

# 第一章 绪论

## 1.1 植物生理学的概念

### 1.1.1 植物生理学 (plant physiology) 概念:

研究植物生命活动规律、揭示植物生命现象本质的科学。

### 1.1.2 植物生长的特点:

- 1, 地球生命能源的基础生产者, 固定转化太阳能。
- 2, 制造氧气。
- 3, 含有独特的细胞器-叶绿体。
- 4, 固着的生活方式, 具有特殊的适应环境的方式。
- 5, 植物体细胞具有全能性。

## 1.2 植物生理学研究的主要范畴

### 1.2.1 植物的生长发育与形态建成:

在水分代谢、矿质营养、光合作用和呼吸作用等基础代谢的基础上, 表现出的种子萌发、生长、运动、开花、结实和衰老死亡等生长发育过程。

生长 (growth): 细胞数目增加、细胞体积扩大导致植物体体积和质量的增加。

发育 (development): 细胞不断分化形成新的组织和器官, 也称为形态建成 (morphogenesis)。

### 1.2.2 物质与能量的转化: 植物生长发育的基础。

- 植物代谢 (metabolism): 物质转化和能量转化
- 物质转化和能量转化紧密联系: 绿色植物利用太阳能, 将二氧化碳和其他无机物 (水、矿质元素), 合成糖类 (有机物), 将光能转变为化学能进行储存。

### 1.2.3 信号转导 (signal transduction):

植物不像动物那样有神经系统和血液循环系统, 各部分之间和各种活动之间如何通讯和协调, 是现今研究的热点之一。

### 1.2.4 适应环境的策略:

植物通过调整发育的模式应答环境变化。

- 正常环境的变化: 春夏秋冬、白天夜晚
- 逆境胁迫: 高/低温、干旱、盐碱、病虫害

## 1.3 植物生理学的形成与发展

### 1.3.1 十六世纪-十七世纪-孕育时期

1, Van Helmont's willow growth experiment - early 1627

- (1) 陶土盆+200 磅烘干的土壤+5 磅的柳树苗
- (2) 用铁盖盖住陶土盆, 上有小孔
- (3) 只浇水生长 5 年
- (4) 称重:

土壤: 200 磅 (烘干, 减少 2 盎司)

柳树苗: 169 磅 (不计秋天落叶)

- (5) 结论: 柳树重量的增加源于水而非土壤
- (6) 贡献: 开创实验生物学定量分析的方法

2, Joseph Priestley (普利斯特里, 1733-1804, English) 1771

3, Jan Ingenhousz (英格豪斯, 1730 - 1799, Dutch) 1796

$\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{light energy} \Rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + \text{O}_2$

he said Oxygen came from splitting  $\text{CO}_2$

His mechanism turned out to be incorrect

光是植物清洁空气所必须的

### 1.3.2 十八世纪-十九世纪-奠基时期

1, Justus von Liebig (李比希) (1803-1873, German)

提出“矿质营养学说”化学肥料的奠基人——应用矿质肥料来改善土壤营养

2, G. Boussingault (布森格, 1802-1899, French)

建立砂培实验法, 证明碳、氢、氧来自空气和水, 矿质元素来自土壤。

两位植物生理学的奠基人：

J. Von Sachs (萨克斯, 1832-1897, German)

“Lecture of Plant Physiology”, 1882

W Pfeffer (普费弗) (German)

“Plant physiology”, 1904

### 1.3.3 二十世纪-发展时期

1, 研究层次越来越宽广

微观：从个体水平深入到器官、组织、细胞、细胞器及分子水平；

宏观：从个体水平扩展到群体、群落水平、生态平衡。

2, 学科之间相互渗透

与数学、物理和化学等学科的发展紧密联系

3, 理论联系实际

4, 研究手段现代化

分子生物学、基因组学

### 1.4 植物生理学的任务

1. 掌握植物生理功能的基本概念及相关机理的最新发展。

2. 将植物生理基础知识和农业生产相结合，利用我们所学的知识解释相关的典型的农业现象。

### 1.5 植物学研究的重要性

植物学面临的挑战：如何保障粮食安全

### 1.6 新技术与农业革命

#### 1. The Green Revolution

“第一次绿色革命”：化肥（植物生理）、杂交育种（遗传学/一个基因）

#### 2. The 2nd Green Revolution

“第二次绿色革命”：植物基因组的利用（分子生物学/多个基因） 转基因、CRISPR/Cas9...

#### 3. Genetically Modified Organism

## 第二章 植物的水分生理

### 2.1 植物细胞对水分的需求

- 地球生命来自海洋，水是地球生命存在的一个“先天”环境条件。
- 植物一切正常生命活动，依赖于细胞的水分含量，绝大部分生化反应必须在水溶液中进行。代谢旺盛的幼嫩组织含水量较高。
- 在农业生产中，水是决定收成有无的重要因素之一，农谚：“有收无收在于水，收多收少在于肥”。
- 植物从环境中不断吸取水分，以满足正常生命活动的需要。
- 同时，植物又必须排出大量的水分到环境中去。
- 植物水分代谢 (water metabolism) 包括三个过程：植物水分吸收，水分在植物体内的运输和水分的散失。

#### 2.1.1 水的物理化学性质

1. 水分子的极性使之一种极好的溶剂。  
含有羟基、氨基的极性分子 (糖类、蛋白类物质)
  - 水分子具有极性
  - 水分子间形成氢键
2. 高比热 (Specific heat): 单位质量的物质升高 10C 所吸收的热量。
3. 高气化热 (Heat of vaporization): 从液相到气相所需的能量。44kJ/mol (最大、断裂氢键)
4. 水的附着特性 (表面张力-分子间的吸引力)
5. 毛细管现象

#### 2.1.2 植物体内水分存在的状态

束缚水和自由水

- 束缚水 (bound water): 靠近蛋白质胶体颗粒而被胶粒吸附束缚不易自由流动的水分。
- 自由水 (free water): 距离胶粒较远而可以自由流动的水分。

自由水/束缚水比率

自由水/束缚水比率越高，植物体内参与各种代谢地自由水越充足。植物代谢旺盛 (光合速率、呼吸速率、生长速率增加)。

自由水/束缚水比率越低，对植物代谢起抑制作用，提高了植物的抗性，利于休眠越冬。

#### 2.1.3 水分在生命活动中的作用

- a. 水分是细胞质的主要成分 (占 70%-90%)
- b. 水分是代谢作用过程的反应物质
- c. 水分是植物对物质吸收和运输的介质
- d. 水分能保持植物的固有姿态
- e. 水分参与植物的运动

### 2.2 植物细胞对水分的吸收

#### 2.2.1 水分运输的方式

- 扩散 (Diffusion)
  - 集流 (Bulk flow , Mass flow)
  - 渗透作用 (Osmosis)
1. 扩散 (Diffusion): 分子的热运动驱动
  2. 集流 (Bulk flow , mass flow): 分子团在压力梯度下的集体运动
  3. 渗透作用 (Osmosis): 水势梯度驱动跨膜运输

#### 2.2.2 水分的跨膜运输

- 渗透作用 (Osmosis)
- 水通道蛋白 (aquaporin)

##### 2.2.2.1 水势 (water potential)

-在热力学系统中，物质的总能量可分为束缚能 (bound energy) 和自由能 (free energy) 两部分。自由能可以用于做功。

-每 mol 物质的自由能就是该物质的化学势 (J/mol)，

-水势 (water potential): 每偏摩尔体积的水的化学势差 ( $\Psi_w$ )。

$$\psi_w = \frac{\Delta\mu_w}{V_{w,m}} = \frac{\mu_w - \mu_w^0}{V_{w,m}}$$

$V_{w,m}$  表示水的偏摩尔体积

$\mu_w$  表示被测的水的化学势

$\mu_w^0$  表示在一定条件下纯自由水的化学势

注：a. 偏摩尔体积指在条件不变的情况下，在无限大的体系中加入 1mol 的水时，体系体积的增加。

b. 一定条件指温度，压强和除水外的其他组分不变。

c. 通常把在一个大气压下的纯水的水势规定为 0 ( $\Psi_w$  纯水=0, 最高!)

水势的单位 (压力单位)

$J \cdot mol^{-1} / m^3 \cdot mol^{-1} = J \cdot m^{-3} = N \cdot m \cdot m^{-3} = N \cdot m^{-2}$  帕 (pascal, pa)

1 标准大气压 (atm) = 760mm Hg = 1kg/cm<sup>2</sup> = 101325N/m<sup>2</sup> = 0.1MPa (兆帕) = 10.336m 水柱

纯水水势 ( $\Psi_w$ ) = 0

Hoagland 溶液 = -0.05

1 mol/L 蔗糖 = -2.69MPa

1 mol/LKCl = -4.5Mpa

海水 = -2.69Mpa

溶质的增加导致水势的下降

水势可以理解为：水的浓度

### 2.2.2.2 细胞水势的组成

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g$$

$\Psi_s$ : 溶质势 (又称渗透势), 是由于溶质颗粒的存在而使水势下降的值。

$\Psi_p$ : 压力势, 由于外界压力而引起体系水势的改变。(膨压: 细胞吸水膨胀而对细胞壁产生的压力)

$\Psi_m$ : 衬质势, 由于细胞胶体物质亲水性和毛细管对自由水束缚而引起水势的下降。

$\Psi_g$ : 重力势, 由于重力引起的水分子运动趋势增加, 产生的体系水势的增值。

I. 未形成液泡的细胞

$$\Psi_{\text{细胞}} = \Psi_{\text{细胞质}} = \Psi_p + \Psi_m + \Psi_s$$

II. 成熟的细胞

$$\Psi_{\text{细胞}} = \Psi_{\text{液泡}} = \Psi_p + \Psi_s$$

### 2.2.2.3 细胞与环境间水分的移动

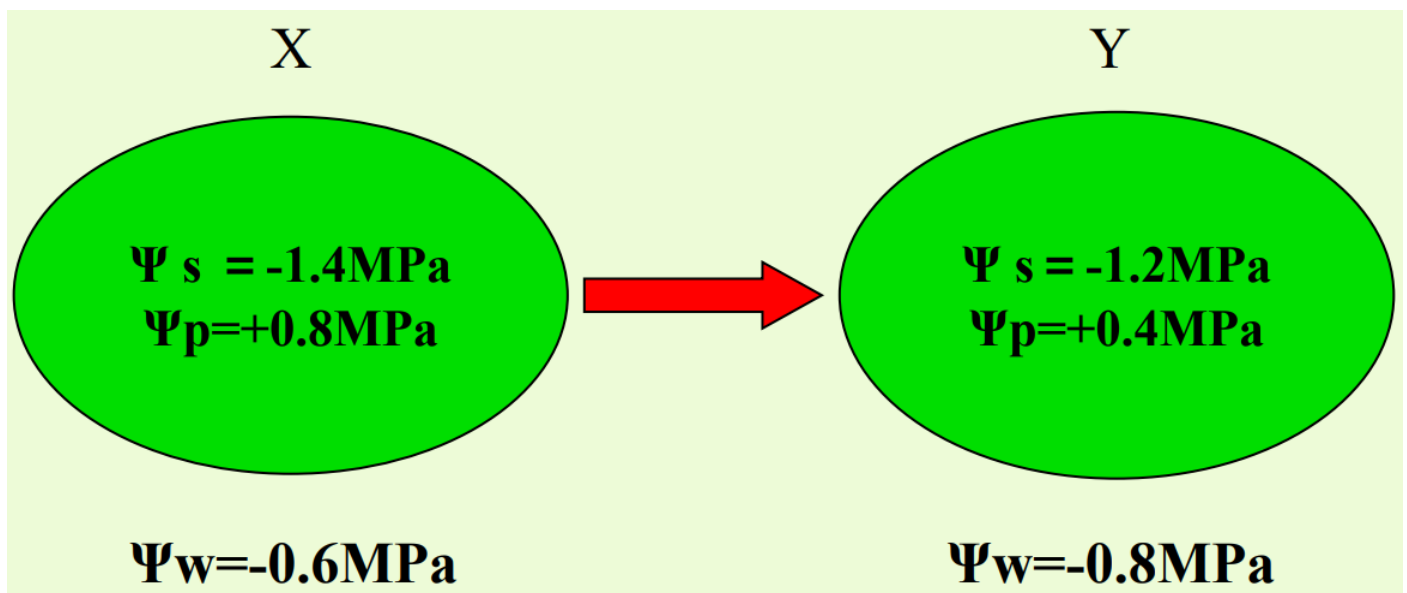
细胞吸水时,  $\Psi_s$ 、 $\Psi_p$  升高,  $\Psi_w$  升高, 细胞吸水能力下降。

水流动方向从水势高到水势低 (从低浓度到高浓度)

- 溶液浓度 > 细胞, 细胞 → 溶液
- 溶液浓度 < 细胞, 溶液 → 细胞
- 溶液浓度 = 细胞, 动态平衡

质壁分离: 细胞是一个渗透系统

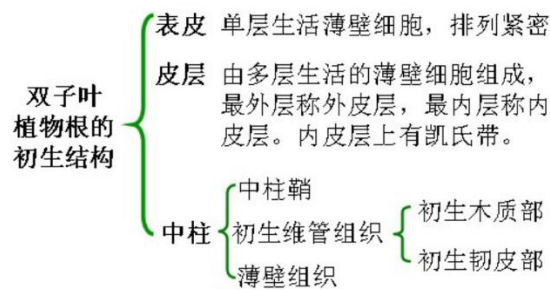
### 2.2.2.4 相邻细胞间水分的移动



## 2.3 植物根系对水分的吸收的运输

### 2.3.1 根系吸水的部位

主要在根尖进行。其中根毛区的吸水能力最强，根冠、分生区和伸长区较小。



### 2.3.2 根系吸水的途径

- 质外体 (apoplast pathway): 速度快
- 跨膜途径 (transmembrane pathway): 速度慢
- 共质体途径 (symplast pathway): 速度慢

质外体: 凯氏带: 木质化木栓化

### 2.3.3 根系吸水的动力

根系吸水有两种动力: 根压和蒸腾拉力, 后者在根系吸水中更为重要。

#### 1. 根压 (root pressure)

植物根系的生理活动使液流从根部上升的压力, 称为根压。

根系利用能量主动吸收矿质元素, 使矿质元素透过凯氏带, 进入根的中柱, 使中柱细胞和导管中溶质势降低, 促进吸水, 形成根压。

#### 2. 蒸腾拉力 (被动吸水)

叶片蒸腾时, 气孔下腔附近的叶肉细胞因蒸腾失水而水势下降, 所以从旁边细胞取得水分。同理, 旁边细胞由从相邻的细胞取得水分, 如此下去, 便从导管要水, 形成向上的拉力。

证明: 蒸腾的枝条可以通过被麻醉或死亡的根系吸水。

### 2.3.4 影响根系吸水的土壤条件

#### 1. 土壤水分状况

土壤含水量达到永久萎蔫系数, 对植物生长发育不利

#### 2. 土壤通气条件

- 用 CO<sub>2</sub> 处理根部, 根细胞呼吸减弱。
- 缺氧, 无氧呼吸积累酒精, 产生毒害。

土壤通气不良使植物的吸水量降低

翻耕土地、作物受涝缺水

#### 3. 土壤温度

低温能抑制根系吸水的速率, 原因有:

- 扩散速率降低。
- 原生质粘性增大, 水分不易通过原生质。
- 呼吸作用减弱, 影响根压。
- 根系生长缓慢, 有碍吸水表面积的增加

农业应用: 午不浇园

#### 4. 土壤溶液浓度

根系要从土壤中吸水, 根部细胞的水势必须低于土壤溶液的水势。

- 施用化肥时避免出现“烧苗”。

### 2.3.5 水分向上运输

#### 一、水分运输的方向

土壤 → 根毛 → 根皮层 → 根中柱 → 根导管 → 茎导管 → 叶柄导管 → 叶脉 → 叶肉细胞 → 叶肉细胞 → 叶肉细胞间隙 → 气孔下腔 → 气孔 → 空气

#### 二、水势的变化

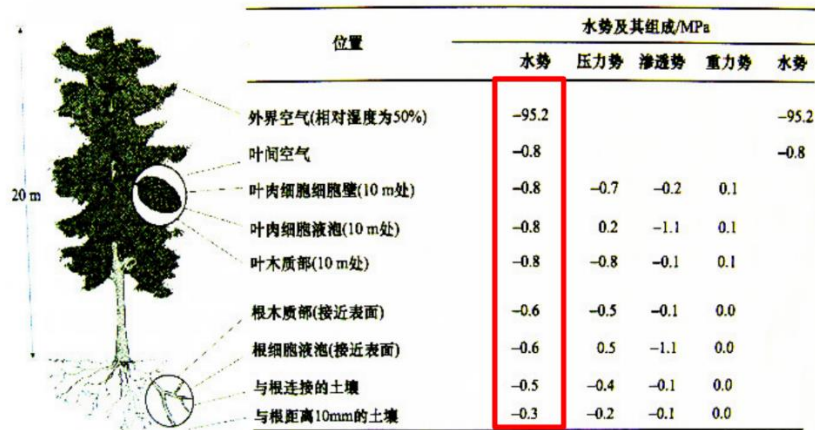


图 3-17 土壤-植物-大气连续体系示意图 (Taiz & Zeiger 1998)

### 三、水分沿导管或管胞上升的动力

#### (一) 下部的根压

#### (二) 上部的蒸腾拉力

内聚力学说(cohesion theory): 叶片因蒸腾失水而导管或管胞吸水,使导管或管胞的水柱产生张力,由于水分子内聚力大于水柱张力,保证水柱的连续性而使水分不断上升。这种以水分具有较大的内聚力保证由叶至根水柱不断来解释水分上升原因的学说。

枝条(鲜切花)水中剪切法:

把脱水花枝在水中剪一下,利用水压力高及在水中导管不被空气堵塞原理,使脱水花枝得以恢复。

注意:剪后要让花枝在水中吸足水 15—20 分钟,才可拿出水面。

### 2.4 植物的蒸腾作用

- 陆生植物吸收水分的总量中,能利用的只占 1-5%左右,余下部分全部都丢失到体外。
- 水分从植物体中散失到外界去的方式有两种:液体(吐水)和气体(蒸腾作用)。
- 蒸腾作用(Transpiration):水分以气体状态,通过植物体的表面(主要是叶)从体内散失到体外的现象。

A maize: transpire 200 liters of water over its lifetime

A silver maple (银枫, 14.5m high): 225 liters of water/hour

#### 2.4.1 蒸腾作用的意义和方式

##### 1. 蒸腾作用的重要意义:

- 蒸腾作用能产生蒸腾拉力
- 蒸腾作用能降低植物体的叶片温度
- 蒸腾作用促进木质部中物质的运输

##### 2. 蒸腾作用的位置和方式:

- 幼小植物(地上部分都能蒸腾);
- 茎枝形成木栓(皮孔蒸腾, 0.1%);
- 叶片
- 角质层蒸腾 5%-10%、
- 气孔蒸腾 90%-95%。

#### 2.4.2 蒸腾的指标

蒸腾速率(transpiration rate):指在单位时间内,单位叶面积上通过蒸腾作用散失的水量。

蒸腾比率(transpiration ratio):指植物每蒸腾 1 千克水所形成的干物质的克数。

蒸腾系数(transpiration coefficient):指植物每形成 1 克干物质所消耗水分的克数。

#### 2.4.3 气孔蒸腾

##### 1. 气孔蒸腾的过程

- 蒸发:皮层细胞间隙及气孔下腔周围细胞的水分由液态变为气态。
- 扩散:气孔下腔的水蒸气分子通过气孔扩散到空气中去。

##### 2. 气孔的蒸腾速率

(1) 自由水面蒸发规律：蒸发的量和蒸发的面积成正比

(2) 气孔蒸腾的特点

- 气孔的面积只占叶面积的 1%
- 气孔蒸发量是同叶面积自由水面蒸发的 50%以上
- 经过气孔的蒸腾速率要比同面积自由水面的蒸发速率快 50 倍。

3. 气孔扩散速率快的原因

边缘效应：在任何蒸发面上，气体分子除经过表面向外扩散外，还沿边缘向外扩散。在边缘处，扩散分子相互碰撞的机会少，因而它们的扩散速率就比在扩散表面中部的要快。在同样面积上，小孔数目越多，孔越小，周长/面积的值越大，扩散的越快。

将气体通过多孔表面的扩散速率不与小孔面积成正比，而与小孔的周长成正比的规律称为小孔扩散律 (small pore diffusion law)

4. 气孔的运动

气孔对蒸腾和气体交换过程的调节是靠它本身的开闭来控制的。

保卫细胞的吸水膨胀是引起气孔运动的原因。

保卫细胞的特点：内外壁厚度不同，具有辐射状排列的纤维素微纤丝。

5. 气孔运动的机理：白天开、黑夜关

a. 淀粉与糖转化学说：植物在光下，保卫细胞进行光合作用，导致 CO<sub>2</sub> 浓度的下降，pH 值升高，淀粉磷酸化酶促使淀粉转化为葡萄糖-1-磷酸，细胞里糖分高，水势下降，吸收水分，气孔开放。

b. 钾离子积累学说：光合作用产生的 ATP，供给保卫细胞氢/钾离子交换泵，排氢，钾离子进入保卫细胞，水势下降，吸收水分，气孔张开。

c. 苹果酸代谢学说：在光下，保卫细胞进行光合作用，形成磷酸烯醇式丙酮酸 (PEP)，保卫细胞的 CO<sub>2</sub> 减少，pH 上升，PEP 羧化酶活化，HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 与 PEP 结合，形成草酰乙酸，再还原为苹果酸。

山东大学：淀粉降解酶 BAM1 的诱导表达，促进保卫细胞中淀粉降解，从而促进气孔开放 (Plant Cell 2020)

苏黎世大学：发现保卫细胞淀粉降解产生的是葡萄糖，而不是传统认为的苹果酸 (Plant Cell 2020)

6. 影响气孔运动的因素

- 光照是影响气孔运动的主要因素：气孔在光照下张开，在黑暗中关闭。
- 温度影响气孔运动：气孔开度随温度的升高而增加。
- 叶片含水量对气孔运动有强烈的控制作用
- CO<sub>2</sub> 对气孔运动的影响显著：叶片内部低二氧化碳促进气孔开放，高浓度二氧化碳使气孔迅速关闭
- 植物激素对气孔运动的影响：ABA 使气孔关闭

