

精要速览系列——先锋版

# 植物生物学

〔英〕A. J. 拉克 D. E. 伊文思 著

杨世杰 等 译

本书获得北京市高等教育精品教材立项资助

科学出版社

北京

图字：01-2003-6823

## 内 容 简 介

本书是目前国外畅销的优秀教材 *Instant Notes in Plant Biology* 的中文版本，由中国农业大学生物学院杨世杰教授主持翻译。全书分 18 部分，含 77 个主题，包括植物的形态结构、生长发育、新陈代谢、生殖生理、生理调节、感应性、植物多样性、植物与其他生物的关系、人类对植物的利用以及植物科学的现代研究方法等，以简练的文字说明了植物科学的核心内容，全面、重点地概括了基本理论和学科发展的前沿动态。

本书风格独特，取材新颖，简明扼要，便于复习记忆，插图通俗易懂。每个部分均列出了要点和进一步阅读的书目。本书可作为国内生命科学专业和其他相关专业学生学习植物生物学和植物学的参考用书，也适用于广大生物学教师、从事相关研究的非植物学专业的研究人员以及广大中学生物学教师参考。

A. J. Lack, D. E. Evans

### Instant Notes in Plant Biology

©BIOS Scientific Publishers Ltd, 2001

All Right Reserved.

Authorised translation from English language edition published by BIOS,

a member of the Taylor & Francis Group.

### 图书在版编目 (CIP) 数据

植物生物学 / [英] A. J. 拉克, D. E. 伊文思著; 杨世杰等译. —北京: 科学出版社, 2005. 4

(精要速览系列——先锋版)

ISBN 7-03-014518-6

I. 植… II. A. J. 拉… III. 植物学-生物学 IV. Q93

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2004) 第 120669 号

责任编辑: 单冉东 彭克里 孙晓洁/责任校对: 朱光光

责任印制: 安春生/封面设计: 陈敬

**科学出版社** 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

http://www.sciencep.com

印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2005 年 4 月第 一 版 开本: B5 (720×1000)

2005 年 4 月第一次印刷 印张: 26 1/4

印数: 1-4 000 字数: 492 000

**定价: 39.00 元**

(如有印装质量问题, 我社负责调换〈路通〉)

## 译校者名单

译者 杨世杰 汪 矛  
邵小明 李连芳  
苏新华  
审校者 杨世杰

# 译者前言

植物生物学是在植物学基础上发展起来的，它以崭新的视角全面地介绍了植物体、植物界和植物科学的全貌，涵盖了植物的形态、结构、生理、分类、分布、遗传变异和进化及其与环境的相互关系等内容。它可使踏入生物学大门的大学本科一年级学生对植物科学有一个全面的了解，并很快接近学科前沿，激发起学生对生物科学的浓厚兴趣，为更好地学习后续课程和为今后长远的工作打下良好的基础。近年来国内很多高校相继开设了植物生物学这门课程，并出版了一些教材。在植物生物学教学过程中，学生也常要求我们推荐一些好的参考书。科学出版社从国外引进的现代生物学精要速览系列丛书中的《植物生物学》（*Instant Notes in Plant Biology*），以独特的风格，全面系统和高度概括地介绍了植物科学的核心内容和前沿动态，重视基本知识、基本理论和最新成就；所述问题多角度、广视野，有高屋建瓴之感；语言简明、生动、形象。该书的这些特点，能使读者在比较短的时间内，体察到植物科学的精要，能绕过一些枝节问题直达问题的要害与关键；同时便于学习记忆和复习巩固。其中有些内容是我们的教材未涉及的而可供课外阅读，扩大、深化有关的基本知识。这些特点均符合我们开放式教学的设想，因此我们很愿意推荐这本教材并将该书翻译出版，这是我们继《植物生物学》（杨世杰主编，科学出版社，2000）和《植物生物学实验教程》（汪矛主编，科学出版社，2003）之后，翻译推出的第三本教学用书。

《植物生物学》全书有 77 个主题，归为 18 个部分，包括植物的形态结构、生长发育、新陈代谢、生殖生理、生理调节、对环境的感知和反应、植物多样性、植物与其他生物的相互关系、人类对植物的利用以及植物科学的现代实验方法等。内容广泛，涉及植物科学的方方面面。每个主题都精选了重点内容，文字简练，在每一个主题介绍主要内容之前，都在框内列出要点，便于复习记忆。插

图清晰易懂。书后还列出可进一步学习的读物。本书可作为学生学习植物生物学和植物学的参考用书，也可供广大生物学教师、从事相关研究的非植物学专业的研究人员以及广大中学生物学教师参考。

书中某些术语与国内相关书籍中常用术语有些出入，个别地方我们认为尚不够严谨，或难于使国内读者理解，为此增加了译者注，以供读者参考。但限于我们的专业和英语水平，有不当之处，请广大读者指正。

译者

2004. 7.

# 前 言

植物生物学向来是生物学中的一个基本领域，但其内容的重点在过去 20 年中由于大量新的信息而有了根本的变化，这些新的信息多数源自分子生物学技术的应用，它加深了我们对植物体内各种生命活动过程的理解，使植物生物学在各个方面都获得了进一步的阐明。基因组分析和基因转移的成功开创了植物生物技术操作的可能性，这在几十年前是不可想像的。生态学知识获得了发展，丰富了生物多样性的认识，对各种植物、各种生物之间相互依赖关系有了新的启示。植物育种工作者、生态学家以及许多其他领域的人们都已真正意识到正不断减少的植物资源的经济和艺术价值。

本书覆盖了现代植物生物学的全部领域。我们撰写此书时始终意识到，面对着一系列高级课程的大学生需要一个可接受的课本，使之能洞悉植物科学的全貌，它的深度与广度应适合植物生物学专业的一年级和二年级大学生，专门化知识有待于通过高级课程去学习。本书还旨在为分子生物学家和生物技术学家提供一条可行的途径，使他们对所工作的对象有一个初步的了解，为深入认识提供基础背景。它既可帮助大学生们学习，也使其他领域的专家得以了解植物科学。本书和所有精要速览书一样，在每个部分前列出要点，作为复习速览，帮助读者在读完每一部分后再加以记忆，如在考试前。我们将名词术语在能够理解的前提下削减到最低限度，尽可能减少采用旧的生物学知识，以求本书能适用于新闻工作者、环境保护工作者以及那些关心植物生物学重要事件或对其有真正兴趣的人们。

