

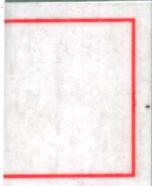
高等农林院校专业基础课教材

植物生物学

慕小倩 主编



西北农林科技大学出版社



高等农林院校专业基础课教材

植物生物学

主编 慕小倩

副主编 苗 芳

姜在民

陈铁山

参 编 易 华 李 琰

李玉平 黎 斌

郝文芳 蒋选利

杨文权

西北农林科技大学出版社

内容提要

本书是为了配合高等院校新设专业要求课时压缩的教学需要而编写的,适合作为高等农林院校本科“植物生物学”基础课课程的教科书使用,也可作为理、工、农、医类植物学教学的参考书。

除绪论外,全书共分九章,内容除包括了植物形态解剖学、植物分类学、植物生理学的主要基本知识外,同时涉及植物的遗传进化以及植物生态学等方面的基础知识。

图书在版编目 (CIP) 数据

植物生物学/慕小倩主编. —杨凌: 西北农林科技大学出版社, 2003. 10
ISBN 7—81092—017—0

I. 植… II. 慕… III. 植物学 IV. Q94

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2003) 第 089622 号

植物生物学

主编 慕小倩

西北农林科技大学出版社出版发行

(陕西杨凌杨武路 3 号 邮编: 712100 电话: 029—7093302)

传 真: 029—7093105

电子邮箱: press0809@163.com

西北农林科技大学印刷厂印刷

2003 年 10 月第 1 版第 1 次印刷

开本: 787×1092 1/16 印张: 22.875

字数: 529 千字

ISBN7—81092—017—0/Q · 2

定价: 32.00 元

本书如有印装质量问题, 请与本社联系

前　　言

植物生物学课程的开设是高等院校专业课程改革的需要,也是植物科学飞速发展的必然结果。20世纪50年代以来,植物学一直是我国高等院校生物学各个专业的公共基础课,其教学内容主要包含了植物分类与植物形态解剖两个经典的植物学分支学科的内容,而植物生理学、植物胚胎学等植物学分支学科则是单独开设的课程,然而,随着科学的发展,现代植物科学有了很多新进展,并且各分支学科相互之间的界限逐渐淡化,相互交叉渗透逐渐加深。同时随着高等院校的教学改革,许多新的专业课程设置要求压缩原有课程的课时与门数,以便增加开设新的近代新科学的有关必修课和选修课,特别是大多数新设理科、农科专业需要将现代植物学的综合知识以较少的课程门类、在较少的课时内传授给学生。在这种形势下,国内许多大学开设了植物生物学作为专业公共基础课,它的教学内容涵盖了植物形态解剖学、植物分类学、植物生态学、植物生理学、植物的遗传进化、植物与环境等现代植物学多方面的系统而全面的基础知识。

课程设置的改革必然需要教材的配套改革。我国现有的植物学教材已有很多版本,其中有一些已沿用多年,为我国的人才培养做出了贡献,然而,这些植物学教材的内容主要包括了植物解剖与分类的知识,不能满足新开设专业的需求。国外在20世纪70年代就有了《植物生物学》书籍,其内容与传统植物学有了许多不同,这些书籍为我们正确理解植物生物学课程的内容提供了很好的参考。国内在近几年中,也公开出版了几本《植物生物学》教材,它们为国内开设植物生物学课程提供了积极的指导与帮助。但是,由于不同院校、不同专业课程设置有别,后续课程对植物生物学的教学内容要求不同,加之不同院校给植物生物学课程的课时也有很大差别,现有的少数几本植物生物学教材难以满足不同专业教学的需要。

我们的这本植物生物学教材就是为了配合我校新设理科、农科专业的教学需要而编写的。其内容与体系是在经过了5年教学实践的基础上,由教研室任课教师多次讨论制订形成的,具有以下特点:

1. 在内容上,除绪论外,全书共分九章,包含了植物的解剖结构、植物的营养代谢、植物的生长发育、植物的类群与分类、植物的遗传与进化、植物与环境等方面的知识。与传统的植物学相比,在知识面上更广,其内容也更接近当前植物学二级学科的内涵。
2. 在体系上相对传统植物学教材也作了调整,如为了力争突出植物的生物学特性,将植物细胞的特有结构集中介绍,同时增加了“植物细胞的次生代谢”的内容,使学生更好地理解植物生命活动的细胞基础;本教材既重视基本知识和基础理论,同时注意吸收新的知识内容,如在植物与环境一章增加了“植被恢复”等内容,以适应培养面向21世纪大学生的需要。
3. 本教材注意实用性与科学性的结合,如在插图的选用上,以经济作物为首选;在被

子植物分科一章主要选择介绍了常见经济植物所在的科。考虑到农林院校学生后续实践的需要,该书举例时多选择具有经济价值的植物,这也同时有利于激发学生的学习兴趣。

4. 本教材计划授课学时为 80—120(含实验课时),适用于高等农、林院校相关专业作为植物生物学课程的教材使用,同时也可作为高等农林院校植物学课程的教学参考书,具体教授内容,可根据不同专业、不同课时的需要取舍。考虑到我校相关专业后续课程有较充实的生物化学课程安排,该书略去了相关内容。

5. 本教材图文并茂,力争做到形象化、简明化。教材引用图的来源统一在书后给出了参考文献,在此向原图作者一并表示感谢。

本教材是在西北农林科技大学教务处、生命科学学院以及出版社的支持与帮助下完成的,在此向所有关心和帮助该书出版的人们表示深深的感谢!

