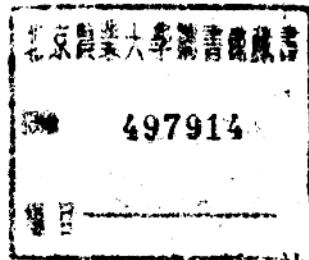


全国高等农业院校教材

植 物 生 理 学

江苏农学院 主编

农学类专业用



农业出版社



主 编 高煜珠 (江苏农学院)
副主编 韩碧文 (北京农业大学)
饶立华 (浙江农业大学)

全国高等农业院校教材

植物生理学

江苏农学院 主编

责任编辑 张本云

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092毫米:6开本 21.75印张 459千字
1986年5月第1版 1986年5月北京第1次印刷
印数 1—33,000册

统一书号 13144·292 定价 6.80元
3.60

117021 1A

前 言

植物生理学是农学类专业必修的一门专业基础课程。过去由于农学类专业一般不单独开设生物化学,加之生理学与生物化学的密切联系,所以1980年出版的由北京农业大学主编的全国高等农业院校试用教材《植物生理学》实际上是包括生理与生化两方面内容,随着农学类专业教学计划的改革,为了跟上生物化学的崭新发展,加强生物化学在农学中的作用,农业院校已相继地开设《基础生物化学》,作为植物生理学的先修课程,原编《植物生理学》中有关生化部分已纳入《基础生物化学》的内容。为了适应这一新的发展,农牧渔业部(原农林部)于1982年委托编者重新编写农业院校教材《植物生理学》。我们于1982年9月在扬州邀请部分兄弟院校的教师召开大纲审定会议,根据会议精神制定了编写大纲。

本教材按“细胞—代谢—生长发育—逆境生理”的体系序列分十一章编写。在内容上我们尽力做到吸收国内外教材的一些优点及本学科的部分较新资料,并注意到生理与生化的分工及相互联系,加强植物生理学与农学的关系,在不影响植物生理学是一门基础课程的前提下,适当反映农业院校的特点。

本教材由高煜珠、韩碧文与饶立华分工编写,在定稿审稿过程中承全国三十多所农业院校植物生理教研室的同志们以及北京大学、南开大学、中国科学院上海植物生理研究所、中国科学院北京植物研究所的有关教授、专家热情帮助,提供许多宝贵的意见,使编者受益不浅,借此,特致以深切的谢意。

在编写中虽然我们主观上希望做到在原有教材基础上扬长避短,吐故纳新,理论联系实际,为我国农业现代化提供一些最基本的植物生理学知识,但由于编者水平所限,编写过程比较匆促,教材中不妥、缺点和错误之处一定不少,欢迎读者予以指正。

编 者

1984.3.

目 录

绪论	1
一、植物生理学的内容及其任务	1
二、植物生理学发展的重要历程及与其他学科的关系	1
三、植物生理学所面临的任务	3
*第一章 植物细胞的结构与功能	5
第一节 细胞的概述	5
第二节 植物细胞的化学组成	5
一、原生质的化学组成	5
二、原生质的胶体性质	9
三、细胞是高度分化的组织——细胞浆与细胞器	11
第三节 细胞亚微结构与功能	12
一、细胞壁	12
二、细胞膜(生物膜及内膜系统)	14
三、微管与微丝	18
四、微体	19
五、核糖体(核蛋白体)	20
六、细胞浆	21
第四节 植物细胞全能性	22
第二章 光合作用	25
第一节 光合作用的意义与进化	25
第二节 光合速率及其测定	27
一、改良半叶法	27
二、红外线 CO_2 分析法	28
三、氧电极法	28
第三节 叶绿体——光合作用的细胞器	28
一、叶绿体的形态结构	28
二、光合色素	30
第四节 光合作用的机理	34
一、原初反应	35
二、电子传递及光合磷酸化	38
三、二氧化碳同化	40
第五节 光呼吸	47
一、乙醇酸的生物合成及其代谢途径	47
二、 C_3 循环与 C_4 循环(光合碳循环)的整合	50
三、光呼吸的生理功能	50

