

植物生理 生化进展

第四期

北京植物生理学会 编辑

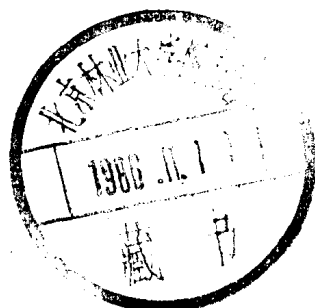
科学出版社

植物生理生化进展

第四期

北京植物生理学会 编辑

130450



372042



北林图 A00046440

科学出版社

1986

内 容 简 介

本期一共选编了 13 篇综合评论。主要介绍国内外植物生理学和植物生物化学的研究动态及其重要成果。本期介绍了植物细胞骨架中的成分——微管和微丝的结构及其功能以及高等植物原生质体培养及其有关的生理学研究进展等;在水分生理方面介绍了植物水分关系、水分胁迫和气孔运动以及植物渗透调节等;在植物生长物质方面介绍了多胺的生物学作用及高等植物中精氨酸脱羧酶的调节及细胞分裂素、乙烯等;在酶学方面介绍了磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶和硝酸还原酶;在种子生理方面提出了种子活力的概念并论述其原理及其应用;还介绍了电致质子(H^+)泵和 ATP 酶以及辐射生物学方面的综述文章。

本书可供农业、植物生理学工作者及大专院校有关师生参考。

主编: 吴湘钰 副主编: 黄宗甄
委员: 何笃修 李杰芬 祝宗岭 赵微平
施定基 郝迺斌 梁淑文

植物生理生化进展

第 四 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

*

1986 年 10 月 第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1986 年 10 月 第一次印刷 印张: 14

印数: 0001—1,850 字数: 322,000

统一书号: 13031·3317

本社书号: 4467·13—10

定价: 3.30 元

目 录

微管和微丝·····	阎龙飞 (1)
植物原生质体培养研究的进展·····	许智宏 (15)
植物水分关系的研究进展·····	樊梦康 (32)
水分胁迫和植物的气孔运动·····	汤章城 (43)
植物渗透调节及其遗传工程的研究·····	汤章城 (51)
多胺的生物学作用以及高等植物中精氨酸脱羧酶的调节·····	戴尧仁 (61)
细胞分裂素·····	陶国清 章一安 (74)
乙烯生物合成的调节及其应用·····	陈虎保 朱蕙香 (99)
磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶·····	冯福生 (111)
硝酸还原酶·····	赵文恩 (122)
种子活力的原理及其应用·····	郑光华 (154)
电致质子 (H^+) 泵、ATP 酶和离子吸收·····	赵微平 (180)
辐射对植物细胞 DNA 的损伤和修复·····	顾瑞琦 (200)

微管与微丝

阎 隆 飞

(北京农业大学生物学院)

运动是一切细胞的基本功能。不论植物或动物细胞中都进行着各种运动,在植物界,如车轴藻 (*Nitella*)、雄蕊毛和根毛中的细胞质流动,粘菌的穿梭运动 (shuttle movement) 和变形虫运动,以及许多单细胞绿藻(如衣藻 *Chlamydomonas*) 的鞭毛或纤毛的运动都是常见的细胞运动。此外,细胞的分裂包括有丝分裂 (mitosis) 和胞质分裂 (cytokinesis), 细胞的吞噬作用 (phagocytosis) 也是细胞运动的明显表现。

由于电子显微镜技术、免疫化学技术及生化技术的进展,现在我们认识到在细胞质中除含有各种细胞器如线粒体、叶绿体、核糖体、微体、高尔基体等以外,在细胞质的基本物质中还含有一些丝状物质,构成细胞骨架 (cytoskeleton)。在细胞骨架中至少有三种成分即微管 (microtubule)、微丝 (microfilament) 和中间丝 (intermediate filament), 它们构成一个网状结构。微管和微丝使细胞保持其特殊的形状,并使细胞能够运动。

近二十年来细胞运动的研究在生物学中受到很大的重视,自 1961 年以来已举行过 13 次关于细胞运动或收缩蛋白的国际学术讨论会,近年在植物方面也普遍发现微管和微丝的存在,1979 年在加拿大举行过植物收缩蛋白的学术会议。细胞运动的研究今后将在生物学的许多方面取得突破性的进展。在本文中我们主要讨论微管和微丝的结构以及它们在细胞骨架和细胞运动方面的功能。

一、微管

1946 年 Jakus 及 Hall 用电子显微镜在草履虫 (*Paramecium*) 的纤毛中发现一种直径均一的管状结构。1963 年 Ledbetter 及 Porter 在植物细胞中观察到一种微小的管状结构。同年 Slautterback 在水螅 (*Hydra*) 的细胞中也看到这种管状结构。他们将这种管状结构命名为微管。以后在所有研究过的植物和动物细胞中都发现有微管存在。现在人们认为微管在细胞的形状、运动和形态建成 (morphogenesis) 等方面都起着重要的作用。

1. 微管的形态和结构

微管是中空的管状结构。横切面呈圆形,直径约为 24nm、管壁厚 5nm、中央的空腔直径约 15nm。在大多数细胞中微管只有几 μm 长,但在一些特化的细胞中,如动物中枢神经系统的运动神经原,它们可以长达数厘米。

在微管的纵切面上通常可以看到两条平行的电子密集的线。微管为长而具有刚性的结构,通常是直的,但有时成弧形(图 1)。

细胞中微管的存在可以用透射电子显微镜 (TEM) 进行观察。先将样品用戊二醛固定制成超薄切片。此外也可以用荧光抗体技术进行研究。先将纯化的微管蛋白注射家兔, 制备抗体, 再将抗体与一种荧光染料如荧光素 (Fluorescein) 结合, 然后加到经过固定并经丙酮提取的细胞上, 在荧光显微镜下观察, 可以看到真核细胞中分布着大量微管。

1963 年 Ledbetter 及 Porter 用侧柏 (*Juniperus*) 为材料观察薄壁细胞中的微管, 其横切面是由许多外形为圆形的亚单位组成。这些亚单位从一个中心至另一个中心的距离为 4.5nm。以后证明横切面上亚单位的数目为 13 个。Tilney 等人 (1973) 证明在广泛的物种中从原生动物到鸟类的微管横切面都有 13 个亚单位。用负染法可以证明微管的壁是由直线排列的原丝 (protofilament) 组成。原丝的直径约为 4—5nm, 微管的形状好似由一串串珠子编成的。

