

高等学校试用教材

植物生理学

华中师范学院生物系 杨学荣 主编



人民教育出版社

高等学校试用教材

植 物 生 理 学

华中师范学院生物系

杨 学 荣 主 编



272362



北林图 A00004839

人 民 教 育 出 版 社

内 容 简 介

本书除绪论外,包括细胞生理、呼吸作用、光合作用、水分代谢、矿质营养、植物激素和生长调节物质、个体发育生理及环境生理等八章,共配有插图 177 幅。

本书的特点是:对基本概念和名词术语解释得较为深入浅出、简明易懂;理论问题紧密联系我国实际,以生产实践及实验范例加以说明。

为适应不同要求,用两种字体排印,大字为基础部分,小字为增广部分。可作为大学专科和高等师范院校试用教材,亦可供综合大学、农林院校参考。

高等学校试用教材

植物生理学

华中师范学院生物系

杨学荣 主编

*

人民教育出版社出版

新华书店北京发行所发行

人民教育出版社 印刷厂印装

*

开本 787×1092 1/16 印张 21.75 字数 480,000

1981 年 5 月第 1 版 1982 年 1 月第 1 次印刷

印数 00,001—10,500

书号 13012·0612 定价 1.60 元

前 言

本书是根据教育部 1979 年《关于编审理工科基础课和基础专业课教材的几项原则》的精神编写的。全书分为植物细胞生理、呼吸作用、碳素营养、水分代谢、矿质营养、植物激素及生长调节物质、个体发育生理和环境生理共八章。

本书内容选材较广泛,注重基础理论,并考虑到学科知识的连贯性、系统性以及和教学计划中有关课程的衔接关系。文字、概念力求确切,前后一致,便于学生自学和教师讲解。教材中的基本问题尽量结合具体的生产和实验范例加以说明,使理论紧密联系实际。教材讲义曾经福建师大、华中师院、湖北省黄冈师专试用。可作为大学专科和高等师范院校生物系、科试用教材,亦可供综合性大学、农、林院校参考。为了适应不同要求,正式出版用两种字体排印,大字为基础部分,小字为增广部分。

本书的编写提纲和征求意见稿承北京师大、东北师大、福建师大、甘肃师大、上海师院、湖南师院、武汉师院、辽宁师院、沈阳师院、杭州大学、吉首大学、武汉大学、南开大学、兰州大学等兄弟院校以及中国植物生理学会副理事长姜成后教授、崔澂教授,理事金聿、肖翊华、高煜珠、卓仁松、吴相钰等教授提出了许多宝贵的意见,后经湖北省植物生理学会理事单位:武汉大学、华中农学院、武汉师院、中国科学院武汉植物研究所、中国农业科学院油料研究所、湖北省农业科学院、湖北省林业研究所集体审稿并提出了书面评议,在此表示真诚的感谢。

人民教育出版社编辑矫永平同志对全书作了加工润色,人教社绘图科和我系技师孙永斌同志为本书绘制了大部分插图,在此一并致谢。

谷药生(现调湖南吉首大学工作)、黄建章同志共同编写了水分代谢和矿质营养两章;李还林同志编写了细胞生理的植物细胞对水分、溶质的吸收和附录;李友芳同志编写了光合作用的同化产物的运输和分配,李炬华同志校阅了部分书稿。参加书稿整理的有杨胜英同志和刘家彬、曹坤平、何光源、马水银等同学。

由于编者的水平有限,书中难免有欠妥或错误之处,请读者批评、指正。

杨学荣

一九八一年于武昌桂子山

目 录

绪论

- 一、植物生理学的研究对象1
- 二、植物生理学的产生和发展2
- 三、我国植物生理学的发展概况3

第一章 植物细胞生理 4

第一节 植物细胞的化学成分 4

- 一、原生质的基本特性和化学成分5
- 二、氨基酸和蛋白质5
- 三、核酸9
- 四、脂类11
- 五、糖类13

第二节 细胞原生质的胶体性质 16

- 一、胶体的吸附能力17
- 二、原生质胶体的团聚作用18
- 三、胶凝作用18
- 四、胶体的吸胀作用19
- 五、保护性胶体19

第三节 植物细胞的机能结构 19

- 一、细胞壁20
- 二、原生质体及其主要功能定位21

第四节 植物细胞对水分和溶质的吸收 30

- 一、植物细胞对水分的吸收30
- 二、植物细胞对溶质的吸收34

第五节 细胞内的催化系统——酶 39

- 一、酶蛋白和活性基39
- 二、酶的催化特性42
- 三、酶的作用机制43
- 四、同工酶和多酶系统44
- 五、酶的活化和抑制46
- 六、细胞内酶的发生和分布47
- 七、酶在细胞内的作用特性48

第六节 细胞匀浆的分级离心 49

第二章 植物的呼吸作用 53

第一节 呼吸作用的类型和指标 53

- 一、呼吸作用的类型及其生理意义53
- 二、呼吸指标及其测定54

第二节 呼吸作用的机制和能量转化 56

- 一、糖酵解56

- 二、三羧酸循环58

- 三、呼吸链和末端氧化酶60

- 四、氧化磷酸化和能量的转化、利用63

- 五、有氧呼吸的其他途径——

- 磷酸戊糖途径和乙醛酸循环66

第三节 影响呼吸作用的各种因素 70

- 一、植物个体发育过程中呼吸强度的变化70
- 二、温度71
- 三、细胞原生质的充水程度73
- 四、氧73
- 五、二氧化碳74
- 六、机械刺激和创伤74
- 七、毒物和麻醉剂的作用74

