

# 高等植物生长发育中同化物的转移

姜成后, 张蜀秋\*

中国农业大学生物学院, 北京 100193

\* 联系人, E-mail: sqzhang@cau.edu.cn

## 1 高等植物维持陆地上生命所必需的有机物

陆生高等植物(包括农作物)能够吸收外界原料, 利用太阳辐射的能量合成生长发育所需的物质. 它的根、茎、叶分别处在土壤与大气中、阳光下, 分工经营: 根系吸收矿物质; 叶片吸收 $\text{CO}_2$ 与太阳能以进行有机物的光合生产; 两者靠茎来支持与联络以及进行原料的调配. 植物能够自力更生正是依靠这样自行组建的“绿色工厂”, 人类以及所有高、低等动物, 甚至微生物, 最终都要靠其产品来维持生活. 这“工厂”各“车间”(根、茎、叶、花、果实)的循序建立、规模的大小与定型, 无一不受环境中光、温、水、肥等的时空分布与变化的启发与调控; 而且某一“车间”的操作进行得顺利与否, 关系着生产全过程的进度. “绿色工厂”要靠各“车间”的协调发展、和衷共济, 才能发挥整体的行为, 充分利用外界资源, 抗拒逆境的胁迫.

虽然植物一生所能收获的总干重决定于它的净光合率与矿物质的累积, 但这些物质的同化却有赖于根、茎、叶的形成以及这些器官之间的物质交换和感受信息传递在生长发育、营养代谢上的相互影响. 最终的经济产量则随收获部位(诸如粮食作物的籽实、蔬菜的叶片、橡胶的乳汁; 园艺的花草、竹木的茎秆等), 由所属植物毕生经营与积累的物质所能调运与搜集的效率与程度来定. 换句话说, 植物产量的多少主要决定于同化物源与库的及时建立以及它们之间物质的合成、调配等的相互关系. 同化物的源(根与叶)若不能及时的形成、适当的分布、充分利用它们的环境中物质与能量的供应条件, 所能同化的物质在品质与数量上都要受到限制. 另外, 库的发育受到阻碍, 不能及时利用源所同化的物质, 植物就不能充分发挥源的同化潜势和已经积累的物质的精华. 另外, 源与库间还要有一个畅行无阻、便于各项物质交换的通道, 才更能满足全过程的运行.

作物的属性可以用遗传工程育种、选种、基因转

换等高新技术来研究, 而田间栽培耕作设计的能量基础是作物生长发育、代谢所需要的简单(水肥)资源供应源, 而且作物是先天定型任人意主宰、被动的生产工具, 粪水足以满足达到高产优质的经济条件. 解放以来, 我国大力开发农业资源, 做到自给, 在短期内解决了作物的生产, 但这样做也破坏了环境条件, 如肥沃表土的流失、地下水源过度汲取, 以致对持续的发展生产受到障碍. 另外, 这样只把作物当作被动的生产工具, 长期利用作物本身主动适应环境的潜在势力, 改变环境条件并由此影响植物本身, 以致作物的持续生产难以为继. 人们对环境条件以及生长初期对植物后天的影响、认识不够.

## 2 植物尖端生长的特征及其对同化物运转的要求

植物为了维持它的自养生活, 其生长发育进程和动物很不相同. 一般动物内部的器官分化在胚胎期就已大致完成; 而植物的尖端生长点可以始终保持胚胎状态, 并继续无定期的生长、伸延与扩张(图1A): 尽量扩大与更新由环境吸收营养与能量的面积, 借以自力更生! 只有到达环境与体内条件配合适当时机, 才从营养体顶端分化出生殖体(或繁殖体). 它的躯体中经常有新生、成长、衰老的部位. 植物在生长发育的各个时期经常出现新老器官的更替, 但在生殖期常常比营养期进行得快些. 这样的生长方式要求衰退器官累积的同化物, 甚至其细胞内含物本身向新生部位转移. 许多观察业已证明, 籽实与新生器官不仅接收叶片光合的初级产物, 还需要利用衰老器官的牺牲. 新老器官间同化物的再分配与再利用的实例, 以往文献中列举得很多, 但对其机制却很少涉及.

细胞内含物的再分配是同化物运输及营养体中的同化物源库维管运输压流运输, 即是交替的方式(alternative mode)、并行的方式, 既是补偿(complimentary)

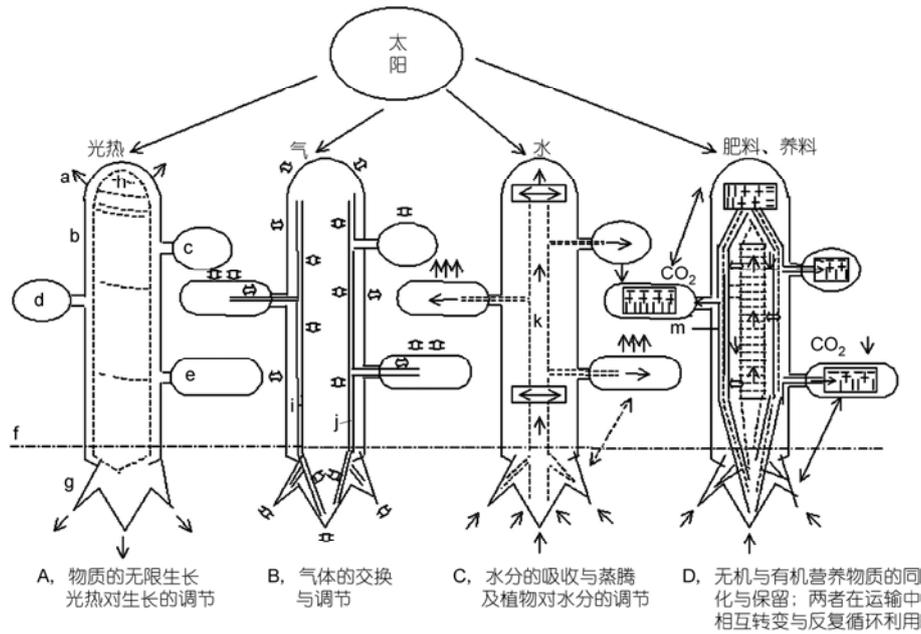


图1 高等植物的生长特性及其与环境间的物质交换

a, 茎间生长锥; b, 茎; c, 果实; d, 叶 1; e, 叶 2; f, 土面; g, 根尖生长点; h, 分生组织; i, 次生分生组织; j, 通气腔道; k, 本质部(质外体); m, 韧皮部(共质体); -, 矿质元素; +, 合成有机物; |, 有机物

又是遏制(inhibitive)的方式。后天获得的抗逆性, 在抗逆性中为能够发挥更大的作用而调整容量与品质的矛盾中具有重大的影响。

从哈威(Harvey)发现了高等动物中物质运输的血液循环系统, 称为现代动物生理学的开端之后, 生物学者就积极地在高等植物中寻找类似的系统。但所得的结果却没有像动物生理中那样令人满意, 甚至在各种物质运输的通道上一度都有过争论。至今在运输的机理上还存在很大分歧。正如图 1B~D 所示, 高等植物没有像动物那样的血液循环系统。植物的维管束系统与动物的血液的循环不同, 基本上只有并行的单程通道。气体(O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O)主要通过“通气腔道”与细胞间隙靠自身浓度差推动的扩散来转移(图 1B)。水分、矿物质以及一些有机溶质随木质部的蒸腾流向上转运(图 1C)。多种溶质(主要是双糖)通过韧皮部运送(图 1D)。绝大部分上送的水分都在叶片的蒸腾流中消耗掉, 而水流的上升动力主要来自叶片水分蒸发中对蒸腾液流所产生的拉力。韧皮部中无机与有机同化物的运输方式要复杂得多。不少迹象证明它们在植物体内可以反复循环, 再度分配与利用(图 1D)。例如, 糖分可以在植物体内循环利用, 有些树木(如枫树)在入冬前从叶子运送到茎干或

块根, 来年春天再从木质部释放出来随蒸腾流上送。放射性 <sup>32</sup>P, <sup>35</sup>S 等同位素测定结果显示, 在菜豆苗株上, <sup>32</sup>P 可以由根系吸收通过木质部上送, 同时它也可以通过韧皮部下送到根系。据估计, P 的这样循环在 24 小时内可以反复 3~4 次。<sup>32</sup>P 富于移动性, 可能是由于它在代谢中周转得快。<sup>35</sup>S 则从老叶转入新叶, 最终送给分生组织而被固定在那里新合成的蛋白质中。

### 3 高等植物体内物质运输与信息传递是相互交错的两条途径

高等植物各部位间的物质运输包括气体的交换、水分的供销、矿物质的吸收与分配, 以及多种有机物的合成与转运等。它在信息传递上则是以激素或电波传递——这两种邮寄与电传的方式来完成。体内主要是通过两条途径来进行的: 一条是原生质外面的胞壁连接在一起而形成的质外体(apoplast); 另一条是有胞间连丝把邻接细胞的原生质贯串在一起而形成的共质体(symplast)。这两条途径(图 2)在物质运输上各自有分工。从植物的细胞与组织的结构来看, 植物的各部分都具备这相互交错的两条通道。质外体的“自由空间”可以让气体、水分与溶解的矿质很容

