



全国高等院校“十二五”规划教材

植物生理学

杨 晴 杨晓玲 秦 玲 主编

中国农业科学技术出版社



全国高等院校“十二五”规划教材

植物生理学

杨 晴 杨晓玲 秦 玲 主编

中国农业科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

植物生理学/杨晴, 杨晓玲, 秦玲主编. —北京: 中国农业科学技术出版社, 2012. 8
ISBN 978-7-5116-0950-2

I. ①植… II. ①杨… ②杨… ③秦… III. ①植物生理学 IV. ①Q945

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2012) 第 122124 号

责任编辑 闫庆健 于建慧

责任校对 贾晓红 范 潇

出 版 者 中国农业科学技术出版社

北京市中关村南大街 12 号 邮编: 100081

电 话 (010) 82106632 (编辑室) (010) 82109704 (发行部)

(010) 82109709 (读者服务部)

传 真 (010) 82106632

网 址 [http:// www. castp. cn](http://www.castp.cn)

经 销 者 各地新华书店

印 刷 者 秦皇岛市昌黎文苑印刷有限公司

开 本 787 mm × 1092 mm 1/16

印 张 25.875

字 数 625 千字

版 次 2012 年 8 月第 1 版 2012 年 8 月第 1 次印刷

定 价 40.00 元

《植物生理学》编委会

主 编 杨 晴 杨晓玲 秦 玲

副 主 编 杜金友 邹亚学 黄 霞

参 编 (按姓氏笔画排序)

师守国 齐艳玲 关学敏

刘艳芳 张 瑾 杜利强

郭艾英 郭振清 耿立英

高素红 韩金玲 蔡爱军

主 审 蒋德安 东方阳

前 言

植物生理学是研究植物生命活动规律的科学，是高等农业院校植物生产专业的主干课程和农学类专业的重要专业基础课程。近年来，由于新技术和新方法的不断应用，以及细胞学、遗传学、生物化学、生物物理学和分子生物学的飞速发展，带动植物生理学不断地深化和发展。为适应我国高等农业教育改革的需要，根据高等农林院校人才的培养目标及专业、生源、学时设置等方面的特点，由中山大学、河北科技师范学院等编写此书，作为高等农林院校农学类专业的教材，亦可作为综合大学和师范院校相关专业师生以及农业、林业、园艺、生物、环境科技工作者的参考书。

本书按照“细胞生理→营养与代谢→生长与发育→逆境生理”的体系分为12章：细胞结构与功能、水分代谢、矿质营养、光合作用、呼吸作用、有机物质运输与分配、生长物质、营养生长、成花生理、生殖与成熟、衰老脱落与休眠、逆境生理。在章节编排上，力求由浅入深，循序渐进；在内容取舍上，力求吸收国内外教材的优点，尽力反映新近成果。为此，我们慎重地增加了以往教材中尚未编入的章节和内容。

本书在编写过程中，自始至终得到参编院校各级领导尤其是教材科同志的关怀与支持；得到中国农业科学技术出版社编辑室闫庆健的精心设计与大力协助；蒋德安和东方阳两位先生在百忙之中，对书稿进行推敲、审校、修改，付出了辛勤的劳动，并提出宝贵的修改意见。在此，全体编写人员表示由衷谢意。

在编写本书过程中，希望做到：注意基本概念，重视基础理论，尽量反映最新科学成就，密切联系实际。但是，由于水平所限，书中难免有不足之处，敬请各校诸位同仁和广大读者不吝赐教，批评指正。

编者

2012.05

目 录

绪 论	(1)
第一章 植物细胞的结构与功能	(6)
第一节 细胞壁	(6)
第二节 细胞膜	(9)
第三节 原生质体	(13)
第四节 细胞浆	(19)
第五节 植物细胞间的通道	(21)
第二章 植物的水分代谢	(24)
第一节 植物对水分的需要	(24)
第二节 植物对水分的吸收	(26)
第三节 植物的蒸腾作用	(35)
第四节 水分在植物体内的运输	(41)
第五节 作物合理灌溉的生理基础	(43)
第三章 植物的矿质营养	(46)
第一节 植物必需元素及其作用	(46)
第二节 植物对矿质元素的吸收与运转	(57)
第三节 植物体内氮的同化	(68)
第四节 作物合理施肥的生理基础	(73)
第四章 植物的光合作用	(76)
第一节 光合作用的意义、特点与度量	(76)
第二节 叶绿体与光合色素	(77)
第三节 原初反应	(87)
第四节 电子传递和光合磷酸化	(90)
第五节 二氧化碳的固定与还原(碳同化)	(100)
第六节 光呼吸(C_2 循环)	(114)
第七节 影响光合作用的因素	(118)
第八节 光合作用与产量形成	(128)
第五章 植物的呼吸作用	(131)
第一节 呼吸作用的意义与度量	(131)
第二节 呼吸代谢的途径	(134)

