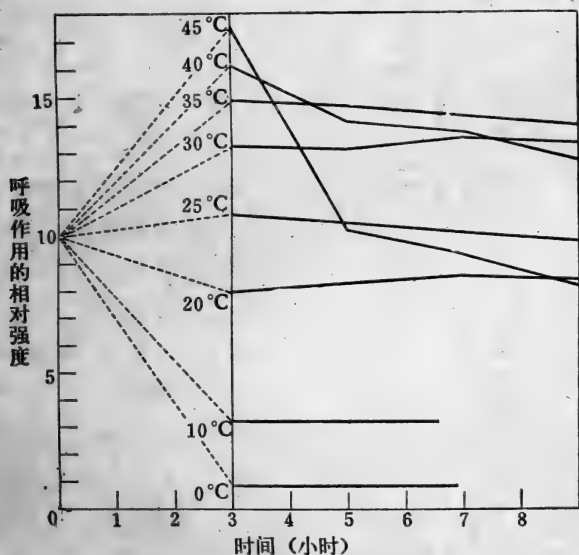


图 12.1 豌豆幼苗的时间、温度和呼吸强度之间的相互关系。虚线代表某一时间内幼苗温度从 25°C 到指明的温度的变化

(引自 Fernandes 的资料 1923)

豌豆幼苗初始呼吸强度加剧。温度超过 30°C 时，呼吸强度将随时间而下降，温度越高，其下降也越显著。对于这个实验所用的豌豆幼苗，最适温度看来大约为 30°C，因为这是接近最高的温度，这时呼吸强度维持着稳定不变的数值。对于呼吸作用最适的温度，并非所

有植物组织都相同。对于某些植物来说，它明显高于上述实验应用豌豆幼苗获得的数值，而对另一些植物来说则又低于这个数值。随着温度的增高，呼吸强度随时间而降低就非常显著，这种现象被认为是酶钝化的结果。

当温度降低到 0°C 以下时，呼吸强度便逐渐下降，直至其完全消失。但是根据测定呼吸强度的记载，某些植物组织可以低到 -20°C 。

介于 $10-30^{\circ}\text{C}$ 之间的温度范围内，植物组织呼吸作用的 Q_{10} 通常为 2.0 和 2.5 之间，温度低于 10°C 时，对许多组织来说，发现 Q_{10} 较大。温度超过 30°C 时，测定植物呼吸作用的 Q_{10} 值具有任何一个确定的范围是有困难的，因为呼吸强度通常部分是整个测定时间间隔的函数。

对植物器官所处范围内的温度，往往对呼吸强度有着显著的间接影响。当马铃薯块茎的温度从几度降低到 0°C 左右时，其呼吸强度反而增高。这大概是由于低温引起淀粉 \leftrightarrow 糖的平衡移动朝向糖这一边之故。当温度成为限制因子时，则增加植物细胞呼吸基质的数量，就会引起呼吸强度加剧。这种现象显然适用于上述条件下的马铃薯块茎。温度对呼吸强度类似的间接影响，也许还经常出现于其它植物组织。

养分

一般来说，当增加植物细胞可溶性养分（通常指碳水化合物）含量时，便会引起呼吸强度加剧，直至某些其它因子成为限制性的因子时为止。细胞里养分的浓度，对呼吸强度的影响效应之一，就是上一段所描述的例子，这种因子对呼吸强度的影响，同样也可用白化叶子来证明。例如据报道，在室温条件下，每 100 克缺乏碳水化合物的白化菜豆叶子，每小时平均放出 CO_2 是 89.6 毫克。当把同样叶子漂浸于蔗糖溶液里，在黑暗中放置两天，令其大量吸收糖分，则每小时放出的 CO_2 平均增加到 147.8 毫克。

大气中的氧浓度

大气中的氧浓度对呼吸强度的影响，将随着组织的种类、氧的浓度、处理时间以及其它占优势的环境条件而不同。影响表观呼吸

强度的大小（常常还有它的方向—增加或降低）也可能有差异，但须视用作呼吸指标究竟是 CO_2 的排出，还是 O_2 的吸收而定。大气中 O_2 含量的变化十分微小，以致对于呼吸强度的任何外观上的影响也很微小，但这对于土壤空气则并非如此（第七章）。然而一般来说，除非大气中 O_2 浓度从普通空气浓度至少降到接近 5%，否则对于呼吸作用的影响也十分微小，或者可以忽略不计。

马铃薯块茎在氧浓度由 6.2% 提高到 98.6% 范围内， CO_2 的排出速度实质上是相同的。菊芋（洋姜）块茎在氧浓度超过普通大气中含量时， CO_2 的放出速度实质上也是相同的，但是氧浓度低于普通大气中含量时，则呼吸作用速度随着 O_2 浓度的降低而逐渐下降。胡萝卜根部在氧浓度低于大气中含量时所获得的结果是没有规则的，但氧浓度超过大气中正常含量时（ O_2 高浓度），则 CO_2 的释出速度显著加快。曾对一些植物进行测定，发现氧浓度低于大气中正常含量时，呼吸强度（无论测定 CO_2 放出量或 O_2 吸收量）将逐渐降低，这些植物是石刁柏的茎、菜豆果实、菠菜生长点、去壳豌豆和胡萝卜根部。

作为说明氧浓度和呼吸强度之间相互关系不一致的因子之一，就是正常大气的呼吸强度。正常大气呼吸强度比较低的植物组织，例如马铃薯块茎，受低 O_2 浓度的影响比之正常大气中呼吸强度较高的植物组织要小。

说明氧浓度影响呼吸作用之差异的另一个因子，就是某些植物组织按其发酵（无 O_2 呼吸）能力比之另一些植物组织要大。这方面影响的例子，就是可以把小麦和水稻幼苗进行比较（图 12.2）。在低 O_2 浓度情况下，水稻幼苗释出的 CO_2 比小麦幼苗释出的 CO_2 要大得多，因为这多半是由于前者具有发酵（无 O_2 呼吸）能力要大于后者。

大气中二氧化碳的浓度

二氧化碳浓度对呼吸作用的影响，类似氧气，也随 CO_2 浓度，植物组织类型，处理时间以及其它占优势的环境条件而不同。如 O_2 一样，通常大气中 CO_2 浓度的变动，并不足以对呼吸强度有着显著的影响。

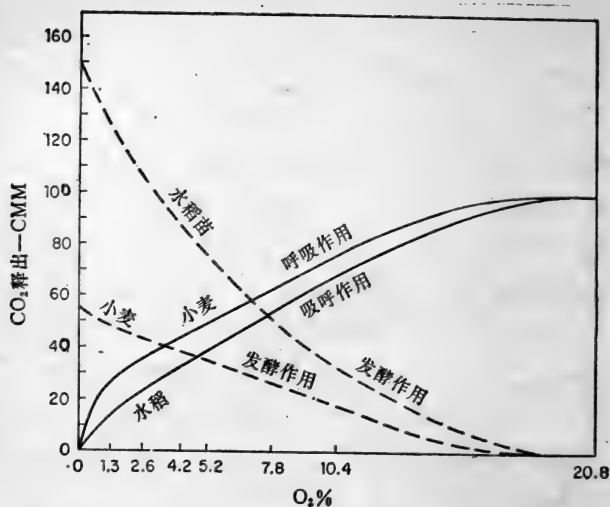


图 12.2 小麦和水稻幼苗呼吸和发酵作用速度与 O_2 浓度之间的关系

(引自 Taylor 的资料 1942)

在研究白芥菜幼苗中，已经证明，呼吸强度随着 CO_2 浓度的增高而降低（表 12.2）。这种影响无论依据测定 CO_2 的放出量，或者 O_2

表 12.2 CO_2 浓度对萌发的白芥菜种子呼吸强度的影响

	初始的 CO_2 百分率					
	0	10	20	30	40	80
放出的 CO_2 (毫升)	58	48	38	33	26	17
吸收的 O_2 (毫升)	71	57	49	45	38	32
呼吸系数	0.82	0.84	0.77	0.73	0.69	0.53

初始 O_2 浓度，每次实验为 20%。实验时间 14 小时（引自 Kidd 的资料 1915）

吸收量表示，都是如此。对 CO_2 浓度释出速度的降低性影响，比之对 O_2 吸收速度的影响要显著得多。因此大气中 CO_2 浓度越高，呼吸系数便越低。

相反，某些植物组织，当其置于相对高 CO_2 浓度下，其呼吸强

度便增高。例如，把马铃薯块茎放于 CO_2 浓度超过 20% 的环境下 20—24 小时，结果呼吸强度显著增高（按测定 O_2 消耗量计算）。置于 60% 的 CO_2 环境下，呼吸强度往往超过对照的 200%。呼吸强度的增高，至少部分可以在这种条件下通过增加细胞内糖浓度来说明。如果把马铃薯块茎短时间内置于高浓度的 CO_2 环境，结果呼吸强度降低，而不是提高。在洋葱鳞茎、郁金香鳞茎和甜菜，高浓度 CO_2 也有类似的影响。另一方面，高浓度 CO_2 对于石刁柏新梢和硬壳菜豆，如同萌发芥菜种子一样，结果是降低了呼吸强度。

大气中 O_2 和 CO_2 浓度的差异对呼吸作用的最显著影响，毫无疑问多半是指根、地下茎和种子。土壤大气中 CO_2 浓度往往高达 10%，有时甚至更高，而某些土壤在某个时期内， O_2 含量可以接近于零值（第七章）。这两种条件或两者之一通常都阻碍呼吸强度。由于呼吸强度降低，那些主要机能如水分吸收（第七章），和根部对矿质盐类吸收（第十五章），根部生长（第二十章），种子萌发（第二十四章）都可能被阻碍，甚至完全受到抑制。

组织的水合作用

组织的水合作用基本上是一种原生质因子，但有证据表明，它作为一个独立的因子明显地影响呼吸强度。在萌发种子中，最容易证明这种水合作用的影响（图 12.3）。当小麦谷粒含水量从 16% 增加到 17% 时，与含水量 16% 以下影响很小的情况相比较，发现呼吸强度显著升高，这或许是由于含水量在 16% 以下时，麦粒中所有水分全部呈吸附状态的

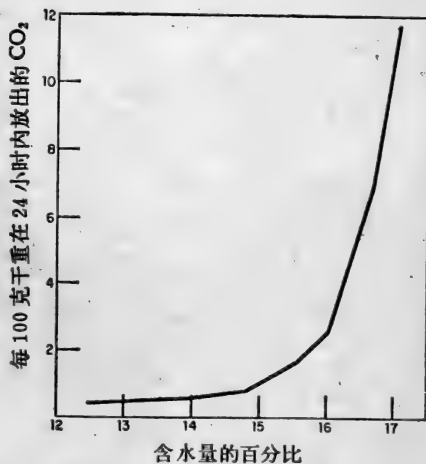


图 12.3 小麦谷粒含水量和呼吸强度之间的关系

（引自 Bailey 和 Gurjar 的资料 1918）

缘故。水合作用良好的植物组织含水量微小的变化，对于呼吸强度并没有任何巨大影响。但是当叶子或植物其它器官接近萎蔫状态时，往往显示出呼吸强度升高。当叶子萎蔫时，积累的淀粉往往转变为糖，结果增加细胞中可溶性糖的含量，这就是呼吸强度升高的原因。

光

光对呼吸作用影响的分析，由于许多植物存在一个以光为媒介的过程，即所谓光呼吸（这个过程将在本章后面讨论），而显得很复杂。光影响到“暗呼吸”（这个名词用来同光呼吸相对比）是间接的。在含有叶绿素的器官，光可能影响到呼吸作用，因为光影响到光合产物的呼吸基质的来源。对植物器官直接照光，通常是提高其温度，因而也促进呼吸强度的提高。

损伤

植物组织的损伤几乎无例外地导致呼吸强度的暂时升高。例如，如果把马铃薯块茎切成两半，则从这两等分块茎放出的 CO_2 ，相比之完整块茎中放出的 CO_2 显著得多。许多其它植物组织也观察到类似的结果。受伤的损害的植物组织，呼吸作用活跃增高，通常在 1—2 天内便逐渐上升到最大值，此后其速度开始降低，直至恢复到接近未受损伤组织的速度为止。

马铃薯块茎继损伤之后，增加呼吸作用，可能与块茎中糖含量的增加有关系。在某些实验里，损伤后糖的总含量开始从 53% 增加到 68%。增加是逐渐地发生的，在损伤后几小时内尚未达到最大的数值，同时接近切口表面的细胞，其糖含量的增加要大于远离切口表面的细胞。这种呼吸基质数量上的增加，显然是说明马铃薯受损伤以后，增加 CO_2 放出量的一个重要因子。在许多其它组织里也许是同样的。

机械的影响

许多种类植物的叶子，对呼吸作用纯粹的机械“刺激”已曾得到证明。轻度摩擦或扭弯叶片，就足以引起呼吸作用显著升高（常常超过 1 倍），这种呼吸升高可以持续若干小时。把叶子放于含 N_2 大气中，则没有上述的影响，这种现象表明机械作用影响到呼吸作

用的有氧阶段。这种影响的机理虽然尚未弄清楚，但是在对呼吸作用的任何实验中就是需要处理植物材料。

某些化学物质对呼吸作用的影响

虽然呼吸强度也如其他代谢过程一样，可以受到其它类型的化合物所影响，但是某些物质是特别重要的。这些物质在呼吸机理的某一个阶段，只要很低浓度就多少有如酶抑制剂一样起着作用。这些物质之中，有氯化物、叠氮化物、一氧化碳、氟、丙二酸、碘二酸和2-4二硝基苯酚（第九、第十三章）等。

12—5 光补偿点

白天时间叶子或者其它含叶绿素组织，其光合强度通常超过呼吸强度。例如白天时间玉米光合强度，按平均计算约为呼吸强度的8倍（参阅图11·10类似的紫花苜蓿的资料）。呼吸作用中放出的 CO_2 ，为细胞在光合过程中再利用，但是因为光合强度远为大于呼吸作用，所以需要补充的 CO_2 ，从外界环境中不断地扩散到植物体。同样，光合作用中产生的 O_2 ，远为超过呼吸作用时所利用的 O_2 ，于是多余的 O_2 便扩散到植物体外。因此，在白天时间，只要对光合作用有利的条件占优势，则 CO_2 是纯粹地进入到植物的绿色组织部分，而 O_2 则纯粹是从植物体中释放出来。在这样的条件下，绿色叶子里伴随着呼吸作用而产生的气体交换，是非常隐蔽的。

夜间或者暗处，所得到的情况恰好相反， O_2 进入植物的绿色部分， CO_2 通过植物而释放于外界环境。植物非绿色部分，无论夜间或者暗处，也具有类似上述气体交换的特征。在无光条件下，绿色植物器官和其周围环境之间，气体交换的大小，通常低于有光条件下所发生的气体交换数值。

因为低光照强度通常是光合作用的限制因子，所以很明显，在一定光照强度情况下，叶子或其它绿色器官的光合强度和呼吸强度相等，这样的光照强度，通常称为光补偿点。这时呼吸作用中放出的 CO_2 体积，恰好等于光合作用中所消耗的 CO_2 体积，对于 O_2

来说也是如此。换句话说，处于光补偿点时，表观光合作用等于零。相应于这种补偿点的光强度，随植物种类的差异有很大不同。对于任何一种植物的光补偿点，也同样受到各种环境因子的影响（尤其是温度这个环境因子的影响），而叶子或其它绿色器官，在其发育过程中，也是受到显著的影响。许多水生植物的光补偿点约为夏天正午全光照的1—2%左右（100—200英尺烛光）。某些陆地植物阴生类型的叶子，其光补偿点近似于50—100英尺烛光左右。阳生植物的光补偿点通常稍高，约介于100—200英尺烛光范围。

自然界中，植物不能在补偿点的光强度下无限期地生活。在这样的条件下，光合作用不能补偿夜间的呼吸作用。同时，光补偿点通常只以叶子或植物地上器官来计量测定，并没有测定根和其它地下器官呼吸作用的消耗。因此，自然界里，任何一种植物要在最低的实际光照强度下生活，这就应该具有稍为高于通常实际测定的补偿点的光强度。

12—6 CO₂的补偿点

在光强度不是限制因子的条件下，光合作用消耗的CO₂恰好为呼吸作用放出的CO₂所补偿，则表观光合作用值等于零。在这样的条件下，大气中CO₂浓度就叫做CO₂补偿点。这个补偿点的数值将随着环境条件（特别是温度）的变化和植物种类的差异而有相当大的不同。某些种类植物具有CO₂低补偿点的特征（接近于0 ppm），玉米、甘蔗和高粱就是这种类型的例子。大多数其他植物种类，CO₂补偿点较高（接近50 ppm或者更高），番茄、大豆和小麦就是这一类型的例子。

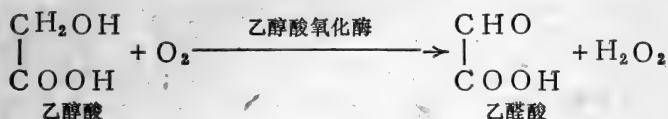
12—7 光呼吸

光呼吸是指在光照下许多种类植物显示出一种特殊类型的呼吸作用。只有在含叶绿素植物组织里才能呈现光呼吸，也有部分通过

叶绿体的光合机构而发生；在称为过氧化物酶体的特殊类型细胞器以及在粒线体均有局部发生光呼吸。过氧化物酶体是一种细小的球形细胞器，其直径约为0.2—1.5 μ ，看来它主要是参与这个过程。

CO₂ 补偿点和光呼吸类型之间有着密切的关系。CO₂ 补偿点很低的植物，如玉米，其光呼吸强度很弱或者完全没有光呼吸；而CO₂ 补偿点相对高的植物，如番茄，光呼吸强度也相当高。光呼吸的大小，是通过测定置于光下而没有CO₂ 的空气中的植物叶子或叶芽所形成的CO₂ 来确定。这些测定结果指出，在烟草，其光呼吸强度约为它本身粒线体呼吸强度的四倍。相反，玉米虽然其粒线体呼吸强度与烟草粒线体的呼吸强度近似一致，但是置于光照下和黑暗中相比时，其呼吸强度升高很微弱。

乙醇酸是光呼吸中关键性的代谢产物。它是光合作用中的副产物，大概是由某些糖类中间产物在叶绿体中形成。乙醇酸氧化的最初步骤是在过氧化物酶体内进行，具体反应如下：



已生成的H₂O₂，通过过氧化氢酶分解为水和氧。乙醇酸代谢的下一个步骤还不完全清楚，但是已经证明，乙醇酸将在过氧化物酶体进一步转变为甘氨酸，而两个分子甘氨酸依次转变为丝氨酸。后一步转变显然是发生于粒线体。CO₂ 的放出，看来是在这样一系列反应中发生。丝氨酸显然再循环以回到光合作用中间产物代谢库中去。

光合过程和光呼吸过程之间存在着密切的关系。光呼吸强度高的植物，一般来说，光合效率要低于光呼吸强度低的植物。光呼吸包含着光合作用的中间产物转变为乙醇酸的支路途径，而乙醇酸的氧化并没有涉及任何磷酸盐和磷酸酯化合物。因此，与暗呼吸不同，光呼吸不能导致任何高能化合物（如ATP）的形成。表现出显著的Warburg效应（第十章）的植物，通常有着较高的光呼吸强度，因

为较高的氧浓度有助于乙醇酸的合成，因而也就有利于光呼吸。光呼吸强度高的植物，其光合效率较低。

光合过程沿着 Hatch-Slack 途径实现的植物，缺乏可测定的光呼吸的特点。某些证据表明，对这些植物不能检查出光呼吸作用，这不是因为它们没有光呼吸过程，而是因为环式产生的 CO_2 又参与光合作用，因而停留于代谢系统之中。这种现象可根据下列事实来说明，这就是具有 Hatch-Slack 代谢途径的植物，其有效的光合能力比之按照 Calvin-Benson 代谢途径的植物要大。例如菜豆是按照 Calvin-Benson 代谢途径的植物，当放于大气中 O_2 含量为 2—5% 时，其生长速度约为通常大气中 (O_2 占 21%) 的两倍。随后，当这种植物又放回到正常大气之中 (O_2 占 21%)，则其生长速度便减缓。另一方面，依照 Hatch-Slack 途径代谢的植物——玉米，当置于大气中 O_2 含量为 2—5% 环境时，其生长速度不受影响。如果以菜豆来说，这种结果似乎就是：低于大气中 O_2 浓度时，被合成的乙醇酸较少，结果导致光呼吸强度降低，因此净光合强度较高。有效地提高光合作用能力，就有利于加快生长速度。在 Hatch-Slack 途径的植物之中，由于消除光呼吸作用或者充分降低光呼吸作用，从而使净光合作用不致降低的解剖学和代谢原因迄今还未完全了解。

光呼吸作用不应该与第十一章讨论的光氧化混淆起来。前者是许多植物在适宜照光条件下的正常过程。后者是一种异常的有害过程，它只有在光强度对于某种植物(如以通常接受光强为基准)是极端强烈的条件下才会发生的。

第十三章 呼吸作用的代谢途径

下述这个简要化学方程式，通常用来表示呼吸作用的过程，也相当于表示糖的燃烧氧化。



这个方程式可以认为暗示着，在呼吸作用中释放出来的能量，在某种意义上来说，它类似于燃烧中释放出来的热能。实际上这两个过程，在机理上并不是严格地相似的。糖和大气中的氧，在生活着的有机体能活下去的任何温度范围内，是不能直接结合的。

呼吸作用不同于燃烧型的氧化作用，后者是由于糖和氧直接燃烧引起的，而前者是在许多类型有机分子参与下，由六碳糖氧化为水和 CO_2 ，它包含了一系列的连续的反应和循环。若干这样的连续反应，至少对于某些组织来说，已经知道了。另外某些反应，似乎是可能存在的，但还很少有实验证据加以证明。这一系列的连续反应，并不是在所有的组织里都是相同的，而就某一组织来说，也可能不一样。这种差异将决定于各种条件，而特别是将决定于大气中的 O_2 是否有效，但是不管这一系列的连续反应沿着什么样的严格途径，氧化作用是缓慢地一步一步地发生的，同时伴随有少数能量释放和转移。

正如即将指出的那样，顺次组成的呼吸作用反应，是有很多不同类型的。但从能量的释放转移观点来看，最有意义的是氧化还原反应。许多这样的反应，是通过把电子或氢原子从这一分子转移到另一分子而实现的（第九章）。

许多酶和辅酶在碳水化合物或者其它呼吸基质分子的各种氧化中起作用。许多这样的酶和辅酶已被分离出来，而且还确定了它们在呼吸机理中的作用。我们所了解到的大部分的呼吸作用过程，就

是从研究这些酶促反应中得到的。专一酶的作用，可以利用抑制剂加以抑制或阻碍（第九章）。采用合适的抑制剂，可以抑制某一种酶的作用而不妨碍其它酶的活性，因此可以把呼吸作用的一系列反应阻止在某一个阶段，并研究在这个阶段中所积累的产物。依照这种方法，就能终止有条不紊的一系列的反应停留在各个阶段上，就可获得在呼吸作用的全部过程中，不同阶段的性质的全部知识。

13—1 无氧呼吸

在前一章中，有氧呼吸的外貌已经被研究过了。现在，在讨论呼吸作用全部过程机理之前，对于无氧呼吸作用给予适当考虑，同样地也是必要的。

酒精发酵

“发酵作用”一词，不严格地应用于氧化作用过程的多样性，是许多细菌共有的代谢特点。若干比较了解的发酵作用是酒精发酵、乙酸发酵、乳酸发酵、丁酸发酵、草酸发酵和柠檬酸发酵。为了商业上生产某些化合物，而在工业上广泛地利用某些发酵反应。在真菌和细菌里所发生的许多发酵过程的化学反应，比之在高等植物组织里所发生的类似过程，被研究得更充分一些。

许多发酵反应是无氧的，但某些反应却是有氧的。在所有发酵作用中，作为最终积累的产物是氧化不完全的化合物，这正是发酵过程的最主要的特征。如同后面讨论那样，发酵一词，也同样可应用于在某些条件下发生在高等植物组织里的类似的过程。

酒精发酵过程，是在已知的许多发酵类型中，研究得最充分的过程。虽然远在太古时代，人类已普遍知道酒精发酵这个过程，但直至1857年由巴斯德（Pasteur）开创的古典研究之前，并不知道酒精发酵就是由于酵母植物代谢活动的结果，也不知道它是一个无氧的过程。酵母，必然想到它是归入子囊菌类的单细胞的真菌，通过出芽的方法，酵母可以增殖，而在某些条件下能生产子囊孢子（图13.1）。

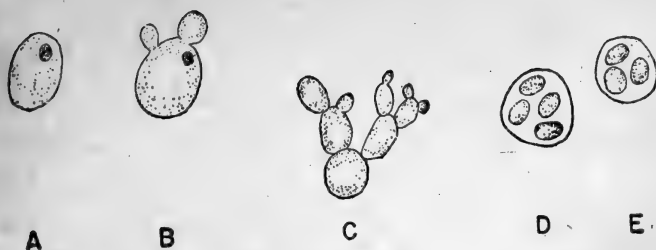


图 13.1 植物酵母

A. 营养细胞 B. 酵母细胞长芽 C. 由细胞酵母增殖的群落 D和E子囊内含的子囊孢子

在研究酒精发酵方面，Buchner's 在 1897 年又进一步提出证明，从酵母细胞中抽提出来的活性作用因素或酵（酶）素，在绝对没有酵母细胞存在时，能催化这个过程。现在已经知道，这是酶的复合物而不是单一的酶。

在几乎任何含有糖的潮湿的培养基中，或者糖溶液里（例如果汁液），用酵母接种或通过暴露于空气中，就可以发生酒精发酵作用。因为各种野外的酵母可以通过空气传播，所以，如果没有人为的干扰，在这样接种的培养基上，将有酒精发酵。

下述简要的方程式，代表了在酒精发酵时纯粹的化学变化：



正如这个方程式所指明的，在这个过程中每一分子六碳糖发酵，便形成二分子乙醇和二分子二氧化碳，以及放出大约近似 21 千卡的能量。CO₂作为一种气体放出来，就是发酵液体出现小泡的原因。由于附属反应的结果，通常还有少量的副产物产生，如甘油、琥珀酸、戊醇以及其它的化合物。这一过程的化学机理，将在后面的讨论中予以考虑。

酵母可直接地使葡萄糖、果糖、乳糖和甘露糖酵解。因为酵母细胞里也含有蔗糖酶和麦芽糖酶，所以双糖如蔗糖和麦芽糖，在水解为六碳糖后，也可以酵解。另一方面，许多类型的酵母，因为不含淀粉酶，所以不能酵解淀粉。根据这样的道理，在酿造工业上利用的是发芽的大麦（麦芽），而不是未萌发的子粒，因为子粒所含的

糖，大部分是在萌发时增加的。

酒精发酵是无氧的过程，不需要利用大气中的 O_2 。这氧化作用是按照下述的方式，改变分子内的原子结构来实现的，即在反应后的化合物中，剩下来的总能量，要低于存在于开始反应时基质中的总能量。酒精燃烧的现象，就证明了酒精发酵所导致的只不过是六碳糖分子不完全的氧化。因此，在无氧呼吸作用中放出来的能量，要大大地低于有氧呼吸作用中放出来的能量。虽然发酵作用过程是相对地低效率的，但却是酵母植物在无氧条件下，获得全部必须能量的方法。

可以假定地认为，含有酵母植物的糖溶液，如充分地通气，则经过有氧呼吸作用过程而导致糖的完全氧化。与此相反的情况是，无论是在有 O_2 之前或缺乏 O_2 的条件下，没有完全氧化的主要的最终产物是乙醇和二氧化碳。当酵母细胞接触 O_2 时，有若干有氧呼吸产生（某些研究者认为有 O_2 呼吸约占总呼吸的 $1/3$ ），然而即使是有 O_2 存在，发酵作用仍占支配地位，这个通常被认为是酵母细胞所具有的相对无效的呼吸酶机理所引起的。这个相对无效是和高度地活跃的发醇系统相比较而言的。但是在有 O_2 存在时和无 O_2 存在时相比，有氧时酵母将以更快的速度增加反应。这大概是由于某些有 O_2 呼吸作用的结果，而使放出的能量显著地增加所引起的缘故。

当在溶液中的糖通过酵母发酵分解时，便有乙醇——最终产物之一在溶液中积累，而 CO_2 作为气体跑掉了。但是那也只明确地限于积累酒精。当酒精在溶液中的比例达到某一数值时（可以从 9% 到 18%，其实际值将依赖于酵母的种类和性质），便由酒精引起细胞中毒，从而停止发酵作用过程。

高等植物组织的无氧呼吸

在许多高等植物组织里，在无 O_2 的条件下，甚至于往往在有 O_2 存在时，也有相同于或类似于酒精发酵作用。发酵作用，分子内呼吸，和无氧呼吸等种种名称，被常用于指定这样的过程。在任何高等植物组织里出现这样的过程，都导致放出 CO_2 ，而且常常（虽然决不是永恒地）在细胞内积累酒精。在某些高等植物组织里，酒精不

是无氧呼吸的产物；而在另外一些组织里，酒精形成的数量，并不是定量地相当于被分解下来六碳糖的数量。在高等植物组织里，无 O_2 呼吸的最终产物通常还有各种有机酸，如草酸、酒石酸、苹果酸、柠檬酸和乳酸等。

至少在少数高等植物组织里，具有这样一个有效的无氧呼吸机理，甚至于在 O_2 浓度相当高的情况下，这过程也远为大于有氧呼吸作用。例如水稻种子萌发时， O_2 浓度在高达8%左右时，无氧呼吸作用的速度等于有氧呼吸作用的速度，甚至于萌发的小麦幼苗——非常显著的有氧呼吸组织——在这 O_2 浓度的情况下，也有相当数量的无氧呼吸作用产生。至少在某些类型的组织里，当通常的有氧呼吸被氰化物或其它特殊的酶抑制剂抑制时，即使在有 O_2 存在下也同样发生无氧呼吸。

但是，在大多数高等植物组织里，无氧呼吸只有在大气中的 O_2 进入组织全部断绝或大部分断绝时才会出现。这个过程几乎在任何高等植物组织里都可能发生，其条件是大气中缺乏 O_2 ，或是大气中的 O_2 低于某一个相对低的临界值。不同的高等植物组织，在忍受缺 O_2 ，并因缺 O_2 而在细胞内发生的无氧呼吸程度方面，是有很大的差别的。若干植物或植物器官，在长期缺 O_2 的条件下能够活下来，另外一些在1—2天内便要死亡。例如玉米幼苗，在大气中缺乏 O_2 时活不到一天时间便会死亡。而另一方面，如苹果和梨的果实，则贮藏在纯 O_2 或纯 N_2 的大气中都能活上几个月的时间而没有损坏。这些果实在这样的条件下能连续地放出 CO_2 ，于是证明出现一种呼吸类型，对于大气中的 O_2 是不需要的。

在高等植物中，已经知道的许多无氧呼吸的例子，是由于这些器官具有能阻止 O_2 快速地进入组织内部的结构上的特征所引起的。例如许多种子的种皮，只是微弱地让 O_2 通过。这样的种子在它萌发的初期阶段，在种皮破裂之前，无氧呼吸远远地超过有氧呼吸。了解得最清楚的这样的例子是豌豆种子，这些种子在它萌发的初期阶段，放出的 CO_2 量比它所吸收的 O_2 的量3—4倍。同样地，在玉米、燕麦（尤其是颖片是完整地保留的话）子粒里，向日葵的子实

里，在萌发的早期阶段也有无 O_2 呼吸作用。或许在许多其它的种子或干果里也有类似的情况存在。

在某些浆果里，自然地也会发生无氧呼吸。某些果皮，如葡萄就是最熟悉的例子，是相对地不让 O_2 透过的，因此无疑地在这样的器官里，必然有无氧呼吸。

土壤淹水使许多种类的植物受到有害的影响，显然就是由于无 O_2 呼吸代替了有 O_2 呼吸的结果，因为这样的水淹土壤，实际上就是没有 O_2 。例如玉米田的淹没，虽然只有根部被淹，也立即就给玉米带来严重的损害。如果水淹土壤的情况持续时间很长，植物通常就会死亡。此时，植物往往呈现出许多干枯的病状，这就暗示着根部的生理过程可能有变化，植物不能以足够的速度持久地吸收水分（第七章）。

在正常的有氧组织里，因无氧呼吸代替有氧呼吸引起的有害影响，至少可能有两个原因。其一，是无氧呼吸比之有氧呼吸放出的能量较低。无氧呼吸制造的有用的能量，只及有氧呼吸氧化每一分子六碳糖放出能量的一小部分，特别是在代谢上活跃的组织里，或许使能量转移的速度缩短，降低到不足以维持正常的细胞机能，而立即在细胞内引起有害的影响。细胞受到损害的另一个原因是，由于发酵的结果，积累了能使原生质中毒受损害的物质。在无氧呼吸时，乙醇和另一些多少是有毒的化合物，积累在发生无氧呼吸的细胞里，而且这些物质还可能穿越转移到仍在进行有氧呼吸的植物的其它部分。在通常进行无氧呼吸的组织里，它们是能够忍受浓度相当高的这种化合物而不会受损害。但是在正常进行有氧呼吸的组织里，能够忍受这种化合物的浓度是很低的，而当这些化合物在细胞内积累时就会立即引起有害的影响。

和大多数陆生植物不一样的是许多水生植物，它们的地下茎和根，以及还有某些种类的其它器官，是持久地被水淹没的。若干这样的种类，大量的 O_2 是通过通气组织，从空间的器官扩散进入淹没在水中的器官的（第七章）。有时这样 O_2 的内部运动，已足够维持在淹水器官内进行有氧呼吸，但是在多数时间里，至少是在某些

种类里， O_2 是不足的，因而便有某些无氧呼吸产生。这在睡莲 (*Nymphaea advena*) 和几种其它水生植物的根和根状茎里，已经被证明是有规律地或者频繁地出现的。在这些器官里，有时是以有氧呼吸为主，而有时又是以发酵作用为主，即使在远离氧气供应的组织里，尽管某些类型的无氧呼吸不是经常地出现的。

许多组织当它们从无氧的条件转变为有氧条件时，发酵作用便大部分或全部地停止运行了，而且降低了消耗呼吸基质的速度。这现象叫巴斯德 (*Pasteur*) 效应。虽然由于以无氧条件转变为有氧条件而降低了利用呼吸基质的速度，但是作为代谢中的能量来源，有氧呼吸时细胞中制造出来的可供利用的能量，如果和无氧呼吸时相比较，通常是增加了。巴斯德效应，长时间以来就知道在酵母和动物组织里存在着。据报道，在许多种类高等植物组织里，这个机构也同样起作用。例如在大麦的叶子里、苹果果实、胡萝卜、防风草的根、马铃薯块茎里等等。

13—2 糖 酵 解

为了便于讨论，把呼吸作用总的路线，分为两个主要阶段是适宜的。(1)糖氧化为丙酮酸，这过程叫糖的酵解。(2)随后丙酮酸氧化。第一阶段，显然是发生在许多类型的动植物组织里，(不论是有氧或无氧的时候都可以)。但是正如本章后面所述的，第二个阶段可以沿着许多不同的途径运转。另外一个重要的呼吸作用途径——戊糖磷酸盐途径，也将在本章的后面加以讨论。

糖酵解的第一步，被认为是六碳糖分子磷酸化作用。某些类型的单糖分子的磷酸化作用，间接地起因于如同第十章早已讨论过的光合磷酸化作用。附加上去的磷酸，最普通的方法是通过来自于ATP的磷酸根转移作用完成的，但常常是直接地来源于磷酸。在整个糖酵解过程中，糖分子或糖分子的衍生物依然停留在磷酸化状态。普遍地认为糖酵解步骤，也叫 Embden-Meyerhof-Parras (EMP) 途径，是从葡萄糖开始，而结束于丙酮酸。如图 13.2 所示：

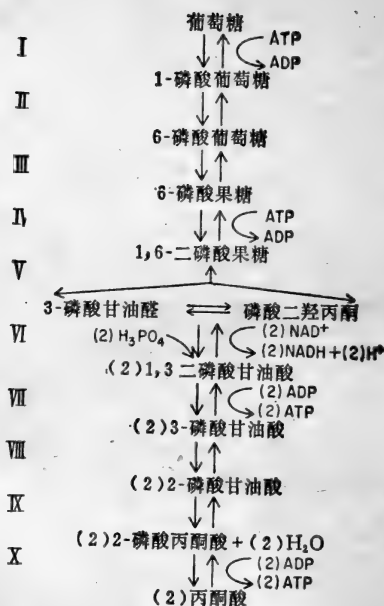
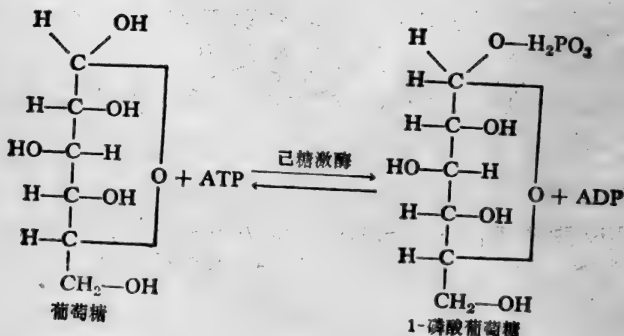
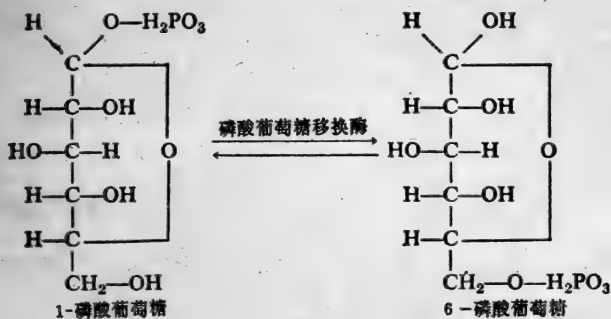


图 13.2 糖酵解的步骤

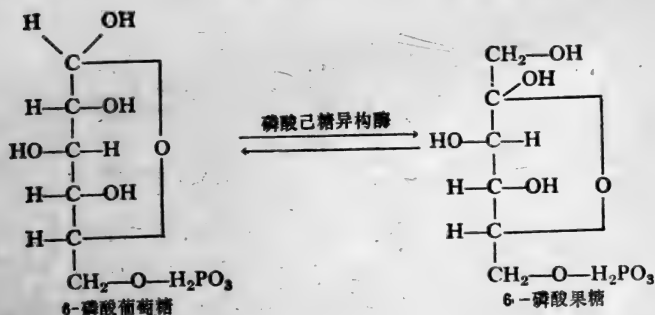
反应 I，导致在 D-葡萄糖第一位置上的磷酸化作用，反应如下：



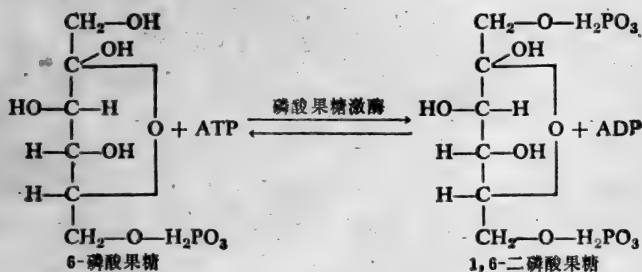
在反应 I 中，1-磷酸葡萄糖上的磷酸基转移到第六个位置上。实际上，在植物细胞里出现的许多 1-磷酸葡萄糖是来源于淀粉的磷酸解作用（第十四章），而不是直接地来源于葡萄糖。



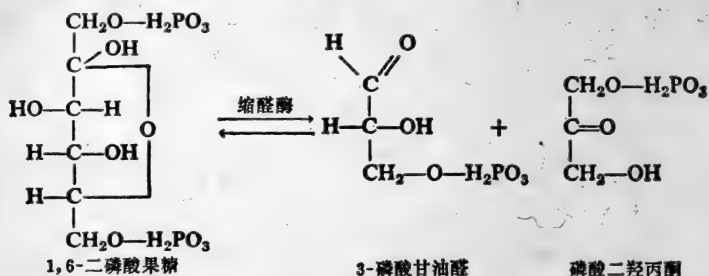
在反应 II 中，6-磷酸葡萄糖转变为 6-磷酸果糖：



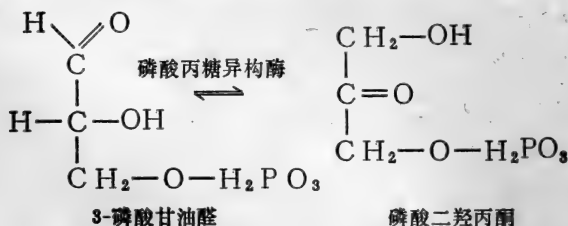
通过与 ATP 相互作用，6-磷酸果糖然后转变为 1,6-二磷酸果糖（反应 V）：



在反应 V 中, 1, 6-二磷酸果糖裂解为二个分子数目相等的丙糖-3-磷酸甘油醛和磷酸二羟丙酮:

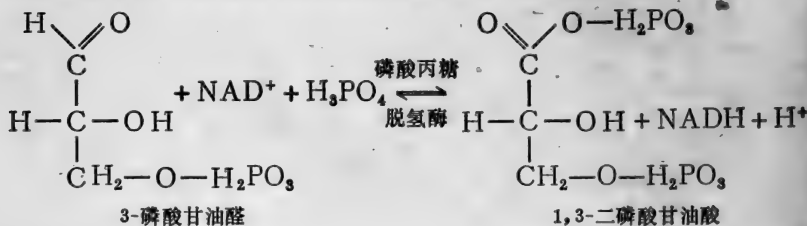


进一步的糖酵解反应, 只涉及到 3-磷酸甘油醛。但在 3-磷酸甘油醛和磷酸二羟丙酮之间是平衡存在的:



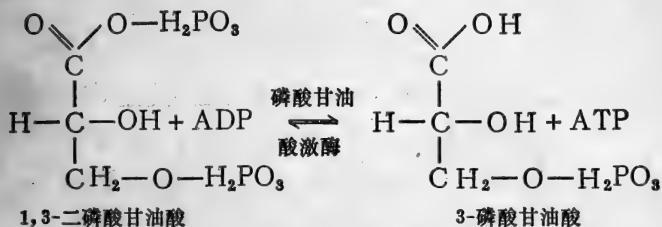
因此, 作为 3-磷酸甘油醛而被利用时, 它们中的大多数可以通过这种反应, 由磷酸二羟丙酮来形成。这样对于参与糖酵解作用的一个分子的 1, 6-二磷酸果糖来说, 净得两分子的 3-磷酸甘油醛。因此, 对于最初参加反应的每一个葡萄糖分子来说, 便有两个 3-磷酸甘油醛分子通过糖酵解的以后阶段。

下一步反应 (V), 在糖酵解的顺序中是最复杂的反应之一, 以至于事实上若干证据证明它们的反应是分二步进行的:



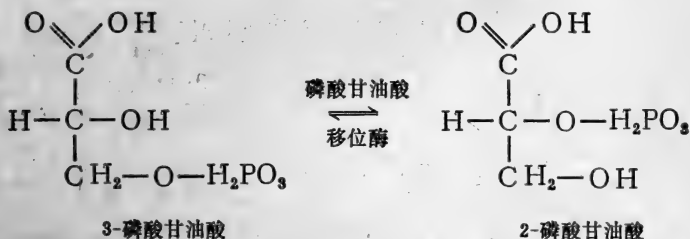
3-磷酸甘油醛被氧化（通过把两个H交给 NAD^+ 的方法），并通过和磷酸起反应而进行磷酸化作用。磷酸是以高能量酰基磷酸根的形式加上去的。

在反应Ⅶ中，1,3-二磷酸甘油酸和 ADP 反应，形成 3-磷酸甘油酸和 ATP：

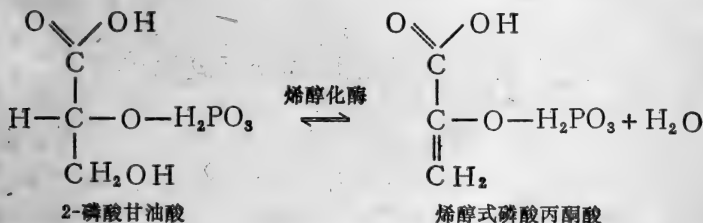


实际上在这个反应中，大量的高能酰基磷酸根转移到 ATP 上去。

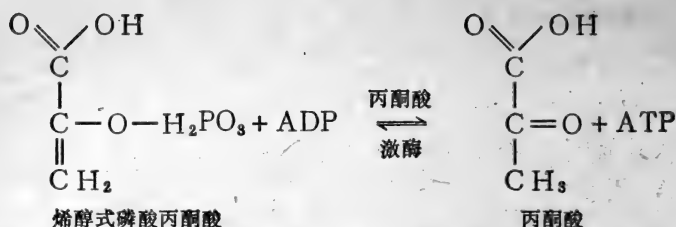
在下一个反应Ⅷ中，磷酸根简单地以磷酸甘油酸第 3 个位置转移到第 2 个位置上：



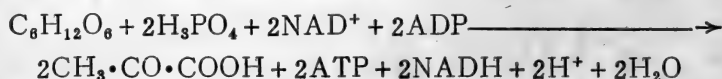
在反应Ⅷ中，2-磷酸甘油酸脱水，形成含有高能烯醇磷酸根的烯醇式磷酸丙酮酸：



通过把烯醇式磷酸丙酮酸的磷酸根转移给 ADP（反应 X）的方法而形成丙酮酸。实际上高能烯醇磷酸根已加入在 ATP 之中：



根据图 13.2, 作为糖酵解的简要方程式, 可以写成下式表示:



纯获得的两分子ATP(共形成四个, 有两个在由原始己糖转变为二磷酸己糖时利用了)和两分子的NADH + H⁺是在裂解一分子己糖时形成的。而且通过氧化磷酸化作用(将在后面讨论), 每一分子NADH + H⁺又将生成三个分子的ATP, 于是2分子的NADH + H⁺总共便生成6个分子的ATP, 因此, 由每一分子己糖氧化为丙酮酸时, 净得8个分子的ATP, 作为在其它代谢过程中所利用的能量来源。

糖酵解的产物—丙酮酸也是高度反应的化合物。它在一系列的连续的呼吸作用反应中, 占着一个中枢的位置, 因为它再进一步反应, 可以沿着许多方向进行。丙酮酸经历着进一步的转变所遵循的化学途径, 部分地是决定于占支配地位的条件, 是有氧的或者是无氧的。在一个类型的有机体里或者另外一个类型的有机体里, 许多比较了解的化合物都是由丙酮酸转变来的。这些化合物是乙醛、乳酸、2-氧丁二酸(丙氨酸)(第十六章)和乙酰辅酶A(参阅后面)等。

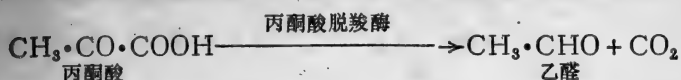
13—3 丙酮酸的无氧氧化

丙酮酸的无氧氧化作用, 通常是在无氧时在某些条件下发生的, 但是反应的历程, 在不同的生物体和不同组织里是不相同的。一般来说, 丙酮酸无氧呼吸的产物是氧化不完全的化合物, 如酒精和有机酸等。

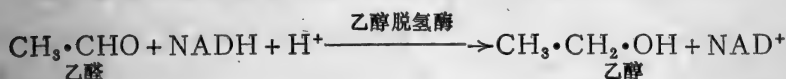
在酵母和许多真菌里, 以及至少在某些高等植物里, 在某些条

件下无氧呼吸便导致乙醇的形式。

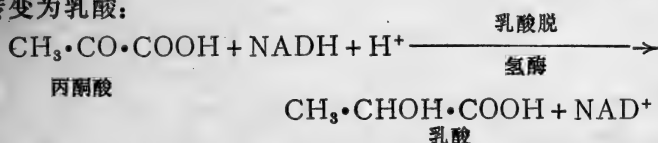
在丙酮酸的氧化反应中，第一步便是丙酮酸的脱羧作用：



第二步是乙醛还原为乙醇，在酵母中反应是按下式进行的：



在动物的肌肉组织里，以及某些细菌里，无氧呼吸的结果，丙酮酸转变为乳酸：



在后面两类反应中，利用 $\text{NADH} + \text{H}^+$ 是无氧呼吸的显著现象。在产生酒精或者乳酸当中，所利用的 $\text{NADH} + \text{H}^+$ 和（在糖酵解的第Ⅵ个步骤中）所形成的 $\text{NADH} + \text{H}^+$ 之间，有着1比1的关系。后两类反应中，再次形成的 NAD^+ 可以在糖酵解的第Ⅵ步骤中再利用。正如后面要讨论那样， $\text{NADH} + \text{H}^+$ 分子在有氧呼吸时在氧化磷酸化过程中，最后把它们两个氢交给氧；而在乙醇的形成中，（在酒精和乳酸发酵中是无氧的） $\text{NADH} + \text{H}^+$ 分子则通过氢的受体，把它们两个氢交给丙酮酸。因为酒精和乳酸发酵是无氧的，所以这里没有要求 O_2 作为氢的受体。

无氧条件下，由于丙酮酸进一步转变为其它化合物，因此也有相对地少的能量供细胞利用。

13—4 丙酮酸的有氧氧化

在有氧的条件下丙酮酸的氧化，通常是沿着完全不同于无氧条件下的途径运行的，而且氧化的最终产物是二氧化碳和水。这一类型的氧化是通过一系列的通常叫克瑞布斯 (Krebs) 循环步骤去实现的。这是以1937年首先被确认的生物化学家 Hans Krebs 的名字命

名的。克瑞布斯循环往往也叫三羧酸循环或柠檬酸循环。有氧呼吸作用是在粒线体里，通过包含有电子传递和氧化磷酸化过程（将在本章后面予以讨论）的一个完整循环的方法进行的。这条有氧呼吸途径，普遍地存在于动植物体之中。

现在把我们的注意力引导集中到包含在这一系列循环反应中的特殊的化合物上，而它们内在的能量关系延到以后再进行讨论。如同图 13.3 所示，第一步反应 (I) 涉及到 NAD^+ 和 $\text{CoA}\cdot\text{SH}$ (第

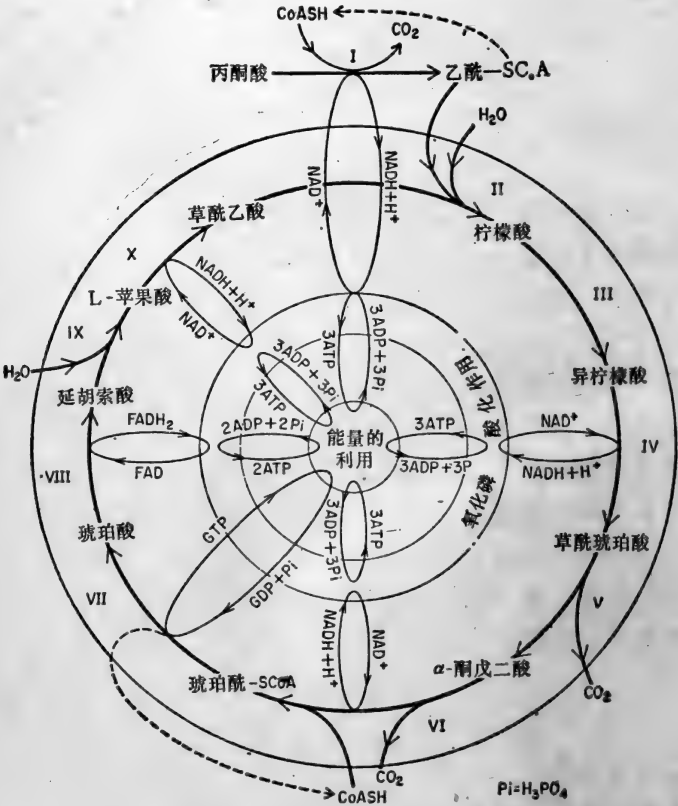
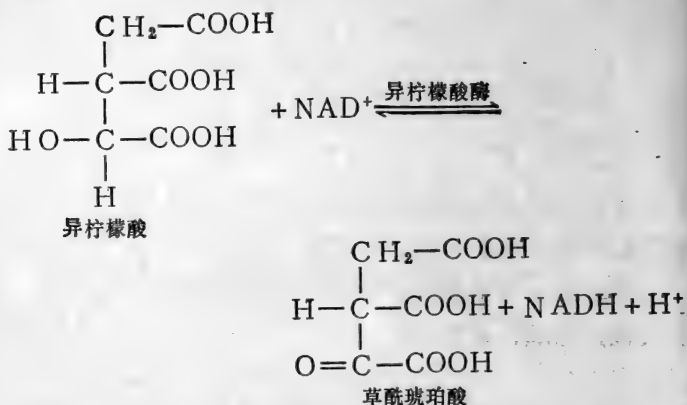
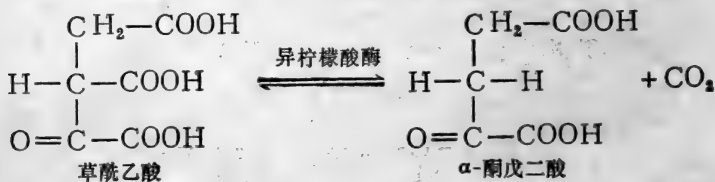


图 13.3 在 Krebs 循环和氧化磷酸化中呼吸作用的步骤图解
 由 J.E. Varner, McGraw-Hill 的科学工艺学百科全书“植物代谢”修改
 (1971, 10, 402-405)

异柠檬酸通过包含有 NAD^+ 的氧化反应的方法，转变为草酰琥珀酸（反应IV）：

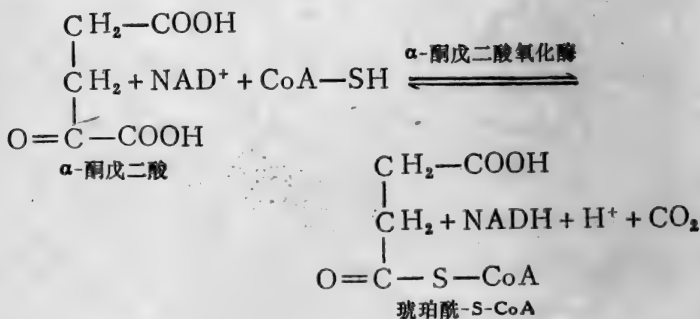


在如下的脱羧反应（V），草酰琥珀酸转变为 α -酮戊二酸：



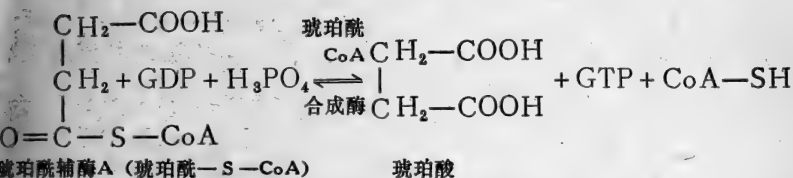
在后两个反应中是如此密切连结，以致被认为它们的反应都是由一种酶的复合物叫做异柠檬酸酶所活化的。

下一步循环反应（反应VI），是 α -酮戊二酸氧化脱羧为琥珀酰S-CoA。

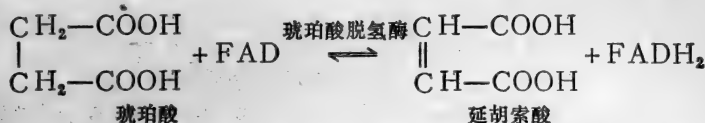


这是一个类似于丙酮酸转变为乙酰辅酶A的反应。它是由一种叫α-酮戊二酸氧化酶催化起反应的，并且需要几种辅酶因素。

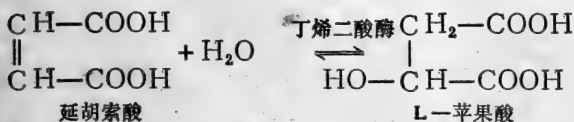
在琥珀酸酰 CoA 合成酶的作用下发生反应Ⅶ，结果形成琥珀酸，而鸟苷二磷酸转变为鸟苷三磷酸(表16.2) 和再次生成 CoA-SH,



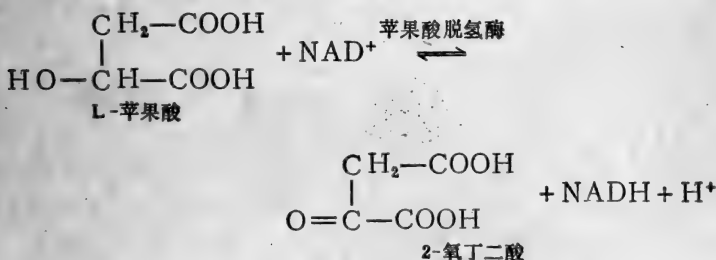
然后琥珀酸在氧化反应中转变为延胡索酸(反应Ⅷ)。在这个由琥珀酸脱氢酶催化反应中，FAD(第九章)是作为氢的受体，反应是由琥珀酸脱氢酶催化的。



延胡索酸和获得的水，由丁烯二酸酶催化，转变为L-苹果酸(反应Ⅸ)：

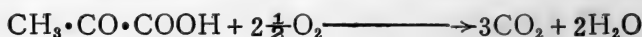


在循环反应(X)中最后一步，在NAD⁺参与和苹果酸脱氢酶催化下，由苹果酸转变为2-氧丁二酸：

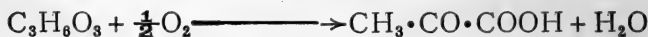


2-氧丁二酸然后可以和乙酰辅酶A起反应，又开始一系列反应的第二个循环。在循环中，反应I和反应VI是不容易可逆的，但所有其它的反应却是容易可逆的。

每运转一个循环的结果，就有一个丙酮酸分子被完全氧化。在这个环的反应中有CO₂的放出，并顺次形成乙酰辅酶A、 α -酮戊二酸和琥珀酰辅酶A（反应I、V、VI）。在五个反应中（I、IV、VI、VIII、X），每一分子的吡啶核苷酸或相同的化合物被所获得的2个氢还原。正如在后面更充分地讨论那样，五对氢最后被氧化为H₂O，需要2½O₂。因此，五个H₂O分子来自于这些反应。但是在反应I、VII（那里来自于H₃PO₄）和IX中要利用H₂O，于是结果只净放出2个H₂O分子。因此对于这个时期的呼吸作用，可以写成如下简要方程式：

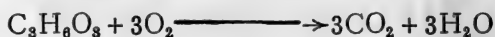


对于糖酵解来说，相似的简要方程式应当是：



当在糖酵解中产生的NADH + H⁺，如在产生乙醇或乳酸的发酵过程中没有被利用时，便需要O₂来作为来自于NADH + H⁺这一高能化合物的一对氢的主要受体（如同随着Krebs循环会有NADH + H⁺形成）。这就说明了O₂在糖酵解的简要方程式中的用途。

这两个方程式加起来，便可作为丙糖完全氧化的简要方程式：



应当记住的是每一己糖分子参加糖酵解，必然产生两个丙糖分子，这两个糖分子可以通过糖酵解和Krebs循环而进行反应。

13—5 电子传递和氧化磷酸化作用

Krebs循环有两个主要作用。其一是糖酵解代谢库和Krebs循环的中间产物，可以作为合成其它重要有机化合物的分子来源。例如，如同在第十六章中所讨论的那样，几种重要的氨基酸，是由来

自于 Krebs 循环和糖酵解中形成的中间产物合成的。这当中有来自于丙酮酸的丙氨酸，来自于 α -酮戊二酸的谷氨酸，和来自于 2-氧丁二酸的天冬氨酸。反向的情形也是普遍的。至少有某些 Krebs 循环的中间产物，是由其它反应提供的，这些反应在细胞代谢的其它方面却是不可缺少的。

Krebs 循环和密切相联过程的另一重要作用，是富含能量的分子—ATP 或类似化合物的合成。这些化合物提供了在细胞里推动许多需能的过程。特别是吸能代谢的过程。这样的能量转移是生命的支柱。在反应 VII 中合成了富能量的三磷酸鸟嘌呤核苷(GTP)。同时，重大意义还在于，在 Krebs 循环的五个反应中， NAD^+ 或 FAD 被还原，而基质中间产物之一则相应地被氧化。还原型的吡啶核苷酸和黄素核苷酸终于被氧化为非还原状态。氧化开始作为一系列的偶联反应，氧只参与了最后步骤反应。这些连锁反应的全部细节，还是不了解的，但是一个可能说明(尽管有点儿简化)，如图 13.4 所示。

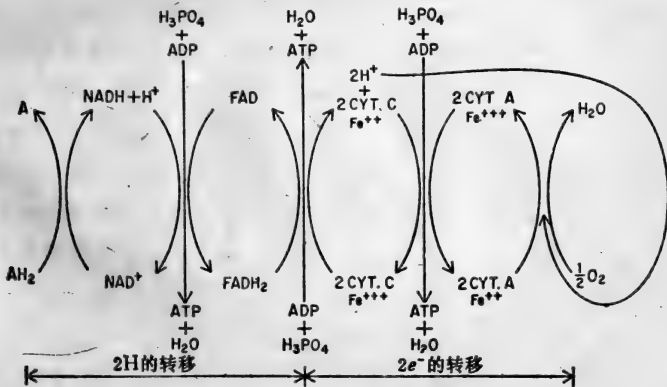


图 13.4 电子传递和氧化磷酸作用图解

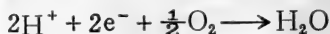
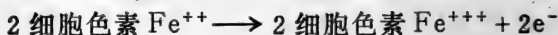
NAD^+ 由 Krebs 循环的中间产物的二个 H 的转移而预先被还原为 $\text{NADH} + \text{H}^+$ ，通过把二个 H 转移给 FAD 而使 NADH 氧化为 NAD^+ ， FAD 则被还原为 FADH_2 。每个 H 相当于一个质子 (H^+) 加上一个电子 (e^-)。 $\text{NADPH} + \text{H}^+$ 连同 FAD 也能参加这一反应。

下一步反应，涉及到被称为细胞色素的化合物，这是一种含有

Fe 的复杂的化合物，它们能够通过丢失或得到电子的方法，交替地分别被氧化和还原。在细胞色素的氧化形式中（第九章），铁是以高价铁的状态存在的，它可以被一个电子加入到铁原子的外层而被还原为低价铁。FADH₂ 丢失两个质子 (2H⁺)，而两个相应的电子使两个细胞色素分子中的铁，从 Fe⁺⁺⁺ 变为 Fe⁺⁺ 的状态：



若干细胞色素（在某些系统中多达七个）参加了电子传递链。在一系列反应中，还原型的细胞色素，把一个电子交给下一个氧化型的细胞色素，在这个过程中前者被氧化。为了简化，在图13.4中只用了两个细胞色素作代表，在这一系列反应中，最后一个被称为细胞色素氧化酶。在电子传递的最后步骤包含了水的形成和氧的还原，2H⁺ 是来自于前面反应的：



如写在图13.4中指明的，在电子传递系统中，氢或电子受体的能量水平从左边向右边降下来。如果相邻接氢载体之间的能量值下降足够大的话（至少每一克分子为8,000—12,000卡），则下降的这一部分能量便保存在由 ADP 和无机磷酸盐所形成的 ATP 之中。

有可靠证据指出，每用一个克分子 NADH + H⁺ 参加电子传递系统，就能合成三个克分子的 ATP。合成 ATP 过程所消耗的能量，间接地来自 Krebs 循环和糖酵解的中间产物，而更直接地是来自 NADH + H⁺ 和类似被还原的核苷酸的化合物。此能量合成 ATP 的过程，被称为氧化磷酸化作用。这和光合磷酸化作用过程显著不同，后者是光合作用的一个主要部分。氧化磷酸化作用，也和下一节讨论的底物水平磷酸化作用不同。

13—6 呼吸作用过程的效率

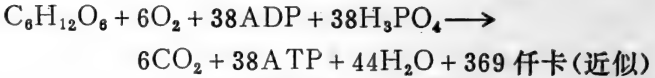
我们现在怎样估算，在呼吸作用的全部过程中，所贮存的供细

胞吸能合成过程和其它活动中，利用的能量效率。首先，从一系列的糖酵解反应开始（图 13.2），我们注意各自在反应 I 和反应 IV 中，由一克分子的 ATP 转变为一克分子的 ADP 时，涉及到利用一个克分子葡萄糖。同样在反应 VII 和反应 X 中，每形成一克分子磷酸甘油酸或丙酮酸时，就各自产生一克分子的 ATP。这样形成 ATP 分子的方法，叫底物水平磷酸化作用，因为这里附加到 ADP 上的磷酸是来自于基质分子，而不是如同在氧化磷酸化和光合磷酸化里那样，纯粹是来自于无机磷酸分子。由于二克分子的磷酸甘油酸或丙酮酸，各自是来自一克分子葡萄糖的，故每一克分子葡萄糖形成的 ATP 总共是 4 个克分子。因此，参与反应的一克分子葡萄糖，由于底物水平磷酸化作用的结果，净得 2 克分子的 ATP。还有在糖酵解序列的反应 VI 中，每形成一克分子二磷酸甘油酸反应，就形成一克分子的 $\text{NADH} + \text{H}^+$ ，因此一克分子葡萄糖就相当于形成 2 克分子的 $\text{NADH} + \text{H}^+$ 。通过电子传递和氧化磷酸化作用序列反应，这 2 克分子的 $\text{NADH} + \text{H}^+$ ，最后便形成 6 个克分子的 ATP。因此，在糖酵解中，由于完全氧化一克分子葡萄糖的结果，所形成的 ATP，总数目是 8 个克分子。

在有氧呼吸作用阶段（Krebs 循环），氧化磷酸化的结果，在还原 NAD^+ 的 4 个反应中（I、IV、VI、X），各自形成 3 个克分子的 ATP，还有 2 个 ATP 来源于 FAD 的还原作用（反应 VIII）。而且由于底物水平磷酸化作用的结果，在反应 VII 中合成一克分子的 GTP。这样一克分子丙酮酸氧化的结果，总共获得 14 个 ATP 和一个 GTP。依此类推，一个克分子葡萄糖氧化时，加上 GTP 在内共获得 30 个克分子的 ATP 加上在糖酵解时形成的 8 个克分子 ATP，于是我们便估算出，由于一克分子葡萄糖完全氧化的结果，形成 ATP 的总数量是 38 个克分子。

每一克分子葡萄糖完全氧化时，放出的能量大约是 673 仟卡。按最低估算，每一克分子的 ATP 可放出能量约为 8 仟卡。因此，由于糖酵解、Krebs 循环、氧化磷酸化等一系列反应的结果，在一克分子葡萄糖中，可以供利用的高能磷酸盐的形式保存下来的能量，最

低值约为 304 仟卡。按照这样的估算,最小的能量保存效率是 45%。下列方程式能简要地说明,发生在活细胞里的呼吸作用全过程的物质和能量的变化:



在此方程式中,这 369 仟卡的能量数值,近似于代表来自葡萄糖的以热的形式释放出来的能量值 (673 - 304)。因此,这部分能量,在细胞的代谢和它的机能中是无用的。

13—7 戊糖磷酸途径

戊糖磷酸途径或己糖-磷酸途径,是一条从 6-磷酸葡萄糖开始,并由一系列相互交错的反应所组成的在呼吸作用中的途径。这条途径的全部过程,可以分为两个主要阶段。第一个阶段,只涉及到最初三个反应,它是由这条途径中的所有氧化作用部分组成的。第二个阶段,包括许多非氧化的重新排列的过程。

氧化阶段(图 13.5),是由 6-磷酸葡萄糖转变为 6-磷酸葡萄糖

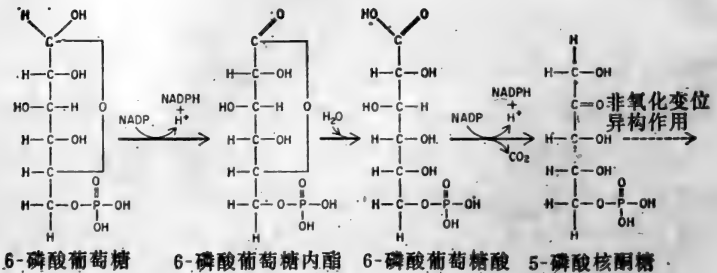


图 13.5 戊糖磷酸途径的氧化部分反应

内酯开始的。在这反应中,当 NADP^+ 被还原为 $\text{NADPH} + \text{H}^+$ 时,6-磷酸葡萄糖第 1 个碳原子被氧化。在此以后,是一个非氧化的中间阶段,包括附加一个水分子和吡喃糖环的断裂,并形成 6-磷酸葡萄糖酸。紧接着是一个氧化阶段,包括一个与第二个 NADP^+ 还原

为NADPH + H反应相偶联在一起的,6-磷酸葡萄糖酸第1个碳原子脱羧反应,并产生作为反应产物的5-磷酸核酮糖。戊糖磷酸途径的氧化阶段至此结束。

在糖酵解—Krebs循环的氧化系统中,6-磷酸葡萄糖最后降解为6个CO₂,而在戊糖磷酸途径中,6-磷酸葡萄糖永远不会进一步氧化降解到低于5个碳原子的化合物,并且只放出1个CO₂。在后一个系统中,需要氧化6个不同的6-磷酸葡萄糖分子,才能产生6个CO₂,这6个6-磷酸葡萄糖分子也可氧化6个5-磷酸核酮糖分子。通过非氧化的重新排列过程,可以使6个5-磷酸核酮糖分子,最后转变为5个6-磷酸葡萄糖分子(后面将讨论)。于是,每6个6-磷酸葡萄糖分子参加戊糖磷酸途径反应,便得到6个CO₂分子和5个6-磷酸葡萄糖分子。因此,在“净反应”的意义上来说,这反应可以被看作是1分子6-磷酸葡萄糖氧化为6个分子CO₂的反应。

就能量贮存来说,经过戊糖磷酸途径而被氧化的每个6-磷酸葡萄糖,在两个氧化步骤中的每一个步骤都形成NADPH + H⁺。因此,对于在这个系统中形成的6个CO₂分子或者相当于被氧化的葡萄糖来说,那将获得12个NADPH + H⁺。如果这12个NADPH + H⁺是通过细胞色素氧化磷酸化途径的话,则对于经过戊糖磷酸途径而相当于被氧化的每一个6-磷酸葡萄糖来说,最后将形成约36个ATP。这样就十分有利于和经过糖酵解—Krebs循环—细胞色素系统途径的每一个6-磷酸葡萄糖形成38个ATP相对照。实际上发现细胞色素系统在接收NADPH + H⁺方面的能力是不足的,显然经过戊糖磷酸途径呼吸作用的最后产物,仍然是NADPH + H⁺自己而不是ATP。NADPH + H⁺被认为是在合成像脂肪酸这样的反应中(第十四章),是特别需要利用的化合物。

非氧重新排列的各个步骤,构成了戊糖磷酸途径的第二阶段,它非常类似于在光合作用中的卡尔文-本森(Calvin-Benson)循环的重新排列步骤(第十章)。在这当中,许多反应是由转酮醇酶或转醛醇酶催化的。反应的本质,就是从糖分子末端的第1个碳原子上除去2个或3个碳原子单位,并且把除下来的碳单位,转移到第二

个糖分子的末端的第 1 个碳原子上。这条途径重新排列部分的大致轮廓如图 13.6 所示。

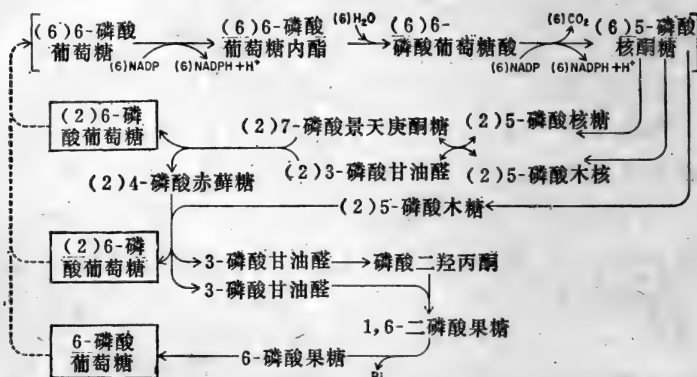


图 13.6 戊糖磷酸途径模式图解

在重新排列的反应中，最重要的中间化合物，是在核酸合成中所利用的 5-磷酸核糖（第十六章）。如果来自于戊糖磷酸途径的氧化部分的 5-磷酸核糖，特异地集中停留在 5-磷酸核糖这一点上，随后又在核酸的合成中利用的话，则就不会发生同图 13.6 标明的重新排列步骤，于是也就不会再重新形成 6-磷酸葡萄糖。但是，即使在 5-磷酸核糖上重新排列步骤是一个“很短的循环”，对于每一个进入戊糖磷酸途径的 6-磷酸葡萄糖来说，也依然形成 2 分子的 $\text{NADPH} + \text{H}^+$ 。

继 3-磷酸甘油醛形成后，有第二个重新排列的“短循环”指向出现。在戊糖磷酸系统中合成的 3-磷酸甘油醛，至少有一部分参加了呼吸作用的糖酵解途径，而不是经一系列的反应转变为己糖，同样也是可能有的。

13—8 呼吸作用和粒线体的关系

不能把代谢过程全都看作是纯粹的化学反应，而应看作是和所发生反应的细胞结构有关。因为粒线体（图 3.2，图 13.7）是许多

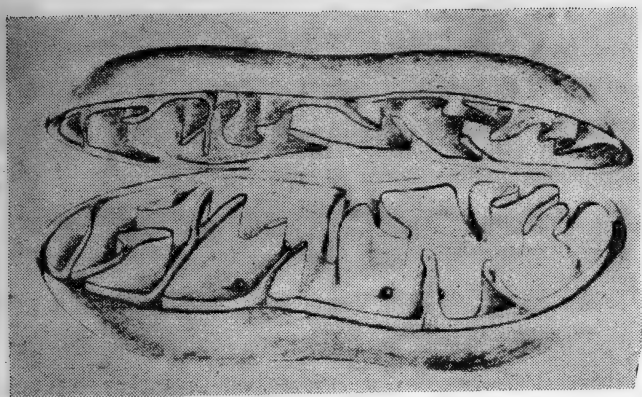


图 13.7 粒线体的图像概念

呼吸作用过程所发生的地点，所以常常把粒线体叫做细胞的“发电厂”。所有在 Krebs 循环，电子传递，和氧化磷酸化作用中运转的酶系统，就已经知道的来说，都集中在粒线体里。粒线体也同样是细胞中许多氨基酸合成(第十六章)和脂肪酸氧化(第十四章)的地点。若干酶的系统也同样存在于其它的细胞器里。例如电子传递系统和这个系统中的组分——细胞色素就是存在于叶绿体里。至少某些氨基酸的合成也发生在叶绿体里。相信发生在粒线体中的某些过程，只局限于粒线体中的某些部位，而另外一些过程又局限于另外一些部位。已经有证据指出，Krebs 循环的酶存在于膜与膜之间的区域，而电子传递系统则位于膜内。

在糖酵解和戊糖磷酸途径中所涉及到的酶的合成，主要是（虽然不是独一无二）发现在没有分化的细胞质里。

13—9 二氧化碳的黑暗固定以及它和有机酸代谢的关系

从前面讨论中，已经是很清楚的指出，呼吸作用主要是表现在有机酸的代谢上。许多有机酸，包括参与 Krebs 循环的有机酸，在植物细胞里只是作为暂时的代谢产物。另外一些则大量地积累在植

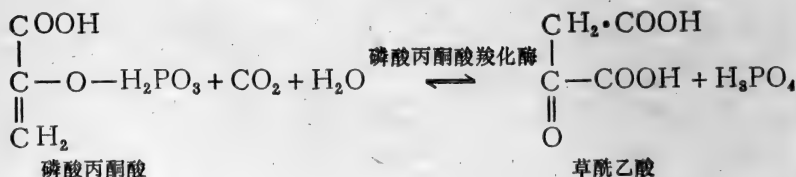
物体里。在它们当中，有许多是来自于呼吸作用的中间产物，在这些反应中有将快要叙述的黑暗的羧化作用。

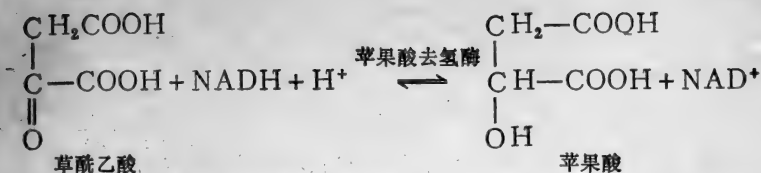
已经知道在植物体里积累的主要有机酸有：在柑桔果实中的柠檬酸；在悬钩子果实和多汁叶子里的异柠檬酸；在苹果、樱桃、李子、和多汁叶子里的苹果酸；在葡萄果实中的酒石酸；在甘蔗茎里的顺乌头酸；在紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 茎组织里的琥珀酸；在向日葵茎里的延胡索酸；在菜豆 (*Phaseolus coccinea*) 茎里的丙二酸；以及在菠菜叶子和食用大黄叶柄里的草酸等。通常出现在植物细胞里的有机酸，往往作为它自身的酸，或者它的盐，或者它的酯等形式溶解在细胞汁液里。许多果实的味道就是由于有机酸和酯的存在所引起的。但是有一种有机酸——草酸，常以它的结晶钙盐的形式，大量地存在于细胞质之中。

在呼吸作用过程中产生的主要的有机酸，代谢上和脂肪酸的合成(第十四章)以及氨基酸的合成(第十六章)，同样也有密切的关系。前者是组成脂肪和油的化合物之一；后者是合成蛋白质的化合物。因为有机酸作为呼吸作用的中间产物由醣获得，所以有机酸一方面和醣、另一方面和脂肪以及蛋白质都有关系。从而在这两方面之间占据着一个新陈代谢交点的位置。

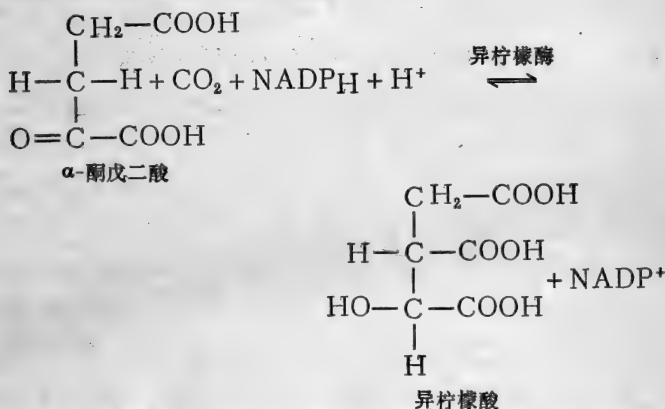
已发现在相当多种类的植物组织里，能够发生CO₂的黑暗固定(非光合作用)，也许是普遍存在于植物里。这样反应也同样存在于许多动物组织和细菌里。在某种意义上来说，这只是“黑暗”反应是不需要光的。这样黑暗固定和有机酸代谢的某些阶段有密切的关系。

由于CO₂的黑暗固定而引起最大量地产生的有机酸是苹果酸。其合成主要是依下列反应进行的：





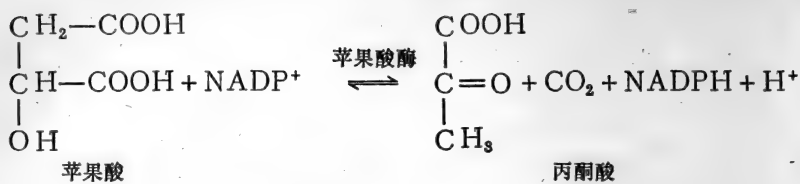
在植物体里，多少是通过类似于羧化反应的途径去合成的其它有机酸有异柠檬酸（这仅仅是其它有机酸的一种），因为它极其大量地产生，因此需要把它特别提出来。



正如在本章前面所提到的那样，柠檬酸是很容易由异柠檬酸合成的。

然而，在黑暗中通过非光合作用的方法固定 CO_2 ，决不只局限于上述的植物。它是肉质植物在代谢上特别显著的特征（第八章）。已经证明在景天属、落地生根属、仙人掌属和其它肉质植物种类里，其叶柄和叶子中的有机酸含量，是有日循环规律的。在夜间增加，而在白天的时间里减少。通过上面所描述的反应方式，在夜间里去合成的有机酸，主要的有苹果酸。

在许多肉质植物里，气孔在夜间是开放的， CO_2 很容易进入植物组织参与羧化反应。在白天的时间里，则其气孔是关闭的，因此保持白天的蒸腾作用速度较低，这对于生长在缺乏水分地区的植物来说是有利的。事实上，许多肉质植物多产于干燥的地区（如半荒漠地区）。在这些肉质植物里，光合作用所利用的 CO_2 是在细胞里通过苹果酸的脱羧作用放出来的，其反应如下：



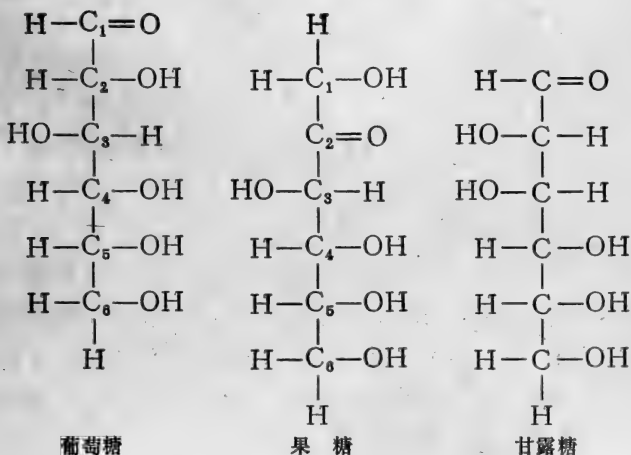
苹果酸的脱羧作用，是说明在有光条件下，植物叶子里或其它的光合作用器官里有机酸含量降低的原因。

第十四章 碳水化合物、脂质和 相关化合物的代谢

大多数碳水化合物是一群对于生命有机体的生存不可缺少的化合物。它们在植物的结构组织和代谢中起着基本的作用。现在了解的碳水化合物有三个主要的类型：单糖、低聚糖、多糖。所有的糖都是多羟基的醛、酮或它们的衍生物。

单糖或简单的糖（图 14.1）是由两个或更多个碳原子相互连并并在碳原子上加上氢原子和羟基以及一个醛基或一个酮基共同组成的。在植物体中最重要的糖类是五个碳原子的糖（戊糖）和六个碳原子的糖（己糖）。

低聚糖是由两个或几个简单的糖分子连并组成的。双糖、三糖、四糖是主要的低聚糖种类。单糖分子的残基是以特有的顺序接在已有的低聚糖分子上的。蔗糖、麦芽糖是两种大家最熟悉的糖，它们都是双糖。



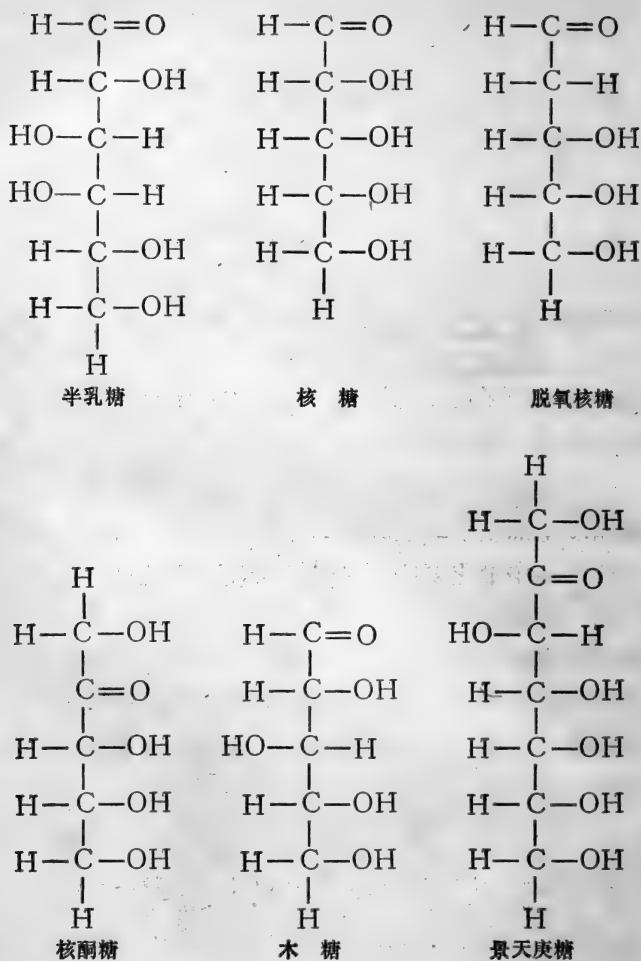


图 14.1 若干单糖的结构式

多糖分子是由数目众多的单糖单位或者在结构上稍微改动一下的单糖分子的单位所组成的。它们的分子特别长，类似一条链子，而且链子的长度是可变的，也就是说它们结构单位数目不是固定不变的。发生在植物体中的多糖分子如淀粉、纤维素和果胶等便是大家最熟悉的例子。

14—1 单糖中的同分异构体

单糖一个重要的现象是同样分子式存在着许多异构体。同分异构体有两个类型。为了讨论同分异构现象，必须用数字标明不同的碳原子，如同在图 14.1 中作为葡萄糖和果糖所指出的那样。

结构的同分异构体，是由于在分子的基本结构排列中，存在着差异而引起的。葡萄糖和果糖就是同分异构体（图 14.1）。虽然它们的分子式是相同的（ $C_6H_{12}O_6$ ），但葡萄糖是醛糖而果糖是酮糖。

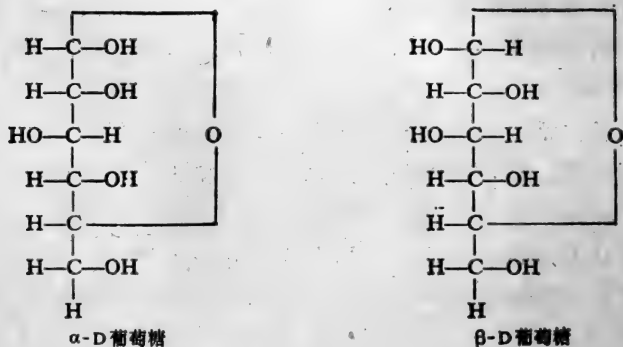
立体的同分异构体，是由于在糖分子中存在着不对称的碳原子所引起的。一个不对称的碳原子，它的四个化学键各自均为不同的原子或原子团所饱和。例如葡萄糖和半乳糖是立体的同分异构体（图 14.1）。这两种分子结构之间的唯一差别，只是附加在第 4 个碳原子上的 -OH 和 -H 基团的相对位置不同而已。葡萄糖和奶糖的分子式是相同的，两者都属于己糖，但由于 -OH 和 -H 基团的相对位置不同，它们各自有着不同的化学性质和物理性质。以这个例子来说，有四个不同的原子或基团附加到第 4 个碳原子上，第一个是 -OH，第二个是 -H，第三个是各自都连结有侧基的标号为 1、2 和 3 的碳原子，第四个是各自都连结有侧基的标号为 5 和 6 的碳原子。根据鉴定它们的结构证明，在葡萄糖和奶糖 2、3、4 和 5 的位置上都是不对称的碳原子。由于有这样多的不对称位置的碳原子，这就证明葡萄糖和半乳糖只不过是己糖分子中具有相同分子式而可能存在着许多六碳糖的立体异构体的两个代表。其它长碳链的糖，也存在有类似立体异构体。

具有不对称位的分子，在旋光计中通常能使偏振光沿水平方向旋转。在糖名称的前面用 A (+) 或小写字母 *d* 表示右旋转或者使偏振光向右旋转，而用 (-) 或 *l* 表示糖是左旋的并使偏振光向左旋转。过去称葡萄糖为右旋糖而果糖为左旋糖，都是以旋转的性质为根据的。

上面所提到的小写 *d*，不应该和在很多糖名称的前面的大写 D

混淆起来。D表示糖的化学系，并被化学家专门应用到凡把-OH写到离开酮基或醛基最远的那个不对称碳原子的右方的任何糖上面。在D系葡萄糖中便把-OH基写到第五个碳原子的右边。L系葡萄糖分子应该是写作D系葡萄糖分子的镜子映像(对映体)，因此，把第五个碳原子的-OH写在左边。虽然可能存在着L系糖，但实际上所有自然界产生的植物糖都属于D系糖。

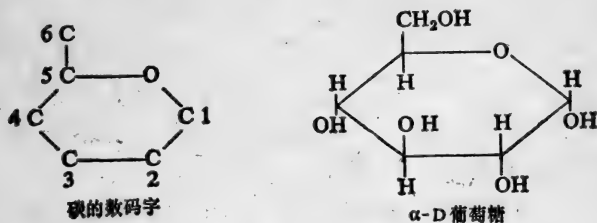
图 14.1 指出的葡萄糖结构式，在很多意义上来说都是适用的，但有充分的根据证明，在溶液中直链分子的葡萄糖，通常是和叫做环状结构的吡喃糖平衡存在的。环状结构式相当于化学键的改变，但并没有改变它们的实验式。葡萄糖的两种同分异构体，由于在溶液中以吡喃糖的形式存在，第1个碳原子变成了新的不对称的位置，因此 α -葡萄糖第一个碳原子上的-OH写在右边， β -葡萄糖的-OH写在左边：



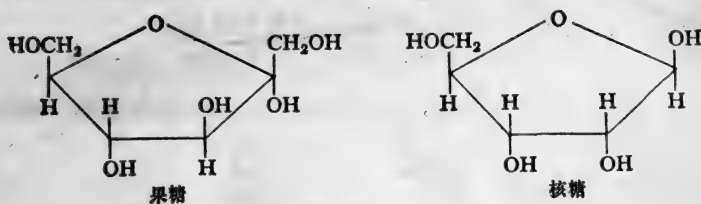
第一个碳原子的-OH往往以键的形式与其它糖单位相结合。 α -葡萄糖的聚合体和 β -葡萄糖的聚合体相比较，有着许多不同的理化性质。

糖的吡喃形式，常常以哈戈夫(Haworth)环式作代表。例如， α -D葡萄糖就是用下面的式子表示的。在 α 型中，第1个碳原子的

-OH写在向下方的位置上,而在 β 型中则第1个碳原子的-OH便写在向上方的位置。



有几种糖也可形成类似于吡喃糖形式的环式结构,但只含有四个碳原子和一个氧原子。这样的五构件环,或呋喃糖结构,可用己糖(果糖)和戊糖(核糖)作例子表示出来。



14—2 糖的反应状态

在生物有机体里的简单糖类,至少并存着三个类型的反应: 1) 反应并没有改变糖本身的结构, 2) 单糖参与磷酸化作用, 3) 单糖成为糖—核苷酸复合物的一个部分(第16章)。

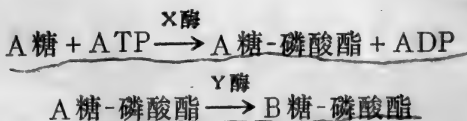
不改变单糖分子结构的反应,在代谢上是很少有的。即使有也只有少数不改变结构的简单糖类在植物体中相互转变。最大量的反应是以简单的磷酸糖的形式出现的,它含在由一种单糖变为另一种单糖的反应中,而在少数反应中以核苷酸的形式出现,它普遍地含在低聚糖的形成或者在多糖加长反应之中。

14—3 单糖的相互转变

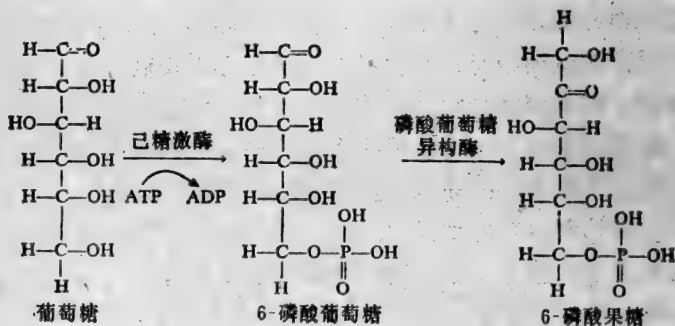
单糖的相互转变，是植物代谢上一个完整的不可分割的部分。这些相互转变的糖多半处于磷酸化状态，含在光合作用(第10章)、糖酵解的最初阶段(第13章)、戊糖磷酸途径(第13章)以及作为碳水化合物贮藏在养料和组织之中。

虽然有相当多的不同单糖，在植物中都有发现，但绝大多数所存在的数量却是极其微量的。显著的例外是葡萄糖和果糖，在植物体中绝大多数单糖的含量很少这一事实本身或许说明了这些糖极其容易转变为大的多糖分子。但在种子萌发过程时，由于大的多糖分子很迅速降解，所以单糖存在的数量要稍为多一些。这些单糖含量的增加只是暂时的，因为许多这样的糖终归要进入呼吸途径或者参与更复杂的多糖形成，供构成新细胞而再次被利用。

通过由一个多糖分子转变为另外一个多糖分子的反应，几乎总是要涉及到糖的磷酸化作用。这样相互转变的一般性模式，可用下式表述：

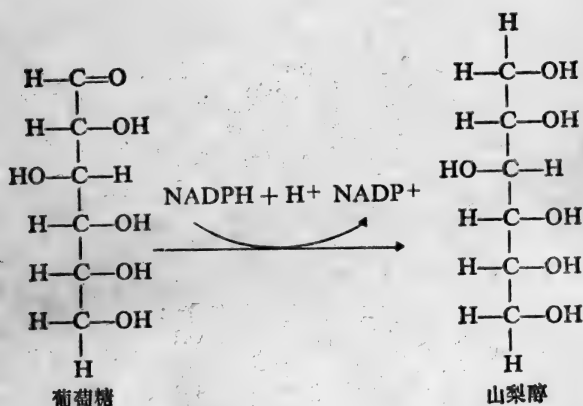


由葡萄糖转变为6-磷酸果糖，可以作为这样一类反应的特殊例子：



14—4 植物醇

糖除了由糖转变为糖而外，还可以经历各种类型的内部转变。这样相互转变，值得注意之一是由糖转变为植物醇。山梨醇和甘露醇已被证明是在运输作用中颇重要的两种植物醇（第17章），它们在类似的还原反应中分别来自于葡萄糖和甘露糖，其中之一的反应可表述如下：

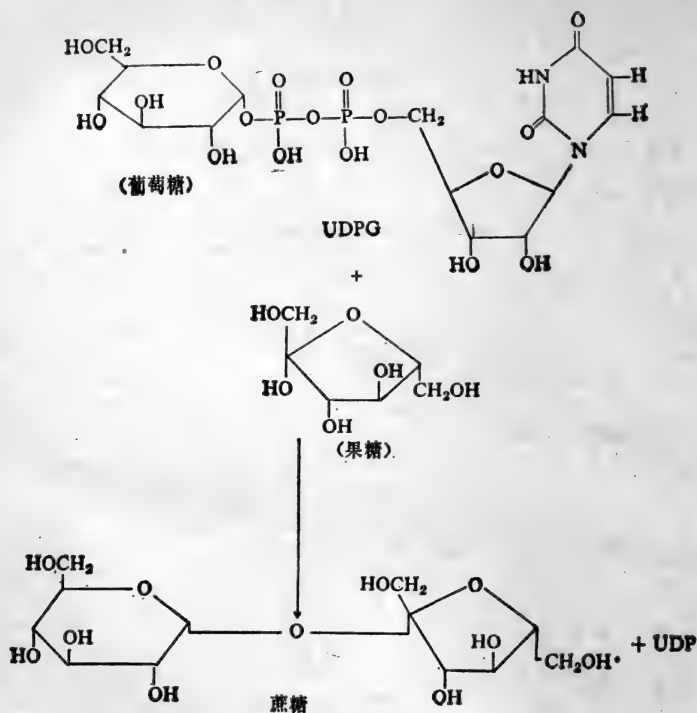


14—5 低聚糖的生物合成

双糖和其它低聚糖的合成，必须要有一个条件，这就是在低聚糖合成时，在反应中一个糖的单位要以糖—核苷酸复合体状态存在。例如在蔗糖（双糖）的合成中，既不是葡萄糖也不是磷酸葡萄糖和果糖充分地反应而直接合成的，而是在蔗糖的合成中，葡萄糖是以尿苷二磷酸葡萄糖的形式（UDPG）和果糖起反应的。

在反应中，UDPG分子中的尿苷（表16.2）所包含的尿嘧啶单位和五个碳原子的糖（核糖）依然没有变化。

已经知道，在植物体中也同样有产生蔗糖磷酸酯的反应。果糖



必须在磷酸酯的状态下与UDPG反应。



然后在磷酸酶催化下通过水解作用，磷酸根从蔗糖磷酸酯上脱下来。

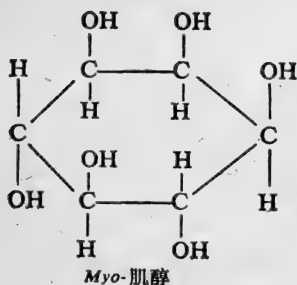
在植物中次等重要的双糖尚有蜜二糖。这种糖是由葡萄糖和乳糖（半乳糖）单位组成的。它是当棉子糖在转化酶的作用下而水解出来的产物。

叁糖——棉子糖在许多植物中都有相对地低的浓度存在。棉子糖的结构，本质上是在组成蔗糖分子中的葡萄糖分子的第6个碳原子上，附加一个D-乳糖分子组成的。棉子糖的合成涉及到在核苷酸复合形式中的乳糖，其反应如下：



另外，一些在植物体中最普遍的低聚糖是水苏（四）糖（长四

糖)。这种糖的分子结构，是在组成棉子糖分子中的乳糖分子的第6个碳原子上，再附加上一个乳糖分子组成的。虽然水苏糖的产生似乎可能是UDP-乳糖和棉子糖反应合成的，但似乎又不是这样的情形。看来一个稍为间接些的途径，它涉及到一个叫做 myo -肌醇作为催化剂分子。



myo -肌醇和D-半乳糖反应，产生 myo -半乳糖复合体，叫半乳糖醇。水苏（四）糖的合成过程如下：



14—6 作为养料贮存的多糖代谢

淀粉

直链淀粉（淀粉分子的一个类型），是由许多D葡萄糖单位按照 α -1,4葡萄糖苷键的方式，在直链上连结排列组成的（图14.2）。1,4数码表示用来连结的糖单位中的碳原子。直链分子的分子量约在10,000—100,000范围内。

第二种类型的淀粉—支链淀粉，它的主链类似于直链淀粉，是依 α -1,4葡萄糖苷键方式连结的。但是支链淀粉不同于直链淀粉，它有许多支链并通过1,6苷键的方式与主链相结合（图14.2）。支链淀粉的分子量稍为大于直链淀粉，约在50,000—1,000,000左右。虽然在不同的植物中直链淀粉和支链淀粉的比例变化很大，但支链淀粉一般约为淀粉总含量的70%左右。

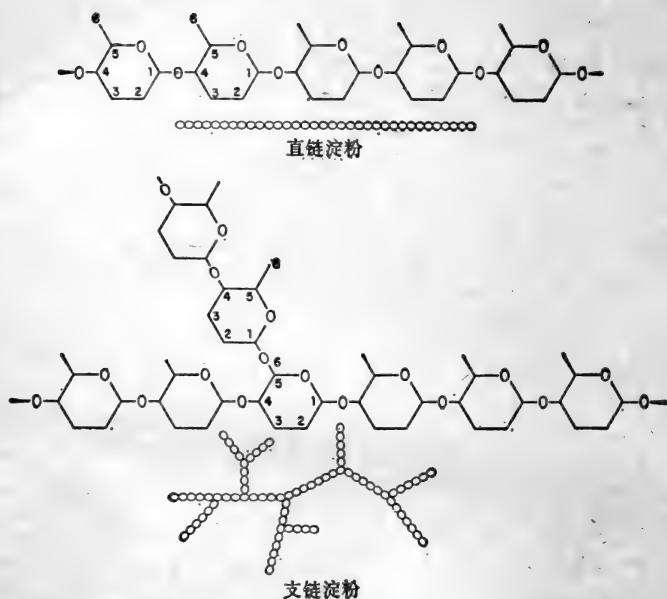


图 14.2 直链淀粉和支链淀粉的图解

淀粉的水解作用

在淀粉分子降解中，有两种水解酶类。其中之一是 β -淀粉酶，能够水解直链淀粉和支链淀粉。这种酶的作用方式是从某一链的末端连续地切除麦芽糖单位，而且它只能够从非还原性的末端降解链子（即末端葡萄糖的第1个碳原子与下一个葡萄糖单位连接的地方）。由水解作用产生的麦芽糖（双糖）是由两分子 α -D葡萄糖单位以 α -1,4 苷键形式相接组成的。 β -淀粉酶不能破坏1,6相接的苷键。这种水解作用的方式，可以把直链淀粉完全降解到麦芽糖单位，但对支链淀粉则只能降解到1,6支链的分支点。在 β -淀粉酶水解作用以后，残留下来的不能降解的支链淀粉核心，被称之为 β -极限糊精。

第二种水解作用的酶类是 α -淀粉酶，也能够分解直链淀粉和支链淀粉。为了催化反应，这种酶类需要 Ca^{++} 。 α -淀粉酶的作用方式，在很大程度上应该考虑到被分解的淀粉分子的空间排列。组成