本书是集体创作的产物,参加本书编写的成员全是教学一线的中青年教师,具体编写人员及分工为:慕小倩(前言、绪论、第 1 章第 1—2 节;全书统稿);苗芳(拟订编写提纲、第 5 章、第 2 章第 1 节);姜在民(第 3 章,插图校对);陈铁山(第 7 章);李玉平(第 8 章);李琰(第 4 章第 1—4 节);易华(第 2 章第 2—4 节、全稿校对);蒋选利(第 6 章);黎斌(第 2 章 3—4 节、修订插图);杨文权(第 4 章第 5—7 节)。

由于该课程涉及的知识面较广,加之编者水平有限,编写时间紧促,教材中一定会存在许多不足,甚至会有错误之处,敬请读者提出宝贵意见。

作 者

2003 年 8 月于杨凌

绪 论

一、植物的范畴

我们每天的生活都离不了植物，地里的庄稼、庭院里的花草、农贸市场里的瓜果、蔬菜等等，都是植物。然而，地球上的植物远不止这些，那么，植物包括些什么内容呢？在学习植物生物学之前，我们首先了解植物的范畴。

200 多年前瑞典的科学家林奈(C. Linnaeus)将地球上的生物分为动物界和植物界两大类，认为动物是能运动的、异氧的生物，植物则是固着不动的、自氧的、有细胞壁的生物，这就是生物的“两界系统”。但到 19 世纪后，由于显微镜的应用，人们发现有些生物兼具有植物和动物的特征，如裸藻就是一种既能游动又能光合自氧的生物。因此，德国的生物学家 E. Haeckel 在 1866 年提出在植物与动物之间建立“原核生物界”，主要包括一些兼有动物与植物特性的原始单细胞生物，这便是“三界系统”。20 世纪中叶，有学者认为真菌虽然固着生活，但却是异氧的，不应该放在植物界，便将真菌单独列为真菌界，形成了“四界系统”。1969 年，又有学者将具有原核细胞结构的细菌与蓝藻从原生生物界中分离出来，成立了原核生物界，从而形成了“五界系统”。后来还有人提出将非细胞的病毒独立成为“病毒界”的“六界系统”等等。从对生物的分界可以看出，人们对生物的认识和研究是随着科学技术的发展而不断加深的，随着研究水平和研究层次的深入，还可能提出一些新的观点。

生物的分界不同，植物的范畴也不同，本教材沿用两界系统。该系统中人们把植物分为藻类植物、菌类植物、地衣植物、苔藓植物、蕨类植物、裸子植物和被子植物七大类群。其中，裸子植物和被子植物因其用种子繁殖，故称为种子植物，同时因它们有花器官，又称为显花植物；而藻类植物、菌类植物、地衣植物、苔藓植物和蕨类植物，因其可以用孢子繁殖，称它们为孢子植物，又因它们不开花，不结果，而称为隐花植物；藻类植物、菌类植物和地衣植物，因其形态上无根、茎、叶的分化，生活方式原始，习惯上统称为低等植物或原植体植物；而苔藓植物、蕨类植物、裸子植物和被子植物，因它们的形态上有根、茎、叶的分化，生活方式较进化，故称其为高等植物或茎叶体植物；蕨类植物、裸子植物和被子植物因具有了维管系统来运输水及营养物，故称其为维管植物；而藻类植物、菌类植物、地衣植物和苔藓植物，因它们的植物体不具有维管系统，对应称为非维管植物。

被子植物是地球上最年轻、最进步的类群，该类群植物种类多达 20 多万种，我国分布有大约 3 万种，被子植物根据种子结构的不同又分为单子叶植物（如小麦、韭菜等）和双子叶植物（如油菜、棉花等）。人类日常生活中频繁接触的植物大多属于这一类群，所以，被子植物的生物学特性将是我们学习的重点。

二、植物科学的发展简史

(一)世界植物科学的发展简史

植物科学是在人们对植物的利用中创立和发展的。早在大约公元前 371—286 年间，希腊的特奥弗拉斯托(Theophrastus)就著有了《植物的历史》(Historia Plantanum)和《植物本原》(De Causis Plantanum)两本书。这两本书记载了 500 多种植物。此后到 17 世纪的 2000 年的时间内，植物科学从创始到不断地积累和发展，其研究的内容主要是认识和描述植物，积累植物学的基本资料和发展栽培植物。这个时期植物学的特点主要是采用描述和比较的方法，所以称为描述植物学时期。植物科学对这一历史时期的农业发展做出了重要贡献，重要栽培植物的农业格局的形成，对粮食作物、药用植物、果树、花卉、蔬菜及各种经济作物的栽培体系及林业经营和牧场管理等生产体系的建立起到了积极推进作用。

经过 18 世纪特别是 19 世纪和 20 世纪初期的发展，植物科学已由描述植物学时期发展到主要以实验方法了解植物生命活动过程，进入了实验植物学时期。这一时期植物科学的发展与 19 世纪的三大发现(进化论、细胞学说、能量守恒定律)有密切的关系。显微镜和实验技术的发展，对植物科学的发展起了极其重要的作用。这一时期植物学已形成了包括植物形态学、植物分类学、植物生态学、植物生理学、植物胚胎学、植物遗传学等许多分支学科的科学体系。同时，植物学在这一时期对现代农业体系的形成也做出了重要贡献，促使农业生产技术发生了根本性变化，推动了以品种改良、高产栽培、大量使用农药和化肥以及机械化为标志的现代农业体系的形成。

