



现代植物生理 原理与应用

陈琳 主编
李晨飞 副主编

中国农业科学技术出版社

现代植物生理原理与应用

陈琳 主编
李晨飞 副主编

中国农业科学技术出版社



图书在版编目 (CIP) 数据

现代植物生理原理与应用 / 陈琳主编. —北京: 中国农业科学技术出版社,
2017. 10

ISBN 978-7-5116-3261-6

I. ①现… II. ①陈… III. ①植物生理学 IV. ①Q94

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 228408 号

责任编辑 徐 毅 姚 欢

责任校对 马广洋

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) 82106636 (发行部) (010) 82106630 (编辑室)

(010) 82109703 (读者服务部)

传 真 (010) 82106631

网 址 <http://www.castp.cn>

经 销 者 各地新华书店

印 刷 者 北京富泰印刷有限责任公司

开 本 787 mm×1 092 mm 1/16

印 张 19.25

字 数 460 千字

版 次 2017 年 10 月第 1 版 2017 年 10 月第 1 次印刷

定 价 68.00 元

— 版权所有 · 翻印必究 —

《现代植物生理原理与应用》

编 委 会

主 编：陈 琳

副 主 编：李晨飞

参编人员（按编写章次先后排序）：

陈 琳 宋 菁 马德顺 张 涛

高 丹 文 言 金 昊 范业展

李晨飞

前 言

植物生理学 (plant physiology) 是研究植物生命活动规律及其与环境相互关系的科学。其主要研究对象是高等绿色植物, 主要任务是揭示自养生物的生命现象本质及其与外界条件相互关系, 为植物生产实践服务。

随着生命科学特别是分子生物学的快速发展, 人们对植物生命活动本质的认识已经从植物个体、器官、组织、细胞深入到分子水平, 从生命活动的描述性、组成性认识深入到动态的机制性和精细调控过程认识; 另外, 在宏观领域与环境科学、生态学等紧密结合, 转向从生物圈及群体的角度进行综合研究, 并对这种外界环境因子与植物生命活动的相互响应进行更深入的研究。因此, 植物生理学的研究内容日益从宏观上扩展、微观上深入。简而言之, 植物生理学的研究内容可概括为以下几个方面: 细胞生理、代谢生理、生长发育生理、逆境生理。

本书从植物细胞结构与功能、植物呼吸作用、植物光合作用、植物水分代谢、植物矿质营养、植物生长物质、植物生长生理、植物生殖生理、植物成熟和衰老生理以及植物逆境生理等方面进行阐述, 为从事植物生产和科研工作者提供学习参考资料。

本书在编写过程中参考了同行、专家、学者的研究成果和著作, 在此一并表示感谢。由于编者水平有限, 书中定有不妥和错误之处, 敬请广大读者批评指正。

陈 琳

2017 年 6 月

目 录

第一篇 现代植物生理原理

第一章 植物细胞的结构与功能	(3)
一、细胞壁	(3)
二、原生质体	(5)
三、胞间连丝	(9)
四、细胞信号转导	(9)
五、植物细胞全能性及其基因表达	(10)
第二章 植物的呼吸作用	(12)
一、呼吸作用的概念及其生理意义	(12)
二、呼吸代谢化学途径的多样性	(14)
三、呼吸链电子传递途径的多样性	(17)
四、末端氧化系统的多样性	(20)
五、呼吸代谢的能量变化及调节	(21)
六、影响呼吸作用的因素	(23)
七、呼吸作用与农业生产	(25)
第三章 植物的光合作用	(28)
一、光合色素	(29)
二、光合作用的机理	(32)
三、光呼吸	(39)
四、同化物的运输与分配	(43)
五、影响光合作用的因素	(48)
六、光合作用与作物生产	(51)
第四章 植物的水分代谢	(53)
一、水分在植物生命活动中的作用	(53)
二、自由能、化学势、水势	(54)
三、植物细胞对水分的吸收	(55)
四、植物根系对水分的吸收	(57)
五、蒸腾作用	(58)
六、植物体内的水分运输	(62)
七、合理灌溉的生理基础与意义	(62)
第五章 植物的矿质营养	(65)
一、研究植物矿质营养的方法	(66)
二、植物必需的矿质元素及其生理作用	(66)