#### 2.4.4 影响蒸腾作用的内外因素

蒸腾速率决定于水蒸气向外扩散力量和扩散途径的阻力。

- 影响蒸腾的环境因子有：光照强度、大气湿度、大气温度、空气、风速等；
- 影响蒸腾的内部因素有：气孔频度、气孔大小、气孔开度等。

维护植物体的水分平衡：

- 根系生长健壮，满足根系吸水的需要；
- 减少蒸腾，以避免蒸腾过大，水分供应不足而枯萎，在干旱的环境中更为重要。

#### 2.5 合理灌溉的生理基础

##### 2.5.1 作物的需水规律

- 不同作物的需水量因作物的种类而异：大豆、水稻的需水量多，小麦次之，高粱、玉米由于是 C<sub>4</sub> 植物，蒸腾系数小，需水量最少。
- 同一作物在不同生育时期对水分的需要量也有很大的差别。

水分临界期 (critical period of water)：植物对水分不足最敏感的时期。

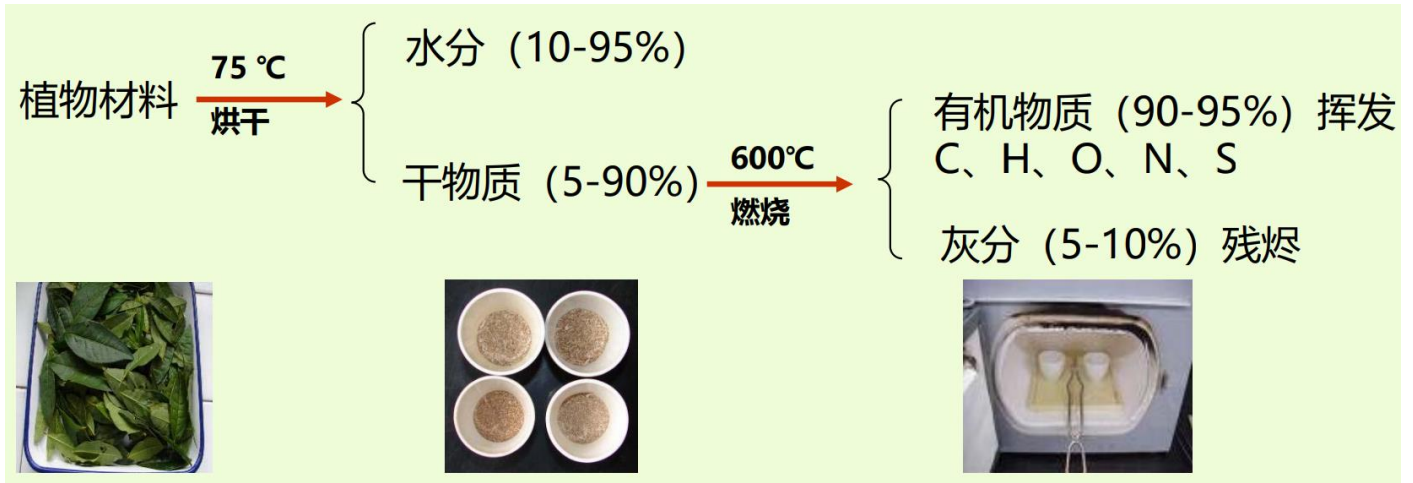
##### 2.5.2 合理灌溉的指标

1. 形态指标：作物长势、作物形态指标 (叶茎颜色变为暗绿或变红)。
2. 生理指标：水势变化、气孔开度、酶活性变化。

### 第三章植物的矿质营养

#### 3.1 植物体内的必需元素

##### 3.1.1 植物体内的元素：灰分分析(ash analysis)



灰分元素 (ash element):

P、K、Ca、Mg、Fe、Mn、B、Cu、Zn、Mo、Cl、Si、Al、Na、F、Br、Li、Ba、Co、I、Hg ... (more than 70)

- 由于灰分元素直接或间接来自于土壤矿质，故称为矿质元素。
- 氮不是矿质元素，但氮和灰分元素一样，都是植物从土壤中吸收的，所以将氮归于矿质元素。

##### 3.1.2 植物体内的必需元素 (essential elements) 的确定

- 1627年，Helmont (荷兰) 柳树枝条实验。
- 1699年，Woodward (英国) 用水溶液培养薄荷：雨水、河水、泉水、下水管道水和菜园土浸提水 (效果最好)。
- 1804年，Saussure (瑞士)，将种子播于蒸馏水中并让长出的植株继续在蒸馏水中生长，植株死亡；若将正常生长植株的灰分和硝酸盐加入蒸馏水中，植株正常生长。
- 1840年，Liebig (李比希 德国) 提出植物从土壤中获得无机态的营养物质，施矿质肥料可以补充土壤矿质营养的消耗，建立了矿质营养学说。
- 1860年，Sachs 和 Knop (德国) 在完全无土的情况下，成功地用已知成分的无机盐溶液培养植物直至成熟。

必需矿质元素具备的三个条件：

- 完成植物生活周期所必需。如果该元素缺乏，植物发育出现障碍。
- 专一性和不可替代性。除去该元素，表现专一缺乏症；加入该元素，症状恢复。
- 该元素的作用是直接的。

植物的必需元素共 17 种：

必需大量元素 (9)：C H O N P S K Ca Mg


必需矿质微量元素 (8)：Fe Mn Mo Cu Zn B Cl Ni

• Hoagland 溶液

##### 3.1.3 必需元素的生理功能及缺乏病症

元素	N	元素	P
吸收形式	氨态氮 $\text{NH}_4^+$ 硝态氮 $\text{NO}_3^-$ $\text{NO}_2^-$ 有机态氮 (尿素)	吸收形式	正磷酸盐 ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ )
作用	1、蛋白质的组成 2、核酸、磷脂、叶绿素、某些激素、生物碱等的成分	作用	1、是细胞质和细胞核的组成成分 2、在植物代谢中起重要作用 3、构成磷酸缓冲系统，提高植物的抗逆性
病症	1、植株矮小 2、叶小呈淡黄色，尤其老叶更黄，影响叶绿体合成 3、叶片呈紫红色，影响蛋白质合成，有较多糖类积聚，转化为花青素。 缺氮的玉米叶	病症	1、深绿或紫红色 2、植株矮小 3、产量低 缺磷的玉米叶



元素	K	
吸收形式	$K^+$ (主要是离子形式)	
作用	<ol style="list-style-type: none"> <li>1、某些重要反应的酶的活化剂</li> <li>2、促进糖的合成及运输</li> <li>3、提高植物的抗性</li> <li>4、促进气孔的开放</li> </ol>	
病症	<ol style="list-style-type: none"> <li>1、茎秆柔弱</li> <li>2、叶片上有坏死的斑点</li> <li>3、产量低</li> </ol>	

缺钾的玉米叶

元素	Ca
吸收形式	$Ca^{2+}$
作用	<ol style="list-style-type: none"> <li>1、是某些酶的活化剂（水解酶）</li> <li>2、构成细胞壁的中胶层（缺时会出现双核细胞）</li> <li>3、维持膜结构的稳定性</li> <li>4、与向性运动有关，会引起系统的关闭</li> <li>5、延缓作物的衰老</li> <li>6、提高抗性，调节原生质环流</li> </ol>
病症	<ol style="list-style-type: none"> <li>1、生长受抑制</li> <li>2、幼嫩器官溃烂坏死</li> </ol>

元素	Mg
吸收形式	$Mg^{2+}$
作用	<ol style="list-style-type: none"> <li>1、是叶绿素的组成成分（用醋酸铜处理，以<math>Cu^{2+}</math>代<math>Mg^{2+}</math>）</li> <li>2、是某些酶的活化剂</li> </ol>
病症	<ol style="list-style-type: none"> <li>1、叶脉间变黄或紫红色</li> <li>2、形成褐斑坏死</li> </ol>

元素	S
吸收形式	$SO_4^{2-}$
作用	<ol style="list-style-type: none"> <li>1、形成含硫氨基酸</li> <li>2、是CoA、vitB1、vitB7的成分</li> </ol>
病症	<ol style="list-style-type: none"> <li>1、影响蛋白质的合成</li> <li>2、影响叶绿素的合成</li> </ol>

元素	Fe
吸收形式	氧化铁态 $Fe^{3+}$
作用	<ol style="list-style-type: none"> <li>1、是氧化还原酶的组成成分</li> <li>2、影响叶绿素的构造</li> </ol>

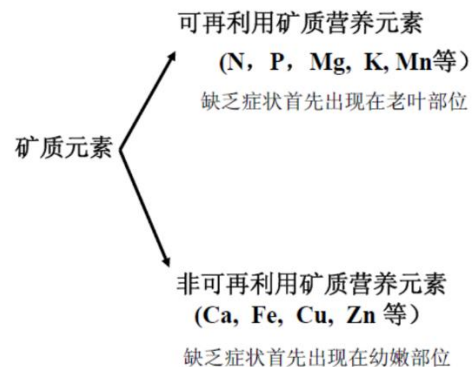
元素	Cu
吸收形式	$Cu^{2+}$
作用	<ol style="list-style-type: none"> <li>1、许多氧化酶的组成成分</li> <li>2、是质体蓝素（PC）的组成成分</li> </ol>

元素	Mn
吸收形式	$Mn^{2+}$
作用	<ol style="list-style-type: none"> <li>1、是某些酶的活化剂</li> <li>2、水的光解需要锰</li> <li>3、是叶绿素的结构成分</li> </ol>

元素	B
吸收形式	$BO_3^{3-}$ 、 $B_4O_7^{2-}$ 、 $H_2BO_3^-$
作用	<ol style="list-style-type: none"> <li>1、参与糖分的运输</li> <li>2、促进花粉的萌发和花粉管的伸长</li> <li>3、有利于受精作用的顺利进行</li> <li>4、抑制毒酚类化合物的形成</li> </ol>

元素	Zn	元素	Mo
吸收形式	Zn <sup>2+</sup>	吸收形式	Mo <sup>2+</sup>
作用	1、参与生长素的合成 2、参与叶绿素的合成 3、是某些酶的组分和活化剂	作用	1、是硝态还原酶的组分 2、是固氮酶中钼铁蛋白的一种组分

元素	Cl
吸收形式	Cl <sup>-</sup>
作用	1、参与光合作用水的光解过程 2、维持各种生理平衡



### 3.2 细胞对矿质元素的吸收

植物细胞吸收矿质元素的方式有三种：

- 被动运输 (passive transport)：不需要代谢提供能量，顺化学势梯度进行运输。
- 主动运输 (active transport)：利用代谢提供能量，逆化学势梯度进行运输。
- 胞饮作用 (pinocytosis)

#### 3.2.1 被动运输

##### 1. 简单扩散 (simple diffusion)

疏水分子和小的不带电的极性分子，可以顺着跨膜浓度梯度（电化学势）差，扩散进入细胞。

##### 2. 协助扩散 (facilitated diffusion)

膜转运蛋白协助溶质顺电化学势梯度跨膜转运，不需要提供能量。

膜转运蛋白有两种：离子通道 (channel) 蛋白、载体 (carrier) 蛋白

- 离子通道 (ion channel)

细胞质膜上的蛋白构成的圆形孔道，横跨膜的两侧离子顺着浓度梯度，单方向地跨质膜运输。

Gate：离子通道可由化学方式及电化学方式激活。

K<sup>+</sup> Ca<sup>2+</sup> H<sup>+</sup> Na<sup>+</sup> 苹果酸 NO<sup>3-</sup> Cl<sup>-</sup>

- 载体 (carrier) 蛋白

质膜上的载体蛋白选择性地与质膜一侧的物质结合，形成载体-物质复合物，通过载体蛋白构象的变化透过质膜，把物质释放到质膜的另一侧。

载体 (carrier) 蛋白类型：单向运输载体、共向运输器、反向运输器

#### 3.2.2 主动运输

##### 1. 质子泵：H<sup>+</sup>-ATP 酶 (ATPase)

作用：利用 ATP 水解产生的能量，实现离子逆电化学势梯度跨膜运输。质子 (H<sup>+</sup>) 是最主要的通过这种形式运输的离子。

##### 2. 离子泵：Ca<sup>2+</sup>-ATP 酶 (钙泵)

作用：利用 ATP 水解产生的能量，实现离子逆电化学势梯度跨膜运输。

### 3.3 植物根系对矿质元素的吸收及运输

#### 3.3.1 植物对矿质元素吸收的特点

##### 1. 根系吸水和矿质吸收的相对独立性

两种物质的吸收既有相关性，又有相互独立性。

## 2. 根系对离子吸收具有选择性

细胞吸收某些必需元素，最终使其在细胞内的浓度远高于细胞外。

## 3. 单盐毒害作用和离子间的拮抗作用 (antagonism)

### a. 单盐毒害 (Toxicity of single salt)

### b. 离子间的拮抗作用

### c. 平衡溶液

在土壤中经常施同一种肥料，就会引起不良结果——土壤的平衡溶液被打破，抑制植物生长。所以施肥时要注意平衡施肥，多施混合肥。

## 3.3.2 根对矿质元素吸收的过程

### 1. 吸收矿质元素的部位：根尖的根毛区

### 2. 根吸收矿质元素的过程

#### a. 离子吸附到根部细胞表面

- 根部呼吸放出  $\text{CO}_2$ ，解离形成  $\text{H}^+$  和  $\text{HCO}_3^-$
- 与土壤颗粒表面的阴离子、阳离子进行交换

#### b. 离子通过质外体/共质体进入皮层内部

#### c. 离子进入导管，运向地上部分

## 3.3.3 影响根对矿质元素吸收的因素

### 1. 温度

- 温度对根的呼吸作用的影响，而根对矿质的吸收与根的呼吸密切相关。
- 温度对各种酶活性的影响，改变根对矿质元素的吸收。
- 温度对原生质胶体性状的影响，低温增加黏性，不利于吸收。

水稻生长发育最适水温是 28-32°C，超过或低于这个范围，都将妨碍水稻对矿质元素的吸收。早稻秧苗在早春遇到低温，根系吸肥力差，叶色转黄。

### 2. 通气状况

根部吸收矿质与呼吸作用密切相关，因此土壤的通气条件直接影响根吸收矿质。

改善土壤结构，中耕松土

### 3. 溶液浓度

在外界溶液浓度较低的情况下，随浓度的增加，根部吸收离子的数量也增加，两者成比例。但外界浓度过高（施肥过多）时，产生渗透胁迫，抑制吸水，“烧苗”。

### 4. 外界的 PH 值对矿物质吸收的影响

#### a. 直接影响：影响土壤中矿物质的可利用性

- 在碱性条件下，Fe、 $\text{PO}_4^{3-}$ 、Ca、Mg、Cu、Zn 形成不溶物
- 在酸性条件下，K、 $\text{PO}_4^{3-}$ 、Ca、Mg、N、S 大量溶解，易被雨水冲掉，植物来不及吸收。如红土地缺乏这 6 种元素。

#### b. 间接影响：影响土壤有益微生物，影响植物根系生长。

## 3.3.4 叶片对矿质元素的吸收

生长后期施用效果好

用量少、效果快

## 3.3.5 矿质元素在体内运输形式

### • 运输形式

N：多在根部形成有机物，向上运输。

P：多以无机离子形式运输，少量合成有机物向上运输。

K、Ca、Mg、Fe 等以离子形式向上运输。

### • 运输途径

根吸收的矿质元素主要通过木质部向上或横向运输；叶吸收的矿质元素主要通过韧皮部向下或横向运输。

## 3.4 氮素的同化

氮 ( $\text{N}_2$ ) 循环

- Industrial: 12%

- Natural: 88%
- lightning: 10%
- biological: 90%(nitrogen fixation microorganism)

工业上通常使用哈伯-博施法将氢气和氮气置于 600 摄氏度以及 200 个大气压的条件下,使其在用金属铁作催化剂下人工合成氨.

2010 年世界总共用哈伯-博施法将  $12.0 \times 10^7$  吨的氮固定成氨(Vitousek et al., 2013),

### 3.4.1 硝酸盐的代谢还原

- 根吸收氮的主要形式有三种:  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NO}_2^-$ 和  $\text{NH}_4^+$
- 植物从土壤中吸收铵盐后,可以直接利用合成氨基酸
- 硝酸盐( $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NO}_2^-$ )必须经过还原才能被利用。
- 硝酸盐-亚硝酸-次亚硝酸-羟氨- $\text{NH}_3$
- 谷氨酰胺和天冬酰胺是氨的临时保存形式

硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)(根和叶中进行)

- NR 是一种可诱导酶,而当植物吸收  $\text{NO}_3^-$ 时,可以诱导 NR 的产生。

亚硝酸还原酶(nitrite reductase, NiR)(根和叶绿体中进行)

在光合细胞中,亚硝酸盐还原成氨的过程是由叶绿体中的亚硝酸还原酶催化的。其供氢体为铁氧还蛋白(Fd)。

### 3.4.2 氨的同化

- 铵盐积累会对植物体产生毒害作用。
- 铵盐通过谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合酶(GOGAT)和谷氨酸脱氢酶(GDH)合成氨基酸。

### 3.4.3 生物固氮

1, 生物固氮(biological nitrogen fixation)

某些微生物把空气中的游离氮固定转化为含氮化合物的过程。

2, 固氮微生物(原核生物)

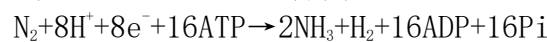
- 自生固氮微生物(asyymbiotic microorgannism)

蓝藻、细菌(好氧、厌氧)

- 共生固氮微生物(symbiotic microorgannism)

豆科植物的根瘤菌

非豆科植物的根瘤:放线菌菌根植物、甘蔗(醋酸杆菌)、鱼腥藻(蓝藻)与满江红形成共生体



固氮酶:是一种酶复合物,有两个组分,一种含有铁,铁蛋白;一种含有钼和铁,铁钼蛋白。两个同时存在,才有活性。

### 3.5 合理施肥的生理基础

作物需肥规律

- 不同作物对矿质元素需要量和比例不同

原因: a. 需求部位不同:叶、茎、果

b. 不同元素生理作用不同

如:禾谷类:前期施 N 肥,后期施 P、K 肥促粒

块根、块茎类:施 K 肥,促进地下糖分积累

叶菜类:施 N 肥,促叶肥大

豆科:少 N,有固氮作用,多施 P、K 肥

- 同一作物不同生育期需要量不同

营养最大效率期 — 施肥效果最好的时期。

如:水稻、小麦:幼穗形成时期;大豆、油菜:开花期

## 第四章 光合作用

### 4.1 光合作用的意义

**光合作用 (PHOTOSYNTHESIS): 绿色植物吸收阳光的能量, 同化二氧化碳和水, 制造有机物并释放氧气的过程。**

1. 生命体的两种获得营养的方式

- 异养: 动物、粘菌、真菌、绝大多数细菌和部分的高等植物 (兔丝子、天麻)。
- 自养: 少数的细菌和绝大多数高等植物

细菌的光合作用:  $\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{S} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + 2\text{S} + \text{H}_2\text{O}$

绿色植物光合作用:  $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$

2. 光合作用的意义

- 把无机物变为有机物
- 能量转换, 积蓄太阳能
- 制造氧气。

3. 进化过程

从原始光合细菌到绿色植物的叶绿体

### 4.2 叶绿体和光合色素

#### 4.2.1 叶绿体 (chloroplast) 的形态结构

1. 双层膜、基粒、基质, 基粒与基粒之间由基质类囊体相连接。

2. 光合色素包埋在类囊体膜中。

双层膜: 内膜为选择性屏障。

基质:  $\text{CO}_2$  同化; 淀粉形成

基粒: 由类囊体垛叠而成的绿色颗粒。

- 一个叶绿体含有 50-200 个基粒; 基粒直径 0.5-1 $\mu\text{m}$ , 厚度 0.1-0.2 $\mu\text{m}$
- 叶绿体类囊基粒垛叠的意义

有效面积扩大; 捕光机构高度密集, 酶的排列有序, 更有效的收集光能。

- 类囊体膜: 光合膜 photosynthetic membrane

四大颗粒-PS II、Cytb6-f 复合体、PS I 和 ATP 合成酶

- 类囊体膜的主要成分

水: 75%

蛋白: 30-45%, 酶、细胞色素蛋白、质体蓝素蛋白

色素: 8%

脂类: 20-40%

碳水化合物: 10%

矿质元素: 10%

其它: 核苷酸, ATP, DNA, 醌类

#### 4.2.2 光合色素及其性质

##### 4.2.2.1 类囊体色素的种类

1. 叶绿素 (Chlorophylls): 叶绿素 a、叶绿素 b

- Chla: 蓝绿色, 大部分用于捕光, 少部分用于转化光能。
- Chlb: 黄绿色, 全部用于捕光。

2. 类胡萝卜素 (Carotenoids): 胡萝卜素 (Carotene, 橙黄色)、叶黄素 (Xanthophyll 黄色)

- 聚光作用, 消耗多余光能

3. 藻胆素: 仅存在于藻类中

1, 叶绿素的化学结构:

四个吡咯环和四个甲烯基围绕镁形成卟啉环的头部, 亲水, 位于光合膜的外表面。还有一个叶绿醇形成的尾部, 亲脂, 插入光合膜内部。

2, 类胡萝卜素的化学结构:

类胡萝卜素是由 8 个异戊二烯形成的四萜辅助色素：

- 吸收光能，并传递给 chl<sub>b</sub>。
- 对 chl 的光氧化起保护作用，抵御光照损伤。
- 类胡萝卜素传递光能的效率低一些。被吸收的光能通过诱导共振传递到反应中心，是一个纯粹的物理过程

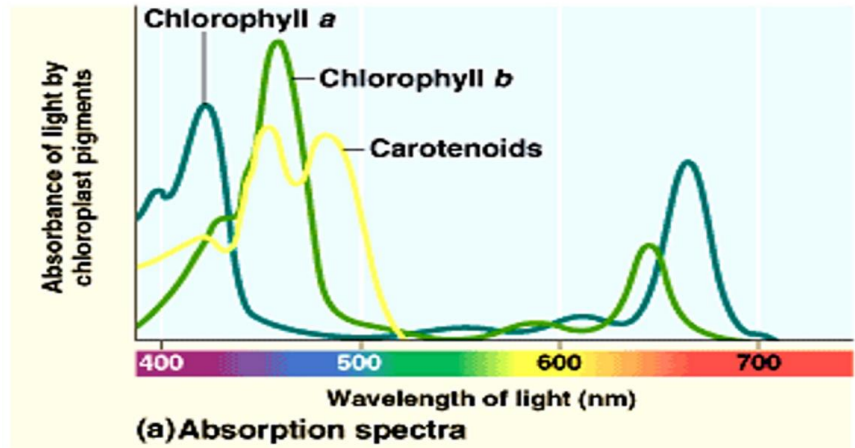
胡萝卜素、叶黄素

#### 4.2.2.2 光合色素的光学特性

吸收光谱(absorption spectrum)：一种物质的分子对各种不同波长的光有不同程度的吸收，将这种吸收作为波长的函数作图得到物质的吸收光谱。

特点：

- (1). chl<sub>b</sub> 的两个吸收峰和 chl<sub>a</sub> 相比，蓝光区趋向长波，红光区趋向短波。
- (2). chl 在蓝光区和红光区各有一个吸收峰，而类胡萝卜素只在蓝光区有吸收峰。