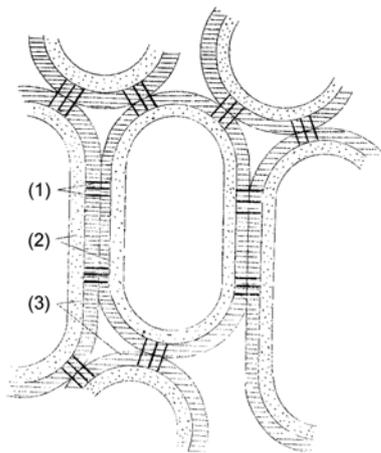


图2 高等植物物质运输与信息传递中的两个相互交错连续体系——共质体与质外体

胞间连丝(1)在细胞原生质(2)间构成的共质体,溶质一旦被原生质吸收与同化可在共质体内转移,偶尔也分泌到体外。(3)由胞壁与细胞间隙在细胞间原生质以外构成的质外体,气体、水分与溶质比较容易地在质外体自由出入,因之也称为“自由空间”

易地在其中转移。电子显微镜的观察和电生理学的探讨证明,胞间连丝到处存在,它在胞间的运输与传递上可以发展多种功能。这两条途径的分工已逐渐得到公认。

高等植物体内气体的交换在细胞内外进行,借其本身的浓淡梯度,靠扩散就可以完成。而抗浓淡梯度的物质积累则需要质膜上的主动吸收与分泌。在成熟细胞中物质转移的距离较长,物质扩散缓慢得不足以应付代谢的要求,于是溶质随原生质的流动就成为物质交流的主要方式。远距离的溶质交换(气体除外)则是以液流(蒸腾流与集流)沿贯串周身的维管系统的两条通道(导管与筛管)来分别进行。

主动的分泌与吸收以及原生质流动中所转运的物质,不仅仅限于小分子,有时也有大分子以及原生质的团粒。形成次生胞壁所需的一些物质或酶类,在内质网与网体内陆续合成、集结、形成一个复合单位。它们被包装在膜内,以囊泡(vesicle)的形式从网体上分离出来,并逐步转移到质膜上由微管的间架所规定的位置上。囊泡的内含物就这样被送到目的地,随即就地被揭开包装、加以利用,甚至以这种方式分泌到细胞外面,即所谓的出胞现象(exocytosis)。反之,出现在细胞外围的物质团粒与溶质也会被质膜的内陷给包围住,随即退入细胞质内形成囊泡继续转移,恰和囊泡的分泌相似而作用相反。但是这种入胞现象(endocytosis),包括吞食与吞饮,由于植物细胞有

细胞壁的阻隔,比较少见。我们发现细胞间一些例证,原生质团粒与大分子可以包在囊泡内或以团粒型,靠周围附着的引导与推动蛋白,得以穿过胞间连丝,可称为跨胞现象(transcytosis)。

### 3.1 自由空间与质外体

质外体是由组织中细胞外围的胞壁连接成的连续体。细胞壁的亲水性强,有的胞壁间连接得不那么紧密,留有空隙或自由空间,空气或水液在其中流动。导管就是质外体进一步的分化:细胞内物质完全撤空,外围胞壁特别加厚,更便于水液的流动。所谓通气腔道则是成束组织的细胞完全解体消失而形成的通道。质外体对流体的通过,由于没有原生质的存在,阻力较小,因而更适于比较快速的汁液传导。实在说,食物在肠胃腔的移动与血液的循环在动物中都是在“质外体”中进行的。植物中气流与蒸腾流的传导速度较高,也是在质外体中进行的,但相对比较简单。

### 3.2 胞间连丝与共质体

高等植物的多种组织所以能称为共质体,就因为它们的细胞间有原生质联络的存在。虽然胞间连丝的结构与功能已经确定无疑,可是不少人还认为这样“藕断丝联”微不足道的纤细结构的生理功能尚在未知之数。故此,有必要多加介绍。

(i) 胞间连丝在各类细胞中的细微结构与调节功能。分生组织中细胞分裂后形成的2个子细胞中,最初的胞间连丝是非常频繁与密切的。这时细胞外围初生壁的状态,象海绵体一样漏洞百出。小孔中都有胞间连丝的穿过。随着细胞的长大与分化,胞间连丝的粗细与数目与其生理功能配合而发生各种各样的变化:由完全隔离一切联络的游离孢子到许多细胞有宽广联络的原生质通道而形成的同质态,在结构与功能上非常接近于多核细胞(图3)。电子显微镜的观察显示,不同组织中各自具备有精细的胞间通道结构:由空洞无物的孔道到有内质网与连丝微管存在的以及扩大分支的复杂结构。可以设想这些胞间的细微结构可以用来调节与控制多种物质,由简单的离子到复杂的高分子能够通过的孔道(图4)。

(ii) 胞间连丝是细胞间电导通道。用电生理技术来测量外加到组织中邻近细胞间电流的分布情况可以判断出:邻近的2个细胞原生质由于有胞间连丝串在一起,从而可以跨越两层质膜的高电阻,把2个

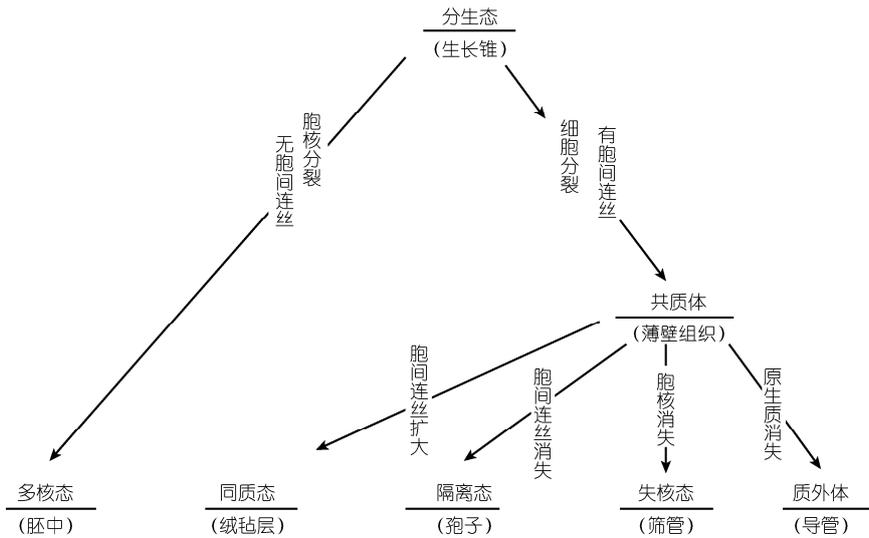


图3 植物胞间连丝在各类细胞中的分化

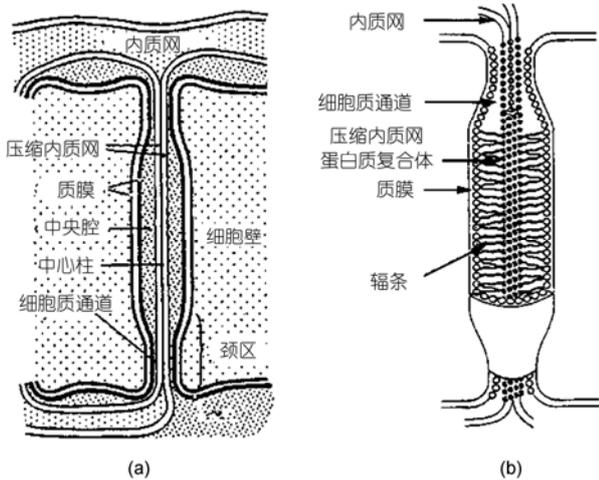


图4 胞间连丝的结构模型

(a) 据 Olesen & Robards, 1990; (b) 据 Ding, 1992

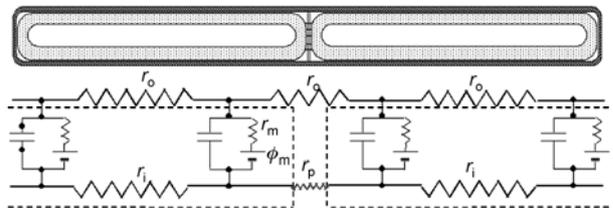


图5 胞间连丝是离子转移与电波传递的通道(由胞间连丝的两个植物细胞及其等效电路)

$r_o$ , 胞外电阻.  $C_m = 1 \mu\text{mF}/\text{cm}^2$ ;  $r_i$ , 胞内电阻;  $r_m = 10^3 \sim 10^5 \Omega/\text{cm}^2$ ;  $r_p$ , 连丝电阻;  $r_i = 10^2 \Omega \text{ cm}$ ;  $r_m, \phi_m, C_m$  分别为膜的电阻、电位与电容

细胞偶联起来, 成为细胞间的电导通道(图 5). 也有些生理实验证实这个说法. 它们是细胞间离子转移与电波传递的有效途径. 例如, 用高渗蔗糖溶液处理组织, 使其细胞发生高度的质壁分离, 从而把胞间连丝拉断时, 电偶联也随之断开(图 6).