四、光呼吸的测定	51
五、光呼吸的调节与控制	52
第六节 光合作用中蔗糖及淀粉的形成	53
第七节 光合作用的生理生态	54
一、内部因子	54
二、外部因子	55
第八节 光合作用与提高产量的关系	60
一、提高作物光能利用率	60
二、 C_3 与 C_4 植物的光合效率	62
第三章 呼吸作用	65
第一节 呼吸作用的概念及其生理意义	65
第二节 高等植物呼吸系统	66
一、高等植物呼吸系统的多样性	66
二、糖的分解过程	67
三、三羧酸循环(TCA)——线粒体代谢	70
四、呼吸链与末端氧化系统	70
五、呼吸中能量利用的效率及其调节作用	74
六、呼吸作用的调节	75
第三节 呼吸强度及其影响因素	78
一、呼吸强度(呼吸速率)	78
二、呼吸商	79
三、影响呼吸强度的主要因素	79
第四节 呼吸作用与生理活性关系及其在农业生产上的应用	82
一、呼吸作用的效率	82
二、细胞的生长发育与呼吸	83
三、种子与幼苗的呼吸	84
四、果实呼吸	87
第四章 植物的水分关系	90
第一节 水分在植物生活中的重要性	90
一、水的物理化学性质	90
二、水分对植物的生理生态作用	91
第二节 植物细胞对水分的吸收	92
一、水势	92
二、植物细胞的渗透作用	93
三、植物细胞的水势	95
四、相邻细胞间水分的运转	95
五、植物细胞的吸胀作用(imbibition)	97
第三节 植物根系对水分的吸收	97
一、根吸水的部位	97
二、水分吸收的机理	98
三、影响根系吸水的土壤条件	100

第四节 蒸腾作用	100
一、蒸腾作用的生理意义	101
二、蒸腾作用的指标及部位	101
三、气孔蒸腾	102
四、蒸腾作用的气孔调节与非气孔调节	106
五、环境条件对蒸腾作用的影响	107
第五节 植物体内水分的向上运输	108
第六节 合理灌溉的生理基础	110
一、作物的需水规律	110
二、灌溉的指标	111
第五章 植物矿质和氮素营养	115
第一节 植物的必需元素	115
一、植物体内的元素	115
二、植物必需元素及其确定方法	115
三、各种必需元素的生理作用及其缺乏病征	118
第二节 植物对矿质元素的吸收及运输	124
一、植物根系吸收矿质元素的特点	124
二、矿质元素吸收过程	125
三、影响根系对矿质元素吸收的因素	131
四、矿质在植物体内的运输	133
第三节 氮代谢	135
一、硝酸盐还原	135
二、氮的同化	137
三、植物体内氮代谢的部位及调节	138
第四节 施肥的生理学基础	139
一、作物需肥规律	139
二、施肥的营养诊断	140
三、改善环境条件, 促进养分吸收利用	141
第六章 植物体内同化物运输与分配	143
第一节 植物体内同化物运输系统	144
一、短距离运输系统——胞内与胞间运输	144
二、长距离运输系统——输导组织运输	148
第二节 同化物运输的机理	150
一、韧皮部内运输物质的化学性质及形式	151
二、同化物运输的方向和速率	152
三、韧皮部运输机理的假说	153
四、韧皮部装载	154
五、韧皮部卸出	156
第三节 植物体内同化物分配及其控制	157
一、代谢源与代谢库的概念	157
二、源与库的相互关系	158
三、同化物分配规律	159

四、同化物的再分配与再利用	160
五、同化物分配与产量的关系	162
第四节 影响与调节同化物运输的因素	163
一、代谢调节	163
二、激素调节	165
三、环境因素	166
第七章 植物激素和植物生长调节剂	171
第一节 生长素	171
一、生长素的发现	171
二、生长素在植物体内的分布与运输	173
三、生长素的生物合成	174
四、生长素的钝化与分解	175
五、生长素的作用机理	176
六、生长素的生理效应	179
七、合成生长素及其应用	179
第二节 赤霉素	181
一、赤霉素的发现	181
二、赤霉素的化学结构	182
三、赤霉素的合成与运输	183
四、赤霉素的生理作用及应用	184
五、赤霉素的作用机理	185
第三节 细胞分裂素	187
一、细胞分裂素的发现	187
二、细胞分裂素的化学结构	187
三、细胞分裂素的存在、合成部位及运输	187
四、细胞分裂素的生理作用	189
五、细胞分裂素的作用机理	190
第四节 脱落酸	190
一、脱落酸的发现	190
二、脱落酸的化学	191
三、脱落酸的存在	191
四、脱落酸的生物合成	192
五、脱落酸的代谢	192
六、脱落酸的生理作用	193
七、脱落酸的作用机理	194
第五节 乙烯	194
一、乙烯的发现	194
二、乙烯的生物合成	195
三、乙烯的生理作用	196
四、乙烯的作用机理	197
五、乙烯释放剂——乙烯利的应用	197
第六节 植物激素间的相互关系	198