从 20 世纪初开始至今被称为现代植物学时期。这一时期的最大特点就是植物科学的分支学科更将细致完善，分支学科之间有了交叉渗透，应用先进技术对生命现象有了更深入的探讨研究。特别是近 20 多年来，分子生物学、数学、物理学、化学及新概念和新技术被引入到植物学领域，植物科学在微观和宏观的研究上均取得了突出成就，在研究的深度和广度上都达到了一个新的水平。在微观的研究上，一系列调控基因的发现与克隆，为了解植物发育过程及其调控机理增加了大量新知识，如利用拟南芥(Arabidopsis thaliana)已分离到多种影响开花时间的突变体，其中一些基因促进开花，另一些基因则抑制开花；在植物生殖生物学的研究上也取得了很大进展，如配子识别、配子分离、配子融合和人工培养合子等均获成功。同时，在宏观的研究上，如生态学、植物(生物)多样性的研究等领域也取得了重大进展。总之，近 20 多年来，植物科学发展迅速，其中对植物科学发展影响最大、最深刻的就是分子生物学及其技术。这是现代植物学时期的一个明显特点。植物科学在这一时期，有了大量的专著，每年发表的论文均达数万篇。

(二)中国植物科学的发展简史

中国古代植物科学的成就辉煌，特别是公元前到公元 5—6 世纪有许多植物科学的巨著产生，在国际上影响很大。如成书于西汉时期的《神农本草经》是世界上最早的本草学著作，其中记述了植物性药物 252 种。明代李时珍(1518—1593)编著的《本草纲目》不仅对于种子植物，而且对于低等植物如藻类和菌类的利用，均有较详细的记载，至今仍被国际药学和植物学家所重视。但是由于 19 世纪中国沦为殖民地和半殖民地，社会的正常发展受

到严重的压迫和束缚,植物科学与其他科学一样,得不到发展。近代中国的植物科学主要是由西方引入的。20世纪初至30年代,从西方和日本留学回国的一些植物学家开展了植物学的研究和教育工作。如1923年邹秉文等学者编著了《高等植物学》,1937年陈嵘出版了《中国树木分类学》。期间发展最迅速的植物学分支学科为植物分类学,植物生理学、植物生态学、藻类学、真菌学、生态学和细胞学等随即也发展了起来。至1937年抗日战争前,我国已成立了中央研究院植物研究所等多个科研单位,还建设了一些植物园;全国各综合性大学也开设了植物学课程。中华人民共和国成立之后,中国植物科学发展迅速。现在,我国已形成分支学科齐全的植物科研和教学体系,包括植物形态解剖学、植物生理学、植物分类学、植物化学与植物资源、植物生态学、植物细胞学、植物胚胎学、古植物学与孢粉学等,出版了《中国植物志》、《中国高等植物图鉴》以及各种地方植物志等。许多高等院校开设了植物学课程,并建立了植物学硕士与博士学位点,培养出了大批植物学专业人才。在国家自然科学基金等资助下,在基础理论的研究中也取得了一批高水平的成果,达到了世界先进水平,近20年来,在应用新技术研究被子植物生殖系统的结构与功能方面做出了有重要意义的工作,如生殖系统中传递细胞的分布,生殖系统的细胞骨架等。在实验胚胎学方面,首次诱导外植体直接再生大量雄蕊和胚珠获得成功,已经可以通过离体培养诱导外植体再生小穗、花芽、花瓣、雄蕊、胚珠、花柱和柱头,还成功地从游离花粉中培养出再生植株等。中国的植物科学在近40年来取得了很大成绩,正在逐步缩小与国际先进水平的差距,某些研究成果已达到国际水平,甚至在某些分支学科还占有一定优势(如在药用植物的应用实践与理论研究方面)。

21世纪,人们更加认识到了植物科学在国民经济发展中的重要意义。植物科学基础理论研究的重大突破,常可以导致农业生产的技术革新。通过对植物区系、植物资源、植被和珍稀濒危植物的调查和研究,为农业区划、工业发展和城市建设提供科学依据;细胞和组织培养、生物工程和分子生物学的发展,为农业上的品种改良和新品种培育开辟了新的前景;古植物学的研究,可以为找到煤、石油及其他矿藏资源提供科学依据;污染生态学的研究,筛选出对环境污染敏感或具较强抗性的植物,用于监测和净化环境;植物化学的研究,对开发药用植物资源、发展医药工业有重要的意义;植物多样性及其保护的研究,为保护生物和人类的生存条件,保护丰富的基因库具有深远意义。我国的植物资源极其丰富,但是人口压力很大,未来的植物科学将在21世纪解决粮食、燃料、环境保护、医药、生物多样性保护等重大问题上肩负重要使命。

三、植物生物学的内容与学习方法

植物科学的研究对象是整个植物界,它的基本任务是认识和揭示植物界所存在的各种层次的生命活动的客观规律,从分子、细胞、器官到整体等各种水平上来研究植物体的结构与功能、生长与发育、生理与代谢、遗传与进化、分布及其与环境相互作用等多方面的客观规律。