阴生植物适应低光照强度

- 有较大的基粒，基粒片层数目多，叶绿素含量高（深绿色叶片）。
- 阴生植物经常处于漫射光中，漫射光中的较短波长占优势，而 chl<sub>a</sub> 在红光部分的吸收带偏向于长波光方面，chl<sub>b</sub> 在蓝紫光部分的吸收带较宽；阴生植物的 chl<sub>b</sub> 多，阴生植物能强烈的利用蓝紫光，而适应在遮阴处生长

任何物质分子吸收光子后，必定在它的原子结构中引起电子的重新排列，这时处于高能量的不稳定的激发态(excited state)。原来能量最低，最稳定的状态称为基态(ground state)。

●叶绿素分子可以吸收两个波段的光，蓝光和红光

●处于激发态的叶绿素可以自发衰减回到基态，发出

荧光和磷光

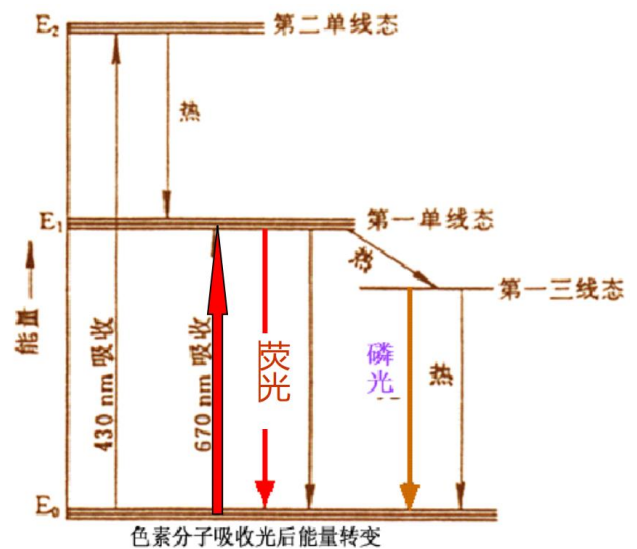
叶绿素分子可被光所激发，叶绿素吸光后光能的去向：

热能：①chl\*→chl→+热（无辐射内转换）

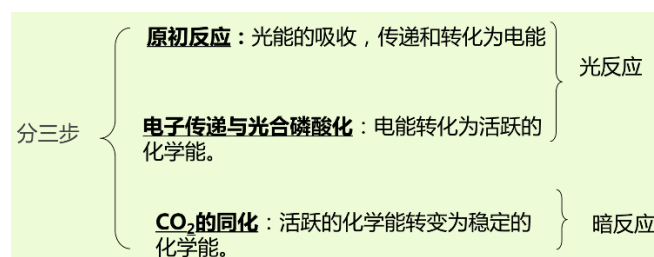
光能散失：②chl\*→chl+hv（荧光或磷光发射-荧光/磷光现象）

光能 电能 化学能（贮藏）：

③chl<sub>1</sub>\*+chl<sub>2</sub>→chl+chl<sub>2</sub>\*（诱导共振）（光化学途径）



#### 4.3 光合作用的机理



##### 4.3.1 原初反应

- 光合作用中将光能转化成化学能的起始过程，也是光反应的起始过程。它是生物将光能转变成化学能的最初的重要反应过程
- 从光合色素分子被激发到引发第一个电子传递为止的过程。

光能→电能

原初反应速度非常快，反应时间一般在飞秒（10<sup>-15</sup>s）到皮秒（10<sup>-12</sup>s）量级之间。主要包括光能的吸收、激发能的传递等光物理过程和原初光化学反应等步骤，是有关色素吸收太阳光能所引起的光物理和光化学反应。

它甚至可以在低温下进行。由于反应迅速，从其他途径消耗的能量少，效率很高。

#### 4.3.1.1 原初反应的过程：吸收、传递、转换

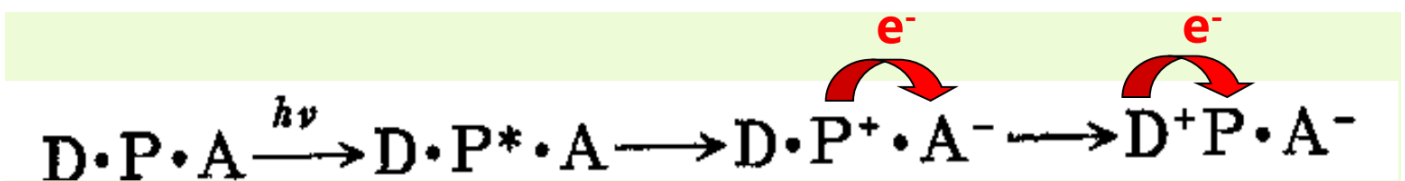
1. 吸收：聚光色素（天线色素）

2. 传递：方式是诱导共振

方向从高能向低能，从短波（吸收）色素向长波（吸收）色素：非辐射、共振传递

3. 转换：反应中心色素

- 光化学反应是指反应中心色素分子吸收光能所引起的氧化还原反应。



D: 原初电子供体 A: 原初电子受体 P: 反应中心色素分子

#### 4.3.1.2 光系统

红降现象 (Red drop) : Emerson, 1943 (藻类)

- 波长大于 685nm 时的红光照射时，量子产额 (quantum yield) 急剧下降。(光下)

双光增益 (Enhancement effect/Emerson effect) : Emerson, 1957

- 在远红外光区 (710nm), 补充红光 (650nm), 则量子产额大增, 比这两个波长的光单独照射的总和还多。

1961 荷兰 Duysens 提出双系统概念

高等植物和藻类有两个光系统, PSII, 即 P680; PSI, 即 P700

- PS II 的作用中心色素分子是 P680, PS II 的光反应是短波光(红光)反应, 其主要特征是水的光解和放氧。把水分解, 夺取水中的电子供给 PS I。

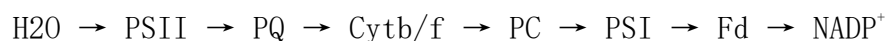
- PS I 的作用中心色素分子是 P700, PS I 的光反应是长波光(远红光)反应, 其主要特征是 NADP 的还原。把电子供给 Fd。在 NADP 还原酶的参与下, Fd 把 NADP 还原成 NADPH。

#### 4.3.2 电子传递与光合磷酸化

##### 4.3.2.1 电子传递

光合电子传递链 (光合链): 是指在类囊体膜上, 由 PS II, PS I 和其它电子传递体相互衔接, 所构成的电子传递体系。

主要传递体



1, PS II 的电子传递

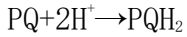
- 捕光复合体 II
- PSII 反应中心
- 放氧复合体

希尔反应(1937): (光+类囊体膜)  $4Fe^{3+} + 2H_2O = 4Fe^{2+} + O_2 + 4H^+$

- $H_2O \rightarrow$  放氧复合体  $\rightarrow$  酪氨酸 (Z)  $\rightarrow$  P680
- $P^*680 \rightarrow$  去镁叶绿素 (Pheo)  $\rightarrow$  PQ (质体醌)  $\rightarrow$  PQB

2, PQ: 质体醌, 利用光能将 PQ 还原成 PQH<sub>2</sub>, 将 H<sup>+</sup> (质子) 带进囊内腔, 2 个 e 传递给 Cytb<sub>6</sub>-f。

特点: 有亲脂性, 能在膜内自由移动, 又称为 PQ 穿梭。



### 3, Cytb<sub>6</sub>-f 复合体

- Cytb<sub>6</sub>-f 复合体包括三种电子传递体, Cytb<sub>6</sub>, Cytf, Fe-S 蛋白。
- $PQH_2 \rightarrow b_6 \rightarrow Fe \rightarrow f \rightarrow PC$

### 4, PC: 质体蓝素, 含铜蛋白质。

特点: 可在类囊体腔一侧移动, 通过 Cu<sup>+</sup> 的氧化还原传递电子。

### 5, PS I 的电子传递

- 捕光复合体 I
- PSI 反应中心
- 位于非垛叠类囊体
- $P^*700 \rightarrow$  电子原初受体 (叶绿素 a(A<sub>0</sub>))  $\rightarrow$  3 个 FeS  $\rightarrow$  Fd (铁氧还蛋白)
- $Fd \rightarrow NADP^+$

### 6, 电子传递的类型

#### A, 非环式电子传递 (noncyclic electron transport)

- PSII、PSI 共同受光激发, 串联推动电子传递。
- 电子从 H<sub>2</sub>O 传递给 NADP<sup>+</sup>, 这一开放通路式的传递过程。
- 产物: NADPH、O<sub>2</sub> 和 ATP
- 主要途径

#### B, 环式电子传递 (cyclic electron transport): 只有 PS I 推动

- 只有 PSI 受光激发。
- PSI 的激发态电子经  $Fd \rightarrow PQ \rightarrow Cytb_6/f \rightarrow PC \rightarrow PSI$  的环式传递过程。
- 产物: ATP
- 作用: 胁迫条件下, 补充 ATP 的不足

#### C, 假环式电子传递 (pseudocyclic electron transport):

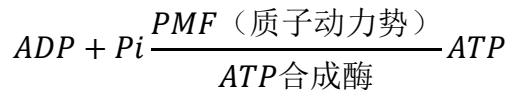
- 与非环式电子传递类似
- 电子交给 O<sub>2</sub>, 形成活性氧, SOD: H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 过氧化物酶: H<sub>2</sub>O、O<sub>2</sub>
- 产物: H<sub>2</sub>O、O<sub>2</sub>
- 作用: 胁迫条件下 (强光下、NADP<sup>+</sup> 不足)

### 4.3.2.2 光合磷酸化机理

米切尔 (Mitchell) 的化学渗透学说:

光合电子传递的作用是建立一个跨类囊体膜的质子动力势, 在质子动力势的作用下, 类囊体膜上的 ATP 合成酶合成 ATP。

根据化学渗透学说, 光合磷酸化过程可分为两个阶段, 一是质子动力势的建立, 二是 ATP 的合成。



Binding change

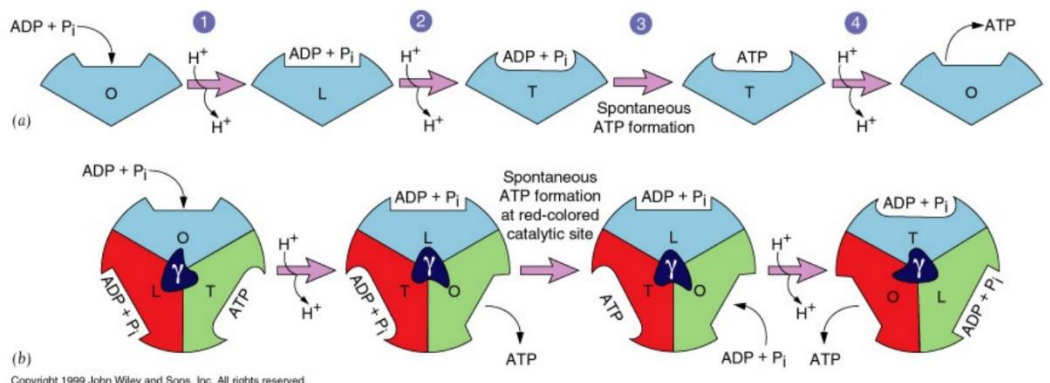
mechanism:

How PMF (质子动力势) drives ATP synthesis:

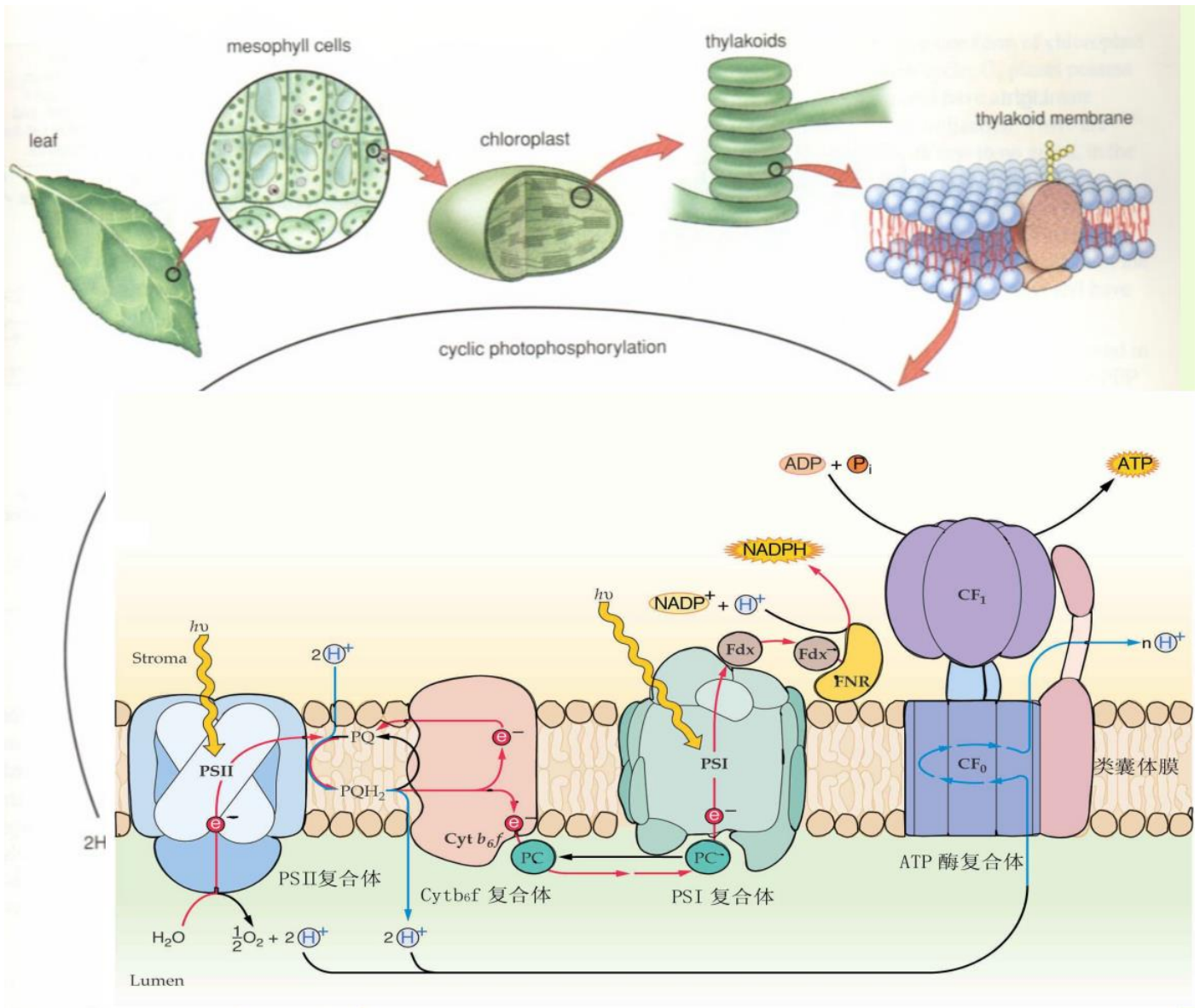
β 亚基

O; open; L: loose; T: tight “O→L→T→O”

120°







电子传递和光合磷酸化在生产中的应用

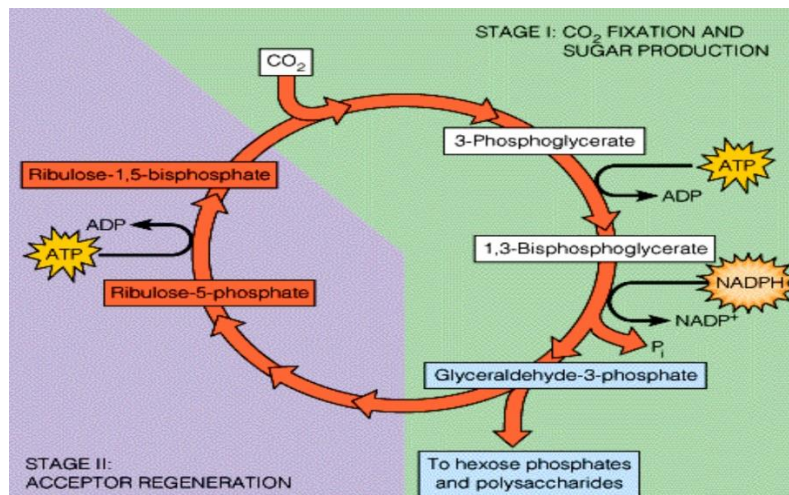
利用一些电子传递和光合磷酸化抑制剂可以生产除草剂。

- 如除草剂阿特拉津、西马津是利用阻断电子传递，抑制光合而除草；
- DNP(二硝基酚)是利用解除磷酸化反应和电子传递的偶联而用于除草；
- 寡霉素是利用抑制 ATP 酶活性而用于除草。

#### 4.4 碳同化 (Carbon assimilation)

• 利用光反应形成的同化力 (ATP、NADPH) 将  $\text{CO}_2$  还原成糖类物质的过程。场所：叶绿体基质

##### 4.4.1 C3 途径



## 1, C3 途径 ( Calvin cycle 卡尔文循环)

(1) 羧化阶段: 1.5-二磷酸核酮糖 (RUBP) 接受  $\text{CO}_2$  转化为 2 分子的 3-磷酸甘油酸

Rubisco

1.5-二磷酸核酮糖 (RUBP) 羧化酶/加氧酶

占叶片 50% 可溶性蛋白, 25% 的氮。

(2) 还原阶段: 3-磷酸甘油酸在光合电子传递及光合磷酸化中形成的同化力推动下, 形成 3-磷酸甘油醛

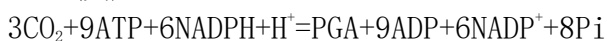
• 3-磷酸甘油醛是一种三碳糖, 可以稳定的贮存能量, 至此, 消耗的光反应的 ATP 和 NADPH, 使光能转化为稳定的化学能, 光合的储能过程结束。

• 三糖进一步转化

在叶绿体合成淀粉, 细胞质中合成蔗糖。

(3) 再生阶段: 3-磷酸甘油醛再生为 RUBP

C3 总反应



6 个 ATP 用于还原, 3 个 ATP 用于再生。同化  $1\text{CO}_2$ , 需 3ATP, 2NADPH。

## 2, Calvin cycle (卡尔文循环) 的调节

• 自身催化调节

• 光合开始阶段存在“滞后期”

• RuBP 含量低时, 最初同化  $\text{CO}_2$  形成的三碳糖仅用于 RuBP 的增生, 以加速  $\text{CO}_2$  的固定。

• 这种调节 RuBP 等光合中间产物含量, 使同化  $\text{CO}_2$  速率处于某一“稳态”的机制, 就称为 C3

途径的自动催化过程

• 光调节酶的作用

3-磷酸甘油醛脱氢酶、1.6-二磷酸果糖磷酸酶、1.7-二磷酸景天庚酮糖酶、5-磷酸核酮糖激酶为光调节酶, 均含二硫键。

Rubisco: 光促进  $\text{H}^+$  从叶绿体基质进入类囊体腔内, 同时交换出  $\text{Mg}^{2+}$ , pH 升高 (8)、 $\text{Mg}^{2+}$  浓度升高, 促进 Rubisco 活性。

## 3, 光合产物的输出及其调节

• 光合作用最初产物—磷酸丙糖从叶绿体运到细胞质的数量受细胞质  $\text{P}_i$  的控制磷酸丙糖是通过叶绿体膜上的  $\text{P}_i$  运转器运出叶绿体, 同时将细胞质中的等量  $\text{P}_i$  运入叶绿体

• 当磷酸丙糖合成蔗糖时, 就释放出  $\text{P}_i$ , 使细胞质的  $\text{P}_i$  浓度增加, 有利于  $\text{P}_i$  进入叶绿体, 也有利于磷酸丙糖从叶绿体运出, 光合速率就加快

• 当蔗糖合成减慢 (如蔗糖利用减少或外运受阻),  $\text{P}_i$  释放缓慢, 磷酸丙糖外运减少, 光合产物在叶绿体积累, 光合速率就减慢

## 4.4.2 光呼吸 (C2 途径)

1, 定义: 绿色细胞在光下吸收氧气, 放出二氧化碳的过程。

• 光呼吸与暗呼吸的区别:

• 光呼吸是绿色细胞在光下才能进行的生理过程, 与暗呼吸不同。

• 光呼吸途径和暗呼吸途径是在性质上根本不同的两个过程。

2, 光呼吸的代谢途径

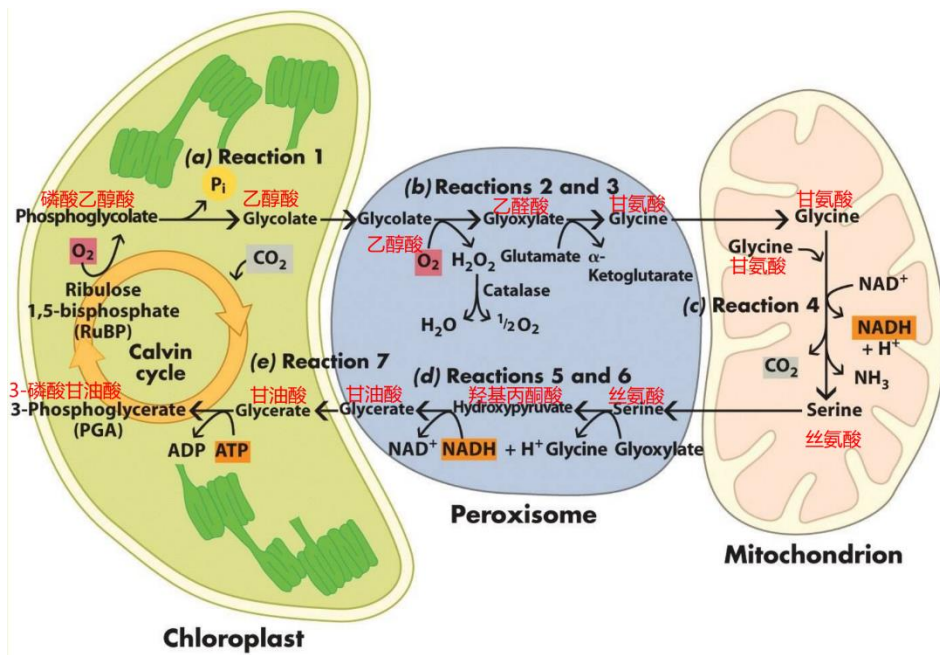
• Rubisco 的加氧功能

七十年代发现 RUBP 羧化酶有双重功能: 既可催化 RUBP 的羧化反应, 又可催化 RUBP 的加氧反应。

RUBP 羧化酶, 加氧酶的活性控制:

