

Transaction of
K. C. Wong Education Foundation
Supported Lectures

王宽诚教育基金会

学术讲座汇编

主编 钱伟长

· 1 ·

1989

王宽诚教育基金会编辑出版

215005

Z42
Q195
C.1

王宽诚教育基金会

学 术 讲 座 汇 编

(第 1 集)

主编：钱伟长

王宽诚教育基金会编辑出版



王宽诚教育基金会简介

王宽诚先生(1907~1986)为香港知名爱国人士,热心祖国教育事业,生前为故乡宁波的教育事业做出积极贡献。1985年独力捐巨资创建王宽诚教育基金会,其宗旨在于为国家培养高级科技人才,为祖国四个现代化效力。

王宽诚先生在世时聘请海内外知名学者担任基金会考选委员会和学务委员会委员,共商大计,确定采用“送出去”和“请进来”的方针,为国家培育各科专门人才,并为提高国内和港澳高等院校的教学水平,资助学术界人士互访,用以促进中外文化交流。在此方针指导下,1985、1986两年,基金会在国家教委支持下,选派学生85名前往英、美、加拿大和西德、瑞士、澳大利亚各国攻读博士学位,并计划资助国内学者赴港澳讲学,资助港澳学者到国内讲学,资助美国学者来国内讲学。正当基金会事业初具规模,蓬勃发展之时,王宽诚先生一病不起,于1986年年底逝世。这是基金会的重大损失,共事同仁,无不深切怀念,不胜惋惜。

王宽诚教育基金会在新任董事会主席张二铭先生和安子介、方善桂、胡百全、李福树等董事的主持下,继承王宽诚先生为国家培育人才的遗愿,继续努力,除按计划执行外,并开发与英国学术机构合作的新项目。王宽诚教育基金会过去和现在的工作态度一贯以王宽诚先生所倡导的“公正”二字为守则,谅今后基金会亦将秉此行事,奉行不缀。借此王宽诚教育基金会《学术讲座汇编》出版之际,特简明介绍如上。王宽诚教育基金会日常工作繁重,王明远、黄贵康两位董事均不辞劳累,做出积极贡献。

钱 伟 长

一九八九年十二月

前 言

王宽诚教育基金会是由已故全国政协常委、香港著名工商企业家王宽诚先生（1907～1986）出于爱国热忱，出资一亿美元于1985年在香港注册登记创立的。

1987年，基金会开设“学术讲座”项目，此项目由当时的全国政协常委、现任全国政协副主席、著名科学家、中国科学院学部委员、上海工业大学校长、王宽诚教育基金会贷款留学生考选委员会主任委员兼学务委员会主任委员钱伟长教授主持，由钱伟长教授亲自起草设立“学术讲座”的规定，资助国内学者前往香港、澳门讲学，资助美国学者和港澳学者前来国内讲学，用以促进中外学术交流，提高内地及港澳高等院校的教学质量。

本汇编收集的文章，均系各地学者在“学术讲座”活动中的讲稿。文章作者中，有年逾八旬的学术界硕彦，亦有由王宽诚教育基金会考选委员会委员推荐的学者和后起之秀。文章内容有科学技术，有历史文化，有经济专论，有文学，有宗教和中国古籍研究。本汇编涉及的学术领域颇为广泛，而每篇文章都有一定的深度和广度，分期分册以《王宽诚教育基金会学术讲座汇编》的名义出版，并无偿分送港澳和国内部份高等院校、科研机构 and 图书馆，以广流传。

王宽诚教育基金会除资助“学术讲座”学者进行学术交流之外，在钱伟长教授主持的项目下，还资助由国内有关高等院校推荐的学者前往欧美亚澳参加国际学术会议，出访的学者均向所出席的会议提交论文，这些论文亦颇有水平，本汇编亦将其收入，以供参考。

王宽诚教育基金会学务委员会

凡 例

(一)编排次序

本书所收集的王宽诚教育基金会学术讲座的讲稿及由王宽诚教育基金会资助学者赴欧美亚澳参加国际学术会议的论文均按照收到文稿日期先后编排刊列，不分类别。

(二)分期分册出版并作简明介绍

因文稿较多，为求便于携带，有利阅读与检索，故分期分册出版，每册约150页至200页不等。为便于读者查考，每篇学术讲座的讲稿均注明作者姓名、学位、职务、讲学日期、地点、访问院校名称。国内及港澳学者到欧、美、澳及亚洲的国家和地区参加国际学术会议的论文均注明学者姓名、参加会议的名称、时间、地点和推荐的单位。上述两类文章均注明由王宽诚教育基金会资助字样。

(三)文字种类

本书为学术性文章汇编，均以学术讲座学者之讲稿原稿或参加国际学术会议学者向会议提交的论文原稿文字为准，即原讲稿或论文是中文的，即以中文刊出，原讲稿或论文是外文的，仍以外文刊出。