植物科学研究的内容极为广泛。根据1993年第15届国际植物学大会以来的学科分组情况,植物学科又分为系统与进化植物学、结构植物学、代谢植物学、发育植物学、植物遗传学、资源植物学与植物化学、生态学与环境植物学、生物技术等领域。这些研究领域各

自有着不同的研究内容与方法,同时有着相互交叉和渗透。

植物生物学是一门综合性的植物基础学科。它包括植物各分支学科的基本知识、基本内容、基本理论和基本方法,它的内容是一个生物学工作者必须学习和掌握的。

学习植物生物学,首先要有端正的学习态度。因植物生物学是一门基础课,有较多的基本概念与基础知识,要求学生必须认真踏实地学好每一节课,切切实实地掌握、理解植物生物学的每个知识点。其次,要注意理论与实践的联系。除课堂学习之外,应重视实验课与实习课,加深对理论知识的理解。除了教材外,如果时间允许,可以阅读植物学的相关期刊与其它参考书,以便开扩视野,提高自己的综合素质。

目 录

绪 论.....	(1)
第一章 植物细胞和组织.....	(1)
第一节 细胞的基本概念.....	(1)
第二节 植物细胞的结构与功能.....	(3)
第三节 植物细胞的增殖与分化	(21)
第四节 植物组织	(29)
本章小结	(43)
第二章 植物营养器官的结构及发育	(44)
第一节 种子和幼苗	(44)
第二节 根	(51)
第三节 茎	(67)
第四节 叶	(80)
第五节 根、茎、叶之间维管系统的相互联系	(93)
本章小结	(95)
第三章 植物的物质与能量代谢	(98)
第一节 植物的水分代谢	(98)
第二节 植物的矿质营养.....	(109)
第三节 植物的光合作用.....	(115)
第四节 植物的呼吸作用.....	(131)
第五节 植物体内的有机物质的运输.....	(140)
本章小结.....	(143)
第四章 植物生殖器官的结构及发育.....	(146)
第一节 花的基本组成及发生.....	(147)
第二节 雄蕊的发育及其结构.....	(151)
第三节 雌蕊的发育及其结构.....	(156)
第四节 开花、传粉和受精	(161)
第五节 种子的发育过程.....	(169)
第六节 果实的发育、结构和传播	(176)
第七节 被子植物生活史.....	(178)
本章小结.....	(180)
第五章 植物生长发育的调控.....	(182)
第一节 植物激素对植物生长发育的调控.....	(182)

第二节 植物的生长及其调控.....	(195)
第三节 植物生殖生长的调控.....	(202)
第四节 植物成熟和衰老的调控.....	(210)
本章小结.....	(215)
第六章 植物多样性和系统发育.....	(218)
第一节 植物多样性和系统发育的概念.....	(218)
第二节 植物分类学基础知识.....	(220)
第三节 藻类植物.....	(227)
第四节 菌类植物和地衣.....	(233)
第五节 苔藓植物.....	(236)
第六节 蕨类植物.....	(237)
第七节 裸子植物.....	(241)
第八节 被子植物.....	(244)
本章小结.....	(245)
第七章 被子植物的分类.....	(247)
第一节 被子植物分类的形态学基础知识.....	(247)
第二节 被子植物的分类系统和分类原则.....	(263)
第三节 被子植物分科.....	(266)
第四节 被子植物的起源和系统发育.....	(288)
本章小结.....	(291)
第八章 植物的遗传、变异和进化	(299)
第一节 生命的起源和生物进化.....	(299)
第二节 植物进化的事实.....	(303)
第三节 植物进化的因素和动力.....	(309)
第四节 植物进化的趋势和进化方式.....	(313)
第五节 物种及其形成.....	(317)
本章小结.....	(323)
第九章 植物与环境.....	(324)
第一节 环境因子.....	(324)
第二节 植物的生态适应性.....	(326)
第三节 植物种群生态.....	(333)
第四节 植物群落与区系.....	(337)
第五节 生态系统.....	(349)
第六节 保护植物资源的意义.....	(353)
本章小结.....	(354)
主要参考文献.....	(356)

真由。羊粪菌，菌丝孢子，真菌，酵母，霉菌，真菌的生长繁殖，真菌的分类，真菌的营养，真菌的繁殖，真菌的代谢，真菌的生态学，真菌的病害，真菌的防治。

第一章 植物细胞和组织

细胞(cell)是所有生物体(病毒、噬菌体、类病毒除外)结构与执行功能的基本单位。它不仅是一个独立有序的、并且能够进行自我调控的代谢与功能体系，而且还是生物有机体生长发育的基础和遗传繁衍的基本单位。当然，植物也是由细胞组成的，植物的所有生命活动都是以细胞为单位进行的，所以，学习植物生物学应该首先学习细胞的基础知识。

第一节 细胞的基本概念

一、原核细胞与真核细胞

根据细胞的结构和生命活动的主要方式，可将构成生物有机体的细胞分为原核细胞(procaryotic cell)和真核细胞(eukaryotic cell)两大类(图 1—1)。

