

植物生理学

(供植物专业学员学习讨论用)

云南大学生物系遗传植物生理室编

一九七五年二月

目 录

绪 论	7
一 植物生理学的目的和任务	7
二 农业生产的发展是植物生理学发展的基础	8
三 植物生理学的研究方法	9
第一章 植物的水分代谢	12
第一节 水分的生理作用	12
第二节 植物对水分的吸收	13
一 细胞对水分的吸收	13
1. 扩散与渗透现象	13
2. 细胞的渗透压和吸水力	14
3. 主动的和非渗透的细胞吸水	18
二 根系对水分的吸收	19
1. 根系的生长和分布特性	19
2. 根系吸水的动力	20
3. 环境条件对根系吸水的影响	23
第三节 蒸腾作用及其生理意义	24
一 蒸腾作用的概念	24
二 影响气孔蒸腾的环境因素	27
1. 太阳辐射	27
2. 温度	28
3. 湿度	28
4. 风速	28
三 蒸腾作用的生理意义	29
第四节 植物体内水分的运输	31
第五节 水分代谢和农业生产	32
一 干旱对植物的危害	33

二.	植物的抗旱性	34
三	水过多对植物的危害	34
四	合理灌溉与作物生长	35
第二章	植物的矿质营养	39
第一节	植物生长必需的矿质元素及其生理作用	39
一.	植物体含有的矿质元素	39
二.	植物生长必需的矿质元素	40
三.	矿质元素在植物生活中的作用	41
四.	植物缺乏各种矿质元素的营养诊断	48
第二节	植物吸收矿质的动态	50
一.	植物细胞的选择透性	50
二.	根系对矿质的吸收转化与作用	52
三.	植物的根外营养	55
第三节	植物的氮素同化作用	56
一.	植物利用那种状态的氮	56
二.	氮化合物在植物体中的转化	59
三.	土壤微生物的固氮作用	59
1.	共生的固氮细菌——根瘤菌	60
2.	非共生固氮细菌——巴氏固氮梭状芽胞杆菌	61
3.	固氮的生物化学	62
第四节	外因与植物养料吸收的关系	63
一.	温度	63
二.	供氧情况	64
三.	土壤pH值	64
四.	土壤盐分过多	66
五.	光	66

第三章	植物的光合作用	68
第一节	光合作用器官——叶绿体	69
一	叶绿体结构	69
二	叶绿体色素	71
三	叶绿素的化学性质和光学性质	72
四	叶绿体的更新及其条件	74
五	光合作用的意义	75
第二节	光合作用机制	78
一	光合作用的二重性	78
二	水的光解，光能转变成化学能	79
三	二氧化碳的固定和还原	84
四	光合作用的产物	88
第四节	外界条件和内部因素对光合作用的影响	93
一	光照条件	93
二	二氧化碳浓度	95
三	温度	96
四	营养元素	97
五	叶中的含水量	98
六	植物年龄	98
七	光合作用的昼夜变化	99
第五节	提高光能利用率的农业措施	100
一	合理密植	100
二	间作套种	101
三	藻类的培养	102

第四章	植物的呼吸作用	104
第一节	植物呼吸作用的具体表现及其生理意义	104
第二节	测定呼吸作用的方法及应用	105
第三节	植物呼吸的全过程	107
一	葡萄糖的酵解	108
二	丙酮酸的氧化	108
三	丙酮酸的无氧分解(发酵)	111
四	葡萄糖的直接氧化途径	112
五	呼吸酶类	113
六	呼吸作用中能量的产生	114
七	光呼吸(羟基乙酸的氧化途径)	116
第四节	掌握呼吸作用的特性为农业生产服务	117
一	控制果实的呼吸以延长贮藏时间并保持品质	118
二	干、净与低温是保藏好粮食种子的主要条件	119
三	大田作物的呼吸作用	120
四	呼吸作用与抗病的关系	121
第五章	植物体内有机物质的转化与运输	123
第一节	有机物质的转化	123
一	有机物质的转化在植物生活中的意义	123
二	淀粉、脂肪、蛋白质的代谢	124
第二节	有机物质的运输	135
一	有机物质运输的途径和方向	135
二	有机物质运输的速度与形式	139
三	作物不同生育期和叶片光合产物的分配	140
四	物质运输的机制问题	142