$\text{CO}_2/\text{O}_2$  高时, 有利于羧化反应, 促进光合碳循环

$\text{CO}_2/\text{O}_2$  低时, 有利于加氧反应, 促进光呼吸



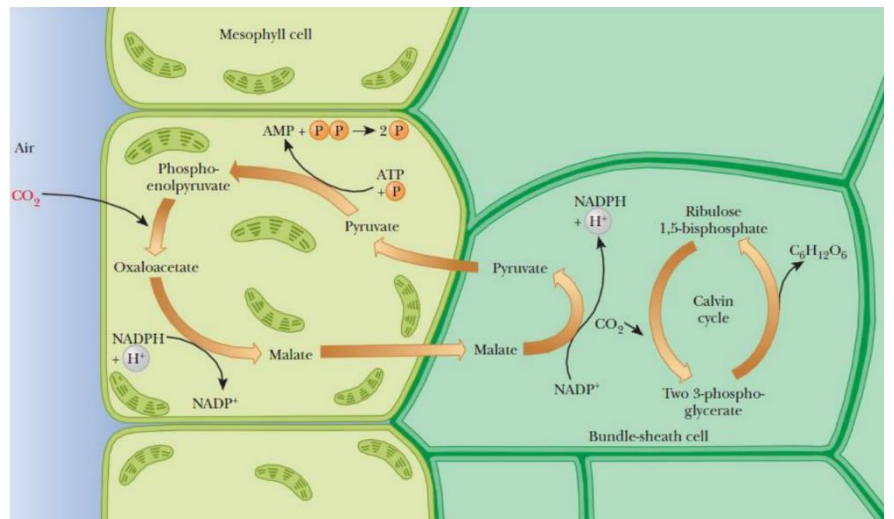
• C2 途径总结:

- C2 循环是通过三种细胞器共同协作来完成: 叶绿体、过氧化物体和线粒体, CO<sub>2</sub> 释放在线粒体。
- C2 循环与 C3 循环是相整合的。
- 光呼吸只有在光下才能进行。
- 光呼吸的生理功能: 不明确?
  - CO<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub> 竞争 RUBP 羧化酶位点
  - 回收 75% C (2 × 2C to 3C)。大气中 CO<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub> 比例变化。
  - 逆境 (干旱、高光) 下, 气孔关闭, CO<sub>2</sub> 减少。消耗能量, 防止光氧化和光抑制。光呼吸突变体只能在高 CO<sub>2</sub> 下存活, 正常大气下死亡。
  - 与氮代谢偶联

4.4.3 C4 途径

1. C4 植物特点

- 在一些起源于热带的高光合植物 (如玉米、甘蔗等) 具有与一般植物碳同化不同的途径——C4 途径
- C4 植物在叶肉细胞 (mesophyll cell, MC) 中含有叶绿体, 而且在维管束鞘细胞 (bundle sheath cell, BSC) 中也有叶绿体。
- C4 植物除具有 C4 途径外, 也具有 C3 途径。在叶肉细胞中含有 PEP 羧化酶, 在维管束鞘细胞中具有 C3 途径的酶。



2. C4 途径

• 羧化与还原/转氨: 在叶肉细胞

羧化: 磷酸烯醇式丙酮酸 (PEP) 接受 CO<sub>2</sub> 在 PEP 羧化酶作用下生成草酰乙酸。

(1) 还原: 草酰乙酸 (OAA) 经过苹果酸脱氢酶作用, 还原为苹果酸 (Mal)。

(2) 转氨: 草酰乙酸 (OAA) 与谷氨酸经过天冬氨酸转氨酶作用, 形成天冬氨酸和 α-酮戊二酸。

• 转移与脱羧: 维管束鞘细胞

- 转移: 苹果酸、天冬氨酸转移到维管束鞘细胞
- 脱羧: 形成丙酮酸 (Pyr) 和丙氨酸 (Ala) 放出 CO<sub>2</sub>。

- 再生阶段：丙酮酸 (Pyr) 和丙氨酸 (Ala) 返回叶肉细胞的叶绿体，经磷酸丙酮酸双激酶催化，形成磷酸烯醇式丙酮酸 (PEP)。

### 3. C4 途径的意义

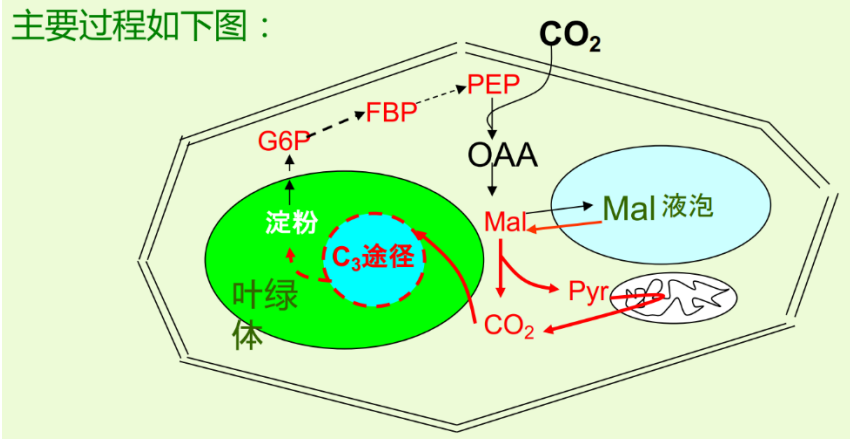
- C4 途径起着 CO<sub>2</sub> 泵的作用。
- 使植物光合效率提高，提高了作物的生物产量。

#### 4.4.4 景天酸代谢途径

景天酸代谢 (crassulacean acid metabolism) 是许多肉质植物的一种特殊代谢方式，景天酸植物起源于热带干旱地区。

景天酸代谢植物的特点：气孔昼闭夜开

- 白天如果气孔开放必然会导致水分的亏缺，所以植物为了避免水分的散失，晚上温度降低时，气孔开放运入 CO<sub>2</sub> 并储存；而白天气孔关闭，同化晚上吸收的 CO<sub>2</sub>。



干旱诱导的兼性 CAM

### 4.5 影响光合作用的因素

- 光合速率及表示单位

光合速率指单位时间、单位叶面积上干物质的积累量、CO<sub>2</sub> 的吸收量或的 O<sub>2</sub> 释放量来表示。

单位：CO<sub>2</sub> 吸收：μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>

O<sub>2</sub> 释放：μmol·m<sup>-2</sup>·h<sup>-1</sup>

干物质积累：mg·m<sup>-2</sup>·h<sup>-1</sup>

净光合速率 (net photosynthetic rate)

总光合速率 (gross photosynthetic rate) (净光合速率+呼吸作用+光呼吸)

#### 1. 光照

光补偿点：叶片光合速率等于植物组织呼吸速率的光照强度。

光饱和点：开始达到光合速率最大值得光强。

限制因素：比例阶段 光强限制；饱和阶段 CO<sub>2</sub> 限制

光补偿点高的植物一般光饱和点也高，

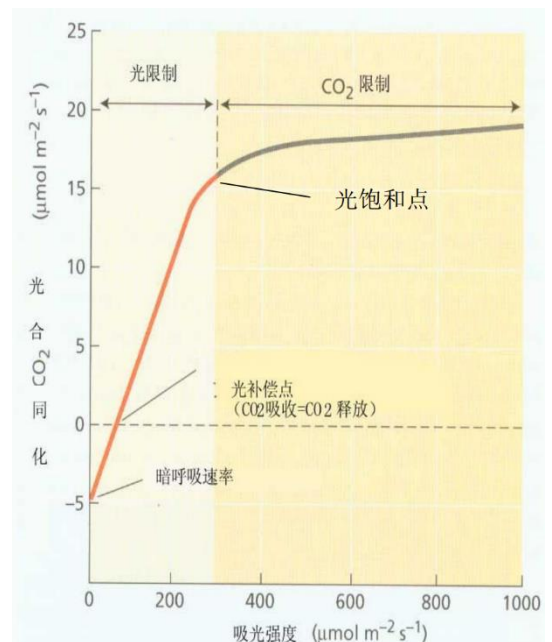
光饱和点代表吸收强光的能力，光饱和点越高，吸收强光的能力越强。

光补偿点代表吸收弱光的能力，光补偿点越低，吸收弱光的能力越强。

C4 > C3；阳生 > 阴生。

- 强光伤害——光抑制 (photoinhibition) 现象

当植物接受的光能超过它所能利用的量时，会引起光合效率的降低，这种现象叫做光合作用的光抑制。



光抑制的机理? PSII

• 应用及现象解释

大树底下无丰草: 低于光补偿点

花卉栽培时应用遮荫网

2. CO<sub>2</sub>

CO<sub>2</sub> 补偿点: 叶片光合速率等于植物组织呼吸速率的 CO<sub>2</sub> 浓度。

CO<sub>2</sub> 饱和点:

羧化效率: 直线斜率 (CE)

C4 植物的 CO<sub>2</sub> 补偿点和饱和点低于 C3 植物

3. 温度

• 在强光、高 CO<sub>2</sub> 浓度时, 温度就可能成为光合作用的主要限制因素。

• 能够使光合速率达到最高的温度称为最适温度。

• C4 植物的最适温度高于 C3 植物。

矿质元素、水分

内部因素对光合速率的影响

1 不同部位—叶绿素含量

新叶 < 成熟叶 > 老叶

2 不同生育期

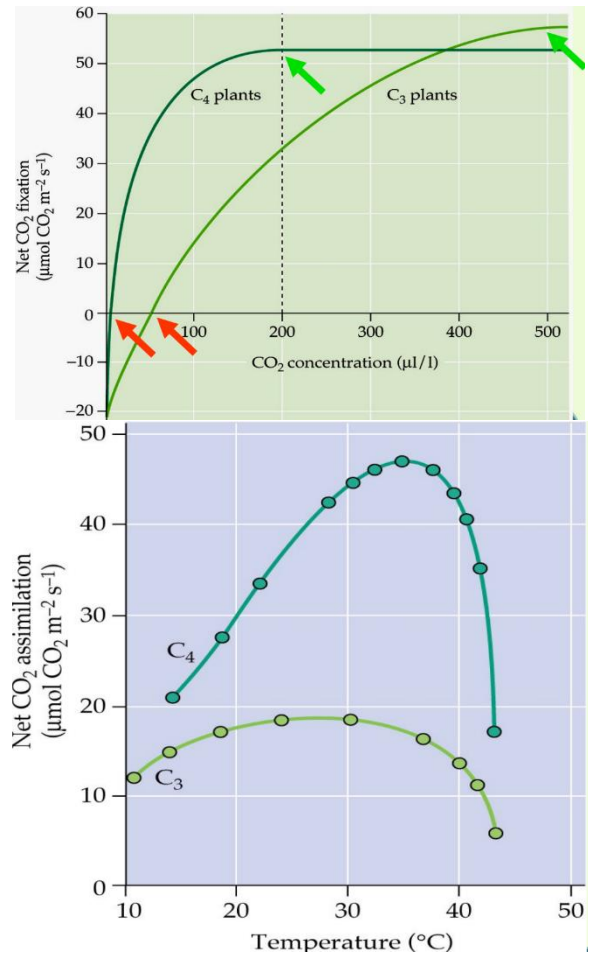
营养生长 > 生殖生长

提高光能利用率的途径:

1. 延长光合时间

2. 增加光合面积

3. 提高光合效率



## 第五章 呼吸作用

- 绿色植物代谢的核心：光合作用与呼吸作用。
- 光合作用（同化作用）所固定的碳及其储存的能量大部分都必须经过呼吸作用（异化作用）的转化才能变为构成植物身体的成分与有效的能量。

### 5.1 呼吸作用的概念及其生理意义

#### 1, 呼吸作用(respiration)的概念

概念	生活细胞内的有机物, 在酶的参与下, 逐步氧化分解并释放能量的过程。	
类型	有氧呼吸	<p>生活细胞利用分子氧(O<sub>2</sub>), 将某些有机物彻底氧化分解, 形成 CO<sub>2</sub> 和 H<sub>2</sub>O, 同时释放能量的过程。</p> $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \xrightarrow{\text{酶}} 6CO_2 + 6H_2O \quad \Delta G^{\circ'} = -2872 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ <p>(<math>\Delta G^{\circ'}</math>是指 pH 为 7 时标准自由能的变化)</p>
	无氧呼吸	<p>生活细胞在无氧条件下, 把某些有机物分解成为不彻底的氧化产物, 同时释放能量的过程。</p> <p>酒精发酵:</p> $C_6H_{12}O_6 \xrightarrow{\text{酶}} 2C_2H_5OH + 2CO_2 \quad \Delta G^{\circ'} = -226 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ <p>乳酸发酵:</p> $C_6H_{12}O_6 \xrightarrow{\text{酶}} 2CH_3CHOHCOOH \quad \Delta G^{\circ'} = -197 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$

呼吸作用与燃烧的异同:

- 有氧呼吸总反应式和燃烧反应式相同
- 燃烧时, 有机物被剧烈氧化, 散热。
- 呼吸作用中氧化作用分步骤进行, 能量逐步释放. 一部分能量转移到 ATP 和 NAD(P)H 分子中, 成为随时可利用的贮备能, 另一部分以热的形式放出。
- 燃烧是物理过程, 呼吸作用是生理过程, 在常温、常压下进行。

#### 2, 呼吸作用的意义

- 提供生命活动所需要能量
- 呼吸作用为其他化合物合成提供原料
- 增加植物的抗病免疫能力（伤呼吸）

植物组织受伤后呼吸作用增强, 这部分呼吸作用称为“伤呼吸”(wound respiration)。

- 促进细胞分裂, 伤口愈合。
- 伤呼吸把伤口处释放的酚类氧化为醌类, 而醌类往往对微生物是有毒的, 这样就可避免感染。

### 5.2 呼吸代谢的生化途径

#### 5.2.1 呼吸代谢途径的多样性

高等植物体内存在着多条呼吸代谢的生化途径, 这是植物在长期进化过程中所形成的对多变环境的一种适应性。主要有糖酵解、三羧酸循环和磷酸戊糖途径, 此外, 还有乙醛酸循环途径和乙醇酸氧化途径等。

#### 5.2.2 糖酵解 (EMP 途径)

- EMP 途径, 纪念三位德国生物化学家:

G. Embden, O. Meyerhof 和 J.K. Parnas。

- 场所: 细胞质

- 总反应:  $C_6H_{12}O_6 + 2NAD^+ + 2ADP + 2H_3PO_4 \rightarrow 2 \text{ 丙酮酸} + 2NADH + 2H^+ + 2ATP$

丙酮酸的去向:

生理意义:

- 是有氧呼吸与无氧呼吸的共同途径。
- 产物丙酮酸化学性质活跃, 参与其它物质代谢。

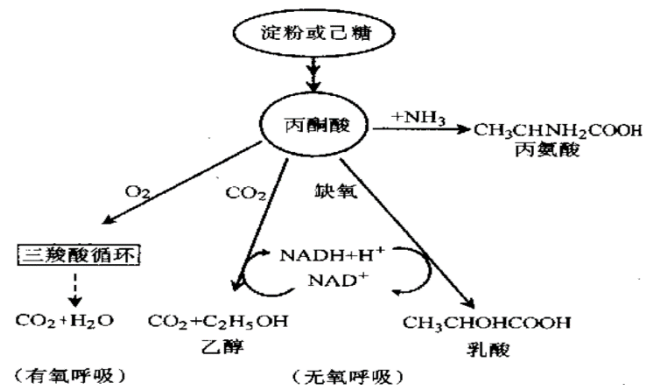
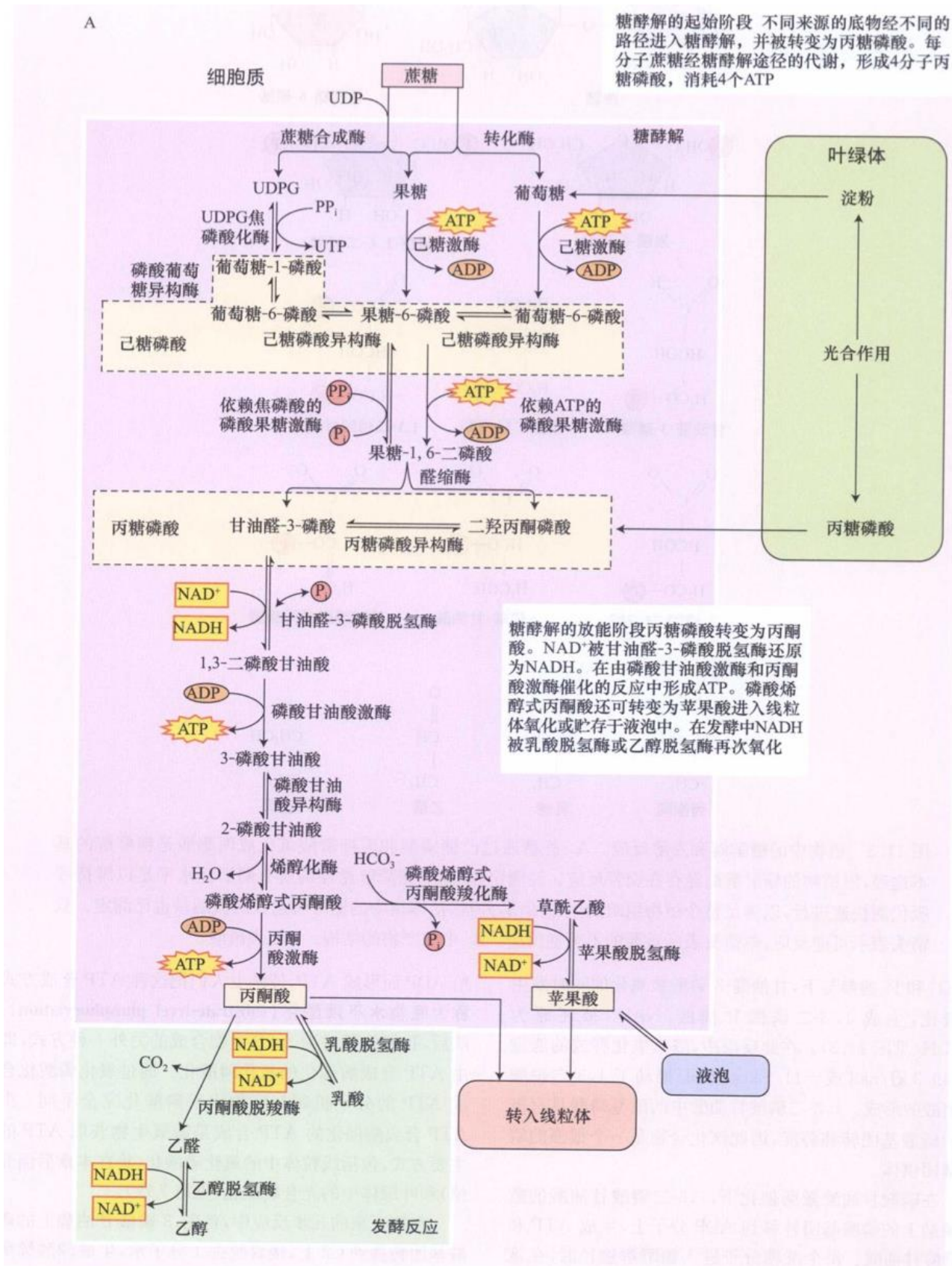


图 5-4 丙酮酸在呼吸代谢和物质转化中的作用

- 大部分反应可逆，是糖异生的基本途径（油料种子）。
- 提供部分能量，是厌氧生物能量的主要来源。



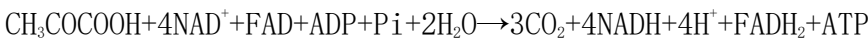
### 5.2.3 三羧酸循环（TCA 循环、柠檬酸循环）

- 1937 发现
- 1953 Nobel prize in physiology

定位

细胞中的线粒体具有三羧酸循环各反应的全部的酶，所以，三羧酸循环是在线粒体基质中进行的。糖酵解形成的丙酮酸，在有氧的条件下，进入线粒体，氧化脱羧成乙酰辅酶 A。

再进入三羧酸循环（TCA 循环），逐步氧化分解，直到形成 H<sub>2</sub>O 和 CO<sub>2</sub>。



- NADH 和 FADH<sub>2</sub>，经呼吸链将 H<sup>+</sup>和电子传给 O<sub>2</sub>生成 H<sub>2</sub>O, 同时偶联氧化磷酸化生成 ATP。
- 底物水平磷酸化生成 ATP

生理意义

- 提供生命活动所需能量的主要来源

通过电子传递与氧化磷酸化偶联产生大量 ATP

- 是物质代谢的枢纽。起始物乙酰 CoA 是糖、脂肪、蛋白质三大类物质代谢的枢纽
- 释放 CO<sub>2</sub>
- 需 O<sub>2</sub>，氧虽然不直接参加反应，有氧条件下 NAD<sup>+</sup>和 FAD 才能再生，否则 TCA 循环受阻