2. 微管的生物化学

首先从纤毛及鞭毛的外围微管中提取组成微管的蛋白, 主要得到一种蛋白质, 其沉降系数为 5S, 分子量为 110,000。如果将这种蛋白质在变性剂胍溶液中使之变性, 则其 S 值及分子量均减少一半, 表明这个分子是以二聚体方式存在, 即由两个单体组成, 每个单体的分子量为 55,000。这个结构相当于用负染法观察到微管壁上具有 4—5nm 的亚单位。根据氨基酸分析, 证明从纤毛和鞭毛外围得到的蛋白质是微管所专有的蛋白, 定名为微管蛋白 (Tubulin)。

早期用 SDS 聚丙烯酰胺凝胶电泳研究四膜虫 (*Tetrahymena*) 纤毛的外围蛋白, 结果得到一条区带。如果仅用少量蛋白质加到凝胶上, 则可得到距离很近的两条带。起初认为它们分别是外围蛋白的微管 A 和微管 B, 后来发现这种解释不正确。因为从四膜虫的细胞质中得到的微管蛋白也分为两条带。这表明微管都是由两种不同的亚基聚合起来的。许多学者都证明不同来源的微管蛋白电泳后都分成两条带, 泳动慢的带称为 α -微管蛋白 (α -tubulin), 分子量为 56,000; 泳动快的带称为 β -微管蛋白 (β -tubulin), 分子量为 53,000。二者的比例为 1:1 (图 2)。用胰蛋白酶水解得到的肽谱及氨基酸分析表明这两种亚基在结构上是不同的。由于微管二聚体是由不同的亚基组成, 故可称之为 α, β 二聚体。

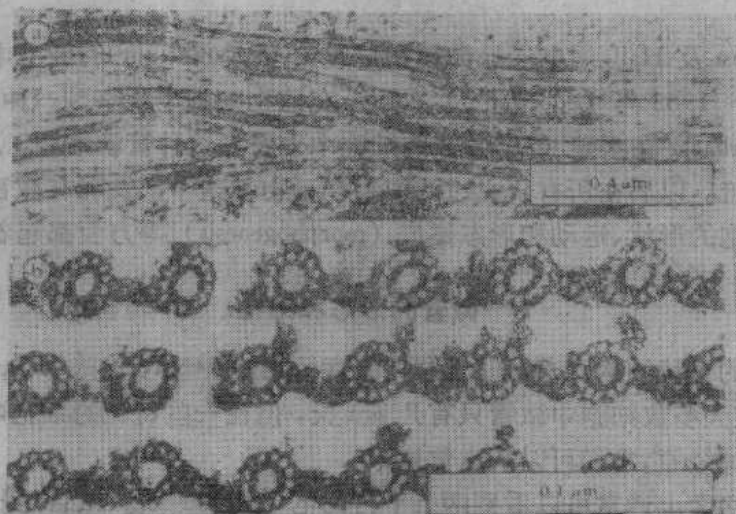


图1 电子显微镜下的微管 (a) 纵切面, (b) 横切面。

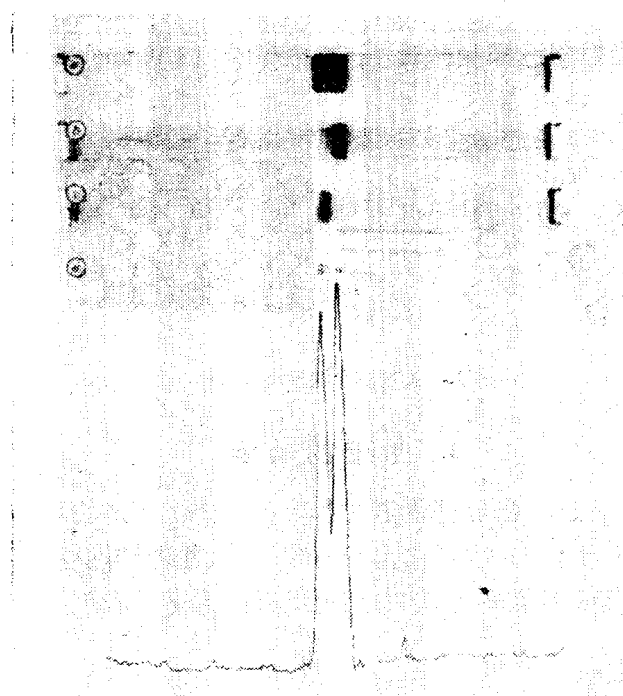
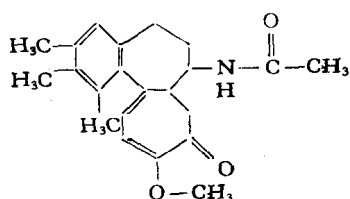


图2 微管蛋白的聚丙烯酰胺凝胶电泳
(a) 纯化的微管蛋白分成两个相距很近的带,(b)、(c) 分别为 α 微管蛋白及 β 微管蛋白,
(d) 为凝胶(a)的光密度扫描图。

微管蛋白能与三磷酸鸟苷(如 GTP)、磷酸及氨基酸等结合。微管蛋白还能与植物碱秋水仙碱(colchicine)及长春花碱(vinblastine)结合。微管蛋白与秋水仙碱结合后即阻止微管蛋白聚合成微管。正分裂的细胞如果用秋水仙碱处理,细胞的有丝分裂即停顿在分裂的中期(metaphase),染色体不能向两极移动。于是细胞中的染色体数目增加一倍。因此,利用秋水仙碱处理正在分裂的植物细胞,即可得到多倍体植物(polyploid plants)。



秋水仙碱的结构式

各种动植物中的微管蛋白都具有极其相似的物理化学性质。所有已分离得到的微管蛋白都有相同的分子量及电泳迁移率。海胆及鸡胚脑的 α 、 β 微管蛋白的氨基酸顺序的研究表明,在N末端的前25个氨基酸残基顺序都没有区别。用荧光抗体技术研究种属差别极大的生物,从哺乳动物到海胆、单细胞衣藻(*Chlamydomonas*)及盘基网柄菌(*Dictyostelium discoideum*)等,它们的微管蛋白都相同。