第三节	外界条件对植物体内有机物质的转化	144
	运输的影响及其在生产上的应用	144
一.	矿质元素	144
二.	温度	145
三.	水分	145
四.	激素	146
第六章	植物的生长和发育	148
第一节	种子的发芽	148
一.	种子的萌发生理	149
1.	水分	149
2.	氧气	150
3.	温度	150
二.	种子的休眠	151
1.	种皮	151
2.	胚的成茎过程	152
3.	萌发抑制物质	152
第二节	植物的生长	152
一.	植物生长的节律性	152
二.	植物激素及其对生长的影响	154
1.	生长素	154
2.	赤霉素 (920)	158
3.	激动素类	159
4.	乙烯激素	160
5.	脱落酸	160

三.	环境条件对生长的影响	170
1.	光照	172
2.	温度	170
3.	水分	173
4.	其他	173
四.	植物的抗寒性	174
1.	冻害	175
2.	寒害	176
五.	植物各部分器官生长的相关性	178
1.	根与枝叶	178
2.	主茎与分枝	179
3.	营养器官和生殖器官	180
六.	植物运动	181
1.	向性运动	182
2.	感性感动	185
第三节	植物的发育	186
一.	植物发育的一般概念	186
二.	春化现象(温度对发育的影响)	187
三.	光周期现象	190
四.	其他对发育的一些学说及其评价	194
五.	植物的有性过程	197
六.	果实和种子成熟时的生理变化	200

绪 论

一、植物生理学的目的和任务

众所周知，如果把一粒种子播种在土壤里，它会吸水发芽，长出根茎、叶的幼苗，由幼苗逐渐长大为高大的植株，最后开花结果形成新的种子。植物生理学就是研究植物生命过程中，植物体内部生活活动规律及其与外界环境条件的关系。並人工控制这种生活活动，提高植物的经济产量，达到为人类服务的目的，这就是植物生理学的基本任务。

在植物体的生活活动中，有物质的转化、能量的转化和形态的转化与变化，並且这三种变化是有密切联系的，多半是同时产生。例如植物进行光合作用过程时，把无机物变为有机物，同时又把太阳能变为化学潜能，並且光合作用产物又是生长发育的基础。这些转化过程不同的植物不尽相同，同一植物在不同发育时期也不同。因此植物体内各种生理过程及其相互之间的矛盾统一关系是极其错综复杂的，变化的、发展的。什么才是它的规律性的关键呢？毛主席教导：“对立统一规律是宇宙的根本规律”。植物体内同化和异化的对立统一规律即新陈代谢才是植物体内生活活动的根本规律。

植物与环境是互相联系互相制约的统一体。植物生长需要适当的土壤条件、和空气条件。如绿色植物必须有水、 CO_2 、光线和适当的温度，才能进行光合作用。有的植物只有在一定的条件下才能生活。例如三叶橡胶树可以在热带生长，而不适应昆明的条件。反之，植物的生活活动又可改变环境条件。例如森林植物的蒸腾作用调节空气中的湿度和温度；豆科植物增加土壤中的氮素。植物“居住”在地球上的环境条件是极其复杂的。这就决定着植物与环境之间关系的复杂性。我们如何着手来分析和认识它的规律性呢？毛主席说：“唯物辩证法认为外因是变化的条件，内因是变化的根据，外因通过内因而起作用”。这就指出要研究外界环境因素如何对植物体内的生活活动起作用，探索其规律性。

研究植物生理学的目的是什么呢？在我国社会主义制度下，科学是与生产相结合的，科学必须为生产服务。植物生理学必须为农业生产服务，改进农业生产技术，提高作物的经济产量。这就要求掌握支配植物的生活活动，培育出更多更好的新品种，创造作物的最佳生活条件，不断提高产品的质和量，满足社会主义建设的要求。

二、农业生产的发展是植物生理学发展的基础

农业生产的发展与植物生理学的发展应该是辩证统一的关系。农作物栽培所积累的生产经验、提高到理论上分析，是丰富和充实植物生理学理论的源泉，同时又提出了一些新的问题需要解决，刺激了植物生理学深入的研究；反之，植物生理学又为农业生产提供理论依据，是农业生产的理论基础之一。因此二者的发展是相辅相成有联系联系关系的，同时也受当时科学水平和哲学思想的影响。

