植物细胞生理学

黄祥辉　编

华东师范大学生物学系
植物生理教研室
一九八四年七月

目　　录

绪　　论

一、细胞生理学的意义

细胞不仅是生物的构造上的，或称形态学上的单位，同时也是生理学上的单位。因为单细胞生物的一切生理活动均可发生在这一个细胞之内；多细胞生物的生理活动则发生在组成这个生物的每一个细胞之内，只是由于不同程度的分工与协调，而综合表现出整个个体的生命现象。所以要了解个体的生理现象，必须明瞭细胞内的生理现象。

植物细胞生理学是研究植物细胞生命活动的学科。细胞的生命活动包括新陈代谢、生长、运动、生殖以及感应性等。

1．代谢

细胞内各种化学与能量变化的总称之为新陈代谢。构成细胞的生命物质，并非恒定不变，而是在不断地进行化学变化的。凡是由分子量较大的有机物转变成分子量较小物质的过程，称为分解作用。反之，由简单物质结合成为分子量较大的物质的过程，称之为合成作用。在物质变化的过程中，还包含着能量的变化。在大分子量物质分解为小分子量的物质时，会将其所含势能转变为动能或热。在另一方面，当小分子量物质质进行合成时，则需要消耗能量。

2．生长

在适宜的条件下，细胞会不断地增加其组成物的量，导致细胞大小和重量的不可逆地增加，这个过程就称之为生长。在细胞生长过程中，细胞内的细胞器的大小和数量也会随之发生变化。

3．感应性

细胞可因受外界环境的刺激而发生反应称之为感应性。外界的物理的或化学的因素都能刺激细胞。各种细胞的感应性并非相同。在动物细胞中，神经细胞比骨骼细胞有较强的感应性；在植物细胞中，含羞草的敏感细胞比一般细胞有较强的感应性。各种细胞因刺激而兴奋的表现方式也是不同的。在动物细胞中，如肌肉细胞兴奋时发生收缩，而神经细胞则形成神经冲动；在植物细胞中，如轮藻细胞受电刺激，会使原生质流动停止。

4．运动

细胞具有运动的能力，只是各种细胞的运动程度有极大的差异。如

白血球可作变形运动，肌肉细胞作收缩运动。植物细胞中，因受细胞壁的限制，其运动表现得极为缓慢，但原生质流动却十分明显。如在丽藻细胞中的原生质回旋运动，运动速度可达每秒钟1微米，但在南瓜茎刚毛、紫竹梅雄蕊花丝毛中，细胞质流动无一定的方向性。

5．生殖

当生物体生长到一定程度时，常另行产生新的个体，藉以延续种族的生命。但个体的生殖是基于细胞的生殖，即细胞分裂。在单细胞植物中，原生质不能再膨大时，即分裂为二，各自独立，这是最简单的生殖方法。但多细胞植物，具有生殖能力的仅限于一些特殊的生殖细胞。在多细胞植物的体细胞中，当某体细胞离开了原来的细胞群而游离出来，在适当的条件下，也可恢复分生能力，经脱分化和再分化而发育成新的个体。

6．衰老

细胞具有一定的寿命，当它生活到一定时期，可因内、外因素的影响而发生衰变，这种终止其生命活动的衰变过程就是植物细胞的衰老。衰老受外界因素的影响，但也受基因组的控制。

二、细胞生理学在生物学发展中的作用

由于细胞生理学的发展，已证明了细胞的性质是可以根据物理学和化学的原理加以解释。如细胞中物质和能量的利用与转化，遵守物理学领域的能量与物质守恒定律。

各种生物的细胞机能、细胞器及其组成的显著的类似性的确定，是细胞生物学的另一贡献。许多细胞器为不同的细胞所共有，并具有相同的化学结构与机能。例如膜、核、线粒体以及微体等，都是生物界最古老的同源结构。细胞的许多化学组成也具有普遍性，这不仅蛋白质、脂肪和碳水化合物是如此，就是一些具催化作用的物质也是如此。如维生素B_1存在于所有生物中，并构成酶系统的一部分，参与象丙酮酸这样普遍存在的代谢产物的转化过程。又如将氢从脱氢酶传给某种受氢体的黄素蛋白，也是无所不在的，在最原始的嫌气性细胞中可能即已存在。