在活细胞中微管蛋白可以聚合成微管,有时微管又可以解聚形成微管蛋白。这种聚合和解聚是经常发生的。了解清楚这种聚合和解聚的控制过程对认识许多细胞的生命过程是很重要的。

如果条件合适,微管蛋白二聚体即聚合成微管。促进微管蛋白聚合的条件是: pH 微

酸性(6.6—6.7),存在 GTP、 Mg^{2+} 离子和生理温度(37°C)。温度降至 0°C,即迅速解聚。较高浓度的 Ca^{2+} 离子能强烈地抑制微管蛋白的聚合(1.0mmol/L可降低聚合反应的 50%)(图 3)。

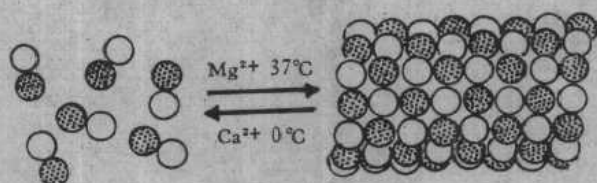


图 3 微管蛋白的聚合与解聚

3. 微管的功能

微管在细胞的生命活动中担负着重要的作用。主要有下述的生物学功能:(1)作为细胞骨架、维持细胞的形状;(2)控制细胞产物的分泌、建造细胞壁;(3)细胞分裂时控制染色体的运动;(4)构成纤毛及鞭毛,作为细胞运动的器官。我们在下面分别加以叙述。

(1) 维持细胞的形状

微管是细胞的骨架,动物细胞及某些低等细胞在缺少坚硬的细胞壁时仍然可以保持非圆球的形状。电子显微镜的研究表明,在这些不对称的细胞中存在大量微管(图 4)。细胞的不对称性与其中存在微管是相关的。这可以用血液中的红细胞证明。红细胞是双凹圆盘状,中央部分较薄,边缘部分较厚。如果用秋水仙碱或低温处理这些细胞,使其中的微管蛋白不能聚合成微管,则它即成圆球的形状。一种单细胞棕鞭藻(*Ochromonas*)没有细胞壁,但仍然具有特殊的梨形。这种形状是靠微管维持的。如果用秋水仙碱处理,使微管不能聚合,结果就使细胞失去不对称的形状,变成圆球形。如果去掉秋水仙碱,它又可以恢复正常的形状。由此可见微管在细胞中担负骨架的作用。

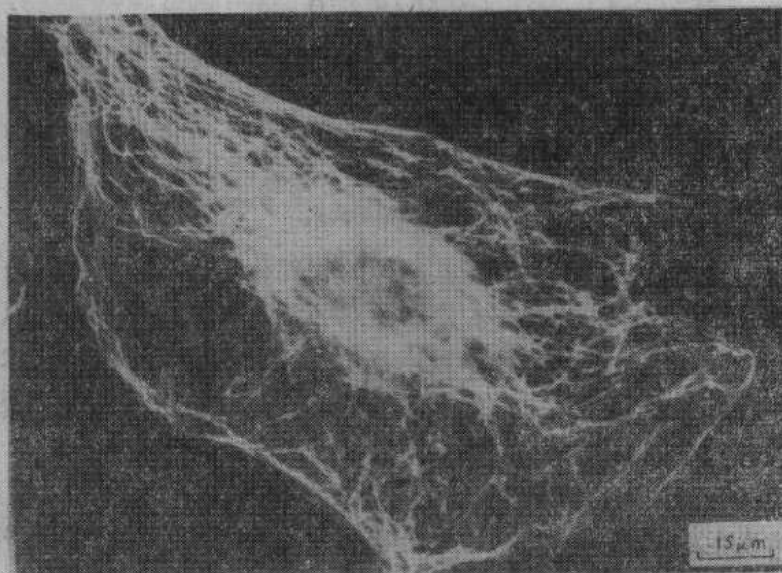


图 4 用荧光免疫技术见到的细胞中微管的分布
微管好似由核区放射出的细丝的密网(从 K. Weber, 1977)

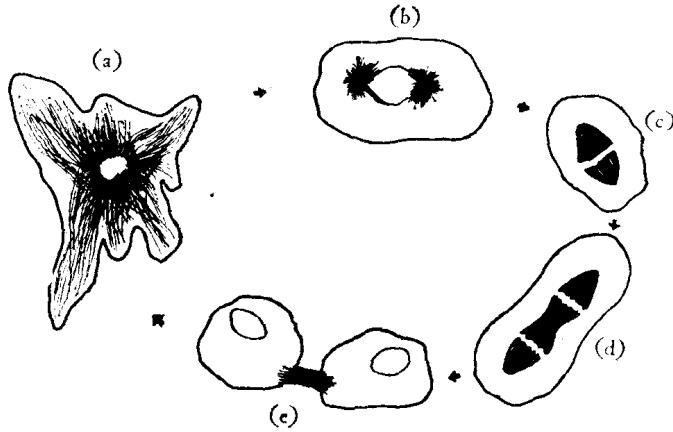


图5 在细胞周期中微管的动态
(a) 分裂间期,微管在胞质中形成网状。在(b)初期(c)中期(d)后期中荧光与纺锤体微管结合在一起。
(e) 细胞分裂为二,二细胞间只有一荧光桥可见。

(2) 控制细胞壁的形成

1963年 Ledbetter 与 Porter 在植物细胞的皮质中发现微管,这些微管与邻近细胞壁的纤维素微纤维平行排列。由此人们认为微管可能控制细胞壁的形成。微管与纤维素的合成本身无关。例如在花粉管及根毛中虽然不存在微管,细胞壁仍然可以形成。然而细胞质中的微管的取向则决定胞壁中纤维素微纤维的取向。利用秋水仙碱所进行的研究可以证明这种看法。经过秋水仙碱处理的车轴藻的细胞变成圆球形,同时其胞壁也变成由不规则取向的纤维素微纤维构成。如用秋水仙碱处理根尖,细胞即膨大,用电子显微镜证明其中的皮层中的微管受到破坏。这些研究表明,微管决定着胞壁中纤维素微纤维的取向。在洋紫苏 (*Coleus*) 受伤的导管分子中次生壁沿着初生壁以不连续的带状沉积。微管位于初生壁加厚处,而用秋水仙碱处理的洋紫苏的受伤导管分子中不存在微管,在初生壁上均匀涂上一层次生壁。由此可见微管决定木质部分子中次生壁的带状形式。至于微管如何决定纤维素微纤维的取向,则是一个尚未解决的问题。