王宽诚教育基金会《学术讲座汇编》

第 一 集

目 录

植物细胞学·····	徐是雄(1)
文学理论与比较文学·····	周英雄(57)
女性主义文学批评·····	周英雄(60)
西方经济学中经济自由主义和国家干预主义两思潮的消长·····	陈岱孙(70)
经济学是致用之学·····	陈岱孙(89)
两汉、魏晋南北朝的门下机构 ·····	祝总斌(95)
关于都督中外诸军事问题·····	祝总斌(99)
蛋白质的分子进化·····	张龙翔(104)
蛋白质分子设计与蛋白质工程·····	张龙翔(109)
视觉和扫描电镜图象处理·····	吴自勤(114)
半导体/金属双层膜中出现的分形 ·····	吴自勤(117)
Pt/Si、Mo/Si、W/Si、W/C 超晶格的退火行为·····	吴自勤(120)
Al-Mn合金薄膜薄带中的准晶态·····	吴自勤(123)
明清之际对待西学的几种心态·····	唐明邦(125)
易学传统中的象数思维模式·····	唐明邦(134)
中国“周易”研究之新进展·····	唐明邦(143)
道家、道教与中国文化·····	唐明邦(150)

植物细胞学

徐 是 雄*

前 言

1988年10月我得到王宽诚教育基金会的资助,分别到武汉大学和华南农业大学讲学。这一本文集便是我这次讲学的文稿,内容主要涉及现今植物细胞学发展得比较快速的几个领域。文集内我尽量把文献中最新的有关研究成果作了综合,并加入了我自己在这方面的一些研究(其中许多从未曾发表过)。植物细胞学是一门发展得相当快速的学科,而且越来越受到重视,因为近期在植物细胞学方面的许多新进展,对解决许多植物细胞学上的理论问题,以及促进生物工程方面的发展不但重要而且还带来了极其深远的影响。所以这一门学科在中国不但有发展潜力而且还必须大力发展。

在这次讲学的过程中我得到武汉大学利容千教授、周嫦教授、杨弘远教授、华南农业大学卢永根校长的大力支持表示衷心的感谢。在武汉讲学期间还得到德国慕尼黑大学库普教授(Koop H.-U.)提供许多新的有关植物细胞培养方面的资料表示感谢。最后,我非常感谢王宽诚教育基金会给我的资助,香港大学王赓武校长,黄丽松博士给我这一机会。

由于编写时间短促,文集中错漏的地方难免,这是要请读者原谅的。

一、植物细胞识别机理

近期研究者对植物细胞的识别机理做了大量的工作,使我们有了一定的认识。这里想通过扼要的讨论,介绍一下植物细胞识别研究的最新进展。但在介绍之前,得先叙述一下与细胞识别直接有关的膜层和凝集素。

(一)细胞膜(MEMBRANE)

近期研究者对细胞膜认识的进展很大。细胞膜的化学组成主要是脂类和蛋白质,还含有少量糖蛋白和糖脂。一般膜含脂类50%,蛋白质40%,糖类2—10%。脂类和蛋白质在不同的膜层中的含量相差很大。从现今的实验证据显示,膜层中的蛋白质和糖类与细胞识别作用很有关系,因为许多蛋白和糖类都分布在膜层的外表面,这些分布在膜层

* 作者徐是雄博士,是香港大学教授。1988年10月由王宽诚教育基金会资助,在武汉大学讲学一个月。

表面的蛋白质和糖类决定细胞识别的特异性、专一性以及能否与其他细胞结合或产生拒绝和排斥作用。

(二) 凝集素 (LECTIN)*

现今有大量证据显示凝集素与细胞识别(即认识和鉴别)另一种细胞有非常密切的关系。凝集素在植物内普遍存在,在不同的植物内有不同的凝集素。一般在种子内的凝集素比在其他植物部位的多。凝集素由蛋白或糖蛋白(glycoproteins)组成。凝集素的最重要特性是能够很专一地识别糖分子并与其结合。譬如:伴刀豆球蛋白凝集素能专一地与 α -D-甘露糖和D-葡萄糖结合,其他例子见下表1:

表 1 凝集素及其专一结合的糖

凝 集 素	分 子 量	专 一 性
伴刀豆球蛋白 (concanavalin A)	104000	α -D-甘露糖 (D-葡萄糖) (α -D Mannose, D-Glucose)
大豆凝集素	120000	N-乙酰半乳糖胺 (N-acetyl-D-Galactosamine)
花生凝集素	110000	乙酰半乳糖胺 (β -D-Gal-(1 $\rightarrow$ 3) D-Galactosamine)
蓖麻凝集素 (Ricinus Communis Agglutinin (RCA))	120000	半乳糖 (β -D-Galactose)
小麦胚凝集素 (Wheat germ agglutinin)	36000	乙酰氨基葡萄糖(低聚物) (Oligomers of β -D-N-acetyl-D-glucosamine-(1 $\rightarrow$ 4)- β -D-N-acetyl-D-glucosamine)

参 考 文 献

- [1] Bog-Hansen, T.C. and G.A. Spengler (Ed.) 1983. Lectins. Biology, Biochemistry, Clinical Biochemistry, Berlin/New York: DeGruyter.
- [2] Etzler, M.E. 1985. Plant Lectins: Molecular and Biological Aspects. Ann. Rev. Plant Physiol. 36: 209—34.
- [3] Goldstein I.S. and M.E. Etzler (Ed.) 1983. Chemical Taxonomy, Molecular Biology and Function of Plant Lectins. New York: Liss.

(三)花 粉 壁

有关花粉的发育及花粉壁的形成过程,在近期发表的一些综合性论文内已有详细的报导(胡适宜 1982; Vigayaraghavan & Bhatia 1985; Dickson & Sheldon 1986),这里只想就成熟花粉的结构作出阐述,因为识别作用只与成熟的花粉有密切的关系。但在

* Proteins of non-immunoglobulin nature capable of specific recognition and reversible binding to carbohydrate moieties of complex carbohydrates without altering covalent structure of any of the recognized glycosyl ligands.