一、生长素和赤霉素·····	199
二、生长素和乙烯·····	199
三、生长素与细胞分裂素·····	200
四、赤霉素与脱落酸·····	200
第七节 植物生长调节剂·····	200
一、植物生长调节剂的类型·····	200
二、植物生长调节剂应用的一般原理·····	203
第八章 植物的生长和分化·····	206
第一节 生长、分化和发育的概念·····	206
一、发育·····	206
二、生长和分化·····	207
第二节 植物细胞的生长和分化·····	207
一、植物细胞发育的三个时期及其特点·····	207
二、细胞分生期·····	208
三、细胞伸长期·····	209
四、细胞分化期·····	210
第三节 整株植物的分化·····	210
一、顶端生长与分化·····	210
二、次生长与分化·····	212
三、再生生长与分化·····	212
第四节 植物器官、组织和细胞培养·····	213
一、组织培养一般情况·····	213
二、脱分化、再分化与植物细胞全能性·····	214
三、组织培养的实际应用·····	216
第五节 分化的生理生化基础·····	216
一、根芽分化·····	216
二、维管组织的诱导和分化·····	217
三、胚状体的分化·····	217
四、根的分化·····	218
第六节 分化的调控·····	218
一、分化与极性·····	218
二、分化与植物激素·····	220
三、分化的基因调控·····	220
第七节 生长和生长分析·····	221
一、生长曲线·····	221
二、相对生长·····	222
三、生长运动·····	223
第八节 种子萌发和幼苗生长·····	224
一、种子萌发过程·····	224
二、控制种子萌发的环境条件·····	224
三、幼苗的形成·····	227

第九节 植物生长的相关性	231
一、地上器官与地下器官	232
二、顶端优势	234
三、营养生长和生殖生长	236
第十节 植物生长发育的周期性	236
一、植物生长发育的昼夜周期性	237
二、休眠	237
三、近似昼夜节奏——生物钟	240
第九章 成花生理	243
第一节 光周期现象	243
一、光周期现象的发现	243
二、光周期现象的特点	244
三、光敏素	247
四、光周期刺激的传递和开花刺激物	251
五、光周期现象与植物地理上起源与分布的关系及其应用	254
第二节 春化作用	255
一、发现历史	255
二、春化作用的特性	256
三、春化作用的机理	258
第三节 花芽分化和性别表现	259
一、花的发端	259
二、性别表现	260
第十章 生殖、衰老和脱落	263
第一节 授粉和受精	263
一、花粉的构造与成分	263
二、花粉的生活力和贮藏	264
三、花粉的萌发和花粉管的生长	264
四、受精过程	266
五、花粉或花药培养	269
第二节 种子和果实的形成与成熟	269
一、胚胎发育	269
二、种子的发育	271
三、种子发育过程中的生化变化	271
四、果实的生长发育与果实成熟的生化变化	273
第三节 籽粒空瘪的原因	276
一、空瘪粒形成的内在原因	276
二、空瘪粒形成的外部条件	276
第四节 衰老	277
一、衰老时的生理生化变化	278
二、衰老的激素调节	279
第五节 脱落	280

一、影响脱落的外界因素·····	281
二、营养因素·····	282
三、脱落的生物化学·····	282
四、植物激素的作用·····	283
第十一章 植物的逆境生理·····	286
第一节 逆境的概念及研究逆境生理的重要性·····	286
第二节 低温、冰冻对植物的影响——抗寒性·····	287
一、抗冷性·····	287
二、抗冻性·····	289
第三节 干旱、高温与水涝对植物的不利影响·····	295
一、抗旱性·····	295
二、抗热性·····	305
三、抗涝性·····	309
第四节 盐分过多对植物不利的影响·····	312
一、土壤盐分过多对植物的危害·····	313
二、抗盐性及其提高途径·····	314
第五节 病原微生物对植物的影响·····	317
一、寄主与病原菌的关系·····	317
二、病菌对寄主的影响——病害的发生·····	319
三、病株的生理反应·····	320
四、抗病与免疫·····	321
第六节 大气污染对植物的影响·····	323
一、植物对大气污染的敏感性·····	323
二、主要污染物对植物的伤害·····	324
三、提高植物对大气污染的抗性·····	327
中英名词对照表·····	329