(iii) 胞间连丝在胞壁形成与细胞特化中遗传信息传递的途径. 19 世纪末的一个经典实验证明: 一团无细胞核的原生质若有胞间连丝与邻近细胞有核的原生质团相连, 这个原生质团虽然无核也可以形成胞壁, 和通常有核的原生质团一样. 这个实验证明胞间连丝可以传递由胞核发出的形成胞壁的信息. 近来

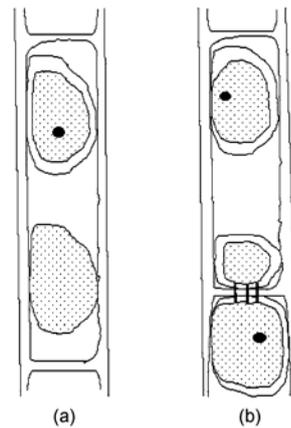


图6 胞间连丝可以传递胞核中建成胞壁的信息

(a) 南瓜毛细细胞在 18% 蔗糖溶液中, 借质壁分离, 形成 2 个小原生质团. 具有胞核的一团可以在 2~3 d 形成新的胞壁. (b) 一个小原生质团通过胞间连丝与邻近细胞具有胞核的原生质团相连时, 也可以形成新的胞壁

有人也认为,在花粉母细胞中,胞核分裂同步或依次进行,它们对局部创伤可以发生全体的反应,这是由于子细胞间有宽广的原生质联络,把信号传到全身细胞.一个特化薄壁组织中,由于胞间连丝的存在,每个细胞的全能性(totipotency)受到抑制,以至不能充分发挥出来,形成一个新的完整个体.植物体内每个细胞的命运是它所在地位的函数.若要发挥一个薄壁组织的全能性,首先要把这个细胞进行“生物隔离”(biological isolation),已经发育的类胚胎中用强烈的质壁分离把胞间连丝斩断,也可以从一个类胚胎中产生出几个新个体来.

(iv) 胞间连丝是原生质胞间运动与高分子(病毒、染色质、蛋白质)胞间转移的途径.高等植物组织的细胞间,无论其在生殖体(如胞原组织)还是营养体(如洋葱鳞片的外表皮组织),远在20世纪初就已发现有半解体的或尚未定型的胞核或染色质穿越胞壁的现象(核穿壁, nuclear extrusion).随后还陆续不断地有类似的报告,这些报告时常是对偶然的观察、零星的记载,因而缺乏系统的探讨.其中大多数人都认为这种核穿壁是不正常的或病态的现象.甚至由于它出现的机率与穿壁的动向受从活体上取样的创伤与操作的影响,常被当作是人为的臆象.可能是在电子显微镜尚未能作细致的观察以前,对胞间连丝的狭小纤细的先入之见.它在传统定义中就是狭小的不容许原生质通过的.只是发展到细胞融合的通道(cytomictic channel)以后,才能容许原生质的通过.植物胚胎学中有染色质向胚囊汇集的记载,在某些植物中胞原组织外围的绒毡层(tapetum)的胞壁破裂之后,该层细胞内的原生质会侵犯到内部并包围在孢子的周围.至于这些变化是怎样和原生质的活动相关联的却很少有人过问.在植物的胚胎发育中,像绒毡层这样的一度兴盛随着就衰退消失、让位给新生器官的过渡组织,还可以举出不少.文献中常以“退化”或被“吸收”来解释.

我们的光学显微电影记录与电子显微镜的系统观察,以及生理生化的实验结果都表明,这种染色质的穿壁,乃是原生质的细胞间运动,是在染色的切片中容易看到的一种表现.不仅在上述的过渡组织中与表皮组织中,也在衰老的叶片中以及幼嫩的生长组织中,短暂执行功能的叶毛中,甚至在人工培养的组织中,都可以观察到“核穿壁”.它们是在营养体普通组织中出现的.在大量出现核穿壁的组织中胞间

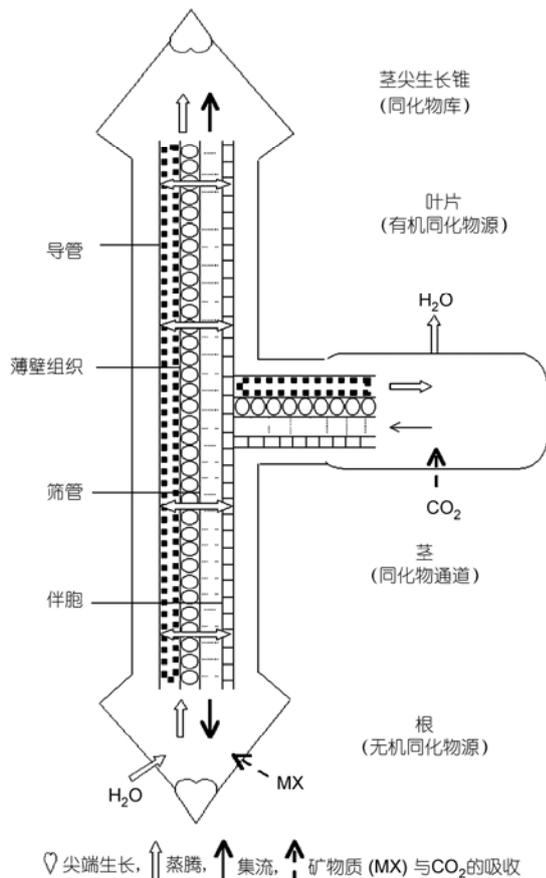
连丝的内部可能有变化,使得孔道能够让原生质通行.但这些组织的胞间连丝尚未变到细胞融合通道的程度.实际上,电影记录还辨明,原生质的胞间运动并不一定要有核穿壁伴随着.胞核可以自行运动,也可以当细胞质与细胞器在穿壁时,它却固守在细胞内不动.胞核的体积仅占细胞体积的一小部分,因此单靠核穿壁来作原生质胞间运动的标志,虽是可靠的,但不是有效的方法.

原生质胞间运动可看作是细胞内含物和次级同化物在植物体内生活组织中运输的主要方式之一.运输的通道是胞间连丝,动力是原生质自身的运动.运输的物质有尚待定型的核酸与蛋白质.植物病理学的探讨中已经确定像病毒那样具有核蛋白的高分子可以在薄壁组织的胞间连丝中转移.若用原生质的胞间运动来推测:病毒在薄壁组织中的转移的通道与动力就是这样进行的.

#### 4 维管束是贯穿植物周身供各种同化物远程运输以及它们相互协调的系统

陆生植物躯体高大.体内远程的物质转移单凭组织间原有的两种通道——共质体与质外体——远不足以应付.因之,这两种通道通常要扩大它们细胞间的联系,并进一步地特化与分工.植物器官远程的物质交换(气体除外)则是以液流的形式沿维管系统来进行的.维管系统贯穿于植物周身主干上,有多级的分支,形成密布的网络,延伸到躯体的各个角落.几乎每隔不多几个细胞就有维管束末梢的踪迹.

维管系统在高等植物中的出现是生物进化中的重大事件.它不仅是器官间物质交换的通道,还在调节各部位的相互关系与维持整体的活动上也起着重要的作用.这乃是由于植物体内的信息是借激素与电波的传递,即是邮递与电传的方式来完成的.而维管系统是高等植物适应环境条件的变化与协调各种同化物的枢纽所在.也正是这样,维管系统是个很复杂的,具有多种特化组织的综合结构(图7).维管束具有两条液流的主要管道——导管与筛管.这2个管道有纤维组织的支持并且分别被包围保护在分生、分化、吸收、加工、储藏分泌的多样薄壁组织中,构成维管束的木质部与韧皮部,有些植物中维管系统和看来是储藏次生产品的乳管束系统穿插在一起.完全成熟的导管多种细胞原生质已经撤退干净.细胞间的壁业已消失,形成一条连续的空管,因而属于质



**图7 高等植物体内无机与有机同化物质源与库间的运输通道**  
 横向转移：同化物的溶质经薄壁组织的主动吸收与分泌；纵向运输：顶端生长库（库）生长所需的同化物最初由茎基部最下端的髓部分的基层组织来供应，随着下部储存的同化物消耗殆尽，变得萎、黄、干、糠，源的部位逐渐上移。纵向运输所需的膨压差，看来是由下端源的装入与顶端库的卸出来维持的

外体的行列，是一条对液流阻力小的被动通道。

另一通道，筛管，却具有胞核与液泡都已失散的原生质，但在生理上还是活跃的，特别是它有伴胞通过扩大的胞间连丝紧密相连。形成筛管的细胞两端遗留下筛板的结构，使得筛管腔道中间被筛板给间隔开，只靠板上许多筛孔把腔道接通。和导管相比，筛管的腔道既窄小又有障碍；流动的汁液又较黏稠，流动承受的阻力要大得多。因此按照 Münch 提出的（即使是经过修正的）集流学说，单凭源库两端的膨压差是否足以维持正常的液流，一直成为疑问。