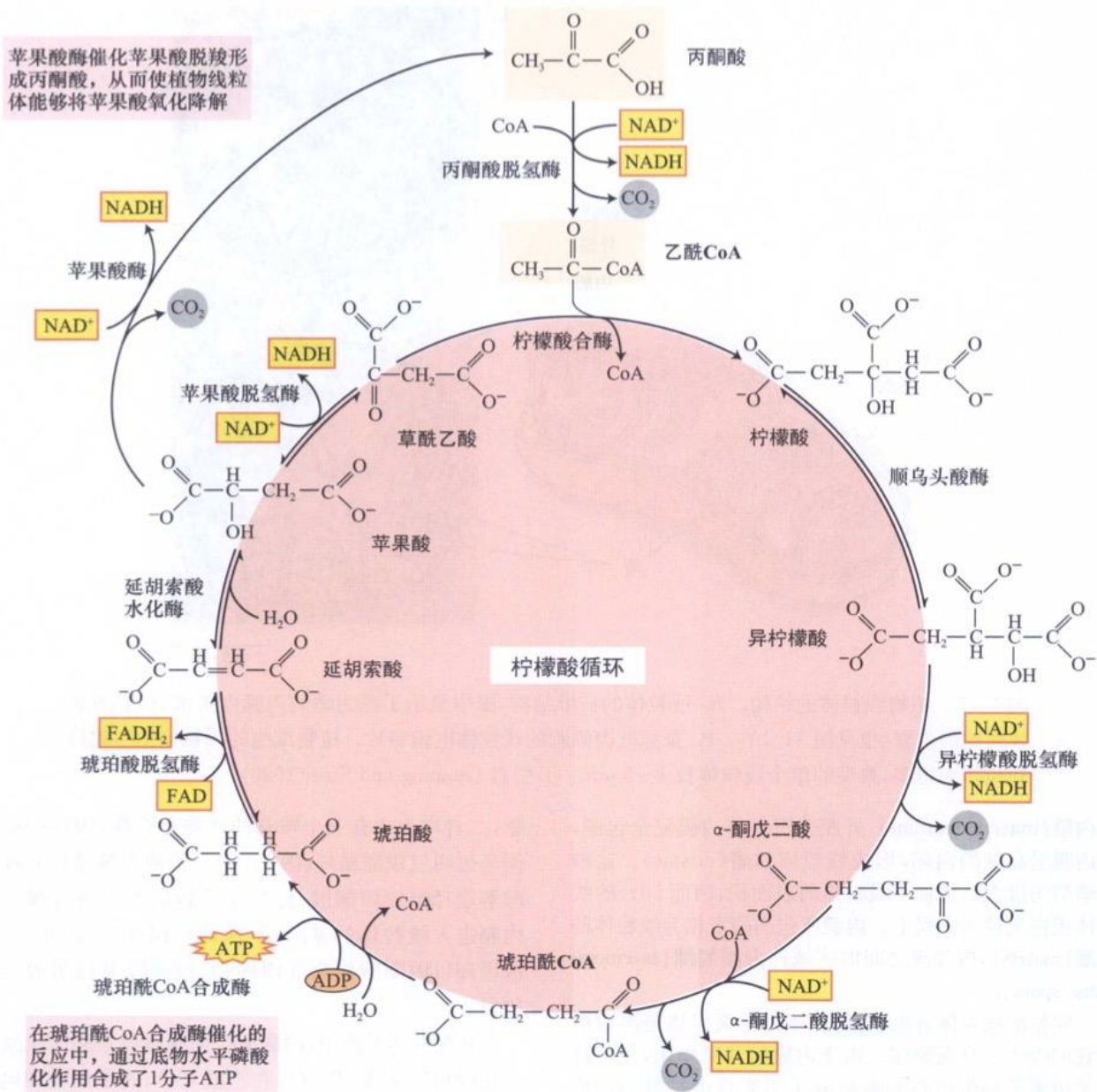


图 11.6 植物细胞中的柠檬酸循环所包含的酶及其催化的反应。丙酮酸经柠檬酸循环被彻底氧化，生成 3 分子 CO<sub>2</sub>。氧化反应中所释放的电子将 4 分子的 NAD<sup>+</sup> 还原为 NADH，将 1 分子的 FAD 还原为 FADH<sub>2</sub>。

- 20 世纪 50 年代初：用任何糖酵解抑制剂都不能完全抑制植物呼吸。

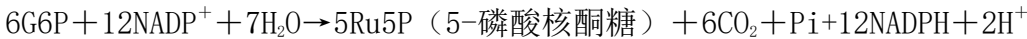
#### 5.2.4 磷酸戊糖（PPP）途径

- 20 世纪 50 年代初的研究表明 EMP-TCA 循环途径并不是高等植物有氧呼吸的唯一途径。用任何糖酵解抑制剂都不能完全抑制呼吸。
- 1954 年 Racker, 1955 年 Gunsalus 等人发现了磷酸戊糖途径，在植物组织中分离出葡萄糖-6-P 脱



氢酶和 6-P-葡萄糖酸脱氢酶。

- 葡萄糖在细胞质内直接氧化脱羧，并以戊糖磷酸为重要中间产物的有氧呼吸途径。因为此途径的起始物是己糖磷酸，所以又称为己糖磷酸支路（简称为 HMP 途径）。
- 反应场所：细胞质
- 总反应：

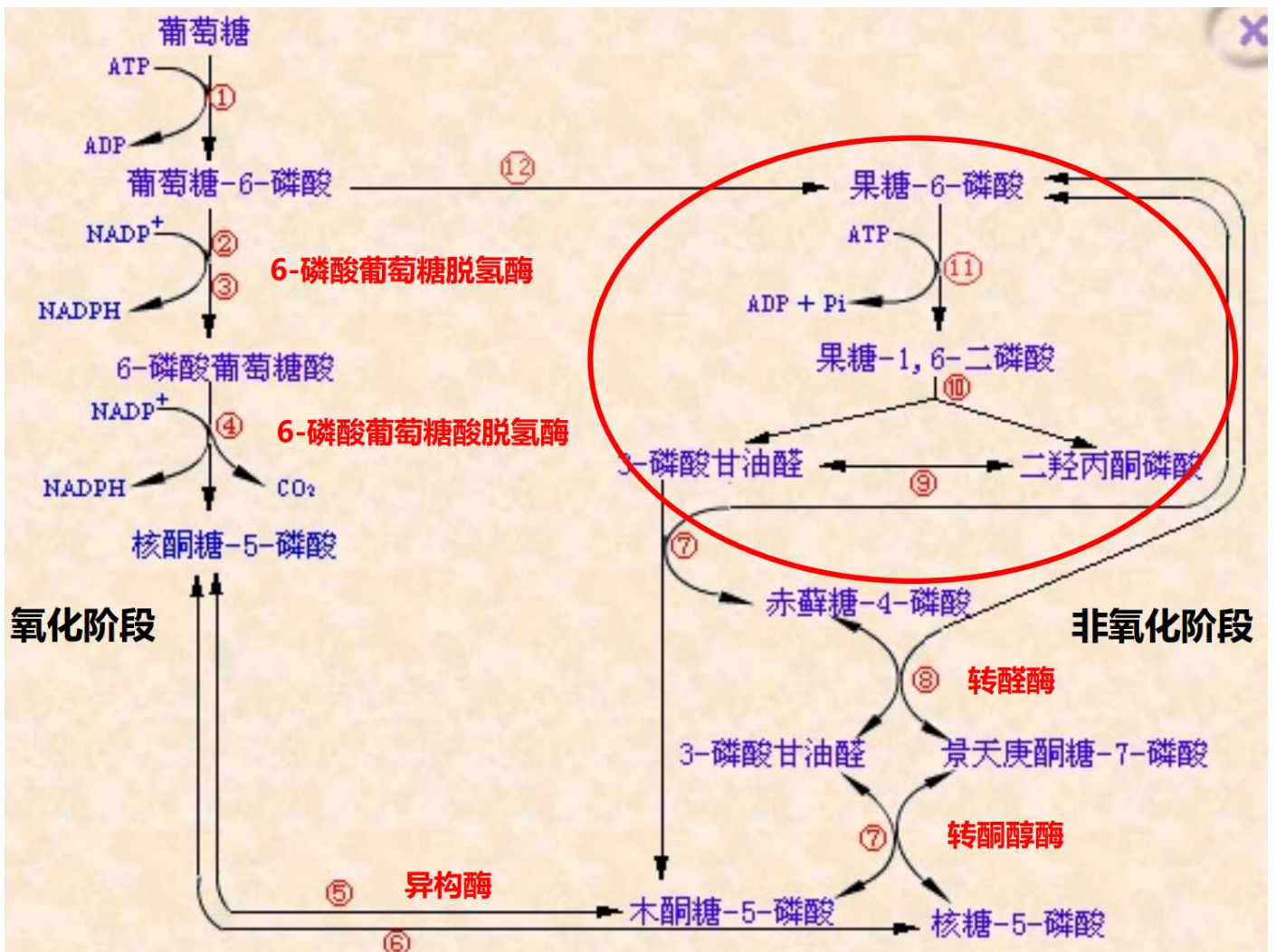


磷酸戊糖途径的生理意义

- 产生大量 NADPH 为体内反应提供还原力。
- 为其它物质代谢提供原料。Ru5P 可合成核酸。
- 重组阶段的酶和产物与光合 C3 途径相同，可相互交流。
- 产生绿原酸、咖啡酸等抗病物质，可增强抗病性。

PPP 在葡萄糖降解中所占的比例与生理过程有关：

- (1) 感病、受旱、受伤的组织中，PPP 加强。
- (2) 植物组织衰老时，PPP 所占比例上升。
- (3) 水稻、油菜等种子形成过程中，PPP 所占比例上升。



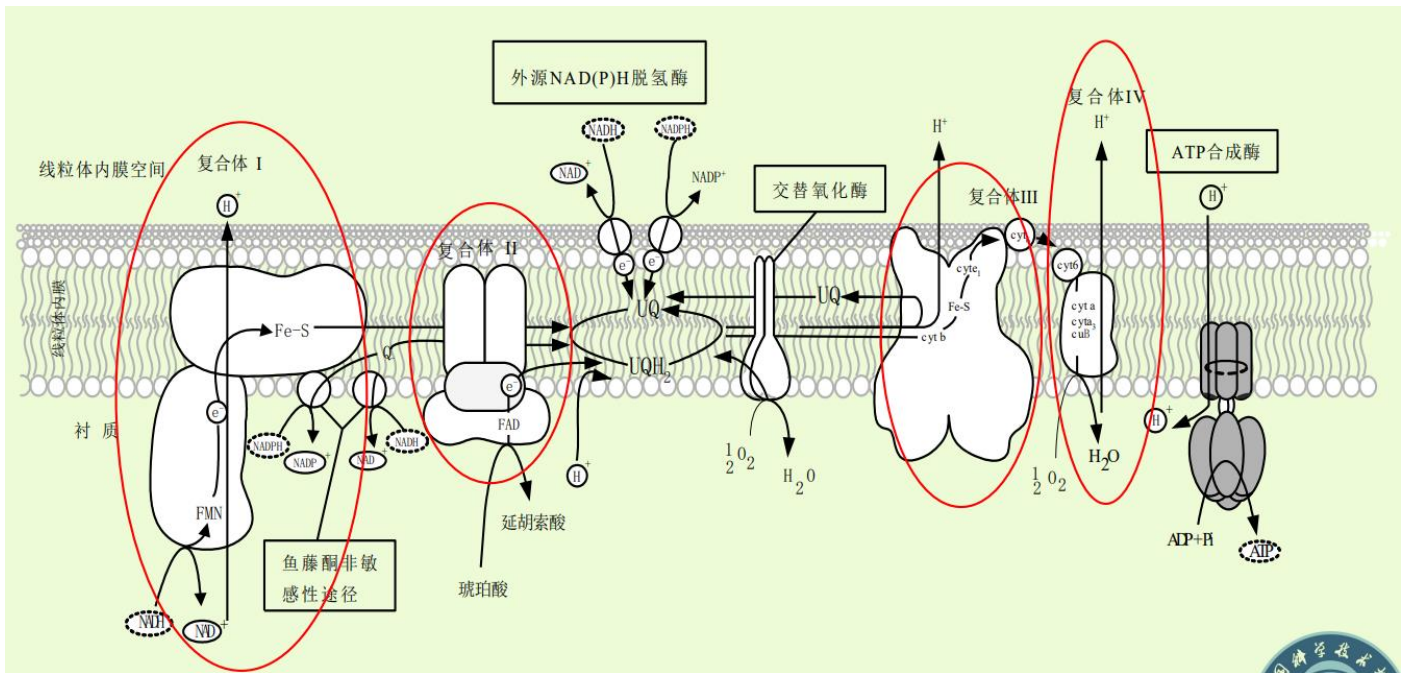
### 5.3 电子传递与氧化磷酸化

#### 5.3.1. 电子传递概述

在糖酵解和三羧酸循环中所形成的 NADH 及 FADH<sub>2</sub>，通过一系列电子载体的传递进行氧化，最后把电子交给分子氧。

• 电子传递链：又称为呼吸链 (respiratory chain)，是传递呼吸代谢中电子和质子的一系列传递体系

细胞色素途径：



复合体 I：NADH 脱氢酶，辅因子 FMN，3 个 Fe-S 蛋白  $NADH \xrightarrow{e^-} \text{泛醌(UQ 或 Q)}$

复合体 II：琥珀酸脱氢酶 (FAD, 3 个 Fe-S 蛋白)  $FADH_2 \xrightarrow{e^-} UQ$

复合体 III：细胞色素 bc1 复合体，含有 2 个 Cytb ( $b_{560}$  和  $b_{565}$ )，Cyt c 和 Fe-S。把还原泛醌的电子经  $Cytb \xrightarrow{e^-} Cyt c$

复合体 IV：细胞色素 c 氧化酶，含有铜，Cyt a, Cyt a<sub>3</sub>。把 Cyt c 的 4 个电子传给  $O_2$ ，形成 2 分子水。  
 $Cyt a_3 \xrightarrow{e^-} O_2$

**氧化磷酸化：在生物氧化中，电子经过线粒体的电子传递链传递到氧，伴随 ATP 合成酶催化，使 ADP 和磷酸合成 ATP 的过程。**

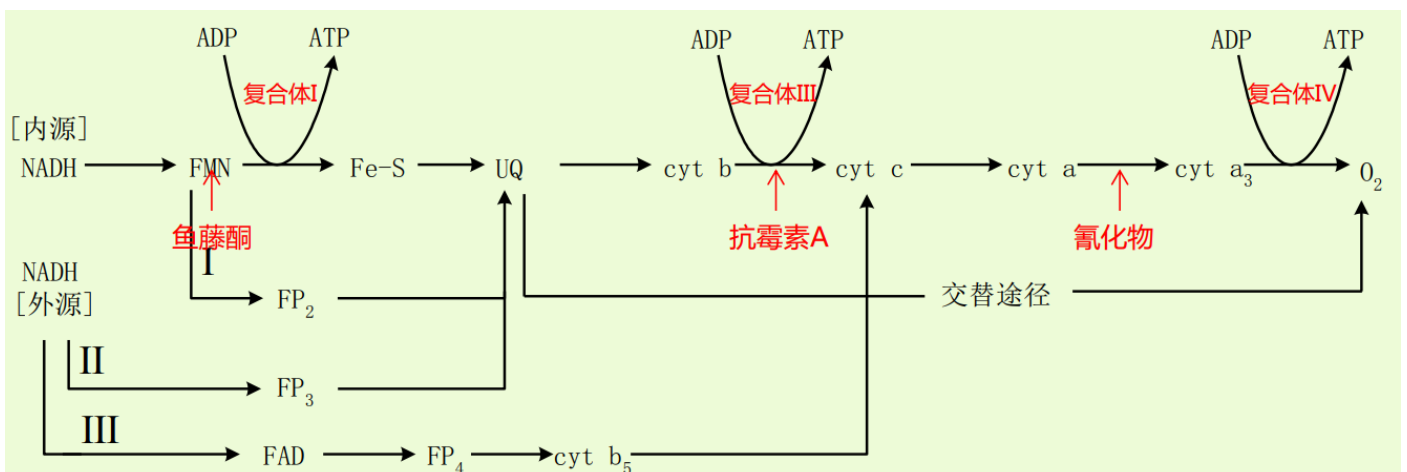
### 5.3.2. 氧化磷酸化

氧化磷酸化机理

- Mitchell 的化学渗透学说
- ATP 合成酶

### 5.3.3. 植物呼吸链电子传递的多样性

- P/O 比值：是指氧化磷酸化中每消耗 1mol 氧时所消耗的无机磷酸摩尔数之比。
  - P/O 比是线粒体氧化磷酸化活力功能的重要指标，代表呼吸效率。P/O 比高，呼吸效率高。
- 高等植物电子传递途径有多条路线。现已知至少有 5 条，它们各自具有不同的性质。



- 1, 电子传递主路: 即细胞色素系统途径,  $P/O=3$ 。动植物共有。
- 2, 电子传递支路 I: 脱氢酶辅基是黄素蛋白 ( $FP_2$ ),  $P/O=2$ , 植物。
- 3, 电子传递支路 II: 脱氢酶辅基是黄素蛋白 ( $FP_3$ ),  $P/O=2$ , 植物。
- 4, 电子传递支路 III: 脱氢酶辅基是黄素蛋白 ( $FP_4$ ),  $P/O=1$ , 植物。
- 5, 交替途径 (抗氰呼吸链): 对氰化物不敏感, 在氰化物存在时, 仍能进行呼吸,  $P/O=1$ , 植物。(氰离子与细胞色素氧化酶的  $Fe^{3+}$  结合, 阻止三价铁还原.)

特点:

- 在氰化物存在下, 某些植物呼吸不受抑制。在植物和微生物中广泛存在。
- 抗氰呼吸可以与电子传递主路交替运行, 因此抗氰呼吸又称交替途径。
- 占全部呼吸的 10%-25%, 甚至 100%。
- $P/O=1$ , 能量以热能散失, 又称为放热呼吸。
- 该途径可被鱼藤酮抑制, 不被抗霉素 A 和氰化物抑制。

抗氰呼吸的意义:

- 放热增温, 促进植物开花、种子萌发。

佛焰花序为天南星科植物所特有, 其特点是在肉穗花序的基部包有一个多彩的佛焰苞。

早春开花时, 其呼吸速率比一般植物高 100 倍以上, 呼吸放热很多, 使组织温度比环境温度高出 10-20°C, 维持一周。促进花序发育, 产生挥发物质, 吸引虫媒。

- 增加乙烯生成, 促进果实成熟, 促进衰老
- 增强抗逆性, 分流电子。

逆境大部分会抑制线粒体呼吸, 抗氰呼吸链分流大部分泛醌的自由电子, 避免产生活性氧(氧自由基)

### 5.3.4. 末端氧化酶的多样性

**末端氧化酶 (terminal oxidase): 将底物上脱下的电子最终传给  $O_2$ , 使其活化, 形成  $H_2O$ 、 $H_2O_2$  的酶。**

根据末端氧化酶在细胞内的分布, 分为线粒体内末端氧化酶和线粒体外末端氧化酶两大类。

#### 1, 线粒体内末端氧化酶

##### 1) 细胞色素氧化酶

植物体内最主要的末端氧化酶 (占 80% 耗氧量), 其作用是将  $Cyta_3$  中的电子交给  $O_2$  生成水。它与氧的亲和力高, 易受  $CN^-$ 、 $CO$ 、 $N_3^-$  的抑制。

##### 2) 抗氰氧化酶 (交替氧化酶)

它将  $UQH_2$  的电子交给  $O_2$  生成  $H_2O$ 。它与氧的亲和力高, 不受  $CN^-$ 、 $CO$ 、 $N_3^-$  的抑制。


#### 2, 线粒体外末端氧化酶

线粒体外末端氧化体系的特点是催化某些特殊底物的氧化还原反应, 一般不能产生可利用的能量。

##### 1) 酚氧化酶 (单酚氧化酶和多酚氧化酶)

它催化分子氧对多种酚类的氧化, 生成棕褐色的醌。醌能杀害多种微生物, 防止伤口感染, 提高抗病力。

- 茶树叶片立即杀青 (焙烤 120°C-220°C)
- 多酚氧化酶失活
- 防止叶绿素降解
- 揉捻、干燥等



- 红茶颜色由绿变红-棕-乌黑
- 多酚氧化酶氧化儿茶酚和单宁
- 叶绿素降解
- 茶树叶片萎蔫 (失水 30%), 快速揉捻, 破坏细胞, 酶与底物充分接触。
- “发酵” 贮藏, 干燥。



## 2) 抗坏血酸氧化酶、乙醇酸氧化酶

### 5.4 呼吸代谢的调控

#### 1. 通过中间产物的反馈调节

巴斯德效应 (pasteur effect): 低氧浓度有利于发酵, 高氧浓度抑制发酵。

巴斯德效应产生的原因:

在糖酵解过程中, 有两种关键的调节酶: 磷酸果糖激酶和丙酮酸激酶。在有氧时, ATP、柠檬酸浓度提高, 两种酶的活性下降, 糖酵解受阻; 反之糖酵解加强。

#### 2. 通过能荷 (Energy charge) 的反馈调节

能荷 =  $(ATP + 1/2ADP) / (ATP + ADP + AMP)$

细胞中腺嘌呤核苷酸全为 ATP, 能荷为 1.0

细胞中腺嘌呤核苷酸全为 ADP, 能荷为 0.5

细胞中腺嘌呤核苷酸全为 AMP, 能荷为 0.0

能荷调节 (regulation of energy charge): 能荷低, 呼吸代谢受到促进; 能荷高, 呼吸代谢受到抑制。

#### 3. 通过脱氢辅酶的反馈调节

NADH/NAD<sup>+</sup>

### 5.5 影响呼吸作用的因素

#### 1. 呼吸作用的指标

• 呼吸速率 (respiratory rate): 单位时间单位重量放出 CO<sub>2</sub> 的量 (QCO<sub>2</sub>) 或吸收的 O<sub>2</sub> 的量 (QO<sub>2</sub>) 来表示。  
(又称呼吸强度)

• 呼吸商 (respiratory quotient, RQ): 植物组织放出二氧化碳的量与吸收氧气的量的比值, 又称呼吸系数。

RQ = 放出的 CO<sub>2</sub> 量 / 吸收的 O<sub>2</sub> 量

呼吸底物种类不同, 呼吸商也不同:

- 以葡萄糖作为呼吸底物, 且完全氧化时, 呼吸商是 1。
- 以脂肪或蛋白质为呼吸底物, 氧化过程中脱下的氢相对较多 (H/O 比大), 形成 H<sub>2</sub>O 时消耗的 O<sub>2</sub> 多, 呼吸商小于 1, 如以棕榈酸作为呼吸底物, 呼吸商为 0.7。
- 以有机酸等含氧较多的有机物作为呼吸底物, 呼吸商则大于 1, 如柠檬酸的呼吸商为 1.33。

#### 2. 内部因素对呼吸速率的影响

一般而言, 凡是生长快的 > 生长慢的

不同植物具有不同的呼吸速率;

不同的器官, 呼吸速率也有很大的差异;

同一器官的不同的生长时期, 呼吸速率也有较大的变化。

#### 3. 外界因素对呼吸速率的影响

##### • 温度

温度主要是影响呼吸酶的活性。

##### • 氧气与二氧化碳的浓度

氧气不足直接影响呼吸速率和呼吸的性质。

外界环境中的 CO<sub>2</sub> 浓度增加时, 呼吸速率便会减慢。

##### • 机械损伤

机械损伤会显著加快组织的呼吸速率 (多酚氧化酶活性提高)。因此, 在采收、包装、运输和贮藏多汁果实和蔬菜时, 应尽量防止机械损伤。

### 5.6 呼吸作用与农业生产

#### 1. 呼吸与作物栽培

##### • 种子萌发时的呼吸

• 中耕松土-改善土壤的通气条件。

##### • 涝浇园

夏季干旱高温 (土壤温度 40~50°C), 雷阵雨, 蔬菜作物?