本书可分为四个主要部分：结构（B~D），生理和调节（E~J），生态、遗传及其广泛的含义（K~O）和植物多样性（P~R）。全书概要介绍各种现代高级技术，在可能的情况下说明其发展过程。现代遗传和分子生物学研究采用了少数重要的植物种类，如拟南芥（*Arabidopsis thaliana*），它是耕地上小而短命的

野草，现已成为最有名的植物种类，它作为模式植物，被称为“植物界的果蝇” (*Drosophila*)。当我们撰写本书最后一章时，它的整个基因组测序已经完成，本书尽可能地以它为例。本书许多部分配以图解，以帮助读者理解和复现。总之，我们本着为满足大学生们取得快速进步的需要，力求为他们提供最基本的知识，使他们能很好地快速地理解它们。

A. J. 拉克 D. E. 伊文思

# 致 谢

我们要感谢我们的家庭在我们写作过程中的支持，Margaret Evans 帮助绘制图解。感谢 John Bryant、Jeremy Roberts 和 Chris Hawes 教授给予我们指点，通览各个部分，作出评论，全面支持我们的著作活动。感谢 BIOS 编辑组的耐心和鼓励以及主编 Dr David Hames 和审稿人的宝贵意见。我们还要感谢我们在 Aberdeen 和 Aberystwyth 的学生时代，那些引导我们进入植物生物学领域的人们以及多年来我们在 Oxford Brookes 教过的学生，他们对本书的选材有着重要的作用，没有他们的参与，我们不可能以通俗易懂的方式来表述植物科学的基本纲要。

## 缩 略 词

2,4-D	2,4-dichlorophenoxyacetic acid 2,4-二氯苯氧乙酸	DAG	diacylglycerol 二酰甘油
2,4,5-T	2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid 2,4,5-三氯苯氧乙酸	DDT	1,1-bis(p-chlorophenyl)-2,2,2-tri- chloroethane 滴滴涕,二氯二苯三氯乙烷
ABA	abscisic acid 脱落酸	DNA	deoxyribonucleic acid 脱氧核糖核酸
ABP	auxin-binding protein 生长素结合蛋白	ems	ethylmethanesulfonate 甲基磺酸乙酯
ACC	1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid 氨基环丙烷羧酸	ER	endoplasmic reticulum 内质网
ACS	ACC synthase ACC 合酶	FADH	flavin adenine dinucleotide (re- duced) 还原型黄素腺嘌呤二核苷酸
ADP	adenosine diphosphate 腺苷二磷酸	Fd	ferredoxin-dependent 依赖于铁氧还蛋白的
AMP	adenosine monophosphate 腺苷一磷酸	GA	gibberellic acid 赤霉素
AS	asparagine synthase 天冬酰胺合酶	GA	Golgi apparatus 高尔基器
ATP	adenosine triphosphate 腺苷三磷酸	GARE	gibberellic acid response element 赤霉素效应元件
bp	base pair 碱基对	GDH	glutamate dehydrogenase 谷氨酸脱氢酶
CAM	crassulacean acid metabolism 景天酸代谢	GFP	green fluorescent protein 绿色荧光蛋白
CaMPK	calmodulin-dependent protein kinase 依赖钙调素的蛋白激酶	GM	genetically modified 基因修饰
CFP	cyan fluorescent protein 蓝色荧光蛋白	GOGAT	glutamate synthase 谷氨酸合酶
CoA	coenzyme A 辅酶 A	GS	glutamine synthase

	谷氨酰胺合酶		多聚半乳糖醛酸酶
GSH	glutathione	PGS	plant growth substance
	谷胱甘肽		植物生长物质
GST	glutathione-S-transferase	Pi	inorganic phosphate
	谷胱甘肽 S-转移酶		无机磷酸
GUS	$\beta$ -glucuronidase	ppm	parts per million
	$\beta$ -葡萄糖醛酸糖苷酶		百万分之一
IAA	indole-3-acetic acid	PIP <sub>2</sub>	phosphatidyl inositol bisphosphate
	吲哚-3-乙酸		磷脂酰肌醇二磷酸
IP <sub>3</sub>	inositol triphosphate	RAPD	random amplified polymorphic DNA
	肌醇三磷酸		随机扩增多态 DNA
LDP	long day plant	RET	resonance energy transfer
	长日植物		能量共振转移
LSD	lysergic acid diethylamine	RFLP	restriction fragment length polymor-
	麦角酸二乙酰胺		phism
mRNA	messenger ribonucleic acid		限制性片段长度多态性
	信使核糖核酸	RNA	ribonucleic acid
NAA	naphthalene acetic acid		核糖核酸
	萘乙酸	RNase	ribonuclease
NADP	nicotinamide adenine dinucleotide		核糖核酸酶
	phosphate	SAM	s-adenosyl methionine
	烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸, 辅酶 II		S-腺苷甲硫氨酸
NADPH	nicotinamide adenine dinucleotide	SAUR	soybean auxin upregulated gene
	phosphate (reduced)		大豆生长素正调节基因
	还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸, 还原型辅酶 II	SDP	short day plant
			短日植物
NE	nuclear envelope	SI	self-incompatibility
	核被膜		自交不亲和性
NPA	1-N-naphthylphthalamic acid	T-DNA	transferred DNA
	萘氨甲基苯甲酸		转化 DNA
NR	nitrate reductase	TGN	<i>trans</i> Golgi network
	硝酸还原酶		高尔基体外侧网络
Pa	Pascals	UDPG	uridine diphosphoglucose
	帕[斯卡](压力单位)		尿苷二磷酸葡萄糖
PCR	polymerase chain reaction	UV	ultraviolet
	聚合酶链反应		紫外线
PEP	phosphoenolpyruvate	VIR	virulence region for infection
	磷酸烯醇式丙酮酸		毒性区
PG	polygalacturonase	YFP	yellow fluorescent protein
			黄色荧光蛋白