第三节	电子传递和氧化磷酸化·····	(148)
第四节	呼吸作用的调节与影响呼吸作用的因素·····	(158)
第五节	呼吸作用与农业生产·····	(163)
第六章	同化物的运输、分配·····	(166)
第一节	植物体内有机物质的运输·····	(166)
第二节	韧皮部运输的机理·····	(171)
第三节	光合同化物的相互转化·····	(180)
第四节	同化物的分配及其控制·····	(185)
第五节	植物细胞信号转导·····	(191)
第七章	植物生长物质·····	(208)
第一节	生长素类·····	(209)
第二节	赤霉素类·····	(218)
第三节	细胞分裂素类·····	(224)
第四节	脱落酸·····	(228)
第五节	乙烯·····	(234)
第六节	其他植物生长物质·····	(237)
第七节	植物生长物质在农业生产上的应用·····	(244)
第八章	植物的生长生理·····	(252)
第一节	生长、分化和发育的概念·····	(252)
第二节	细胞的生长和分化的控制·····	(253)
第三节	植物的组织培养·····	(261)
第四节	种子的萌发·····	(268)
第五节	植株的生长·····	(273)
第六节	植物生长的相关性·····	(279)
第七节	环境因素对生长的影响·····	(286)
第八节	植物的运动·····	(296)
第九节	植物的休眠·····	(303)
第九章	植物的成花生理·····	(309)
第一节	春化作用·····	(309)
第二节	光周期现象·····	(315)
第三节	花器官的形成和性别表现·····	(327)
第十章	植物的生殖和成熟·····	(332)
第一节	受精生理·····	(332)
第二节	种子的发育·····	(340)
第三节	果实发育和成熟·····	(348)
第十一章	植物的衰老、脱落与休眠·····	(354)
第一节	植物的衰老及其进程·····	(354)
第二节	植物衰老的机理与调节·····	(359)
第三节	器官的脱落·····	(366)

第四节 植物的休眠.....	(369)
第十二章 植物的逆境生理.....	(374)
第一节 植物抗性的生理生化基础.....	(375)
第二节 植物的抗寒性与抗热性.....	(383)
第三节 植物的抗旱性与抗涝性.....	(391)
第四节 植物的抗盐性.....	(396)
第五节 环境污染对植物的伤害.....	(399)
主要参考文献.....	(404)

绪 论

一、植物生理学的定义与内容

植物生理学 (plant physiology) 是研究植物生命活动规律的科学, 即用物理学、数学、化学和生物学的技术与方法研究植物如何生活、生长、生殖, 以及与环境条件的相互关系。

总体来说, 植物的生命活动是指物质代谢、能量转化、形态建成。具体地说, 植物的生命活动是在水分代谢、矿质营养、呼吸作用、光合作用、物质转化与运输分配等物质代谢和能量代谢的基础上, 表现为种子萌发、植株生长、分化、生殖、成熟、衰老、脱落或休眠等过程。在上述生命活动过程中, 植物不仅表现出内在的相互联系、相互依存、相互制约, 而且表现出与环境条件的协调与统一。

植物生理学的研究内容主要包括 5 个部分。

(一) 研究植物的物质代谢

通过植物的水分代谢、矿质营养、呼吸作用、光合作用, 研究植物如何利用 H_2O 、 CO_2 、无机离子 (以及豆科等植物吸收的空气中 N_2) 合成碳水化合物、脂肪、蛋白质、核酸、维生素、生理活性物质 (如植物激素、多胺及其他生长物质) 和种类繁多的次生物质 (如萜类、酚类、生物碱等), 以及这些物质又是如何转化、分解或者排出体外。这是植物生命活动的物质基础。

(二) 研究植物的能量转化

绿色植物在把无机物合成有机物的同时, 还把光能转化成生物化学能, 并通过 ATP 和 NADPH 等, 以化学能的形式贮存于有机物之中。同时, 通过有机物质的分解与氧化, 以 ATP、NADH、NADPH、CoA-SH 等形式将所释放的能量用于植物的生长发育。这是植物生命活动的能量基础。

(三) 研究植物的形态建成

在物质代谢与能量转化的基础上, 植物通过细胞分裂、组织分化、器官形成, 不断地完善与更新, 使植物个体由小变大, 从营养生长转向生殖生长, 最终开花、受精、结实、成熟、衰老、脱落或休眠, 完成整个生活史。在这样复杂的综合过程中, 既有通过各种酶类、内源生长物质 (促进剂和抑制剂)、某些色素 (如光敏色素、隐花色素) 的内部调控, 又有温度、光照、水分、气体、盐类、pH 值等环境条件的外部影响。所有这些均为控制植物的生长发育, 满足人们的需要提供理论依据。

