

植物生理 生化进展

第 二 期



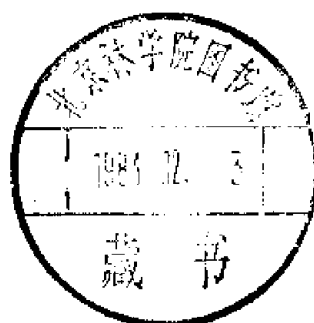
北京植物生理学会 主编

科学出版社

植物生理生化进展

第 二 期

北京植物生理学会 编辑



293874

科 学 出 版 社

1 9 8 3

内 容 简 介

本集分为三部分。第一部分收集了八篇综述文章：1. 高等植物生长发育中细胞间的连络与交通；2. 叶片的衰老及其调节控制；3. 光合作用中的放氧过程；4. 用胰蛋白酶作为探针探讨光合膜蛋白在能量保持中的作用；5. 叶绿体膜的动态结构性质；6. 低温诱导植物开花的机理；7. 植物水分亏缺和半干旱地区农业生产中的植物水分问题；8. 植物抗旱的生理机理。第二部分为书评：评介《植物生理知识》和《作物栽培的生理基础》两本书。第三部分是有关怀念罗宗洛教授的文章，共十篇。

本书可供农业、植物生理科研工作者及大专院校有关师生参考。

植物生理生化进展

第 二 期

北京植物生理学会 编辑

*

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

*

1983年6月 第 一 版 开本：787×1092 1/16

1983年8月第一次印刷 印张：10

印数：0001—5,630 字数：237,000

统一书号：13031·2278

本社书号：3118·13-10

定价：1.60元

目 录

高等植物生长发育中细胞间的联络与交通	姜成后 张伟成 (1)
叶片的衰老及其调节控制	陆定志 (20)
光合作用中的放氧过程	梅镇安 (53)
用胰蛋白酶作为探针探讨光合膜蛋白在能量保持中的作用	周佩珍 (67)
叶绿体膜的动态结构性质	姜世庆 张其德 赵福洪 匡廷云 (74)
低温诱导植物开花的机理	谭克辉 (90)
植物水分亏缺和半干旱地区农业生产中的植物水分问题	山 仑 (108)
植物抗旱的生理机理	王韶唐 (120)
评介《植物生理知识》和《作物栽培的生理基础》两本书	黄宗甄 (134)
怀念洛师	倪晋山 (140)
怀念罗老	罗士韦 (142)
悼念洛师	汤玉玮 (143)
回忆罗宗洛教授	何天相 (144)
追忆罗宗洛老师	柳大绰 (145)
怀念宗洛师	施教耐 (146)
春风化雨念罗老	夏镇澳 (148)
沉痛悼念洛师	丁 静 (152)
一个未了的心愿	余叔文 (153)
牢记罗师教导为实现科学现代化而献身	顾瑞琦 (154)

高等植物生长发育中细胞间的连络与交通

娄成后 张伟成

(北京农业大学, 中国科学院上海植物生理研究所)

“从普通生理学来考虑, 相关性协调的建立与维持, 可以简单地归结为刺激的传递, 其中生活物质的连续性显得那样重要, 以致人们必须作出这样的建议来, 那怕是它至今未被发现。不但如此, 很可能这种连络还要用在物质运输上, 甚至在特殊情况下, 主要或完全是为了这个目的。”

——Pfeffer, W. (1897) 论胞间连络

“个体发育中正常营养、代谢、生长、发育的平稳进程迷惑人地掩盖住那样多的个别步骤中难于办到的复杂性。这些安排与协调得那样精确的步骤, 都由遗传刻印在细胞上。但是当外来变数与刺激改变了这个进程以及产生了可预期的、定向而明显的反应时, 我们知识中常有的空白就是关于刺激在感受与反应中实现的方式。遗传学者不知道基因怎样安排发育或是基因怎样被‘打开与关闭’。生理学者则要了解刺激与反应的多种机理。”

——Steward, F.C (1972)

一、引言

生活在我们周围的各种植物, 形态多样, 姿态万千, 在不断改变的外界条件下, 时而绿色丛丛, 时而结实累累。植物界的所有这些千变万化, 追究起来, 正如大家所知, 是从一个细胞(受精卵、甚至一个薄壁细胞)分生、分化与分工而演变出来的。这种演变是按照该植物细胞内所特具的遗传信息, 并且时常需要在特殊的环境条件的启发下, 才能循序实现的。对于单细胞的绿藻来说, 一个细胞就可以完成所有的生命活动。然而高等植物的结构, 是由无数细胞共同组成的, 一个细胞在复杂的结构中, 由于细致的分工, 必然要失去它的独立性。高等植物的多种生命活动固然要靠个别细胞的参与, 而更经常的是要在许多个和许多样细胞的相互作用与相互支援下来完成的。由此可见, 细胞之间必须有密切的联系和多种多样的交通, 才能维持整体中各部分功能的协调与合作, 才能按照它预定的遗传模式在生长发育中体现它的形态变化。这就是为什么一些著名的植物学者如 Pfeffer, Strasburger, De Vries, Haberlandt 等人, 在现代各植物学科才发展的初期就特别重视与关注细胞间连络与交通这一问题。

植物细胞的结构特征就是它的原生质被禁闭在坚固的胞壁内。高等植物体内, 胞壁与胞壁间有紧密的粘连, 形成一个由胞壁间格组成的连续体系, 统称为质外体 (apoplast), 从而使植物器官具有固定的模式, 形态一旦定型就不容许有多大改变。但是植物细胞的胞壁结构却并不那末严密地封锁自己而没有回旋余地。如果相邻原生质被纤维素组成的生理活性很低的胞壁相隔离而没有其他的通道联系, 则细胞间的交通势必非常困难。例如 K^+ 的胞间转移就要通过两层这样的惰性胞壁和两层选择性强的质膜。这种“各自为政”地