(3) 控制有丝分裂时染色体的运动

过去细胞学家对有丝分裂 (Mitosis) 的过程做过大量的描述,但是染色体如何运动到两极的机理则一直不清楚。自从发现秋水仙素能破坏微管并停止染色体的运动之后,即认为微管与有丝分裂有直接的关系。

在细胞质中纺锤体的形成是与核中前期染色体同时出现的。在中心粒 (centriole) 上出现微管,中心粒向细胞核的两极移动,可能即由于微管的生长。当前期结束时,核膜破裂使核质与细胞质混合,微管就穿过完全成形的染色体。这时微管在染色体的动粒上聚合成动粒微管 (kinetochore microtubule)。有些微管从一极直通到另一极,称为极间微管 (interpolar microtubule)。还有一些微管连到两极上称为极微管 (polar microtubule)。这时纺锤体即完全形成。染色体排列在赤道板上,成为以后中期运动时的起始线。每个染色单体的动粒即朝向两极(图5,6)。

关于有丝分裂的机理目前主要有两种模型。第一个认为染色体运动是由于组成纺锤



体丝的微管的解聚产生的。第二种认为是由于肌动蛋白肌球蛋白的相互作用使染色体运动。后者将在下节讨论。

目前的研究集中于后期,这期包括两个阶段:一、染色体向两极移动;二、纺锤体伸长使两极分开,同时使染色体分开。前者是连接染色体与极的微管(动粒微管)缩短,而后者需要极间微管的伸长。

井上(Inoue)早在1953年用偏光显微镜证明植物和动物细胞的纺锤体中存在丝状成分,并且有双折射现象(birefringence)。井上及Ritter(1975)认为微管的解聚是推动染色体运动的力量。逐步去掉微管上的亚基(微管蛋白)可以使微管缩短。动粒微管的解聚使微管缩短,从而使染色体移向两极。如用秋水仙碱处理细胞,使微管解聚,染色体即移动。当将细胞放回到正常条件下,纺锤体重新形成,染色体又回到赤道板的原来位置上。不论天然的或人工诱导的情况,染色体的运动都直接与组成纺锤丝的微管的解聚成正相关。因此他们认为微管的解聚是推动染色体运动的动力。

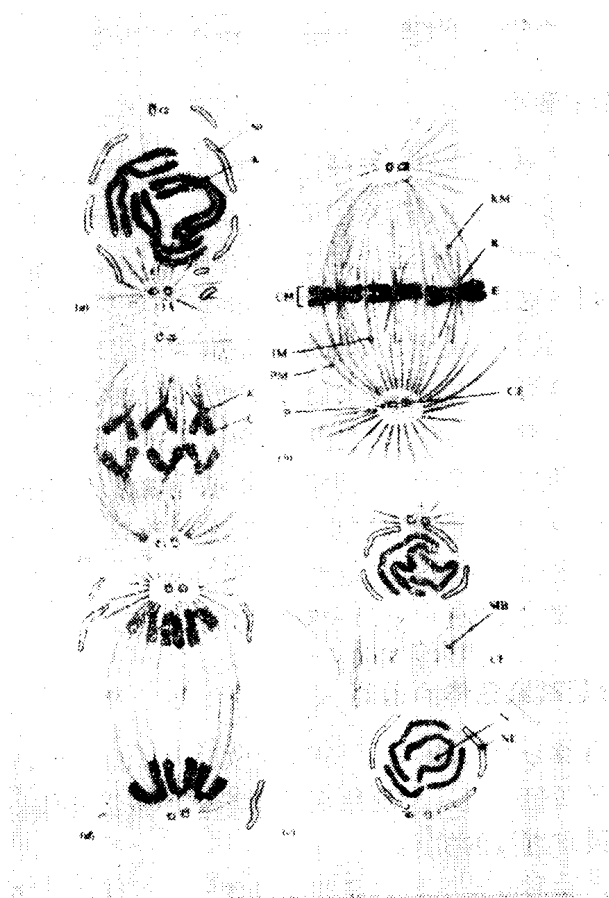


图6 有丝分裂示意图

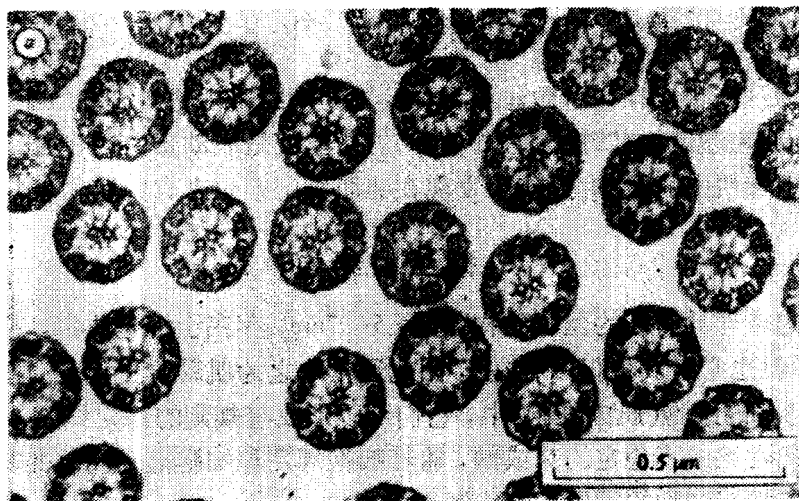
(a) 前期, (b) 中期, (c) 后期, (d) 及 (e) 末期 NE 核膜, K 动粒, CH 中期染色体, E 赤道板, C 染色粒, IM 极间微管, PM 极微管, KM 动粒微管, CE 中心粒, CF 分裂沟 N 核仁。