下面再来谈谈植物细胞生理学在植物生理学中的地位和作用。

从1978年起，植物生理学年鉴的目录分类出现了一种新的方法，即分为代谢中的分子活动（包括蛋白质合成、光合作用、固氮等），细

胞器与细胞（包括叶绿体、线粒体、核、生物膜、渗透调节、传导等），组织、器官和整体植物（包括极性、器官形成和形态建成等），群体与环环境（包括遗传控制、植物的生产力等）。这反映了植物生理学在四个水平上的工作，即分子，细胞和细胞器，组织、器官、整体、以及群体与环境。植物细胞生理学即反映了在细胞和细胞器水平的研究。而从细胞水平上来研究植物生理学有很大的优越性，一方面它可以起着承上启下的作用，另一方面又由于细胞是植物的基本生理单位，它含有某种植物的全部遗传信息，因而在这个水平上进行研究，既有代表性，又很少受外界环境条件的影响。因此，在美国一些大学开设植物细胞生理学已多年了，这也反映了植物生理学的科研和教学的发展趋势。

主要参考文献

〔1〕殷宏章（1979）：植物生理学通讯，1979(1)：45~47

〔2〕Giese，A. C.（1973）：Cell Physiology W. B. Saunderscompany.

第一章　细胞原生质的胶体性质

细胞的许多重要生理现象，与原生质的胶体性质密切有关。因此，原生质的胶体性质问题，是细胞生理学中十分重要的一个问题。

一、均匀系与不匀系

均匀系是指在一物质体系中，其任何一部位皆有均匀之性质。如葡萄糖水溶液，糖分子在水溶液中其各部分均匀分布，均匀系一般仅具一相。

不匀系是指在一物质体系中，有二个或二个以上相同时存在。例如油与水的混合物，有二个相。在此不匀系中，油称为分散相，而水称为连续相或分散媒介。

在自然界中，不匀系有下述几种组合类型（表1－1）。

表1－1　不匀系的组合类型（Giese 1968）

分散相	连续相		
	气体	液体	固体
气体	—	肥皂泡沫	轻石
液体	雾、烟雾	乳状液	胶冻
固体	烟	悬浮液	红宝石
		胶体	
		溶液	

二、胶体系统

在一个不匀系中，当其分散相的颗粒直径在1～100nm范围时，这种不匀系称为胶体系统。

早在19世纪，Thomas Graham（1805～1869）曾观察过一些些物质的溶液。发现蛋白质、多糖、单宁和胶（gum）的溶液不能通过扩散而透过羊皮纸和动物膜，而糖和盐类的溶液则可以透过。他把前者称之为胶体溶液，而把后者称为晶体溶液，简称溶液。

晶体溶液的分散相，其颗粒直径小于1nm，呈原子或分子状态，目前很难直接观察到，如葡萄糖，盐类所成的溶液即属之。

胶体溶液的颗粒通常为分子或分子团，其形态可在电子显微镜下观察到。由分子聚成的颗粒常称之为胶粒。

在不匀系中，如分散相的颗粒大于100nm时，则成为悬浮液或乳

浊液，而且能在普通光学显微镜下观察到它们的形状。悬浮液的分散相为固体，而乳浊液则分散相与连续相均为液体。

各种不匀系颗粒的大小见表1－2。

表1－2　各种不匀系的颗粒大小（Giese 1968）

颗粒大小（cm）	物质状况	多相系名称	可见状态
10^{-8}	原　子	溶　液	不可见
10^{-7}	分　子		电　镜
10^{-6}	分子团	胶　体	电　镜
10^{-5}			电　镜
10^{-4}		悬浮液与混浊液	普通光镜
10^{-3}			普通光镜
10^{-2}			普通光镜
10^{-1}			肉　眼

胶体溶液的连续相为液体，故又称为胶溶液。胶溶液可分为二类：

㈠疏液胶体

通常由金属，硫化物或银的卤化物所成的胶体溶液。由于疏液胶体的分散相与连续相之间无亲和力，而且分散相颗粒常具电荷，因此，只要加入少量电解质即可引起分散相颗粒的凝聚和沉淀。这种沉淀是不可逆的。

如连续相为水的疏液胶体，则称为疏水胶体。

㈡亲液胶体

如蛋白质或淀粉所组成的胶体溶液。由于亲液胶体的分散相颗粒和连续相之间具有亲和力，故比较稳定。对亲液胶体，须加入大量的电解质方可引起分散相颗粒的沉淀。但这种沉淀可因加入连续相而消失，即恢复亲液胶体的状态。可见，这种沉淀是可逆的。