# 目 录

译者前言 .....	( i )
前言 .....	( iii )
致谢 .....	( v )
缩略词 .....	( vii )
<b>A 引言</b> .....	( 1 )
A1 引言 .....	( 1 )
<b>B 结构</b> .....	( 3 )
B1 植物细胞 .....	( 3 )
B2 细胞壁 .....	( 6 )
B3 质体和线粒体 .....	( 10 )
B4 膜 .....	( 13 )
B5 细胞核和染色体组 .....	( 18 )
B6 细胞分裂 .....	( 22 )
<b>C 营养器官的解剖</b> .....	( 27 )
C1 分生组织和初生组织 .....	( 27 )
C2 根 .....	( 32 )
C3 草本植物茎和初生生长 .....	( 37 )
C4 木质茎和次生生长 .....	( 41 )
C5 叶 .....	( 45 )
<b>D 生殖器官的解剖</b> .....	( 49 )
D1 花 .....	( 49 )
D2 花粉和胚珠 .....	( 55 )
D3 种子 .....	( 59 )
D4 果实 .....	( 63 )
<b>E 生理与调节</b> .....	( 67 )
E1 拟南芥和其他模式植物 .....	( 67 )
E2 实验植物科学的研究方法 .....	( 70 )
<b>F 生长与发育</b> .....	( 76 )
F1 生长发育的特征 .....	( 76 )
F2 生长调节的生物化学 .....	( 81 )

F3	激素和胞内信使的分子作用 .....	(92)
<b>G</b>	<b>感应性和对环境的反应 .....</b>	<b>(100)</b>
G1	光敏素、光周期和光形态建成 .....	(100)
G2	向性 .....	(105)
G3	感性反应 .....	(110)
G4	脱落 .....	(114)
G5	胁迫回避和适应 .....	(117)
<b>H</b>	<b>花发育和繁殖的生理学 .....</b>	<b>(122)</b>
H1	花发端和发育的生理学 .....	(122)
H2	繁殖系统 .....	(125)
H3	自交不亲和性 .....	(130)
H4	种子的发育、休眠和萌发 .....	(135)
<b>I</b>	<b>植物水分和矿质营养 .....</b>	<b>(139)</b>
I1	植物和水 .....	(139)
I2	水分保持和气孔 .....	(146)
I3	营养离子的跨膜运输 .....	(150)
I4	植物对矿质营养的吸收 .....	(154)
I5	矿质元素的功能 .....	(158)
<b>J</b>	<b>代谢 .....</b>	<b>(163)</b>
J1	光的本质和光合色素 .....	(163)
J2	光合作用过程概要 .....	(167)
J3	C <sub>3</sub> 、C <sub>4</sub> 和 CAM 植物 .....	(174)
J4	呼吸作用和碳水化合物代谢 .....	(179)
J5	氨基酸、脂类、多糖和次生物质的代谢 .....	(186)
<b>K</b>	<b>植物群落与种群 .....</b>	<b>(193)</b>
K1	物理因子与植物分布 .....	(193)
K2	植物群落 .....	(200)
K3	不同生长型的生态学 .....	(205)
K4	种群 .....	(209)
K5	植物对碳平衡和大气的贡献 .....	(216)
<b>L</b>	<b>繁殖生态学 .....</b>	<b>(220)</b>
L1	开花和授粉生态学 .....	(220)
L2	种子生态学 .....	(225)
L3	繁殖和定居 .....	(232)
L4	多态性与种群遗传 .....	(235)
<b>M</b>	<b>植物和其他有机体之间的相互关系 .....</b>	<b>(240)</b>
M1	菌根 .....	(240)
M2	固氮作用 .....	(246)
M3	植物和动物之间的关系 .....	(250)

M4	真菌病原体和内生真菌 .....	(255)
M5	细菌、支原体、病毒和异鞭毛体 .....	(260)
M6	寄生植物和腐生植物 .....	(263)
M7	食虫植物 .....	(268)
<b>N</b>	<b>人类对植物的利用</b> .....	(272)
N1	食用植物 .....	(272)
N2	建筑用植物 .....	(279)
N3	药用植物 .....	(284)
N4	其他用途的植物 .....	(287)
N5	生物净化 .....	(291)
<b>O</b>	<b>植物基因工程和生物技术</b> .....	(294)
O1	植物育种 .....	(294)
O2	植物细胞和组织培养 .....	(297)
O3	植物基因工程 .....	(303)
<b>P</b>	<b>植物多样性</b> .....	(309)
P1	多样性及生活史 .....	(309)
P2	藻类 .....	(313)
P3	苔藓植物 .....	(318)
P4	苔藓植物的生殖 .....	(324)
<b>Q</b>	<b>以孢子繁殖的维管植物</b> .....	(329)
Q1	维管植物的早期进化 .....	(329)
Q2	石松和木贼 .....	(335)
Q3	蕨类植物 .....	(343)
Q4	种子的进化 .....	(352)
<b>R</b>	<b>种子植物</b> .....	(355)
R1	早期的种子植物 .....	(355)
R2	松柏类 .....	(359)
R3	苏铁类、银杏类和买麻藤类 .....	(365)
R4	有花植物的进化 .....	(371)
R5	进化的机制 .....	(381)
	<b>索引</b> .....	(385)

# A 引 言

## A1 引言

### 要 点

#### 植物的界定

有花植物是植物界最重要的类群，因此本书将主要介绍有花植物。生物首先划分为原核生物与真核生物。真核生物中除包括有三个主要的多细胞生物界，即植物界、动物界和真菌界以外，还有一个异形的、主要为单细胞的原生生物界。我们在此仅仅是针对植物界和类似植物的原生生物进行介绍。

#### 植物的共同特征

植物是能进行光合作用的自养生物（极少数除外）；除某些藻类外其余都含有叶绿素 a 和叶绿素 b；具液泡和含有纤维素的细胞壁；有二倍体和单倍体的世代交替现象。大多数维管植物的营养体结构相似；生殖结构则不同。

**植物的界定** 植物生物学主要研究有花植物（flowering plant）即被子植物（angiosperm）。有花植物是世界上最重要的植物类群，有 25 万余种，占植物界的大多数，提供了陆地上生物总数中的大部分，它们几乎是我们全部食物的基础。本书将主要介绍有花植物。

历史上植物生物学（plant biology）或植物学（botany），曾介绍了除动物以外的所有生物。显然，根据细胞的结构，可明确的将生物划分为原核生物（prokaryote）和细胞结构复杂得多的真核生物（eukaryote）。原核生物包括细菌和类细菌，除非与植物有关的，其余本书一般不作介绍；即使某些原核生物保留类似植物的名字，如哺乳动物消化道中的肠道细菌区系以及称为蓝绿藻的蓝细菌（cyanobacteria），本书均不涉及。在真核生物中有三个主要的多细胞的生物界，称为动物（animal）界植物（plant）界和真菌（fungi）界。真