叙述之前,得先介绍一下花粉的类型。

有花植物的成熟花粉大多是以单孢体(monad)形式存在,但有些植物的小孢子在成熟时则不分开,成为复合花粉(compound or composite grains*)。复合花粉内的孢体数目变异很大,有些为双孢体或二合花粉(dyad),有些为三合花粉(triad) 四合花粉(tetrad),8, 12, 16等多孢体(polyad),在许多兰科植物中小孢子经常结合成花粉小块(massula),花粉小块再结合成一团块,称为花粉块(pollinium)。一般复合花粉的成熟和萌发都以多孢体为单位进行,花粉连结起来形成复合花粉,主要有两类:(一)连贯性(calymmate)即每一花粉粒的覆盖层外壁都是连贯着的(continuous tectum at junctions);(二)非连贯性(a calymmate)即复合花粉的覆盖层外壁在孢子体的连结部位(junctions)是断裂开的(Knox & McConchie 1986)。有些连贯性复合花粉并不通过覆盖层外壁连结起来,而是通过形成一些桥(connecting wall bridges)连结起来。在兰花有些花粉块则是通过形成粘液把花粉小块连结在一起的。

1. 外壁的结构(图版I, II, III)

成熟花粉的壁由外壁(exine)和内壁(intine)组成。根据外壁的结构形态,可区分为两种类型:一种具覆盖层外壁;另一种具基柱外壁(pilum)(Heslop-Harrison 1968)(图1)有关外壁的分层及名称在文献中有些混乱。这里采用Knox(1984)的分层方法(图1)。根据这一方法花粉外壁基本上由两层组成:最外面的叫外层(sexine),靠近内壁的叫内层(nexine)。

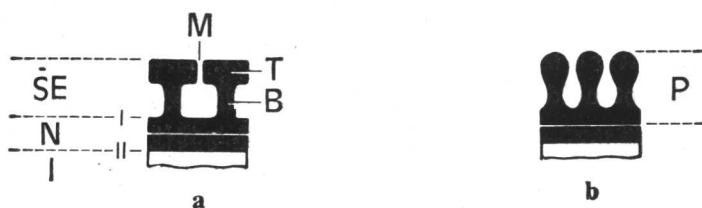


图1Aa. 覆盖层型外壁

图1Ab. P = 基柱型外层。

B = 基粒棒(baculum); I = 内壁(intine); M = 微孔(micropore);
N = 内层(nexine); S = 外层(sexine); T = 覆盖层(tectum)

外层包括覆盖层(tectum)和基粒棒(baculum)。除在萌发孔(germinal aperture)部位,外壁一般覆盖着整个花粉粒。在有些萌发孔区或萌发沟(colpus)部位外壁较薄,只存有内层或基足层。

覆盖层的外表面结构变化很多样化,点缀着各种类型的微孔、颗粒、网状、尖刺、圆突等装饰,有些花粉还形成一些触须称为粘丝(viscin)。覆盖层由基粒棒支撑着。在覆盖层和基粒棒之间形成许多腔道。基柱形花粉外壁,覆盖层不存在。基粒棒一般为大豆棒状结构。外层一般被一层含色素的物质盖着,这一层物质称为花粉被(pollencoat)。花粉被由两部份组成:花粉鞘(pollenkitt)和含油层(tryphine)。含油层主要积聚在成

* compound or composite grains may be defined as associations of two to many grains, so united that the whole has properties of its own which are not necessarily those of its constituents (Knox & McConchie 1986).

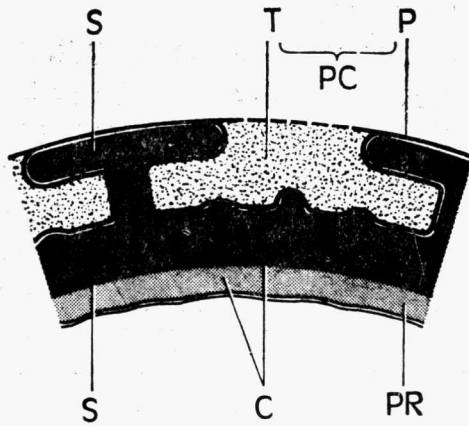


图1 B. 外壁和花粉被(PC)

C = 纤维; E = 外壁; P = 花粉鞘(pollenkitt); PR = 内壁; S = 孢粉素; T = 含油层(tryphine)(取自Knox1984)。

熟花粉粒的外壁腔中,而花粉鞘则主要积聚在外壁的表面。这两种物质都是由绒毡层分泌的物质或绒毡层解体后沉积而成的。花粉被内所含的物质对识别反应非常重要,这在以后的讨论中会进一步作出阐述。

有些花粉在外壁外层之下有一层很明显的内层(nexine)或基足层(foot layer)。内层厚薄不一,在有些花粉内基足层结构呈疏松状(Zee & Siu 1988)。内层一般没有雕纹状结构(non-sculptured)。但在有些花粉内层呈腔状(cavea)或薄层状或不存在。在一些特殊的花粉内,外壁也可以完全不存在,如海草花粉(seagrasses)(Ducker 等 1978)。

外壁的主要化学成分可能为孢粉素(sporopollenin),它是类胡萝卜素(carotenoids)和类胡萝卜素脂(carotenoid esters)的氧化多聚化的衍生物。但最近有些实验证据显示,孢粉素的合成可能并不一定与胡萝卜素有关,而是与其他一些化学物质如碳酸有关(Prahl 等 1986)。孢粉素的性质坚固,并能抗酸和抗生物分解。由于这一特性,使花粉粒能长期保存在化石中。但有些细菌和在花粉萌发时,可侵蚀孢粉素使其起变化。