亲液胶体的连续相为水时，则称之为亲水胶体。亲水胶体的分散相颗粒除具有电荷外，在其颗粒四周还有水分子围绕，称为水化作用。如果加入去水化剂，会使沉淀发生。

三、细胞是多相的胶体系统

在历史上，曾有许多种学说用来解释细胞的生命物质的构造，如：

网状说：生命物质为纤维状；

粒状说：生命物质为颗粒状系统；

泡沫说：生命物质为气泡状。

但是这些学说都不能完善地解释细胞的生命物质的构造。直到1925年Wilson提出胶体学说来解释细胞生命物质的组成，并且逐渐为大家所接受。

通常认为，任何一种用来解释细胞物理化学构造的学说都必须能说明下列问题：

1．它的外形有周期性的变换；

2．有粘性的变化；

3．许多化学反应能在单一细胞内进行而又不会相互干扰；

4．细胞内的生化反应能在常温、常压下进行，但在细胞外时，这些反应需要在较高的温度和压力下才能进行。

早期的研究证明，构成细胞的基础物质具有粘性、丁德尔现象、带电性和凝固性等胶体性质。近代新技术的应用，进一步证明了细胞的胶体性质，表现在：

1．光学和电子显微镜观察细胞质表明了它具有胶体的连续相和分散相，连续相通常被称为透明质，分散相是各种不同大小的细胞器和高分子，特别是核糖体和酶分子，它们具有成体系统颗粒的大小，在一个细胞中又具有10^8～10^9个的巨大数量（表1－3），这是构成细胞质胶体系统的主要物质基础。而这些如此巨大数量的生命颗粒，又为占细胞干重70～80％的生物膜，如内质网、高尔基体、各种大小的液泡、各种细胞器所分隔，成为细胞内的区域化，从而使细胞内的各种生化反应同时进行而又相互不干扰。

表1－3 典型植物细胞中各种细胞器的数量和大小

细胞器	细胞器直径	每一细胞内的数目
核	50～20μ	1
叶绿体	5～20μ	50～200
线粒体	1～5μ	500～2000
核糖体	25nm	$5\sim50\times10^8$
酶分子	2～110nm	$5\sim50\times10^8$

2．高压电镜和荧光免疫显微技术证明，在细胞质中存在纵横交错的网络状的细胞骨架系统（由微管、微丝、居间纤维、微梁等构成）。这种细胞骨架系统，可随着细胞生命活动的进行而装、拆。这些网状的细丝可以使细胞器和胶粒位置保持相等稳定而又可发生变化。

总之，由于各种不同的分散相同时存在，从而使细胞质成为一个变化着的多相胶体系统。

四、布朗运动

1828年，植物学家Robert Brown 用显微镜观察悬浮于水中的花粉，发现花粉粒在进行摇摆运动。Brown开始原为是由于花粉是活的原因，但他后来检查死的花粉和孢子，亦能进行同样的运动，显然此现象与生命与否无关。现在已知，任何直径4～5μ的颗粒，若悬浮于液体中均会显示此种运动，通称为布朗运动。

布朗运动是溶媒分子动能活动（Kinetic activity）所引起的。分散相的颗粒若悬浮在水溶液中时，每一颗粒会遭到不同方向的水分子的连续撞击。若颗粒的某一侧受到的撞击较它侧为强时，则颗粒产生运动。如果在次一瞬间，颗粒从其它方向受到较大撞击时，其运动方向立即改变。在这种情况下，悬浮于溶液中的颗粒产生无定向的摇摆运动。如果温度增加时，溶媒分子的动能也增加，布朗运动的速度即增快。

生活细胞的细胞质的颗粒具有布朗运动，布朗运动可保持胶体颗粒悬浮而免于因重力的作用而下沉。此外，从它的运动速度可以测定其粘性。

五、细胞质的粘性

㈠粘性的定义与测定

粘性为分子间互相滑动时所引起的摩擦，故又称为内部摩擦。液体愈粘滞，流动愈慢，粘性愈大。胶体溶液的粘性受温度的影响，当温度增加时，则粘性减小。

粘性的单位为泊（Poise），其定义为使相距1厘米之两平行液体面保持每秒1cm 的速度差滑动时，一平方厘米面积需力的达因数。如水在25℃时，其粘性为0.00895 达因／厘米。