核生物还有第四个类群，其内部成员形态结构差异较大，主要是单细胞的，但也有多细胞的类群例如黏菌（slime mold）和大型藻类（algae），还有些像动物的类群，或像植物的类群，或像真菌的类群，还有那些没有明显相似性的类群，为方便起见把这些类群放在一起，称为原生生物（protist），作为一个界即原生生物界（protista）。

植物与原生生物没有明显的界限，为此生物学家们对它们有不同的划分。多细胞的绿藻（green algae）、在一定程度上还包括褐藻（brown algae）和红藻（red algae），它们有许多特征都与陆生植物相同，是在浅海中能进行光合作用的生物。单细胞浮游生物是形成深海食物链的基础。所有这些藻类都像植物一样营光合作用，它们具有某些共同的特征。本书在 P 部分以与其他植物比较的方式来阐述这些类群。除了与植物相关的生物外，其他原生生物、动物、真菌将不涉及。有花植物以外的植物类群，如蕨类、蕨类和松柏类植物在许多方面上都有所不同，将在 P、Q、R 部分中讨论。

## 植物的共同特征

以明确的特征来精确区分植物与其他真核生物几乎是不可能的，因为每种特征都有例外。通常这些例外会出现在丢失一些特征的植物或位于原生生物和植物之间的藻类植物中。

- 它们是光合（photosynthetic）生物，以无机物为原料获得全部养料，即自养（autotrophic），是食物链的起点。许多原生生物，特别是其中的浮游生物也可进行光合作用。少数植物可以从其他生物获取全部或部分养料（M6、M7），但它们与营光合作用的有花植物有紧密关系。
- 光合作用的色素是叶绿素（chlorophyll），除了某些藻类植物外，所有植物的叶绿体中都含有两种色素，即叶绿素 a 和叶绿素 b。
- 细胞具有主要由纤维素多糖组成的细胞壁（cell wall），细胞内除细胞质（cytoplasm）外，还有液泡（vacuole）。
- 具二倍体和单倍体的世代交替（generations alternation）（P1），二倍体或单倍体常过度简化而不能独立生活。

在所有种子植物中（有花植物、松柏类植物和某些小类群）营养期的结构和生理功能是相似的，许多相似特征也存在其他维管植物中，然而生殖期的结构则有着明显的区别。大型藻类和苔藓植物在营养和生殖结构上区别很大（P）。

# B 结 构

## B1 植物细胞

### 要 点

#### 细胞结构

植物细胞有细胞壁和围绕细胞质的质膜。细胞质中有膜包被的细胞器。细胞质由细胞骨架支撑并借此而运动。细胞核含有 DNA 和核仁。许多植物细胞具有大液泡。

#### 细胞膜

细胞的内膜系统参与物质合成和运输。细胞核由核被膜包裹。内质网 (ER) 分为核周内质网和周质内质网, 它们可能是光滑内质网或粗糙 (有核糖体附着) 内质网。物质在内质网中被修饰, 在高尔基器 (GA) 中分拣, 然后再以小泡的形式运至质膜或液泡。

#### 代谢功能的 细胞器

线粒体以储藏的养料产生三磷酸腺苷 (ATP)。叶绿体进行光合作用。微体包括含有过氧化氢酶的过氧化物酶体和含有脂类合成有关酶的乙醛酸循环体。

#### 细胞壁

细胞壁是动态的、具代谢作用的结构, 主要是由碳水化合物构成。细胞间的联络通过胞间连丝进行, 它横跨细胞壁。质膜以内为共质体, 以外为质外体, 它被水分浸润, 亲水分子溶解其中。

#### 相关主题

细胞壁 (B2)      质体和线粒体 (B3)      膜 (B4)  
细胞核和染色体组 (B5)      细胞分裂 (B6)

**细胞结构**      植物细胞依其功能不同而具有各种不同的形状与内部结构。图 B1.1 示一个典型植物细胞的主要特征。其他细胞, 如生殖细胞和

输导细胞则具有截然不同的形状。植物细胞由细胞壁 (cell wall) 和与其紧密接触的质膜 (plasma membrane) 以及质膜所围绕的细胞质 (cytoplasm) 组成。细胞质由液状的胞质溶胶 (cytosol) 和许多细胞器 (organelles) 组成。细胞器由精细的蛋白质丝状网络, 即细胞骨架 (cytoskeleton) 支撑并受其推动而移动。细胞骨架由微管蛋白 (tubulin) 构成的微管 (microtubule) 和由肌动蛋白 (actin) 构成的微丝 (microfibrils) 组成。细胞核含有携带遗传信息的染色体 (chromosome) 和产生核糖体 (ribosome) 亚基的核仁 (nucleoli)。

大多数植物细胞都有一个液泡 (vacuole), 其体积可占据细胞体积的 90%, 由液泡膜 (tonoplast) 围绕, 液泡内含有多种溶于水的溶质。液泡具有储藏和进行渗透调节的重要功能。

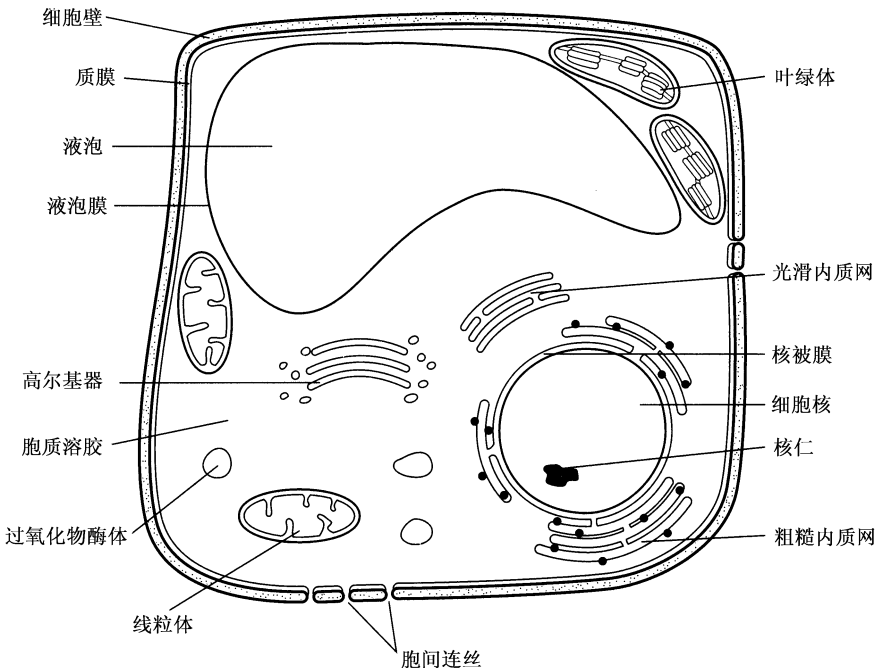


图 B1.1 典型植物细胞的特征

## 细胞膜

细胞含有一个称为内膜系统 (endomembrane system) 的膜系统, 它具有物质合成和运输的功能。细胞核包被有双层膜, 即内核被膜 (inner nuclear envelope) 和外核被膜 (outer nuclear envelope),