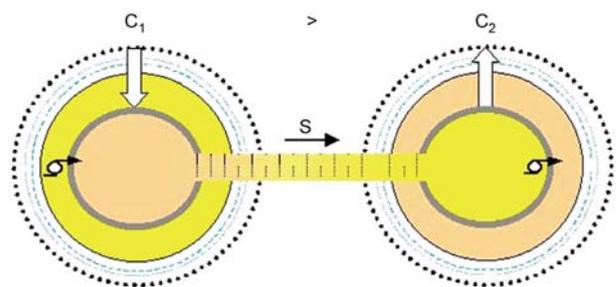
#### 4.1 导管的蒸腾流与筛管的集流

由根系吸收的盐类与加工的同化物溶解在导管的水分中，浓度要比外界水溶液的高些，因而可以产

生根压推动水分的上升，但当叶片在炎热的阳光下大量蒸腾水分时，根压能推动的水分就远不足用，而是借蒸腾的拉力把导管内的水柱吸吮上来。

夏季白昼阳光下，有些植物（如蓖麻、黄瓜）在执行蒸腾、光合功能时，维管束中筛管与导管内部的汁液时常处在相反的膨压状态：筛管中是正的，而导管却是负的。储藏中离体蒜苔的维管束内液压分布也是如此。因此，把一个完整植株的枝条先浸在水中再切断时，水分立即从断口被吸吮到导管内。反之，把一段黄瓜的离体枝条切断，切口的筛管附近就有汁液渗出，导管吸入的水液含有洋红染料，甚至含有毒素，都照常上升。然而把同样的毒液放在断口上，往往就会引起筛管的堵塞。另外，若把一段叶柄用水蒸气沿周喷射将之杀死，随后可以发现叶片光合产物的筛管输出受阻而导管蒸腾流却不受影响。这正好说明蒸腾流无需生活细胞的参与，而韧皮部受害，筛管的液流就停止进行。维管束中筛管所以能维持较高的膨压是因为筛管的汁液有较高的渗透浓度，而筛管与导管之间有关联的存在。导管的水分势虽处在负压状态，筛管还能靠渗透压从导管中吸水来维持它的膨压。筛管外围的选择透性膜能让水分渗入却能阻止溶质的渗出。不如此，筛管的渗透浓度就无法维持。而其中的汁液也就无法处在膨压的状态。由此可见，一旦筛管和其周围的薄壁组织的细胞结构解体，选择透性膜丧失，汁液就会就地散开，无法运输出去（图8）。

导管汁液中的矿质元素不都是在无机的离子状态。有些元素，如 N、P 等经过根系薄壁组织和与韧皮部供应的有机质相接合，以氨基酸、胆碱等形式随蒸腾流上运。该液流中还检查出有根端产生的激动



**图8 现行筛管汁液压力流学说的图解(维管系统中同化物由源到库的远程运输)**

筛管的源库两端间膨压差( $C_1 > C_2$ )促使汁液流过通道(S)。C<sub>1</sub>内部的汁液流向 C<sub>2</sub>，同时 H<sub>2</sub>O 进入 C<sub>1</sub>，由 C<sub>2</sub> 排出达到膨压平衡为止

素、赤霉素等. 这些激素对维持地上部分正常的生理功能是必需的. 春季温带树木发芽, 叶片尚未展开, 蒸腾量很小. 木质部储藏的淀粉降解成糖, 被根压经导管运送上来的水分溶解. 这时的导管汁液富含糖分, 膨压随之增高, 迫使汁液从上口外送.

反之, 筛管汁液中, 溶质的含量可高达 20%, 其中 90%是蔗糖或是其他寡糖. 它们是叶片直接产生作为转出的光合产物. 筛管汁液中还有氨基酸以及少量的高分子化合物, 如核酸 (DNA, RNA) 还有多种酶. 汁液中还检查到有超微结构的原生质成分与细胞器以及为量不算少的 ATP. 这些物质的来源颇耐人寻思. 最值得注意的是, 筛管虽然号称是有机同化物的通道, 而它的汁液中无机的  $K^+$  离子却比木质部多得多(表 1).

从这两种汁液的特殊成分, 可以看出维管束中的多种活跃的薄壁组织在无机与有机同化物的运输中协调共济: 加工、储存、缓冲与调整等. 种种功能都是分别由形成层、筛管的伴胞、储藏与加工的细胞, 以及在筛管的末梢有特殊结构的转移细胞(transfer cells)来承担的. 不难想象为什么维管束本身的呼吸强度比起它周围的普通薄壁组织来要高到 4~5 倍以上.

根系向导管中聚集的矿质元素, 并不都随蒸腾流一起进入叶片, 而在中途就通过附近的薄壁组织转入共质体. 反过来, 有机同化物的分配主要决定于

源与库间物质运输的模式. 萌芽期富有储藏物质的种子是同化物的源, 而苗的生长部位是库. 营养期与生殖期中, 无机的与有机的同化物主要来源分别是根与叶. 它们的形态建成与空间分布以及执行功能的持续期与净同化率乃是决定生物产量的主要因素. 而经济产量则主要决定于源与库的运输效率. 等到衰老期来临, 根、茎、叶的生长停止, 同化功能衰退, 营养体的细胞内含物(原生质与储备物)将被动员与调运到生(繁)殖体. 有些实验证明, 尖端生长点可以动员远距离器官储藏物与细胞内含物、调运这些物质向之转移.

#### 4.2 韧皮部集流运输的新佐证

近几十年来, 在韧皮部机理运输的研究方法上有很大的改进并得出有利于集流运输的佐证.

(1) 首先是采收韧皮部运输汁液中微量样品, 用化学分析的新技术就可以容易地得到精确的结果, 对运输的汁液中物质的成分与含量了解得更详细.

(2) 用放射性同位素标记的化合物来追踪运输物质的形式、方向与分布, 这样可以更为精确地追寻运输物质的动态.

(3) 巧妙的蚜虫吻针法是让大型蚜虫把吻针从树皮刺入筛管, 当正在吮食时把蚜虫切除, 筛管的汁液在膨压的推动下, 可从留在树皮上吻针断口上溢出. 这样采集的样品更接近正常的状况, 不像通常用切割某些植物茎部维管束来收集韧皮部伤流的做法那样粗暴和容易受到断口上被切伤细胞中残余物的污染. 此外, 切断维管束会使筛管汁液突然从断口冲出, 这样冲出来的伤流液很快把断口附近堵塞与封闭, 而不能取再取.

(4) 近年来不少人做了物质运输的定量测定, 如以运输的集流是从整个韧皮部的横断面上穿过的来计算. 韧皮部中干物质的转移率( $SMT_{ph}$ )则为

$$\text{质量转移率}(\text{g h}^{-1} \text{cm}^{-2}) = \text{浓度}(\text{g cm}^{-3}) \times \text{速度}(\text{cm h}^{-1}).$$

干物质的转移多是以块茎、果实、块根等的随时间的增重来测得的. 对双子叶植物的茎来说,  $SMT$  值在 3~5 之间. 筛管之占韧皮部衡面顶端 20%左右. 若以筛管为集流的管道, 则  $SMT$  应是上述值的 2~5 倍, 筛管上流液的浓度多在  $0.1\sim 0.2 \text{ g mL}^{-1}$ . 用放射性标记法和伤流流法测得的集流的速度多在  $50 \text{ cm h}^{-1}$  上下, 与应有的  $SMT$  大致相符.

表 1 植物各部分溶液中  $K, Na$  等离子含量<sup>a)</sup>

溶液	$K^+$	$Na^+$	$Ca^{++}$	$Mg^{++}$	$Cl^-$
蓖麻					
韧皮部	60~112	2~12	10~46	9~10	10~19
木质部	6	1	16	4	1
土壤溶液	2	0.2~20	-	4	-
洋葱					
细胞质	100	9	10	-	30
液泡	83	44	1	-	24
轮藻					
细胞质	150	6	3	8	80
液泡	80	28	16	17	136
湖水	1	2	6	8	5
笠藻 <sup>b)</sup>					
细胞质	401	57	-	-	480
液泡	355	65	-	-	480
海水	10	470	11	53	550

a) (毫克分子数)的比较; b) 细胞质的  $K^+, Na^+$  含量与海生动物神经的细胞质近似

(5) 韧皮部集流运输中转移细胞在筛管源端溶质的装入与库端的卸出。近些年来，在数以千计的高等植物的筛管(有时也在导管末梢找到的一种细胞)中，原生质内容丰实，胞壁反复折叠，使得质膜面积不平常扩大，而且转移细胞随发育和营养条件动态变化。这种细胞可以主动地吸收周围的溶质并将之分泌到管道中。因此在源端叶片筛管中的糖分与根系导管中的盐分都可以比周围基层组织的含量高。这种称为转移细胞的任务在筛管的源端可以把溶质装入；而在库端卸出，从而维持源库两端的膨压差，借以推动集流在筛管中的运行(图 9)。

## 5 韧皮部集流运输中有原生质参与的中间动力

筛孔中有无原生质的填充关系到筛管中的集流是否需要该处原生质生理活动的参与，用来克服它自身给集流带来的阻力。这是最近几年来在韧皮部激烈争辩的问题。关键就在于筛管是空洞的，还是有原生质纤丝的填充。如果是空洞，则源库两端的膨压差就足以推动汁液的集流，无需筛管中原生质直接参与。

电子显微镜观察及多种的生理生化的分析所得的结果都倾向于筛孔有原生质的填充。因此必需发挥它的中间动力。因之这种有筛管原生质生理活动维持的集流就不完全象最初 Münch 的集流学说所主张的那样：集流是个由膨压差所推动的物理过程。筛