第四节 呼吸代谢的调节和控制 74

第三章 植物的碳素营养——光合作用 78

第一节 植物碳素营养的类型 78

第二节 光合作用的重要意义及其测定方法 78

- 一、光合作用的重要意义78
- 二、光合作用的观测方法80

第三节 叶绿体及其色素在

- 光合过程中的作用81

- 一、叶绿体的亚显微结构82

- 二、叶绿体的色素及其理化性质85

第四节 光合作用的机理 93

- 一、光合作用机制概说93
- 二、光合作用中的光反应和暗反应94
- 三、光合作用的原初过程和O₂的来源95
- 四、光合作用中同化力的形成97
- 五、光合作用中的碳素同化途径99
- 六、光呼吸107

第五节 光合产物和次生物质代谢 109

- 一、光合作用产物109
- 二、植物次生物质的代谢110

第六节 同化产物的运输和分配 115

- 一、有机物质运输的途径、方向与形式116
- 二、有机物质的分配117
- 三、有机物质运输的机理119
- 四、有机物质的再分配122

第七节 影响光合作用的因素	122
一、光强度	122
二、二氧化碳的浓度	125
三、温度	127
四、叶绿素含量	128
五、叶子的含水量	128
六、矿质营养	129
七、各种因素的相互关系	130
八、光合作用的日变化和年龄变化	131
第八节 光合作用与农业生产	132
一、作物产量形成的生理分析	132
二、大田群体结构与光能利用	134
三、大田群体结构的促进和控制	137
四、人工光照栽培的理论和实践	139
第九节 细菌的光合作用与化能合成作用	140
一、光合细菌的类型	140
二、细菌光合作用	141
三、化能合成作用	142
第四章 植物的水分代谢	145
第一节 水分在植物生命活动中的意义	145
一、水在植物生命活动中的重要性	145
二、植物体内的水分状况	146
第二节 植物对水分的吸收	147
一、植物吸收水分的主要器官——根系	147
二、根系吸水的过程	148
三、影响根系吸水的外界条件	151
第三节 植物的蒸腾作用	153
一、蒸腾作用及其生理意义	153
二、测定蒸腾的方法和指标	154
三、蒸腾作用的机构和蒸腾过程	155
四、影响蒸腾作用的内外因素	160
第四节 水分在植物体中的运输	161
一、植物体内水分运输的途径	162
二、水分在植物体内上升运输的动力	163
三、植物体内水分运输的速度	164
四、植物体内水分的分配动态	164
第五节 合理灌溉的生理基础	165
一、农作物的需水量和耗水量	165
二、农作物个体发育中对水分要求的临界期	165
三、农作物的灌溉指标	166
四、灌溉方法	167
第五章 植物的矿质营养	169
第一节 植物矿质营养概论	169

第二节 植物体内的灰分及其含量	170
一、含灰量	170
二、灰分元素	172
第三节 研究植物必需矿质元素的方法	172
一、示踪原子法	172
二、溶液培养(或砂基培养)	173
三、盆栽试验	174
四、大田栽培法	176
第四节 各种必需元素在植物生命活动中的作用	176
一、植物体内矿质元素的分类	176
二、必需元素的生理作用	177
三、植物缺乏各种矿质元素的病征	181
第五节 植物对矿质元素的吸收和利用	183
一、植物对矿质元素的吸收	183
二、矿质元素在植物体内的运转和积累	186
三、环境条件对于植物利用矿质元素的影响	187
四、根际微生物对植物的矿质营养的作用	190
五、矿质肥料和合理施肥	191
第六节 矿质元素的同化——合成代谢	192
一、硫的同化	192
二、磷的同化	195
第七节 植物的氮素同化	199
一、植物体内外的氮素	199
二、植物对于氮素的利用形式	200
三、硝酸盐的还原	201
四、生物固氮——游离氮素的同化作用	203
五、氨基酸和蛋白质的合成	209
六、氮素在自然界中的循环	213
第六章 植物激素和生长调节物质	218
第一节 植物激素的基本特性	218
第二节 生长素	219
一、生长素的发现	219
二、生长素的生理作用和作用机理	220
三、生长素在植物体内的分布和传导	223
四、生长素的生物合成	224
五、生长素在农林业生产中的应用	226
第三节 赤霉素	227
一、赤霉素的发现	227
二、赤霉素的生物合成	227
三、赤霉素的生理效应和作用机理	228
四、赤霉素在工农业生产中的应用	229
五、赤霉素生物效应的检定	230

第四节 细胞分裂素.....231	三、落叶和休眠.....285
一、细胞分裂素的发现.....231	第五节 植物的运动现象.....286
二、细胞分裂素的生理作用.....232	一、植物运动的性质.....286
第五节 脱落酸.....234	二、向性运动.....287
一、脱落酸的发现.....234	三、感性运动.....288
二、脱落酸的生理特点.....235	四、生理钟.....289
第六节 乙烯.....236	第六节 植物的生殖生长——发育.....290
一、乙烯的合成和分布.....236	一、生殖生长概说.....290
二、乙烯的生理效应和作用机理.....238	二、由营养生长向生殖生长过渡的条件.....291
三、乙烯的生产应用.....238	三、生殖生长临界期的生理变化.....299
第七节 植物激素的相互作用.....240	四、花器官的形成和性别分化.....300
第八节 天然和人工合成的生长抑制物质.....241	五、高等植物的受精生理.....302
一、天然生长抑制物质.....241	六、种子和果实的发育.....306
二、人工合成的生长抑制剂.....241	第七节 植物的衰老和复壮.....311
第九节 除草剂.....243	一、衰老的概念.....311
一、除草剂的发现.....243	二、衰老的原因.....312
二、除草剂的类型及其作用原理.....244	三、衰老与脱落.....312
三、除草剂的主要剂型及其应用特点.....245	四、植物的复壮.....313
第七章 植物个体发育生理.....248	第八章 植物的环境生理.....315
第一节 植物个体发育概论.....248	第一节 水分循环和植物的旱涝问题.....315
一、植物个体发育阶段的划分.....248	一、干旱的成因.....315
二、植物个体发育的多型性.....249	二、干旱的类型和性质.....316
三、植物个体发育中的生长和发育.....250	三、干旱伤害植物的机理.....316
第二节 种子和更新芽的萌发.....250	四、旱生植物对干旱过热的适应.....318
一、种子萌发过程的生理变化.....250	第二节 土壤盐渍和植物的盐害问题.....320
二、种子的休眠和后熟.....265	第三节 植物的寒害冻害问题.....322
三、更新芽的萌发.....267	一、寒害.....322
第三节 植物的营养生长.....268	二、冻害.....323
一、生长大周期或生长曲线.....268	三、提高植物抗寒性的途径.....325
二、生长的测量.....269	第四节 环境污染与植物生长.....326
三、细胞的生长和分化.....270	一、大气污染对植物的影响.....326
四、影响营养生长的条件.....273	二、水质污染对植物的影响.....331
第四节 植物营养生长的若干特性.....276	三、土壤污染对植物的影响.....334
一、极性生长和生长的相关性.....276	四、植物生长与环境保护.....335
二、植物生长的周期性.....283	附录 本书所用缩写符号.....338