把 K^+ 吸收进来再分泌出去的转移方式，在物质与能量上都是很不经济的。而过去的矿质吸收理论，却就是这样设计的。另外，如果胞壁间的粘连是紧密得缺乏空隙，那么植物体内水液的流过和气体的通行也将非常困难，实际的情况却都不是这样。

质外体中的空隙与管道，首先是在胞壁连接成的质外体系中，球形或圆柱形细胞的相接处并不连接得紧密无间，必然留出一些空隙。这种细胞间隙时常占到根、茎、叶的总容积 30% 以上，并且在体内曲折转辗地串连在一起，形成连续的通气孔道。如一些沼泽植物的根、茎的一定区域中，细胞退化、消失而形成更大的通气腔道。为了水流的通过，质外体中有些特化组织，内腔变大，侧壁加固而端壁与原生质消失，形成一个牢固的管道即所谓导管。

胞壁中的连丝交通——胞间连丝 (plasmodesma)。早在上世纪末已经在高等植物的细胞壁中发现有原生质纤丝的穿过，把相邻细胞的原生质串连在一起。随后更确证了这种原生质连络的广泛存在，从而整个植物的原生质可以看作是个与质外体相互交错的共质体 (symplast)。显然，这个细胞间的交通路线，解决了上述 K^+ 在胞间转移的困境。在一个水生藻类单行列的丝体中，一个细胞生产或吸收的物质向邻近的细胞转移〔如固氮蓝藻营养物质由光合体细胞向固氮异形胞 (heterocyte) 的转移〕，如只能经过胞壁而没有连丝的沟通，大部分的物质会散失到周围的水中。

因此高等植物中形式上的固步自封（即每个原生质体为坚固的细胞壁所闭锁）与功能上协调配合之间的矛盾，由于质外体、共质体两大纵横交错交通体系的存在而得到了统一。不论是由外界摄入养分的分配、运转，还是细胞内固有内含物的再分配与再利用，都是与这两条交通体系密切相联系的。

二、胞间连丝的结构与变型

胞间连丝，经电子显微镜的检查证实，内部具有复杂结构，它连接两相邻细胞的原生质而使之相互沟通。现在对这名称适用的范围有两种不同的看法。有些人主张它只适用于口径在 30—50nm 上下的纤丝，大到 0.1 μ m 以上的就应该另用别称，例如花粉母细胞间的原生质连络则称为细胞融合通道 (cyto-mictic channel)。在我们的工作中经常观察到胞间连丝在不同组织或同一组织的不同时期中连丝口径变化幅度很大，同意另一些人（如 Juniper）的意见，认为无需用口径大小来限制它的应用。我们认为，广义的胞间连丝定义用来更为恰当。

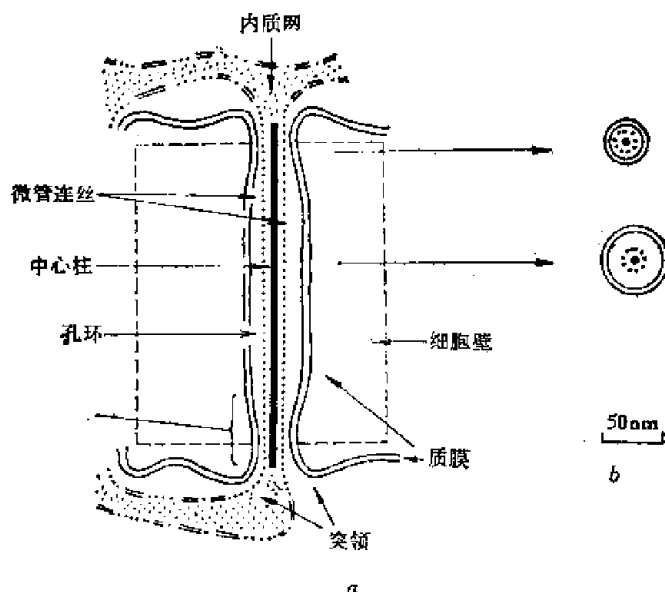
（一）连丝的超微结构

胞间连丝从发现以来陆续不断有人探讨它在植物界存在的普遍性、它的出现频率、分布与内部结构等等。由于观察与试验技术的限制，一度把其存在当作细胞分裂中留下的残余，对它的功能也一直没有确定的认识。近些年来在电子显微镜技术日益发展与广泛应用下，并进一步对它的细微结构作了较周密的观察。现在已经很少再怀疑，它在植物界的广泛存在并认为它在组织中出现频率、形状、分布、孔道大小与内部结构是和该组织的分化

取向、区域以及它在不同时期所执行的功能相适应的。已有不少报道谈到胞间连丝内部的各种细微结构,并对它们在调节与控制物质交换上的作用进行了积极的探讨与各种的推测。

1. 模式结构

下图所示乃综合目前对胞间连丝电镜观察结果而拟制的一般结构状况。相邻两原生质体之间借质膜通经连丝孔道而连接,质膜构成连丝的外壁,内质网贯穿其中并紧束在孔道中组成为连丝微管。质膜与微管间为细胞质所充塞,称之为孔环(annulus)而在连丝两端胞壁及质膜常收缩成颈状(neck)。根据对胞间连丝纵切与横断面的电镜摄片作出的上述模型,不同作者各有不同程度的修正,并随不同植物或组织的不同发育状态而有变化。



a. 纵切面 b. 横断面(中段)

图1.1 胞间连丝的模式结构

2. 连丝的大小、密度与分布状况

大多情况下生活细胞间普遍存在着纤细的原生质连络,但它们在胞壁上的分布一般是不均匀的,切向壁上的连丝密度要高于径向壁;端壁上的密度高于侧壁上的;在同一胞壁段落上连丝更大量汇集于纹孔处。根据晚近电子显微镜的精确测定,连丝直径一般在30—60nm之间,而其分布密度则变动幅度较大,随组织、发育状态及胞壁所处地位而明显变化,低者不到 $1/\mu\text{m}^2$,高者可达 $10/\mu\text{m}^2$ 左右,如单按纹孔区计则其密度要显著地更高,下表列出的一些测定结果,可反映这方面的一般概况。

