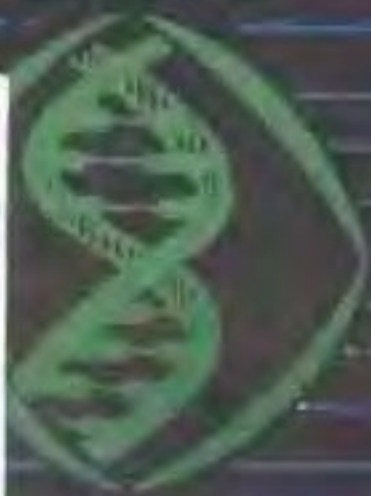


生物学研究概说

植物体内的 运输现象

[英] D. A. 贝克 著



科学出版社

· 生物学研究概说 ·

植物体内的运输现象

[英] D. A. 贝克 著

祝宗岭 译

科学出版社

1981

内 容 简 介

本书是《生物学研究概说》丛书之一。书中主要阐述植物体内溶质在短距离(细胞)和长距离的运输机理。书中仔细讨论了木质部和韧皮部通道的运输,特别着重于韧皮部运输的机理;另外对研究进展较快的领域如藻类细胞的离子转移等也作了说明。

全书主要分为五部分:细胞水平上的溶质运输;共质体与质外体;木质部通道;韧皮部通道;长距离运输的推动力等。

本书可供植物生理学、植物学、生态学、农学等科研工作者以及大专院校生物系师生参考。

D. A. Baker

Outline Studies in Biology

TRANSPORT PHENOMENA IN PLANTS

Chapman and Hall 1978

· 生物学研究概说 ·

植物体内的运输现象

[英] D. A. 贝克 著

祝宗岭 译

*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1981年1月第一版 开本:787×1092 1/32

1981年1月第一次印刷 印张:2 7/8

印数:0001—3,730 字数:63,000

统一书号:13031·1443

本社书号:1990·13—10

定价: 0.48 元

目 录

1. 引言	1
2. 细胞水平上的溶质运输	4
2.1 推动力	4
2.2 载体与泵	9
2.3 主动运输的能量来源	12
2.4 敏感细胞	16
3. 共质体与质外体	21
3.1 平行通道	21
3.2 径向障碍——内皮层	24
3.2.1 跨越根系的水流	27
3.3 转移细胞	29
4. 木质部通道	32
4.1 木质部结构	32
4.2 木质部中离子的运动	34
4.3 叶子营养成分的调节	37
5. 韧皮部通道	41
5.1 确定同化物运输通道的试验	41
5.2 筛管分子的结构设计	43
5.2.1 筛板：筛孔是空洞的还是封闭的？	46
5.2.2 韧皮蛋白(P-蛋白)	47
5.2.3 膜与细胞器	48
5.2.4 执行功能的筛管分子结构的近代解释	49
5.3 韧皮部汁液的成分	50

5.3.1	糖类	52
5.3.2	蛋白质与氨基酸	53
5.3.3	无机溶质	55
5.3.4	生长物质	55
5.3.5	其它生理上重要的物质	58
5.3.6	韧皮部汁液的一些特性	59
5.4	韧皮部内的运输	60
5.4.1	运输速率与质量转移	60
5.4.2	运输方向	62
5.4.3	运输系统的装入与卸出	64
5.5	韧皮部的生理	66
5.5.1	温度	66
5.5.2	代谢作用	67
5.5.3	光	67
5.5.4	矿质缺乏	68
5.5.5	浓度梯度	68
5.5.6	激素-引导的运输	69
6.	长距离运输的推动力	71
6.1	蒸腾与内聚力学说	71
6.2	为韧皮部运输设想的机理	75
6.2.1	压力-推动的集流	75
6.2.2	电-渗透	77
6.2.3	筛管中的运动系统	79
6.2.4	结束语	80
	参考文献	83

1. 引 言

植物在它们作为有机化合物的最初合成者的作用之外，已经进化成为从地球外壳的无机营养物的有选择的累积者。这种对物理环境开矿的本领只限于绿色植物和一些微生物，其它生物都直接或间接地依靠这个过程取得它们的矿质营养。植物对离子的初始累积过程时常是与光合部位在空间上隔开的，这便需要向这些部位把这样获得的无机溶质运送过去。累积过程对富含能量物质的需要则是从光合区域沿相反方向运输的有机溶质来满足的。