三、有益元素与稀土元素	(67)
四、植物细胞对矿质元素的吸收	(67)
五、植物根系对矿质元素的吸收	(70)
六、叶片营养	(73)
七、矿物质在植物体内的运输与分配	(73)
八、植物矿质营养的同化	(74)
九、合理施肥的生理基础与意义	(75)
第六章 植物生长物质	(77)
一、植物生长物质的概念和种类	(78)
二、植物激素的发现和化学结构	(78)
三、植物激素的代谢和运输	(80)
四、植物激素的生理作用	(83)
五、植物激素的作用机理	(85)
六、其他天然的植物生长物质	(86)
七、植物生长调节剂及其应用	(86)
第七章 植物的生长生理	(88)
一、种子的萌发	(88)
二、植物细胞的生长和分化	(90)
三、植物组织培养	(91)
四、植物生长的周期性	(92)
五、植物生长的相关性	(92)
六、外界条件对植物生长的影响	(93)
七、植物的运动	(96)
第八章 植物的生殖生理	(98)
一、幼年期与花熟状态	(99)
二、成花诱导生理	(99)
三、花器官形成及性别分化	(107)
四、受精生理	(108)
第九章 植物的成熟和衰老生理	(111)
一、种子的发育和成熟生理	(112)
二、果实的生长和成熟生理	(114)
三、植物的休眠生理	(115)
四、植物的衰老生理	(116)
五、器官脱落生理	(119)
第十章 植物的逆境生理	(121)
一、逆境生理概论	(122)
二、植物冷害与抗冷性	(125)
三、植物冻害与抗冻性	(126)
四、植物旱害与抗旱性	(127)

五、植物涝害与抗涝性	(129)
六、植物盐害与抗盐性	(130)
七、热害生理与植物抗热性	(131)
八、环境污染与植物抗性	(132)
九、病害生理与植物抗病性	(134)

第二篇 现代植物生理应用

第一章 植物细胞的结构和功能	(137)
一、选择题	(137)
二、填空题	(138)
三、问答题	(139)
第二章 植物的呼吸作用	(143)
一、选择题	(143)
二、填空题	(146)
三、问答题	(148)
四、计算题	(153)
第三章 植物的光合作用	(155)
一、选择题	(155)
二、填空题	(160)
三、问答题	(164)
四、计算题	(172)
第四章 植物的水分代谢	(174)
一、选择题	(174)
二、填空题	(177)
三、问答题	(178)
四、计算题	(183)
第五章 植物的矿质营养	(187)
一、选择题	(187)
二、填空题	(189)
三、问答题	(191)
四、计算题	(196)
第六章 同化物的运输分配及信号传导	(197)
一、选择题	(197)
二、填空题	(199)
三、问答题	(201)
四、计算题	(207)
第七章 植物生长物质	(208)
一、选择题	(208)

二、填空题	(212)
三、问答题	(217)
四、计算题	(225)
第八章 植物的生长生理	(227)
一、选择题	(227)
二、填空题	(229)
三、问答题	(231)
四、计算题	(236)
第九章 植物的生殖生理	(238)
一、选择题	(238)
二、填空题	(240)
三、问答题	(242)
第十章 植物的成熟和衰老生理	(248)
一、选择题	(248)
二、填空题	(250)
三、问答题	(251)
第十一章 植物的逆境生理	(256)
一、选择题	(256)
二、填空题	(259)
三、问答题	(261)

第三篇 现代植物生理实验

实验一 植物组织水势的测定——小液流法	(271)
实验二 植物根系活力测定——甲烯蓝法	(273)
实验三 植物叶绿素含量测定——丙酮提取法	(276)
实验四 植物种子生活力的快速测定	(280)
实验五 植物体内丙二醛含量测定	(282)
实验六 超氧化物歧化酶(SOD)活力测定	(285)
实验七 植物的光合速率测定——改良半叶法	(288)
实验八 植物抗逆性鉴定——外渗电导法	(292)
参考文献	(296)

第一篇

现代植物生理原理

第一章 植物细胞的结构与功能

本章内容提要

细胞是植物体结构与功能的基本单位。植物细胞的一个显著特征就是具有细胞壁,“经纬”模型假说比较成功地解释了细胞壁中各种多聚物大分子的组建。细胞壁除了支撑和保护细胞的功能以外,还参与细胞的生长、分化、细胞识别和抗病以及信息传递等过程。