(4) 纤毛及鞭毛的运动

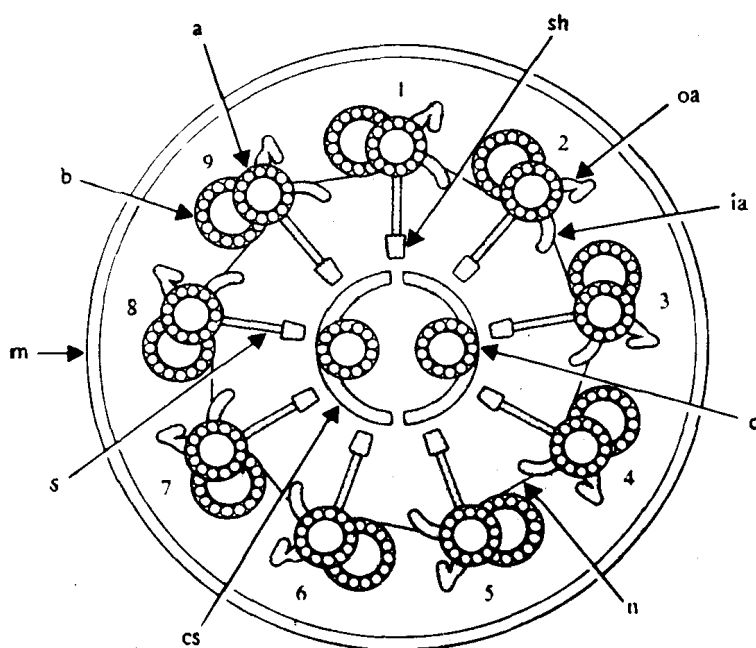
动物及植物的纤毛和鞭毛是细胞表面上突起的特化的结构,使这些细胞能够运动,如衣藻的鞭毛、精子的鞭毛和草履虫的纤毛等。这两类细胞器(鞭毛和纤毛)的形态虽然不同,但是结构上基本相同。它们很容易从细胞上脱落下来,有时强烈振荡细胞的悬浮液

(如衣藻)即可得到大量纤毛或鞭毛。因此研究其结构及化学组分是相当容易的。

纤毛或鞭毛都是由一束纤维丝被一层膜包围,这层膜与细胞的质膜相连通,其中的纤维丝就是微管。周围有9对微管包围着中心2个单的微管,这种排列称为9+2结构。两个中央的微管直径为24nm,而9对外层的微管每对大小为 $37 \times 25\text{nm}$ 。外围的微管每对包含一个亚纤丝 A(subfiber A) 及一个亚纤丝 B(subfiber B)。从亚纤丝 A上伸出两个臂(Arms),所有的臂都朝着同一方向。用去污剂及高浓度盐溶液处理纤毛可以使这些臂脱落下来(图7)。



A



B

图7 纤毛的横切面(A)鞭毛或纤毛横切面示意图(B)
(m)膜,(a)、(b)外层微管,(oa)(ia)臂,(c)中央的微管。

微管的臂是由力蛋白(dynein)组成的。用SDS聚丙烯酰胺凝胶电泳研究鞭毛的成分,可以得到20—30个多肽区带,其中有两个为 α 微管蛋白及 β 微管蛋白,另一个为分子

量很高的力蛋白($>300,000$)。力蛋白是一种酶,具有 ATP 酶的活性。力蛋白有两种同功酶,即力蛋白 1 和力蛋白 2。

实验证明力蛋白通过它的 ATP 酶活性在鞭毛和纤毛的运动中起着重要作用。力蛋白可以使相邻的微管进行滑动,从而使鞭毛局部弯曲,发生运动。从动物的研究表明,由于遗传缺陷而不育的雄性细胞是由于缺乏力蛋白因而精子的鞭毛不能运动所致。这对研究植物的雄性不育问题可能也很有意义。

二、微 丝

动物和植物细胞普遍存在着微丝。脊椎动物的横纹肌由粗丝和细丝组成。细丝含有肌动蛋白(actin),粗丝含有肌球蛋白(myosin)。微丝就是肌动蛋白,肌动蛋白和肌球蛋白的相对滑动就引起肌肉的收缩。近年来发现在非肌细胞中也含有由肌动蛋白组成的微丝。

1. 微丝的结构

真核细胞的微丝具有长的丝状结构,直径 5—7nm,存在于细胞质中,它们主要是由肌动蛋白组成(但也常有其他蛋白存在),因此通常称之为肌动蛋白丝。微丝可以成束存在,而在高度特化的细胞(肌肉细胞)中,它们可以形成有规则的稳定结构(粗丝、细丝)。在非肌细胞中通常组成不稳定的束或网,随着细胞周期和细胞运动而改变其形状。非肌细胞的微丝能够根据细胞的需要聚合或解聚。

细胞中微丝的形态可以用荧光抗体技术进行研究,用纯化的肌动蛋白作抗原制备抗体,将抗体与荧光素结合后,在荧光显微镜下可以看到细胞质中布满网状的微丝。

2. 微丝的生物化学

微丝是动物和植物细胞中广泛存在的收缩蛋白(contractile proteins),它既可以可溶解的单体 G-肌动蛋白存在,又可以聚合成纤维状的 F-肌动蛋白。在变形虫、巨噬细胞和血小板中肌动蛋白是细胞中的主要蛋白质,占总蛋白含量的 20—30%。在其他运动较弱的细胞中,它只占总蛋白的 1—2%。但是这仍然是很显著的,因为在真核细胞中同时存在着数千种不同的蛋白质。

所有已研究过的肌动蛋白都有极相似的分子量(即 42,000)、电泳迁移率、氨基酸组分(均含有稀有的氨基酸 N-甲基组氨酸)及形成多聚物的能力。

在离子强度低的溶液中肌动蛋白为球状的单体,称为 G-肌动蛋白(G-actin)。当离子强度增加,则 G-肌动蛋白即聚合成纤维状,称为 F-肌动蛋白(F-actin)。F-肌动蛋白纤维在电子显微镜下好似两串珠子彼此缠绕在一起。F-肌动蛋白是肌动蛋白单体的螺旋,螺旋的直径约为 7nm,经过 36nm 螺旋重复一次。

在肌动蛋白溶液中加入肌球蛋白溶液即产生一种复合物称为肌动球蛋白(actomyosin)。这种溶液有很高的粘度。Szent-Györgyi (1940) 证明形成肌动球蛋白时粘度增加,加 ATP 后粘度即下降。这表明 ATP 将肌动球蛋白解离为肌动蛋白和肌球蛋白。