(四) 研究植物的信息传递

核酸是一切生物遗传信息的载体。这类信息的传递或表达,一方面通过中心法则〔DNA(包括自我复制)→RNA→蛋白质→性状表现〕来完成,另一方面又通过第二信使物质(如cAMP、 Ca^{2+} 、PA、 IP_3 、DAG等)来实现。在这一过程中,植物激素也能影响信息的传递。大量事实表明,采用物理、化学、生物学等方法和技术不仅能改变信息的传递,而且能改变信息的类型,为人类改变植物的种性提供了可靠的依据。

(五) 研究植物的类型变异

类型变异是植物对复杂生态条件和特殊环境适应力的综合反应。由于环境因子的复杂性和特殊性,必然导致植物在形态结构、生命周期、代谢途径、生理功能、种群类型等方面发生变异,并表现出相应的复杂性和多样性。植物生理学主要研究代谢类型及生理功能的变异。例如,碳素同化类型,呼吸代谢多条途径以及电子传递和末端氧化类型,感温类型,感光类型,逆境蛋白类型(如热击蛋白、厌氧蛋白、盐胁迫蛋白)等。

上述五个部分构成植物生理学研究的主要内容。它们之间关系是:物质代谢和能量转化是形态建成的基础,信息传递是形态建成的前提,形态建成是物质代谢、能量转化和信息传递的必然结果,而类型变异则是植物适应各种环境条件的综合表现。

从上述5个部分也可以窥见植物生理学研究的不同水平:分子→亚细胞→细胞→组织→器官→个体→群体。在这些研究中,既包含局部与整体,又包含微观与宏观。

二、植物生理学的产生与发展

植物生理学是随着生产力和其他基础学科的发展而产生与发展,在形成一个独立完整的体系时经过了漫长的发展历程。植物生理学的产生与发展基本上可分为3个阶段。

(一) 植物生理学的诞生阶段

14~16世纪,欧洲经过文艺复兴运动,冲破了神学的束缚,开始进行科学探索。植物生理学的诞生是从探索植物的营养开始的。17世纪上半叶,荷兰的Van Helmont进行柳树栽培试验。他在土壤,桶质量已知情况下栽入预先称重的柳树,不断浇灌雨水,使其生长,并仔细收集枯枝落叶,记录重量。历经5年,其结果是:柳枝增重76.86 kg,而土壤失重不到0.09 kg。据此他认为,柳枝的增重来自水分,这篇论文发表于他死后4年的1648年。Van Helmont的结论虽然不正确,但却开创了用试验方法探索植物的生命活动的先例,为植物生理学研究奠定了良好的开端。

18世纪,植物生理学得到了进一步的发展。S. Hales认为,植物的营养物质,一是来自土壤和水分,二是来自空气。与此同时,植物学家M. Malpighi首先采用环割方法研究植物体内的物质运输。18世纪后半叶科学家们开始了对光合作用的探索。1771年,英国化学家J. Priestley观察到,在光下燃烧的蜡烛与薄荷枝条放在同一个密闭的玻璃罩内,蜡烛不熄灭;同样,将老鼠与薄荷放在同一个玻璃罩内,老鼠亦未死。他指出,植物有“净化”空气的作用(现在已把1771年定为光合作用发现的年代)。1779年,荷兰的J. Ingenhousz证实,植物只有在光下才能“净化”空气。1782年,瑞士的J. Senebier用化学分析方法证明, CO_2 是光合作用必需的,而 O_2 是光合作用的产物。这些工作使人们逐渐认识到叶片在植物营养中的重要作用。1804年,N. T. De Saussure出版了《植物化学分

析》一书。其中明确指出,水参与光合作用;植物吸收 O_2 的体积大致等于吸收 CO_2 的体积;植物不能同化空气中的氮素,必须供给硝酸盐作为氮源。

(二) 植物生理学的独立阶段

这一阶段开始的标志是 1840 年德国著名科学家 J. Liebig 出版了《化学在农学与植物生理学中的应用》一书。他指出,植物体的碳素是叶片从大气中获得的,而所有的矿质则是根从土壤中吸收的,只有无机物才能供给植物以原始材料。与此同时, J. Boussingault 对植物的营养也进行了一系列的研究。1859 年, Knop 和 Pfeffer 利用自己研制的营养液首先开创无土栽培的技术,这是对植物营养研究的重大贡献。19 世纪后半叶, Pfeffer 与 Van't Hoff、F. Overton 分别对渗透现象和物质进入细胞开展研究。在光合作用方面, R. Meyer 首先将能量守恒定律应用于光合作用的研究,他认为光合过程中所积累的能量就是太阳光能; K. A. Тимирязев 则证明,光合作用所利用的光就是叶绿素所吸收的光。在呼吸方面,已经确认呼吸作用是一种“生物燃烧”(即生物氧化),这一过程中所释放的能量来自底物所贮藏的能量。