绪 论

一、植物生理学的内容及其任务

植物生理学是研究植物生命活动规律的科学。生命活动是物质代谢、能量转化与形态建成的综合反应。任何一个活的机体都有不断地同化外界物质,利用所取获得的能量建成自己的躯体的本领。这是生物的共同特征。在生物世界中绿色植物具有无与伦比的特殊性,这就是它不需要吃食任何现成的食物,而完全能利用无机物(如 CO_2 、 H_2O 、矿物元素等)和太阳能,合成它所赖以生活的所有物质,自给自养的建成其自己的身体,这叫做生物的自养性。只有具有光合色素(叶绿素、类胡萝卜素等)的植物才有自养性(除了极少数化能合成细菌外)。绿色植物自养的生理活动是世界上一切有机物质的根本源泉,是太阳能生物利用的主要途径。因此,研究绿色植物生理活动对人类以及整个物质世界都具有特殊的作用。所以植物生理学虽然是研究一切植物生命活动的规律的科学,但无疑的绿色植物是它研究的主要对象,植物的自养的生理过程是它研究的核心问题。

植物自养的生理学的基本内容经过一、二个世纪的发展历程,已基本稳定概括为由四个部分所组成:(1)细胞结构与功能,它是各种生理活动与代谢过程的组织基础;(2)功能与代谢生理,主要是包括光合、呼吸、水分、矿质、运输等各种功能及其所发生的代谢反应;(3)生长发育,它是各种功能与代谢活动的综合反应,包含生长、分化、发育与成熟;(4)环境生理,影响各种生理功能及代谢的环境因素的作用及其调节与控制的效应,包括顺境与逆境。这四个部分相互联系构成了植物生理学的整体。从四个研究组成也可反映植物生理学研究的不同水平:“分子→亚细胞→细胞→组织→器官→整体→群体”,在这些研究中包含有宏观与微观。

二、植物生理学发展的重要历程及与其他学科的关系

植物生理学的发展历史如果从1790年普利斯特利(Priestley)发现光合作用算起,植物生理学作为研究植物生活过程的科学,它的历史已近二百年了。但是正式成为一门独立学科与课程,应开始于十九世纪后叶李比希(Liebig)的营养学说创立之后,萨克斯(Sachs)(1882)的植物生理学讲义的问世,费弗尔(Pfeffer)《植物生理学》巨著的出版,才使植物生理学从植物学与农学中脱颖而出,成为一门引人注目的生命科学,在生物科学中闪闪发光。算来迄今已经历了一个多世纪。按照植物生理学发展的起伏变化,它的历史大致可划分为三个阶段:

第一阶段:诞生与成长 十九世纪中叶以后,随着人们对植物营养问题研究所积累的

知识,基本上认识到植物生长所需要的物质一部分来自于土壤——矿物质、水分等;另一部分来自于空气(CO_2 、 O_2 等),初步建立了土壤营养与空气营养的概念。

绿色植物利用太阳能与二氧化碳和水进行物质与能量改造的光合作用;吸收氧气放出二氧化碳的呼吸作用。无土培养的方法成功地证明植物须从土壤吸收必要的营养元素(先发现大量的,后又发现微量的元素),以及植物不能直接利用空气中的氮气,豆科植物通过与其他微生物共生对大气中氮素的固定以及氮素在肥料中的作用等一系列矿质营养的理论,为农作物施肥奠定了理论基础,直接推动了农业生产。费弗尔(Pfeffer),与凡特·霍夫(Vant Hoff)对渗透现象进行了全面的研究,他们所提出渗透学说有力地推动了人们对水分进出细胞的研究。远在十九世纪末期,达尔文(Darwin, 1859)关于植物运动的研究,开辟了植物对环境刺激感应能力(excitability)研究的新领域。植物向性运动的研究终于导致生长素的发现。卡尼耳与阿拉德(Garner与Allard, 1920)对植物光周期现象的发现,促进了发育生理学的迅速发展,近年来内源激素的相继发展大大丰富了植物调节控制的生理等等。这一系列成就是植物生理学发展的黄金时期,它不仅使植物生理学发育已具雏型,孕育诞生,而且如雨后春笋般的茁壮成长,同时开始在农业生产上显示出了作用。它同其他科学的共同作用推动了农业生产的迅速发展。据历史记载,在这个时期内小麦产量从每公顷7—8公担提高到40—60公担。无怪乎植物生理学先驱者布森格(Boussingault)与季米里亚捷夫(Тимирязев)称赞植物生理学为合理农业的理论基础。植物生理学在这个时期的迅速成长并不是孤立的现象,十九世纪自然科学的三大发现:细胞学说、能量守恒定律、进化论的观点,为植物生理发展提供了重要的基础。