植物体中这些运输现象曾经在细胞水平、组织水平、以及整体水平上探讨过。分析溶质运输的推动力与能量来源这些基本问题对所有系统来说应该是一样的，但是探讨方法与所得结果却随着所用的试验材料变动很大，这正反映出在对内部和外界环境压力起反应而选择性地演化出来的溶质运输特性是有差异的。

在这本概论中推想读者对植物的结构与功能有足够的了解，熟悉主要运输过程的所在部位与作用，而现在想多追问一下所涉及的机理。在许多事例中，现在还不能给出满意的答案。由于这个系统的复杂性，植物体内溶质的运输是个我们了解得有限的领域。有些方面，例如巨大藻类细胞的离子转移，已经取得了很大进展，可以对这个过程作些说明；而另一方面，例如韧皮部内溶质的运输，其机理的基本问题还没有解决并且是争论极多的课题。

这里对韧皮部运输这个有待解决的课题比起其它重要的

题目来,给予了较多的篇幅,反映它在植物体内的重要作用以及在近代研究工作中对韧皮部功能的重新重视。在结构与功能有显著相互依赖处提供了一些结构的资料,虽然在韧皮部运输中,为解决机理所需的详尽结构资料不幸尚付阙如。

当有可能根据内部离子成分分析这些运输过程的结果时,找到了一些令人困惑的特点。表 1.1 所列数据中,可以看到不同植物材料的细胞质与韧皮部汁液所含的离子成分,特

表 1.1 海水、动物与植物材料的离子成分 (Mm^{-3})

材 料	K^+	Na^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Cl^-
海水	10	470	11	53	540
哺乳类血浆	4	140	5	2	100
哺乳类红血球	150	6	3	5	80
轮藻细胞质	125	5	—	—	36
轮藻液泡	80	28	16	17	136
洋葱细胞质(根)	100	9	10	—	30
洋葱液泡(根)	83	44	1	—	24
蓖麻韧皮部汁液	90	7	3	10	15
蓖麻木质部汁液	6	1	10	4	1

别是 K^+ 和 Na^+ 的含量,和哺乳类红血球的类似。哺乳类细胞成分是在血浆这个相当稳定的内部环境里维持的,血浆的成分和海水相似。大多数高等植物生活与生长的环境是土壤溶液,其离子成分与海水的迥然不同,因而只有通过复杂的选择机理才能达到它们的离子平衡。有了这些演变植物细胞变成了真正陆生的。下列几章中将讨论由于这种陆生环境的结果而进化出来的一些运输机理。

除去在每章的末尾所列的特殊书籍和文内引用的个别文献外,读者可参阅下列的介绍性和总括性书籍。

书 目 提 要

Gauch, H. G. (1972), "Inorganic Plant Nutrition", Dowden, Hutchinson and Ross Inc., Stroudsburg, Pa.

在植物营养方面有大量资料的书籍,引用了2600篇以上的文献。

Kramer, P. J. (1969), "Plant and Soil Water Relations", McGraw-Hill, New York.

对离子吸收研究和水分吸收研究作了有益的综合。

Meidner, H. and Sheriff, D. W. (1976), "Water and Plants", Blackie, Glasgow.

关于植物体内水分移动包括此过程的生物物理方面的一本有用的介绍性教科书。

Nobel, P. S. (1974), "Introduction to Biophysical Plant Physiology" Freeman, San Francisco.

对于离子吸收和运输的生物物理和物理化学的探讨,适于高年级同学使用。

Richardson, M. (1975), "Translocation in Plants", 2nd edition, Edward Arnold, London.

关于运输过程的一篇很简短的报告。

Sutcliffe, J. F. and Baker, D. A. (1974), "Plants and Mineral Salts", Edward Arnold, London.

关于矿质营养、离子吸收和分布的一本简短介绍性教科书。

Wardlaw, I. F. and Passioura, J. B. (eds) (1976), "Transport and Transfer Processes in Plants, Academic Press, New York; San Francisco London.