细胞膜主要由磷脂和蛋白质组成。最流行的细胞膜结构假说是“流动镶嵌模型”。细胞膜具有分室作用,物质选择吸收、运输、合成及信息传递和细胞识别等功能。

细胞间物质运输与信息传递的重要通道是胞间连丝。

植物细胞信号转导的分子途径包括胞外刺激信号传递、膜上信号转换以及胞内信号传递和蛋白质可逆磷酸化等阶段。

植物细胞全能性是研究细胞生长分化的遗传控制与开展新的育种途径和植物快速繁殖的理论基础。

植物细胞的基因表达是在不同层次不同水平上进行的,具有明显的“时”“空”专一性。植物细胞基因表达的调控以转录水平上的调控为主。

一、细胞壁

(一) 细胞壁的化学组成

纤维素、半纤维素、果胶物质、结构蛋白、酶类、木质素以及矿物质等。

(1) 高等植物细胞初生壁的化学组成

组分	结构分类	分布
纤维素 (cellulose)	β -1,4-D-葡聚糖	所有高等植物中
	木葡聚糖	主要在双子叶植物中
半纤维素 (hemicellulose)	混合键葡聚糖	单子叶禾本科植物中
	木聚糖 (包括阿拉伯木聚糖和 4-O-甲基-葡萄糖醛酸)	存在于单、双子叶植物中
	果胶物质 (pectic substances)	
	半乳糖醛酸聚糖	所有高等植物中
	鼠李半乳糖醛酸聚糖	
	半乳聚糖和阿拉伯半乳聚糖	

蛋白质 (protein)

结构蛋白 (伸展素, extensin)	主要在双子叶植物中 (富含羟脯氨酸的糖蛋白)
各种酶类	所有高等植物中
凝集素	所有高等植物中

(2) 细胞壁蛋白质

初生壁中的蛋白质多为糖蛋白:
富含甘氨酸的蛋白 (glycine-rich protein, GRP)
富含苏氨酸和羟脯氨酸的糖蛋白
(threonine and hydroxyproline-rich glycoprotein, THRGP)
富含组氨酸和羟脯氨酸的糖蛋白
(histidine and hydroxyproline-rich glycoprotein, HHRGP)
富含脯氨酸重复单位的蛋白
(repetitive proline-rich protein, RPRP)
阿拉伯半乳聚糖蛋白 (arabinogalactan proteins, AGPs)
阿拉伯胶糖蛋白 (gum arabic glycoprotein, GAGP)
富硫蛋白 (thionin)
瘤素 (nodulin)
嵌合蛋白 (chimeric protein)
钙调素 (calmodulin, CaM) 等。

(3) 细胞壁中主要的酶类 纤维素酶、多聚半乳糖醛酸酶、酸性磷酸酶、 β -葡萄糖苷酶、 β -甘露糖苷酶、阿拉伯糖苷酶、 β -木糖苷酶、淀粉酶、果胶甲基酯酶、海藻糖酶、过氧化物酶、苹果酸脱氢酶等。

(4) 植物凝集素 (lectins) 是一类存在于细胞壁中能与多糖结合或使细胞凝集的蛋白, 参与细胞壁的识别反应。

(5) 细胞壁中的矿质元素 (mineral element) 主要是钙 ($10^{-4} \sim 10^{-3} \text{ mol/L}$) 等。

(二) 细胞壁的亚显微结构

典型的高等植物细胞壁可分为 3 层: 胞间层 (intercellular layer)、初生壁 (primary wall) 和次生壁 (secondary wall)。

细胞壁大分子多聚物的组建: “经纬” 模型假说 (Lampert 和 Epstein, 1983)。

认为初生壁是由两个交连在一起的多聚物——纤维素微纤丝和它穿过的伸展素网络交织而成的结构, 悬浮在亲水的果胶——半纤维素胶体中。

按照这个假说, 纤维素和伸展素网络之间是通过环绕在微纤丝外的封闭型的伸展素环而相互交联起来, 而不是共价结合在一起的, 这个交织的结构中, 微纤丝是“经” (warp), 平行于壁平面排列; 而伸展素是“纬” (weft), 垂直于壁平面排列。