第二阶段:动荡与分化 在本世纪初叶随着各种科学领域的深化与发展,以及生产实践的要求,许多原属植物生理学范畴的内容,逐渐分化出去各成一支,转变为具有自己独特理论基础和广阔前景的独立学科。如植物的营养,由于肥料在农业生产中的重要地位以及对土壤营养研究的深入发展,已超出了植物生理学的内容,而转变成农业化学。又如在早期植物生理学中占据一定地位的微生物学如菌根、固氮菌与寄主的共生、固氮,以及寄生现象的生理等都逐渐离开了植物生理学,而完全属于微生物学的对象。萌芽时期的病毒学也是属于植物生理学范畴,但不久即分离出去。特别重要的是本世纪三十年代以后,由于现代化的研究技术:同位素、电子显微镜、X-射线衍射、层析、电泳、超速离心等,使得人们能深入到细胞内部探索各种生命的秘密,生物化学得到了突飞猛进地发展,原属植物生理学的核心部分——代谢生理几乎都要脱离植物生理,植物生理学经受了很大的冲击。经过上述的动荡分化,一方面植物生理学为其他学科的出现提供了营养,另一方面植物生理学本身却处于万马齐喑的“消沉阶段”。它故步自封,库尔萨诺夫(Курсанов)形象地指出,它仿佛被双层膜覆盖住了,生物化学与生物物理学的新思想和方法很难透过这层膜渗透进去。它的研究主要是偏向于个体生理与环境的关系,可谓生态生理与个体生理,虽然这方面的研究对农业生产关系也有影响,但毕竟对自身基础理论的研究受到了很大限制。这个时期植物生理学发展处于低潮阶段。

第三阶段：更新与深入 由于生物化学、生物物理、分子生物学以及其他先进生物科学的有力地推动，冲破了膜的包围侵入到植物生理学的各个领域，从五十年代初期开始促使植物生理学研究取得了惊人的成就，众所周知，卡尔文(Calvin)等由于采用 ^{14}C 示踪技术与层析技术相结合，揭开了数十年所不能解决的 CO_2 固定与还原之谜。快速荧光光谱和其他光谱的扫描技术，对光合作用原初反应的研究可达到了瞬息万变的惊人程度。六十年代左右对 C_3 、 C_4 、CAM途径与光呼吸的发现把光合作用研究推向了崭新阶段。其他如核磁共振、X-光衍射、电镜技术、高速冰冻离心技术等，对于了解细胞的结构与功能，探索细胞内部代谢反应的分工，等等，都起了很大推动作用。五十年代所形成的许多植物生理学理论与方法，如细胞对离子吸收与运输，同化物的运输与分配、吸水力概念、植物对逆境的适应等都得到了更新与调整。新的内源激素的相继发现，分子生物学的渗入为植物生理学增添了许多新的内容与光采，使植物生理学发展出现了第二次高潮，走向了现代化的道路。我国植物生理学也正是在这个阶段作出了许多成就，例如，光合作用光合磷酸化方面的工作，微生物生理方面的工作等都接近或达到了世界先进水平，为植物生理学科发展作出了贡献。

不言而喻，现代的植物生理学已不是孤立的状态，而是同化了许多先进的生物科学，兼容并蓄，正处于“更新换代”的变更时期。农学家、生物学家等对植物生理学发展及其作用充满了希望与信心。

三、植物生理学所面临的任务

植物生理学是一门基础学科，它的性质决定了它的主要任务是探索生命活动的基本规律，是理论性的研究，但任何基础学科的研究都不是它的最终目的，而最终目的都是要运用理论改造自然，利用自然，造福于人类。世界上只有那种既符合自然规律的理论，又能用于实践（直接或间接的）的学科才有无限的生命力。