植物生理学作为一门独立的学科与课程,重要标志是 J. Sachs《植物生理学讲义》的问世和 Pfeffer 三卷本《植物生理学》巨著的出版。从此,植物生理学便从农学和植物学中脱颖而出,自成独立而完整的体系,成为一门引人注目的生命科学。

(三) 植物生理学的深化阶段

20 世纪初以来,植物生理学蓬勃发展和不断深化。物理学、化学的飞速发展和先进技术(同位素示踪、人工气候室、组织培养、电镜技术、X 光衍射、核磁共振、各种分离技术和各种光谱扫描技术等)的应用,促进了植物生理学的深入发展。同时,生物科学领域中的细胞学、遗传学、分子生物学、生物化学和生物物理学的发展,使植物生理学走上了现代化的发展道路。本书在以下各章将对这一阶段所取得的重要成果作详细论述。

(四) 我国植物生理学的发展概况

我国具有悠久历史,古代的劳动人民在从事农业生产中对植物的生命活动积累了不少知识。例如,公元前 14 ~ 前 11 世纪殷墟甲骨文中就有旱害和涝害的记载,这比古希腊至少要早一千年。其后,在闻名于世的《汜胜之书》(公元前 1 世纪)、《齐民要术》(533 ~ 544 年)、《农政全书》(1625 ~ 1626 年)、《天工开物》(1637 年)等著作中,分别有关于植物性别、种子萌发和处理与贮藏、生长发育等植物生理学的知识。由于中国长期处于封建社会,劳动人民积累的生产知识和经验没有升到理论。

我国现代实验性的植物生理学是从国外引进的。最早大约是张挺(1884 ~ 1950)从日本留学回国后,从 1914 年起在武昌高等师范任教,讲授植物生理学,并编有讲义。其次是钱崇澍(1883 ~ 1965)1915 年从美国留学回来,先后在江苏甲种农业学校、金陵大学、东南大学、厦门大学讲授植物生理学,编印讲义和实验指导;1917 年他与 W. J. V. Osterhout 发表了关于“铜锍铈”对水绵特殊作用的文章,这是我国第一篇植物生理学研究论文。李继侗(1892 ~ 1961)1925 年从美国回来,在南开大学讲授植物生理学,并指导实验;1929 年他在英国的《植物学年刊》(Annals of Botany)上发表了题为《光对光合速率变化的瞬时效应》一文,最早发现光反应不止一个,被国外学者认为是光合作用中很重要的一篇论文;他是国内从事植物生理学实验研究的第一人。

20 世纪 30 年代初, 是我国植物生理学的教学与研究, 培养人才与建立队伍的起始时期。李继侗 1929 年在清华大学, 罗宗洛 (1898 ~ 1978) 1930 年从日本回来先后在中山大学和中央大学, 汤佩松 1933 年从美国回来在武汉大学, 分别建立了实验室, 并且系统地开展组织培养、矿质营养和呼吸代谢等方面的研究, 培养了不少人才, 为我国的植物生理学奠定了基础。值得提出的是, 1941 年, 汤佩松和王竹溪发表了《活细胞水分关系的热力学论述》这篇论文中, 在分析植物细胞的水分关系时, 他们首先根据热力学原理提出了“势能”和“化学势差”的观点, 比国外第一次使用“水势”术语早将近 10 年, 美国著名植物生理学家、水势概念的提出者之一 P. J. Kramer 高度评价这篇论文的超时代意义, 认为汤、王具有先驱性贡献和首创地位。

此后, 殷宏章、汤玉韦、姜成后、崔澄、汪振儒、李中宪、石声汉等人的出色工作, 对我国植物生理学的发展也作出了重要贡献, 他们的论文被国外学者广为引用。

新中国成立前, 由于科研队伍小, 设备差, 再加上颠沛流离的不安定条件, 我国的植物生理学工作是分散而无计划的, 研究范围相当狭窄。新中国成立后, 我国的植物生理学尽管经历很多曲折, 仍取得了很大的进展。这表现在: ①设立研究与教学机构, 在重点大学设置植物生理学专业, 并在相关的高等院校开设植物生理学课程; ②创办学术刊物、出版教材和专著; ③扩大队伍, 已从新中国成立前的 20 人左右发展到 5 000 人左右; ④扩展研究领域, 新中国成立前主要集中于生长、营养和代谢方面, 新中国成立以来不但补齐了空白, 而且又有创新, 涵盖了从分子、细胞、组织、器官、个体到群体各个水平的深入研究。有些研究 (如光合磷酸化、微生物生理、组织培养) 接近或达到世界先进水平; ⑤密切结合农业生产实践, 我国的植物生理学工作者针对农业生产上存在的与植物生理学密切相关的问题进行深入研究, 对农作物提高产量改善品质起到推动作用。近年来, 以高等农业院校和农业科研机构为依托的作物栽培生理学、果树生理学、蔬菜栽培生理学等学科正以崭新的面貌活跃在农业科研中的各个领域, 并取得了可喜的成果。