直链淀粉和支链淀粉的葡萄糖残基链，显然是呈螺旋状排列的。每一个螺旋旋转一圈具有六个葡萄糖单位。显然 α -淀粉酶加上去后，就在两个螺旋连接旋转的相同的对应点上破坏化学键，因此便从长链淀粉聚合物中部的某一点上切除六个葡萄糖单位片段。酶沿着长螺旋轴加上去的点是任意的。这样，尽管这种酶还不能使支链本身断裂，但能把支链淀粉的1,6分支点分开。由于直链淀粉和支链淀粉被 α -淀粉酶分开而形成的低聚糖碎片叫糊精。 α -淀粉酶的第二个作用就是分成糊精后，再进一步把糊精降解为麦芽糖。当 α -淀粉酶作用于支链淀粉时，最后降解的第二个产物便是包含在碎片中的异-麦芽糖。异-麦芽糖是由两个 α -D葡萄糖单位以 α -1,6苷键的方式连接起来的双糖。

淀粉酶在整个植物体内的分布是不均一的。它们积累在贮藏养料的器官中，浓度最高。在这些器官里，在迅速地代谢的时期，这种酶的浓度明显增加。例如种子萌发时的情况就是这样。很难找到证据证明，在没有养料贮存的器官的细胞里，有多糖在这两种酶作用下的分解作用。至于在这些细胞中的其它酶系统的活动，将在后面再进行讨论。

淀粉的生物合成

在植物体内淀粉的合成，显然至少有三条特殊的途径。

其一，是由磷酸化酶催化反应。这条途径是通过每次加上一个葡萄糖单位的方法，使最初的小的葡萄糖链得以不断延长，直至完成淀粉分子的合成。虽然在活体内，最初的单位可能是麦芽糖单位，但是如果开始反应时的最初聚合物是四个或五个葡萄糖单位的话，则在离体内便很容易进行这样的反应。葡萄糖单位必须以1-磷酸葡萄糖的形式参加反应。以下的反应，一般可以代表这一类型的反应： $1\text{-磷酸葡萄糖} + \text{葡萄糖链}(n\text{单位}) \xrightarrow{\text{磷酸化酶}} \text{葡萄糖链}(n+1\text{单位}) + \text{磷酸}$

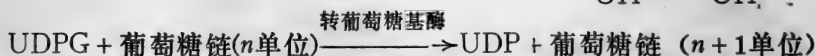
当这一反应是反复地进行时，则开始时的葡萄糖链如果只有糊精分子那样的大小，那末最后终于变成直链淀粉分子。磷酸化酶只能催化1,4苷键相加，因而不能担负起合成支链淀粉的任务。除磷酸化酶外，如果还有第二种叫做Q酶的存在时，就能开始1,6支链

的合成。这两种酶的相对浓度，显然是决定产生分支相对数量的一个因素。

磷酸化酶的酶促反应是一个可逆的过程，这具有极其重要的意义。在 pH 值高时，有利于淀粉的断裂（磷酸解作用），此时磷酸化酶的酶促反应在分解淀粉方面比之在合成淀粉方面起着更加重要的作用。磷酸化酶在不是以积累养料为主的器官细胞里，显然主要是作为淀粉的降解酶类。作为消化酶类—磷酸化酶类似于 β -淀粉酶，因为它不能破坏或者分开支链淀粉的 α -1,6 连接苷键。因此，反应的结果除了形成 1-磷酸葡萄糖外，还引致磷酸化酶—极限糊精的形成。由磷酸化作用形成的 1-磷酸葡萄糖，可以变成 6-磷酸葡萄糖，6-磷酸葡萄糖终归要进入糖酵解的途径。

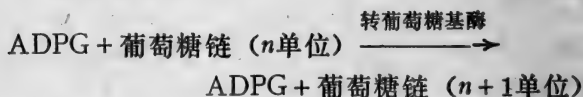
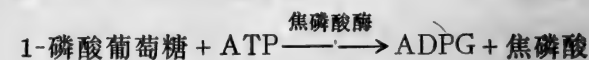
另外两条合成淀粉的途径都涉及到糖—核苷酸复合物。如同磷酸酶促反应那样，聚合物在长度上每次增加一个单位。

UDP-葡萄糖 (UDPG) 途径是这两条途径中的一条途径：



① 这二磷酸酯单位叫焦磷酸，常常缩写为 PP_i ，缩写中的 i 代表无机酸

第三条合成淀粉的途径，类似于第二条途径，但是参加反应的是 ADP 葡萄糖 (ADPG) 而不是 UDPG；



这两条反应途径，在合成的方向上能有效地连续进行，而反应根本上是不可逆的。这些反应显然只能导致非分支的直链型的淀粉合成。现在尚不能确定在上述反应的两种酶和 Q 酶之间是否有任何相互作用的关系。

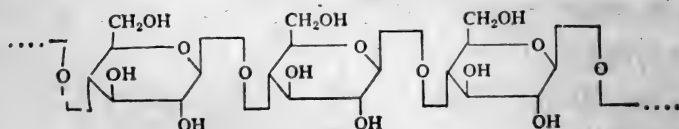
知道的。但当对菊糖的合成进行充分研究时，则被认为有可能涉及复合核苷酸。

14—7 结构多糖的代谢

各种多糖是组成植物细胞壁结构物质的不可分割的一个部分。

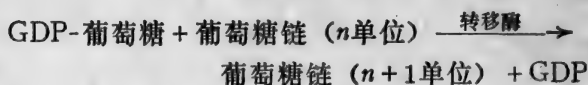
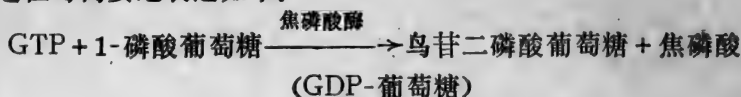
纤维素

纤维素是世界上最丰富的有机化合物。此种化合物是由D-葡萄糖单位以 β -1,4 苷键的连接而又并无分支的长链，其分子量介于50,000至400,000之间。纤维素的结构类似于直链淀粉，所不同的只是纤维素分子的聚合单位是 β -D-葡萄糖而不是直链淀粉的 α -D-葡萄糖。下列图式是纤维素分子的一个部分。



局部化学水解纤维素，便得到纤维二糖（双糖）。由每一个纤维二糖分子再进一步水解便产生两个单位的葡萄糖。在某些细菌和真菌里有纤维素酶的存在，但在高等植物里含量不多，故也同样能把纤维素分解为纤维二糖。

纤维素的合成涉及到以葡萄糖—核苷酸复合物的形式参加反应的葡萄糖单位。在纤维素合成中所涉及的核苷酸，显然是鸟苷二磷酸（表 16.2）而不是参加淀粉合成的 UDP 或 ADP。其合成反应过程可简要地表述如下：



至于在细胞内这些反应的位置还是很不清楚的。虽然细胞壁所含的纤维素建立在原生质的外部，但在纤维素的合成中所需的酶类必定起源于原生质。但是在纤维素合成之前在那里是否有酶类或者纤维素前体通过质膜迁移，抑或二者都同时有通过质膜的迁移，还是不很明确的。不过有一点是明确的，那就是在细胞壁—质膜的内表面上附着新的细胞壁物质，结果使新的细胞壁的物质朝向原有细胞壁物质内部铺放上去。已经知道，细胞壁物质的同化作用有两个类型。一个叫做附着增长，即在新细胞壁物质层上附加上一层。而当把新的细胞壁物质灌注和填塞在原有物质之间的空隙时，这一类型的增长便叫做内填作用（第19章）。通过后一种方法附加上去的化合物，通常是果胶和木质素（见后面）。

愈创葡聚糖

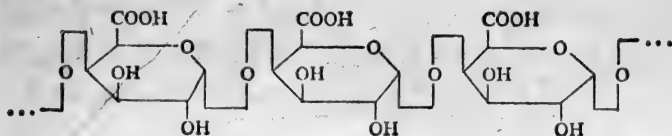
愈创葡聚糖是位于植物韧皮部细胞内的化合物。它也是在其它大部分细胞受到损伤后以及花粉管侵入花柱头和花柱以后所产生的化合物。愈创葡聚糖是来自于UDP-葡萄糖并以 β -1,3 苷键相接的一种聚合物。

戊聚糖

戊聚糖是戊糖类——阿拉伯糖和木糖的长链聚合物，称为阿拉伯树胶和木聚糖，同样也是某些植物细胞壁的结构成分。而且阿拉伯聚糖还是某些树胶和粘液的组成部分。阿拉伯聚糖和木聚糖明显地是分别由UDP-糖复合物合成的。

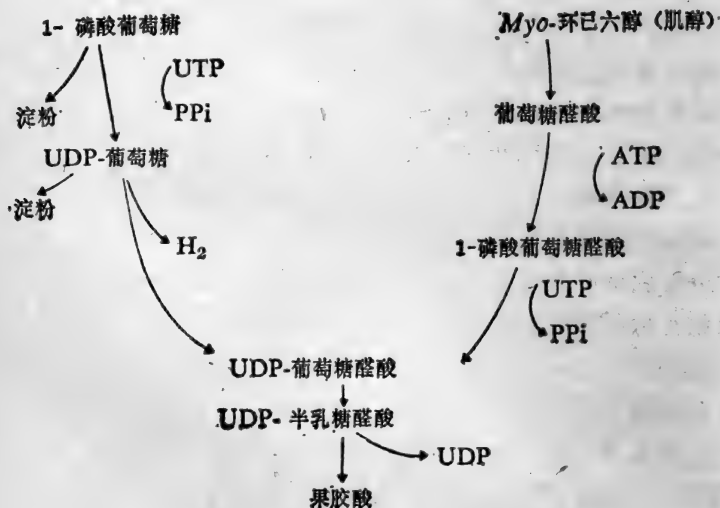
果胶酸

胞间层大部分是由果胶化合物组成的。此外，次生细胞壁也有相当大的部分（约5%—10%）是由果胶化合物组成的。果胶化合物的基本单位是半乳糖的六碳酸，被称为半乳糖醛酸。当半乳糖醛酸分子以 α -1,4 苷键相连接时，便形成多聚半乳糖醛酸单位，叫果胶酸。下列是果胶酸分子的一部分图解式：



果胶酸的合成，涉及到在核苷酸复合物——UDP-半乳糖醛酸中的半乳糖醛酸。如同在前面讨论过的合成其它多糖的情况一样，在聚合物上每增长一个单位的同时就从UDP-半乳糖醛酸复合物中放出一个单位的UDP。

从导致形成果胶酸和合成其它多糖的某些代谢途径中，可以看出完成果胶酸合成的中间步骤：



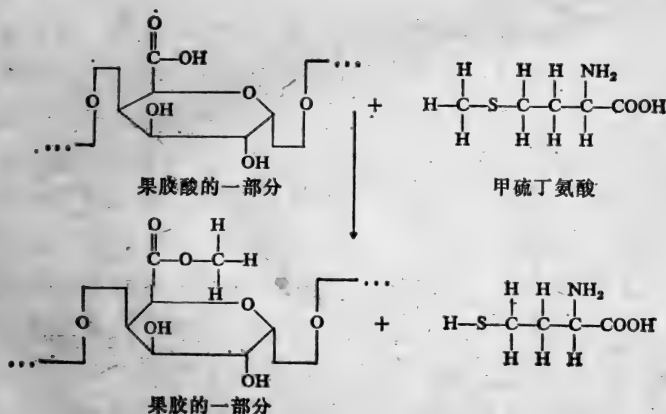
如同这图解中所表示的，在这条途径中主要的中间化合物是有葡萄糖六碳酸，叫做葡萄糖醛酸的形成。这化合物是半乳糖醛酸的立体同分异构体，所不同的只是在第4个碳原子上的-OH基和-H基的相对位置。这两个基团相对位置的改变，可能是通过酶促作用去完成的。

上面示出的代谢途径表明，至少有两条途径可以合成UDP-葡萄糖醛酸，从而最后形成果胶酸。前面已经提到的 *myo*-环己六醇，可看作是源头分子。通过简单的酶促作用，可以使 *myo*-环己六醇分子环的破裂，而且直接地转变为葡萄糖醛酸，然后依次活化为UDP-复合物的形式。第二条途径导致UDP-葡萄糖醛酸的合成，

需要 UDP-葡萄糖作为源头分子。

果胶

果胶酸是不能形成胶体凝胶的可溶性的化合物，它是极其广泛地存在的化合物——果胶的前体。果胶是构成胞间层和植物其它细胞壁层的成分。在某些种类的果实里，它的含量是相对地高的。因为果胶可作成胶体的凝胶，所以在商业上从苹果和柑桔的果实里抽提出来的果胶，是做成凝胶制品（剂）代替果冻而出售。在化学结构的性质上，果胶不同于果胶酸，因为前者的某些羧基群已转变为甲基醚。在转甲基作用类型的反应中得到的甲基被认为是由甲硫丁氨酸提供的（第 16 章）。甲硫丁氨酸实际上是以 S-腺苷 L-甲硫丁氨酸的复合形式存在的。这个反应中的细节虽然还不知道，但可以具体化描述如下：



并非所有果胶羧基都被甲基化。通常在这个位置上所含的甲基醚约在 50—90% 左右。若干果胶的羧基也同样可以转化为钙盐。含有这样钙盐的化合物叫做果胶钙。

原果胶

果胶类的另外一个部分——原果胶，同样也被看作来自于果胶酸。它被认为几乎是细胞壁唯一能发现的非可溶化合物。原果胶不同于果胶被认为有：聚合体的长度较长，被甲基化的羧基较少，以及由

羧基转变为钙盐的比例较大。在聚合物中钙盐的存在而使聚合物变硬，这是大家都知道的。因此，在细胞壁增长时，细胞壁延伸的能力可能受着加入原果胶中的钙的比例所影响。

在讨论果胶时，如果把组成聚合物的半乳糖醛单位除去不计，则有若干证据表明，实际上原果胶含有少量的但却牢固地结合着的其它糖的残基部分。其中包括有乳糖、阿拉伯糖和木糖。但这些糖的残基是作为主干聚合物部分存在，还是作为侧支存在，至今还是很不了解的。

植物细胞(分散)高尔基体的研究导致一个假设，即果胶类化合物的合成或沉积，或者两者都与这样的细胞器有关系。(分散)高尔基体的小泡含有大量的果胶前体如葡萄糖醛酸。这样的小泡在物理上通过细胞质迁移而终于到达质膜——细胞壁的内表面。

半纤维素

半纤维素一词，只适用于称呼一群定义不明确的，由许多不同的糖残基和糖醛酸组成的异质细胞壁的聚合物。半纤维素在化学上和纤维素没有关系，而在物理上和细胞壁的纤维素分子有关系。这些化合物通常是使它离开胞壁物质所进行的水解作用时，需要的相对酸度下定义的，而不是依据它们的化学组成为基础去下定义的。在结构上，半纤维素被认为是包含有葡萄糖、乳糖、甘露糖、木糖、阿拉伯糖、葡萄糖醛酸、半乳糖醛酸、甘露糖醛酸等化合物的残基。而各种成分糖的残基或者糖醛酸的比例，可以用来作为确定某一种半纤维素的依据，而很少用这些不同单位的连续排列顺序，或者它们的结合类型来阐明。在半纤维素和其它类型化合物(如戊聚糖、己聚糖——甘露聚糖、半乳糖聚糖以及果胶类化合物)之间，并没有很明晰的差别。

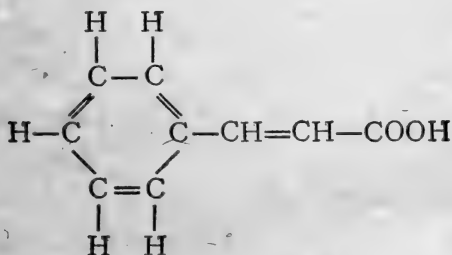
木质素

木质素是植物木材的组织成分，其含量约占这些组织的22%—34%左右。木材硬化和缺乏伸缩性，大部分可归因于这些化合物。在地球上木质素是最丰富的有机化合物之一，它仅次于纤维素而列居第二位。虽然木质素在化学上不属于碳水化合物(醣)，但之所以

在这里讨论，在因为它与细胞壁的结构有关系。木质素在胞间层和木质组织的初生胞壁次生胞壁里都可以找到。

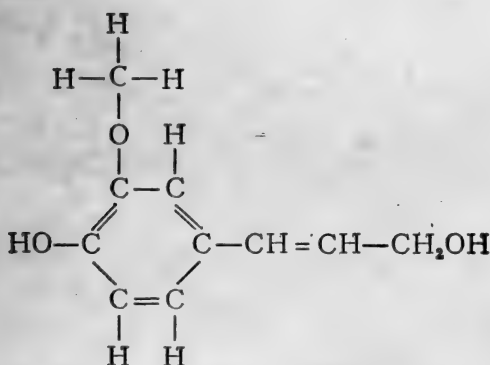
木质素被认为是含有大量的类似芳香苯环的化合物。木质素生物合成的正确反应顺序还不清楚，但某些轮廓的状态显然是明白的。氨基酸——苯丙氨酸和酪氨酸（第 16 章），明显地是合成木质素的源头分子。

合成木质素的主要中间产物之一——肉桂酸就是由这些氨基酸转变而来的。



肉桂酸

肉桂酸经过几个步骤的变化而转变为松柏醇类型的分子，松柏醇类型分子被看作是木质素的居间前体。木质素看来是由松柏醇和相关的化合物以多少有些似连锁的方式组成的，它的分子量大约为 8,000。



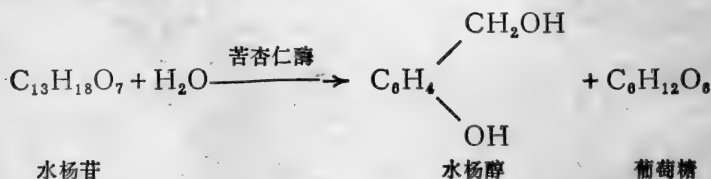
松柏醇

14—8 糖苷（配糖体）

这是一些由糖和一种或多种非糖化合物之间催化反应所形成的化合物。当葡萄糖是一种苷的糖的成分时（实际上是非常普遍的），这种化合物便叫糖苷（配糖体）。所有的糖苷（配糖体）都有两种形式（ α 或 β ），但是在植物体里所有的配糖体都被认为是 β 型的化合物。虽然它们普遍地产生在植物体里，但从来没有大量地存在。几乎在植物中的任何一个部分，都可以找到配糖体。在纯状态时，大多数的配糖体都是左旋、无色、味苦的结晶体，而且可溶解于水或乙醇里。所有 β -配糖体可以为苦杏仁酶或稀无机酸水解。很多不同种类的配糖体均可从植物组织中分离出来。它在植物代谢中的作用，即使有也是不了解的。尽管它在不重要的位置上可以作为养料贮存。这里只介绍几种代表性的配糖体，以便更好地弄清楚它们的性质。

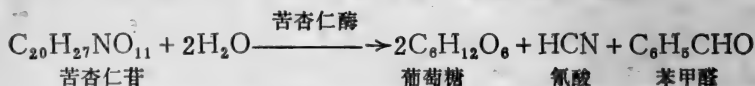
水杨苷

水杨苷被发现在柳树的叶子和树皮里。在苦杏仁酶的作用下，可以把它水解为葡萄糖和水杨醇。



苦杏仁苷

苦杏仁苷产生在扁桃、苹果、桃子和李子的种子里。在苦杏仁酶的作用下，可以把它水解为葡萄糖、氰酸和苯甲醛：



类似生氰的配糖体，在诸如樱桃、桃子、苏丹草和其它高粱的叶子里也有产生。在某些情况下，家畜可能由于吃了含有这种配糖体的植物而中毒。此种中毒就是由于这配糖体在水解时放出氰酸的缘故。

由紫罗兰变为蓝色。但是，由于其它因子变化的影响是倾向于一个方向的，因此这些相互关系往往不能以明晰的模式被揭露出来。

虽然在实验室里，从化学的观点上对花青素苷色素进行了广泛的研究，但是还很少知道它们在植物中的合成方法。对于花青素苷合成作用的遗传能力，在不同植物种类之间是极不相同的。然而在植物里，即使存在着一些必须的基因，但如果没有有利的环境条件，也不能合成花青素苷。花青素苷的形成似乎和植物组织中糖的积累常有关系。任何环境因子如强光照、低温、干旱或者低 N_2 的供应，都有利于某一植物组织内含糖量的增加，往往也有利于在那样的组织里合成花青素苷。另一方面，抑制糖的积累和形成的环境条件也同样抑制花青素苷的合成。

在某些植物组织里，光直接影响花青素苷的合成。例如秋天红色的形成，通常只有把植物叶子置于极强烈的光照下才能显露出来的。而在某些种类里，在缺乏光时能合成花青素苷，例如，在红甘蓝的白化苗里，在许多植物种类的根里，就是这样的情形。

14—10 花黄色素

几乎任何白色的花瓣置于氨气的作用下，都将变成黄色。这或许是因为在那样的组织里，存在着一种无色形式的花黄色素的缘故。这些化合物在化学上差不多类似于花青素苷，通常以配糖体(糖苷)的形式出现在植物里。大多数的花黄色素当它们在植物体出现时是无色的或近似无色的，但一旦抽提出来并用不同的方法加以处理时，它们特有的黄色或橙桔色就会显现出来。它们类似于花青素苷，是水溶性的化合物，通常存在于细胞液之中。在某些植物组织里，花黄色素表现出黄色。如在黄栌 (*Quercus velutina*) 的树皮内部的黄色，就是一种叫槲皮苷的花黄色素。在桑橙、黄栌和其它一些种类的木材里以及某些果实里(如柑桔)，也有类似的色素。在某些花

里，例如黄金鱼草的黄色也是起因于花黄色素。但绝大多数花的黄色是由于胡萝卜素的存在而引起的。

14—11 脂 质

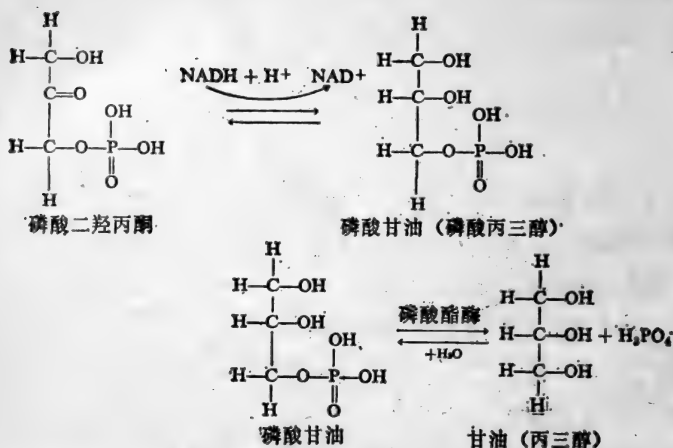
过去把脂肪错误地看作是脂质的同义语。现在，脂质被看作是起源于动植物的，可溶解在非极性溶剂如苯、醚和二硫化碳中的化合物。因此脂质是一群溶解性特征相同，但并非必然地发生关系的异质化合物。这一群化合物，包括中性脂肪（通常较简单地叫做脂肪或油）、磷脂、萜、甾醇、蜡和许多其它化合物。也同样包括由这些化合物水解而来的任何降解产物。

脂肪和油是不同的，因为前者在室温条件下是固体而后者是液体。不过在这里将把这两类化合物共同地利用脂肪一词来代表。脂肪组成了某些植物器官贮存的养料之一，特别是像玉米、大豆、椰子、花生、红花、蓖麻子等植物的种子和果实等。这些贮存的养料，在细胞内作为小油滴以微小的非结晶的聚合体保存着。与动物的情形相反，在大多数植物里，所贮存的大多数养料是醣类而不是脂肪。脂肪，除了作为养料贮存之外，它在每一个类型的细胞膜（包括许多细胞器）的结构中也起着重要的作用，尤其是在化学上有关的磷脂化合物，作用更大。与脂肪在油滴中的非定向排列的情形相反，膜系统中的脂质分子相互之间，以及脂质和蛋白质分子之间却在相应的位置上，定向地排列着。

14—12 脂肪的合成

丙三醇（甘油）的合成

丙三醇（三碳醇）是组成脂肪分子的成分之一。它是由在糖酵解中的化合物——磷酸二羟丙酮合成的（第 13 章）。



脂肪酸的合成

脂肪酸是组成脂肪的另一种成分，它们有两个基本类群，即饱和脂肪酸和不饱和脂肪酸。如果在脂肪酸碳链上的某一碳原子，与相邻的两个碳原子和两个氢原子相连接，则这个碳原子便被认为属于为氢原子所饱和的原子，或简称被饱和。作为饱和脂肪酸的通式是 $\text{C}_n\text{H}_{2n+1}\text{COOH}$ 。如果碳链上某一碳原子以双键和相邻的一个碳原子连接，然后只和一个氢原子相结合，那末对于这个碳原子（就其结合的氢原子）来说是“不饱和”的。在脂肪酸的碳链上，有一个或更多个双键的脂肪酸都属于不饱和类群。除少数外，在生物所发现的脂肪酸，都是含有偶数碳原子的脂肪酸。

在植物体里，某些饱和脂肪酸的含量是极其丰富的，如在月桂油、椰子油和棕榈油中组成甘油酯的月桂酸 $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{10}\text{COOH}$ ；在杨梅蜡、棕榈油以及许多动植物脂肪中的棕榈油酸 $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{14}\text{COOH}$ ；以及组成许多动植物脂肪的硬脂酸 $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{16}\text{COOH}$ 等。

植物的脂肪酸，绝大部分属于不饱和的脂肪酸族。比较了解的不饱和脂肪酸有油酸 $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$ 和广泛存在于植物甘油酯中的亚油酸 $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$ 。

CH(CH₂)₇COOH, 以及在亚麻子油中的亚麻酸 (C₁₇H₂₉COOH), 还有从动植物组织中分离出来的其它数量更少的普通不饱和脂肪酸。

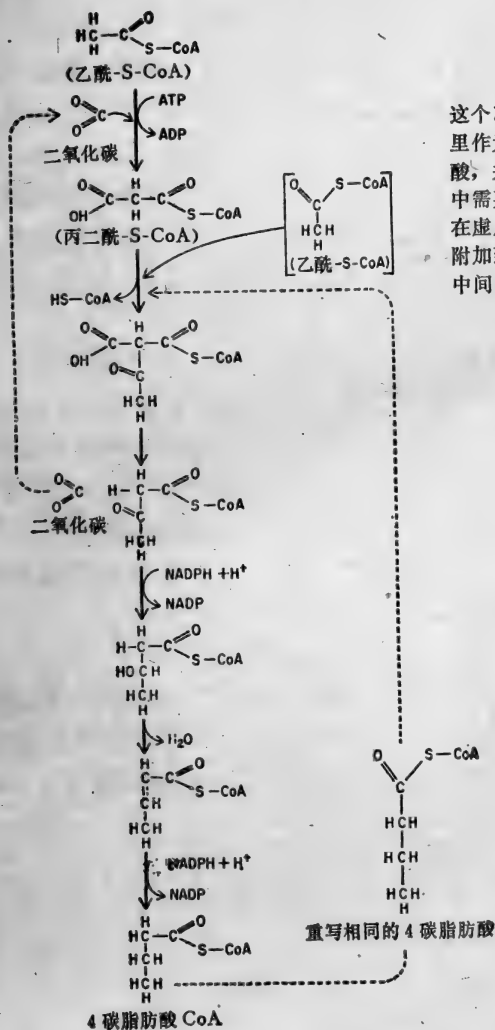


图 14.3 脂肪酸合成途径的示意图

三个脂肪酸分别和甘油中的-OH基结合形成酯，以图 14.4 表示。与特定甘油分子相结合的所有三个脂肪酸不一定是相同的。脂肪酸结合形成的酯可以被脂肪酶所水解。因此，作为养料贮存的脂肪，最后可以逆转为甘油和脂肪酸。

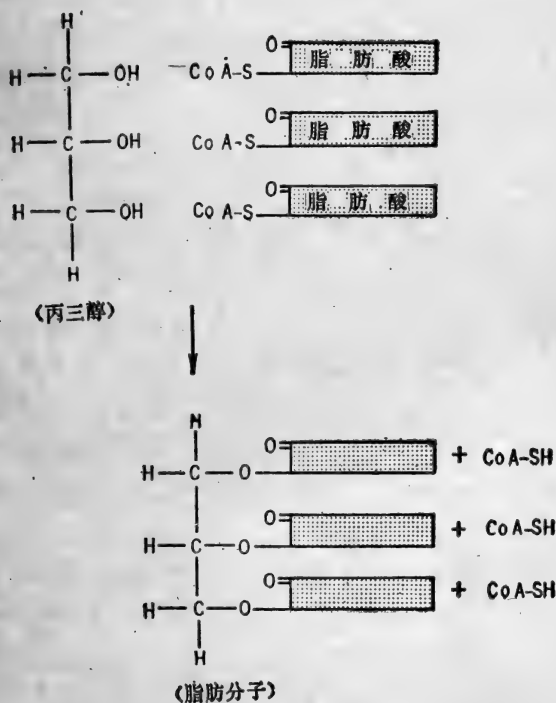


图 14.4 脂肪合成示意图

14—13 脂肪酸的 β -氧化

脂肪酸是高度地还原的化合物，这化合物贮存有经氧化反应可以释放出来的大量能量。脂肪酸的氧化作用发生在一种很小的细胞器叫做粒线体里。这个氧化过程包括两个基本步骤，即在分子末端的羧基上连续地除去乙酰-S-CoA 分子，以及在剩下来的脂肪酸链

分子。一个长链的脂肪酸分子可以产生的乙酰-S-CoA 分子，要大大地多于来自一个己糖分子所能得到的乙酰-S-CoA 分子（两个）。因此，组成植物脂肪和油的脂肪酸，代表着呼吸作用的大量能量来源。

来自于脂肪水解作用后的丙三醇（甘油），也同样是提供能量的分子。甘油通过转变为羟丙酮（见前面）路线，就可进入糖酵解途径。但是从长链脂肪分子的甘油（丙三醇）部分可能获得的能量，要明显地低于从该分子的脂肪酸部分中所获得的能量。

14—15 脂肪向糖的转变

可以假定，在种子萌发时，在细胞迅速增长的阶段，种子内贮存的油往往消失，说明这些化合物被氧化了，对此前面已经有过描述。但是伴随着油的消失，种子内蔗糖的含量常常是大量地增加了。这一事实被认为是，油并非完全用于呼吸，而是作为原料分子的主要来源，消耗在蔗糖分子的合成之中。这样一条代谢途径可能是从由于脂肪酸的分解而获得的乙酰-S-CoA 开始的，并且或许也是说明蔗糖含量上升的原因。这条途径本质上是糖酵解途径的逆转。在这条反应链中一个重要的中间产物是乙醛酸（第 12 章），而且这条途径的一个部分便组成了乙醛酸循环。这样的脂肪转变为糖是在乙醛酸循环体内进行的。

14—16 磷 脂

磷脂分子类似于脂肪分子，所不同的是在脂肪分子的三个脂肪酸中，有一个被一个磷酸化的复合体所取代，通称磷脂。正如曾经提到过的那样，磷脂被认为是细胞膜的基本成分。

14—17 甾 醇

甾醇（固醇）是一类高分子量的复杂的环状醇（即含有环状

基)。胆醇 ($C_{27}H_{45}OH$) 是比较了解的甾醇化合物, 而且显然存在于所有的动物细胞中。在脑和神经组织里, 含量特别丰富。胆醇并未被看作是广泛地分布在植物体里, 但至少在某些种类里也有存在。然而许多甾醇却可以从植物组织里提取出来。其中有利害关系的是麦角甾醇 $C_{28}H_{43}OH$, 它是第一次在麦角里被发现的, 但现在已经知道广泛地分布在动植物组织里。在酵母中含量丰富, 是商业上麦角甾醇的来源。由于它是抗佝偻病的维生素D的前体, 因此这一类是于我们特别有利害关系的化合物。在照光下, 麦角甾醇经一系列中间化合物可以转变为维生素D。

14—18 蜡

蜡一般是指饱和的多羟基醇(如鲸蜡醇 $C_{16}H_{33}OH$ 蜡醇 $C_{26}H_{53}OH$ 和三十一(烷)醇 $C_{31}H_{63}OH$) 的脂肪酸的酯。它们是广泛地分布在动植物里。例如, 蜂蜡、巴西棕榈蜡以及用来制造蜡烛的杨梅蜡。在生理上, 蜡作为组成覆盖在表皮细胞壁外表面上是非常重要的成分。这层蜡的存在, 可以极大地减少水分从暴露出来的植物组织中散失(第6章)。在植物的生活细胞中, 很少发现有蜡的存在。

14—19 角质和木栓质

虽然长时间以来都认为角质和木栓质这两种物质在化学上近似于脂质, 但对于它们的化学性质却是不完全了解的。

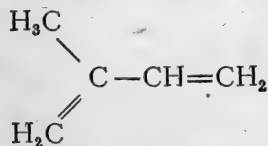
角质显然主要是由长链的羟基脂肪酸组成的, 也就是在一个分子中含有一个或多个羟基。它们主要是发生在表皮细胞壁的外表面。类似于蜡, 角质可以极大地减少这些细胞内水分的散失。

木栓质主要是由缩合产物物质和其它改变形式的软木醇酸 $CH_3(CH_2)_{10} \cdot CHOH \cdot COOH$ 、十八碳酸 $C_{18}H_{34}O_6$ 以及其它的相类似的酸所组成的混合物。在角质和木栓质之间, 在化学上的主

要差别是组成这两种物质的脂肪酸是不相同的。而且木栓质的水解作用产物之一是甘油（丙三醇），而角质则没有这种水解产物。木栓质主要是发现在木栓细胞壁中。

14—20 类异戊二烯

相对地简单的碳氢化合物——异戊二烯，是合成许多植物物质



成分的单位。在这些物质中，有一些在代谢上是非常重要的。异戊二烯的合成，是通过包括还原醋酸分子在内的一系列反应去完成的。这一代谢途径所涉及的步骤，在这本书中将不再进行讨论。类异戊二烯分子是由许多异戊二烯分子 C_5H_8 聚合组成的，其中有分子式为 $\text{C}_{10}\text{H}_{16}$ （单萜）， $\text{C}_{15}\text{H}_{24}$ （倍半萜）， $\text{C}_{20}\text{H}_{32}$ （双萜）， $\text{C}_{30}\text{H}_{48}$ （三萜）， $\text{C}_{40}\text{H}_{64}$ （四萜），或 $(\text{C}_5\text{H}_8)_n$ （多萜）。在类异戊二烯分子中的异戊二烯单位，是相互连接成直链或按环式连接起来的，其中有一些还可能非常复杂。由于氧化作用，还原作用或者某一些基团的变动，也会使分子结构进一步发生变动。

香精油通常是由在许多不同类型植物中发现的一大群芳香物质组成的，它们积累在从含有这种物质的植物所离析出来的细胞或细胞群里，或者在茎叶中的腺毛上。例如薄荷香精油、柠檬油、玫瑰油、除蚤薄荷油、香柠檬油、薰衣草油、擦树油等等。这些香油不是简单化合物，大部分是由萜烯或从萜烯中获得的化合物所组成的混合物。某些香精油存在于针叶树的树脂道里。例如从长叶松 (*Pinus palustris*) 中获得的渗出液所蒸馏出来的松节油，大部分就是由蒎烯 $\text{C}_{10}\text{H}_{16}$ 组成的。

橡胶是另一类已知的植物代谢的产物，它也同样是异戊二烯的衍生物。橡胶分子是多聚萜烯化合物，它由异戊二烯单位头尾相接

组成，是一条很长的直链分子（500—5,000）。虽然它们决不是植物中普遍的代谢产物，但是已经知道在2,000种以上的植物中都有橡胶的存在。然而，实际上商业上所有天然橡胶均来源于乔木树种——橡胶树（*Hevea brasiliensis*）。

作为微粒状的橡胶（直径为0.01—50微米），被发现悬浮在细胞液或乳汁里。乳汁通常是乳白状的液体，它只限于分布在发现有乳管的植物里。乳管常分布在含有乳管植物的所有部分。在橡胶树属（*Hevea*）和其它种类的树木中的树干里，乳管只限于分布在树皮部分。橡胶在乳汁中的百分含量，种与种之间以及在一个种内不同植株之间变化是很大的。在橡胶树属的乳汁里，橡胶的含量占总重量的20—60%。橡胶在植物体中的任何必须的代谢作用，还没有得到证明。就知道的来说，它只不过是代谢的副产物。

某些异戊二烯在植物的代谢上起关键性的作用。类胡萝卜素（第10章）是由四烯萜 $C_{40}H_{64}$ 合成的。植物醇（第10章）——大部分叶绿素的醇成分，在代谢上是由二烯萜来的。其它的二烯萜、贝壳杉烯看来是已知的植物激素——赤霉酸的前体（第18章）。

第十五章 矿质盐类的吸收和利用

任何植物组织的干物质含量，都可以通过把样品组织在 100°C 下干燥，而相当准确地测定出来。水分蒸干以后的干物质，代表着植物组织的非水成分。植物组织干物质含量的百分数差异很大，其范围可以从 90% 或高于 90%（如在种子休眠组织里）至 5%（如在极其多汁的组织里有时低于 5%）变动着。根据干物质很容易燃烧这一点就可以证明，任何植物组织的干物质，主要地是由有机物质组成的。为此可把干物质的样品移入坩埚，在火焰上加热燃烧或移入马福炉在约 600°C 温度下燃烧。燃烧后残留下来的少量物质便叫灰分。在这样的高温下，几乎所有的干物质都已被氧化，而被分解的产物便以气体的形式跑掉了。实际上在燃烧时所有已消失的干物质，代表着由于高温作用而分解的有机化合物。

可以粗略地把灰分看作是从土壤中吸收进来的矿质盐类，但并不包括从土壤中来的任何氮素，因为这些元素，在燃烧的过程中与 C、H、O 一道跑掉了。在灰分中的矿质元素，不是以纯元素的形式存在，而主要是以氧化物的形式存在。作为植物组织含灰量的实际数值，将由燃烧的温度来决定。某些矿质元素，往往由于升华作用或汽化作用而丢失掉，特别对于 Cl 和 S 来说是很有可能的，而对于 K、Ca、P 或其它的多数元素，通常是不能以这样的方式丢失的。因此，植物组织的灰分含量，只能提供该组织矿质元素含量的一个大致数值。

植物组织和器官的总含灰量，可以从占植物干物质重量的 1% 到 1.5%，或者更高一些的范围变动着。在肉质多的果实里和木材质组织里，灰分的含量通常是很低的（往往低于 1%），而叶子的含灰量是相对地高的（往往超过 10%）。例如烟草叶子的含灰

量，平均约占总干重的 12%。其它植物器官的含灰量，通常是介于这两个极端之间。

15—1 在植物体里被发现的元素

大概的情况是：在一定的条件下，至少在若干植物里，没有被发现的单一的化学元素是不可能有的。实际上通过化学分析的方法，已经鉴别出在植物体内大约有 60 种化学元素。这 60 种当中，值得重视的数量只有 14 种（表 15.1），而所有这些元素并不都是必须的。关于那一些是植物所必须的元素的问题，将在这章的后面予以讨论。

表 15.1 成熟玉米含盐高峰期的子粒、玉米蕊、叶、茎的化学元素分析

（计算时以 5 株的平均值为基础）

元 素	重 量 (克)	占 总 干 重 的 %
碳	364.19	43.569
氧	371.42	44.431
氢	52.17	6.244
氮	12.19	1.459
硫	1.416	0.167
磷	1.697	0.203
钙	1.893	0.227
钾	7.679	0.921
镁	1.525	0.179
铁	0.714	0.083
锰	0.269	0.035
硅	9.756	1.172
铝	0.894	0.107
氯	1.216	0.143
未定	7.8	0.933

植物灰分的组成，将随着植物的种类及其生育的环境条件不同而变化。表 15.2 举出几种生长在同样土壤里的植物的五种较主要矿

质元素相比较的百分数。表中资料指出，即使是植物生育在温室尽可能完全相同的土壤和气候条件里，但是不同的植物种类，从土壤中获得的各种元素的比例数值也是很不相同的。

表 15.2 在温室中生长在 Alberta “黑带”壤土上的几种植物的梢端部分所含的Ca、K、Mg、N、P元素的百分数

种 类	干 重 的 百 分 数				
	Ca	K	Mg	N	P
向 日 葵	1.68	3.47	0.730	1.47	0.080
菜 豆	1.46	1.19	0.570	1.48	0.053
小 麦	0.46	4.16	0.225	2.26	0.058
大 麦	0.68	4.04	0.292	1.94	0.125

植物扎根的土壤组成和土壤的其它性质，也同样地影响着该植物吸收各种元素的百分含量。这一现象可从施肥实验的无数例子中加以证实。如当把为植物所吸收的化合物加到土壤时，往往会促进增加对这些物质的吸收量，尽管在植物组织内，所增加的元素的数量，并不与向土壤中增加的元素数量成正比关系。植物从土壤中所吸收的矿质盐类，往往超过它们在代谢上的实际需要。如钾、磷酸根、硫酸根和其它离子在细胞内的积累，往往就超过了被这些细胞实际上所利用的数量。

植物体内有三种最大量的元素——碳、氧和氢(表 15.1)，组成了植物总干重的 90% 以上。这三种元素，基本上是在光合作用过程中，通过把 H_2O 和 CO_2 结合起来而固定在植物体内的。因此，通过根部去吸收和固定的矿质元素，只占植物总干重的很小部分。除少数以外，组成陆生植物的矿质元素，都是通过根系从土壤中吸收进来的。

15—2 土壤——综合的阳离子交换

土壤大部分的粘土颗粒或者胶体粒子，均有一个带负电荷的表

面。因此，土壤溶液中的阳离子，趋向于在这些胶粒表面上的壳状层而被吸收。通常发现在土壤溶液中的阳离子，并不是以同等强度的力量被吸引到这些胶粒表面的。铝离子 Al^{+++} 是最强烈地被吸收的离子。在土壤溶液中常见的以被负电荷表面层吸引的能力表现出按以下顺序下降的离子是： $Al^{+++} > H^+ > Ca^{++} > Mg^{++} > K^+ > NH_4^+ > Na^+$ 。这样的顺序，不应该错误地理解为，如果 H^+ 和 NH_4^+ 都同时存在于土壤溶液中的话，则 H^+ 将充满在吸收的位置，而 NH_4^+ 将留在土壤溶液之中。实际上这例证系列顺序只表示，如果 H^+ 和 NH_4^+ 在土壤溶液中是等浓度存在时，则用 H^+ 来填充吸收的位置，其数量要多于用 NH_4^+ 来填充吸收的位置。而且如果把大量的 NH_4^+ 加到已经含有 H^+ 和 NH_4^+ 是等浓度的土壤溶液中时，则某些 NH_4^+ 便会把在粘胶粒表面上的 H^+ 置换出来。从而达到使 NH_4^+ 被吸收到粘胶粒上的数量多于 H^+ 的程度。这就是在任何负电荷的上面，某一个吸附位置上的一种阳离子，被第二种阳离子取代或与之交换的情形，叫做阳离子交换。

在上面描述的例子中，由于放出的 H^+ 超过了所加入的 NH_4^+ 时，土壤溶液便变成更大的酸性。但是， H^+ 被置换出来并不总是降低土壤溶液的 pH 的。例如，由于以 CaO 的形式把钙加到土壤里（在农业上称为向土壤施用石灰），而使 H^+ 被置换出来，却对 pH 有相反的影响。当 Ca^{++} 把两个 H^+ 从粘胶粒中置换出来时，两个 H^+ 和 O^{--} 结合形成不能分离的水分子，于是从溶液中移去 H^+ ，从而提高土壤的 pH。因此，把各种阳离子加到土壤里的结果之一，就是改变了土壤溶液中的 pH。

大都由于在粘胶粒上存在着负电荷，因此阴离子如 NO_3^- 通常不能保留在土壤的表层上面。例如，当施用含硝酸盐肥料时， NO_3^- 便进入土壤溶液中。但由于这些离子也和大多数土壤粒子一样，带有相同的电荷，所以很少被土壤所吸收，而迟早终归要溶失到地下水下面，为植物根系所不能到达。因此，在农业上经常需要施用含氮的肥料。

在土壤中除了 NO_3^- 外，主要的阴离子有 SO_4^{--} 、 HCO_3^{--} 、

$H_2PO_4^-$ 和 OH^- 。大部分这些阴离子，象硝酸盐离子一样，比较容易从土壤中溶失。只有磷酸盐属于明显例外的情形。甚至于在土壤中大量地施用磷酸盐时，在排出水中也仅能发现少量的磷酸盐溶失。在土壤中各种阴离子保留的能力上的差异，是不能够单纯依据离子的电荷就可以预言的。显然还有很多不完全了解的其它因子，影响着阴离子的溶失能力。

15—3 被动吸收离子

通过扩散作用，或者其它不需要植物生活细胞代谢能量的纯物理过程去吸收离子，便叫做被动吸收作用。另外在吸收离子过程中，消耗代谢能量的过程，通称为主动吸收过程。这将在本章后面予以讨论。

某些被动吸收作用，是通过简单的扩散作用完成的。但是，在离子的被动吸收作用中，至少要牵涉到三个机理过程，并且不需要代谢上的能量。

植物细胞—综合的阳离子交换

正如前面已经讨论过的那样，粘胶粒只代表着负电荷面上的一个方面，这方面在阳离子交换上是重要的。但植物根部的表面，通常带有负电荷。因此当植物根部生长在土壤粘胶粒之间时，它就有可能用已经被吸收在根细胞表面的阳离子，和粘胶粒上面的阳离子进行交换。这就是新的阳离子得以进入根细胞表面的原因，但却不一定进入原生质或液泡里面。许多原生质的大分子蛋白质和原生质膜也同样的带有负电荷。因此可以认为，当阳离子进入细胞以后，就可以通过阳离子交换的方法，把阳离子吸收进入原生质表面。这种把阳离子带入细胞的过程，是一种被动过程；即是它不需要代谢能量。但是如果阳离子不是和阴离子配对移入的话，则为了促进阳离子向内移动，便需要能量来源。因此，在内部的蛋白质表面进行阳离子交换之前，我们可以适当地把阳离子的进入，看作是它们与阴离子一道通过扩散作用进入细胞的。

道南平衡

我们已经指出过，在植物细胞内的原生质里，蛋白质分子是带有电荷的。因为大部分蛋白质离子要向细胞外扩散是太巨大了，因此我们可以把蛋白质离子，看作是固定不动的离子。除了这类固定不动的离子而外，我们还有理由相信，由于主动吸收结果而进入细胞内的其它类型离子（参阅后面讨论），也同样可以成为固定的或“捕获”的离子。再有另外一些离子，以相对地自由的方式，从某一细胞里出来或从外面进入。虽然这些非固定的离子，基本上通过扩散作用可进入细胞内，但也部分地受着保持在细胞内的上述的固定态离子所影响。

固定态离子或非扩散型的离子，能够影响着自由地扩散的阴阳离子的存在状态，可以把它具体简述如下：假定在细胞内存在着大量的 X^- 离子，并且由于它的大小而不能通过细胞膜向外扩散。同时还假定在细胞内也同样存在着相等数量的能扩散的 A^+ 离子。现在让我们把这个细胞，浸在含有高浓度的可扩散的 A^+ 离子和相等浓度的也可扩散的 B^- 离子外溶液里。离子对 (A^+ 和 B^-) 便将开始扩散进入细胞。 A^+ 和 B^- 离子以相等的数量进入细胞，一直延续到向细胞内扩散的阴阳离子浓度的乘积等于向细胞外扩散的阴阳离子的乘积为止。这一点便叫“董南氏平衡”（依 F. G 董南氏在 1911 年创立的数学关系式）。如果开始时，细胞外面的 A^+ 离子和 B^- 离子浓度相等，并且进入细胞内的 A^+ 和 B^- 离子数目也相等，随后在平衡状态时，在细胞外侧的 A^+ 离子浓度必须和 B^- 离子浓度相等。因为开始时，细胞内已经存在有若干 A^+ 离子，但却没有 B^- 离子，所以如果 A^+ 离子和 B^- 离子是以相等的数量进入细胞的话，则在平衡时，在细胞内的 A^+ 离子浓度必然大于 B^- 离子的浓度。因此，在平衡的情况下，可概括地用数学式表示出来：在细胞外侧 A^+ 离子的浓度等于 B^- 离子的浓度；在细胞内 A^+ 离子的浓度大于 B^- 离子的浓度；而细胞内的 $[A^+] \cdot [B^-]$ 乘积，等于细胞外侧的 $[A^+] \cdot [B^-]$ 的乘积。为使这些乘积相等的唯一方法，就是在细胞内的 A^+ 离子浓度，要稍微大过细胞外的 A^+ 离子浓度，而细胞内的 B^-

离子浓度，要稍微低于细胞外的 B^- 离子浓度。道南平衡显然不是浓度平衡。当它达到平衡时的重要特点是，带有与非扩散离子（在这例子中是 X^- ）符号相反的电荷的可扩散的离子（在这例子中是 A^+ ）其在细胞内的浓度，总是大于细胞外溶液的浓度。因此，在这个例子中，细胞内侧的 A^+ 离子浓度，大于细胞外液的 A^+ 离子浓度。由此我们得出的结论是，在董南氏平衡时，至少有若干 A^+ 离子逆着浓度梯度进入细胞内部（也就是由细胞外的低浓度的地方，移向细胞内的高浓度的地方）。如果要取得董南氏平衡，保留在细胞内的非扩散离子浓度越大，则带相反电荷的扩散离子，就将逆浓度梯度进入细胞内部也越大。

创立道南平衡理论意义在于，这现象可以说明某些离子浓度，为什么在细胞内大于细胞外溶液的浓度。另外这现象基本上是一个被动吸收的过程，也就是它本身不需要代谢能量的过程。

蒸腾作用相关的被动吸收

关于蒸腾作用过程在植物根部吸收矿质离子中所起的作用（即便是有的话），多年来仍有一些问题依然尚未得到解决。在某些条件下，蒸腾作用速度和吸收离子之间存有相关性，而在另一些条件下，则未发现有这种关系。不过一般来说，把根浸在离子浓度很高的溶液时，蒸腾强度将影响到离子吸收的速度。如果根部周围离子的浓度很低时，则蒸腾作用的速度似乎很少或者没有影响到离子的吸收速度。

这样的效果可用由于在离子浓度很高的条件下，离子进入根部细胞的速度是非常之快的事实来说明。因此，是否增加离子进入根部将决定于在根细胞和土壤之间所保持的较陡浓度梯度。而要保持这样陡的浓度梯度，部分地又是依赖于存在根细胞中的离子进入蒸腾流的速度，以及离子离开根部的转运速度。蒸腾作用的速度越快，则在土壤和根细胞之间的离子浓度梯度越陡。另一方面，如果在根部周围的离子浓度是很低的话，则每次增加都只有少量的离子进入根部。在这种情况下，无论蒸腾作用的速度是慢的，中等的或者是很快的，都存在着大致相同的浓度梯度。因为无论那一种蒸腾作用

速度，都可以大到足够使相对地少量的离子，离开根部细胞的速度，并通过蒸腾流而上升。因此，在根部细胞周围的离子浓度很低时，限制离子进入和上升速度的因子不是蒸腾作用速度，而是被根部吸收离子的速度。因此，在这种情况下，是没有理由去设想，在吸收离子和蒸腾作用速度之间有一种相互关系。

15—4 主动吸收离子

我们有理由相信，在某些条件下在呼吸作用中所产生的代谢能量，可以在某些离子的吸收当中加以利用。这种主动吸收的假设，可以根据在有和没有呼吸抑制剂条件下，离子吸收速度的实验得以证明。图 15.1 即表示在没有呼吸抑制剂存在时，对应于时间的吸收离子的典型曲线图。图中可

看到两种不同性质的吸收情形。通常是在一个短暂的快速吸收以后，便是一个极其缓慢而稳定的吸收情形。人们已经发现，用呼吸抑制剂处理根部时，其吸收离子的速度，在开始时快速的吸收情形，非常类似于无抑制剂存在时的吸收情形。但是当有抑制剂存在时，便没有后一种平稳而缓慢地吸收离子的情形。这就表示第一

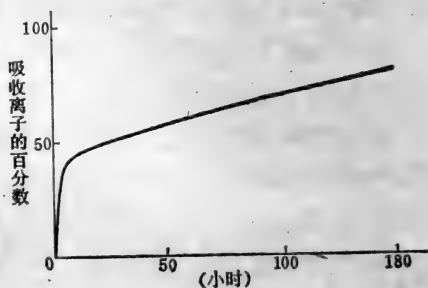


图 15.1 欧洲防风草在一个周期时间内对 Mn 离子的吸收速率。用来做实验的组织预先在通气的自来水中经 24 小时冲洗

一种情形不需要代谢能量，因而是被动吸收过程，而第二种情形需是要代谢能量的，因而是主动吸收过程。除了这些证据以外，还发现如果没有被抑制的根系，在经过几小时以上吸收某些特殊类型的离子以后，把它放在纯水中，则所获得的离子将从根系扩散倒流到纯水中，其扩散的总数量将等于被动地所吸收的离子数量。但是在数量上相当于主动吸收的部分，并没有向外倒流，即使把根系浸在纯

水中也是如此(图 15.2)。因此似乎是,主动地吸收的离子是以某种方法被“捕获”在细胞内的,并能有效地逆浓度梯度进行。

某些生理学家,曾经提出过这一类型的证据,据此他们指出,某一植物细胞必定包含有一个能和外界溶液扩散平衡的外区域,和一个离子能主动地运输进入的内部中心区域,并能有效地逆浓度梯度运输。这个外区域通常叫外部空间或自由空间,

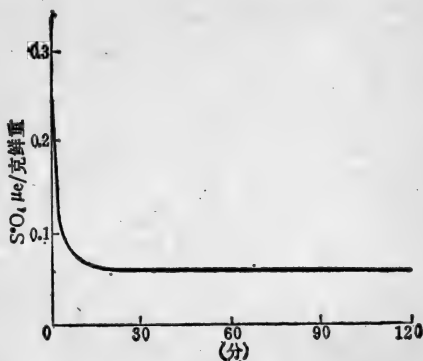


图 15.2 由割下的大麦根损失的标记硫

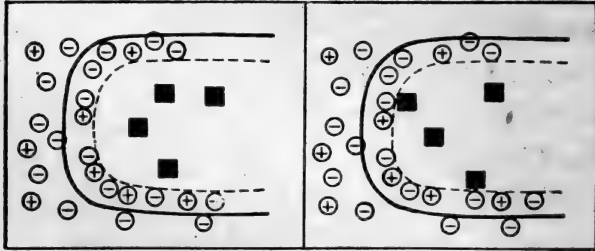
而内部中心区域叫内部空间。由果胶和纤维素构成的植物细胞的胞间层以及细胞壁,对于溶质离子和水分子是具有相对透性的。脂-蛋白质膜,对于水分子的透性要大于溶质分子的透性,也就是说具有不同的透性。因此,细胞自由扩散的空间部分(自由空间),有可能是由胞间空隙、胞间层和细胞壁等部分组成的,而内部空间则可能是由质膜以内的整个细胞容积组成的。但是关于真正的内部空间边界,在生理学家当中仍有许多争论的意见。

15—5 主动吸收离子的载体学说

主动吸收离子一个最有理由的假设,就是载体分子概念。根据这个学说,离子进入植物细胞内的步骤可简述如下:一个离子进入细胞并且被动地通过外部空间到达外部空间的最内部边界,并停留积累在这个地方。位于内部空间的带相反电荷的载体分子,大部分分布在膜内内部空间的周围,并在内部空间和外部空间的表面上,与进入的离子相结合。它们的结合可能是在消耗代谢能量的情况下

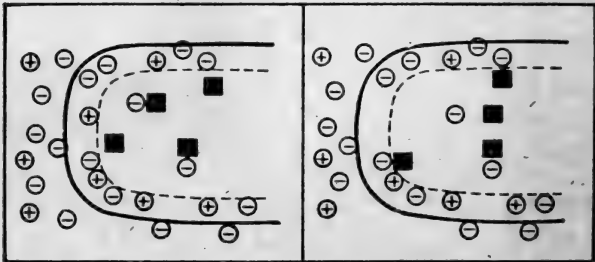
进行的。当离子和载体分子形成复合物时，便立即进入内部空间。离子所带的电荷被与之结合的载体分子所中和。因此，也有助于促进它们进入内部空间。在进入内部空间后，离子-载体分子复合物便折散分开，释出离子。一旦进入内部空间，离子就再不能扩散倒流到外部空间，因为它又重新带有电荷，并在某种意义上来说，这离子已被“捕获”在内部空间。然后自由的载体分子又再折回到内部空间或外部空间的内表面，并在那里又重复进行运载过程。支持载体学说的生理学家，认为只有相对少量的载体分子，各自在反复循环（图 15.3）。

⊖ 阴离子 ■ 阴离子的特殊载体分子 --- 内空间和外空间的内表面
 ⊕ 阳离子



1. 外部空间的阳离子和阴离子，细胞内部空间的载体分子。

2. 在内空间和外部空间的表面上所形成的两个离子——载体分子的复合物。



3. 离子——载体分子复合物迁移到内部空间。

4. 在内空间离子——载体分子复合物拆散，在内表面上重新形成离子——载体分子复合物，再继续循环。

图 15.3 依载体学说示出的植物细胞吸收离子机理的模式图（一部分）

有两个主要方面的证明提出，载体参与主动吸收作用。第一个叫做饱和效应。如果把根系浸在某种低浓度的离子溶液中，然后测定其主动吸收离子的速度，并把这个速度和浸在浓度稍为高一些的离子溶液中的主动吸收速度，加以比较时，就会发现，在低浓度的基础上每一次增加离子浓度时，主动吸收离子的速度就显著地增加。如在根系周围的离子浓度是中等浓度时，在此基础上，增加与上述一样的离子数量，则主动的吸收速度却增加很少。在高浓度时，增加的离子数量是相同的，结果是主动吸收离子的速度实际上没有变化。这些实验结果表明离子溶液在低浓度时，在任何片刻时间内，只有相对地少量的载体分子和离子形成复合物。因此另外增加加入的离子，便和仍有许多自由的载体分子相结合形成复合物。在高浓度时，几乎每个载体分子都已经和离子相结合了。因此，再把更多的离子加到外部溶液，则很少影响主动吸收速度，因为在这里实际上再没有自由载体可利用来与离子相结合了。在这样的情况下，载体分子的再循环速度就变成了限制因子。可以说在这点上载体分子已达到饱和点。

支持载体学说的另一类型证据，是在主动吸收过程中表现出来的离子竞争作用效果。例如，如果把大麦的根系浸在含有某一浓度的 Cl^- 离子溶液里，并测定主动吸收的速度。如若重复实验也是利用同样的 Cl^- 离子浓度，但另外把若干 Br^- 加到溶液中，则对 Cl^- 的吸收速度便因吸收 Br^- 而立即低于只单独存在 Cl^- 时的速度。这就表示着，正常地与 Cl^- 离子结合的载体分子，亦可能和 Br^- 离子结合。这两种类型的离子，对于同样的载体分子来说，看来是竞争性的。因为某些载体分子以 Br^- 复合物的形式被束缚着，而使主动吸收 Cl^- 离子被抑制到一定程度。这类型的竞争抑制作用，类似于在第九章讨论的酶的竞争抑制作用。

如果上述的实验，更改为加入的不是 Br^- 离子而是 NO_3^- 阴离子，则实际上吸收 NO_3^- 离子并没有影响到对 Cl^- 离子的吸收速度。利用这样的特殊类型的离子，或许涉及到两种不同类型的载体分子，一个在吸收 Cl^- 离子，而另一个在吸收 NO_3^- 离子，因此在这两种

类型离子之间，就没有竞争的抑制影响。

虽然，对于实际上在主动吸收离子作用中所利用的代谢能量是不清楚的，但是，关于可能利用此种能量的地方，有某些假设认为：

(1) 内部空间界限膜的改变，使它对离子具有透性作用。(2) 离子-载体分子复合物的形成和折散。(3) 离子或离子-载体分子复合物的运输作用是一种类似回旋移动。

由于主动吸收离子的过程，需要呼吸作用的能量，所以在氧气不足的情况下，显著地降低吸收离子的速度并不是什么意外的发现(图 15.4)。当把植物水耕培养时(也就是用矿质盐类溶液而不是

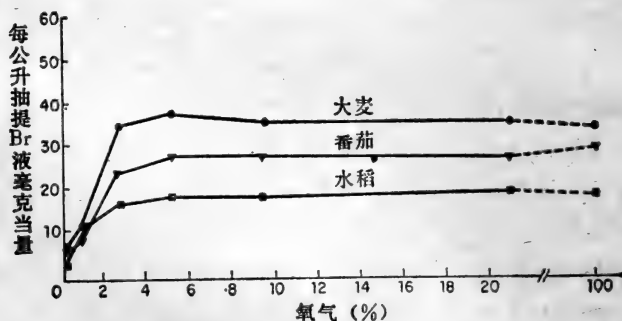


图 15.4 氧浓度对大麦、番茄、水稻离体根系吸收溴化物离子的影响

用土壤)，如果要保持最适宜的吸收离子条件，就需要使气泡不断地通过液体培养基。同样道理，如果植物浸没在水中或者栽培在空气很缺乏的土壤里，则矿质盐类的吸收将极大地受到影响。

根系细胞吸收矿物盐类，依赖于呼吸作用这一事实表明，温度可以显著地影响这样的过程。这一假设已被实验所证明。温度对离子吸收的曲线，非常类似于大多数植物组织的呼吸作用速度对温度所绘成的经典曲线(图 15.5)。

在根细胞里，有氧呼吸依赖于从叶子上运输到根部的作为呼吸基质的糖类。因此，任何显著地降低在叶子中光合作用速度条件，

或降低养料向下运输速度的条件，都可以引起降低矿质盐类的积累。例如，大麦根部吸收矿物盐的能力，一年当中季节和季节之间就有很大的差别。在冬天的季节中，光照强度低，白天时间相对地短，在温室中的大麦从培养液中吸收的矿质盐类，就远低于在夏天里吸收矿质盐类的速度。

在某些植物里，如果根系被真菌所感染，则大体上能增加根系对矿质盐类的吸收。这种与真菌共生结合便叫做菌根，菌根同样也可引起增加对水分的吸收（第七章）。

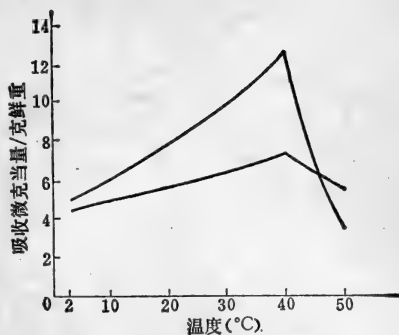


图 15.5 温度和吸收 K^+ 离子之间的关系

上面的曲线代表经 2 小时洗涤的胡萝卜薄片组织。下面曲线代表只冲洗 30 分钟的同样组织

15—6 盐类积累的一般概念

在生活细胞里所含的离子浓度，可以极大地高于周围的溶液，这一事实最初是在某些藻类的大细胞里获得证明的。例如，淡水藻类 (Nitella) 的细胞液，可以取到足够的数量来准确地进行分析 (表 15.3)。这种分析和类似的分析都指出，在细胞中积累的阴离子和阳离子，其浓度都极大地超过细胞所处的培养液中的浓度。而且，细胞液的导电性，发现是近似等于同样浓度的电解溶液的导电性，这就表示出，在细胞液内积累的盐类是溶解状态的。在细胞内的阴离子和阳离子，都是通过这样的机理作用方式而被积累，而且它们在数量上近似相等。外部溶液浓度的增加，仅仅是由于逆浓度梯度进入离子而获得的。这种积累作用，部分地可以用道南平衡理论来解释，但更主要的是用主动的吸收过程来说明。

表 15.3 藻类(*Nitella clavata*)细胞液和它生长的池水的离子分析

	细胞液的浓度, 每公升毫克当量数	池水浓度, 每公升毫克当量数*
Ca ⁺⁺	13.0	1.3
Mg ⁺⁺	10.8	3.0
Na ⁺	49.9	1.2
K ⁺	49.3	0.51
阳离子总数	123.0	
Cl ⁻	101.1	1.0
SO ₄ ⁻⁻	13.0	0.67
H ₂ PO ⁻	1.7	0.008
阴离子总数	115.8	

* 一个毫克当量数等于千分之一克离子重量除以它们的原子价数

在高等植物中, 从近根尖起一直到包括根毛区域的细胞都有积累离子的能力。如果根细胞开始时所含的盐类很低, 而其它条件又是有利的话, 则被吸收在细胞内的离子浓度, 将很快地并大大地超过土壤溶液中同类离子的浓度。但是如果细胞里, 早已有相对地高浓度的同类离子的话, 则就不会有急速的离子积累。因此, 盐类的积累速度, 往往受着吸收细胞本身以前的代谢历史所影响。

盐类的积累现象, 似乎大部分都局限于维持着细胞分裂能力、生长和旺盛地进行着呼吸作用的细胞里。分生组织的细胞和初期扩大的细胞, 在吸收离子方面是特别活跃的(图15.6)。当细胞丧失生长能力的时候, 它们也同样地失去积累矿质盐类的能力。例如, 完全成熟的

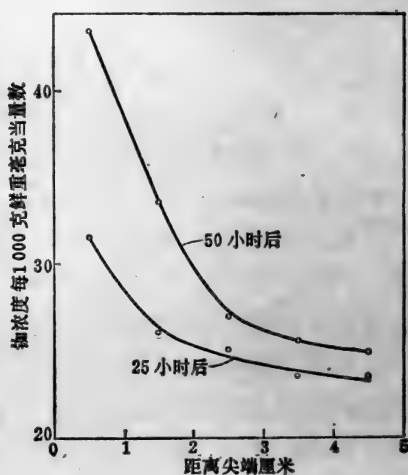


图 15.6 在割除大麦根系里积累钾的分布和距根尖之间的关系

苹果果实的薄壁细胞，不能够从稀薄的溶液中积累离子，而当具有更新生长能力的马铃薯块茎细胞和若干其它贮藏器官的细胞，在有利条件下，可以积累盐类离子。当处于分生组织状态的时候，所有或者大部分植物细胞都能积累盐类，但当细胞成熟时，便降低了这种积累的能力。

15—7 盐类的积累和有机酸的代谢

在细胞液里，阳离子和阴离子的数目必须维持均衡状态，从而使其溶液保持静电中性。但是通常看到的，是细胞液含有过多的无机阳离子。过多的无机阳离子，被在细胞中合成的有机阴离子在电学上中和。在细胞液里无机阳离子对无机阴离子保持着高比值，至少可能出现两种情况：（1）伴随着阳离子进入细胞的是 OH^- 离子或 HCO_3^- 离子，而不是在外面介质中的原来与阳离子配对的无机离子。

（2）某些无机阴离子进入细胞后，可以很快地变成有机化合物，并通过原生质的代谢活动，而从细胞液中迁移出去。例如，硝酸盐阴离子，通常在根部细胞里很快被还原，并合成为含氮的有机化合物（第十六章），无机阳离子，便和成对地进入细胞的离子一道停留在细胞液里。因此在过多地吸收无机阳离子与增加植物组织有机酸含量之间，有着密切的关系。凡是在积累无机阳离子过多的细胞里，便同样有有机酸阴离子的积累；凡是在阴离子的含量超过阳离子含量的细胞里，则细胞有机酸的含量便相应降低。

15—8 通过气生器官吸收矿质盐类

虽然我们通常只联想到植物根系吸收矿质盐类，但是已经知道在某些情况下，可以通过叶子和茎去吸收矿质盐类。例如，有时就是利用施喷稀释溶液到气生器官去给植物“施肥”的。尽管用这种方法施肥，对于给植物补充重要数量的大部分代谢元素来说，是不能够满足要求的（参阅后面）。但是用这种方法，以尿素的形式，能够成功

地给某些园艺植物补充（如菠萝）所需要的N肥。利用这种方法，也同样可以作为给植物补充微量元素的一种有效手段（见后）。例如，在缺铁的菠萝上，可以利用喷施硫酸亚铁稀溶液的方法，去消除缺铁的症状。类似方法，常常用金属盐稀溶液的Cu、Mn和Zn向叶丛喷施，而补充给柑桔类植物和其它园艺植物对这种盐类的需要。

矿质盐类不仅可以由叶子吸收，而且也可以从叶子中损失，至少在限量范围内，可以通过在下雨时的淋溶作用损失掉。看来K离子，由于在叶丛上淋溶的结果，它是最容易损失的矿质盐类。少量的氨基酸和其它的有机酸化合物，也可以因这样而损失掉。

15—9 矿质元素在植物体中的一般作用

严格地说，矿质元素本身不能影响植物的生理过程。只有当它以离子的形式，或者作为有机分子的成分存在时，它们才能担负起在植物体中的重大作用。但是为了方便简化起见，常用矿质元素一词，是指这些物质，而不考虑它们在植物体中起作用时的实在形式或化合物。

以各种不同的方式，在植物中起作用的矿质元素，被看作是植物中的一群物质。例如，许多矿质元素是组成原生质和细胞壁结构分子的一个组成部分，象蛋白质中的S、核苷酸中的P、叶绿素中的Mg以及果胶钙中的Ca等，就是具体的例证。

矿质元素对于植物的某些影响，乃是由于它们以这种或那种方式参与酶催化系统的缘故。已经知道Fe、Cu和Zn是某些酶的辅基，另外一些矿质元素也可能有同样的作用。铁也是构成细胞色素的成分。其他一些矿质元素如Mg、Mn、K、Co、Mo和B都是一个或多个酶系统中作为活化剂或者是抑制剂。

在第五章中已经指出过，任何植物细胞液中的渗透势，部分地是由于溶解在该细胞液中的矿质元素所引起的。但是在大多数植物细胞中，其细胞液所含的矿质盐类的绝对浓度是很低的，以至只有

很小的渗透势能说是矿质盐类的存在。如同前面已经讨论过的那样，对此也有一些是显著的例外。

从土壤中吸收进来的矿质盐类，往往影响到植物细胞液和植物细胞其它部分的pH值，尽管这种影响通常并不很大，因为来自于植物代谢活动的有机酸和其它化合物，对于细胞内pH值的影响，通常才是占支配地位的。在植物体里，发现两种主要缓冲系统，就是磷酸盐系统和碳酸盐系统，它们都是来源于植物从外环境中吸收进来的物质。植物缓冲系统中的阳离子，除了 H^+ 离子以外，主要的矿质元素是K、Ca、Na和Mg。

许多矿质元素，以它们的离子形式，对原生质有着明显的毒害影响，甚至于当这种离子的浓度很低时，也往往会引起原生质组织的破坏和死亡。已经知道在这许多元素当中，至少在某些条件下对植物有强烈毒害作用的有铝、砷、硼、铜、氟、铅、镁、锰、汞、钼、镍、硒、银和锌等。我们相信，这些元素在植物的代谢当中是不可缺少的，但是当它们存在的浓度超过生理要求时，便产生有毒害的影响。关于这些元素的毒害作用，将在这一章后面再作详细讨论。

15—10 矿质盐类的利用

在盐类的吸收和随后其（或组成盐类的离子）利用之间，应该划分出明显的界线。盐类利用一词，在不严格的意义上应用时，指的是矿质元素参加到细胞壁和原生质的相对永久的结构里，或者参与基本的代谢反应过程。盐类离子或分子的吸收，并非必然意味着它们的必将被利用。许多离子被植物吸收后，在多少是有些不定期的时间内，依然以离子的状态保存在细胞里。但这些离子，通常迟早终归要参与植物合成的极复杂的分子的结构中去，如贮藏蛋白质、糖苷等等；或者参与原生质和细胞壁的构成。因此，在离子的吸收及其利用之间，可以有一个相当的缓延时间。而且某些矿质元素，可以在一个植物器官中利用，其后从细胞成分中分解而释放出

来，并转移到其它植物器官中去，然后再加以利用。积累在细胞中的矿质元素的再分配，实际上决不是利用的情形，往往也会发生在植物体里。

15—11 必需元素和非必需元素

在植物组织中被鉴别出来的许许多多元素，只有少数元素被认为是必需的。大约在 1860 年开始进行了大量的广泛的研究，以确定那些元素对于绿色植物是必需的，那些元素不是必需的。从事研究这些问题的某些初期工作者，有德国植物学家 Sachs 和 Knop。他们用溶液培养的方法（参阅后面）进行了研究，而这些研究的结果又为以后许多工作者所证实：植物除了从水和大气中获得的 C、H 和 O 元素之外，唯一必需的元素就是 N、P、S、Ca、Mg、K 和 Fe，所有这些元素都是从土壤中进入植物的。

虽然在几十年的时间里，“十种必需元素”的论断，被牢固地恪守着，但是随着时间的推移，“十种必需元素”愈来愈引起怀疑了。可能由于化学药品不纯，灰尘或其它方面的原因，而使一些对植物是必需的元素混杂在杂质里，并没有被初期的研究者充分地注意到。也有可能有一些对植物需要量极少的元素作为未知污物存在他们的培养液中，而这些元素对植物的必要性被忽视了。由于近代，砂和溶液培养技术采用净化，极大地减少这样的可能性：即溶液中存有对生理上有重大影响的未被认识的元素。

由于采用净化方法所进行的精密研究的结果，现在已经普遍地认识到还有另外六种元素——B、Mn、Cl、Cu、Zn 和 Mo 也必须加到对绿色植物代谢是必需的那一群元素中去。所有这六种元素，在需要量上是极其微小的。因此，它们和需要量比较大的称之为大量元素不同，而叫做微量元素。长期来除了铁以外被认为是植物所必需的那 10 种元素，都被列入大量元素中。这就得出了 16 种元素，一般被公认为对植物是必需的元素。此外对于某些种类（特别是在藻类当中），还需要一些其它的元素，这将在本章的后面加以讨论。

15—12 矿质元素在植物体中的特殊作用

在这标题下，主要讨论的是被公认为植物所必需的元素 of 已知特殊作用。另外一些元素，显然只有对某些种类是必需的；还有另外某些元素，已经知道它们对植物有显著的影响，但还不知道是必需的元素，也将在这里讨论。

氮

虽然大气的组成，几乎有 80% 是 N_2 气，但是大多数植物却不能以这种形式直接加以利用。氮在土壤中作为硝酸盐离子，以相对地被氧化状态，便很容易地被大多数植物所利用。硝酸盐离子的氮一旦在植物体内，就会在一系列的反应中被不断地还原，最后便把氮结合到高度地还原的氨基酸的氨基中，和其它的化合物之中去（第十六章）。

正如前面所提过的那样，因为硝酸盐离子很容易从土壤中溶失，所以必须在农业实践中用施肥形式补充硝酸盐。对于某些农作物，铵盐的应用被认为是向植物供给氮素的很好的方法。

当缺乏氮素的时候，在植物代谢和生长发育的许多方面，都将直接地或间接地受到影响。氮是植物体内氨基酸、蛋白质、酶、辅酶、核酸、叶绿素、大多数植物细胞膜、许多植物激素和大量其它代谢上重要的有机化合物的结构成分。植物最典型的缺氮症状是显著降低生长速度，并显示出褪绿现象。后一种情形导致植物发黄，是因为降低了叶绿素的合成，使通常的类胡萝卜素明显地显现出来。由于可溶性的氮，在植物体内是很容易运输的，所以植物幼叶保留绿色的能力，往往比之老的成熟的叶子要稍微长久些。

硫

这一元素通常是适当地分布在植物全部组织和器官里。硫是构成半胱氨酸、胱氨酸和蛋氨酸的成分。一般来说，酶和蛋白质便是由这三种氨基酸构成的（第十六章）。维生素 B_1 和催产素都是两种重要的含硫的化合物。此外，硫也是辅酶 A 的成分。辅酶 A 涉及到

Krebs 循环（第十三章）和脂肪酸代谢（第十四章）的许多方面。硫还是芥子油糖苷如黑芥子硫苷酸钾的组成成分，这是许多植物种类，如芥菜、洋葱和大蒜特有的气味和香味的物质。

硫通常是由根部以 SO_4^{--} 离子的形式被吸收的，然而当大气中含有 SO_2 气体时，也可以由叶子吸收。但是我们应该注意到， SO_2 在很低浓度时，就能成为毒害植物的气体（第二十章）。虽然硫是以氧化态的形式进入植物体，但在形成氨基酸或者其它的含硫的有机化合物分子中，它通常还是还原为硫氢基（-SH）的。这样的合成和还原过程，大部分都在叶子里进行。在生活细胞中的有机分子硫，显然可以再转化为无机硫通常是硫离子。无机硫离子形式的硫，在植物体中可以再分配，并且在其它组织中在形成含硫的有机化合物时又重新利用。相当数量的硫可以从叶子用这种方法运送，到成熟的种子和果实里。

因为在大多数土壤中的硫是可以利用的，因此在农业肥料中很少需要加入含硫的盐类。一般来说在植物体内缺硫症状，类似于缺氮的症状。在缺乏硫的植物组织里，便有氨基酸和其它含氮化合物的积累，这大概是因为蛋白质的合成，不能保持同以植物体内有足够的硫时那样的速度进行的缘故。

磷

植物吸收的磷，主要是 H_2PO_4^- 离子。但是磷不同于氮和硫，在植物组织中不被还原，而是以高度地氧化的形式连结到有机化合物之中。磷参与组成磷酸糖、核苷酸和核酸等化合物。磷酸盐载体，磷酸化作用以及磷酸键中的能量，在脂肪、糖的代谢（第十四章）、呼吸作用（第十三章）、光合作用（第十章）和许多其它代谢过程中是头等重要的。

在成熟的植物中，极大部分的磷分布在种子和果实里，于它们的发育时期进行积累。在生长中的植物，其分生组织里磷的含量最丰富，这和代谢中的化合物，通过磷酸化作用，而起着重要的作用是一致的。

磷和氮在植物代谢中，在许多方面是相互作用的。当在植物组

织中可利用的磷很低时，便迅速地吸收无机氮化物，并在组织内积累起来。另一方面，当根的介质中磷的含量丰富时，对无机氮化物的吸收速度便降低下来。因此，施用磷肥可以改变植物体内氮的均衡状态。这种作用可以用这样的事实来说明，即当可利用的磷含量高时，植物往往能提早成熟，而磷酸的不足则能引起成熟延迟。显然，在缺乏磷的植物里，蛋白质的合成（第十六章）就不能以正常的速度进行。在植物生长的器官中，与蛋白质的合成速度降低有关系的，通常便是糖类的积累。在某些番茄、玉米和其它种类的品种里，与磷素不足有关的叶子变成紫色，恰好反映了叶子组织中含有有利于花青素合成的（第十四章）相对高浓度的糖类。还有一个很能说明问题的证据就是，当以有机化合物的形式（尿素）供应氮肥时，比之以吸收硝酸盐时，植物能更加迅速地吸收和积累磷素。

磷在植物中，很容易从一个器官再分配转移到另一个器官。在磷不足的时期，老叶中的大部分磷可以转移到其它组织，而正在发育着的番茄果实，当生根介质中的磷不能被利用时，甚至可以从幼叶获得磷肥。利用放射性磷的研究，有力地证明了磷具有高度的流动性，当外界磷的供应不足时，磷可以以很快的速度移向叶子外面，并进入正在生长着的组织之中。

钙

钙在大多数植物中，主要是分布在叶子里，而且也不同于磷和钾，它在老叶中要多于在幼叶里。例如分析草莓的结果表明，叶子中的钙，比之其花冠和根系加起来的总数量还要高出两倍多。植物组织中的钙，大部分是以在胞间层中果胶化合物的钙盐形式，永久地固定在胞壁里。在南瓜的叶子里，有70%之多的钙被固定在细胞壁上。许多植物种类的钙，是以非溶解性的草酸钙结晶状态存在的。钙也可以和其它有机酸结合形成盐，还和蛋白质分子相化合。钙离子通常是作为液胞液的一个组成部分而存在。

对于连续地生长着的顶端分生组织来说，钙是必须的。缺钙时，核分裂便成为异常状态，或者分裂被抑制。已经知道，在植物的氮素代谢中，钙也起作用。在缺钙时，至少在某些种类里不能吸收或

同化硝酸盐。但是有机态氮如尿素，在缺钙时却是氮的来源。这种现象可以解释为，钙在植物组织的硝酸盐还原作用中是重要的（第十六章）。

钙是植物若干种酶的一种活化剂。它对于激活淀粉酶是不可缺少的，就是为大家所知道的例子。此外，钙能活化在刺激花粉萌发和花粉管生长中的酶类。

钙是相对地固定的，并且当根系介质中缺乏的时候，在植物组织里的钙也不容易发生再分配。在植物的老叶里，钙的含量是相对地高的，而在同一时间和同一植物的幼叶里，却感到缺钙。但是，落花生在严重缺钙时，其老叶里的草酸钙晶体便消失，而在极幼嫩叶子里则重新形成。这表明，在某种程度上可以发生再行分配的过程。对于许多其它种类，也有类似的报道，但是不能以此认为，钙的再分配过程是很快的，或者能完全满足幼嫩组织代谢上的要求。

镁

镁是叶绿素分子中的矿质成分，因此大部分的镁，都分布在含有叶绿素的器官里。种子也同样地含有相当数量的镁。在土壤中的镁对于植物的需要量来说是相当充裕的，尽管也偶然发现有过缺镁的情形。镁的不足，往往会引起特征性的萎黄病的发展，并且在某些种类的叶丛上呈紫色。植物体中的镁，可以迅速地从老的器官再分配到新的器官里。

镁在植物的磷酸代谢中是起作用的，并因此间接地在呼吸的机理中起作用。它是许多酶类，包括某些转磷酸酶、脱氢酶和羧化酶的特殊活化剂。

镁也同样可以维持与蛋白质合成有关系的细胞器-核糖体的完整（第十六章）。当镁的含量非常低的时候，核糖体裂破为许多亚结构单位，这些亚结构单位不能长久地维持合成蛋白质的能力。

在溶液培养中存在着过多的镁，可以引起毒害作用，这种毒害影响可以用大量的钙加以抵销。在土壤中因镁引起的毒害作用不是普遍的，但在碱性土和蛇纹岩土中也偶尔会发生。

钾

钾不同于为植物所需要的其它大量矿质元素，我们还不是很清楚地知道，它参与那些对于延续植物生存所必需的有机化合物。钾在植物体中，主要是以可溶性的无机盐形式存在，但是在植物细胞里也发现有有机酸的钾盐。事实上，钾无论如何是绝对需要的元素，而且甚至于用化学上相似的元素如钠和锂也不能完全代替。在植物生长活跃的幼嫩部分，特别是芽、幼叶和根尖，钾的含量极其丰富，而在种子和成熟的组织里，钾的含量通常却是相对地低的。钾在植物代谢中的基本作用，主要是作为调节因子和催化因子。然而，正如在第六章中所阐述过的那样，钾离子的作用，也许在气孔的开放和关闭中，影响细胞的渗透势。

关于植物缺钾时会发生什么样的变化，对很多种类植物都有过大量的实验研究，提出过很多重要的报道。植物缺钾时比之钾的供应很充足时，其可溶性的氮化合物（氨基酸和酰胺）含量是相对地高的。另一方面在缺钾植物中，蛋白质的含量是相对地低的。这一事实指出：钾以某种方式参与由氨基酸合成蛋白质的过程。根据用氨态氮化合物和用硝酸盐分别作为生长氮源的对比试验，缺钾植物有着极其不同的习性表现，提出了进一步支持上述的假设。植物如用氨态氮时，便立即显出严重伤害的症状，这显然是由于氨在组织中迅速地积累所引起的。还原性的氮化物，不能用以合成蛋白质，并因此引起中毒量的氨在茎和叶子中积累。

钾的供应不充分时，也会妨碍糖的代谢。有证据表明，严重缺钾时，光合作用受到抑制而呼吸作用则增强。钾含量低的影响，首先是明显妨碍氮的代谢，由于蛋白质合成的破坏，从而可以导致组织中糖的含量开始增加。但当缺钾的情况继续延长下去时，糖的含量迅速减少，这或许是由于光合作用降低，而呼吸作用增强的缘故。

钾在植物中的流动性很大，它在体内的再分配发生得很快，而且在植物的生活史中或多或少是连续地进行的。老的叶子和其他器官，经常地损失钾元素并转移到正在生长着的区域。这些正在生长着的组织不同于生理上已减弱活力的细胞，它们活跃地生长着，并

具有极大的积累钾的能力。

在植物细胞中，钾离子通常是最丰富的单价的阳离子。虽然它是不能完全用任何其它元素代替的阳离子，但是当在大麦的培养液中缺钾时所引起的症状，在无钠离子存在时，比之有钠离子存在时，显得更加严重，也来得更快。因此，至少在植物生长的早期阶段，至少在某些种类里钾可以部分地用钠来代替。

铁

在土壤中缺铁，除了实际上没有铁之外，通常是由于铁具不可溶性而引起的。一般来说，在相对酸性的土壤里，可溶性盐类的铁，比之在近似中性或碱性的土壤中，其比例要大些。缺铁的最普遍原因之一，是在土壤中有过量的石灰。但是，即使在碱性土壤里，由于在土壤颗粒和根系表面之间的密切接触，植物也可以吸收若干铁离子。

铁对于绿色植物叶绿素的合成，是绝对必需的。缺铁时，就会引起特征性的萎黄病的发展。但是，铁却没有参与构成叶绿素分子。植物组织中，铁的状态，常常也是影响叶绿素合成的决定性因子。由于缺铁引起的萎黄病，有时也出现在铁含量和绿色叶子一样地丰富的叶子里，这是由于萎黄组织中存有无效形式的铁的缘故。在生理上活跃的铁是二价铁离子（尽管通常吸收的是三价铁离子）。在细胞内铁离子是很容易被还原的，其还原的速度似乎受着细胞中锰离子的数量所影响，这将在后面进行讨论。

若干酶类和生活细胞呼吸机构中的载体，是铁化合物，如过氧化氢酶、过氧化物酶、铁氧（化）还（原）蛋白和细胞色素等就是比较明显的例子。铁离子以许多化合物的形式，参与细胞的氧化机构，无疑这是铁离子在细胞的代谢中，最为重要的作用之一。

在植物组织中，铁的比例数量是很低的，它的大多数存在于有机化合物的结构之中。铁离子是植物中所有最为固定的元素之一，很少从一个组织再行分配转移到另外一个组织。如果把原先供给有铁离子的植物，转移到缺乏这种元素的培养液之中，则其后发育的新叶子便显示出显著的缺铁萎黄病，而老叶依然保持着正常的绿

色。这一事实生动地证明了，铁离子不会大量地从老叶转移到幼叶之中。

锰

植物对于锰这种元素的要求，只是很少的数量。除了很低的浓度以外，锰的化合物对于植物是有显著毒害的。在植物体的生理上比较活跃部分，特别是在叶子里，锰的含量通常是比较丰富的。它相对地是一种固定的元素，很少从植物的一个部分转移到另外一个部分去。

锰在植物中，无疑地是作为主要的或者辅助的活化剂而起作用。它或许是氧化还原现象中起支配部分，特别是在关于铁的化合物方面。如果不是某些氧化剂妨碍的话，通常吸收的是三价铁离子，并在细胞中被还原为二价铁的状态。根据某些研究，锰有起着氧化剂的作用。因此，锰元素过多，会引起可利用的铁转变为生理上不活跃的三价铁的状态，使植物缺乏铁的症状。

锰是很多酶系统的一种活化剂，包括前述的被镁所催化的若干相同酶类。

锰，在某些方面同叶绿素的合成有关系，因为这种元素不足时，叶绿体便立即受到影响。由于锰的不足而引起的萎黄病，和因缺铁或缺镁所引起的萎黄病相比较，从外表上看是有差别的。

某些植物营养缺乏病，被追查到组织内锰数量的不足。比较了解的某些例证，是燕麦的灰色斑点，甜菜的黄色斑点，和油桐树的焦灼病。在土壤中锰的不足，最大的可能是发生在土壤反应比较碱性的时候。由于土壤条件而引起锰的毒害并不普遍，但是偶然的情形也是有的，在酸性土壤里，尤其是这样。

硼

一般来说，虽然对于这种元素的需要量很少，但是不同的植物，对于硼的需要量在相当的范围内有差异。应用液培和砂培技术研究指出，某些种类如番茄、胡萝卜只需要微量的硼(低于1ppm)就能很好发育，而另外一些种类如甜菜和石刁柏，除非硼的有效浓度达到10—15ppm，否则就不能极好地发育。硼的缺乏，通常将引起

茎和根的尖端分生组织的细胞死亡或严重伤害。对这种植物组织的伤害可追溯到高浓度的酚类化合物。当有硼存在时，将有助于抑制酚类化合物的合成。这种抑制作用的某些普通规律，近来已经找出。酚类化合物的合成，涉及到4-磷酸赤藓糖作为它的分子来源。4-磷酸赤藓糖也是磷酸戊糖途径的中间产物（第十三章）。当硼在正常的水平下存在时，磷酸戊糖途径和酚类化合物的合成途径，普遍地都受到抑制。实际上代谢的阻塞，被看作是发生在磷酸戊糖系统中的6-磷酸葡萄糖酸与硼形成络合物的时候。于是6-磷酸葡萄糖酸在磷酸戊糖途径中便不能再进一步的综合。在硼不足的情况下，这样的络合物不能形成，因此未受阻塞磷酸戊糖反应便导致大量的4-磷酸赤藓糖的积累，依次使酚类化合物的合成速度过于快速，结果便引起植物组织受到损害。

在多数植物中，硼是不容易流动的元素。它在叶子里的含量是最高的，并以某种方式固定在叶子里，使它不能转移到其它组织。某些研究的结果指出，硼对于植物体中碳水化合物的转运是必需的。在分生组织、根、果实和贮藏组织中的硼浓度远低于叶子中的硼，当硼大量地存在于植物下层叶子而引起伤害的同时，顶端分生组织的细胞，却可能显出硼不足的症状。

硼能刺激某些植物种类花粉管的生长，但是硼在花粉管中的作用，显然是不够了解的。

植物许多生理病，已被认为是由于组织的缺硼所引起的。这些有甜菜腐心病、马铃薯的卷叶病、芜菁的褐芯病、花椰菜的变褐等。由于硼的毒性伤害，也同样普遍地发生在大田栽培的植物。用含有硼的化合物液的水灌溉，往往也会引起植物中硼毒。

锌

除非是很稀浓度，锌对于植物是非常有毒性作用的元素，但对于维持正常的植物代谢，却需要微量的锌。缺锌就会引起根尖的结构异常，生长矮小，没有种子形成。

已经知道，锌是碳酸酐酶和谷氨酸脱氢酶的成分，并且至少还是某些酶系统的一种活化剂。同时锌对于吲哚乙酸的合成（一种主

要植物激素)也是必需的。

许多病态,尤其是树木的病态,被认为是由于缺锌所引起的。这些有美洲山核桃的丛生、多种落叶性果树的小叶病、油桐树的青铜病和玉米的白色芽状物等。当锌缺乏时,果树和其它植物种类的异常生长的习性,可能是或者至少部分地由于在合成吲哚乙酸中没有得到所必需的锌的缘故。

铜

铜,也类似于锌,除非是很稀的浓度,铜对植物也有极其剧烈的毒性作用。因为铜是某些氧化还原酶的成分(如酪氨酸酶和抗坏血酸酶以及质体蓝素)(第十章),因此它必然是至少部分是,在植物代谢中参与氧化还原反应。

柑桔类和某些其它树木的枯梢病,以及所谓“开垦病”,都被认为是由于缺铜所引起的。后一种病是在北欧的植物中发现。在这些国家里的牧畜草场很容易发生缺铜症。

钼

钼是明确地属于必需的元素之一,其需要量是很微小的。在番茄的培养液中,只要有1/亿(1/100,000,000),就足以防止因钼的不足而引起的症状。通常是以钼酸盐离子的形式补充钼元素的。钼在植物中的作用之一,便是在把硝酸盐还原为 NH_3^+ 的催化酶类中,起一部分的作用。

在以下一些地区的土壤里,发现钼是缺乏的。如澳大利亚、加利福尼亚、新泽西(州)和中欧一些地区。在这些土壤里,以很低的比率,施用 MoO_3 可以显著地增加生长在这些土壤上的农作物的产量。钼过多对动物也是有害的。英国某些地区所发生的牧畜流泪症,就是由于在食物中含有过多的钼的缘故。发生这种病的地区,其土壤中钼的含量是相当丰富的,并且往往有大量的钼的化合物积累在许多饲料植物里,动物是在吃了这种饲料的嫩叶,获得这种钼元素的。

氯

氯似乎是普遍地存在植物里,而且显然几乎完全以可溶性的无

机氯化物的形式存在。多年来以相当数量的氯化物补充给植物所获得的实验结果是很紊乱的。在某些种类里，观察到有良好的影响；而在另外一些种类里，由于补充氯化物而妨碍植物的生长；还有一些种类，没有观察到有明显的影响。但是，根据最新的研究指出，氯是植物所必需的微量元素。氯似乎是在光合作用的水解反应中，作为酶类的活化剂而起作用的。

本来就起源于盐沼土和盐（渍）土中的植物，能够忍受土壤中相当大量的氯化物（通常是氯化钠）。石刁柏就是一种栽培作物的例子，这种植物不仅能够忍受而且实际要用氯化钠来处理，才能发育良好。

钠

或许除了某些盐生植物而外，现在还不能令人信服地证明，钠在高等植物的代谢中，实际上是必需的，但是，在灰分中钠是稳定的，往往还有相当大的数量。而且把钠化合物加到土壤中，发现对许多种类植物的发育更旺盛。这种效果对于某些植物种类来说，只有当土壤中缺乏钾的时候才能成立；但对于另外一些植物种类来说，则又只有当土壤中存在充足的钾时，才获得这种效果。属于第一种植物的植物有大麦、胡萝卜、棉花、亚麻和番茄；属于第二种植物的植物有芹菜、菜用甜菜和糖用甜菜、芜菁和蕻达菜。

钴

虽然还不明确地知道，钴是否高等植物的一种必需元素，但是它可以明显地影响着植物的代谢和发育。已经知道，钴离子能活化某些植物酶类，如某些羧化酶和缩氨酸酶。钴也同样能增加对褪色叶子和某些其它植物器官在扩大生长和延长生长方面的影响。缺钴能引起牛和羊的一种病态的发展，这种病有许多名称（蓬头呕心病、Morton Mains病），并发现存在于世界上相当广阔的地区，如苏格兰、新西兰和澳大利亚。这些病可以用钴盐处理土壤的方法来对付。这样处理后就能增加饲料中钴的含量。事实上，钴是维生素B₁₂的一种成分，可能和动物缺这种元素病有重大关系。钴是蓝绿藻某些种类所必需的微量元素。

钒

虽然还不明确地知道，钒是否高等植物所必需的元素，但至少是某些种类绿藻所必需的微量元素。

硅

这种元素在某些植物的灰分中，有着很高的百分比含量，特别是许多禾本科植物和木麻黄属植物的地上部分更为显著。在树皮里，硅的含量也是相对地丰富的。因为硅大量地存在于许多植物种类的灰分里，因此，早期的研究者便相信，硅是植物的生活所必需的元素。但是在很多年以前就已经知道，即使那些含有极丰富的硅植物品种，在没有硅加入的培养液中，也能生长到成熟。另一方面，利用甜菜、大麦和向日葵试验所获得的某些研究结果，至少对于某些高等植物来说，极力建议还是需要少量的硅。对于硅藻的正常发育来说，已经明确地知道，硅是必需的元素。

铝

虽然存在土壤中的铝，主要是不可溶性的形式，但却是含量最丰富的元素之一。在比较酸性的土壤中（pH 值低于 5.0），其可溶性铝的含量，通常要大于 pH 值高的土壤。

尽管在大多数植物的灰分中，所含的铝化物，其百分比是很低的，但铝是普遍地存在于植物之中。通常没有把铝看作是一种必需的元素，但至少对于某些种类来说，却需要微小的数量。

绣球花 (*Hydrangea macrophylla*) 的颜色与花组织中铝的含量有关系。蓝色花比粉红色花的含铝量要多一些。把可溶性的铝化合物，加到生长有绣球植物的土壤中，其花色便由粉红色变为蓝色。

硒

多年来就已经知道，在北美洲西部的大平原某些地区，发生的通常叫“硒毒病”是一种严重的并且常常是致命的家畜病。这种病的起因，长时期以来并不了解，但后来已经被认识到是由于中硒毒而引起的。这种病的分布，和含有硒的土壤分布是密切一致的。这种土壤普遍地分布在从阿伯特 (Alberta) 和萨斯堪秋文 (Saska-

tchewan) 越过美国而进入墨西哥的狭长地带, 同时世界上其它一些地方也有发现。原产于含有硒土壤中的某些植物, 特别是黄耆属(一种野豌豆), 有相当大量的硒积累。由于牛、马、羊吃了这种植物的嫩叶而普遍地引起硒中毒。另一方面, 许多植物种类包括大部分农作物却只有极少量硒积累, 甚至于生长在含硒量相对地高的土壤中也是如此。后一类植物, 即使培养液中硒的浓度相对地低时, 便已显示出中硒毒症状。相反, 积累硒的植物种类中, 其硒的含量可以达到为不积累硒的种类的 100 至 10,000 倍, 而没有遭到伤害, 这就表明, 硒对于这些植物来说, 可能是必需的元素。

15—13 缺乏矿质元素症状

在土壤中或者其它的培养基里, 任何必需矿质元素的不足或者缺少, 生长在那里的植物, 迟早都将明显地表现出一种或多种变态的生长症状。如果是由于一种或多种原因, 而在植物代谢中不能加以利用的话, 则缺乏矿质元素的症状, 甚至于可以发生在植物组织中有这种元素存在的时候。例如硝酸盐的还原过程, 由于某些原因受到阻碍时, 即使组织中含有丰富的硝酸盐, 植物也会显示出缺乏氮素的症状来。

一般来说, 缺乏某一种元素的症状, 对于所有的植物种类, 大体上是类似的。但是在某些种类里, 缺乏症状多少会显示出某种特殊的状态来。例如在许多植物种类的叶子里, 由于锰的不足所引起的特征性的症状是, 花斑的萎黄病的发展。但是在玉米和其它禾谷类的植物里, 由于缺锰所引起的萎黄病征是, 呈现出黄色绿色交替的花纹沿叶子纵长方向连接成的条带状。在木本植物缺乏某种元素的症状, 往往也稍微不同于草本植物。因此, 分别研究每一种植物缺乏矿质元素的症状是极其重要的。一俟代表某一种植物的营养缺乏症状被鉴别出来后, 就能帮助我们诊断出这种植物在自然条件或栽培条件下的反常发育。

在植物里相对地固定的元素, 如铁、锰、硼、钙等, 其缺乏症

最初是表现在幼叶里。而另一方面，相对地易变动的元素，如氮、磷、钾和镁等，其缺乏症首先是表现在老叶里。在烟草中各种缺乏元素的症状如图 15.7 所示。

已编有为许多植物种类的缺乏不同矿质元素症状的检索表。表 15.4 便是这样检索表的一个例子。

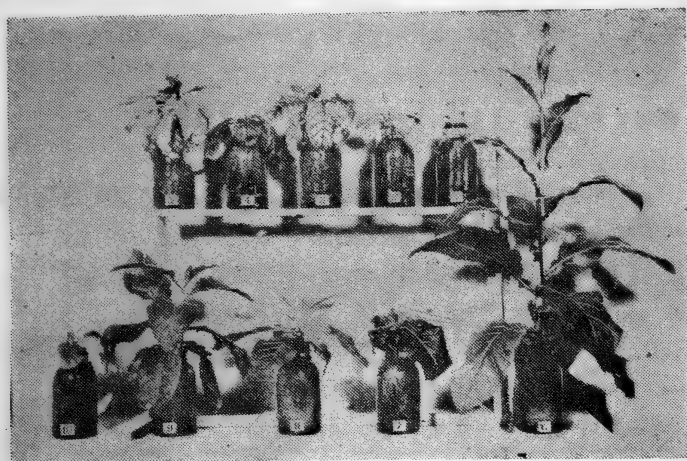


图 15.7 烟草缺乏矿质元素症状图。缺乏的元素是

1. 氮 2. 磷 3. 钾 4. 钙 5. 镁 6. 完全溶液
7. 硼 8. 硫 9. 锰 10. 铁

表 15.4 烟草缺乏矿质元素症状的检索表

- A. 局部地影响老叶，或者多少影响到整株植物。
- B. 局部的，下部叶子显出锈斑或萎黄，具有或者不具有坏死斑点，下部叶子很少有或者没有干枯状。
- C. 下部叶子弯曲或卷缩向下，在叶子的顶端和边缘具有黄化斑块和坏死斑点……钾。
- C. 下部叶子，在主要叶脉之间失去绿色，叶缘和叶的顶端显出由淡绿色到白色，典型地是没有坏死斑点……镁。
- B. 一般的，下部叶子也有黄化和干枯或呈“灼伤”。
- C. 植物淡绿色，下部叶子黄色，干枯至淡褐色，植株矮小……氮。
- C. 植物深绿色，与长度相比叶子狭窄，植株矮小……磷。