如以η表示粘性系数时，则可用下式计算：

$$\eta = \frac{\pi P r^4}{8VL} t$$

η＝粘性系数　　r＝微管的半径　　P＝压力

t＝体积V的液体，在长度L的管中流下所需时间

如测定原生质的粘性，还可用下列爱因斯坦方程式计算：

$$\eta = \frac{RTt}{D_x^2 N 3Ta}$$

式中：R＝气体常数　　T＝绝对温度　　a＝小粒的半径

N＝Avogedro 常数

D_x＝小粒进行布朗运动在t时间内所经的距离

细胞质内蛋白质溶液的粘性，除受温度影响外，还与蛋白质分子的形状、大小有关。一般长形分子较圆形分子粘性要大。

各种生物体细胞质的粘性也有不同（表1－4）。

表1－4　若干生物体细胞质的粘性系数

生物体	粘性系数
草履虫	50
粘菌	9～18
变形虫	2～14
神经纤维	5.5
轮藻	10
海胆卵	7
车轴藻	8

(二)细胞质粘性的改变

1．粘性的正常改变

细胞质的粘性与代谢活动有密切关系。一般粘性低时，生理活动较旺盛；而粘性高时则反之。如在休眠的种子中，其细胞的粘性甚高，且呈坚硬的凝胶状态。在同一活细胞中，细胞质外围的粘性与细胞内部的粘性也有较大的差异。

在细胞进行有丝分裂时，细胞质的粘性也在作周期性的改变。通常是是在前期和中期粘性较低（利于染色体的运动），而在后期和末期粘性较高。

2．粘性的诱导改变

由外界因素引起的粘性的改变，一般要通过细胞原生质基质中蛋白

质分子结构键起作用的。

Frey—Wyssling(1953)在关于原生质中结构键的性质的论文中，曾假定4种主要类型的分子结构键存在于原生质基质的蛋白质分子间(图1—1)：

(I)分子间互相作用的无极力：是一种类似于把石蜡结晶分子保持在一起的力。蛋白质中属于这一类型的键是由甲基或相邻分子的其它巯水基交错构成的。蛋白质中的这种键正如石蜡一样，很容易受热作用而被破坏，因键能仅有1卡／克分子左右。

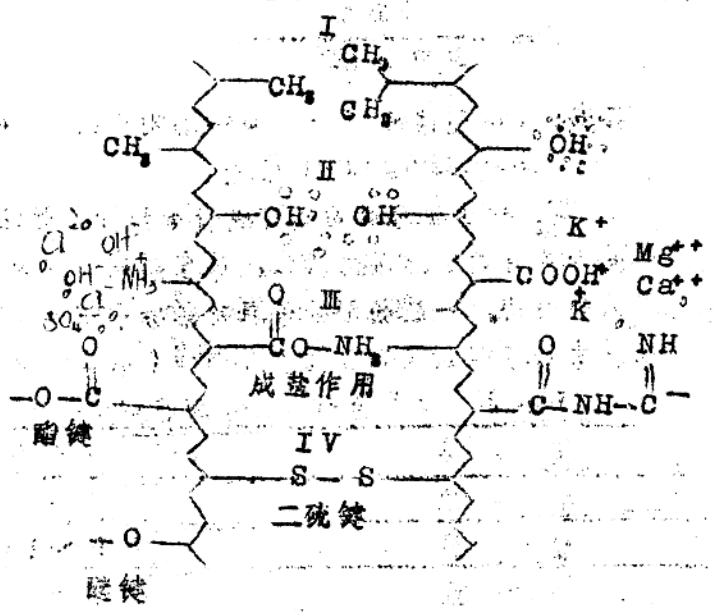

图1—1 蛋白质中的四种主要类型的结构键

(II) 分子间互相作用的静电力：是由于相邻蛋白质分子借残余价互相吸引而产生的氢键，这种键在中度加热影响下发生破坏，因键能可达2～10千卡／克分子。

(III) 有极价键：例如形成盐键或酯键。这种键比前两种强，并且不受热的破坏。

(IV) 能够形成小桥的无极价键：如二硫键，这也是一种相当稳定的键，键能可达62千卡／克分子。

如果由上述各种键将原生质分子结合在一起，则可预计，原生质的粘度随某些键的破坏而减小，随某些键的形成而增加。由于这些键对外界环境条件，如热、PH、氧化还原剂等很敏感，因此这些条件的变化，会对原生质的粘性发生影响。分述如下：

1．温度

温度对粘性的影响是较复杂的，通常是随着温度的升高，某些键裂

开，粘性下降。但 Heilbrunn 发现变形虫的粘性在低温时很高；当温度升高到12.5～19.2℃时，粘性下降到相当低的水平；但进一步升高温度，粘性又增加，在21～26℃之间出现平稳；可是温度再升高时，粘性重新下降，在30℃达到最低水平；如果温度再升高，则由于蛋白质被热损伤，粘性又显著增加。