专题会议论文集,综合并评论了有关植物体内物质移动的广泛研究。

2. 细胞水平上的溶质运输

2.1 推 动 力

植物体中在膜水平上溶质运输的推动力和其它生物膜体系内的一样。可是，植物细胞中胞壁与液泡的存在给测量各种参数的技术问题带来极大困难。基本转移方程式(见下)可以用于穿过植物细胞膜的转移，可是这样探讨高等植物的细胞与组织，其应用很受限制。细胞常因太小而不能作精确的电生理测定，大多数基础研究至今都是探讨大藻类多核细胞的转移特性(见 2.2 节)。

对不带电荷的溶质来说，推动力只是化学势梯度，而对离子来说，推动力还有来自电位差(p.d.)的另一成分。如果在膜的任何一面，一种离子的浓度，或更确切地说活度，是已知的，那就可能预计出维持该膜两面平衡状态的电位差数值。这可由能斯脱(Nernst)方程式得出：

$$E_{Nj} = \frac{RT}{Z_j F} \ln \frac{C_j^{\alpha}}{C_j^{\beta}} \quad (2.1)$$

式中 E_{Nj} 是离子 j 的能斯脱电位，以毫伏计， R 为气体常数， T 为绝对温度， Z_j 为原子价(带正负号)， F 为法拉第常数， C_j^{α}/C_j^{β} 为膜内外浓度的比值。

能斯脱方程式形容当一种离子沿化学势梯度向一方向移动的趋势被沿电位梯度向相反方向移动的趋势所抵消时的平衡状态。

计算的能斯脱电位 E_{Nj} 可以和测量的跨膜电位 E_M 相比

较,借之指明一种特殊离子在膜两边是否处在被动的平衡。如果 $E_M = E_{N_j}$, 被动的平衡状态就存在,而若 $E_M \neq E_{N_j}$ 时,则必需消耗能量来维持平衡。 E_M 与 E_{N_j} 间的差异, ΔE_j , 就是所需的最低能量, ΔE_j 的正负号表示净被动推动力的方向,如果要维持平衡,这个净被动推动力必须由代谢推动的主动转移来抵制住:

	ΔE_j 值	被动推动力的方向
阳离子	+	内→外
	-	外→内
阴离子	+	外→内
	-	内→外

只有当离子在膜两边是处于通量平衡的条件下,能斯脱方程式才适用。对不平衡的条件来说,主动转移可由一种离子跨越膜的通量比值鉴定出来,这个比值可使用适当的放射性同位素追踪初始的内向通量与外向通量,以得到总和的净通量:

$$\text{净通量} (\phi_j) = \text{内向通量} (\phi_j^{\text{内}}) - \text{外向通量} (\phi_j^{\text{外}})$$

内向通量与外向通量比值间的关系可由 Ussing-Teorell 方程式得出:

$$\frac{\phi_j^{\text{外}}}{\phi_j^{\text{内}}} = \frac{C_j^{\text{外}}}{C_j^{\text{内}} \exp(Z_j F E_M / RT)}, \quad (\text{exp 为指数})。 \quad (2.2)$$

当 $\phi_j^{\text{外}} = \phi_j^{\text{内}}$ 时,上述方程式简化为能斯脱方程式(2.1)。因之当 $E_M = E_{N_j}$ 时,离子 j 不会有净被动通量出现并且无需消耗能量使离子从膜的一边转运到另一边。当方程式(2.2)不能满足时,那就是当测得的通量比值不同于预测值时,离子 j 不是被动的转移,从而表明有主动转移,或是在有些情况下离子不是和其它通量无关而转移的。这样相互依赖的通量可以用不可逆热力学表达 [11、50、76]。

主动转移的上述判据没有直接说明离子转移过膜的速率,这个过程依赖于一些因素,特别是膜对一种特殊离子的透性。这个透性数值 P_j ,可由下式得出:

$$P_j = \frac{\mu_j k_j RT}{\delta} \quad (2.3)$$

式中 μ_j 是迁移率, k_j 为水:膜间分配系数, R 和 T 同前, δ 是膜的厚度。迁移率、溶解度和膜厚度在生物系统中不能测得很准确,但是 P_j 相当容易从示踪试验测量出来。 P_j 以米·秒⁻¹ 单位表示,是一些通路的透性之和,可以靠一种离子跨过膜的进度来测定,因此要受一些环境改变的影响。