- A. 局部地影响由上部叶和叶芽组成的末梢生长。
- B. 枯梢（包括顶芽）。在此之前，组成末梢生长的幼叶的顶部或基部发生特殊的扭曲和坏死。
- C. 组成顶芽的幼叶，最初变成淡绿色，其次是顶端特有的向下钩弯，再其次是出现坏死。如果还继续生长的话，则上部叶子的顶端和边缘便完全消失……钙。
- C. 幼叶收缩，而基部淡绿色，其后在叶子基部多少有些腐朽，如果依然继续生长，则叶子扭曲或者畸形发育，损破叶子呈维管束组织黑心朽烂……硼。
- B. 顶芽依然活着，上部的叶子和叶芽萎黄，有或者无坏死斑点，叶脉淡绿色或深绿色。
- C. 在幼叶中，萎黄叶有扩散型的坏死斑点，细小的叶脉依然保有绿色，形成有变化的外表面……锰。
- C. 幼叶无坏死斑点，萎黄包括或不包括叶脉，至叶子呈深绿色或淡绿色。
- D. 幼叶具有淡绿色的叶脉，或同叶脉间组织一样的阴暗色。淡绿色而不是白色或黄色。下层的叶子没有枯萎……硫。
- D. 幼叶萎黄，主脉比之叶脉间的组织，具有特殊性的深绿色。当叶脉失去其颜色时，整个叶子组织便都是白色和黄色……铁。

15—14 液培和砂培

我们了解矿质元素在植物体中的作用，大部分是通过溶液培养实验的方法获得的。把植物放在溶液和沙基中培养，让其生长，是植物生理学家最为广泛利用的实验技术之一。所需的溶液，往往不适当地叫做营养液，它是把必需的盐类按一定的比例溶解在蒸馏水中配制成的。对于那样的溶液来说，有许多配方可以采用，但是对于大多数植物的生长，其完全培养液在很多公式化的归类上，几乎是同样有效，也就是溶液中包含有植物所必需的全部矿质元素，每一种元素的浓度，不要超越最适宜值的范围太远。一种含有以下浓度的四种主要盐类的溶液，作为液培或砂培的介质，对于许多植物

的生长来说，被认为是良好的：

0.003M $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ，0.002M KNO_3 ，0.002M MgSO_4 和0.002M KH_2PO_4 。六种大量元素的离子，是由这四种盐类供给的。把一种含有足量铁离子的乙二胺四乙酸（EDTA）溶液加进去，使溶液中的铁离子浓度达到5ppm。微量元素是按照1毫克对1公升培养液的比例附加进去的。这些微量元素的溶液，每公升含有如下数量的化合物：

H_3BO_3 ，2.5g； $\text{MnCl}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ ，1.5g； ZnCl_2 ，0.10g； $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ，0.5g； MoO_3 ，0.05g。

对于农作物大规模地采用砂培和液培技术（水耕法），已经被证明是完全可以行得通的。但是，除了某些特别的情形而外（例如在孤立和荒芜贫脊的岛屿上栽培蔬菜作物或培育高单位值温室作物），商业性规模采用的液培和砂培技术，现在看来并不是经济可行的。

第十六章 氮代谢

在所有的生物体中，含氮的化合物均位居于代谢的中心位置。因此，在本书中将自然地把它放在中心位置上讨论。植物体内所有含氮的化合物，以蛋白质最为重要。之所以重要的一个原因是，所有的酶基本上都是蛋白质，尽管并非所有的蛋白质都在植物中起着酶的催化作用。

虽然蛋白质是重要的，并在代谢过程中起着中枢的作用，但它们并非是植物代谢上唯一重要的含氮化合物。另外一些重要的化合物尚有氨基酸、核苷、核苷酸、核酸、色素、辅酶、植物碱、酰胺、生长素和细胞分裂素等。这许多化合物，在生理上的作用，将在这一章书的后面或本书的其它章节中分别予以讨论。

16—1 蛋白质

蛋白质分子的分子量是相对地巨大的，在结构上也极其复杂。蛋白质和水，共同是原生质和细胞器的主要组成部分。蛋白质也可以以贮藏养料的形式存在于植物细胞里，特别是在许多种类的植物种子里。这些贮备的或贮藏的蛋白质，在某些性质方面不同于原生质中的蛋白质。但是，在基本结构上这两类蛋白质显然是本质上相似的。

所有的蛋白质，都含有碳（占50—54%）、氢（约占7%）、氮（占16—18%）和氧（占20—25%）。虽然某些动物蛋白质不含硫，但在所有植物蛋白质中都含有硫元素，然而它的比例决不会超过2%。

不过它的百分组成，并不表明蛋白质的结构概念，也没有得出

巨大分子量的概念。即使是最小的蛋白质分子，其分子量至少也有10,000，而某些最复杂的蛋白质分子，其分子量可以达到一百万。这些庞大的分子结构将在后面更详细地予以讨论。

16—2 氨基酸

当用酸、碱和适当的酶水解蛋白质时，便获得水解作用的产物——氨基酸的混合物。因此十分明显，氨基酸是组成蛋白质分子的结构单位。

如同它的名字所指示出来的那样，氨基酸是具有酸和胺性质的化合物。每个氨基酸至少含有一个羧基 ($-\text{COOH}$) 和一个或几个氨基 ($-\text{NH}_2$)。即使在植物中尚有其它氨基酸，我们的注意力也只限于已经知道的组成蛋白质的二十种氨基酸 (表 16.1)。

表中列出两种氨基酸——半胱氨酸和蛋氨酸是属于含硫的氨基酸。其它含硫的氨基酸是胱氨酸，它是由两个半胱氨酸以-S-S-键结合，并除去 2H 而形成的。胱氨酸的合成，只能是在蛋白质合成的最初阶段完成以后的事情。列入表 16.1 中的天门冬酰胺和谷氨酰胺这两种化合物同时都是氨基酸和酸性酰胺。这两种化合物将在这章书的后面更详细地讨论。吡咯氨酸是一种亚氨基酸，也就是用 $-\text{NH}$ 基去取代氨基酸中的 $-\text{NH}_2$ 基。

在所有列出的氨基酸中，其氨基或者任何一个氨基 (如果有两个以上的话)，总是附在 α -碳原子上。 α -碳原子是紧接在 $-\text{COOH}$ 基上的。但是，对于植物体中的非蛋白质氨基酸却是不适用的。此外所有列入表中的氨基酸，除甘氨酸外其碳原子是非对称性的，而且在理论上这些分子可能存在着 D-型和 L-型两种形式。所有组成蛋白质的氨基酸，都有 L-型的构型。

表 16.1 组成蛋白质的氨基酸

甘氨酸 $\text{CH}_2(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$

缬氨酸 $\text{CH}_3 \cdot \text{CH}(\text{CH}_3) \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$

异亮氨酸 $\text{CH}_3 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}(\text{CH}_3) \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$

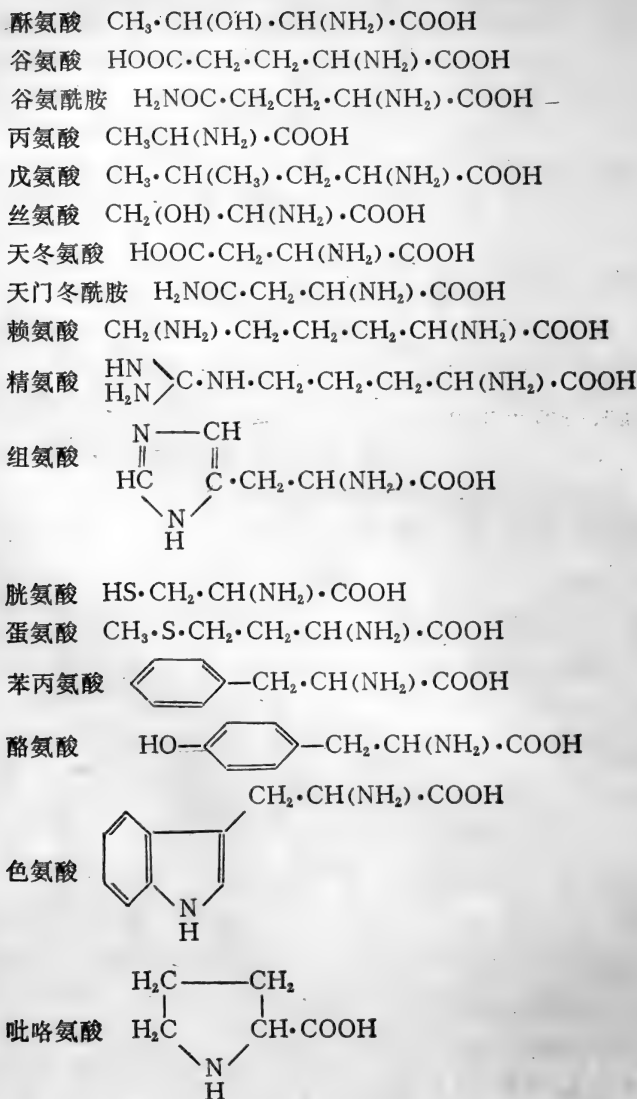


表 16.1 所列举的二十种氨基酸，有八种氨基酸——甘氨酸、色氨酸、苯丙氨酸、酥氨酸、缬氨酸、蛋氨酸、戊氨酸和异亮氨酸，被认为是必须在人类和高等动物的食物中补充加入的氨基酸。因为动

物体不能合成这些氨基酸，至少是合成的数量不足以维持它们正常代谢的需要。在人类和高等动物的营养中，这八种氨基酸最根本的来源是植物。

16—3 植物利用的氮化物来源

高等绿色植物，在合成含氮的有机化合物中，不能直接利用大气中的氮素，而大部分由岩石风化而来的土壤颗粒本身并无氮素。即使不考虑由于淋溶作用以及在农业区由于收割和放牧把植物覆盖物带走而使土壤的氮化物不断减少，也几乎没有什么土壤的氮素是不缺乏的。显然在土壤中存在补充氮素的过程，以使土壤中的氮素不断地得到补充供给。

在闪电（击）时形成少量的氮的氧化物和洗涤大气中的氨，通过下雨的方法而下降到土壤之中。世界上许多地区，每年都有大量的氮肥施到农业土壤里。地球上广泛的生物固氮作用过程，是维管束植物获得氮素的非常主要的来源。这个过程和其它的几个同样过程，将在下一段予以讨论。

固氮作用

固氮作用过程，是野生植物大部分氮素来源，而且在很大程度上也是农作物所利用的大部分氮源。固氮作用就是生命有机体把大气中的氮转变为含氮有机化合物的过程。已经知道固氮作用过程不能由任何维管束植物本身去完成，但却可以在许多种类的细菌里、蓝绿藻里以及至少某些种类的真菌和放射菌里进行。

在固氮细菌里的固氮作用，已经进行过最广泛的研究。这些固氮的有机体可以划分为两个主要的类群：（1）从土壤中腐败的有机质里获得能量的寄生固氮菌，（2）生活在植物根系里，特别是在豆科植物根系里的共生固氮菌。

已经知道，至少有 15 个属自由生活的寄生菌能固定大气中的氮素，而且仍有更多在发现之中。*Azotobacter*（固氮菌属）和 *Clostridium*（梭菌属）是这些固氮菌中最熟悉的种属，它们在农业

土壤中被最充分的研究过。前者是类似球菌的好气性有机体，后者是杆状的嫌气性细菌。这两属种类的细菌，普遍存在于透气良好的土壤中。好气性固氮菌分布在土壤颗粒的表面周围；嫌气性细菌，分布在土粒聚合体的内部，或者氧气已经用完的局部的土壤区域里。这些细菌利用由于有机体腐烂分解而来的碳水化合物和其它物质，作为能量和基质的来源，以有机化合物的形式去固定大气中的氮素。

共生固氮作用，大部分是由杆状细菌——苜蓿菌群(*Rhizobium*) 属的活动引起的。这些细菌侵入寄主性豆科植物根毛的尖端，并深入根的外皮层区域，然后形成瘤状物（后面将有描述）。在细菌的小种和被它侵入的特有寄主植物之间，有着相当的专一性。细菌在代谢过程中所必需的碳水化合物和其它种类的有机化合物是从寄主植物中获得的，然后由这些碳水化合物和来自大气中的氮合成含氮的有机化合物。

在某些栽培的豆科植物中，如紫花苜蓿、三叶草和大豆等的共生固氮过程，被广泛地研究过。许多豆科植物，大部分属于野生种类，都附生有共生固氮菌。其中至少是绝大部分（如果不是全部的话）豆科植物，已经成了固氮细菌的伙伴，在根部形成瘤状物。侵入的细菌就在瘤状物中繁殖生长。由细菌合成的大多数含氮有机化合物，始终保持在寄主里面。这些含氮有机化合物，在细菌的代谢中并没有被利用，但却被寄主有效地利用。例如，估计在大豆植物根瘤内由细菌固定的氮素，大约有90%被共生寄主所利用。在某些情况下，有若干含氮化合物从根瘤中转到土壤里面去，供在那里生长的其它植物所利用。含氮的化合物，也可以通过连带固氮菌的植物根系脱离植株的途径，或由于带有固氮菌的根系腐烂而补充到土壤里。

由细菌把氮还原的代谢过程，还不很了解。显然通过一种叫做固氮酶把分子态的氮还原为氨的过程，其所利用的还原剂至少是间接地来源于寄主植物。因此，形成的氨作为氨基合到谷氨酸或类似的化合物上去，大概就是通过类似于在这一章后面所叙述的反应完

成的。为了细菌的固氮作用，有三种元素—铁、钼、钴是必须的。

在大部分属于多年生木本的非豆科植物中，有共生固氮作用和根瘤形成的种类，已发现超过 200 种。因此，许多具有此种特性的植物，能够开拓生长在极其缺乏氮化物的土壤中并不是意外的事情。例如，固氮的桉木就是近来扩展到极其寒冷的阿拉斯加地区的首要植物之一。与这些固氮植物共生的微生物，最普遍的似乎是放射性细菌。

已经知道有 40 种以上的自养蓝绿藻具有固氮的能力，而且还有更多的种类将被发现。例如散链藻属 (*Anabaena*)、眉 (蓝) 藻属 (*Calothrix*)、筒孢 (蓝) 藻属 (*Cylindrospermum*)、念珠藻属 (*Nostoc*) 和多列藻属 (*Stigonema*) 就是其中的某些固氮菌种属。这些藻类大部分独立地生活在水中，至少也是生活在潮湿的栖息地里。例如在稻田里和水田上的固氮作用，大部分就是由蓝绿藻进行的。在地球表面上，海洋占据着 $\frac{4}{5}$ 的面积，在这广阔的海洋栖息地里，也象在淡水中一样，蓝绿藻也许是最重要的固氮微生物。

氮化作用

动植物组织中的复杂氮化物，在它们腐烂过程中被分解为许多简单的化合物，大部分氮以氨的形式被释放出来。此过程便叫氮化作用，它是由包括有细菌、真菌和放线菌在内的多种类型的微生物活动所引起的。

硝化作用

在蛋白质分解中形成的氨和其它有机氮化合物，可以通过好气性的硝化细菌把它转变为硝酸盐。这过程是分两步进行的，第一步是把氨氧化为亚硝酸盐。参加这一步氧化的有机体是亚硝化毛杆菌 (*Nitrosomonas*) 和亚硝化球菌属 (*Nitrosococcus*)，这是人们最熟悉的两个种属。它们不能再进一步氧化亚硝酸盐，但是亚硝酸盐可以通过另外一种不同的生物—硝化杆菌 (*Nitrobacter*) 把它氧化为硝酸盐。所有这些生物在形态上彼此是不相同的，但在生理上它们利用水和二氧化碳合成碳水化合物时，由氨或者亚硝酸盐的氧化作

用中获得能量来源却是相似的。因此，它们全都是化能自养型植物。

反硝化作用

许多生物能够把硝酸盐还原为亚硝酸盐和氨。正如后面将要讨论的那样，这过程普遍地发生在高等植物组织里。但是某些土壤中的生物，能够把硝酸盐逐步地一直还原到分子态氮。这些生物通称为反硝化细菌，而且其中许多反硝化细菌的种类，也许大家都很熟悉。反硝化作用只能在缺 O_2 的条件下进行（例如在长期被水淹的土壤里），而且在土壤中当碳水化合物的供应极其充分的时候最有效果。在耕作的土壤里，此过程不是普遍地发生的。

16—4 从土壤中吸收的含氮化合物

如同前面所述，许多维管束植物所利用的氮，均来源于自由生活的或者共生微生物的固氮活动。被共生根瘤微生物成功地固定的氮素，可以无需通过土壤的媒介作用而直接被高等植物所利用。但是被自由生活的固氮生物成功地固定的氮素，则如同其它必须的有效氮源一样，必须通过土壤作媒介才被高等植物所利用。一般来说，作为植物所利用的氮源共有四个类型的化合物：（1）硝酸盐，（2）亚硝酸盐，（3）氨的化合物，（4）含氮的有机化合物。对氮离子的吸收机理，本质上被看作是类似于吸收其它离子的机理（第15章）。

许多植物吸收的氮素，大部分属于硝酸盐的形式。但是，正常地代谢的植物，只含有少量的硝酸盐，因为当植物吸收的硝酸盐离子一旦进入植物体后，几乎就立即被还原为其它形式的化合物。但是在某些条件下，植物组织内部也积累有相当大量的硝酸盐而无毒性影响。被积累的硝酸盐，随后可以在植物的氮代谢中加以利用。有时在植物中已显示出氮素不足的严厉症状时，植物体内却依然存在有相当数量的硝酸盐。尽管这些植物能吸收硝酸盐，但由于植物内部的代谢状态，以致使它们在有机氮化物的形成中不能利用这些硝酸盐。

正如下一段中所指出的那样，植物利用硝酸盐的第一步是把它还原为亚硝酸盐。因此，植物利用硝酸盐作为氮源是可能的，而且这一假定已被液体培养的实验所证实。但对于自然界中的植物来说，利用亚硝酸盐作为重要氮源，要是有的话也是很少的。

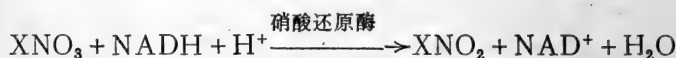
生长在砂培和液培的适当条件下的许多植物种类，当施用氮源是铵盐时也和施用硝酸盐一样发育良好，甚至发育得更好。这是不足为奇的，因为在铵的化合物中氮属于高度还原的形式，它类似于在氨基酸中或相关化合物中的氮素。在某些土壤里，铵的化合物有可能是供植物利用的氮的主要形式。显然在美国北部的酸性灰化土和南部未开垦的土壤里就是这样的情形。这些土壤硝酸盐的含量很少，但却有相当数量的铵的化合物，植物生长在这些土壤里，显然是从铵的化合物中摄取氮素。氮离子不同于硝酸盐离子，它在植物中的积累很少达到一个可观的含量。甚至当把铵肥施到农业耕作的土壤时，如果不是绝大多数的话至少也有相当部分的氮是以硝酸盐的形式而被植物吸收的。因为在这些土壤中，由于硝化细菌的活动，硝化作用往往是非常有效的，从而引起铵的化合物很快地转变为硝酸盐。

由于有机遗体的腐烂，在大多数的土壤里至少存在有少量的氨基酸和其它的含氮有机化合物。这就足以证明植物可以吸收并利用这些化合物去合成蛋白质。此过程非常有可能发生在有机物质的含量极其丰富的土壤里。

16—5 硝酸盐和硫酸盐的还原作用

因为在硝酸盐中的氮属于高度氧化的形式($-\text{NO}_3$)，而在植物体内的氨基酸和其含氮的有机化合物的氮素是高度还原的形式(通常为 $-\text{NH}_2$)。所以很显然凡是来自硝酸盐的氮，在氨基酸和其它含氮的有机化合物的合成中，第一步便是氮的还原作用。硫也有类似的情形，植物所吸收的硫酸是高度地氧化的($-\text{SO}_4$)，而加入在氨基酸和其它有机化合物中的硫是还原的形式(通常是 $-\text{S}-$ 或 $-\text{SH}$)。硝酸盐的还原过程和氨基酸的合成有密切关系，这将在下一段中加以叙述。

在硝酸盐的还原过程中，第一步是由硝酸盐转变为亚硝酸盐，已经很清楚地被证明了。催化这反应的诱导酶类(第九章)——硝酸盐还原酶也已经从高等植物组织中以及从细菌和某些真菌中分离出来。还原作用的过程可简述如下：



在还原作用中，除了需要 $\text{NADH} + \text{H}^+$ 提供能量以外，还需要钼和 FAD 作为共同因子。由亚硝酸盐再进一步还原成为 NH_3 ，大多数还得经过次亚硝酸盐和羟胺的中间步骤。对于这样的任何一个步骤来说，不但需要其它酶类，而且还需要还原吡啶核苷酸作为必须的能量来源。但是在细胞里通常并没有大量的 NH_3 积累，因为所形成的 NH_3 几乎是立即就在氨基酸的合成中或类似化合物的合成中被同化了。

温度显著地影响着植物体内硝酸的还原能力。例如，番茄在 13°C 时虽然对硝酸盐的吸收速度很快，但是硝酸盐的还原和有机氮化物的合成速度非常缓慢。另一方面，在 21°C 时硝酸盐离子的吸收和还原作用就非常迅速。

硫酸盐在植物体内还原作用的一系列代谢过程，比之硝酸盐的还原作用显然了解得更少了。虽然已经证明，硫酸盐还原作用的第一步是由硫酸还原为亚硫酸。在植物体里，硫酸盐的还原作用和硝酸盐的还原作用比较起来，前者规模很小。后者硝酸盐的还原作用与氨基酸的合成有密切的关系。

16—6 氨基酸的合成

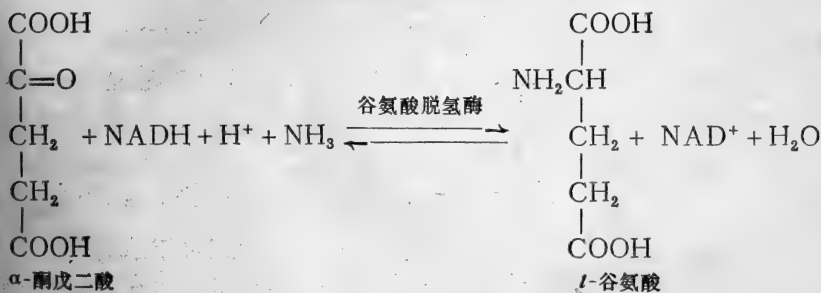
在氨基酸的分子量中，平均有 85% 是非氮的化合物，主要是碳、氢和氧。因此，为了合成氨基酸，除了需要氮以外，如果没有足够的碳化合物供给，显然是不能进行的，对于某些氨基酸来说还需要硫。

在氨基酸的合成中，有两个代谢系统。根据放射性碳的示踪实验指出，在光合作用开始后几秒钟就有氨基酸的出现(第 10 章)。这些

氨基酸的合成,必须伴随有硝酸盐和硫酸盐的还原作用。此过程在光照下就在叶绿体内进行,并且无疑地是由磷酸化作用来推动的。参与氨基酸合成的非氮分子骨架来自于碳还原循环中的中间产物。在叶子和其它光合器官里,氨基酸的合成就是通过这样的机理进行的。

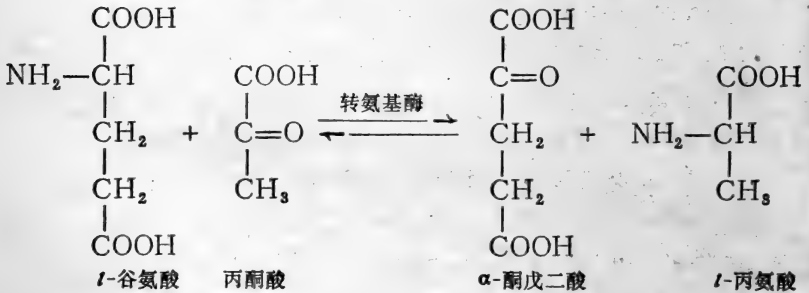
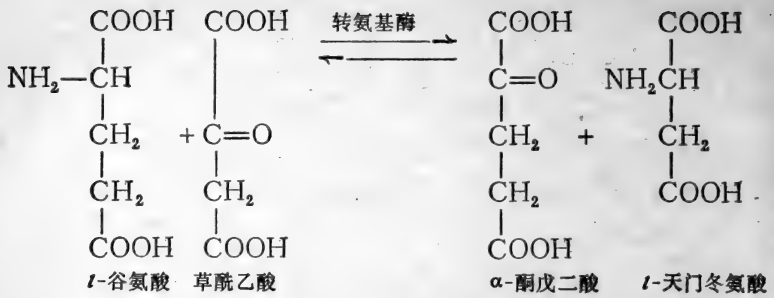
氨基酸的合成和硫酸盐、硝酸盐的还原作用过程,也可在植物的非绿色器官里进行。在某些植物里,细小的根系就是这个过程的重要中心。在这些植物的器官里,合成是在线粒体内进行的,并且由氧化磷酸化提供所必须的能量。而参与氨基酸合成的非含氮分子骨架则来自于 Krebs 循环的中间产物(第 13 章)。

许多事实已经证明,许多氨态氮合成氨基酸是通过谷氨酸的合成方法进行的。例如,当把含有 ^{15}N 同位素的 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 施给番茄时,在 12 小时后发现这种同位素在谷氨酸里的数量,要大大地多于任何一种其它的氨基酸。在植物细胞里,谷氨酸的合成是通过氨和 α -酮戊二酸之间的反应方式去完成的,其反应如下:



催化这一反应的酶类是一种含锌的酶类—谷氨酸去氢酶。这种酶类广泛地存在于植物体里,它们大部分或者全部地集中在线粒体上。这一类的反应叫做氨基还原作用。反应是可逆的,当反应由右边到左边进行时,便叫去氨基氧化作用。去氨基氧化作用可能非常普遍地发生在老朽的植物器官里(如老的叶子)。

自由地发生在代谢系统中的氨基移换作用,如果不是全部氨基酸至少也是绝大部分氨基酸在植物中合成的关键。在合成过程中,一个氨基酸上的氨基可以转移到其它的碳的骨架上面去。例如:



催化这些反应的酶类—转氨基酶广泛地分布在高等植物体里，而且大部分集中在线粒体上。维生素 B₆ 的衍生物，无论是吡哆磷酸胺或吡哆磷酸醛（第 9 章）对于活化转氨基酶都是必须的辅酶。

氨基酸的合成模式，可以全部地归纳为：谷氨酸在氨基移换的反应中非常活跃，它是 NH₃ 参加到代谢反应网的第一道关口，而其它的氨基酸都是直接地或间接地通过移换作用而来自于谷氨酸。

关于含硫氨基酸的合成作用除硫酸盐还原之外（正如前面所讨论的那样，它们必定是一个相互密切地联系着的过程），实际上什么也不知道。某些证据指出，在这些氨基酸的合成中胱氨酸可能是一种关键性的化合物。

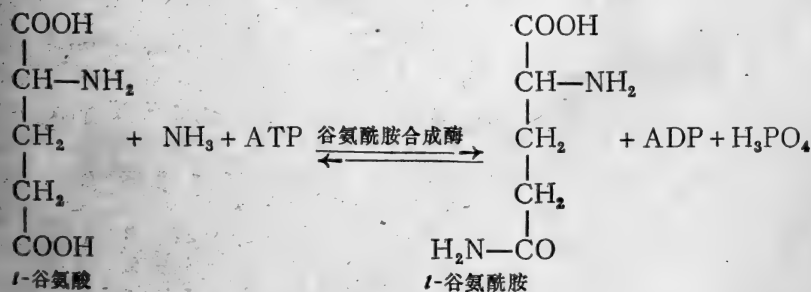
由于氨基酸和其它含氮化合物的化学转变（见下一部分）或者由于蛋白质的水解作用结果，使在植物细胞里存在着许多相继发生的氨基酸。在植物细胞里，发现有许多消化蛋白质的酶类。这些酶类能够把蛋白质水解为氨基酸，或者水解为它的中间产物。植物性的蛋白酶有两种是人们比较熟悉的，这就是来自蕃木瓜乳汁中的木瓜蛋

白酶或来自于菠萝果实以及其它凤梨类的菠萝蛋白酶。尤其是木瓜蛋白酶，长期以来就被公认属于消化蛋白的有效酶类。原生在南美洲和中美洲地区荒野上的蕃木瓜，很早就知道它的叶子有助于消化肉类食物。传说，只要用压榨过的蕃木瓜叶子包裹肉类食物，就能增加这些肉类的柔软程度。商业上制造的木瓜酶是从蕃木瓜的乳汁中提取出来的。

16—7 天冬氨酸酰胺和谷氨酸酰胺

前面已经提到，天冬氨酸酰胺和谷氨酸酰胺这两种化合物是组成蛋白质的成分。它同时既是氨基酸又是酸性酰胺。这两种酰胺在植物组织中，是以自由的形式存在的，但是它们的数量并不相等。例如，在甜菜、番茄株、马铃薯块茎和黑麦草里，谷氨酸酰胺的积累量要大于天冬氨酸酰胺。另一方面，在许多豆科种苗、苏丹草以及天门冬（石刁柏）（天门冬氨酸酰胺最初是在它的组织中发现的）里，主要的却是天冬氨酸酰胺。在某些种类的植物中，例如玉米，当代谢条件是有利于这两种酰胺形成时，这两种酰胺的合成数量都是相当可观的，尽管在一般情况下天冬氨酸酰胺的数量要比谷氨酸酰胺大得多。

谷氨酸酰胺的合成，是通过谷氨酸和氨直接起反应获得的：



为了形成酰胺键，必须要有相当的能量，这说明 ATP 在反应中的作用。显然天冬氨酸酰胺的合成，也是由天冬氨酸通过类似的方法进行的。这些酸性酰胺的合成，代表着氨进入有机化合物分子中的主要途径。

在植物组织中，天冬氨酸和谷氨酸的出现和氮的存在有着极其密切的关系。例如，凡是根系大量地吸收氮离子的时候，往往就有酰胺的出现。当种子养料组织中贮藏的蛋白质，在种苗生长中被利用时也有天冬氨酸和谷氨酸的形成。在碳水化合物处于饥饿状态的时候，氨基酸和有关化合物可以在呼吸作用中被氧化，细胞内有氮的放出。此时放出来的氮将很快地在酰胺的合成中被利用，于是排除了氮的任何中毒，要不然氮的积累是会引起植物组织中毒的。如果碳水化合物的不足变得非常严重的话，天冬氨酸和谷氨酸也可以被氧化，从而引起组织中游离氮的积累，此时组织常常会受到损害。

长期以来都假定，在氮化物的代谢中酰胺之所以极为重要的一个理由，是因为酰胺的合成防止了植物组织中自由氮的积累。现在全都已经知道，在酰胺的形成和代谢条件（或环境条件）之间，有着相互作用的关系。当条件有利于氮的积累时（快速吸收氮离子或者因碳水化合物的饥饿而导致氨基酸的氧化作用），被看作是由于在酰胺的合成中氮被利用的结果。

表 16.2 普通的核苷和核苷酸

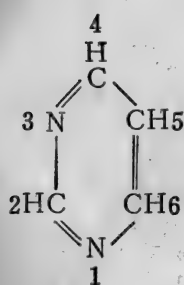
碱 基	核 苷	核 苷 酸*
	核糖核苷酸	
腺	腺 苷	一 磷 酸 腺 苷
鸟	鸟 苷	一 磷 酸 鸟 苷
尿	尿 苷	一 磷 酸 尿 苷
胞	胞 苷	一 磷 酸 胞 苷
次	次黄苷 (肌苷)	一 磷 酸 次 黄 苷
	去氧核糖核苷酸	
腺	去 氧 腺 苷	一 磷 酸 去 氧 腺 苷
鸟	去 氧 鸟 苷	一 磷 酸 去 氧 鸟 苷
胸	胸(腺嘧啶脱氧)苷	一 磷 酸 胸 苷
胞	脱 氧 胞 苷	一 磷 酸 脱 氧 胞 苷

* 在核糖核苷酸的分子中，磷酸可能结合的位置是在分子中的2', 3'或5'的地方。在去氧核糖核苷酸的分子中，磷酸仅在分子中的3'和5'的位置上相结合。当在单核苷酸的5'位置上加上磷酸时，便形成双核苷酸和三核苷酸。

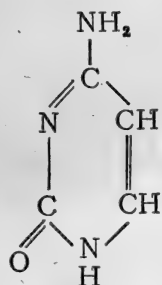
16—8 核苷、核苷酸和核酸

嘌呤或嘧啶的衍生物，共同地被看作是含氮的碱基，在植物和动物的代谢中起着中枢作用。它们是核酸（DNA 和 RNA）、核苷（表 16.2）、核苷酸（ATP, ADP, AMP 和类似化合物—表 16.2）、烟碱酰胺核苷酸（ NAD^+ 和 NADP^+ ）、维生素 B_1 、黄素腺嘌呤核苷酸（FAD）、辅酶 A 和细胞分裂素的成分。细胞分裂素是植物激素的重要类群。

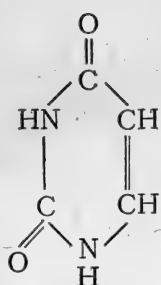
下面是嘧啶和三种最主要嘧啶衍生物的结构式：



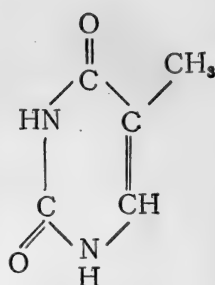
嘧 啶



胞嘧啶
(2-氧4-氨基嘧啶)

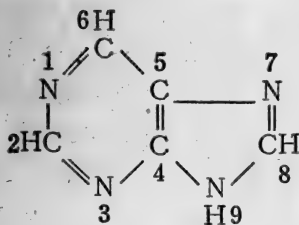


尿嘧啶
(2,4二氧嘧啶)

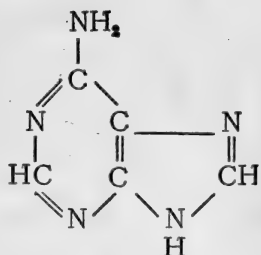


胸腺嘧啶
(2,4二氧5-甲基嘧啶)

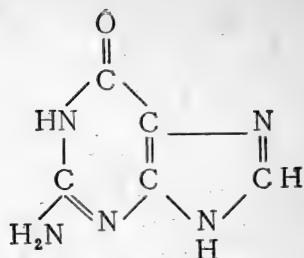
以下是嘌呤及两种最主要嘌呤衍生物的分子结构式：



嘌 呤

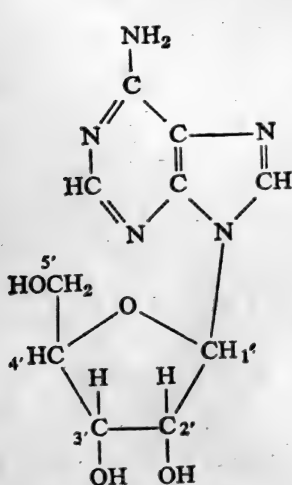


腺嘌呤 (6-氨基嘌呤)

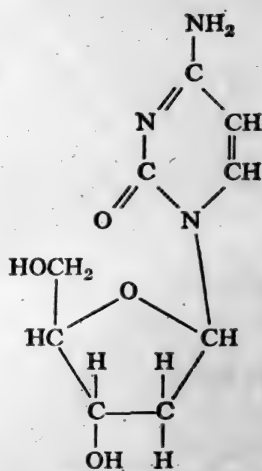


鸟嘌呤 (2-氨基6-氧嘌呤)

核苷是嘌呤和嘧啶与糖相结合的化合物。在自然界里所有的核苷所含的糖是戊糖，不是D-核糖就是脱氧D-核糖。在下面的例子中指出了戊糖—含氮碱基的结合关系：



腺嘌呤核糖苷 (腺苷)

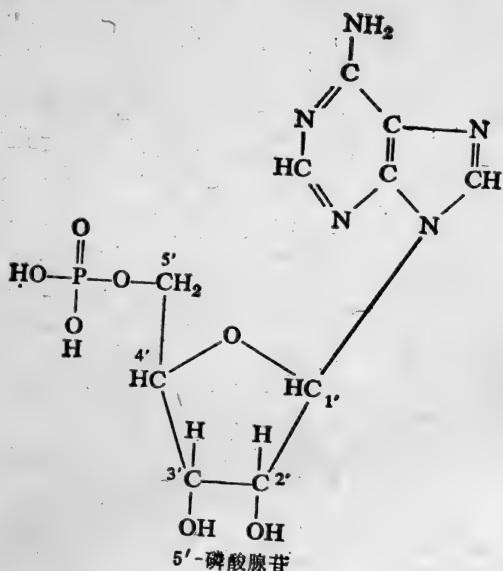


胞嘧啶去氧核糖苷 (脱氧胞苷)

表 16.2 中所列出的核苷，是自然界中最重要核苷的名称。

核苷的磷酸酯叫做核苷酸。在表 16.2 中所列举的是一些比较普通的核苷酸。在核(糖核)苷中，磷酸与之结合的位置，可以在核苷 2', 3' 和 5' 羟基的地方。在去氧核糖核苷中，磷酸与之结合的位置，可以在 3', 5' 羟基的地方。5'—磷酸酯可以进一步转变为二

磷酸酯如 ADP 和三磷酸酯如 ATP。5'-磷酸腺苷的结构式，可以作为例子说明核苷酸的结构



核酸

核酸—去氧核糖核酸 (DNA) 和核糖核酸 (RNA), 是由一长串的单核苷酸组成的高分子量的聚合物。由于它在细胞遗传机理和蛋白质的合成中所起的作用, 这化合物已引起人们的巨大注意和兴趣。DNA 主要是在细胞核里发现, 但在植物细胞的其它部分, 如叶绿体和线粒体也有相对地少的数量存在。RNA 主要是发现在基胞质和核糖体里, 但也有少量在其它的细胞器里。1953 年 Watson (瓦特逊) 和 Crick (克力克) 假定, DNA 分子是由两条多核苷酸链以双螺旋线排列构成的, 以后则由许多实验证据所证实了 (图 16.1)。

每一个 DNA 分子, 是由四个去氧核苷酸单位构成的。一条链子中的各个腺嘌呤核苷酸和另一条链子中的胸腺嘧啶核苷酸配成一对。同样, 一条链子中的各个鸟嘌呤核苷酸和另一条链子中的胞嘧啶

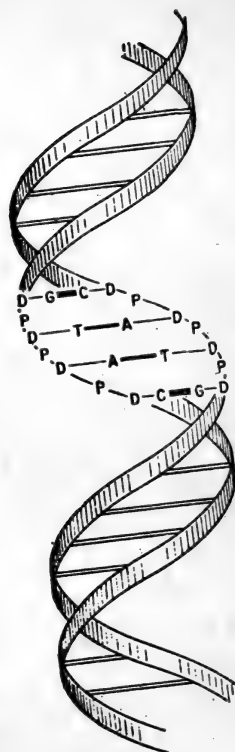


图 16.1 DNA 双螺旋结构模式图

核苷酸配成一对。因此，一条链子总是有结构互补到另外一条链子上。某些去氧胞嘧啶通常是以变更为甲基去氧胞嘧啶的形式存在的。甲基去氧胞嘧啶通常如同胞嘧啶核苷酸一样，在核酸代谢中起作用。

核苷酸的碱基部分伸向两条链子的中间，并通过氢键而彼此系在一起（图 16.2）。鸟嘌呤和胞嘧啶各自都潜有三个这样的化学键；而腺嘌呤和胸腺嘧啶则只潜有两个这样的化学键。这种差异是说明在 DNA 的结构中，碱基对特异性的原因。

碱基对沿着分子的长轴方向连接在一起是通过在一个核苷分子第 3' 位上的羟基，和靠近核苷分子第 5' 位上的羟基之间的磷酸酯键

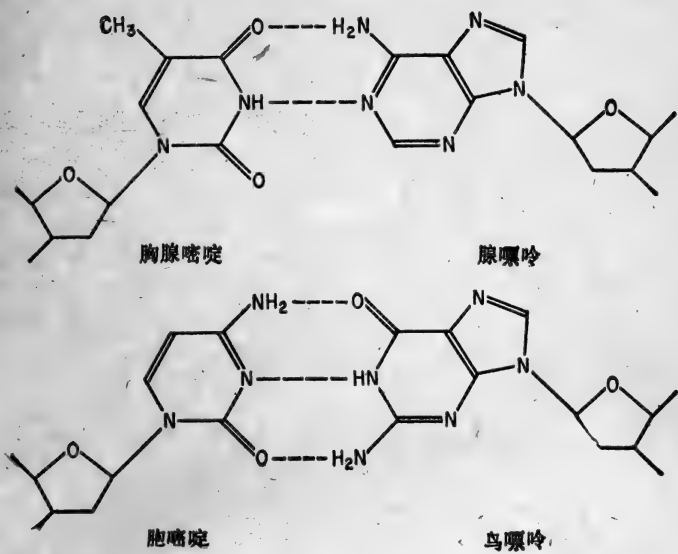


图 16.2 DNA分子中碱基对之间氢键

实现的 (图 16.3)。这种类似阶梯的结构, 沿着长轴的方向, 缠绕成为前面已提到的双螺旋结构的形式 (图 16.4)。腺嘌呤、胸腺嘧啶、鸟嘌呤和胞嘧啶核苷酸的序列, 沿着单股延长下去, 可发生各种各样的变化。这些碱基沿 DNA 分子的长轴方向的严格排列次序, 就从根本上决定了特殊类型的蛋白质结构。

RNA 的分子是单股螺旋结构, 而不是象 DNA 那样是双股螺旋结构。这种类型的核酸, 以各种形式存在于细胞之中。碱基的成分, 除了用尿嘧啶去取代胸腺嘧啶以外, 和 DNA 的碱基成分是相同的。在 RNA 分子中, 糖的成分是核糖而不是象 DNA 那样是去氧核糖。细胞中的 RNA, 主要有三个类型: 信使-RNA (m-RNA), 转移-RNA (t-RNA), 核糖体-RNA (r-RNA)。所有这些 RNA 都在蛋白质的合成中起作用。

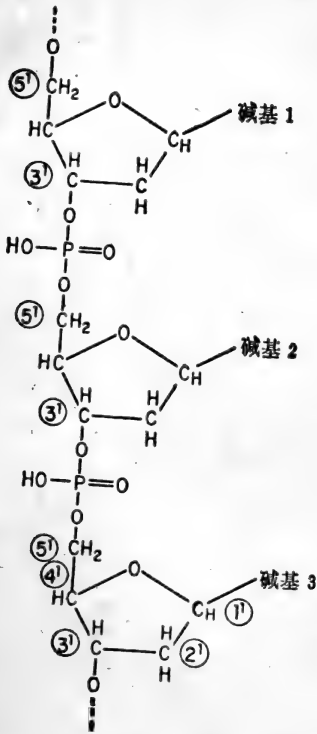


图 16.3 在一股DNA线中核苷酸分子之间的磷酸键



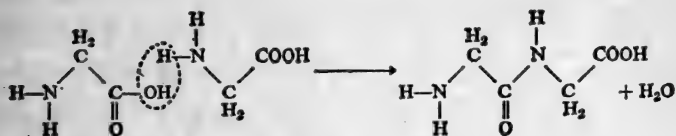
图 16.4 碗豆植株中DNA的电子显微照相

16—9 蛋白质的合成

长期以来都在猜想，细胞核是控制细胞的代谢中心，而且控制是通过酶的活动来实现的。但是，也只能是在最近的年代，这样的控制机理才逐步被揭露出来。根据近代的认识，DNA 通过控制蛋白质的合成（因为所有的酶都是蛋白质）而在遗传信息和细胞代谢之间发挥桥梁作用。

酶也象其它蛋白质一样，它是由氨基酸残基不断地通过肽键结

合组成的。肽键是由一个氨基酸的羟基和另一个氨基酸的氨基上的氢原子结合，除去一个水分子而形成的。如同后面指出的那样，凭借这样的机理形成肽键的反应是非常复杂的，但是作为这反应过程的本质可用下图表示出来。下面例子就是两个甘氨酸分子结合的过程：



由于这两个氨基酸的结合而形成的二肽，仍具有一个氨基和一个羧基，而这氨基和羧基又可以和其它氨基酸相结合。这样通过肽键，使更多的氨基酸分子附加到仍留在二肽分子上的氨基和羧基上来。多肽、肽、脉和蛋白质，就是按照这样的方式，使越来越多的氨基酸一同结合起来而形成的。每次新形成的肽的产物，其分子量均大于形成前的分子量。在各个蛋白质分子的形成中，参加结合的氨基酸是多种多样的，但却不可能在任何一个蛋白质分子中，都包罗列于表 16.1 中的全部氨基酸。而且如同后面的讨论中所指出的那样，氨基酸在蛋白质分子中，并非是以随意的模式联接结合的，而是对于每一类型的蛋白质分子来说，都有它们各自的严格排列方式。加入蛋白质分子中的氨基酸的数量，大约从 100 个到数倍于这个数字。

代表氨基酸的字母表，可以用来编造蛋白质的分子结构。作为字母表中的字母和参加合成蛋白质分子的氨基酸数目，几乎是相等的。对于许多语言和思想，利用字母符号，通过适当的排列方式，可以无限地表示出来。由氨基酸分子组成的蛋白质分子种类，其数量也是同样巨大的。但是已经存在的全部蛋白质分子，并没有多于作为有意义语言的全部组合字母。

核糖体是蛋白质合成的中心。这是一个近似球形的细胞器，多半位于细胞质内，并且和内质网有着密切的联系。核糖体也同样发现分布在细胞核、线粒体、叶绿体内。由于它们的体积很小（直径

约 25 毫微米), 所以很少知道它们的内部结构。除了水以外, 核糖体主要是由大致是等量的 RNA 和蛋白质这两个部分组成。

核染色质是 DNA 的主要组成部分 (占总含量的 30—40%)。在细胞分裂时, 染色质可以变成本身能复制的染色体。各复制染色体成对地趋向各个子细胞。同样, 在细胞分裂时或分裂之前, 各自成双股线的 DNA 分子 (在一个染色体上有许多股这样的股线), 也能复制它们自己。在一种叫做 DNA 聚合酶的影响下, DNA 分子双股线各自分离并各自从自由的三磷酸去氧核苷中, 产生一条新股线来补足成二股线。在这反应过程中, 有磷酸基分裂出来。在一股线中的各个腺嘌呤, 能诱导在新形成的股线上产生胸腺嘧啶与腺嘌呤配对; 各胞腺嘧啶诱导鸟嘌呤形成配对; 各胸腺嘧啶诱导腺嘌呤形成配对; 而各鸟嘌呤诱导胞嘧啶形成配对。结果, 原来固有的各股线加上新生补上去的股线, 便组成新的 DNA 双股线分子。这分子和在复制以前的双股线的 DNA 分子是相同的 (图 16.5)。在细胞

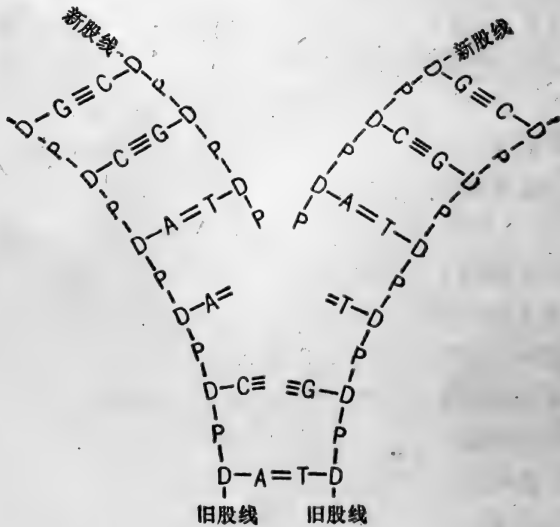


图 16.5 DNA 分子复制图示, G. T. A 和 C 代表含氮的碱基, D 代表去氧核糖; P 代表磷酸

分裂中，由一股线到一个子细胞，第二股线到第二个子细胞。当分裂过程结束时，两个子细胞和它们原来的母细胞有着同样的DNA分子。一个DNA分子可以由千百个直线排列的碱基对组成，而它的分子量可达到百万之巨。

DNA适合于作为正确地说明细胞遗传物质的需要。在细胞非分裂时期，DNA的含量是恒定不变的，而在细胞分裂时恰为分裂前的两倍。因此，据此可以合理地假定，在DNA和酶以及蛋白质合成之间，存在着某些奥妙的相互关系。但是要证实这样一种关系有两个显而易见的问题需要解决。第一是DNA位于细胞核内，而大部分蛋白质的合成却在核糖体里。那末这两个细胞器之间的联系是怎样建立起来的呢？第二个问题是，在DNA分子中只有四个特异类型单位，而作为参与蛋白质分子的氨基酸，有二十种不同的类型，在这样两种不同数量之间，存在着什么样的重要关系呢？

但是，实验上已经回答了这方面的许多难题，并且大约在1965年已经明确地揭露了体现在胞核染色体中的遗传机构和由酶控制的细胞代谢之间的关系。这种关系不仅是酶和其它蛋白质合成的核心，而且也是生命本身的核心。

以最初理论上的考虑为基础，并为以后实验上的证据所支持，假定在一个DNA分子中的碱基排列顺序组成了一套密码，这套密码控制着蛋白质的合成。显然这样一套密码，不可能以一个碱基对一个氨基酸为基础，因为那里只有四个碱基，而蛋白质分子所涉及的氨基酸有二十种；也不应当在这一套密码中，以两个碱基对应于一个氨基酸，因为这样只可能有16个（ 4×4 ）这样的组合；另外三联体密码却可以提供64个组合，这样就有足够的组合数目对应于氨基酸。近代对于DNA和蛋白质合成之间的关系的解释，是以三联体密码概念为基础的。

在DNA分子上的一股线中，每一个三联体密码被看作是由三个相邻的含氮碱基的残基组成的。这三个碱基可能全部相同，也可能全部不同，或者两个相同另一个不同。习惯上这套密码用相当于碱基的字母来表示：A代表腺嘌呤；G代表鸟嘌呤；C代表胞嘧啶；

T (在 DNA 中) 代表胸腺嘧啶; U 代表 (在 RNA 中) 尿嘧啶。

在阐明遗传机理的作用方式时, 主要是利用新近发现的一种 RNA—叫做信使 RNA (m-RNA) 的作用来说明。m-RNA 是把遗传信息从细胞核传递给核糖体的媒介物。作为单股多核酸产生的 m-RNA 单位, 是在 DNA 的一条股线上和在 RNA 聚合酶作用下, 由自由的三磷酸核苷酸形成的, 在形成过程中有磷酸分子分裂出来。虽然 m-RNA 分子基本上是单股线, 但它并非总是维持着这样的一种结构形式。m-RNA 分子的产生是通过这样的型式进行的: 即 m-RNA 的分子结构, 互补到 DNA 股线上而连接起来共同形成的。换句话说, 就是在 DNA 分子中的每一个胞嘧啶碱基, 诱导在 m-RNA 分子中产生一个鸟嘌呤碱基; 或者反过来, DNA 分子中的一个鸟嘌呤碱基诱导在 m-RNA 分子中产生一个胞嘧啶碱基。同样,

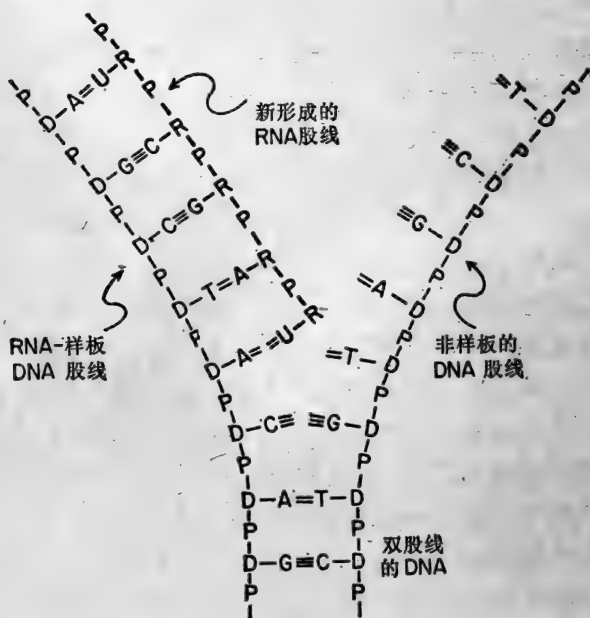


图 16.6 由DNA复制RNA (基因转录) 的模式图。在新形成股线的符号中, 用 U (尿嘧啶) 取代 T (胸腺嘧啶), 用 R (核糖) 取代 D (去氧核糖)

在 DNA 分子中的各个胸腺嘧啶碱基，诱导在 m-RNA 分子中产生一个腺嘌呤碱基。但是，在 DNA 分子中的各个腺嘌呤碱基诱导在 m-RNA 分子中产生的是尿嘧啶碱基，而不是在 DNA 分子中的胸腺嘧啶碱基成分，因为在 RNA 分子中尿嘧啶碱基是第四个含碱基（图 16.6）。在 DNA 分子作用下产生这样一个 RNA 分子的密码叫做基因转录作用。平均起来，估计一个 mRNA 股线是由 600 个线状地排列的碱基残基组成的，其相应的分子量大约为 300,000。在它合成以后，各个 m-RNA 股线便从细胞核移出去而和一个或多个核糖体接触。

沿 m-RNA 分子长轴的碱基排列，便成了 m-RNA 分子的编码基础，碱基连续地排列成三联体密码组，每个碱基叫密码子，是编码的单位。一般来说，每一组三联体密码代表一种特定的氨基酸。由于各种巧妙的和想像的实验结果，便有可能把合成氨基酸的遗传码子全部地相当详细地写出来。密码，是根据碱基在 m-RNA 分子中的排列，用符号表示出来的，并且与 DNA 分子的碱基编码相互补足，从而完成（基因）转录作用。

如同表 16.3 所示，对于某一特定的氨基酸来说，密码子的数目可以从一个到六个。对于合成蛋氨酸和色氨酸来说，各自只有一个三联体密码；而外一个极端的例子，如戊氨酸、丝氨酸和精氨酸，各自具有六个不同的三联体密码；其它一些氨基酸，各自具有二个三个或四个三联体密码。列入表中的氨基酸，除了三个以外（戊氨酸、丝氨酸、精氨酸）都多于一个密码子，在三联体密码中前面那两个密码号都相同。这就暗示着，三联体密码中前头两个碱基在编码上的意义通常要大于最后那个碱基。

在遗传码子中，仍然有许多是不确切知道的和含糊不清的。例如，对于某一种特定的氨基酸来说，如果其密码子多于一个以上的时候，就不能确实无疑地知道对于所有的密码是否同等地加以利用，也不能确信编码是否没有疑问。也就是说，码子是含糊的，某些密码不能作为暗号编入由多于一种氨基酸组成的蛋白质分子中。表 16.3 中有三个三联体密码子没有配位，其中有两个码子——

表 16.3 在 RNA 遗传密码中的密码碱基排列

第一个碱基 U	C	第二个碱基 A	G	第三个碱基
UUU } 苯丙氨酸	UCU } 丝氨酸	UAU } 酪氨酸	UGU } 半胱氨酸	U
UUC } 苯丙氨酸	UCC } 丝氨酸	UAC } 酪氨酸	UGC } 半胱氨酸	C
UUA } 缬氨酸	UCA } 丝氨酸	UAA } 终止	UGA } 终止	A
UUG } 缬氨酸	UCG } 丝氨酸	UAG } 终止	UGG } 色氨酸	G
CUU } 亮氨酸	CCU } 脯氨酸	CAU } 组氨酸	CGU } 精氨酸	U
CUC } 亮氨酸	CCC } 脯氨酸	CAC } 组氨酸	CGC } 精氨酸	C
CUA } 亮氨酸	CCA } 脯氨酸	CAA } 谷氨酰胺	CGA } 精氨酸	A
CUG } 亮氨酸	CCG } 脯氨酸	CAG } 谷氨酰胺	CGG } 精氨酸	G
AUU } 异亮氨酸	ACU } 苏氨酸	AAU } 天门冬酰胺	AGU } 丝氨酸	U
AUC } 异亮氨酸	ACC } 苏氨酸	AAC } 天门冬酰胺	AGC } 丝氨酸	C
AUA } 异亮氨酸	ACA } 苏氨酸	AAA } 赖氨酸	AGA } 精氨酸	A
AUG } 蛋氨酸	ACG } 苏氨酸	AAG } 赖氨酸	AGG } 精氨酸	G
GUU } 缬氨酸	GCU } 丙氨酸	GAU } 天冬氨酸	GGU } 甘氨酸	U
GUC } 缬氨酸	GCC } 丙氨酸	GAC } 天冬氨酸	GGC } 甘氨酸	C
GUA } 缬氨酸	GCA } 丙氨酸	GAA } 谷氨酸	GGA } 甘氨酸	A
GUG } 缬氨酸	GCG } 丙氨酸	GAG } 谷氨酸	GGG } 甘氨酸	G

UAA 和 UAG 被认为是组成蛋白质的多肽链末端的密码子，第三个密码子 UGA 至今依然不能确定它们的作用。

关于遗传编码的大部分报道，都是从利用结肠杆菌 (*Escherichia coli*) 的实验中获得的，但是有相当可靠的确实证据，是从利用其它类型的有机体(包括高等植物)的实验工作中获得的。对于所有的生物种类来说，它们的遗传编码很可能是相同的，或者至少是近似的。这样一种编码无疑是在生物进化的早期阶段形成的。某些生物学者推测，这种编码可能是在三十亿年以前产生的。

在合成蛋白质中起作用的第二个类型 RNA 是转-RNA (t-RNA)。这类型的 RNA 也象 m-RNA 一样以同样的方式与 DNA 制成密码子。但是，正如后面所指出的那样，在控制蛋白质的合成中，它的三联体密码只有一个是活泼的。对于每一个氨基酸来说，至少有一个特定类型的 t-RNA。t-RNA 分子要小于 m-RNA 分子。

物运输给核糖体是由为该复合物特有的 t-RNA 分子去完成的。

在氨基酸活化的同时，核糖体已附加在一股 m-RNA 上面。通常把沿着在 m-RNA 股线上的顺序中标出的密码而移动的核糖体，看作是合成蛋白质的基础（这将在下一段中更详细地描述）。在第一个核糖体移至末端位置之前，第二个核糖体就可以附加在股线中最初的位置上。其它的核糖体也顺次地附加到股线上。许多细胞的核糖体成群地拴并在一起，叫做多核糖体（图 16.8）。这样群集的核糖体被看作是由一股 m-RNA 束缚着。

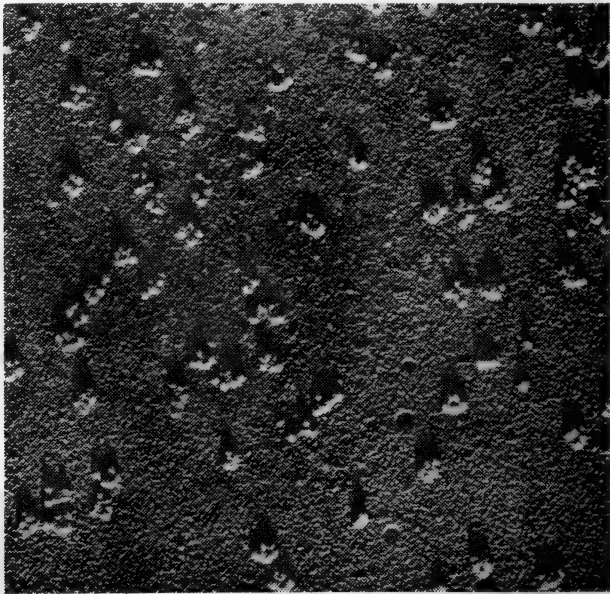


图 16.8 在家兔组织中由核糖体群组成的多核糖体 $\times 104,000$
(引自 Jensen 和 Park 细胞的超显微结构 1967)

每一个 t-RNA 分子携带有一个与 m-RNA 分子上的密码成互补体的三联体密码单位，而 m-RNA 中的密码是特异于氨基酸的暗码，这氨基酸对于 t-RNA 的种类也有特异性的暗码。在一个 t-RNA 分子上的这些三联体密码叫做反密码子。例如，作为苯丙氨酸

的反密码子是 GAA，而作为这个氨基酸在 m-RNA 上的密码则是 UUC。图 16.9 表示的是三个其它类型的 t-RNA 分子的可能的反密码子基群。通过密码和反密码之间的配对方法，氨基酸就可以被诱导至在 m-RNA 分子编码上所指定为它特有的位置上。在这样的碱基配对中，反密码子以与平常习惯上所写的顺序相反的方向起作用。在上述例子中，起作用的反密码子是 AAG 而不是“GAA”（图 16.9）。

蛋白质分子的合成，显然是顺序地从多肽链终端的 $-NH_2$ 到终端的 $-COOH$ 进行的。氨基酸不断地定位附加到多肽链上去是由 m-RNA 上的密码子所控制的。因此，在 RNA 链上的顺序密码便转录（复制）成为组成蛋白质分子的氨基酸顺序。肽就是由氨基酸接氨基酸贯穿起来的长链子。对于建成每一条这样的肽链必须要有特异的酶类和某些辅助因子。因此，蛋白质分子便是由氨基酸的残基

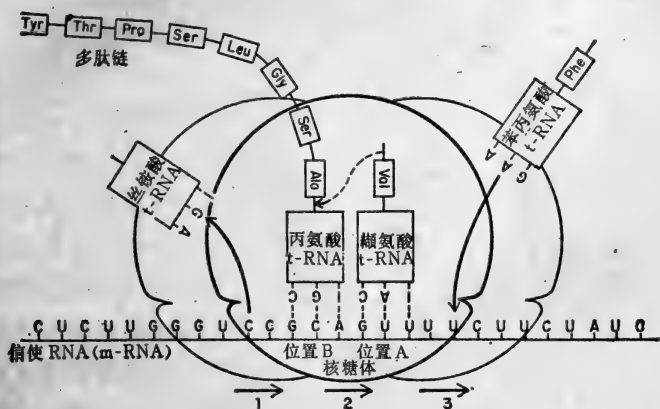


图 16.9 本书讨论蛋白质合成过程的代表模式图
(引自 F. H. C. Crick, “遗传密码 III”, 美国科学 1966. 215 卷, 4 期 55—62)

按一种严格的顺序组成的一条链子。既然 DNA 分子的合成是由密码以不同的序列来控制的，因此对于 m-RNA 分子来说这样的作用也同样存在的，而对于不同种类的蛋白质合成都有它们各自不同

的序列。某些被合成的蛋白质分子是结构上的蛋白质，另外一些则是酶，而酶随后又起控制代谢过程的作用。

当氨基酸分子加入多肽链时，t-RNA 分子便从氨基酸分子上脱离出来。显然脱离出来后又重新作为氨基酸分子的护送者而起作用。另一方面，m-RNA 分子在完成它们的编码作用后也要解除聚合作用。这就表明只要蛋白质的合成作用继续地保持着，新的m-RNA 分子就必然不断地处于更新的过程中。

关于蛋白质合成的机理知识，我们依然有许多空白的地方，而作为介绍出来的论述也必定是有点儿简单化的概念。图 16.9 是蛋白质合成的一种代表模式图。

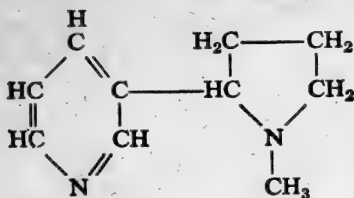
由于它们的合成方式使然，蛋白质分子在结构上开始是类似链条状，其后才呈现出其它的结构形式。若干蛋白质通常是由各条多肽链在其两侧通过氢键而连接起来的纤维状组织。在另外一些蛋白质里，多肽链前后折叠起来形成密致的部分，这样一个封闭的单位多少有点类似球状体。在这类型的蛋白质结构中除了氢键外还有另外一些交联的形式，包括二硫（—S—S—）键交联。

在植物中虽然若干蛋白质的合成，可以在所有的生活细胞里进行，但合成的主要地点是在分生组织和贮藏组织里如种子的胚乳。蛋白质合成的主要地点和氨基酸合成的主要地点并不是一致的。氨基酸合成的一个主要中心是在光合作用活跃的叶子里；另外一个中心（至少在许多种类的植物里是如此）是在幼根里。氨基酸在它合成为蛋白质之前，通常要从它合成的地方通过相当的距离越位转移到另外的地方去。在植物中的蛋白质象这样的越位迁移几乎没有。许多蛋白质在植物组织中（如种子）积累，而后分解转变为氨基酸再越位迁移到植物的其它部分。例如，在萌发的种子里，大部分氨基酸越位迁移到茎的顶端和根的分生组织里，在那里再重新合成蛋白质。作为原生质成分的蛋白质也同样可以再度利用。例如在衰老的叶子里，组成原生质的蛋白质可以发生分解作用，并且至少有某些分解的含氮有机化合物可以转移到分生组织而再度合成蛋白质。

16—10 生物碱

生物碱是一群特异的复杂的含氮环状化合物，它们只能在某些种类的植物中合成。尤其普遍地分布在茄科、罂粟科、豆科、毛茛科、茜草科和莢竹桃科里面。只要含有一种生物碱的植物，就非常有可能会含有其它种类的生物碱。从鸦片中分离出来的各种生物碱可多达 20 余种，它是某些罂粟未成熟果实的无水汁液。

了解得比较清楚的某些生物碱是来自于烟草的烟碱（尼古丁），来自于正金鸡纳树的金鸡纳（奎宁），罂粟中的吗啡，马钱子中的番木龟碱和马子钱碱，剧毒颠茄中的阿托品（颠茄碱），草地藏红花中的秋水仙碱等。作为烟碱的结构式是一种结构上比较简单的生物碱，其某些化学性质上的概念是：



大多数生物碱是洁白的固体，但是在常温的条件下烟碱是液体。在反应中呈碱性，并据此命名表示，且只能微弱地溶于水。

对于在特定的植物里，生物碱的合成和积累，通常是在植物的某些器官里。例如，在烟草中的烟碱大约有 85% 是在叶子里，但是当把烟草的接穗嫁接于番茄根系上面的时候，则并没有烟碱在所接烟草的叶子上面，而当反过来嫁接时，则在番茄的叶子里有烟碱。这就表明烟碱是在根里合成的，并由根部运向叶子和其它器官里。特别使人们感兴趣的是烟碱向上运转是在木质部进行的。在颠茄和曼陀萝里，大部分（如果不是全部的话）生物碱的合成也是在根系里。但是，新烟碱——另一种烟草的生物碱的合成既可以在根系也可以在新梢。

生物碱在植物体中的生理作用并不很了解。它们在植物中的分布局限性却表示着，在任何一个重要代谢过程中不必需要生物碱。其中许多可能是氮素代谢中生理上不太重要的副产物，但广泛地研究了烟草中的烟碱作用却发现，这种生物碱可以转变为其它的在植物的氮素代谢中可能起有益作用的含氮化合物。对于生物碱的兴趣来源于许多生物碱在动物体内有显著的疗效作用和其它方面的生理作用。

第十七章 溶质的运输

在绝大多数植物中,大部分生活细胞是没有叶绿体的。所有这样的非绿色细胞,都必须依赖于含有叶绿素的细胞供给它们所需要的碳水化合物。许多非绿色细胞是远离光合作用细胞的。例如,树木根尖里的细胞,离开最邻近的叶子可以达到成百米以上。它们也像植物体中所有其它的非绿色细胞一样,对于它们所必须的碳水化合物,都是直接地或间接地依赖于绿色组织运来的。这样的可溶性碳水化合物运输,只不过是植物体中各种重要溶质运输的一个例子而已。

有机溶质和无机溶质,从植物体的一个部分运输到其它部分的过程,便叫做溶质的运输作用。溶质运输一词,通常指的是溶质在木质部和韧皮部组织里面的移动。这样的运输距离和单个细胞的大小比较起来,常常是非常之巨大的。此种运输习惯上并没有包括可以发生在植物体中的任何部分的细胞间的溶质运输。

17—1 韧皮部组织的解剖学

就能够以相当快的速度作纵向运输溶质的组织而言,在茎的各种各样的组织中,只有木质部和韧皮部具有这样的能力。这两类组织是以伸长的细胞为特征的,而组成输导组织的各分子之间相互接合,以至形成一条本质上是连续的管子。而且实验上已经指出,通过茎的其它组织(如髓部和皮层)的溶质运输速度,不能用以恰当说明目前已知的溶质在茎里的运输速度。

木质部组织的结构,已经在第8章里讨论过。现在所讨论的输导组织的解剖学,只限于考虑韧皮部的结构。正像木质部一样,韧皮部也是从植物的顶端延伸到植物的下底部分,它最远的末端是在

茎、叶和其它侧生器官的顶端，以及根尖的地方（第 19 章）。既然在大部分种类的植物里，溶质通过茎部要作相当远距离的运输，因此对于了解植物输导组织是一个通向植物体所有部分的结构复杂的统一系统，那是很重要的。

在具有代表性的植物茎里，木质部和韧皮部组织的一般排列方式，前面已经描述过（图 8.2、8.3）。在大多数双子叶植物里，其茎的韧皮部通常是一个恰好在形成层外面的连续性的圆筒状组织。在许多种类的植物里，内韧皮部束是在木质部的内侧（图 17.1）。当在横切面看时，在根里的初生韧皮部和初生木质部是辐射状的排列方式，但在茎里的次生输导组织，在基本模式上却是侧向的排列方式（图 7.5）。

在韧皮部里，有五种主要类型的细胞：（1）筛管分子，（2）伴（细）胞，（3）韧皮部薄壁组织，（4）韧皮部射线细胞，（5）韧皮部纤维。这几个类型的细胞，其大小比例在各个植物种类之间都是不同的，而且在某些种类的植物里，并非全都具有这几个类型的细胞。

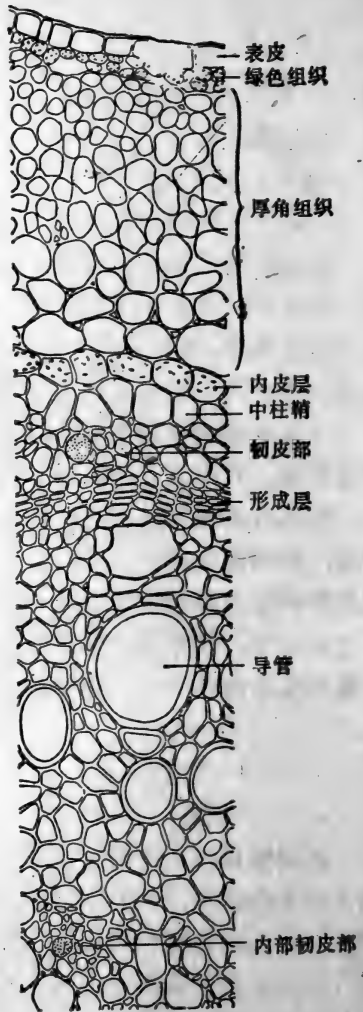


图 17.1 在番茄茎横切面的一部分上，示出的内韧皮部

筛管分子有两个主要类型。在大多数被子植物里存在的筛管，各自是由一系列长细胞首尾连接组成的直线管子（图 17.2）。组成筛管的特殊细胞叫做筛管分子。在筛管分子的末端胞壁和侧壁上，存在着管孔群。这一部分的胞壁叫筛板或叫筛域。当筛管分子的末端壁是横向的时候，则通常只有一个筛板，但如果壁是歪斜时，通常便有几个筛板。筛管分子的大小，将随着植物的种类和在植物中的

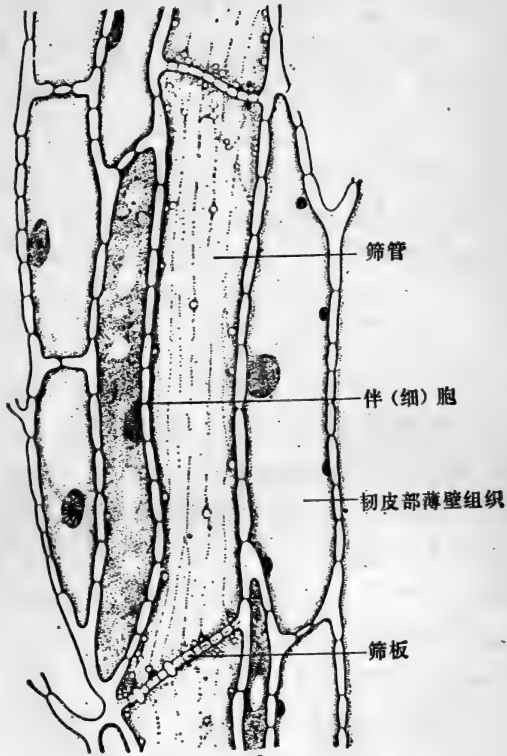


图 17.2 贯穿在烟草茎纵切面上的筛管分子和伴细胞

位置不同而自然地不同，但对于大多数植物来说，其直径约为20—30 μm （微米），长度为100—500 μm 左右。

裸子植物，没有真正的筛管。在这些植物中起运输作用的是拉长的细胞，叫做筛细胞，并且在许多方面类似筛管分子。但是，它们并不是有规律地一端连一端的排列着，也没有像筛管分子那样精巧的筛板。

筛管分子，通常是由来自于形成层分裂而产生的母细胞，作纵向分裂后发育起来的。一个母细胞分裂后，便形成一个筛管分子和

一个伴细胞（图 17.2）。母细胞往往不止作一次纵向的分裂，从而形成一个筛管分子和二个或多于两个以上的伴细胞。

一般来说，幼龄的筛管分子在结构上和组织上类似于新形成的植物细胞。它含有细胞核，而且大多数（如果不是全部的话）还有其它类型的细胞器。在筛管分子衰老的时候，除了依然活着并进行机能活动以外，它们将经历某些结构上的显著变化。主要的变化是细胞核的分解，或至少是核的皱缩，成为一种显然是衰退的现象。在某些植物里，核仁从分解的胞核中释放出来，而在细胞内依然是完整的。当筛管分子衰老时，液泡膜分解就是这方面的一个重要证据。一旦液泡膜分解，细胞液和原生质就会成为混杂的状态，于是构成了一个比原生质固有的更为高度水化的介质。但是正如所看到的事实那样，原生质膜依然保持着完整的结构和位置。成熟的筛管分子可以进行质壁分离作用。其它的主要细胞器，如内质网和线粒体仍然保存着。然而当筛管分子成熟时，它们要经受很多重要的诱发变异。这些细胞在诱变期间，大部分核糖体和所有的（分散）高尔基体都已消失。在结构上的变化就意味着，此时筛管分子的代谢活动已经降到了一个很低的水平（尽管它依然在行使运输作用，并且也没有深信无疑的确实根据）。

在筛域上的筛孔，其直径多半在 $2-7\mu\text{m}$ （微米）左右，原生质或原生质——液泡汁混合物（属于何种状态，将决定于液泡膜是否分解），通过筛孔就能保持它们的连续性（只要原生质尚有这种功能）。筛孔壁邻接于原生质膜。因此这样的筛管结构就是沿长轴方向一个分子连着一个分子相互嵌接起来的管子。

人们了解得比较少的筛管分子的一个特点，就是它们存在有一种叫做“粘液”的物质，一般都把它看作是具有蛋白质的性质。在筛管发育的初期阶段，在许多种类的原生质里，就已经有粘液的存在。可以设想，在组成粘液本体时，是具有各种形状的。在筛管成熟时，这些粘液以后的命运仍是若干争论的物质，但大多数韧皮部解剖学的研究认为，这些粘液本体将改组成为直径小于 $0.5\mu\text{m}$ 的精巧小束。有些粗大束就是这样的几个小束，沿着纵向轴并合而成

的。有一些这样的粘液束是在细胞内的，但是另外有一些可以通过筛板上的筛孔，从一个筛管分子穿越到下一个筛管分子中去。一个筛孔可以同时通过几束，但这几束总计起来，并没有大于比例上是相对地小的筛孔横切面的面积。

大部分筛管的功能寿命是相对地短的。在有代表性的木本植物里，起输导作用的韧皮带，厚度只有一个毫米的十分之几。在大多数这样的木本植物里，在接近生长季节的末期，所有在生长季节中形成的全部原生质，便从筛管分子中消失。差不多与原生质分解的同时，在筛域上的筛孔，便被一种叫愈创葡萄糖所填塞，它是一种 $\beta, 1-3$ 葡萄糖聚合物（第 14 章）。对于筛管分子的任何损伤破坏都同样导致由于愈创葡聚糖的沉淀而使筛板上的筛孔被迅速地封闭起来。

在少数木本植物里，如葡萄、蔷薇、椴树和美国鹅掌楸，在头一个季节的末期，大多数筛管分子中的原生质并没有被分解，而在接近冬眠的季节时，便有暂时性的愈创葡聚糖填塞筛孔，但在下一个季节愈创葡聚糖又开始溶解。在这样一些植物里筛管的活动机能可以保持二年，或者甚至更长的时间。

伴细胞（图 17.2），在横切面上看它要比筛管分子细小得多，但其长度却和筛管分子一样，或者稍为短一些。在伴细胞里依然保留有如细胞核、线粒体、（分散）高尔基体和内质网这样一些基本的细胞器，直至成熟时为止。伴细胞和邻近的筛管分子有胞间连丝互相联络。伴细胞死亡时，附近的筛管分子也死亡。这就意味着，这两个类型细胞之间，存在着特殊的内部生理联系。在某些种类里，某些筛管分子并没有伴细胞与它邻接；而在另外一些种类里，则每一个筛管分子都有一个或多于一个以上的伴细胞与它相伴。裸子植物和蕨类植物没有伴细胞。

韧皮部薄壁组织（图 17.2），是由通常与茎的长轴方向有点儿平行的拉长的细胞所组成。在单子叶植物里没有这样的细胞，而在双子叶植物里有一些种类的韧皮部也没有这样的细胞。在筛管分子内的原生质已显示出萎雕的现象之后一段很长的时间，韧皮部薄壁

组织细胞依然保持着密致的原生质。显然它们在代谢上仍然非常活跃。在韧皮部里，韧皮薄壁组织细胞的大小比例，随着植物的种类和它在植物内的排列方式不同而有很大的变化。韧皮部薄壁细胞间有纹孔相互联络。同样，韧皮部薄壁细胞和筛管分子，伴细胞以及韧皮部射线细胞也有联络。

韧皮部射线由薄壁细胞以外的韧皮部射线细胞组成。它们是位于韧皮部中的维管射线（第8章）的一部分，并且是木本植物具有特征性的组织。韧皮部射线细胞和木质部射线细胞，都是从维管形成层中产生出来的（第19章）。通常韧皮部射线，是由一条类似带状的横向生活细胞维管束组成，它的宽度可以从一个细胞到许多个细胞，而在高度上也是从几个到许多个细胞。在韧皮部射线细胞和韧皮部薄壁细胞之间，存在着纹孔相互联络。

在某些植物韧皮部里发现的韧皮纤维，是一种具有厚的且往往是木质化胞壁的拉长细胞。它在木本植物里通常要多于在草本植物里。类似于伴细胞，在裸子植物和蕨类植物里并没有韧皮纤维细胞。韧皮纤维细胞有尖细长的末端，它们相互重叠便形成强的纤维束。

溶质的纵向运输，无疑地主要是通过筛管分子，或者筛细胞（在裸子植物中）进行的，这是因为它在结构上所具有的特点，使它对于通过物质的阻力常常要小于韧皮部的其它类型的细胞。伴细胞在韧皮部的运输作用中起从属的作用，而韧皮部的薄壁细胞正如在这一章的后面的证据所指出的那样，也几乎无疑地起从属的作用。韧皮部射线细胞被认为是横向运输的途径。韧皮纤维细胞，或许并没有参与运输作用。

在整个生长季节里，或者在生长季节的某个时期里，由于形成层的生长而连续地形成新的木质部细胞和韧皮部细胞。结果在大多数植物里引起对旧的韧皮部组织（包括筛管）的压碎。随着韧皮部生长的衰退，便有其它的变化显示出来，包括纤维细胞木质化，且往往还有射线细胞和薄壁组织细胞变成为具有硬而厚的细胞壁的死细胞，通称石细胞。在木本植物的茎和根里，由于次生分生组织活

动（通称木栓形成层活动）的结果，老韧皮部组织还会进一步发生更加深刻的变化（第19章）。

17—2 溶质在植物体内运输的一般概念

植物从开始发育到生长直至死亡，溶质经由植物各器官的输导分子所进行的运输作用，多少是连续地进行的。在非常幼小的种苗里，养料通常是从种子的贮藏组织中向上运输到正在生长的茎里，和向下运输到正在发育的根里。一旦在发育着的种苗里，光合作用的速度足够地高时，则至少有部分光合作用的产物，从叶子里向下运输到根部，而还有一些则向上运输到顶端的分生组织。而且，一旦根系的发育有效地与基质接触时，根系便开始吸收矿质盐类，随后一般来说，大部分将经由植物体向上运输。若干这样的矿质元素的上行运输是以有机化合物的形式进行的（如同后面讨论的那样）。

被根系吸收的矿质元素，大部分将运输到植物的幼叶部分和其它正在生长着的器官里。但是这些矿质元素，并没有全部地停留在第一次进入的器官里。例如，运入叶子和花瓣里的很大一部分的矿质元素，早晚都将会离开这些侧生的器官，而逆转回至茎里并重新分配到植物的其它部分（通常是幼嫩部分）。

在植物体内运输作用的模式，对植物的习性往往有着重大的影响。例如，在幼果和种子都正在发育的时候，有机化合物显然一般是从植物的所有部分移向正在增长着的果实和种子里。其结果将是几乎垄断了植物的养料来源，严重地阻止了营养器官生长。例如，在棉花里，当棉花果实累累的时候，便显著地降低了营养生长。大部分光合作用的产物和地上器官中的大部含氮化合物，便运向正在增长的果实，而供应到根系的碳水化合物便不足以维持呼吸作用和根系延伸生长。结果便降低了吸收矿质盐类的速度，于是引起阻碍以至终止植物的营养生长。

正如前面的讨论所指出的那样，在植物体内运输作用的模式是复杂的，而且在植物生活史中的不同阶段，可能是不同的。但是，

依然认为有占支配的运输路线：(1) 有机溶质从叶子向下运输到植物的其它部分，(2) 有机溶质向上运输到正在生长着的区域或贮藏的部位，矿质元素从根系向上运输到地上器官，(4) 矿质元素从叶子和它的横向器官向外运输到茎里，(5) 溶质在茎内作侧向的或交叉的运输。

17—3 有机溶质向下运输

有机化合物下行运输是通过韧皮部组织进行的。利用环割实验所获得的大量证据表明，有机溶质在韧皮部里运向植物的基部。“环割”，当这一名词的使用如果没有条件时，正如前面已经提到的，它指的是从茎的外部到木质部切去一道狭窄的连续组织带。既然环割是完全环绕茎的部位进行的，所以由外部到木质部的所有组织，都已完全截断。这种操作技术也叫“环状剥皮”。

在环状剥皮的树里，在环带以上的组织便逐渐有碳水化合物和其它有机化合物的积累，而在环带下方由于碳水化合物和其它有机化合物在呼吸作用和同化作用中被消耗而至大量地减少。如果不是有特殊的情形所干扰的话（如在环割以下的树干里有芽的发育），则由于根系的饥饿而导致环割的树木最后死亡。这就表明，通过木质部向下运输的养料是相对地少的。有机化合物在环剥带以上的组织里积累，也同样可以利用某些草本植物（如棉花）来证明。

由环剥实验证明，有机溶质的下行运输是在韧皮部里进行的。利用放射性同位素的实验进一步证明了这一论点。如果把带有一片或多片叶子的植物，放在含有用放射性 C^{14} 同位素标记的 CO_2 的大气中，进行光合作用，则光合作用的产物便由于 C^{14} 原子的加入而被标记出来。这样人为的使放射性的光合作用产物，在韧皮部里下行运输的轨迹，由茎组织本身的放射自显术而指示出来。

分析从茎的伤口处收集的韧皮部渗出液（见后面）得出证明，渗出液实际上是相当高浓缩的糖溶液。它的浓度值可以达到一克分子浓度，不过通常是稍微低一些。渗出液中常常含有蔗糖，而在某

些植物里糖类只存在于筛管的汁液里。在大多数种类的植物中，在韧皮部的汁液里，通常发现的其它糖类是棉子糖、水苏糖和Vevbascose。还有一些植物韧皮部的汁液，含有糖类醇、甘露醇和山梨醇（第14章），但却缺乏任何一种已糖类或者只有非常之低的含量。在韧皮部的汁液中，还有许多不同类型的氨基酸，但总的浓度也是很低的——很少超过0.5%。

17—4 有机溶质向上运输

在许多情况下，植物体内的有机溶质有上行运输的作用。例如，在春天当芽恢复生长的时候，在木本植物的茎里，便有上行运输的现象。新枝条的组织形成，大部分就是用从茎的贮藏组织中运输上来的养料作为原料的，因为在早春阶段叶子正在发育扩大，其光合作用的速度不足以提供带有正在发育叶子的枝条所必需的全部碳水化合物。同样，养料也会从某些枝条的老叶里，向上运输到正在发育的位于枝条顶端的叶子。当这些发育着的叶子成熟时，碳水化合物便逆转运输的方向，从叶运输到茎上去，然后再运输到植物的其它器官。

还可以再引证许多其它的关于养料在植物体内向上运输的例子。某些（或者全部）有机化合物，通常就是通过茎部向上运输到着生于茎上面的正在开放着的花和正在发育着的果实里。在种苗发育的早期阶段，养料也将由内胚乳或子叶向上运输到正在迅速生长着的植物地上器官。同样，在新梢生长的早期阶段，养料也常常从鳞茎、块茎、根茎和其它类型的地下器官向上运输出去。

过去把可溶性糖类的上行运输，看作是和水、矿质元素一道（见后面）通过木质部进行的，这种观点并没有长久地被人们接受。在许多木本植物木质部汁液里，有这些糖类的存在至少在某些季节中是这样，那是没有疑问的。但是，存在的浓度很低（通常每公升汁液不超过一个毫克的十分之几），而且当这样的汁液大量地上行运输的晚春和初夏季节时，在木质部的汁液里几乎没有或完全没

有这样的可溶性糖类。这样糖类上行运输如发生在木质部里，也只能看作是附带的过程，而不是主要的过程。

另一方面，正如后面讨论的那样，某些由土壤中吸收进来的矿质元素，是以有机化合物的形式，通过木质部向上运输的。对于这样一类化合物来说，当它们是在根部合成时，木质部似乎是主要的运输途径。

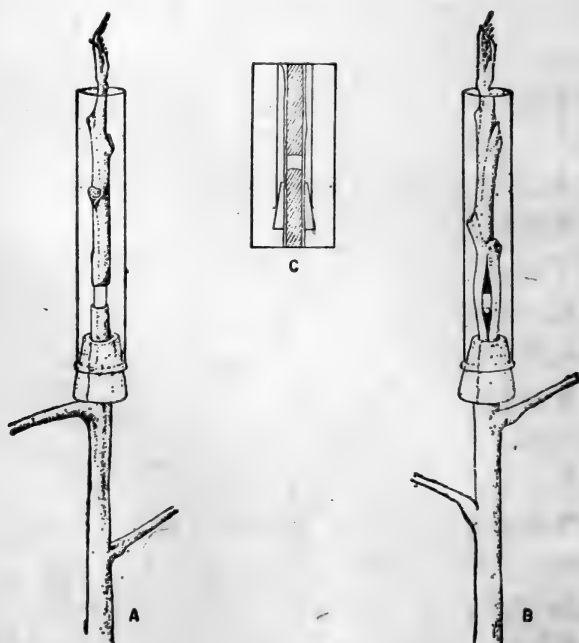


图 17.3

A. 截断韧皮部的茎 B. 截断木质部的茎, 茎的截割部分, 用水套子套起来 C. 是B图的断面图

许多实验已经证明，溶质（主要是可溶性糖类）向上运输是在韧皮部里进行的。在第一类的实验中，是把用做实验的木材组织分别地截断木质部和割去韧皮部，然后比较它们对于溶质的影响（图 17.3）。在实验中有一部分枝条摘去叶子，还有一部分枝条不摘叶

子作为对照。在第二类的实验中，环割切除由组织表面至木质部组织的树皮；还有一些则割断一部分木质部，而完整地保留韧皮部和外皮层组织。用以做实验的茎，都装上圆的玻璃套管子，如图17.3所示。在圆玻璃套管子内灌水至割去木质部茎的顶端。实验的结果表明，每天用蒸馏水洗涤一次水套子的实验和没有做这样处理的实验，本质上是相同的，这就意味着溶质的运输不是通过水来进行。

表 17.1 比较截断木质部或韧皮部对摘叶枝条含糖量、干重、生长量的影响

植物种类	处 理	平均总 生长量 (毫米)	干重(占 鲜重增长 量) %	每枝茎 含糖量 (毫克)	糖 类 (占鲜 重) %	糖类(占 干重) %
毛 叶 山 梅 花 6 月13日至 6 月19日	对 照	63.6	10.8	3.08	0.12	1.12
	割断韧皮部	7.8	9.0	0.08	0.03	0.35
	割断木质部	49.2	10.8	5.32	0.22	2.03
毛 叶 山 梅 花 6 月25日至 7 月 1 日	对 照	105.3	13.0	2.10	0.094	0.72
	割断韧皮部	19.7	9.4	1.63	0.087	0.93
	割断木质部	47.4	11.8	4.83	0.231	2.08
漆 树 6 月26日至 7 月 1 日	对 照	63.0	22.3	4.17	0.33	1.48
	割断韧皮部	15.8	17.2	3.05	0.67	3.89
	割断木质部	49.5	20.5	3.90	0.42	2.05

表 17.1 列举了这些实验的某些结果，在割断木质部的茎上，其茎的伸长量往往要大于割断韧皮部的茎，这就暗示着，养料在韧皮部里向上运输的作用要大于木质部。

用枝条的延伸长度来测定运输作用多少是间接的，但是由这些观察所引出来的结论，已经得到用测定干重和分析含糖量的许多实验所支持。如表 17.1 指出，在环割的茎里每茎的干重和总含糖量常常低于对照。如用糖占鲜重的百分含量来计算，情形也是如此。

用放射性标记分子作实验所获得的结果，支持了过去用手术处理所得到的结论，证明有机溶质上行运输是在韧皮部进行的。这些实验将在这一章的后面予以讨论。

一般来说，韧皮部是有机溶质向上运输的主要组织。只有含矿

质元素的有机化合物，从根部通过木质部上行运输是不属于这一规律的例外情形。

17—5 矿质元素的上行运输

严格地说，并没有矿质元素在植物体内的上行运输。如同第15章中所指出的那样，矿质元素这一专有名词，指的是由一种以上的矿质元素所组成的化合物。这些化合物的主要类型是：第一，无机盐，第二，有机化合物。在这些化合物的分子中，一部分是由一个或一个以上的矿质元素组成的。如同在第16章中所讨论的那样，在许多植物根部里合成的氨基酸，就是氮和硫向上运输的形式，还有就是无机复合化合物的形式。磷向上运输的形式，大概是无机磷酸盐和磷酸化的有机化合物。植物体内其它在生理上重要的矿质元素，大部分也是以构成无机化合物的形式上行运输的。

研究来自于木质部导管的汁液证明，在这些汁液中通常至少含有两种溶质痕迹（有机和无机溶质）。但是按照总的比例数来说，在木质部的汁液中含矿质元素的化合物，通常极大地大于可溶性碳水化合物及其相关化合物的比例。而且当水分以很快的速度向上流动的季节时，存在于木质部导管汁液里的矿质元素，其浓度通常是比较大的。此时木质部的汁液里却很少含有或者不含有可溶性的碳水化合物。在这个季节里矿质元素以可溶性化合物形式存在，推测地证明至少有若干矿质元素，通过植物体内的木质部而向上运输。

很久以来就已经知道，环割各种植物茎的基部并没有阻碍矿质元素通过植物而向上运输。这样的实验结果表明，矿质元素向上运输是在木质部进行的，但却不能因此证明某些这样的运输不能够在韧皮部里面进行。

关于植物体内矿质元素上行运输途径的极其明晰的概念，是通过放射性示踪实验的方法获得的。在这一类型的研究中，把很小的植物——棉花、天竺葵、柳树栽培在营养砂或营养液上面。把用以做实验的枝条，在其相对的两侧，切出一条约20厘米长的裂缝，然

后小心地把树皮和木质分开，但依然使末端附着于枝条上，在木质部和韧皮部之间插一片蜡纸（图17.4）。这种处理在实验的过程中，不会使植物有显著的损害作用。实验是把放射性的K、Na、P和溴化物离子引入培养基之后，在有利于蒸腾作用的条件下，经过几个小时，然后把来自于处理部位以上和以下的韧皮部、木质部以及处理的部位（即用蜡纸把木质部和韧皮部分开的地方）的韧皮部、木质部分别灰化，并测定灰分中放射性的数量，以此确定示踪离子的分布情形。

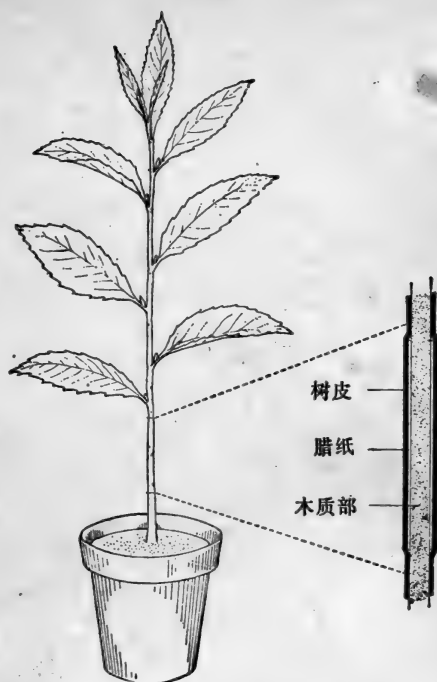


图 17.4 利用蜡纸把木质部和韧皮部分隔开的技术

（即用蜡纸把木质部和韧皮部分开的地方）的韧皮部、木质部分别灰化，并测定灰分中放射性的数量，以此确定示踪离子的分布情形。

正如表 17.2 的实验结果之一（已足以作为代表）所指出的那样，在用蜡纸把木质部和韧皮部分隔开的柳树干的上面部分和下面部分的树皮和材质（木质部）里面，放射性钾 (^{42}K) 都相当丰富。但是，在被处理的部分，则示踪元素几乎全都集中在材质部分里，而在原封未动的枝条里，放射性钾的分布就没有这样的显著差别。

利用各种放射性元素作为示踪剂，对其它植物所作的实验，也得到类似的结果。

在这些实验中，极其明白地指出，由根部吸收的矿质元素是通过木质部以相当快的速度向上运输的。在向上运输的过程中，某些

表 17.2 柳树茎在吸收 5 小时后放射性钾的分布

茎 的 部 位	吸收放射性元素 $1-1/2$ 小时后的环割枝条		原封未动的对照枝	
	树 皮	材 质 (部)	树 皮	材 质 (部)
	ppm	ppm	ppm	ppm
在环割以上部分 SA	53	47	64	56
S6	11.6	119		
S5	0.9	122		
环割部分 S4	0.7	112	87	69
(看图17.4) S3	<0.3	98		
S2	<0.3	108		
S1	20	113		
在环割以下部分 SB	84	58	74	67

矿质元素可以从木质部横向运输到韧皮部，这说明有相当大量的示踪元素分布在韧皮部的原因。但是，当从木质部横向运输到韧皮部被不透明的障碍物把木质部和韧皮部分开时，实际上所有的示踪元素，都集中在木质部里。

这些实验的结果证明，矿质元素上行运输是通过木质部进行的，但是也不能排除某些运输也会发生在韧皮部里的可能性。表 17.2 提供了某些在韧皮部里下行和上行运输的证据。靠近在茎的非环割部位的树皮 S1 和 S6，其放射性钾要高于 S2 和 S5 部分。这个结果，只能用放射性钾是由接近于非环割树皮这一部分，缓慢地移向 S2 和 S5 这些部位的原因来解释。有些类似的实验也同样地指出，放射性磷也可以通过韧皮部作有限量的上行运输。

矿质元素从根部向叶子沿着木质部上行运输是这种运输的主要途径，这是没有疑问的。但在某些情况下，矿质元素也可以通过韧皮部作某些向上运输。正如下一节所介绍的那样，在幼茎的韧皮部里，矿质元素的上行运输通常是发生在矿质元素由下部的老叶运出向茎里进入的时候。

17—6 矿质元素从叶子和其它侧生器官的向外运输

并不是所有的矿质元素，一旦运到某一叶子后就永久停留在那

里。其中有一些将逆向运回到茎里，然后再从茎运到植物的其它部分。这一点可以通过分析在一天的不同时间里叶子的化学成分得以证明。也可以通过在叶子刚好脱落之前，定期地分析叶、茎组织的化学成分而得到证明。N、P、K、S、Mg 和 Cl 可以用各种各样的形式，全部地从叶子里运输出去。但 Ca、B、Fe 和 Mn 实际上是固定不动的。N、P 和 S 向叶子外面运输出去，至少部分地是以有机复合物的形式进行的，而 K、Mg 和 Cl 向叶子外面运输出去，多半是以无机离子的形式进行的。在花瓣里的矿质元素，刚好在花瓣脱落之前就向外输送出去。一般来说，在植物体里最容易发生再分配的矿质元素（第 15 章），也是最容易从叶子里输出的矿质元素。

除碳水化合物以外，其它物质从叶子和其它侧生器官向外输送出去的证据，很早就已经有过报道。近代用放射性同位素的研究，又进一步扩展和加强了。用示踪元素的方法研究这一现象时，必须把标记离子直接地应用于叶子组织里，而不是以通常的方法通过根系进入植物体里。

以磷酸盐的形式，把放射性磷引入棉花的叶子里，就是通过上述的方法进行的，以使示踪离子进入叶子韧皮部组织里。在离叶子着生点大约 10 厘米长以下的地方，直接地用薄的蜡纸把韧皮部和木质部分隔开。让磷酸盐离子通过叶茎组织迁移 1—3 小时，并在它们在主干上分布之前进行侧定。经测定被处理茎的部分发现，几乎所有的放射性磷全都集中在树皮部分。在磷到达茎以后，便向上下两个方向运行。但在木质部里只发现有示踪元素的痕迹（木质部是用蜡纸把它和韧皮部分开的）。实验的结果证明，磷向叶子的外面运输和茎内的纵向运输，几乎完全是在韧皮部的组织里。

当把放射性磷，应用于着生在原封未动的茎上的叶子时，在茎的韧皮部和木质部里都发现有示踪离子；在叶子着生点的上方和下方也有示踪离子的发现。但在树皮里面的放射性元素要极大地多于木质部里面的放射性元素，这就暗示着，示踪离子可以通过辐射状的运动，由韧皮部移到木质部。

矿质元素在植物体内运动的一般状况，显然可以作如下描述：从土壤中进入根部以后，大部分通过幼根细胞移动，其中有一些在参与合成有机物以后便进入木质部导管。在导管里它们沿着水柱向上运到叶子和正在生长着的顶端部分。这些元素一部分组成了某些分子，一部分由于化学上的转化而不能长久地固定在叶子里，它们迟早总是要经韧皮部运输出去。刚好在叶子脱落之前，这种输出往往是很明显的。一旦在茎里面，这些溶质经韧皮部向上向下移动，便进入另外的地方，通常是幼嫩的叶子以及根、茎顶端的生长区域。有些含矿质元素的化合物在韧皮部里横向移入到蒸腾流中去，在那里往往以很快的速度向上运转。因此，在某种意义上来说，在某种程度上至少有一些矿质元素，在植物体内作循环式的移动。氮、磷、钾等元素显然是以各种类型化合物的形式，非常自由地循环着的矿质元素。

17—7 溶质的横向运输

正如在第8章里所指出的那样，水分在木质组织里很容易以切线方向作横向运输。但对许多溶质来说，显然并非完全如此。在纹理通直的树木里，来自位于树木一侧的叶子中的糖类将直接地运到在这一侧下面的根部。如果把硝酸盐加到树木一侧的土壤里，则氮素的增加主要是在同一侧根上的叶子和枝条里。在某种类的草本植物中，也有一些并没有类似于溶质的横向运输。另一方面，溶质由木质部横向运输到韧皮部或反过来由韧皮部运输到木质部，显然也是很容易发生的。某些溶质的横向运输，大概是沿着维管射线进行的。

已经证明，在多年生的木本植物里，以非定向的输导组织的方式，以补偿溶质不能横向运输的影响。例如，如果树木一侧的全部枝条遭受破坏或者摘除时，则会降低同侧根和树干的生长，但这种影响的持续期并没有超过一年。其后输导组织通常便以定向的方式使溶质运输到缺乏枝条那一侧的树干和根部。

17—8 溶质在木质部里运输的机理

由根部吸收矿质盐类并运输到木质部导管中去的可能机理，在第15章里已经描述过。当木质部导管中有溶解性的矿质盐类和有机溶质存在时，它们便将与导管中的水分一道运输上去。通过植物体而向上牵引的力量是依照在第8章中讨论过的机理进行的。在向上运输时，若干溶质由于幅状移动进入邻接于木质部导管的茎活细胞而消失。在叶子里木质部导管中的溶质便运进叶肉中的活细胞中。