Rowley等(1980, 1981a, b)对花粉外壁内的孢粉素的形成过程作了一些分析。他们用化学蚀刻法(chemical etching methods)把孢粉去掉,发现剩下一些纤维和维管状结构(network)。根据电镜染色反应显示,这些结构可能含有多糖、蛋白和脂类物质。这些物质在花粉的胞质内形成,然后通过内壁和外壁内层积聚在外壁外层,变成为能接受孢粉素沉淀的结构。另外, Southworth (1986) 则利用类似的技术分析外壁,指出经化学物质处理花粉后,外壁层呈现一些重叠着的六角形或多边形(polygon)结构,而在每一条多角形边的连结处有一大约10-25nm的微粒(图3)。

外壁内层也含孢粉素,但外壁内层所含的纤维素则比外层为多。

我们对于外壁的化学结构的了解虽然还在初步阶段,但通过不同组织化学以及染色方法对花粉外壁的染色反应却有了相当多的了解,譬如外壁能自发荧光,用染脂肪的染料,外壁呈正反应;用甲苯胺蓝产生绿色,说明外壁内含有石炭酸(苯酚)。

外壁与碱性品红能起正反应,特别是外壁外层在有些花粉反应很强。在外壁的形成初期,外壁内含物呈高碘酸/锡夫氏(PAS)正反应,但在花粉进入成熟期时,外壁则呈

PAS 负反应,说明外壁内所含的物质在花粉的发育过程中是起着变化的。总的来说,花粉外壁的组织化学反应与木质素、木栓质很相似。

2. 内壁的结构(图版III)

花粉内壁的结构也相当复杂。内壁基本上由纤维素、半纤维素(主要含有阿拉伯半乳聚糖和葡聚糖)和果胶组成,在电镜下内壁一般呈纤维状。

大多数花粉的内壁可分成两层:外层(exintine)和内层(endintine) (Kress & Stone 1983),外层含有酸性的多糖,对爱新蓝(alcian blue)一般呈正反应。在电镜下外层有时会呈颗粒状。内层则含有较多的中性多糖(Kress & Stone 1982),对PAS和荧光增白剂(cal cofluor white)染料呈正反应。内层是花粉管前导组织(precursor)的一个组成部份。内层和外层含的果胶素用甲苯胺蓝染色呈红色;这是因为果胶的多糖醛(polyuronides)和甲苯胺蓝有专一的反应。内层和外层的厚薄不一,一般在近萌发孔的部位较厚,而且在有些花粉内还形成一特殊内壁加厚区(oncus)。这些加厚区对花粉管的萌发有一定的帮助,但详细的过程我们还不清楚。在萌发孔区或加厚区内,有许多小管,在小管内积聚了许多丰富的活性蛋白质和酶。这些蛋白质由细胞质合成,小孢子发育时贮存和沉积在内壁。当花粉萌发时,萌发孔与柱头接受花粉的细胞接触,内壁内的蛋白质和酶便会马上溢出。因此内壁除了保护花粉原生质体之外(特别在萌发孔部位)对引起识别反应也会有决定的作用。

参 考 文 献

- [1] 胡适宜(1982),《被子植物胚胎学》,人民教育出版社。
- [2] Dickson, H.G. & Sheldon, J.M. (1986) The generation of patterning at the plasma membrane of the young microspore of *Lilium*. In "Pollen and Spores Form and Function" Academic Press.
- [3] Ducker, S.C., Pettitt, J.M. & Knox, R.B. (1978) Biology of Australian Seagrasses: pollen development and submarine pollination in *Amphibolis antarctica* and *Thalassodendron ciliatum* (Cymodoceaceae). Aust. J. Bot. 26, 265—285.
- [4] Heslop-Harrison, J. (1968) Pollen wall development. Science, N.Y. 161, 230~237.
- [5] Kress, W.J. and Stone, D.E. (1982) Nature of the sporoderm in monocotyledons with special reference to the pollen grains of *Canna* & *Heliconia*. Grana. 21. 129—148.
- [6] Kress, W.J. and Stone, D.E. (1983) Pollen intine structure, cytochemistry and function in *monocots*. (159—163). In "Pollen: Biology and Implications for Plant Breeding". (Ed. by Mulcahy, D.C. and Ottaviano, E.) Elsevier Biomedical.
- [7] Knox, R.B. (1984) Pollen-Pistil Interactions. In "Cellular Interactions". Encyclopedia of Plant Physiology New Series vol. 17 (Ed. by H.F. Linskens & J. Heslop-Harrison) Springer-Verlag.
- [8] Knox, R.B. & McConchie, C.A. (1986) Structure and function of compound pollen (265~282). In "Pollen and Spores-Form and Function". Academic Press.
- [9] Prah, A.K., Rittscher, M. & Wiermann, R. (1986) New Aspects of sporopollenin biosynthesis. In "Biotechnology and Ecology of Pollen". (Ed. by Mulcahy, D. L., Benjamin Mulcahy, G. & Ottaviano, E.) Springer-Verlag.
- [10] Rowley, J.R., Dahl, A.O., Rowley, J.S. (1980) Coiled construction of exinous units in pollen of *Artemisia*. In: Bailey, G.W. (Ed.) 38th Ann. Proc. Electron Microscopy. Soc. Am. Claitors, Baton Rouge, La. pp. 252—253.
- [11] Rowley, J.R., Dahl, A.O., Sengupta, S., Rowley, J.S. (1981a) A model of exine substructure based on dissection of pollen and spore exines. Palynology 5, 107~152.
- [12] Rowley, J.R., Dahl, A.O. & Rowley, J.S. (1981b) Substructure in exines of *Artemisia vulgaris* (Asteraceae). Rev. Palaeobot. Palynol. 35, 1~38.