在有些植物细胞中,特别是藻类,总的离子通量主要由于 K^+ 、 Na^+ 和 Cl^- 的移动,虽然 H^+ 和 OH^- 的通量也会相当大。跨膜的总和扩散电位是由于在膜两边维持电性中和的情况下这些离子的不同迁移率的结果。只就生理上重要的几种主要离子, K^+ 、 Na^+ 和 Cl^- , 来说,

$$E_M = \frac{RT}{F} \ln \left(\frac{P_k C_k^{\text{外}} + P_{Na} C_{Na}^{\text{外}} + P_{Cl} C_{Cl}^{\text{内}}}{P_k C_k^{\text{内}} + P_{Na} C_{Na}^{\text{内}} + P_{Cl} C_{Cl}^{\text{外}}} \right) \quad (2.4)$$

这就是 Goldman 或 Hodgkin-Katz 方程式,它被广泛地用来解释膜电位差。它预测 E_M 是由被动转移的离子决定的。可是,实际上所有的生物膜中,有些涉及到的离子的主动转移也会影响 E_M , 如果主动转移在穿过膜的单程或双程途径中包括一个带电荷的离子-载体复合物的移动。这称为致电 (electrogenic) 过程,需要在上述方程式中增加一项,成为

$$E_M = E_{eq} + E_x \quad (2.5)$$

式中 E_{eq} 为扩散电位, E_x 为另外的致电机理。在大多数生物膜中 $P_k \approx P_{Cl} > P_{Na}$, 对 K^+ 和 Cl^- 来说, Goldman 方程式常给出与能斯脱方程式 (2.1) 相似的结果。测量的与计算的膜电位之间有差异并不总是表明有致电泵,还需要有另外

的证据才能无异议地确定有致电现象。致电现象的证据是：用代谢抑制剂可引起膜发生迅速的退极化现象，这类抑制剂常可把 E_M 值削减到接近于预计的 Goldman 值。当除去抑制剂时，致电泵又重新开始，并且细胞恢复到它的静息电位（图 2.1）。