肌动蛋白可以和许多种蛋白质结合,其中最主要的是肌球蛋白(myosin),在肌肉细胞中肌球蛋白的结构和性质了解得最多,而在非肌细胞中了解很少。肌球蛋白具有 ATP 酶

的作用,能水解 ATP, 将化学能转变成机械能。肌球蛋白的 ATP 酶活性能被肌动蛋白激活。

肌球蛋白是一个很大的分子,分子量为 460,000,它是 6 条多肽链组成的,其中两条分子量各为 200,000,称为重链,4 条较小,分子量为 20000 左右,称为轻链。电子显微照相表明,肌球蛋白由两个头部的球状部分和一个长的棒状部分组成。棒状部分由双股的 α -螺旋构成,在棒状部分的一端是两个头部,每个头部又含有与肌动蛋白结合的部位及 ATP 酶部位(图 8)。在土壤中的棘变形虫 (*Acanthamoeba Castellani*) 中的肌球蛋白的结构比较特殊,它只含有一条重链(分子量约为 140,000)和两条轻链(分子量分别为 14,000 及 16,000)。

用胰蛋白酶水解肌球蛋白可以产生两部分,一个为轻酶解肌球蛋白 (LMM),另一个为重酶解肌球蛋白 (HMM)。

轻酶解肌球蛋白缺乏 ATP 酶活性,不能与肌动蛋白结合。重酶解肌球蛋白能催化 ATP 的水解,并能与肌动蛋白结合。当重酶解肌球蛋白与肌动蛋白结合后,用乙酸双氧铀负染,在电子显微镜下可以看到在微丝上形成带有箭头状的装饰。微丝上的箭头都朝同一方向,这是鉴定微丝的重要方法(图10)。

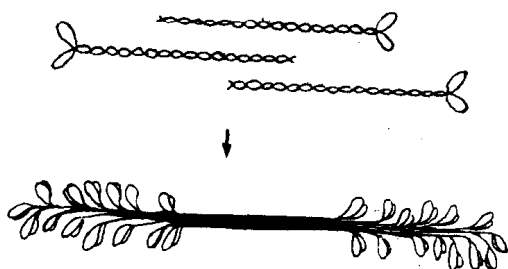


图 8 肌球蛋白分子及其聚合成的粗丝

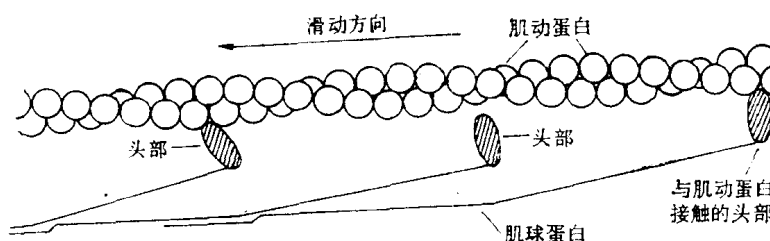


图 9 肌动蛋白丝及其与肌球蛋白连结的示意图

细胞松弛素 B (cytochalasin B, 简称 CB) 是一种真菌的生物碱,它能改变真核细胞的形状并抑制其运动。受精卵的分裂能被细胞松弛素 B 抑制。电子显微镜的研究表明细胞松弛素 B 作用于微丝上,如果用这种生物碱处理细胞,微丝即行消失。它作用于肌动蛋白微丝的一端,抑制肌动蛋白的聚合作用。

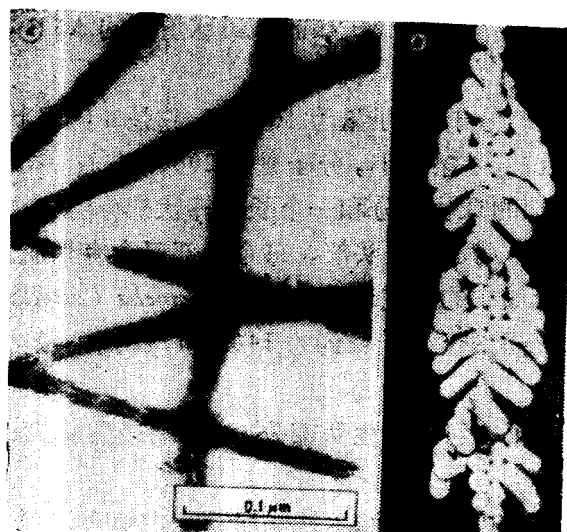
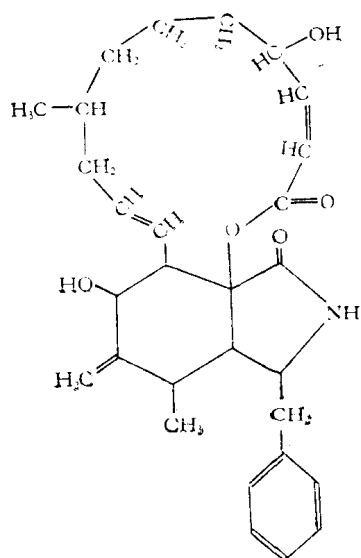


图 10 重酶解肌球蛋白装饰的肌动蛋白微丝 (a) 负染示箭头状装饰, (b) 三维模型 (从 Huxley 1970)。

3. 微丝的功能

在肌肉细胞中微丝(肌动蛋白)与肌球蛋白以及原肌球蛋白 (tropomyosin) 和肌钙蛋白 (troponin) 构成一个肌动蛋白-肌球蛋白系统,通过肌动蛋白与肌球蛋白的相互滑动,使肌肉进行收缩 (图 9, 11)。在非肌细胞中也普遍存在微丝,它的功能主要有两种: 一种是执行细胞骨架的作用,用微丝提供一种刚性的支持物,帮助细胞保持一定的形状;另一种功能是进行运动,如有丝分裂时染色体的运动、胞质分裂、变形虫运动、细胞质流动、细胞器的运动以及吞噬作用等。下面我们主要讨论微丝在细胞运动中的作用。