表1.1 胞间连丝直径及分布密度

材 料	细 胞 类 型	直径(nm)	密度(连丝数/ μm^2)
番茄(<i>Lycopersicon esculentum</i>) 笋瓜(<i>Cucurbita maxima</i>)	花粉母细胞	25.3 175(胞质通道)	
水杉(<i>Metasequoia glyptostroboides</i>)	初皮部薄壁细胞筛纹分子	50—60 50—500	30—40(纹孔区) 7(筛孔区)
玉米(<i>Zea mays</i>)	根冠细胞胞壁横断面 分生细胞 周缘细胞 根冠细胞 分生细胞胞壁 {横断面 纵断面 周缘细胞胞壁 {横断面 纵断面	25	4.5 0.81 14.87 5.30 5.13 0.45
燕麦(<i>Avena sativa</i>)	长成下胚轴皮层细胞	60—100	3.6
款冬(<i>Tussilago farfara</i>)	小叶脉的伴胞与筛管之间的胞壁 伴胞一侧 筛管一侧	43 62	6 2

对有些植物胞间连丝内部结构的分部测定,更进一步对其个别结构成分的形态特征提供了更细致的资料(见表1.2)。

表1.2 胞间连丝及其结构成分的大小 (nm)

	质膜外径	质膜内径	微管外径	微管内径	中心柱直径
满江红(<i>Azolla</i>) (幼根皮层细胞)	35	25	16	7	3
大麦(<i>Hordeum</i>) (幼根内皮层细胞)	46	33	20	9	3
大麦(<i>Hordeum</i>) (老根内皮层细胞)	60	44	20	10	4
苘麻(<i>Abutilon</i>) (腺毛)	44	29	16	10	3

3. 胞间连丝的起源与发育

(1) 细胞分裂后期胞间连丝的形成 细胞分裂达胞质分裂与细胞板形成时,胞间连丝亦随之开始发育与形成。由高尔基体或内质网所提供的囊泡在细胞板位置上融合与淀积从而逐步形成初生胞壁,此时两相邻原生质团之间仍有内质网细丝经细胞板而贯穿。纤维的存在阻止了囊泡在此处的融合,从而保留了两相邻细胞间的共质体连系。处在细胞板内的内质网由于间接或直接受膜紧束时所产生的力的影响而转变成为连丝微管。随着细胞板的形成囊泡的外膜相互融合形成质膜成为胞间连丝的外围界限。在此情况下,质膜与内质网膜为何不进而再行融合,这可能与两种膜的成分各异有关。当然上述连丝形成过程的阐述还是有不少推断与假设之处的,可以继续探讨与争议。

(2) 长成胞壁上胞间连丝的再次形成 有两个很好的实例可用来说明已有胞壁上连丝新形成的现象。一是褐藻(*Laminaria groenlandica*)筛板上连丝孔道的形成,另一个是植物根系为线虫诱导而出现的巨细胞间胞间连丝的逐步增长。当褐藻筛管分子发育时,端壁附近的质膜在某几处与壁紧密相连接,相接处的胞壁染色变浅。平行的内质网小泡与质膜相接着,筛孔随之即形成,此种孔道的直径与高等植物的胞间连丝相类似,被认

为是酶消化所造成，而质膜与内质网则参与着此事变过程 (Schmitz et al., 1974)，最终筛板上孔的分布密度可达 $42/\mu\text{m}^2$ ，以一个筛板计总数高达 40,000，占筛板总面积 12% 之多。另一个例子是根线虫诱导寄主植物巨型细胞的形成。在巨细胞形成的初期，其胞壁各处均有纹孔存在，而后巨细胞与正常细胞之间的孔道迅即消失，但巨细胞之间的纹孔却不仅急剧扩展，且贯穿其中的原生质连丝显著增长，从线虫诱导初期一直到后期(一个月)胞壁上连丝数的增长达 10.4 倍 (从 14,175 增到 147,000)。无疑地这么多的连丝均是在已有胞壁上重新形成的。图 1.2 列出的有关胞间连丝次生形成的假设是对胞壁上连丝重新形成过程的一个形象化的概括，图 1.2 A、B 之间的差别在于，在 A 下要求胞壁两侧缺口处的起始位置与半根连丝的排列有适当的协同配合，而 B 下则主要涉及到膜的识别与融合问题。