膜上的核孔 (nuclear pore) 允许物质出入。外膜与内质网 (endoplasmic reticulum) 相连, 既可以是光滑内质网 (smooth reticulum) (脂类合成的场所), 也可以是粗糙内质网 (rough reticulum) (有核糖体附着, 蛋白质合成的场所)。植物细胞中内质网常分为核周内质网 (perinuclear ER) (内质网围绕细胞核) 和周质内质网 (cortical ER) (内质网位于细胞的外围), 内质网合成的物质运往高尔基器 (Golgi apparatus), 它是由一系列膜囊 (潴泡 cisternae) 垛叠形成的细胞器, 这些物质经过酶修饰, 装入小泡 (vesicle), 离开高尔基器被运往目的地质膜 (plasma membrane) 或液泡膜 (tonoplast)。

### 具有代谢功能的细胞器

植物细胞有两类主要的能量代谢细胞器, 一是叶绿体 (chloroplast), 动物细胞没有叶绿体; 另一是线粒体 (mitochondria) (B3)。线粒体包被有双层膜, 能通过储藏的食物 (碳水化合物, 脂类; J4) 产生三磷酸腺苷 (ATP)。叶绿体 (chloroplasts) (B3) 属于质体 (plastid) 的一种, 营光合作用 (J1 和 J2), 即利用太阳能和二氧化碳中的碳合成碳水化合物。造粉体 (amyloplast) 是储藏淀粉的一种质体。植物细胞还含有微体 (microbody), 它们是膜包被的小细胞器。过氧化物酶体 (peroxisome) 含有过氧化氢酶, 可消除代谢中产生的有毒的过氧化氢。乙醛酸循环体 (glyoxysome) 是另一类微体, 内含一些合成脂类的酶。

### 细胞壁

细胞壁围绕细胞, 活跃参与代谢, 结构经常变化, 主要由复杂的多糖组成。相邻细胞间可由胞间连丝 (plasmodesmata) 连接。胞间连丝穿过细胞壁 (cell wall), 相邻细胞的质膜与内质网在此相互连接。质膜以内的部分为共质体 (symplast); 质膜以外的部分为质外体 (apoplast), 质外体是水分浸润的空间, 亲水分子以溶液状态存在于其中。细胞壁使相邻细胞黏着从而形成组织和器官。

## B2 细胞壁

### 要 点

#### 细胞壁的结构

初生细胞壁由纤维素微纤丝及其周围的基质多糖（包括半纤维素和果胶质）组成。次生壁含有纤维素微纤丝及其周围的多糖和木质素。

#### 细胞壁的合成

纤维素在纤维素合酶作用下由尿苷二磷酸葡萄糖（UDP-glucose）合成。纤维素合酶位于质膜上，呈莲座状。基质多糖在高尔基体合成，由分泌小泡运往质膜，小泡与质膜融合，内含的物质沉积到细胞壁中。

#### 细胞壁的功能

细胞壁主要参与细胞间粘连和植物体的生长和建成。细胞壁有很高的抗张强度并可以对抗膨压。木质化的次生壁更为坚固。细胞壁是防御病原菌的屏障，并可阻止食草动物对植物的啃食。初生壁一般允许水和小分子通过。初生壁的动态特性得以使细胞膨胀和植物生长。

#### 胞间连丝

胞间连丝是位于细胞壁上的使相邻细胞膜连接起来的通道，它们使相邻细胞的质膜和细胞质联系起来。胞间连丝的中央是由内质网构成的称之为链样管（亦称为连丝微管）的小管，周围由球状蛋白围绕。这种结构允许细胞间的运输在可控情况下进行。

#### 相关主题

植物细胞（B1） 根（C2） 草本茎和初生生长（C3）  
木本茎和次生生长（C4）

### 细胞壁 的结构

几乎所有的植物细胞都有初生壁（primary cell wall）。它由长链多糖，即纤维素构成，纤维素聚集成束，形成直径 10~25nm 的微丝，即微纤丝（microfibril）。微纤丝的方向受细胞骨架的控制（见下文“细胞壁的合成”）。微纤丝以并列的方式成层沉积，覆盖于质膜之外（图 B2.1）。微纤丝有很高的抗张强度，由于半纤维素（hemicellulos）和果胶质（pectin）组成的基质与微纤丝交叉连接，

从而进一步提高了抗张强度。细胞间有富含果胶多糖 (pectic polysaccharid) 的中层 (middle lamella), 使相邻细胞的细胞壁粘连。

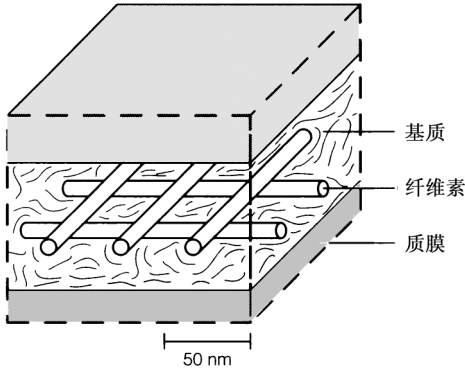


图 B2.1 初生壁由纤维素、半纤维素和果胶质组成, 纤维素成层沉积, 被半纤维素和果胶质组成的基质围绕

一些机械组织和维管组织细胞具有次生壁 (secondary cell wall), 位于质膜和初生壁之间。次生壁也含有纤维素微纤丝 (microfibril), 其间充填有多聚酚类物质木质素 (lignin), 它坚固了细胞壁, 木材是明显的例子 (C4)。木质素可保护细胞壁免受真菌酶的降解作用和菌丝的穿透 (M4)。次生壁成层产生, 各层纤维素微纤丝排列方向不同, 分层现象使细胞壁进一步坚固。