绪 论

一 植物生理学的研究对象

植物生理学是关于植物生命活动规律的科学。它的研究对象主要是绿色植物的生命活动。

在地球上,植物广泛分布在极地、高山、丘陵、草原、田野以及浩瀚无涯的江湖海洋里。植物界的森罗万类和百态千姿组成了地球上最壮观的自然景色。同时,植物通过特殊的生活方式,从自然界吸收最简单的无机离子、水分和二氧化碳,利用太阳的辐射能量,而生产出品类繁多,数量丰富的物质资源,哺育着整个动物界,维持着自然界的生态平衡,供应人类多方面的生活需要。植物生理学就是以现代科技所提供的实验手段和观察分析方法研究植物这种独特的生命活动,即研究和阐明植物在具体环境条件下所进行的新陈代谢和新陈代谢过程中的物质与能量转化、形态建成与发育过程以及对于特殊环境应力的整体反应——类型变异。植物生理学的任务不局限于认识自然和解释自然,更重要的在于改造自然,也就是据根研究所阐明的规律性的知识、原理去影响植物的生命活动,以提高植物的生产力,满足人们日益增长的物质需要。

因此,植物生理学的研究与一些世界性重要问题的解决都有密切的关系。例如粮食问题,由于世界人口的急剧增加,人类处在一个粮食不足的时代,特别是自然资源遭受帝国主义、新老殖民主义残酷掠夺的第三世界人民正面临严峻的粮食危机。解决粮食问题的办法,一种是扩大耕种面积,另一种是提高单位面积产量。据估计,世界范围可供开垦的肥沃土地已经很少了,如果违反自然规律,不顾现实可能的耕种条件盲目开垦生荒地,大量破坏森林和草原,将会造成原来的农业产区的降雨量减少,使作物遭受旱灾而减产。

增产粮食比较可行的一条途径是提高单位面积的产量。实践证明,在采用优良品种的前提下,综合应用营养原则和栽培制度是迅速提高单位面积产量的现实途径。植物生理学对作物生物学特性的研究和生理指标的测定就是制订农业区划、确定合理栽培措施,充分发挥作物生产潜力的理论根据。例如对于特定作物发育特点的分析,生育期间水分状况、营养元素的诊断;对于光合器官最大光能利用率和田间最适条件的研究;应用生长调节剂去影响植物的发育过程,借以缩短生产周期并保证同化产物最大限度的转化为经济产量等等,都能在增加产量、改进产品质量方面发挥显著的效应。在目前的温室高产栽培中,已经能够达到每平方米面积上年收获 60 斤鲜草, 40 斤番茄;以及大面积涌现“吨粮田”的高产纪录。可以预料,在进一步深入研究植物的生理特性和代谢过程的合理调控的基础上,实现植物栽培工厂化,将能突破自然条件的局限取得更大的产量。

又如能源问题。在世界范围内,特别是工业发达的资本主义国家,能源问题已经出现严重的危机。据估计,世界最大石油产区中东的石油贮藏量以及可供开采的全世界煤炭贮藏量的可采时间都只剩下二、三百年了。

解决能源问题有着许多途径。例如原子能、水力发电、太阳能利用等等。但是,这都需要有较大的投资。目前引起人们巨大兴趣的是速生能源植物的扩大利用,特别是根据植物光合作用

原初过程的工作原理,在常温常压下人工摹拟由水中分离出氢、或截获叶绿素受光激发时最初放出的高能电子发电,以生产不污染环境的干净能源。通过多学科协同努力,一旦建立起廉价的工业生产程序,世界性的能源问题将会得到彻底的解决。

总之,借鉴或根据植物奇妙的代谢活动的机理,以提高工农业生产的前景是很鼓舞人的。

二 植物生理学的产生和发展

自然科学的发生发展有其思想背景和社会条件。西方“文艺复兴”运动,使人们的思想从神学观念的愚昧中解放出来,重新回到现实的物质世界,从而要求对周围的自然现象,进行科学的探索 and 解释。十七世纪开始的“产业革命”,导致了社会生产力的提高,也促进了农业生产的发展。1840年德国化学家李比希(J. von Liebig)根据植物灰分分析的结果,在他的《化学在农学和生理学上的应用》一书中,论证了矿质元素在肥料中的作用,说明只有无机物质才能供给植物以建造植物体的原始材料。稍后,法国植物生理学家布森高(J. B. Baussingault)公布他的“氮素在肥料中的地位”的学说,以实验证明高等植物不能利用大气中的游离氮素;证明硝酸盐和灰分元素是构成植物体的物质来源。到此,植物生理学中的矿质营养问题基本上得到解决,为合理施肥提供了理论根据,使当时的作物产量得到成倍地提高。