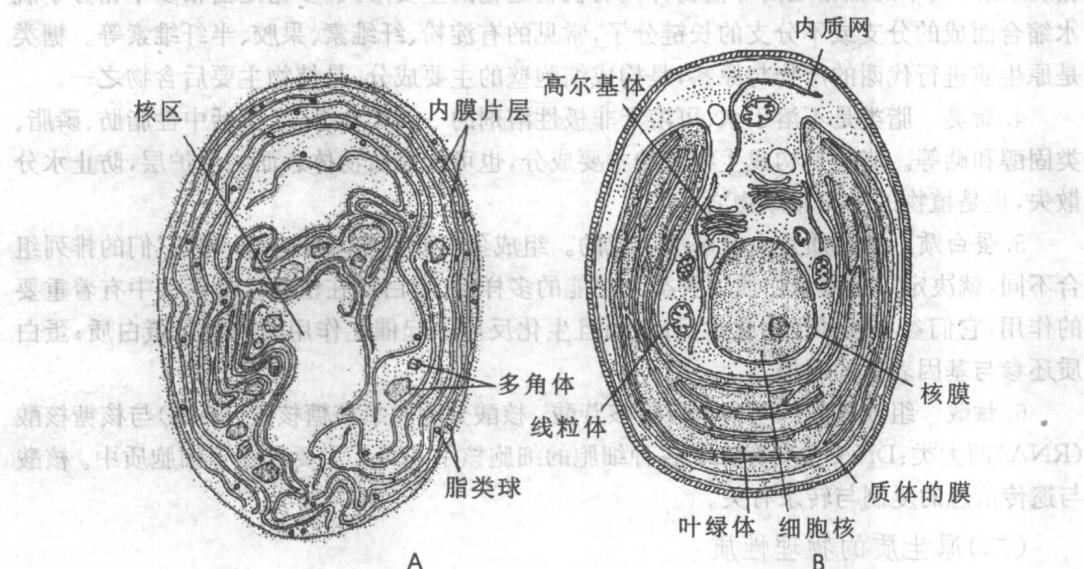


图 1—1 原核细胞与真核细胞

A. 原核细胞(蓝藻) B. 真核细胞(小球藻)

原核细胞没有典型的细胞核，缺少核膜、染色体，也没有分化出具有界膜的细胞器。而真核细胞的染色质或染色体不仅被核膜包被，形成典型的细胞核结构，而且在细胞质中还分化出多种细胞器，使细胞新陈代谢过程能够高效有序的进行。由原核细胞构成的生物统

称为原核生物(procaryotic organism)，主要有支原体、衣原体、细菌、放线菌、蓝藻等。由真核细胞构成的生物统称为真核生物(eukaryotic organism)，它既包括大量的单细胞生物或原生生物，也包括全部多细胞生物。高等动植物均为多细胞有机体，均由真核细胞组成。

二、原生质与原生质体

(一) 原生质的概念及化学组成

原生质(protoplasm)是构成细胞的生活物质的总称。虽然生活细胞的原生质有着极其复杂而不断变化的化学组成，但其基本化学组成是相似的，主要包括无机物(水和无机盐)及有机物(糖类、脂类、蛋白质和核酸)两大类，现分别简介如下。

1. 水 植物体中生命活动旺盛的细胞含水量高达85%以上。水在植物的生命活动中有着重要的作用，它是原生质组成中胶粒的分散介质，是各种无机盐的溶剂；它还是各种新陈代谢的介质，而且自身也参与一些代谢(如光合反应)；水含量的变化会影响原生质的性质；水还可保持植物体的温度相对稳定等等。

2. 无机盐 无机盐常以离子状态存在(如 Na^+ 、 K^+ 等)。这些无机盐离子是生命活动的调节因子，可以调节细胞的渗透压和pH值；有的离子参与代谢反应。

3. 糖类 糖类由C、H、O三种元素以1:2:1的比例组成，所以又称为碳水化合物。最简单的糖是单糖(如葡萄糖、果糖)。由少数单糖(2~6个)缩合成的糖称为寡糖(如麦芽糖、蔗糖)，其中的蔗糖是高等植物体内有机物运输的主要形式。多糖是由很多单糖分子脱水缩合而成的分支或不分支的长链分子，常见的有淀粉、纤维素、果胶、半纤维素等。糖类是原生质进行代谢的产物与原料，是构成细胞壁的主要成分，是植物主要后含物之一。

4. 脂类 脂类是不溶于水、可溶于非极性溶剂的一大类化合物，包括中性脂肪、磷脂、类固醇和萜等。脂类是构成生物膜的主要成分，也可构成植物体表面的保护层，防止水分散失，也是植物的主要储藏物之一。

5. 蛋白质 蛋白质是由氨基酸组成的。组成蛋白质的氨基酸有20种，它们的排列组合不同，就决定了植物蛋白质的种类与功能的多样性。蛋白质在植物生命活动中有着重要的作用，它们参与各种生物化学反应，而且生化反应中起催化作用的酶也是蛋白质；蛋白质还参与基因表达的调控。

6. 核酸 组成核酸的基本单位是核苷酸。核酸分为脱氧核糖核酸(DNA)与核糖核酸(RNA)两大类：DNA主要存在于各种细胞的细胞核中，RNA主要存在于细胞质中。核酸与遗传信息的复制与转录有关。

(二) 原生质的物理性质

原生质中，有机物大分子形成直径约1~500nm的小颗粒，均匀分散在以水为主且溶有简单的糖、氨基酸、无机盐的液体中，呈无色的、半透明的、具有不同程度弹性和粘滞性的亲水胶体状。当水分充足时，原生质中的大分子胶粒分散在水溶液介质中，此时原生质近于液态，称溶胶(sol)。条件改变，如水分很少时，胶粒联结成网状，而水溶液分散在胶粒网中，此时近于固态，称为凝胶(gel)，有时原生质则呈介于溶胶与凝胶之间的状态。