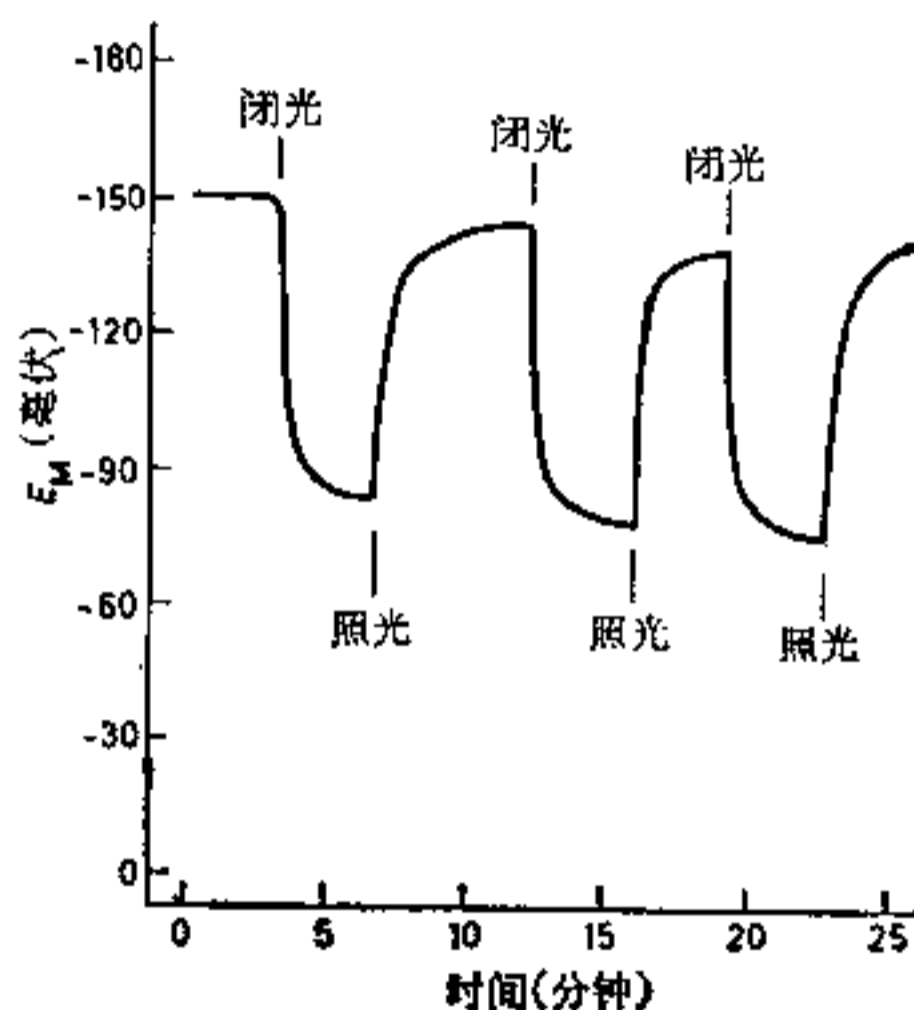


图 2.1 豌豆根表皮细胞的细胞电位的退极化-复极化循环。用 CO 抑制呼吸作用，CO 在暗中与血红素铁连接，而在光下后者与 O_2 进行正常的连接^[61]。

植物细胞膜电导度的测量能够提供关于它们的结构与组成的知识，并且也可指出离子透过膜的方式。当一种离子是处于电化学势平衡时，通量 ϕ_j 要提供一部分离子电导度 g_j ，有如

$$g_j = \frac{Z_j^2 F^2}{RT} \phi_j \quad (2.6)$$

例如， ϕ_k 为 $10 \text{ 毫微克分子} \cdot \text{米}^{-2} \cdot \text{秒}^{-1}$ ，在 20°C 下将提供 $38 \text{ 毫姆欧} \cdot \text{米}^{-2}$ 的部分电导度，它的倒数，电阻 R_k 会是

260×10^4 千欧姆·米²。从方程式(2.6)得出的通量 ϕ_i 或电阻 R_i 估计值可以和用一已知电流通过膜所得的直接电学测量结果比较。在大藻类细胞中, 40 毫姆欧·米⁻²是为质膜作的 g_k 计算值, 而测定值为 500—1,000 毫姆欧·米⁻² [62]。这个观察有两种可能的解释, 或是 K^+ 没有携带所有的电流, 或是这种离子运动不是与其它离子运动无关。考虑头一种可能性, ϕ_{Na} 、 ϕ_{Cl} 和 ϕ_{Ca} 不会提供大于少数几个附加的毫姆欧·米⁻²。然而, 可能 ϕ_H 会提供藻类细胞中的一大部分电导, 并且