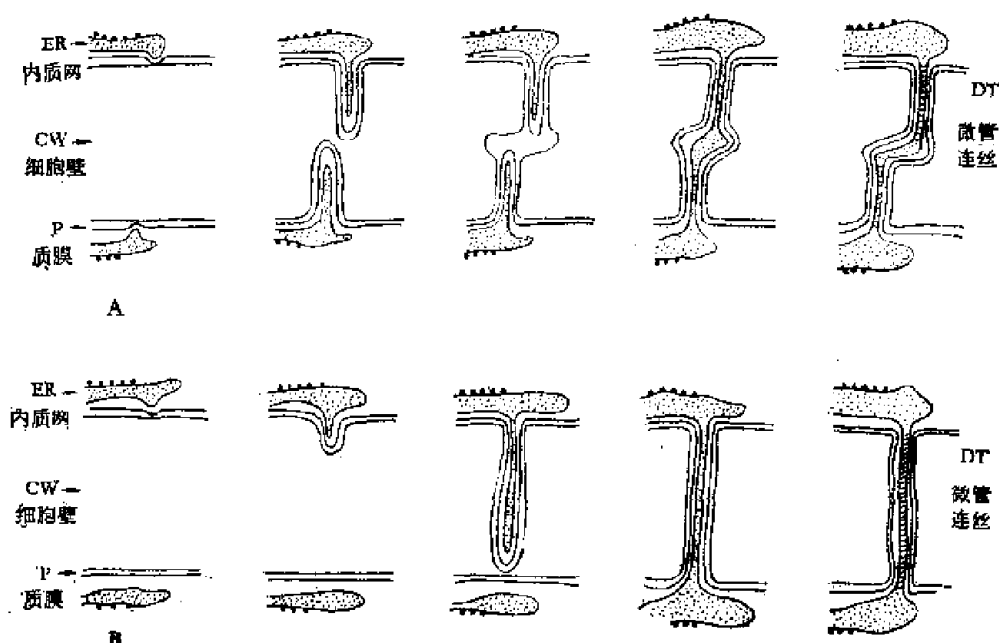


图1.2 胞壁上胞间连丝重新形成的两种模式

(二) 胞间连丝的变型

不同组织中胞间连丝与胞壁互为消长，在长成功能期的组织中连丝的永久性扩大与封闭分别是由连丝周围胞壁的消蚀与填充来达到的。然而，连丝对物质的通过随时会发生变化，单靠一些构型简单和固定的通道的沟通是远远不够的，必然要有些生理或结构上的改变来与之相适应。

1. 外界创伤下胞间连丝的堵塞反应

在植物的茎、叶突然受到伤害或病原体侵犯时，附近细胞的连丝或是筛管的筛孔周围会出现胼胝质 (callose) 并在孔道附近淀积。另外，当切开茎干，韧皮部的膨压突然下降，内部汁液通过筛孔向伤口冲动时，会把粘液体 (slime body) 拥到孔道中，造成堵塞。这两种封闭若进行得快，会阻止伤流液 (phloem exudate) 的大量溢出，免除了植物

蒙受营养汁液的损失。只有在少数植物（如棕榈，丝兰，蓖麻等）中，特别是在花穗形成后，这种堵塞反应变得迟钝，汁液粘度降低，以致可从这些植物的茎干的新切口采取到足够的伤流液来作一般分析，甚至供生产利用。

胼胝质的主要成分是由葡萄糖为单体而聚合的葡聚糖 $[\beta(1-3)\text{glucan}]$ 。它非常容易出现在胞间连丝或筛孔孔道的附近，在伤害等的刺激或不利的温度下尤其容易形成，速度可以分秒计。可是随后还会分解。虽然它堆积在通道口的周围，究竟对孔道中各种物质的交换有多大障碍还不清楚。

筛管中的粘液体则不属高聚糖，它具有蛋白的反应，称作P-蛋白（韧皮部蛋白的简称）。P-蛋白具有ATP酶的活性。它对筛孔的堵塞时常是受伤后汁液冲动所造成，一经出现就难于复原。在正常的筛孔中有无丝状P-蛋白的穿过？如有，则它会不会仅是固定切片中操作所引起的P-蛋白堵塞的假象？P-蛋白在正常筛孔中原来存在有多少等？这都涉及到韧皮部运输中筛管液流经筛孔时所遇阻力的大小。筛管源库两端的膨压差勉强可以应付空洞筛孔对液流所给的阻力，但筛孔若有P-蛋白的纤丝那就要另外借助其他动力（可能来自P-蛋白本身）来克服这种障碍。50年代以来，历经不少研究人员的努力和细致的电镜观察，但结果很不一致，既发现有被P-蛋白所充实的筛孔，也有其内部是空洞无物的报道，至今尚在争论。

2. 胞间连丝对物质交换的生理调节

胞间连丝的堵塞反应是在受到伤害后应急而出现的，在正常生活组织中，胞间连丝调节物质交换的功能也非常重要。组织分化中幼嫩尖端部位产生的诱导因素有的只沿端壁上纵向的胞间连丝下运，似乎不在侧壁的连丝中转移。固然侧壁的连丝为数较少，这仅是数量上的差异。除非是连丝内部结构有调节物质交换的作用，没有其他原因阻止该因素不向侧邻细胞转移。另外，健壮的生活细胞中，原生质即使有环流，也只限在本细胞范围内，一般不会通过连丝向邻接的细胞转移。然而，有些组织在活跃生长或急剧衰退期时，胞间连丝却开放到原生质及其结构成员可以在其间移动的程度，连丝内部已不复保持固有的结构。韧皮部筛孔分化亦与之相类似，端壁的胞间连丝扩大为筛孔，固有结构不复存在，为物质的快速、远距离运输提供了通道。

胞间连丝对相邻细胞间关系的调节，看来与连丝本身的结构和结构的变型有关。有的组织中连丝四处分叉（anastomosis），它们汇合在胞壁中间形成突起，内有瘤状体（nodule）；有的为单一的通道，连丝的中间有更细的微管套在环孔（annulus）里面，形成两条同心的（concentric）途径。有人揣测瘤状体与连丝微管各自对物质的通过具有调节作用。前面曾提到过的连丝两端的颈的口径，有人认为有括约肌式（sphincter）的缩小与扩大，从而可调节孔环中物质的出入。

3. 外连丝

除了植株内部胞壁中存在有胞间连丝外，还在表皮细胞的外壁中发现有外壁胞质连丝（ectodesma），其结构与连丝相似，但只通到胞壁表面，有时在胞壁外侧连丝的末端扩大成囊。后者通常出现在感触性的卷须（如黄瓜）的下表皮。当卷须与支架物接触时，小囊

对轻微的压力特别敏感，因而是触压刺激的感受器，可以在感受刺激后发出信号通过胞间连丝传递，促使卷须下部弯向支柱。

据 Lambertz 的观察，叶片表皮细胞伸延到外壁中的外连丝，表现出昼夜周期性的伸缩：白昼伸向外壁，夜晚又向质膜缩回。曾有过这种考虑：外连丝是病毒或病菌感染的通道。初步的电镜观察显示衰退组织中薄壁细胞的原生质组成分或其降解产物有可能是通过外连丝侵入细胞间隙的。