当前, 我国农业已由传统农业向高效农业发展, 积极开展科教兴农, 大力普及科学技术, 不断提高劳动者的素质, 积极推动基础理论和应用基础的研究, 其中很多的内容属植物生理学的研究内容与范畴, 如“主要农作物高产高效抗逆的生理基础研究”, 植物生理学在未来的现代化农业生产中将发挥更加重要的作用。

三、植物生理学的任务与展望

植物生理学属于基础理论学科, 主要任务是探索植物生命活动的基本规律。然而植物生理学又是一门实践性很强的学科, 与农业、林业、园艺、环境的关系极为密切。当今社会, 人口不断增加, 工业迅速发展, 耕地面积日益减少, 面临着人口、粮食、能源、资源和环境等一系列的严重问题。尤其是农业发展到今天的水平, 对植物生理学将提出更多更高的要求。例如, 美国农学家 S. H. Wittwer 曾提出农业上亟须解决的 11 项重大研究课题: 光合效率与作物产量、生物固氮、品种改良、遗传工程、营养吸收效率、菌根和土壤微生物、抗逆性、大气污染、提高作物体系的竞争能力、病虫综合防治、激素控制与植物发育。其中的大部分课题属于植物生理学的研究范畴。

(一) 光合作用

这是跨学科的自然科学重大研究课题。因此, 备受物理学家、化学家和生物学家的关

注。据记载,在与光合作用相关的研究中已有 10 项重大成果荣获诺贝尔奖。随着光合作用的深入研究和最终突破,将不仅为人工模拟这一过程提供理论基础,而且为太阳能的进一步利用提供新的途径。

(二) 生长物质

植物内源激素的发现与研究,导致并促进生长调节剂的人工合成和实际应用。这为人类调控植物的生长发育提供了有效的手段,已在插条生根、防止脱落、打破休眠、人工催熟、贮藏保鲜、单性结实、性别控制、促进分化、延缓衰老、提高抗性、化学除草等方面取得了显著的成果。有人预测,在未来的现代化农业中植物生长物质将与化肥、农药一起成为不可缺少的三大类物质。因此,植物生长物质将日益受到人们的重视和广泛的应用。

(三) 组织培养

组织培养原来只是一种实验技术。但近年来,却得到了飞速发展。在理论上,它阐明了细胞的全能性;在应用上,单倍体植株的获得为育种工作另辟新径,试管植物的出现为加速植物的无性繁殖提供新的手段。同时,组织培养也为保存种质资源提供了可靠的方法。

(四) 无土栽培

这是一项古老而又有前途的生物技术。如果说植物营养的研究导致植物生理学的建立,那么无土栽培在阐述植物对养分需求方面则起过决定性的作用。近年来,无土栽培又有新的进展,如通过电脑自动调控光、温、肥、水。因此,备受各国重视,已成为一种切实可行的农业生产手段,美国已把无土栽培列为当代十大技术发展之一。

(五) 育种引种

植物生理学研究领域的扩展也为作物育种提供了理论依据。除采用细胞融合和组织培养进行育种外,根据不同植物间在光呼吸等主要生理特性上的差异开展了高光效育种;为提高种植密度,充分利用光能而进行理想株型的育种;春化现象、光周期现象的发现大大促进了育种工作的发展,利用春化处理一年内可培育 3~4 代冬性作物,利用短日植物(如玉米)南繁可到海南岛,长日植物(如小麦)北育可到云南,一年内可培育 2~3 代,从而加速育种进程;光周期现象的发现,对于引种驯化,扩大品种栽培的适应性也具有重要意义;根据光周期理论,发现光敏核不育水稻,这在简化杂交水稻制种将有重要作用;根据赤霉素促进茎伸长生长的作用,可解决禾谷类作物(如大麦)育种时花期不遇的问题等。植物生理学的发展将为改变植物的种性,控制植物的发育,加速育种进程提供新的理论和新的方法。

此外,随着分子生物学的发展与植物基因工程技术的兴起,植物生理学的研究将进入一个崭新的阶段。特别是导入抗性基因、反义基因和某些特定基因,使改良植物的目的更加明确与有效,使植物生理学的研究对象更加丰富;随着生态科学与环境科学的发展,植物生理学的研究将会出现新的理论;由于计算机、遥感、数学模型的研究与应用,将使植物生理学在更大规模上控制植物的生长发育,将为更加有效地改造自然、利用自然作出新的贡献。