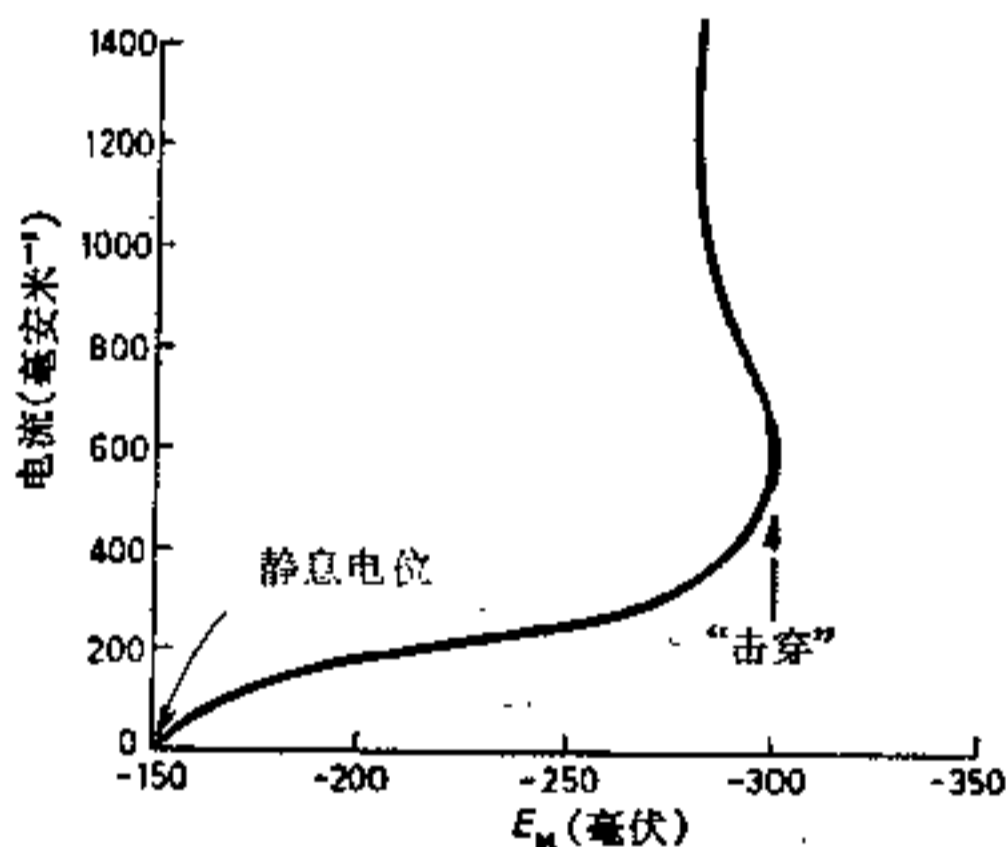


图 2.2 增加电流对膜电位差 E_M 的效应。静息电位是 -150 毫伏。当 $E_M = -300$ 毫伏时,“击穿”出现。

大概 ϕ_K 不是完全和其它通量无关的。

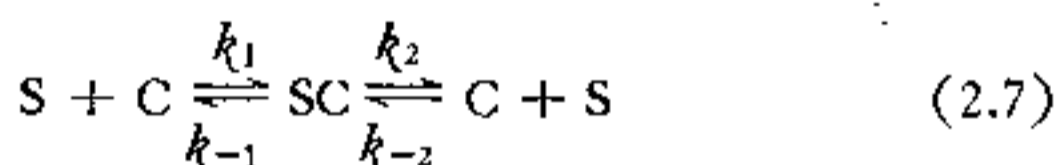
通过一个膜的电流, 将根据电流的方向, 或是把膜的静息电位退极化或是超极化(hyperpolarization)。由于“击穿”现象的出现, 超极化不能进行到超过约为 300 毫伏的 E_M 值(图 2.2)。膜的表现方式暗示着它是一个半导体, 由带相反的固定电荷的交替层组成, 其间有空缺层。当 E_M 增加时, 空缺层增加宽度直到它延伸到膜的外限, 到这种情况下就出现“击

穿”，从而观察到电流突然增高。

2.2 载体与泵

生物膜对溶质分子的透性 P_i ，已经知道是随着透过物极性的增加而降低。这主要因为极性溶质具有低的分配系数 k_i ，反映出细胞膜的高拟脂成分。许多溶质，特别是离子，因此必须以某种方式来辅助它们穿过质膜的移动，如果它们是在细胞中累积到像观察到的那种浓度（见 2 页）。那就要设想有某种形式的载体，它可溶解于膜内，与透过物结合并将之转移到膜的另一边。当这样的运动是顺着化学势或电势的梯度，这种载体过程可以看作是易化的扩散，并且载体可能是“被动的”。然而，当溶质运动是逆着电位梯度，就有“主动”过程参加，载体把溶质沿热力学上坡方向推动就要作工。

许多研究者^[77,132]曾观察到植物组织对离子的吸收所遵循的关系，看来类似于用在分析酶反应动力学的 Michaelis-Menten 方程式。假定离子 S 可逆地结合在膜内特异的载体 C 上，推想的模型是



式中 k_1 、 k_{-1} 、 k_2 、 k_{-2} 是这个反应的速率常数。假定有很小或是没有从膜内部到外部的逆流 ($k_{-2} \cong 0$)，那么在外部介质中的离子浓度 $[S]$ 下，离子吸收的速度是