组成原生质的这些物质在细胞内是有生命活动的，生活的原生质在不断地进行着新

陈代谢活动,它通过分解大分子物质,释放所贮藏的能量(异化),又利用这能量将从环境中吸收的水、氧气等小分子物质合成生命所需的各种大分子(同化),所以说,原生质是一个动态平衡的生物化学反应系统。

原生质分化的各种结构统称为原生质体(protoplasm),主要包括细胞膜、细胞质(基质与细胞器)、细胞核等细胞的结构组成。动物与植物细胞的原生质体结构既有相似又有不同(图1—2),这是生物适应进化的结果。

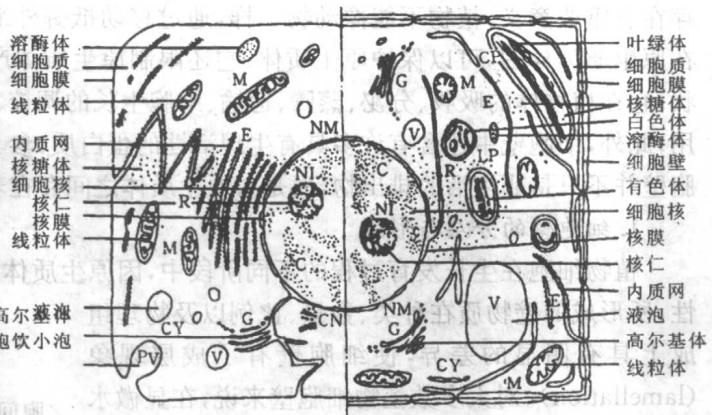


图 1—2 动、植物真核细胞的超微结构比较

左:动物细胞 右:植物细胞

*号所标为植物细胞的特有结构

第二节 植物细胞的结构与功能

一般的植物细胞很小,直径在 $10\sim100\mu\text{m}$ 之间,须借助显微镜才能看到。植物细胞的形态多样,常见的有圆球形、多面体、纺锤形、管状、长柱形、不规则形等(图1—3)。细胞的形状和大小,主要取决于它们的遗传性、在生理上所担负的功能以及对环境的适应,并且伴随着细胞的长大和分化,常常相应地发生一定程度的改变。然而,所有生活植物细胞的基本结构是相似的,均由细胞壁、原生质体和后含物组成。不过,与动物细胞相比,为了适应生存,植物细胞的细胞膜外具有了细胞壁;原生质体中有了质体和大液泡,这些特有的结构正是植物与动物具有不同生命活动方式的结构基础。

一、植物细胞的特有结构

(一) 细胞壁

细胞壁(cell wall)是植物细胞的原生质体向细胞膜外分泌的物质,积累包被在原生

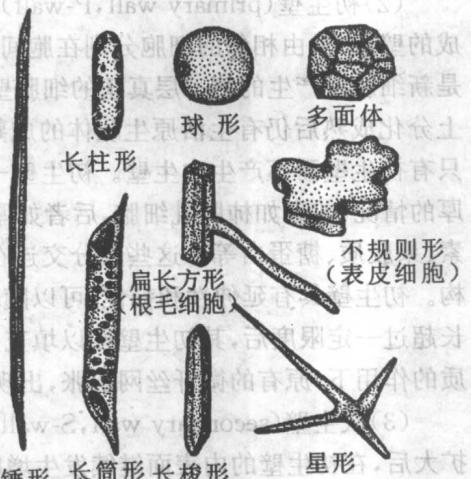


图 1—3 细胞的形状

质体外面而形成的，其化学组分主要包括纤维素、半纤维素、果胶质、蛋白质等。细胞壁的存在有重要意义，植物不能像动物一样，通过移动抵御外来侵入和机械伤害，细胞壁包围在原生质体外围，可以保护原生质体；它还限制原生质体产生的膨压，使细胞维持一定形状；它在植物体的吸收、分泌、蒸腾、运输、细胞生长的调控、细胞识别等过程中也有一定作用；此外，细胞壁中还含有许多具有生理活性的蛋白质，参与一些生理代谢活动。因此，细胞壁并不只是非生活的排出物，而是与原生质体之间存在着有机的联系。

1. 细胞壁的分层与形成

植物细胞在生长发育过程的不同阶段中，因原生质体在新陈代谢过程上的时空有序性，所形成的壁物质在种类、数量、比例以及物理组成上具有明显的差异，使细胞壁有了成层现象（lamellation）。对大多数植物细胞壁来说，在显微水平上，一般可区分出胞间层、初生壁和次生壁三层（图 1—4）。

(1) 胞间层(intercellular layer) 胞间层又叫中层(middle layer)，一般发生于细胞分裂末期，由积累在赤道板上的壁物质形成。胞间层的主要化学成分是果胶质，能使相邻细胞粘连在一起。而柔软的果胶质还具有可塑性和延伸性，可缓冲细胞受到的压力，又不阻碍细胞体积的扩大。果胶质是半乳糖醛酸及其衍生物的多聚化合物的总称，包括半乳糖醛酸聚糖、鼠李半乳醛酸聚糖及阿拉伯聚糖、半乳聚糖等。胞间层在一些酶（如果胶酶）、酸或碱的作用下会发生分解，从而使相邻细胞间出现一定的空隙（胞间隙）。西瓜、番茄、柿子等的果实成熟时变软，部分果肉细胞彼此分离，主要原因就是果胶质被果胶酶分解；一些真菌侵入植物体时也产生果胶酶，以利于菌丝侵入。