- [13] Vijayaraghavan, M.R. & Bhatia, K. (1985) Cellular changes during microsporogenesis, vegetative and generative cell formation. A review based on ultrastructure and histochemistry. *International Review of Cytology*. 96, 263~297.

(四)花粉外壁蛋白质

花粉外壁的来源现今一般接受的想法是：部份外壁(有些花粉)是由绒毡层通过分泌出一些乌氏体(Ubisch body)或球状体 (orbicule) 积累在花粉外表面而成，部份则是由花粉细胞质分泌出一些外壁前体(precursor)而成。但在有些植物内，绒毡层细胞并不分泌出乌氏体，因此在这种情况下，花粉外壁主要由胞质分泌出前体形成。其实现时有关乌氏体形成部分花粉外壁的证据还是不够充分(Tiwari and Gunning 1986)，譬如我们还不很清楚知道以下情况：1. 乌氏体的前体是什么？2. 在细胞内的合成或产生部位在那里？3. 在绒毡层内的转移方式？4. 怎样从细胞溢出？5. 怎样从绒毡层细胞转移至花粉表面？6. 到达花粉后怎样进行组装？7. 绒毡层是否唯一负责形成花粉外壁的细胞？等。

绒毡层细胞除了在有些植物中有可能负责形成外壁之外，从细胞识别作用的角度来看，最重要的是绒毡层在发育的过程中自动解体，因此这些解体物质便转移积聚在花粉外壁的表面以及外壁的微孔和隐窝结构内 (crypt-like arcades)，这一层物质称为花粉被 (pollen coat)；包括含油层 (tryphine) 和花粉鞘 (pollenkitt)。由于绒毡层细胞的结构形式有两种：一种为腺质绒毡层 (glandular tapetum or secretory epithelium)，另一种为变形绒毡层 (amoeboid tapetum or invasive plasmodium)，所以两者形成花粉被的过程稍有差别 (Bhandari 1984, Pacini 1985)。但姑勿论花粉被的来源是从腺质绒毡层抑或变形绒毡层，花粉被内的化学成份则基本都差不多，包含以下物质：蛋白质、糖蛋白、脂肪、色素(如类胡萝卜素)。这些物质(部分?)除了起着识别功能之外，对花粉能牢固地粘附在柱头以及帮助花粉吸水都是重要的。

分析显示，存在花粉被内的许多蛋白质都是具活性的酶：包括水解酶、转移酶、脱氢酶、氧化酶、连接酶 (ligases) 裂解酶 (lyases) (Howlett *et al* 1979) 等。但必须指出这些酶之中有些不但存在外壁的孔隙内，而且还存在内壁和靠近萌发孔的内壁内。而有些酶更不是由绒毡层转移来而是由花粉胞质形成的(见表2)。这一点必须搞清楚，因为这与区分配子体抑或孢子体类型识别作用非常重要(见表3)。存在外壁的蛋白质一般与柱头接触后便立刻渗出，但存在内壁的物质则渗出较慢。

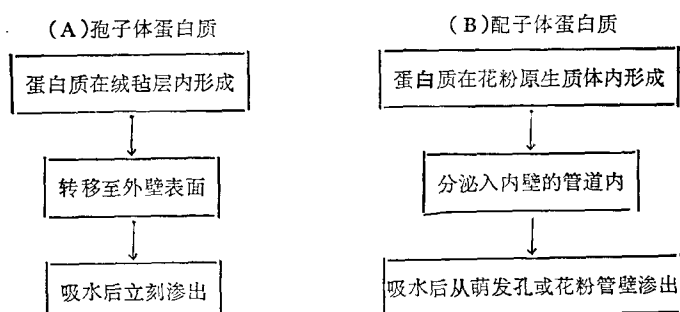
除酶之外，存在花粉被内的糖蛋白与识别作用也有密切关系。此外，存在花粉被内的一些蛋白质变应素 (allergen) 还能引起人类的敏感病。由于变应素在医学上的重要性，因此在这方面的研究相当的多。这些能引起人类敏感病的蛋白质，在外壁和内壁都存在。

其中一种研究较为详细的变应素是 Lol PI (Lolium perenne Group I allergen)，这是一种糖蛋白，分子量=32,000，有多种电泳状态 (Knox 1984, Knox *et al*, 1988)。

表 2 存在于内壁和外壁蛋白质中的酶(引自Knox, 1976)

只存在于内壁的酶	存在于内壁及外壁的酶	只存在于外壁的酶
转化酶	变应素	去氢酶
核糖核酸酶	豚草抗原 E	琥珀酸及 NADH 去
水解酶	禾谷类抗原 I	氢酶
酸性磷酸酶	转化酶	氧化酶
	磷酸化酶	细胞色素氧化酶
	水解酶	水解酶
	淀粉酶	蛋白酶
	酯酶	
	-呋喃果糖苷酶	
	-1,4-葡聚糖酶	
	多聚半乳糖醛酸酶	