$$v = \frac{[S] \times V_{\text{最大}}}{k_s + [S]} \quad (2.8)$$

式中 $V_{\text{最大}}$ 是当所有载体都饱和时吸收的最大速率， k_s 是一常数，其数值是一种特殊离子穿过一个特殊膜的特征，以浓度单

位(克分子·米⁻³)表示。

方程式(2.8)的互反式给出一个线性关系

$$\frac{1}{v} = \frac{k_s}{V_{\text{最大}}[S]} + \frac{1}{V_{\text{最大}}}$$

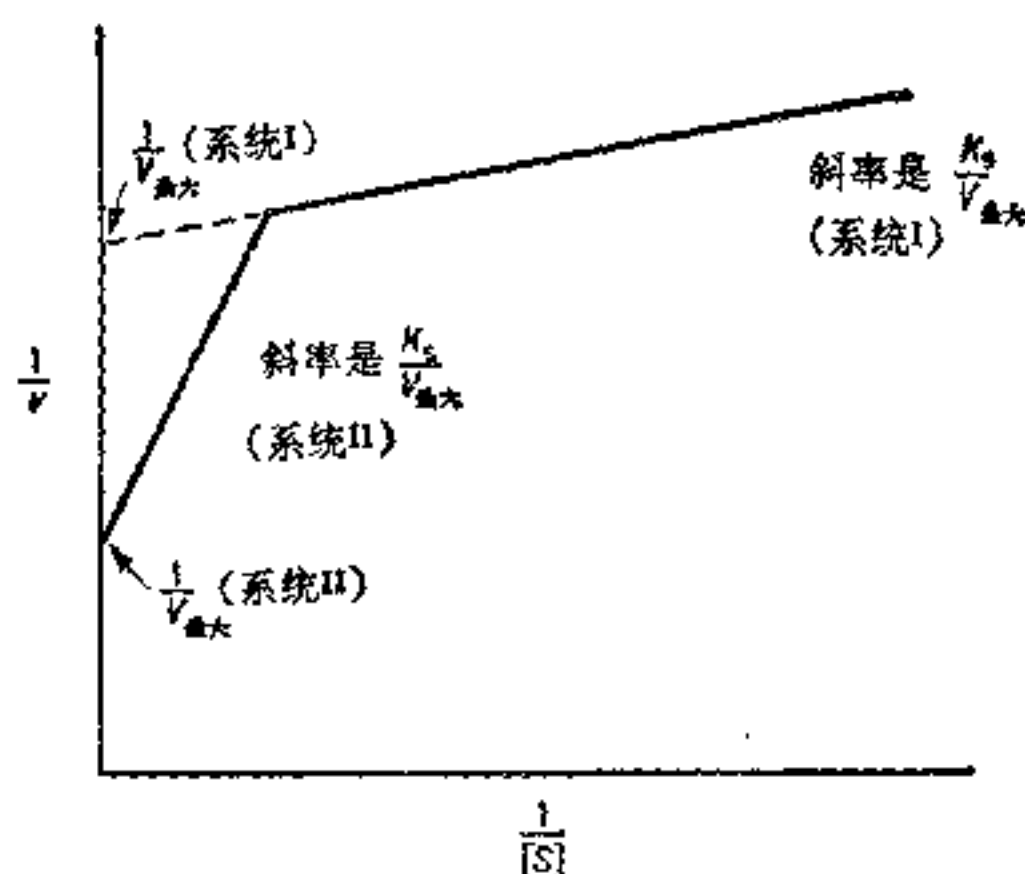


图 2.3 植物组织的离子吸收双互反曲线,常有两条线,从中可得出不同的 k_s 和 $V_{\text{最大}}$ 数值。

当用 $1/v$ 对 $1/[S]$ 作图时,可得到一条直线,在纵座标上有一截点 $1/V_{\text{最大}}$,斜率为 $k_s/V_{\text{最大}}$ 。这样就能计算出 $V_{\text{最大}}$ 和 k_s 值,并且可以表达一种载体对一种离子的亲和力。当将上述关系作图时,植物组织对离子的吸收常给出两个或者更多的直线,从中可以得出不同的 k_s 和 $V_{\text{最大}}$ 数值(图 2.3)。这曾解释作为膜内有几个各别载体的证据,每个载体对一种特殊离子有不同的亲和力^[35]。对一种特殊离子来说,常假定有两种这样的载体;一种载体在低浓度下(<0.5 克分子·米⁻³)起作用,有低 k_s 值,因而有高亲和性,称为系统 I,另一种在高浓度下(>0.5 克分子·米⁻³)起作用,有较高的 k_s 值和较低的亲和性,称为系统 II。系统 II 的吸收等温线常不规则,并且可以

进一步细分^[89]

这两个吸收系统的所在部位曾引起热烈的争论，有些研究者建议系统 I 是在质膜上，系统 II 是在液泡膜上，它们因而是串联排列的^[73]。其他人则主张两种机理都位于质膜上，是并联排列^[35](图 2.4)。