## 细胞壁的合成

初生壁 (primary cell wall) 的沉积发生在细胞体积正在增长之时。纤维素的合成是由于纤维素合酶 (cellulose synthase) 的作用, 它呈莲座状位于质膜上 (图 B2.2)。纤维素由尿苷二磷酸葡萄糖 (uridine diphosphoglucose, UDP glucose) 合成, 在质膜的细胞质面, 一些葡萄糖基同时加在若干链状纤维素分子的末端, 形成纤维素微纤丝 (cellulose fiber, 或 microfibril)。当微纤丝伸长时, 莲座在质膜上移动, 使微纤丝在质膜的外面延伸。莲座的移动轨迹与细胞内的周质微管 (cortical microtubule) 平行。基质 (matrix) 的各种组成物质 (半纤维素、木质素、果胶质) 在高尔基体 (Golgi apparatus) 中合成, 由分泌小泡 (secretory vesicle) 运往质膜, 其内容物卸载到细胞壁中。新的壁物质沉积在壁的内侧, 即邻接质膜的一侧。

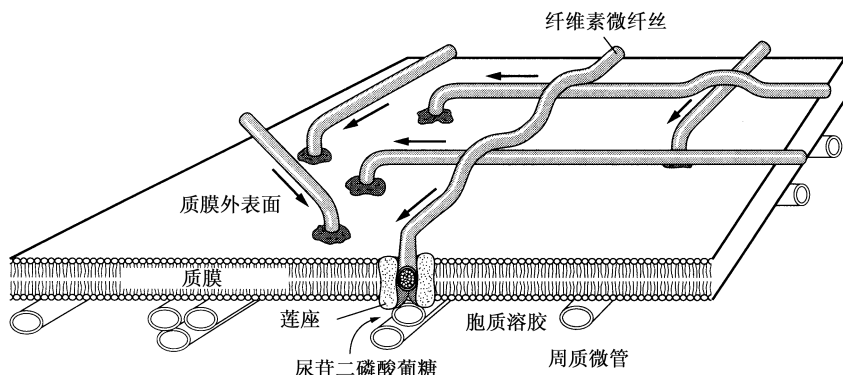


图 B2.2 在纤维素合酶组成的莲座作用下，纤维素微纤丝按照位于其下方的周质微管的排列方式沉积 [引自 Raven P. H. et al. (1992) *Biology of Plants*, 6th Edn, W. H. Freeman]

## 细胞壁的功能

初生壁具有很高的抗张强度 (tensile strength)，它可使茎、叶和根坚强挺立，特别是表现在对抗细胞内容物引起的膨压。细胞壁有可塑性 (plasticity) 和弹性 (elasticity)。当细胞生长时，细胞壁的动态特性可以调整它的结构使细胞得以生长。细胞分裂后迅速形成细胞壁。细胞壁使相邻细胞的质膜不能接触，胞间连丝处除外。水和小分子物质 (离子、有机化合物、低相对分子质量蛋白质) 可以通过细胞壁到达质膜。当细胞壁木质化或含有栓质 (如在内皮层) 时，这些物质的移动就受到限制。相邻的细胞壁在中层 (middle lamella) 粘连，细胞黏着 (cell adhesion) 可导致形成组织和器官。次生壁的木质化 (lignification) 大大加强了抗压强度 (compressive strength)，从而使木本植物的高度可高达 100m 以上。细胞壁也有抵御病菌和食草动物侵害的功能。

## 胞间连丝

胞间连丝 (plasmodesmata, 单数 plasmodesma) 是细胞壁上的通道，相邻细胞的质膜在此连接 (图 B2.3)。质膜衬于通道周围，内质网形成的链样管 (desmotubule, 亦称连丝微管) 位于通道中央，周围有球状蛋白 (globular protein)。这说明相邻细胞的质膜、内质网和细胞质是连接起来的。胞间连丝使细胞间的物质运输得以在可控情况下进行。对植物组织的细致研究表明，许多细胞通过胞间连丝相互连接，从而使植物体内形成许多细胞群体。

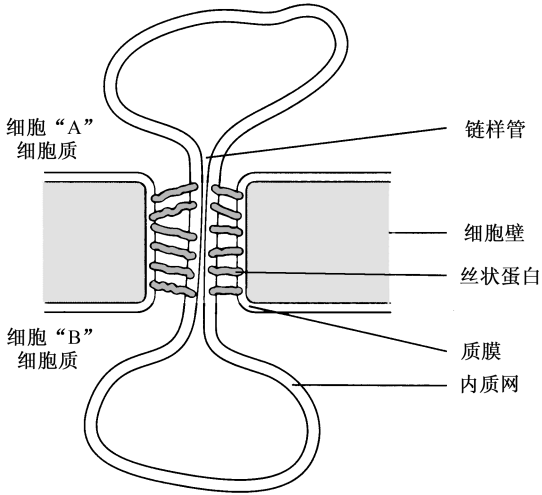


图 B2.3 胞间连丝的纵切面观。注意细胞质和膜（质膜和通过链样管连接的内质网）穿越细胞壁的情况



中，包括储藏淀粉的造粉体（amyloplast）和合成脂类的造油体（etioplast）。黄化质体是首次曝光的组织中形成具光合作用功能叶绿体的一种中间形式。

### 质体的结构 和起源

质体的两层膜包裹着中央充满液体的基质（stroma，图 B3.1）。质体含有少量自身的 DNA，质体基因组中含有一些编码叶绿体蛋白的基因。基于这一点以及外具双层膜的特点导致形成了这样一种意见，即叶绿体起源于内共生体（endosymbiont）——一种移居于非光合原始细胞中的原始光合生物。虽然一些叶绿体蛋白是由叶绿体基因组的基因编码，在质体核糖体（plastids ribosome）上合成，但大量其他的叶绿体蛋白是由核基因编码再进入叶绿体的。适应光合作用的叶绿体具有高度精细的结构。类囊体（thylakoid）悬浮在基质中，形成垛叠体或基粒（grana）。每个垛叠体都通过类囊体膜（thylakoid membrane）的管相互连接。光合作用的具体机制参见 J1 和 J2。