Wilson 和 Fry (1986) 又指出, 木葡聚糖可能以氢键结合在纤维素组分上形成“网锁” (latches), 控制微纤丝的滑动, 当其发生转换 (turnover) 时, 这个“门子”就打开, 于是允许微纤丝在伸展素网孔之间滑动, 因而允许细胞伸展生长。

(三) 细胞壁的功能

- (1) 稳定细胞形态
- (2) 控制细胞生长扩大
- (3) 参与胞内外信息的传递
- (4) 防御功能

二、原生质体

原生质体 (protoplast): 由细胞质、细胞核和液泡组成。

细胞质 (cytoplasm): 质膜、胞基质、内膜系统、细胞骨架及细胞器等组成。

(一) 细胞膜 (cell membrane)

亦称生物膜 (biomembrane): 是指由脂类和蛋白质组成的具有一定结构和生理功能的胞内所有被膜的总称。

质膜 (plasma membrane): 原生质的外膜。

内膜 (endomembrane): 细胞器的膜。

1. 细胞膜的组成成分

(1) 膜脂 磷脂、糖脂、硫脂和甾醇等。

(2) 膜蛋白 外在蛋白 (extrinsic protein), 又称外周蛋白或表在蛋白, 占膜蛋白总量的 20%~30%, 这类蛋白含有较多的亲水性氨基酸, 具有亲水性, 与膜结合不牢固。

内在蛋白 (intrinsic protein), 又称内部蛋白、嵌入蛋白或整合蛋白, 占膜蛋白总量的 70%~80%。这类蛋白含有较多的疏水性氨基酸, 能与膜脂疏水性部分相互作用, 并且结合得很牢固, 很难分离。

膜锚蛋白 (anchor membrane)。

(3) 膜糖 主要以糖脂和糖蛋白形式分布于质膜外表面, 约占质膜干重的 2%~10%。

2. 细胞膜的亚显微结构

流动镶嵌模型 (fluid mosaic model) S. J. Singer 等 (1972)。

S. J. Singer 认为, 膜的骨架是由膜脂双分子构成, 疏水性尾部向内, 亲水性头部向外, 通常呈液晶态。膜蛋白不是均匀地分布在膜脂的两侧, 有些蛋白质位于膜的表面, 与膜脂亲水性的头部相连接 (外在蛋白); 有些蛋白质则镶嵌在磷脂分子之间, 甚至穿透膜的内外表面, 以其外露的疏水基团与膜脂疏水性的尾部相结合 (内在蛋白), 漂浮在膜脂之中, 具有动态性质。

流动镶嵌模型的特点: 膜的不对称性 (asymmetry) 和流动性 (fluidity)。

膜的不对称性 (asymmetry): 膜脂和膜蛋白分布的不对称性。磷脂双分子层中外半层以 PC 为主, 而内半层则以 PE 和 PS 为主, 且数量不等。饱和脂肪酸主要存在于外半层。膜蛋白的种类和数量在膜上的分布有很大差别。膜糖只分布于膜脂的外半层, 而且糖基暴露于膜外, 呈现出分布上的绝对不对称性。

膜脂中的磷脂层可做旋转运动、侧向运动、翻转运动、左右摆动等, 而且磷脂分子中脂肪酸链的不饱和程度越高, 膜脂的流动性就越大。膜上的受体蛋白、免疫球蛋白等只能在一定区域做相互扩散运动。