细胞松弛素 B

(1) 有丝分裂时染色体的运动

虽然有许多学者认为有丝分裂时染色体的运动主要是靠微管的解聚或相互滑动,但是另外一些人认为微丝起着主要推动作用,而微管只是一种结构成分。在纺锤体上除去

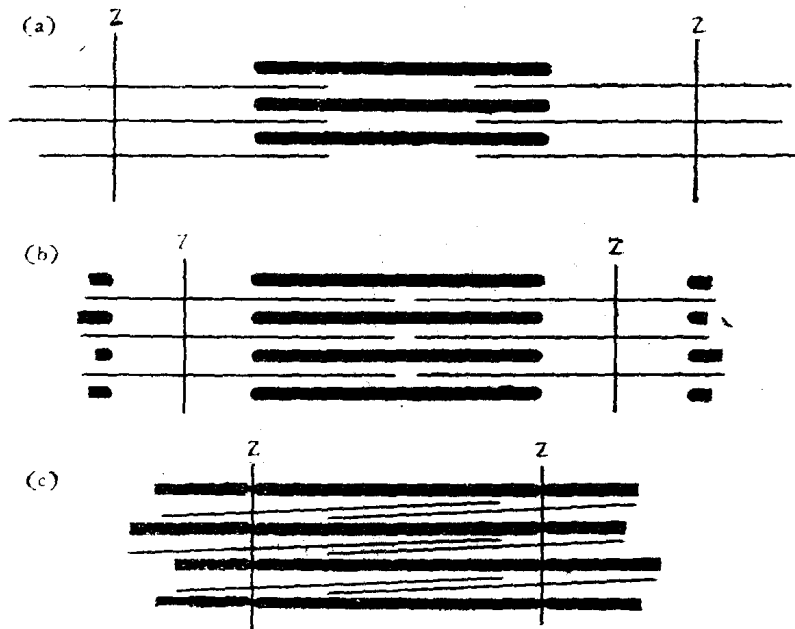


图 11 肌肉收缩时粗丝与细丝的相对滑动
(a) 肌肉舒张时的状态, (b) (c) 肌肉收缩时的状态。

存在微管外还存在着由肌动蛋白组成的微丝。Behnke、Forer 及 Emmersen (1971) 用甘

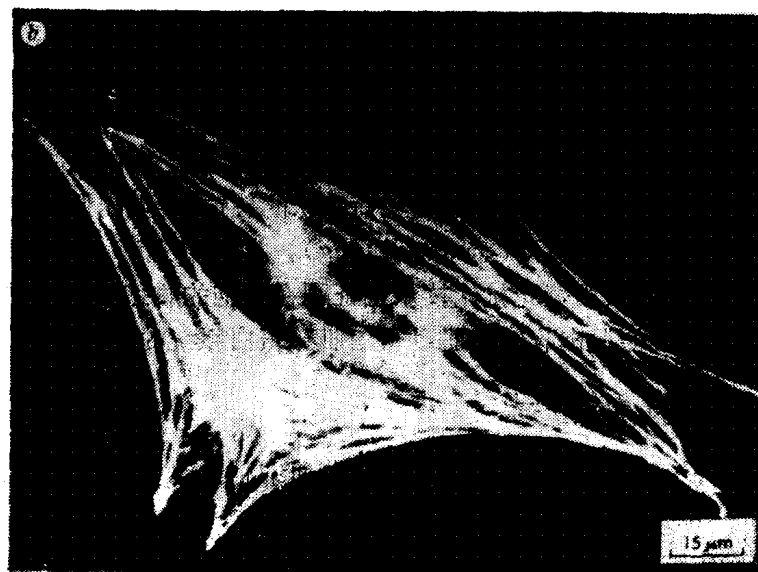


图 12 用荧光免疫见到的细胞中微丝的分布 (从 K. Weber 1977)

油和重酶解肌球蛋白 (HMM) 处理正在进行有丝分裂的纺锤丝, 微丝被特有的箭头所装饰, 证明纺锤体上存在微丝。以后 Cande, Lazarides 及 McIntosh (1977) 用荧光抗体技术研究哺乳动物的纺锤体, 在分裂的中期从染色体到两极及动粒部分有强烈的荧光, 而在后期当染色体分离, 发荧光的微丝也缩短。由此可见微丝确实是有丝分裂的纺锤体的结构成分。在纺锤体中存在肌球蛋白可能是更有说服力的证据。Fujiwara 及 Pollard (1976) 研究肌球蛋白在纺锤体中的分布, 他们观察到在分裂的间期和初期, 整个细胞质发生强烈荧光, 而在中期和后期荧光虽然弱些, 但集中于纺锤体上, 特别是从两极到染色体之间的

细丝上。这个结果与用荧光抗体研究肌动蛋白的结果一致(图 12, 13)。

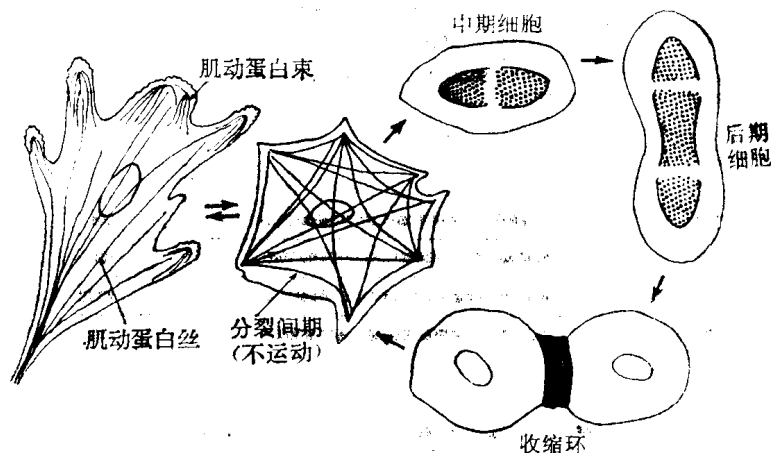


图 13 在细胞周期中微丝荧光的动态

(2) 胞质分裂

在有丝分裂完成前(通常在末期之初),正分裂的细胞还要进行另一系列的形态变化,将母细胞的细胞质以及细胞器等分为两份,形成两个子细胞,这个过程称为胞质分裂(cytokinesis)。植物细胞细胞质的分裂是通过形成一个成膜体(phragmoplast),一系列囊泡排列在细胞的中央,囊泡连接起来,形成一个新细胞壁。而动物细胞则在细胞的赤道板处质膜收缩,称为卵裂沟(cleavage furrow),逐渐收缩使细胞一分为二。