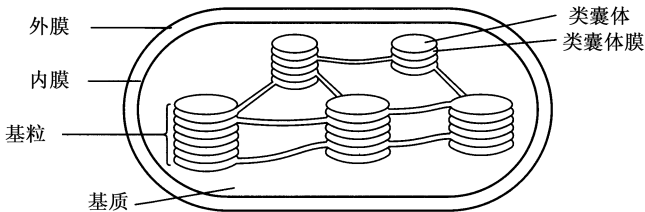


图 B3.1 叶绿体的结构

### 线粒体

线粒体（mitochondria）将储藏在脂类、淀粉和其他糖类中的能量转化到高能化合物三磷酸腺苷（adenosine triphosphate, ATP）中（图 B3.2）。线粒体提供了一个隔离的场所，使得高能中间产物可以避免与其他组分产生反应。线粒体具有小的环状线粒体基因组（mitochondrial genome），它们编码部分线粒体蛋白质，在线粒体核糖体上合成。其他的蛋白质由核基因编码，在细胞质核糖体上合成。线粒体既可以分裂产生更多的线粒体，也可以融合成管网状结构。线粒体存在于所有细胞中，尤其是有大量能量需要的细胞中，如韧皮部中的伴胞（C3）。

### 线粒体的

线粒体由双层膜包被。内膜内陷（折叠）形成嵴（cristae），伸向

## 结构

内部空间（基质，stroma），线粒体内膜分隔出两个腔：膜间隙（intermembrane space）和基质腔（matrix space）。内膜具有选择透过性并含有与 ATP 生成相关的转运蛋白。

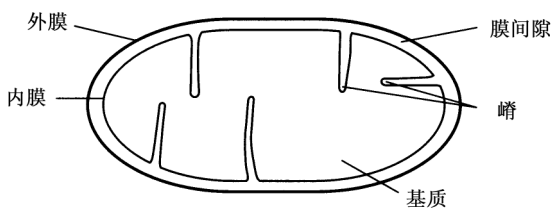


图 B3.2 线粒体的结构

## B4 膜

## 要 点

## 膜

膜由脂双层和膜蛋白构成。膜是一种疏水性的区域，带电的或大的极性溶质不能通过膜，除非由膜蛋白来运输。膜将不同组分分室化。细胞含有线粒体和叶绿体等由膜围成的细胞器和内质网、高尔基体等膜系统。

## 内质网

内质网是扁平的囊状或管状膜系统。光滑型内质网是脂类合成的场所，粗糙型内质网是蛋白质合成的场所。内质网可以与核膜相连，也可以分布在细胞的外围。定向运往内质网膜或腔中的蛋白质有一段信号序列，它们在 ER 核糖体上合成，随后这些蛋白质可能在通过囊泡运往其他地方之前进行修饰。

## 高尔基体

高尔基体由一叠扁平的膜囊组成，是蛋白质修饰和多糖生物合成的场所。蛋白质通过囊泡运到顺面，通过中间膜囊到达反面，由反面高尔基网络的囊泡运出。膜囊中的酶可催化多糖合成或者通过糖基化作用修饰蛋白质。

## 质膜

质膜是包裹胞质溶胶的单层膜，它依靠质子泵产生跨膜的电化学势梯度，从而维持细胞质离子的平衡和对营养及其他产物进行运输。质膜的其他功能有：信号感受和转导（受体蛋白）、分泌、膨压以及通过胞间连丝进行细胞间通讯。

## 液泡膜

液泡膜是围绕液泡的单层膜，通过质子泵维持的跨膜电化学势梯度，用以保证细胞质离子平衡和营养和其他产物的运输。液泡由高尔基体产生的原液泡形成。成熟的液泡含有无机离子、蔗糖、酶和有机酸，有些液泡还含有次生代谢物。

## 相关主题

植物细胞 (B1)

营养离子的跨膜运输 (I3)

蛋白)或插入膜内部(内在蛋白)(图 B4.1)。膜脂由亲水的头部(hydrophilic head group)和疏水的尾部(hydrophobic tail)组成,它的尾部埋在膜的内部,形成一个疏水区,使得带电的亲水(极性)物质不易通过。这样的屏障意味着膜可以将组成不同的两个区室分隔开来。膜上的蛋白质通过选择性运输(selective transport)调节区室内的组成。选择性运输可以以主动(active)方式(利用ATP)或者被动(passive)方式(在电化学势梯度的驱动下物质由一个区室向另一个区室移动)进行。除运输蛋白(transport protein)外,膜上还有用来转导信号(如植物激素、重力或光)的受体蛋白(receptor protein)、锚蛋白(将膜与细胞骨架和细胞壁相连)和各种酶(参与细胞组分的合成与降解)。

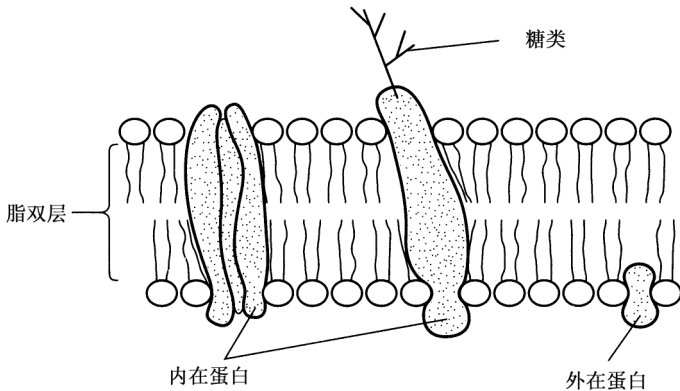


图 B4.1 膜由蛋白质和脂双层组成。生物膜上的蛋白质悬浮在周围脂类的“海洋”中,蛋白质可以在脂双层内进行侧向运动或旋转

一些细胞器是由膜包被的(membrane-bounded,如线粒体和叶绿体)。另外一些细胞器的功能实体是膜本身,它可以包围一个室或腔(lumen),如内质网和高尔基体。从新合成的部位到具有功能的成熟膜结构,细胞的各种膜或多或少可看成是完全联结的。旧的膜组分不断的再循环(从膜上消除后进行再处理或降解)。细胞内许多膜的流动是通过囊泡(vesicle,膜围的小泡)进行的。

## 内质网

内质网(endoplasmic reticulum, ER)是由细胞质内管状(管状内质网, tubular ER)或扁平的囊状(囊状内质网, cisternal ER)膜组成的网络,可以分为光滑型内质网(smooth ER)和粗糙型