第一章 植物细胞的结构与功能

一切生物都是由细胞构成的。因为生物体的物质代谢、能量转化、信息传递、形态建成都是以细胞为基础的，不论单细胞生物或多细胞生物，细胞都是生物体的结构与功能的基本单位。所有生物的细胞基本上可以分为两类：一类是原核细胞（prokaryotic cell），包括细菌与蓝藻；另一类是真核细胞（eukaryotic cell），包括除细菌与蓝藻以外的动物与植物细胞。

原核细胞较小，直径约 $1 \sim 10 \mu\text{m}$ ，其主要特征是缺乏明显核膜包裹的细胞核。整个细胞是由界限分明的两个部分组成：一是细胞质，分化极为简单，除若干个核糖体（ribosomes）外，不存在其他微细结构；二是由线型 DNA 构成的若干个拟核体（nucleoid）。原核细胞不能进行有丝分裂，主要靠二分体分裂（binary fission）进行繁殖。

真核细胞较大，直径约 $10 \sim 100 \mu\text{m}$ ，其主要特征是核质被明显的膜包裹，形成界限分明的细胞核。同时，细胞质高度分化，形成大小不等的各种分隔组织——细胞器；各类细胞器并不是孤立的，而是通过膜的串联沟通，形成了复杂的内膜系统。由于微管的分化，使得细胞的分裂方式从二分体分裂进化为有丝分裂。这类细胞是构成高等生物的基本单位。

第一节 细胞壁

细胞壁（cell wall）是细胞外围的原壁，具有保护和支持作用，界定细胞形状和大小，人和动物细胞无细胞壁结构，但细胞壁不是植物细胞特有的结构，例如原核生物细菌有细胞壁结构。

（一）细胞壁的结构

典型的细胞壁是由胞间层（intercellular layer）、初生壁（primary wall）以及次生壁（secondary wall）组成（图 1-1）。细胞在分裂时，最初形成一层由果胶质组成的细胞板（cell plate），它把两个子细胞分开，这就是胞间层，又称中层（middle lamella）。随着子细胞的生长，原生质向外分泌纤维素，纤维素定向地交织成网状，而后分泌的半纤维素、果胶质以及结构蛋白填充在网眼之间，形成质地柔软的初生壁。很多细胞只有初生壁，如分生组织细胞、胚乳细胞等。但是，某些特化的细胞，例如纤维细胞、管胞、导管等在生长接近定型时，在初生壁内侧沉积纤维素、木质素等次生壁物质，且层与层之间经纬交

错。由于次生壁质地的厚薄与形状的差别，分化出不同的细胞，如薄壁细胞、厚壁细胞、石细胞等。

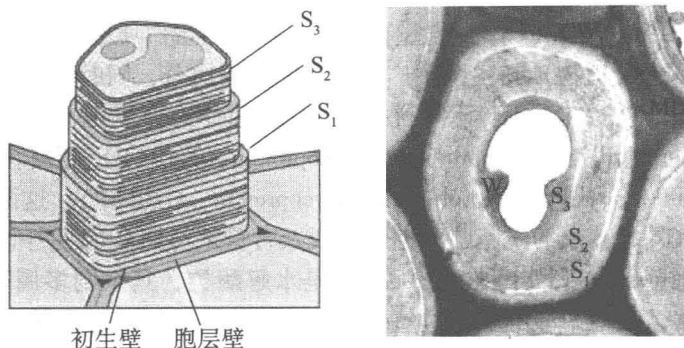


图 1-1 细胞壁的亚显微结构图解 (Bob B. Buchanan 等, 2000)

S_1 次生壁外层; S_2 次生壁中层; S_3 次生壁内层; CW_1 初生壁; ML 胞间层

(二) 细胞壁的化学组成

构成细胞壁的成分中, 90% 左右是多糖, 10% 左右是蛋白质、酶类以及脂肪酸等。细胞壁中的多糖主要是纤维素、半纤维素和果胶类, 它们是由葡萄糖、阿拉伯糖、半乳糖醛酸等聚合而成。次生壁中还有大量木质素。

1. 纤维素 纤维素 (cellulose) 是植物细胞壁的主要成分, 它是由 1 000 ~ 10 000 个 β -D-葡萄糖残基以 β -1, 4-糖苷键相连的无分支的长链。分子量在 50 000 ~ 400 000。纤维素内葡萄糖基间形成大量氢键, 而相邻分子间氢键使带状分子彼此平行地连在一起, 这些纤维素分子链都具有相同的极性, 排列成立体晶格状, 可称为分子团, 又叫微团 (microcell)。微团组合成微纤丝 (microfibril), 微纤丝又组成大纤丝 (macrofibril), 因而纤维素的这种结构非常牢固, 使细胞壁具有高强度和抗化学降解的能力 (图 1-1)。