4. 胞间连丝的分化

按照胞间连丝的分化程度可以把各类组织给区别开来

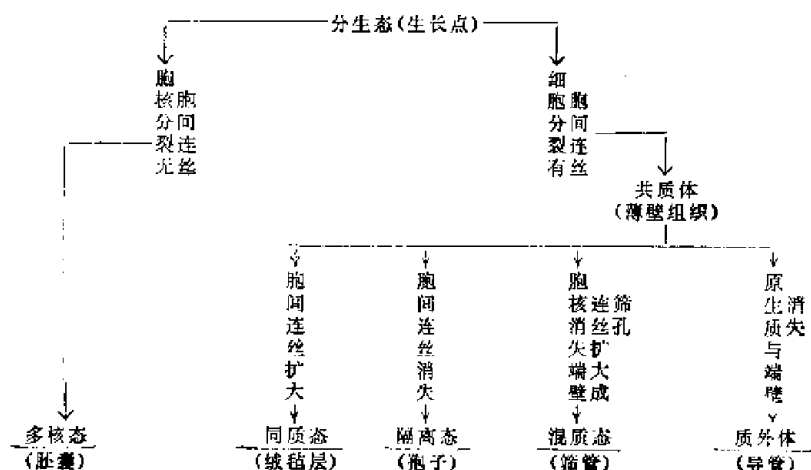


图1.3 植物胞间连丝在各类细胞中的分化

从图 1.3 内容可以看出，各种组织是胞间连丝与胞壁互为消长以及原生质是否存留、解体或消失而形成的。胞壁与连丝是相互交错的胞间连络，一个增强，另一个就减弱。胞间连络结构的变化是该组织在一定时期执行的功能来决定的。

例如，Heslop-Harrison 在花粉发育的过程中，系统地观察了在发育的不同阶段性细胞和其周围的滋养组织（nurse tissue）中胞间连络的堵塞（隔离态）、连通（共质态）与扩大（同质态或合胞态，syncytium）以及与之相伴随的胞壁消长等这些变化，并用以说明，花粉发育中早期母细胞急剧生长对加强物质供应的需要、细胞分裂时为同步化而对加速信号传递的需要，是通过连络通道的加宽而实现的，而后期花粉形成时需要的生理隔离，则是孔道完全封闭的结果。

三、胞间连丝与物质的细胞间转移

（一）胞间连丝的电偶联

1. 植物细胞被高电阻、半绝缘的外膜所包围

植物细胞的原生质膜是亲脂性的，对极性高而亲水性高的离子透性很小，有些离子

(如 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 等) 是通过膜上蛋白质载体或其它机理有选择地加以吸收或释放的。一般说, 一个植物细胞原生质中离子的选择吸收与累积的总量可以高到相当于 $0.1M$ KCl , 也就是说, 细胞内部的比电阻 ($R_i = 10^3 \Omega \cdot cm$) 要比外部胞壁含盐的或是土壤的水溶液的比电阻 ($R_o = 10^5 \Omega \cdot cm$) 要低十倍上下。因之整个植物细胞可以看作是内部导电性较好, 但被一层电阻高的半绝缘膜给包围住并把它和外部水溶液给隔离开。如果把许多单个的小绿藻细胞悬浮在水中, 水中放两个电极通过电流, 这些细胞就好像是同样大小的绝缘玻璃球一样, 电流受到膜的阻隔, 不可能穿过细胞, 几乎完全从细胞的外围绕过。

2. 电流通过细长细胞或组织时出现的极外铺张

然而, 若是把这两个电极放在细面长的轮藻大细胞的两端, 由于细胞膜还不是完全绝缘的, 如果膜有足够大的面积让电流出入的话, 多少可以让电流透过一些, 当电极与外膜接着时由于受到这层高电阻外膜的阻碍, 电流不能顺利地通过, 于是电流便在电极周围铺张开来。由于这种极外铺张现象, 电流透过膜的面积得以扩大, 一部分电流便有机会进入与通过细胞内部 (见图 1.4)。这正象把水管接到有油沙层的水面上, 由于水流被油沙层挡住不能迳直地流入水里, 流水就在油沙层上摊开 (见图 1.5)。可是油沙层究竟还多少可以让水透过一些。摊开的水层面积越大, 它透过油沙层的机会就越多。反过来说, 如果油沙层比较容易透水, 摊开的水层面积就小些。由此可见, 电流在极外铺张的程度和膜的透性有密切关系, 当然也要受细胞内部电阻与外部电阻的影响。它们之间的定量关系不在这里介绍, 可见专门论著。简略地说, 电流在极外铺张的程度越大表示膜的绝缘度越大。然而,

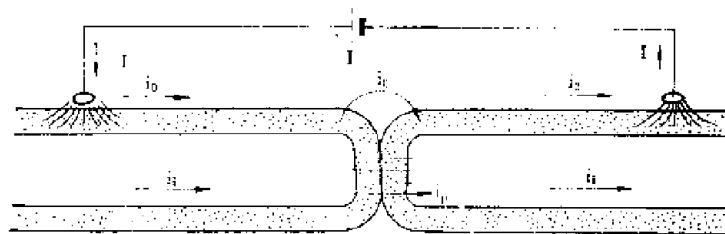


图1.4 具有胞间连丝的两个柱状细胞的电流分布与极外铺张现象

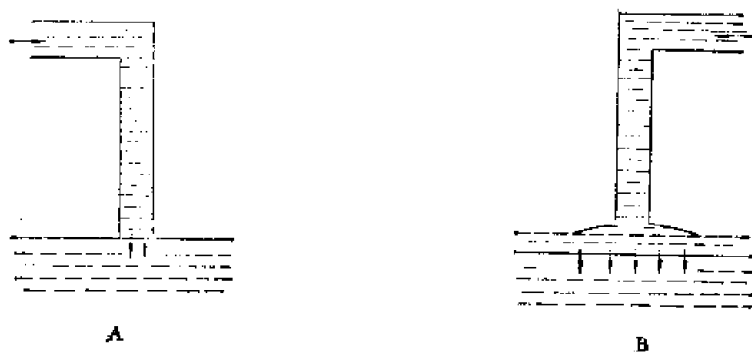


图1.5 水流在不易透过的油沙层上摊开成片

A、管中的水可以迳直地流进水面; B、水流先在油沙层上摊开成片, 再透过该层进入水面。注意: 沙层越不易透水, 摊开程度就越大。

在植物组织测得的有限极外铺张度也表示部分电流可透过膜在细胞或组织内部通过。对结构均匀与对称的细胞或组织来说,极外铺张的程度可以用长度(表征长度, λ)来表示。一般植物中,这个长度的估计值在 3mm 左右,对轮藻说,这只占细胞全长的一小部分。