夏季高温 (土壤温度 40~50°C), 根呼吸作用旺盛。骤然降雨, 根缺氧进行无氧呼吸。进行“涝浇园”, 用温度较低和含氧稍高的井水灌溉, 可以降低地温, 减缓呼吸强度和防止无氧呼吸, 有利于保护蔬菜

作物，防止“热雨”危害。

## 2,呼吸与粮食贮藏（粮食出汗）

•种子安全含水量：随着含水量的降低，体内自由水/束缚水的比值降低。使种子中原生质处于凝胶状态，呼吸酶活性降低，可以安全贮藏的含水量。一般油料种子安全含水量在 8%-9%以下，淀粉种子在 12%-14%以下。

•种子安全干藏的条件：

- 低温（降温）
- 低于安全含水量（晒干，控制水分）
- 少  $O_2$ ，多  $CO_2$ ，充入  $N_2$ （控制气体成分）

## 3,呼吸与果实的品质和贮藏

-呼吸跃变现象

-类型：按成熟过程中是否出现呼吸跃变将果实分两类：

呼吸跃变型，苹果、梨、香蕉、番茄、猕猴桃、杏等；

非呼吸跃变型，柑橘、葡萄、樱桃、草莓、绿色蔬菜等。

-贮藏方法：

降低温度，香蕉在 11-14℃，苹果在 4℃，蔬菜在 4-5℃。

气调贮藏，增加  $[CO_2]$ ，降低  $[O_2]$ ，抑制乙烯的产生。

## 第六章 植物同化物的运输与分配

### 6.1 植物体内有机物质的运输系统

- 源(source)即代谢源,指产生或提供同化物的器官或组织,如功能叶,萌发种子的子叶或胚乳;
- 库(sink)即代谢库,指消耗或积累同化物的器官或组织,如根、茎、果实、种子等。

源库的概念是相对的,可变的,如幼叶是库,但当叶片长大长足时,它就成了源。

- 短距离运输细胞内以及细胞间的运输,距离在微米与毫米之间。
- 长距离运输器官之间、源库之间的运输,需要通过输导组织,距离从几厘米到上百米。

#### 6.1.1 短距离运输系统

##### 1, 胞内运输

指细胞内、细胞器间的物质交换。

- ①分子扩散
- ②微丝推动原生质的环流
- ③细胞器膜内外的物质交换,
- ④囊泡的形成与囊泡内含物的释放

在内质网合成的蛋白质(酶),由高尔基体分泌小泡运输至质膜,然后小泡内含物再释放至细胞壁中等过程均属胞内物质运输。

##### 2, 胞间运输:

质外体、共质体以及质外体与共质体间三种运输类型:

- 质外体运输  
质外体中液流的阻力小,物质在其中的运输快。
- 共质体运输  
共质体中原生质的粘度大,运输的阻力大。共质体运输受运输物直径和胞间连丝状态控制。

#### 6.1.2 长距离运输系统-维管束

##### 1. 典型的维管束由四部分组成:

- 1)以导管为中心,富有纤维组织的木质部。
- 2)以筛管为中心,周围有薄壁组织的韧皮部。
- 3)穿插与包围木质部和韧皮部的多种细胞。
- 4)维管束鞘。

#### 6.1.3 维管束的功能

##### (1)物质长距离运输的通道

- 木质部是向上运输通道:水和矿质元素
- 韧皮部是向下运输通道:同化物、水、矿质元素在韧皮部
- 韧皮部中同化物运输方向取决于库源关系,从源一库。

##### (2)信息物质传递的通道

根部合成的激素可通过木质部运至地上部分,而茎端合成的激素则通过韧皮部向下极性运输。

##### (3)两通道间的物质交换

木质部和韧皮部通过侧向运输相互间运送水分和养分。

##### (4)对同化物的吸收和分泌

韧皮部对同化物的吸收与分泌,不仅发生在源库端,而且在同化物运输的途中维管束能与周围组织发生物质交换。

##### (5)对同化物的加工和储存

同化物在运输过程中可卸至维管束中的某些薄壁细胞内,在其中合成淀粉,并储存下来。这些薄壁细胞就成为同化物的中间库,当其它库需要时,中间库的淀粉则可水解再转运出去。

##### (6)植物体的机械支撑

植物的长高加粗与维管束有密切关系,若树木没有木质部形成的心材,就不可能长至几十米、甚至一百多米的高度。

### 6.2 同化物运输的途径

#### 6.2.1 研究物质运输途径的方法

- 环割一圈树皮(韧皮部),保留树干(木质部)。

- 阻断了光合同化物、含氮化合物以及激素等物质在韧皮部的向下运输。
- 环割上端韧皮部组织中光合同化物、含氮化合物以及激素积累引起膨大。
- 放射性示踪

## 6.2.2 韧皮部运输

### 筛管和伴胞

功能单位:筛分子-伴胞复合体(SE-CC 复合体)

1, 筛管:含有细胞质,具有质膜,内质网、膜上有许多载体,进行活跃的物质运输,为活细胞。

- P-蛋白(韧皮蛋白):主要位于筛管的内壁。当筛管发生破裂或折断时,及时堵漏。
- 胼胝质(callose):  $\beta$ -1,3-葡聚糖,当植物受到外界刺激(如机械损伤、高温等)时,筛管分子就会迅速合成胼胝质,并沉积到筛板的表面或筛孔中,堵塞筛孔。

2, 伴胞:每个筛管分子周围有一个或多个伴胞,组成筛分子伴胞复合体(SE-CC 复合体)。

- 筛管分子和伴胞来源于同一个形成层细胞的分裂
- 筛管分子中的一些蛋白质是在伴胞中合成
- 与筛管分子间有大量的胞间连丝,可为筛分子运输 ATP、光合产物和蛋白质等必需物质。
- 伴胞通常具有浓的细胞质和大量的线粒体
- 类型:普通伴胞、传递细胞和居间细胞。与装载途径有关。

### 传递细胞

- 细胞壁内突
- 细胞接触面积积极为扩大,增加了细胞跨膜运输的能力。

### 居间细胞

- 大量的胞间连丝
- 功能是通过共质体途径吸收溶质

## 6.2.3 同化物运输的形式

主要运输形式:

蔗糖占 90%

- 溶解度很高(0°C时, 179g / 100ml 水)。
  - 是非还原性糖,很稳定。
  - 运输速率很高。
  - 具有较高能量。
- ∴适于长距离运输

## 6.2.4 同化物运输的方向 from a source to a sink

- 同化物的运输方向决定于源和库的相对位置
- 韧皮部内同化物运输的方向是从源器官向库器官运输

## 6.3 韧皮部运输的机理

### 6.3.1 韧皮部装载

1, 概念:

韧皮部装载(phloem loading):同化物从合成部位进入筛管过程。包括:

- 1) 同化物生产区:包括叶肉细胞(C4 植物维管束鞘细胞)。
- 2) 同化物累积区:主要由小叶脉末端的韧皮部薄壁细胞组成。
- 3) 同化物输出区:主要是指叶脉中的 SE-CC

2, 装载途径

- 质外体, 叶肉细胞→质外体→伴胞→筛管
- 共质体, 胞间连丝→伴胞→筛管

3, 质外体蔗糖在韧皮部的装载

- 糖-质子同向协同运输
- 依赖于载体,逆浓度梯度进入伴胞
- 蔗糖(大部分)
- 普通伴胞和传递细胞

4, 共质体蔗糖在韧皮部的装载

- SE-CC 复合体和周围薄壁细胞间存在紧密的胞间连丝连接
- 蔗糖外还运输棉子糖、水苏糖等多聚糖
- 通常具有居间细胞类型的伴胞

### 6.3.2 韧皮部卸载

- 光合同化物一旦装载进入筛管，就会沿整个韧皮部运输。
- 同时不断地和周围细胞进行物质交换，即卸出和再装载。
- 同化物韧皮部卸出主要发生在库端。
- 韧皮部卸出(phloem unloading)是指光合同化物从 SE-CC 复合体进入库细胞的过程。
- 卸出途径

①质外体途径，卸出到贮藏器官或生殖器官(不存在胞间连丝)扩散或依赖于载体

②共质体途径，通过胞间连丝→接受细胞，卸到营养库(根和嫩叶)

### 6.3.3 同化物在韧皮部运输的机理

- 1930 年明希(E. Münch)提出了的压力流动学说
  - 同化物在筛管内随溶液流动是由输导系统两端的膨压差引起的。
  - 源端蔗糖装载，水势下降，吸水膨压升高。
  - 库端蔗糖卸载，水势升高，失水膨压降低。
- 在白蜡树干中，随着高度增加，韧皮部的糖浓度增大。
- 当秋季落叶后，这个糖浓度梯度消失

说明源库两端存在着糖浓度差

### 6.4 同化物的分布

主要指光合产物，它向各个器官的运输与分配直接关系到植物体的生长和经济产量的高低。

经济系数:是指有机物质在经济器官中的分配比例。

1, 源-库单位:相应的源与相应的库，以及二者之间的输导系统构成。

2, 库和源的关系

1) 源与库是相对的，不是一成不变的

叶 幼叶→输入有机物→库

成熟叶输出有机物→源

茎 营养生长→贮存有机物→库

生殖生长→输出有机物→源

2)源是库的供应者，而库对源具有调节作用。库源两者相互依赖,又相互制约。

- 源限制型 源小库大, 疏花疏果
- 库限制型 库小源大, 保花保果(环割)
- 源库互作型(共同限制型)同时增大源和库, 源强库实, 源弱库空。库大源强, 库小源弱。

3, 同化物分配的规律

1) 按源库单位进行分配

2) 优先供应生长中心

3) 就近供应(叶-果实), 同侧运输(成熟叶-幼叶)

4) 功能叶之间无同化物供应关系

5) 衰老器官的同化物和营养元素的再分配利用



## 第七章 植物发育概述

### 7.1 胚胎发生

7.1.1 受精卵的形成: 雌配子体、授粉、花粉管萌发、花粉管的生长和受精、双受精

7.1.2 胚胎发生(Embryogenesis)的概念:

是由单细胞受精卵发育成为具有典型基本组织的多细胞生物体的过程。

7.1.3 胚胎发生的过程: 合子期、球形胚、心形胚、鱼雷胚和成熟胚。

7.2 胚后发育(营养发育和生殖发育)

7.2.1 植物胚胎发育只形成最基本的结构

- 1, 茎顶端分生组织
- 2, 子叶
- 3, 下胚轴
- 4, 根顶端分生组织

7.3 植物发育的特征: 胚后发育

动物: 胚后一般不再产生新的器官。

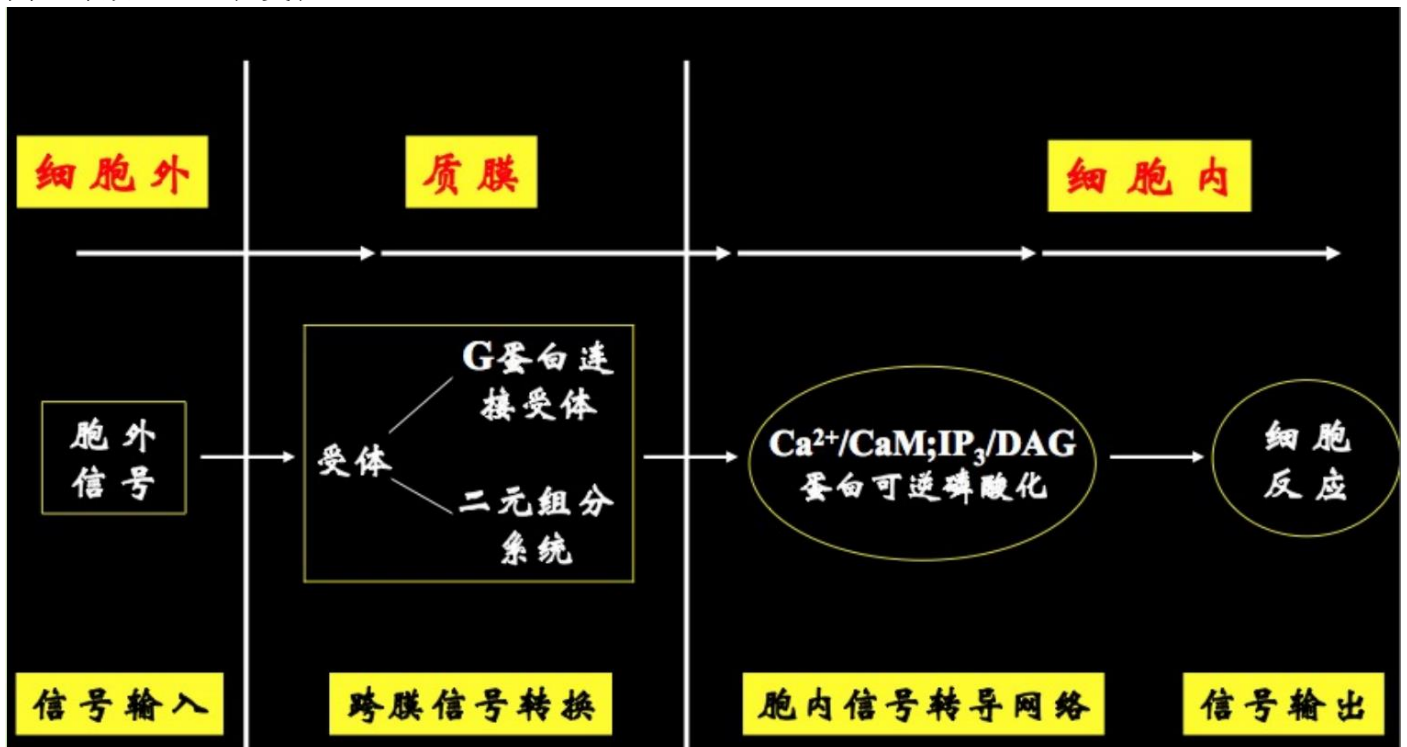
植物: 绝大部分器官有胚后产生。由于植物固着的生活方式, 胚后发育可以增强植物适应环境的能力和发育的可塑性。

## 第八章 细胞信号转导

植物细胞信号转导(signal transduction): 是指细胞偶联各种刺激信号(内源和外源)与其引起的特定生理效应之间的一系列分子反应机制。

植物细胞信号转导的步骤:

- 一、信号与细胞表面受体结合
- 二、跨膜信号转换
- 三、细胞内通过信号转导网络进行信号的传递、放大和整合。
- 四、导致生理生化变化。



### 8.1 信号和受体

#### • 8.1.1 信号

环境的变化引起的刺激, 就是信号(signal)。

包括: 物理和化学的信号

含羞草: 触及后引发动作电位的变化, 几秒中内引发叶枕运动细胞中 K<sup>+</sup>和 Cl<sup>-</sup>的转运, 导致膨压改变。

化学信号: 配体

#### • 8.1.2 受体

受体(receptor)是指能特异识别并能结合信号在细胞内放大和传递信号的物质。

受体多为蛋白质,包括细胞表面受体和胞内受体。

### 8.2 跨膜信号传递

信号与细胞表面的受体结合后,通过受体将信号转导进入细胞内,这个过程叫跨膜信号传递。

- G 蛋白偶联受体
- 双元系统
- 受体激酶

### 8.3 细胞内信号形成网络

信号在胞内进行传递、放大、互作形成信号网络

主要通过:

- 1, 第二信使( $Ca^{2+}$ /CaM、磷酸肌醇)
- 2, 蛋白质可逆磷酸化
- 3, 蛋白降解

## 第九章 植物生长物质

### 9.1 生长素类

#### • 9.1.1 生长素的发现

**4-day-old oat seedling**  
Coleoptile  
Seed  
1 cm  
Roots

**Darwin (1880)**  
Light  
Intact seedling (curvature)    Tip of coleoptile excised (no curvature)    Opaque cap on tip (no curvature)

**Boysen-Jensen (1913)**  
Mica sheet inserted on dark side (no curvature)    Mica sheet inserted on light side (curvature)    Tip removed    Gelatin between tip and coleoptile stump    Normal phototropic curvature remains possible

**Paál (1919)**  
Tip removed    Tip replaced on one side of coleoptile stump    Growth curvature develops without a unilateral light stimulus

**Went (1926)**  
Coleoptile tips on gelatin    Tips discarded; gelatin cut up into smaller blocks    Each gelatin block placed on one side of coleoptile stump    Coleoptile bends in total darkness; angle of curvature can be measured (45°)

**From experiments on coleoptile phototropism, Darwin concluded in 1880 that a growth stimulus is produced in the coleoptile tip and is transmitted to the growth zone.**

**In 1913, P. Boysen-Jensen discovered that the growth stimulus passes through gelatin but not through water-impermeable barriers such as mica.**

**In 1919, A. Paál provided evidence that the growth-promoting stimulus produced in the tip was chemical in nature.**

**In 1926, F. W. Went showed that the active growth-promoting substance can diffuse into a gelatin block. He also devised a coleoptile-bending assay for quantitative auxin analysis.**

植物向光性的原因:生长素积累在顶端的背光侧向下运输。背光侧高的生长素促进了背侧细胞的生长,导致了茎的向光性弯曲。

## 天然生长素的种类

吲哚-3-乙酸(IAA) (1930s)

4-氯吲哚-3-乙酸(4-Cl-IAA)

吲哚-3-丁酸 (IBA)

人工合成生长素:2, 4-二氯本氧基乙酸(2, 4-D)

萘乙酸(NAA)

### • 9.1.2 生长素的合成与代谢

合成的部位:幼嫩的组织中,包括分生组织、花/叶原基、幼叶和发育的种子。

生长素的合成途径:依赖色氨酸和不依赖色氨酸两种主要途径。

• 依赖色氨酸的途径:侧链转氨作用、脱羧和氧化。

• 依据中间产物不同分为4条途径:

-吲哚乙酰途径:细菌

-吲哚乙腈途径:仅限于少数植物

-吲哚丙酮酸途径:主要途径

-色胺途径:主要途径

### • 9.1.3 生长素的极性运输

9.1.3.1 生长素的极性运输(polar transport):是指生长素只能从植物体形态学的上端向下端运输。

9.1.3.2 生长素的极性运输不依赖于重力。

9.1.3.3 生长素的极性运输的机制:化学渗透假说

1, 生长素输入的两种方式:

• IAA 以非解离型(IAAH) 被动进入细胞。

胞外 pH 值较低(pH5-5.5), 阴离子型 IAA<sup>-</sup> 质子化形成 IAAH。IAAH 不带电荷、亲脂, 很容易扩散通过磷脂双分子层, 进入细胞。

胞外:IAAH 占 25%。

• 以阴离子型(IAA<sup>-</sup>) 协同进入细胞。

依赖于质膜上生长素输入载体(influx carrier): AUX1。

IAA<sup>-</sup> 与两个质子共运输。

生长素信号转导蛋白-TMK 激酶(跨膜) 能够与质膜 H<sup>+</sup>-ATP 酶 互作, 诱导 H<sup>+</sup>-ATP 酶的磷酸化。

2, 生长素的运出:

• IAA 进入细胞(pH7.2) 后, 解离成阴离子形式。

• 以阴离子型(IAA<sup>-</sup>) 不能主动通过细胞膜, 被积累在细胞中。

• IAA 的运出依赖于 PIN 蛋白家族和 P-糖蛋白(PGR)。

• PIN 蛋白家族有多个成员。

• PIN1 是一个膜蛋白。

• PIN1 蛋白在细胞中呈现极性分布。

• PIN1 蛋白的定位决定了生长素运输的方向。

• 9.1.4 生长素的作用

9.1.4.1 生长素的作用:促进细胞的伸长

低浓度生长素促进生长

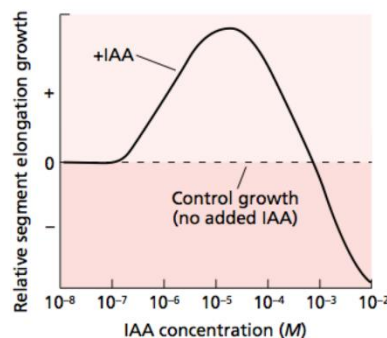
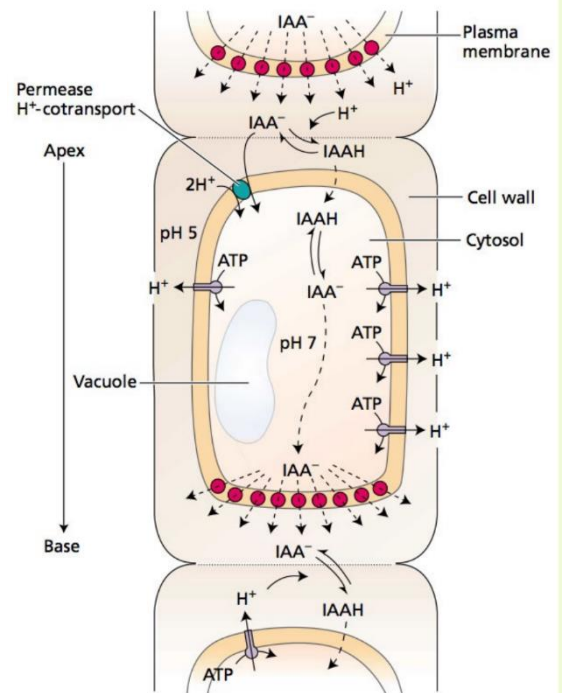
高浓度生长素抑制生长