3. 细胞膜的功能

- (1) 分室作用
- (2) 物质运输
- (3) 能量转换
- (4) 信息传递和识别功能
- (5) 抗逆能力
- (6) 物质合成

(二) 胞基质

胞基质 (cytoplasmic matrix) 又称细胞浆 (cytosol), 是指细胞质中的无定形的胶体部分。

化学组成: 水 85%, 蛋白质 10%, 核酸 1.1%, 脂类 2%, 糖及其他有机物 0.4%, 无机物 1.5%。

胶体性质

主要功能: 细胞代谢的重要场所。

糖酵解途径、戊糖磷酸途径、脂肪的分解、脂肪酸的合成、蔗糖的合成、 C_4 植物叶肉细胞固定 CO_2 的过程等都在细胞基质中进行。

(三) 内膜系统

内膜系统 (endomembrane system) 由细胞器膜构成的在结构上连续、功能上相关的膜网络体系。

(1) 内质网 粗糙型内质网 (rough endoplasmic reticulum, RER)。

光滑型内质网 (smooth endoplasmic reticulum, SER)。

细胞内物质合成的重要场所, RER 可合成蛋白质, SER 可合成脂类和固醇。

胞内外信息传递和物质运输的通道; 与高尔基体泡囊的产生、液泡和微体膜的起源有关。

(2) 高尔基体 参与细胞分泌作用、多糖和糖蛋白的合成以及细胞壁的形成和溶酶体的液泡膜的形成。

(四) 细胞骨架

由微管、微丝和中间纤维 3 种蛋白质纤维相互连接组成的支架网络, 称为细胞骨架 (cytoskeleton), 也称细胞内的微梁系统 (microtrabecular system)。

微管 (microtubule)、微丝 (microfilament)、中间纤维 (intermediate filament) 维持细胞形状; 参与细胞器的运动、细胞内的物质运输; 传递细胞信息。

(五) 细胞器

1. 线粒体

线粒体 (mitochondria) 是由内、外两层膜包被的细胞器。其外膜平滑, 内膜向内皱褶突起称为嵴 (cristae)。嵴使内膜表面积大大增加, 有利于呼吸过程中的酶促反应。一般情况是呼吸旺盛的细胞, 线粒体数目多, 嵴的数目也多。内膜为高蛋白质膜, 含磷脂较少, 功能较外膜复杂得多, 呼吸作用电子传递体和酶就定位于内膜上。在电镜下可以看到在内膜内侧表面分布有许多带柄的球状小体, 即 ATP 合酶复合体, 该酶的功能是催化

ATP 合成。呼吸作用的电子传递和氧化磷酸化就发生在内膜上。线粒体又被称为细胞能量的加工厂。

线粒体两层膜之间的空腔，称为膜间空间 (intermembrane space)，其中，含有腺苷酸激酶、二磷酸核苷激酶及辅助因子。内膜所包围的中心腔内是以可溶性蛋白质为主的基质 (matrix)，其中，主要分布着三羧酸循环的酶系，是丙酮酸有氧分解的场所。基质中还含有环状 DNA 分子和核糖体。DNA 可指导自身部分蛋白质的合成，具有自己完整的蛋白质合成系统，合成的蛋白质约占线粒体蛋白质的 10%，所以，线粒体是一个半自主性的细胞器。

2. 质体

质体 (plastid)：是植物细胞特有的双层膜包被的细胞器，分为白色体 (leucoplast)、有色体 (chromoplast) 和叶绿体 (chloroplast)。

白色体：不含色素，为无色透明圆球状颗粒。根据其贮藏物质不同可分为造粉体或叫淀粉体 (amyloplast)、蛋白体 (proteoplast) 和造油体 (elaioplast)。

有色体 (杂色体)：是一种含有黄色或橙色的胡萝卜素和叶黄素的质体，常存在于成熟的果肉细胞中或黄红色的花瓣里、胡萝卜根及老叶中，呈棱形或圆形的小颗粒。有色体的颜色有助于异花授粉和种子传播。

叶绿体：是植物特有的能量转换细胞器。一般呈扁平的椭圆形，是光合作用的场所。叶绿体约含 75% 的水分。在干物质中，包括蛋白质 (占 30%~45%)、脂类 (占 20%~40%)、色素 (占 8%)、灰分元素 (占 10%)、糖类、核苷酸和醌类等 (占 10%~20%)。叶绿体是从前质体 (proplastid) 发育形成的。叶绿体由叶绿体膜 (chloroplast membrane)、类囊体 (thylakoid) 和基质 (stroma) 3 部分构成。叶绿体中的 DNA 和核糖体有编码和合成自身部分蛋白质的能力，叶绿体和线粒体一样也是半自主性细胞器。

3. 核糖体

核糖体 (ribosome) 是由蛋白质 (占 60%) 和 rRNA (占 40%) 组成的微小颗粒。它是由核仁合成，再经核孔进入细胞质，多数附着于 RER 上，少数游离在细胞质中。核糖体的结构包括一个大亚基和一个小亚基。核糖体是细胞中蛋白质合成的中心。在电镜下可见到多个核糖体由 mRNA 分子串在一起形成的多聚核糖体 (polysome 或 polyribosome)。