3. 植物组织内部的电流通过有赖于胞间连丝

高等植物一般的薄壁组织中,几毫米的距离要包括几十个柱状细胞。如果这些细胞彼此完全被两层质膜与胞壁隔开,那么电流几乎不能在组织内部通过。实际上,植物细胞间有原生质的连络(胞间连丝),电流可以通过连丝直接从一个细胞的原生质进入另一个,无须经过两层膜与壁的重重障碍。根据这个分析,我们无论在组织的两端表面上放置电极或是向组织中一个细胞内部插入微型电极,再从中通过电流,从电流的分布情况就可以判断胞间连丝是否可以让电流容易地通过。这样的电流分布试验证明:高等植物生活组织中的原生质是由胞间连丝将之串连在一起的,进入细胞内的电流可以从一个细胞原生质经过胞间连丝进入邻接的原生质。这就是细胞间的电偶联现象(electric coupling)。胞间连丝虽然很纤细,在质膜一端所占面积小于 10%,但是靠它却足以把组织内部的电路接通。它可以把细胞间两层质膜与胞壁的电阻降低到万分之一左右,植物组织中的电偶联可以帮助说明胞间连丝是组织内离子转移的有效通道,又是电波传递的途径。这两方面都也曾得到 Arisz、Lüttge、Sibaoka(柴冈)、Spanswick^[19] 等人分别加以证明。最近的试验是用带有放射性的离子来追踪的。

4. 动物细胞间电偶联与缝隙连络

1962 年 Loewenstein 等人把微型电极插入一个动物细胞内,在测量该细胞原生质膜的电阻时,出乎意料地发现,电流的一部分分布到邻近的细胞,这和植物组织中电流靠胞间连丝来通过内部一样,必须推断动物细胞间有电偶联的连络存在,才能理解上述现象。果然,利用电子显微镜检查时,找到了动物细胞间有缝隙连络(gap junction)。这个连络是个只有几个毫微米(nm)口径的细小通道,内部为亲水性的。当两个动物细胞接触时,这个连络可以在两个质膜间以分钟计的短时间内迅速建成,但也可在不利条件下,又行断绝。看来它不象植物的胞间连丝那样牢固与长久,结构上也不如连丝那样复杂。放射性追踪物的试验证明,缝隙连络可以让一些小分子溶质和分子量 10^3 道耳顿(Dalton)的核苷酸通过。但是否也允许核酸等高分子转移,尚有争论。这种连络出现在有些神经纤维的胞间连接上,有利于快速的电波传递。还出现在心脏的肌肉细胞间,有利于它的同步收缩。动物界细胞间连络与交通的探讨近来进行得很活跃,这种现象与多种生理活动的联系也受到注意。

(二) 胞间连丝作为水和矿质的运转通道

水和溶质的细胞间转移可以通过两条途径来实现。一是经胞间空隙而进行的质膜内外的交换;另一条是经原生质连丝在细胞间迁移。这两条途径各自的贡献究竟如何?一般情况下是较难区辨的。为此有必要找到一个合适的材料,可以阻断前一条途径从而为深入探讨后一条途径提供方便与保证。禾谷类植物根部内皮层是这方面的一个好材料。内皮层胞壁

上木栓质的淀积所形成的不透水的凯氏带，阻断了皮层与中央木质部之间通过质外体进行的物质交换，内皮层胞壁上的胞间连丝当时就成为水和溶质由外向内输入的重要通道。下面列出的模式图（图1.6）可概括地显示这一过程的全貌；生理学家常把胞间连丝描述成如图1.6A那样的畅开通道，而事实上连丝中存在有连丝微管并与两端内质网相连接的；图1.6B所示的共质体分隔现象更适于阐明物质经胞间连丝转移的多种复杂情况。

胞间连丝作为矿质运转通道还可以从细胞化学的定位研究中得到证实。Van Steveninck 曾用离子定位术和X-射线能谱分析法研究了 Cl^- 经胞间连丝运转的情况。电镜观察结果表明，连丝中有 Cl^- 的存在，并随着植物培养液中 NaCl 的加入，而 Cl^- 在其中的含量出现明显增长。

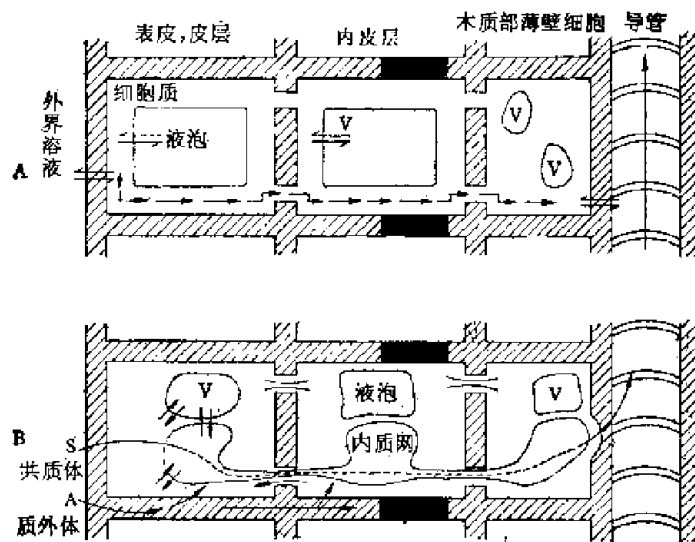


图1.6 水液共质体运输的模式

（三）胞间连丝与光合产物的胞间转移

C_4 植物光合过程的分区配合特征，为光合产物共质体运输的研究提供了一个极好的条件。叶肉细胞与维管束鞘细胞之间在 CO_2 固定、关键的酶反应等方面的严格分界，使得一些光合产物在细胞间的交换显得特别重要。下列模式图（图1.7）是以丰富的实验证据作