十八世纪由于化学分析技术的进步阐明了空气的主要组成,由此有了植物气体交换的发现,随之开始了植物的呼吸作用和光合作用的研究。在这方面,德·索苏尔(De Saussure)和布森高的工作有特殊意义,他们跨越十八、十九世纪,不仅在土壤营养问题的研究中有重要的贡献,同时在气体交换的研究中,首先引入了定量分析方法,并确定植物的呼吸和光合作用中碳水化合物氧化-还原的化学公式: $C_6H_{12}O_6 \rightleftharpoons 6CO_2 + 6H_2O$ 。这时,植物生理学已具备了从植物学和农业化学中分离出来,单独成为一门自然科学的条件,开始在土壤、植物、大气这个统一的自然体的物质循环转化的研究工作中担负起自己独特的任务。

十九世纪自然科学的三大发现:细胞学说、能量守恒定律、进化论的建立又促进了在植物生理学方面能量转化、形态建成和类型变异的研究。俄国学者季米里亚节夫(Тимирязев)以自己设计的单色光光学仪器所做的准确实验证明:叶绿素的吸收光谱与光合作用的作用光谱相符合,即光合作用中利用的光,正是叶绿素所吸收的光,从而论证了植物光合作用的宇宙性意义,表明植物这一重要生命现象同样服从于能量守恒定律。

能量转化研究的另一个重大进展是确定了呼吸作用就是生物氧化,即生物呼吸作用中放出的能量,就是光合作用过程中积累在光合产物中的太阳能。巴哈(Бах)、巴拉金(Палладин)以及后来克林(Kllin)、瓦尔布格(Warbourg)的工作都做出了重要的贡献。

1859年达尔文发表《物种起源》,在生物科学中建立了进化论。从此植物生理学研究开始应用了历史方法,弥补了生理学中理化分析方法之不足。达尔文的学说启发人们不要把生理机能看成是器官组织的不变的属性,而应认识到植物的生理特性是和它的生活环境、发育历史成为一个统一体。甚至植物类型本身也只是一个动力学系统,只是作为一种过程而出现的。在这种发展观点的影响下,在德国发展了克列卜士(Klebs)的实验形态学,以后在苏联,在中国发展了植

物发育生理学。在达尔文藜草向光性研究的直接影响下,又出现了以美国为中心的植物发育的激素控制理论,并导致生长调节剂的广泛应用。至此,植物生理学已经把物质转化、能量转化、形态建成和类型变异的研究联系成一个有机的整体,形成现代植物生理学的重要特色。

进入二十世纪五十年代之后,由于现代科技分析技术的发展,在生理学的研究中电子显微镜、同位素、质谱分析和电子学技术,以及高速离心分离、萤光标记和超微细胞组织化学等实验分析手段已广泛应用。植物生理学的各个领域都有了飞速的发展,能够在分子、量子水平上阐明生理过程的内部机制和各个过程的相互关系、以及细胞原生质的连续性与质膜信息传递等问题。在此基础上,人们不仅有可能合理调控某些代谢过程的方向和速度,也有可能植物体外人工摹拟某些重要的代谢过程。

三 我国植物生理学的发展概况

我们伟大的中华民族,具有悠久的文明历史。在长期的农业生产实践中积累了丰富的植物生理知识。根据甲骨文记载,早在三千年以前,人们就知道早春的光照不足,不利于庄稼的生长;雨水及时对于农作物的重要性。定居以后的农业,强调“不违农时”,重视“土宜”问题;公元前二世纪的《吕氏春秋》一书中载有“任地、辩土、审时”诸篇,实际上谈的就是当时的农业区划,是对于气候周期性和植物生长周期性变化规律的科学记录。劳动人民中流传着的“桔逾准则为枳”的传说,可以看做是关于植物类型本性与环境因素之间辩证关系的朴素认识。

在改进作物生长条件方面,周秦农业产区的“沟洫制度”,兼顾到灌溉和斥卤(洗盐)两方面的效果。其他如应用“掩青”(绿肥)、“粪种”以提高地力,每年冬耕灭虫以改善植物生长条件,应用嫁接以繁殖优良植物品种,育苗移栽促进植物提早成熟以及利用冬季自然低温处理麦类作物种子(春化)使其当年结实成熟等等。在两汉以前多地就流行许多行之有效的简便方法。

在文献方面,我国历代的古农书和药用本草是前期灿烂科技文明的重要组成部分,受到世界科学家的高度称赞。可惜的是,我国二千年来的封建统治和小农经济的局限,使得资料散失,宝贵的经验不能集中起来上升为更高的理论。因此,近代植物生理学的研究也起步较晚。直到本世纪三十年代初,才由罗宗洛、汤佩松、李继桐分别在中山大学、武汉大学、南开大学建立教学和研究中心。但是,我国植物生理学的发展具有自己的特点,我们不但有丰富的实践经验,而且一开始便以现代科技理论武装自己,植根深厚,起点较高。因此,解放前在老一辈科学家的培育下,也训练出一批人数虽少但学有专长的骨干力量。新中国成立后,在共产党和人民政府的直接领导和关怀下,植物生理学和其他学科一样,有了很大的发展。不但在上海、北京建立起专业研究中心,各省也普遍建立了植物生理专业的研究室;各综合性大学,农、林、师范院校也都开设有植物生理学课程,进行经常性的教学和科研工作。因此,在不长的时期里能够迅速培养出一大批专门人才,并且在光合作用、呼吸作用、物质运输机理、植物激素和组织培养各个领域都取得了具有当代先进水平的科研成果,在我国农、林业发展中做出了一定的贡献。

近年我国植物生理学的研究逐步得到恢复和发展,大批专业人员开始了广泛科研工作。1979年秋召开的全国植物生理学术讨论会标志着向前迈进的新起点。

第一章 植物细胞生理

细胞(cell)可以分为原核细胞(prokaryotic cell)和真核细胞(eukaryotic cell)两个类型。前者只具有原始状态的分散核质,未发育成核区和特化的细胞器(图1-1)。而后者则具有发育