17—9 在韧皮部中运输作用生理学的基本概念

用以解释在韧皮部中运输机理的基本理论，早已提出过述说，现在扼要地介绍的，是关于这个过程的某些非常相关的事实。

(1) 韧皮部细胞的代谢活动和运输作用之间的关系

当韧皮部细胞成熟的时候，尽管它们在结构上经历了相当大的质变，但是只要通过筛管的运输作用仍在进行，则筛管分子依然活着，而且在代谢上也依然很活跃，至少在较低水平上活动着。一般认为，为了维持筛管分子结构上的完整性，必须至少要维持足够水平的代谢活动。在筛管和韧皮部薄壁细胞之间，在解剖学上有着内在的联系。这一点暗示着在这两种韧皮部成分之间，存在着重要的生理上的关系。韧皮部薄壁细胞，尤其是与韧皮部末端组织相关的这一部分细胞，含有稠密的原生质和大量的线粒体，表明这些细胞具有很高的代谢活动能力。

当把茎和叶柄置于15℃或者更低的温度条件下，和在20—30℃条件下作比较时，就会发现低温会降低可溶性糖类的运输速度。当用代谢抑制剂如氰化物、氟化物、叠氮化物和2-4二硝基苯酚处理上述部位时，也同样降低溶质通过这些部位的运输速度。

相对低温和代谢抑制剂，降低溶质的运输速度，表明茎内韧皮

部细胞的代谢活动和运输过程之间，存在着某些极其密切的关系。尽管这些都是有确实根据的分析，但是这两种相互作用结果的任何表面上说得通的解释都还缺乏充分的事实根据。上面的处理只涉及茎的局部部分，但这些影响决不只限于这个部分。抑制剂可以容易地运输到植物的其它部分，以及局部低温的影响却波及到远离低温的地方的原因还是不很了解的。在韧皮部系统某一区域上的韧皮薄壁细胞里，可能有的基本（或全部）影响，无疑地都将在运输作用中起重要的作用，正如在下一步的讨论中所指出的那样。

分析运输过程，特别是运输糖的过程，对于了解运输的起始部位，利用的部位或固定的部位都是很重要的。起始部位叫“源头”，利用或固定部位叫“陷阱”。在糖的运输作用中，主要的“源头”是叶子中行使光合作用的细胞和贮藏碳水化合物的各种组织和器官。主要的“陷阱”是快速生长的部位，特别是茎的顶端和根的分生组织以及正在发育的贮藏器官，如果实和块茎。

很多叶子维管束最末端的韧皮部部分，通常只由筛管分子和伴细胞组成。细小的叶脉，通常是由一层薄壁组织细胞（叫维管束鞘）所包围的。已知每平方厘米甜菜的叶面积，含有多至七十个韧皮部尾巴（末梢）。有相当的依据认为，在叶肉细胞积累溶质以及把这些溶质运进筛管方面，薄壁组织细胞和韧皮部尾巴有联系。这种“运载”过程需要消耗代谢能量。同样，还证明溶质由筛管运进“陷阱”过程，也需要代谢能量。

在韧皮部系统任何一部分上，邻接于筛管附近的薄壁组织细胞，对于筛管的运输（主要是糖），有时可以作为“源头”，或者有时又可以作为“陷阱”。这些细胞具有积累溶质的能力（当然需要代谢上的能量），已经在许多植物中获得证明。

（2）双向移动

毫无疑问，溶质在韧皮部里往往是向一个方向运动的，而有时也作相反的方向运动。实验已经指出，在南瓜茎的韧皮部组织里，被标记的糖类可以从附生有叶子的节上作向上和向下运输（图 17.5）。把叶子放在含有放射性的 CO_2 条件下进行光合作用，从而

使糖类被标记。但是这实验并不能证明在相同的时间里，通过韧皮部组织在同一垂直的部分发生双向运输作用。

已经证明，当分别地标记有放射性 P^{32} 和 C^{14} 的磷酸盐和糖类，通过天竺葵茎韧皮部组织同一纵向部位时，可以在相反的方向

上移动，至少是能在相对地短的距离上以相对地低的速度进行。无论把糖类(或磷酸盐)施在茎上一个适当的位置的上方或者下方，都可以看到有这样的双向运输作用。

像上面所描述的运输作用，在某些筛管里向上运输的同时在另外一些筛管里则向下移动。另外也有一些可能同一筛管里，同时发生向上和向下的运输移动。几个研究者都声称有证据论证那样的过程，但另外一些人则根据那样的证据，怀疑他们对那样结果的解释。关于溶质在韧皮部的运输机理，是一个非常重要的问题，显然依然是不能作出很好的回答。

(3) 在筛管中的膨压

有可靠的证据表明，在筛管里通常普遍地有相当数值的膨压。其值有过高达 30 巴的报道，但一般的膨压无疑地要低于这个数值。在膨压下的筛管汁液的物理条件，通常和处于张力下的木质部导管的汁液对比起来，情形往往相反。

如果割开韧皮部的话，则由于膨压的作用，在许多植物中便有汁液从茎里面流出来。已知切割南瓜类的茎时，至少在 24 小时内都

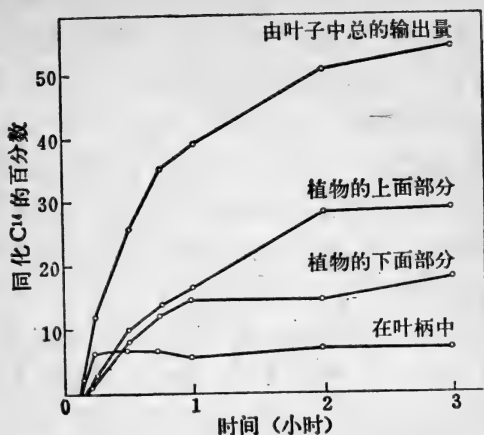


图 17.5 在南瓜植株上由初生叶片输到植物其它部分的 C^{14} 的分配

连续地有汁液从韧皮部里渗漏出来。这些植物的渗出液和空气接触时，便很快地凝聚起来，于是阻塞韧皮部。因此，只有不断地定期地切割，才能使汁液持续地流出来。来自于筛管分子的溢泌，其速度通常是每分钟为 0.01 到 0.1 毫升。

多年来就已经知道，在木本植物里也同样有溢泌作用。如果轻轻地吧树皮刺伤刚到内韧皮层但还没有刺入到木质部，则在许多种类的植物里便有溢泌产生。在某些植物里溢泌可持续几个小时甚至几天。

某些蚜虫的寻食活动，也提供了存在于筛管中的使人迷惑的膨压的证据。在这些蚜虫中，有些是在草本植物上寻食的，而另一些则依赖于木本植物的幼茎提供食物。它们通过茎的外部组织，把小针直接插入负担运输作用的韧皮部区域（图 17.6）。小针的直径是

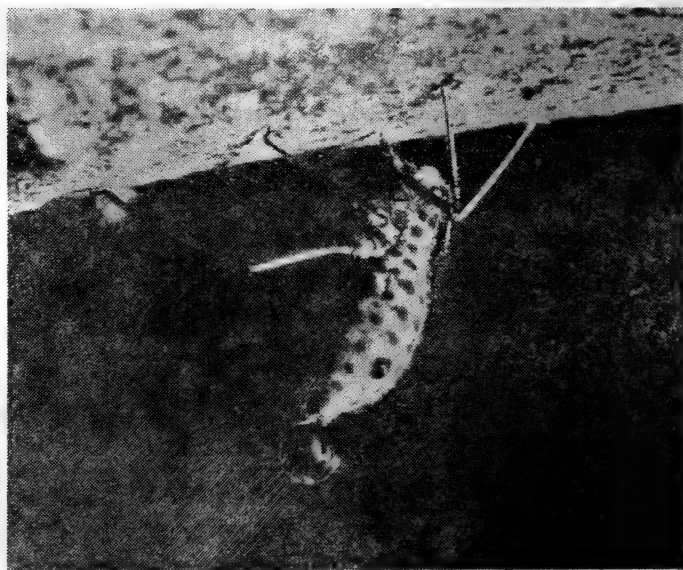


图 17.6 在椴树枝条的下方饲食的蚜虫

足够地小的，以至可插入一个单独的筛管分子。在筛管中占优势的膨压，足以迫使韧皮部的汁液进入并通过蚜虫身体，然后作为粘液

状的“密露”液滴从末端的肛门中流出来。这些流出液，本质上就是浓糖溶液。“密露”的化学成分和韧皮部的汁液并不是严格地相同的，因为后者的某些成分由于昆虫的消化过程而消失了。

如果把蚜虫麻醉，并把小针切断，则这小针可以作为微型小管，韧皮部的汁液在膨压力作用下通过这一微型小管，常常可以在数天内一滴一滴地流出来。这种溢泌作用的速度，每秒钟的流出量将达到中等大小筛管分子本身盛装量的3到10倍。这说明糖溶液通过一系列的筛管分子，其流动的速度是很快的。

(4) 物质运输的数量

以韧皮部输导分子的横断面积来说，通过韧皮部把碳水化合物运到肉质根、块茎或者果实等器官的数量，几乎是令人难以置信地大量的。

例如，南瓜的果实，在33天生长期内所获得的鲜重大约为5,500克。所增长的大部分是水。但是计算的结果指出，在整个生长季节内相当于平均每小时增加干重0.61克，而最高的速度每小时可以达到1.7克干重。所有这些物质，都是通过与藤相连接的一条细长茎而进入果实里面的。对于进入其它肉质果实来说，已经证明也有类似的运输速度。

(5) 运输的速度

计算有机溶质必须通过筛管的运输速度，对于说明南瓜果实在发育时，每小时平均获得干重0.61克是必要的。如果有机物质是以干燥的状态运输的话（一种明显的假设性推测），则要求的运输速度是每小时约11厘米；如果作为运输的是20%的溶液，则要求的运输速度是每小时约55厘米；如果作为运输的是10%的溶液，则要求的运输速度是每小时约110厘米。这种计算方法是把运输的筛管看作是边上无锯齿的管子来考虑的。还应该注意这种计算是以平均值为基础的，而不是以获得干重的最大速度。

还有许多的实验是利用放射性标记分子去测定物质（通常是糖）在韧皮部中的运输速度。结果表明，其速度将随着所利用的植物以及测定时的条件不同而有变化，但一般的范围是60—300厘米/每小时。

(6) 运输的昼夜周期性

溶质在植物中的运输速度所表现出来的昼夜周期性变化，并非在所有的植物里都是遵循着一个相同的模式进行的。例如，大部分碳水化合物进入正在生长着的棉铃里，显然是在白天而不是晚上。而另一方面，在海枣果实发育的初期阶段，碳水化合物运入果实中的速度，显然晚上比白天要快很多。

17—10 溶质在韧皮部中运输的机理学说

(1) 质流学说（压力流学说）

质流学说，又叫压力流动学说，最初是德国植物生理学家姆克（Munch）在1926年提出来的。这个学说所依据的机理，利用一个简单的物理系统，就能非常容易弄清楚。如图17.7所示，这两个浸在水中的只对水分具有可透性的膜囊，用一条管子把它们连接起来。形成一个密封的系统。假定在囊状物X中所装的蔗糖溶液，其浓度要大于囊状物Y中溶液。开始时，水分将同时进入这两个囊状物，但在X囊中显示出最大的膨压将立即传播到整个系统。结果将导致Y囊中的水分势大于该囊所处的纯水中的水分势。因此水将从囊状物Y中渗出，甚至连续地进入囊状物X中；与此同时溶液流将沿着管子由囊状物X运到囊状物Y之中。这种从X到Y质体流动将持续到这两个囊状物之间的糖溶液浓度相等时为止。在这一点时，溶液在管子中的流动将静止，密封系统中的溶液和围绕的水之间，将处于动态平衡状态。

如果有这样一个装置能设立起来，即使糖类被利用的速度或者转变为非可溶性物质的速度也像进入Y囊中一样快，又使加

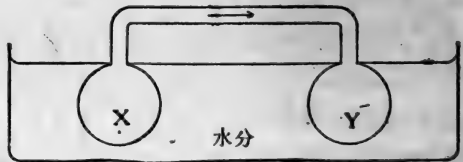


图 17.7 产生溶液质流的渗透系统示意图

入糖能渗入 X 囊溶液中也像输出 X 囊一样快，则溶液由囊 X 流到囊 Y 就会无限地持续下去。

姆克 (Munch) 的压力流学说，假定有一个类似于刚才所描述的系统，然后用这个系统来说明溶质在韧皮部中运动的动力。开始假定，把含有叶绿素细胞看作相当于图17.7中的囊状物 X ，溶质便由 X 向下运输。根部细胞相当于图17.7中的囊状物 Y ，能将糖氧化或者转变为非可溶性的碳水化合物。韧皮部是连接叶肉细胞和根细胞的连续系统，水分则经由木质部运入叶肉细胞。向下流动液流中的水分在根系中要重新加入根部蒸腾流；极少量沿着茎横向运入木质部；还有一些可能在根的生长中被利用。

由于光合作用的结果，叶子细胞的渗透势保持在一个相对大的负值上，而根细胞的渗透势其负值通常较小，这是因为糖在运入根细胞以后在活跃的代谢中被利用或者变成非可溶性的贮藏形式的缘故。因此，在叶细胞中可能产生的膨压要高于根部细胞的膨压。溶液质流由邻近的叶细胞进入筛管，并由筛管运入邻近的根细胞，被认为是通过胞间连丝进行的。

根据这个理论的最初假定，对于叶肉细胞和根细胞相比较而言，前者有较高的膨压，从而引起经由韧皮部的溶液质流由叶子进入根部。但根据前面的讨论知道，位于叶子上面的筛管终点附近的韧皮部薄壁细胞，具有积极主动运输的作用。由此可见，这个理论的原始公式是不能长久地站得住脚的。正是由于这些韧皮部薄壁细胞的作用，溶质得以在这些细胞中积累并运送进入筛管。韧皮部薄壁细胞和末端的筛管分子的渗透势，其负数值要大于叶肉细胞。水分将直接地或间接地从木质部运入这些细胞，从而引致膨压增加。但是，如果只把它的作用局限于筛管系统，则压力流学说便可以作为有根据的可能性而被接受下来。换句话说，就是韧皮部汁液下行运输，是由膨压的梯度来驱动的，在筛管的上端膨压最大，在根部或其它“陷阱”的地方膨压最小。

压力流理论，有时可以用来说明在这个方向上的运输，有时又可说明在另一个方向上的运输。流动，可以从膨压最高的一端流向

另外一端。例如，在春天里如果根或茎的筛管膨压大于顶端的生长区域，则产生向上流动。在以后的季节里，当叶子里筛管的膨压增加的时候又可以设想流动的方向将逆转运行。溶质运输速度的每日变化也可以用这种理论来说明。

某些病毒在韧皮部的运输，和糖的运输有着密切的关系。某些化学物质，如2,4-D对植物有类似激素的作用（第18章）似乎也同样和糖的运输有密切的关系。某些维生素（第18章）和成花激素（第22章）显然也有此种现象。尽管引证的事实，支持了产生于筛管分子溶液质流的概念，但是它们在实际上也可服从于另外一种解释。

正如前面所描述的那样，唯一有实质性支持压力流理论的是韧皮部的汁液有膨压显示出来，而且当把任何一种植物切至韧皮部时，往往有汁液从韧皮部组织中渗流出来。

虽然压力流理论，似乎是一种合理的假设，至少经修改的公式是合理的，许多评论也是以此为基础。但是我们将只讨论其中主要的。这种理论不能解释这样的事实：即当利用抑制剂和降低温度的方法降低韧皮部细胞代谢活动时，运输的速度便逐步地降低下来。但正如前面所讨论的那样，这种影响主要可能是在筛管组织末端的“源头”和“陷阱”细胞，或者在韧皮部系统中间部分的韧皮薄壁组织细胞，但不能因此否定流过筛管质流的可能性。

已经证明在某些植物里，在茎的韧皮部运输方向上存在着一致的糖浓度梯度。这是非常有趣的，它对于仿照扩散作用的模式（至少糖是如此）来分析运输方向或许是重要的，尽管此种运动的速度大于为解释扩散作用的许多倍。在茎的筛管里从顶端到底部的膨压梯度，也同样在有糖向下运输的某些植物中得到证明。但是，就运输移动的方向来说，并非深信无疑地认定膨压的梯度总是那样地沿着一个方向的。在“源头”和“陷阱”之间在膨压上的数量差异，与用以说明已知的流动速度之间的关系也不是一致的。

压力流学说，显然说明了在通过某一筛管的运输中在相同的时间里只可能有一个方向。可以认为，某些溶质的上行移动可能发生

在某些筛管里，而另一些溶质下行移动又可能同时发生在同一韧皮部组织中的另外一些筛管里。这就暗示着，膨压梯度在某些筛管里，按某一个方向建立走向，而在旁边平行的筛管却按相反的方向建立走向。压力流学说与在个别筛管中可能有的双向运输是有矛盾的。如果这样一种情况确实被证明了，则至少如通常想到的，这将构成对压力流学说一个致命的理由。

(2) 细胞质流学说

第·威里斯(De Vries)和十九世纪的其他研究者认为，在韧皮部细胞里主要是在筛管分子里的细胞质流，可以用来解释溶质能相对快速地运输的现象。学说的基本假定是在筛管分子中有细胞质循环流动，溶质分子被捕捉在细胞质基质上，随着细胞质的流动，这些溶质分子便从筛管分子的一端传送到另一端去。假定溶质分子从一个筛管分子通过扩散作用进入下一个筛管分子时，可以设想大部分分子是通过筛板孔的。在很短的距离上，扩散速度很快，即使溶质分子沿着一个浓度梯度不很陡峭的介质中运动也是如此(第4章)。这一学说能够说明，同一时间内在相同的筛管里，同时有溶质向上下两个方向移动。

用以支持细胞质流学说的唯一确实根据是，凡是降低韧皮部细胞的代谢活动的条件都将使溶质分子在韧皮部中的运输速度受到影响(如前面所述)。降低代谢活动水平，将使细胞质流动的速度降低下来，只是原因之一，而正如前面讨论过的那样，其它方面也会影响到运输的速度。

在幼龄的筛管分子中，能够很容易发现细胞质的流动现象，但是在成熟的筛管分子里，这种现象就不那么明显。因此断定这种学说成立的真实性，似乎还是疑问的。

另外一些持异议的人，提出反对细胞质流学说的证据是，尽管已经知道在许多“陷阱”的细胞中有细胞质流现象，但是流动的速度不足以说明溶质在韧皮部中的运输速度。虽在海藻的细胞里观察到细胞质的流动速度每小时可高达48厘米，但在高等植物韧皮部薄壁组织细胞和伴胞里，其速度是很低的。甚至于在海藻*Nitella*里

观察到的最高速度，大体上也低于已知的溶质运输速度（每小时达300厘米）。

虽然在词的一般意义上，细胞质流不能作为说明溶质在韧皮部中的运输机理，这是没有疑问的，但有种种不同的假设提议却可能是适当的。在修改细胞质流学说的大部分意见中，都涉及到细胞质中的特殊股线或小纤维。虽已有相当多的证据说明有这样微小结构的存在，但对于它以某种方式促使溶质运输的概念，还是没有被普遍地接受的。

简而言之，关于溶质运输的机理知识还是很不成熟的。有些用来论述的观点可能过分简单化了。同样，在提出的每种主要理论中也可能各有它的真实性成分。

第十八章 植物激素

“激素”一词，适用于某些物质，这些物质在有机体的某一个部分合成，并运至有机体的其它部分，引起显著的生理影响，而它的有效浓度却是很低的。这个概念起源于动物生理部门，而“激素”一词则来源于希腊语的辞根“刺激”(to excite)。在哺乳类动物的体内，大部分激素是在内分泌腺里合成的。例如甲状腺激素来自于甲状腺，胰岛素来自胰腺，肾上腺素来自肾上腺。类似化合物，也存在于植物体里（虽然它们在化学上很不相同），并因此可把激素一词适当地扩大应用。植物体里的激素，通常叫做植物激素，它大部分是在各种类型的分生组织里（至少是在幼嫩组织里）合成的，然后由合成的地方运至相对远距离的组织里而起刺激作用。

激素和酶、维生素、DNA 一道分担着全部的生理作用（通常主要是维持生理平衡），而且当它们存在的浓度很低以至只有微量时就能显示出它们的影响来。事实上这四个类型的化合物，是不可能有明显的区别的。某些化合物在动物营养的分类中作维他命，而在维管束植物中又当作激素。例如在以后的章节将予以讨论的某些维生素 B 就属于这样的化合物。

激素这一名词，当然将只限于用在有机体里合成的化合物。大量的物质，还没有在植物体里被发现，也具有类似于或显然相同于在植物体内天然地产生的植物激素那样作用的性质。许多这样的化合物，在化学的组成上类似于由植物内部产生的植物激素。往往把这些化合物也叫激素，但这名词用法必须抛弃。对植物具有类似激素作用的物质（但还没有在植物中被发现的物质），可称为生长调节剂。

18—1 生长素

现在列入生长素类化合物的作用，最初是在燕麦胚芽鞘和叶鞘里获得有力证明的。胚芽鞘象一条管状物，类似于叶子的结构，位于最初从土壤中露出来的植物顶端部分（图 18.1）。在许多禾本科植物的幼苗期，也有类似胚芽鞘的发育。胚芽鞘包围着原始叶子，后来由于叶子生长的结果，顶端被突破，此后胚芽鞘在长度上的全部生长便立刻停止。燕麦胚芽鞘的直径大约为 1.5 毫米，当照光的时候它的高度很少超过 2 厘米。但在黑暗中它的高度可以达 6 厘米。燕麦胚芽鞘在它的生活史中，很早就停止了细胞分裂，大约在它生长后期的 3/4 时间里，由于细胞延长的结果而全面增加它的长度。

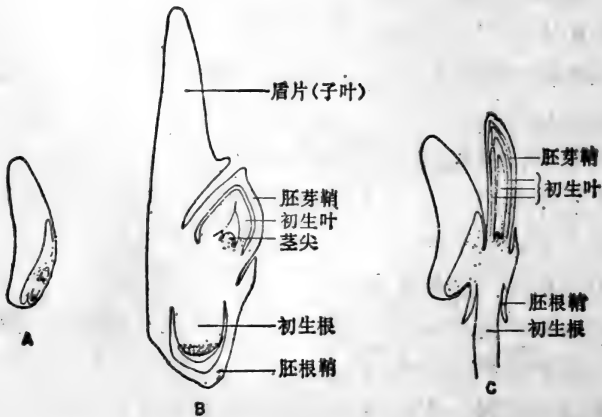


图 18.1 燕 麦

A. 纵切麦粒，示出胚的位置 B. 胚的纵切面 C. 在发芽的早期阶段，胚芽鞘显露出来

如果在顶端下面几个毫米的地方，巧妙的切去胚芽鞘尖端，芽鞘的残干延长就会立即受到阻碍。但是，如果把切下来的胚芽鞘尖端或者其它同样种类的胚芽鞘尖端，再接到残干上，则胚芽鞘的延长又恢复过来，而且几乎恢复到原来的延长速度（图 18.2）。从

稍为低于顶端下面的其它胚芽鞘中，切取一短段载在已切除尖端的胚芽鞘上面，则胚芽鞘的延长速度几乎也没有增加。所有这些实验都证明了，在胚芽鞘下层的部位所发生的延长作用，必须有类似起源于尖端的“刺激剂”的影响下才得以实现。这“刺激剂”是通过胚芽鞘由上而下（顶端至基部）运来的。

1928年F.W.温特通过实验，第一次明确地指出这“刺激剂”在性质上就是激素。他把切下来的燕麦胚芽鞘的尖端，放在含有3%的琼脂薄层上，经过一个小时以后，把胚芽鞘拿开，将琼脂薄层切成许多大小相等的小方块（图 18.3）。如果把一块这样小方块放在已切除胚芽鞘尖的残干上，就会加速胚芽鞘的生长速度，就好象在胚芽鞘的残干上载上新的胚芽鞘尖端的情形一样。另一方面，给切除顶尖的胚芽鞘残干载上纯粹琼脂方块，就看不到有促进胚芽鞘的伸长。从这些实验的结果可以证明，某些化合物或物质（现已知道是生长素）是从切除的尖端传到琼脂方块，然后再由琼脂传递给胚芽鞘的残干，再由这些残干把这些物质向下运输给胚芽鞘延长的区域（图 18.4）。

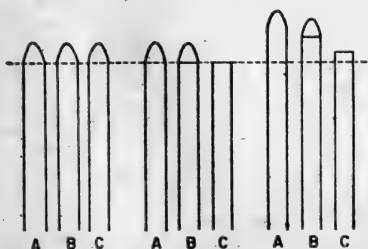


图 18.2 切除尖端对燕麦胚芽鞘的影响

- A. 对照 B. 切除和复原尖端 C. 切除尖端，右侧胚芽鞘在长度增加上的差异，说明处理的作用

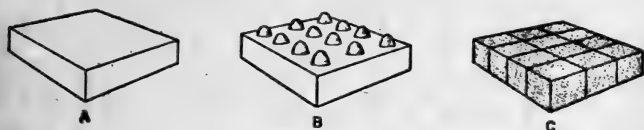


图 18.3 从胚芽鞘尖端收集琼脂中生长素的步骤

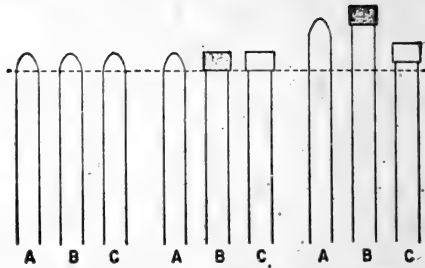
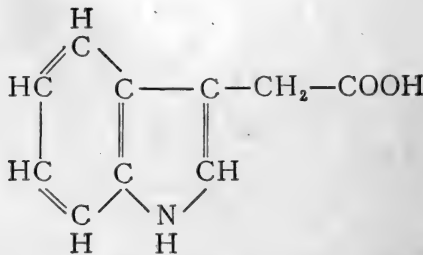


图 18.4 含有生长素的琼脂小块对燕麦胚芽鞘延伸的影响
 A. 对照 B. 把含有生长素的方块放在切除尖梢的上面 C. 把纯粹的琼脂块放在切除尖梢的上面, 右侧是胚芽鞘的相对增长长度说明处理的结果

18—2 生长素的化学性质

在其它条件有利于生长的情况下, 只要利用很低的浓度, 就可以促进胚芽鞘沿着纵轴方向伸长生长的任何物质均称生长素。它起源于胚芽鞘的含量是相对地低的。所谓低浓度是很笼统的, 但一般来说在应用上指的是要低于 1×10^{-5} 克分子浓度。

现在已经确实地证明在植物体中天然地合成的生长素只有吲哚-3-乙酸 (IAA);



吲哚-3-乙酸 (IAA)

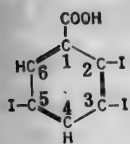
还有一些证据表明, 在植物体中存在着非吲哚生长素, 但还没有充足的证据, 在任何细节上讨论它们的化学性质。已经查明, 在

很多种类的植物中都有生长素的存在，而且显然还是植物的普遍成分。

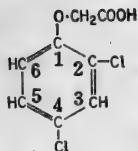
已有充分的证据表明，吲哚-3-乙酸在植物体里是由色氨酸合成的（第16章），而吲哚-3-乙醛则是吲哚-3-乙酸的直接前体。由色氨酸合成吲哚-3-乙醛的主要途径有两条，其一是通过吲哚丙酮酸作为中间产物的途径，其二是通过色胺作为中间产物的途径。在不同的植物中，甚至在同一植物不同器官里，它的合成途径也可能有差异。

生长素的合成中心，是地上部分的顶端分生组织，例如开放的芽、幼叶、根尖、花和生长在花柄上的花序。在植物某一部分组织里合成的生长素，常常会转运到植物的其它器官中去。生长素的含量在植物组织之间，有着很大的差别，一般说在合成或者贮存生长素的组织里，其含量是最高的。温度也是影响生长素合成的一个条件，但在各种植物和组织之间，其最适宜的温度可能是不同的。在胚芽鞘的尖端里，合成生长素的前体显然是由谷粒经胚芽由下而上运输的。

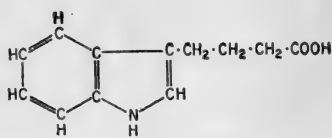
有大量的化合物（不知道植物体内是否有天然产生），对于植物也具有类似天然生长素的作用。在这些“合成”的生长素中，了解得比较清楚的有 α -萘乙酸、吲哚（3）丁酸、2,4-二氯苯氧乙酸（2,4-D）、萘氧乙酸和三碘苯甲酸（图18.5）。把许多具有生长素活性化合物的结构式加以比较时，便看出它们有三个共同的特点：它们均有一个环状的结构核（苯、吲哚、萘），在环中至少有一个双键；侧链由-COOH组成或附有这个基团，或者一个容易转变为-COOH的基团；在环和羧基（或潜在的羧基群）之间是一个相互配位的关系。



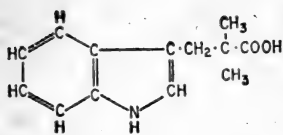
2,3,5 三碘苯甲酸



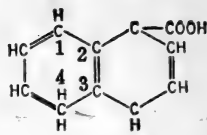
二氯苯氧乙酸(2,4-D)



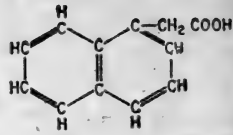
吲哚(3)丁酸



吲哚(3)异丁酸



1,4二氢萘甲酸



α -萘乙酸

图 18.5 若干人工合成生长素的结构式

在植物细胞中的生长素，可以由于酶的活动而钝化。如天然地产生的吲哚乙酸，就有可能被氧化酶、过氧化物酶和酚酶等酶类所破坏。

生长素的活性，也同样可以由参与代谢系统的化合物（通称反生长素）所抵销和破坏。反生长素在化学结构上和天然生长素所固有的结构非常相似。反生长素对于生长素活性的抵销影响，显然是通过竞争性抑制的机理实现的（第9章）。例如，2,6二氯苯氧乙酸便是2,4二氯苯氧乙酸(2,4-D)和吲哚(3)乙酸的反生长素。属于天然产生的大多数反生长素化合物是不清楚的，但是已知转肉桂酸是天然产生的反生长素，而特别有趣的是它的同分异构体——顺肉桂酸却是生长素。

18—3 生长素的作用

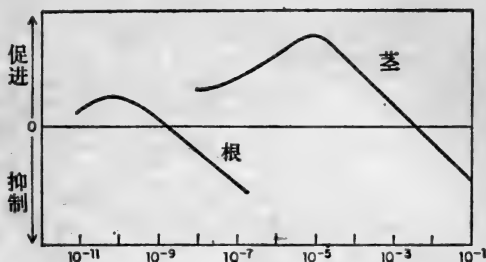
生长素的基本性质，也和其它类型的植物激素一样，对于植物生长反应有多方面的影响。下面所讨论的，只是一些最关重要的影响。生长素可以促进或者抑制某些反应，通常决定于生长素的反应浓度。生长素的效力不仅决定于浓度，而且还决定于所影响的特定生长反应类型。某一类型的生长素对于某些类型的生长反应效力很大，但却对其它类型的生长就可能几乎没有影响。某些生长素的抑制作用，特别是对于某些植物茎部分的延长和另外一些植物芽生长的抑制作用，就是由于生长素促进乙烯气体产生的结果，而乙烯本

身也是生长素（见后面）。

(1) 细胞和器官的延长

前面利用燕麦胚芽鞘已经讨论了生长素的基本概念，并且了解到它的首要作用之一就是影响细胞和器官的延长。事实上如果不能证明对燕麦胚芽鞘有延长影响的化合物，就不能在分类上归入生长素。但是生长素在许多其它植物器官延长中所起的作用，也类似于在燕麦胚芽鞘中的作用。必须要有生长素存在，细胞才能延长，而且如果不是由于其它因子的限制，则在相当宽广的幅度范围内，随着生长素浓度的增加，延长速度也增加。作为细胞延长最适宜的长度范围，将因组织不同而有很大的变化，比较高浓度时则抑制生长。

如果把玉米和羽扇豆的根尖切去，就可以增加根的延长，尽管增加得很小。把切去的玉米根尖回复原位，则根的延长速度就要比切去根尖的根系明显地受到抑制。而且，把玉米胚芽鞘的尖端载在相同植物的根尖上，也会使根尖的延长受到抑制。这些实验的结果启示着，同样浓度的生长素可以促进胚芽鞘和其它地上器官的延长，而却抑制根系的生长。



吲哚乙酸克分子浓度

图 18.6 吲哚乙酸的浓度和它影响根、茎发育（促进或抑制）之间的相互关系

（根据Leopold和Thimann 1949）

这些实验的结果启示着，同样浓度的生长素可以促进胚芽鞘和其它地上器官的延长，而却抑制根系的生长。

利用燕麦幼苗浸于纯生长素溶液中所做的实验，证明了上述的推测是有根据的。实验的结果表明，根的生长受到阻碍与所利用的生长素浓度成比例。但是，当根部全然不含或实际上不含生长素时，用很低浓度的生长素溶液处理，比之不经处理的类似对照根，往往有促进生长的效果。

显然，生长素对根和地上器官延长的对比影响，可以说明根和

茎对生长素的可比较反应(图 18.6)。在相对低浓度时促进生长,相对高浓度时抑制生长。只有在很低浓度的条件下才有利于根的延长,而一切较高浓度均停止根的生长。除了作为延长生长的最适浓度范围要极大地高于根而外,与茎和胚芽鞘的反应有相似的习性。同样浓度的生长素有利于茎的延长而却阻碍根的延长。

(2) 根的形成

多年前就已经知道,当把插枝基部放在适合于生根的培养基时,插枝上有芽的存在可以促进根的发育。正在发育生长的芽较之休眠的芽能更有效地促进新根的形成。叶子,特别是幼叶也同样可以促进插枝新根形成。这些观察启示着,在插枝上新根的形成是由在芽和幼叶里合成而后运输到插枝基部的激素所促进的。当人们把天然产生的生长素—吲哚乙酸鉴别出来以后,立即就发现它能够促进新根的形成。

生长素影响新根的形成,明显地不同于根的延长作用。一般来说,前者过程所需要的浓度要特别大于后者过程。

尚未发现可以在植物体内天然地产生的生长素,也同样可以促进许多植物形成新根(图 18.7)。其中有 α -萘乙酸、吲哚丁酸和萘乙酰胺。利用各种生长素进行适当处理,作为帮助插枝生根的实践应用,进行过广泛的研究。这些处理并非对所有的植物都有效果,但对许多植物的插枝来说,这些生长素能加速新根的形成过程,并能导



图 18.7 利用含有百分之二萘乙酸的羊毛脂处理,在番茄茎上有根的形成
(引自 Zimmerman 和 Wilcox, Contrib. 的照片 1935)

致每一插枝上有大量根的发育。但是激素却不能引起至少是某些无发育成根能力的插枝形成新根。

(3) 向光性

在植物生长中,在其相反的一侧受着不相等的光照时,植物器官向光的弯曲是特别明显的。在这样的环境条件下,生长着的茎和其它延长器官便朝向最强烈的光照一边。我们了解向光性机理的知识,是由于研究禾本科植物胚芽鞘在向一侧受到光照的习性得来的。

早在 1880 年,达尔文利用牧草一藜草属的胚芽鞘所做的实验就已经指出,如果把胚芽鞘的尖端置于单向光照下,则胚芽鞘就会发生弯曲。这一事实,在利用各种植物(多半是燕麦胚芽鞘)所做的实验中已经得到证明。如果用锡箔覆盖胚芽鞘的尖端,并全部给予单向照光,结果并没有弯曲或者很少弯曲。同样,如果把胚芽鞘的尖端切除,则对于单向光照也只有微弱的反应,但是如果胚芽鞘的尖端接受单向光照后,移到没有光照的胚芽鞘残干上,则可引起残干显著向光弯曲。很多类似的实验结果已经得到证明,胚芽鞘的尖端深深地影响着在胚芽鞘尖端以下的细胞生长的延长状态。

燕麦胚芽鞘的正向光弯曲,主要是由于它在荫蔽的一侧细胞的延长要大于照光的一侧细胞。由于细胞延长被看作是受生长素存在的数量决定,因此就必然要寻找并研究光对生长素在胚芽鞘里分布的影响来解释上述的向光反应。广泛的实验已经指出,至少是在燕麦胚芽鞘里,单向光照增加了由尖端运到胚芽鞘阴暗侧的生长素数量,而减少了运到光照一侧的数量。燕麦胚芽鞘和许多其他植物构造的向光弯曲,就是由于生长素在胚芽鞘两侧有着不同的数量所引起的。

各种不同类型的实验非常明白地指出,光可以引起生长素侧移由胚芽鞘受光的一侧移向阴暗的一侧,例如当把含示踪 C^{14} 的吲哚乙酸 (IAA) 引入原生长在黑暗中的单向光照的玉米胚芽鞘尖端部分,不久就发现在背光生长一侧所含的示踪 C^{14} 的 IAA 大约相当于朝光生长一侧的三倍。在实验结束后便把所施用的全部放射性生长素回收。因此,胚芽鞘两侧有着不等量的生长素不是由于两侧破坏

程度不同,而是由于大量生长素由照光的一侧运向阴暗一侧的结果。

可见光谱中的全部波长,对于向光弯曲的影响并不是同等的。较短波长效果最好,最大的向光弯曲发生在蓝光部分—450 毫微米的光谱中(图 18.8)。在可见光谱的末端,较长波部分(红光)不能有效地引起白化燕麦胚芽鞘或幼苗的向光反应。 β -胡萝卜素的吸收光谱(图 10.10)和引起白化胚芽鞘和幼苗向光弯曲的作用光谱非常近似一致。这种相关性启示着, β -胡萝卜素吸收的光波就是引起向光弯曲的光波。但是吸收光谱近似 β -胡萝卜素的核黄素也可能是感光色素,因为某些幼苗因遗传突变的原因并没有类胡萝卜素的色素,但却显示出向光性。

虽然,在广泛地研究胚芽鞘的向光性中,

通常是用白化幼苗作材料,但也有少数比较精密的研究是叶茂的幼苗。在利用向日葵幼苗做实验中知道,向日葵的子叶是控制向日葵向光性的器官。如果把一对子叶中的一张叶子处于荫蔽下而植株的其余部分照光,则下胚轴弯曲的方向是离开附有荫蔽子叶的一侧(图 18.9)。荫蔽的子叶模拟在自然界中的叶子是接受低强度光照的,换句话说,这些叶子在背向太阳光的一侧。结果是附有荫蔽子叶的一侧,其下胚轴生长长度要比向光一侧大二倍。这不能看作是生长素横向运输的证据,但大体上可以说,从保持在黑暗中幼苗下胚轴的基部中得到的生长素,其数量要大于从保持在光照中的幼苗所得到的数量。因此,在向日葵的幼苗中,它的向光性就是由于从叶子(子叶)上来的生长素,分布在荫、光这两侧的数量差别所引起的。

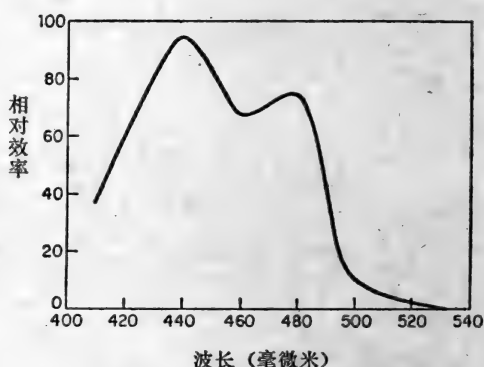


图 18.8 光的波长和燕麦胚芽鞘向光弯曲之间的关系

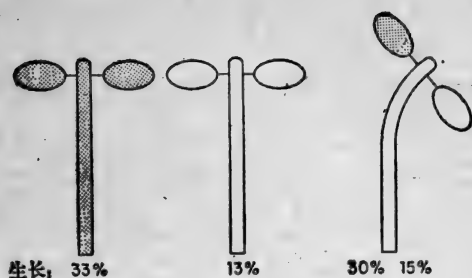


图 18.9 遮荫对向日葵幼苗生长和向光性的影响。在子叶以下 1 厘米的下胚轴上生长增长的百分数。右边只有一片遮荫的子叶时，其下胚轴两侧生长的百分数

(引自Lam和Leopold 1966)

(4) 向地性

如果把盆栽的植物作水平放置，几天后，茎就不能持久地匍匐下去，而是背离地心引力的方向转向上方。这种变化首先显示出来的位置恰在茎尖端后面的伸长区，并随着时间的推移茎就可以向后伸展到原来固有的生长方向。检查初生根也同样改变了它的方位，但与茎的方向恰好相反，生长方向朝向地球的中心。根的这种习性很容易在萌芽的种子中观察到，正如茎那样，首先发生变化的部位恰好在伸长区(图18.10)。

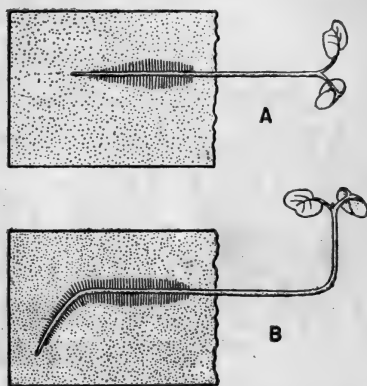


图 18.10 芥菜的下胚轴和根的向地弯曲图解

A. 按水平放置的植株 B. 同一株植物在一天的情形

如果把水平放置的盆栽植物，以茎作轴向慢慢地旋转，茎上的每一个部位在上下两侧依次交替变换，结果并没有显示出向地性弯曲。不允许根或茎部分在任何一个位置上停留的时间足以产生弯曲生长。同样当把萌芽的种子

栓绑在沿水平面上快速旋转的轮子边上时，根也没有发生弯曲。这是因为快速旋转所引起的离心力对生长的影响要比地心引力强大得多。根的反应灵敏地朝向力的方向生长（也就是向外）而茎背离力的方向生长（朝内向轮子的中心）。如果旋转着的轮子停止下来，或者把速度降低到离心力小于地心引力时，茎和根的向地性弯曲就会很快显示出来。

剪去初生根尖端，放在水平位置上未能显示出根的向地性弯曲，甚至在剪除根尖后，并未被阻止根尖以下的细胞扩大时也如此。但如果把来自垂直正向生长的根尖载到已剪去尖端的水平根上，则便可显示出正向地性。这些实验证明了，根尖显著地影响着根的向地运动。对此可以把它和前面描述过的胚芽鞘尖端影响胚芽鞘向光性，作一个对比。

但是把茎尖割去，并不能阻止茎的向地性反应。一般说，茎的尖端比之远离尖端以下的区域对地心引力要特别敏感，但这种敏感性通常存在于整个生长区域。在许多草本植物里，向地性反应发生在独立于茎尖以外的成熟的节里。

水平地放置的胚芽鞘尖端，像垂直正向的尖端一样，所产生的生长素数量是一样的。因此由于地心引力所引起的胚芽鞘负向弯曲（向上），不是由于胚芽鞘尖下侧合成的激素总数量增加的结果。当用含有示踪 C^{14} 的吲哚乙酸（IAA）涂到水平地放置的玉米或燕麦胚芽鞘的尖端或向日葵下胚轴时，发现生长素在胚芽鞘下半侧的基部的积累大于它的上半侧。显然地心引力类似于光，它影响着生长素在胚芽鞘中的分布，并且由于地心引力的作用而使水平放置的胚芽鞘下侧的激素浓度较大，从而导致这一侧细胞的延伸较快，使胚芽鞘向上弯曲。

相同的生长素浓度，对茎和胚芽鞘的延长有促进的作用，而对根却起抑制的影响。这事实启示着，根尖的正向地性反应（向下）和茎（或胚芽鞘）的负向地性反应（向上）可能都是由于同样的机理引起的。水平放置根的下半侧，生长素浓度过大使根的延长受到抑制而不是促进，于是根的上方生长超过下方，从而引起向下弯曲。

重复的实验证实了这种解释。已经发现，水平放置的根尖下半侧生长素的浓度要高于它的上半侧。当水平放置的初生根围绕着它本身的垂直轴慢慢旋转的时候，它的生长速度并没有超过初生根垂直放置时的生长速度，也就是说根尖在这两种位置时生长素浓度均相等。生长素大量地集中在水平放置的初生根尖下半侧，证明生长素在地心引力下移向下侧。因此，根向下弯曲与根下侧生长素浓度大于上侧有关系。

(5) 顶端优势

顶端优势指的是顶芽的存在能抑制或阻碍侧芽的生长。生长素在这个生理现象中有重要的作用（第23章）。

(6) 单性结实

在果实的发育中，缺乏任何可以发育的生活种子叫单性结实。单性结实可以在某些种内自然地产生，也可以用某些激素（包括若干生长素）处理而获得（第21章）。

(7) 脱落

叶子、果实和一些老的组织与植物体分离脱落，主要是由于脱落过程引起的，生长素在这过程中起了作用（第23章）。

(8) 形成层细胞的活动

正如第23章讨论的那样，木本植物在春天恢复形成层生长的活动中以及在其它形成层活动期，都有生长素在起作用。因为极其值得注意的事实是细胞的分裂活动涉及到生长素。

(9) 促进开花

如果把某些长日照植物（天仙子和高雪轮），放在对于诱导开花有足够长的光周期条件下，生长素有促进这些植物开花的作用。另一方面，某些短日照植物如苍耳、藜和二裂大豆，如果在诱导的黑暗期中使用生长素就会抑制这些植物开花（第22章）。

多年前已经知道，某些人工合成的生长素，如萘乙酸，能刺激菠萝开花，这在大规模菠萝生产上已经有效地应用了。有些证据证明，生长素促进开花的效应实际上是通过乙烯而间接地起作用的，乙烯则是在使用生长素处理后产生的（见后面）。

(10) 生长素的毒性影响

前面已经提到，相对高浓度的生长素能抑制细胞的延长（图 18.6）。使用较高浓度的生长素还会引起植物的畸形生长，例如，根、茎、叶扭曲变形，叶片褪色，花的开放以及根、茎的延长受到阻碍，肿瘤形成等等。必须强调指出，在讨论中所说的“相对高浓度”一词，在绝对值上是很低的，一般只有 0.1% 的大小。稍微高的浓度，但其绝对值仍然是很低的，往往就会引起植物死亡。

当应用相对高的浓度但实际上仍是很低时，生长素就可以对植物引起中毒或致命的影响，这事实本身启示我们，为了达到消灭杂草或其它有害植物的目的，可以使用生长素。已经证明苯氧乙酸是有效的除莠剂。最广泛地使用的除莠剂是 2,4-D，它对植物的影响，可以作除莠剂应用的生长素的例子。当把它喷雾或喷粉时则很容易被叶子吸收。吸收以后便快速地运到植物的其它部分，而特别明显地影响分生组织。这种化合物在整个植物体内分布得特别快速，使它能有效地作为毒药而起作用。由于植物的代谢受到扰乱而至死亡（尤其是分生组织）。不同的植物对于 2,4-D 的反应显著不同。例如，禾谷类植物和大部分草本植物比之大部分阔叶的一年生植物敏感性差，而大部分木本植物比之大部分草本植物敏感性差。这些化合物和类似这样的化合物，作为除莠剂的优点之一，就是具有非常有效的选择性。例如，用 2,4-D 以适当的浓度和每单位面积适当量喷射，就可以在甘蔗田和草地上消灭阔叶杂草。

18—4 生长素的运转

如果把含有生长素的琼脂方块，载到燕麦胚芽鞘形态学的上端，而把不含生长素的纯琼脂载到下端，则生长素就会运到并积累在下端的琼脂块里。最后生长素在下端琼脂里的含量，就要超过加到上端，的琼脂中的含量。如果把含有生长素的琼脂方块载在形态学的下端，则没有生长素的运输（图 18.11）。这个实验的结果指出，生长素在燕麦胚芽鞘里的运输是有极性的，也就是只由上而下的下行运输，

并可以逆浓度的坡度进行，所以生长素可以在下端的琼脂块中积累。

类似的生长素由上而下的下行运输，无论是天然产生的或者是人工引进的，都可以在许多其它延长植物结构中看到。包括除燕麦外的其它种类的胚芽鞘、叶

子中的叶脉和叶柄、上胚轴、下胚轴以及茎节间的组织。生长素的下行极性运输，在薄壁组织或韧皮部组织里也有发现。

生长素在根部的运输模式不同于在胚芽鞘及地上细长结构里的运输模式。在利用放射性的吲哚乙酸引进幼根所进行的运输方向实验中指出，生长素在根里具有向顶端（由下而上）的高度极性运输作用。

甚至在生长素的下行运输占优势的结构里也存在着上行运输。例如，在洋紫苏的茎节间里，下行运输为上行运输的三倍时，也有向上运输的作用。

如果把生长素涂到完整的植物根部或者插枝的基部，生长素就会随着蒸腾流向上运动。在分布到各组织以后，它便沿着极性的途径，而进一步通过植物运输。

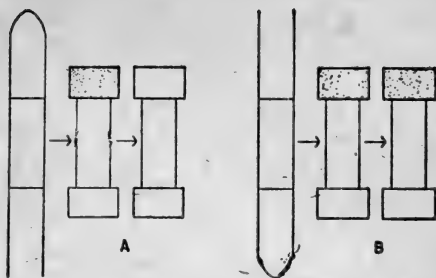


图 18.11 生长素向下行运输的图解
 A. 把含有生长素的琼脂方块载到燕麦胚芽鞘的顶端
 B. 把含有生长素琼脂方块载到燕麦胚芽鞘的下端
 (根据Went 1935)

18—5 赤霉素

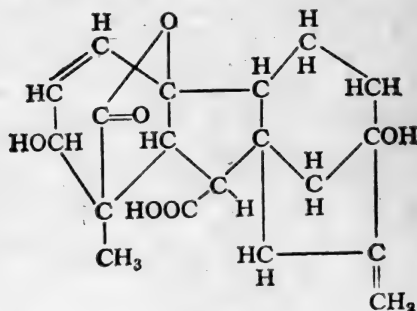
水稻恶苗病或可憎苗病，长时间以来是亚洲地区的重要问题。这种病的早期症状是感染病后植株徒长。其后不久，日本植物病理学家就已发现，此病是由于感染了赤霉素原菌而引起的。随后他们又进一步证明，从生长有赤霉素原菌的培养基中所获得的不带有机体的滤液，也可以引起这种病症。最后在 1938 年被日本学者从这种

滤液中分离出一种晶体物质。这种物质被命名为赤霉素，它的溶液对水稻的影响和从赤霉原菌培养基中得到的滤液的影响是一样的。随后证明了这种原始分离出来的物质是四种化合物的混合物。这四种化合物现在分别称为赤霉素 A₁、A₂、A₃ 和 A₄。了解得比较清楚的是赤霉素 A₃，也叫赤霉酸。

发现赤霉素以后，在日本以外很少立即引起人们注意，这部分的地是因为在第二次世界大战期间通讯不良的缘故。但是在经过十年以后这些化合物便立即引起了人们注意，并且证明在以很微量应用时，就可对维管束植物的形态发育和生理习性显示出很多显著的影响。这就导出一个推论：赤霉素是在高等植物中天然地产生的激素。这个推论很快就被人们从上述组织中实际分离出来的赤霉素所证实。有 35 种不同的赤霉素（它们在化学上是密切地相关的）被看作是在高等植物中天然地产生或来源于原始真菌的，或二者兼有之。其它的赤霉素或许有待发现。已经鉴别证明在许多种类的植物中都有赤霉素产生，显然它们的存在是极其普遍的，至少在维管束植物中是这样的。赤霉素在植物组织中的含量当然是极低的。例如从向日葵幼苗的 100 个芽中所得到的赤霉素只有 0.001 微克。在同一植株中常常有两种或两种以上的赤霉素。

18—6 赤霉素的化学

赤霉素，是一类在结构上既有差异而又密切相关的植物激素。比较了解的赤霉素之一赤霉酸（A₃）的结构式：



赤霉酸

已经知道的赤霉素总共有 35 种, 它们的基本结构都有四个互相连接着的环叫做赤霉素环。每一种类型的赤霉素, 在分子中都含有 19 或 20 个碳原子, 22—28 个氢原子, 4—9 个氧原子。各种赤霉素之所以不同乃是由于在赤霉素分子基本结构环的侧链是可以取代的 (图 18.12)。此外, 对比赤霉素构型时可以看到它们有一个共同的特点, 就是所有的赤霉素都共同具有一个 $-COOH$ 基, 这个 $-COOH$ 的位置在赤霉酸的结构式中已经指出, 虽然它们当中的大部分还具有一个内酯环。为方便起见, 把赤霉素命名为 A_1 、 A_2 、 A_3 …… A_{35} 。

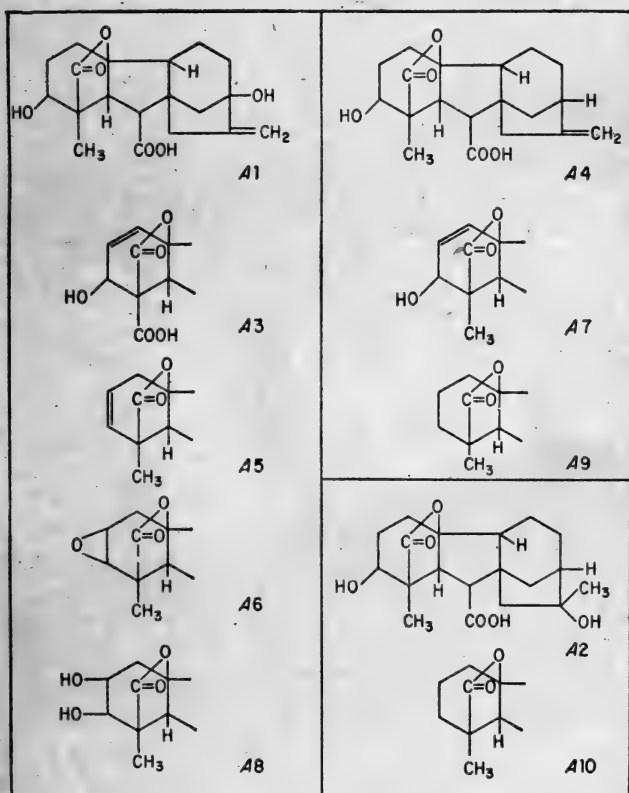


图 18.12 10种赤霉素结构式的骨架

18—7 赤霉素的作用

在引起植物多方面的生长反应中，赤霉素具有拮抗生长素的作用。讨论只是更充分地研究这些反应。

(1) 细胞的伸长

赤霉素引起的症状之一，就是它可以使水稻过分徒长。赤霉素被证明具有促进许多种类植物茎的伸长作用（图 18.13）。利用适当浓度的赤霉素处理矮种豌豆、玉米、菜豆，能使它们的茎干生长达到标准品种。某些植物病毒病的症状之一，就是使受害的植株矮化，例如紫菀黄化病、玉米矮化病等。用赤霉素处理这些感病的植株，便能使它们增长到正常的植株高度。这主要是由于赤霉素增加了节间的伸长，而节间的伸长又是由于细胞伸长的结果（虽然高度的增长也涉及到某些细胞的分裂）。类似的效果在若干种类植物的下胚轴中也得到了证明。



图 18.13 比较栽培31天后菜豆的生长和开花
左：对照 右：在初生叶展开后用 $20\mu\text{g}$ 赤霉素处理生长的顶端
(引自Michigan州大学照片)

赤霉素和生长素，在植物器官的伸长中均起作用，虽然它们有效

浓度的相对意义和相互作用的程度，对于不同植物器官来说是不相同的。如同前述所讨论的那样，利用适当浓度的赤霉素溶液喷射很多种类植物的完整植株，就可以促进茎的伸长。但另一方面，利用生长素溶液喷射完整的植株时却很少或者不能促进茎的生长。然而把剪下来的茎、胚芽鞘、下胚轴和上胚轴浸在含有适当浓度的生长素介质中，就能引起它们在长度上的伸长。而以同样的方法，用赤霉素处理就很少促进上述器官的伸长。

当依次用 GA_3 ($10^{-4}M$) 和 IAA ($5 \times 10^{-5}M$) 处理矮种豌豆的茎时，则促进伸长的效果要大于只用这两种激素分别单独处理时的效果。这种相互增强作用（见下面）在促进其它植物器官方面可能也起作用。

（2）影响开花

赤霉素对于植物开花有着某些非常显著的影响。某些植物只能在长日照条件下开花（第 22 章）。许多这样的植物（虽然不是全部）生长在短日照的条件下，如用赤霉素处理也可以引起开花。天仙子、矮牵牛、菠菜、萝卜、莴苣、菊苣、芥菜和苜蓿都是真正的长日照植物。对于这些植物可以用赤霉素来代替长日照条件。

短日照植物，在每天 24 小时中要求不能小于一定数量的黑暗时间才能引起开花（第 22 章）。利用赤霉酸处理放在短日照条件下的短日照植物如草莓，则抑制这些植物开花。在处理其它短日照植物中也看到有同样的影响，虽然尚不能确实地证明那些是短日照植物。

某些植物，要求有一个相对低温时期才能开花。这对于温带地区二年生植物来说都是切实可信的。这些植物在它们生长的第一个夏季里仅仅是营养生长（通常是丛生的），然后在冬天低温的条件下渡过，在第二个夏季，也就是在它们生活的最后一个季节里开花。这样一些植物也可以人为地把它置于低温的条件下，使其在接近第一个生长季节的后期开花。许多二年生植物如结球甘蓝、芜菁、胡萝卜、毛地黄、紫罗兰、三色堇等，一旦获得充分生长以后，在它们发育的第一个季节里，用赤霉素处理也能引起开花。换句话说，对于上述植物用赤霉素处理，可代替寒冷处理而诱导开花。

(3) 单性结实

有些赤霉素类似生长素，也能引起许多种类的果实单性结实。其中包括番茄、苹果、葡萄、樱桃和无花果等（第21章），但这两种类型的激素在引起某一种类果实的单性结实中，其效果并不是完全相同的。例如在某些苹果品种中，赤霉素（特别是A₁）能有效地诱导单性结实，而生长素却完全无效。

(4) 根的形成和伸长

某些赤霉素在适当浓度时，可以促进根的伸长，至少在某些种类里是这样的。另一方面，用赤霉素处理可以抑制插枝形成新根，甚至在生长素促进新根形成时，也可用赤霉素处理来抵销。

(5) 叶子扩大

当双子叶植物幼苗在黑暗中发育时，叶片只有微小扩大。把这种幼苗短期放在光照下，叶子便得到充分的扩大。引起叶子扩大最有效的光谱是可见光谱的短红光区域（第22章）。当把在黑暗中生长的菜豆叶子钻成圆片，漂放在稀释的赤霉酸溶液中，但仍置于黑暗时，其叶子扩大要比漂浮在蒸馏水中的类似叶子大得多。在漂浮着圆片的稀释溶液中，同时用红光照射则叶子的扩大要比只单纯用赤霉素处理的稍为大一些。换言之，红光可以代替赤霉素而引起叶子扩大（至少可以部分地代替）。

(6) 种子萌发

许多种类的植物种子，在它们吸收水分以后萌发之前，必须置于光照下才能萌发，红光则是可见光谱中最有效的成分（第24章）。用稀薄的赤霉酸溶液（100毫克/公升）处理在黑暗中的“光敏感”的莴苣种子时，其种子萌发的百分率要超过在黑暗中浸于水中的种子萌发百分率，且实际上等于浸在水中的用红光照射的种子萌发百分率。用其它种类的光敏感种子做实验，也得到相似的结果。换言之，赤霉酸可以代替红光打破上述种子的休眠。

(7) 打破芽的休眠

若干温带地区的木本植物，其芽的休眠是在光周期的控制下被打破的。其中最明显的例子如米心树的芽在自然条件下，如没有足

够长的光周期到来，它决不会在春天里萌动。但如果用稀释的赤霉酸溶液喷洒米心树小枝，即使仍在短日照条件下，也可以引起芽的萌动（图 18.14）。至少还有另外一些木本植物原也要有相对长的光

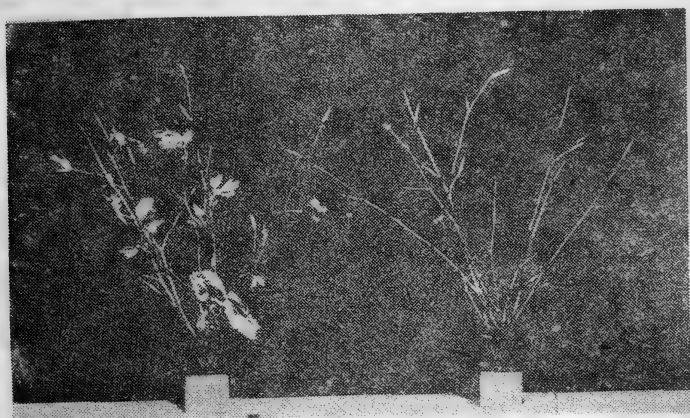


图 18.14 在早春（三月）赤霉酸对米心树 (*Fagus sylvatica*) 芽开放的影响
左边用赤霉酸处理，右边不用赤霉酸处理（对照）
（引自 F.Lona 照片）

周期条件下才能打破芽的休眠，对此所作的实验也相类似结果。

以上所讨论的赤霉素处理，只是一个概括性的说法，并没有试图把每一种赤霉素的作用加以任何严格的区别。在了解到许多不同类型的赤霉素应当看作是植物的一种组成成分之前，已经做了许多工作。研究上所利用的往往是赤霉素和赤霉酸 (A_3) 的混合物，由于早期采用有效，所以长期以来是最广泛地被利用的一群激素。但是，不同的赤霉素在促进特定的生长反应中，其效果是很不相同的（表 18.1）。在本表右边最后一栏里，列举讨论了它们的作用，这将在第 24 章还将看到。

当把赤霉素应用到植物外部时，它的有效浓度当然是很低的。由于应用的方法不同（溶液、喷雾、用羊毛脂涂抹散播）和持续时间变化（连续或者间断），很难指定一个有效浓度范围。对许多植物来说，赤霉素的作用浓度大约在 0.1—10 毫克/公升范围内有效果。

表 18.1 赤霉素A₁—A₁₅和A₁₇—A₂₇的相对活性的近似值

赤霉素	矮种豌豆 上胚轴伸长	矮种玉米第 二叶鞘伸长	莴苣矮 轴伸长	黄瓜胚 轴伸长	矮稻叶 鞘伸长	α-淀粉酶在大麦 淀粉层的合成
A ₁	+++	+++	+++	++	+++	++++
A ₂	++	+	++	++	+++	++++
A ₃	++++	++++	+++	++	++++	++++
A ₄	+++	+++	++	+++	++	+++
A ₅	+++	++	++	+	+++	++
A ₆	++	++	++	+	+++	++
A ₇	+++	++++	++++	++++	+++	+++
A ₈	+	○	+	○	+	+
A ₉	++	○	+++	+++	++	+
A ₁₀	○	○	○	++	+++	+
A ₁₁	○	○	○	+	+	+
A ₁₂	○	+	○	+	+	○
A ₁₃	○	+	+	○	+	+
A ₁₄	○	+	○	○	+	○
A ₁₅	+	○	++	++	++	○
A ₁₇	○	+	○	○	+	○
A ₁₈	+++	++	+	○	+++	○
A ₁₉	○	+	+	○	+++	○
A ₂₀	+	+	+++	○	+++	+
A ₂₁	○	+	+	○	○	○
A ₂₂	+++	++	++	○	+++	+++
A ₂₃	++	+++	+	○	+++	++
A ₂₄	+	+	○	+++	+++	○
A ₂₅	○	○	○	+	○	○
A ₂₆	○	○	○	○	○	○
A ₂₇	+	+	○	○	+	○

相对活性: + + + + 极高, + + + 高, + + 中间, + 低, ○ 很低或无活性。

(根据Crozier等改编 1970)

18—8 赤霉素的合成和运转

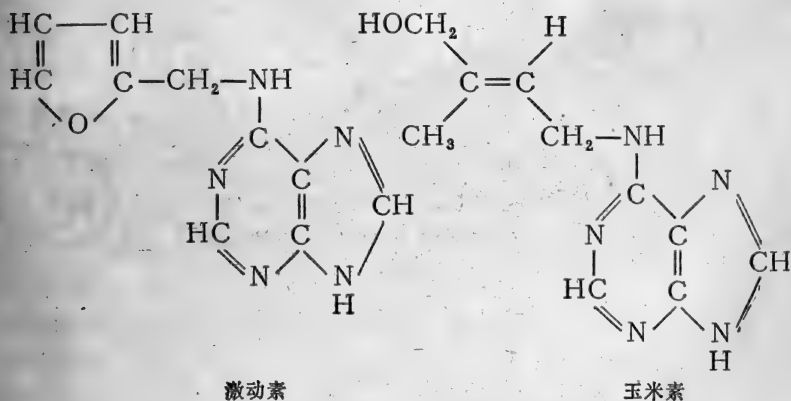
赤霉素在高等植物中的主要合成地点是在叶子、根尖的分生组织以及正在发育的种子里。关于赤霉素的生物合成,已经知道的主要事实之一是,在这个合成过程中,主要的中间产物是双萜贝壳杉

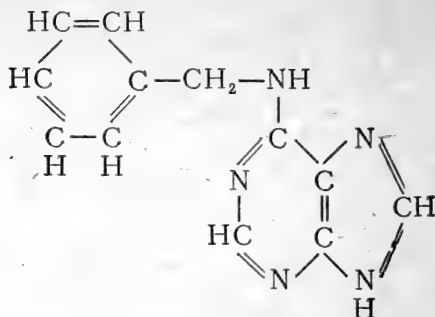
烯（第14章）。

赤霉素在木质部和韧皮部里的运转都能非常自由地进行。在这两个输导系统之间，也能进行交换，这交换很可能是通过韧皮部和木质部射线细胞进行的。

18—9 细胞激动素

细胞激动素（从前叫激动素类），是一类具有碱基嘌呤的环状结构激素。激动素是第一个从自然界里分离出来的具有刺激性质的化合物，其化学名称是咪唑 6-氨基嘌呤（图 18.15）。它是青鱼精子的 DNA 降解产物中分离出来的。虽然激动素对植物有多方面的影响，但却不把它看作是天然的植物成分，并且或许还不是真正的植物激素。后来终于从玉米的子粒中分离出一种天然细胞激动素而命名为玉米素〔6-(4 羟基-3-甲基丁-反式-2-烯基氨基) 嘌呤〕（图 18.15）。后来在其它植物也找到玉米素，包括马勃真菌。玉米素是已知细胞激动素中最活跃的激素，在很低浓度时（如 $5 \times 10^{-11}M$ ）就能起促进的影响作用。还有几种天然的化合物，化学上与玉米素极为相似，也具有细胞激动素的活性（图 18.15）。细胞激动素可能广泛地分布在高等植物里。





苄基腺嘌呤

图 18.15 细胞激动素的结构式

许多具有腺嘌呤核的其它化合物（尚未发现在植物中有存在），大体上也按照激动素的方式对植物的发育施加影响。人工合成的细胞激动素——苄基腺嘌呤就是一个例子（图18.15），它与人工合成的生长素占据着相似的位置。

18—10 细胞激动素的作用

细胞激动素也和生长素、赤霉素一样，能引起植物体许多生长反应，这里只是将对那些已有充分研究的进行讨论。

（1）胞质分裂

细胞激动素的作用，从它的最初的命名中已经看出来了。在许多类型的组织培养中，如有吲哚乙酸（或其它人工合成的生长素）存在时，只要很低浓度的激动素，就能引起细胞分裂（图18.16）。细胞激动素也同样被看作是与细胞的有丝分裂和DNA合成有关系的物质。

（2）细胞的扩大和伸长

激动素能够促进自白化菜豆叶子切割圆片的扩大，它的作用方式和赤霉素或红光的作用方式大致相似。至少还有其它一些细胞激动素对其它许多种类的植物叶子有相似的作用。用激动素处理菜豆幼苗，可以促进它的茎和叶柄伸长。另一方面，用这种化合物处理豌豆却使它们的茎和向日葵（下）胚轴的伸长受到抑制。用细胞激

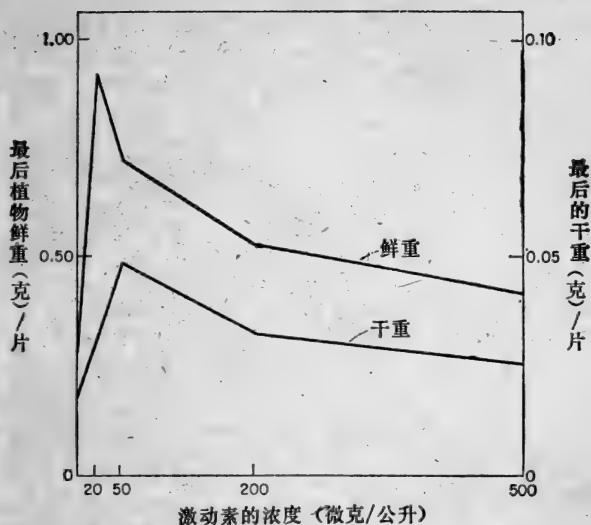


图 18.16 激动素浓度和经过 1 天后作为细胞激动素指标的烟草瘤状组织干鲜重增加之间的相互关系图
(引自 Miller 等的数据 1956)

动素对大多数根的处理，都会降低它的伸长速度，但是当使用浓度很低时，却又可以增加某些种类的植物根的伸长速度。简单地说，细胞激动素影响生长的扩大和伸长，无论是促进或者抑制都决定所用的器官，使用细胞激动素的种类和它的浓度。

(3) 芽的起源和增殖

当把烟草茎内一小块组织，放在适当的介质中，在无菌的条件下培养，就会长出一个愈伤组织。在整个培养过程中，如果把激动素和生长素维持一个适当的比例不变，则这块愈伤组织就不会分化而无限期地维持下去。但是如果增加激动素对生长素的比例，就会长芽并发育为一条多叶的新梢。在无菌条件下培养，由小块的莴苣叶片发育成为芽时，激动素也有类似的作用，但必须要有生长素存在 (图 18.17)。如果用激动素处理各种植物器官，如分离的根、叶柄、叶子切片，也将会有芽和多叶新梢的形成。

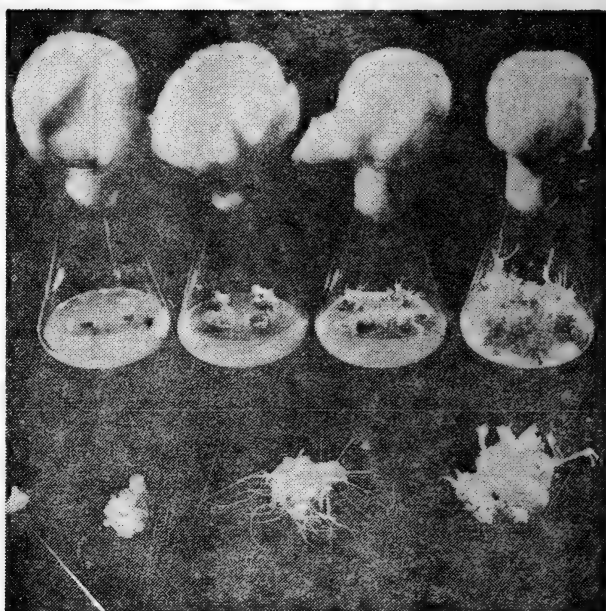


图 18.17 在无菌条件下培养的莴苣叶片的小块

从左到右：1. 基本培养基 2. 1 公升培养液中含有 1 毫克激动素
3. 1 公升培养液中含有 2 毫克吲哚乙酸 4. 1 公升培养液中含有
1 毫克激动素再加 2 毫克吲哚乙酸

(C. O. Miller 提供照片)

在许多植物的完整植株中，用激动素处理也同样可以增加新梢的分枝。生长素引起抑制侧生芽的发育，能被细胞激动素所抵销是一种激素的相关现象。顶端优势现象（第 23 章）就是一种重要的相关现象。

(4) 根的形成

在烟草愈伤组织和由莴苣叶切片发育来的组织培养中（图 18.17），用任何较高浓度的细胞激动素处理，就能抑制根的形成，并抵销由于任何生长素的存在而促进新根的形成。细胞激动素影响新根的形成类似于赤霉素。但是有一些证据表明，非常低浓度的细胞激动素，则有可能促进根原基发生。

(5) 延迟衰老

许多种类的植物叶子，如果把它漂浮在水里，经几天后就会失去叶绿素而变成黄色。但是如果在水中含有很低浓度的激动素时，叶子就能保持叶绿素，使叶子在长时间内仍然是绿色。换句话说，激动素能延迟叶子衰老的开始，而且一般来说，细胞激动素可以使植物组织延迟衰老。

(6) 打破种子休眠

激动素和赤霉素以及红光有相似的地方，就是在适当药量时，它具有打破莠苣“感光种子”休眠的性质。另外还有许多细胞激动素也能打破许多其它植物种子的休眠，而这些种子并不全是感光种子。

(7) 单性结实

人工合成的细胞激动素〔6-苄(基)氨基-9-四氢吡喃-2-甲基嘌呤〕，非常有效地引起 *Calimyra* 无花果单性结实。值得注意的是赤霉素群和生长素也是非常有效的引起这一品种的单性结实。显然利用细胞激动素处理，似乎有可能使其它种类的果实进行单性结实。

(8) 影响开花

已经有少数例子证明，利用细胞激动素处理可以提高开花百分率。利用激动素处理短日照植物—紫苏属和藜属，使它们能在长日照条件下开花。反之，长日照植物—柳叶蒲公英、拟南芥，利用激动素处理，也能在短日照条件下开花。

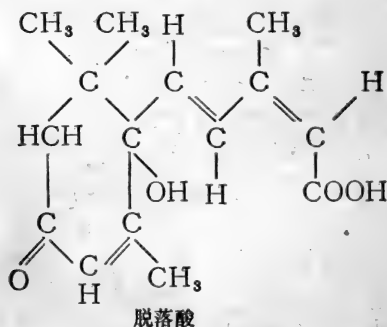
18—11 细胞激动素的合成

天然地产生的细胞激动素，显然主要是在根尖的分生组织里、花序和正在发育的果实里合成的。某些细胞激动素在许多不同的有机体中，被看作是某些转-RNA分子的组成部分。这一有趣的发现，可能有助于我们了解细胞激动素的基本作用。

最初认为细胞激动素在植物组织中是相对固定的，但现在已经明白，细胞激动素在植物体里是移动的。还有证据表明，细胞激动素在根尖里合成后，经木质部运输到植物的其它部分。

18—12 脱落酸

由于研究未成熟棉铃的脱落而导致人们假定，脱落的现象可能是由激素引起。不久以后，这种有效的化合物便从脱落棉铃里分离出来。这种化合物最初叫脱落素，并在化学上着手鉴别它。在研究另外完全不同的现象中（诱导和维持某些木本植物芽的休眠）而导致人们假定，这种效应是由于在叶子中产生的激素所控制。后来这种有效的化合物便从叶子里分离出来，这种化合物最初被命名为休眠素，并且着手在化学上去鉴别它。后来非常有趣的证明，脱落素和休眠素原来是相同的化合物，现在叫做脱落酸〔3-甲基-5-(1'-羟基-4'-氧化-2',6',6'-三甲基-2'-环己烯-1-烷基)顺式，反式-2,4戊二烯〕。正如其它植物激素一样，这种化合物在植物组织里，只有极微小的数量。



脱落酸 (ABA)，广泛地，可能是绝对地产生在高等植物里。在许多不同的器官和组织里，包括植物幼嫩和衰老部分，都发现有脱落酸。各种化学上相关的化合物，有些是天然产生的而有些则是人工合成的，也已被证明类似脱落酸，具有调节生长的性质。

18—13 脱落酸的作用

类似于上面所讨论过的其它植物激素，脱落酸在许多不同的生

长反应中也起作用，尽管有些作用目前仍然不很了解。脱落酸特有的性质就是在许多作用中它是相对地短暂的，因此，为了行使它的作用需要不断的补充供应。根据这个推论，脱落酸在细胞里可能是很容易被钝化的。

(1) 促进脱落

研究棉花幼果脱落的原因时，寻找和分离脱落酸是实验的首要步骤之一。自此以后的实验证明，脱落酸能引起相当多种类的植物叶子和果实脱落。但是当把它和其它的激素（特别是吲哚乙酸(IAA)和乙烯)相互作用时，又能控制脱落（第23章）。

(2) 促进芽的休眠

温带地区木本植物的芽，在夏末初秋时便进入休眠状态。在这个季节里缩短光周期显然是引起休眠的主要环境因子，但是这样的因子必须经过内部的机构才能发挥作用。当把脱落酸连续地涂到幼枫、桦木、穗醋栗的叶子时，并在长的光周期条件下，也会终止延长生长并能引起具有典型芽鳞的休眠芽形成。明显地是脱落酸从叶子运输茎的顶端。脱落酸可能是引起芽休眠的内部因子，至少在某些温带地区的木本植物是如此。

还有另外一些例子证明了脱落酸的上述作用，如每天利用0.006微克来涂抹处理已经被割去芽的马铃薯块，则这马铃薯便无限期休眠下去。

(3) 抑制种子萌发

脱落酸可以阻止或推迟许多种类的种子萌发，这影响实际上是等于延长种子的休眠。存在某些种子中的天然脱落酸，可能是种子萌发的抑制剂；也可能存在于某些果实里，从而抑制依然留在该果实中的种子萌发。在莴苣种子的萌发中，脱落酸也可以抵销由赤霉素或细胞激动素引起的萌动作用。

(4) 降低生长和加速衰老

脱落酸可以降低包括叶子、胚芽鞘、茎、(下)胚轴和根等大多数植物器官和组织的生长。降低茎的生长，涉及到把节间缩得比正常的为短。脱落酸同样可以抑制培养的植物组织的生长。

植物器官的衰老（脱落可以看作是衰老的一种状态）可能和脱落酸有相关作用。脱落酸可以促进割下来叶子的衰退就是一个明显的例子。在离体的叶子圆片中，脱落酸可以促使叶绿素的分解。甚至在有细胞激动素存在时（细胞激动素具有延迟衰老的作用），也会产生叶绿素的分解。

（5）促进根的形成

已经发现，脱落酸可以促进至少有几种植物插枝能形成新根。而且用脱落酸处理至少可以局部地抵销预先由赤霉素处理所引起的抑制新根形成的作用。

（6）影响开花

只要极微量的脱落酸（0.1微克），就可使长日照植物—毒麦在长日照条件下诱导的开花受到抑制（第22章）。这就表明，微量的脱落酸起着真正的激素作用。但是脱落酸对所有其它长日照植物是否都有同样效果呢？现在依然不清楚。

应用脱落酸处理短日照植物所得到的反应是很不一致的。在长日照条件下，用脱落酸处理日本牵牛花、藜、黑茶藨子、草莓等几种短日照植物便能引起开花。但在某些短日照植物里，如二裂大豆、苍耳、马利兰州大种烟草，曾试图用脱落酸处理诱导开花，却没有成功。脱落酸对短日照植物促进开花的影响，不如它抑制诱导长日照植物开花那样来得有效。影响短日照植物开花所需要激素总数量要多于长日照植物。它之所以促进某些短日照植物开花的原因之一，大体上是降低以至阻碍了植物生长的缘故，因为降低生长本身往往会引起花原基的形成。

18—14 维生素

某些物质在分类上属于动物生理中的维生素，而在高等植物里则起刺激的作用。对于许多叫做B族的维生素尤其是这样。虽然高等植物不同于动物，它能够合成它们在新陈代谢过程中所必需的全部维生素，但却不是任一植物的每一个组织，都必定合成适量的维

生素。这一事实在剪下来的根的无菌培养中（用常分培法），已经得到证明。在这个液体培养中，只要在溶液中含有蔗糖、矿质盐和某些维生素，根就能无限期地生长下去（第19章）。显然所有的植物根系，在其培养基中都必须要有维生素 B_1 存在，而在某些种类的植物中除了维生素 B_1 外还要有些烟酸、维生素 B_6 。在完整的植株里这些物质是在叶子和其它地上器官里合成的，而后便由合成的地方运到根部。

维生素的代谢作用，比其它激素了解得更多一些。所有的维生素在植物体内都具有植物激素的作用模式，还有一些维生素在植物体内显然不是作为激素而是酶的成分（第9章），而且它的有效浓度是非常之低的。

18—15 乙 烯

早就知道乙烯（ $CH_2 = CH_2$ ）是在植物组织中合成和放出来的气体，并且揭示了乙烯能引起植物的某些生长反应和生理反应。近代由于检验方法得到了极大的改进，测出乙烯在植物组织里的含量是非常之低的，它具有激素特有的全部性质。乙烯在许多植物组织里都有存在并能合成。在很低浓度时，它就能发挥显著的生理影响。至少在某极限的范围内，乙烯能从植物体的一部分运转到其他部分。乙烯和其它已知的植物激素有个显著不同的特征，就是在生理温度下它是气体。由于它是气体而显示出某些其它激素所没有的性质。当它的存在量过多时，便很容易地从植物组织中逸出。同样，乙烯可能在一部分植物里产生而运送到附近的其它植物去影响它们的发育和生理过程。

18—16 乙烯的作用

下面只讨论乙烯对植物的某些主要影响，包括明显地属于刺激素的影响和另外一些我们今天还不看作是刺激素的影响。只有那些

与周期性地产生乙烯有关的生理现象被看作是真正的属于激素的作用。

(1) 果实成熟

很多年前人们已观察到，在部分地装着未熟的香蕉和部分地装着成熟的柑桔货船里，香蕉便很快成熟。这就导致了发现香蕉很快成熟的原因是柑桔放出乙烯的结果。很多或者可能全部肉质果实，如苹果、柑桔、香蕉、芒果、硬皮甜瓜和南瓜等，在幼嫩时，乙烯的含量是很低的。但是随着果实的成熟扩大，乙烯的合成便加速，并有适量的乙烯气体放出。这时在某些种类里，呼吸速率持续上升至最高峰，叫做跃变期（第21章）。乙烯作为刺激素而有效地促进果实成熟。利用乙烯处理快要成熟而又未完全成熟的柑桔或香蕉，就能促进它们的成熟。这种处理方法在商业上常有应用。

(2) 脱落

这是早已引人注意到的乙烯对植物影响的现象之一，当大气中存在着相对地低浓度乙烯时就能促进脱落。周期性地产生的乙烯，在正常的脱落过程中所起的作用可能牵涉到乙烯和其它激素（特别是生长素和脱落酸）之间的相互作用（第23章）。

(3) 偏上性

很多种类的植物，当放在很低乙烯浓度下，它们的叶子便显出偏上性（叶子向下弯曲）。引起植物叶子下垂所要求的乙烯浓度要极大地低于引起叶子脱落的浓度。例如把番茄放在只含有百万分之零点一（0.1ppm）的大气中，叶子便立即显出偏上性（图18.18）。

(4) 横向地性

当把象豌豆、菜豆这样的幼苗，放在乙烯含量为0.06ppm的大气中时，则苗的正常直向生长（即显示出负向地性）变成水平方向生长（即变成横向地性），并伴随有形态学上的反应，包括降低茎的长度生长、茎的加粗生长以及抑制芽的伸展扩大。但不知道乙烯是否在控制上述器官的横向地性中所起的作用，是否也象正常地定向的葡萄茎和根状茎那样的原理。

(5) 菠萝开花

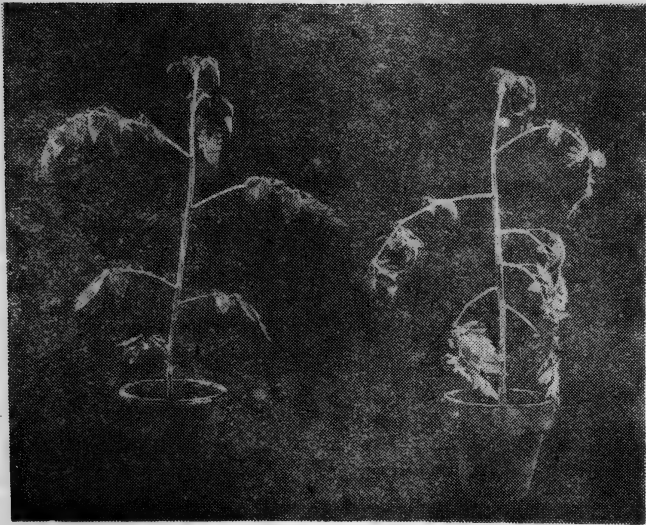
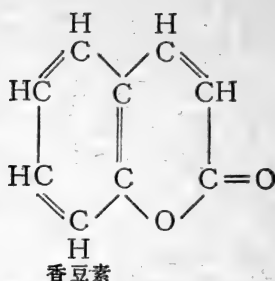


图 18.18 由于经受乙烯作用番茄的偏上性
右边：经受48小时乙烯(0.1ppm)作用的植株左边：保持在相同条件
下大气中无乙烯的植株
(由Crocker提供的照片 1932)

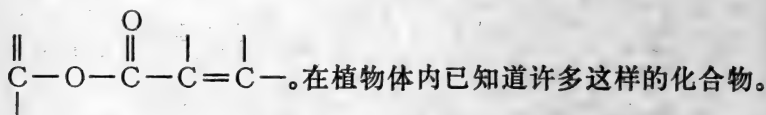
在田间曾观察到，来自矮林中燃烧的烟能促进菠萝开花，这就导致极精密的实验发现，乙烯是含在烟当中促进开花的特效成分。就所知道的来说，乙烯在其它植物中还没有看到有这种作用。正象前面已提到的那样，生长素促进开花是由于用生长素处理后引起乙烯合成，间接地起作用的缘故。

18—17 植物体内其它类似激素的物质

前面已经讨论了激素的全部特征。已经知道，在植物体内还产生有另外一些其它物质，也能抑制或促进，或者既有促进又有抑制各种植物的机能和反应。若干这样的物质只是测定过它们粗抽提液，另外一些只在化学上作过鉴别。在这里作为例子，我们只引证和提到香豆素，它是属于被称为不饱和内酯化合物。



不饱和的内酯化合物，其特征是有一个基群：



尤其香豆素非常广泛地发生在植物体里，并且只要有非常低的浓度存在时，就能起到类似激素的作用。它能抑制某些种类的植物种子萌发，阻碍某些种类的植物根的生长。另一方面，它又能促进胚轴的生长和叶的扩大（至少在一些种类是这样的）。另外一些具有不饱和内酯结构的化合物，对于植物的影响，或多或少也有类似的作用。

18—18 激素作用的机理

大量的研究都试图集中解释操纵植物激素的机理，尤其是控制生长素的机理。虽然若干研究已经获得了若干这方面的知识，但直至今日，关于植物激素作用机理的报道还是很少的。正象在下一节所讨论的情况一样，由于激素之间相互作用非常复杂的原因，因而要说明植物激素的代谢方式还是很不容易的。在这一节里只能作简略的一般性评论介绍。

一般认为在涉及到酶的控制或合成的代谢系统中，激素准是在一个方面或更多方面的反应中发挥它的作用。已经表明，从DNA的合成而至酶的合成的一系列代谢变化过程中（第16章），某些激

素可能在这个阶段或另外的阶段中起作用。但是，某些生长素在间隔十分钟时间内，甚至于更短的时间，就能显示出有效地影响到胚芽鞘和茎的延长作用。其它的激素也可能有这样的情形。这样的快速作用与下述概念是不相容的，即激素在由DNA合成到酶合成的一系列代谢变化过程中，在每一个阶段上，其发挥作用所需要的间隔时间相信要多于10分钟。另外的可能性是激素在新陈代谢中，可能与酶的合成只有间接的关系。

在试图从代谢水平上去解释激素作用的机理，就必须解释这样一个事实，即同一种激素在植物中却引起许多不同结果的反应。上述这样一种生理作用方式的一个可能解释，是激素参加了某些“控制反应”，通过这些控制反应以及其后的许多反应而导出不同的结果。另一个是，但看上去很少可能是，激素分子在生物化学上是可逆变化的，在新陈代谢系统中它参与许多不同的反应。

18—19 激素相互间的作用

植物激素间相互作用的许多例子，前面已经描述过或者已经提到过，它可能不是特殊的生理反应，而可以归入只属于一个类型的激素作用。它们相互间的作用可能是共同合作的，也就是一个类型的激素可以加强另外一个类型激素的作用。或者是拮抗的，即一个类型的激素可以破坏或者抵销另外一个类型激素的作用。作为相互合作的例子，前面已经讲过，在组织培养中为了细胞分裂，需要生长素和细胞激动素；为了延长节间生长需要赤霉素和生长素。作为相互拮抗的例子，也同样提到过，并将在第23章里更充分地予以讨论，用细胞激动素可以消除由生长素而引起侧芽的抑制作用；用脱落酸可以抵销由吲哚乙酸延迟脱落的作用。

激素间相互作用的特别明晰的例子，可以用浮萍来证明，这是一种很小的自由地漂浮于水面的水生被子植物。以很低浓度的脱落酸加入液体的培养基中(1—2微克/公升)，就可以使这种植物的生长速度急速地下降。但是，如果把人工合成的细胞激动素——苄(基)

腺嘌呤以大约 0.1 微克/公升的浓度加入培养基中，则由脱落酸引起的抑制作用就大大地被抵销了。

正如上述所引用的例子所表明的一样，植物的生长习性和生长现象，往往受着一种或多种激素所影响，在那里或者显示出抑制剂的作用，或者显示出促进的作用。植物体内的生理活动，实际上就是这两类激素（抑制或促进）在细胞或者组织里相对影响的结果。据此我们可以合理地推测，在植物体里所发生的许多生理现象，极大可能是由在代谢系统内占优势的激素以一定的刺激模式所控制的，当然现在还不完全了解是在激素控制下进行的。这种激素的作用方式，必须看作主要是在遗传因子控制下实现的。但是各种激素在植物细胞中的比例分配，可能是由于环境条件（特别是光和温度）的变化而发生变化的。因此，这就是为什么环境因子影响植物的生理过程和形态发育的原因之一。

第十九章 营养生长

植物在它们整个生活史当中，其大小和新器官的发育是不断地增加的，至少是间歇地增加的，这是一种非常显明的自然现象。可以把这样一个复杂的过程通俗地叫做生长，并且在不严谨的意义上被植物学家所利用。

生长是植物的一个加工过程，对于少数人来说那是不熟悉的，有些人甚至从来没有观察过比窗台的栽培植物更为大规模的生长现象。对于农民、园艺学家、森林学家和所有其它依赖于植物的生产为他们生活的人们来说，植物的生长现象，被认为是与他们有利害关系的活动中心。

19—1 同化作用

植物在生长时，用来构成原生质和细胞壁的干物质，几乎完全是从养料中得来的。养料被用来建造原生质和细胞壁的过程便叫做同化作用。在原生质的合成中，被用来同化的养料，大部分是含氮的化合物，而用来构成细胞壁的则几乎完全是碳水化合物。在同化作用中所涉及的主要化学反应类型是由相对地简单的可溶性化合物转变为复杂的通常是非可溶性的细胞组织成分。许多这样化合物的生物合成，在前面一章中已经讨论过了。在生长时，由于同化作用的结果，生长区域的干重得以不断的增加。

在生长时有干重增加的规律，往往也可以举出一些明显地是例外的情形。如同在第12章中所描述的那样，在黑暗中发育的种苗，虽然有明显的生长现象，但在总的干重方面却不断地减少。甚至于当种子在有光的条件下萌发的时候，直至发育着的种苗在开始光合

作用之前，总的植物干重却在减少。但是这样的例子却隐藏着一个极端重要的事实，即在生长的过程中，正在生长着的区域不断地增加干重。生长区域干重的增加完全是有可能的，甚至由于呼吸作用超过光合作用的结果而使植物总的干重降低的时候也依然如此。

19—2 生长过程

通常把生长看作是一个植物的加工过程，但更准确地应该把它看作是一个近似加工过程的调节系统。生长最显著的现象，就是通过细胞的重复分裂和细胞的扩大而增加机体的体积。随后在某种程度上重复这两个过程便是一个复杂的分化过程。在这阶段中分化出彼此协调一致的各种组织所特有的特殊类型的细胞。分化的明显特征是，除了必然反映出它们在代谢机理的作用上所固有的变化而外，还有结构上和化学上的变化。正如在这一章的后面和下一章中更全面更充分地讨论那样，这些机理是在遗传因子和环境因子共同控制下进行的。

许多著者把生长一词只限于细胞分裂和细胞扩大过程，而把生长和分化（即结构上的分化）区分为两个独立的现象。无论何时，提到生长，如果没有条件限制的话，则分化一词便被看作是结构上的分化过程。但是必须要有某些名词概括新器官的形成和组成这些器官的组织发育的全部过程。对于这样的过程来说，生长便是最常用的和最适当的名词，并且本书将在这种意义上利用生长一词。生长过程的各个方面，指的就是“细胞分裂”、“细胞扩大”（或伸长）和“细胞分化”，另外通常还有一个名词叫做形态发育，指的也是生长的全过程。

在这一章中所讨论的，是属于维管束植物的营养生长，也就是属于根、茎、叶的发育。生殖生长，包括花、果实和种子的形成，将在第 21 章中讨论。

19—3 分生组织

生长不是在植物的所有部分杂乱地发生的，而只限于发生在某些叫做分生组织里面。分生组织就是在有利的条件下，由于某一部分细胞或所有的细胞重复分裂的结果而使新细胞得以连续地形成的组织。其后由于这些细胞在分生组织里进一步的扩大和结构上的分化结果，发育成为各种各样的组织，而这些组织的发育则多少是按照各个种类所特有的模式进行的。

在多数维管束植物体里，主要的分生组织是根顶端（图 7.3）、茎顶端（图 19.2、图 19.3）的分生组织和维管束形成层（图 19.6）。茎顶端的分生组织分布在每一个茎尖，包括潜伏芽和休眠芽的上面。根顶端的分生组织，是在每一个根尖上面。而维管束形成层存在于大多数双子叶植物和裸子植物的根和茎里面。这三类主要的分生组织的分化，在植物的个体发育中很早就发生了。

对于某些类型植物的生长来说，居间分生组织也同样是重要的。这些分生组织被发现在某些植物的茎和叶子里，特别是在单子叶植物里。在茎上面的居间分生组织，通常的位置刚好在节的上面，如玉米和其它的单子叶植物。但在某些植物里，则刚好在节的下面，如在某些薄荷里，此外还有一些是在节间的中间位置。草本植物和其它类型的单子叶植物的叶子，有基部的居间分生组织。这可以从使用过割草机的人中得到证明。茎的居间分生组织，可以看作是茎顶端的分生组织的一部分，它是在这两种组织分化的时候由顶端分生组织变来的。这居间分生组织终归要消失，迟早将变成没有分生能力的组织。但是，叶的居间分生组织，通常在整個生长季节内一直保持着。

开始于茎的顶端和根尖的分生组织里面的生长，叫做初生生长。初生生长导致形成植物的初生组织，是根尖和茎尖沿长轴方向全面增长的原因，而且决定着侧生附属物（如侧枝、枝叶、花的部分和侧根）的形成。

在许多植物里，初生组织构成了植物的主体。许多单子叶植物和蕨类植物就是这样的植物。但是裸子植物和大部分双子叶植物的根和茎的生长，不仅通过这些器官的基本组织的增殖而连续地生长，而且同样的由于维管束形成层的活动使直径粗大起来。

但是，即使在没有维管束形成层的根和茎里，其直径也可以有若干增大。在那样的茎里，在其长度的伸长停止以后的一个时期内，由于初生生长仍在继续进行，并由于在某些组织内（特别是接近于外围的组织）细胞的分裂和扩大仍在缓慢地持续进行，从而使得幼茎的外围得以增大。在由初生组织构成植物整体的种类里，这是增大直径的唯一方法。

由维管束形成层或木栓形成层活动的结果而产生的组织，叫做次生组织（见后面）。

19—4 初生生长活动

根的初生生长

从观察根尖的纵切面中（图 7.3）可以看出，刚好在根冠后面的区域是一个具有强烈分生组织活动的地方。整个分生组织区域的细胞，是一些相对地小的薄壁的和近似等直径的细胞。液泡很小而核则相对地较大，尽管核的绝对体积比之成熟的细胞还是小的。没有胞间空隙，细胞的分裂和伴随着某些细胞的扩大，通常就是发生在这个区域。

在生长过程中，根尖上所有新形成的细胞，不是直接地来源于顶端的原始细胞就是来源于经分裂以后的细胞。由各个原始细胞分裂而来的每一个子细胞，保持着它的原来位置，并且又同样地看作是一个原始细胞。子细胞从几代到数代，都可以来自于另外的细胞，但通常是所有这些子细胞，都将分化为构成组织特有的细胞而作为植物体的一个部分。根冠细胞的形成也同样可以来自于原始细胞。在根顶端的分生组织上，细胞的分裂是从纵向的和各式各样的侧向进行分裂的。一个典型圆筒状的根就是这样形成的。

紧接在分生组织区的后面，是一个很短的（很少超过一毫米），细胞能连续地伸长的区域，但这里的细胞已经停止分裂。细胞的扩大和伸长都是生长过程的一个完整部分。有些细胞的扩大是在细胞分裂时发生的，但是在这个时期里，细胞体积的增大比起以后的时期要小很多。细胞体积的扩大，是由于细胞内膨压的发展而使细胞壁扩张所引起的。细胞体积的增大既不是所有的细胞都是同样的，也不是沿主茎的方向对称地发生的。因此在植物组织中，表现在细胞的形状和大小上是非常不同的。

在根顶端分生组织上，许多细胞的拉长方向和根的长轴方向是平行的。这一个生长期通常叫做细胞的伸长期。由于细胞分裂，新细胞便不断地形成，而细胞的伸长作用便导致根的尖端向前推进。根的顶端生长就是这一结果最为明显的证据。

在正在生长着的根轴上，接近于顶端部分的某些类型细胞的分化要多于其它部分。特别令人感兴趣的是在根的生长中维管束的发育阶段，这部分原因是该组织在输导过程中起着主要作用的缘故。木质部和韧皮部细胞，在根里面的分化仅仅是在顶端部分，而作为老的木质部和韧皮部细胞的伸长则是在根的最基层部分。在某些根的顶端里，筛管的发育是在低于发生细胞分裂的顶端分生组织 200 微米的范围内。木质部初次分化的地方，比之韧皮部初次分化的地方更加远离原始细胞（图19.1）。

在根顶端上面，最初形成的

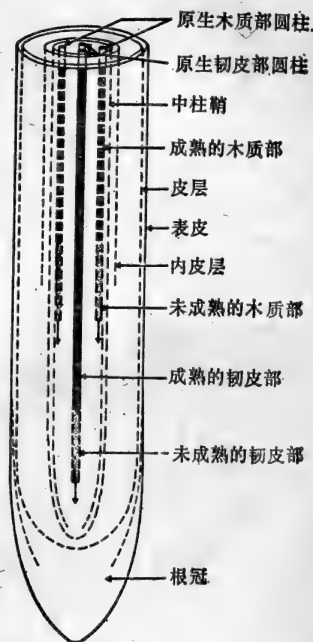


图19.1 表示维管束分子起源的双子叶植物根顶端的模式图

(根据Esau 1943)

韧皮部分子，往往由于它周围细胞的连续分裂和伸长而被挤压或扭曲变形。同样，初生导管在形成中，伸长时往往也由于周围细胞连续地伸长的结果而使它被撕裂或毁坏。

茎的初生生长

在茎顶端上分生组织的部位，基本上类似于根的尖端，但茎的机能更复杂，因为在茎顶端上的生长，不仅涉及到主茎轴向的再育增殖，而且还涉及到结构上与茎完全不同的叶子和其它侧生器官的形成（图 19.2）。包含在茎顶部的最幼小的和最顶端部分，其长度不超过几百个微米（图 19.3）。

在茎顶端分生组织里的细胞，具有薄而脆嫩的细胞壁，而且细

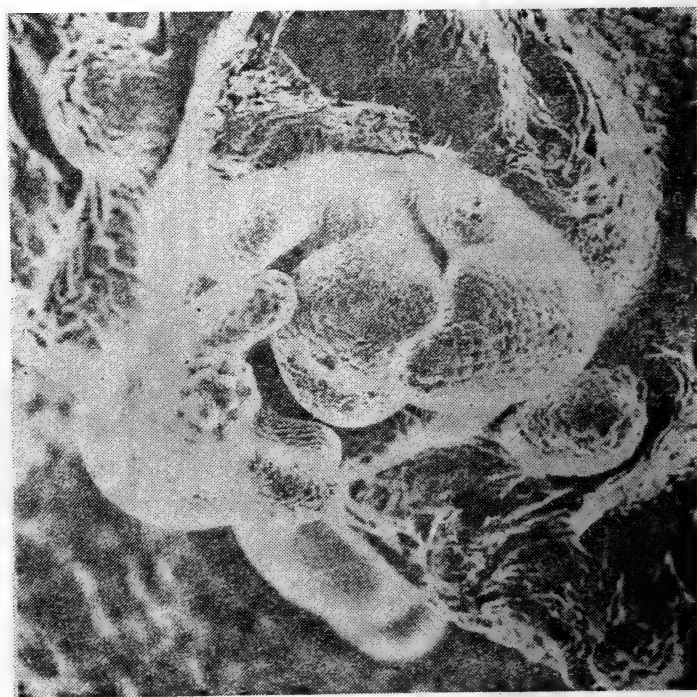


图 19.2 在扫描电子显微镜下显示出来的早金莲营养梢顶端的四个叶原基和顶端

(引自Falk, Gifford和Cutter 1970)