在电子显微镜下观察卵裂沟下面的细胞质,其中有大量直径为 5—7nm 的细丝,形成一个宽约 10—15 μ m 的环带,这些细丝存在于细胞膜下与卵裂沟平行的地方。如用重酶解肌球蛋白(HMM)处理,则这些细丝即出现箭头状的装饰,表现出肌动蛋白的特征。这是胞质分裂的动力,称为收缩环(contractile ring)。收缩环逐渐缩小体积,表示微丝在不断地进行解聚作用。近来用荧光抗体技术也证明在细胞的收缩环处存在有肌球蛋白。因此,胞质分裂是由于类似肌肉收缩的肌动蛋白肌球蛋白系统的滑动而实现的。

(3) 细胞质流动及变形虫运动

微丝除去在肌肉细胞中担负收缩运动外,在非肌细胞中也执行运动的功能,如细胞质流动(cytoplasmic streaming)及变形虫运动(amoeboid movement)。例如在车轴藻及轮藻(chara)等细胞中细胞质经常不断地进行流动。现在已经充分证明这种细胞质流动是依靠微丝的作用。Palevitz, Ash 及 Hepler (1974) 用重酶解肌球蛋白(HMM)处理车轴藻的细胞质,进行负染后在电子显微镜下观察,在许多细丝上出现箭头状装饰。如果用 HMM 处理后再加 ATP,则箭头即行消失。这充分证实车轴藻细胞质存在肌动蛋白。同年 Williamson 用轮藻作材料进行研究得到相同的结果。以后 Kato 及 Tonomura (1977) 又从车轴藻细胞中分离得到肌球蛋白。Allen (1974) 用激光束在车轴藻的细胞壁上打穿一个小孔,作为窗户,通过它用显微电影机拍摄细胞质的流动,可以生动地看到在细胞质中叶绿体随微丝的运动而流动的情况。

粘菌(*Physarum polycephalum*)的原质团中的细胞质也不断地进行活跃的流动。

Loewy 早在 1952 年即证明其中存在肌动球蛋白,他是研究非肌细胞中收缩蛋白的最早的学者。Hatano (1966) 从粘菌中分离得到肌动蛋白,证明它与肌肉中的肌动蛋白相似。Woolley (1972) 证明另一种细胞粘菌盘基网柄菌 (*Dictyostelium discoideum*) 中存在肌动蛋白。Pollard 及 Korn (1973) 从一种大的土壤变形虫棘变形虫 (*Acanthamoeba*) 中分离得到肌动蛋白和肌球蛋白。这些研究证明粘菌和变形虫中的原生质环流或变形虫运动都是由肌动蛋白分子和肌球蛋白分子相互滑动的结果。

在高等植物中也存在着肌动蛋白和肌球蛋白。我们 (1963) 从烟草叶片的维管束细胞中分离出肌动球蛋白。Condeelis (1974) 证明孤挺花 (*Amaryllis*) 的花粉管和原生质体中存在肌动蛋白。Forer 和 Jackson (1975) 从网球花 (*Haemanthus*) 的胚乳细胞中分离得到肌动蛋白,并认为它与染色体的运动有关系。Ilker, Breidenbach 及 Murphy (1979) 从小麦幼芽中分离得到肌动蛋白, Metcalf, Szabo, Schubert 及 Wang (1980) 用免疫化学方法证明大豆幼苗中存在肌动蛋白。Vahey 及 Scordilis (1980, 1982) 从番茄果肉中分离得到肌动蛋白和肌球蛋白。最近我们从玉米幼苗的线粒体中分离出肌动蛋白。

由此可见,在高等植物中也普遍存在肌动蛋白和肌球蛋白,而这些蛋白在细胞质流动、染色体运动以及细胞器的运动等方面起着重要的作用。

从上述简要的介绍可以看出微管和微丝在动植物细胞中是普遍存在的。它们作为细胞的基本物质,一方面担负细胞骨架的作用,另一方面作为细胞运动的分子基础,使得细胞中的各种运动如染色体的运动、细胞质流动(图 14)、变形虫运动等成为可能。细胞运动在动植物的生命活动中都起着重要作用,例如受精过程就包含一系列运动在内,如精子的运动、受精卵有丝分裂时染色体的运动以及胞质分裂等。在植物体内物质的运输,特别是有机物的运输也是一个运动过程。姜成后等(1973)研究植物衰老叶片中原生质的撤退过程就是由于原生质流动,其中包括核物质穿壁运动。他们认为有机物运输也是由微丝推动细胞质流动而实现的。

由此可见,研究细胞中的微管和微丝以及它们的运动对我们深入了解动植物的生命活动是有重要意义的。

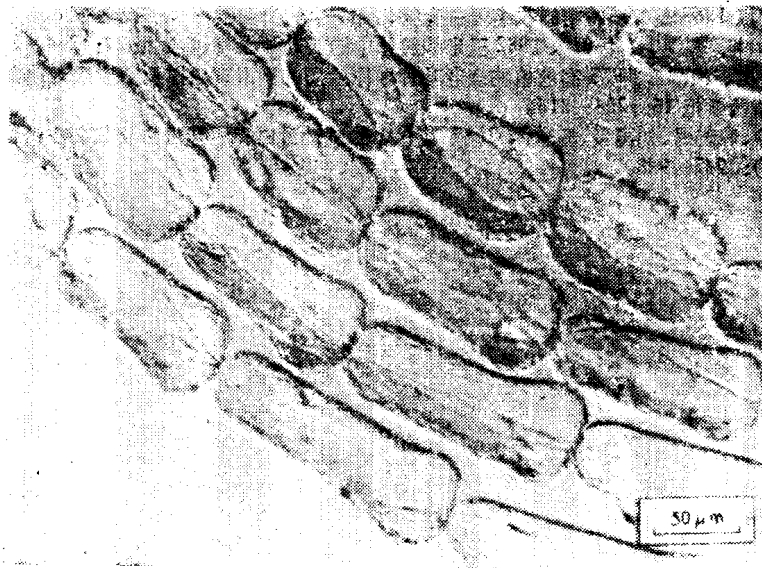


图 14 紫鸭跖草 (*Tradescantia*) 雄蕊毛细胞的细胞质流动