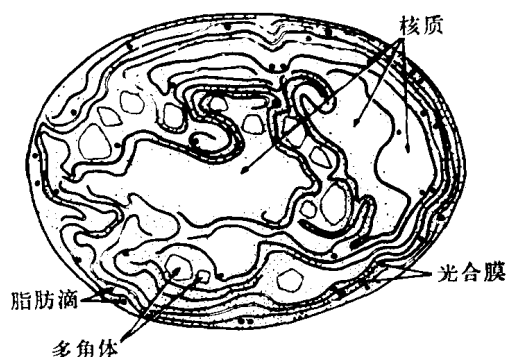


图 1-1 原核细胞结构

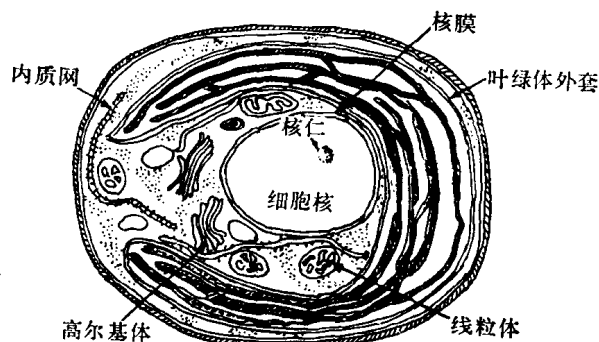


图 1-2 真核细胞结构

完好、界限分明的细胞核,并且具有特化的细胞器和高度分化的内部结构(图1-2)。

对原核生物(prokaryote)而言,一个细胞即是一个完整的有机体,能够同时进行物质的吸收和排出以及物质和能量的复杂转化;具有感受周围环境刺激的能力(excitability);在适宜的条件下,能够迅速的的生长和繁殖。例如自然界迄今仍然广泛存在的单细胞的细菌、蓝绿藻和原生动物。

对真核生物(eukaryote)而言,细胞是有机体的构造单位。随着细胞与组织的分化,细胞的机能可以发生特化,即在有机体的特定部位内执行一定的机能,细胞的形态结构也随之发生明显的变异。但是,这种变异是相对的,应用现代细胞培养技术在适宜的条件下,任何生活的薄壁细胞都可以像合子一样发育成一株完整的植物。因此,细胞不仅是植物结构和机能的单位,也是个体发育的基础,是生命结构的基本形式。我们学习细胞生理学的主要目的就在于了解细胞的宏观和微观的机能结构、生理活动与其周围环境的相互关系、细胞生长增殖的机理以及植物有机体代谢过程的调节和控制的途径。

现代植物生理学已在上述领域积累了许多规律性的知识。掌握这些科学知识,就有可能合理地调节或控制植物的生命活动,甚至在植物体外人工摹拟植物的代谢过程,为社会主义四个现代化服务。

第一节 植物细胞的化学成分

植物的生命活动是在细胞的原生质(protoplasm)中进行的,因此了解细胞原生质的化学成分和它的基本特性有助于理解错综复杂的生命活动的物质原因。因为许多体现原生质中生命活动的理化现象,简单说来,就是组成原生质的各种成分在生活胶体系统中的特性。

一、原生质的基本特性和化学成分

原生质不是单一的化合物，而是各种有机物质和无机物质的复合体。原生质中所含化学成分的多样性和它的反应能力，为在细胞中实现各种不同的化学反应创造了极大的可能性。

近年生物学领域应用现代组织化学和微观技术，在研究细胞的亚微结构和原生质中各种成分的生化特性方面取得了很多成果；阐明了细胞内某些物质的合成转化机制和物质与能量代谢的相互关系。这些成就，有助于理解细胞和机体的各生理现象的因果关系。但是，仅仅原生质的化学分析，还不能解答复杂生理过程的全部问题。生活物质的主要特性，不仅是化学成分方面的特性，更重要的是细胞内部各种生化反应的方向性和速度。或者说，是化学进程的顺序性、协调性和有规律的程序。而这种特性乃是有机体在生存条件的影响下，在系统发育的过程中形成的。

根据不具细胞壁的粘菌(*Fuligo varians*)原生质团块的分析资料，原生质含有82.6%的水分，干物质的成分和百分比如下：

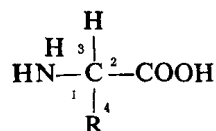
水溶性物质：	单糖·····	14.2%	} 合计 40.7% 主要含于液泡中
	蛋白质·····	2.2%	
	氨基酸、酰胺、嘌呤碱等·····	24.3%	
非水溶性物质：	核蛋白·····	32.3%	} 合计 54.9% 主要为原生质成分
	核酸·····	2.5%	
	球蛋白·····	0.5%	
	脂蛋白·····	4.8%	
	中性油脂·····	6.8%	
	植物甾醇·····	3.2%	
	磷脂·····	1.3%	
	其他有机物(包括色素、树脂等)·····	3.5%	
矿物质：	·····	4.4%	

上述分析资料表明：细胞原生质中水分占有很大的比例。这使得分散于其中的各种物质，都能处于水合状态，并为它们的各种理化反应提供了一个良好的环境。关于水分在植物生命活动中的重要作用，将在水分代谢中继续讲到。

在原生质中的干物质种类繁多。但是，最主要的是蛋白质、核酸、碳水化合物和脂类。这些有机物质的大量存在，容易形成亲水性胶体，使其中进行的化学反应具有特殊的性质，即原生质中的反应系统比较稳定，反应速度较易控制。下面简要介绍这些物质的主要特性。

二、氨基酸和蛋白质

(一) 氨基酸 氨基酸(amino acid)是蛋白质(protein)的构成单位。存在于植物蛋白质中的氨基酸大部分是 α -氨基酸。它可以看做是脂肪酸的衍生物，即连接在脂肪酸羧基 α -碳原子上的一个氢为氨基所取代。 α -氨基酸的通式如下：