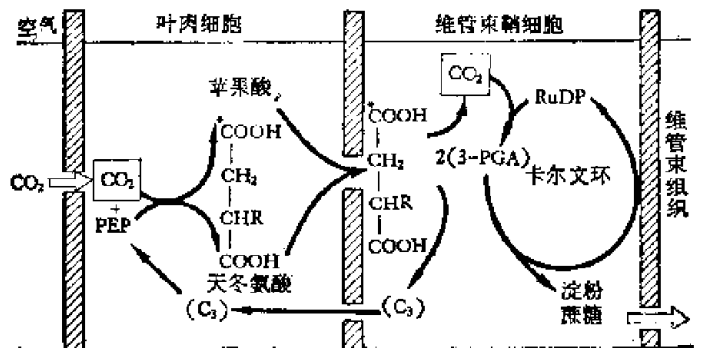


图1.7 C_4 植物光合中间产物的共质体运输

基础的，它描绘出了为完成整个光合过程，叶肉细胞与维管束鞘细胞是如何协同配合的，以及胞间连丝在这种协作中的作用。

电子显微镜的观察进一步证明维管束鞘细胞的胞壁很厚，中间夹有一条深色的木栓质带(在胞间连丝通过处附近木栓层更厚)，后者阻断了溶质经质外体在相邻细胞间转移的通道，从而更加显示出胞间连丝在光合作用中间产物的细胞间运转上的重要地位。

四、原生质的细胞间运动

高等植物每个细胞的原生质体单独地被闭锁在一个固定的胞壁圈内。因之在植物体内看不到细胞的自由运动。虽然每个健康细胞内的原生质或其细胞器在胞壁内经常或多或少地、或快或慢地进行着流动或位移，尽管众多的原生质连丝贯穿细胞之间，在长成的功能期的健康组织中一般都观察不到环流着的原生质或细胞器可以穿过连丝显示出胞间运动的各种迹象来。通常植物学者用作观察对象的长成组织确实是如此。可是在幼嫩、旺盛生长的组织以及在衰老萎缩的器官中经常可以找到非常不同的景象。

植物胚胎学者早已在生殖器官的性细胞发育过程中(由性母细胞的生成到受精后胚胎的发育与长成)，从营养供求的角度上论述过哺育组织(如珠心、绒毡层等)与新生胚状组织之间有原生质在胞间运动的迹象。Fagerlind(1940)报道，在两种露兜树(*Pandanus Ornatus*和*P. dubius*)的胚囊发育过程中，珠心细胞或其中的变形胞核经壁上裂口而迁入胚囊；Madge(1934)也观察到印度姜花(*Hedychium gardnerianum*)珠心组织的核经壁上小孔在细胞间迁移而直达承珠盘，并在那里找到了进入胚囊的途径；更早一些时候，Johansen(1931)在*Zauschneria latifolia*中曾看到珠心细胞的核迁入胚囊而形成不定数、不等大小的微粒。有些植物在花粉母细胞分裂过程中出现有绒毡层细胞解体产物主动向母细胞间或小孢子间空隙迁移的现象(Claussen, 1927)。早期的胚胎学方面的有关工作虽然未曾从细胞学方面为胞间连丝的结构与功能提供确切的实验论证，但是所提示的线索为原生质胞间关系的研究指出了一条很有意义的途径。多年来在固定染色的切片、也在幼嫩生长组织的活体观察中积累了愈来愈多的确切例证，足以说明细胞间原生质运动现象的广泛存在以及它与组织生理状态的密切相关。

(一)花粉母细胞间的细胞融合(cytomixis)

高等植物的花粉母细胞间有扩大的胞间连丝，特称之为细胞融合通道(cytomictic channel)；并在显微制片中可以观察到染色质正在穿过通道的景象，称之为细胞融合现象。这现象从本世纪初在旋花百合(*Galtonia*, 1909)和月见草(*Oenothera*, 1911)中被发现后，迄今为止已先后在43科102属以上的植物中都陆续找到了，看来这在高等植物中是广泛存在的。不过它仅一度在性细胞发育中短暂时期出现(减数分裂前期I的偶线期后期——即凝线期)；它的生物学意义尚有待确证，甚至受固定操作的影响有人为假象的因素在内。不少偶而观察到这现象的人把它当作不正常的畸变来对待未予以深究。50年代以来郑国锷等人系统地探讨了这个过程。并在电镜观察中找到了，不仅染色质可以穿

壁,多种细胞器也可以这样作。这就意味着,以前光学显微镜下在固定染色切片中观察到的染色质穿壁只是原生质胞间运动的最容易辨认的一种表现,它大量出现在细胞分裂的特定时期,利用绝氧条件与呼吸抑制剂可以大大减少这种现象的出现频率。这均有助于说明,穿壁运动是个生理过程,而不是单纯由伤害引起的冲动。Heslop-Harrison 系统地探讨了性细胞发育过程与胞间连络的关系,意识到这段时期连丝通道的加宽与原生质在通道中转移有其生物学意义。当时,扩大了细胞间连络极有利于这段时期发育所需物质的转移以及同步信号的迅速传递。

(二)原生质运动与过渡组织对胚状细胞的哺育

A. 胚胎学者通常把性细胞周缘一时出现,随即退化消失的过渡组织看作是性细胞发育过程中起着哺育功能的。绒毡层即其中明显一例。这层随生随逝的组织,其细胞内含物很丰富;在不同植物中,据观察,可以两种方式来哺育花粉的发育。一种是分泌型,把自己加工的产品靠主动分泌供应花粉;另一种是阿米巴型,即这些细胞在胞壁消蚀后,原生质以阿米巴运动迁出原处,侵入花粉群中供其同化。这些描述大多是从固定切片的观察中推断得出的。但比之把一些胚胎发育中出现的“瞬息”存在的组织命运笼统地描述为退化或被吸收来说,已较为具体与细致;当然,还有不少细节有待检查与验证。