胞是近似等直径的。在活跃生长的时候，在这个区域里经常有细胞分裂。在分生组织区域内，细胞质处于高度地可塑的条件下，而且



图 19.3 洋紫苏茎顶端的纵向切面图。在两个初生的仅仅是部分地发育着的叶子之间，显示出来的是顶端分生组织。在此以下，如在茎侧面的肩膀上一样，是第二对叶子的叶原基，它们在相对的位置上支持着第一对叶子。更下一些的位置是第三对叶子，在各个叶腋的部位上是幼小的侧芽。从分生组织的顶端到基部的距离是 0.86 毫米

(Tillman Johnson 显微照相)

通过微小的胞间空隙而在胞间彼此连接起来。细胞核是显著的，尽管实际上它仍比成熟的细胞核要小。在幼小茎的顶端部分和它的分生组织里，其细胞只含有一些很微小的液泡。在茎顶端较老的分生组织部分，其细胞的液泡形成和细胞分裂是同时进行的。

如同根一样，在茎的顶端或靠近茎的最尖端，至少有一个以上的原始细胞。在任何一个茎的生长点上所有新形成的细胞，全都是来自于那些始终保持着分生能力的细胞。在茎的顶端分生组织里，细胞的分裂是以横切面或者以各种弦切面的方式进行的。典型的多少有点儿类似圆筒状的茎，就是这样产生的。

如同根端的分生组织一样，在生长的细胞分裂期，有某些细胞扩大，但是在许多类型的细胞发育中，大多数细胞扩大或者伸长则是在细胞分裂期以后。细胞的形状和大小也和根一样，由于不一样的扩大而是非常不同的。在这个生长期间里，许多细胞是显著地拉长的。在茎顶端分生组织中在细胞扩大时，可能有细胞间隙形成。由于细胞分裂而使新细胞不断地形成，以及这些细胞的扩大使茎得以朝前延长，这是茎顶端生长最明显的标志之一。

茎的细胞分裂，通常只限于最上面的节间，但是细胞的伸长则贯穿于一系列的节间，然而随着与茎的顶端距离愈远，节间长度增加，伸长的速度也将逐渐地降低下来。在茎顶端后面的伸长区常常可以达到 10 厘米长，而藤蔓植物甚至更长一些。

关于在茎顶端分生组织上生长分化期的研究，大部分的注意力是集中在维管束组织的发育上。在茎顶端上维管束的起源与叶原基的发育有关系。在维管束组织分化之前，在与茎轴上的较老的有维管束原形成层相连接上面，分化为形成层，并向上通入叶子。如同在根里的情形一样，在茎的个体发育上，韧皮部组织的分化要早于同束的木质部成分（图 19.4）。初生木质部，通常出现在叶原基的基部或者在叶原基这个部位。在此初生木质部向上通向叶原基而向下通向茎轴与旧的木质部结合成为一体。另一方面，如同在茎轴上的旧韧皮部连续性一样，韧皮部的分化明显地只是向上进入叶原基。在茎顶端木质部分子形成或初生韧皮部的拉长、扭曲、变形、

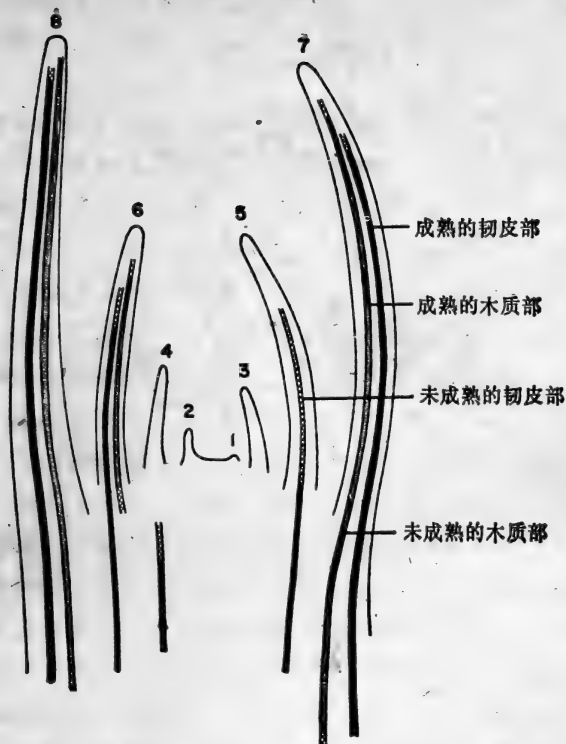


图 19.4 表示叶子发育的顺序和各叶子初生筛管和初生木质部导管位置的烟草顶端分生组织模式图

(根据Esau 1943)

挤压都可能如同前面讨论根尖那样，以许多相同的方法进行。

细胞分裂的生理状态

在分生组织部分，细胞分裂通常是发生在有强烈同化作用活动的中心部位。因为每一个细胞的形成，都是由于包括有补充原生质在内的细胞质分裂的结果，而且除了少数例外，每个细胞的分裂都涉及到在两个子细胞之间有横壁的形成以及原有胞壁的若干扩大，因此在细胞分裂时，有相当数量的碳水化合物和含氮化合物被同化。

同样，在细胞分裂时，水分也被利用于重新形成的原生质和胞壁的水化作用上，以及在某种有限的程度上也被用在液泡的形成之中。

如果在分生组织的细胞里，它们的生理活动没有受到损害，则作为构成这样或那样类型化合物的所有重要的矿质元素，都是必须存在的。其中某些将作为简单无机盐运输到分生组织的细胞里，另外一些则作为非常复杂的有机化合物的成分。

因此在胞质分裂时，水和各种类型的溶质，将连续不断地运到正在分裂着的细胞里。对此筛管是重要的，通过筛管溶质便可部分地运输到分生组织里——特化的细胞分裂带。在维管分子以外的溶质运输，必须是通过细胞到细胞移动的方法。因为溶质进入这些细胞的移动速度很快，是用扩散作用来解释的，因此可以推想，这些细胞具有积累溶质的能力，或者由于代谢作用的结果而具有促进溶质运输速度的能力。在分生组织里，也同样明显地存在有大量水分由细胞到细胞的运输作用。毫无疑问，这样一种从一个分生组织细胞到进入另外的分生组织细胞的运输，大部分（如果不是全部的话）是通过渗透作用，或吸涨作用的机理来完成的。

细胞分裂的部位，永远是在具有强烈呼吸作用和同化作用活跃的中心地方。已经证明，在幼叶中氧的消耗速度和细胞分裂速度之间，有着直接相关的作用。在分生组织的部位，细胞间呼吸作用的速度要高于已经完成分化了的细胞组织。在细胞分裂时，通过各种方式利用能量，已经在第 12 章讲过很多了。

维持细胞分裂过程，需要有许多生长调节物质存在。其中有许多是属于酶或辅酶类的物质，还有一些通常叫做激素，所有这些物质全都参与了在代谢机理中的重要反应。

细胞扩大的生理状态

植物细胞的增大（常常是许多倍），包括液胞体积的扩大和细胞壁面积的扩大。细胞壁的加厚也常常发生在这个生长阶段里。在细胞扩大时，通常有累加的原生质合成，但是作为细胞壁的主要物质，主要是纤维素和果胶类化合物，它在数量上增加的比例要大于

原生质。因此，在细胞扩大时被同化的碳水化合物和被同化的含氮化合物的比例值，要大于细胞分裂时的比例值。

当细胞的体积扩大时，水分便进入正在扩大着的液泡里。水分在细胞扩大时，也同样在细胞壁和原生质的水合作用中被利用。因此在细胞生长的这个阶段里，相当大量的水分便成为每一个细胞系统的主要部分。在大多数植物的细胞里，当它们的体积增大时，原生质便由于液泡中水分的膨压作用而被挤到细胞壁内侧，从而渐渐变成很薄的薄层。

正在迅速地扩大的细胞，全部或大部是集中在呼吸作用相对地高的中心部位。在扩大中的细胞，其呼吸速度大概不会低于细胞分裂时的呼吸作用速度。

任何一个其细胞正在扩大中的区域，均有水分和溶质急速地连续地运入。

尽管在细胞已普遍地扩大了的分生组织区域里，已经有分化了的维管分子存在，但就在这个区域里，水分和溶质由细胞到细胞的运输还是相当大量的。在细胞生长的主要阶段——细胞分裂阶段的分生组织里，如在最幼龄的部分，则水分和溶质由细胞到细胞的运输机理也必然在这里起作用。

如同上一章讨论过的那样，必然要有叫做植物生长激素这种特殊物质存在，才有可能使细胞壁的面积得以扩大。

关于细胞扩大的机理，有两种主要观点。第一种观点认为，由于细胞液发展起来的膨压，首先必定使细胞壁受到有弹性的（可逆的）或者可塑的（非可逆的）扩张。在扩张的条件下，如果增加了细胞壁的主要物质，则增加的方法不是在细胞壁上插入附加的分子（内填）就是在原先胞壁层上沉积附加的分子（敷上），或者同时通过这两种方式共同地进行。只要细胞壁有弹性扩张也就同样会引起细胞壁面积的扩大，但是如果这个过程没有新物质加入，则细胞壁就会变得很薄。

第二种观点认为，在细胞的扩大中主要的方法是细胞壁活跃的生长。胞壁的增长被看作是由于在原先存在的分子中间，插入附加

分子。

细胞分化的生理状态

细胞在量上的分化，通常是在细胞生长的扩大期完成的。但是各种组织细胞的分化，不仅表现在空间容积上，而且还表现在各种结构特征上。大部分结构上的分化，在细胞扩大之前，几乎已是完全展开了。在个体发育中，这些结构上的分化，在某些细胞类型中要比另外一些类型来得早。

发育成为髓部、皮层和某些其它组织的细胞，大部分在长度上并没有沿着生长主轴方向拉长，尽管它在拉长方向上通常要大于放射状的方向。其它类型的细胞，如纤维和管胞，拉长的方向大部分和茎或根的主轴方向相平行，而在其它方向上只略微有点扩大。在细胞停止扩大的同时，细胞便紧接着进行分化。在这个生长阶段里，实际上所有的细胞壁都加厚了，尽管加厚的程度往往不尽相同。许多类型的细胞和组织成分的细胞壁，在其它特殊的结构特征发育的同时，便有纹孔形成，最显著的例子就是初生木质部导管的管壁成为螺旋状的和其它特征性的变厚。

伴随着细胞结构上的分化，细胞壁在化学上也发生变化。某些细胞的细胞壁如髓部、韧皮部的生活细胞和皮层中的大部分细胞，依然无限期地保留着原始的纤维素——果胶类化合物。另外一些细胞的细胞壁，如大多数木质部组织的细胞变成了木质化的细胞壁。在木栓细胞壁和若干其它类型的细胞壁上，有类似木栓层的发育。

一般来说，在胞壁已木质化的细胞里，原生质很快便在这些细胞里消失，而在胞壁无这种变化的细胞里，在不受损害的条件下，在相当长的时间内，依然保留着它们的原生质。在原生质体消失的细胞里，如导管、管胞和纤维，如细胞壁要进一步发生结构上的变化，就只能通过进行中纯粹的物理化学过程或者在邻近生活细胞活动的影响下进行。例如树木心材所发生的变化，就是通过这样的过程。当在某些类型细胞中的某些部分，发生化学变化时则在同一细胞里的另外一部分，也同样会分解。最明显的例子就是在导管形成当中，木质部分子之间的横壁消失。

在所有发生分化的细胞里（包括细胞壁的加厚），都有碳水化合物的同化作用，但是在这个生长阶段中，却很少有或者没有原生质的蛋白质净增加。正好是这些完全分化了的依然保留着原生质的细胞，其呼吸作用的活动力，要低于正在分裂的或正在扩大的细胞。

19—5 侧生器官的发育

叶子起源于叶原基，而叶原基大部分是由接近于茎尖端的顶端分生组织侧生发育来的（图 19.2、图 19.3）。来自于叶原基的叶子组织原的发育，并不是所有的种类都是遵循着同样的模式进行的，尽管在大多数叶子的发育中，有着许多相似的地方。我们可以把烟草叶子的发育作为一个例子。一个叶原基的顶端细胞连续地形成新细胞，至叶子的长度达 2—3 毫米为止，然后形成活动停止。其后，这些新形成的细胞分裂发育为中脉原基。在叶子的长度约 0.6 毫米之前，还没有叶片的形成。叶片起源于中脉两侧的下表皮的两排分生组织的细胞，然后这些细胞分裂、扩大和分化而导致包括侧脉在内的整个叶肉组织的发育。由于表皮层细胞的不断分裂和扩大而增加表皮层的面积。细胞停止分裂，首先是在表皮层，接着是中间层和较下层的叶肉细胞，然后才是栅状层。在叶子其它部分的细胞停止分裂以后，侧脉组织仍旧可以继续发育一段较长的时间。虽然细胞停止分裂首先是在表皮层细胞，但是这层细胞扩大所延续的时间却要比叶子任何一部分的组织都长得多。细胞的胞间空隙，在叶子达到它们充分大小的 $\frac{1}{4}$ 到 $\frac{1}{3}$ 之前，并没有得到显著的发育。

各种来源的证据表明，在叶子的叶柄、中脉以及较大侧脉的伸长中，生长素起着重要的作用，但对于叶片的扩大来说，除了生长素外，似乎还需要其它的生长物质。当双子叶植物的种苗放在完全黑暗中发育时，叶片便很少或完全不能扩大。但只要以很短的时间很低强度的光照，就足以引起叶片面积相当大量地扩大。叶片的扩大，还可以通过红光、红远光的可逆光反应来调节，这将在下一章中予以讨论。在黑暗中还可以用赤霉素或细胞激素（第 18 章）或钴

盐（第 15 章）处理的方法，来引起叶子的扩大。若干这样的化合物，能够促进叶子扩大的机理，以及它们和叶片光活化扩大的关系，还是不了解的。

在大多数主茎中，除了存在有顶芽之外，在叶腋中还有侧芽（实质上是原始的侧枝）的发育。在胚叶的叶腋上首先显示出小山似的分生组织（图 19.3）就是这些侧芽的原基。在温带地区的木本植物里，顶芽和侧芽是包在芽鳞之内的，只有芽茎的尖端重新生长的时候，芽鳞才脱下来。大部分草本植物的芽没有芽鳞。在大多数植物中，比较大量的叶腋芽常常变成侧枝（第 23 章）。

关于侧生根的起源，在第 7 章中已经从解剖学的观点讨论过了。对于无论是发生在根、茎或其它器官上的根的起源来说，显然特别需要生长素，而且似乎还需要其它激素。

19—6 根和茎的侧生生长

茎和根在直径方面的生长，主要是由于侧生分生组织——形成层活动的结果。这样的分生组织，决定了植物的次生生长，也就是决定了次生组织的形成。存在于大部分双子叶植物和裸子植物茎和根之中的维管形成层（通常简单地叫做形成层），便是这样的主要分生组织。典型的维管形成层是由单列层细胞组成的，它位于木质部和韧皮部之间。在大多数植物里，这样的形成层，构成了一个恰由每一条根尖的后面延伸到恰至每一条茎之顶端的下面的连接着的细胞鞘。其它的重要的侧生分生组织（尤其在木本植物中）是木栓形成层。关于木栓形成层的活动，将在这章的后面予以讨论。

在结构上，形成层细胞有两种特殊的类型。一种是发育成为维管射线的维管射线原细胞，这是一些近似直径相等的细胞。另一种是纺锤状的原始细胞，木质部和韧皮部的垂直拉长分子，就是由许多这样的细胞发育来的。当在横切面看时，这些纺锤状的形成层细胞，其弦切向的宽度通常为径向宽度的几倍。它的长度往往超过它的横切面宽度的许多倍（图 19.5）。例如鹅掌楸形成层的原始细

胞，长约 600 微米，正弦切向的宽度为 25 微米，而径向的宽度为 8 微米。有报道指出过，在某些针叶树的茎里，形成层细胞的长度是很长的。如在美国五针松里 (*Pinus strobus*) 可以长达 4,000 微米。形成层的细胞具有显著的液泡，并且往往显示出有原生质的流动。

在茎的相应高度上的所有组织里，在初生长完全停止活动之前，形成层在新细胞的形成中变得很活跃。正是由于形成层的细胞，沿着它的放射状方向，不断地分裂的结果而引起在形成层的内表面上发育成次生木质部，而在它的外表面上发育成次生韧皮部，从而引起茎轴的直径扩大。在维管射线水平方向的长度上，也同样由于形成层活动的结果而增长。韧皮部射线细胞，起源于在形成层外表面上的射线原细胞的分裂，木质部射线细胞则起源于在形成层内表面上的射线原细胞的分裂。因此，除了形成层隔开而外，维管射线便从韧皮部连通到木质部。次生木质部和次生韧皮部位于初生木质部和初生韧皮部之间。由于维管形成层的活动而使茎在直径上全面变得粗大，都是通过茎的内部一层层附加上韧皮部和木质部的方法而获得的。在一年生植物或在每一个生长季节结束后地上茎便死亡的多年生植物里，次生长决不会持续地超越当时的生长季节范围。在具有木质茎的植物里，新的木质部和韧皮部是在每一个形成层活动期内发育的，以至使在这样种类的茎上显示出有年轮的增加。

在木质部里，新细胞的形成是通过形成层部分细胞分裂的方法进行的。新细胞壁则是在细胞的弦切面的中部上发育而成的。两个子细胞的外侧子细胞依然是形成层的细胞，但内侧的子细胞则在长度上和横切面积上常常扩大，并且往往直接发育为一个木质部分



图 19.5 典型纺锤状的形成层细胞的透视图

子。但是在木质部成熟之前，内侧这两个形成层的衍生物(细胞)可以相继发生多次分裂。这种情形，通常偶尔发生在木薄壁组织细胞的形成中，此时木质部母细胞通过横分裂的方法，切割成为一系列垂直向的细胞。在木质部里，管胞、纤维、导管、木薄壁组织和木射线细胞，就是由形成层衍生物发育而来的(图 19.6，还可见于第 8 章)。

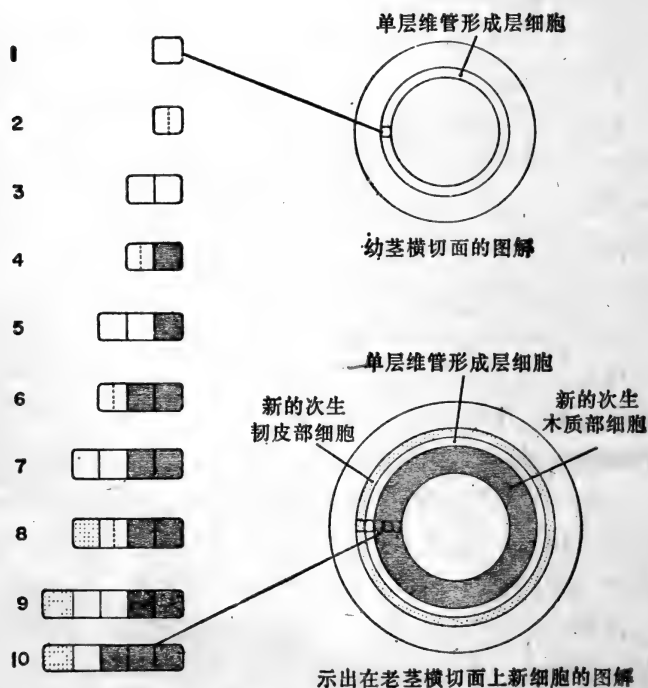


图 19.6 表示来自形成层的次生木质部(阴影部分)和次生韧皮部(有小点部分)产生方法的图解

起源于形成层原细胞的木质部细胞的扩大，将引起形成层细胞和位于这层外侧的所有细胞向外推移，必然导致形成层圆柱体周长的增加。另一方面，来自于形成层的未成熟的韧皮部细胞的扩大，仅仅引起韧皮部和它以外的组织向外推移。在生长活动期，由形成层形成的韧皮部分子，往往是新木质部分子的几倍之多。

在有些多年生木本植物里，维管形成层在多年内（常常成百年内）维持次生组织的发育。随着每个生长季节的到来，形成层的活动就周期性的恢复起来。既然在这样的植物里，老的韧皮部首先转变成树皮，然后终于脱落，因此老茎和老根的大半结构是由次生木质部（通称木材）组成的。由于形成层周期性的季节活动结果（正如在横切面看到的那样），便在树枝和树干的木材里，显示出有年轮的存在（第8章）。

由于形成层的细胞分裂，结果不仅有次生韧皮部和次生木质部的形成，而且如茎的直径生长那样，增加了形成层的周长。形成层圆柱体周长有若干的增加，是由于形成层原细胞沿着弦切向轴向拉长的结果（如在横切面看那样）。但是这样的周长增加，大部分是随着茎的生长衰老而通过圆柱体周围细胞在数量上的增加所引起的。

在通常的意义上来说，在单子叶植物里并没有维管形成层，尽管在它的维管束里常常有类似于形成层活动的痕迹存在。但是在某些类似木本植物的单子叶植物里，例如棕榈，由于侧生类型的分生组织（通常被看作是类似形成层）活动的结果，也会使茎次生变厚。这类似形成层的分生组织，作为圆筒状组织，分布在茎的周围。和双子叶植物以及裸子植物形成层不同的是，这类分生组织不能在它的外侧形成韧皮部，也不能在它的内侧形成木质部，但却能形成完整的维管束，并向茎的内部插进薄壁细胞组织。因此，这样的次生维管束，在茎当中位居于初生维管束上面的圆筒状的初生组织的外侧。朝向外部的有限数量的薄壁细胞组织，也同样可以通过这样的形成层活动来形成。

在大多数木本植物的茎和根里，还有另外一个类型的侧生分生组织，就是外皮形成层或木栓形成层。在幼龄的小枝里，最初的木栓形成层似一个连续单列的圆筒状组织，它往往是由表皮层发育而来的，或者更多的是由恰在表皮层下那一层细胞发育而来的。木栓形成层作为一类分生组织的作用，类似于维管形成层。由于木栓形成层的细胞，沿弦切向分裂的结果，在外部形成木栓层细胞，而向内形成栓内层的细胞层（图19.7）。在许多种类的植物里，由于木栓

形成层活动的结果所形成木栓细胞，要多于栓内层的细胞，但在少数植物里也有相反的情形。还有若干植物没有栓内层细胞的形成。成熟的木栓细胞或木栓层细胞是没有生命的，并且在它的细胞壁上存在有栓质层，对水表现出具有很高的非透性性质。栓内层的细胞是具有生命的细胞，它多少是松散地排列着，并且常常类似于皮层细胞。木栓层、木栓形成层和栓内层是一个完整的系统，通常叫做周皮。

在大多数木本植物里，最初的木栓形成层活动，在相对地短的时间后便停止下来，代之以相对短生命的形成层活动，从而引起在根和茎的组织里，有越来越多的木栓形成层堆积着。每一层这样的木栓形成层，都是单列层细胞，通常在面积上是相对地小的。这样的次生木栓形成层，往往首先出现在皮层，然后出现在中柱鞘，最后出现在次生韧皮部里。它们作为分生组织所起的作用也象最初的木栓形成层一样，而且作用模式在本质上也是相同的。各木栓层细胞以某种方式相互覆盖着或者相互连结着，以至除皮孔之外所有茎和根的木质部分均被木栓层所包围。在许多老的树干和根里面，全部周皮层发育在次生韧皮部上。因此这些树木的老树皮是由木栓层和死的韧皮部细胞交替地组成的（图 19.8）。

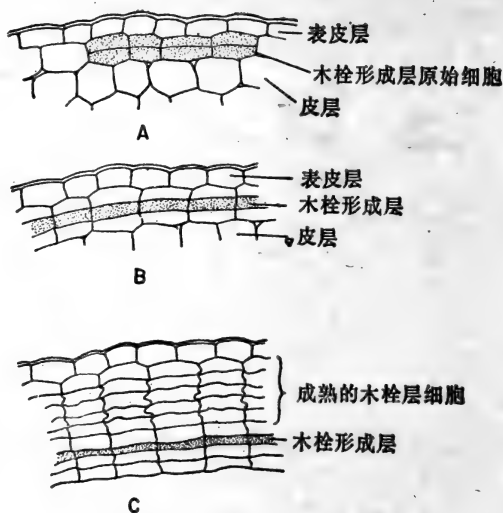


图 19.7 天竺葵 (*Pelargonium*) 茎的木栓层形成过程的模式图

A. 外皮层细胞分裂形成木栓形成层 B. 最初形成的木栓层细胞层 C. 多层的成熟的木栓层细胞的形成

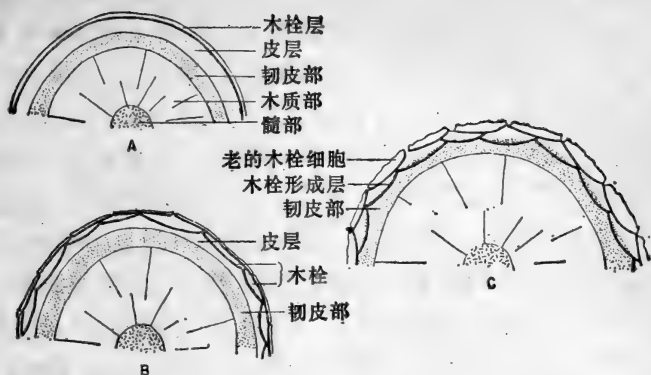


图 19.8 在木本植物茎里面，木栓层发育的模式图

A. 在幼茎外皮层上发育的木栓形成层 B. 在稍后的阶段里，由于深入皮层中形成木栓形成层而使表皮层破裂 C. 在更后的阶段里在老的韧皮部上形成木栓形成层，而老的木栓层在茎扩大时脱掉下来

由各类形成层原始细胞发育而来的细胞，在其不同的生长阶段里伴随而来的生理过程，如同来自于顶端原始细胞生长的相应阶段一样是相同的，至少是相似的。

19—7 根尖和茎尖的人工培养

在无菌条件下，应用人工方法培养离体的植物组织和器官的技术，提供了许多关于植物生理学方面的极其重要的知识。培养基不是附加有若干溶质（通常知道的化合物）的水溶液，就是附加有这些溶质的稀释琼脂的凝胶。

许多植物种类的离体根尖，可以成功地利用这种方法培养。这些根的生长和分枝的方式与附着于植株上的根大体上是相同的。在培养一周或两周以后，可以把原始分离块上的一部分根尖切下来，并作为新的培养体而转移培养。这样的再次培养程序，可以无限地延续下去。因此，某些植物的根如番茄在无菌条件下培养，可以持续数年。只要人们连续不断地加以管理，它们大概是不会死亡的。

为了维持根尖的生长，必须在培养基中加入的溶质有醣（通常是蔗糖）、重要的矿质盐类和某些维生素。要成功地培养所有的植物根，显然必须在培养基中加入维生素 B₁，某些还需要烟酸，某些则需要维生素 B₆，而某些为了维持它们快速生长需要后面这两种化合物。由此可以推论，根不能合成维生素，至少合成的数量不足以维持离体根在培养基中的生长速度。在完整的植株里，这些物质可以从地上的器官转运到根部，因此显示出具有激素的性质（第18章）。

许多种类的植物茎尖，也同样可以培养，而某些植物，例如石刁柏，在无菌的培养基中，可以经过很多次转移的中间培养。对此，作为介质中的溶质，只需要有蔗糖和矿质盐的存在。因此，茎顶端的分生组织明显地比之根顶端的分生组织，在合成重要的生长物质方面，更接近于自给自足。虽然偶尔发生在离体茎尖上有根的形成，常有利于促进茎的生长，但却有证据指出，这影响主要不是由于存在着更完善的吸收系统所引起的。而合乎道理的解释是在根里合成了一种或多种化学上尚未鉴别出来的激素物质，然后运至茎上面，从而促进茎的生长速度。

19—8 全能性

通常把在植物体中每一个生活着的细胞看作是全能的，也就是说每一个生活着的细胞，都具有产生一株完整新植物的能力。许多观察都可以引证来支持这一概念，尽管对此也依然还没有弄得很清楚。许多植物一小枝的茎或根用来扦插，可以繁殖为一株完整的植物。一片叶子甚至于某些种类的花瓣用来扦插也同样能繁殖为那样的植物。

全能性的存在，最令人信服的证据，是来自于由高等植物组织分离出来的单细胞的灭菌培养实验。已经证明，在适当的环境条件下，这样的细胞类似于受精卵细胞的习性，并能产生出一株完整的植株。由 Steward 利用来自于胡萝卜根部细胞的实验所获得的结果，是最明显不过的了，虽然也有其它的研究者利用其它的植物组织所

作的实验也获得类似的结果。

通过洗涤技术的方法，从培植的胡萝卜组织中获得单细胞，各个分别地培养时，其中就会有许多类似于接合子那样长成胚胎，最后发育出一株正常出现的胡萝卜。为了使这些已经分化了的细胞显示出全能性的性质，必须满足两个条件。第一，每个细胞要和与它邻接的周围细胞完全脱离。第二，必须提供适当的环境条件，特别是有关存在于液体培养基中的物质，除了普通的矿质盐和碳源（通常是蔗糖）外，还必须要有某些附加的“营养”。对于胡萝卜的根组织来说，当它的未成熟的胚胎还在无菌培养时，补充一些椰子乳汁是适当的（第21章）。椰子乳汁实际上是液体状的透明的胚乳，无疑这是当把它加在某些类型培养液中有效作用的原因。

另一个全能性的情形是雄核发育的现象。这一名词指的是通过幼龄花粉粒或在花粉囊中小孢子的萌发作用的方法而形成单倍体植物的现象。在适当的条件下，这样的单倍体小植物（胚）在试管中，经过几个月后能够伸长出来。在充分发育以后，这样的小植物能栽培到土壤里，并能发育成熟。虽有某些烟草能够开花，但由这些花发育而来的种子，通常是没有生活能力的。

通过各种诱变因子的作用，便很容易在单倍体植物中引起突变。利用秋水仙碱或其它方法能使双倍体的细胞，变成能发育的双倍体植物。综合技术的运用，也就是说，由雄核发育形成单倍体植物，在单倍体中引起突变，随后双倍染色体细胞形成能育的双倍体植物，这被遗传学家看作是一种重要的手段。利用这种手段引起突变而导致在粮食作物中增加产量和抗病能力，近几年来无疑已受到人们极大的关注。但是否在大多数植物中的花粉都可以用以雄性发育？仍然需要调查确定，因为至今只有相对地少量的植物有这方面的实验结果。

19—9 形态发育的遗传学基础

上述对生长过程的各个方面的讨论，主要是在描述结构的基础

上，和某些被看作是相关代谢过程一起进行的。但是生长的各种情形所反映出来的极其重要的变化，必定是在遗传系统的作用上发生的。在特定的植物里，所有的细胞（除少数外）都含有同一类型的基因，换言之就是存在着相同的遗传密码。这一论述的证据来自于刚才讨论过的全能性的性质以及也来自于在有丝分裂时（第16章）所发生的DNA复制的方式。在某些植物的细胞里，加倍染色体的出现是因为胞质分裂和伴随而来的有丝分裂遭受破坏所引起的，这正好是某些植物组织具有的特征。然而即使这样的四倍体细胞，其所含的基因，也如同双倍体那样是相同的，而不同的仅是各个细胞所存在的基因的数量差别。

虽然，它们具有同一性质的遗传密码，但是在植物的个体发育上，不同细胞的发育是有差别的，而且一旦发育其习性就可以很不相同。对这一事实的解释只有一个可能性，即在植物发育中的某些阶段里，有些基因可能是操纵者，而另外一些基因可能在其它阶段起操纵作用。显然，如果所有的基因都同时起作用，将会引起细胞代谢和细胞发育的全面混乱。于是对于某一细胞的发育负有调节和发出命令的某些基因的作用，便被抑制或引向旁路。正如在下一章中予以更充分叙述的那样，只有在与环境因子协调一致时，遗传因子才起作用，关于这点也是很重要的。

在细胞的不同发育阶段里，遗传基因通过什么样的机理去影响细胞发育的停顿和运转，或者何以具有相同遗传机理的不同细胞，可以发生很不相同的功能？对此还是不知道的。但是事实上某些那样的基因，至少部分地是通过诱导和抑制酶的活性而起作用的（第9章）。某些学说提出了说明控制基因影响代谢过程的原因，但是这样的讨论已是超越了这本书的范围。

19—10 生长的度量或生长指标

植物或植物群在特定的时间内所获得的生长总数量，常常要求定量地表示出来。为此目的，实际中应用的指标是：（1）茎、根或

其它植物器官在长度上的增加量，(2) 叶面积的增加量，(3) 茎(或其它器官)在直径方面的增加量，(4) 体积的增加量(特别是果实)，(5) 干重的获得，(6) 鲜重的获得。

作为生长上的量度，特别是从实用的观点看，所有上述的指标，至少是在有限的数值表现出来。例如，测定林木高度和直径的生长，作为森林生产能力的指标乃是规范的森林管理业，并且具有重要的实用价值。类似的情形是，在单位土地面积上所生产出来的菠菜、结球甘蓝的鲜重或者饲草的干重，通常是农民(或农场主)实践上所关注的生长度量指标。

但是上述所列举的每一种生长指标，只能度量生长某些数量状况。而通常的生长，不仅包括数量上的变化，如长度和周长的增加，重量的增加等，而且还包括质量上的变化。在生长中质量上的差异，往往在科学的意义上或者实践的重要性上也相当于甚至要大于数量上的差异。花匠主要关注的不是植物物质生产的重量，也不是生长的高度，而是向顾客供应具有吸引力的花朵。同样，果园的管理员，对于在果树上果实的发育，其兴趣要大于营养器官的重量和树高的增加。在适当地表示生长现象的成绩方面，这是不容易说明的，对此可以看到在研究者的常用方法中是照相技术，以此作为记录植物在生长中的实验结果的一种手段。

19—11 生长的速度

在植物学著作中，大部分以茎在高度方面的增加量来表示绝对的生长速度。许多量度的方法，也可以用果实的鲜、干重的增加量来表示，这方面的例子在第 17 章中已有过介绍。

高生长的速度，随着植物种类不同，以及同一种类在不同环境条件下而有很大的变化。竹笋在 24 小时内，其生长量有时可高达 60 厘米，而在同一期间里石刁柏新梢为 30 厘米。当龙舌蓝(*Agave* spp.) 花柄发育时，在一天中往往可以拉长 15 厘米。玉米有时在有利的条件下，24 小时内其生长高度为 8—12 厘米。

快速地生长着的茎的伸长速度，给予适当的荫蔽在用肉眼观察时，其生长速度是很慢的。通过放在水平显微镜下观察迅速地生长着的茎尖，可以观察到并能直接地测出外观上显著的生长状态。

19—12 养料的积累

除了在特别的实验条件下，由人工补充供给碳水化合物和其它养料而外，为绿色植物所利用的养料，其总数量决不会超过光合作用中所合成的数量。光合作用的产物，大部分在同化作用和呼吸作用过程中被正常地利用了。剩下来的被积累在植物的各个器官和组织里。但是养料的积累不是连续地进行的。大多数种类的植物在其生活周期的相当长的时间里，不仅没有养料的积累，而且反而在生活过程中被急速地消耗着。木本植物在冬眠的季节里，在呼吸作用和连续同化中养料利用是缓慢的。在春天，当这些植物的分生组织恢复生长时，总是大量地消耗贮藏在植物中的养料，因为在光合作用的速度足以补偿消耗之前，大量的生长必然要迅速地利用养料。同样，萌发的鳞茎、球茎、块茎和地下茎，总是消耗贮藏在这些器官中的养料。种子在萌发时也是这样。当光合作用的产物超过植物对养料消耗时，便有大量养料在植物中积累并被植物在它的生活史中所利用。

大量地积累养料的器官，随着植物种类不同而发生变化。在一年生植物中，养料贮藏主要是在种子里。在大多数二年生或多年生植物中，养料也是积累在种子里。在萌发过程中胚芽所利用的养料是由先前的孢子体世代所制造的。

在典型的二年生植物中，如甜菜、胡萝卜、荷兰防风、芜菁等，大部分养料是积累在类似肉质根的结构中。在二年生植物中所积累的养料，大部分是在它们第一个生长季节里进行的。

在多年生的植物中，大量的养料贮藏，通常在种子和果实里，但是在寿命为许多年的多数种类里，则根和茎是养料的主要贮藏器官。在木本植物里，茎和根组织中的髓部、皮层、维管射线和木质薄

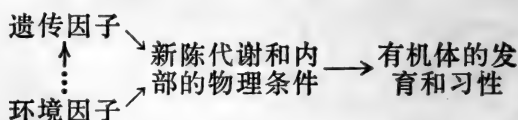
壁组织，有着大量的剩余的养料积累。根状茎（鸢尾属、许多蕨类植物）、块茎（马铃薯、菊芋）、球茎（番红花、唐菖蒲、美国黄花菖蒲）和鳞茎（洋葱、山慈姑、风信子）几乎必然是养料的贮藏部位。

贮藏的碳水化合物，主要是淀粉、蔗糖、半纤维素和菊糖。油（脂肪）最普遍地是大量贮藏在种子中，尽管它们至少也有小量贮存在许多组织的细胞里。蛋白质类似于脂肪，主要的也是贮藏在种子里。

养料只能以可溶性的形式运进细胞中积累（虽也有少数是例外的），蔗糖就是人们最熟悉的例子，而积贮在细胞中的养料，则要转变为非可溶性的形式。所有这些转变都必须牵涉到酶的活动。相反，非可溶性的贮藏养料，在它借助于酶的活动而转变为可溶性的形式之前，不能被植物的任何部分所利用。在上述的转变发生之前，这些养料不能从贮藏的部位运向细胞以外的地方去供给那里的细胞在呼吸和同化作用中所利用。

第二十章 环境因子对植物 营养生长的影响

不可能设想，生物体的生存没有某些类型遗传机理的存在。同样的，没有一定的环境条件，生物体的生存也是不可能的。通过环境因子和遗传因子相互作用，影响生物体的内部条件（大部分的代谢过程），生命才能得以维持。这些相互关系，大体上可以用以下图式表示出来：



尽管近年来，在遗传密码知识方面有了惊人的进步（这些知识的主要方面在第十六章已经讨论过了），但是，一方面在遗传系统和环境因子之间，另一方面在遗传系统和生物体的发育或反应之间，存在着相互交错制约的过程，因此，就今天的知识来说，还远远不能把它们之间的关系沟通起来。

任何生物体的环境，都可以当作一系列复杂的因子来分析，大部分这样的因子对于生物体的影响，将在本章的后面加以讨论。在上述图式中，虚线部分表示，环境因子常常可以通过突变的诱导作用，直接影响遗传因子。但是环境因子对植物的发育和反应的巨大影响，则是通过它们和遗传因子的相互综合作用而实现的。

作为上述图式的原理说明，我们可以想起发生在玉米当中的叶绿素合成过程这个例子。在大部分玉米变种中，都含有通常能引起叶绿素合成的遗传因子。某些环境条件，包括光对于在这种作物中，合成叶绿素也是必需的。在暗房中发育的玉米种苗没有叶绿素，即使具备所有其它必需的环境条件也是如此。然而，当种苗在光照

下生长，环境因子和遗传机理相互作用的结果，就能按照通常的方法，引起叶绿素在叶细胞内合成。但是直至今天，我们认为只是问题的一个方面。在某些玉米变种中，并未带有为叶绿素合成所必需的全部遗传因子。这个特征在这个品系中，作为孟德尔一个隐性因子而被遗传下来了，因此，显而易见，对于这样的隐性因子来说，只存在于植物纯合子之中。即使具备为合成叶绿素所必需的全部环境因子，在这样的种苗中也不能合成叶绿素，而呈“白化症状”。一旦在种子中的养料耗尽，这种白化苗就会死亡。

任一有机体的遗传组成，都明确地决定了有机体的发育类型，也决定了有机体固有的反应（除非占支配地位的环境条件不能满足要求）。例如，马铃薯植株在形态发育中变化是很大的。在某些环境条件下植株长得很大，而在另外的环境条件下长得很小，在某些条件下开花，而在另外一些条件下不开花。还有在一些条件下有块茎发育，而在另一些条件下不能发育，但是所有这些植株，依然是马铃薯。

当许多不同种类的植物，在相同的环境条件下发育时，各自都会按照它们本身特点发育，表明了遗传组成方面的差异。然而在限度范围内，遗传上的差异，甚至往往存在于一个种类之内。它们当中的某些表现出结构上的显著差异，但另外一些则是非常巧妙地用形态术语，表示出它们之间的差异。在结构上很少有或者没有显著差异的品种之间，常常显示出在生理反应上有差别的品种，叫做生理种。它们的变种在抗寒（见后面），抗旱（第八章），开花时所要求的光周期（第二十二章）和生长最适宜的温度（见下面）等性质方面，彼此之间常常是有差别的。

属于影响植物的特殊环境条件，同样也决定着植物的发育。例如，在短日照条件下（在第二十二章将要讨论），萝卜会无限期地延长它的营养生长，虽然萝卜具有生殖发育的遗传能力，但由于环境条件的阻碍，使这种特殊的潜在能力不能表现出来。另一方面，在长日照条件下，如果所有的其它环境条件是有利的话，则萝卜便在一几周之内开花和结实。环境条件限制着遗传因子的作用，还可以举

出许许多多其它的例子来说明。

把生长在各种复杂环境因子中的植物，分别加以观察之前，对于这种植物所具有的遗传可能性的全过程是不可能了解的。因为如果观察的植物是生长在天然条件下，或者耕作下，则这种观察到的植物习性所代表的只是在复杂的环境条件中很狭窄的变动，因此，植物许多可能发育的反应，便无从鉴别出来。

20—1 环境因子对植物生长的影响

就挑剔任何合乎逻辑的分析或绝对的分析来说，生物体的环境条件是那样地复杂的。但是，直接地正常地影响陆生植物生长和发育的主要环境因子，是能够被认识的，并且对这些因子的作用，将在这一章的后面加以讨论。

根系的环境条件，与地上器官所处的环境条件通常是有很大差别的。由于在植物根部和植物顶部之间相互有影响，因此任何一个影响根系发育和生理过程的环境因子，几乎都无例外地反映在地上器官的习性上，反过来也是这样（第二十三章）。

某些重要的环境因子，如雨量（雨、雪、雹）往往通过间接的作用影响植物。例如，雨量不仅影响土壤的含水量，而且还影响到土壤通气和大气湿度。

生长在野外的植物，许多环境因子的影响是通过间接因子起作用的。例如地球对着太阳的角度（随每天的时间、纬度和季节而变化），接受光照的倾斜度，坡表面的朝向都影响到照光的强度和性质。土壤的含水量不仅被降雨量制约，而且被地表面的径流量（径流量又受着土壤的孔隙度和坡的倾斜度所影响）和影响蒸发率的因子如温度、湿度、风和日晒等所制约。同样的随着海拔的升高，许多物理因子如光照、辐射能的性质和持续时间、土温和气温、大气压等也是不同的。

而且直接影响植物的综合性环境因子，相互间存在着错综复杂的作用。一个因子如果没有另外的因子诱导辅助变化，其作用大小

和持续时间是很少发生变化的。任何一个生态环境辐射能强度的增加，就会引起土温和气温的增加；土壤含水量的增加，土壤通气条件就会不好等等。

除了上述所讨论的物理因子而外，植物还受着另外一类完全不同的因子所影响，这就是在其环境中的其它生物体。在这些生物体当中有细菌、真菌、绿色植物和包括人类在内的许多类型的动物。这些生物因子，对植物的生长和发育的影响，通常也象物理因子的影响一样是很显著的。生物因子作为限制因子时，往往决定着植物的生存和分布。在北美洲东部森林中，曾经是主要树种的美洲栗 (*Castanea dentata*)，由于栗疫凋萎病的危害而被消灭。这就是生物因子以前所造成的严重影响的例子。从植物的观点来看，人类本身就是最大的生物因子。他们的蹂躏影响着许多类型植物的分布和优势，以及通过杂交，诱导突变和选种，而改变许多植物种类的遗传组成。

为了说明在许多因子中，改变其中任何一个因子的大小对生长过程的影响，必须用公式表示某些指导原则。1843年李比西 (Liebig) 提出了著名的“最小定律”，第一次试图作为这样的公式化。当他提出这个定律时，他认为影响作物产量主要的是肥料，在本质上说就是作物的产量是被存在那里的最小的因子所制约。应用到光合作用上的布莱克曼

(Blackman) 的限制因子定律 (第11章)，本质上就是李比西定律的引伸应用。

1909年米切里奇 (Mitscherlich) 提出了一个稍为不同的最小定律概念。这个限制因子作用的概念，可以叙述如下：“用增加一个单

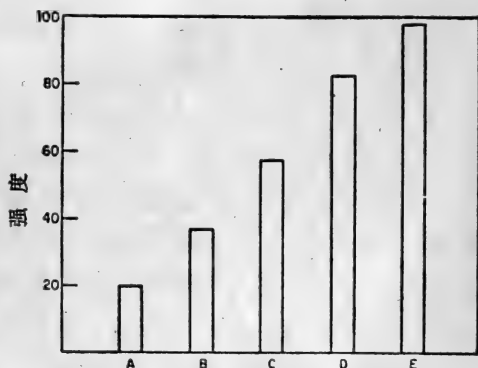


图 20.1 说明两种最小定律的模式图

位的不足的因子而引起作物产量的增加，是和从最大的因子中减去这个单位因子成正比例的。”

对最小的因子作用的两种解释，可以用图 20.1 来说明。这个模式图假定，五个都是影响生长的因子，但和最大的有效的因子比较起来，每一个因子的作用相对程度是不同的。

根据李比西的最小定律，只要增加因子 A 就能增加作物的产量。根据米切里奇 (Mitscherlich) 最小定律，则增加任何一个因子都将增加作物的产量。增加一个单位 A 作用最大，增加一个单位 B 作用次之，等等。因子 E 接近于最大值，增加一个单位 E 增加的产量几乎很少。米切里奇的最小因子律的解释比之李比西的最小因子律的简单化公式的解释，似乎更加接近在植物实验中所获得的结果。

这一章只限于讨论环境因子对植物营养生长的影响，而环境因子对生殖生长的影响将在第 22 章中予以讨论。

20—2 温度对生长速度和发生生长范围的影响

温度是一个很普通的因子，它不可避免地影响着植物的生长。总的来说，温度对植物生长速度，包括对植物营养生长各个方面的影响所遵循的一般规律是相同的。如果不受其它因子限制，则一般从 0°C 以上几度开始，生长过程的速度将随着温度的增加而加快，直至达到最大的数值。在 25°C — 35°C 范围内，一般生长最快的温度值决定于植物的种类和所牵涉的特殊过程。在这个最适宜的温度上，再进一步提高温度，生长过程的速度就会下降，至 45°C 附近时通常速度下降到零值。这样一个温度对生长速度影响的一般规律，是由于参加这些过程的酶的活性，基本上是遵循着这一规律所引起的（第 9 章）。在这个温度范围内所发生的生理过程，常常叫做生理温度范围。一般来说，影响生长的温度范围，将因植物种类不同而有相当大的变化。严寒地区的植物，能在气温为冰点甚至稍微低于冰点的条件下生长，而它们最适宜的生长温度通常在 10°C 以下。大部

分温带地区的植物，温度在 5°C 以下或 10°C 以下就不可能有可观的生长。这些植物最适宜的生长温度，通常是在 25°C — 35°C 左右，而最高是在 35°C — 40°C 。大部热带和亚热带植物，其生长的温度范围稍为高一些，如玉米——起源于亚热带的作物，最低的生长温度是 10°C ，最适宜的生长温度 30°C — 35°C ，最高是 45°C 。

在广泛地研究温度对植物数量生长的影响中，有一位研究者发现，豌豆种苗根的伸长速度，在 -2°C 至 29°C 范围内，其增加量和温度的提高是一致的，而且还进一步发现在这个温度范围内的生长速率，一旦确立便很少显出或者没有显出随时间而降低下来。超过 30°C 高温，生长的速度开始下降，而且随着时间而急速地下降。在 45°C 或更高温时，便完全停止伸长。

植物在不同的生长阶段，往往有着不同的适宜温度。例如，棉花种子萌发、初生根和胚轴原始细胞的伸长，其最适宜的温度大约为 33°C ，但是在几天以后，作为根伸长的最适宜温度下降到 27°C ，而胚轴伸长适宜温度上升到 36°C 。

用稍为低于零度至零上 10°C 的相对低温处理，通常可以促进某些生长现象。这在表面上看，似乎是一种难以理解的现象。其中象中止某些植物种子或芽的休眠（第23章），以及破坏春化作用的现象（第22章）。种种低温促进植物生长的影响属于诱发作用，也就是唤醒了植物的延迟反应。

20—3 植物生存的极限温度

在使植物生长停止的极限温度和植物能继续生存而不死亡的极限温度之间，能够划分出一个明显的界限。植物能容忍而不受损伤的最低温度，总是永远地低于植物生长停止的温度。同样，植物通常能够忍受的不是致命的至少是短暂的最高温度，也大大地超过植物还可生长的最高温度。例如，当某些植物置于温度升至 40°C 时，它们可能停止生长，但是只有把温度提得更高时（或许 50°C 或许 60°C ）植物才会死亡。根据藻类的习性，其生活着的植物细胞，能

忍受的极限温度是非常惊人的，某些蓝绿藻在温泉中温度升至 70°C 时还能活着。另一方面，绿藻类（衣藻 *Chlamydomonas nivalis*）的红色种，通常能生长在高山中夏季的雪堆上。

植物或植物器官，能忍受最高和最低极限温度的能力，不同的种类是有很大的变化的，而且正如下面讨论到的那样，这将决定于它们各自抗热和抗寒的能力。

20—4 温度对形态建成的影响

在植物体中，许多变化着的生理过程，没有两种是同等地受着温度的变化所影响。因此由生理活动规律所控制的植物的形态发育，在不同的温度条件下，往往是显著地不同的。温度对植物结构发育的影响是非常复杂的，而且是温度影响植物的一个最显著的方面。

温度影响的某些途径，无疑地是通过直接影响遗传机理，包括影响基因的活化和抑制而起作用的。但是除此而外这种影响大部分是根据众所周知的生理机理来解释的。有些作用明显地与不同温度影响光合作用和呼吸作用过程有关系。任何植物，在光合作用中每日净增加量，就是在光照期内碳水化合物合成的数量和 24 小时内呼吸作用所消耗的碳水化合物数量之间的差异。例如，玉米在有利的条件下，在它的生活史中，每一个光照期合成己糖的平均值为 9 克，而在 24 小时内在呼吸作用中所消耗的己糖平均值为 2 克，因此，这样植物在光合作用中，每日净增加的重量是 7 克。

只有每日在光合作用中净增加量，被植物在生长同化阶段所利用，或者在植物各器官中作为养料而积累起来。如果植物每日总的呼吸作用一致地超过每日总的光合作用，植物利用原先积累的养料往往暂时还能活着，但终归因饥饿而至死亡。

在许多植物中，在有利的田间条件下，温度为 15°C — 30°C 时，光合作用的速度通常没有多大的变化，这种情况的出现，主要是由于在大气中 CO_2 的浓度限制的缘故（第 11 章）。另一方面，在相同

的温度范围内，呼吸作用的温度系数接近于2（第13章）。因此，随着温度的增加，呼吸作用的速度便急速地超过光合作用，而植物光合作用每日净增量便削减。当然，呼吸作用不只限于光合作用的组织，而是发生在所有非绿色植物的部分，包括地下器官在内。同样重要的是，光合作用只限于白天的时间内，而呼吸作用在24小时内时时都在进行。因此，有效的夜温显著地影响着植物每天光合作用的净增加量。例如，在25℃时，呼吸作用每小时消耗的养料接近于15℃时的两倍。因此，相对凉的夜温和适度的日高温之间，每日交替出现时，光合作用的增加量，通常要大于相对高夜温的增加量。

不同温度影响光合作用和呼吸作用进而影响形态生长的解释，可以用马铃薯块茎的形成过程作为例子说明之。当块茎形成时，养料被利用在块茎细胞骨架结构和积累在细胞内。马铃薯光合作用的最宜温度显然是约在20℃时。如果白天的温度超过这个数值，而夜温也较高，则光合作用的产物，大部分将利用于呼吸作用，而少部分则用于同化作用或作为养料积累起来。高温也有利于马铃薯地上营养器官的发育，从而进一步减少了用来形成块茎的光合作用产物。因此，当其它环境条件有利时，在较凉的生长条件下，马铃薯的产量就要高于在温暖的生长条件下的产量。但是，块茎的形成是一个复杂的过程，除了有效的光合作用量值外，许多因子都将会影响这个过程。这些因子之一，就是光照期的长度，这将在本章后面予以讨论。

温度影响形态建成，最显著的就是影响生殖生长，这将在22章中予以讨论。

20—5 温 周 期

温度是环境中周期性特性的因子之一。植物的生长速度和形态发育，显著地受着它们所处的环境中的每天温周期规律影响。例如，当番茄植株生长在恒定不变的温度条件下，其茎最快的伸长速度是

在 26.5℃。但是,如果把植株放在白天温度为 26.5℃而夜温较冷的 17—20℃交替变温条件下,则伸长的速度更快。

温周期一词,习惯于用来表示白天和夜间的温度,周期地作交替变化对于植物反应的影响。另外一些植物,如马铃薯和胡椒,如果生长在适当的日温和较冷的夜温作交替变化的条件下,则生长最好。某些植物,在它们的生长当中很少受到每日温度变化的影响。还有少数的植物,如非洲堇菜,在夜温超过日温时发育得最好。

20—6 寒害和抗寒性

(1) 低温危害植物的原因

把植物置于相对低温的条件下,可能危害植物的类型有几种。

脱水:在常绿树中,冬季蒸腾作用的速度是相对地高的。当在吸收水分的速度比较缓慢时期,往往危害植物,叫做冬季脱水。此时,危害是由于组织脱水引起的。对于若干植物,尤其是草本植物,由于土壤的结霜升起也有相同类型的危害。土壤结霜升起往往使根系松离土壤,或者在极端的情形下甚至可能撕断根系。如果在根系牢固地再扎根在土壤之前,插进有利于高速蒸腾的环境条件,则植物有可能遭受严重脱水死亡,或者明显地伤害。这通常是在开冬时冬小麦遭受伤害的重要原因之一。在冬季时,用稻草、叶子或其它材料覆盖树根的优点之一,就是大大地降低土壤的结霜升起危害。

寒冷危害:许多种类的植物,特别是原产于热带和亚热带地区的植物,在冰点以上的相对低温就要冷死,或者受到严重的危害。此类型的低温危害叫做寒冷危害。例如,水稻、豇豆、棉花、花生、苏丹草,在 0.5℃至 5℃低温下 24—36 小时,就能受到致命的或者显著的危害。玉米、高粱、西瓜和南瓜等种类则只有轻微的危害,而大豆、荞麦、番茄和亚麻还没有证据证明,它们受到这样寒冷的危害。此种低温但不是冰冻的低温的显著影响之原因,无疑地是扰乱了细胞内的代谢活动和生理条件所引起的。一般来说,那样的植物长时间暴露于寒冷低温下则受寒冷的危害也是很大的。

冰冻危害：当低温足以引起植物组织结冰时，许多植物组织就要冻死，或者遭受不能恢复的危害。这是在温带最常有的和主要的低温危害类型。

当植物组织非常快速冰冻时（这在实验室条件下很容易做到），在细胞液内和原生质层里的水就会结成冰块。在自然条件下，这样细胞里冰冻是很少的，但一旦发生时，它的危害就必定是致命的。在室外条件下，水分在高等植物组织内的冰冻，通常是逐步进行的。冰块的形成，几乎必定出现在胞间空隙，这大概是因为渗透到细胞壁的水分，其溶质的含量要低于在原生质和液泡内的含量。因为在冰块表面的水分势的负数值要低于细胞内的水分势，从而水分便移向冰块的表面，并使冰块逐渐地扩大。最初，水分在胞间空隙的细胞边缘移动，但同样的，水分也可以沿着水分势的梯度，从更远的细胞朝向扩大冰块的地方移动。一般来说，温度越低，更多的水分将在组织内冰冻和变成更大的冰块。

当在植物组织的胞间空隙形成冰块时，细胞可能死亡，也可能不死亡。这将决定于组织的抗性（见下面）。在这样的条件下，解释冰冻的危害，可以认为是由于细胞中的水分被夺去，引起原生质脱水，依次使原生质的结构遭受种种破坏的影响。在某些条件下，冰冻的危害显然不是在胞间空隙冰块形成之时，而是在融化冰块的时候。尤其当融冰迅速时，危害更易产生。此时，死亡可能是由于伴随着水分太快地从胞间空隙再进入细胞，使原生质发生机械扭曲的缘故。

（2）抗寒和锻炼

当把液态的水分逐渐地冷却时，结冰通常不是在 0°C 开始，而是使冷至低于冰点一些到零下几度。同样，在植物组织内冷至零下几度或者更低之前，组织内的水分通常是不会结冰的。许多植物组织由于对低温危害敏感，所以对寒冷具有相当的反应能力，因此它们可以短时间内置于结冰的温度下依然活着而不受伤害。例如，仙人掌的某些种类就是这样的，它可以经常处于 $10-15^{\circ}\text{C}$ 寒冷条件之下。但是，除非植物组织具有抗寒的特性（将在后面讨论），否则当

在它的内部一旦形成冰块时，就将会冻死或者遭受严重的伤害，而不管预先冷却的程度如何。

植物组织在低于结冰的温度下还可以活着，就被看作是具有抗寒性或耐寒性。抗寒性的程度不是一个固定的数量，而是由于其所处的人工条件或自然条件不同而改变着。另一方面，有许多植物在任何条件下，没有一点抗寒的能力，而许多甚至于只要放在稍为超过结冰点的低温下，时间稍微长一些就不能活下去。

提高植物组织的抗寒性叫做锻炼，降低植物组织的抗寒性就叫解除锻炼。温度是诱导改变植物抗寒性的主要环境因子，但不是唯一因子。把很多类型的植物置于恰在冰点以上的温度下，就能显著地提高植物的抗寒性。把在早春栽培的作物如甘蓝，在移植到田野之前，给予人工锻炼。也就是在把甘蓝移到田野之前，先把它们由温室转移到冷的玻璃室，经几天时间锻炼。另一方面，把植物组织连续置于比较暖的温度下，则迟早会引起抗寒性的解除。

在冬季里，温带地区的植物器官处于结冰的温度中，便会正常地产生抗寒性的季节变化锻炼。温带地区常绿树的叶子和该地区落叶树的芽和茎以及灌木，在夏季时，很少有或者没有抗寒性，但在秋季进入锻炼的条件，冬季时依然具有相对的抗寒性，而在春季又经历着解除锻炼的过程。在每年寒冷的季节里，这些器官在 -20°C 至 -30°C 的低温下，甚至更低温度条件下，依然活着而没有受到损害。

在植株上，并非所有的器官在特定的时间里，都有同样的抗寒性。在落叶树当中，发育完熟的叶子通常比之幼叶抗性强，发育成熟的茎通常要比幼茎的抗性强，并且一般来说茎的抗性要比叶子强。花器官的抗性，有可能大于或低于叶子的抗性，这将决定于植物的种类。在温带地区的树木，花芽的开放在季节上要早于叶芽，如榆树、槭、美洲金缕梅，其花部分的抗寒性要大于叶子。另一方面，苹果和某些其它果树的花部分，在它们发育的某个阶段里，比之在相同时间里附生在树上的幼叶，对低温更为敏感，这是众所周知的。

要完全免除低温对任何组织的危害，就必须防止细胞间结冰，要不然，就是由于细胞具有在低温下能活下去的能力。作为抗寒性

的基础，并非所有器官和组织都是相同的。某些种类的植物，如山茱萸和某些杜鹃花的变种，其花芽具有抗寒性，显然是因为在组织中在冬季里正常遇到的任何温度都未能结冰的缘故。细胞的体积细小，加上它们的水合作用程度较低，显然是使冰块在这样的组织中实际上不能形成的原因。在这些组织中，其细胞间正常地产生对结冰的抗寒性基础，无疑地是依赖于原生质的某些性质。与植物组织锻炼有密切关系的原生质在性质上的变化，是增加原生质膜对水分的透性，降低原生质结构上的粘滞性，和降低由于胞质某些层次脱水而趋向凝固的倾向。原生质胶体——大部分蛋白质本身增加了亲水性，是所有这些原生质性质上发生变化的原因。原生质膜透性的增加，有利于水分在结冰的时候向外移动，从而降低细胞间冰块形成的可能性。原生质结构上的变化，或许能使它们更好地忍受来自于因胞外冰块形成时，水分被夺去而引起的机械压力。

20—7 热害和抗热力

(1) 相对高温对植物危害的原因

任何直接的和间接的相对高温，对植物细胞的危害有以下几个类型。

干化危害：由于强烈的曝晒或者较高的气温，或者同时曝晒和高温，使叶温升高从而引起过分的蒸腾。水分丢失的速度极快，水分的吸收往往又极其缓慢，某些（或者全部）叶子或小枝便由于干化而引起死亡。许多种类的植物，由于高温而引起“叶灼伤”，显然大部分是干化危害的结果，尽管往往也有可能包含有直接的热害作用。在极端的情形下，整株植物就因此而死亡。

扰乱代谢的危害：相对高的温度往往会引起植物有害的甚至是致命的代谢上的不平衡后果。随着温度的增加，在植物体内每天光合作用的增加通常赶不上每天呼吸作用的增加。因此，相对的高温往往引起植物矮化，这是因为光合作用制造的养料和呼吸作用消耗的养料，其总数量不平衡的缘故。此种状态如长期下去，就会引起

植物死亡。

热直接对原生质的影响：大多数生活着的植物细胞，其热的致死点近似在 50°C 到 60°C 左右。但使原生质发生死亡的准确温度，取决于细胞在热到致死温度下的时间长度。例如，紫万年青，叶子的表皮细胞因热致死时间为 4 分钟，则致死温度是 72.1°C ，如果加温慢，经过 150 分钟仍未死亡，则致死温度只有 52.0°C 。

在温带地区气温很少超过 40°C ，尽管日晒植物的温度常常超过气温，但这些地区（第 6 章已讨论过）很少达到致死的温度。不过某些土壤的表面温度可以达到 70°C ，甚至当土壤遭受强烈日晒时还要更高。在某些地区的裸露空地上一再试图造林往往失败，就是因为这些土壤表面有着较高温度的缘故。植下幼苗的生活细胞，由于接触到温度超过它们的热死点的土壤时，这些生活细胞便将在这样的土壤中枯死，于是引起所有移植苗木的死亡。另一方面，许多种类的树木，能生活在半沙漠的地区，在那里土温常常是很高的。这样植物种类的茎，其抗热性明显地强于当与干热土壤接触便枯死或被危害的种类。

热直接危害植物的其它例子，在地表森林火灾掠过树木后，往往可以很明显地看到。这样的火焰烧着林地上落叶和枝条，而表面上并没有任何直接影响到活树和幼树。其后由于在树干基部环绕带的细胞被高温杀害致死，而使位于这火烧范围上面的许多树木之顶部死亡。

关于直接热危害植物细胞的原因，最普遍的理论认为，主要是（如果不是完全是的话）由原生质中的酶和其它蛋白质成分的凝结作用所引起的。

（2）抗热性

某些类型的组织，对热危害的抗性要强于另外一些类型的组织。含水量较低的组织，对于高温的忍受能力通常要大于含水量高的植物组织。某些种类的孢子和干种子，能忍受 125°C 的高温，甚至于更高一些而不丧失发芽的能力。

在某些植物中不那么敏感的组织里，可以保护以防热危害，是

因为在这些植物组织内，有着很低的热传导能力。许多树木的树皮是那样的粗厚用以隔离内部的生活组织，防止林火的破坏影响。例如，加利福尼亚州的著名巨树——世界爷 (*Sequoiadendron giganteum*)，对于火具有象石棉样的抗性，热传导性能很低，厚达 50 厘米的树皮。许多其它的针叶树也有一层厚的不易燃烧的，热传导性能很低的树皮。美国南方的长叶松就是这样一种著名的树木。

20—8 辐射能对营养生长的影响

从很长的电波到无限短的宇宙射线，都是辐射能光谱的范围 (图 10.1)。所有辐射能包括光在内，在不同的方面变化着。这些变化最主要的是：(1) 光照强度，(2) 质量，(3) 持续期间 (第 10 章)。光对于所有绿色植物都是重要的，因为它在光合作用中起着重要的作用。光对于植物体内的生理状态和生理过程的许多影响，在前面的章节中已经讨论过。其中主要是：(1) 叶绿素的合成，(2) 气孔的活动，(3) 花青素苷的形成，(4) 地上器官的温度，(5) 电解质的吸收，(6) 向光性，(7) 蒸腾作用的速度。光还有对植物其它方面的影响将在本章后面和下一章继续讨论。

光照强度对营养生长的影响：

光照强度的变化，特别是太阳光的变化几乎常常是伴随着有光质的变化 (至少在较小的范围内变化)。在鉴别不同光照强度对植物生长和其它植物生理过程的影响中，必须要考虑到这一事实。但是，一般来说在自然条件下，不同光照强度对植物生长的影响，比之不同的光质对植物生长的影响更为重要。

在许多研究光照强度对植物发育的影响中，通常都指出，在大大地低于夏季强烈阳光的光照强度下，植物获得最大的叶面积和最高的高度。相对地强的光照强度，能使许多植物节间变短，树形较矮，叶子变小，但干重、根系的大小，花和果实的生产量比之在弱光照下要巨大得多。许多植物用干重表示生长量的增加时，如果不是由于其它因子的限制，则随着光照强度的增加至夏季阳光的

100%而增加。但是典型的阴生植物，在整个生长期通常却由于高强度的光照而受到阻碍。例如，许多阴生的热带植物，在光照强度大大地低于强烈阳光照时，它们的发育最好。

这些对于生长的影响，实际上代表了影响植物体内许多过程的总和，而在这许多影响当中都是以光照为条件的。某些光照对于生长的某些阶段的影响是直接的，而另外一些则是由于光直接影响其它过程而引起对生长的间接影响。例如，高的光照强度引起高速度的蒸腾作用，从而引起植物内部水分不足，因而使植物细胞的分裂和细胞的伸长受到阻碍以至停止进行。另一方面，低的光照强度降低光合作用速度，结果可以阻碍植物的发育。

研究光对生长过程的不同阶段的直接影响，通常是把同样的植物放在完全无光的条件下发育而显示出来的生长类型作为对照比较的。如果由贮藏器官如种子、块茎为生长部分供给养料，或者人为地供给可溶性糖给植物，则植物的生长就可以在这样对照的条件下维持下去。

在无光条件下发育的双子叶植物幼苗，它的茎是带白色的或者黄色纤细拉长的，茎上没有叶子（图 20.2），根系的发育也相对地少而弱。当单子叶植物在无光条件下发育时，比之在有光条件下发育的同类植物，其不含叶绿素的叶子是相对地狭小的而且比较纤弱。中胚轴也拉得很长（图 20.3）。

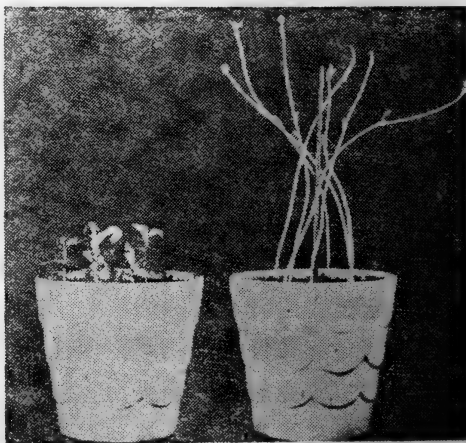


图 20.2 生长在完全黑暗中（右）和有光下（左）的豌豆（*Pisum sativum*）种苗

（引自 Alan Heilman 的照片）

在完全无光条件下，植物的特殊发育叫做黄化现象。

相对地低的光照强度就足以阻止植物任何明显黄化现象的发

育。当幼苗在弱光下发育时，叶子扩大而叶绿素的合成则如同在强光中一样大量地发生，节间也不象生长在黑暗中的同类幼苗那样拉得长，尽管在弱光下比之在强光下的植物，在外观上一般显得比较纤弱一些。甚至于只要短时间的曝光，然后用其它方法保存在黑暗中，就能引起植物的构型更接近于正常的发育。

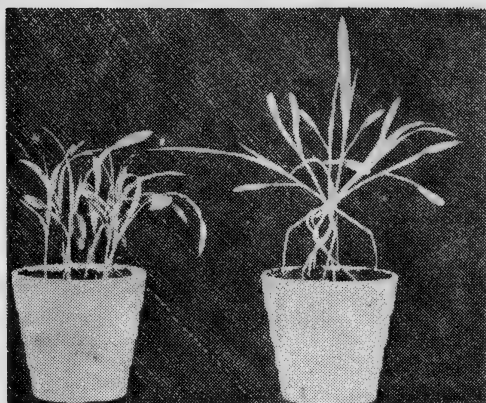


图 20.3 在有光下（左）和完全黑暗中（右）的大约两周的玉米苗

和在有光条件下发育的同类器官相比较，黄化植物的茎（双子叶植物）、下胚轴、中胚轴（单子叶植物）和叶子的结构较纤弱，显然主要是由于其组成细胞在长度方面增加的结果，但部分地也是在黄化植物中大量的细胞分裂的结果。因此，光阻碍植物器官在长度方面的影响，有两个显著的方面——即影响细胞的分裂和细胞的伸长。在燕麦的第一个节间抑制细胞分裂的光照强度比之抑制细胞扩大的光照强度更低。在某一极限范围内，光效能降低大小对植物器官在长度方面的增加值，将随着光照强度的增加而变大，或者在相同的光照强度下，随着光照时间的延长而变大。

和光降低许多植物细胞的拉长和扩大的效能相反，光通常有利于细胞在结构上的分化。

20—9 光质对营养生长的影响

在植物实验工作中，有两种主要的方法获得不同的光质。最普

通的方法是在光源和要照射植物或植物器官之间放入一片有色玻璃滤光器、玻璃纸或其它透明的材料。太阳光可以作为光源，但更普遍的是人工光源如钨丝灯、萤光灯、碳弧灯或水银蒸汽弧灯。照到植物上的光波长成分（光质），一部分是作为照射光谱光源的作用，一部分则是过滤性的传导作用。按照这样的方法就可以把可见光谱分为若干波长带，每一条波长带近似相当于一种能识别的颜色或狭小的颜色范围。

第二种方法是通过棱镜系统，把白光光束散开而获得在植物实验中所利用的不同光质，并把植物材料置于发生光谱的不同区域。这种方法，只适用于照光植物是很小的材料，即使利用最大的棱镜，这种方法也只能分出很细小的可用光谱带。

在比较一种光质和另外一种光质对于植物反应的影响时，只有在植物表面上获得的光照强度是相等的，这个比较才能有效。

在规定波长范围内，光波对植物生长影响的全部实验，都得出这样的结论：整个植物的发育和干重的增加，在可见光的全光谱下比之任何光谱部分的作用更为有效果。在光谱中绿光对整个植物的生长要大大地慢于分别在蓝—紫光或橙—红光下的生长。某些更加特殊的光质的效果，将在下面两部分更详细地介绍。

光敏色素系统：已知道很多植物的种子，在萌发之前需要用光照射。莠苳就是被广泛地用来研究的材料。如果让它的种子放在黑暗中充分吸收水分，则其发芽的百分率是很低的。但是，如果在吸收水分后，就把它短期地置于在峰值为 660 毫微米的橙红光光谱内照光，然后再在黑暗中让其萌发，则萌发的百分率接近于 100%。如果用这种光谱照射以后，立即用峰值为 730 毫微米的狭带红远光作短暂照射，则 660 毫微米的波带光谱作用便极大地被抵销，而使种子萌发的百分率又相对地降低下来（图 20.4）。

在这些和其它许多现象的讨论中，最有效的波带普遍地被认为是峰值为 660 毫微米的红光（R）部分和波峰约为 730 毫微米的红远光（FR）部分。

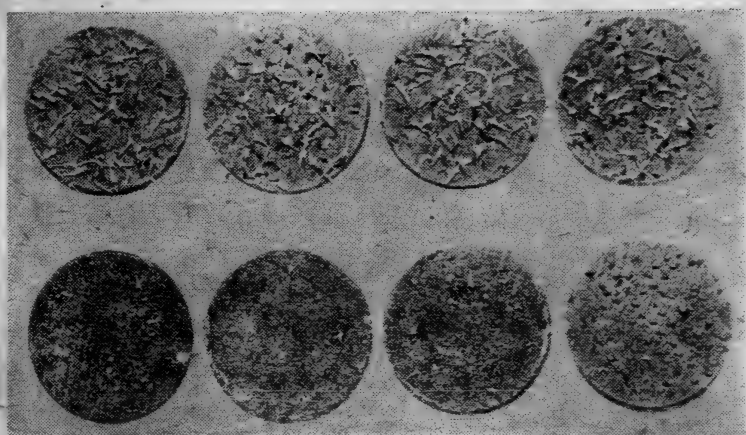


图 20.4 红光和红远光对莠苣 (Grand Rapids品种) 种子萌发的可逆影响

(引自H. A. Borthwick的照片)

表 20.1 交替地用 1 分钟红光和 4 分钟红远光照射 Grand Rapids 莠苣种子萌发的百分率 (每一处理 200 粒种子)

照 光	萌 发 的 百 分 数
无 (黑暗对照)	8.5
R	98
R + FR	54
R + FR + R	100
R + FR + R + FR	43
R + FR + R + FR + R	99
R + FR + R + FR + R + FR	54
R + FR + R + FR + R + FR + R	98

Borthwick 等的数据 1952。

关于这两种光带对莠苣种子萌发的影响问题, 还进一步发现它们的作用是反复可逆的。如果最后照射种子的光是红光的话, 那末种子萌发的百分率将是很高的, 而如果最后照射种子的光是红远光, 则它们萌发的百分率将低得多 (表 20.1, 图 20.4)。

许多其它种类的植物种子，对于红光或红远光的照射也有类似的反应。其中包括北美独行菜 (*Lepidium virginicum*)、宝盖草 (*Lamium amplexicaule*)、拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)、烟草 (*Nicotiana tabacum*)、比加勒松 (*Pinus virginiana*)、美洲榆 (*Ulmus americana*) 和长叶松 (*Pinus palustris*) 等。

此种生理反应，通常叫做红光—红远光的可逆光反应。在许多植物的生长现象中都有这样的作用。图 20.5 是这种光反应的另外一

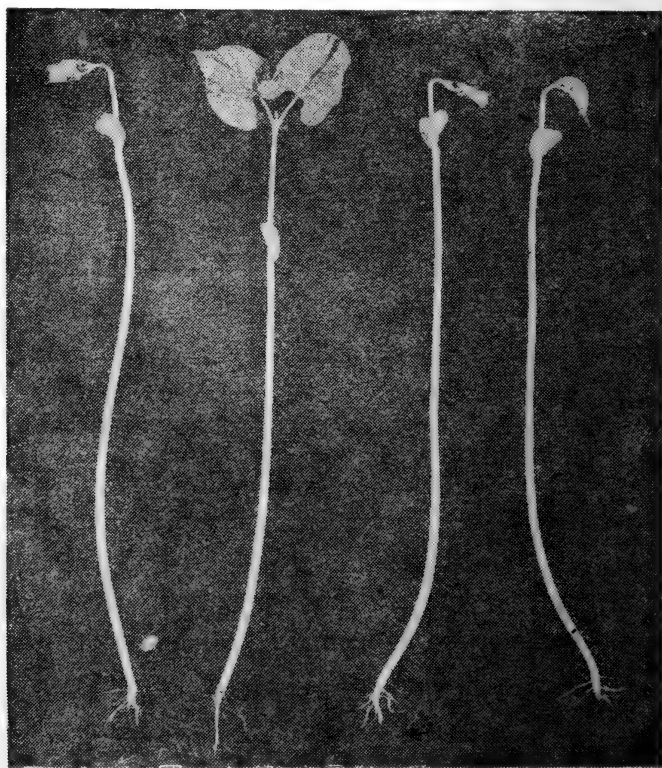


图 20.5 红光和红远光对红菜豆种子发育的影响。除了按如下处理时而外，全部植株都保存在黑暗中。从左到右：黑暗作对照，红光照射 2 分钟，照射 2 分钟红光后，继而用红远光照射 5 分钟，5 分钟红远光照射

(引自 R. J. Downs 的照片)

个例子。如同在照片图中所指出，只要短暂地照射红光，就能引起菜豆种苗的发育与在黑暗中生长的种苗不同：叶片扩大、下胚轴短、上胚轴长、镰刀状的胚芽变直而叶柄拉长。如果种苗只用红远光照射，则它们在形态上的发育和在黑暗中生长的种苗没有显著的差别。如果红光照射后继而立即再用红远光照射，则红光的作用就被抵销，种苗的生长和在黑暗中生长相类似。如同感光萌发的种子一样，此种作用是反复可逆的，表 20.2 就表明了这两种光的作用。红光促进叶片的扩大而抑制下胚轴的拉长，红远光的作用恰与此相反。

表 20.2 用 2 分钟红光和 5 分钟红远光交替地照射在黑暗中生长的红菜豆种苗后，它们的叶片和下胚轴的平均长度（红光的能量值约为每分钟每平方米 15×10^5 尔格。红远光约为每分钟每平方米 2×10^5 尔格）

处 理	种苗的数目	下 胚 轴 长 度 (毫米)	叶片的长度 (毫米)
黑暗对照	30	310 ± 2	17 ± 0.8
R	29	230 ± 3	44 ± 0.8
R, FR	28	284 ± 2	21 ± 0.4
R, FR, R	28	222 ± 2	45 ± 0.2
R, FR, R, FR	31	287 ± 2	21 ± 0.4
R, FR, R, FR, R	23	212 ± 3	46 ± 0.3

Downs 的数据 1955。

已经知道这种光反应在植物发育的其它方面起作用的，有蕨类植物孢子的萌发、花色素苷的合成、节间的延长、含羞草（敏感植物）和合欢小叶的闭合，在番茄果实中黄色素的合成以及至少在某些长日照植物中花柄的伸长。除此以外，在许多其它的植物反应中 被认为涉及到这种色素系统，但依然没有确实无疑的证据加以证实。这当中已知道有显著作用的是诱导长日照植物和短日照植物开花（如同在第 22 章讨论那样）。在这里，很多情况是红光促进开花而红远光抑制开花，在少数的植物中情形刚好相反。

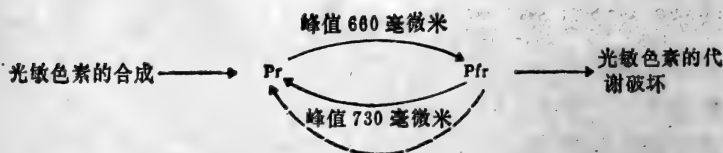
利用很低能量的光，就能在两个方向上激活红光、红远光的反应。例如在表 20.2 中指出那样，完成这些反应所利用的红光和红

远光的能量值，远远地低于夏季正午太阳光的能量值——每分钟每平方厘米约为 5.9×10^7 尔格（第 10 章）。由重要的光敏色素起中间作用去完成的某些类型反应，实际上所利用的光强度还要低于表 20.2 中所指出的光强度。

根据上面介绍的实验结果和许多类似这样的结果，认为在植物体中有一种色素，可能以两种互相可逆变化的形式存在。其中一种形式的色素能转变为稍微不同颜色的吸收红光的色素。第二种形式的色素吸收红远光，并因此逆转为吸收红光的形式。这两种形式的色素，尽管它们在化学上必然有些不同，但都属于光敏色素。

用精密的分光光度计测定证明，在植物组织中实际上存在着这两种色素。相对地浓的光敏色素溶液开始是从植物组织中抽提出来的。吸收红光形式的光敏色素（Pr）溶液，在颜色上是蓝绿色的，而吸收红远光的光敏色素溶液（Pfr），在颜色上是淡绿色的。光敏色素在化学组成上和藻蓝素相类似。它是一种广为分布的色素，并且或许是普遍地出现在绿色植物之中。光敏色素在植物组织中存在的浓度是很低的，以至于不易察觉。一般来说，在分生组织中的含量最为丰富。

关于光敏色素经历的转化，据今天所了解到的基本事实，可以简要地介绍如下：



Pr 在吸收红光后转变为 Pfr，Pfr 在吸收红远光后又逆转为 Pr。正如在前面的讨论中所指出，这是一个低能量的光反应。

最下面的虚线表示，发生在某些植物中的由 Pfr 在黑暗中缓慢地逆转为 Pr。这样在黑暗中逆转，在双子叶植物中要比单子叶植物发生得更加普遍，尽管某些双子叶植物并没有这样的黑暗逆转。

在图示中也同样的指出，至少在种苗中 Pr 形式是最先合成的。光敏色素的合成为光所抑制，因此可以设想在黑暗中更容易合成。在光和黑暗中 Pfr 的代谢破坏，通常是在相对缓慢的速度下进行的。有大量的证据证明，Pfr 形式的色素在涉及到它的大多数生理反应中，有着酶一样的活化作用。

在自然界中，植物从来不会只有红光或红远光的狭带照射，但却有白昼和黑夜的交替期。这些植物，在黑暗中由 Pfr 逆转为 Pr 是缓慢的，可以发生象红远光那样对植物的发育和反应的影响。但发生色素转化十分缓慢。

在含有红光和红远光辐射的太阳光下，两种形式的光敏色素是平衡存在的。但这两种波带在能量值方面不同，色素的吸收系数不同，以及当植物组织置于太阳光下，在这两种色素相互反应中导致存在 Pfr 的比例大于 Pr 方面也不相同。

在人工混合辐射光源下，如同在太阳光下一样，也有两种形色的色素存在。光源的影响，决定着在植物体中在特定的时间内存在的 Pfr 和 Pr 的比例值。荧光灯的光，虽然是很好的人工白色光源，但却缺乏红远光部分。因此，在人工光照时，为了得到比较平衡的植物生理反应，往往用荧光灯和白炽灯结合提供光源，后者的红远光辐射含量是相对地丰富的。

了解这一点是很重要的，即通常与 Pr 和 Pfr 联系在一起的 660 毫微米和 730 毫微米，只是各自分别代表发生最大的吸收波长。实际上这两种光敏色素对某些光的吸收，遍及在可见光谱广大范围内。这一事实令人信服地解释了在植物反应中某些显然不规则的结果。例如，在第 22 章里将作更详细的介绍，如果短日照植物（如藜 *Chenopodium rubrum*）在长黑夜中，用红光作短暂照射，则生长被间断了，不能诱导开花。但如果在红光照射后，继而用红远光短暂照射，则红光的作用就被抵销并诱导开花。然而一旦延长红远光的照光时间也会抑制开花。这结果可以解释为吸收红光的色素 Pr，充分地吸收少量的红远光后，可以部分地转变为 Pfr（图 20.6）。虽然因此产生的 Pfr 其数量相对地少，但如果 Pfr 存在的时间较长，

也能抑制短日照植物开花。

高能反应：有大量的证据证明，除了间接地通过光敏色素这一类型光反应外，在植物体中还存在另外一类型的光形态建成反应。

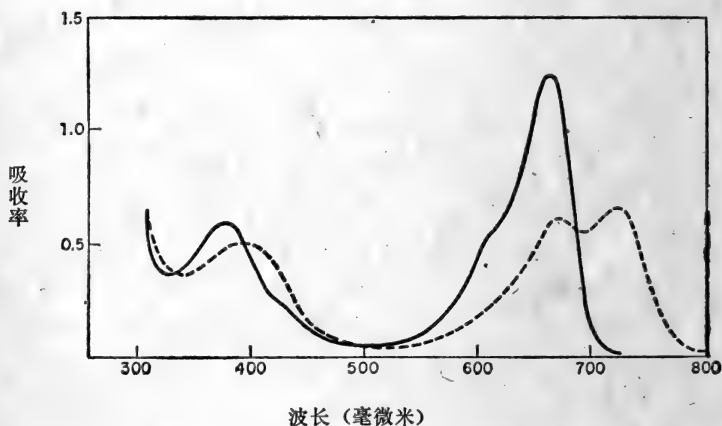


图 20.6 顺次用红光（虚线）和红远光（实线）照射，燕麦光敏色素的吸收光谱
(Siegelmen和Butler资料 1965)

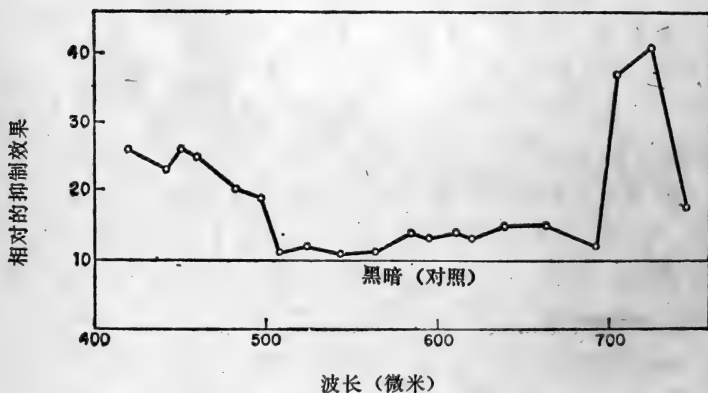


图 20.7 各种波长对莴苣 (*Lactuca sativa*) 下胚轴伸长的抑制影响，一种表示高能量的反应
(Möhr 和 Wehrung 资料 1960)

这一类型的反应没有很明显的特性，常被认为属于“高能反应”（HER）。可以举出许多由于高能反应而促植物生长的明显例子。在 Grand Rapids 莴苣的种苗中，下胚轴生长就是一个例子（图 20.7）。在这个不是可逆的反应中，光谱中的蓝—紫光和红远光最有效果。对于这样的和其它的 HER 反应所要求的能量，要大大地高于由光敏色素介入一类的反应，约为 1×10^7 尔格/平方厘米或更高一些。

这就暗示着在高能反应中，可能涉及一种特殊色素。但是如同图 20.6 所指明的，这两种光敏色素吸收的有重要价值的辐射能，是在光谱的蓝—紫光部分，当然 Pfr 还吸收红远光部分。因此，至少可以认为这种高能反应，同样也是间接通过光敏色素系统，在相对高能量的水平上起作用。不管涉及何种精密机理，有点是比较清楚的，即在引起某些形态建成的反应中，在 HER 和红光—红远光的可逆反应之间是相互作用的。

光照持续时间对营养生长的影响：除了热带和亚热带地区外，全世界所有的地方，白天时间的长短都有显著的季节性差别。例如，在北纬 40 度（相当于美国的华盛顿、西班牙的马德里、中国的北京），在一年最短日（12 月 21 日），从日出到日落略多于 9 个小时，在最长日（6 月 21 日）约 15 个小时。在南半球和北半球，在它们相应的纬度上，其一年的日长变化是相同的，但在赤道以北的短日季节，恰是赤道以南的长日季节，反之亦然。在南纬 40 度（相当于新西兰的北部和南美洲的南部）最长日（12 月 21 日），近似等于北纬 40 度（6 月 21 日）的最长日，而南纬 40 度的最短日（6 月 21 日）相当于北纬 40 度的最短日（12 月 21 日）。在高纬度的地区，一年中的日长变化较大，而低纬度地区的变化较小。在北纬 30 度（近似等于美国德克萨斯州（Texas）的休斯敦、埃及的开罗和印度的德里）和南纬 30 度（相当于智利的圣地亚哥、南非的约翰尼斯堡和澳洲的佩富）最长日长时间约 14 个小时，最短日约 10 个小时。在北纬 50 度（相当于加拿大的温哥华、法国的巴黎和苏联的中部）和在南纬 50 度（靠近那里只有两块很小的陆地区——新西兰

南部和南美洲最南部),最短日只有8个小时,而最长日略超过16个小时。在北极和南极的夏季只有白天,而在冬季则只有黑夜。在热带地区常年日长都是约12个小时。因此,就地球表面总体而言,光照因子的自然持续时间,可以从零值到100%,也就是连续的光照。

当植物的发育被它们环境中的光照时间和黑暗长度所决定时,此种发育现象便叫光周期现象。在植物与它们的环境条件相互影响的总体反应中,这是最值得注意的现象之一。光周期现象的知识,是由贾那(Garner)和阿兰德(Allard)在1920年提出而创立的。当时他们在冬季里观察了生长在温室中的一种烟草—马里兰长毛烟草的习性。这种烟草当生长在华盛顿附近时,在夏季中的生长已高达3—5米,但在这个季节并没有开花。另一方面,在冬季于温室中生长的烟草高度不超过一米,但却大量地开花并结出良好的种子(图20.8)。从这观察中得出一个结论,即这种烟草在两个季节中在发育上的差异,是由于日照长短不同所引起的,随后经过很多实验

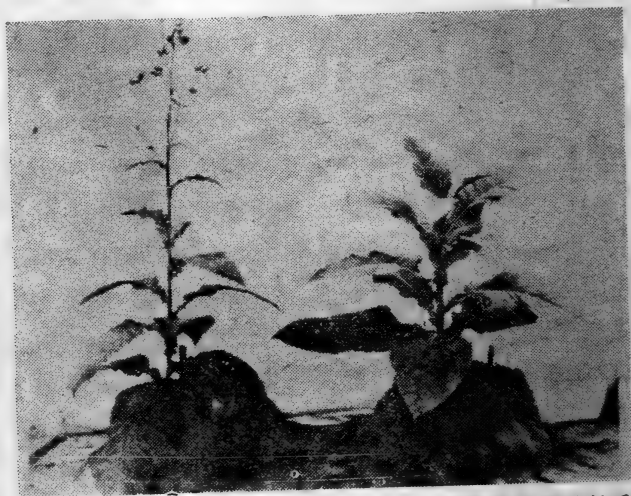


图20.8 贾那(Garner)和阿兰德(Allard)实验的马里兰长毛烟草
左边是在冬季的天然日光下(短日照),右边是在冬季的天然日光下,再加上从日落到午夜的人工光照(长日照)

(引自美国农业部的照片)

证明了这一理论是可信的。

在许多种类的植物中进一步的实验很快就发现，不同种类的植物对于某一光周期长度的反应是不同的，而且日照长短极其显著地影响着植物的生殖生长。在某些植物中，如马里兰长毛烟草，短日照有利于开花；而在另一些类型的植物中，则长日照对开花有利；还有另外一些植物对日照长短的要求则并不那么严格（第22章）。

光照的长短，对于营养生长中的许多阶段，也有重要的影响。在这章中只限于讨论几个最重要的影响。

光周期对生殖生长的影响，可以间接地影响营养生长。许多短日照植物，置于长日照条件下，会在高度上无限地生长，但如果置于短日照条件下，则在高度上的营养生长，就因为末端花序分化而很快受到限制。另一方面，许多长日照植物在短日照条件下，只有叶丛状的发育，而结果花柄的伸长则只有在长日照条件下才能出现。

在许多植物中，块茎的形成显著地受到光周期长短的影响。例如，许多马铃薯品种在长的光周期下（16—18小时），很少或者没有块茎的形成。但置于短的光周期下（8—10小时），则块茎的产量便很高。同样，在9小时光周期条件下，菊芋（*Helianthus tuberosus*）的地下葡萄茎，块茎大量地形成，但在18小时光周期下便没有形成块茎。而且这种植物只要有一片叶子置于9小时光周期下，而植物的其它部分全置于18小时光周期，结果也象全部置于短的光周期下一样，能引起块茎的形成。但如把末端的芽，置于9小时的光周期下，而其余部分在18小时光周期下，则没有这种作用。显然叶子是光周期反应的位置，然后把这种效应以各种方式传送给植物的地下器官，并影响着它们的发育。根据激素的机理，这种作用就能够很容易地具体理解。

若干植物种类鳞茎的发育，显然受着植物所处的光周期长短所影响。例如，在多数洋葱品种中，相对长的光周期有利于鳞茎的形成，依照品种不同，最小有效光周期在12—16小时范围内变动。

如同在第24章更详细的介绍那样，光周期的长短对于许多温带地区树木的休眠，有重大的影响。晚夏和早秋，缩短光周期是引

起许多树木进入休眠的一个因子。反过来，晚冬和早春延长光周期，是打破许多树木休眠的一个因子。

20—10 内部水分状况对营养生长的影响

植物体内的水分动态，极大地受着蒸腾作用和水分吸收这两个对抗过程所制约（第8章）。当蒸腾作用的速度长时间地超过水分吸收时，植物体内水分数量便减少，于是引起细胞膨胀度降低，细胞内水分势的负数值变大，并降低细胞壁和原生质的水合作用。在任何分生组织的细胞里，原生质的水合作用降低，通常便会引起停止或阻碍细胞分裂或细胞扩大，或二者都受到阻碍或停止。相反，改变环境条件就能间接地或直接地增加分生组织原生质的水合作用，并因此（如果没有其它因子限制的话）增加植物细胞在这两个生长阶段上的活动速度。

只要极微弱地降低细胞内的水分势，就能影响细胞的生长，至少对于某些组织来说确实如此。例如，在向日葵的叶子里，当水分势降至 -4 巴时，细胞的扩大生长几乎完全停止。白天这数值的水分势，或更低一些的水分势在向日葵的叶子里往往居于支配地位。凡是这种情形居于支配地位时，这种叶子的扩大生长大部分是在黑暗的时间内进行的。

并非在所有的生长阶段，都同等程度地受植物体内水分含量减少的影响。在细胞分裂和扩大阶段，只要中等程度缺水就会发生有害的影响。但是我们应该想到，当植物体内缺水时，水分将从植物的其它器官运到分生组织（第8章）。在细胞的生长扩大阶段，由于内部水分不足而受到抑制似乎要比细胞分裂阶段严重。只有供应的水分没有明显地受到限制时，才能使细胞生长时最大限度地扩大。如果植物体内水分显著不足，则细胞的扩大停止要早过水分过量的时候，并且很快就进入细胞分化活动。一般来说，水分缺乏时将有利于细胞的分化而不利于细胞的扩大生长和细胞分裂。

正象它影响生长过程一样，水分主要是作为内部因子起作用

的。但作为一个内部因子，它也受着多种环境条件的影响。任何一个外界因子都会影响蒸腾作用的速度或吸收水分速度，因此也就影响生长的速度。植物体内一时水分不足，可能是由于其它环境因子的影响引起的（主要是影响蒸腾作用速度的因子），而水分在植物体内不足的时间延长，主要是由于土壤中有用的水分不能充分供应引起的。

在许多生态环境中，土壤有时有可利用的水分，而有时实际上又没有可利用的水分，两种情况相互交替着。如果任何一种情况不会太长，则大多数种类的植物，在这样土壤干旱断续期，仍然可以活下去。但一般来说，在生长季节里如果经常地和长期地缺乏水分，则植物的总生长就会很少。

对于大多数植物种类来说，土壤含水量在田间持水量附近时，最有利于植物的持续生长。随着土壤中含水量的降低，在接近永久萎蔫百分数之前，对生长并没有显示出明显的影响（参阅影响水分的吸收—第7章）。在永久萎蔫百分数时，整个生长就要停止下来。

土壤中的含水量超过田间持水量时，由于伴随着土壤中空气减少而使大多数植物的生长迟早都将受到抑制。

虽然植物的根系，通常在土壤中是和液体状的水分接触的，但地上部分却是连续地露在含有水蒸汽分子的气体媒介物中。因此大气中的湿度便是影响植物生长和其它过程的另一类水分因子。一般来说，大气中的水的蒸汽压变化很小，对于植物的含水量影响是非常小的，因此，对于植物的生长速度没有很大的影响。特别是土壤中水分供应充足的时候，更是如此。但是，当水的蒸汽压差别很大的时候，对生长就会有显著的影响。这可以举出两组番茄株生长的例子来说明。两组都是在 21°C 下生长并供给土壤中足够的水分，并分别地放在蒸汽压为8.8巴和2.7巴的条件下。在湿度大的条件下生长的一组番茄株，生长快速、细胞壁薄、组织多汁，而在湿度低的条件下生长的番茄株，无疑地体内显著地缺水，生长缓慢、细胞壁厚，而且组织内大体上缺乏汁液。在湿度大的条件下，细胞的分裂和扩大形成多汁的组织，比之结构上的分化更为明显有利。在湿

度低的条件下，结构上的分化（主要是厚壁的形成）远远地超过细胞的分裂和扩大。

一般来说，植物发育在土壤含水量不利的条件下是矮小的，或者生长受到阻碍。土壤干旱对植物发育的影响，最明显的例子是在缺少雨量年份的一般中生态环境里。例如小麦、玉米和其它谷类作物，在干旱季节就不能达到正常的高度。同样，木本植物的一年生枝条，在干旱时也不能象在水分充足的季节那样增加它的长度。在干旱年份木本植物茎部直径生长也常常受到阻碍。根据这样的事实，许多人试图通过研究在树干中生长的年轮，探索有很高龄的树木生长地区过去的气候循环。但是在解释这些资料时必须小心行事，因为在早期干旱后的晚夏多雨期，可能引起在同一年里出现第二个年轮。

土壤水分供给不足可以抑制植物某个发育阶段的生长较之另外一个阶段的生长更为严重。在许多种类的植物里，由于水分不足阻碍营养生长又比之对生殖器官的发育影响更为严重。在某些种类的某个关键性的时期里，必须给予足够的水分，否则在植物的形态发育方面，就会发生显著的变异。这对于小麦和其它小粒谷类作物来说，情形正是这样的，在那样的条件下直至节间和花序分化之前，它们并没有花序——结实茎的伸长。在伸长期或者幼苗期，由于水分不足就会显著地阻碍这些种类在高度上的生长，并且影响产量。

20—11 土壤溶液浓度对营养生长的影响

虽然大多数土壤溶液的溶质浓度是很低的，它们的渗透势通常只有不到1巴的负数值，但也有某些非常不同的例外情形。其中最主要的如盐基沼泽土、盐(渍)土和碱性土壤，其溶液的渗透势可以达到-10巴甚至于-100巴以上。在某些耕作条件下，土壤溶液的渗透势至少也可以下降到-10巴。用含有相当高浓度盐分水灌溉的土壤，或者过量施肥的土壤就是这种例子。后一种情形在温室里也常常可以看到。在施用盐类溶化冰多的公路上，也往往使公路旁边

的土壤带上，极大地增加了渗透势的负数值。

增加土壤溶液中渗透势的负数值，就会降低吸收水分的速度，并因此阻碍生长。在图20.9中所指出的土壤溶液渗透势和番茄株生长之间的关系就是一个例子。虽然增加土壤溶液中溶质的浓度，之所以抑制生长的主要原因，无疑地是通过渗透势起作用的，但是某些类型的溶质（例如镁盐），当它存在的数量超过某一浓度时，就会引起附属的毒害作用，从而又进一步抑制生长。

对于原产在盐碱土上的植物来说，并没有上述所介绍的情形，至少不是很严格地遵循着

那样的规律。有几种桉树只能生长在热带或亚热带地区，把根系扎在饱含海水的土层上。海水的渗透势大约为-22巴。此外，把根系扎在含盐很高的碱性土壤里，还依然活着并能生长的植物，还有滨藜 (*Atriplex*)、海蓬子 (*Salicornia*)和碘灌木 (*Allenrolfea*)。

20—12 土壤空气中的气体浓度 对营养生长的影响

除了通气良好的土壤（如沙土和沙壤土）而外，土壤空气中 CO_2 的浓度通常要高于大气中的浓度，而氧的浓度则要低于大气中

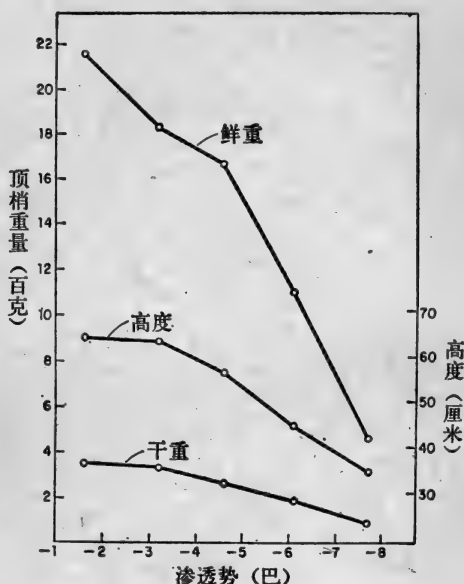


图 20.9 基质的渗透势和番茄营养生长之间的关系
(Hayward和Long资料 1943)

的浓度（第7章）。土壤空气显著不足的情形，最普遍的是在过度潮湿的土壤里，但在微细孔隙压得很紧密的土壤中，即使在相对干燥的时候，也有这样的情形。

一般来说，土壤中缺乏空气时，除了原产于沼泽地或潮湿地的植物而外，大多数种类的植物生长都要受到阻碍。我们可以引用发育在不通气的沙质土和壤土中的向日葵和大豆的生长来作为实验的例子，并以同一品种的其它植株放在相似的但通气的土壤中生长作为对照比较。土壤通气的植物比土壤不通气的植株较高、较重、较大和有较多的纤维根系以及较小的枝条一根比率（第23章）。按每株绝对重量计算，土壤通气的其植株灰分、钙、钾和磷的含量，要高于土壤不通气的植物。同样，每株植物的淀粉总含量、糖和氮的总含量，通气的比不通气的要高。