上式的“R”代表氨基酸上不同的侧链, 侧链的不同使氨基酸具有不同的性质。根据侧链的不同, 氨基酸可分为下面几个类群:

(1) 脂肪族氨基酸

a. α -氨基-羧基酸

甘氨酸(glycine)	$\text{HCH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$
丙氨酸(alanine)	$\text{CH}_3\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$
缬氨酸(valine)	$\text{CH}_3\text{CH}(\text{CH}_3)\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$
亮氨酸(leucine)	$\text{CH}_3\text{CH}(\text{CH}_3)\text{CH}_2\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$
异亮氨酸(isoleucine)	$\text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH}(\text{CH}_3)\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$

b. 酸性氨基酸及其酰胺

天冬氨酸(aspartic acid)	$\text{HOOCCH}_2\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$
天冬酰胺(asparagine)	$\text{H}_2\text{NOCCH}_2\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$
谷氨酸(glutamic acid)	$\text{HOOCCH}_2\text{CH}_2\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$
谷氨酰胺(glutamine)	$\text{H}_2\text{NOCCH}_2\text{CH}_2\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$

c. 碱性氨基酸

赖氨酸(arginine)	$\text{NH}_2\text{CH}_2\text{CH}_2\text{CH}_2\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$
精氨酸(lysine)	$ \begin{array}{c} \text{HN} \\ \diagup \\ \text{C} \cdot \text{NHCH}_2\text{CH}_2\text{CH}_2\text{OH}(\text{NH}_2)\text{COOH} \\ \diagdown \\ \text{H}_2\text{N} \end{array} $

d. 羟基脂肪族氨基酸

丝氨酸(serine)	$\text{HOCH}_2\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$
苏氨酸(threonine)	$\text{CH}_3\text{CH}(\text{OH})\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$

(2) 芳香族氨基酸

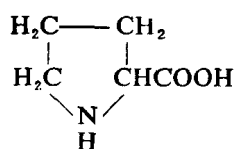
苯丙氨酸(phenyl-alanine)	$\text{C}_6\text{H}_5-\text{CH}_2\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$
酪氨酸(tryptophan)	$\text{HO}-\text{C}_6\text{H}_4-\text{CH}_2\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$

(3) 含硫氨基酸

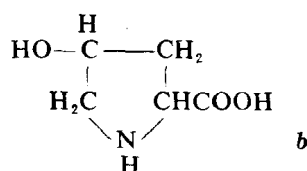
半胱氨酸(cysteine)	$\text{HSCH}_2\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$
胱氨酸(cystine)	$ \begin{array}{c} \text{SCH}_2\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH} \\ \\ \text{SCH}_2\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH} \end{array} $
蛋氨酸(methionine)	$\text{CH}_3-\text{S}-\text{CH}_2\text{CH}_2\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$

(4) 杂环氨基酸

a. 脯氨酸(proline)



b. 羟脯氨酸(hydroxyproline)



例如天冬氨酸和谷氨酸的侧链端群是羧基,所以表现为酸性;精氨酸、赖氨酸的侧链端群为氨基,所以表现为碱性;亮氨酸、苯丙氨酸的侧链端群分别为甲基和苯基,所以表现为亲脂性;丝氨酸、酪氨酸的侧链端群为羟基,所以表现为亲水性。侧链端群的不同溶解度和酸碱性对于蛋白质结构和酶(也是一种蛋白质)的功能,具有重要作用。

(二) 蛋白质 蛋白质是原生质中最主要的成分,是原生质中具有广泛多样性的复杂化合物。

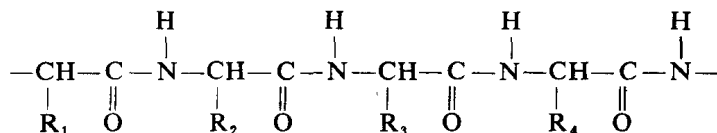
蛋白质具有很大的分子量和很多氨基酸残基。一个分子量为 5,000 的蛋白质,就含有 50 个氨基酸残基;分子量为 100,000 的蛋白质,含有 1,000 个氨基酸残基。植物中的大部分蛋白质,是由几百个氨基酸残基组成的。由于蛋白质是由 20 种不同的氨基酸组成的,在理论上的排列组合的数目接近于 10^{130} !因此能形成在质上不同的蛋白质。这就使得原生质也具有广泛的多样性和异质性。一种生物有机体的生理功能,有区别于另一种有机体的生理功能,就是基于它们原生质中的蛋白质的异质性。

关于蛋白质分子的结构,通常分为一级结构(primary structure)、二级结构(secondary structure)和三级结构(tertiary structure)。

1. 一级结构:许多蛋白质的一级结构,已经搞清楚了。例如小麦胚中细胞色素 c (cytochrome) 的一级结构是由 112 个氨基酸残基组成的,分子中的各个氨基酸的排列顺序如下:

乙酰基丙氨酸—丝—苯丙—丝—谷—丙—脯—脯—甘—天冬胺—脯—天冬—丙—甘—甘—赖—异亮—苯丙—赖—苏—赖—半胱—丙—谷胺—半胱—组—苏—缬—天冬—丙—甘—丙—甘—组—赖—谷胺—甘—脯—天冬胺—亮—组—甘—亮—苯丙—甘—精—谷胺—丝—甘—苏—苏—丙—甘—酪—丝—酪—丝—丙—丙—天冬胺—赖—天冬胺—赖—丙—缬—谷胺—色—谷胺—谷—天冬酰—苏—亮—酪—天冬—酪—亮—亮—天冬酰—脯—赖—赖—酪—异亮—脯—甘—苏—赖—旦—缬—苯丙—脯—甘—亮—赖—赖—脯—谷—天冬—精—丙—天冬—亮—异亮—丙—酪—亮—赖—赖—丙—苏—丝—丝—COOH