表 3 显示花粉蛋白质的形成部位和渗出方法



参 考 文 献

- [1] Pacini, E., G.G. Franchi and M. Hesse (1985). The tapetum: Its form, function, and possible phylogeny in Embryophyta. Pl. Syst. Evol. 149, 155~185.
- [2] Knox, R.B., Heslop-Harrison, J., Heslop-Harrison, Y. (1975). Pollen-wall proteins. In: Duckett, J.G. Racey P.A. (Ed.) The biology of the male gamete. Biol. J. Linn. Soc. Vol. 7, Suppl. Academic Press, London, pp. 177~187.
- [3] Howlett, B.J., Vithanage H.I.M.V., Knox R.B. (1979). Pollen antigens, allergens, and enzymes. Curr. Adv. Plant Sci. 35, 1~17.
- [4] Knox, R.B. (1984). The pollen grain. In: "Embryology of angiosperms." (Ed. B.M. Johri). Springer-Verlag.
- [5] Knox, R.B., Singh, M.B., Hough, T. and Theerakulpisut, P. (1988). Molecular Aspects of grass pollen allergens. 7 International Palynological Congress, Brisbane, Australia.
- [6] Knox, R.B. (1976). Cell recognition and pattern formation in plants. In Graham, C.F. and Wareing, P.F. (Ed). The developmental biology of plants and animals. pp. 141~168. Saunders.
- [7] Tiwari, S.C. and B.E.S. Gunning (1986). An ultrastructural, cytochemical and immunofluorescence studies of postmeiotic development of plasmodial tapetum in T. virginiana and its relevance to the pathway of sporopollenin secretion. Protoplasma. 133, 100~114.

(五)花粉的萌发过程

一般来说花粉在与成熟[即进入可以接受花粉阶段(receptive stage)]的柱头接触后很快便会萌发,花粉管从花粉伸出,通过柱头进入花柱组织。大多数有花植物的花粉管的壁与花粉的内壁内层是连接着的,但现今有证据显示在有些植物如苏铁(cycad),花粉管壁并不与花粉内壁连接,而是当花粉萌发时,在内壁之下(特别是在靠近萌发孔部位)形成一层新的类似内壁的多糖物质,花粉管刚伸出花粉的壁,便是这些物质延伸的结果。在有些植物,内壁在花粉形成时可能并不存在,但在萌发时,花粉很快便形成一层新的内壁,突出萌发孔,成为花粉管(Keri 1988)。

1. 详细萌发过程

花粉萌发孔的结构相当复杂,在不同的植物变化很大(图2,图版IV),故此当花粉

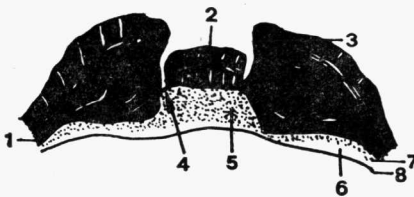


图2A. 草类植物花粉的萌发孔

1=内层(nexine); 2=孔盖(operculum); 3=外层(sexin); 4=孢粉素带(sporopollenin lamella); 5=丝维层(Zwischenkorper)[与内壁加厚区(oncus)可能是同一类结构]; 6=内壁(intine); 7=Z-层(为丝维层的延伸); 8=膜层(根据Knox 1984改编)。

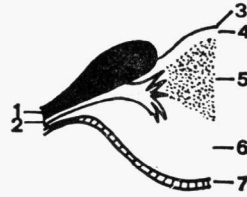


图2B. 示E. rhodantha花粉萌发孔的部份结构

1=外壁外层; 2=外壁内层; 3=孔盖; 4=内壁加厚区折射层; 5=内壁加厚区蛋白质层; 6=内壁加厚区果胶层; 7=内壁纤维层。(取自Heslop-Harrison & Heslop-Harrison 1985)。

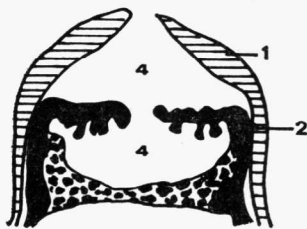


图2C. 1=外壁外层; 2=外壁内层; 4=丝维层(Zwischenkorper)。



图2D. 3=花粉萌发时新形成的内壁。(C和D取自Keri 1988)

萌发时,由于萌发孔的结构(包括化学组织成份)不一样,因此变异亦大。但有些植物花粉并不形成特殊的萌发孔(inaperturate types)。Muller-Stoll(1956)指出,没有萌发孔的花粉一般会采取以下三种形式萌发:(1)花粉管硬性地穿过外壁;(2)花粉吸水后形

成裂痕,花粉管便在裂痕穿出;(3)花粉龟裂使花粉内壁暴露在外,跟着延伸成为花粉管。但以上这些有关花粉管穿出花粉的描述并没有详细讲清楚在萌发过程中花粉的细致变化过程。最近在这一方面的研究多了起来,譬如在海草(*Amphibolis antarctica*), Pettitt (1980)发现当花粉(无萌发孔和外壁)萌发时,在类似内壁(intine-like pollen wall)的不同部位壁会出现局部分解现象(local autolysis),在这些分解部位,用甲苯胺蓝染色出现负反应。跟着在每一花粉的其中一个被分解部位,溢出一滴粘性物质(mucilaginous bubble),花粉的膜层便从粘性物质穿出。穿出后在膜层上形成花粉管壁。从这一个例子我们可以看到花粉萌发的过程不但复杂而且还涉及到许多专一性的化学结构变化。