管的原生质活动可以调节与控制集流的速度与方向等。

(1) 20 世纪 60 年代初，研究人员从烟草的维管束中提取出收缩性蛋白，并将之定位在韧皮部筛管的 P-蛋白中。这种收缩蛋白可以在克服筛板对集流的阻力上发挥作用。这种收缩性蛋白本身也是 ATP 酶，又是原生质中微丝的构成部分。它在不同的集结状态下可以各种方式利用 ATP 中释放的能量来促使原生质运动。至于这种微丝结构怎样协助集流的运行？现在已有几种假说：有些认为它可引起原生质的运动，拖带集流的转运；另一些则认为它的纤丝固定在筛管的原生质表面，靠纤丝顺序的伸缩或摆动来协助集流的前进；还有电渗学说则主张在筛板面上有代谢活动造成 K 离子浓度差，于是该处也出现了电位差，这样筛管汁液就可以靠电渗作用来克服筛板的阻力。但是，筛管在维管束的内部，非常脆弱，不容易将一段茎在显微操作下用活体制离的手段将之组织分离出来，一有扰动，筛孔就被堵塞，致使液流不能正常运行。所有这些学说，由于缺乏充足的证据以及难于解说韧皮部运输中特有的现象，如双向运输、各种物质以不同速度运行等，孰是孰非尚在激烈的争论与积极的探讨之中。现在对 P-蛋白的作用已有不同的说法，认为主要是在受伤时可以堵塞筛孔，防止筛管中汁液的流失。

(2) 有许多实验利用冰点的低温、呼吸抑制剂等逆境条件来阻挠通道中原生质的活动，借以判断韧

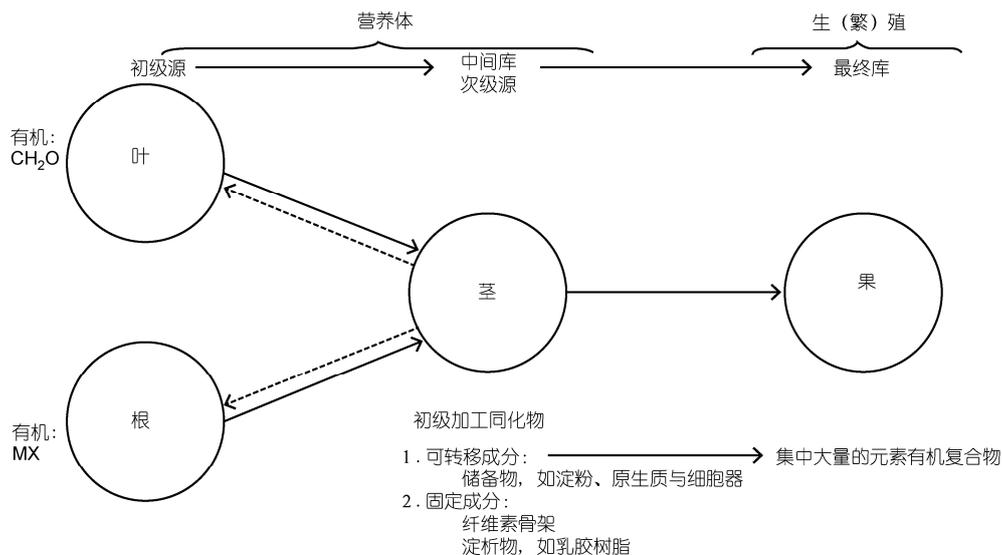


图 9 高等植物体内同化物在运输与转变中由源逐步向库转移

皮部运输是否必需有中间动力的参与. 其中不少实验结果表明, 这些不利于原生质活动的条件在不同程度上暂时抑制集流运输的期间, 两端的膨压陡度陆续加剧, 最终迫使液流重新恢复. 这些结果支持韧皮部运输动力主要来自源与库的两端.

我们用起源于东亚夏季干旱地带的小麦、葱蒜等作物做材料, 结果发现, 小麦的生殖体(源)与营养体(库)间的韧皮部汁液运输非常明确的有两类物质, 可能各自靠不同的运输机理进行转移.

一类物质是当时叶片的光合产物(包括糖和小量从根系送来并经过加工的矿质元素), 大多数研究多以含糖的汁液为主体, 而很少考虑含有 N, P, K 的化合物是如何随波逐流的. 液流所需之力则来自筛管源库两端的膨压差, 靠源库两端各自溶质的装入与卸出来维持. 筛管分子外围的原生质仅当作是维持膨压的半透膜. 然而筛管中间的腔道, 按筛管分子(细胞)的距离, 让多孔筛板给分隔开, 筛管的半透性质膜在筛板边缘上究竟是否保持连续的, 一直没有定论. 我们设想, 如果筛管分子端壁内的质膜仍然保留, 则筛孔最外层的边缘都应该在质膜筛孔或是薄层原生质才能保持全筛管半透性. 筛孔的堵塞似乎说明是 P-蛋白造成的. 筛孔不能是没有内部结构的空洞!

此外, 原生质浓厚的伴胞对半退化筛管中的液流能够发挥什么样的作用, 虽曾提出过, 但并未认真地对待过. 只是最近美国的 Lucas 以及德国的 Van Pel 等陆续发现, 筛管与伴胞, 在结构与功能上相互协调、辅助, 形成“筛管-伴胞复合体”; 两者间异常发达的胞间连丝(可称为半开放型)能够让病毒、RNA、蛋白质等高聚体, 在和“引导蛋白”(转运蛋白, MP)结合之后, 由伴胞向筛管转移, 进入筛管边缘网络内. 为此, 我们根据原生质胞间运动的设想, 开始在检查胞间通道内是否有微丝等运动蛋白的存在, 借以推动高聚体的转移.

另一类物质则是营养体内长成组织中已经具备的细胞内含物, 包括构成原生质的、含有 N, P, K 等的、高聚体与复合物以及胞内储备的淀粉和油脂等营养物质. 生殖体(麦穗)的形成过程中, 绝大部分(约 80%)含 N, P, K 的营养物质来补充营养体的细胞内含物, 它们也是通过韧皮部运输, 到达营养体组织迅速走向解体而衰亡, 造成“麦熟一晌”的情景.

我们在胚胎发育中, 用活体显微录像, 记录到胚

珠内随生随逝的过渡组织(珠被、珠心和胚囊内的反足与胚乳组织), 以及未定型的原生质和细胞器等自己的运动, 通过胞间的开放通道依次向胚胎输送. 胚胎有了这些半成品的哺育, 发育得以加速. 这样的运输机理和真菌中“惊雷菌子出万丁”同出一辙. 旦夕间蘑菇的出现乃是许多菌丝内原生质胞间运动汇集到孢子体, 促使成长的结果. 遗憾的是, 我们当时没有仔细检查小麦衰退叶片中原生质撤退的动态.

衰退叶片组织中原生质的解体与撤离是在洋葱表皮上获得的. 20 世纪初就有过洋葱头衰退鳞片表皮内“核穿壁”的报道. 长期储藏的洋葱头会发出幼芽, 所需物质来自外层的衰退鳞片. 同样的情况下, 离体的蒜苔在陆续的萎缩中把内部的精华贡献给顶端长出的珠蒜. 全运输过程也是在韧皮部进行的, 只是没有光合生产与水肥吸收. 营养物质完全依靠细胞内含物的再分配与利用. 单就蒜苔来说, 作为源的衰老组织, 细胞内部, 胞壁加固变厚, 原生质与液泡的结构解体: 胞核多解体为混浊的染色质团, 和细胞质与细胞器一起, 散布在狭窄的胞腔内. 胞间连丝融合扩大为开放的孔道, 靠原生质自身的运动, 脱离胞壁的牢笼. 终于鳞片组织的细胞内含物倾泻一空, 只留下一张干枯透明的薄皮、胞壁的间架和内钙盐的结晶. 大量原生质汇集到叶脉的筛管, 甚至多到挤进导管. 按照压流学说, 筛管的源端必需有充足的水分来维持膨压, 才能推动液流. 运输的物质也必需先通过生活组织抗陡度的推动进入维管束, 不能等自身的结构解体为溶质后才能转移. 细胞一旦丧失了半透膜, 内含物只能就地散失, 不能干净地撤退. 因此, 在这样新老部位间细胞内含物的再分配中, 韧皮部运输不能不另有方式.

## 6 高等植物中同化物的再分配与再利用

诚然, 高等植物体内物质的积累与产量的形成最终来自根系吸收的水分与矿质元素以及叶片在光下合成的有机物. 关于物质运输的大量研究工作都集中在探讨无机的与有机的同化物如何由源(根与叶), 经过维管束的通道运送到库(尖端生长部位)的过程. 就是这样的一个基本过程中, 在运输通道的结构上与运输的动力上还存在着悬而未决的问题, 虽然在大轮廓上已经获得公认.

其实我们若仔细地追究一下, 源→通道→库之间物质运输的过程很少是那样的单纯与直截了当.

正如图 9 所示, 这些源中所送出的初级无机的与有机的同化物在运输的过程经常进行着相互转化与转移, 以及次级的加工和形成固定的结构. 其中有不少可转移的成分再度分配给新生器官, 供后者的再度利用. 特别是在植物生长的初期, 光合有机物要先和吸收的矿质元素结合起来, 形成植物的营养体与细胞的内含物. 这个相互结合的过程, 远在维管束的通道上就已经开始. 营养体最终送给生殖体的物质, 虽说初级的光合产物要占栽培作物的一大部分, 而其中有相当数量来自营养体再度加工的次级产品. 对胚胎组织的正常生长发育来说, 这些次级产品比起初级的更为重要!

### 6.1 主要的无机与有机同化物在植物体内存在的形式及其在分配中的职责

在正常的韧皮部运输中, 集流的成分也包括这些重要的经过次级加工的半成品. 大致说, 它们在植物体内存在的形式及其再分配中的变化可以从表 2 中得一梗概.