蛋白质中多肽链的骨架是许多—C—C—N链的重复,而且每隔一个碳原子就有一个肽键:



在植物细胞原生质中除去上述 20 种构成蛋白质的氨基酸之外,尚含有多种非蛋白质氨基酸。例如游离状态的瓜氨酸、鸟氨酸、刀豆氨酸和茶叶中大量存在的茶氨酸。

2. 二级结构:一级结构的长链有一个显著的特点,就是它会折叠起来,在这种折叠中,氢键起着重要作用。肽链的折叠方式,主要是形成 α -螺旋(图 1-4)。

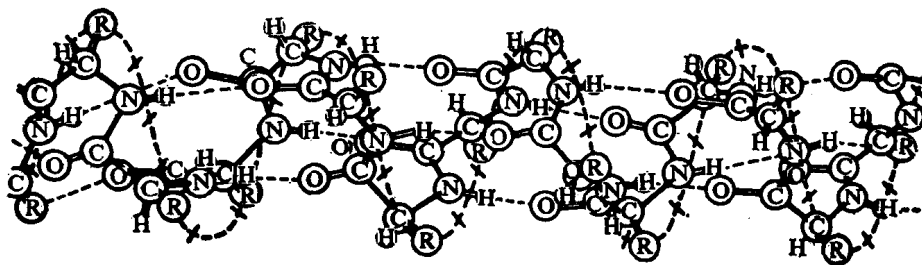


图 1-4 蛋白质分子 α -螺旋式二级结构

这种螺旋之所以形成是因为每一存在于肽链中的 N 原子上的 H,都与其后第四个氨基酸残基中的 C=O 上的 O 形成氢键。但并不是所有的肽链或一条肽链的所有部分都能形成 α -螺旋,这是由于链中 R-基团不同,会影响 α -螺旋的稳定性。

有时多肽链不是螺旋的而是平行伸展的,即几条多肽链形成一个片层,称为折叠层。这时肽链之间也以形成的氢键相连接。这种结构称为 β -折叠层结构(图 1-5)。

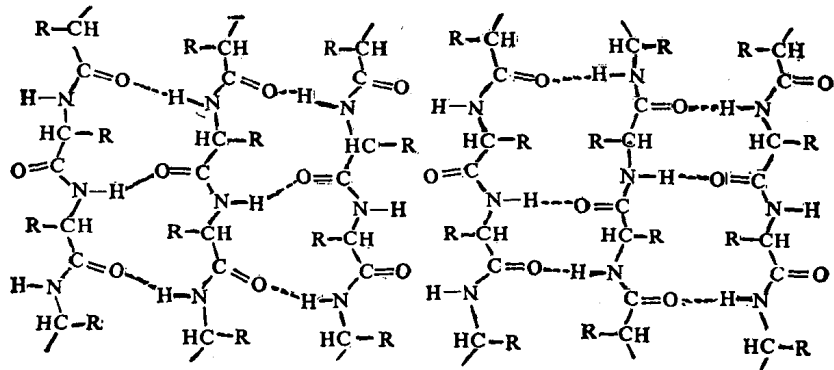


图 1-5 蛋白质分子 β -折叠层结构

3. 三级结构: 蛋白质分子的二级结构又会进一步多次盘曲和折叠, 使整个分子具有一特定的形状。这种盘曲和折叠的方式称为蛋白质的三级结构(图 1-6)。形成三级结构的链是由多肽链上的 R 端群的种类、性质和排列顺序所决定的, 即端群上正负电荷相互吸引, 硫桥或侧键上各种端群的相互作用等等造成的。

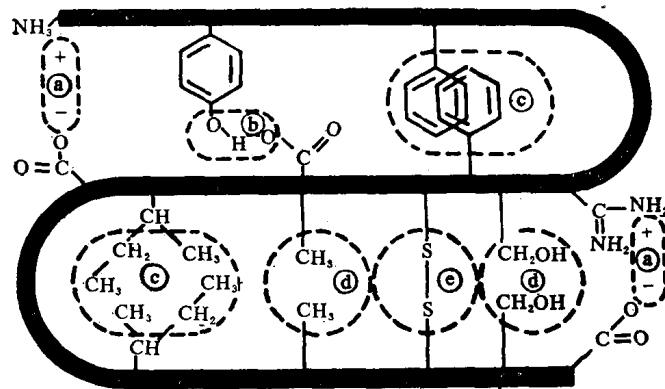


图 1-6 蛋白质三级结构几种非共价键的示意图使多肽链与多肽链相互连结的几种可能的键:

- (a) 正负电荷的吸引; (b) 氢键; (c) 非极性侧链由于同时被水排斥而互相靠近;
(d) 范德华引力; (e) 由两个半胱氨酸的-SH 基形成硫桥。

蛋白质分子的二级结构和三级结构都是在一级结构基础上形成的。多肽链的质变就在于其一定构象(包括二级、三级结构和四级结构)的改变, 而蛋白质分子的构象对于它的各种生物学作用具有决定性意义。

4. 亚基: 许多分子量较大的球蛋白, 往往不是由一条多肽链组成的, 而是由两条或两条以上的多肽链组成的。这种蛋白质中的每一条多肽链, 就称为它的一个亚基或亚单位(subunit)。这类蛋白质, 不仅其中的每条多肽链会形成二级结构或三级结构, 而且各条卷曲或折叠起来的多肽链之间还有一种特定的相互关系, 即所谓蛋白质的四级结构。

三、核 酸

核酸(nucleic acid)是原生质中另一类结构非常复杂、具有极大分子量的生物大分子。核酸在细胞中的蛋白质合成代谢和性状遗传方面特别重要。在原生质中, 它通常与蛋白质相结合, 形成核蛋白, 它是构成细胞核及其他细胞器的主要生命物质之一。恩格斯指出: “生命是蛋白体的存在形式, 这种方式实质上就是这些蛋白体的化学成分的不断自我更新。”恩格斯所指的蛋白体, 其主要成分应当就是蛋白质和核酸的复合体。