毫无疑问，在通气不良的土壤中植物的生长受到抑制，主要是由于在这种条件下降低了对水分的吸收（第7章）和矿质盐类的吸收（第25章）。 CO_2 的浓度高到足以降低植物生长速度的情况是不常有的，即使在土壤通气不良时也是如此。例如，在为混合气体所饱和的溶液培养中， CO_2 的浓度至少要达到30%才能引起棉花根系的生长受到微弱的抑制作用。在土壤空气中 CO_2 的浓度，显然一般很少超过15%。另一方面，在通气不良的土壤中，氧的浓度过低就足以经常地影响着植物的生长。在许多植物的根系中，当土壤中氧的浓度降低到10%以下时，生长就要受到阻碍。在通气不良的土壤中，氧的浓度经常低于这个数值，以至常常接近零值。因此，在通气不良的土壤中，降低根系生长和植物总体生长，显然由于氧气不足比之 CO_2 过多是更为重要的因子。

20—13 矿质元素对生长的影响

虽然习惯上总是说矿质元素对植物生长的影响，但严格地说并没有象这样的影响，而是只有当它作为离子的形式存在或者作为分子的组成部分时，才能显出对生长的作用。各种必须矿质元素和着

干非必须矿质元素与植物生长及代谢的许许多多的复杂的关系，在第15章中已经讨论过了。

20—14 氮素对生长的影响

在严格的意义上，作为氮素并没有象事实上那样影响着高等绿色植物的生长和代谢。但就简单化来说，习惯上利用这一词义时指的是参与植物生理过程的各种各样的含氮化合物。

对于任何植物的发育来说，碳水化合物和氮的化合物都是必须的。缺乏任何一种化合物，都可以很快地引起生长上特殊的并且又是可以鉴别出来的特征的出现。在植物体内氮的化合物和碳水化合物的补给，受着许多因子的影响。这两种类型的化合物之间所存在的相互作用，就是这个方面的因子。氨基酸和类似化合物的初次合成，只有在消耗碳水化合物或者它的衍生物的情况下，才能得以实现。碳水化合物及其衍生物与硝酸盐或其它的含氮化合物一道，是作为合成氨基酸和类似化合物的原料和能量来源而被利用的（第16章）。因此，氨基酸的合成速度很快时，植物体内碳水化合物的含量就会减少，而氨基酸合成的速度缓慢时，碳水化合物的含量就会增加。

正如在前面的章节中所介绍过的，任何分生组织的连续生长，都要求持续地供给碳水化合物和氨基酸。这两类化合物相当大量地被同化着，特别是在细胞分裂期和扩大期尤其如此，因而在生长期间，这两种化合物仅次于水而被最大量地利用着。在任何活跃地生长的分生组织中，其呼吸作用过程也要消耗大量的碳水化合物。

如果向任何营养性的分生组织供给的氨基酸，相对地比供给碳水化合物要大量的话，则形成原生质的数量要相应地多于构成细胞壁物质的数量。结果形成的细胞，通常大而壁薄并有丰满的原生质。全部或大部分是这样的细胞所组成的组织，往往是柔软而多汁的。在这样的代谢条件下，机械组织的比例往往较小。如果在植物体内相反的代谢条件居于支配地位时，碳水化合物相应地多于氨基

酸，则胞壁结构比率较大，而合成的原生质较少。由此形成的细胞小而壁厚，原生质含量也比较少。全部或大部分由这样的细胞组成的组织，往往是密致的，并且多少有些木质化。和含氮化合物相比较，碳水化合物过多，大概有利于纤维素和机械组织的发育。

20—15 大气中的气体和污染物 对生长的影响

在所有较低的海拔上，大气中氧的浓度基本上是不变的，并且在自然的条件下，不必认为由于它的变化而影响植物的发育。但是在较高海拔上，大气中氧的分压大体上低于低海拔上的氧分压。氧浓度的降低几乎必定要影响呼吸作用，并间接地影响植物的发育。虽然和土壤空气比较起来，大气中 CO_2 浓度是在很狭窄的范围内变动，但往往也足够可观地影响到光合作用（第11章）。空气中水蒸汽含量的变化是相对地大的，并显著地影响蒸腾作用和植物内部的水分关系，从而间接影响着植物的生长，这在前面的章节中和这一章的前面部分已经讨论过了。

在许多植物的环境中，还有非气体的大气因子就是含有盐分的水雾。这种小滴水雾只要借助于普通强度的风力，就可以向内地运送1—2英里，而在飓风条件下还要更远。海水的雾点对于许多陆生植物非常有毒性，幼叶和小枝更为敏感，只不过某些种类比之另外一些种类对于这样雾点的危害更为严重罢了。海滨的许多树木和灌木的残剥构型，至少部分地是由盐雾危害引起的。沿海地区植物的分布也部分地受着植物对海水雾点耐力所制约。

近年来由于各种工业的污染物或大气污染物以及来自家庭的污染物，已渐渐成为一个普遍的问题，尤以工业化的国家更甚。某些污染物是气体，另外一些是微细的特殊物质，一般只有胶体颗粒样的大小。主要的大气污染物是二氧化硫、氟化物、乙烯、氯化物、铵化物以及易变的复杂成分叫做“烟雾”。一旦任何这样的物质或化合物在大气中超过某一浓度时（通常是很低的），就会使许多种类的植物

受到严重损害，以至常常造成死亡。对于农作物、观赏植物甚至于在某些地区范围广泛的天然植被受到破坏，将在经济上和风景布局上带来重大损失。不同种类的植物，正如所预料的，对来自于各种大气污染物的危害，其敏感性是有很大差异的。

由于污染物的危害所引起的症状，在植物种类之间是不相同的，并且由于特殊的大气组成或成分的差异所带来的危害也有差异。鉴定这些症状，已成为一个非常特殊的研究领域。

二氧化硫是了解得最早之一的大气污染物。这种气体放到大气中，主要是由于铜、铁、锌、铝的冶炼过程产生的。煤、油的燃烧也是大气中含有二氧化硫的来源。二氧化硫在任何可感觉得出的浓度上，对植物都是极其有毒性的，以至在冶炼厂附近的农村，实际上往往不能生长植物。大多数植物，只要放在含有百万分之一的二氧化硫的大气中一个小时就要受到危害。

在某些情况下大气中的氟化物，可以达到非常高的植物性毒素的浓度。氟化物一词指的是氟化氢气体加上以特殊形式存在的它的许多盐类。大气中的氟化物主要是来源于冶炼铝的各种工艺过程。由于大气氟化物的危害，从叶子黄化和坏死以至到整个植株完全死亡所需的时间，取决于氟化物在大气中的浓度和植物种类的敏感程度，后者是一个容易变化的因子。对此，它将使我们联想到氟化物是酶的抑制剂（第9章）。另一种氟化物的毒害情况，是积累有大量氟化物的饲料植物，被家畜吃了以后可能引起家畜中毒受害。

正如在第18章中所讨论的，乙烯是在植物体里作为激素起作用的，但是当其浓度稍微超过激素的意义时，往往会使植物的生长受到抑制或毒害。

室内植物、温室植物以及甚至于街道上的绿荫树，也会被大气中的乙烯危害或致死亡。这种气体是许多有机化合物（如天然气、煤、木材和农业上的残余物等等）燃烧不完全的产物。乙烯和在后面将要讨论的其它物质一道，是汽车排出来的气体成分。在大都市里，这大概是大气中乙烯的主要来源。在都市附近，许多农作物死亡，大体上也可以归因于这种气体。

氨和氯化物这两种气体，不断地排到大气中，大部分是由于工业生产带来的，其数量足以达到植物性毒素的浓度。

“烟雾”一词，没有严谨的意义，但是应用到具有种种污染物的工业化地区的大气中，占优势的是熏烟和多种烟雾的化合物。前面讲过的全部大气污染物加上其它的物质，可以在各个类型的烟雾中找到。

某些最广泛地研究烟雾状况的地方是加利福尼亚州的洛杉矶，在那里除了使人类的生存感到焦虑而外，烟雾是广泛危害植物的因子。烟雾也象破坏许多种类的观赏植物一样，也会使农作物受到重大的危害。

洛杉矶烟雾类型的最普遍的植物性毒素成分是某些类型的氧化物、特殊的臭氧以及一群已知的某些硝酸盐过氧化物。硝酸过氧化乙酰就是属于最有毒的化合物。所有这些化合物，都是由于在烃和氮的氧化物之间的反应产生出来的，后一种化合物本身就是植物性的毒素。在大气中的烃和氮的氧化物是由于各种燃烧过程产生的，特别是由汽车发动机排出来的废气更为普遍。

第二十一章 生殖生长

在这一章用“生殖生长”一词，通常是指花、果实和种子的形成。主要是讨论被子植物，因为裸子植物在一般的词义上并没有果实的发育，它是另一类群种子植物。生殖生长是一个复杂的严格地相互作用的过程和现象，某些是连续地发生的，而另外一些则是按时重复出现的。

被子植物生殖生长期间，通常所发生的主要结果是花原基的发生、各部分花成熟；花药中花粉粒的发育；具卵子的胚囊发育和子房每个胚珠融合核的发育；授粉；花粉粒或花粉管生殖核的两个精子的形成；花粉管从柱头进入胚珠的生长；授精（一个精子和卵子结合）和三倍融合（另外一个精子和融合核并合）；授精卵的胚的发育；来源于胚乳核的胚乳的发育；来自于胚珠的种子的发育；和来自于子房或其邻近组织的果实的发育。

虽然上述所列举的演变和现象，都是生殖生长，但是我们可以明显地区分为两个主要阶段，即开花阶段和结果阶段。这两个阶段不仅在形态学上有区别，而且在生理学上的区别甚至更为明显。不管开花在形态上和生理上怎样复杂，它在生长中也总仍然是相对地短暂的阶段。另一方面，营养生长和果实生长，通常是一个持续期很长的过程，而且在生理上彼此之间的相似性比之与开花相似性更为密切。这两种类型生长的一般条件，比之开花更加接近于植物的普通营养条件，而开花显然主要是在激素控制下进行的。

21—1 花的起源和发育

某些茎的顶端营养性的分生组织，似乎是无限期地连续生长，

但在大多数植物的生活史中，迟早总有一部分将转变为生殖的分生组织。所谓迟早之说，其时间长短可以从几天到多年。许多草本植物从营养生长开始到果实成熟为止，在几个星期内就可以完成一个生命周期。许多高山植物只有一个很短的生长季节，许多半沙漠草本植物，只能在一个很短的雨季中繁殖，就是例证。另外一些植物，如竹子和龙舌兰，在任何生殖生长开始之前，多年内依然停留在营养生长阶段。而且在转变为生殖分生组织之前，停留在营养生长状态的时间长短，在任一植株中一个分生组织和另外一个分生组织很不相同。即使在有利的环境条件下，但在营养性分生组织没有达到通常叫做“成熟开花”的代谢状态之前，就不能转变为生殖性的分生组织。这一开花的起源状态，将在下一章中更充分地讨论。由于不利的环境条件，即使分生组织已达到开花的可能性，也依然可以暂时地或无限期地停留在营养性的分生组织状态。

某些分生组织，几乎是从它们发生的瞬间开始，就作为生殖分生组织开始分化。例如，许多木本植物，如桃树、红蕾花、榆树和某些槭树等的侧生花芽的顶端分生组织就是这样的。在温带地区的树木，这种花的分生组织通常是在头一个生长季节分化，但至下一个生长季节才能开花。

延迟由营养分生组织转变为生殖分生组织的例子，可以在任何一种叶子茂盛的嫩枝末端上附生有顶生花序的草本植物中看到，这种嫩枝在花原基产生之前几个星期或几个月，就已开始伸长。如烟草、薄荷、紫菀、一枝黄花、草夹竹桃和许多禾谷类作物。类似的生长习性，也可以通过许多木本植物揭示出来，如山茱萸、木兰、杜鹃花、绣线菊、盐肤木和槲木属等。在许多这样种类的树木中，由顶端营养分生组织转变为生殖分生组织，大约发生在嫩枝的生长后期，但在下一个生长季节到来之前，已经形成的顶生花芽并不开放。

由营养分生组织转变为生殖分生组织的第一阶段，虽还没有显示出明显的生理变化，但在分生组织细胞内的代谢状况，已经完成了分化模式的变化。

在某些种类的植物中，分生组织实际上是一个花序原基，然后由这个花序原基转变成为一个具有发育成许多花朵的花序；而在另外一些种类里，则只能由这分生组织分化为一个单独的花朵。图21.1，表示了发生在青椒中的由营养分生组织转变为生殖分生组织的各个形态阶段。在由营养分生组织转变为生殖分生组织中，在显微镜检上看，最初有显著变化的是一部分组织。由于表面中心部位的生长上受抑制，使原来类似圆锥状的顶端分生组织，展成平顶的形状。然后由这些分生组织，有规律地以螺旋状或轮生状的排列发育成为很小的瘤状凸起。这似小山样的瘤状凸起就是原基，由原基发育成为花的各个部分，其发育的程式类似于由小的瘤状凸起发育成为叶子的程式。但是在这两种分生组织的发育上，显著不同，在连接花原基之间的轴不像连接叶原基之间的轴，能够伸长。虽然各个

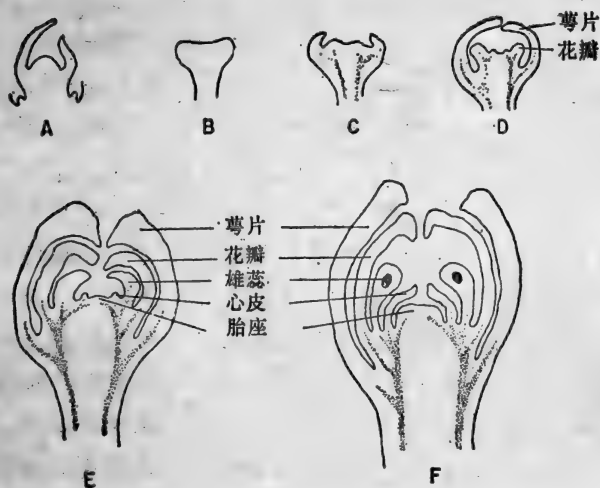


图 21.1 在青椒中由营养分生组织转变为花的分生组织的各个阶段

纵切面看：A.营养性的茎部顶端(参阅图19.3) B.顶端分生组织展平状 C.花的最初部分(萼片)开始出现 D.后一个阶段示出花瓣起源 E.更后一个阶段示出雄蕊和心皮的起源 F.完全分化的花芽，示出心皮形成的早期阶段

(仿Cohran 1938)

种类的植物在花发育的全部细节上很不相同，但所遵循的基本模式，所有种类植物相似。

大多数花的各个部分，最初是紧密地包在一个花芽里。随后花芽展开成为开放的花，这种花的发育进程阶段叫做开花期。虽然大多数的花，都有花萼或花萼花瓣，但唯一重要的部分是雄蕊和雌蕊。大多数植物都属于具有六小孢子囊的种类，而且在每一朵花里都有这两个组成部分。但是在某些植物中（雌雄同株），一些花只有雄蕊而另外一些花则只有雌蕊，然而这两种花都长在同一植株上。玉米、黄瓜、南瓜和许多阔叶树如桦木、山毛榉、栎树等，就是雌雄同株的例子。另外一些植物（雌雄异株），有些植株只有雄花而另外一些则只有雌花。枣树、冬青、大麻、菠菜和柳树等，就是雌雄异株的例子。

在很短的花分化期间，植物体在生理上和发育上的变化非常显著。由营养分生组织转化为生殖分生组织时，整个结构模式的变化极其深刻，而且在代谢上也同样反映出由来已久的变化。经过一个很短时间，由雄性的生理状态（雄蕊等）迅速转变为雌性的生理状态（心皮等），是大多数花分化的另外一个显著的特征。这两种状态在生理上，彼此可能不相同，正如它们中的任何一个不同于营养状态一样。

正在发育的幼龄花，是无数代谢变化的中心。此种花各部分的细胞，其代谢复杂性大概要超过其它任何组织。但是很少知道与生殖状态（一般来说它不同于营养状态）有联系的特殊代谢状态，也很少知道在雄性和雌性之间生理上的差别。然而，已经明显地指出过（第十八章、二十二章），在花的起源中激素起作用。在幼龄花的分生组织，呼吸作用的活动（代谢活动的间接指标）总是高的，但其它的分生组织也同样是高的。同化作用的速度也很高，而养料、水分、包括矿质元素在内的化合物和激素，连续不断地运向正在发育着的花。

21—2 花粉和授粉

各种植物花粉粒的大小和形状（图 21.2）都很不相同，其直径

的大小介于 $5\mu\text{m}$ 至 $200\mu\text{m}$ 之间, 但所有的植物花粉粒, 其生理作用却是相似的。各类型的植物花粉粒的数量也不尽相同。某些植物只产生很少的花粉粒, 而另外一些植物则有巨大数量。例如单株玉米估计可以放出 50, 000, 000 粒。但即使在这一株玉米的全部胚珠中, 所有的卵细胞都进行授精, 也只需要大约 1, 000 粒花粉粒。

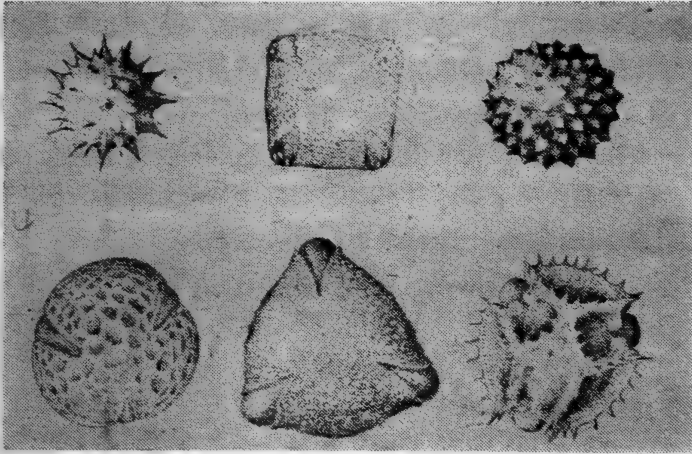


图 21.2 花粉粒

上排从左到右: 向日葵(*Helianthus annuus*), 美国白腊树(*Fraxinus americana*), 豚草(*Ambrosia trifida*)
 下排从左到右: 尖叶水腊树(*Ligustrum ibota*), 白栎树(*Quercus alba*), 蒲公英(*Taraxacum officinale*)

在个体发育上, 雄配子体是由花粉粒和花粉管发育来的。花粉粒在最初形成时, 含有两个核——营养核和生殖核。由于在小孢子母细胞进行减数分裂的结果, 这些核是单倍体属于花粉粒的前身。花粉粒或花粉管中的两个生殖核, 其后通过有丝分裂形成两个同样的单倍体精子——雄配子体。

花粉由花粉囊传播(或授粉)到同一朵花或其它花的柱头上, 主要是借助于风力和昆虫的作用来实现。有些植物完全由风力传播; 另外一些则完全由昆虫传播; 还有一些既可以通过昆虫又可以通过风力传播; 还有少数花粉传播的普通媒介是重力、水和包括人

类在内的某些动物。

自花授粉，就是花粉传播到相同一朵花柱头上，或者传播到相同植株的其它花的柱头上。异花授粉，就是一个植株的花粉传播到种植物的另一植株的柱头上。但是，当异花授粉的两株植物带的染色体完全相同时，则异花授粉的遗传学影响也像自花授粉一样。自花授粉的植物种类是相当多的，如小麦、燕麦、大麦和烟草，其花粉的萌发始于开花之前。有些植物可以自花授粉也可以异花授粉。在自身不育的植物中，如果能正常地进行授精，则异花授粉是专性的。

在一个柱头上可以大量积存飞来的花粉粒，例如，在大量授粉的条件下，在曼陀萝一个柱头可以积存600至900粒花粉。甚至于“外来”的花粉，往往就在一个柱头上萌发，但萌发的花粉管往往不能生长或者生长得非常缓慢。如果花粉粒落到同一植株的一个柱头上，则通常是萌发（虽然并非总是全部萌发）。来自于特定植株的花粉，往往不能在相同种类的单株植物上萌发，或者即使萌发，花粉管的生长也很缓慢，这是通常自花不孕的原因。另一方面，如果柱头达到了适宜的发育阶段而环境条件又有利，则来自某一植物的花粉落到同一种类而不同植株的柱头，往往可以萌发。

在有利的环境条件下，花粉粒和柱头表面发生接触几分钟就可以萌发。通常从一花粉粒里只有一个花粉管伸长，而在某些种类里则有多个花粉管的发育。但是当有多个花粉管形成时，通常除了留下一个能生长外，其余将很快就停止生长，在某些种类里花粉管甚至可以是分叉的。

花粉管，是把精子从柱头送到胚囊去的管子。因此花粉管必须增长一段距离，即使在某些种类里传送的距离是很短的，但在另外一些类型里花柱（穗丝）的长度可长达30厘米如玉米。

花粉粒萌发到授精之间的间隔时间，不同种类的植物差异很大，但对大多数植物来说大约是12—48小时。然而，在少数植物中如大麦不到一个小时，而另外一些植物如某些栎树和松树要几个月，甚至在极少数种类里要超过一年。花粉管伸长的绝对速度，每小时

大约可达 34 毫米。

花粉管生长的速度，显著地受着环境条件特别是温度的影响。例如，番茄在 20℃ 时生长最快，温度过高过低都会减缓它的生长。

除了环境条件之外，花粉管的生长速度，还显著地受着花粉管和雌蕊组织之间的生理“亲和性”程度所影响。当自花授粉时，许多种类的雌蕊组织和花粉之间，往往是非亲和性。因此，虽然花粉粒可以萌发，但花粉管的生长缓慢以至受精的机率很少。但是，当相同种类进行异花授粉时，花粉管的生长速度往往很快。关于非亲和性的严密生理学基础，还不了解。

甚至于当花粉管和雌蕊组织之间的生理亲和性程度很高时，也会有某些花粉管穿过花柱和子房组织的伸长速度比另外一些快很多。最初进入胚囊的花粉管，通常是由它们当中的一个放出精子进行受精和三核融合。如果子房中只含有一个胚珠，则在胚囊中的卵子完成受精作用，便只需要一个花粉管，如果子房中含有多于一个胚珠以上，则在整个胚囊中所有的卵子受精，都各自分别要求一个花粉管。

花粉管的生长，本质上是寄生在雌蕊组织上的，并由雌蕊组织供给水分、养分，包括矿物质在内的化合物以及或许还有激素。已经知道，花粉管中含有许多种酶类，其中有些酶类无疑地有助于它们在生长中穿越雌蕊组织。花粉管中放出来的酶和激素，显然影响着雌蕊和雌蕊外围器官的发育。

许多类型的花粉粒，撒在蔗糖—水或蔗糖—琼脂(大约 1.5%)和水的人工培养基条件下能够萌发。对花粉粒萌发最快的蔗糖浓度，不同类型的花粉粒很不相同，但通常约介于 5—25%。在这些的培养基中，至少有某些种类的花粉粒，在几分钟内就能萌发，而且花粉管生长得很快。另外如向这些介质加入某些物质，特别是钙、硼，可以提高萌发的百分率和加快许多类型花粉的生长速度。

在普通气干的条件下，各种花粉粒保存生活力的时间，约在几

个小时到几个月。众所周知，禾谷类作物的花粉粒包括玉米、黑麦、大麦和小麦是短命的，保持萌发的能力常常只有几个小时内，而且即使在最适宜的条件下，也很少超过几天的时间。

贮藏在低湿度和连带着相对低温的条件下，可以延长许多种类植物花粉粒的寿命，在某些种类里至少可以达到一年。在某些植物育种上，经常考虑的主要难题是延长花粉粒的寿命，例如，当我们希望两种在不同季节里开花的植物进行杂交时，就是如此。

21—3 作为枯草喘息病源的花粉

花粉除了在生殖上的作用外，在医学上也是重要的，因为已经知道它是枯草喘息病的病源。在许多人体中，当大气中自由浮动的花粉与眼、鼻、喉、支气管和肺部的粘膜接触时，便有这种病的过敏反应。引起枯草喘息病的花粉种类是相对地少的。只有大量地放出来的花粉并随风传送才是这种疾病的病源体，而且只有那些至少是对某些人具有过敏中毒作用的花粉，才有可能引起枯草喘息病。例如，松树能大量地产生花粉，但却一点也不被看作是引起枯草喘息病的植物。在许多温暖的北美地区，有三个主要的枯草喘息病季节是明显的。在早春，发病并不严重，时间也短，这个季节的病来源于大气中某些树木的花粉，主要是榆树、槭树、柳树、白杨树、桦木和栎树。在早夏，枯草喘息病主要是由许多草本植物的花粉引起的，并以六月草、鸭茅、猫尾草和小糖草最为严重。早夏季节枯草喘息病发生的地区范围，要大于早春季，而且持续时间最长。晚夏由这种病原危害的人数，要多于其它两个季节加起来的总和，此时枯草喘息病，主要是由豚草、蒿、苍耳、假豚草和盐汉木的花粉所引起。

21—4 胚胎的起源和内胚乳的生长

受精和三核融合：有性生殖的基本特征是精子和卵子相结合，

其过程叫做受精。在被子植物中，卵子是包含在胚珠之中的胚囊的完整部分。在大多数被子植物，完全发育的胚囊是一个含有 8 个核的结构组织(图 21.3)。但是，在某些种类里只有 4 个核；而另外一些则有 16 个核。在个体发育上，胚囊代表着被子植物的雌配子体。由于大孢子体核是进行减数分裂，所以胚囊的核通常全都是单倍体，其后核再进行有丝分裂。

花粉管通常通过珠孔(虽然并不都是)进入胚珠，然后插入珠心并在卵子及其毗连核之间进入胚囊。在花粉进入胚囊后不久，花粉管中的一个精子便和卵子进行受精。

除卵子外，有特殊意义的是位于胚囊宽大中央部分(图 21.3)的极核。由这两个核结合形成的融合核，再和花粉管中第二个精子相结合，便得三倍体的胚乳核。它们的结合过程，叫做三核融合过程。在少数植物中，只有一个极核，这个极核和一个雄配子体结合形成胚乳核；而在另外一些植物中，在胚囊发育时形成的极核多于两个，所有这些极核均与精子融合，形成胚乳核。通常只有一个花粉管进入一个胚囊，但偶尔也有多于一个的，并且来自于不同花粉管的精子和卵子结合的机会要多于精子和融合核的结合。



图21.3 兰属的胚囊(8核阶段)。在上部是一个卵细胞和两个助细胞，底部是三个反足细胞。靠近中心的两个核(极核)相结合形成融合核

(仿Brown和Sharp 1911)

21—5 无融合生殖

生殖过程并不是在所有植物中都是同样进行的，而是与上述提到的最一般机理有许多差异。在外表上，看来好像是有性生殖的无

性生殖（即生殖没有经过受精）普遍地有规律地存在于某些种类里，而偶然的也存在于另外一些种类里。在遗传学上把这一类的生殖，叫做无融合生殖，属于这一类的生殖主要有三个类型：

第一类型是，单倍体的卵子没有经过受精而发育为胚的配子体，其发育不是自发地（单倍体孤雌生殖）就是在花粉管的促进影响下，或者在三核融合（单倍体假受精）过程中实现的。来自于胚囊中的其它的核不经受精的胚，通常是很少能发育的（单倍体无配子生殖）。这类型的无融合生殖发育的植物，其染色体的数目是单倍的，并且往往没有生殖能力。

在第二类型的无融合生殖中，胚囊中的细胞由于它们的发育，与一般发育途径有某些差异，因此，所有的细胞全部含有双倍染色体。胚的发育可以按照类似于单倍体的孤雌生殖方法实现，也就是通过单倍体的孤雌生殖，单倍体假受精或者单倍体无配子生殖的方法去实现的。

在第三类型的无融合生殖中（不定胚），胚直接地从亲本配子体胚珠组织发育来，通常是来自于珠被或珠心组织的发育，其染色体数目是单倍的，在遗传学上与亲本孢子体相同。这种现象，被当作是支持全能性（totipotency）（第十九章）概念的证据。

多胚现象：这一术语，指的是在一个胚珠中，含有多于一个胚的发育现象。多胚现象是经常的或者是有规律的发生在某些种类里，偶然也发生在另外一些种类里。多胚现象的原因是复杂的，在这里的讨论只能提出一些基本的原理。许多裸子植物在每一个雌配子体里，通常都有两个以上的卵子，每个卵子都在受精后发育成为一个胚。某些被子植物也有类似的现象，这些植物的胚囊，除了卵子以外的其它核也可以经受精或者不经受精而发育成为余额的胚。受精卵或幼胚，然后分裂为两个以上的单位，然后再发育成为在遗传学上的同卵双生胚，此种现象在许多种类的植物里，特别是在裸子植物中可以看到。多胚现象的另外一个原因，是在同一胚珠中发育有两个胚囊，如桤木（*Alnus rugosa*），胚囊中的每个卵子都可以形成一个胚。还有，在一个胚珠里具有多胚的另一个更普遍的原

因，就是来自于胚珠组织（不定胚）的多于一个以上的胚的无配偶生殖体的发育（如前面的记述）。某些植物如柑桔类，在一个胚珠里，由无配偶生殖体来的一个以上的胚，可以与由受精卵发育来的胚并列地产生；另外一些植物，仅有无配偶生殖体胚的形成。

21—6 种子的发育

受精和三核融合过程不仅能分别使胚和胚乳得以发育，而且也能使胚珠发育为种子，还常常影响果实的发育。

虽然受精卵细胞，通常并没有立即进行分裂，但也只是停留延缓一个很短的时间。一旦分裂以后，便不停顿地连续发育，直至完全分化为胚为止。正在发育着的胚所利用的食物，来自于胚乳或其它周围的组织如珠心。

胚乳，在多数植物中是一个生活期很短的组织，它通常是由三倍体胚乳核发育来的。在三核融合出现后不久，胚乳是一个很活跃的生长组织。大多数植物，在受精卵发生分裂之前，胚乳早已相当明显地发育起来了。

作为机体的组织，不同类型的植物，其胚乳的发育程度很不相同。在若干种类里如兰花，并没有或很少有发育的胚乳组织。大多数种类，种子发育的早期阶段，胚乳增长很快，但其后就被作为胚生长的养分利用和消耗了。胚乳本体显然很适合于用作胚生长的培养基，在胚发育的早期阶段尤其如此。这些种类的植物，邻接于胚周围的胚乳细胞逐渐地被分解和消失，以至种子成熟时，几乎没有胚乳。胚发育的后期阶段，通常有相当数量的养分积累在它的子叶。少数植物，如禾谷类、海枣、椰子、蓖麻子等，在成熟的种子中作为贮存养分的胚乳组织，则长期地保存着。这些植物胚乳中的养分，在萌发时，被正在发育着的幼苗所利用。

若干植物发育的胚珠，珠心增长并扩展得很大，于是在成熟的种子里形成了称之为外胚乳的组织。外胚乳组织也像胚乳一样，用于积存养分，菠菜、胡椒、甜菜、睡莲、咖啡等就是这一类型的代

表。少数种类植物，胚乳和外胚乳在成熟的种子中，作为贮存组织长期地保留着。

在种子形态发生时，另外一个重要的变化是来源于胚珠外层（珠被）的种皮发育。胚珠外层通常是柔软的和内质的，但在成熟过程中，由于水分的散失和其它方面的变化，而使大部分种皮变得硬而干燥。

虽然，种子的发育通常是授粉过程的结果，但这也决不是一成不变的。尤其是异花授粉的种类被迫自花授粉的时候，或者在不同种或虽同一种但不同品种之间，进行异花授粉时，果实内往往没有种子发育。种子不发育的主要原因是：（1）授粉以后花粉不能萌发。

（2）用来完成受精作用的花粉管的生长太缓慢，或者在伸至胚囊之前花粉管就已破裂。（3）花粉管虽然可以生长，但不能进行受精作用。（4）可以进行受精作用，但受精卵很少分裂之前就停止发育。

（5）进行受精作用并有胚的生长，但在胚发育的后一个阶段便停止增长。胚的发育和成熟受到破坏，主要是由于幼胚或者外胚乳所固有的生理条件所引起的。上述所列举的前四个条件，往往会形成“空壳”种子；后一个条件则往往引起干秕和产生无生活力的种子。

21—7 果实的发育

果实如同它的前体一花，其大小、形状、颜色、结构和排列方式都不相同。但是从根本上来说，所有果实的形态发育都相类似。简单型的果实，只是由子房发育而来。由子房逐渐发育成为果实，可以很容易在许多植物中观察到。单果就是大体上稍为改变一下的子房，如蚕豆、豌豆、番茄、葡萄、鳄梨、柑桔、槭树、榆树、椴木、桃、樱桃和油橄榄等。但是，在某些类型果实的发育中，其它部分和子房一道发育，而且最后将合并到果实结构之中。梨亚科的果实，如苹果就是这样的类型，它的花萼和子房壁结合；草莓肉质状的花托变成果实的显著部分；而无花果的果实大部分是由中空的

肉质花序梗所组成。

一般来说，果实及其包围着的种子的发育是相伴地和以交替协调的方程去实现的。在由若干子房或子房加上邻近的部分转变为果实时，可以大量地扩大上千倍，某些种类甚至扩充得更大。果实达到成熟周期，各个类型果实之间的差异很大，某些类型可以从一周到两周，而另一些类型却可以长达一年甚至更长。成熟果实组织，有可能是柔软和肉质的，如番茄或葡萄；有可能是干燥和坚硬的如坚果类；或者部分柔软而部分坚硬，如桃子和其它核果。

传粉和受精过程，显著地影响着大多数类型果实的发育。不能授粉通常就会导致雄蕊脱落，当然也就不能发育成果实。而且，大部分果实，除非在授粉后进行受精以及随后胚或胚群的发育，否则果实就不可能正常发育。某些例外，将在这一节的后面予以讨论。

在许多类型的发育果实里，存有相当数量的生长素。至少花粉管是微量生长素的来源，而且由于花粉管的伸长可能引起生长素在雌蕊组织里合成。同时幼龄种子是生长素合成的中心，激素便从这里向外输到周围的胚珠组织。在雌蕊中合成的生长素，其作用之一是防止雌蕊脱落（第二十三章）。另外，几乎毫无疑问，激素可促进正在增大果实组织的发育。

然而在果实的发育中，生长素不是唯一起作用的生长激素。赤霉素和细胞分裂素同样也是生长激素。作为生长激素的一个证据，如同后面的讨论，这两种激素均可引起某些类型果实单性结实（无种子）的发育。对此，值得注意的是幼龄种子，它是赤霉素合成的中心。

激素控制或影响果实发育的模式，各类型果实之间，明显地不同。在生长素、赤霉素、细胞分裂素以及或许还有其它能促进生长或者抑制生长的物质之间，不但彼此互相影响，而且共同地组成了细胞中的代谢途径。

21—8 单性结实

当果实成熟的时候，一般是含有种子的，但这也不是一成不变的。某些种类植物里，如香蕉、桔橙、葡萄、黄瓜和向日葵的某些品种，能正常产生无子的果实。在许多其它种类的植物里，也同样偶尔产生无子果实。这种无子性的状态，便叫做“单性结实”。作为应用原则上来说，“无子”一词被看成是缺乏能生活的种子；许多单性结实的果实，都含有中空的也就是没有胚的成熟胚珠。

不同种类的植物，引起单性结实的一系列因果关系很不相同。某些种类，在没有进行授粉因而也就没有受精时，也有果实的发育，尽管授粉失败最通常的结果是引起雌蕊脱落。另外一些植物，授粉的生理的影响，并没有继续受精作用，也足以诱导果实发育。在授粉以后，不能进行受精作用最主要是由于花粉管的伸长速度非常缓慢，以至不能到达任何一个卵子；或者到达以后而缺乏生活的能力。甚至于即使在授粉以后进行受精作用，但来自于受精卵的胚，早期阶段就停止了发育（如前已经提及），这就导致无子果实或者具有发育不健全种子的果实。

当单性结实果实和有种子的果实，出现生在同一植株时，如果植株内养分供应受到限制，则单性结实的果实往往不能发育。显然在一个果实里有发育种子存在，在某些方面则有助于促进可溶性养分输送到果实里。如果单性结实发生在某一植株里，只要植株上没有一个果实结子，则单性结实的果实就大都能发育至成熟。

不仅授粉对于果实是否发育往往起决定性的影响，而且花粉的遗传成分也对果实的生长有不同影响。例如，枣椰品种 Deglet Noor 和品种 Moseque 的花粉作为亲本进行杂交时，结出来的果实重量要大大地超过用品种 Deget Noor 和 Ford No.4 花粉作为亲本杂交时结出来的果实重量。这种花粉来源，对于母本果实组织的影响叫做“当代显性”。已经知道，苹果、棉花、栎树和其它一些种类，就有这种现象的例子。“当代显性”现象，几乎无疑地可以用激素机

理来加以解释。

如同在第十八章提及，许多果树没有授粉或者授粉失败时，适当地应用某些植物激素，可以引起单性结实。生长素、赤霉素和细胞分裂素对某些植物，已显示出具有这种作用。用一种生长素可以有效地引起单性结实的例子至少有胡椒、西瓜、番茄、茄子、冬青和南瓜等。对于苹果、葡萄、桃子和番茄等赤霉素是有效的。某些植物种类，例如苹果，赤霉素能有效地引起其单性结实，而生长素则不能。但是，不同的赤霉素却不能引起同样效果的单性结实。例如，在引起某些苹果品种单性结实方面，已知 GA_4 的作用要远远地大于 GA_3 。在樱桃中，如果要引起人工单性结实，则必须同时应用生长素和赤霉素处理。在某些种类里例如番茄，在没有授粉时，利用某些生长素或某些赤霉素处理，都可以引起单性结实，但是后一类激素要比前一类激素更加有效。Calymra 无花果品种代表一种更为复杂的情况。利用生长素——氯苯酚氧乙酸 (p-chlorophenoxyacetic acid) 或赤霉素 A_3 或合成的细胞分裂素——〔(6-苯甲酰氨基)-9-(四氢吡喃-2-酰基)-9H嘌呤〕〔(6-benzyl-amino)-9(tetrahydropyran-2-yl)-9Hpurine〕处理这种没有经过授粉的花时，可以导致单性结实果实的发育。

21—9 果实发育的若干生理状态

一个发育的果实，是一个复杂的分生组织系统。在果实里同时进行着各个受精卵发育为胚；各个胚乳核发育为胚乳；各个珠心（在某些植物里）发育为外胚乳；一个胚珠或胚珠及其邻接部分发育为果皮。果实的生长，特别是肉质类型果实的生长，在生理上极其近似于营养生长。果实各个组分的形成，也像营养器官的发育一样，它的生长同样包括三个形态阶段，也就是细胞分裂，细胞扩大和细胞分化等。但是种子胚的发育极大地限于生长细胞的分裂阶段。水分、碳水化合物、含氮化合物、含矿质元素的化合物以及激素等必须由植物的其它部分输送到果实里。如果这些物质中的任何一种供

应不足，则果实的生长速度就要受到阻碍。果实对这许多种类物质所需的比例值，将随果实类型不同而有差异，例如，多汁肉质果实不同于干而硬质果实。在任何特定的果实里，这些种类的物质，进入各个区域的分生组织之比例值，也极不一致。

正如第十七章已经指出，正在发育的果实，是植株里许多运输朝向的“陷井”之一。显然这器官具有使养分从植物的营养部分定向运输到来的能力，以至使营养生长常常减弱下来。植物体内积累的任何养分，同样也往往会用尽枯竭。生殖生长影响营养生长是一个相关生长例子，将在第二十三章里更充分地进行讨论。正在发育着的果实究竟怎样去影响植物体其它部分生长的机理仍然不清楚，但是可以有把握地推测，在本质上起作用的是生长激素。这将使我们想起，不但水而且还有溶质都将优先地输送给发育中的果实（第8章）。

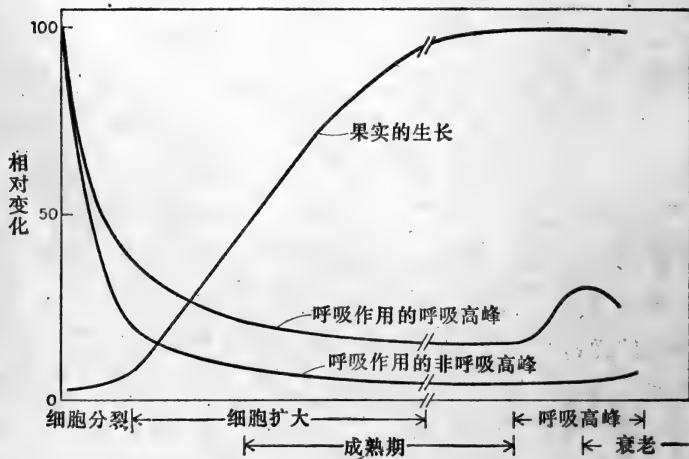


图 21.4 果实的发育阶段和在果实中显示出来的呼吸高峰和无呼吸高峰的呼吸趋势

(引自Biale 1964)

许多类型发育中的果实里，其呼吸作用进程遵循着一个特有的循环。在幼果里，每单位鲜重的呼吸强度相对地高，随后逐渐地下降，至果实达到成熟时其值最小。某些种类果实，如苹果、鳄梨、香蕉、桃子和番茄等，大约在果实成熟将要结束的时候，呼吸强度有第二次上升的现象，继后又第二次下降。呼吸强度暂时上升，被称为“呼吸高峰”，并且无论留在植株上的果实或者是摘下来的果实，都存在着这种现象。另外一些种类的果实，如桔橙、葡萄柚、柠檬、樱桃和葡萄等，并没有呼吸高峰出现（图 21.4）。在第十八章已经讨论过，乙烯能促进果实成熟可能与呼吸高峰影响有关。作为这样的理由推论是，当把不能正常地显出呼吸高峰的果实如柑桔，置于适当浓度的乙烯中时，能够引起呼吸强度暂时上升。所有果实的最终归宿，无论是呼吸高峰型或非呼吸高峰型，除了在种子中的若干组织之外，所有构成果实组织的各部分，最后将衰老和死亡。

21—10 胚胎培养

已经发育的植物胚，可以把其一部分按照非常类似于培养根尖和茎尖的技术（第十九章），在无菌的培养液里加以培养。成熟的或接近成熟的胚，在只含有无机盐和糖作为溶质的培养液中培养，往往可以发育成为种苗。但是未成熟的胚和成熟的胚显然不同，它在激素方面明显不能自给。例如，曼陀罗 (*Datura stramonium*) 的幼胚（其大小约为成熟胚的 $1/4$ ），在含有葡萄糖、矿质盐类和几种生理上活跃的有机化合物的培养液中培养时，不能发育，但是如果在培养液中加入少量椰子汁（实际上是液体的胚乳），则发育的速度为它开始时体积的许多倍（图 21.5）。椰子汁对于使培养液中的单细胞变成为小植物（植物苗），也有类似的影响（第十九章）。



图 21.5 椰子汁对于在授粉10天后分离出来的曼陀罗胚发育的影响

上排（箭头指向）：在含有糖、矿质盐类和维生素的培养液中
8 天后的胚。几乎没有生长显示出来

下面三排：在同上述培养液中加入椰子汁 8 天后的胚

（引自 Van Overbeek 等 1942）

第二十二章 环境因子对生殖生长的影响

由于内部生理条件的诱导使营养性的分生组织转变为生殖性的分生组织（如同其它生理现象一样），是通过植物的遗传成分和影响植物的环境因子相互作用去实现的。在这一章里，我们将讨论影响植物生殖生长的主要环境因子。

22—1 光照对生殖生长的影响

通常可以看到许多种类的植物若在阴处，其开花和结果都要大大地低于在有充分阳光的地方。光照和开花之间的关系，对于任何一种植物来说都不是单一的，因为正如后面将要提及，在光期的影响下它们的关系是很复杂的。如果在某些种类里光期太长，而在另一些种类里光期又太短，则即使其它方面是适宜的，那么光照对于诱导开花可能是完全无效。但是一般来说，假定白天光照、温度和其它条件都有利于开花，但在低于为该种植物开花所要求的最低光照度时，仍旧不能开花。这个最低限额的光照度，对于不同种类来说差异很大，例如，林地阴生种类通常要低于阳生种类。如光照度只稍微高于最低限额时，开花往往很稀少；而在光照很强时，这因子便不再是限制花原基形成的因子。

22—2 光质对于生殖生长的影响

虽然白天的波长成分有着明显的变化（第10章），但是在自然条件下，要把任何一种这样的变化对生殖生长的影响，和光对其它方面影响区分开来是困难的。另一方面，在实验室的条件下，某些

这样的影响却又是可能认识的，其较重要的影响将在本章的后面予以讨论。

22—3 光照长短对生殖生长的影响

吉姆 (Garner) 和阿兰特 (Allard) 发现一个基本原理，这就是在第 20 章已提及的每日光期的长短对植物的生殖发育有显著的影响。在这一章里“光周期现象”一词，只利用来指定为昼长对生殖发育的影响。

根据过去对“光周期现象”的研究结果，可以把自然日照时间长短对植物生殖发育的影响，划分为四个类群。

(1) 短日照植物 这些植物，只有在光周期短于临界光周期（见后面）范围时，才容易开花。至少在某些种类里，在光周期稍为长于最有利于开花光周期范围时，虽然开花缓慢或者开花不多，但仍然可以开花。在更长的光周期或连续光照条件下，短日照植物便不能开花而依然无限期地停留在营养生长状态（图 22.1）。通常划入短日照的植物种类包括洋紫苏 (*Colcus blumei*)、大波斯菊、草莓、紫菀、大豚草、苍耳 (*Xanthum strumarium*)、日本牵牛花 (*Pharbitis nil*)、藜 (*Chenopodium spp.*)、落地生根属 (*Kalanchoë blossfeldiana*)、大戟属、菊花、甘薯、莖菜、大麻 (*Cannabis*

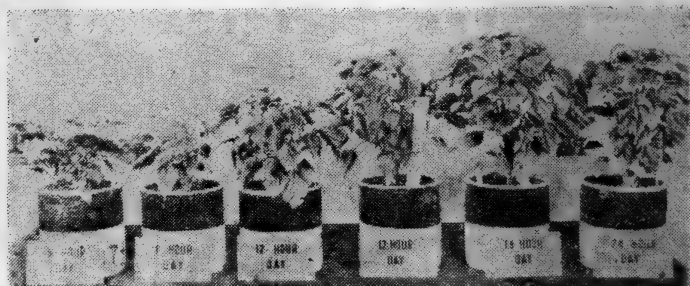


图 22.1 光期的长度对鼠尾草（短日照植物）开花的影响
(引自 Arthur 等的照片 1930)

sativa)、某些烟草、大豆、浮萍 (*Lemna perpusilla*), 以及在温带地区的早春或晚夏开花的园中花卉或野花。

(2) 长日照植物 在光周期长于临界光周期 (见后面), 直至包括连续光照在内的条件下, 很容易开花的植物。在连续光照或者很长光周期下, 通常很容易引起开花, 但是在稍短的光周期条件下, 至少在某些品种里也可能引起开花, 尽管开花很缓慢或者很稀少; 在更短的光周期条件下, 植物则无限期地停留在营养生长状态 (图22.2)。通常划归为长日照的植物种类包括菠菜、甜菜、萝卜、莴苣、英国长叶车前 (*Plantago lanceolata*)、天仙子 (*Hyoscyamus niger*) 大多数禾谷类作物、猫尾草、三叶草、木槿属、马铃薯, 以及在温带地区的晚春和早夏开花的园中花卉, 或野生花卉植物。

(3) 不定型植物 (光期钝感植物) 即从相对地短的光周期至连续光照这个日照长度极广阔的范围, 均很容易开花的植物 (图22.3)。属于不定型的植物, 通常包括百日草、蒲公英、繁缕、番茄、棉花、荞麦以及某些烟草的品种。



图 22.2 光期的长度对莴苣 (长日照植物) 开花的影响
(引自Arthur等的照片 1930)



图 22.3 光期的长度对荞麦（不定型植物）开花的影响
(引自 Arthur 等的照片 1930)

(4) 中间植物 只能在特定日照长度范围内开花，而不能在任何较短或较长的光周期条件下开花。已经知道，属于此种类型的只有极少数例子。如甘蔗的某些品种，泽兰 (*Eupatorium hyssopifolium*) 和米甘草 (*Mikania scandens*)。

属于这四个类群的种属名录，不应该在非常严格的意义上理解。正如在上述名录中所指出的，并在这一章的后面同样所讨论到的例子那样，在某种程度上同一种的不同品种，它们对于光照周期的反应，往往不相同。

至少对于某些短日照植物来说，引起开花的光周期范围有严格的界限，并且能够找出一个明确的临界光周期。这一类型的植物，只有在临界光周期或者短于临界光周期范围内才能开花。例如苍耳的临界光周期为 15.5 小时，大豆 (*Biloxi*) 为 13.5 小时，菊花为 10—11 小时，洋紫苏为 12 小时。对于长日照植物，也同样可以区分其临界光周期，这类植物只有在临界光周期或长于临界光周期的范围内，才能开花。例如天仙子临界光周期为 12 小时，一年生甜

菜约 13—14 小时，而苜蓿约介于 11 至 14 小时。不定型植物(光周期钝感植物)类似于长日照植物只有光照长度长于临界光周期始能开花，但对于这一类群的临界日照长度，要比长日照植物的临界光周期为短。中间型植物有两个临界光周期，只有在这两个光周期或者两者之间才能开花。例如，甘蔗的一个品种其光周期长度约在 11.5 和 13 小时之间，始能开花。

从上述的讨论中可以清楚地看出，某一日照长度同时可以引起某些长日照植物和某些短日照植物开花。例如，在日照长度为 13 小时时，具有这个临界光周期或大于这一临界光周期的短日照植物，以及具有这个临界光周期或者低于这光周期的长日照植物，都可以开花。

某些种类的植物，在有利于和不利于开花光周期之间的界线，比之另外一些种类植物要来得明显得多。某些种类的植物在光周期长度上只有 15 分钟那样小的差别，就能决定是否开花。但是对于大多数种类来说，临界光周期的长短是很灵活的，并且随着植物的品系和某些环境条件(如光照和温度)不同而变化。

在前面的章节中，已强调的事实是生殖生长是一个完整的复杂的过程。在生殖生长的各个阶段中可以通过光周期的长短给予不同的影响。例如，Biloxi 大豆光周期约在由 2 至 13.5 小时的范围时形成花原基。一旦花原基形成，其后就由花芽发育成为肉眼可见的花，此进程最容易发生的光周期为 8—13 小时，在 14 和 15 小时的光周期下则非常缓慢，而处于 16 小时的光周期条件下，则完全不能发育。当光周期长于 13 小时的时候，就不能发育果实。

在这些讨论中，着重于花的起源而不是随后的生殖发育阶段，因为这个起源是形态建成的中枢，并且作为被精细地研究的一项内容。

22—4 光周期现象的季相和地理相

在温带地区，植物开花的季节，大部分决定于植物对光周期长短的反应。长日照植物，自然开花期是在晚春和早夏。生长在相对低温下的短日照植物，开花季节是早春。大多数这样种类的植物，

其花芽的分化是在上述季节后期，缩短白昼期进行的。这一类群的多数植物，在晚夏和早秋缩短白昼之前，它们的花不能发育。在绝大多数一年生的短日照植物都有此种习性，许多具有短日照特征的多年生草本植物，也同样有此种现象。在其它环境条件有利的情况下，不定型的植物（光周期钝感植物）在任何一个季节里都可以开花。

在中纬度地区，光周期习性是决定栽培作物最有利季节的重要因子。例如，长日照植物——莴苣、萝卜最好是在春季生长，因为对于这些植物，在商业上最重要的是营养体部分。如果播种季节推迟，这些植物很快便结出种子，致使不适宜于市场上的销售。如果在春季和初夏时，连续地栽培短日照的大豆（Biloxi），则在日照长短降至盛夏或晚夏的临界光周期之前，植物不能开花。换句话说，推迟播种季节，也象在较早的季节里播种一样，大约都是在相同的时间里开花。但是，推迟播种季节的植物，营养体上的发育期较短，因此较之播种较早的植物，其花开得少而种子和果实的收获量也较低。

植物在地理上的分布，同样也部分地受植物光周期反应所制约。这一原理无论对于栽培植物或者野生生长的植物都适用。长日照植物对光周期的要求，大大地超过 12 小时，而在热带地区日照长度，整年中只接近 12 个小时，因此，显然不能在热带地区完成性生殖。明显的短日照植物，除非它能以无性繁殖，否则绝大部被排除于极端北纬之外（在极端南纬度的地方几乎没有适宜的陆地面积为种子植物所占据），因为在极端纬度的地区里，生长季节大部分属于非常长的光周期时期。在中纬度的温带地区，所有光周期类型的植物，都能繁茂生长，但正如上面已经指出过，它们是在不同的季节里开花。不定型植物能够在一个很广阔的日照长度范围内开花，其地理分布，受着光周期长度以外的因子所制约。

22—5 基本的生物种类——长日照植物和短日照植物

前面已经讨论过，根据植物在自然条件下，为了生殖发育对于

光周期的要求而把它们划分为四个类群，过去一直广泛应用着，并且也有帮助。但是根据近代的概念，基本上只有两个明显的生物种类：长日照植物和短日照植物。

长日照植物，不仅在光周期长于临界光周期下能够开花，而且在连续光照下也能开花；不定型植物，类似于长日照植物，也具有同样的习性。为了引起开花，在24小时周期中需要的不是黑暗期。不定型植物与长日照植物不同，在最低的临界光周期上，与其说是光周期的需要倒不如说是光合作用的需要。

短日照植物和中间植物相似，在24小时周期内，为了诱导开花，两者都要求有一个黑暗期，也就是在连续光照条件下，二者都不能开花。但是，即使是明显的短日照植物，要求最短期的光周期，主要是满足光合作用而不是光周期的需要。对于某些种类来说这是非常短的，例如，苍耳在24小时周期内，为了诱导开花，只需要大约1小时的光周期，大豆(Biloxi)只要两小时。不定型植物和短日照植物不同，如果为了诱导开花，前者要求的最低限额的光周期稍为长于后者。

某些种类的短日照植物，在不适宜的白昼长度条件下，决不会开花；这种类型叫做专性短日照植物。另外一些短日照植物，即使在不利的白昼长度条件下，最后还是会引起开花，尽管其开花数量很少，这种类型叫做兼性短日照植物。这两个名词，同样适用于长日照植物，并且有相似的涵义。

但是，根据光周期的习性划分为明显的短日照植物和长日照植物，已经证明并不一概都适宜。某些植物，无论连续地照光于长日照周期下或者短日照周期下，或者中等日长周期下，都不能开花。这些植物要连续曝于长日照周期后又给予连续短日照周期才能诱导开花。夜间开花的夜香树(*Cestrum nocturnum*)便是这样一种“长日—短日”照植物，为了诱导开花，它最低限度需要五天长日照，继而最少要两天短日照。已经知道，许多其它种类，为了开花也有类似的要求。

通过短日—长日照植物揭示了正相反的光周期习性模式。白轴

草 (*Trifolium repens*) 就是一例，为了诱导开花，它要求有最低限三天的短日照，继而最低限的一天长日照。已经知道，其它种类也有类似的光周期要求。

22—6 光周期的诱导

光周期的诱导现象，在前一段已提到，但是它的若干方面，还要进一步去考察。

任何一个能诱导植物开花的光周期循环，叫光诱导周期，不能诱导植物开花的，叫做非光诱导周期。就临界光周期为 15.5 小时的短日照植物苍耳来说，利用 8 小时光照期和 16 小时的黑暗期交替处理，就是一个有可能的光诱导周期；而如用 16 小时的光照期和 8 小时的黑暗期交替处理，对于这植物来说，便是可能的非光诱导周期。

如果把生长在长日照条件下的短日照植物，暂时转移到短日照下，然后又再转回到长日照环境中，那么即使其后依然留在长的光照期条件下，也能开花。要求诱导开花的短日周期数，各短日照植物之间并不相同。在某些种类里，如苍耳、藜和日本牵牛花等，只要上述一个周期就足以诱导开花。在这样一个周期便诱导开花的植物，它的周期是由在前一个光照期加上黑暗期组成的。但是，对于大多数短日照植物来说，为了诱导开花，需要多于一个诱导周期数。Biloxi 大豆为了形成花的原基，需要不少于 3 个连续的短日照周期数，大麻大约需要七个，而落地生根需要 12 个短日周期。

在一些长日照植物中，一个长日周期就足以诱导花原基形成，例如毒麦 (*Lolium temulentum*)、白芥 (*Sinapsis alba*)、油菜 (*Brassica campestris*) 等。其它一些长日照植物，为了诱导花原基的形成，要求多于一个以上的长日光周期。苜蓿需要 2 至 4 个这样的周期；一年生甜菜要求 15 到 20 个；长叶车前 (*Plantago lanceolata*) 需要 15 至 20 个；而高雪轮 (*Silene armeria*) 约需 7 个这样的长日周期。

任一种类植物，需要诱导周期数的差异，决定于植物年龄，和

环境条件，特别是温度、光照和光周期长短。

一个周期诱导的长日照种类植物和短日照种类植物，是特别适合于作某些类型的临界实验的，其中若干例子，将在这一章的后面予以讨论。

22—7 光周期现象的综合机理

(1) 光周期反应的部位

最初在长日照植物——菠菜里，发现只有把叶子置于长的光照期条件下，始能开花。如把顶端分生组织置于长的光照期下，而叶子保持在短的光照期下，结果植物保持营养性生长状态。利用其它相当数量的无论是长日照植物或短日照植物，所做的试验，均得到类似的结果。

并不是植株所有的叶子，都能同样有效作为光周期反应的部位。特别幼嫩和衰老的叶子，通常是无效的或者至少是效果比成熟叶子差。在苍耳上，中央叶脉长度短于2厘米的叶子是无效的，中央叶脉长度为7至9厘米的正在扩展的叶子，效果最好，而叶子大于或者小于这一数值时，便失去作用。把这种植物的叶子，用7—8平方厘米叶面积曝照在短的光周期下，而叶子的其余部分在长光周期下，也能诱导开花。

虽然，叶子无疑地是光周期反应的主要部位，但在若干植物里，其它器官至少是部分地也行使着光周期反应的作用。日本牵牛花，其类似叶子的子叶，也可以作为光周期反应的部位，而某些草本植物，茎部也是适宜于起这种作用的。例如，在短日照植物——苋色藜 (*Chenopodium amaranticolor*) 落了叶的植株，光诱导开花，也几乎同一个完整带叶的植株一样容易。

(2) 效应的传递

光周期现象的一个最为明显的情形，是有一部分质体必须从叶子转运到顶端分生组织。这些必须质体，似乎类似于激素。Chailakhyan 是最早研究光周期现象的俄国人之一，他提出了“成花素”

一词，为方便起见在这本书里将采用这一名词。但正如后面的讨论所指出的，现已逐渐地得到证明，光周期诱导开花不能根据纯粹激素的作用来解释。

在过去几十年中，许多试图从植物中提取一种说是成花素所完成作用的一些物质，但都没有成功。严格地说，有效的质体在想象上可能是一种激素；几种物质的混合物；或者在运输途中或到达分生组织以后，再进一步发生化学变化的激素的前体。

1970年，在获取具有特征性的成花素方面前进了一步，那时发现来自于正在开花的苍耳的丙酮抽提液，能使短日照植物——浮萍 (*Lemna perpusilla*) 在非诱导条件下开花，但来自于没有开花的苍耳的类似抽提液，则没有这种效果。当生长在非诱导条件下的苍耳用从正在开花的苍耳提取液处理时，也得到类似的结果，但抽提液必须加入赤霉酸才能实现。

苍耳在非诱导条件下，利用没有开花的苍耳抽提液处理不能够引起开花，即使在抽提液中加入赤霉酸也依然如此。

成花素在植物体内运输的距离，将随着植物的类型及其所处的环境条件而发生变化。运输作用是通过韧皮部组织，在生活细胞，叶柄和茎部进行的。

显然，在成花素运输和可溶性碳水化合物运输之间相互存在着密切的关系，例如，把具有两个枝条的苍耳中一个枝条，曝光在短日照条件下，而另一个枝条放在长日照条件下，则前者的枝条能够开花，



图 22.4 在正文中所描述的两枝条型的苍耳实验

而后者的枝条没有开花或者开花很少（图22.4）。但是，如果长日照的枝条落了叶，或作严密遮蔽，也会同样开花。只要长日照的枝条以相当的速率进行光合作用，则光合作用产物便运向顶端区域，也同样可以通过枝条向基部（向下）方向运输。在短日照枝条很少或者没有发生通过长日照枝条向上运输。另一方面，在落了叶的或者遮蔽的长日照枝条中，光合强度大大地降低，而光合产物很少向下运输。当这样一种情形占优势时，来自于短日照枝条的光合产物，便向长日照枝条移动并通过它向上运输，使长日照枝条实质上成为一个“陷阱”区域。成花素被认为是沿着这样的途径而被输送着，并在长日照的枝条中引起开花。

对于这样的实验结果还有另外一个可能的解释，这就是曝光在非光诱导的长日周期下的那些叶子产生了抑制剂，阻碍了从短日照枝条中获得成花素，从而成为影响长日照枝条开花的普遍原因。落了叶的长日照枝条，消除了抑制剂的来源，于是便促进了长日照枝条开花。尽管上述这种可能性不能够排除，至少可以作为部分的理由解释所获得的结果，但有相当的证据表明，阻碍成花素的运输，却是一个很重要的原因。

测定象成花素这一种尚未清楚的质体运输速度，现在还是特别困难的问题。解决这个难题的手段，习惯上是利用适合于只要一个诱导周期便开花的植物—苍耳或日本牵牛花做实验，即在一个诱导周期结束以后，在不同的间隔时间内使植株叶子脱落，并在另外一个适当的间隔时间后，调查属于开花的植株。如果在诱导周期结束后，立即使植株叶子脱落，那么并不能引起开花。但是，如果在24小时以内延迟叶子脱落，便可引起开花，而且开花的情形往往完全象对照植株，这就表明在24小时期内，成花素必然向叶子外面输送出去。中间的时间落叶，便导致中等程度开花。根据许多这样的实验结果推论，成花素向外运输的速度是意外地低的，以至低于每小时1厘米。但严格地说，这样的实验是不能度量出成花素运输的绝对速度的，而只是成花素到达分生组织和诱导开花的最低数量所需要的时间。而且成花素在叶片组织内由细胞到细胞的运输速度，无

疑地要低于在韧皮部的运输速度。

但是，在对这实验的修正意见中指出，成花素通过 100 厘米或更长的日本牵牛花的茎而运输时，推算其运输速度，至少有 50 厘米/小时。这样的结果和下述的概念非常一致，也就是成花素和有机溶质的运输作用是一道进行的，后者的运输速度在第 17 章中已经讨论过了。

(3) 在分生组织上的反应

只有在茎上的顶生或侧生（一般在叶腋）的顶生分生组织，才有可能转变成为花的分生组织（图 21.1）。许多因子将决定分生组织的转化，以及转化的数量。

发生在任何一种植物上的生殖发育之前，必须达到叫做“成熟到开花”阶段。在这个阶段之前，所必须的生长期，各种植物的差异很大。某些植物，如藜和日本牵牛花能够通过置于短日照条件下，使仍在幼苗阶段植株开花。但是，大部分草本植物，在开花之前，除这个阶段而外，一定还要有一些发育过程。树木却是另一极端，大多数要生活很多年后才能开花。某些竹种类是一个极端的例子，可以生长 5 至 50 年，开花一次后便死亡。

甚至当植物整个地达到“成熟到开花”阶段时，顶端分生组织的状态依然是一个因子。一般来说，只有活跃的并非休眠的芽，才有可能从营养状态转变为开花状态。显然，在发生形态变化进程中，细胞必须进行分裂。

使植物接受诱导开花的周期数目，不仅在决定分生组织由营养状态转变为生殖状态的数量上是一个因子，而且在决定这样转变的速度方面，也同样是一个因子。例如在苍耳中，一个光诱导周期就足以引起开花，但是它比之置于连续的光诱导周期下的植物，从开花到完成开花所需要的时间更长，在这种情况下大约需要两个星期。

(4) 在光周期现象中抑制剂的作用

直至今日，对光周期现象机理的讨论，大致上还是根据起积极作用的类似激素的机理。许多证据指出，在这个过程中，至少在某些

植物种类里，抑制剂也起作用。当把植物放在非光诱导周期下，在叶子里可能产生抑制剂。正如前面所讨论的，某些结果可以用抑制剂的存在来解释。显然是抑制剂阻碍了成花素的运输，而不是由于在代谢的意义上的抑制作用，尽管后一种可能是不能完全排除的。

如同这一章的后面所描述的，在许多短日照植物的局部诱导实验中，有力地证明了在光周期现象中，至少这些植物种类里，纯粹的代谢抑制剂是起作用的。

某些植物种类的摘叶实验，也同样证明有开花抑制剂的存在。把长日照植物——天仙子和某些其它长日照植物，置于短日照条件时，把叶子摘去便能促进开花。显然开花抑制剂的合成，是在短日照条件下在叶子里进行的，而在长日照诱导条件下合成终止或者被破坏。为了说明光周期的习性，假定利用这种方法在植物中引起的反应，并不没有必要的任何活跃作用的成花素存在。在这些种类里，抑制剂物质显然对开花起着重要作用。

一般来说，花原基的诱导，也许是促进物质和抑制剂物质（它们在性质上类似于所有的激素）互相作用的结果。这两种类型物质的相对作用，在不同种类的植物中几乎必然是不相同的。在某些植物种类里，一种确实发生作用的机制，如同想象中的成花素，显然起着主导的作用。在其它的植物中，似乎又是抑制剂物质起主导作用。还有在另外一些植物中，促进物质和抑制物质的作用是非常接近均衡的，而在环境条件方面如温度发生微小变化时，将决定着主导方向。

22—8 长日照植物和短日照植物在光周期反应中的基本差异

对于开花来说，不会有两个种类的植物，有着完全相同的光周期要求。这无论是在某一种类内的生理小种或者品种来说都是如此。但是，作为一个类群的长日照植物，而特别是专性型的长日照植物，在它们的光周期习性中，共同地显示出某些特殊的特征。对于短日

照植物来说，也能作出相同的一般性的叙述。然而，应当强调指出，只有数量不多的长日照植物或短日照植物的光周期习性被广泛地研究过，事实上实际存在的光周期习性模式要多于至今为研究者所揭示出来的模式。

(1) 光期和黑暗期的作用

长日照植物在光周期的反应中，主要的特征是，在24小时周期内，长的黑暗期会抑制或阻碍开花。

必须强调指出，以上叙述只有对24小时周期才是适用的。如果短的光照期和短的黑暗期交替进行，则在短的光照条件下长日照植物也将会开花。例如莨苳和百日草可在持续1小时光照和2小时黑暗交替进行的周期下开花。而且，如同后面在内生节律标题下讨论的那样，某一特别长的黑暗周期（在人工周期中长于24小时），可以促进长日照植物开花。

一般来说，为了引起长日照植物开花，没有一个光和黑暗交替的类型，优胜于持续的光照。但是，在许多种类的植物，曝露于持续光照条件下，对于营养的发育以及其后的花和果实的发育，都是不利的。

在短日照植物的光周期反应中，主要的特征是，在24小时周期内，为了引起开花必须插入最低长度的黑暗期。如同后面讨论的那样，在周期超过24小时条件下，某一长度的黑暗期可以促进开花，而另外一个长度的黑暗期，却起抑制作用。短日照植物在持续光照条件下，不能开花，这或许是短日照植物和长日照植物之间，最有决定性的差别（图22.5）。

(2) 间歇诱导

在长日照的植物中，非连续的诱导周期，或者这样的连续周期是附加进去的，这种现象便叫做“间歇诱导”。英国车田草放在15—25个长日周期下，便能诱导开花。但如果把植物首先置于10个长日周期，之后置于20个短日周期，而最后又放在15个长日周期下，也能诱导开花。用天仙子做材料的实验，也获得有点类似的结果，在用一个长日周期和一个短日周期交替地进行六次的实验和持续六

次长日周期的实验一样，其开花的总数是相同的。多于一个以上的长日周期的诱导效果，可以通过插入短日周期而传递下去，并能增强以后置于长日周期下的效果。而且，显然插入短日周期，并没有对开花显示出任何可观的抑制作用。

无论在什么样的短日照植物里，所发生的间歇诱导是不清楚的。例如，在落地生根中，12个连续短日周期就能引起高度的诱导开花，但是，如果12个短日周期用长日周期交替进行的话，就不能诱导开花。不仅短日周期的效果，不能通过插入长日周期从一个短日周期传递到下一个短日周期，而且长日周期还显示出抑制作用。此后，

利用这些种类的植物所做的其它实验又指出，每一个长日周期起着抵销来自于1.5至2个短日周期的诱导效果。长日周期抑制下一个短日周期的效果，而不是抑制上一个短日周期的作用。类似破坏局部的诱导效果，已经知道是好几种其它短日照植物所具有的一个特征。

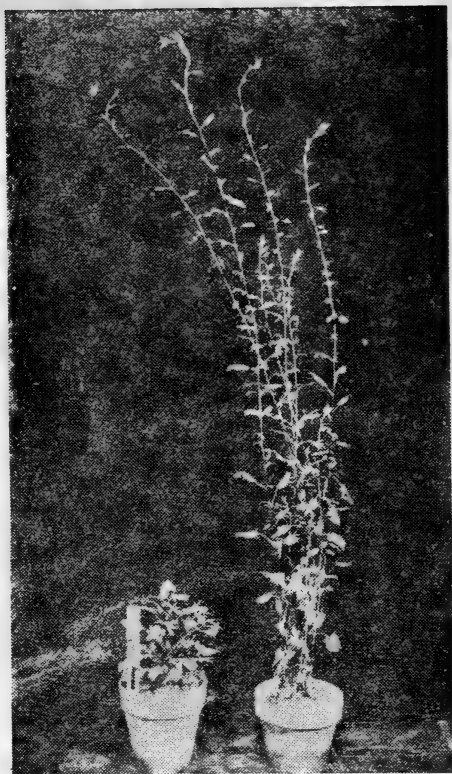


图 22.5 专性的短日照植物——紫菀 (*Aster cordifolius*) 的光周期反应。在12月16日把植物从田野移栽到花盆，翌年3月28日拍照。左边的植株放在温室中短的自然光照期条件下，右边植株放在约1,000英尺烛光的持续光照条件下

(引自Mary Sigafos的照片)

(3) 在黑暗期中光间断的作用

当把短日照植物放在 16 小时黑暗期/8 小时光照期的光诱导周期下，在进行实验的中间时，以低强度的光照中断黑暗期，就能抑制开花。另一方面，如果把长日照植物放在非光诱导的短日照周期条件下，以低强度的光插入中断黑暗期，往往也能促进开花。

为了逆转光周期反应，要求中断光照的持续时间，对于不同种类的植物来说是很不相同。对于某一种类的植物，也由于在主要周期中光期和黑暗期的相对长度不同而异；还由于在黑暗期中被光中断的精确阶段不同，以及光的质量和温度不同而异。

为了有效地对若干种类的植物发生作用，往往必须中断几个小时的光照时间，但是在黑暗期，只要很短暂的光照来遮断就能发生效果，特别是在某些短日照植物中，这种现象，比之长日照植物有着以更加引人注目的模式显示出来。苍耳是属于引证中一个极端的例子，只要把它放在长的黑暗期中，以近似于 10 至 100 英尺烛光光照一分钟，就足以抑制开花。

属于刚才描述的用光照来遮断以抑制短日照植物开花的例子，包括苍耳、Biloxi 大豆、紫苏属、落地生根、草莓、菊花等。用遮断光照能促进长日照植物开花的例子，包括天仙子、大麦、糖用甜菜、矮牵牛、苜蓿和当归属等。

在这一段中所描述的影响是以所谓“低强度光反应”来表示的，在这一章的后面还要进行讨论。

(4) 在光周期现象中红光、远红光的可逆作用及其相关的光反应

在上一段中已经描述过，当在可逆光周期习性中，用以作为插入光之中最有效的光谱区域，已经通过实验确定下来。实验证明，最有效的是在具有波峰为 660 毫微米的红光部分。当在长的黑暗期中用光遮断时，红光能促进许多长日照植物开花，而抑制许多短日照植物开花。

如同在这类光反应的其它实验中表明那样（第 20 章），如果继红光之后，迅速地把植物置于波峰为 730 毫微米的低强度的远红光

之下，则红光部分的光效应，便失去作用（至少在某些种类里是这样的）。然而，这一光效应对于长日照和短日照植物的反应是相反的，在短日照植物中（如苍耳、藜、菊花）这光效应能引起开花，而在长日照植物中（如大麦、天仙子）则对开花有抑制作用。

至少在某些种类里，例如菊花在其它的光形态发生过程中，这样的可逆反应实际上是多次重复进行的（至少可以达到一个极限范围）（第20章）。

似乎是由于叶子置于红光之下，使光敏色素转变成为它的 Pfr 形式的过程占优势，从而抑制许多短日照植物开花，而却有利于许多长日照植物开花。但是，关于通过光敏色素间接起作用的代谢途径，实际上还是一点也不知道的。

蓝光，至少影响着某些植物的光周期反应，并且至少有一些可能是通过光敏色素系统起作用的。例如，在长日照植物——白芥菜中，在中断长的黑暗期方面，蓝光对促进开花的效果，要大大地超过红光。蓝光在光周期中的其它作用，在这一章的后面还将要进行讨论。

（5）激素的作用

如同在第18章中讨论的，利用激素处理，常常可以改变长日照植物和短日照植物的光周期反应。已经知道，生长素、赤霉素、细胞分裂素和脱落酸，全都有着这种作用。激素能促进长日照植物在非光诱导周期下开花，而却常常抑制短日照植物在光诱导周期下开花，尽管也有一些不属于这样的例外情形。例如，赤霉素能促进许多长日照植物开花，而抑制某些短日照植物开花。

22—9 长日照植物和短日照植物在光周期机理中的基本相似点

尽管长日照植物的习性，和短日照植物相比较，有许多不同的地方，但是一系列的证据表明，在这两类植物的光周期机理上，基本上是相似的。

(1) 成花素在长日照植物和短日照植物中，合成上的明显同一性和相似性

以长日照植物作为接穗，而以短日照植物作为砧木（或者反过来也是一样），进行过大量的种间嫁接（表 22.1）。当把嫁接的植物放在长日照条件下，则嫁接植株的长日照部分，以及短日照部分都能开花。把嫁接的植物放在短日照条件下，也得到相同的结果。在长日照条件下，在嫁接组中长日照植株部分的成花素，被运送到短日照植株部分，并能诱导这两个种类的植株开花。在短日照条件下，在嫁接组中短日照植株部分合成的成花素，被运送到长日照植株中，并能诱导它们开花。这似乎不可避免得出一个结论，要不是通过这两种植物合成相同类型的成花素，就是通过长日照植物合成的成花素去影响短日照植物（反过来也是这样）。

表 22.1 在非光诱导周期下，在砧木或者接穗上诱导开花

接 穗	接穗符号	砧 木	砧木符号	光 周 期
天仙子 (black henbane)	LD	烟 草 (Maryland Mammoth var.)	SD	LD砧木被诱导
烟 草 (tobacco)	LD	烟 草 (Maryland Mammoth var.)	SD	LD砧木被诱导
苍 耳 (Cocklebur)	SD	二色金光菊	LD	LD接穗被诱导
落地生根	SD	蝎子掌	LD	LD接穗被诱导
景 天	LD	落地生根	SD	SD接穗被诱导
蝎子掌	LD	落地生根	SD	SD接穗被诱导
烟 草 (Maryland Mammoth var.)	SD	天仙子	LD	SD砧木被诱导
烟 草 (Maryland Mammoth var.)	SD	烟 草 (tobacco)	LD	SD砧木被诱导

兔丝子是被子植物的寄生物，因此能够开花和结实。关于它们的光周期习性，曾经进行过很多实验。当一种兔丝子 (*Cuscuta Gronovii*) 作为寄生植物生长在长日照植物——金盏花 (*Calendula officinalis*) 上的时候，只有在长日照条件下，兔丝子和寄主植物才能开花。但是，如果兔丝子作为寄生植物，生长在短日照植物

(*Cosmos bipinnatus*) 上, 那末只是在短日照条件下, 寄主植物和兔丝子才能开花。除了养分和矿质元素而外, 兔丝子显然还必须完全从它的寄主上获得成花素。而且来自于长日照植物和短日照植物中的成花素, 要不是类型相同就是十分相似, 以至无论是两种植物中的那一种, 都将会诱导兔丝子开花。

(2) 一个种内在光周期反应上的各种差异

在单一植物种内, 发现对光周期反应显示出不同的变化, 这一事实也同样启示着机理的基本相似性。垂穗草 (*Bouteloua curtipendula*) 就是一个很好的例子, 这是在北美大草原上广阔纬度内分布着的一种主要牧草。来自美国西南得克萨斯州 (Texas) 的这种牧草品系, 在光周期的习性中是短日照植物; 来自美国中部的俄克拉何马州 (Oklahoma) 的品系, 既有长日照植物也有短日照植物; 而来自美国北部达科他州 (Dakota) 的品系, 几乎全都是长日照植物。

属于栽培作物的大豆, 各个品种在光周期的反应上也有显著的差异, 某些品种, 包括通常用来做实验 Biloxi 大豆, 在光周期反应上是短日照植物, 其它的品种基本上是长日照植物。已经知道在一个种内, 在光周期的习性上显示出种种差异还有许多其它例子。

(3) 温度对光周期习性可逆变化的影响

温度对光周期习性的影响, 将在这一章的后面再进一步讨论。某些植物, 在一种温度范围内的光周期反应是短日照植物, 但在另一种温度范围内其光周期反应却又属于长日照植物。在单一植物种内光周期的易变性, 要不是无论作为长日照植物或短日照植物, 它们在光周期现象上的机理从根本上是相同的话, 那末就无法进行解释。

(4) 各种光反应所要求的条件

光周期过程, 无论在长日照植物或短日照植物中, 至少都包含着两个或许是多于两个以上的光反应。在自然条件下, 这两个过程是不能把它们分开的, 但在实验室的条件下, 通过实验处理能够把它们分开。

了解得最清楚的光周期现象，是称之为“高强度”的光反应和“低强度”的光反应所组成的。这两种光反应所需要的能量是很不相同的，以苍耳为例，对于高强度光反应，估计需要30,000英尺烛光照一分钟，对低强度光反应，要10至100英尺烛光照一分钟。

“高强度”的光反应，往往与光合作用同等看待，它被普通地看作是基本基质的来源。支持这种观点的事实是，至少在某些短日照植物中，把糖供给在黑暗中或在很低强度光照下的植物叶子，可以代替高强度的光反应。包括花发生在内的任何类型的形态发育的基础，必须合成基本基质，同样如同前面所讨论的，高强度的光反应供给碳水化合物。碳水化合物和成花素显然参加了来自于叶子的运输过程。但是，似乎极大可能性是，高强度的光反应过程，除了上面已经提到的稍为明显的可能性外，还将在光周期中起其它的作用。

“低强度”的光反应，非常明显地是（或许只能是）真实的光周期反应。反应至少部分地（或许全部地）是通过光敏色素系统起作用的。这就解释了当短日照植物或长日照植物，在相当长的黑暗期时，以相对地短的光期插进中止黑暗的时候，光周期反应能够逆转的原因，就象前面所讨论的情形一样。

在这一章的前面已经叙述过，当利用光插进中止长的黑暗期的时候，光能够促进白芥菜开花。显然，蓝光同样地在此长日照植物的全光照期中起作用。如果把这一种植物，放在完全由蓝光组成的16小时的光周期下则诱导开花的效果，要远远地超过由红光或绿光组成的光周期的效果。蓝光在某些短日照植物的光周期习性中也起作用，例如，浮萍在持续蓝光时能开花，但在持续的白光或红光下则不开花。实际上，蓝光改变这种类型植物的光周期反应，使它由短日照种类变为长日照种类。蓝光可能部分地或全部地通过光敏色素系统而间接地起作用；部分地或全部地通过HER反应（第二十章）；或者部分地或全部地通过某些依然不具特征性反应而起作用。

22—10 植物生命进程的周期性习性

植物所特有的特征，就是发生在它的许多生命过程，是有节奏的或周期地进行的。典型的陆生植物，在空间中占据着一定的位置，因此，受着它周围的环境因子的影响。许多环境因子，在其量值上是周期性波动的。环境因子的昼夜周期性，季节周期性以至月的周期性，都是可以被观测出来的。由于这些因子影响着植物的生命过程，因此，环境因子周期性的变动，与在许多植物中出现的活动过程的强度和生命现象的周期性模式是一致的。大部分环境条件若干显著季节周期性，将在第二十三章中予以讨论。蒸腾作用（图6.7）和光合作用（图11.8），就是环境条件昼夜周期性变化的很好例子。

某些发生在植物中的近似昼夜周期变化的现象，和植物所处的环境条件没有关系。例如菜豆的叶子在白天的时候假定接近于水平的位置，而在晚上接近于垂直的位置，这种叶子每天所发生这样的节律变动，并不受环境条件所制约，因为事实上，如果把植物置于不变的环境条件下，这种周期性的变动模式，往往在几天内也依然保持不变。实验的结果表明，在光照和温度都不变的条件下（图22.6），菜豆叶子在向上和向下的运动中，存在着这样的内生周期性（节奏性）。许多其它的草本植物也显示出类似的叶子节律变动的周期性而不受环境条件的影响。

节律中每个周期长度近似于24小时，但很少是恰恰相等，这样的周期性叫做近似日节律（circadian rhythms）。这种类型习性或节律性反应，普遍地存在于整个生物界。它是以实施种种现象而出现，例如，花瓣运动；在真菌—*Neurospora crassa* 中分生孢子的形成；在双鞭甲藻（*Gonyaulax polyedra*）中的生物发光；果蝇的成虫白天从蛹里破露出来的时间；以及各种鸟类和啮齿动物的活动周期等等。

近似日节律的固有特征，就是它们的周期长度，相对地不受在

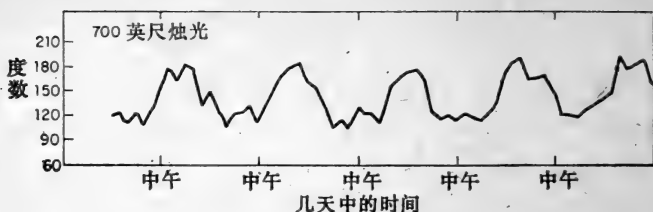


图 22.6 在光照和温度不变的环境条件下，菜豆(*Phaseolus vulgaris*)初生叶运动中的内生节律。水平叶子指向 90° 值和叶子向下指向 180°

(引自 Hoshizaki 和 Hamner 1964)

有机体正常生理范围内的温度变化所影响。但是正如后面讨论的，温度可以影响节律性的摆动幅度，而且温度的变化能够以重排节律的方式起作用。

近似日节律是生物钟的表现形式，在许多类型的生物中，都发现有生物钟的存在。操纵对这种节律起作用的代谢基础，现在还不清楚。

至今，我们还是把环境条件的昼夜节律和内生近似日节律，看作是相互独立存在的现象。但是，内部节律和外观上发生影响的节律，在影响植物的生命过程或反应上，能够同时起作用。内部节律，可能是按照增强或降低所影响的现象方式而起作用，将决定于内部节律和环境条件节律之间所存在的同步模式。

22—11 内生节律和光周期现象的关系

约在 1936 年开始，一位德国植物生理学家宾宁 (Bunning) 和长期对叶子近似日运动的研究者提出，在光周期现象中有一个内生近似日节律的组分。根据这种观点，在植物内运行的一个约 24 小时持续期内部节律，可以再分为两个约 12 小时的时期。宾宁 (Bunning) 对这两个时期最初定名为喜暗期和喜光期。称之为喜光期 (意

思就是爱光时期) 假定为促进开花; 称之为喜暗期 (意思是喜爱黑暗时期) 假定为抑制开花。

宾宁 (Bunning) 的假设, 初期很少获得信任, 但是最新近积累有大量的证据证明, 至少在某些种类植物的光周期习性中, 存在有近似日节律的组分。然而, 对于宾宁 (Bunning) 初期给这个现象的解释, 已经作了很多修改补充。

堪那 (Hamner) 和他的同事, 对这种光周期现象作了些最广泛的研究。这些工作所涉及到的许多问题, 已经超出本书的任务范围, 但对某些最主要的实验结果, 还是予以介绍。

在一个实验中, 利用预先放在长日照条件下的短日照植物——大豆进行实验, 每十株为一组, 曝露于一系列的不同光周期之中。在所有的周期中均为 8 小时光照期, 但每个周期的黑暗期长短不同, 其范围有从 8 小时到 64 小时。因此, 总周期为 16 小时到 72 小时。每

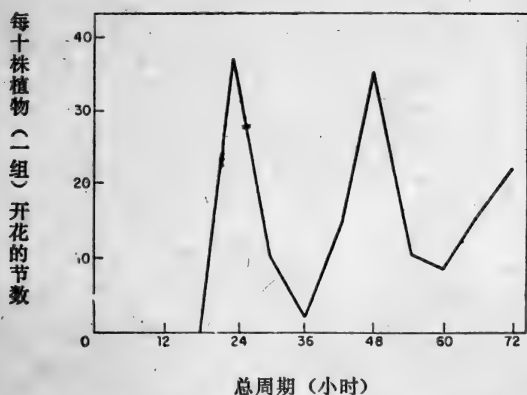


图 22.7 放在 8 小时光照期和黑暗期为 8 至 64 小时交替周期下对 Biloxi 大豆 (短日照植物) 开花的影响

(引自 Nanda 和 Hamner · 1958)

组植物分别连续处理七个周期。诱导开花效果最好的是 24、48 和 72 小时的总周期。而效果最差的是 16、32、56 小时的总周期 (图 22.7)。因此, 花芽的形成显示出周期性的模式, 表明与总周期长短有关系, 这就有力地启示存在着近似日节律。

这样的实验结果的合理解释为，在总周期为 24、48 和 72 小时时，光—黑暗周期的影响是和有利于开花（或者至少是没有抑制开花）的约 12 小时周相的近似日节律是同时发生的。另一方面，在 16、32 和 56 小时总周期，光—黑暗周期的影响是和抑制开花的另一个约 12 小时周相的近似日节律同时发生的。

值得注意的是短日照植物在由包括 8 小时光照期和 24 小时黑暗期交替的“短日周期”下，没有开花。“短日”一词，只是有意识地应用于在总周期为 24 小时条件下的植物的习性。

植物在它们光周期反应中，存在有近似日节律的成分，已经在多种短日照植物中得到证明，特别明显的是苍耳、洋紫苏属、日本牵牛花、藜 (*Chenopodium rubrum*) 和浮萍 (*Lemna perpusilla*) 等。

在一种长日照植物天仙子的光周期反应中，也证明有内生节律的组分。在天仙子的组合实验中，把植物分为十一个组，预先放在短日照条件下，然后置于由 6 小时光照期随后各组分别在不同长短黑暗期下组成的周期中反复处理。黑暗期从 6 小时至 66 小时。因此，每个周期的总时间是从 12 小时至 72 小时，实验连续地进行了 42 天。为了在长黑暗期中使植物的生理萎雕减到最小，把植物培养在含有矿质盐类和蔗糖的培养基中。试验结果用植物开花的百分率表示，花柄延长是很明显的（图 22.8）。

用总周期时间为 24、48 或 72 小时处理时，则开花相对地少或

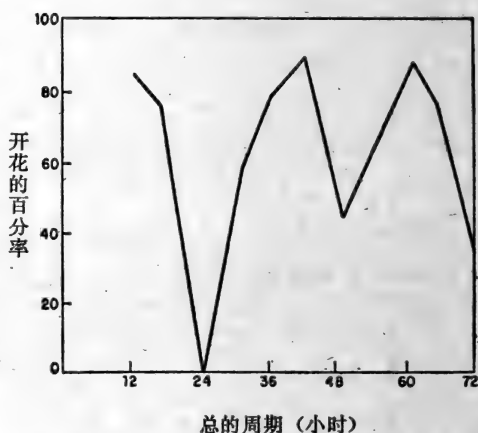


图 22.8 在 6 小时光照期和黑暗期（从 6 至 66 小时）的交替周期下，对天仙子（长日照植物）开花的影响
(引自 Hsu 和 Hamner 1967)

者没有开花，但是，适居中长短周期能显著促进开花，并以在12、24、60小时的周期下，开花效果最好。因此，这样的开花表明，节律性的反应模式与总的周期长短有关系，这事实本身强有力地启示着，反应包含有近似日节律。简单地说，在每24小时间隔期间，在一个约为12小时周相的近似日节律中，植物接受光照的刺激，要大于在另一个12小时之下的刺激。

值得注意的是，如果黑暗期是一个适当长度，而总周期又超过24小时以上，则上述这一种类的长日照植物，在相对短的光照期下，甚至当其和相对长的黑暗期联系在一起时，植物能够开花。“长日”一词，只是有意识地应用于在总周期为24小时条件下的植物习性。

在短日照植物——Biloxi大豆中，开花反应的高峰(图22.7)与长日照植物——天仙子比，相差大致是12小时(图22.8)。如果这两种类植物，遵循着一个相同的内生节律模式，那么在这两种类植物中，就其内部节律来说，光周期反应是不相同的。相同的节律周相可抑制短日照植物——大豆开花，但却促进长日照植物——天仙子开花，或者反之亦然(图22.7和图22.8)。

在若干种类的植物里，已经调查过它们的内部节律对于光周期反应的影响，但并没有结果。这究竟是植物本来就没有这种内节律，还是由于不适当的实验手段，现在还是不很明确的。

近似日节律的特征(包括所涉及到的光周期现象)是在某些环境因子的影响下，它们能作与年代时间相关的重排列。此种重排列不会改变单个周期的长度，但是如果新的环境条件是周期性的话，则近似日节律可能再次与环境成为同步。这个现象通常称为相移。在这个方面，光是普遍起作用的因子。在某些种类植物中，随着光照的到来(常叫“黎明”或“开灯”信号)，周期便重演和启动。在某些植物种类中，如日本牵牛花随着黑暗的到来(常叫“黄昏”或“关灯”信号)，近似日节律也可以重现。还有另外一些植物种类，如Biloxi大豆，随着温度的显著变化或差异，这种节律性也可以重新排列。

22—12 温度对生殖生长的影响

一般来说，在植物的生理温度范围内，相对高温有利于某些种类植物的生殖生长；对于另一些种类则是相对低温有利；还有一些种类的植物，在相当广大的温度范围内，都能进行生殖生长。对于第一类植物，寒冷的气候不利于植物的开花和结果；而在第二类植物中，温暖的气候却不利于植物开花结果。

作为某一类植物的营养生长是最有利的温度，并不总是和同一种类的最有利于生殖生长的温度相一致。例如，白波士顿莴苣如果生长在 $21-27^{\circ}\text{C}$ 的条件下，花柄发育很快但却不能长出营养性的叶球。但是在较低温度时，有利于营养性叶球的生长，而花柄的发育则需要延缓相当时日或者根本不能发育。

分析温度对生殖生长的影响是错综复杂的，因为在这些复杂过程中，不同的阶段受温度的影响可以很不相同。温带的植物种类，特别是果实成熟的后期，在生殖发育的开花和结果阶段，其各自所要求的最适宜温度，尤其显得很不相同。在热带和亚热带的植物种类中，这些差别就不太显著。

温度对生殖生长的影响，应该看作是和光照期长短的影响有关系，因为这是影响开花、结实和种子发育的两个主要环境因子。温度和光照期一样，是一个典型的环境循环因子。在全部气候中，夜温是有规律地低于日温的，尽管在最高日温和最低夜温之间的交替变化，在不同地带之间，不同季节之间以及同一地带不同日期之间，其差异范围很大。

植物对温度循环的反应，叫做温周期现象（第二十章）。用番茄进行的实验结果，就是温周期影响生殖生长相的一个例子。如果夜温在 15°C 和 20°C 之间，日温为 26.5°C 时，番茄结出的果实很多，而过高或过低的夜温时，结出的果实很少或者不结实。

在许多植物中，开花反应显然是温周期和光周期同时起作用的结果。但是，在许多植物种类中，黑暗期的温度对光周期的影响，

显著地超过光照期的温度对光周期的影响。例如，在短日照植物——白苏的一个实验中，分别在温度为 20°C — 22°C ，17天， 30°C — 35°C ，37天有花芽产生；而在 5°C — 10°C ，10小时黑暗期之下，完全没有花芽。

植物的光周期反应在几个主要方面都可能发生变化，其变化将决定于占优势的温度条件。温度的影响，改变着光周期反应本身的基本模式。例如，草莓在适中温度下是短日照植物，但如果生长在 15°C 或更低的温度下，便作为一种长日照植物。高雪轮 (*Silene armeria*) 在它的光周期反应中，受温度的影响甚至显得更复杂。在中等温度时它是长日照植物，但在 5°C 低温或 32°C 高温下，它又可以表现为一种短日照植物。

为了诱导开花，植物所要求的临界期长度也同样受到温度的影响。苍耳在 21°C 下临界黑暗期的长度大约为8.5小时，但在 4°C 下大约为11小时，而用来作为实验的植物在光照期期间，是放置在温室的温度下的。

还有，温度对某些植物光周期反应的其它影响，就是温度能显著地改变着近似日节律。

22—13 春化作用

春化作用就是低温的诱导能促进开花的作用。春化作用通常是一个诱导的过程，也就是说置于低温下的影响，如果没有经历过若干时间，则影响并不明显。实际上，春化作用是植物体内一个热量诱导的最明显的例子。

春化作用现象在谷类作物中被广泛地研究着，如冬黑麦和冬小麦，通常是在秋季播种，越冬长成幼苗，而在翌年的夏季生长至成熟。但是，如果把潮湿的黑麦种子或很幼小的幼苗放在低温下(0 — 10°C)处理几个星期，那么在适当的温度条件下，由植物发育到花的形成所需要的时间，大约可以缩短14周到7周。此种春化作用，能加速黑麦种子完成生活周期，使黑麦由秋播作物改变为春播作物，

小麦的冬变种，也可以用这种方法进行春化处理。

如果植物已经过温度处理一段有效时间，然后立即放在高温（30℃或更高）条件下，则春化作用的影响消失，并且不能诱导开花。这种现象叫做解除春化作用。

另外一个例子，就是温带地区的许多二年生植物，低温诱导能促进它们生殖发育。这些植物的种子在春季萌发，而在其后的夏季里通常只作丛生状的营养性发育。在这条件下经过冬季以后，在第二年的夏天花柄伸长（这现象通常叫抽薹），并由此开花、结实、和形成种子。许多有名蔬菜作物和花卉植物，也是按二年生的模式生长的，如糖用甜菜、结球甘蓝、胡萝卜、芹菜、饲用甜菜、毛地黄和三色堇等等。但是，大多数二年生植物，如果不经几天到几周在冰点以上一点点的低温作用（就像通常在冬季条件下度过那样），则在第二年这些植物会依然停留在营养性的生长状态。在第十八章的讨论中，已经指出赤霉素可以代替寒冷期的作用，并能在许多二年生植物中引起抽薹和开花。

如同在第二十四章所讨论的，许多温带地区的多年生木本植物，为了打破芽的休眠，必须经过冬季一个寒冷期。

各种类型的实验表明，无论在胚里（种子经春化处理时）或者在芽里（种苗或充分发育的植株受低温处理时），寒冷处理的影响是在分生组织里进行的。这和主要的光周期作用不同，光周期的影响是在叶子里。

22—14 碳水化合物和氮素的代谢

生殖生长的开花期比较上是一个短暂的时期，并且主要是受激素机理的制约，而不是受植物体内的营养条件所影响。但是，花的形成是在消耗运输到花的分生组织中的养分下进行的，因而植物营养状态的某些方面甚至于将影响到这个时期的生长，因为要是没有足够的碳水化合物和有机氮化物的供应，就不会有植物器官的良好生长。

生殖发育的各个时期，显然和碳水化合物、有机氮化物的含量有密切的关系。在许多雌雄异株植物中，高的含氮量将有利于心皮的发育，而不利于雄(蕊)花的发育。番茄中的碳水化合物不足，可诱导小孢子退化和花粉不育；而氮素不足则没有这种影响，并且这种情形至少在某些其它种类里，也是如此。

果实的发育，特别是肉质果实的发育，在生理上非常类似于营养生长。一般来说，碳水化合物和含氮化合物的不同比例，对于肉质果实发育的影响和它们对于营养器官发育的影响，是相类似的(第二十章)。在番茄中，即使在所有的条件都有利于果实发育时，如果氮素不足，就会导致形成细小的韧性的木质化果实。当含氮化合物数量充足而其它的生长条件又有利时，便发育成为大而多汁的果实。足够的水分供应，对于多汁类的果实最大限度地发育，也是必须的。

第二十三章 生长的相关性和生长的周期性

23—1 生长的相关性

正在生长着的植物，其每一器官的发育，都在某种程度上受着另一器官里占优势的生理过程所影响。故在结果期许多植物的营养生长，急速地停顿下来，这是因为正在发育着的果实，强烈地影响着发生在根系之中的活动过程。根系的大小及其活动，也同样地受到叶子光合活动的影响，而花和花芽的形成，也可能受发生在叶子中的生理过程所制约。这样的关系，通常是相互的存在于植物器官之中，叫做生长相关性，或简称为相关性。

生长相关性，不仅使一个器官影响到另一个器官，而且在组织甚至于在细胞之中，也有生长相关性的影响。植物体作为一个整体，协调地发育，就是由于器官和器官、组织和组织，以及细胞和细胞之间相关影响的结果。许许多多相关的影响，或多或少是连续地在植物的生长着的植物组织中进行的。但是，这一章的讨论，将几乎只限于某些已经知道得很清楚的植物器官之间相互影响的例子。

并不是所有的生长相关性，都是来源于相同的内部机理。某些是由于一个器官影响到另一器官的养分供应和分配。叶子影响根系就属这一类型的相关性。其他一些相关性，可能起因于一个器官对水分和矿质盐类的消耗大于另一些器官。

大多数生长相关性，显然是来源于激素或类似激素物质的影响。这类相关性的例子，在前面的章节中已经提及。

23—2 生殖和营养体发育之间的相关性

下面用番茄所作的实验，可以证明营养体发育和结实之间的相

关性。当把已花谢或摘去果实的番茄植株迅速地移植栽种时，则番茄便继续其营养体生长。但是，如果让果实依然留在植株上并长大起来，则营养体的发育和花的形成便逐渐地减弱，并不断有更多的果实开始发育。抑制这些植株发育的各阶段大体上是按以下顺序进行的：（1）由于开花而丧失其结实性，（2）减少花簇的数量，（3）花芽脱落，（4）茎部顶端的生长受抑制，随后停止，（5）除果实外，植株所有的部分最后都死亡。

果实的增大，抑制营养体的连续生长和花的发育，显然是由于植株中所有氮化物，实际上全都被果实所垄断的结果。另一方面，大量的碳水化合物，积累在果实和营养性的器官里。一般来说，可利用的含氮化合物愈多，则在抑制开花和营养体的生长之前，结成和发育的果实就愈多。在营养性器官死亡之前的任何一段时间里摘去果实，就能恢复营养体的生长和决定着第二个生殖发育的周期。

营养性生长和生殖发育之间的关系，在棉花中也做过同样研究。营养性的生长降低时，伴随有棉铃的形成，就是由于到达根系的碳水化合物数量较少的缘故。在叶子中合成的碳水化合物，大部分被运送到正在发育着的果实，从而导致根系获得的养分便相对地少。供应到根系的碳水化合物降低，就会显著地降低对矿质盐类的吸收，转过来又抑制营养体的生长。摘去果实，就使根系的含糖量增加三倍，并且大大地增加了对矿质盐类的吸收作用。

在花原体已经发育了一个相当时日的大多数植物里，可以看到结实和开花之间的相互影响。这对于多数夏季盛花的植物都是如此。例如，如果让香豌豆 (*Lathyrus odoratus*) 的花发育，那么开花就会很快停止，但如果不断摘除这些花朵，则花原体的发育和开花，就会在整个生长季节持续下去。所有有经验的花匠都知道，在很多花卉种类中（特别是一年生的），如果要维持继续开花，就必须定期地摘去花朵，让果实发育，就会立即抑制开花甚至使开花完全停止。

对刚才所指出的生长相关性最满意的解释，就是由于在植物内部，在营养比例上发生变化的结果。一般来说，大体上是起因于大

部分有用的养分转向正在发育着的花和果实，其它的器官便要忍受着养分不足，因而生长受到抑制。正在发育的果实和花朵都是高度活跃同化作用和呼吸作用的器官，因此，它们的成熟极大地消耗着供应的养分。某些相关性的影响，似乎是由于正在成长着的果实，实际上垄断了氮化物养料的结果；另外，看来多半是由于碳水化合物养分转向正在开着的花和正在发育着的果实的结果。

23—3 根—冠的比率

所谓作物中根—冠的比率，已有过许多研究。这个比率通常的计算方法，是用在观察的生长期所形成的枝条的干重，除以同一时期内所形成的根的干重。根—冠的比率，受着植物的地上部分和根系之间相互作用的影响。这个相关性的大小和类型，大部决定于植物所处的环境条件。例如，已经证明基质中硝酸盐的含量，显著地影响着植物根—冠比率（表 23.1）。

表 23.1 硝酸盐的含量对大麦根—冠比率的影响

基质中硝酸盐的含量	茎干的干重 (克)	根的干重 (克)	S/R 比率
低含量硝酸盐	9.64	1.81	5.33
中等含量硝酸盐	11.81	1.43	8.28
高等含量硝酸盐	10.55	1.17	9.08