### 6.2 尖端的发育器官对下部根、叶与茎中细胞内含物的动员与征调

一个正在发育的尖端生长点, 不仅是一个同化物的输入者, 而且它还多少对下部同化物的分配有显著的影响. 根系吸收的 P 与 S 较多地分布在幼叶中,

但若把茎尖切除, P 与 S 就比较平均地分配在所有的叶片中. 当叶片进入衰老时, 大量的碳水化物、N、P 与 K 从之撤离. 叶片可以把毕生累积的同化物以至细胞的内含物让渡给新生部位. 这对植物整体的生长发育来说, 有重大的意义. 例如, 小麦籽粒达到 25% 的最终饱满度时, 植株对 N 与 P 吸收已经 90% 的完成. 故此, 籽粒在最后 75% 的生长中, 主要靠长成的营养体将这些元素再度转移来供应它的需要. 小麦叶片走向衰老过程中, 原有 N 的 85%, P 的 90% 要从叶片转出. 燕麦在抽穗结实的进程中, N 在根、叶、茎与果穗中间转移与分布的情况见图 10.

### 6.3 两种类型的有机物同化物的运输

传统的韧皮部集流运输, 固然占极大宗而且很重要, 但它的运输需要一定的物质与生理条件. 首先是集流液中溶质的渗透浓度要高, 筛管外围必需有选择透性膜的存在, 不轻易让溶质流失, 才能维持推动集流的膨压差, 才能在筛管的通道中运行. 然而在幼嫩的胚胎组织与根与茎的尖端生长点, 生殖器官的初期发育, 以及幼嫩叶片的初始扩张中, 它们的生殖发育需要多种物质的供应, 而运输的通道必需经过原质质具备的组织或是其尚未“退化”的维管束. 另一方面在衰老的叶片中, 在正常的秋熟与脱落以前, 叶片中各种组织中细胞内含物都已倾泄一空. 叶肉组织的细胞内含物必需经过一段生活组织才能进

表 2 主要的无机与有机同化物在植物体内存在的形式及其再分配中的职责<sup>a)</sup>

被同化物	有机结合	高分子结合	再分配
水 H <sub>2</sub> O 二氧化碳 CO <sub>2</sub>	脂类 R <sub>1</sub> -O-R <sub>2</sub> 糖类 RCHO 有机酸 RCOOH	纤维素 淀粉 -R-R-R...	正常叶片输入无机物合成与输出有机物; 衰老时会输出全部内含物
氮 N <sub>2</sub> 硝酸 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> 铵 NH <sub>3</sub>	氨基酸 RCH(NH <sub>2</sub> )COOH 胍胺 RCH(NH <sub>2</sub> )CONH <sub>2</sub>	蛋白质 NH <sub>2</sub> -R <sub>1</sub> -CO-R <sub>2</sub> -CO-NH <sub>2</sub>	N 在叶片中由导管输入, 加工后由筛管输出, 最终的再分配来自细胞内含物的撤离
磷酸 PO <sub>4</sub>	磷酸化物中 R-PO <sub>4</sub> 高能磷酸键~Ⓟ 核苷酸	核酸-R <sub>br</sub> -Ⓟ-R <sub>br</sub> -Ⓟ-	PO <sub>4</sub> 以~P 形式供给同化物合成与转移的能量. 常在维管系统中循环
钾 K <sup>+</sup>	K <sup>+</sup> 与无机或有机阴离子结合 K <sup>+</sup> X <sup>-</sup> , K <sup>+</sup> R <sup>-</sup>	K <sup>+</sup> 与高分子表面的离子结合 K <sup>+</sup> (R) <sub>n</sub> <sup>-</sup>	K <sup>+</sup> 以离子的形式自由活动, 也在维管系统中循环, 协助物质的转移

a) R 代表有机基团; R<sub>br</sub> 为核苷; (X)<sub>n</sub> 为高分子聚合物

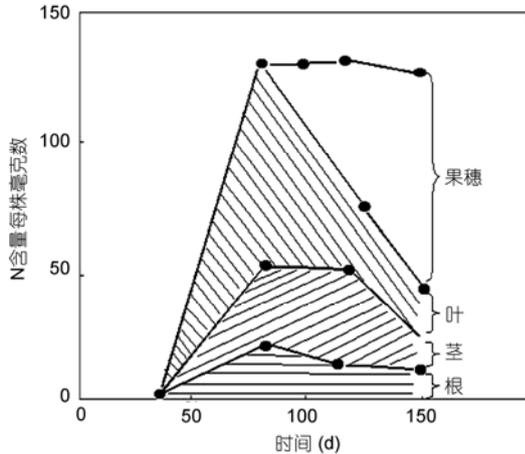


图 10 燕麦植株在生长过程中含氮物的分布情况

图中显示, 在最后的 50 d 中, 氮从叶与茎中迅速撤退而转移到果穗. 最后果穗的含氮量超过根、叶、茎的总和

入维管束的通道. 无论是叶肉还是叶脉的运输组织, 它们的转移不能等自身的细胞结构完全解体, 内含物全都降解为溶质再进行. 如果那样, 就会丧失了集流运输所必需的主要条件, 选透膜的存在. 每个细胞一旦失去了这个屏障, 它的内含物就只能就地散失, 不能长途转移与干净的撤退.

正因为如此, 我们就不能不设想在新老部位间细胞内含物的转移中, 同化物运输要采取另外的方式. 它的运输途径、运输的物质、运输的动力都和集流运输不同. 我们用已经搜集到一些证据来说明这类物质运输特有的方式, 从图 10 中可以看出两种类型的物质运输的不同处.

#### 6.4 花朵的萎谢

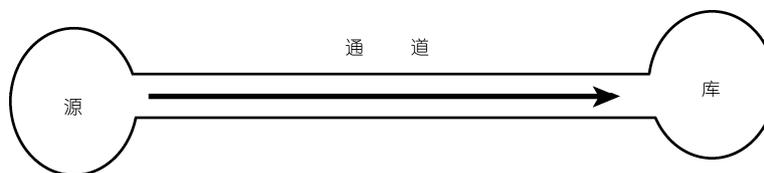
花朵在授粉与受精的前后出现很剧烈的变化.

许多植物的花瓣, 在花朵未受精前, 可以在较长时间内维持新鲜. 受精后的一两天甚至几小时内, 花瓣就迅速萎缩与凋谢. 正像衰退叶子那样, 蛋白质等高聚化合物出现解体. 大量的氨基酸、糖、矿质等物质转移到正在开始发育的资方或其他部位. 花瓣的水分也在迅速丧失以至枯萎. 其他的花器(如花丝、花萼)也在受精后出现类似的衰退、萎缩与内含物的撤离, 以致脱落. 但是也有的花器可以不脱落而残留在膨大的子房外围, 甚至有些花瓣在脱落前还是挺立的, 不能一概而论.

#### 6.5 叶片的秋熟与脱落

叶片从叶原基发展到成长, 再从之走向秋熟、衰亡与脱落. 在物质运输上要经过几度的变化. 首先在幼嫩生长时期, 它的多种组织正在急剧生长与分化. 通过尚在分化的叶脉获得生长所需的各种物质, 完全是同化物的接受者. 等到叶片长到最终大小的 1/3 时, 上部叶片各种组织业已完成分化, 开始经营光合作用, 并向外转出产品. 值得注意的是上部转出的同化物并不用来供给下部正在生长与分化的叶片, 却直接送出叶片. 下部叶片的生长所需物质仍借外来接济. 等到全部叶片长成, 执行光合功能期间, 它才完全成为光合产物的输出者. 当叶片进入衰退时期, 同化逐渐减弱, 异化加强. 最终它的细胞内含物也被动员, 在叶片未脱落前, 就彻底转移出去, 成为献身给新生部位的牺牲者.

总的看来, 当叶片进入衰老时, 它越来越不能保留它所具有的有机与无机同化物. 含有 N, P, K 等重要元素的细胞内含物并不轻易地被雨水淋洗出去, 而是主动地撤离并转移到籽粒中去. 叶片的正常衰



类型	起源	动力	通道	终点	附注
传统的韧皮部糖类运输	叶片的光合产物以蔗糖为主	在膨压差下汁液的集流	韧皮部筛管	储藏器官或代谢库糖的氧化与聚合	原生质可能参与集流的推动
细胞内含物在新老部位间的转移	衰老或过渡器官中半降解的细胞内含物	借原生质的自身运动或活动	具有胞间连丝的某些组织与维管束的全部通道	新部位对同化物重新定型与集结	通道中导管与筛管重新被原生质所填充

图 11 高等植物体内两种类型的有机同化物的运输

亡过程不能单纯看作是叶片的老化。功能逐渐变弱，异化大过同化，使得细胞走向枯竭。“麦熟一晌”，叶片中物质彻底而急剧地撤离，与花器在受精后的衰亡一样，也是受到新生的生殖体的调令而被动员的。一个生活器官由奠基到成长，再到最后的死亡，是发育中安排好的程序(PCD)，不少走向衰亡的组织(如蒜皮)在细胞撤离的同时，还进行着特殊物质的形成：胞壁的加厚。终于形成一个坚硬而疏水的保护结构。衰亡对多种厚壁组织(如木质部)的结构与功能是必然的结果。