最近 Heslop-Harrison 和 Heslop-Harrison (1985)对一种具有萌发孔的桉树(*Eucalyptus rhodantha*)花粉作了很详细的观察,发现这种花粉的萌发过程比没有萌发孔的花粉更为复杂:萌发时萌发孔的果胶物质先吸水,然后膨胀成胶状体(gelatinizing),把盖着萌发孔的萌发孔盖(operculum)升起(这种现象一般只在三个萌发孔的其中一个出现),让果胶质溢出。跟着萌发孔盖之下的内壁加厚区折射层(refractive layer)(见图2)穿出。然后在果胶层下形成一层新物质,这一层物质可以被固定而且能与爱新蓝(alcian blue)起反应。在果胶溢出萌发孔的同时,存在萌发孔部位的内壁蛋白质不断溢出。萌发一小时后可见花粉管开始穿出萌发孔。在花粉管穿出萌发孔的初期,花粉管顶端的壁与荧光增白剂(calcofluor white MZR)起正反应,但当花粉管延伸一段时间后,顶端的壁便开始失去与荧光增白剂起正反应的功能,但与爱新蓝则开始有反应。

一些裸子植物花粉的萌发过程同样也相当复杂,例如 Pettitt (1988)对苏铁花粉的研究显示一些裸子植物花粉在刚萌发时花粉的萌发部位很快积聚很多多糖物质和酶。这些物质很容易溢出花粉外,其中有些物质能与凝集素 ConA 结合。由于苏铁的花粉管是由内层之下新形成的一层物质组成的,因此花粉管并不与内壁相连接。在苏铁花粉管顶端的壁的结构也颇复杂。由于顶端壁的化学结构与其他部位的不同,因此顶端壁外部能与花生凝集素结合,但其他部位则不能。从以上例子可以看到我们对花粉的萌发过程的起始阶段的了解是相当不够的。

2. 花粉管的结构(图3)

一般来说,花粉管的壁是由两层物质组成(bi layered):外层是由果胶纤维混合物组成(outer pecto-cellulosic wall)。这一层壁在有些植物内和花粉的内壁相连接。在这一层壁之下有一层胼胝质(inner layer of callose)。最近周嫦(1988)用酶把花粉壁分离出来,发现在鸢尾花粉内壁也明显有两层组成:含果胶质的内壁外层和含纤维素的内层。这是一般在光学显微镜下所看到的情况。但在电镜下有时也可以看到花粉管壁为两层(有时则只有一层),但其内层是否就是在光学显微镜下所看到的胼胝质层抑或与胼胝质层无关,还不能完全肯定,这主要是因为胼胝质一般在电镜下不容易看得出来。此外在有些花粉,内壁是与花粉管相连接的,假如花粉内壁是由两层壁组成,那么到底那一层(内层还是外层抑或两层)与花粉管壁相连接?所以有关这一个问题现今在文献中还很混乱,有待进一步澄清。

胼胝质用苯胺蓝(aniline blue)染色能产生专一的荧光。胼胝质在花粉管内还形成

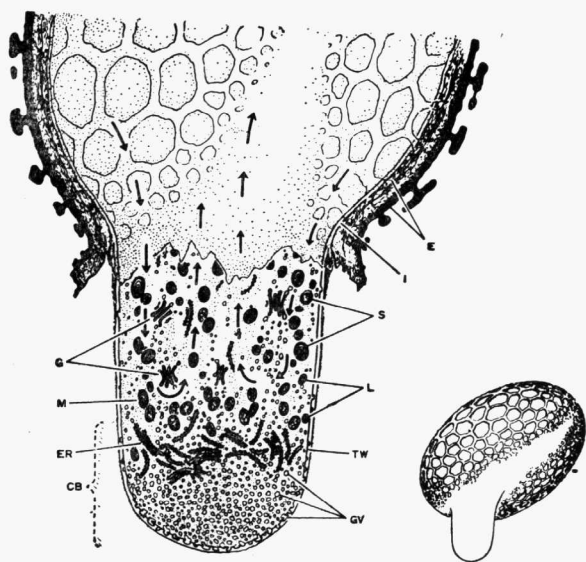


图3. Lily花粉管刚伸出花粉时的形态。

E=外壁; I=内壁; S=淀粉粒; L=脂肪粒; TW=花粉管壁; GV=高尔基小泡; G=高尔基体; M=线粒体; ER=内质网; CB=花粉管顶端部位。(取自 Iwanami *et al* 1988)。

许多塞子(像一条花粉管梯子)(plug), 这些胼胝质塞到底在花粉管内起什么作用, 还不清楚。但由于胼胝质与识别作用有密切的关系, 所以在以后讨论中还会谈到。另外Li和Linskens (1983) 发现在花粉壁内还含有许多蛋白质, 这些蛋白质有两种: 一种与壁的结合比较牢固(tightly bound to wall)而另一种则较松(loosely bound)。花粉管蛋白质不但由花粉管自身合成, 同时还从柱头部份吸收一些成份进行合成。由于花粉管壁和柱头内部有蛋白质, 因此这些蛋白质很可能与识别作用也有很密切的关系(Yang and Tsao 1981)。