自从人类开始进入农业社会，从农业实践中就积累了植物生存条件和发酵方面的知识。根据甲骨文记载，我国殷人重视土壤条件，並已知利用发酵原理，有了酿酒和贮酒技术。在春秋战国时候，由奴隶社会开始进入封建社会，学术思想活跃，百家争鸣，农业生产有较大的发展，劳动人民对土壤对农作物生长的影响及如何调节有了更精细的说明，並提出了适当的技术措施，但后来由于封建统治阶级忽视科学不与残酷剥削和压迫，阻碍生产的发展，而而欧是权威，使生产和科学的发展停滞不前。

18世纪和19世纪初叶，首先是欧洲，由于农业中封建主义的崩溃，新成长的资本主义经济对农业生产提出了更高的要求；同时，由于化学和物理学都有飞跃的发展，这样就推动了植物生理学的研究工作。这时不只是研究土壤的营养，进一步确立了绿色植物生存的主要营养来源是大气环境。不过只是植物吸收了那些物质，而忽略了吸收的物质在植物体中的转化，研究仍是片面的，但是为植物生理学奠定了良好的基础。

19世纪是植物生理学的成长阶段。植物营养研究迅速发展 and 扩大，

又研究了其他的问题生理，因此使植物生理发展成为一门独立的科学，是当时生物学、化学同农业发展中的产物。可是，当时科学的指导思想，也反映了机械唯物论的观点。

从20世纪开始，农业生产需要解决合理施肥、合理灌水等问题，需要培育出大量优质高产的良种，因此推动了植物生理学各个方面的研究，近60年未获得辉煌的成就。不过在资本主义社会，受社会制度和思想方法的限制，植物生理学有脱离农业生产实践的现象。

我国劳动人民在悠久的农业生产中，总结而丰富的植物生活知识，植物生理的科学研究也有一定的成就。但是长期受封建军阀和买办资产阶级的统治，生产和科学的发展都受到极大的阻碍。

解放后，在党和人民政府的领导下，对农业进行了社会主义改造，农业生产是大大地发展了，农业发展纲要提出四化的奋斗目标，做到科学种田。为农业生产服务的植物生理学也得到了相应的发展。1951年中国科学院就成立了植物生理研究室，53年扩大为植物生理研究所，56年成立了北京植物生理研究室，综合大学生物系和农林院校一般设立了植物生理教研组。专业队伍不断成长和壮大，研究经费充裕，设备日渐完善，研究工作得以顺利进行。更重要的是党和政府给我们指出了科学研究方向，号召我们科学必须为国民经济服务，理论必须联系实际。我们相信，在伟大领袖毛主席和党中央的正确领导之下，我国社会主义农业和植物生理学的发展，一定有光辉灿烂的前景。

三、植物生理学的研究方法

植物的生命活动是一种高级的物质运动形式，就是一个极普遍的现象也包含着极复杂的过程，只用一种简单的方法是解决不了问题的，需要几种方法的综合剖析。

植物生理学是一门实验性的学科，要採用实验方法（物理的、化学的、生物的）开展研究工作。当探索生产过程中或自然界中某一个问题时，常常需要在人工能控制的条件下，排除次要无关的因素，改变一个条件，使用实验仪器和测量工具，探讨个别生理变化或某些局

即变化。也可在自然条件下，测定几种环境因素变化的规律与植物某一生理现象变化的关系。

近些年来，植物生理学的研究，使用了生物化学和物理学的一些先进技术，如利用示踪原子、差示热分析法、电子显微镜和紫外光显微镜、分光光度计、色层分析法、电泳法、极谱法等，使调查植物的生命活动向纵深方向发展。进入细胞水平、亚微结构水平，甚至分子水平。另外，人工气候室日益完备，例如上海植物所的人工气候室，可以控制温度、空气湿度和成分、光线强度和光质，以至降雨、降雪，呼风唤雨，颠倒昼夜和季节，使试验的气象环境密切符合试验的设计和要 求，更完善地控制植物的生命活动，使试验结果更加准确。因此现在逐步揭示出生理过程的一些细微变化。还要注意，我们採用物理、化学的先进技术，只是帮助分析研究植物的生活过程和生命现象，而不是用植物做材料去研究物理学和化学。这二者是有差别的，因为有机体内的物理化学过程与无机介质的物理化学过程不完全相同。正如恩格斯所说：“生理学当然是有生命的物体的物理学，特别是它的化学，但同时它又不再专门是化学，因为一方面它的活动领域被限制了，另一方面它在这里又升到了更高的阶段”。因此，如果捨本逐末，根据一些物理化学数据是不能解释清楚生命现象的。