我们经过对葱蒜、小麦等衰老叶片的系统观察，细胞内含物的分界与向叶脉的集中是从叶片尖端开始，逐渐向下部撤退，从图 12 可以清楚地看到，先是原生质中出现核解体与脱钙；随后有原生质靠自身的运动通过胞间连丝循序地向维管束集中，侵入导管。

叶片衰亡过程中物质的撤退对于植物说是有利的。如果不及时出现秋熟会给植物带来严重困难。落叶树脱掉叶子进入休眠是冬季正常的秋熟程序。它的细胞内含物就不会任其随机分配，就地散失而不能即早转移出去。这个正规的秋熟与衰亡过程，如果没有它应有的外界条件正常进行，叶片就会冻死在树上。

另一方面，叶片早衰与人工催熟对光合生产也有不利的一面。衰老过程出现的早晚影响到该叶片

执行各种同化功能的持续期。叶片的衰老可以在恶劣条件下提早出现，诸如剧烈的创伤、短期的霜冻与酷热、高度的遮荫、氮肥水肥等的极端贫乏等。即使叶片在适宜的条件下生长得旺盛，若它在苗期初具的状态已不能适应茎干不断地加粗时，也常会被排挤掉。当生殖体或繁殖体兴起时，叶片的光合生产有了新库可投，它的光合作用进行得更加顺利。生殖体逐渐成型时，它在容纳光合产物的同时，也进一步对叶片发出动员细胞内含物向外调出的“信号”，从而促使叶片走向衰亡。从细胞水平来看，衰老过程要经过一系列的变化，受到严格的调控。走向衰老的细胞在解体时，内膜体系遭到破坏、液泡内原富有多种水解酶，有人认为是植物细胞内的溶酶体。当液泡膜解体，液泡中的酶被释放出来，用来消化一些细胞的内含物。叶片衰老中的另一些变化就是核糖体与粗糙型内质网的衰退，随之叶绿体也显出衰退的迹象，再后则出现胞核的解体。

## 6.6 细胞内含物再分配与再利用的其他实例

小麦、葱、蒜等叶片自上而下原生质的顺序解体与撤退外，这种再分配与再利用的过程还明显地在小麦胚珠发育以及孢子、种子的形成中，陆续地出现在随生随逝的过渡组织与新生的部位间。除了上述的实例外，还有短期蓬勃发展、随后又萎缩退化的器官，像蒜皮与小麦珠被都曾一度相当肥厚。这些器官趋向死亡时，有的完全解体，有的如蒜皮则胞壁加厚而硬结。最后两者的细胞腔都空洞无物。葱蒜的鳞茎在储藏期间细胞内含物由储藏组织沿维管束向发育的幼芽转移，以致它们的外部形态都有显著的改变。小麦叶片上的叶毛一度很兴旺，执行某些至今不明的短暂功能。随后它的内含物就撤离出去。筛管中核的消失及导管内原生质的消失也都可以看作是这类的例证。所有上述的情况，我们试图用图 13 加以概括。

## 6.7 营养体与生殖体的关系

一次结实(monocarpic)植物与多次结实植物、开花一次的植物(如稻、麦)与开花多次的植物(如棉、豆)中营养体与生殖体的关系显然有很大的差异。一次开花植物的生殖体对营养体占有极大的优势，以致生殖体的果实一旦兴起后，它不仅独占了当时植物同化的物质，并且发出“致死”的信号导致营养体迅

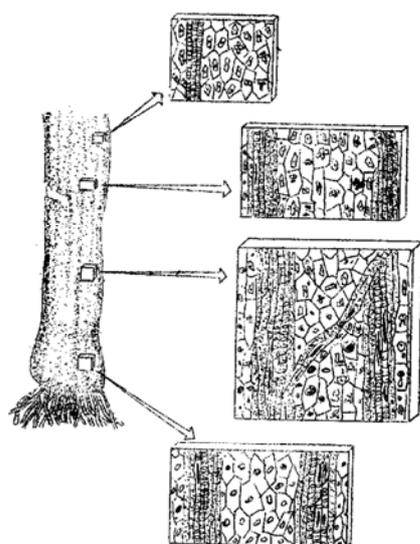


图 12 大葱衰老叶鞘内局部解体的原生质自上而下逐步撤退时，上下不同的 4 个部位中出现的钙盐结晶及核物质汇集于维管束的情况

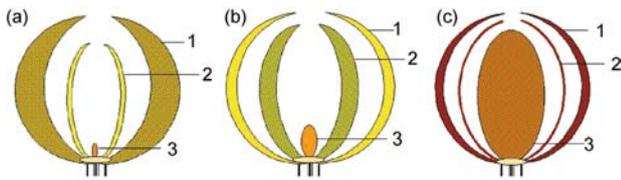


图 13 植物体内新老器官的更替

前赴后继, 此衰彼兴: 1→2→3. (a) 外层(1)壮大肥厚、内容充实, 中层(2)及内层(3)开始出现; (b) 外层收缩变固、内容撤离, 中层壮大肥厚、内容充实, 内层缓慢生长; (c) 外层变成护壳, 中层解体消失, 内层长大成型、内容充实. 1, 最早形成随即变固衰亡, 但长久保留在硬壳结构中; 2, 中间一度兴盛, 但为随生随逝的过渡组织; 3, 最后滋生充实饱满的延存器官或新生器官

速的衰竭. 而在多次开花植物中, 一旦开花结实, 营养体的生长虽然也大受挫折, 但根、茎、叶并不随果实的长大而趋向衰亡, 仍然可以在生长点中添枝生叶. 这两者的最终区别之一在于前者可以彻底将营养体的细胞内含物全部调运出去, 迫使之死亡; 而后的生殖体与营养体却多少可以长期共存.

## 7 原生质的运动与生理活动在物质运输中所占的地位

从最广泛的意义来讲, 植物体内的物质运输, 无论是运输的内容还是动力, 都和原生质的生理活动直接与间接地有关联. 这里只介绍运输的物质与动力都来自原生质自身运动的一些实例.

### 7.1 生物界广泛存在的造型运动(morphogenic movement)在高等植物中的体现

生物界中, 尤其是动物的胚胎发育时期, 大量的细胞可以靠自身的运动从它们原属的衰退器官转移到新生部位, 变为后者的组成部分, 这样的过程统称为造型运动. 近来出版的一本专著中提到“高等植物不利用细胞运动作为形态建成的机理, 或许是动、植物形态简称上最重要的区别”. 然而该书却又承认, 有些低等植物如黏菌, 细胞运动在形态建成上却扮演着举足轻重的角色. 真菌的经典著作中也记载了多种真菌在菌丝内可以进行胞间的穿越运动, 大量向正在形成生殖体汇集. 只有这样, 清晨才能林丛中出现“惊雷菌子出万丁”的景象, 一夜之间, 从蔓延的菌丝网络中凭空冒出许多孢子体——蘑菇来.

高等植物和真菌一样受到坚硬胞壁的限制不能

自由运动, 它的细胞运动时常是以原生质穿壁的方式表现出来. 但在高等植物的胚胎或配子发育中, 毡绒层初生壁破裂后, 原生质也可以钻出来自由运动, 侵入孢原组织的内部. 在有些植物的胚囊发育中, 有外围的组织原生质穿入胚囊的记载. 小麦的胚胎发育中以及衰老的叶片中, 原生质可以穿出胞壁进入细胞间隙, 或聚集在导管的空腔中. 这些穿壁运动与真菌中见到的同出一辙. 只是在新生器官的造型上, 高等植物所受的限制比真菌要大些.

### 7.2 同化物转移的原动力

一个植物细胞常见的原生质环流可以将内质网和液泡中部分的内含物由柱状细胞的一端运送到另一端, 比溶质分子本身的扩散转移效率要高得多. 植物细胞内还有其他类型的原生质运动, 如川流, 其中只看到原生质的转移, 并不带动泡液的存在, 并且有双向对流的存在.

细胞内的囊泡转移与分泌中, 运输的物质是包装在膜内配套的溶质与酶蛋白. 囊泡是朝向微管排列所规定的目的地转移. 这样的囊泡转移显然要比上述的散漫的运动略胜一筹. 至于上面谈到的原生质通过胞间连丝的运动, 在小麦胚囊的发育中, 可以观察到: 珠心细胞原生质穿入胚囊时, 把尚未定型的染色质、线粒体、核糖体、核仁等都能转移给胚囊中的反足群中. 珠心组织的外层在形成时, 包围正在膨大的胚囊周围, 一面在解体, 一面在穿进胚囊. 就这样, 随生随逝的珠心组织把自制的半成品(如蛋白、染色质)和一些具有特殊功能的细胞器送进来, 胚囊才能迅速地成长与发育. 对胚囊的发育来说, 这些复杂物质的供应显然要比单纯糖等溶质的韧皮部运输更为重要. 胚胎发育中运输的物质途径与动力都是通过细胞间原生质运动来完成的. 小麦胚珠得以兴旺的发育.

许多机械与保护组织在成熟时只留下坚硬空壳, 完全失去生活的原生质, 可是它们在植物体内占有干重的一大部分. 在维持植物的生活上也是不可或缺的. 像在坚韧蒜皮与空洞导管的形成中所看到的, 这些机械结构在行将完工的尾声中内部的原生质就已陆续撤离, 转移到新生的部位. 原生质好像是流动的施工队伍, 任务完毕就转移工地.