(引自 Turner 资料 1922)

这个实验结果指出，随着培养液中硝酸盐含量的增加，根—冠的比率便一致地增加。在这个特别的实验中，根的绝对干重也随着硝酸盐含量的增加而减少，但并非是在由这些研究者所进行的实验中，都被看作是正确。根据许多其它的把植物的根部放在土壤中以及溶液培养基中所做的实验，也得到类似的结果。

硝酸盐影响根—冠的比率，可以根据硝酸盐影响植物内部养分分配的原理来解释。如果作为生根的基质硝酸盐含量很低，则大部

分硝酸盐，被吸收在根里用来合成氨基酸，在氨基酸合成过程中所需要的碳水化合物，是从叶子里转移来的。这些氨基酸的大部分，在根的生长期间被利用来合成原生质中的蛋白质。只有很少的一部分有用的含氮化合物，避开根部的利用，而以硝酸盐、氨基酸和相应化合物的形成，运输给植物的地上部分。因此，地上部分的蛋白质相应地不足。所以，植物地上部分的生长速度相对地缓慢，导致根一冠的比率相对地低。

但是，当供应的硝酸盐极其丰富时，总量被吸收硝酸盐总量中，只有小部分在根部被利用。以各种类型化合物出现的大部分氮素，都将被转送到植物的地上部分，此后，这些氮化物的大部分或全部通常就在那里被利用来合成原生质的蛋白质。由于这样的代谢条件有利于地上器官的营养性发育，使更多的碳水化合物和更多的蛋白质养分，被地上的分生组织所利用。正因为茎轴系统旺盛地营养性生长发育，碳水化合物养料被转运到根系的比例，就可能相对地少。因此，和枝条相比较，根系所获得的碳水化合物和蛋白质，似乎可能不足（因为蛋白质的合成要求碳水化合物和硝酸盐），从而使根部在生长速度上比之地上部分要相对地低一些。结果是根一冠的比率高于植物生长在土壤中硝酸盐不足时的比率。

由于降低光合作用速度，或任何其它原因而减少植物体内碳水化合物的供应，也同样影响到植物根一冠的比率。一般地说，顶部有用的碳水化合物数量减少，便会提高根一冠的比率，反之亦然。例如，生长在荫蔽中的植物，其根一冠的比率，要高于生长在阳光充足下的相同植物种类的比率。通常修剪能提高木本植物的根一冠的比率，因为在修剪之后，新的生长通常是特别旺盛的，结果有用的碳水化合物大部分已为新梢所垄断。根据同样的理由，由于任何一个原因使叶子脱落或者摘去叶子或顶梢（牧草，紫花苜蓿等），通常也会提高根一冠的比率。另一方面，摘去花朵，发育着的果实和发育着的芽，往往有利于根的生长，并可能降低根一冠的比率。按照一系列的推论，解释这种影响，类似于硝酸盐供给的多寡对植物根一冠比率的影响的实验所遵循的道理。

根一冠的比率，也同样地受着土壤中有有效的含水量所影响。一般来说，土壤含水量相对地低且土壤通气良好，则根一冠的比率较低，而相反的条件，这个比率便相对地高（表 23.2）。正如表中所指出的，根一冠的比率是以鲜重为基础计算的，但如果以干重为基础进行计算，本质上也是同样的关系。此表明显地指出，根一冠比率随着土壤中含水百分率增加而提高。土壤含水量在 20% 时，根系的绝对重量增加到最大值，随后便减少。土壤含水量较高时，根的生长发育被抑制无疑地是由于潮湿的土壤中通气不良的缘故。

表 23.2 生长在不同含水量的沙土中 17 天玉米苗的根一冠比率

以沙的干重计 其含水量 %	茎干的鲜重 (克)	根的鲜重 (克)	S/R 比率
38	3.63	4.95	0.90
30	3.54	4.21	0.84
20	3.36	5.18	0.65
15	2.35	4.90	0.48
11	1.56	4.30	0.36

(引自 Harris 资料 1914)

在光周期和根一冠比率之间的关系，也同样被研究过。一般来说，长日照植物在长光周期下，根一冠比率较高，而短日照植物则在短光周期下，其根一冠的比率较高。这个概念和以下的观察是一致的，即正在开花的或者带有幼果的植株，其根一冠的比率，要高于营养体的植株。其原因，可能是花朵和正在发育的果实垄断了养分物质；也可能降低韧皮部组织的形成（与开花有关系），使养分流向根系受到抑制。

通气条件不好，能降低大多数种类植物的根系生长。结果通常就会导致提高根一冠比率（表 23.3）；在生理温度范围内提高温度，也会提高根一冠的比率（表 23.4）。

表 23.3 含有不同比例的氧、氮通气性对于在液培中生长的番茄幼苗根—冠比率的影响

氧 的 含 量 (每公升毫克当量)	茎 干 干 重 (克)	根 的 干 重 (克)	S/R比率
0.05	1.31	0.23	5.88
0.15	2.44	0.53	4.47
0.25	2.68	0.70	3.86
0.5	2.78	0.74	3.77
1.0 ^b	3.11	0.78	4.05

^b 近似与大气中O₂的含量相平衡 (引自 Erickson 1946)

表 23.4 气温对胡萝卜根—冠比率的影响

温 度 °F	茎 干 鲜 重 (克)	根 鲜 重 (克)	S/R比率
50—60	13.6	58.1	0.234
60—70	22.1	76.1	0.290
70—80	14.2	29.5	0.481

(引自 Erickson 1946)

23—4 顶端优势

许多产生地上茎的草本植物，其长度的生长基本上或者全部地发生在主轴的顶端上面。虽然，在各个叶子的叶腋，都存在着侧芽，但是只要顶芽保持着旺盛的和持续的生长，通常就不可能由这些侧芽发育成为侧枝。然而，如果以任何一种方法或者用人工摘去顶芽或者损伤顶芽，就会立即引起一个或多个侧芽的发育。这种顶芽抑制侧芽的发育，便叫做顶端优势，并且一些种类要比另外一些种类明显。

例如，刚开始发芽的马铃薯块茎，如果顶芽迅速地生长，则侧芽通常就不会伸长。但是，如果用切开块茎的方法，把顶芽和侧芽分离，则这两种芽便以同样的速度进行生长 (图 23.1)。用 2-氯乙

醇处理块茎（破坏生长素的因子），也会同样引致侧芽和顶芽迅速生长。

顶端优势的现象，在许多真正顶芽形式的树木中，证明也同样存在。除非树木的顶芽受到毁灭和损害，否则在这些种类的树木中当年生枝条上的侧芽，通常是不能发育的。在老枝条节上的侧芽，则极其频繁地发生，这就表明，顶芽对侧芽的抑制作用，将随着侧芽和茎顶端的距离增加而降低。

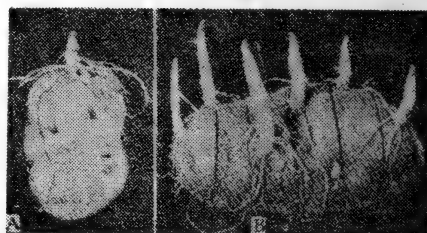


图 23.1 马铃薯的发芽生长

A. 一个完整无损的块茎顶芽 B. 用分隔切开块茎的方法所获得的侧芽和顶芽
(引自C.O. Appleman的照片 1924)

大多数松柏科树木和若干阔叶树树木，都也有一个主茎垂直地向上生长。但是，侧枝却是倾斜地笔直生长的，或者几乎是水平位置生长。如果主茎顶端受到破坏或者受到严重损害，则在顶端下面的一个节上或多个节上所发生的一个或多个（通常是全部）侧枝，便由于它的下方生长大于上方生长而逐渐地朝天向上方，以至于可以把这样的枝条，看作是近似于垂直位置生长，并常常使树木呈现出一个迭生状的顶棚。以后的垂直生长，也是依照如此重新定向的方法，去完成树木的侧枝生长。在没有受到损伤的树木中，其侧枝生长多少维持着一个水平位置，这明显地是由于在顶端生长的区域，以某种形式干预的结果。

23—5 顶端优势的机理

控制顶端优势，显然主要是由于内含生长素引起的。生长素是在茎的顶端部位的细胞中合成。如同上述提及，当这些顶端细胞从茎上切除的时候，则原先在这茎上被抑制的侧芽，通常便开始生长。如果在顶端细胞被切除以后，立即用含有生长素的琼脂或羊毛脂涂

上切除的茎末端，则抑制侧芽的生长，便如同完整无损的植株一样将继续下去。应用生长素可以维持顶端优势，可能启示着，在抑制侧芽的生长中，生长素是唯一起作用的东西。但是，新近的证据指出，在整个调节过程中还涉及到其它激素。

例如，已经知道，把细胞激动素应用到某些种类植物中被抑制的侧芽上，这些芽的抑制就被解除（即使茎的顶端原样无损）。如果只选择在某一植株的侧芽上，涂以细胞激动素，则只有这个被处理的芽开始生长。这表明，维持侧芽的抑制对解除侧芽的抑制侧芽，可能是由在芽内的生长素对细胞激动素的相对含量来决定（图 23.2）。

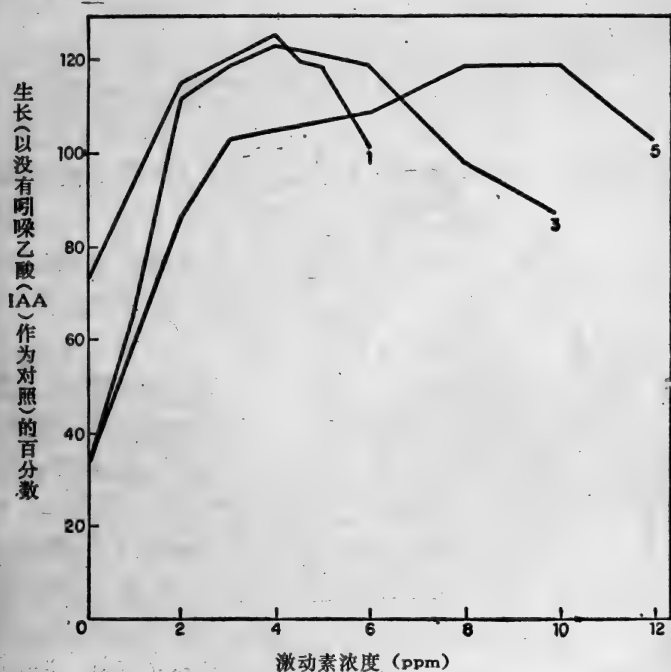


图 23.2 在不同的吲哚乙酸和激动素的混合物中侧芽的生长。培养基中含有1%蔗糖。实验是在吲哚乙酸为1, 3, 和5ppm中进行的

(引自 Wickon 和 Thimann 1958)

虽然应用细胞激动素，可以打破某些种类植物的顶端优势，但是，在用药物处理后，植株上的侧芽发育，并没有象摘去顶芽那样的侧枝伸长得那么快。在被抑制的侧枝用细胞激动素消除以后，把生长素用于这样的侧枝上，就可以使侧枝的生长速度，有摘去顶芽的生长速度那样快。这些在用细胞激动素消除抑制之前，生长素有抑制芽生长的作用，但当用细胞激动素消除抑制之后，就能促进相同芽的生长。在消除芽的抑制后，生长素第二次影响芽的生长，可以用赤霉素代替重复。如果这个芽不是首先涂上细胞激动素，则生长素和赤霉素都不具有任何外观上的消除抑制和促进生长的效果。

似乎有可能的是，经由细胞激动素实际消除抑制侧芽，要是没有细胞的大量伸长，也会有侧芽上新细胞的分裂。细胞的伸长期是在生长素和赤霉素共同控制下发生的。

23—6 形成层的活动

每年春天，树木最初生长的标志便是芽的膨大。随后很快便有芽的开放和幼茎的迅速伸长。但是，在老茎里，形成层细胞恢复生长非常缓慢，而在芽开放后，至老茎形成层细胞开始分裂和扩大之前，可能要经历很多天。形成层细胞的分裂和扩大，首先开始于接近茎的顶端。形成层活性的起伏从这顶端区域开始，然后向茎、枝条而至根部非常缓慢地向前推进。随着形成层活动推向基部，便有次生木质部和次生韧皮部组织的分化。多年前就已经知道，组织的分化是一个由开放着的芽朝向根部逐渐推进的过程，但是，直至发现激素之前，对这现象并没有提出过满意的解释。

已经有很多证据证明，形成层恢复活动是受激素所激活，激素来自于正在发育着的芽，并在茎部沿着基部的方向移动。在实验中把某些生长素溶液，施用在向日葵幼苗顶部的切口表面上，则如同无损的完整植株那样，能诱导形成层恢复活动，但是在只摘去顶端而没有用生长素处理的植株，则没有此种形成层恢复活动。同样地，把结晶状的吲哚乙酸引入柳树和其它种类的木本植物的形成层，就能

导致在插入结晶状药物之下方的形成层，迅速恢复活动。还有，已经证明苹果树和七叶树芽的生长素含量，在芽扩大时有所增加，并在当年生长季节的枝条伸长得最快之前达到最大值。激素移动从当年生长季节生长的部分，移向老茎部分，与形成层活动向下迁移相平行。

在草本植物中，也同样存在着形成层活动和开花之间的生长相关性。在植物茎部的整个长度上，形成层细胞迅速地分裂时，也就是植物强烈地营养和旺盛生长。当开始开花的时候，形成层细胞的活动就受到严厉抑制。继续开花时，形成层细胞的活动便继续减弱，直至在旺盛地开花的植株里，所有形成层活动的细胞已被看作分化为木质部和韧皮部组织时为止。形成层的活动，首先受到抑制的是在最接近于花序的部位，并从这个部位逐渐地向基部推进。花的形成和形成层活动被抑制之间的相关性启示着，激素机理在起作用。因为大部分营养性分生组织转变为生殖性分生组织时，生长素的产量便极大地减少，这可能是另外一种生长素调节生长的相关性。

尽管有令人信服的证据表明，生长素是生长的调节剂卷入刺激形成层活动，但赤霉素也同样被发现能有效地刺激某些植物的形成层活动。这种影响相关性也适用于某些木本植物（包括杨树、白蜡树和挪威槭）以及几种类型的草本植物。

23—7 叶和芽之间的生长相关性

据调查叶茂的枝条表明，在每一个叶腋中都有芽。叶子和芽位置之间的相关性，也适用于枝条的顶端，在那里每一个叶原基中心的上方，都发育有一个微细的芽。当叶子发生在一个奇异位置时，芽也同样地发生在叶子连接茎部处中心位置的上方。这种在叶和芽之间恒定相关性启示着，叶子对于芽的发育有着某些控制影响。在叶原基开始发育以后，芽便很快的发育，并可以检查出芽发育的最初形迹。但是，如果把幼小的叶原基小心割除，便没有芽发育。而且，如用垂直的切割方法，自茎的顶端把很幼小的叶原基局部分开，也导致在隔离的叶原基部分有芽的形成——而并没有在茎轴本部上面

形成。这一类型的实验证明，芽的发育是由叶子控制，而并不受茎轴因子制约。这种控制作用的机理还不知道，但是或许是一个激素型在起作用。

23—8 极 性

许多生长上的相关性是有极性的，也就是生长轴的两端，在发育上显示出显著的二型现象。最普通的极性例子可用插枝来证明，由插枝基部发育出根而由顶端发育出新梢。即使把插枝倒转过来保持在潮湿的大气中，根也只能由形态学上的基部发育，而新梢也只能由形态学上的顶端发育。但是利用相对高浓度的生长调节剂处理，则在茎的上端诱导根的形成也是不困难的（图18.7）。

尽管极性极其清楚地表明是形态学上的，但是所有这些现象基本上都决定于生理机理。许多植物的极性现象，大概是由于生长素或其它激素的极性运输引起。例如，插枝的极性，如果不是全部也是大部以激素为基础来解释。

生长素在茎部的移动，基本的方向是有极性的（第十八章）。移动的极性，显然与原生质某些主要的结构模式有关，而且不容易改变。在主茎形态学的上端，能诱导生根的那一部分，可以倒转过来并在倒转的位置上生长达一个星期，没有改变生长素由初始时的上端运至基部的极性运输方向。在三个或四个星期以后，新的极性才在逆转的位置上显示出来。于是，在这一部分茎上的生长素运输，才改变由初始时的基部运向形态学的上端（和开始时的运输方向相同）。茎的固有顶端至基部的极性是持久的，但在倒转过来的方向上新的极性也是同样会出现的。大概新的极性只限于在倒转的位置上的生长时期内所形成的细胞。

23—9 生长的周期性

一株植物或植物的器官，其生长的速度决不是每时或每天都

断地前进的，而是或多或少地经历着有规律的重复，通常是均匀的发生着日变化或季节变化。生长现象上的季节变化，在生长周期内的不同发育阶段，有定性上和定量上的差异。例如，大多数植物只有在它们生活史上的某个阶段才开花，而既不是只有营养生长，也不是在所有的时间内都在开花。生长周期性很明显例子，往往与环境条件的周期日变化或季节变化有着非常密切的联系，但内部因子，包括内生周期律（第二十二章）在许多周期性的生长现象中，也起重要的作用。

—23—10 生长的日周期性

所有活跃地生长着的植物器官，在其生长速度上都有日周期的特征显示出来。关于茎高的增长速度，幼叶的伸长和面积的扩大，以及果实直径的增长等方面的日变化，已经有过许多研究。这些研究指出，在一天中的不同时间内，生长速度显著地不同是普遍地发生在植物体内的。

在一天时间内，植物器官伸长速度的周期性变化，可以用限制因子律的原理解释。在每天的演变进程中，最初是一个因子限制，然后又是另外一个因子限制。在任何一个特定的时刻里，生长速度极大地为当时相对地最小因子所限制。温度、植物内部的水分关系和光是影响植物器官伸长速度日周期性的三个主要因子。

图 23.3 是描述田间条件下玉米茎轴和叶子的生长（伸长），可看作是日生长周期的一个例子。一般来说，伸长的速度和温度有非常密切的关系。因此，当植物内部水分供应不是很亏缺时，白天的生长要大于夜间，而生长在温暖的夜间，要大于寒冷的夜间。但是温度过高（超过 35°C ）显然也会抑制生长。在正午时，内部水分稍为不足就能降低生长速度。因此，生长速度通常具有两个高峰，一个在早晨另一个在傍晚。只有当植物内部的水分不足变得相对地严重时，最大生长才发生在夜间。尚未有证据表明光直接地抑制生长。

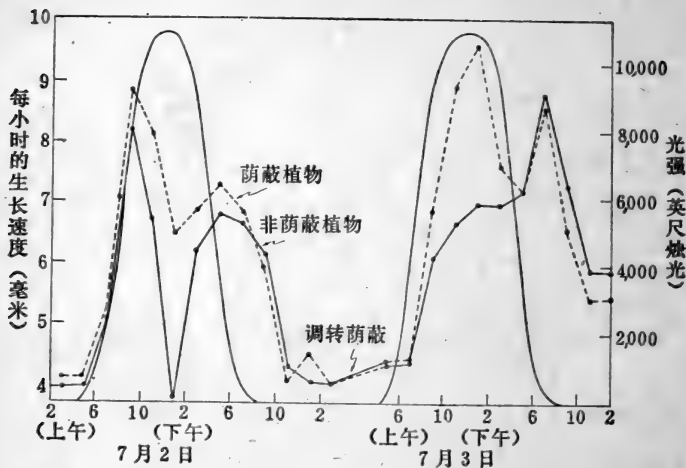


图 23.3 两株玉米（一株在荫蔽下，另一株没有荫蔽）在高度上生长日周期和光强度日循环的关系。第一天作荫蔽处理，第二天完全置于光照下的植株，然后又调转过来

(引自 Thut 和 Loomis 资料 1944)

在植物中，可能有种种日生长周期性的模式，这模式将由当时占优势的外界条件和内部因子的特定周期组合情形来决定。最快的生长速度（伸长或扩大），可以发生在夜间的不同时刻，在正午、早晨、午后、或者在傍晚之前。产生这些不同生长周期模式的条件，在上一节已经介绍过一些例子。在若干种类的植物里（包括玉米），甚至由于云块遮住太阳也能暂时地加快生长的速度。在某些条件下，内部的因子如养分的供应，对于生长的日周期性的模式，可能起着决定性的作用。

前面已经讨论过，温度和在一般程度上的内部水分亏缺，都影响到生长的变化。此外，应该认识到植株内部水分严重亏缺（如干旱的条件所引起）或者极端的温度（无论是过高或过低），都可能引起生长完全停顿。

光，也必须看作是和生长周期现象有关的因子。虽然已经知道光能直接影响生长（第二十章），但和它的间接影响比较起来，在田间条件下它对植物生长的影响，显然是相对地次要的。光影响植物的生长，主要是通过它影响植物器官的温度、蒸腾强度和光合强度而间接地起作用。植物置于强光下比之生长在荫蔽中的同种植物，其内部水分亏缺要特别严重得多，因为，通常光能提高温度和蒸腾强度。生长缓慢，就是由于植物体内水分极其不足的缘故。另一方面，光强度过低也可能会抑制生长，因为这样就会降低植物所进行的总光合作用。

计量植物器官的生长速度（伸长或扩大），有时由于这样的事实存在而变得错综复杂，即存在于器官中的成熟细胞，其膨压可以发生可逆性的变化，而体积将随着植物内部水分不足的程度而发生变化。细胞膨胀度的变化影响到外观上的生长速度，可以根据下面的实验结果来加以说明。当测定一整株番茄茎长度上的生长时，夜间的伸长显然要超过白天的伸长。但是，茎顶端的分生组织（在第一节间以上）的伸长在白天和夜间都近似相等。甚至当植物体内的水分相当不足时，这些分生组织的生长仍然能够持续进行（第八章）。在白天记录到的生长速度，要小于整株的实际生长速度，因为分生组织在长度上的生长，局部地被老茎部分的细胞体积皱缩所抵销。在夜间记录到的生长速度要大于整株的实际生长速度，因为除了分生组织在长度上的生长以外，在老茎部分还有细胞体积上的增加。还曾有报道过类似细胞膨胀度的可逆变化，对于棉铃（图 8.16）和其它果实外观生长的影响。

23—11 营养体生长的季节周期性

所有的植物，其营养体的生长速度，多少都明显地呈现出显著的季节变化。在温带地区，许多木本植物每年春季都恢复周期生长，这是季节进程中一种最奇观的生物学上的附属物。本文的讨论，几乎完全限于木本植物的季节周期性。

任何一种植物营养体生长的季节周期性，也象日周期性一样，决定于环境条件和内部因子。环境条件中，水分、温度、光照期的长短是特别重要的。已经知道，在营养体生长季节周期性现象中起着特别重要作用内部因子，有品种的遗传机构、激素的相关性、休眠、各器官的相互影响和内部水分的关系。树木的季节生长最显著的特点之一，就是在环境因子波动上的相对独立性。生长在干旱生境中的树木，其生长模式也可能和生长在适当地潮湿土壤水分充足附近之同种树木的生长模式极其相似。尽管低温可以抑制生长，但是许多植物在严寒季节结束之前的春季，便开始它们的生长，并在秋季和冬季的严寒来临很早之前，就停止了枝条的伸长。同样地，许多针叶树和落叶树的形成层活动，在环境条件变得不利很早之前，就已显著地降低了。这种生长周期性的季相，可能是在光周期控制下进行的。

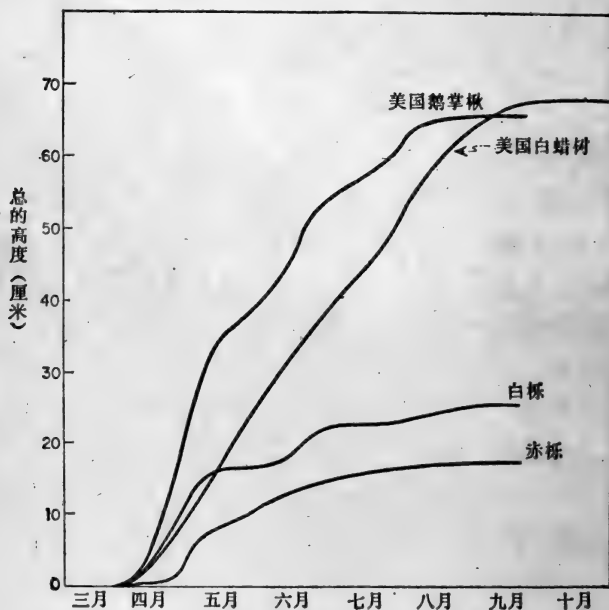


图 23.4 几种树苗在生长高度和季节的关系

(引自 Kramer 资料 1943)

图 23.4 可以用来说明几个种类的树木，在茎伸长的季节模式特点。随着早春温暖时刻的出现，便开始缓慢生长，在春天和初夏时，便迅速地生长，而在晚夏和早秋时生长便平稳下降。生长曲线的形状与环境因子不会有关系，也不随降雨不同而有可观的变化（除非下雨异常地延长和严重）。

在芽虽已发育但依然处于休眠的季节时，则许多种类树木的芽就不能发育为枝条或花朵。休眠时间的长短，极大地决定于植物的种类（第二十四章）。某些种类，在秋季初期就进入它们的休眠，而另外一些种类则依然保留到冬季晚期。温带地区的树木，一旦进入休眠它们的芽就很少再开放，而且一直到春天有利的环境条件到来之前，依然维持休眠状态。在早春和晚冬里，低温或许是抑制休眠芽发育的主要因子，虽然水分供应不足或者生长抑制剂的存在（第二十四章），也可能是一个因子。在许多植物中，光周期和温周期影响春天恢复营养体生长活动，也同样地起一部分作用。解除某些树木（如赤栎、美国枫香、桦木和山毛榉）芽的休眠，被看成是由于长日照条件所引起。芽本身的状态，似乎实际上是对日照长短变化所作出的反应。这和在许多种类树木中，诱导芽的休眠被看成是通过叶子对秋季缩短光周期所作出的反应成为很鲜明的对照。

春天，在树木茎上由芽发育为新梢，并不总是一个连续的过程。在如同樱桃和柳树这样的树木里，叶子露出是相对地早的，而生长过程通常是间歇性的。在这个季节里，温暖的气候期与寒冷气候期常常是交替出现。因此在一系列短枝上发育枝的伸长，在不利的寒冷气候出现时，每次短暂的生长便停止。在山毛榉和山核桃这样的种类里，顶端的生长非常类似于一个连续的过程，它们的生长是在晚春开始的。在有利的条件下，这些种类树木，实际上全部茎的伸长和新叶梢的发育，在生长期內只有两至三周。这些种类树木春季短暂生长的终止，明显地是内部因子引起的，往后整个夏季或大部夏季时间，环境条件对生长往往是有利的。

某些木本植物的茎部（黄栌、栎木、臭椿等）并不是按上述描述的确切方式生长，但在整个夏季或大部分夏季时间能持续地伸

长，叶子一片接一片的产生，只有当环境条件不利的时候，才中断活动。某些这样的木本植物在严寒来临之前依然没有停止生长。

在某些条件下，树木茎上的芽，其开放和形成都是在同一个季节完成的。这种情况在某些种类比另一些种类出现得更普遍，而幼树和灌木又比老树或许更容易发生。由于病害、昆虫破坏、干旱和晚霜或任何一个别的原因而使树木落叶的季节来得较早，通常会导致在当时季节发育的芽再开始生长。在潮湿多雨的夏季，在许多种类的木本植物中，频繁地发生着由当时的芽发育成为梢枝。栎树，特别在幼龄时，在一个生长季节里，普遍地有两个或者更多的连续梢枝的发育。当在栎树茎上的顶芽，在它形成的季节里继续生长时，在同一部分茎上的侧芽，通常也继续生长，并发育成为侧枝。栎树 (*Quercus phellos*) 在一个生长季节里，可以产生三个或者更多的同样木质主茎的延长部分。但是，几乎总是当季树木茎上的芽继续生长时，在芽完全形成和它们继续活跃生长期之间，有一个很短的冬眠期。

如同前面描述过的，树木中形成层的生长，通常是在开放芽附近开始，并且逐渐移向根部方向。形成层开始在幼龄细枝条中活动到形成层在树木较老部分恢复生长之间，可能要经过一个星期以上的的时间。在夏季，大多数木本植物茎的次生加厚，一般要晚于当年生枝条的伸长（虽然通常是在降低速度的情况下进行的）。在幼龄细枝中，形成层的活动在夏至前后通常便停止，而在老茎则直至晚夏或初秋仍在活动，在根里则往往还可持续到冬季。

关于植物根生长的季节周期性，比地上器官的季节周期性了解得更少。显然在根里很少存在着一个固有的休眠。根生长的季节周期性大概多半是由环境条件所制约。在寒冷的气候中，根的生长很少或者没有在冬月里进行，例如，一个研究者指出，在比较寒冷的新英格兰州 (New England) 的美国五针松根部，不能在11月中旬至4月初生长。在温暖的气候中，至少在某些种类里经过冬月时，根部可以伸长，如苹果和榛。

23—12 营养体生长和生殖生长的循环周期性

季节周期性变化的例子，包括生长速度上的主要变化，上面已经介绍过了。生长周期性，不仅可以用定量生长的季节变化来表示，而且还可以根据某些器官在生活周期中的某一个阶段发育，和另外一些器官在另外一个阶段发育的季节变化来表示。在植物定性生长方面，最显著的周期性，就是已经在大多数种类植物中揭示出来的营养器官和生殖器官的循环发育。应该注意的是，开花是由于光周期的季节变化所引起的反应，这在第二十二章中已经详细讨论过了。

所有一年生植物种类的季节周期性均相似，而且包含的顺序是：(1) 种子萌发 (2) 营养体的发育 (3) 开花和结实，且至少在后一个阶段，通常伴随着逐渐降低营养体的生长 (4) 衰老 (5) 除种子外所有的器官均死亡。所有这些种类，只有依据它们的种子才能确定是多年生的。

但是，一年生植物的季节周期性，决不是一成不变，而是可以通过种种方式改变的。正如前面指出的那样，把花或果实摘去，或两者同时摘去，往往会导致加速营养体的生长或恢复营养体的生长。同样，衰老开始时，光周期长短的改变，往往会引起恢复营养体的生长。

在所有的二年生植物中，营养器官和生殖器官的周期发育是相似的。这一类型植物，在它们头一年的生长季节时，只作营养体上的生长，并以形成地下器官来渡过冬天。许多二年生植物的叶子能抵抗寒冷，并渡过当年冷季仍活着而没有受到损害。在第二年的生长季节里，营养体的生长通常是重新开始的，但是，不久以后大部分或者全部就被生殖生长所代替。在种子和果实形成后，紧接着植株就死亡。如同一年生植物一样，二年生植物普通生活周期能够为各种环境条件所改变。例如，许多二年生植物，当生长在比正常地作为二年生植物的气候更为温暖，或者雨季更长的气候里，就能改变为一年生植物。通过利用赤霉素处理 (第十八章)，可以把许多二

年生植物改变为一年生的生长模式。

在多年生的植物里，其生殖发育和营养体生长的周期模式，极大地不同于生活只有一个或两个生长季节的植物。下面讨论的主要是属于温带地区的植物。

在许多多年生的木本植物里，花的发育是在恢复营养体的生长之前的春季里，或者在带有新叶梢枝的早期发育阶段里同时进行。具有这一类型周期性的植物种类，包括许多果树（桃子、樱桃、苹果等）和许多森林树木（榆树、槭树、栎树、美洲栗、三角叶杨等）。在某些树木里，如桑树由在本季梢枝的叶腋分生组织发育成花，开花发生在营养体最旺盛生长的季节里。在许多其它的多年生树木里，直至旺盛的营养体生长接近或完全结束后，花仍未有发育。在当年生的季节梢枝的末端上，着生顶端花序的许多种类，就是这样种类的树木，如紫丁香、七叶树属和欧洲七叶树等。

如同木本植物一样，在多年生的草本植物里，花的发育可能是在相同的生长季节里于营养体的生长之前发生的，也可能与茎和叶子一道发育；或者只有在接近营养体的生长末期才能发育。第一类型的生长周期性的植物，通常是很少的，只在某些春季开花的植物里看到。第二类型的生长周期性也是许多春季开花的草本植物的特征，但却不只限于这一类植物。第三类型的周期性的植物，在夏季或秋季开花植物之中是特别普遍的，也是在营养茎上产生末端花序的所有种类的特征。

23—13 热带植物营养体生长的周期性

关于与热带植物相关的周期性生长模式，所做的工作是相对地少的。有少数研究揭示出，至少在某些热带植物里是通过生长期（通称新枝期）和继后的休眠期（通称潜伏新枝期）进行的。新枝期包括叶子的扩大和节间的伸长。例如，在可可树里（从它那里可以获得巧克力和可可粉的树木）大约 22 天新枝期和大约 43 天潜伏新枝期交替地进行。这种交替相持续地贯穿于全年之中，尽管正常地生长在

那里的光周期和温周期上的季节变化,大都没有或完全没有范围的。

当把可可树,于实验室之中培养在不变的环境条件下,虽然潜伏新枝期大大地缩短了,但依然维持着它们的交替期。植物在所做的实验期间并不同步,也就是说,某些植株处在新枝期,而邻接的植株却处在潜伏新枝期。在不变环境中生长模式不变,这一事实证明了这种植物枝条生长周期性,是受内生周期律所制约。

23—14 叶色季节周期性

在温带地区,最显著的并且通常是奇妙的生长周期性,就是落叶树种在落叶之前的秋天叶色。在秋天里,叶色的转变作为一般的看法不是由于寒冷影响的结果。实际上,早期寒冷由于叶子被损害或严重地受到损伤而使叶子的色素到达充分显色之前,就大大地减弱了秋天叶色的光泽色彩。显然秋天叶色所经历的一系列变化大致如下:在晚夏或初秋叶绿素在叶子里的合成已经停止,而叶绿素的破坏作用显然早已以很快的速度进行了。当叶绿素消失时,剩下的黄色——胡萝卜素和黄色素(第十章)便变得明显起来。在这个季节里,许多植物叶子的黄色(鹅掌楸、杨树、槭树、桦木等)就是由于叶绿素消失,而使原先在夏季时就已经隐藏有的黄色素得以显露出来的缘故。在某些叶子里,如山毛榉显示出金黄色,是因为在它细胞中除黄色素外尚有一种褐色素存在(或许是单宁)的缘故。

但是,在大多数秋景中,最明显的颜色就是如同在红花槭、糖槭、许多栎树、漆树、株木和美国紫树等植物叶子中发育的各种各样的红色和紫红色的色彩,它是由于在这些植物的叶细胞中有花青素苷(第十四章)合成的缘故。在寒冷但并非结冰低温时明亮、晴朗、干燥的气候有利于秋季花青素苷的发育。

23—15 脱 落

叶子在秋季自落叶树和灌木的茎上脱落,是温带地区植物显著

的周期现象。叶子脱落，是在附着于茎上的叶柄的地方产生的。叶子脱落的现象，是双子叶木本植物所具有的特征，但也发生在某些草本植物里如洋紫苏、秋海棠、倒挂金钟等。不过大多数草本植物，甚至在它们死亡以后仍然保留叶子，而只有由于腐烂或者与植物机械地分开才消失。在许多草本植物里，大部分或者全部叶子保留至整个枝条系统死亡以后才消失。

叶子脱落和称之为离层有关系，是由一层或多层细胞组成的，那是在叶柄基部附近横过叶柄而作横向分裂的延长带（图 23.5）。这一细胞带，在叶子达到充分大小之前已在叶柄上形成。“脱落层”（离层、脱离带）一词，适用于叶柄这个部位，是因为在落叶时叶柄细胞的分离是在这一带的细胞之间进行的。离层的细胞分离，是由于胞间层（中层），以及常常还有这些薄壁细胞的纤维素细胞壁被分解的结果。在离层的细胞分离以

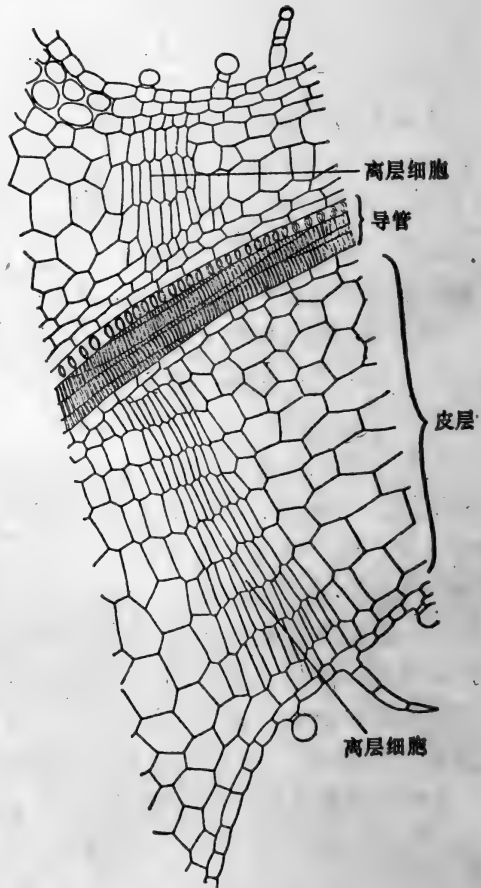


图 23.5 表示洋紫苏 (*Coleus blumei*) 叶柄基部离层的纵切面图

后，叶柄只依附在维管束分子上。在重力吸引或者风的压力下，不久叶子便从植株上突然脱下。维管束破裂折断部分，为树胶或侵填体所填塞。

已经很广泛地被接受的观点，是在叶子脱落现象中离层的作用是很重要的。但是，至少有三个方面的证据对这种观点提出一些疑问。

(1) 有些植物没有离层，但叶子也很容易脱落；(2) 有些植物有离层，但叶子并没有脱落；(3) 有些植物通常发现离层，但在离层形成之前就可以诱导脱落。可能是离层在木栓层形成中的作用（在叶子脱落后由木栓层覆盖叶迹），比完成脱落本身更为重要。不管离层的作用如何，当它存在时，叶子从植物茎上脱离时的位置是不变的。

落叶植物种类所发生的脱落过程，可能是由植物所处的环境条件的变化所引起。如土壤的含水量、温度、光照强度和光周期等在脱落中可能都起作用。由于干旱条件引起植物内部水分不足，常常导致早期落叶。低温也可以触发某些植物的叶子脱落。极端阴蔽而降低光强度，是导致早期落叶的另一个因子。栽培在过分密植条件下的某些农作物，其下部和内部的叶子脱落，被看成是植株之间没有光线透过的缘故。许多木本植物，在自然脱落过程中光周期长短或许是一个重要因子。短日照条件刺激脱落而长日照条件可能延缓脱落。近街道的灯光等于人为地延长了日照，那里的树木落叶较迟就是长日照条件延缓叶子脱落的一个很令人信服的例子。

23—16 脱落的机理

当把洋紫苏叶子的叶片部分摘除时，叶柄残干便很快脱下，即使讨论中的叶子在摘除叶片时是相对地幼龄的也依然如此。如果把含有生长素的羊毛脂涂上已经脱掉叶片的叶柄残干上，那么叶柄残干就被延缓脱落。这一类的实验，被看成是证明了通过幼龄的完整叶片能正常地合成吲哚乙酸（IAA）而延缓叶子脱落。当把叶片摘去时便断绝了生长素的来源，接着叶柄脱落。这一观点被这样的事

实得到进一步证实，即恰在叶子正常脱落之前，内源生长素的含量便大大地降低了（图 23.6）。

上述观点经过后来修改提出了生长素梯度理论。这个理论提出叶子脱落的临界因子，不是叶子本身生长素的绝对含量，而是在脱落带叶片这一侧中的生长素和在脱落带茎那一侧生长素的相对含量，才是叶子脱落的临界因子。当叶片这一边的生长素含量高于脱落带茎那一边的含量时，叶子将不会脱落。当生长素的含量在脱落带的两边近乎相等时，或者在茎一侧较高时，将发生叶子脱落。作为这一理论的实际证据，是把生长素涂在摘除叶片的脱落带叶柄一侧时，便能降低脱落的速度，但是，如果把生长素涂在摘除叶片的脱落带茎之一侧时，便能加快脱落的速度。自然条件下，脱落带茎这一边生长素的含量由于生长素从茎的顶端运向基部，或者由于生长素从植株顶端附近的幼叶运向基部而维持其浓度不变。在脱落带叶片一侧的生长素，其来源只是叶片本身而已。根据这一生长素梯度理论，当叶子成熟时叶片生长素含量降低（图 23.6），而导致脱落带叶片一侧生长素浓度降低，于是引起脱落过程。

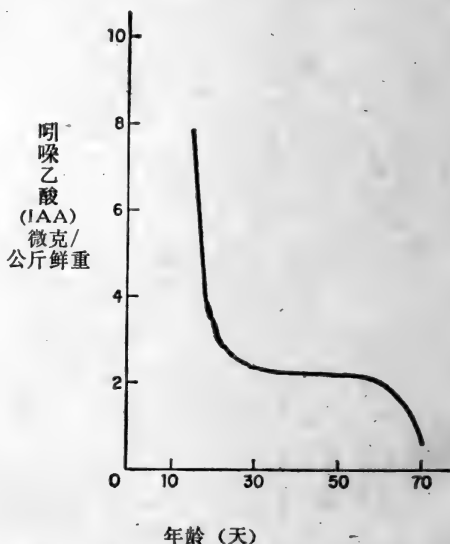


图 23.6 菜豆叶片内生长素的含量随叶片年龄而变化，叶片充分扩大需要近似30天。最初显示出衰老症状要近似60天

(引自 Skoji 1951)

促进脱落作用的生长物质——脱落酸 (ABA) 的发现 (第十八章)，表明脱落作用并非完全在生长素控制下进行。幼小的正在发育

的叶子，显然并没有脱落酸，但却存在于衰老的叶子里。利用脱落酸处理能促使各种植物的叶子、花和果实脱落。引起脱落需要应用相当高浓度的 ABA，这一事实使某些工作者认为，这一化合物在自然脱落过程中的作用，并不象最初发现时普遍地认为那样重要。在衰老的叶子里，ABA 的含量增加究竟是因为衰老还是脱落过程的结果，依然是不清楚。是不是 ABA 随着细胞分裂素的增加而增加呢（已经知道细胞分裂素能延迟衰老），也还是没有解决。

早就已经知道，应用乙烯气体处理，能促使叶子迅速脱落。虽然乙烯在脱落中起作用的机理，仍然不完全清楚，但是在与纤维素酶活动度有关的工作中，至少暗示着乙烯有可能起作用。已经发现在脱落时，脱落带中纤维素酶的浓度，和接连此带任何一侧的组织相比较要高得多。假定纤维素酶也和果胶酶一样（已有报道这酶产生在脱离带），能把脱落带中的细胞壁成分分解，从而使这个组织的机械力量变弱，并因此促进脱落过程。已经发现应用乙烯处理，是使脱落带纤维素酶浓度增加的原因（表 23.5），但是这些结果并不能证明内源乙烯必然在引起增加脱落带中纤维素酶浓度中起作用。

表 23.5 在菜豆（云扁豆）(*Phaseolus vulgaris*) 幼苗中切取部分的纤维素酶的活动度

部 位	纤维素酶的相对活动度
叶枕组织（不处理）	19.35(±0.05)
脱落带（不处理）	40.55(±2.50)
叶柄组织（不处理）	20.10(±4.05)
脱落带（不用乙烯处理）	38.8(±3.9)
脱落带（用乙烯处理后24小时）	62.6(±1.8)

（引自 R. F. Horton 和 D. J. Osborne 资料）

23—17 叶子以外的其他器官脱落

叶子不是植物脱落的唯一部分。在复叶中，各个小叶通常是一

一个脱落，留下叶柄附着于落了叶的植株上。随后，在相对地短的时间内，叶柄一般也会脱落。同样，芽鳞、花序、花瓣和果实也会由于脱离过程使它们从植株母体上分离出来。某些木本植物茎的一部分，也会脱落。在许多木本植物中，如榆树、樱桃、桦木和椴树在春季生长期结束后，多叶茎的顶芽便脱落。这些树木，在下一个生长季节中茎的持续延长，是由恰在脱落位置下方的侧芽代替的，这些侧芽的机能在本质上也象顶芽一样。松树和某些其它针叶树种，具有类似针状的簇生叶子，每个簇生叶附生在一个短枝上。这些树木的叶子脱落是整个短枝成簇地脱下的，而不是各个针叶分别脱落。在另外一些树木里（栎树、三角叶杨）有相当树龄和直径的木质茎的一部分，往往也会脱落丢失；在某些类型的针叶树中，如落羽杉 (*Taxodium distichum*) 和海岸红杉 (*Sequoia sempervirens*) 等，单个叶子不能从树上脱落，而是带有许多叶的枝条脱落。

果实脱落的现象，给园艺家带来某些实际上的难题。例如，苹果在能收获前落果，就会大大地降低品质。给予叶子某些生长素和类似生长素化合物处理，可以延迟叶子脱落，这一事实暗示着这些生长素对于果实也有类似的作用。在采收之前，用萘乙酸喷射到梨和苹果上，对于延迟这些果实自然脱落有着特殊的效果。由于这样处理的结果，延迟果实脱落的时间可以达一个星期以至更长时间，延迟脱落的时间长短，随着果实的种类和占支配地位的环境条件不同而有很大的差别。延迟果实脱落，可以延长采收期，并可使果实在采收前在树上达到充分成熟提高品质。

第二十四章 萌发和休眠

24—1 种子的结构

在第21章中，已经对种子的发育作过些详细讨论。所有的种子都是含有一个胚的植物，它是由一层，或更通常是两层种皮包围起来的。种皮起源于胚珠的珠被，而且在外部结构上往往显示出这种起源的痕迹，甚至于在成熟的种子里也是如此。其中包括种脐（代表种子附生在珠柄上的位置）、珠孔（常常在成熟的种子里保留着）和珠脊（珠柄的遗迹，在某些类型的种子中它附生在种皮上）。当只有一层种皮时，则这层种皮通常显示出硬而木质化，但当有两层种皮时，则内层几乎必定是薄的和膜质的。

在不同种类的植物种子中，胚的形状和大小是显著地不同的，但是所有成熟的胚都是由一个或多个子叶、一个胚芽、一个（下）胚轴组成的（图24.1）。子叶的数目在不同的种子植物类群中是不相同的，可以从一片（单子叶植物）到两片（双子叶植物）以至达到15片之多（在某些针叶树的胚里）。子叶普遍地被看成是比叶子有着不同解剖学上的来源，而且在外形上也大大地有别于同一个种类植物的营养叶。子叶着生在短而粗大的类似茎的胚轴—（下）胚轴上端附近。胚芽或胚胎的芽，通常位于子叶的上方或者子叶着生的（下）胚轴的上方。胚芽是由具有种种不发育的营养叶的分生组织构成的。植物的初生根是由下胚轴的下端发育而来的。这些结构可以在扁豆萌发阶段中看到，如图24.2。

在许多种类的植物种子里，还有一个胚乳（图24.1C、D）。这个胚乳是由胚乳核发育来的，往往含有相当数量的养分。在没有胚乳的种子里（如豆科植物），子叶通常是扩大的，并含相当数量的

贮藏养分 (图24.1A、B)。某些种子含有外胚乳, 它是珠心的遗迹。在裸子植物里, 称之为“胚乳”的不是真正的胚乳而是雌配子体 (图 24.1E)。

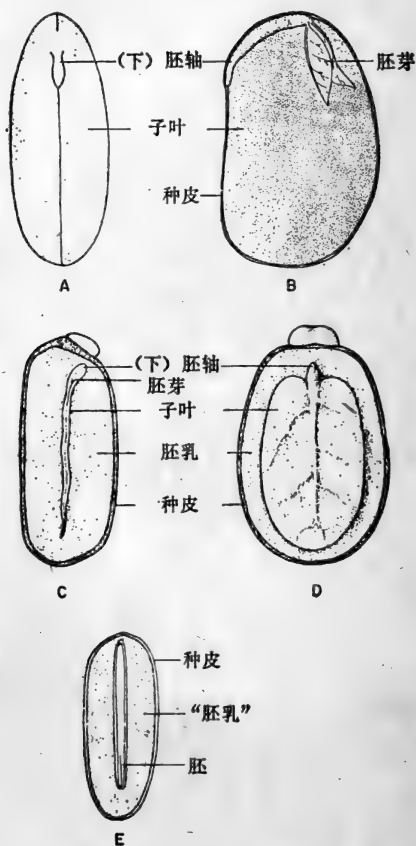


图 24.1 种子的结构

A. 剥去种皮的扁豆种子 B. 剥去一片子叶的扁豆种子 C. 从中央纵切面看的蓖麻种子 D. 剥去胚乳直至初生子叶的蓖麻种子 E. 从中央纵切面示的松树 (*Pinus edulis*) 种子

就种子萌发的实际机理而论, 可以看到有两个主要种子类群, (1) 子叶从种子里露出来, (2) 子叶依然永久地留在种子内。



图 24.2 扁豆 (*Phaseolus lunatus*) 种子萌发的步骤

大多数双子叶植物和某些单子叶植物的种子，如洋葱属于第一类群的种子，而牧草种子和某些双子叶植物的种子，如豌豆和栎树属于第二类群种子。

1. 子叶露出来的种子

在扁豆 (*Phaseolus lunatus*) 种子萌发时所发生的一系列变化，可以作为这一类群种子的典型例子来描述 (图24.2)。萌发的种子开始于种子显著膨大，并常有穿破种皮。此后由 (下) 胚轴的下端发育而来的初生根显露出来，并成为胚和外部环境接触的第一个结构组织。当初生根向下扎进土壤时，侧根和根毛便开始发育。此后下胚轴迅速地伸长，子叶离开土壤向上进入空中，并在胚芽的两侧分开成为大致水平的方向生长。接着胚芽活跃地生长，形成幼苗的营养叶和茎。由于菜豆种子没有胚乳，所以在萌发期所利用的养分，大部是从积累在粗厚的子叶中获得。

2. 子叶不露出来的种子

豌豆种子结构上极似菜豆种子，但它的萌发习性却很不相同。

它没有(下)胚轴的伸长,而子叶依然留在种子里。在萌发过程中也很象菜豆那样,初生根伸长得很早。随着上胚轴的快速伸长,胚芽穿过土壤向上伸出来,上胚轴一茎的部位是在子叶和第一片真叶之间的地方,换句话说,就是第一个节间。这一类型种子的萌发,也可以用栎果揭示出来(图24.3)。

已经知道属于这一类型萌发习性的还有许多单子叶植物的种子。例如,在玉米种子的萌发中,由胚轴下端发育而来的初生根,穿过胚根鞘和子粒壁(果皮)生长出来。当初生根伸长的時候,侧根便立即露出并在所有的根上面,在伸长区正后面上开始发育出根毛。单子叶(小盾片)依然留在种子内,并作为吸收器官起作用,可把贮藏在胚

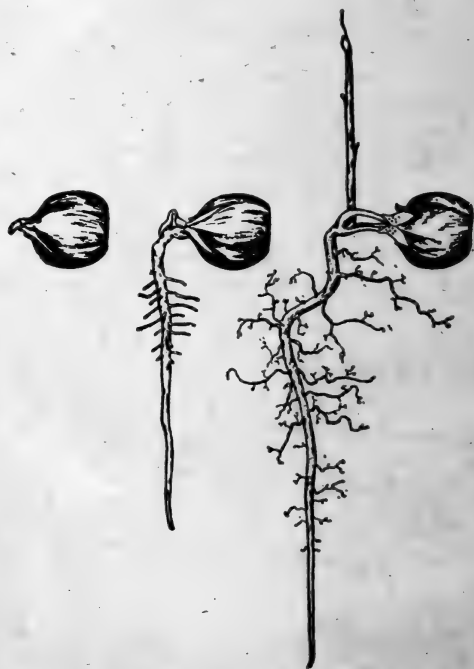


图 24.3 赤栎槲实 (*Quercus borealis*) 萌发的步骤

(仿 Korstian 1927)

乳内的可溶性的养分,运向正在迅速地扩大的胚的组织中去。初生根露出后不久,胚芽和完全包围着它的胚芽鞘越过子粒壁向外生长,并且由于在胚芽下面的主轴区伸长而使它朝上生长。大约在胚芽鞘突破土壤表面的同时或其后不久,第一片营养叶穿越胚芽鞘的顶端伸进空中接受阳光。

24—2 萌 发

许多种子在萌发之前，要经过一个休眠期。虽然休眠一词，通常在含糊其词的意义上适用于不能萌发的种子，但在严格的意义上只适用在由于某些内部的原因，甚至当所有的环境条件显然对于萌发最适宜时，也不能萌发的种子。静止期这一术语只限于用在由于这样或那样的环境条件对萌发不适宜而不能萌发的那些种子。例如，拟购作春植在园中用的小包种子，很可能是一种静止期的种，故必须要略作湿润处理，以利萌发。

前段，我们已经从解剖学的观点，简单地叙述了种子的结构成分。在讨论萌发过程之前，再评述一下种子在生理学意义上的概念是适当的。

在种子萌发之前，种皮是干的，它大致上是由非生活细胞构成的相对地坚硬的组织。种皮细胞和胚乳（如果存在的话）细胞一样，对于胚的向外生长是一个障碍。在某些类型的种子里，种皮对水分和氧气向内渗透也是一个障碍。因此，如果要使种子萌发，必须要使胚乳或种皮能够透过水分和氧气，还要使胚根能够穿透出去。

除了种子中的子叶部分外，胚大体上是由潜伏状的分生组织细胞所组成。在休眠的种子中，这些胚细胞是以很低的速度进行呼吸作用的，并且大致上不进行分裂。为什么这些分生组织的细胞不分裂和不扩大呢？回答这个问题可能涉及以下几个方面。（1）水分不能达到胚细胞，因此依赖于由水分进入而引起膨压的细胞生长不能发生，（2）在这些细胞中，可溶性的呼吸养分的数量相对地少，积累在胚和胚周围的细胞里的养分，大部分是以高聚合物的形式存在的，这些化合物在呼吸作用可以利用之前必须经过水解作用，（3）在胚细胞内的有氧呼吸可能受到抑制，因为干燥的种皮细胞比之潮湿的种皮细胞，对于氧气透入一般数量更少，（4）种子细胞内含有抑制剂，它关闭了胚细胞生长所必须的某些重要的代

谢途径，（5）活跃的水解酶类（消化酵素）的含量，在干燥的种子中是相对地低的，（6）硬种皮细胞对胚的生长引起天然障碍。

如果要使种子萌发，必须以某些方法克服上面那六个限制胚生长的条件，也就是（1）水分必须达到胚细胞，（2）不能供呼吸作用所利用的养分，必须进行水解，（3）必须要有足够数量的氧气抵达胚细胞，（4）必须除去或抵消抑制剂（如果存在的话），（5）必须增加水解酶的活性，（6）种皮必须有助于正在生长着的胚穿透。在绝大部分的主要类型的种子里，可以把种子简单地堆放在潮湿的基质上，用以克服这六个直接的或间接的限制胚生长的因子。但是在某些类型的种子中，即使供给水分也依然停留在休眠状态。这就表明在这些种子中，不能用供给水分的方法去消除各种限制萌发的因子。对于这一类型的种子，必须用某些其它的改变种子环境条件的方法去消除限制萌发的因子，如同下面在更充分地讨论这些因子时将要提到的那样。

24—3 水分和萌发的关系

水分的吸收和渗透

水分从土壤颗粒中进入种子细胞内，是以土壤水分势负数值小于种子细胞内的水分势负值为条件的（第5章）。通常在干燥种子内，水分势的负数值是很大的。由于这样一个原因，水分一般地能从土壤中进入种子，即使土壤的水分势值稍为低于土壤的田间持水量也是如此。对于某些种子来说，只要来自极度润湿的空气水蒸汽，就足以引起种子的吸胀作用，并在其后萌发。水分进入干燥种子形成相当大的吸胀作用力，这吸胀作用力往往足以劈开种皮。因此，在某些种子中可以用这种吸胀作用裂破种皮的力量，消除种皮对于胚胎发育的自然限制作用。如同后面所讨论的，在其它一些种类里，种皮的破裂不是由于吸胀作用力引起，而是由于初生根生长所引起的内部压力，或者由于酶消化种皮和胚周围的其它组织而使种皮破裂的缘故。

某些完整无损的种子不能透过水分，因此不能发生吸胀作用。对这些种子只有划破时才能萌发。划破这一词语，指的是需要任何化学的或物理的方法处理，以使种皮变软或破裂。擦伤和弄破种皮，常是农业工作者用以提高这些种子发芽百分率的方法。用浓酸液浸泡是使某些种子种皮变软的另一种方法。在自然界里，这些种子的种皮由于土壤中的细菌和真菌的作用而常常被剥蚀和软化，当种子经过鸟类和其它动物的消化道时，其种皮也常被剥蚀。

一般认为，划破可导致萌发是因为划破后水分能透过种皮，而在未破之前是不可能的。但是，对于某些类型的种子来说，划破之所以导致萌发也完全可能是因为划破助长了含在种子内的水溶性的萌发抑制剂分解的缘故。

有种皮的种子是相对地不透水的，如三叶草、苜蓿、刺槐、皂荚、牵牛花以及各种浆果。

水和酶的活性

有两个因子有助于维持干燥种子休眠，这就是：1) 直接地为胚细胞所利用的呼吸养料分子相对地少，2) 通常活跃地水解酶类的含量很低。让我们考虑，这两个相互作用的因子，怎么样能够用简单地把水渗入种子的方法来克服呢？在休眠的种子内活跃的水解酶的相对浓度为什么很低呢？其原因可能有两个：(1) 已经存在的酶分子，可能是一种非活化的形式，(2) 导致新酶分子合成的代谢途径可能受到阻碍。

已经知道，某些脱水蛋白质的水合作用，能够改变一般的分子结构式。可以设想，当酶是一种水合形式时，非活化的脱水结构的酶分子，可以变成活化的酶分子（即能催化一定的代谢反应）。如果这是真实的，那么水就可以直接地把酶活化。

在新酶分子的合成中，水分也同样间接地起作用。一个途径是，某一特定酶的合成之所以受到阻碍，是因为DNA密码（那是直接合成这一特定酶的）被抑制，因而不能复制mRNA的缘故。虽然我们现在还不了解抑制作用是怎样被解除的，但设想在可能的范围内，特殊类型分子的水合作用，会间接地直接地触发一系列变

化，从而导致解除抑制作用。如同后面将要讨论的，我们有理由认为在一系列变化中，植物激素可能是导致酶活化的中间媒介。

在萌发中牵涉到的水解酶类，基本上有两个主要类型：1) 分解贮藏在种子内的养分的酶类，2) 水解细胞壁成分的酶类。

在把非呼吸和非同化形式的贮藏养分转化成为呼吸的和同化的形式方面，酶的作用是重要的。把多糖转变为单糖，然后进入糖酵解途径，就是这种水解作用的典型例子。此外，脂质的水解作用也可以产生碳水化合物和其它呼吸有机分子（第14章）。由于水解贮存养分所产生的某些产物，不能用于呼吸，但可以运到正在生长的胚的新形成的细胞，在那里用来同化成为新的细胞成分。在某些种子中，贮藏养分基本上存在于胚乳组织中，而另外一些类型的种子，贮藏养分主要是存在于胚本身的子叶之中。

酶对于细胞壁成分的作用是重要的，因为由于酶促反应的结果，使得组成自然障碍胚根突破的种皮细胞，或胚乳细胞，或这两类细胞软化。另外似乎是来自于这个水解作用的产物，进入呼吸途径，而更多的只是运输到新的正在生长的胚细胞，并在那里参加再度同化。

水分除了对水解酶本身的任何可能有的影响之外，还应当想到水分在水解作用过程中，还可以作为反应的化学成分起作用。

24—4 光和萌发

在第20章里，已经讨论过光敏色素的居间光反应，以及它对于象莴苣这样感光种子萌发的影响。这里我们想起了红光能促进这些种子萌发，而远红光则抑制萌发。用红光照射时，在感光种子内某些光敏色素可以由 Pr 的形式转变为 Pfr 的吸收形式。但似乎是为了触发在这些种子萌发中的下一个阶段，并不需要把全部光敏色素都转变为 Pfr 的形式。显然，在下一个阶段萌发阶段开始之前，必须有的 Pfr 形式，只是总光敏色素的最小临界比例值。目前还不清楚由 Pfr 所诱发的变化的严格性质。但已经证明，为了完成这个变

化需要12个小时。这种观点是以这样的事实为基础的：即在12个小时红光照射的时间内，用远红光至少可以部分地抵消红光促进莴苣种子萌发作用。在红光照射之后，用远红光照射12个小时或者更长些时间，却不能逆转影响种子萌发。

感光种子对于红光和远红光的反应，可以用温度作些少改变。例如，在25℃时用红光处理种子萌发的百分率在90%以上，而在30℃时却在10%以下。当通过高温时，温度几乎可以代替远红光对红光的逆转影响。和这个实验结果对比相反，用远红光处理莴苣种子时，这种光的某些抑制影响，可以被其后2℃低温处理所抵消。在促萌发方面，寒冷处理类似于红光照射的作用。上述温度的影响，并不能提供直接的证据证明，光敏色素系统本身直接受极端的温度所影响。有可能的倒是，在整个萌发过程的某些方面，温度可能有某些辅助性的作用。

除低温能促进感光种子萌发之外，还发现某些化学因子也能促进这个过程。例如在莴苣种子萌发中要求红光，可以用赤霉素代替。这一事实被某些植物生理学家用来作为由于光敏色素转变为Pfr的触发变化（前面已经讨论过），而导致直接地或间接地增加种子内天然赤霉素含量的指标。如同后面将要讨论的那样，已经知道至少在某些非需光种子的萌发中，赤霉素起着重要的作用。

24—5 温度和萌发

温度对萌发的影响，被认为有两个特殊的方面：1) 温度是一个破坏某些种子休眠的因子，2) 温度作为一般的环境因子影响萌发过程和其后的幼苗生长。温度作为破坏休眠的因子，其本身至少可再细分为两个主要范围：低温影响和交替温度的影响。

低温的影响

许多种子不能从果实里取出以后便立即萌发。这些种子被看作仍需要一个后熟期。某些类型的种子所需的后熟期，可以通过各种环境因子加以延长或缩短，温度就是其中的一个因子。例如某些种

子的后熟作用，当把它堆放在潮湿层之间在低温时(0℃至10℃)(通称层积处理)，比之堆放在室温干燥条件下完成得更快。后熟作用常常差不多需要两个或三个月的寒冷处理。在自然界里某些植物在当年产生的种子，不能在当年萌发。这些种子在明春萌发之前，需要在含有机质的潮湿表土上渡过冬天。针叶树的种子和花楸、椴木、绒鸭、杨梅、李、樱桃和桃树的种子就是需要用层积处理促进萌发的种子。

交替温度的影响

在实验室的某些种子实验中，为了打破它们的休眠，通常要给予某些类型的种子以低温和高温交替处理。这两种极端的温度，其相差不能大于摄氏10度或20度，并且这两种温度要在冰点以上较好。例如，通过在20℃条件下经16—18小时和在30℃下6—8小时交替温度处理可以大大促进康德基州六月禾(*Poa pratensis*)种子萌发，而在30℃下18—22个小时和在45℃下2—8个小时交替温度处理，可以提高约翰逊牧草(*Holcus halpensis*)种子萌发的百分率。某些类型的种子，可以通过冷冻和解冷冻交替处理的方法打破休眠，虽然这对于另外一些种子来说，明显地是有害的。对某些种子，交替温度处理是完全无效的。例如，胡萝卜和猫儿草的种子，其萌发在恒温条件下也和变温处理完全一样。一般来说，交替温度的处理方法，主要是适用于胚固有休眠期的种子。

至今尚不清楚，交替温度处理的层积作用对于种子有什么特殊的影响。有可能是，寒冷处理对某些种子的影响，类似红光对感光种子的影响。和红光的作用情形一样，寒冷显然是诱发解开原先被堵闭的代谢途径。

在层积处理期间，除了化学上的变化而外，已经知道樱桃种子的胚还经历着解剖学上的变化。如同后面将要讨论的那样，在这特殊类型的种子中，休眠显然与在无层积作用种子中缺乏胚发育有关系。

作为萌发中总因子的温度范围

无其它限制因子存在时，任何一类种子都将在特定温度范围内

萌发。温度高于或低于这个范围，就不会有种子的萌发。作为一个尺度，原产于温带地区的植物种子，其萌发的温度范围要低于原产于热带或亚热带地区种子的温度。例如小麦种子只要稍为超过 0°C 就可以萌发，而最高可达 35°C ，但对玉米种子（原产亚热带）的萌发来说，最低限值是在 5°C 至 10°C 之间，而最高限值为 45°C 。最适宜的温度通常是在能够萌发的两个极端温度之中间。指出任何一个最适宜的温度值是不可能的，因为这个值将随着其它占支配地位的环境条件，以及作为萌发指标所选择的精确标准不同而异。例如，对于初生根伸长最有利的温度并不总是相当于对胚芽发育最适宜的温度。

24—6 作为萌发和休眠中的 因子——胚的发育

在许多种类的植物种子中，胚不能象周围组织那样快速地发育，以至使在成熟的果实中已经成熟的种子，胚实际上并没有完成发育。

在这一类型的种子中，胚未完全发育的范围，可以从胚几乎不超过受精卵阶段开始，直到几乎完全发育（种子在外形上显出成熟）为止。这些种子，必须延续到胚完全形成时才能萌发。胚没有完成发育是某些种子休眠的原因。在这些种子中的胚要进一步发育，似乎是由环境条件诱发的，如同上面讨论的，用层积处理来影响樱桃种子就是一个例子，在另外一些种子里，为了使胚进一步发育，似乎所需要的是时间。由于胚没有得到充分发育而引起休眠的其它种子，可以举出如良杏、欧洲白腊树、冬青和许多种兰花等例子。

24—7 氧气和萌发

正如前面所提到的，在干旱条件下种皮对氧气的透过性，比吸收水分的种子一般要低些。虽然对于氧气的透过性，通常与非生活

的种皮细胞有关系，但是也完全可能象种子吸收水分那样，内部生活细胞膜对于氧气的透性，也直接地或间接地起作用。

苍耳种子的休眠，似乎部分地涉及到种皮对氧的非透性。在苍耳的果实中有两部分种子不是同等地休眠的，下面的种子在自然条件下，通常在春季后成熟便萌发，而在上面部分的种子依然休眠至下一年。如果把种皮弄破或者在完整无损的种子周围增加氧气的压力，那么这两部分种子便在第一年都萌发。除了氧气作为苍耳种子萌发的一个因子而外，另有证据指出，在上部的种子内含有两种溶解性的萌发抑制剂。因此，在第一年里弄破依然处于休眠状态的上部种子的种皮，就不仅能促进氧气进入，而且还能除去溶解状态的萌发抑制剂。在自然状态中，上部的种子休眠维持着整整一年，在这一年里由于风化和表面细菌、真菌的作用而导致局部剥蚀种皮，从而有助于氧气的通透和水溶性抑制剂的渗透。

除苍耳外，许多禾本科植物的种子和若干菊科植物的种子，由于种皮对氧的不透性，显然也是休眠的重要原因。

氧气的通透性，对于萌发过程之所以重要，是因为它与有氧呼吸有关。萌发种子的呼吸作用，是以很快的速度进行的，尤其是在萌发的初期阶段。但是，大气中氧气的局部压力可以相当地降低而对于呼吸作用的速度并没有很大的阻碍（第13章）。事实上某些水生植物的种子，如宽叶香蒲 (*Typha latifolia*)，大都是在低于空气的氧气压力下萌发的。许多陆生植物的种子，可以在水中萌发，那里相应的氧气分压的氧含量，极大地低于大气中的含量。

在豌豆和若干其它植物种子萌发的初期阶段，由于这些植物种子的均一的水化种皮对氧气具有相对的不透性，因此，它们的呼吸作用几乎全部属于无氧呼吸型。但是，一旦种皮破裂，有氧呼吸就会取代无氧呼吸，即使在这一类型的种子中也是如此。

24—8 大麦种子的萌发过程

不幸的是，没有那一个特殊类型种子的萌发能被透彻研究，以

充分了解萌发过程中主要的以至全部的生物化学和生物物理学的反应步骤。最深入了解这些反应的某些步骤或许是用大麦种子作研究得来的。至今所确立的关于在大麦种子的萌发过程中所发生的一系列变化若干基本事实，摘要介绍如下：1) 当水分加到干的大麦种子时，水分便到达胚细胞而活化某些酶系统，2) 由于新的活化酶作用的结果，增加了赤霉素在胚细胞内的含量，3) 赤霉素由胚细胞经过胚乳组织向外移动，并终于到达胚乳的最边缘叫做糊粉层的地方，4) 一旦在糊粉层的细胞内存在赤霉素，就立即导致各种水解酶类的产生(表18.1)，5) 水解酶类，如 α -淀粉酶和蛋白酶开始分解贮藏在胚乳细胞内的淀粉和蛋白质。也许还有一些水解酶类分解细胞壁的成分，6) 由于水解酶类的作用所产生的分子，被胚细胞所吸收并在呼吸作用加以利用，以及在新生长和分裂的胚细胞中被同化。

这就启示我们，赤霉素引起 α -淀粉酶含量的增加，有可能是通过由DNA合成m-RNA完成的，m-RNA能作为合成这种酶的密码。如果这个证明是正确的，然后我们就能设想赤霉素的作用是解放以前被抑制的基因。近代发现，第二种植物激素——脱落酸能够抑制赤霉素诱导在大麦种子中合成 α -淀粉酶，这就启示着脱落酸可能抑制由DNA合成m-RNA的过程。有可能是脱落酸在抑制基因影响上起作用。

24—9 萌发过程的全貌

如同前面所述，许多类型的种子在它萌发之前要求稍微特殊的环境条件。这样给人们的印象就是当种子由休眠期过渡到萌发期的时候，每一类型的种子都有它们自己的特殊要求，并且利用这些特殊条件通过它们自身的特殊组合来进行。严格的说，这可能是真实的，但是把以多样性的途径去完成任一类种子的萌发作用，假定把它归纳为只有两个基本主题，也许是更为重要的。这个主题或基本要求就是：1) 萌发作用所消耗的必须品(即水分和氧气)的渗透

作用必须发生，并且这些物质要有足够的数量到达种子最内部的细胞，2) 必须要有些酶类的活化作用。

在上面我们已经注意到许多种子在水分或氧气或这两种物质发生渗透作用之前，需要预先处理。这许许多多的预先处理，被看成是属于这两个基本主题的另一题目。一旦必须的物质分子进入细胞，随后种子所产生的进程是极其相似的，而与种子的类型没有关系。

直接地或间接地（也就是红光处理、层积处理等等）引起酶活化作用的诱发机理，显然是很不相同的。由间接作用引起酶活化的诱发机理，在诱发期和活化期之间的中间阶段，可能涉及植物激素，如同在大麦种子发芽中所发现的那样。但是一般来说，一旦酶系统被活化起来，不管诱发机理如何，它们在萌发中的以后阶段，在所有类型的种子中，显然基本上是相同的。

24—10 种子的寿命

种子的寿命可从几个星期到若干年，其时间长短将决定于种子的类型和它们所处的环境条件。糖白槭 (*Acer sacharinum*) 可以作为一种短命种子的例子来引用。当这些种子在六月成熟时，含水量约为58%。一旦它们的含水量降至30—34%以下时，种子就死亡。在自然界里，这些种子常常是产生几个星期以内，便立即死亡。在一般的贮藏条件下，大多数农作物的种子是相对短命的，一般只能生存一至三年。通过把它们贮藏在合适的条件下，这些种子的寿命期可以增加几倍。在另一个极端里，有少数真实的有记录种子，其寿命期可以超过百年以上。1776年收集的密叶决明 (*Cassia multijuga*) 的种子和1819年收集的双荚决明 (*Cassia bicapsularis*) 的种子，在1934年仍然能够顺利地萌发。这是两种南美洲的豆科种子。在中国东北发现的在泥炭层和深土层里面的仍能生活的印度莲种子 (*Nelumbo nucifera*)，至少有120年以至可能有200至400年的历史了。虽然莲属是例外的情形，但属于豆科类的

种子寿命，一般都在75年或者更长一些时间。

至少有某些野生植物的种子，能生存50年或者更长一些时间，尤其是外壳很硬的种子。具有显著休眠的种子，只要作一般的管理也仍然能在自然界中生存很多年。众所周知，和大部分农作物的种子相比较，许多杂草的种子都是长寿种子。这可以利用 Beal 于1879年在美国密芝根州东兰星市所做的实验来加以说明。他把20种草本植物的种子和砂混合并装在一个瓶子里。配备20个这样的瓶子，每隔5年或10年拿出其中一个瓶子，并把被包裹的种子取出，测定它们萌发的百分率。50年后仍有5种种子依然具有生活力，并显示出如下的萌发百分率：皱叶酸模 (*Rumex crispus*) 52%；月见草(夜来香) (*Oenothera biennis*) 38%；蛾毛蕊花 (*Verbascum blattaria*) 62%；黑芥 (*Brassica nigra*) 8%；水蓼(辣蓼) (*Polygonum hydropiper*) 4%。在70年后期有三种植物的种子(夜来香、皱叶酸模、蛾毛蕊花) 仍然具有生活力。蛾毛蕊花种子的发芽率仍为72%；皱叶酸模和夜来香分别为8%和14%。

24—11 芽的休眠

在春季和早夏时，在温带地区新伸长的树枝上的侧芽和顶芽，能正常地发育。在这个时期内，这些芽通常不是处于休眠状态。由于任何一种原因使乔木或灌木落叶，往往能导致由当季形成的芽发育成为新的梢枝。但是在落叶前或落叶时，这些芽便成为休眠状态。

在许多树木中，芽的休眠显然是由于缩短日照长度引起的。在某些植物里，晚夏和秋天较低的土壤湿度，是给予芽创造休眠条件的有利因子。但是某些学者觉得，由于水分不足这个条件所引起的休眠，实际上应该看成是芽不活动(见前述定义)而不是芽的休眠。第三个引起某些种类植物芽的休眠因子是低温，而且当与短日照条件相结合时，显然便能提高低温影响的效果。

由于短日照条件引起芽的休眠，是光周期现象。在大多数木本

植物里，叶子是光周期的感光器。但桦木是例外的情形，这种树木的芽能够作为感光器官而起作用。对于叶子是光周期的感光器的植物来说，似乎可能必须有某些物由叶子运输到芽里面，在某意义上其运送相当在开花过程中猜测上的成花素的运送。曾经从桐叶槭 (*Acer pseudoplatanus*) 的叶子中，抽提出过一种植物激素——脱落酸（初期定名为休眠素）。这种激素能诱导这种桐叶槭的芽休眠。但是，并没有证实 在桐叶槭叶子里发现的脱落酸，是由于叶子经受光周期处理引起的，也没有证实这种激素是由叶子运输到芽里面去的。除了桐叶槭外，还发现脱落酸能诱导许多树木的芽休眠。

在诱导芽休眠中，还存在有另外一个相平行的诱导开花的光周期。当某些树木在短的光周期条件下，用光处理来中断长夜黑暗时，芽便不会进入休眠状态。在中断这个长夜黑暗中，红光是特别有效的，这一事实表明，在那里可能有光敏色素系统，虽然关于这一点尚未明确地确定下来。

24—12 打破芽的休眠

除非经受接近冰冻的寒冷处理几个星期，否则温带地区的大部分木本植物的芽是不会被打破休眠的。寒冷处理所需要的持续时间，将随着植物的种类不同而有差异。虽然光的刺激，经过叶子的传递能在光周期上诱导芽休眠，但是寒冷处理破坏休眠，显然是直接地作用于芽上面引起的。事实上，破坏芽休眠的刺激似乎是不能够转移的，即使在芽之间也是如此。这一点可以在具有两个枝条的植株实验中看到。如果一个枝条接受长期的寒冷处理，另一个枝条作对照，则只有在寒冷处理中的枝条被打破休眠（图24.4）。

如果休眠是芽里面的脱落酸引起的，那么依然不清楚的是，寒冷处理怎么样影响这种化合物而使它失去引起休眠的作用呢？显然由于寒冷的处理使得在秋季中存在的任何一种脱落酸，在物理上或者化学上受到破坏，要不然就是脱落酸的拮抗体（如赤霉素）能在春季中合成，因而使脱落酸的作用失去效果。触发促进或者破坏芽

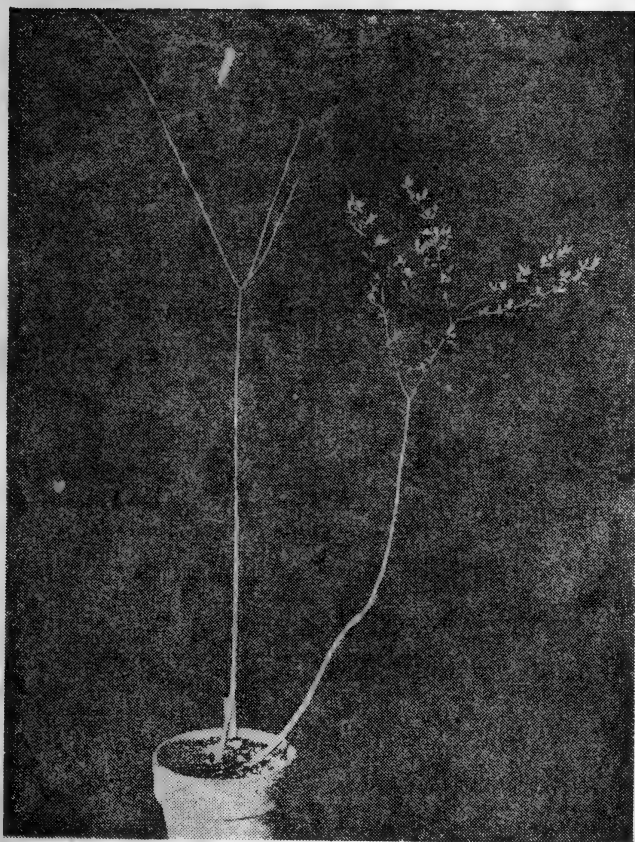


图 24.4 利用低温打破越桔芽的休眠。右边的枝条在冬季里，把它从温室的小孔中伸出外面去以接受低温处理。左边的枝条仍留在温室內

(引自Coville的照片)

休眠的机理，终归可以看成与在种子休眠和萌发中起作用的机理相同或相似（前面已有讨论）。

人工打破芽休眠的方法

二十世纪初期，Johannsen 发现许多种类植物的休眠芽，置于乙醚或二氯甲烷蒸汽下一天或二天就能开始恢复生长。从用醚处理

到开始恢复生长之间所需要的时间，将随着应用蒸汽处理的季节不同而有很大的差别。在晚夏和初秋，用乙醚蒸汽处理到芽恢复活跃生长，可能要经过几个星期，但是在晚冬的间隔时间，可以缩短至一天到两天时间。

近来发现利用许多其它化学物质处理，能成功地打破马铃薯块茎上芽的休眠。当用2-氯乙醇蒸汽处理时，休眠的块茎能自然地萌发。硫氰酸钾、钠、硫脲、二氯乙烯、二硫化碳、二甲苯、乙基溴化物和许多其它化合物也是同样有效的。在某些实验中，2-氯乙醇蒸汽能促进 Irish cobbler 马铃薯块茎的生长。也就是在未经处理的块茎萌芽和露出地面之前，经过处理的块茎已长出一条高约半米以上并结有直径为1厘米的结节的藤蔓了。硫氰酸钾、钠溶液，几乎也有同样显著的效果。两种或两种以上的化合物混合使用（每一种化合物都具有打破马铃薯块茎的芽休眠的能力）比任何一种化



图 24.5 乙基二氯化物对打破洋丁香芽休眠的影响。在右边的植物没有进行处理。12月10日左边的植物用乙基二氯化物处理48小时，每100公升的空间体积用2.5毫升溶液。两盘植物放在温室里六月初拍摄

(引自 Denny 和 Stanton 的照片)

合物单独处理效果更好。把2-氯乙醇、乙烯、和四氯化碳混合使用，在打破马铃薯块茎休眠方面，比上述各种化合物分别使用时的作用总和更有效果。这是因为混合物中的某个成分引起细胞渗透性的变化，而导致增加整个化合物的渗透作用，使这种共同作用增强起来。

利用2-氯乙醇和乙基氯化物的蒸汽处理也同样能引起洋丁香 (*Syringa vulgaris*)、重瓣榆叶梅 (*Prunus triloba*) 和某些其它木本植物休眠芽恢复生长 (图24.5)。当蒸汽的作用被限制于一对或两对洋丁香的芽时候，则只有被处理的芽生长，而未处理的芽则依然和其它远离处理区域的芽一样，完全处于休眠状态。显然引起这些植物芽休眠的因子，是在芽本身里面而不是在附近的组织。

24—13 延长芽休眠的方法

对于延长芽的休眠，特别是延长木本植物芽的休眠而不是缩短休眠，常常是重要的。在温带地区，早春的温暖气候可能会引起芽在严冬威胁过去之前开放。在这样的条件下，严酷的寒冷可能会造成巨大的损失。延长保存在贮藏场所的苗圃苗木的芽休眠，或者延长准备运输的苗木的芽休眠，也是很合乎愿望的。通过喷射某些化合物，就可以延长芽的休眠。某些生长调节剂在这方面特别有效果。对于果园生长的果树所进行的实验研究结果，虽未总是一致的，但在苗圃的苗木处理中却是非常成功的。

通过利用化学药品的作用去控制芽休眠，应用在处理马铃薯块茎的芽方面，或许是特别成功的和有效的。利用某些生长调节剂处理，几乎能够成功地阻止贮藏中的马铃薯块茎萌芽。为此目的，目前广泛地利用的化学药品是萘乙酸甲酯。当把浸透有少量这种酯的碎纸片，分散在贮藏有马铃薯块茎的箱中，就能抑制芽的萌发。在渡过冬天贮藏期后，块茎依然完好地休眠着并且坚实而不腐烂。以这种方法诱导休眠，可以在任何时候作化学处理 (在本章前面已有叙述) 以中断休眠。

索引

- ABA, See Abscisic acid "ABA" 见脱落酸
- Abies grandis*, 冷杉 63,
- Abscisic acid, 脱落酸
chemical constitution of, 的化学结构 426,
role in abscission, 在脱落中的作用 426, 564
role in bud dormancy, 在芽休眠中的作用 427, 582, 582
role in flowering, 在开花中的作用 428
role in root formation, 在根形成中的作用 428
role in seed germination, 在种子萌发中的作用 427, 579
role in senescence, 在衰老中的作用 427, 564
- Absciss layer, 离层 562
- Abscission, 脱落 411, 427, 430
- Absorption of light by leaves, 叶子对光的吸收作用 220
- Absorption of mineral salts, 矿质盐类的吸收作用 423
active, 主动的 316
by aerial organs, 通过气生器官的 323
hypothesis of, 的载体学说 318
passive, 被动的 313
role of mycorrhizas, 菌根的作用 118
- Absorption of nitrogenous compounds from the soil, 从土壤中吸收含氮化合物 348
- Absorption of water, 水分吸收 100
by leaves, 通过叶子的 126
- daily periodicity of, 的昼夜周期性 149
- effect of concentration of soil solution on, 土壤溶液浓度对~的影响 125
- effect of metabolic conditions on, 代谢条件对~的影响 122
- effect of respiration on, 呼吸作用对~的影响 125
- effect of soil aeration on, 土壤通气对~的影响 124
- effect of soil water on, 土壤水分对~的影响 123
- effect of soil temperature on, 土壤温度对~的影响 123
- effect of transpiration on, 蒸腾作用对~的影响 123
- mechanism of, 的机理 120
- role of mycorrhizas in, 菌根在~中的作用 118
- Absorption spectra, 吸收光谱
of carotene, β -胡萝卜素的 195
of chlorophylls, 叶绿素的 195
of phycobilins, 藻胆素的 195
- Accessory pigments, 辅助色素 195
- Accumulation of foods, 养分的积累 458
- Acer pseudoplatanus*, 柯叶槭 582
- Acer saccharinum*, 糖白槭 580
- Acetaldehyde, 乙醛 175, 260
- Acetic acid, 乙酸-11, 17
- Acetic acid fermentation, 乙酸发酵 250
- Acetyl-S-Co A, 乙酰-S-CoA 260
- Acidity, total, 酸度, 总的, 14
- Aconitase, 乌头酸酶 263

- Aconitic acid, 乌头酸 263, 273
- Activation energy, 活化能 166
- Activators, enzymatic, 活化剂 161, 酶的 161
- Active absorption of water, 主动吸收水分 121
- Acyl phosphate, 酰基磷酸 259
- Adenine, 腺嘌呤 363
- Adenine-diphosphoglucose, 腺嘌呤-二磷酸葡萄糖 290
- Adenosine, 腺苷 356
- Adenosine diphosphate. *See* ATP/ADP 二磷酸腺苷, 见“ATP”/“ADP”
- Adenosine-5-monophosphate, 5-磷酸腺苷 357
- Adenosine triphosphate. *See* ATP/ATP 三磷酸腺苷见“ATP”/“ADP”
- Adhesion, 粘附(着) 143
- ADP. *See* ATP/ADP “ADP”见“ATP”/“ADP”
- ADP-glucose, 二磷酸腺苷葡萄糖 288
- Adrenalin, 肾上腺素 399
- Adsorption, 吸附作用 19
- Adventitious embryony, 不定胚 504
- Aeration of soil, 土壤通气 102, 546
effect of, on absorption of water 对水分吸收的影响 124—125
effect of, on growth, 对生长的影响 489
effect of, on shoot-root ratio, 对根冠比率的影响 547
- Aerenchyma, 通气组织 254
- African violet, 非洲堇菜 221
- Agave spp., 龙舌兰 156
- Altanthes glauca*, 臭椿 78
- Aizoaceae, 番杏科 155
- Alanine, 丙氨酸 344
- Albino plants, 白化植物 186
- Albizia*, 合欢属 479
- Alcohols, plant, 醇, 植物 283
- Alcoholic dehydrogenase, 醇脱氢酶 261
- Alcoholic fermentation, 酒精发酵 250
- Aldolase, 缩醛酶 258
- Aleurone layer, 糊粉层 579
- Alfalfa, 紫花苜蓿 77
- Algae, 藻类 156
Blue-green, 蓝绿 191, 203
Brown, 褐 203
Green, 绿 223
in soil, 在土壤中的 102
pigments in, 中的色素 188
Red, 红 203
- Alkaloids, 生物碱 371
- Amond, 扁桃 296
- Aluminum, roles in plants, 铝, 在植物中的作用 337
- Amryllidaceae*, 石蒜科 155
- Ambrosia trifida*, 豚草 499
- Amino acids, 氨基酸 343
synthesis of, 的合成 274
- Ammonia, 氨 492
- Ammonification, 氨化作用 347
- Amygdalin, 苦杏仁甙 296
- Amylase, 淀粉酶 286
- Amylopectin, 胶淀粉(支链淀粉) 285
- Amyloplast, 淀粉质体 32
- Amylose, 直链淀粉 285
- Anacharis canadensis*, 加拿大菲藻 226
- Anatomy, 解剖
of leaves, 叶的 73
of roots, 根的 109
of stems, 茎的 129
- Androgenesis, 雄核发育 455
- Angiosperms, 被子植物 504
- Angstrom, 埃(Å) (万分之一微米) 29
- Anions, 阴离子 11
- Annual rings, 年轮 130
- Annuals, 一年生植物 559
- Anthesis, 开花期 498
- Anthocyanins, 花青素苷 297
- Anthoxanthins, 花黄素 298
- Antiauxins, 反生长素 404
- Anticodon, 反密码 369

- Aphids, 蚜虫 392
- Apical dominance, 顶端优势 411, 547
- Apical meristem, 顶端分生组织 437
- Apocynaceae, 夹竹桃科 371
- Apomixis, Apogamety, 无配子生殖 503
- Apple, 苹果 77
- Apposition, 附着 291
- Arabans, 阿拉伯聚糖 291
- Arabidopsis thaliana* 拟南芥 425
- Arginine, 精氨酸 344
- Artichoke, 菊芋 241
- Arctia*, 榕木属 496
- Ascomycetes, 子囊菌类 250
- Ascorbic acid oxidase, 抗坏血酸氧化酶 161
- Ash, 灰分 310
- Asparagine, 天门冬酰胺 235
- Asparagus, 石刁柏 241
- Aspartic acid, 天门冬氨酸 209
- Assimilation, 同化作用 435, 458
- Aster, 紫菀 527
- Astragalus* spp., 黄耆属 338
- Asymmetric carbon, 不对称碳原子 279
- Atmosphere of soil, 土壤中的气体 102
- Atmosphere(unit), 大气压(单位) 50
- ATP/ADP 172
- ATPase, 三磷酸腺苷酶 173
- Atriplex* spp., 滨藜 65
- Atropa belladonna*, 颠茄 371
- Atropine, 颠茄碱 371
- Autoradiography, 射线自显照相术 205
- Auxin, 生长素
- chemical constitution of, 的化学结构 402
- region of synthesis of, 合成的部位 403
- relation to growth of oat coleoptile, 与燕麦胚芽鞘生长的关系 400
- role in abscission, 在脱落中的作用 563
- role in apical dominance, 在顶端优势中的作用 549
- role in cambial activity, 在形成层活动中的作用 411
- role in cell elongation, 在细胞延长中的作用 405
- role in geotropism, 在向地性中的作用 409
- role in initiation of flowers, 在开花起源中的作用 411
- role in parthenocarpy, 在单性结实中的作用 411
- role in phototropism, 在向光性中的作用 407
- role in root formation, 在根形成中的作用 406
- toxic effects of, 的毒害作用 412
- translocation of, 的转运 412
- Avogadro's hypothesis, 阿佛加德罗学说 234
- Avena sativa*, See also Oats, 燕麦 78
- Avocado, 鳄梨 506
- Azides, as enzymatic inhibitors, 叠氮化物 171 作酶的抑制剂 171
- Azotobacter*, 固氮菌属 345
- Bacteria, 细菌 346
- anaerobic, 嫌气的 200
- photosynthetic, 光合作用的 200
- respiration of, 的呼吸作用 215
- in soil, 在土壤中的 101
- Bacteriochlorophyll, 细菌叶绿素 185
- Bald cypress, 落羽杉 (*Taxodium distichum*) 566
- Bamboo, 竹 496
- Banana, 香蕉 430
- Bar(unit), 巴(单位) 50
- Barberry, 小檗 77
- Berley, 大麦 311
- Basicity total, 酸度, 总的 14
- Basswood, 椴木 506
- Bayberry, 杨梅 576
- Bean, 菜豆 55

- Beech, 山毛榉 142
- Beeswax, 蜂蜡 540
- Beet, 甜菜 240
- Begonia coccinea*, 竹节秋海棠 77
- Benzaldehyde, 苯甲醛 296
- Benzylamine purine, 苄基腺嘌呤 422
- Berberis vulgaris*, 小檗 77
- Bergamot, 香柠檬 307
- Betula pubescens*, 桦树 83
- Biennials, 二年生植物 458
- Big Tree, 巨杉(世界爷) 173
- Biological clock, 生物钟 534
- Black gum, 紫树属 561
- Black henbane, See also *Hyoscyamus niger*, 天仙子 515
- Black locust, 刺槐 573
- Blackman reaction, 布氏效应 197
- Black mustard, 黑芥菜 297
- Black oak, 黄栌 298
- Black poplar, 黑杨 77
- Black walnut, 黑胡桃 77
- Blue gum, 澳洲桉树 127
- Boerhaavia nivea*, 苎麻 26
- Bolting, 抽薹 540
- Boneset, 泽兰 516
- Boron, roles in plants, 硼, 在植物中的作用 333
- Bouteloua curtipendula*, 垂穗草 531
- Brassica campestris*, 油菜 520
- Brassica nigra*, 黑芥菜 297
- Brassica oleracea*, 甘蓝 77
- Bromeliaceae, 凤梨科 353
- Bromelin, 菠萝蛋白酶 353
- Brownian movement, 布朗运动 21
- Brucine, 番木鳖碱 21
- Bryophyllum, 落地生根 275
- Buckeye, 七叶树 560
- Buckwheat, 荞麦 468
- Buds, 芽, 551
- growth of, 的生长 547
- initiation of, 的起源 423
- quiescence of, 的休眠 557
- Bud dormancy, 芽的休眠 557
- methods of breaking, 打破的方法 582
- methods of prolonging, 延长的方法 585
- Buffer solutions, 缓冲溶液 16
- Bulba, 鳞茎 459
- Butyric acid fermentation, 丁酸发酵 250
- Cabbage, 结球甘蓝 540
- Cacao, 可可树 221
- Cactaceae, 仙人掌科 157
- Cactus, 仙人掌 469
- Calcium pectate, 果胶钙 329
- Calcium, roles in plants, 钙, 在植物中的作用 330
- Calenula officinalis*, 金盏花 530
- Callose, 愈创葡聚糖 291
- Calvin-Benson cycle, 卡尔文-本森循环 205
- Cambium, 形成层 411
- activation of, 的活动 411
- cork, 木栓 114
- vascular, 维管 113
- Canavalia ensiformis*, 洋刀豆 158
- Cannabis sativa*, 大麻 514
- Capillarity in soils, 土壤中的毛细管作用 103
- Carbohydrates, 碳水化合物 187
- β -Carbon, β -碳原子 304
- Carbon bisulfide, 二硫化碳 584
- Carbon cycle, 碳循环 215
- Carbon dioxide, 二氧化碳 215
- in the atmosphere and oceans, 大气和海洋中的 215
- in the soil, 在土壤中的 489
- effect in root growth, 对根生长的影响 490
- entrance into leaves, 进入叶子 216
- fixation of, 的固定作用 208—210
- role of, in alcoholic fermentation, 在酒精发酵中的作用 251
- role of, in photosynthesis, 在光合作用中的作用 182
- role of, in respiration, 在呼吸中的作用

- 用 233, 233
role of, in stomatal opening, 在气孔开放中的作用 82
- Carbon monoxide as an enzymatic inhibitor, 作为酶抑制剂的一氧化碳 171
- Carbon pathway in photosynthesis, 光合作用中的碳途径 204
- Carbon tetrachloride, 四氯化碳 585
- Carbonic anhydrase, 碳酸酐酶 334
- Carboxylation, 羧化作用 274, 275
- Carica papaya*, 番木瓜 352
- Carnauba wax, 巴西棕榈蜡 306
- Carotenes, 胡萝卜素 188, 190
- Carotenoids, 类胡萝卜素 188
- Carrier hypothesis of ion uptake, 吸收离子的载体学说 317—321
- Cerrot, 胡萝卜 241
- Casparian strip, 凯氏带 117
- Cassta bicapsularis*, 双夹决明 580
- Castor bean, 蓖麻 77
- Catalase, 过氧化氢酶 161
- Catalpa*, 梓属 217
- Cation exchange, 阳离子交换 101
- Cations, 阳离子 11—12
- Cattail, 宽叶香蒲 578
- Cauliflower, 花椰菜 334
- Cavitation, 空化作用 146
- Celery, 芹菜 135
- Cell division, 细胞分裂 236
phase of growth of, 的增长阶段 444, 445
- Cellobiose, 纤维二糖 290
- Cell plate, 细胞板 36
- Cells, elongation of, 细胞, 的延伸
effects of auxins on, 生长素对~的影响 404—412
gibberellins on, 赤霉素对~的影响 404—406
- Cells, enlargement of, 细胞, 的扩大 422
- Cells, plant, 植物细胞 25, 25
origin and development of, 的起源和发育 25
- osmotic systems, 作为渗透系统的 60—61
- shapes and sizes of, 的大小和形状 25
- structures of, 的结构 25—29
- Cell sap, 细胞液 27
- Cell walls, 细胞壁 27
permeability of, 的透性 60
primary, 初生的 36
secondary, 次生的 37
- Cellulase, 纤维素酶 159
- Cellulose, 纤维素 159
- Century plant, 龙舌兰 157
- Ceratophyllum demersum*, 金鱼藻 221
- Ceryl alcohol, 蜡醇 306
- Chenopodium amaranticolor*, See also Pigweeds, 夜香树 521
- Chenopodium rubrum*, See also Pigweeds 藜 428
- Cherry, 樱桃 77
- Chestnut, 美洲栗 463
- Chickweed, 草莓 514
- Chicory, 菊苣 289
- Chilling injury, 寒害 468
- Chlamydomonas nivalis*, 衣藻类 466
- Chlorenchyma, 绿色组织 230
- Chloroform, 三氯甲烷 583
effect in breaking bud dormancy, 在打破芽休眠中的作用 583
- Chlorophyll, 叶绿素 185, 188, 211
synthesis of, 的合成 185, 461, 488
- Chloroplasts, 叶绿体 27, 184, 191, 273
- Chlorosis, 缺绿病 185, 330, 493
- Cholesterol, 胆固醇 306
- Chromatin, 染色质 31
- Chromatography, 色谱法(层析) 205
- Chromatophores, 载色体 188, 191
- Chromoplast, 有色体 188, 31
- Chromosome, 染色体 31, 362
- Chrysanthemum, 菊花 514
- Cinchona* spp., 金鸡纳树 371

- Cinnamic acid, 肉桂酸 295
- Circadian rhythm, 近似日周期定律 533
- Cisternae, 贮水槽 34
- Citric acid, 柠檬酸 274, 275
- Citric acid cycle, *See also* Krebs cycle, 柠檬酸循环, 见 Krebs 循环 261, 271
- Citric acid fermentation, 柠檬酸发酵 250
- Citrus, 柑桔类 333, 324
- Climacteric, 呼吸高峰 511
- Clostridium*, 固氮梭菌 103
- Clover, 车轴草(三叶草) 346
- Cobalt, 钴 336
role in plants, 在植物中的作用 447, 336
- Cocklebur, 苍耳 6, 502, 529
- Cocoa, 可可 560
- Coconut, 椰子 299, 300
- Coconut milk, 椰子乳 455, 512
- Codon, 密码 365
- Coenzyme A (CoA·SH), 辅酶A (CoA·SH) 165, 174
- Coenzymes, 辅酶 162
- Cofactors, enzymatic, 辅助因素, 酶 161, 324
- Coffee, 咖啡 221, 505
wild, 野 29
- Cohesion of water, 水的内聚力 142
magnitude of, 的大小 142
theory of the translocation of water, 水分运输的学说 140—142
- Colchicine, 秋水仙素 371
- Colchicum autumnale*, 秋水仙 371
- Cold injury, 寒害 468
- Cold resistance, 抗寒性 468, 470
—471
- Cold treatment, effect in breaking bud dormancy, 寒冷处理, 在破坏芽休眠中的作用 582
- Coleoptile, 胚芽鞘 570, 400
- Coleorhiza, 胚根鞘 570
- Coleus blumei*, 洋紫苏 77, 514
- Collenchyma, 厚角组织 39
- Colloidal systems, 胶体系统 9, 18
See also Gels, Sols, 见凝胶, 溶胶
- Colocasia nymphaeifolia*, 芋 98
- Coloration of leaves, autumnal, 叶子的颜色, 561—562 秋季的 561—562
- Companion cells, 伴细胞 378, 377
- Compensation point, 补偿点 246
of carbon dioxide, 二氧化碳的 246
of light, 光的 245
- Condensing enzymes, 柠檬酸缩合酶 275
- Conduction, of water, 水的传导 127
- Coneflower, 金光菊 530
- Coniferyl alcohol, 松柏醇 295
- Copper, role in plants, 铜, 在植物中的作用 161, 335
- Cork, 木栓 307
- Corms, 球茎 458, 459
- Corn, *See also* Maize, 玉米 546
- Correlations, growth, 生长相关性 542—551
- Cortex, 皮层 111
- Cosmos, 大波斯菊 514, 530
- Cotton, 棉花 7, 26, 83
- Cottonwood, 木棉花 566
- Cotyledon, 子叶 567, 574
- Coumarin, 香豆素 432
- Coupled reactions, 偶联反应 177, 267
- Crassulaceae, 景天科 155
- Cristae, 鸡冠状的 32
- Critical photoperiod, 临界光周期 516
- Crocus, 番红花 459
- Cryptoxanthin, 隐黄质(玉米黄质) 191
- Cucumber, 黄瓜 420, 498, 508
- Cucurbits, 葫芦科植物 144
- Cuscuta gronovii*, 菟丝子 530
- Cuticular transpiration, 角质层蒸腾 73, 156—157
- Cutin, 角质 38—39, 306
- Cyanides as enzymatic inhibitors, 作为酶抑制剂的氰化物 171, 254
- Cyclosis, *See also* Cytoplasmic streaming