植物生理学从其诞生迄今之所以受到人们的重视，最根本的原因就是它能为栽培植物，改良和培育植物提供理论依据，并能不断提出控制植物生长的有效方法。植物生理学中有关植物对矿质营养需求、水分代谢、碳素代谢、光能利用、光周期现象对植物发育的控制以及内源激素与合成物质对控制调节植物生长发育的作用，细胞培养、原生质体融合在育种上作用等一系列的理论成果，对农业生产的贡献是众所周知的事实。解决食物（首先是粮食）和能源仍是当前世界上所关注的重要课题。如何挖掘生产潜力，进一步提高农业生产，限制农业生产的因素是什么？如何把农业从现代采用的依赖能源转到依靠科学？等问题正在引起各类学科专家的注意。围绕这类问题近年来开过不少国际性会议，出版过不少专著，例如，1975年在美国凯特林基金会举行的国际性会议上提出解决农业生产的六大急需研究的问题：（1）氮的增收；（2）碳的增收；（3）水分及营养物质的增收；（4）植物寄生生物的防治；（5）不良环境；（6）植物发育过程。美国农学家维特威尔(Willwer)提出11个问题：（1）光合效率与作物产量；（2）生物固氮；（3）遗

传改良; (4) 遗传工程; (5) 营养吸收效率; (6) 菌根与土壤微生物; (7) 抗逆性; (8) 大气污染; (9) 提高作物体系的竞争能力; (10) 病虫害综合防治; (11) 激素控制与植物发育。不难看出不论6个或11个大问题, 其中属植物生理学范畴的占据多数, 涉及到植物生理学的各个领域: 光合、水分、矿质、运输、抗性以及生长发育等。尽管以上所列举的这些问题不一定完全准确, 但可以说明在进一步发展农业生产中, 植物生理学将肩负着重要的任务。因此, 不论我们的研究与教学都应该结合这些任务作出应有的贡献, 这是时代赋予我们的要求。我们可以用苏联科学院植物生理研究所的工作作为例证, 他们开展了植物生理学的各个领域的研究: 光合、矿质营养、运输与分配、氮素营养与代谢、化学调控、生长发育、抗性等7个方面, 但这7个方面的最终目标是创造植物高产的生理基础, 他们把植物生理的理论研究同农业生产紧密地结合起来, 这是个值得重视的发展方向, 可以参考和借鉴。

应该指出, 强调植物生理学与农业生产相结合, 决不意味着要削弱植物生理学基本理论的研究, 应该承认研究植物各种生理功能的机理及其调节控制规律, 始终是植物生理学的首要任务。并且要吸收各种先进的科学理论与技术如生物物理、生物化学、分子生物学等, 把理论研究从个体、器官、细胞深入到分子或亚分子水平(微观的)。同时还应该注重植物与环境的关系, 研究在自然生态系统与农业生态系统中所出现的生理问题。只有既重视微观的研究又注意宏观的探索才能使植物生理学跟上时代, 适应生产的需求。随着科学的发展, 各种学科都在不断地分化、同化与改组, 很多边缘学科的出现就是这种动荡的结果。但是决不是互相代替, 而是互相支持, 植物生理学决不应该是农学、生物化学, 植物生理学它各学科之间仍应该有各自的界限与分工。不管分子生物学是多么富于“侵略性”, 它已渗透到植物生理学的各个领域。但植物生理学决不会淹没, 只会得到深化与发展。

本教材即是基于上述的观点, 首先讲清植物生理功能的基本概念及其有关机理的最新发展; 其次是对农业生态系统中的生理问题给予了应有的地位; 第三就是注重理论的实践性, 凡是已经行之有效或者确有实际效用的理论都给以特别的重视, 以适应农业院校的特点。

参 考 文 献

- [1] 殷宏章, 1982, 植物生理学方向和任务, 植物生理学通讯, 1期。
- [2] A. A. Курсанов, 1982, 植物生理学的几个转折阶段及其在现代科学和实践中的地位, (中译) 植物生理学通讯6期。
- [3] 高煜珠, 1983, 农业院校植物生理学教学的发展趋势, 植物生理学通讯, 1期。
- [4] Noggle, G. R. and G. T. Fritg, 1976, Introductory Plant Physiology. Printice Hall.

第一章 植物细胞的结构与功能

早在一个世纪以前，生物学家就一致公认在所有生物体中，不论是单细胞生物或多细胞生物，细胞是生物的结构与功能的基本单位。因此，了解细胞的知识是研究有机体生命活动的起点。

第一节 细胞的概述

按照细胞的结构组织，所有细胞均可分属两种类型：一类叫原核细胞 (prokaryotic cell)，包括细菌与蓝藻；另一类叫真核细胞 (eukaryotic cell)，包括除细菌与蓝藻细胞以外的所有植物与动物。