生物对自然界的适应方式变化多端. 虽然我们观察到有些植物中同化物的再分配与再利用是由半

解体的原生质借自己的运动来完成的,但也可能像有些作者提出:原生质可能另外有一些生理活动(如主动分泌与内吞的吸收)参加.这些方式可作一比较(图 14).

在源库两端的跨胞转移中,原生质团粒或多聚体大分子,或是被包围在囊泡中,由周边微丝等运动蛋白的推动在导航蛋白的跨越胞间联络而转移.

无庸讳言,植物对同化物的保存并不是那么尽善尽美.即使在物质撤退得很干净的小麦衰老叶片中,在胞腔的角落里,偶尔还可找到原生质残迹的存在.植物一生中损失的同化物不仅是过早脱落的器官,其中有未能转移而残留的部分,如玉米的根冠在与根尖脱离时,细胞中还留有原生质的残余.

植物的根、茎、叶,特别是它们表皮上的腺毛还主动地向体外分泌出酶类、芳香油与维生素等多种物质.植物叶片上的腺体还可分泌出多余的糖与盐分.叶片中的  $K^+$  等离子可以渗透到细胞间隙中,并可被雨水淋洗掉,为量之多在热带雨林中并非微不足道.

近来的实验证明,植物一生中从根系分泌的多种有机物与从外围脱落的死细胞的残余等,总称为根系的溢流物,它们占有植物总干重不可忽视的部分.从电子显微镜可以检查到这些溢流物,在根的周

围形成一团黏胶鞘.根周围的这些溢流物质显然对根际微生物有很大影响.

此外,像作物的根、鳞茎等繁殖器官,其中的储备物质时常远多过幼芽萌发成苗的需要.虽然它们在衰亡中细胞内含物也在撤离,终于要有一部分残留在器官内,走向分解与腐烂.

总的看来,可以达到完全衰退的叶片中,细胞内含物的撤离是比较彻底的,往往仅留下胞壁的空壳.机械组织,导管等也是如此.更为彻底的则是生殖体胚胎发育中各种各样的朝生暮死的过渡组织.原生质才形成,内含物才合成与累积,随着它就将其全部内容以原生质转移的方式让度给新生的器官,几乎连初生壁的残余都没有留下.

## 8 细胞原生质的多种运动和微管、微丝的集结态

细胞内原生质不断地在进行运动,在发生位置上的转移.这主要有微管、微丝在起作用,它们可以随时改变集结状态,用来应付多种多样的情况.

微管至少由两种微管蛋白集结而成,秋水仙素、低温、高压等处理可以逆转微管的集结.用秋水仙素可以阻止有丝分裂中微管集结成纺锤丝,阻止染色体的分离,从而产生多倍体.利用秋水仙素还可以改变细胞的形态.微管在细胞的施工中搭起间架,形成胞壁的物质就沿着间架以囊泡转移的方式向外分泌.胞壁的形成和微管搭的间架有关.微管的这项搭架任务完成以后,随机解散再待命集结执行新的任务.微管也可以形成比较稳定的结构,如鞭毛.它在不同的临时或稳定的集结状态下分别执行细胞分裂、分化、定型、分泌、运动等多种功能.

微丝由两种蛋白(肌动蛋白与肌球蛋白)统称为收缩性蛋白集结而成.生活细胞和其细胞器可以进行各种各样的运动,很少是静止不动的.其中原生质运动可能来自同一动力,即来自收缩性蛋白.它能直接利用 ATP 高能键的能量,作机械功,把化学能变为机械能.收缩性蛋白在高等植物中存在,并证明它有 ATP 酶活性和收缩性,而且作过一些显微的定位观察.和微管一样,微丝可以随时集结或解散.

轮藻(Nitella)是一种多核态的巨型细胞,但容易把它的原生质从细胞中取出来的.这种分离出来的原生质团可以随放置时间的加长和集结度的加强,流动的形式越来越有规则:涡流↔回流↔环流.这

高等植物体内物质分配-利用的几种方式:

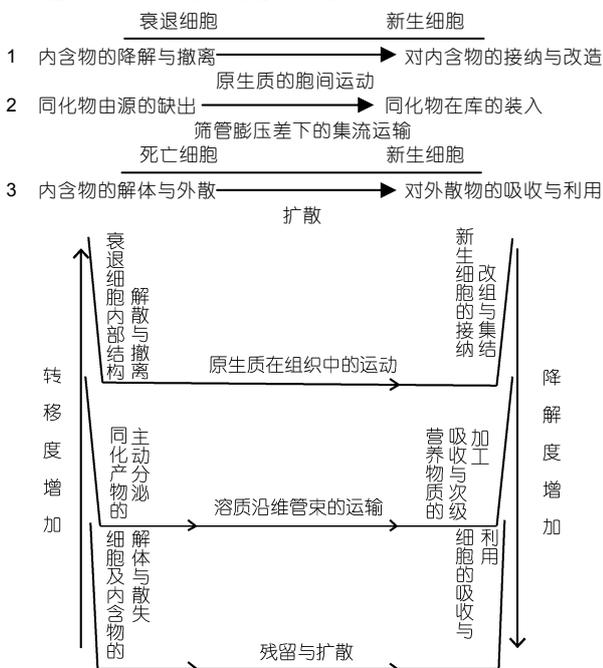


图 14 高等植物体内物质分配与利用的几种方式

些实验可以用来说明收缩性蛋白在不同的集结形式下,可以推动不同功能的原生质运动。

## 9 外源物质的进入与分布

农业生产上,了解高等植物体内物质运输的机理有其现实意义。许多农药,包括生长调节剂、除草剂、防除病虫害药剂,由植物的一个部位(如根或叶)进入体内,而有时会传遍周身。这样,药剂就需要通过物质运输的通道向各处分布。如果施用的药剂毒性过烈,受药处即刻坏死,同时又被死亡的细胞给固定住。药剂不能进入导管或杀死这些承担远程运输的通道,即使药剂能进入这两种通道,却防碍了通道的运输机制。在这两种情况下都无法实现药剂的周身效应。在农业上日益广泛应用叶面施肥。如何能被植物更好地吸收和在体内转移也成为物质运输的新内容。另外,引起植物病害的病原真菌、细菌与病毒在体内的传布,也必然要沿维管束系统进行。如果不是病原本身,也可以是它所产生的毒素,在体内转移,使得全株受害。病毒时常是通过蚜虫、飞虱、小蝇刺入筛管打的吻针被送到其内部,再随液流转移。

## 10 总结

1. 大量研究证明,具有细微与复杂结构的细胞间原生质联络(胞间连丝)是多种物质转移与信号传递的通道。同时还证明水分、盐分可以比较快地出入根系细胞壁骨架与孔隙构成的“自由空间”。植物体内具有承担物质运输的两个相互交错的连续体系(共质体与质外体)已逐渐得到公认。

2. 胞间连丝为了适应各种组织的生理功能,它的孔道可以从完全封闭成为游离状态的孢子到端壁完全融合的导管。在不同发育时期,胞间连丝对不同物质的通过有适当调节的功能。

3. 细胞间与远程运输的物质不仅有小分子的溶质,靠自身的扩散与溶液的流动以及细胞的主动吸收与分泌来转移,还有核酸、蛋白质等大分子以致具有超微结构的原生质团粒与细胞器。它们在网体中合成与包装在膜内,以囊泡的形式在胞内转移,在细胞间则靠未定型的原生质自身的运动。

4. 传统的韧皮部运输中,主要以执行光合生产的叶片为源和正在生长的尖端(生殖体)为库。借源库两端的膨压差来推动筛管通道中汁液的集流。叶脉的末梢有生活细胞可以将蔗糖泵入,而在库端也靠生活细胞将之卸出。至于通道中有无数筛板的阻隔,筛孔中有无原生质纤丝填充,成为原生质是否需要参加推动集流的关键问题。原生质所能发挥的中间动力主要是克服它自身给集流带来的阻力。

5. 植物体内,由于尖端的无限生长,经常有新老器官的更替和细胞内含物的再分配和再利用。衰老器官中细胞的解体与撤离,往往是由新生部位的征调而引起。运输物质的内容与动力时常就是结构解散但仍具有运动本领的原生质自身。

6. 维管系统是由多种特化组织构成的综合体系。无机的与有机的同化物分别在维管束的两通道的运输中,随时要受其生活组织的调节与控制。它的具体功能大致可概括为下列几项:

- (1) 同化物远程运输的通道;
- (2) 导管与筛管间同化物的汇合与重新分配;
- (3) 同化物的加工与储藏;
- (4) 同化物的吸收与分泌;
- (5) 形成层的径向生长与新管道的增添;
- (6) 源药剂、肥料、病菌、病毒等可沿两通道传导从而获得周身效应;
- (7) 物质长距离传递的通道;
- (8) 物体的机械支持与维护。

本文是娄成后先生生前两年中陆续写的,拟将他几十年从事植物体内物质运输方面的研究工作体会加以总结。他亲自设计、画出多幅图,并反复修改,直到住进医院还对我说,等出院后咱们很快就可以完成送期刊。遗憾的是,先生竟不能看到这篇他倾注了许多心血的文章的发表。原文很长,我将一些重复的内容进行了删节,现给予发表,以了先生生前愿望。

——张蜀秋