- 胞质环流 27, 397—398
- Cysteine, 半胱氨酸 327, 344, 352
- Cystine, 胱氨酸 327
- Cytochrome oxidase, 细胞色素氧化酶 268
- Cytochromes, 细胞色素 175, 177, 203, 269
- Cytokinesis, 胞质分裂 26, 36, 422
- Cytokinins, 细胞激动素 421
 chemical constitution of, 的化学结构 421
 effects of, on flowering, 对开花的影响 425
 role of, in apical dominance, 在顶端优势中的作用 549—550
 role of, in breaking dormancy in seeds, 在破坏种子休眠中的作用 425
 role of, in bud initiation, 在芽起源中的作用 423, 423
 role of, in cell enlargement, 在细胞扩大中的作用 423, 447
 role of, in cytokinesis, 在胞质分裂中的作用 422
 role of, in parthenocarpy, 在单性结实中的作用 425
 role of, in root formation, 在根形成中的作用 424
 role of, in senescence, 在衰老中的作用 425
 synthesis of, 的合成 425
- Cytoplasm, 细胞质 27
- Cytoplasmic streaming, 胞质流动 236
See also Cyclosis theory of translocation of solutes, 见溶质运转的胞环流学说 397—397
- Cytosine, 胞嘧啶 362, 335, 364
- Cytosine deoxyriboside, 脱氧胞苷 356
- 2,4-D, *See also* 2,4-Dichlorophenoxyacetic acid 2,4-D, 见2,4-二氯氧乙酸 404
- Dahlia, 大丽菊 289
- Dandelion, 蒲公英 499, 515
- "Dark" respiration, 暗呼吸 244, 247
- Darnel, 毒麦 520
- Date palm, 海枣 498, 505
- Datura stramonium*, *See also* Jimsonweed, 曼陀罗 77
- Day-neutral plants, 光期钝感植物 515
- Debye-Hückel theory, 德拜-休格耳学说 12
- Decarboxylation, 脱羧作用 209, 261 270
- Defoliation, effect of, 落叶
 on bud development, 对芽发育的影响 581
 on bud growth, 对芽生长的影响 558
 on shoot-root ratio, 对根-冠比的影响 545
- Dehardening, 失去耐寒力 470
- Dendograph, 树径记录仪 144
- Denitrification, 反硝化作用 348
- Deoxyribonucleic acid. *See* DNA, 脱氧核糖核酸 见DNA
- Deoxyribose, 脱氧核糖 278
- Desiccation injury, 脱水损害 470—471
- Devernalization, 解除春化作用 540
- Dextrin, 糊精 287
- Dextrorotatory, 右旋体(右旋的) 279
- Dextrose, *See also* Glucose, 左旋糖 279
- Dianthus plumartus*, 羽裂石竹 75
- Diatoms, 硅藻 337
 pigments of, 的色素 185
- Dicarboxylic acid, 二羧酸 301
- Dichlorodimethylurea, 二氯二甲脲 202
- Dichloroethylene, 二氯乙烯 584
- 2,4-Dichlorophenoxyacetic acid, *See also* 2,4D 2,4-二氯苯氧乙酸, 见2,4D 396, 403
- 2,6-Dichlorophenoxyacetic acid, 2,6-二氯苯氧乙酸 404
- Dictyosomes, (分散) 高尔基体 28, 33, 294
- Differentiation phase of growth, 生长的分化期 445—446
- Diffusion of gases, 气体的扩散作用 42—44
 factors influencing, 影响~的因子

- 44—45
through stomates, 通过气孔的扩散
75
- Diffusion of solutes, 溶质的扩散作用
48
- Diffusion pressure deficit, 扩散压亏
69
- Dihydroxyacetone-phosphate, 磷酸二羟丙酮 258, 330
- Dill, 莳萝 517, 520
- 2,4-Dinitrophenol 2,4-二硝基苯酚
389
effect on respiration, 对呼吸的影响
— 245
- Dipeptide, 二肽 361
- 1,3 diphosphoglyceric acid, 1,3-二磷酸甘油酸 175, 206
- Diphosphopyridine nucleotide, 二磷酸吡啶核苷酸辅酶I 163
- Disaccharides, 双糖 832
- DNA, *See also* Deoxyribonucleic acid
DNA, 见脱氧核糖核酸
- DNA polymerases, DNA聚合酶 362
- Dodder, 菟丝子 530
- Dogwood, 山茱萸 496, 557
- Donnan equilibrium, 道南平衡 314—
315
- Dormancy of buds, 芽的休眠 557,
581
methods of breaking, 打破的方法
418
methods of prolonging, 延长的方法
585, 585
- Dormancy of seeds, 种子休眠 571,
575—576
methods of breaking, 打破种子休眠方
法 425
- Dormin, 休眠素 426, 582
- Douglas fir, 花旗松 127
- Drought, 干旱 187
resistance, 抗性 461
- Duckweed, 浮萍 381, 515, 522
- Dynamic equilibrium, 动态平衡 12, 43,
66
- Egg plant, 茄子植物 805
- Elder, 接骨木 576
- Electric double layer, 双电层 22
- Electrolytes, 电解质 11—12
- Electromagnetic spectrum, 电磁光谱
179
- Electron, 电子 176, 177, 203
- Electron microscope, 电子显微镜 25—
25
- Electron transport, 电子传递 266, 269
- Elements found in plants, 在植物中发现
的元素 310
essential and non-essential, 必须和非
必须的 326—326
- Elm, 榆 131, 478, 496
- Embryo, 胚胎 400, 455, 567
growth of, 的生长 502—504
- Embryo culture, 胚胎培养 551
- Emden-Meyerhof-Parnas pathway, EMP
途径 255
- Emulsin, 苦杏仁酶 296, 296
- Endergonic reactions, 吸热反应 236,
269
- Endive, 莴苣 418
- Endodermis, 内皮层 112, 117
- Endogenous rhythms, in relation to
photoperiodism, 内源节律, 与光周期
的关系 534—537
- Endoplasmic reticulum, 内质网 27, 32,
33, 41
- Endosperm, 胚乳 568, 574
growth of, 的生长 503—504
- Endosperm nucleus, 胚乳核 568
- Endothermic process, 吸热过程 94
- Energy, kinds of, 能量, 的类型 235
- English ivy, *See also* Hedra helix 常
春藤 80
- Enlargement phase of growth, 生长扩大
期 444—445
- Enolase, 烯醇酶 248
- Entainment, 输送
- Enzymes, 酶
chemical nature of, 的化学性质 161
—165

- classification of, 的分类 159—160
- factors affecting action of, 影响活性的因子 167—171
- induction of, 诱导 165
- mechanism of, 作用的机理 166—167
- Ephemerals, 短命植物 154
- Epicotyl, 上胚轴 569
- Epinasty, 偏上性 430
- Ergosterol, 麦角甾醇 306
- Erythrose-4-phosphate, 4-磷酸赤藓糖 334
- Essential oils, 香(精)油 307
- Essential plant elements, 植物的必须元素 326—326
- Ethanol, 乙醇 175, 251, 252
- Ethylbromide, 乙基溴化物 584
- Ethylene, 乙烯
- effect in breaking potato bud dormancy, 在破坏马铃薯芽休眠中的效应 583—585
- effect on flowering in pineapple, 对菠萝开花的影响 430
- effect on fruit ripening 对果实成熟的影响 430
- as a hormone, 作为激素的 429
- as a pollutant, 作为污染物的 494
- role in abscission, 在脱落中的作用 430, 565
- role in geotropism, 在向地性中的作用 430
- Ethylene chlorohydrin, 2-氯乙醇 457
- Etiolation, 黄化现象 474
- Eucalyptus, 桉树 127
- Eupatorium hyssopifolium*, 泽兰 516
- Euphorbiaceae, 大戟科 155
- Evaporation, in relation to transpiration, 蒸发(作用)与蒸腾作用的关系 74
- Evening primrose, 月见草(夜来香) 581
- Exergonic reactions, 放能反应 172
- Exothermic process, 放热过程 94
- Exudation, 溢泌作用
- from phloem, 来自韧皮部的 380
- from xylem, 来自木质部的 98
- FAD/FADH₂, See also Flavin nucleotides, 黄素核苷酸
- FAD/FADH₂, 见黄素核苷酸
- Fagus sylvatica*, 米心树 419
- Far-red light, See Red/far-red reversible photoreaction, 远红光, 见红/红远可逆光反应
- Fascicle, 束 566
- Fats, 脂肪 274, 299, 304
- Fat synthesis, 脂肪合成 299
- Fatty acids, 脂肪酸 300, 274, 303
- oxidation of, 的氧化作用 273
- respiration of, 的呼吸 304
- synthesis of, 的合成 300
- Fatty acid-S-CoA, 脂肪酸辅酶A 302, 301
- Feedback activation and inhibition, 反馈的活化和抑制 169
- Female gametophyte, 雌配子体 567
- Fermentation, 发酵(作用) 241, 266
- Ferns, 蕨类植物 221
- Ferredoxin, 铁氧还蛋白 204, 332
- Fertilization, 授精作用 502
- Field capacity, 田间持水量 119, 105
- Fig, 无花果 418, 506
- Filbert, 榛 560
- Fission of chloroplasts, 叶绿体的分裂 192
- Flavin nucleotides, see also FAD/FADH₂, FMN/FMNH₂, 黄素核苷酸, 见FAD/FADH₂, FMN/FMNH₂ 267, 163—164
- Flax, 亚麻 7
- Flocculation, 絮凝作用 22—23
- Flooding of soil, effect on respiration, 土壤漫灌, 对呼吸的影响 254
- Florigen, 成花素 521, 529—531
- Flowers, development of, 花, 的发育 495—498
- Flowers, initiation of, 花, 的发生 495—498
- effect of auxin on, 生长素对~的影响 411

- effect of gibberellins on, 赤霉素对~的影响 417
- Fluorescence of chlorophylla, 叶绿素的荧光 185
- Fluorescent light, 荧光的光源 481
- Fluoride, 氟化物
as an enzyme inhibitor, 作为酶的抑制剂 171, 245
as a pollutant, 作为污染物质 492—493
- Flush, 萌蘖新枝 560
- FMN/FMNH₂, *See also* Flavin nucleotides
FMN/FMNH₂, 见黄素核苷酸
- Foxglove, 毛地黄 417
- Fraxinus americana*, *See also* Ash 美国白腊树 499
- Free energy, 自由能 49—50
- Free space, 自由空间 117, 317
- Freezing, effect on germination, 结冰对萌发的影响 576
- Freezing injury, 冻害 469
- Fructosan, 果聚糖 289
- Fructose, 果糖 158, 159, 251
- Fructose-6-phosphate, 6-磷酸果糖 257, 282
- Fructose-1,6-diphosphate, 1,6-二磷酸果糖 257
- Fruits, development of, 果实, 的发育 501—507
physiological aspects of, 的生理概念 509—511
- Fruit ripening, 果实的成熟 429—430
- Fuchsia, 倒挂金钟 562
- Fucocanthin, 岩藻黄质 191
- Fumarase, 反(式)丁烯二酸酶 265
(延胡索酸酶)
- Fumaric acid, 反(式)丁烯二酸 265, 274
- Fungi, 真菌 118, 297
respiration of, 的呼吸 215
in soil, 土壤中的 102—103
- Funiculus, 珠柄 567
- Furanose ring, 呋喃环 281
- Galactan, 半乳聚糖 294
- Galactinol, 半乳糖醇 285
- Galactose, 半乳糖 159, 251, 278
- Galacturonic acid, 半乳糖醛酸 291, 294
- Gelation, 凝胶作用 23
- Gels, 凝胶 20, 23
- Genetic code, *See also* Triplet code
遗传密码 365, 456, 460
- Genetic constitution, role in plant development, 遗传组成在植物发育中的作用 460—462
- Gentiobiose, 龙胆二糖 297
- Geotropism, 向地性 409, 430
- Geranium, 天竺葵 77, 452
- Germination of pollen, 花粉的萌发 330, 455, 500—501
- Germination of seeds, 种子的萌发 458, 559, 569
anaerobic respiration in, 中的无氧呼吸 254
effect of temperature on, 温度对~的影响 575—577
heat of respiration in, 中的呼吸热量 235
inhibition of by abscisic acid, 利用脱落酸对~的抑制作用 427
role of embryo development in, 胚胎发育在~中的作用 577
roles of gibberellins in, 赤霉素在~中的作用 418, 579
role of light in, 光在~中的作用 476—477, 574—575
role of oxygen in, 氧在~中的作用 577—569
role of water in, 水在~中的作用 572
- Gibberellic acid, 赤霉素 308, 414
- Gibberellins, 赤霉素
chemical constitution of, 的化学结构 414—415
effect on α -amylase synthesis, 对 α -淀粉酶合成的影响 579
effect in breaking bud dormancy, 对打破芽休眠的影响 418
effect on flowering, 对开花的影响 417

- effects on seed germination, 对种子萌发的影响 418
- relative activity of different gibberellins, 不同赤霉素的相对活性 419
- role in apical dominance, 在顶端优势中的作用 549
- role in cell elongation, 在细胞延伸中的作用 416
- role in leaf expansion, 在叶子扩大中的作用 418, 447
- role in parthenogenesis, 在单性生殖中的作用 418, 509
- roles in root elongation and formation, 在根的形成和延伸中的作用 418
- synthesis of, 的合成 420
- translocation of, 的转运 420
- Ginkgo, 银杏 578
- Girdling, 环状剥皮 380, 129
- Gladiolus, 唐昌蒲 458
- Glands, 腺体 98
- Glucolactone-6-phosphate, 6-磷酸葡萄糖内酯 270
- Gluconic acid-6-phosphate, 6-磷酸葡萄糖酸 270
- Glucose, 葡萄糖 158, 159, 256, 281
- Glucose-1-phosphate, 1-磷酸葡萄糖 256, 287, 288
- Glucose-6-phosphate, 6-磷酸葡萄糖 257, 270, 272
- Glucosides, 糖苷 159, 295, 296
- Glucuronic acid, 葡糖醛酸 294, 292
- Glucuronic acid-1-phosphate, 1-磷酸葡糖醛酸 292
- Glutamic dehydrogenase, 谷氨酸脱氢酶 351
- Glutamic synthetase, 谷氨的合成 353
- Glutamine, 谷氨酰胺 235, 344
- Glyceraldehyde-3-phosphate, *See also* 3-Phosphoglyceraldehyde, 3-磷酸甘油醛 175, 258, 272
- Glycerides, 甘油酯 194, 300
- Glycerol, 甘油 235, 305
- Glycerol-phosphate, 甘油磷酸 300
- Glycerol synthesis, 甘油的合成 299
- Glycine, 甘氨酸 247, 343
- Glycolic acid, 羟基乙酸 229, 247
- Glycolic acid oxidase, 羟基乙酸氧化酶 247
- Glycolysis, 糖酵解 255, 266
- Glycosides, 糖苷 295
- Glyoxalate cycle, 乙醛酸循环 305
- Glyoxylic acid, 乙醛酸 247
- Glyoxysome, 乙醛酸循环体 35, 305
- Goldenrod, 一枝黄花 201, 496
- Golgi apparatus, 高尔基(氏)体 33, 41
- Gonyaulax polyhedra*, 双鞭甲藻 533
- Gramma grass, 基粒 194
- Grape, 葡萄 151, 254, 274, 511
- Grapefruit, 朱栾(葡萄柚) 511
- Ground state of electrons, 电子的基态 203
- Growth, 生长 435
- biotic factors affecting, 生物因素的影响 463
- dynamics of, 的动态 438
- indices of, 的指标 456—457
- in tropical species, 在热带树种中 560
- physiological aspects of, 的生理状态 443—447
- primary, 初生的 438—447
- rates of, 的速度 457
- role of environmental factors in, 环境因子在~中的作用 460—462
- role of genetic factors in, 遗传因子在~中的作用 460—461
- secondary, 次生的 129—131
- Growth, reproductive, 生殖生长 495—376
- effect of carbohydrate metabolism on, 碳水化合物代谢对~的影响 541—541
- effect of light duration on, 光照持续期对~的影响 513
- effect of light intensity on, 光强度对~的影响 514
- effect of light quality on, 光质对~

- 的影响 513
- effect of nitrogen metabolism on, 氮代谢对~的影响 540, 541
- effect of temperature on, 温度对~的影响 538, 537
- periodicity of, 的周期性 559
- Growth, vegetative, 营养生长 435
- daily periodicity of, 的昼夜周期性 523
- effect of atmospheric gases on, 大气气体对~的影响 492
- effect of carbohydrate metabolism on, 碳水化合物代谢对~的影响 540, 491
- effect of concentration of soil solution on, 土壤溶液浓度对~的影响 488
- effect of gases in soil atmosphere on, 土壤大气之气体对~的影响 489—490
- effect of light duration on, 光照持续时间对~的影响 834
- effect of light intensity on, 光强度对~的影响 473
- effect of light quality on, 光质对~的影响 475—476
- effect of nitrogen metabolism on, 氮代谢对~的影响 491
- effect of pollutants on, 污染物对~的影响 492
- effect of salt spray on, 盐的喷射对~的影响 492
- effect of soil aeration on, 土壤通气对~的影响 489
- effect of temperature on, 温度对~的影响 464
- effect of water on, 水分对~的影响 486
- periodicity of, 周期性 559
- phases of, 阶段 443
- roles of mineral elements in, 矿质元素在~中的作用 324, 327
- seasonal periodicity of, 的季节周期性 555—556
- Growth correlations, 生长的相关性 542
- Growth of leaves, 叶子的生长 447—448
- Growth of roots, 根的生长 111, 438, 119
- Growth of stems, 茎的生长 440—442
- Growth periodicity, 生长的周期性 552
- Growth regulators, 生长调节 399
- GTP/GDP, GTP/GDP 421, 267
- Guanine, 鸟嘌呤 355, 362
- Guanosine-diphosphate, *See* GTP/GDP 鸟苷二磷酸 (见GTP/GDP)
- Guard cells, 保卫细胞 75
- osmotic potential of, 的渗透势 80
- pH of, 的pH 841, 82
- photosynthesis in, 的光合作用 80—83
- Gums, 树脂 130, 291
- Guttation, 吐水 (现象) 98, 121
- Gymnosperms, 裸子植物 132, 138
- Halophytes, 盐生植物 125
- Hardening, 锻炼 469
- Hatch-Slack pathway, Hatch-Slack 途径 208
- Hayfever, 枯草喘息病 502
- Heartwood, 心材 130, 142
- Heat injury, 热害 471
- Heat resistance, 抗热性 466, 471
- Hedera helix*, 洋常春藤 77
- Helianthus annuus*, *See also* Sunflower 向日葵 78, 499
- Helianthus tuberosus*, *See also* Jerusalem artichoke 菊芋 241
- Hemicellulose, 半纤维素 36, 294, 459
- Hemp, 大麻 7, 498
- Hempweed, 米甘草 516
- Henbit, 宝盖草 (*Lamium amplexicaule*) 478
- Hevea brasiliensis*, 橡胶树 307
- Hexokinase, 己糖激酶 255, 282
- Hexosan, 聚乙糖 294
- Hexose, 己糖 277, 281, 305
- Hexose monophosphate shunt, 己糖-磷酸支路 270
- Hibiscus, 木槿属 515

- Hickory, 山核桃 557
- "High energy" compounds, 高能化合物 172
- High energy reaction (HER), 高能反应 (HER) 532
- High intensity photoreaction in photope-riodism, 在光周期现象中高强度的光反应 532
- Hill reaction, 希尔反应 194, 199, 201
- Hilum, 种脐 567
- Histidine, 组氨酸 344, 366
- Holcus halpensis*, 石茅高粱 576
- Holly, 冬青 77, 498, 509
- Honey locust, 皂荚 573
- Hormone action, mechanism of, 激素的作用, 的机理 432, 433
- Hormones, 激素
interactions among, 的相互关系 433, 434
plant, 植物的 399
- Hornwort, 金鱼藻 221
- Horse chestnut, 七叶树 560
- Humidity, effect of, 湿度
on transpiration, 对蒸腾作用的影响 86
on vegetative growth, 对营养生长的影响 488
- Hyacinth, 信风子 459
- Hydathode, 排水孔 98
- Hydrangea macrophylla*, 蓝边八仙花 337
- Hydrangea otaksa*, 绣球花 219
- Hydration of micelles, 胶粒的水化作用, 20, 22
- Hydration of protoplasm, 原生质的水化作用
in relation to enzymatic activity, 和酶活性的关系 170, 563
in relation to growth, 和生长的关系 486, 443
in relation to photosynthesis, 和光合作用的关系 227, 229
in relation to respiration, 和呼吸作用的关系 243
- Hydration of solutes, 溶质的水合作用 55
- Hydrocyanic acid, 氢氰酸 296
- Hydrogen-ion concentration, *See also* pH 氢离子的浓度, 见 pH 14
- Hydrolases, 水解酶 160
- Hydrolysis, 水解作用 12, 574
of fats, 脂肪的 303
of starch, 淀粉的 286
- Hydrolytic enzymes, 水解酶 574, 579
- Hydronium ion, 水合氢离子 12
- Hydrophytes, 水生植物 216
- Hydroponics, 水培法 340
- Hydroxylamine, 羟胺 350
- Hydroxyl ion, 氢氧根离子 12
- Hyoscyamus niger*, *See also* Black henbane 天仙子 411
- Hypocotyl, (下) 胚轴 567
- Hyponitrous acid, 次亚硝酸 349, IAA, *See also* Indole-3-acetic acid, IAA, 见吲哚3-乙酸 403
- Ilex opaca*, *See also* Holly, 冬青 77
- Imbibition, 吸胀 (作用) 55
in relation to the movement of water, 与水分运动的关系 71-72
osmotic effects on, 渗透对~的影响 56
quantitative aspects, 的定量概念 58
incandescent light, 白炽灯 481
incipient wilting, 初萎 83
- Indeterminate plants, 不定型植物 (光期钝感植物) 515
- Indian lotus, *See also* *Nelumbo*, 印度莲, 见 *Nelumbo*, 580
- Indole-3-acetaldehyde, 吲哚-3-乙醛 403
- Indole-3-acetic acid, *See also* IAA, 吲哚-3-乙酸 402
- Indole-3-butyric acid, 吲哚-3-丁酸 403
- Indole pyruvic acid, 吲哚丙酸 403
- Induction of enzymes, 酶的诱导 (作用) 165

- Inflorescence, 花序 488
 Infrared radiation, 红外线辐射 95—96, 219
 Inhibitors, 抑制剂
 enzymatic, 酶的 170, 245, 249, 389
 of germination, 萌发的 572, 577
 role in photoperiodism, 在光周期现象中的作用 523, 524, 525
 Initial cells, 原始细胞 438, 448, 449
 Initiation of flowers, 花的起源 495, 498
 Injury, effect of, on respiration, 损伤, 对呼吸作用的影响 244
 Inner space, 内部空间 317
 Inosine triphosphate (ITP), 次黄苷三磷酸 (ITP) 197
 Insulin, 胰岛素 399
 Intercellular spaces, 细胞间隙 182, 73, 88
 Interflush, 潜伏期 560
 Intergrana, 间粒 192
 Intermediate plants, 中间型物 516
 Intussusception, 内填 291, 445
 Inulin, 菊糖 289, 459
 Invertase, 转化酶 284
 Iodacetate as an enzyme inhibitor, 碘醋酸盐是酶的抑制剂 171, 245
 Iris, 鸢尾 459
 Iron, roles of, in plants, 铁, 在植物中的作用 161, 185, 187, 332
 Irradiance. See Light intensity 辐照(度), 见光强度 220
 Isocitric acid, 异柠檬酸 264, 274, 275
 Isocitric enzyme, 异柠檬酸酶 264, 275
 Iso-electric point, 等电点 22
 Isoleucine, 异亮氨酸 344, 366
 Iso-maltose, 异麦芽糖 287
 Isomerases, 同分异构酶 160
 Isomerism in monosaccharides, 单糖中的同分异构体 279
 Isoprene, 异戊二烯 307
 Isoprenoids, 类异戊二烯 188, 307
 Isotopes, use of as tracers, 同位素, 作为示踪利用的 189, 351, 380, 387
 Jack bean, 刀豆 158
 Jack-in-the-pulpit, 美国黄花菖蒲 459
 Japanese morning glory, 日本牵牛花 428, 514, 523
 Jasmine, night-blooming, 茉莉 519
 Jerusalem artichoke, See also *Helianthus tuberosus*, 菊芋 289, 485
 Jimsonweed, See also *Datura stramonium* 曼陀罗 500, 511
 Johnson grass, 阿拉伯高粱 576
Juglans nigra, 黑核桃 74
Juncus, 灯心草 (*Juncus*) 37
⁴²K, ⁴²K 385
Kalanchoe blossfeldiana, 伽蓝菜 514, 520, 530
 Kaurene, 贝壳杉烯 308, 421
 Kelp, 海带 56
 α -Ketoglutaric acid, α -酮戊二酸 261, 266, 275
 Kinetin, 激动素 421
 Krebs cycle, Krebs, 循环 177, 261, 469
 Lactic acid, 乳酸 253, 260, 266, 266
 Lactic acid dehydrogenase, 乳酸脱氢酶 261
 Lactic acid fermentation, 乳酸发酵 250
Lactuca sativa, See also Lettuce, 莴苣 237, 483
Lamium amplexicaule, 野芝麻 478
 Langley, 里拉 181
 Latex, 乳汁 308
Lathyrus odoratus, 香豌豆 543
 Lauric acid, 月桂酸 300
 Lavender, 薰衣草 307
 Law of the minimum, 最低因子律 211, 463
 Leaf primordia, 叶原基 442, 477,
 Leaf scorch, 叶灼伤 471
 Leaves, 叶子
 abscission of, 的脱落 562, 564
 anatomy of, 的解剖学 73, 182, 183, 229
 autumnal coloration of, 的秋色 561
 daily variation in water potential of,

- 水分势的昼夜变化 194
- development of, 的发育 418, 447—448, 551
- optical properties of, 的光学性质 220
- as photoreceptor in bud dormancy, 在芽的休眠中作为光的接受器 582
- as photoreceptor in photoperiodism, 在光周期现象中作为光的接受器 557—558
- temperature of, 的温度 95—95
- Leguminosae, 豆科 371
- Lemna minor*, 浮萍 381
- Lemon, 柠檬 515, 522, 532, 336
- Lenticel, 皮孔 452
- Lenticular transpiration, 皮孔蒸腾 73
- Lepidium virginicum*, 北美独行菜 477
- Lettuce, 莴苣 237, 418, 483
- Leucine, 亮氨酸 344, 365
- Levan, 果聚糖 289
- Levorotatory, 左旋体 279, 296
- Levulose, *See also* Fructose 果糖(左旋糖) 279
- Lichens, 地衣 156
- Ligase, 连接酶 160
- Light, 光 179, 483
- Light, effect of, 光, 的影响
- on anthocyanin synthesis, 对花色素甙合成 298
- on chlorophyll synthesis, 对叶绿素合成 186
- on germination, 对萌发 574
- on growth, 对生长 473, 523
- on respiration, 对呼吸 244, 246—248
- on stomatal opening, 对气孔开放 79
- Light, role in photosynthesis, 光, 在光合作用中的作用 194—199, 200—204
- Light duration, effect of, 光照延续的时间, 的影响
- on photosynthesis, 对光合作用 224
- on reproductive growth, 对生殖生长 514—520
- on vegetative growth, 对营养生长 483—486
- Light intensity, effect of, 光强度, 的影响
- on photosynthesis, 对光合作用 220—223
- on reproductive growth, 对生殖生长 513
- on vegetative growth, 对营养生长 473—475
- Light quality, effect of, 光质, 的影响
- on chlorophyll synthesis, 对叶绿素合成 186
- on photosynthesis, 对光合作用 223—224
- on phototropism, 对光周期现象 407—409
- on reproductive growth, 对生殖生长 513, 532
- on vegetative growth, 对营养生长 475—483
- Lignin, 木素 38, 294, 446
- Ligustrum ibota*, 蜡子树 499
- Lilac, 紫丁香 77, 237, 560
- Liliaceae, 百合科 155
- Lima bean, 利马豆 243, 567, 568, 569
- Limiting factors, principle of, 限制因子, 限制因子律 211, 212
- Linden, 椴树 237, 377
- Linoleic acid, 亚油酸 300
- Linseed oil, 亚麻籽油 301
- Lipase, 脂肪酶 303
- Lipids, 类脂 194, 299
- Liriodendron tulipifera*, *See also* Tulip poplar, 北美鹅掌楸 74, 125, 130
- Loblolly pine, 火炬松 150—221
- Lolium temulentum*, *See also* Rye grass, 毒麦 428, 520
- Long-day plants, 长日照植物 00912, 515—519
- Longevity of seeds, 种子的寿命 580—581
- Long-leaf pine, 美国长叶松 307, 473
- Low intensity photoreaction in photoperiodism, 在光周期现象中低强度的光反

Lucerne, *See also* Alfalfa, *Medicago sativa* 苜蓿 274
 Lupine, 羽扇豆 405
 Lutein, 黄体素(叶黄素) 188
 Lyases, 裂解酶 160
 Lycopene, 番茄红素 188
Lycopersicon esculentum, *See also*
 Tomato, 番茄 78
 Lysine, 赖氨酸 344, 366
 Macrometabolic elements, 大量元素 326
 Magnesium, roles in plants, 镁, 在植物中的作用 185, 187, 330, 489
 Magnolia, 木兰属 496
 Maize, 玉米 28, 64, 125, 186
 Malic acid, 苹果酸 177, 209, 253, 275
 Malic dehydrogenase, 苹果酸脱氢酶 177, 209, 274, 253
 Malic enzyme, 苹果酸酶 275
 Malonates, effect of, on respiration, 丙二酸盐, 的影响, 对呼吸作用 245
 Malonic acid, 丙二酸 274
 as an enzyme inhibitor, 作为酶的抑制剂 171
 Malonyl-S-CoA, 丙二酰S-CoA 302
 Maltose, 麦芽糖 251, 277, 286
 Manganese, roles of, in plants, 锰, 在植物中的作用 333
 Mango, 杜果 430
 Mangrove, 红树 125, 489
 Mannan, 甘露聚糖 294
 Mannitol, 甘露糖醇 283, 381
 Mannose, 甘露糖 251, 278, 294
 Mannuronic acid, 甘露糖醛酸 294
 Maple, *See also* *Acer* spp., 槭 85, 470, 496, 502
 Mass flow hypothesis of translocation of solutes, 溶质在转运中的质流动学说 394—396
 Mastic forces, 衬质力 50, 107
 Mastic potential, 衬质势 70, 71
 Meadow saffron, 秋水仙 371

Mechanical stimulation, effect of, on respiration, 机械刺激, 对呼吸作用的影响 244
Medicago sativa, *See also* Alfalfa, 紫苜蓿 274, 77
 Melibiose, 蜜二糖 159, 284
 Membranes, 膜 48
 of plant cells, 植物细胞的 29
Mentha aquatica, 皱叶薄荷 237
 Meristemes, 分生组织 26, 236, 437
 Mesophyll, 叶肉 182, 209, 229
 Metabolically activated movement of water, 代谢上促进水分的运输 71
 Metaxenia, 当代显性 508
 Micelles in colloidal systems, 胶体系统中的胶粒 20, 100, 101
 Microfibrils, 微纤维 36, 38
 Micrometabolic elements, 微量元素 326
 Micropyle, 珠孔 567
 Microsomes, 微粒体 33
 Microtubules, 微管 34, 41
 Middle lamella, 胞间层 27, 36, 295, 562
Mikania scantens, 米甘草 516
 Milliequivalent, 毫克当量 322
Mimosa, 含羞草 479
 Mineral element deficiency, symptoms of, 矿质元素的不足, 矿质元素缺乏病 338
 Mineral elements, 矿质元素
 circulation in the plant, 在植物中的循环 387
 roles in plants, 在植物中的作用 323—325
 Mineral salts, 矿质盐类
 absorption of, 的吸收作用 311—323
 absorption of, by aerial organs, 通过地上器官吸收 323
 outward movement from leaves, 从叶子向外移动 386
 translocation of, 的运输 383—386
 utilization of, 的利用 324—338
 Mint, 薄荷 327, 496

- Mitochondria, 线粒体 28, 32, 192, 239
- Mitosis, 有丝分裂 36, 456
- Molal solution, 克分子溶液 10
- Molar solution, (体积)克分子溶液 10
- Mole, 克分子(量) 10
- Molybdenum, roles in plants, 钼, 在植物中的作用 336
- Monocotyledons, 单子叶植物 567
- Monosaccharides, 单糖 277, 281, 282
- Morning glory, 牵牛花 573
- Morphine, 吗啡 371
- Morphogenesis, 形态发生 436
- Morus alba*, 75. *See also* Mulberry, 桑 77
- Mosses, 苔藓 156, 297
- Moth mullein, *See also* *Verbascum blattaria* 蛾毛蕊花 581
- Mountain ash, 花楸 576
- Mouse-ear cress, *See also* *Arabis thaliana*, 拟南芥 478
- Mucilages, 粘液 291
- Mulberry, 桑 77, 560
- Mustard, 芥菜类 409
- Mustard oil, 芥子油 297
- Mutagenic agents, 诱变因子 455
- Mycorrhizas, 菌根 117, 321
- Myo-inositol, 肌醇(环己六醇) 285, 292
- $NAD^+/NADH^+H^+$, *See also* Pyridine nucleotides, $NAD^+/NADH+H^+$, 见核苷酸
- $NADP^+/NADPH^+H^+$, *See also* Pyridine nucleotides, $NADP^+/NADPH+H^+$, 见核苷酸
- Nanometer, 毫微米(nm) 29
- Naphthalene acetamide 萘乙酰胺 406
- α -Naphthalene acetic acid, α -萘乙酸 403, 407, 566
in prolonging bud dormancy, 在延长芽的休眠中 585
- Nasturtium, 旱金莲 78, 422
- Nectar, 花蜜 98
- Nelumbo* spp., 莲 186, 580
- Neoxanthin, 新叶黄素 191
- Niacin, *See also* Pyridine nucleotides, 烟酸, 见核苷酸 162, 429
- Nicotiana* spp., *See also* Tobacco, 烟草属 530, 371, 478
- Nicotine, 烟碱 371
- Nightshade, 茄 78, 371
- Nitrate reductase, 硝酸还原酶 166, 350
- Nitrates, 硝酸盐
effect of, on shoot-root ratio, 对根冠比的影响 544, 544
reduction of, 的还原作用 349
role in plants, 在植物中的作用 327, 348
- Nitrification, 硝化作用 347
- Nitrogen, roles in plants, 氮, 在植物中的作用 327
- Nitrogenase, 固氮酶 346
- Nitrogen fixation, 氮的固定 345-347
- Nitrogen metabolism, 氮的代谢 342-372
effect of, on reproductive growth, 对生殖生长的影响 540, 541
effect of, on vegetative growth, 对营养生长的影响 443, 491
- Nitrogenous bases, 含氮基 354
- Nodules, 根瘤 349
- Nonphotoinductive cycle, 非光诱导循环 520
- Normal solutions, 当量溶液 13, 14
- Nucellus, 珠心 568
- Nuclear membranes, 核膜 27
- Nuclear sap, 核液 31
- Nucleic acids, *See also* DNA RNA, 核酸, 见DNA, RNA 272, 355
- Nucleolus, 核仁 31, 26
- Nucleosides, 核苷 354, 355
- Nucleotides, 核苷酸 354, 356
- Nucleus, 胞核 31
- Nymphaea advena*, 夜花 254
- Oaks, *See also* *Quercus* spp., 栎树 3, 77, 298, 498
- Oats, 燕麦 78, 333, 400, 408

- Oenothera biennis*, 月见草 (夜来香) 581
- Oils, 油 130, 299, 259
- Oleic acid, 油酸 300
- Oligosaccharides, 低聚糖 277, 281
biosynthesis of, 的生物合成 283
- Olive, 油橄榄 506
- Onion, 洋葱 36, 62, 111, 459
- Opium, 鸦片 371
- Optical properties of leaves, 叶片的光学性质 220
- Opuntia*, 仙人掌属 275
- Orange, 柑桔 298, 429, 506, 511
- Orchard grass, 鸭茅 502
- Orchid, 兰花 577
- Organelles, 细胞器 27, 30—34, 230
- Organic acids, metabolism of, 有机酸, 有机酸代谢 273—275, 323, 323
- Organic matter of soil, 土壤中的有机质 101
- Oryza sativa*, See also Rice, 稻 237
- Osage orange, 桑橙 298
- Osmosis, 渗透作用 52—54, 47—48
- Osmotic movement of water from cell to cell, 水分从细胞渗透移动到细胞 69
- Osmotic potential, 渗透势 51, 53—54
of guard cells, 保卫细胞的 80—53
- Osmotic potential of plant cells, 植物细胞细的渗透势 394—396, 121
factors influencing, 影响~的因子 63—63
magnitude of, 的大小 62—63
seasonal variation in, 的季节变化 57
- Osmotic potential of soil solution, 土壤溶液的渗透势 107, 125, 488,
- Osmotic potential of xylem sap, 木质部汁液的渗透势 121, 141
- Osmotic pressure, 渗透压 51
- Osmotic quantities of plant cells, 植物细胞的渗透数量 65
- Outer space, 外部空间 317
- Ovule, 胚珠 567
- Oxalacetic acid, 草酰乙酸 177, 208, 260, 265
- Oxalic acid, 草酸 253, 274
- Oxalic acid fermentation, 草酸发酵
- Oxalis acetosella*, 白花酢浆草 78
- Oxalosuccinic acid, 草酸琥珀酸 264
- Oxidation, 氧化(作用) 175—177, 233
of soil organic matter, 土壤有机质的 101
- β -Oxidation of fatty acids, 脂肪酸的 β -氧化 303
- Oxidation-reduction, 氧化-还原作用 249
- Oxidative deamination, 氧化脱氨(作用) 351
- Oxidoreductases, 氧化还原酶 160
- Oxygen, effect of, 氧
on absorption of water, 对水分吸收的影响 124—125
on absorption of mineral salts, 对矿物质盐类吸收的影响 320—321
on chlorophyll synthesis, 对叶绿素合成的影响 187
on germination, 对萌发的影响 571, 577
on growth, 对生长的影响 444, 489, 490
on photosynthesis, 对光合作用的影响 228, 229
on respiration, 对呼吸作用的影响 241
- Oxygen, as a product of photosynthesis, 光合作用产生的氧 199
- Ozone, 臭氧 494
- ³²P, See also Phosphate, radioactive, 见放射性磷 391
- P₇₀₀, P₇₀₀ 202
- Palm, 棕榈 132, 300, 451
- Palmitic acid, 棕榈酸 300
- Pansy, 三色堇 417
- Pantothenic acid, 泛酸 165, 174
- Papain, 木瓜蛋白酶 160, 352
- Papaveraceae, 罂粟科 371
- Papaver somniferum*, 罂粟 237, 371
- Papaya, 番木瓜 352

- Parenchyma**, 薄壁组织 39, 562
Parasip, 荷兰防风草 255, 316, 458
Parthenocarp, 单性结实 411, 418, 425
Parthenogenesis, 孤雌生殖 504
Partial pressure of gases, 气体分压 44
Passage cells, 通道细胞 117
Passive absorption, 被动吸收 122, 120
Pasteur effect, 巴氏效应 255
Pea, 豌豆 56, 78, 239, 361
Peach, 桃 78, 147, 138, 506
Peanut, 落花生 299
Pecan, 薄壳山核桃 335
Pectic acid, 果胶酸 292, 293
Pectic compounds, 果胶化合物 36, 116
Pectin, 果胶 278, 293
Petargonium domesticum, 蝶瓣天竺葵
 77, 384, 450
Pennyroyal, 除蚤薄荷 307
Pentosans, 戊糖聚 291, 294
Pentose phosphate pathway, 磷酸戊糖支
 路 255, 270—272
Pentoses, 戊糖 277, 281
Pepper, 胡椒 505
 black pepper, 黑胡椒 505
 green pepper, 绿胡椒 468
 red pepper, 红胡椒 188
Peppergrass, 胡椒薄荷 478
Peptide linkage, 肽键 361
Percentage solutions, 百分浓度溶液 10
Perennials, 多年生植物 458, 555, 560
Pericarp, 果皮 570
Pericycle, 中柱鞘 111, 112
Periderm, 周皮 452
Perilla, 紫苏 528
Periodicity, daily, 昼夜周期性
 of absorption of water, 水分吸收的
 149
 of photosynthesis, 光合作用的 230
 of transpiration, 蒸腾作用的 90—94
 of vegetative growth, 营养生长的
 523
Periodicity, seasonal, of vegetative
 growth, 季节周期性, 营养生长的 555
Perisperm, 外胚乳 505, 568
Permanent wilting percentage, 永久萎蔫
 百分数 106, 119, 187
Permeability, 渗透性
 of cell walls, 细胞壁的 60
 of cytoplasmic membranes, 细胞质膜
 的 29, 60
 of membranes, 膜的 48
 of seed coats, 种皮的 577, 578
Peroxisome, 过氧化质体 35, 161, 185,
 274
Peroxyacetyl nitrate as pollutant, 污染物质
 ——过氧乙酰硝酸盐 494
Petunia, 矮牵牛 528
pH, of guard cells, 保卫细胞的 pH
 14, 82
pH, effect of pH, 的影响
 on enzymatic reactions, 对酶促反应
 168
 on phosphorolysis, 对光合作用 00509
 287
 on pigment color, 对色彩的影响
 297
Phalaris cauariensis, 鹼草 407
Pharbitis nil, See also Japanese
 morning glory, 日本牵牛 428, 514
Phaseolus coccinea, 红花菜豆 274
Phaseolus vulgaris, See also Bean, 菜
 豆 77, 95
Phelloderm, 栓内层 451
Phellogen, See also Cork cambium, 木
 栓形成层—451
phellonic acid, 软木醇酸 306
Phellum, See also Cork, 木栓 451
Phenylalanine, 苯基丙氨酸 344, 366,
 368
Philatelpus pubescens, 毛叶山梅花
 383
Phloem, anatomy of, 韧皮部, 的解剖学
 373, 439, 440
Phloem, primary, 初生韧皮部 113,
 113
Phloem, secondary, 次生韧皮部 113,
 114
Phloem exudates, 韧皮部渗出液 381,

- Phloem fibers, 韧皮纤维 39, 374, 378
- Phloem parenchyma, 韧皮薄壁组织 374, 377, 389
- Phloem ray cells, 韧皮射线细胞 374, 378
- Phloionic acid, 木栓酸 306
- Phloxes, 福禄考属 496
- Phosphatase, 磷酸酶 300
- Phosphate, radioactive, 磷, 放射性 385, 386
- Phosphoenol pyruvic acid, 磷酸烯醇型丙酮酸 208, 259
- Phosphoenol pyruvic acid carboxylase, 磷酸烯醇型丙酮酸羧化酶 208, 274
- Phosphofructokinase, 磷酸果糖激酶 257
- Phosphoglucosomerase, 葡萄糖磷酸异构酶 282
- Phosphoglucomutase, 葡糖磷酸变位酶 257
- 6-Phosphogluconic acid, 6-磷酸葡糖酸 334
- 3-Phosphoglyceraldehyde, *See also* Glyceraldehyde-3-phosphate, 3-磷酸甘油醛 209
- Phosphoglyceric acid, 磷酸甘油酸 208, 259, 269
- 2-Phosphoglyceric acid, 2-磷酸甘油酸 259
- Phosphoglycerol kinase, 甘油磷酸激酶 259
- Phosphohexoisomerase, 磷酸己糖异构酶 257
- Phospholipids, 磷脂 194, 299, 305
- Phosphoric acid, 磷酸 175, 200, 363, 265
- Phosphorolysis, 磷酸解(作用) 257, 288
- Phosphorus, roles of, in plants, 磷, 在植物中的作用 328—329
- Phosphorylase, 磷酸化酶 287
- Phosphorylation, 磷酸化作用
oxidative, 氧化 261, 266, 273, 351
substrate level, 基质样的磷酸化作用 269
of sugars, 糖的磷酸化作用 281
- Phosphoryl-phosphoglyceric acid, *See also* 1,3-Diphosphoglyceric acid, 1,3-二磷酸甘油酸 260
- Photoinductive cycle, 光诱导循环 520
- Photolysis of water, 水的光解(作用) 204
- Photon, 光子 180
- Photo-oxidation, 光—氧化作用 223
- Photoperiodic induction, 光周期诱导 520, 526
- Photoperiodic reaction, locus of, 光周期反应, 光周期反应的位置 521
- Photoperiodism, 光周期现象 484—485, 514—537
constituent photoreactions of, 组成光周期现象的光反应 531
effect of light breaks on, 光中断对~的影响 528
effect of temperature on, 温度对~的影响 531
geographical aspects of, 的地理概念 517
hormonal effects on, 激素对~的影响 529
mechanism of, 的机理 521, 525, 525
relation of endogenous rhythms to, 内生节律性与~的关系 534
in relation to abscission, 与脱落的关系 563
in relation to bud dormancy, 与芽休眠的关系 557, 581, 557, 581
in relation to reproductive growth, 与生殖生长的关系 513—517
in relation to the shoot-root ratio, 与枝根冠比的关系 546
in relation to tuberization, 与块茎形成的关系 485
in relation to vegetative growth, 与营养生长的关系 485
role of blue light in, 蓝光在~中的作用 532

- role of inhibitors in, 抑制剂在~中的作用 524—525
- role of light and dark periods in, 光期和暗期在~中作用 526
- seasonal aspects of, 的季节概念 517, 518
- Photophil, 喜光期 534—536
- Photophosphorylation, 光合磷酸化(作用) 200, 202, 203, 204
- Photorespiration, 光呼吸 214, 217, 229, 246
- Photosynthesis, 光合作用 178
- apparent, 表观光合作用 214, 226, 230, 245
- bacterial, 细菌的光合作用 200, 200
- carbon pathway of, 碳的途径 231
- daily periodicity of, 的昼夜周期律 230
- dark reactions of, 的暗反应 194, 197, 204
- effect of, on shoot-root ratio, 对根冠比的影响 545
- effect of carbon dioxide on, CO₂对~的影响 211—213, 215—219
- effect of chlorophyll content on, 叶绿素含量对~的影响 329
- effect of light on, 光对~的影响 219, 223, 224
- effect of oxygen on, 氧对~的影响 228
- effect of temperature on, 温度对~的影响 225, 466
- effect of water in, 水对~的影响 227
- efficiency of, 的效率 231
- in guard cells, 在保卫细胞中的 81—82
- Hill reaction of, 的希尔反应 194, 199
- magnitude of, 光合的大小 231
- photochemical phases of, 的光化反应概念 197, 204
- photolytic phases of, 的光解概念 206
- as related to leaf structure, 与叶子结构的 关系 128
- relation of pigments to, 与色素的关系 184—191
- in relation to photorespiration, 与光呼吸的关系 241—426
- role of chloroplasts in, 叶绿体在~中的作用 194
- source of oxygen released in, 在~中放氧的来源 199
- in succulents, 肉质植物中的 275, 275
- summary equation of, 的简略方程式 207
- system I of, 系统 I 202
- system II, of, 系统 II 202
- Photosynthetic bacteria, 光合细菌 188, 219
- Photosynthetic enhancement, 光合作用的增益效应 201
- Photosynthetic unit, 光合单位 198, 198
- Phototropism, 向光性 407, 473
- Phycobilins, 藻胆色素 184, 191, 195, 203
- Phycocyanin, 藻青蛋白 191, 195
- Phycocerythrin, 藻红蛋白 191, 195
- Physiological race, 生理小种 461
- Phytochrome, *See also* Red/far red reversible photoreaction, 光敏色素 191, 476, 480
- Phytohormone, 植物激素 399
- Phytol, 叶绿醇 186, 308
- Phytoplankton, 浮游植物 2, 7
- Phytotoxins, 植物毒素 493
- Picklewood, 海蓬子 489
- Pigments, in photosynthesis, 光合作用中的色素 184
- Pigweeds, 藜 411, 428, 481, 514
- Pimpernel, 当归属 528
- Pineapple, *See also* *Ananas sativa* 菠萝 324, 430
- Pinene, 萜烯 307
- Pines, *See also* *Pinus* spp., 松 132, 134, 144, 307
- Pinus edulis*, 食松 568
- Pinus palustris*, 长叶松(大王松) 307,

- 473, 478
- Pinus ponderosa*, 西黄松 57
- Pinus radiata*, 辐射松 139
- Pinus strobus*, 北美乔松 (美国五针松) 134, 135
- Pinus taeda*, 火炬松 150, 221
- Pinus virginiana*, 矮松 (北美二针松) 478
- Pinyon, (*Pinus edulis*) 食松 568
- Pisum sativum*, See also Pea, 豌豆 78, 474
- Pith, 髓 113
- Pits in cell walls, 细胞壁上的纹孔 39, 132, 135
- Planck's law, 普朗克定律 180
- Plantago lanceolata*, 482. See also English plantain, 长叶车前 515
- Plant hormones, 植物激素 399
- Plasmalemma, 质膜 29, 41, 219
- Plasma membrane, 原生质膜 29, 61
- Plasmodesmata, 胞间连丝 39
- Plasmolysis, 质壁分离 61
- Plastids, 质体 31
- Plastocyanin, 质体蓝素 203
- Plastoquinone, 质醌 203
- Platanis occidentalis*, See also Sycamore, 美国梧桐 78
- Plum, 李 274, 296, 576
- Pulumle, 胚芽 (幼芽) 576
- Poa pratensis*, 六月禾 576
- pOH, pOH 15
- Poinsettia, 大戟属 514
- Polarimeter, 旋光计 279
- Polarity of plant organs, 植物器官的极性 552
- Pollen, 花粉 498
- as causal agent of hay fever, 引起枯草喘息病的原因 502
- germination of, 的萌发 455
- Pollination, 授粉 498
- Pollutants, atmospheric, 污染物质, 大气的 492, 493
- Polyembryony, 多胚现象 504
- Polygalacturonic acid, 多聚半乳糖醛酸 291
- Polygonum hydropiper*, 水蓼 (辣蓼) 581
- Polypeptide, 多肽 361, 369
- Polysaccharides, 多糖 278, 281, 285, 290
- Polysome, 多核糖体 312
- Poplar, See also *Populus nigra*, 黑杨 520, 77
- Poppy, 罂粟 237, 371
- Pores, in sieve areas, 孔, 筛域上的 377
- Pore space, in soils, 多孔体的孔的总面积, 土壤中的 102
- Porphyra*, 红藻类 223
- Porphyrin, 卟啉 185, 194
- Potassium, roles in plants, 钾, 在植物中的作用 82, 331
- Potassium thiocyanate, effect in breaking potato bud dormancy, 硫氰酸钾盐, 在打破马铃薯芽休眠中的作用 584
- Potato, 马铃薯 78, 240, 241, 323
- Potometer, 蒸腾测量计 121
- ppm, 11
- Pressure flow hypothesis of translocation of solutes, 溶质运输的压力流学说 394
- Primary root, 初生根 570
- Primrose, 羽裂石竹 (*Dianthus plumarius*) 76
- Privet, 女贞 499
- Proline, 脯氨酸 344, 365
- Proplastids, 前质体 192
- Prosthetic group, 辅基 160
- Proteases, 蛋白酶 579
- Proteins, 蛋白质 235, 274, 342, 549
- Protein synthesis, 蛋白质的合成 360—370
- Protochlorophyll, 原叶绿素 185, 183
- Proton, 质子 13, 176, 248
- Protopectin, 原果胶质 293
- Protoplasm, 原生质 228, 229, 236
- Prunus cerasus*, 77. See also Cherry, 欧洲酸樱桃 77

- Prunus persica*, 75. See also Peach, 桃 78
- Prunus triloba*, 榆叶梅 585
- Pseudogamy, 假受精 504
- Pseudotsuga taxifolia* (douglasii), 花旗松 63, 127
- Psychotria bacteriophila*, 九节木 30, 193
- Pteridophytes, 蕨类植物 378
- Puffballs, 马勃菌 421
- Pumpkin, 西葫芦 468, 509
- Purine, 嘌呤 355
- Pyranose ring, 环式吡喃 270, 281
- Pyridine nucleotides, See also NAD⁺/NAD + H⁺ and NADP⁺/NADPH + H⁺ 190, 吡啶核苷酸 162, 174, (见 NAD⁺/NAD + H⁺ 和 NADP⁺/NADPH + H⁺)
- Pyridoxal, 吡哆醛 165
- Pyridoxamine, 吡哆胺 165
- Pyridoxine, 吡哆醇 165, 429
- Pyrimidine, 嘧啶 355
- Pyrophosphate, 焦磷酸 288, 290
- Pyrophosphorylase, 焦磷酸化酶 288, 290
- Pyrus matus*, See also Apple, 苹果 77
- Pyruvic acid, 丙酮酸 209, 255, 259, 269
aerobic oxidation of, 的有氧氧化作用 261
anaerobic oxidation of, 的无氧化作用 260
- Pyruvic carboxylase, 丙酮酸脱羧酶 261
- Pyruvic kinase, 丙酮酸激酶 260
- Pyruvic oxidase, 丙酮酸氧化酶 262
- Q₁₀, 227
of diffusion, 扩散作用的 88
of photosynthetic light reaction, 光合作用中光反应的 197
of respiration, 呼吸作用的 240
- Q-enzyme, Q酶 287, 288
- Quantasome, 量子转化体 193, 198
- Quantum, 量子 180
- Quercitron, 槲皮苷 298
- Quercus alba*, See also Oaks, 白栎 499, 556
- Quercus borealis*, See also Oaks, 北方红栎 556, 570
- Quercus coccinea*, See also Oaks, 大红栎 78
- Quercus phellos*, See also Oaks, 柳栎 78, 558
- Quercus rubra*, See also Oaks, 红栎 78
- Quercus velutina*, See also Oaks, 美洲黑栎 77, 299
- Quiescence, 休眠 557, 571
- Quinine, 金鸡纳碱 (奎宁) 371
- Quinone, 醌 194
- Radiant energy, 辐射能 178, 180, 219, 473
- Radiash, 萝卜 461, 515, 518
- Raffinose, 棉子糖 159, 285, 381
- Red/far-red reversible photoreaction, See also Phytochrome, 红光/红远光的可逆光反应, 见光敏色素 476—479, 528, 574, 575
- Redistribution of mineral elements in plants, 植物体内矿质元素的再分配 387—388
- Redistribution of water in plants, 植物体内水分的再分配 152
- Redtop, 小糠草 (红顶草) 502
- Reduction, 还原作用 174—176, 283, 307
- Reductive amination, 还原氨化作用 351
- Redwood, 红杉 127, 142, 566
- Relative humidity, 相对湿度 86—88, 187
- Reproductive growth, See also Growth 生殖生长 495
correlations with vegetative growth, 与营养生长的相关性 542
effects of carbohydrate and nitrogen metabolism on, 碳水化合物和氮素代谢对~的影响 540

- effects of light on, 光对~的影响 513
- effects of temperature on, 温度对~的影响 538
- Resins, 树脂 98, 99, 130, 307
- Respiration, 呼吸作用 233
- aerobic, 有氧的 234
- anaerobic, 无氧的 238, 241, 250
- carbon dioxide release in, 在呼吸中放出CO₂ 233, 237, 240, 241
- dry-weight change during, 在呼吸期间干重的变化 235, 235
- effect of injury on, 损伤对~的影响 244
- effect of light on, 光对~的影响 244
- effect of mechanical stimulation on, 机械刺激对~的影响 244
- effect of oxygen on, 氧对~的影响 240, 241
- effect of temperature on, 温度对~的影响 239, 467
- effect on growth, 对生长的影响 243
- effect on mineral salt absorption, 对矿质盐类吸收的影响 243
- efficiency of, 的效率 269
- energy yield in, 在呼吸中能量的产生 234, 269
- of fatty acids, 脂肪酸的 303, 304
- in fruits, 果实的 509
- intramolecular, 分子内的呼吸 252
- ratio, 的速率 238, 242
- relation to active ion uptake, 与活跃吸收离子的关系 319, 320, 320
- relation to seed germination, 与种子萌发的关系 577, 243, 572
- relation to tissue hydration, 与组织水化作用的关系 243
- summary equation for, 作为呼吸作用的简略方程式 234, 249, 270
- Rhamnose, 鼠李糖 297
- Rhizobium, 根瘤菌 346
- Rhizomes, 根状茎 458
- Rhizopogon roseolus, 马勃菌 421
- Rhododendron, 杜鹃花 496
- Rhoeo discolor, 紫万年青 472
- Rhubarb, 食用大黄 274
- Rhus typhina, See also Sumac, 盐肤木 383
- Rhythmic behavior of plant processes, 植物功能的节律习性 533
- Riboflavin, 核黄素(维生素B₂) 164
- Ribonucleic acid, See also RNA, 核糖核酸 357—359
- Ribose, 核糖 278, 281, 283
- Ribosomes, 核糖体 32, 41, 192, 361
- Ribulose, 核酮糖 278
- Ribulose-1-5-diphosphate, 1,5-二磷酸核酮糖 206, 209
- Ribulose-5-phosphate, 5-磷酸核酮糖 271, 272
- Rice, 水稻 129, 237, 253, 413
- Ricinus communis, See also Castor bean, 蓖麻 77
- Ringing, 环状剥皮 129, 380
- "Ripeness to flower," 成熟到开花 524
- RNA, See also Ribonucleic acid, 见核糖核酸 30, 357
- RNA polymerases, RNA-聚合酶 364
- Root cap, 根冠 110, 111
- Root formation, 根的形成 418, 424
- effect of auxins on, 生长素对~的影响 407
- effect of cytokinins on, 细胞激动素对~的影响 424
- effect of gibberellins on, 赤霉素对~的影响 418
- Root hairs, 根毛 110, 115
- Root pressure, 根压 121, 139
- Root systems, 根系 108
- Root tips, 根尖 111
- Roots, 根
- absorbing region of, 的吸收区 109
- anatomy of, 的解剖学 110
- depth of penetration of, 穿越的深度 108
- growth of, 的生长 438—400, 111
- lateral, origin of, 侧根的起源 111—

- Rose, 蔷薇 307
- Rubber, 橡胶 7, 307
- Rubiaceae, 茜草科 371
- Rudbeckia bicolor*, 二色金光菊 530
- Rumex crispus*, 皱叶酸模 581
- Rye, 黑麦 120, 502, 539
- Rye grass, *See also Lolium temulentum*, 黑麦草 353, 428
- Safflower, 红花 299
- Sagebrush, 蒿 502
- Sahuaro, 紫荆 155
- Salicin, 水杨苷 298
- Salicornia, 海蓬子 489
- Saligenol, 水杨醇 296
- Saline soil, 盐性土 488
- Salt accumulation, 盐类的积累 321—323
- Salting out, 盐析 64
- Salt water spray, effect of, on growth, 盐水喷雾, 对生长的影响 492
- Salvia, 鼠尾草 514
- Sand cultures, 沙培 340
- Sapwood, 边材 130, 142
- Sassafras, 擦树 307
- Scarification, 划破 573
- Scilla nutans*, 绵枣儿 78
- Scutellum*, 小盾片 570
- Sedoheptulose, 景天庚酮糖 278
- Sedum* spp., 景天属 275, 530
- Seeds, 种子
 development of, 的发育 505—506
 dormancy of, 的休眠 575
 germination of, 的萌发 282, 458, 472, 571
 longevity of, 的寿命 580
 structure of, 的结构 567, 569
- Selaginella lepidophylla*, 40
- Selenium, roles of, in plants, 硒, 在植物中的作用 337
- Senescence, 衰老 184, 424, 559
- Sensitive plant, 含羞草 479
- Sequoiadendron gigantea*, 世界爷(巨杉) 127, 473
- Sequoia sempervirens*, 红杉 127, 124
- Serine, 丝氨酸 344
- Shadescale, 滨藜属 489
- Shoot-root ratio, 根冠比 544, 545, 546
- Short-day plants, 短日照植物 514, 519
- Sieve cells, 筛细胞 374
- Sieve plates (areas), 筛板 374, 375
- Sieve tubes and sieve tube elements, 筛管和筛管分子 374, 390, 443
- Silene armeria*, 高雪轮 411
- Silicon, roles of, in plants, 硅, 在植物中的作用 337
- Sinapsis alba*, 520. *See also* White mustard, 白芥菜 520
- Sinigrin, 黑芥子(硫苷酸钾) 297
- "Sinks" in translocation, 运转中的"陷阱" 390
- Sisal, 西沙尔麻 7
- Skotophil, 喜暗 534
- Smog, 烟雾 494, 492
- Snapdragon, 金鱼草 299
- Sodium, roles of, in plants, 钠, 在植物中的作用 336
- Sodium acetate, 醋酸钠 17, 18
- Sodium thiocyanate, 硫氰酸钠盐 584
- Soil, composition of, 土壤, 土壤化合物 100
- Soil aeration, 土壤通气 102, 489, 546
- Soil atmosphere, 土壤大气 102
- Soil crumbs, 土壤团粒 101
- Soil organisms, 土壤生物 102, 103
- Soil respiration, 土壤呼吸 215, 218
- Soil solution, 土壤溶液 102, 488
- Soil water relations, 土壤的水分关系 103
- Solanaceae, 茄科 371
- Solanum dulcamara*, 千年不烂 78
- Solanum tuberosum*, *See also* Potato, 马铃薯 78
- Solarization, 灼伤 222
- Solar radiation, 太阳辐射 85, 96, 231
- Solation, 胶溶(作用) 24
- Solidago virgaurea*, 一枝黄花 201

- Sols, 20, 22
- Solutes, 溶质 9
- Solutions, 溶液 9
- Solution cultures, 溶液培养 340
- Solution volume, 溶液体积 9
- Solvents, 溶剂 9
- Sorbitol, 山梨(糖)醇 283, 831
- Sorghum, 高粱 125, 208, 228, 246
- "Sources" in translocation, 在运输中的"源头" 390
- Soybean, 大豆 221, 228, 246, 299
- Spatterdock, 萍蓬草 255
- Spinach, 菠菜 274, 498, 505, 515
- Spiraea, 绣线菊 496
- Squash, 南瓜 329, 391, 430, 498
- Stachyose, 水苏(四)糖 285, 381
- "Standard day," "标准日" 91
- Starch, 淀粉 244, 251, 285, 289
- Starch biosynthesis, 淀粉的生物合成 287, 288, 289
- Starch hydrolysis, 淀粉的水解(作用) 286
- Starch phosphorylation, 淀粉磷酸解(作用) 288
- Stearic acid, 硬脂酸 300
- Stele, 中柱 111
- Stems, anatomy of, 茎, 的解剖学 129
- Stereoisomers, 立体异构体 279
- Sterile culture of tissues, 组织无菌培养 455, 511
- Steroids, 甾族化合物 299
- Sterols, 甾醇(固醇) 194, 188
- Stigonema, 多列藻属 374
- Stocks, 紫萝兰花 417
- Stomata, See Stomates, 气孔
- Stomatal transpiration, 气孔蒸腾 73
- Stomates(stomata), 气孔 75
- diffusive capacity of, 扩散能力 91, 74, 83
- effect of water deficit on, 水分不足对~的影响 93
- mechanism of opening and closing of, 开放和关闭的机理 75
- nocturnal opening of, 夜间开放 155, 275
- in relation to photosynthesis, 和光合作用 182, 217
- size and distribution of, 大小和分布 78
- structure of, 的结构 75
- Stone cells, 石细胞 39, 378
- Stratification, of seeds, 种子的层积处理 576, 577, 580
- Strawberry, 草莓 428, 506, 514, 528
- Stroma, 基质 192, 195
- Strychnine, 马钱子碱 371
- Strychnos nuxvomica*, 马钱子 371
- Suberin, 木栓质 39, 446, 452
- Substrate, enzymatic, 基质, 酶 159, 159
- Succulents, 肉质植物 155, 157, 156
- Succinic acid, 琥珀酸 170, 265, 265
- Succinic dehydrogenase, 琥珀酸脱氢酶 170, 265
- Succinic thiokinase, 琥珀酸硫激酶 265
- Succinyl-S-CoA, 琥珀酰-S-CoA 174, 264, 266
- Sucrase, 蔗糖酶 158, 160
- Sucrose, 蔗糖 158, 159, 251, 277
- Sucrose-phosphate, 蔗糖磷酸 284
- Sudan grass, 苏丹草 296
- Sugar-beet, 糖用甜菜 232, 233
- Sugar cane, 甘蔗 228, 246, 412
- Sugar-nucleotide complexes, 糖核苷酸复合物 281
- Sugar-phosphates, 磷酸糖 281
- Sulfates, reduction of, 硫酸盐, 的还原作用 350
- Sulfur dioxide as a pollutant, 二氧化硫——污染物质 492
- Sumac, 盐肤木 383, 557, 561
- Sunflower, 向日葵 78, 125, 221
- Sweetgum, 胶皮糖香树 557
- Sweet pea, 香豌豆 543
- Sweet potato, 甘薯 514
- Sweet William, 美国石竹 520
- Swiss chard, 莴苣菜 336
- Sycamore, 美国梧桐 78, 142

- Symbiosis, 共生 (现象) 118
- Synergism among hormones, 在激素中的相关现象 433, 584
- Syringa vulgaris*, See also Lilac, 洋丁香 77, 237
- Tannins, 单宁 561
- Taraxacum officinale*, See also Dandelion 药蒲公英 499
- Tartaric acid, 酒石酸 251, 274
- Taxodium distichum*, 落羽松 566
- Taxus baccata*, 东北红豆杉 78
- Temperature, effect of, 温度
 on absorption of soil water, 对吸收土壤水分的影响 123
 on bud dormancy, 对芽休眠的影响 465, 582
 on chlorophyll synthesis, 对叶绿素合成的影响 187
 on diffusion, 对扩散作用的影响 45
 on enzymatic reactions, 对酶促反应的影响 167, 239
 on ion uptake, 对离子吸收的影响 320
 on nitrate reduction, 对硝酸盐还原作用的影响 351
 on photoperiodism, 对光周期现象的影响 531
 on photosynthesis, 对光合作用的影响 225
 on protoplasm, 对原生质的影响 472
 on reproductive growth, 对生殖生长的影响 538
 on respiration, 对呼吸作用的影响 239, 244
 on seed dormancy, 对种子休眠的影响 465
 on seed germination, 对种子萌发的影响 575
 on shoot-root ratio, 对根冠比的影响 546
 on stomatal opening, 对气孔张开的影
 响 83
 on translocation of solutes, 对溶质运输的影响 389
 on transpiration, 对蒸腾作用的影响 87
 on vegetative growth, 对营养生长的影响 464, 466
- Temperature of leaves, factors affecting, 叶温, 影响的因子 87
- Temperature, soil, 土壤温度
 effect on absorption of water, 对吸收水分的影响 123, 124
 effect on transpiration, 对蒸腾作用的影响 124
- Tension in water, 水的张力 68, 141, 142
- Tension in water columns, measurement of, 在水柱中的张力 145 张力的测量 146
- Terpenes, 萜烯 299, 307
- Tetraploids, 四倍体 456
- Tetrasaccharides, 四糖 284, 285
- Theobroma cacao*, 可可 561
- Thermal absorption, 热的吸收 95
- Thermal conduction, 热的传导 95, 472
- Thermal emission, 热的散失 94
- Thermal induction, 热的感应 539
- Thermoperiodicity, 温周期性 467, 539
- Thiamin, 硫胺素 (维生素B₁) 164, 327, 355, 428
- Thiourea, 硫脲 584
- Threonine, 苏氨酸 344, 365
- Thylakoids, 类囊体 192
- Thymine, 胸腺嘧啶 255, 326, 363
- Thyroxin, 甲状腺激素 399
- Tilia europa*, 椴树 237
- Tilia vulgaris*, See also Linden, 椴树 (*Tilia vulgaris*) 77
- Timothy, 猫尾草 502
- Tobacco, 烟草 83, 125, 221, 339
- Tomato, 番茄 78, 221, 320, 431
- Tonoplast, 液胞膜 29, 60
- Totipotency, 全能性 445, 455
- Toxicity, 毒性
 of gases, 气体的 492

- of mineral elements, 矿质元素的
325
- Tracheids, 管胞 39, 132, 134
- Traescantia*, 紫露草属 28
- Transaldolase, 转-二羟丙酮基酶 271
- Transamination, 转氨(基)作用 351
- Trans-cinnamic acid, 转-肉桂酸 404
- Transcription, 转录作用 365
- Transferases, 转换酶 160
- Transfructosidase, 转-果糖苷酶 289
- Transglucosylase, 转-葡萄糖基酶 288
- Transketolase, 转-酮醇酶 271
- Translation, 转译 369-370
- Translocation, polar, 运转(作用), 极性
412, 413
- Translocation of auxins, 生长素的运输
412
- Translocation of florigen, 成花素的运输
523
- Translocation of mineral salts, 矿质盐的
运输
in relation to transpiration, 与蒸腾作
用的关系 315
mechanism of, 运输的机理 389
outward from leaves, 由叶子向外运输
386
upward, 向上运输 382
- Translocation of organic solutes, 有机
溶质的运输
downward, 向下运输 380
upward, 向上运输 381
- Translocation of solutes, 溶质的运输
373, 379
bidirectional, 定向的 390
diurnal periodicity of, 的昼夜周期
性 394
lateral, 侧向的 388
mechanism of, 的机理 394
quantities moved, 的数量 393
velocity of, 的速度 393
- Translocation of viruses, 病毒的转移
396
- Translocation of water, 水分运输 127
downward, 向下的 147
- lateral, 侧向的 147
mechanism of, 的机理 138
relation of transpiration to, 与蒸腾
作用的相互关系 146
upward, 向上的 128
- Transpiration, 蒸腾作用 73
cuticular, 角质层的 73, 94
daily periodicity of, 的昼夜周期性
90, 149
effect of leaf structure on, 叶子结构
对~的影响 89
effect of leaf temperature on, 叶温对
~的影响 87
effect of light on, 光对~的影响 85
effect of soil temperature on, 土温对
~的影响 124
effect of soil water on, 土壤水分对~
的影响 89
effect of solar radiation on, 太阳辐
射对~的影响 85
effect of temperature on, 温度对~的
影响 87
effect of wind on, 风对~的影响
88
lenticular, 皮孔的蒸腾 73
magnitude of, 的大小 84
mechanism of, 的机理 73
in relation to absorption of water,
与水分吸收的关系 122
in relation to ion uptake, 与离子吸收
的关系 315
in relation to translocation of water,
与水分运输的关系 146
role in heat dissipation, 在热散失中
的作用 95
stomatal, 气孔的 73
in succulents, 肉质植物的 275
- Tree of heaven, *See also Allanthus
glauculosa*, 臭椿 78
- Tricarboxylic acid cycle, *See also Krebs
cycle*, 三羧酸循环 262 见 Krebs 循
环
- Trifolium pratense*, 红车轴草 237
Trifolium repens, 白车轴草(白三叶)

Tri-iodo-benzoic acid, 三碘苯甲酸
403
Triose phosphate dehydrogenase, 磷酸丙糖脱氢酶 175, 258
Trioses, 丙糖 258, 266
Triphosphopyridine nucleotide, *See also* NADP⁺/NADPH + H⁺ 辅酶 II, 三磷酸吡啶核苷酸 (见 NADP/NADPH + H⁺) 163
Triple fusion, 三核融合 503
Triplet code, *See also* Genetic code, 三联体密码, 见遗传密码 363
Trisaccharides, 三糖 284
Triticum sativum, 小麦 237, 78
Tropaeolum majus, *See also* Nasturtium, 旱金莲 78
Tryptamine, 色胺 403
Tryptophan, 色氨酸 344, 365, 403
Tuberization, 块茎形成
effect of light duration on, 光的持续期对~的影响 485
temperature on, 温度对~的影响 467
Tubers, 块茎 458
Tulip, 郁金香 459
Tulip poplar, 鹅掌楸 130, 377, 556
Tung, 油桐 335
Tupelo, 紫树 125
Turgor pressure, 膨压 51
in guard cells, 保卫细胞的 79, 80
in plant cells, 植物细胞中的 66, 67, 395, 396
in relation to cell enlargement, 与细胞扩大的关系 445
in sieve tubes, 筛管中的 391, 392, 396
Turnip, 芜菁 334, 336, 417
Turpentine, 松节油 307
Typa latifolia, 宽叶香蒲 578
Tyrosinase, 酪氨酸酶 161
Tyrosine, 酪氨酸 295, 343, 366
UDP. *See* UTP/UDP, UDP 见 UTP/UDP
Ulmus americana, *See also* Elm, 美国榆 478

Ultraviolet radiations, 紫外光辐射 179
Unit membrane, 单位膜 29
Unsaturated lactones, 非饱和内酯 432
Uracil, 尿嘧啶 283, 355, 364
Urease, 尿素酶 158, 161
Uridine, 尿(嘧啶核)苷 283
Uridine diphosphate, *See also* UTP/UDP 尿苷二磷酸, 见 UTP/UDP 283
Uridine triphosphate, *See also* UTP/UDP 尿苷三磷酸, 见 UTP/UDP 174
UTP/UDP
Vacuolar membrane, 液泡膜 29, 60
Vacuole, 液泡 26, 35, 60
Valine, 缬(草)氨酸 343, 366
Vanadium, role of, in plants, 钒, 在植物中的作用 337
Vapor pressure, 蒸汽压 84—88
Vascular ray, 维管射线 137, 448
Vegetative growth, *See also* Growth correlations of, with reproductive growth, 营养生长 435, 542—544
见营养生长与生殖生长的相关性
Verbascum blattaria, 毛蕊花 581
Vernalization, 春化处理 465, 539, 540
Vesicles, 泡囊 34
Vessels, vessel elements, 导管, 导管分子 39, 132, 136
Violoxanthin, 莖菜黄质 191
Violet, 莖菜 514
Viruses, translocation of, 病毒, 的运转 396
Vital theories of the translocations of water, 水分转运的生命力学说 138
Vitamins, 维生素
as coenzymes, 作为辅酶的维生素 162
as hormones, 作为激素的维生素 429
Vitamin A, relation to carotene, 维生素 A, 和胡萝卜素的的关系 185
Vitamin B₁, *See also* Thiamin 维生素 B₁ 164
Vitamin B₂, *See also* Flavin nucleotides,

- 维生素B₂, 164, 见黄素单核苷酸
- Vitamin B₃, *See also* Niacin, Pyridine nucleotides, 维生素B₃, 352
- 见烟酸
- 吡啶核苷酸
- Vitamin B₁₃, 维生素B₁₂, 336
- Vitamin D, 维生素D 306
- Volatile oils, 挥发油 99
- Wandering Jew, 吊竹梅 78
- Warburg effect, 瓦布格效应 228, 247
- Water, 水分
- cohesion of, 的内聚力 140
 - as a membrane, 作为膜的水分 49, 49
 - metabolic, 的代谢 234
 - pathway through roots, 通过根部的途径 116, 117
 - photolysis of, 的光解 204
 - redistribution in plants, 在植物中的再分配 152
 - tension in, 水分中的张力 68, 68, 120, 141
- Water, effect of, 水分
- on absorption of water, 对水分吸收的影响 123
 - on bud dormancy, 对芽休眠的影响 581
 - on chlorophyll synthesis, 对叶绿素合成的影响 188
 - on germination, 对萌发的影响 572
 - on photosynthesis, 对光合作用的影响 227
 - on shoot-root ratio, 对根冠比的影响 546
 - on stomatal opening and closing, 对气孔开放和关闭的影响 83
 - on transpiration, 对蒸腾作用的影响 89
 - on vegetative growth, 对营养生长的影响 486, 523
- Water in soils, 土壤中的水分 101—105, 486
- Water lily, 水百合 505
- Water lotus, 水莲 186
- Watermelon, 西瓜 123, 468, 509
- Water potential, 水分势 47, 49—51, 171
- Water potential of plant cells, 植物细胞的水分势 66, 120, 469
- daily variation in, 植物细胞水分势的昼夜变化 150
- Water potential of soil, 土壤的水分势 107
- Water potential of xylem elements, 木质部分子的水分势 141
- Water smartweed, 水蓼(辣蓼) 581
- Water table, 水位 103
- Waterweed, 加拿大菲藻 27, 226
- Waxes, 蜡 299, 306
- Wheat, 小麦 78, 154, 228, 243
- White clover, 白三叶草 124
- White mustard, 白芥 242, 520, 529
- Willow, 柳树 384, 385, 498
- Wilting, 萎蔫
- incipient, 早期萎蔫 148
 - permanent, 永久萎蔫 148, 151
 - temporary(transient), 暂时萎蔫 148
- Wilting percentage. *See* Permanent wilting percentage, 萎蔫百分数, 见永久萎蔫百分数
- Wind, effect of, 风
- on leaf temperature, 对叶温的影响 95
 - on transpiration, 对蒸腾作用的影响 84, 88
- Winter-killing, 寒害 468
- Witch hazel, 北美金缕梅 470
- Wood fibers, 木纤维 39
- Wood parenchyma, 木薄壁组织 133, 137, 138
- Wood ray, *See also* Xylem ray, 木射线, 见木质部射线 133, 134
- Wood sorrel, 白花酢酱草 78
- Wounding, effect of, on respiration, 损伤, 对呼吸作用的影响 244
- Xanthium strumarium, *See also* Cocklebur, 苍茸 514, 530
- Xanthophyll, 叶黄素 191, 561

- Xerophytes, 旱生植物 156
X-rays, X-射线 179
Xylans, 木聚糖 291
Xylem, 木质部 128, 132, 373
 exudation from, 来自于木质部的溢泌
 (吐水)作用 97, 121, 139, 138
 primary, 初生木质部 112, 113, 135
 secondary, 次生木质部 114, 129, 449
Xylem ray, *See also* Wood ray, 木质部
 射线, 见木射线
Xylene, 二甲苯 584
Xylose, 木糖 278, 291, 294
Yeasts, 酵母(菌) 251, 261, 367
Yellow dock, 皱叶酸模 581
Yew, 紫杉 78
Zea mais, *See also* Corn, Maize, 玉米
 77, 410, 475
Zeatin, 玉米素 421
Zeaxanthin, 玉米黄尿酮(玉米黄质)
 190, 191
Zebrina penlata, 吊竹梅 76
Zinc, role of, in plants, 锌, 在植物中的
 作用 334
Zinnia, 百日草 515
Zygote, 受精卵 455
Zymase, 酒化酶 251

参 考 文 献

第 一 章

Each of the references listed here covers a wide range of topics in plant physiology or a closely related field. References listed at the end of subsequent chapters pertain primarily to the topics discussed in that chapter.

Annual Reviews of Plant Physiology. Vol. 1-. Annual Reviews, Inc., Stanford, 1950-

Baum, S. J., *Introduction to Organic and Biological Chemistry*. The Macmillan Company, New York, 1970.

Bonner, J., and J. E. Varner *Plant Biochemistry*. Academic Press, Inc., New York, 1965.

The Botanical Review. Vol. 1-. The Botanical Review, New York, 1935-

Devlin, R. M. *Plant Physiology, 2nd Edition*. Van Nostrand Reinhold Company, New York, 1969.

Eastin, J. D., F. A. Haskins, C. Y. Sullivan, and C. M. H. Van Bavel. *Physiological Aspects of Crop Yield*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, 1969.

Encyclopedia of Plant Physiology, 18 vols Springer-Verlag, Heidelberg, 1955-1967.

Janick, J. *Horticultural Science, 2nd Edition*. W. H. Freeman and Company, San Francisco, 1972.

Kozłowski, T. T. *Growth and Development of Trees*. 2 vols. Academic Press, Inc., New York, 1971.

Lehninger, A. L. *Biochemistry*. Worth Publishers, Inc., New York, 1970.

Luckwill, L. C., and C. W. Cutting, Editors. *Physiology of Tree Crops*. Academic Press, Inc., New York, 1970.

Salisbury, F. C., and C. Ross. *Plant Physiology*. Wadsworth Publishing Company, Belmont, Calif., 1969.

Spector, W. S., Editor. *Handbook of Biological Data*. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 1956.

Steward, F. C. Editor. *Plant Physiology: A Treatise*. 6 vols. Academic Press, Inc., New York, 1959-1972.

Zimmerman, M. H., and C. L. Brown. *Trees: Structure and Function*. Springer-Verlag, New York, 1971.

第 二 章

Christensen, H. N. *pH and Dissociation*. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 1964.

Daniels, F., and R. A. Alberty. *Physical Chemistry*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1955.

Giese, A. C. *Cell Physiology, 3rd Edition*. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 1968.

West, E. S., W. R. Todd, H. S. Mason, and J. T. Van Bruggen. *Textbook of Biochemistry, 4th Edition*. The Macmillan Company, New York, 1966.

第三章

- Clowes, F. A. L., and B. E. Juniper *Plant Cells*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1968.
- Esau, Katherine. *Plant Anatomy, 2nd Edition*. John Wiley & Sons, New York, Inc., 1965.
- Frey-Wyssling, A., and K. Muhlenhaller. *Ultrastructural Plant Cytology*. Elsevier Publishing Company, Amsterdam, 1965.
- Gibbs, M., Editor. *Structure and Function of Chloroplasts*. Springer-Verlag, New York, 1971.
- Jensen, W. A. *The Plant Cell, 2nd Edition*. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California, 1970.
- Jensen, W. A., and R. B. Park. *Cell Ultrastructure*. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California, 1967.
- Kirk, J. T. O., and R. A. E. Tilney-Bassett. *The Plastids, Their Chemistry, Structure, Growth and Inheritance*. W. H. Freeman and Company, San Francisco, 1967.
- Ledbetter, M. C. and K. R. Porter. *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells*. Springer-Verlag, New York, 1970.
- Nobel, P. S. *Plant Cell Physiology*. W. H. Freeman and Company, San Francisco, 1970.
- Pridham, J. B., Editor. *Plant Cell Organelles*. Academic Press, Inc., New York, 1968.
- Siegel, S. M. *The Plant Cell Wall*. The Macmillan Company, New York, 1962.

第四章

- Kozlowski, T. T., Editor. *Water Deficits and Plant Growth, 3 vols*. Academic Press, New York, 1968, 1968, 1972.
- Kramer, P. J. *Plant and Soil Water Relationships. A Modern Synthesis*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1969.
- Slatyer, R. O. *Plant-Water Relationships*. Academic Press, Inc., New York, 1967.

第五章

- Kozlowski, T. T., Editor. *Water Deficits and Plant Growth, 3 vols*. Academic Press, New York, 1968, 1968, 1972.
- Kramer, P. J. *Plant and Soil Water Relationships. A Modern Synthesis*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1969.
- Nobel, P. S. *Plant Cell Physiology*. W. H. Freeman and Company, San Francisco, 1970.
- Slatyer, R. C. *Plant-Water Relationships*. Academic Press, Inc., New York, 1967.

第六章

- Esau, Katherine. *Plant Anatomy, 2nd Edition*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1965.
- Gates, D. M. and L. E. Papian. *Atlas of Energy Budgets of Plant Leaves*. Academic Press, Inc., New York, 1971.
- Kozlowski, T. T., Editor. *Water Deficits and Plant Growth, 3 vols*. Academic Press, New York, 1968, 1968, 1972.

- Kramer, P. J. *Plant and Soil Water Relationships. A Modern Synthesis*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1969.
- Ledbetter, M. C., and K. R. Porter. *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells*. Springer-Verlag, New York, 1970.
- Meidner, H. and T. A. Mansfield, *Physiology of Stomata*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1969.

第七章

- Black, C. A. *Soil-Plant Relationships, 2nd Edition*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1968.
- Burges, A., and F. Row, Editors. *Soil Biology*. Academic Press, Inc., New York, 1967.
- Esau, Katherine. *Plant Anatomy, 2nd Edition*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1965.
- Harley, J. L. *The Biology of Mycorrhiza*. Leonard Hill Books, London, 1969.
- Hillel, D. *Soil and Water*. Academic Press, Inc., New York, 1971.
- Kohnke, Helmut. *Soil Physics*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1968.
- Kozłowski, T. T., Editor. *Water Deficits and Plant Growth*, 3 vols. Academic Press, New York, 1968, 1968, 1972.
- Kramer, P. J. *Plant and Soil Water Relationships. A Modern Synthesis*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1969.
- Russell, E. W. *Soil Conditions and Plant Growth, 9th Edition*. Longmans, Green and Company, London, 1961.

第八章

- Esau, Katherine. *Plant Anatomy, 2nd Edition*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1965.
- Kozłowski, T. T., Editor. *Water Deficits and Plant Growth*, 3 vols. Academic Press, New York, 1968, 1968, 1972.
- Kramer, P. J. *Plant and Soil Water Relationships, A Modern Synthesis*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1969.
- Ledbetter, M. C., and K. R. Porter. *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells*. Springer-Verlag, New York, 1970.
- Maylan, B. A., and B. G. Butterfield. *Three-dimensional Structure of Wood*. Syracuse University Press, Syracuse, 1972.
- Troughton, J., and Lesley A. Donaldson. *Probing Plant Structure*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1972.
- Zimmerman, M. H. *The Formation of Wood in Forest Trees*. Academic Press, Inc., New York, 1964.

第九章

- Bernhard, S. *The Structure and Function of Enzymes*. W. A. Benjamin, Inc., New York, 1968.
- Conn, E. E., and P. K. Stumpf. *Outlines of Biochemistry, 2nd Edition*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1966.
- Davies, D. D. *Intermediary Metabolism*. Cambridge University Press, New York, 1961.
- Dixon, M., and E. C. Webb. *Enzymes*. Academic Press, Inc., New York, 1964.
- Giese, A. C. *Cell Physiology, 3rd Edition*. W. B. Saunders Company, Philadelphia,

1968.

Neilands, J. B., and P. K. Stumpf. *Outlines of Enzyme Chemistry*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1958.

———. *Enzyme Nomenclature. Recommendations of the International Union of Biochemistry on the Nomenclature and Classification of Enzymes*. Elsevier Publishing Company, New York, 1965.

Street, H. E. *Plant Metabolism*. Pergamon Press, Elmsford, New York, 1963.

第十章

Chichester, C. O., Editor. *Advances in the Chemistry of Plant Pigments*. Academic Press, New York, 1972.

Clayton, R. *Molecular Physics in Photosynthesis*. Blaisdell Publishing Company, New York, 1965.

Devlin, R. M., and A. V. Barker. *Photosynthesis*. D. Van Nostrand Company, New York, 1971.

Gibbs, M., Editor. *Structure and Function of the Chloroplasts*. Springer-Verlag, New York, 1971.

Goodwin, T. W. *Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments*. Academic Press, Inc., New York, 1965.

Goodwin, T. W., Editor. *Biochemistry of the Chloroplasts*, 2 vols. Academic Press, Inc., New York, 1966, 1967.

Hatch, M. D., C. B. Osmond, and R. O. Slatyer. *Photosynthesis and Photorespiration*. John Wiley Interscience, New York, 1971.

Ledbetter, M. C., and K. R. Porter. *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells*, Springer-Verlag, New York, 1970.

Rabinowitch, E., and Govindjee. *Photosynthesis*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1969.

San Pietro, A., F. A. Green, and T. J. Army, Editors. *Harvesting the Sun*. Academic Press, Inc., New York, 1967.

Shibata, K., A. Takamiya, A. T. Jagendorf, and R. C. Fuller, Editors. *Comparative Biochemistry and Biophysics of Photosynthesis*. University Park Press, Baltimore, 1970.

Vernon, L. P., and G. R. Seely, Editors. *The Chlorophylls*. Academic Press, Inc., New York, 1966.

Zelitch, I. *Photosynthesis, Photorespiration, and Plant Productivity*. Academic Press, Inc., New York, 1971.

第十一章

Devlin, R. M., and A. V. Barker. *Photosynthesis*. D. Van Nostrand Company, New York, 1971.

Hatch, M. D., C. B. Osmond, and R. O. Slatyer. *Photosynthesis and Photorespiration*. John Wiley Interscience, New York, 1971.

Heath, O. U. S. *The Physiological Aspects of Photosynthesis*. Stanford University Press, Stanford, California, 1969.

Rabinowitch, E., and Govindjee. *Photosynthesis*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1969.

San Pietro, A., F. A. Greer, and T. J. Army, Editors. *Harvesting the Sun*. Academic Press, Inc., New York, 1967.

Zelitch, I. *Photosynthesis, Photorespiration, and Plant Productivity*. Academic Press, Inc., New York, 1971.

第十二章

- Giese, A. C. *Cell Physiology, 3rd Edition*. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 1968.
- Stiles, W., and W. Leach. *Respiration in Plants*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1960.
- Zelitch, I. *Photosynthesis, Photorespiration, and Plant Productivity*. Academic Press, Inc., New York, 1971.

第十三章

- Beevers, H. *Respiratory Metabolism in Plants*. Harper and Row, Publishers, New York, 1961.
- Conn, E. E., and P. K. Stumpf. *Outlines of Biochemistry, 2nd Edition*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1966.
- Davies, D. D. *Intermediary Metabolism*. Cambridge University Press, 1961.
- Geismann, T. A., and D. H. G. Grout. *Organic Chemistry of Secondary Plant Metabolism*. Freeman, Cooper and Company, San Francisco, 1969.
- Hatch, M. D., C. B. Osmond, and R. O. Slatyer. *Photosynthesis and Photorespiration*. John Wiley Interscience, New York, 1971.
- Pridham, J. B., and T. Swain, Editors. *Biosynthetic Pathways in Higher Plants*. Academic Press, Inc., New York, 1965.

第十四章

- Conn, E. E., and P. K. Stumpf. *Outlines of Biochemistry, 2nd Edition*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1966.
- Davies, D. D. *Intermediary Metabolism*. Cambridge University Press, 1961.
- Geismann, T. A., and D. H. G. Crout. *Organic Chemistry of Secondary Plant Metabolism*. Freeman, Cooper and Company, San Francisco, 1969.
- Harborne, J. B. *Comparative Biochemistry of the Flavonoids*. Academic Press, Inc., New York, 1967.
- Hitchcock, C., and B. W. Nichols. *Plant Lipid Biochemistry*. Academic Press, Inc., New York, 1971.
- Pridham, J. B., Editor. *Terpenoids in Plants*. Academic Press, Inc., New York, 1967.
- Pridham, J. B., and T. Swain, Editors. *Biosynthetic Pathways in Higher Plants*. Academic Press, Inc., New York, 1965.
- Robinson, T. *Organic Constituents of Higher Plants*. Burgess Publishing Company, Minneapolis, 1967.
- Schubert, W. J. *Lignin Biochemistry*. Academic Press, Inc., New York, 1965.

第十五章

- Epstein, E. *Mineral Nutrition in Plants*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1972.
- Fried, M., and H. Broeshart. *The Soil-Plant System in Relation to Inorganic Nutrition*. Academic Press, Inc., New York, 1967.

- Gauch, H. C. *Inorganic Plant Nutrition*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg, Pa. 1972.
- Hambridge, G., Editor. *Hunger Signs in Crops, 2nd Edition*. Judd and Detweiler, Washington, 1949.
- Jennings, D. H. *The Absorption of Solutes by Plant Cells*. Iowa State University Press, Ames, Iowa, 1963.
- Kramer, P. J. *Plant and Soil Water Relationships. A Modern Synthesis*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1969.
- Lamb, C. A., O. G. Bentley, and J. M. Beattie, Editors. *Trace Elements*. Academic Press, Inc., New York, 1958.
- Price, C. A. *Molecular Approaches to Plant Physiology*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1970.
- Stiles, W. *Trace Elements in Plants*. University Press, Cambridge, 1961
- Sutcliffe, J. I. *Mineral Salts Absorption in Plants*. The Macmillan Company, New York, 1962.
- Wallace, T. *The Diagnosis of Mineral Deficiencies in Plants, 3rd Edition*. Chemical Publishing Company, New York, 1961.

第十六章

- Carpenter, B. H. *Molecular and Cell Biology*. Dickenson Publishing Company, Inc., Belmont, California, 1967.
- Davidson, J. N. *The Biochemistry of the Nucleic Acids*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1965.
- Hewitt, E. J. and C. V. Cutting, Editors. *Recent Aspects of Nitrogen Metabolism in Plants*. Academic Press, Inc., New York, 1968.
- McKee, H. S. *Nitrogen Metabolism in Plants*. Oxford University Press, Inc., London, 1962.
- Stewart, W. D. T. *Nitrogen Fixation in Plants*. Athlone Press, University of London, 1966.
- Watson, G. D. *The Molecular Biology of the Gene*. W. A. Benjamin, Inc., New York, 1965.
- Webster, G. C. *Nitrogen Metabolism in Plants*. Row, Peterson and Company, Evanston, Illinois, 1959.

第十七章

- Crafts, A. S. and C. E. Crisp. *Phloem Transport in Plants*. W. H. Freeman and Company, San Francisco, 1971.
- Esau, Katherine. *Plant Anatomy, 2nd Edition*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1965.
- Ledbetter, M. C., and K. R. Porter. *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells*. Springer-Verlag, New York, 1970.

第十八章

- Audus, L. J., Editor. *The Physiology and Biochemistry of Herbicides*. Academic Press, Inc., New York, 1964.
- Carr, D. J., Editor. *Plant Growth Substances 1970*. Springer-Verlag New York, Inc., 1972.
- Galston, A. W., and P. J. Davies. *Control Mechanisms in Plant Development*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 1970.

- Leopold, A. C. *Plant Growth and Development*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1964.
- Phillips, I. D. J. *Introduction to the Biochemistry and Physiology of Plant Growth Hormones*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1971.
- Steward, F. C., and A. D. Krikorian. *Plants, Chemicals and Growth*. Academic Press, Inc., New York, 1971.
- Vardar, Y., Editor. *The Transport of Plant Hormones*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 1968.
- Wareing, P. F., and I. D. J. Phillips. *The Control of Growth and Differentiation in Plants*. Pergamon Press, Elmsford, New York, 1970.
- Wilkins, M. B., Editor. *Physiology of Plant Growth and Development*. McGraw-Hill Publishing Company, Ltd., Maidenhead, England, 1969.

第十九章

- Clowes, F. A. L. *Apical Meristems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1961.
- Dormer, K. J. *Shoot Organization in Vascular Plants*. Syracuse University Press, Syracuse, 1972.
- Esau, Katherine. *Plant Anatomy, 2nd Edition*. John Wiley and Sons, Inc., New York, 1965.
- Kozłowski, T. T. *Growth and Development of Trees*. 2 vols. Academic Press, New York, 1972.
- Ledbetter, M. C., and K. R. Porter. *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells*. Springer-Verlag, New York, 1970.
- Leopold, A. C. *Plant Growth and Development*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1964.
- Milthorpe, F. L. *The Growth of Leaves*. Thornton Butterworth Scientific Publications, Ltd., London, 1956.
- O'Brien, T. P. and Margaret E. McCully. *Plant Structure and Development*. The Macmillan Company, New York, 1969.
- Romberger, J. A. *Meristems, Growth, and Development in Woody Plants*. U.S. Dept. of Agriculture Technical Bulletin No. 1293, Washington, 1963.
- Steward, F. C. *Growth and Organization in Plants*. Addison-Wesley Publishing Co., Reading, Massachusetts, 1968.
- Torrey, J. G. *Development in Flowering Plants*. The Macmillan Company, New York, 1967.
- Troughton, J., and Lesley A. Donaldson. *Probing Plant Structure*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1972.
- Wareing, P. F., and I. D. J. Phillips. *The Control of Growth and Differentiation in Plants*. Pergamon Press, Elmsford, New York, 1970.

第二十章

- Bickford, E. D., and S. Dunn. *Lighting for Plant Growth*. Kent State University Press, Kent, Ohio, 1972.
- Evans, L. T., Editor. *Environmental Control of Plant Growth*. Academic Press, Inc., New York, 1963.
- Jacobsen, J. S., and A. C. Hill, Editors. *Recognition of Air Pollution Injury to Vegetation: A Pictorial Atlas*. Air Pollution Control Association, Pittsburgh, 1970.
- Kozłowski, T. T., Editor. *Water Deficits and Plant Growth*, 3 vols. Academic Press, New York, 1968, 1968, 1972.

- Levitt, J. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press, Inc., New York, 1972.
- Treshow, M. *Environment and Plant Response*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1970.
- Wilkins, M. B., Editor. *Physiology of Plant Growth and Development*. McGraw-Hill Publishing Company, Ltd., Maidenhead, England, 1969.

第二十一章

- Kozlowski, T. T. *Growth and Development of Trees*. 2 vols. Academic Press, New York, 1972.
- Ledbetter, M. C. and K. R. Porter. *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells*. Springer-Verlag, New York, 1970.
- Leopold, A. C. *Plant Growth and Development*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1964.
- Maheswari, P. *An Introduction to the Embryology of Angiosperms*. McGraw-Hill Book Company, 1950.
- O'Brien, T. P., and Margaret E. McCully. *Plant Structure and Development*. The Macmillan Company, New York, 1969.
- Salisbury, F. B. *The Biology of Flowering*. Natural History Press, New York, 1971.
- Steward, F. C. *Growth and Organization in Plants*. Addison-Wesley Publishing Company, Reading, Massachusetts, 1968.
- Torrey, J. G. *Development in Flowering Plants*. The Macmillan Company, New York, 1967.
- Wodehouse, R. P. *Hayfever Plants, 2nd Edition*. Hafner Publishing Company, New York, 1971.

第二十二章

- Bünning, E. *The Physiological Clock*. Springer-Verlag, Berlin, 1964.
- Evans, L. T., Editor. *The Induction of Flowering*. The Macmillan Company of Australia, Melbourne, 1969.
- Hillman, W. H. *The Physiology of Flowering*. Holt, Rinehart & Winston, Inc., New York, 1963.
- Imamura, S., Editor. *Physiology of Flowering in *Pharbitis nil**. Japanese Society of Plant Physiologists, Tokyo, 1967.
- Salisbury, F. B. *The Flowering Process*. The Macmillan Company, New York, 1963.
- Sweeney, Beatrice M. *Rhythmic Phenomena in Plants*. Academic Press, Inc., New York, 1969.
- Wilkins, M. B., Editor. *Physiology of Plant Growth and Development*. McGraw-Hill Publishing Company, Maidenhead, England, 1969.

第二十三章

- Leopold, A. C. *Plant Growth and Development*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1964.
- Wareing, P. I., and I. D. J. Phillips. *The Control of Growth and Differentiation in Plants*. Pergamon Press, Elmsford, New York, 1970.
- Wilkins, M. B., Editor. *Physiology of Plant Growth and Development*. McGraw-Hill Publishing Company, Ltd., Maidenhead, England, 1969.

第二十四章

- Crocker, W., and Lela V. Barton. *Physiology of Seeds*. Chronica Botanica Company, Boston, 1957.
- Forest Service, U. S. Dept. of Agriculture. *Woody-Plant Seed Manual*. U.S. Government Printing Office, Washington, 1948.
- Kozlowski, T. T., Editor. *Seed Biology*, 3 vols. Academic Press, New York, 1972.
- Leopold, A. C. *Plant Growth and Development*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1964.
- Mayer, A. M., and A. Poljakoff-Mayber. *The Germination of Seeds*. The Macmillan Company, New York, 1963.
- Roberts, E. H. *Viability of Seeds*. Syracuse University Press, Syracuse, 1972.
- Wareing, P. J., and I. D. J. Phillips. *The Control of Growth and Differentiation in Plants*. Pergamon Press, Elmsford, New York, 1970.
- Wilkins, M. B., Editor. *Physiology of Plant Growth and Development*. McGraw-Hill Publishing Company, Ltd., Maidenhead, England, 1969.



译 后 记

原著作者梅尔 (Meyer) 和安德逊 (Anderson) 等人是美国著名植物生理学家, 长期以来从事植物生理学教学工作。梅、安两氏根据他们分别在美国俄亥俄州大学和北卡罗来纳州大学的讲授大纲, 综合写成《植物生理学教程》, 于 1939 年第一次在美国出版, 至 1952 年经修改补充, 写成第二版; 1960 年又在 1952 年版本基础上写成《植物生理学导论》第一版, 现在本书是《植物生理学导论》的第二版。作者经多年采用和反复修改, 不但使原著在选材、叙述和章节安排诸方面, 有其循序渐进、系统衔接等可取之处, 而且还能将生物科学发展中业已获得的成果和结论, 及时地加以系统概括和归纳, 使新版本能反映现代科学技术, 尤其是近代植物生理学的发展动态, 以帮助读者扩大科学视野, 这是其可贵之处。

本书原著是为美国大学生编写的初级教本, 偏重于阐述植物生理学的基本原理, 内容系统全面, 简明扼要, 层次分明, 概念清楚, 因此, 尽管有些经典举例已显得古老, 但作为农林生物系统大专院校师生的读物, 仍然不失其参考价值; 同时对于有关专业的科学研究人员和一般读者也会获得有益的帮助。

鉴于本书是美国多年采用的植物生理学教本, 以及本着学习外国教学经验的态度, 译者感到此书有译成中文之必要, 故下决心将其译出。但限于译者水平, 译文中不妥以至错误之处, 在所难免, 敬希读者赐以批评指正。译稿序言和 1—12 章请我院薛德榕副教授, 13—24 章请张育初副教授校阅, 译者对此仅致衷心谢意。

译者于华南农学院

一九七九年二月 广州

收到期	82年2月8日
来源	69.71 (69.51) 准
书价	2.45

58'176
547

011861

1899118

植物生理学导论

82.2.5

借者单位	借者姓名	借出日期	还书日期
	1202	82.3.22	

011861

INTRODUCTION TO PLANT PHYSIOLOGY

by

B. S. Meyer

D. B. Anderson

R. H. Bohning

D. G. Fratiante

D. Van Nostrand Company 1973

植物生理学导论

〔美〕 B.S. 梅尔 D.B. 安德逊

R.H. 波恩宁 D.G. 弗拉泰恩

黎盛隆译 薛德榕 张育初校

农业出版社出版(北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

850×1168 毫米 32 开本 20 印张 556 千字

1981 年 6 月第 1 版 1981 年 6 月北京第 1 次印刷

印数 1—7,200 册

统一书号 16144·2199 定价 2.45 元