(2) 初生壁(primary wall, P-wall) 初生壁是在细胞生长过程中和停止生长前所形成的壁层，是由相邻的细胞分别在胞间层两面沉积壁物质添加到细胞膜外而成的。初生壁是新细胞上产生的第一层真正的细胞壁。在许多类型的细胞中，它是仅有的壁层。在生理上分化成熟后仍有生活原生质体的成熟组织的细胞（木射线及木薄壁细胞除外），一般都只有初生壁而不产生次生壁。初生壁一般都很薄，厚度约 $1\sim3\mu\text{m}$ ，但也有均匀或局部增厚的情况，前者如柿胚乳细胞，后者如厚角组织细胞。初生壁的主要组分为纤维素、半纤维素、果胶质、糖蛋白等。这些成分交连在一起，形成了一种以纤维素为构架物的网络状结构。初生壁具有延伸性和韧性，可以随着细胞体积的增长而相对扩大，而当细胞体积的增长超过一定限度后，其初生壁则以填充生长的方式进行面积的增加。在生长激素和酶等物质的作用下，原有的微纤丝网扩张，出现的空隙被新的壁物质所填充，因而面积得以扩大。

(3) 次生壁(secondary wall, S-wall) 次生壁是指在细胞体积停止增大、初生壁已不扩大后，在初生壁的内表面继续发生增厚生长而形成的新的壁层。在植物体中，只是那些在生理上分化成熟后、原生质体消失的细胞，才能在分化过程中产生次生壁，如各种纤维细胞、导管、管胞等。在大多数的管胞和纤维中，次生壁中含大量纤维素，其微纤丝的排列比初生壁更密，且有一定的方向性，使得次生壁又分为三层：外层(outer layer)(S₁)、中间

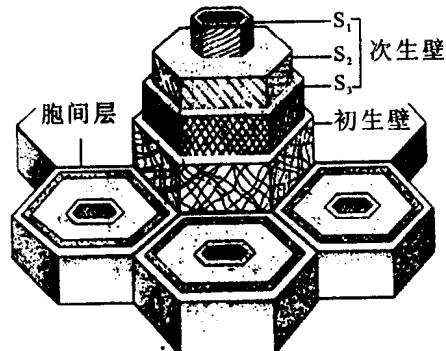


图 1—4 植物细胞壁的组成

层(central layer)(S_2)和内层(inner layer)(S_3)(图 1—4)。这些分层中的中间层通常最厚。次生壁中还含有半纤维素的基质和极少量的果胶质,因此比初生壁更坚韧,几乎没有延伸性。某些细胞的次生壁中还常常添加木质素(木质化),使壁更加坚硬,也有些细胞的表面还会添加角质(角质化)、栓质(栓质化)、蜡质、硅质、孢粉素等复饰物,加强壁的保护功能。

细胞壁的形成一般发生在细胞分裂末期。在细胞分裂末期的赤道面上,分裂的母细胞先形成成膜体(phragmoplast)。在染色体分向两极时,高尔基器分离出的小泡与微管集合在赤道面上成为细胞板(cell plate)。新的多糖物质沉积在细胞板上就逐渐形成以果胶质为主要组分的胞间层。其后,细胞内合成一些纤维素组成微纤丝,沉积在胞间层的两侧,就出现了初生壁。当细胞成熟停止生长以后,一层层新的纤维素和半纤维素以及木质素陆续添加在初生壁上,就建成了次生壁。初生壁每添加一层,微纤维排列的方向就可不同(纵向或横向),形成了不规则的交错网状。这样加厚的结果,使整个植物体的机械支持有了坚实的基础。

2. 细胞壁的化学成分与结构

虽然不同功能的细胞及同一细胞在不同发育时期,细胞壁的成分不一定完全相同,但其主要化学成分是相似的。按其在组成细胞壁中的作用,可分为构架物质(framework)与衬质(matrix)两大类,前者主要是纤维素,后者则有非纤维素的多糖(如半纤维素、果胶、胼胝质、粘液、树胶等)、蛋白质和水。在形成了构架和衬质后,某些细胞还可以分泌附加物质,结合到细胞壁的基质或构架中(内镶,incrastation),或存在于细胞壁的外表面(复饰,adcrustation),从而使壁的组成成分、物理性质和功能都进一步特化。常见的内镶物质主要有木质素、矿物质及心材色素等,常见的复饰物质主要有角质、木栓质、蜡质、孢粉素等。

(1) 细胞壁的构架物质——纤维素 作为高等植物细胞壁的主要成分,纤维素(cellulose)是多糖物质中的一类,其分子是由 10000~15000 个葡萄糖残基经 β -1,4-糖苷键串连形成的不分支的长链状分子。链状分子中所含葡萄糖残基数常常因植物种类及细胞存在部位的不同而有所差异。电子显微镜的观察研究表明,长条状的微纤丝(microfibril)是构成细胞壁的结构单位(图 1—5)。微纤丝是由 30~100 个纤维素链状分子并列形成的,其