原核细胞的主要特征是缺乏具有明显核膜包裹的细胞核，整个细胞是由两个界限分明部分所形成：一是细胞质，另一是若干个由线型 DNA 构成的拟核体 (nucleoid)。虽有明显的细胞质，但质膜与细胞质分化简单，除分化有若干个核糖体 (ribosomes) 外，不存在其它微结构。原核细胞不能进行有丝分裂，主要靠二分裂 (binary fission) 繁殖。这种特殊的分裂方式可能是由于细胞核发育不全和缺乏微管分化的关系，因而，微管的分化对细胞分裂具有重要作用。一般原核细胞的形态较小，直径约 1—10 微米，虽然体积微小，但却具有独立生活的能力，可以进行物质吸收，排出复杂的物质，能量代谢活动，并对环境具有高度的适应性。因此，这类简单生物迄今在自然界中仍是广泛存在，甚至蔓延无羁，如有害细菌，给人类健康与生产带来了不利。

真核细胞的核质有明显的被膜包裹，形成界限分明的细胞核，这是真核细胞的特征。细胞质高度分化形成了各种大小不一的分隔组织——细胞器。各种细胞器之间通过膜的串联沟通形成了一个复杂的内膜系统。微管的分化使得细胞分裂方式发生了深刻的变化，由简单二分裂进化为有丝分裂。一般真核细胞形态大于原核细胞，直径约 10—100 微米。不言而喻，这类细胞是构成高等生物体的基本单位。

第二节 植物细胞的化学组成

一、原生质的化学组成

构成细胞有生命的部分是原生质，所以原生质的理化特性是决定植物生命活动的基础。

原生质是各种有机与无机物质所构成的高度复杂的物质(表 1.1)。

表 1.1 组成细胞的各种物质的分子的相对数量

物 质	含量 (%)	平均分子量	细胞内克分子浓度	与蛋白质比分子数	与 DNA 比分子数
水	85	18	47.2	1.7×10^4	1.2×10^5
蛋 白 质	10	36000	0.0028	1.0	7.0×10^3
DNA	0.4	10^7	0.0000004	—	1.0
RNA	0.7	4.0×10^5	0.0000175	—	4.4×10^1
脂 类	2	700	0.028	10^1	7.0×10^4
其他有机物	0.4	250	0.016	6	4.0×10^4
无 机 物	1.5	55	0.272	10^2	6.9×10^5

(一) 水 水是构成原生质最丰富的物质, 约占原生质的 75—85%。水在细胞内有两种状态, 自由态与束缚态。在细胞中两者的数量分配则因各种因素(如不同的器官组织, 不同的发育时期, 以及环境变化等)而不同。自由水是参与代谢过程的有效水分, 它的含量直接影响各种生理、生化的活性。束缚水是通过水偶极引力而松散地连结在蛋白质分子上的半固定水。通常所发现的吸胀水就是束缚水的表现。通过氢键结合在蛋白质分子之间的水分则是原生质的结构成分, 所以, 严格说在细胞中只有通过氢键参与原生质组成的水分子才是细胞的组成部分。据计算, 构成原生质的蛋白质每分子氨基酸可吸引 2.6 水分子, 显然, 这仅仅是细胞中水分子的一小部分, 其余大部分水分则仅仅是细胞中的溶剂或介质。由于水的理化特性, 如高的比热、汽化热等为细胞保持了一个适宜的生理环境。因而原生质含水量变化对于细胞生理具有决定性的作用。

(二) 蛋白质 蛋白质是原生质的主要成分, 含量在 10—20%, 它是决定细胞结构及其功能的主要成分。细胞之所以是有生命的物质, 主要是由于蛋白质的关系。早在十九世纪七十年代, 恩格斯就曾指出: “生命是蛋白体存在的形式。”蛋白质之所以成为生命的基础, 至少是由于以下的特性所决定:

1. 蛋白质异质性 由于蛋白质是由 20 种单体(氨基酸)所组成的生物高分子, 依靠单体的数量、种类及其排列次序的变化, 几乎可以形成无限多的异质性的蛋白质分子。蛋白质分子的异质性, 为生命在结构与功能上的千差万别提供了可能。现已证明, 不同生物来源的同功能蛋白质在其一级结构上只有细微的差异。例如, 近年来研究比较多的细胞色素 c, 它广泛存在于需氧生物细胞的线粒体中。这一种含有血红素辅基的单链蛋白质, 是在许多不同生物的比较中发现的。小麦胚的细胞色素 c 则为 112 个氨基酸所组成(代表植物)。而人与动物的细胞色素 c 则缺少由乙酰基丙氨酸开始的前 8 个氨基酸, 因此只有 104 个氨基酸。并发现有 35 个氨基酸是各种生物所共有的, 其中有 14 位和 17 位的 2 个半胱氨酸, 18 位的组氨酸和 80 位的甲硫氨酸, 以及 48 位的酪氨酸和 59 位的色氨酸都是固定不变的。研究证明, 这几个氨基酸正巧都是细胞色素 c 的关键部位。而各种生物细胞色素 c 结构之间的变异往往是几个氨基酸有无或者排列次序上的稍微差异而产生。