存在于细胞壁中的纤维素是自然界中最丰富的多糖。据推算, 每年地球上由绿色植物光合作用生产的纤维素可达 10^{11} t 之多, 而 1990 年全球粮食产量只有 2.2×10^9 t。如何把纤维素转化成为人类可利用的食物或者有效能源, 是人们长期渴望解决的重大课题。

2. 半纤维素 半纤维素 (hemicellulose) 往往是指除纤维素和果胶物质以外的, 溶于碱的细胞壁多糖类的总称。半纤维素的结构比较复杂, 它在化学结构上与纤维素没有关系。不同来源的半纤维素, 它们的成分也各不相同。有的由一种单糖缩合而成, 如聚甘露糖和聚半乳糖。有的由几种单糖缩合而成, 如木聚糖、阿拉伯糖、半乳聚糖等。

3. 果胶类 果胶物质 (pectic substances) 也是细胞壁的组成成分。胞间层基本上是由果胶物质组成的, 果胶使相邻的细胞黏合在一起。果胶物质是由半乳糖醛酸组成的多聚体。根据其结合情况及理化性质, 可分为 3 类: 即果胶酸 (pectic acid)、果胶 (pectin) 和原果胶 (protopectin)。

4. 木质素 木质素 (lignin) 不是多糖, 是由苯基丙烷衍生物的单体所构成的聚合物, 在木本植物成熟的木质部中, 其含量达 18% ~ 38%, 主要分布于纤维、导管和管胞中。木质素可以增加细胞壁的抗压强度, 正是细胞壁木质化的导管和管胞构成了木本植物的茎干, 并作为水和无机盐运输的输导组织。

5. 蛋白质与酶 细胞壁中最早被发现的蛋白质是伸展蛋白 (extensin)，它是一类富含羟脯氨酸的糖蛋白 (hydroxyproline-rich glycoprotein, HRGP)，大约由 300 个氨基酸残基组成，这类蛋白质中羟脯氨酸 (Hyp) 含量特别高，一般为蛋白质的 30% ~ 40%。伸展蛋白是植物 (尤其是双子叶植物) 初生壁中广泛存在的结构成分，同时它还参与植物细胞防御和抗病抗逆等生理活动。在玉米等禾本科植物的细胞壁中，还发现富含苏氨酸和羟脯氨酸的糖蛋白 (threonine and hydroxyproline-rich glycoprotein, THRGP) 和富含组氨酸和羟脯氨酸的糖蛋白 (histidine and hydroxyproline-rich glycoprotein, HHRGP)。这两种糖蛋白除分别含苏氨酸和组氨酸外，其余的氨基酸和糖的组成及含量都与伸展蛋白类似。

迄今已在细胞壁中发现数十种酶，大部分是水解酶类，其余则多属于氧化还原酶类。例如，果胶甲酯酶、酸性磷酸酯酶、过氧化物酶、多聚半乳糖醛酸酶等。

6. 矿质 细胞壁的矿质元素 (mineral elements) 中最重要的是钙。研究表明，胞壁中 Ca^{2+} 浓度远远大于胞内，约为 $10^{-5} \sim 10^{-4} \text{ mol/L}$ ，所以细胞壁为植物细胞最大的钙库。在细胞壁中还发现有钙调素 (calmodulin, CaM)，在小麦细胞壁中已检测出水溶性及盐溶性两种钙调素。

植物细胞的细胞壁主要成分是纤维素和果胶。植物细胞壁是植物区别于动物细胞的主要特征之一。植物细胞壁主要成分是纤维素和果胶。

(三) 细胞壁的功能

对于细胞壁的功能，目前较肯定的有以下几个方面。

1. 维持细胞形状，控制细胞生长 细胞壁增加了细胞的机械强度，并承受着内部原生质体由于液泡吸水而产生的膨压，从而使细胞具有一定的形状，这不仅有保护原生质体的作用，而且维持了器官与植株的固有形态。另外，细胞壁控制着细胞的生长，因为细胞要扩大和伸长的前提是要使细胞壁松弛和不可逆伸展。

2. 物质运输与信息传递 细胞壁允许离子、多糖等小分子和低分子量的蛋白质通过，而将大分子或微生物等阻于其外。细胞壁参与了物质运输、降低蒸腾作用、防止水分损失 (次生壁、表面的蜡质等)、植物水势调节等一系列生理活动。另外，细胞壁也是化学信号 (激素、生长调节剂等)、物理信号 (电波、压力等) 传递的介质与通路。