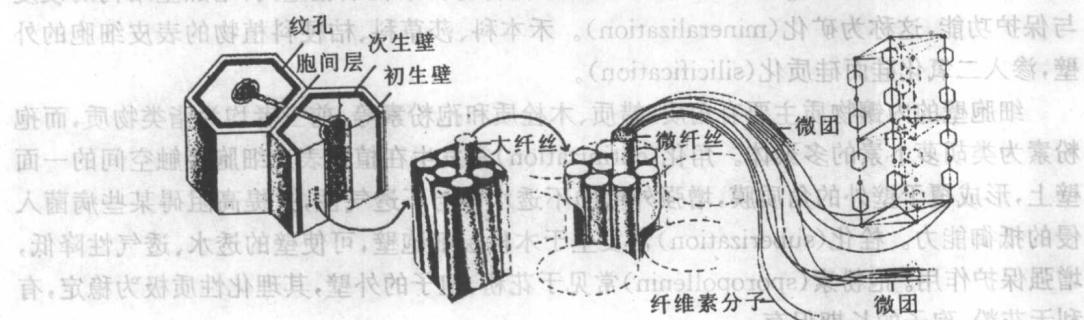


图 1—5 植物细胞壁的详细结构

直径约 10~25nm,在初生壁中相互交织成网状,构成了细胞壁的基本构架。在微纤丝的某些区域,纤维素分子排列得非常有序,形成具有晶体性质的结构——微团(micelle)。微纤丝互相缠绕构成了直径约 0.5μm,长度约 4μm 的大纤丝(macrofibre)。纤维素的网络结

构中充满着非纤维素分子的衬质,如半纤维素、果胶质等。

在细胞壁的不同层次中,微纤丝的排列方向是不一致的。初生壁中微纤丝的方向常常垂直于细胞的长轴。在纤维细胞中,其次生壁中的微纤丝则各以不同取向作规则的排列,因而使次生壁在显微镜下显现出内、中、外三层。各层微纤丝的密度不同也可能导致次生壁的分层。一般来说,微纤丝与细胞长轴的夹角愈小,则细胞壁的抗张强度愈大。

(2)细胞壁的衬质 细胞壁的衬质是一类由非纤维素的多糖、蛋白质和水组成的亲水的凝胶物质,其膨胀能力强,可塑性大,填充于细胞壁构架内。构成衬质的多糖主要是半纤维素和果胶质。半纤维素(hemicellulose)是一类不溶于水而溶于弱碱液的多糖多聚体,如木聚糖、几种甘露聚糖和葡聚糖(包括胼胝质,即 β -1,3-葡聚糖)等。细胞壁中的半纤维素含量和类型因不同植物、器官或细胞类型而异。一般而言,每一种植物的细胞壁都含有一种主要的半纤维素和少量其他的多种半纤维素。果胶质除成层地存在于胞间层及厚角组织的细胞壁之外,大部分半纤维素共同构成了双子叶植物初生壁的主要衬质,单子叶植物细胞壁中果胶质含量较少。果胶质可分为水溶性的果胶和不溶于水的原果胶两类。此外,衬质中还含有许多在细胞质中合成后被转运到细胞壁的蛋白质,主要包括结构蛋白和酶两类。如伸展蛋白(extensin)(一种糖蛋白),就是一类与细胞壁的伸展密切相关的结构蛋白,而水解酶、氧化酶等,不仅在细胞壁大分子的合成、转移及水解过程中有重要作用,而且能参与细胞对一些胞外物质的应答过程。这些蛋白质的存在说明了细胞壁亦能参与细胞的代谢,并非完全是生命的结构。在某些特殊细胞的壁中,其衬质还含有粘液、胶质、晶体等成分。

(3)细胞壁的内镶物质和复饰物质 细胞壁的内镶物质和复饰物质均为原生质体合成的一些特殊物质,常常与细胞的次生壁结合。它们能够渗入壁内,改变壁的性质以适应一定功能的需要。

细胞壁的复饰物质主要有木质素和矿质。木质素为一种高分子量的酚类聚合物,是厚壁组织和输水组织的细胞中次生壁的重要组成成分。它与衬质中的多糖结合,能强化细胞壁,增加其硬度。木质素渗入到纤维、导管、管胞等细胞的次生壁的过程,称为木化(lignification)。矿质(如K、Mg、Ca、Si等)的不溶性化合物积累在细胞壁内,增加壁结构的硬度与保护功能,这称为矿化(mineralization)。禾本科、莎草科、桔梗科植物的表皮细胞的外壁,渗入二氧化硅而硅质化(silicification)。

细胞壁的内镶物质主要有角质、蜡质、木栓质和孢粉素等。前三者均为脂类物质,而孢粉素为类胡萝卜素的多聚体。角化(cutinization)常发生在植物表皮细胞接触空间的一面壁上,形成覆于壁外的角质膜,增强外壁的不透水性与不透气性,并提高阻碍某些病菌入侵的抵御能力。栓化(suberization)常发生于木栓层细胞壁,可使壁的透水、透气性降低,增强保护作用。孢粉素(sporopollenin)常见于花粉、孢子的外壁,其理化性质极为稳定,有利于花粉、孢子的长期保存。

3. 纹孔与胞间连丝

细胞形成次生壁时,在一些位置上不沉积壁物质,因此形成一些间隙。将这些次生壁层中未增厚的部分称为纹孔(pit)。相邻两细胞的纹孔通常成对存在,合称纹孔对(pit pair)。纹孔对中的胞间层和两边的初生壁,合称纹孔膜(pit membrane)。纹孔的腔,称为