并发现血缘愈近,变异愈小。从不同生物来源的细胞色素 c 结构的比较说明,组成蛋白质结构的氨基酸种类、数量、位置的固定与变异,正是生物的共性与个性在进化中所出现的生化差异,随着比较生化或进化生化的研究,将更加清楚地证明,蛋白质分子的多样性,就是生物在进化的道路上向各自的种类发展的一种反应。

2. 蛋白质分子构象 (conformation) 蛋白质分子可以通过自身的一些单键旋转使得不同碳原子上各取代基团或原子产生空间排列,由此形成的空间结构叫蛋白质构象。

蛋白质分子一级结构是由共价键形成的,如肽键和二硫键,键能较大,约几十至一万千卡,稳定性强,这样形成的键叫一级结构。所有构象都是在一级结构上形成的。通过蛋白质分子主链与侧链的次级键(如氢键、疏水键、盐键等)相互结合,肽键本身的盘曲形成了不规则的但相对稳定的蛋白质空间构象,主要构象方式是所谓 α -螺旋与 β -折叠,这种构象叫二级结构。 α -螺旋与 β -折叠结构之间进一步卷曲配置,形成特定构象,叫三级结构。由于构象改变了侧链之间距离,使得一些侧链基团接近,从而形成了所谓活性中心,以及分子内部的区域化,如疏水区与亲水区,形成各种蛋白质所特有的功能。许多分子量较大的球蛋白,往往不是一条肽链,而是几条肽链所构成,每条肽链不仅本身折叠卷曲,而且几条链可以再行卷曲配置,这种聚合体结构叫蛋白质四级结构。每条肽链就叫做亚基 (subunit),例如 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶 (ribulose biphosphate carboxylase, RuBPC),是由 8 个大亚基与 8 个小亚基共 16 个亚基所构成。蛋白质空间构象变化与生物功能之间的关系,已经得到证明。例如,发现一些蛋白质当它表现其生物功能时,立体结构发生改变,从而改变了整个分子的性质,这种现象,称为变构现象,是蛋白质表现其生物功能中的一种相当普遍而又十分重要现象。如核糖核酸酶是一种球蛋白,必须保持它特定构象才有活性,当其构象变性时,就失去生物学活性,如用巯基乙醇及脲等处理使二硫键 (-S-S-) 结构还原成巯基 (-SH) 时,则结构松散,蛋白质变性,如把脲及巯基乙醇透析去掉,使巯基再氧化成二硫键时,蛋白质又恢复了活性。很多由几条肽链构成的多亚基蛋白质(主要是酶)都有变构现象,即在活细胞内存在着活性与非活性的两种状态。这说明蛋白质构象(空间结构)的变化以及多亚基聚合所产生的功能,在生命活动中具有特别重要的作用(蛋白质构象与变构现象见《基础生物化学》)。

3. 结合蛋白质 蛋白质与非蛋白质部分结合所形成的复合蛋白具有特殊的生物学功能,如核酸与蛋白质结合的核蛋白是核糖核蛋白体、核仁与染色体的重要组成,在遗传信息的贮存与传递中具有特殊功能。蛋白质与脂类所形成的脂蛋白是生物膜的主要成分,对于生物膜的功能具有特殊的作用。蛋白质与一些色素(含铁卟啉)如血红素组成的过氧化氢酶、细胞色素 c、与含 Mg 卟啉组成的叶绿蛋白等,在生物氧化的过程中,也具有十分重要的地位。近年来逐步证明的蛋白质与多糖结合形成的糖蛋白,具有多方面的生物活性,尤其是它在生物体内的识别过程如抗原与抗体,花粉与柱头的亲和力、膜的渗透性等,具有特殊地位。有人认为,膜的表在蛋白可能就是一种糖蛋白,按照糖链结构的区别,则具有不同的识别进膜物质的能力,等等。糖蛋白在生物中的功能的研究,正处于方兴未艾