原生质中的核酸由于核苷酸含糖种类的不同, 可以分为两大类, 即核糖核酸(ribonucleic acid, 简称为 RNA)和脱氧核糖核酸(deoxyribonucleic acid, 简称为 DNA)。核糖核酸分子通常是一条多聚核苷酸的直链,

“骨架”由交替的核糖(在 DNA 上即为脱氧核糖)和磷酸组成;磷酸的残基,连接着相邻核苷的核糖的第三位碳和第五位碳上,形成核糖磷酸二酯键。碱基则按直链的线形顺序,固定在核糖的第一位碳上,形成侧链。脱氧核糖核酸分子,根据现代概念是两条多聚核苷酸的长链,以相反的走向排列,以右手方式旋转形成双螺旋;两条长

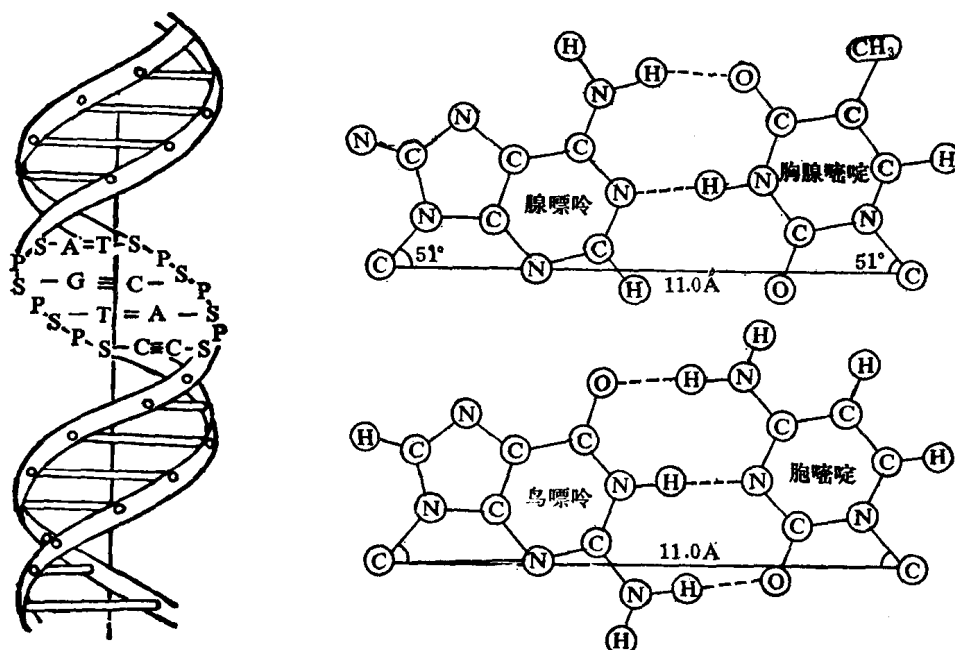


图 1-7 DNA 分子的成分和构型

链上的四种碱基——腺嘌呤、鸟嘌呤、胞嘧啶、胸腺嘧啶(RNA 则为尿嘧啶)——则以相反的顺序,借氢键互相连接在长链的内侧。DNA 分子的各种成分和构型简列如图 1-7。

关于核酸的作用,已经明确了 RNA 控制着蛋白质的生物合成。生活细胞在进行某种蛋白质合成时,先在 DNA 的单链的某一段上进行所谓信使 RNA (mRNA) 的合成,即“转录”。当合成的 mRNA 镶嵌到核糖体上,就成为各种氨基酸合成蛋白质的工作模板。因而 DNA 认为是遗传基因的载体,细胞的分化、个体的发育、性状的遗传,都由 DNA 上面的基因所决定。DNA 的分子结构以及它在细胞中的含量都比较稳定,而且分子中一定的嘌呤只能和一定的嘧啶相结合,具有一种“互补”关系,例如 A 与 T 结合, C 与 G 结合。这些特点被看做是 DNA 在 RNA 和蛋白质合成中起“模板”作用的根据。由此认为生物的遗传信息具有由 DNA→RNA→蛋白质的固定传递方向,叫做“中心法则”(Central dogma),从而导出 DNA 是生物性状遗传的基础。

最近我国生物学家童第周等,采用胞核移植、细胞融合以及将分离出来的细胞核与细胞质提取物进行核酸合成等新方法,研究核质的相互关系。他们认为,细胞质不仅对遗传发育有直接作用,并能控制细胞核对核酸的合成。这与前此报导过的关于在某一系统中, RNA 能成为 DNA 合成的模板,即所谓“反向转录”相一致。这些工作改变了核质功能和相互关系的看法,引起人们的巨大兴趣。看来,对于核酸生物合成和作用机制的进一步研究,可能将得出更高的理论概括。

组成核酸的核苷酸(ribonucleotide),在细胞的多种功能中也有重要的作用。核苷酸中连接在核糖的 C-5 上的磷酸根可进一步被一个或两个磷酸所酯化,从而形成一个或两个焦磷酸键。这个焦磷酸键由于水解能很高,所以称为高能键,是能量的一种贮藏形式,也是能量被转运的一种重要形式。许多生物合成反应所需要的自由能,常常是以这种方式提供的。最重要的这类核糖核苷酸是腺嘌呤系列的核苷酸,即腺核苷酸或称腺苷一磷酸(adenosine monophosphate,简称为 AMP),腺苷二磷酸(adenosine diphosphate,简称为 ADP)和腺苷三磷酸(adenosine triphosphate,简称为 ATP)。图 1-8 是 ATP, ADP, AMP 分子的结构式。

核苷酸的某些衍生物又是电子传递的载体,如 NAD、NADP、FMN、FAD。还有些转移乙烯基和葡萄糖的