4. 溶酶体

溶酶体 (lysosome) 是由一层单位膜包被的微小泡状结构。内含有蛋白酶、脂酶、核酸酶等几十种酸性水解酶。溶酶体内的水解酶可以降解细胞内大分子物质，还可分解由外界进入细胞的病毒、细菌等异物，并加以再利用；在细胞衰老进程中和输导组织分化时，溶酶体膜会自动破裂，释放出水解酶，降解原生质体部分，即发生细胞“自溶” (autolysis) 现象。

5. 微体

微体 (microbody) 是由一层单位膜包被的球状细胞器，是由内质网的小泡形成的。根据功能不同，微体可分为过氧化物酶体 (peroxisome) 和乙醛酸体 (glyoxysome)。两者均含有乙醇酸氧化酶和过氧化氢酶。过氧化物酶体与叶绿体、线粒体一起完成光呼吸过

程。乙醛酸体在油料作物种子萌发时，能将脂肪酸经 β -氧化、乙醛酸循环及葡萄糖异生途径转变为糖类。

6. 圆球体

圆球体 (sphaerosome) 又称油体 (oil body)，是由一层 (或半层) 单位膜包被的球形细胞器，起源于内质网。其内含有丰富的甘油三酯或蜡质，也含有多种水解酶。主要分布于油料种子胚乳、子叶中，当种子萌发时，可释放脂肪酸参与代谢活动。

(六) 细胞核

细胞核 (cytonucleus) 是生物遗传物质 DNA 存在与复制的场所，它是细胞遗传、代谢、分化和繁殖的控制中心。由核膜包被的细胞核是真核细胞最显著的特征之一。典型的细胞核由核膜、染色质、核基质和核仁组成。

核膜 (nuclear membrane) 由内外两层单位膜组成。外膜与内质网相连，可进行物质交换，内膜紧贴染色质，并且在内膜内侧还有一层蛋白质网络结构，称核纤层 (nuclear lamina)。两层膜之间为膜间腔 (inter membrane lumen)，核膜上有许多核孔 (nuclear pore)，核孔上有一些复杂结构，称为核孔复合体。它是核内外物质交换的通道，蛋白质、mRNA、核糖体等可以从中通过。

染色质 (chromatin) 是细胞核中遗传物质存在的主要形式，其主要成分是 DNA 和蛋白质，也含少量 RNA。在细胞分裂间期，被碱性染料着色浅的染色质称为常染色质 (euchromatin)，着色深的染色质称为异染色质 (heterochromatin)。染色质在有丝分裂时高度螺旋化成为短而粗的染色体 (chromosome)，在分裂间期又扩散为染色质。两者是在细胞周期不同阶段可以相互转变的形态结构。在电镜下可看到染色质成串珠状的细丝，这些小珠就是由碱性蛋白 (组蛋白) 与 DNA 片段形成的染色质的基本结构单位——核小体 (nucleosome)。细胞中大部分 DNA 都集中在染色体上，因此，染色体是遗传密码的载体，是细胞中主宰遗传的结构中心。

核仁 (nucleolus) 是无被膜的小球体，含有大量的 RNA 和蛋白质，也含有 rDNA 和酸性磷酸酯酶、核苷酸磷酸化酶等。核仁是核糖体 RNA 的合成、加工及核糖体亚单位的装配场所。蛋白质合成旺盛的细胞，常有较大或较多的核仁。此外，核仁对 mRNA 具有保护作用，以利遗传信息的传递。

核基质 (nuclear matrix) 不是无结构的液体，而是由蛋白质纤维构建的网状结构，遍布于细胞核中，网孔中充以液体。其中除水分外，还含有多种酶和无机盐等，核仁和核糖体悬浮于其中。染色质附着于核基质网上。核基质是核的支架，有核骨架 (nuclear skeleton) 之称。有人还提出它可能是 DNA 复制的基本位点，与基因表达调控有关。

(七) 液泡

液泡是植物细胞的特征结构。液泡 (vacuole) 是单位膜包围的囊泡，其中，充满细胞液 (cell sap)，成熟的植物细胞有一个中央液泡 (central vacuole)，可占据细胞体积的 90%，其中，除大量水分外，还含有无机离子、有机酸、糖类、可溶性蛋白、酶和次生代谢物质、花青素、生物碱等。液泡是细胞代谢产物的贮藏场所，并经常与细胞质进行物质、信息交流。具有渗透调节能力。