9.1.4.2 生长素的作用:向光性和向重力性

向光性:

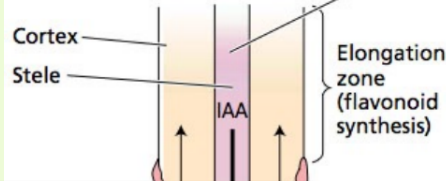
1) 胚芽鞘顶端受单侧光的刺激

2) 向光刺激导致 IAA 的侧向运输



• 向重力性:

(A) Vertical orientation

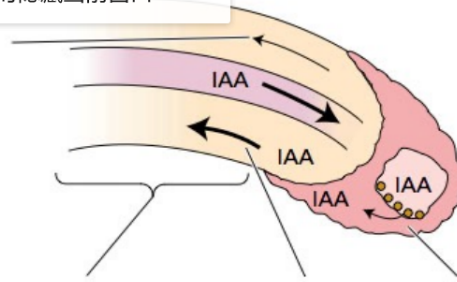


1, IAA 从顶端合成运输到根部

- 屏幕截图 Ctrl + Alt + A
- 屏幕录制 Ctrl + Alt + S
- 屏幕识图 Ctrl + Alt + O
- 屏幕翻译 Ctrl + Alt + F
- ✓ 截图时隐藏当前窗口

2, 根垂直生长时, 根冠中的淀粉体分布在基部。由中柱向基部与运输的生长素均等的分布在根冠各个方向, 并经皮层被均等的向顶部运输到根伸长区, 调节细胞伸长。

4, 根底侧高浓度的生长素抑制细胞伸长, 导致根向地性弯曲。



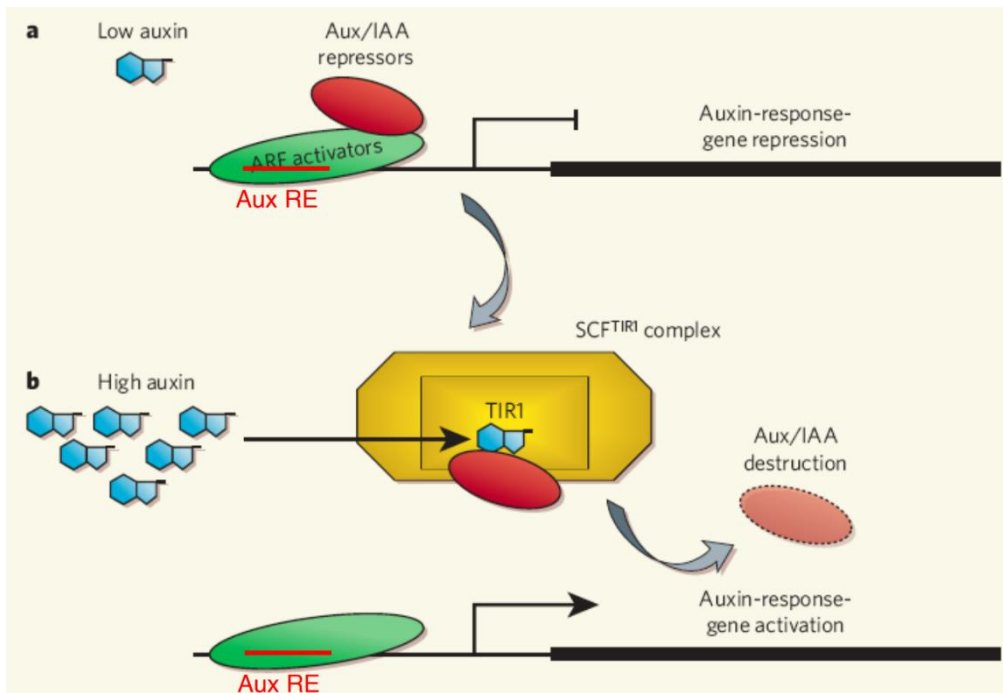
3, 根水平生长时, 根冠中的淀粉体分布在根冠细胞的一侧。PIN蛋白的定位发生变化。导致 IAA 极性运输到根冠侧部。

4, 根冠中大部分的生长素在根底侧的皮层细胞中运输。

9.1.4.3 生长素的作用: 生长发育调控

- 1, 调节顶端优势: 发育的顶芽抑制侧芽 (腋芽) 的生长
- 2, 生长素诱导叶原基和花原基的分化
- 3, 生长素诱导侧根发生
- 4, 诱导维管束的分化
- 5, 推迟叶片脱离
- 6, 促进果实发育 (草莓: 聚合果)

• 9.1.5 生长素信号转导途径



## 9.2 赤霉素类

### • 9.2.1 赤霉素的发现和结构

#### 9.2.1.1 赤霉素的发现

- 水稻“恶苗病”：导致水稻生长过高，降低产量。（日本）
- 恶苗病是由真菌“Gibberella fujikuroi”引起。
- 1929年，日本科学家分离 Gibberellin, GA1-Gan。

#### 9.2.1.2 赤霉素的结构

双萜化合物, 种类较多, 已经发现 136 种, 只有部分有生理活性。

### • 9.2.2 赤霉素对生长发育的影响

#### 9.2.2.1 赤霉素促进茎的生长

“绿色革命”基因: Genes controlling GA synthesis

#### 9.2.2.2 赤霉素促进种子的萌发

谷物种子萌发时, 胚合成赤霉素促进糊粉层产生 $\alpha$ -淀粉酶

应用: 啤酒

#### 9.2.2.3 赤霉素促进果实的形成和单性结实

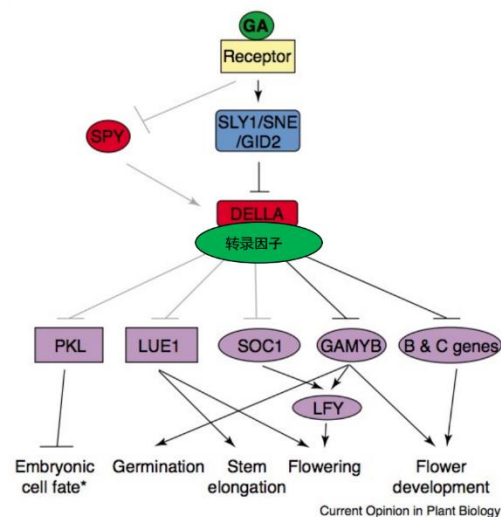
### • 9.2.3 赤霉素的生物合成

步骤 1, 在**质体**中进行, 由牻牛儿苗焦磷酸(GGPP)合成内根-贝壳杉烯。

步骤 2, 在**内质网**中进行, 由内根-贝壳杉烯转变成 GA<sub>12</sub> 或 GA<sub>53</sub>。

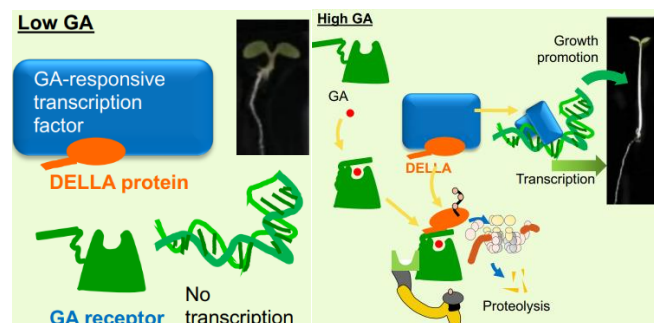
步骤 3, 在**细胞质基质**中进行, GA<sub>12</sub> 或 GA<sub>53</sub> 进行一系列氧化转变成其它 GA。

### • 9.2.4 赤霉素信号转导



### • DELLA: 赤霉素信号转导途径抑制蛋白

DELLA proteins inhibit growth, in part through blocking transcription. GA triggers DELLA protein proteolysis. DELLA 蛋白抑制生长, 部分通过阻断转录。GA 触发 DELLA 蛋白水解。



### • GAs promote growth through cell expansion and division:

GAs induce expression of cell cycle regulatory proteins called cyclins.

GAs promote elongation by cell wall loosening and stabilizing the orientation of cortical microtubules, which help direct growth.

GA 诱导称为细胞周期蛋白的细胞周期调节蛋白的表达。

GA 通过细胞壁松动和稳定皮质微管的方向来促进伸长, 这有助于指导生长。

### • GAs promote growth through cortical microtubule orientation

Circumferential or hoop-like cortical microtubules help promote unidirectional, elongation growth.

Inhibition of GA biosynthesis disrupts cortical microtubule arrangement while GA restores arrangement

## 9.3 细胞分裂素

### • 9.3.1 细胞分裂素的发现和结构

#### 9.3.1.1 发现细胞分裂素

1940-1950 年代, Wisconsin 大学 Folke Skoog 研究烟草髓部细胞分裂。发现核酸的腺嘌呤能微弱刺

激细胞分裂。

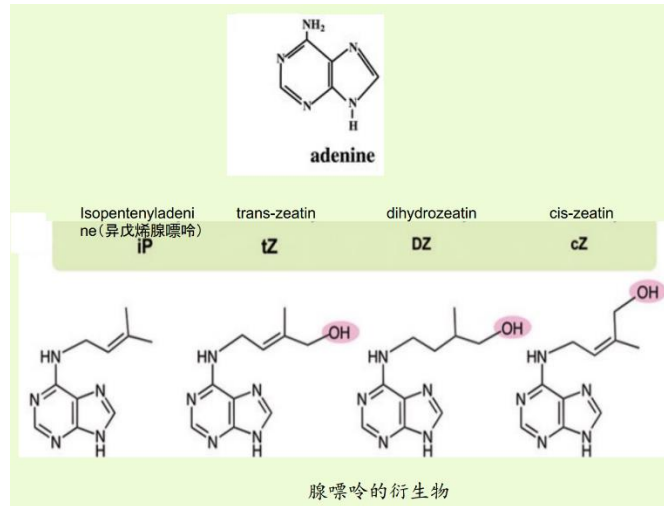
意外发现:灭菌的鲑鱼精子 DNA 可以强烈促进细胞分裂。

1955 年激动素 (kinetin), 6-糠基-氨基嘌呤, 从降解的 DNA 中被分离。激动素不是天然的产品, 正常生物体内不存在。

1963 年从未成熟玉米胚乳中分离出玉米素 (Zeatin), 1973 年确定分子结构。

MS 培养基: Murashige 和 Skoog, 1962 年设计, 烟草细胞培养。

### 9.3.1.2 细胞分裂素的结构



### • 9.3.2 细胞分裂素的生物合成

### • 9.3.3 细胞分裂素的生物学功能

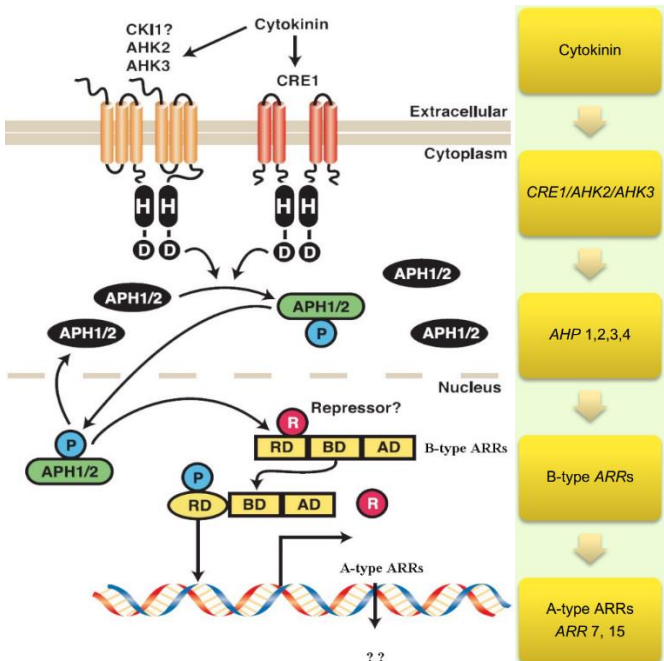
#### 9.3.3.1 促进细胞分裂

#### 9.3.3.2 在组织培养中诱导器官发生

The auxin and CK act antagonistically, and that the ratio between the hormones is critical for their effects

植物转基因的原理

### • 9.3.4 细胞分裂素信号转导



### 9.4 乙烯: 气体激素

#### • 9.4.1 乙烯的发现

• 1901 年, 俄罗斯圣彼得堡植物学院研究生 Dimitry Neljubov 发现了豌豆幼苗在密闭和黑暗环境中的三重反应。

透光和通风后, 生长恢复正常。

从实验室的空气中鉴定出了煤气中的乙烯 (gas-burning lamps)。

- 1910 年，发现植物能产生乙烯。
- 1934 年，用化学方法鉴定乙烯是植物的一种代谢产物。

In 1934, Gane purified ethylene from ripening apples, demonstrating that it is an endogenous hormone

- 1959 年，气相色谱技术使得研究乙烯成为可能。

### • 9.4.2 乙烯在植物生长发育中的作用

#### 9.4.2.1 乙烯的三重反应 (Triple response)

乙烯的三重反应指：

- 1, 在黑暗中乙烯抑制下胚轴和根的伸长 (变短)
- 2, 促进下胚轴横向生长 (变粗)
- 3, 地上部分失去负向地性 (顶端过分弯曲)

乙烯的三重反应产生的原因：

- 1, 2: 微管排列由横向转为纵向。

横向排列的微管加强了横向的细胞壁，因而膨压促进细胞纵向生长。

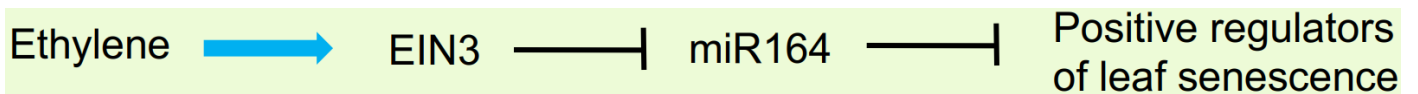
当微管排列方向由横向转变为纵向，导致纤维素沉积发生变化，新形成的细胞壁纵向加强，横向减弱，促进了细胞横向扩张而不是纵向伸长。

- 3: 乙烯与生长素相互作用

#### 9.4.2.2 乙烯促进果实成熟

#### 9.4.2.3 乙烯促进衰老

The EIN3 transcription factor accumulates throughout the age of a plant. EIN3 overexpression promotes leaf senescence via regulating senescence-associated genes in response to ethylene.

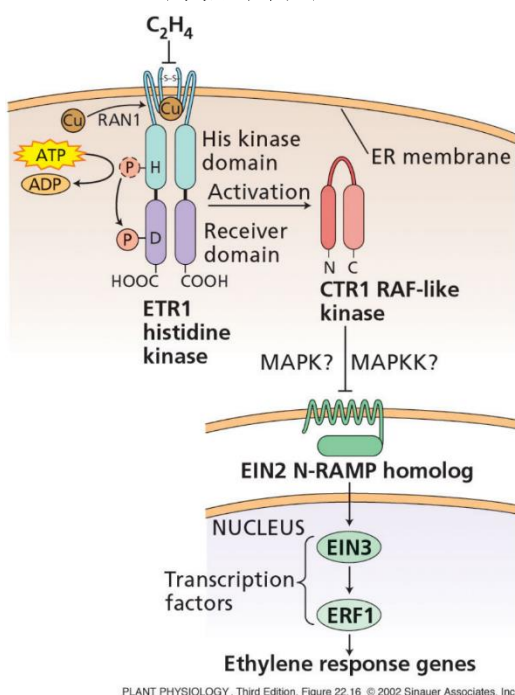


#### 9.4.2.4 乙烯与植物低氧适应

Ethylene induces cell death or cell separation and formation of aerenchyma - air channels through which oxygen can move into roots.

Ethylene synthesis increases upon hypoxia caused by flooding.

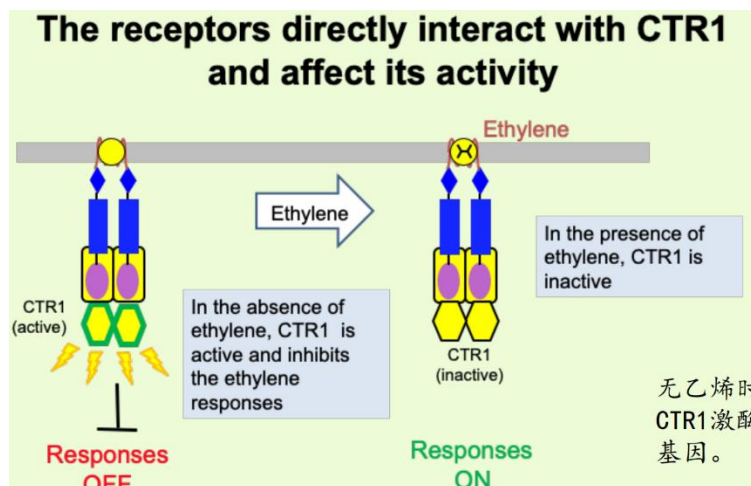
### • 9.4.3 乙烯信号转导



乙烯的受体 ETR1 : 二元系统

无乙烯时，ETR1 受体激活下游 CTR1 激酶，来抑制乙烯下游响应基因。

当乙烯与受体结合后，ETR1 受体激活被抑制，CTR1 激酶活性因而也受到抑制，乙烯下游响应基因开始表达。



无乙烯时  
CTR1 激酶  
基因。

## 9.5 脱落酸

## • 9.5.1 脱落酸在植物生长发育中的作用

### 9.5.1.1 脱落酸调节种子成熟和休眠

ABA 在成熟的种子中积累。

ABA 抑制早萌和胚萌。

### 9.5.1.2 脱落酸与逆境胁迫反应

ABA 是一种逆境激素

以脱落酸诱导的气孔关闭为例

ABA translocation and root hydraulic signals may be involved in signaling from root to shoot.

Well-watered plant with open stomata and high transpiration rate.

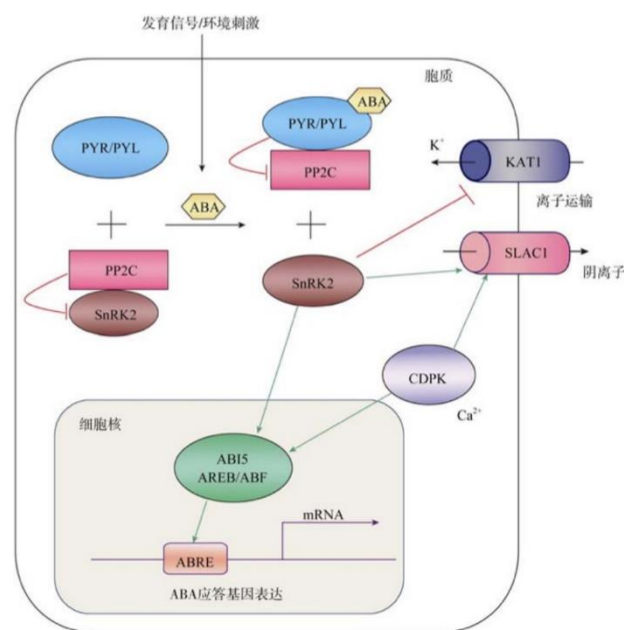
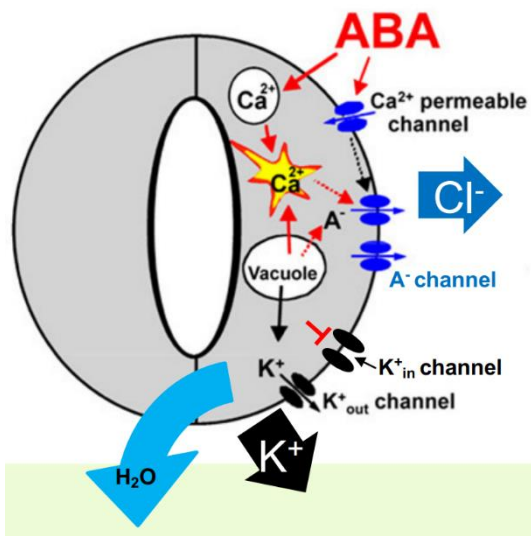
Water-stressed plant with closed stomata and low transpiration rate.

Exposing part of the root system to dry conditions reduces stomatal aperture and water use without inducing detrimental drought stress effects.