B. 胚囊(embryo sac)发育中周缘哺育组织的退化与消失,在禾本科雄性配子体(胚囊)的发育中,它周围的哺育组织(如珠心)正不断生长与迅即退化,并以它的解体产物供养着胚囊的急剧成长。前面提到过的一些胚胎学者有关这方面的早期工作,曾探讨过与之类似的现象。五十年代后期,吴素萱(1958)^[4]曾在受精后不久的小麦胚珠中观察到核物质在衰退的珠心细胞间穿壁转移的现象。近年来,张伟成等(1980)^[9]以未受精的小麦胚珠为材料,经光学与电镜观察,系统地探讨了珠心组织的生长与衰败过程及其对胚囊发育的贡献方式。通过对衰退组织中解体原生质细胞间动态的追踪,进一步证明了,运动的方向是与发育中物质供应的去向和衰败中结构物质的撤离方向相一致的。原生质的转移既可在珠心层的细胞间进行,也可经该层中局部消蚀的胞壁的孔道向胚囊主动迁移;参与运转的不仅有核物质还有其他变型的细胞器。

(三)幼嫩生长组织中原生质的细胞间运动

幼嫩组织中细胞间的原生质连络是十分密切的,这种连络通道能为两相邻原生质体之间建立何种性质与程度的相互关系,这可以用原生质本身或它的某一组成能否从这里通过来衡量与探索,这可能就是细胞核穿壁运动现象延续多年来一直受到关注并不断引起纷争的重要原因之一。自五十年代初期吴素萱在多种植物营养体中重新发现了胞核穿壁运动现象以来,我们对之开展了系统的研究,论证了这是广泛存在于高等植物体内的固有的生理现象,在这方面已陆续有过多次报道。有关研究结果足以表明,胞间连络可作为原生质结构成分进行细胞间转移的通道,核物质穿壁是光学显微镜下易于辨认和便于显示原生质胞间动态的良好指标。但是固定切片提供的结果有它明显的不足之处,即它的动态只能依靠染

色质的迁移来显示,并且无法洞察其动态特征与细节。活体观察的成功为此打开了一条新的路子。从小麦(珠被层)、大蒜(芽鞘表皮)两个成功的实例中对原生质的细胞间运动现象取得了更形象化的了解。从显微电影片断可见,在这个过程中原生质以其主动伸缩运动方式,经固有的胞间通道迅猛地向邻近细胞迁移。参与运转的,除核物质外尚有细胞质及其内含物,且以后者更为常见与频繁。

(四)衰退组织中原生质及其解体产物的细胞间转移

长成细胞在衰败或特化过程中,原生质的固有结构与集结状态必然经历着多样的复杂变化;从下面提到的两个例子还可进一步看到,伴随着细胞的衰退。细胞间的连系状态也出现了相应的变化。

A. 高等植物中的厚壁组织诸如导管、纤维细胞等,它们的建成就意味着它们自身的死亡,其中的原生质可以看作是一支流动的“施工队伍”。原生质在增厚与加固胞壁的过程中,逐步在改变内部微管、微丝、质膜等的集结状态。加厚的层层胞壁上,不仅纤维丝束的取向有改变,分泌与淀积的附加物质也有不同。与此同时原生质本身也在逐渐解除集结。我们对蒜瓣鞘胞壁加厚过程曾作过仔细的观察。其中最显著的标志是:胞核改变其通常的椭圆形而呈多种不规则形态。有些核在解体、核物质扩散在细胞质中,变型的原生质开始从愈变愈窄的内腔,通过加宽延长的胞间连丝孔道撤离出去,因而连丝通道显得分外清晰可见。

B. 在一些衰退进程缓慢、持续时间较长的营养组织中,如发芽中的大蒜鳞片、贮存中的蒜苔,细胞内和细胞间在原生质结构状态上的变化要更为复杂与多样,光学显微镜的观察表明:在大蒜出苗与肥厚鳞片缓慢衰败时,鳞片细胞内出现的形态变化至少标志着核质之间深刻的相互作用及原生质固有结构的改组,先是由核膜构成的核-质界限渐次模糊,核膜局部开裂,胞核内含物由此向胞质释出并部分地扩散其中。富含DNA的核物质以多种形态或暂时存留原地,或呈运动态经胞间连丝通道向邻近细胞转移。这种现象在细胞中反复与频繁地出现,显然与贮存、结构物质的转化和运输密切相关。

核-质之间界限的破坏和相互作用的加剧,并不是细胞衰退过程中唯一标志。我们最近对蒜苔细胞的电镜观察表明,随着细胞衰败与物质的输出,原生质结构,特别是它固有的内膜体系(如内质网)陆续和逐步地遭到破坏,降解产物不仅密集地聚积于该细胞的大小囊泡中,并且显示出以囊泡迁移的方式作细胞间运转的迹象。我们推测,这种囊泡是由预制的几种成品的配合集装在内的运输单位。它不像一般小分子多靠浓淡梯度到处随机扩散,而是由原生质几个细胞器连合活动所推行的定向转移。因之,无论在质上还是量上以及速度上,运输效率要比各自成分零散的扩散运输要高得多。

在以上举例中,不论是核-质之间的关系和内膜体系的变动所反映出来的,细胞衰退过程中原生质结构成分严格界限的消失与破坏现象,与Esau在筛管上观察到并称之为密集式退化(pycnotic degeneration)的现象甚相仿。把这种原生质构成之间固有界限处于逐步瓦解的状态称之为混合质态(mictoplasm)也是恰当的。混合质态的出现看来是细胞内含物急剧转变的反映与得以输出的前提。可以作这样的推断:原生质体内核-质界限、内