除花粉管壁之外, 花粉管内的细胞质的动态和结构近期也有许多研究。譬如利用免疫荧光和速冻干渗(rapid freeze fixation and freeze substitution)(Laucelle *et al* 1987)等技术, 我们已清楚知道在花粉管内除了一般的细胞器之外还有骨架结构(如维管)(Derker *et al* 1985; Pierson *et al* 1986)。花粉管延伸时, 管内的细胞器就沿着不同的骨架通道不断地上下流动。但在靠近花粉管尖端的部位流动的情况就没有这么规则化, 而是偏向于随机性运动。最近Heslop-Harrison和Heslop-Harrison (1987) 更用干涉显微技术观察了花粉管内细胞器和精子的流动方向, 发现花粉管内细胞器和精子的流动情况很不一样; 细胞器可以在不同的通道内(cytoplasmic lanes)流向花粉管尖端或回到花粉内, 但精子的流动方向则只是朝着花粉管的尖端, 而且精子的移动与其他的细胞器的移动是无关连性的。精子的移动($0.89\mu\text{m/s}$)较细胞器($2.10\mu\text{m/s}$ – $2.58\mu\text{m/s}$)缓慢。这说明精子在管内的移动机能与一般的细胞器的移动可能很不一样。但至于精子的移动方式到底是怎样的呢? 暂时还不知道, 有待进一步研究。

但花粉管内在这方面的内部运动并不能充分说明花粉管的延伸机制。而有关这方面

的知识, Reiss所做的一系列有关钙(Ca)在花粉管内的分布和作用的研究很具启发。他发现用 chlorotetracycline (CTC)可以把花粉管内的钙浓度的梯度分布情况表现出来。因为CTC能与钙专一结合产生荧光。从这类实验,他发现钙在花粉管的顶端积聚比较多,而这些积聚很可能是与决定花粉管内的骨架的形成和分布有关。但至于在花粉管内钙的分布又是怎样控制的则还不清楚,但从一些抑制钙通道(calcium channels)形成的实验显示(Reiss 1985),在花粉管内钙的分布可能与钙通道在膜层上的建立和消失有密切的关系。另一方面有实验证据显示除了钙通道之外,钙在花粉管内所起的作用可能与接受钙的蛋白——调钙蛋白(calmodulin)也有关系(Polito 1983),与微丝(actin filament)的活动能力也有关系(Kohno and Shimmen 1987)。因为Kohno和Shimmen指出在花粉管尖端,如钙浓度低,由肌动蛋白微丝(actin)引起的胞质流动便受到抑制。可以说有关钙在花粉管内的作用这方面的研究是方兴未艾,还有许多问题需要解答,如到底钙对保持离子(ion)的浓度起什么作用?与花粉管的极性伸长现象有什么关系?顶端生长以及其他有关花粉管生长现象又有什么关系等?

除钙之外,对花粉管内负责形成壁的高尔基体的作用也有一些研究。研究者发现花粉管的膜层和壁的快速形成(特别是近顶端部位)是与高尔基体不断分生含有膜层物质和壁多糖物质(wall carbohydrates)的小液泡有密切的关系。但控制壁和膜的形成速度与高尔基体则没有关系,因为当他们把花粉管的伸长加以抑制,他们发现高尔基体分生小液泡的速度和数量都不受影响(Picton and Steer 1983)。这类实验更进一步说明细胞内物质是不断地以循环的形式形成和分解着的(recycling)。除高尔基体分生出来的小液泡之外,可能还有一种微粒在花粉内形成,这些微粒被称为P-微粒(P-particles, P代表polysaccharide-rich)(Heslop-Harrison and Heslop-Harrison 1982)。这些微粒主要由大量的果胶物质组成,而且带有负电荷。

参 考 文 献

- [1] 周嫦(1988), 三种植物花粉原生质体的大量分离与初步培养, 《植物学报》, 31, 362~367.
- [2] Derksen, J., E.S. Pierson and J.A. Traas (1985) Microtubules in vegetative and generative cells of pollen tubes. *Eur. J. Cell Biol.* 142~148.
- [3] Heslop-Harrison, J. and Y. Heslop-Harrison (1982) The growth of the grass pollen tube: 1. Characteristics of the polysaccharide particles ("P-particles") associated with apical growth. *Protoplasma* 112: 71~80.
- [4] Heslop-Harrison, J. and Y. Heslop-Harrison (1985) Germination of stress-tolerant Eucalyptus pollen. *J. Cell Sci.* 23:135~157.
- [5] Heslop-Harrison, J. and Y. Heslop-Harrison (1987) An analysis of gamete and organelle movement in the pollen tube of *Secale cereale* L. *Plant Science*. 51: 203~213.
- [6] Iwanami, Y., T. Sasakuma, Y. Yamada (1988) Pollen. Springer Verlag.
- [7] Keri, C. (1988) Apertural development of pollen grains of *Cearkia elegans*, *Epilobium angustifolium* and *Gedelia purpurea* (Onagraceae). Poster-7th International Polynological Congress, Brisbane, Australia.
- [8] Kohno, T., and T. Shimmen (1987) Ca^{2+} -induced fragmentation of actin filaments in pollen tubes. *Protoplasma* 141: 177~179.
- [9] Laucell, S.A., M. Cresti and P.K. Hepler (1987) Ultrastructure of the cytoskeleton in freeze-substituted pollen tubes of *Nicotiana glauca*. *Protoplasma* 140: 141~150.
- [10] Li, Y.-Q. and H.F. Linskens (1983) Wall-bound proteins of pollen tubes after self-and cross-pollination in *Lilium longiflorum*. *Theor. Appl. Genet.* 67: 11~16.