## • 9.5.2 脱落酸信号转导

脱落酸诱导的气孔关闭：

- 1, ABA 与受体结合。
- 2, ABA 结合激活了膜上钙离子通道，钙离子内流。
- 3, 内流的钙离子，进一步促进了胞内液泡释放钙离子。
- 4, 高钙促进了阴离子通道开放，将  $\text{Cl}^-$  排出胞外。
- 5, 高钙促进了钾离子外流, 抑制钾离子内流。
- 6,  $\text{Cl}^-$  和  $\text{K}^+$  的大量排出，导致胞内渗透式降低，水分随之排出体外。



ABA 受体:PYR/PYL 蛋白

PP2C:磷酸酶，负调控因子

SnRK2:蛋白激酶，正调控因子

机理：

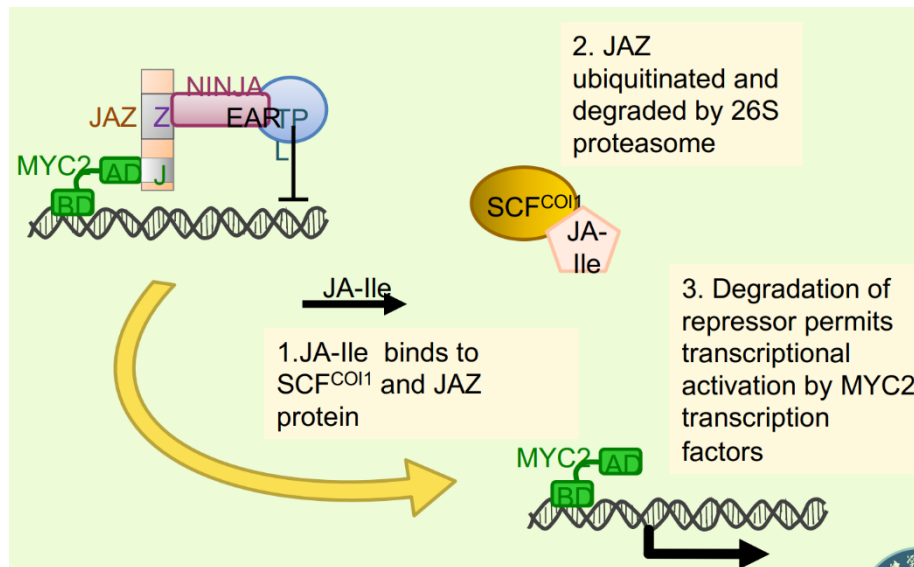
PP2C 通过去磷酸化作用使 SnRK2 失活，ABA 信号保持沉默。

ABA 结合受体蛋白，与 PP2C 相互作用，抑制 PP2C 的蛋白磷酸酶活性，解除 PP2C 对蛋白激酶 SnRK2 的抑制。SnRK2 被激活后进而磷酸化下游的转录因子或膜蛋白等作用因子，开启 ABA 信号反应

## 9.6 茉莉酸 (JASMONATES)

- Responses to insects
- Responses to pathogens and other microorganisms
- Cross-talk between JA and SA pathways
- Jasmonates in development and other processes

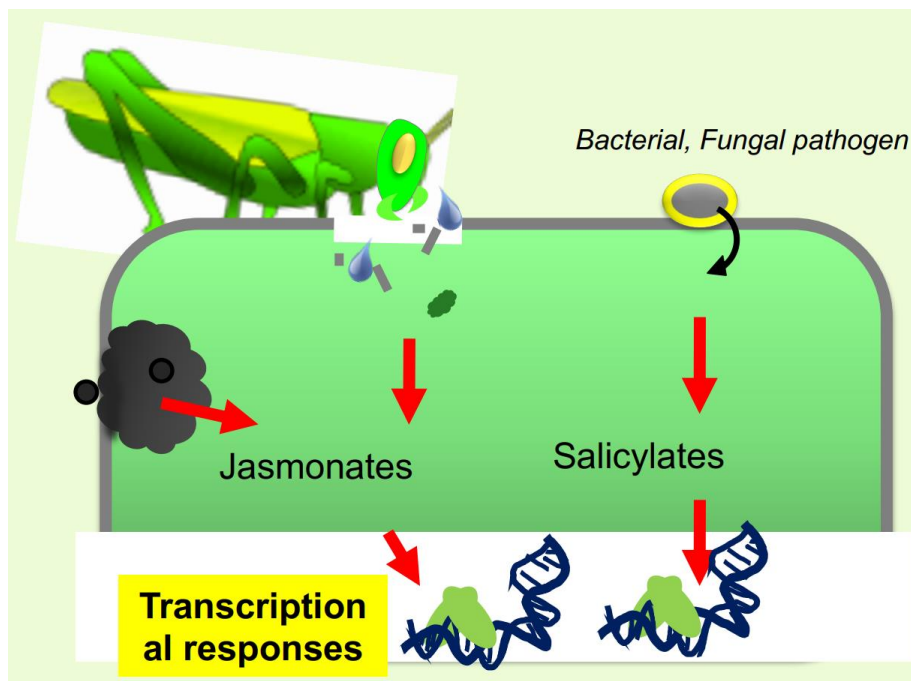




Proteinase inhibitors (PIs) make insects sick or even die.

Plants produce proteinase inhibitors that interfere with digestion.

### 9.7 水杨酸(Salicylates-plant hormones and painkillers)



SA induces an enormous transcriptional response

PR genes are pathogenesis related genes, and are involved in defense responses

## 第十章 植物生长生理

### 10.1 种子萌发生理

种子萌发的生理生化变化:

包括:种子吸水、储藏物质水解运输到生长部位、细胞分裂、胚根和胚芽出现的过程。

1, 种子吸水:

1)细胞内容物中亲水物质的吸涨作用(急剧物理性吸水)

2)细胞内代谢(停止吸水)

3)与代谢相连的渗透性吸水(生理性吸水)。

2, 呼吸作用:急剧上升——滞缓——再急剧上升——显著下降

1)酶的活化:TCA循环、电子传递的线粒体酶

2)种皮限制氧进入, 无氧呼吸

3)胚根突破种皮, 增加氧供应、胚轴胚根生长

4)随储藏物质利用, 呼吸作用下降

### 3, 酶系统的形成:

谷物种子萌发时, 胚合成赤霉素促进糊粉层产生  $\alpha$ -淀粉酶

### 4, 有机物质的转变:

- 糖类(淀粉): 淀粉由淀粉酶、脱支酶、麦芽糖酶或淀粉磷酸化酶水解成葡萄糖。
- 脂肪: 油料种子通过糖异生产生糖类。
- 蛋白质: 蛋白酶和肽酶水解形成氨基酸。

## 10.2 细胞生长生理

### 10.2.1 细胞分裂

细胞周期: 分裂期(M)、分裂间期(G1、S、G2)

### 10.2.2 细胞伸长

#### 1, 细胞壁的结构

初生壁: 由生长细胞形成的可扩展的细胞壁层。

次生壁: 细胞停止生长(扩大)形成的特化细胞壁层。

##### (1) 纤维素: D-葡聚糖微纤丝

- 纤维素分子的组成: 由 1400-10000 个 D-葡萄糖通过  $\beta$ -1, 4-糖苷键连接形成的长链。
- 2000 个纤维素分子形成微团。
- 20 个微团形成微纤丝。

纤维素的利用:

- 30-40 billion tons C/yr. synthesized into cellulose
- 是地球上产量最高的生物质(biomass)
- 植物每年所固定的生物质能是全球年能总消耗量的 5-10 倍。

(2) 半纤维素: 交联多糖(主要包括木葡聚糖、阿拉伯糖基木葡聚糖等), 结合在纤维素表面的一层富有弹性的多糖, 它们将不同的纤维素微纤丝交联起来, 形成相互粘连的网状结构, 或者在微纤丝的表面形成一个光滑的外壳阻止微纤丝的直接接触。

(3) 果胶: 多糖类物质, 填充在纤维素和半纤维素网状结构中的水合凝胶物质。

(4) 木质素: 酚类聚合物。木质素增加了细胞壁的机械强度, 并使细胞壁具有疏水性, 降低了病原物水解酶的攻击和动物对植物材料的消化能力。

##### (5) 少量蛋白质

#### 2, 新聚集的纤维素微纤丝的方向决定细胞伸长的方向

植物细胞壁中, 纤维素微纤丝的排列是各向异性(不是随机)的, 新合成的微纤丝主要沿细胞长轴、横向积累在细胞的侧面, 限制了细胞的横向生长, 促进了细胞的伸长。

#### 3, 细胞伸长的酸生长假说

植物细胞壁生长的一个重要特征是它们在酸性 pH 条件下比中性条件下扩展要快很多, 这种现象称为酸生长(acid growth)。

生长素诱导的细胞伸长过程中, 细胞壁酸化松弛, 同时酸生长依赖于两种蛋白的催化,  $\alpha$ -扩展素和  $\beta$ -扩展素。

## 10.3 植物光形态建成

### 10.3.1 光敏色素的发现和结构

#### 10.3.1.1 光形态建成和暗形态建成(skotomorphogenesis)

光形态建成(photomorphogenesis): 植物依赖于光控制细胞分化、结构和功能改变, 以及组织和器官的建成。

暗形态建成(skotomorphogenesis): 在黑暗中生长的植物表现出各种黄化特征, 例如茎细长、顶端呈钩状弯曲、叶片小而呈现黄白色的现象。

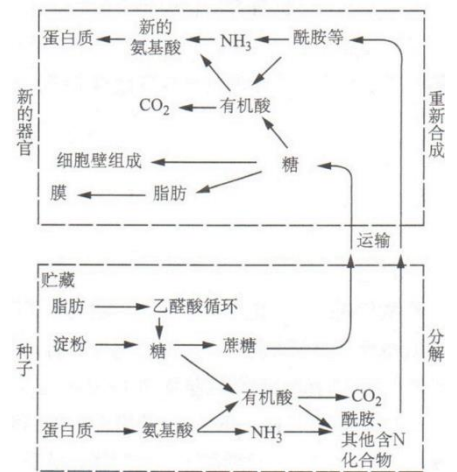
#### 10.3.1.2 光受体

1) 光敏色素(phytochrome): 感受红光和远红光 ( $\lambda$ : 600-750nm)。

2) 隐花色素(cryptochrome) 和向光素(phototropin): 蓝光和近紫外光(UV-A) ( $\lambda$ : 320-500nm)。

3) UV-B 受体(UV-B receptor): UV-B 区域光 ( $\lambda$ : 280-320nm)。

#### 10.3.1.3 光敏色素的发现



1) 1935 年, 发现红光 (650–680nm) 促进莴苣种子的萌发。远红 (710–740nm) 抑制种子萌发。

2) 1952 年, 红光/远红光 (R/FR) 交替处理的萌发实验。

吸涨的莴苣种子, 经过红光/远红光交替处理 (1 分钟 R, 4 分钟 FR)。红光对萌发的效应能被远红光逆转, 反之亦然。

两种可能:

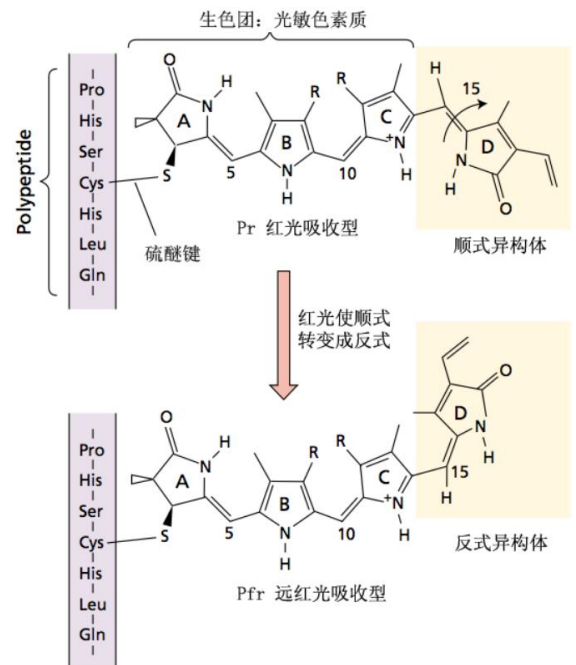
两种光受体, 相互拮抗。

一种光受体, 相互转化。

3) 1959 年, 分离到了一种单一的色素蛋白: 能吸收红光和远红光且能可逆转化, 命名为光敏色素 (phytochrome)。

#### 10.3.1.4 光敏色素的结构

- 极易溶于水的 250kDa 的色素蛋白质。
- 有两个亚基组成的二聚体。
- 每个亚基包括: 生色团 (chromophore) (4 个吡咯环) 和脱辅基蛋白。
- 脱辅基蛋白成员包括: PHYA、PHYB、PHYC、PHYD、PHYE
- 光敏色素有两种形式: 红光吸收型 (Pr)、远红光吸收型 (Pfr)
- 视网膜
- 视杆细胞
- 视紫红质 (rhodopsin) 是一种结合蛋白, 由视黄醛 (也称网膜素, retinal) 和视蛋白 (opsin) 结合而成。视黄醛由维生素 A 氧化而形成, 是维生素 A 的醛化合物。视黄醛有多个同分异构体。



#### 10.3.2 光敏色素的性质

##### 10.3.2.1 红光吸收型 (Pr) 和远红光吸收型 (Pfr) 的相互转化

光逆转 (photoreversibility): 在黑暗中生长的植物, 光敏色素以非激活态的红光吸收型 (Pr) 存在。经过红光照射后, Pr 转变为激活态的远红光吸收型 (Pfr)。反过来, 远红光照射后, Pfr 可以转化成 Pr。这种相互转化是由生色团的吡咯环 D 的顺反异构化, 带动脱辅基蛋白构象的变化来完成的。

##### 10.3.2.2 光敏色素在核内定位

在黑暗条件下, 光敏色素以非活性的 Pr 二聚体状态定位于细胞质中。

红光照射后, Pr 转变成 Pfr, 脱辅基蛋白构象发生变化, 核定位信号暴露, 导致 Pfr 由胞质进入细胞核, 调控下游基因表达。

##### 10.3.2.3 光敏色素是一种光调控的蛋白激酶

- 光敏色素具有丝氨酸/苏氨酸激酶活性, 具有自我磷酸化能力。
- 红光可以调控蛋白质的磷酸化, 促进磷酸化依赖的转录因子与光敏色素调控基因的启动子结合。

##### 10.3.3 光敏色素功能的遗传分析

###### 10.3.3.2 光敏色素 B (PHYB) 可介导持续红光或白光所诱导的反应

PHYB: 抑制开花、抑制下胚轴伸长

###### 10.3.3.3 光敏色素 A (PHYA) 可介导持续远红光所诱导的反应, 在远红光去黄化过程中起作用。

-phyA 突变体的筛选: 持续远红光照射幼苗下胚轴伸长, 再转入持续红光照射, 恢复正常生长。

-PHYA 对光不稳定, 在极低辐照度反应中起作用。

###### 10.3.3.4 光敏色素的生态学功能

-光敏色素与叶的睡眠 (含羞草、合欢) 调节 K<sup>+</sup>通道

-植物的避阴反应: 是指植物受到周围植物遮阴时, 茎伸长速度加快的过程。

开阔区域: 富含红光, PHYB 其主要作用。

遮阴处:

大部分红光被顶层叶片吸收用于光合作用。远红光能到达地表。

遮阴处种子的正常萌发, 依赖于吸收远红光的 PHYA。PHYA 对光不稳定, 萌发后 PHYB 主要调控茎的生长。

低的 R/FR 光，促进了茎的伸长过程。

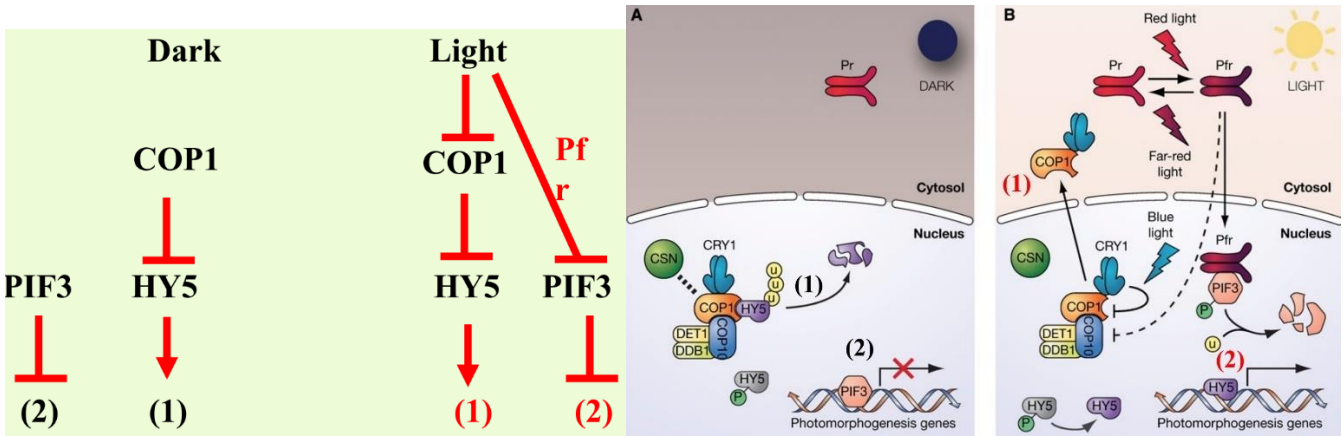
### 10.3.3.5 细胞中光信号的去除

-问题

-细胞信号转导的作用？

-终止信号转导和启动信号转导同样重要

COP1 编码一个泛素 E3 连接酶,使底物泛素化,被蛋白酶体降解。



### 10.3.4 蓝光反应

#### 10.3.4.2 植物的蓝光受体

• 隐花色素 (CRY cryptochrome)

与细菌的光裂解酶序列相似,但无裂解酶活性。

• 向光素 (PHOT phototropin)

C 端含有一个丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶区域,能发生依赖于蓝光的自我磷酸化

#### 10.3.4.3 隐花色素的功能

- CRY 定位在细胞核中
- 在蓝光下 CRY 抑制下胚轴生长
- 蓝光刺激气孔开放
- Cry 突变体中,气孔开放程度减小增强了植物的抗旱性

Cry:动物光依赖的磁场感应灵敏度

MagR (磁受体):Cry 的互作蛋白 (谢灿)

#### 10.3.4.4 向光素的功能

向光素 1 参与了植物向光性的调节

向光素 2 激活叶绿素的运动

## 第十一章 植物的生殖生理

### 11.1 开花诱导

植物在适宜的**季节**才能开花,而季节变化的特性是**温度的高低**和**日照的长短**。

“感受”阶段:温度和日照时间的变化。

“决定”阶段:顶端分生组织属性从营养生长转入生殖生长。

“形成”阶段:花原基、花器官原基的分化。

#### 11.1.1 幼年期(juvenility):

是指植物的早期生长阶段,在此期间,任何处理都不能诱导开花,即植物必须达到一定的年龄或者经过一定时期的生长后才能开花。

幼年期时间长短因植物种类而异:

木本植物:几年到几十年 草本植物:几星期到几个月

植物胚后发育中顶端分生组织的三个阶段:

1. 幼年期:不能诱导开花
2. 营养生长期:能够诱导开花
3. 生殖生长期

#### 11.1.2 诱导开花的主要途径

-春化途径、光周期途径、自主开花途径和赤霉素途径

### 11.1.3 春化途径

#### 11.1.3.1 春化作用的条件

- 春化作用(vernalization):低温促进植物开花的作用。
- 春化要求一定时间低温:0-10℃, 20-30天。物种不同,春化所要求的低温范围和时间也不同。
- 脱春化作用(de-vernalization):在春化过程中遇到高温的条件,使春化作用消除的现象。
- 依赖于春化作用(vernalization)的植物,如果不经过低温处理,则会推迟开花或者不开花。

#### 11.1.3.2 春化作用的时间和部位

- 时间:在种子萌发或植株生长的任何时期都可以进行。
- 部位:茎顶端生长点
- 春化作用的记忆:自然界中春化作用发生在冬天  
开花发生在春天和夏天

#### 11.1.3.3 FLC (FLOWERING LOCUS C) 是参与春化作用表观遗传学调控的主要基因

FLC 抑制开花

FLC 被春化作用抑制

★表观遗传学: Literally, epigenetics means above, or on top of, genetics.

Usually this means information coded beyond the DNA sequence, such as in covalent modifications to the DNA or modifications to the chromatin structure.

表观遗传学研究的内容:

- DNA methylation
- Histone modification
- Regulatory non-coding RNAs (microRNA, LncRNA)
- Chromatin remodeling

### 11.1.4 光周期途径

- 在一天内白天和黑夜的相对长度叫光周期;
- 植物对白天和黑夜相对长度的反应叫光周期现象。
- 光周期影响开花。
- 植物感受光周期的部位是叶片。

#### 11.1.4.1 光周期反应的类型

按开花需日长可分为:

- 长日植物(Long-day plant, LDP):长于其临界日照长度才能开花。长日促进开花,短日延迟开花或不开花。
- 短日植物(Short-day plant, SDP):短于其临界日照长度才能开花。短日促进开花,长日延迟开花或不开花。
- 日中性植物:任何日照条件下均能开花。
- 临界日长(critical day length):

昼夜周期中,诱导短日植物开花所需要的最长日照数或诱导长日植物开花所需要的最短日照数。

- 临界暗长(critical dark period):

昼夜周期中,短日植物能够开花所需要的最短暗期长度或长日植物开花所必须的最长暗期长度。

- 光对暗期的中断

对于短日植物来说,只要暗期超过临界暗长,不管光照有多长,就能够开花。假如在足以引起短日植物开花的暗期,在接近暗期中间的时候,被一个足够强度的闪光间断,短日植物就不能开花(称为短暗间断, Night break),但是长日植物却开花。

#### 11.1.4.2 光敏色素是光周期反应中最主要的光受体

无论抑制短日植物开花,还是诱导长日植物开花,都是红光最有效。如果红光照过之后,立即照以远红光,就不能发生夜间断。

这些实验证明光敏色素参与了开花诱导的作用。

#### 11.1.4.3 光周期调控开花的分子机理

- CO 和 FT 在叶片中表达。
- CO 蛋白诱导 FT 表达，FT 蛋白经过韧皮部运输到茎顶端分生组织，与 FD 结合诱导开花。
- FT 基因被认为很可能是“成花素” (Florigen)

### 11.1.5 春化和光周期调控的应用

- 对依赖于春化的农作物（春小麦）进行人工春化处理，诱导提早开花，加快遗传育种（加代）。
- 控制植物开花季节，提高经济效益。

花卉栽培:如短日植物菊花，在自然条件下秋季开花,用人工遮光缩短光照时间的办法,可使其在夏季开花。

长日照的花卉，如杜鹃、山茶花等，人工延长光照或暗期间断，可提早开花。

- 杂交育种中的花期不遇:人为延长或缩短光照时间控制植物花期。
- 引种:我国地处北半球，夏天越往南，越是日短夜长，而越往北，越是日长夜短。由于人工长期选育的结果，南方品种开花一般要求较短的日照，北方品种一般需要稍长的日照。

对于短日植物，从北方往南引种时，如需要收获籽实，应选择晚熟品种;而从南往北引种时，则应选择早熟品种。

对于长日植物而言，从北向南引种时，开花延迟，生育期变长，宜选择早熟品种;而从南往北引种时，应选择晚熟品种。

## 11.2 花原基和花器官原基的形成

### 11.2.1 顶端分生组织属性的变化

- 顶端分生组织决定基因的表达标志着分生组织属性的变化。
- 两个关键基因:LEAFY (LFY) 、 AP1

### 11.2.2 花发育的 ABC 模型

1991年，E. Meyerowitz 和 E. Coen 提出“ABC”模型，解释同源异形基因控制花形态发生的机理。

- 3类(A、B、C功能基因)花器官决定基因决定了4轮花器官的属性

1. Class A genes 表达在第一轮（萼片）和第二轮（花瓣）AP1/AP2

2. Class B genes 表达在第二轮（花瓣）和第三轮（雄蕊）AP3/PI

3. Class C genes 表达在第三轮（雄蕊）和第四轮（雌蕊）AGAMOUS

1. Class A genes alone - Sepals(萼片)

2. Class A and B genes together - Petals(花瓣)

3. Class B and C genes together - Stamens(雄蕊)

4. Class C genes alone - Carpels(雌蕊)

5. Class A 基因与 Class C 基因相互拮抗

花发育 ABC 模型的精细化: ABCD 模型

花发育 ABC 模型的精细化: ABCDE 模型