3. 防御与抗性 细胞壁中一些寡糖片段能诱导植保素 (phytoalexins) 的形成，它们还对其他生理过程有调节作用，这种具有调节活性的寡糖片段称为寡糖素 (oligosacchain)。寡糖素的功能复杂多样，如有的作为蛋白酶抑制剂诱导因子，在植物抵抗病虫害中起作用；有的使植物产生过敏性死亡，使得病原物不能进一步扩散；还有的参与调控植物的形态建成。细胞壁中的伸展蛋白除了作为结构成分外，还有防病抗逆的功能。如黄瓜抗性品种感染一种霉菌后，其细胞壁中羟脯氨酸的含量比敏感品种增加得快。

4. 其他功能 细胞壁中的酶类广泛参与细胞壁高分子的合成、转移、水解、细胞外物质输送到细胞内以及防御作用等。研究发现，细胞壁还参与了植物与根瘤菌共生固氮的相互识别作用，此外，细胞壁中的多聚半乳糖醛酸酶和凝集素还可能参与了砧木和接穗嫁接过程中的识别反应。应当指出的是，并非所有细胞的细胞壁都具有上述功能，每一类细胞的细胞壁功能都是由其特定的组成和结构决定的。

第二节 细胞膜

一切活细胞都有一层质膜。在细胞内，除微管、微丝、核糖体、细胞核中的核仁与染色质外，其余的细胞器均被膜包裹着。按照所处位置，细胞膜可分为两类：一是包裹整个细胞的膜叫质膜（plasma membrane），二是包裹各种细胞器的膜叫内膜（endomembrane），或内膜系统。据测定，膜的干重占原生质干重的70%~90%。

一、细胞膜的组分

细胞膜（cell membrane）的主要成分是脂类、蛋白质。此外，且含少量的多糖、微量的核酸与金属离子，以及水分。在膜中脂类起“骨架”作用，蛋白质决定膜功能的特异性。在大多数的膜中，脂类与蛋白质的比例约为1:1，但在高脂膜（如圆球体膜）两者的比例可达4:1，而在高蛋白膜（如线粒体内膜）其比例为1:3.6。

（一）膜脂

在大多数细胞膜中，脂类含量约占膜干重的50%。细胞中95%以上的脂类集中于膜。构成植物细胞膜的脂类有磷脂、糖脂、硫脂和甾醇。在此主要介绍磷脂和甾醇。

1. 磷脂（phospholipid） 以甘油为骨架，此外还有2分子脂肪酸、1分子磷酸、1分子胆碱（或其他物质）的残基。在高等植物的细胞膜中磷脂有磷脂酰胆碱（phosphatidylcholine）、磷脂酰肌醇（phosphatidylinositol）、磷脂酰乙醇胺（phosphatidylethanolamine）、磷脂酰丝氨酸（phosphatidylserine）和磷脂酰甘油（phosphatidylglycerol）。业已查明，组成质膜与内质网膜的磷脂是磷脂酰胆碱，线粒体膜的磷脂是磷脂酰丝氨酸，叶绿体片层膜的磷脂是磷脂酰肌醇和磷脂酰甘油，还含硫脂（亦称磺酸脂）。

需要指出的是，磷脂中的2分子脂肪酸，通常其中1分子是饱和的，主要是硬脂酸（18:0）和棕榈酸（16:0）；另1分子往往是不饱和的，主要为油酸（18:1）、亚油酸（18:2）和亚麻酸（18:3）。不同类型的植物，磷脂中两类脂肪酸的含量不同。例如，抗热性强的植物，膜脂中饱和脂肪酸含量较高，有助于高温下保持膜的稳定性；耐寒性强的植物，膜脂中不饱和脂肪酸比例较大，而且不饱和程度（双键数目）亦高，有助于低温下保持膜的流动性。

2. 甾醇（sterol） 又名固醇，植物细胞的固醇含量低于动物细胞。在高等植物质膜中的固醇含量高于内膜。构成细胞膜的固醇主要是 β -谷甾醇和豆甾醇。据研究，固醇的作用可能对细胞膜脂类的物理状态有一定的调节作用。在相变温度〔引起生物膜发生相变（液相—液晶相—凝胶相）的温度〕以上时，固醇可抑制脂肪酸链的旋转异构化运动，降低膜的流动性；在相变温度以下时，固醇又可阻止脂肪酸链的结晶态出现。Lyons等人指出，喜温植物在温度降至膜脂发生相变的温度时，膜脂由液晶态转变为凝胶态，致使膜发生收缩，于是在膜上出现龟裂的通道而使膜的透性增大，造成离子外渗，破坏细胞内的离子平衡。

（二）膜蛋白

细胞内约有20%~25%的蛋白质参与膜的结构。已经证实，构成膜的蛋白质基本上是