根据 Frey—Wyssling 的假说，当轻度加热时，大概是破坏了决定分子间相互作用的无极键；但当温度超过20℃时，开始产生另外的过程，在分子结构中连接亲水链的那些部位发生脱水作用，因而引起原生质的某种凝缩，粘性升高；但是与此同时，无极键继续破坏，而且在25℃时，这种破坏的意义比在热作用下由于分子脱水而同时引起的凝缩趋势的意义要大；进一步的升温可能重新引起粘性的增加是由于原生质蛋白质的脱水作用具有优越作用。在温度的生理区范围内，热大概不能作用于有极连接键。

2. 水合作用可降低原生质的粘性。

3. 电解质

通常是单价金属离子降低粘性，而双价金属离子增加粘性。但也有例外，如 Ca^{++} 有助于胶溶而使粘性下降。

4. 氧合作

厌气性生活一般引起原生质粘性的下降，这是由于缺氧时，会使蛋白质上的二硫键还原为硫氢键，因而破坏了二硫键，以致使粘性减小。此外，在无氧代谢时，氧的不足也可引起有机酸的形成，而以此种方式形成的氢离子能破坏蛋白质侧链上的盐键，也造成粘性的下降。

5. 渗透压

高渗溶液可以增加原生质的粘性，这可能是由于胶体质点间的距离因失水而缩短，从而加强了质点间的键。另一方面，低渗溶液引起相反的效果是由于大量的水使质点彼此分开。

六、胶体表面的荷电性

在细胞溶胶中，蛋白质大分子胶体总有游离的氨基（碱性）和羧基（酸性），于是造成蛋白质胶粒具表面电荷。而且在细胞中，最常见的是具负的表面电荷。

胶体表面上的负电荷有吸引水分子的正极的趋势，也能吸引溶解的

阳离子，而且这些阳离子本身也是水合的，于是就加溶到胶体表面上的水层中。也就是说，带某种表面电荷的胶粒外，还具有一层带相对电荷的离子。这种胶粒表面电荷的排列称为双电层（图1－2）。

上述带负电荷相互排斥而又具有水层的胶粒不会沉降下去。但是，当加入某些亲水的液体，如乙醇和丙酮以除去水层，又加入过量的电解质以中和电荷，于是胶体颗粒就会彼此接触，附在一起，并沉降下来，这一过程称之为絮凝作用。

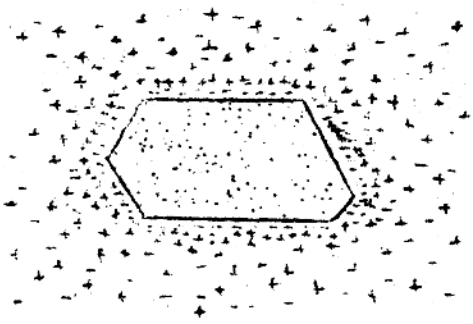

图1－2　带电荷的胶体颗粒周围离子分布的双电层。紧贴着颗粒表面的电荷代表表面电荷，这些通常是负电荷，但有三处为正电荷所打断（Salisbury & Ross 1969）

如果用阳离子来中和胶粒表面负电荷，可以明显地看出，不同的阳离子效果不同，其中以铝离子最有效，而Li^+效率最低。如果将它们按序排列，就构成Hofmeister 序列或离子促变序列：

$$Al^{+++} > H^+ > Ba^{++} > Ca^{++} > Mg^{++} > K^+ = NH_4^+ > Na^+ > Li^+$$

加入电解质而引起絮凝作用的过程通常称为盐析。这一过程常用来使蛋白质从溶胶中絮凝出来而又不使之变性。通常用$(NH_4)_2SO_4$作为盐析的材料，其原因部分是由于它的溶解度大。

胶体粒子因带电荷，在电场中能向相反的电极移动，这就是电泳。由于各种蛋白质分子等电点不同，故在某一PH 时，其所具有的静电荷亦不同，因此在一电场中移动的方向和速率也不相同。可以利用这种方法将各种蛋白质分子分离。

蛋白质分子表面带电荷，在生物学上极为重要。许多生化反应及生命现象都与这种性质有关。如酶与底物的结合，抗原与抗体，膜的选择性透过等。

七、胶体系统的界面积

胶体系统的一个重要性质是其分散相颗粒微细。如果一个颗粒体积不变，如将此颗粒切成的小块愈小，则其总表面愈大。如一个$1cm^3$的