用实验法研究植物生理，说出的趋势是：1) 由定性逐渐转为定量研究，用精确的数据表示；2) 由静态逐渐转为动态的研究，研究植物生命活动的变化。

用实验法只能研究植物的某一部分或某一段时期的一种生理活动。而植物各种生理过程是互相联系的一个整体，在生长发育过程中也是不断变化的。因此随单一的一个生理过程分析之后，需要做综合性的工作，从整个植物的生活状况观察某一生理过程，意即不是孤立的观察某一生理现象，而是要从整体出发，才可能有正确的认识。值得注意的是植物有整体各个部分，各个生理过程的总和，并不等于整个植物体的生活过程。因此要分析各生理过程相互之间的关系和植物与环境的相

第一章 植物的水分代谢

毛主席教导我们：“水利是农业的命脉”。水是农业“八字宪法”中的主要因素之一。水分过多或缺乏对植物的生命活动都是不利的，严重时甚至还会引起植物的死亡。因此研究植物的水分代谢主要解决栽培植物合理灌溉的问题，有非常现实和主要的实践意义。

第一节 水分的生理作用

从植物的进化来看，陆生植物是由水生植物进化而来的。由于水生植物的生存条件，就决定了它的细胞必需为水所饱和状态。陆生植物也保持这个特性。要求含有大量的水分，才能进行生理活动。

水生植物生命活动过程究竟起什么样的作用呢？首先，有生命的植物体中，水是最多、最主要的成分。在正在生长的组织中平均含90%的水。一株白菜至少含35%以上的水。胡萝卜看来似乎只有木质性的外表，可是大部分还是水，水占约88%。叶菜类不像树有坚硬的骨骼，依靠水的压力保持植株各部分挺立，有利于光合作用和淀粉的生理活动；如果失水过多，植株萎蔫，在细胞内部，进行着生命的基本的活动，水是一个不可少的要素。水是原生质的主要组成成分之一，原生质的胶体状态，因含水量的多少而改变。含水量较高时原生质呈溶胶状态，代谢活动较旺盛。当缺水时，原生质胶体发生凝固，生命活动减弱，甚至停止。植物向外界吸收养料和物质在植物体内的运输，必须在水为溶媒。植物体内的生物化学变化如呼吸作用，有机物的合成和分解，离子和气体的交换等必须以水为介质才能进行。水作为原料直接参加某些生物化学反应，例如光合作用中水^和二氧化碳合成碳水化合物。

此外，水的特殊物理化学性质对植物有利。如较高的比热和汽化热，较高的导热性有利于散发热量和保持体温，不易受外界气温的剧增或骤降而引起体温的剧烈变化，而影响正常的生命活动；水有很大的表面张力，对于吸附和溶质的运输有着重要的意义；水又能让可见

光和紫外线通过，对光合作用有利；水具有很高的介电常数，对植物的一般化学活动有影响；水分子表现明显的极性，决定了多数化合物的水合现象，使原生质亲水胶体稳定。

水在植物体内的作用，与其存在状态有关。水在植物体内以自由水及束缚水两种状态存在。一般自由水较多时，新陈代谢最活跃而抗性则较弱；束缚水多时则反之。自由水与束缚水在新陈代谢过程中可互相转换。

恩格斯说：“没有水就没有生命”。水和生命是紧密联系在一起的。的确，没有水，生命是不可想像的。满足植物对水分的需要，使植物能进行正常的生命活动与生长发育，是夺取农业丰产的主要保证之一。相反，在水分缺乏时，植物的一切生理活动过程都不能正常进行。

第二节 植物对水分的吸收

一、细胞对水分的吸收

细胞吸水有三种方式：未形成液泡的幼嫩细胞及干燥种子，吸收水分主要靠胶体的吸胀作用；第二，当细胞中形成液泡后，它的吸水方式主要是通过渗透作用；第三，主动的或非渗透吸水，与细胞的呼吸作用有关，借呼吸所释放的能量以维持吸水。

1. 扩散与渗透现象：物质的分布都具有一定的功能，不停地运动着，趋向于平均分布，这种现象叫做扩散。其扩散速度与分子呈反比。

假如在扩散过程中，用一薄膜将溶液（如糖水）和溶剂（纯水）分离开来，此膜只允许溶剂分子（水）自由通过，不让溶质通过，这种膜称为半透膜。溶剂分子通过半透膜的扩散称为渗透作用。