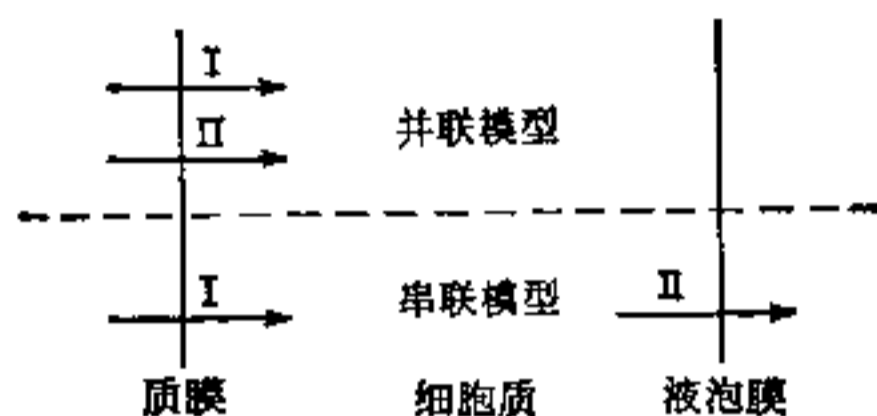


图 2.4

为了解释这个双等温线，曾有其它模型提出，这些模型不引用两个或更多的载体所在部位的概念。可能仅涉及一种吸收，双等温线反映的或是膜中空间异构的改变^[89]，膜的行为有如一个半导体^[117]，或是 E_M 的直接贡献^[45]。曾考虑到在质膜的内陷上有选择地结合离子，双等温线解释为离子被运送到细胞质不同的分室中去^[10]。

有些研究者对应用 Michaelis-Menten 动力学于植物组织的离子吸收上有没有用处提出疑问^[132]。离子吸收等温线是主动过程的结果，并不总是遵循 Michaelis-Menten 的形式论和被动的离子运动，特别是如有载体参与，有时可表现出饱和动力学。因此在探讨从这种“载体”型的分析所得的结果时需要谨慎从事。

上述的载体模型在概念上和曾建议用在巨型藻与其它植物细胞内维持离子成分的“泵”大不相同。主要的差别是：在载体模型中所有进出细胞的运动都看作是有载体参与的，而“泵”则是用来对抗沿相反方向的被动离子移动或是渗漏。简

单地说，载体模型没有像“泵”模型那样考虑到离子容易穿越细胞膜交换。

测量内部与外界离子浓度以及膜电位，可以鉴别与定位有些巨型藻类多核细胞的质膜与液泡膜上的“泵”。在淡水藻，如轮藻 (*Nitella*) 和水网藻 (*Hydrodictyon*) 中，主动的 Na^+ 外向通量 ($\phi_{\text{Na}^+}^{\text{out}}$)、 K^+ 内向通量 ($\phi_{\text{K}^+}^{\text{in}}$) 与 Cl^- 内向通量 ($\phi_{\text{Cl}^-}^{\text{in}}$) 曾用能斯脱方程式 (2.1) 与 Ussing-Teorel 方程式 (2.2) 主动转移的判据加以鉴定^[30,104]。由于这些位于质膜上的泵的作用，细胞质中的 K^+/Na^+ 比值便远比这些植物细胞外部介质中的比值高得很多。

2.3 主动运输的能量来源

主动运输所需的能量可以靠 ATP 水解或是与某些氧化还原反应有联系的电子流来提供。因而在绿色植物中这个能量可由呼吸作用或光合作用或是二者供给。在这些过程中电子被喂入一个氧化还原电位逐降的电子传递系统而传递下去，结果使得电子的自由能下降。沿着这个传递系统的一些点上，能量靠 ADP 磷酸化为 ATP 而保存下来，即叶绿体的光合磷酸化过程和线粒体内的氧化磷酸化过程。

电子传递和磷酸化作用之间的偶联形式曾是有相当争论的课题。原来认为能量传递是通过一系列高能化学中间产物而达到的，所谓化学偶联假说。这个概念曾受到挑战并被化学渗透假说所超越，后一假说提出在线粒体和叶绿体内部膜内的电子载体有一种矢量的排列，使它们对电子流起反应而产生质子梯度。来自这种质子梯度的能量，称为质子动力，可能与磷酸化作用偶联或是为累积离子提供电位梯度。