内质网 (rough ER) 两类。光滑型内质网是膜脂合成和新膜组装的场所。粗糙型内质网之所以看起来粗糙是由于它的表面有核糖体 (ribosome)，它是膜蛋白、分泌性蛋白和进入液泡内的蛋白合成的场所。游离型核糖体不结合在膜上，它是不与膜结合的蛋白质合成的场所。内质网可以同细胞核的外层核膜 (nuclear envelope) 紧密相连 (B5)，内质网的腔与内外两层核膜之间的腔是连续的。内质网也可以同核膜分离，如周质内质网 (cortical ER) 就紧靠着质膜。将来插入内质网膜上或进入内质网腔内的蛋白质带有信号肽 (signal peptide)，所谓信号肽是一段使蛋白质从合成器定向移动到目的地的短氨基酸序列。一些蛋白质的简单修饰也可以在内质网上进行，如通过糖基化 (glycosylation) 反应在蛋白质上加上糖基。蛋白质的进一步修饰需要转移到高尔基体中进行。

## 高尔基体

高尔基体 (Golgi apparatus, GA) 由一叠扁平的膜囊 (cisternae, 又称为潴泡或库槽) 组成，高尔基体可能只有少数几个膜囊，也可能有多个膜囊。物质以囊泡形式与高尔基体膜融合后进入高尔基体。高尔基体 (dictyosome) 膜堆是有极性的，物质从顺面 (*cis face*) 进入后，经过中间膜囊 (medial cisternae) 后到达反面 (*trans face*)，再通过分泌性囊泡的网络 (反面高尔基体网络, *trans Golgi network*, TGN) 将产物运出 (图 B4.2)。关于物质如何通过高尔基体有两种解释：膜囊成熟模型 (cisternal maturation model) 认为新的膜囊不断地加入顺面，在反面的 TGN 逐渐成熟直到以囊泡的形式释放出来；囊泡运输模型 (vesicle traffic model) 认为膜囊在高尔基体的整个生命过程中一直存在，伴随着物质以囊泡的形式从一个膜囊移到另一膜囊。

高尔基体具有分泌功能，可分泌蛋白质和多糖。高尔基体可能或多或少具有其他的某种活性，这与细胞类型有关。高尔基体上的酶可合成复杂的糖，或者给蛋白质加上糖基 (糖基化)。高尔基体的顺面、中间和反面膜囊含有不同的酶，对通过的物质进行逐步修饰，最后运出的物质被分拣和包装在分泌囊泡 (secretory vesicle) 中。分泌囊泡移动到它们的目的地后，与其融合排出内容物。囊泡腔中的内容物分泌出去或进入与之融合的区室中，囊泡膜上的蛋白质融合到目的膜上。

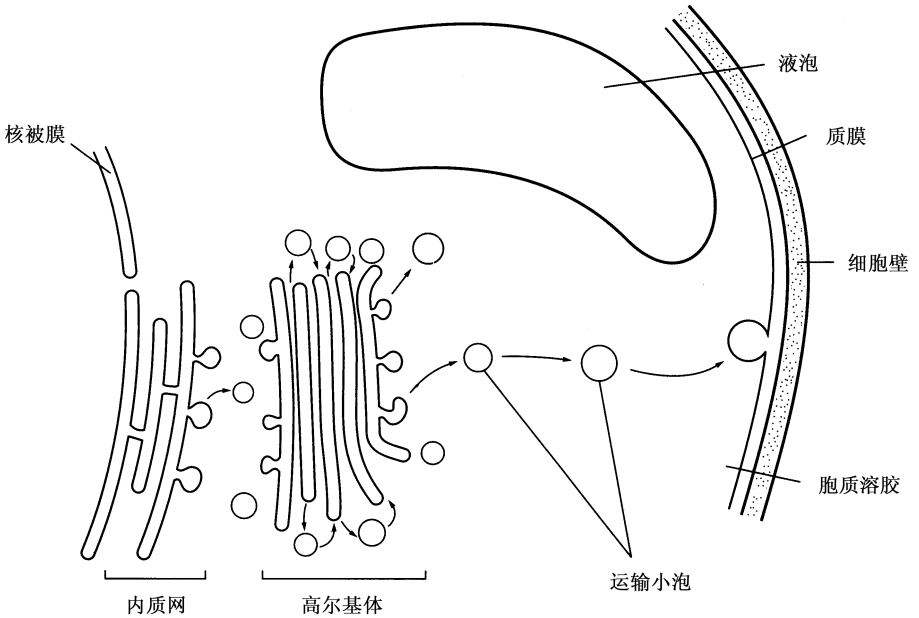


图 B4.2 分泌途径和新物质插入细胞膜。囊泡将高尔基体输出的新膜和物质运往液泡或质膜。膜物质也可以通过囊泡返回

## 质膜

质膜 (plasma membrane) 是包被细胞质的单层膜。由囊泡将新物质加到膜上, 把旧物质从膜上除去。质膜有多种功能:

- (1) 维持细胞质的离子平衡和进行营养物质和其他产物的运输, 该功能是通过质子泵 ATP 酶 (proton-pumping ATPase) 完成, 质子泵 ATP 酶利用 ATP 的能量跨膜运输质子 ( $H^+$ ) 来维持跨膜电化学势梯度 (*trans*-membrane electrochemical gradient)。许多位于膜上的其他蛋白质也可运输离子和其他分子;
- (2) 感受和转导细胞环境信号 (如激素)。膜上的受体蛋白 (receptor protein) 可对信号作出反应, 使得细胞内信号分子发生变化, 从而导致细胞功能的变化;
- (3) 分泌物质 (secreting material) (如细胞壁成分, B2);
- (4) 调节紧张度 (regulating turgidity), 它是通过渗透作用而产生细胞质对细胞壁施加的压力达到的;
- (5) 通过胞间连丝 (plasmodesmata) 与周围细胞进行通讯 (B1)。

## 液泡膜

液泡膜 (tonoplast) 是围绕着液泡的单层膜 (B1)。像质膜一样, 液泡膜也能维持细胞质离子平衡、运输营养物质和其他产物。它也能依靠质子泵 ATP 酶 (proton-pumping ATPase) 维持跨膜电化学势梯度 (*trans*-membrane electrochemical gradient, I3)。液泡膜上也具有调节细胞质和液泡离子平衡的运输蛋白。成熟的液泡含有无机离子、糖类、酶和有机酸。特化的液泡可以含有复杂的有机复合物 (次生代谢产物, J5) 和长期储藏的物质 (如蛋白质和参与糖代谢的有机酸)。