动物的膀胱是半透膜。如果将它作成一个小袋子，里面装些浓溶液，扎紧袋口，放入水中。因此这边使水分子跳动。膜的内、外侧都受跳动的水分子的冲击，给予膜以压力。因膜的内侧是浓溶液，冲击膜的水分子数目比外侧纯水冲击膜的水分子的数目要少些，而产生压力差，水分子从高压一边向低压一边运动。故袋因吸水而膨胀。最后，

因内部压力大而使其破裂。如果袋中插入一破袋，主内部液体压力的影响下，袋中液体上升，这种使液体主袋内上升的力量是 体静压力，就是该液体的渗透压。假如没有半透膜存在，渗透压就不表现出来，不过这个液体仍然具有渗透潜能。

根据测定，非电解质稀溶液所产生的渗透压，与该溶液的克分子浓度及绝对温度成正比。

即得 $P = RCT$

式中 P 为渗透压，以大气压表示；

C 为溶液的克分子浓度；

T 为绝对温度；

R 为气体常数（即 0.0821）

如果用主浓溶液时则有显著的差别。此外，电解质的水溶液也不符合此式。因为电解质在水中发生解离作用，分解成带有正负电荷的离子。这样，主电解质溶液中质点的总数增加，而渗透压的大小决定于溶液内总质点数（指分子或离子）的多少。例如，主 0.1 克分子浓度的 NaCl 溶液中，有将近 80% 的 NaCl 分解成 Na^+ 和 Cl^- ，即它的质点总数比同浓度的非电解质多 80%，渗透压也高了 80%，因此，主测定电解质溶液的渗透压时应该加入一个系数 i （这称为等渗系数，主上述例子中 $i = 1.80$ ）。

即 $P = iRCT = \{1 + \alpha(n-1)\} RCT$

α 为溶液的电离度；

n 为每个溶质分子离解成离子时的离子数。

2. 细胞的渗透压和吸水力：

一个成熟的植物细胞，可以看作是一个具有双层皮的袋子。里面是一个大的液泡。袋的外皮是一个纤维素构成的细胞壁，成网状结构，其间有无数空隙，是一种透性膜，水分和溶质都可以通过。袋的内皮是整个的原生质层（包括原生质膜，液泡膜和两层膜之间的中质）具有相对的半透性，让水分子通过，但溶质通过困难。液泡内充满了

含有许多有机和无机的物质的溶液，如各种盐类和有机酸、矿类等，具有一定的浓度。将细胞置于某一溶液时，便会发生渗透现象。因此，植物细胞是一个渗透系统。

植物细胞内的渗透压如何测定呢？

将一个细胞（最好有颜色）放在相当浓而对细胞无损害的蔗糖溶液中，开始整个细胞缩小，然后原生质便开始脱离细胞壁，若外界溶液浓度浓的话，原生质全缩成一团，完全和细胞壁脱离关系，这种现象叫做质壁分离。



图1-1 鲜菜叶子细胞在原生质分离过程中的各个阶段。

如图1-1所示。质壁分离的原因是外界溶液中的溶质，只能透过细胞壁，而不能透过原生质进入溶液，或进入极慢。溶液内溶液的浓度没有外界溶液的商，结果水从溶液内跑出来。最初引起整个细胞的收缩，但细胞壁的收缩是有限的，而原生质继续收缩，结果原生质与细胞壁分离开来。

用质壁分离法可以测定细胞内的渗透压。其理论根据是外界溶液浓度比溶液内溶液浓度愈高，原生质的收缩也愈厉害，当

内外浓度相差得愈大，收缩得愈小，至外界溶液浓度使原生质将行收缩而开始有质壁分离现象时，这种溶液的浓度就非常接近于溶液内的浓度。由这个浓度按 $P = iCRT$ 公式计算而溶液内的渗透压。

可是当细胞初始质壁分离时，由于细胞壁具伸缩性，细胞略为缩小，所以细胞液浓度比正常状态时高一些，所求的渗透压也高一些，为此需加以修正。 P_n, V_n 分别代表常态下的渗透压和细胞体积， P_i, V_i 分别代表初始质壁分离时的渗透压和细胞体积。细胞体积和渗透压成一定的关系。

$$P_n V_n = P_i V_i \quad \text{即} \quad P_n = \frac{P_i V_i}{V_n}$$

p_n 代表较正确的细胞液渗透压。

植物细胞的渗透压，也可以用冰点下降法测定。其理论根据是任何 1 克分子非电解质质的水溶液，则冰点下降 1.86°C ，并且冰点下降与浓度成正比。按公式计算 1 克分子浓度的非电解质溶液在 $^{\circ}\text{C}$ 时的渗透压。

$$p = CRT = 1 \times 0.082 \times 273 = 22.4 \text{ 大气压}$$

假若某一溶液冰点下降 Δt ，就用下式计算它的渗透压 (p)。

$$p: 22.4 = \Delta t : 1.86$$

$$\text{即 } p = \frac{22.4}{1.86} \Delta t = 12.04 \Delta t$$

实验方法是用压榨机将植物细胞汁压出，用冰点计测定冰点，即可计算出渗透压。例如某植物细胞汁的冰点是 -0.93 度，则其渗透压是：

$$p = 12.04 \Delta t = 12.04 \times 0.93 = 11.20 \text{ 大气压}$$

各种不同植物渗透压变化很大，一般中生植物的渗透压约 5—30 个大气压；盐生植物和沙漠植物 60—100 个大气压；淡水沉水植物 1—3 个大气压。同一植物在不同环境里渗透压也发生变化。

当细胞液渗透吸水时，使无限膨胀的原生质膨胀，体积加大，当无限膨胀的细胞壁产生一种压力叫膨压。最后当渗透压等于膨压时，这时细胞体积不能再增大，细胞完全为水饱和了，植物细胞因吸水而变为紧张状态的现象叫做紧张现象。假若以“ p ”表示细胞的渗透压，“ T ”表示膨压，那末，当细胞完全为水饱和时，则 $p = T$ ，或者 $p - T = 0$ 这时不食汁液的渗透压多么高，植物不能再吸取水分了。

生长在水里的植物，细胞总是为水饱和的，但陆生植物，水分由于不断地丢失，细胞很少达到完全饱和的状态，也就是它们的 p 总是大于 T 。未为 T 所抵消的渗透压就会使水进入细胞。用公式表示

$$p = T + S, \text{ 或 } S = p - T. \text{ “} S \text{” 在这里叫做吸水力。细胞的吸水}$$

决定于吸水力，而不决定于渗透压。

一个细胞的吸水力不是固定不变的，而是随着它的饱和程度而不同。在蒸腾过程中失去的水分愈多，它的吸水力就愈大。当植物完全萎蔫时，膨压等于0，细胞的吸水力等于液泡内的渗透压。根据公式 $S = P - T$ ，当 $T = 0$ 时，则 $S = P$ 。

渗透压、吸水力和膨压三者之间的关系用图 I—2 表示。图中

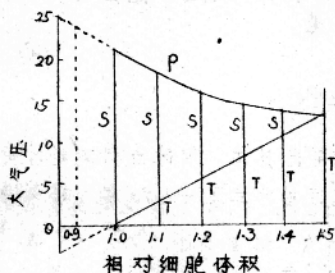


图 I—2 植物细胞的渗透压、吸水力和膨压之间的关系的图解

横坐标表示细胞在不同饱和程度时体积之不同，左边是细胞在质壁分离时或萎蔫时的状态，此时体积最小，以1表示。这时液泡的浓度最大，也就是渗透压最大，膨压等于0，所以吸水力等于渗透压。现在让这样的细胞吸水，它的体积将增加，膨压也增加，细胞渐渐恢复其紧张度。由于液泡为水所稀释，渗透压降低，吸水力也降低，图的右边是细胞完全

为水饱和时的状态，这时吸水力等于0，膨压与渗透压相等。萎蔫或质壁分离与饱和是两个极端。在普通情况下，渗透压只有一部分为膨压所抵销，其余未抵销的代表细胞的吸水力。若在纯水中渗透压、膨压与吸水力之间的关系是可以由 $S = P - T$ 这个公式来解释的；但若是至水溶液中就无能为力了。则应该用下面的公式来代替它们之间的相关性。

$$s' = p - T - p_e$$

p_e = 细胞外水溶液的渗透压，假若 $p_e > p$ ， s' = 负数值。这时细胞不但不能向外面吸水，反而细胞内的水分向外渗透，细胞的体积也就相应地缩小。假设细胞在水中，则 $p_e = 0$ 。所以这个公式可以称为一般的公式。