

植物个体发育中同化物的保持 与细胞内含物的再利用

娄成后

(北京农业大学植物生理室)

〔摘要〕 植物无限的尖端生长与躯体的扩大,以及生殖器官与繁殖器官的形成,经常是在新老器官间推陈出新来完成的;而且植物可以把毕生同化的物质精华保持在生活细胞内,并反复加以利用。因此,植物生长所需的营养来自两个方面:既有当时根和叶经营的同化物,还需要细胞内长期保持的精华,其中特别重要的是细胞分生期原生质合成中必需的N、P和K等元素有机复合物。离体的蒜薹在长期储藏中,顶端珠蒜的形成所需的全部给养都是从蒜薹的细胞内含物自下而上逐步地奉献来的。蒜薹中的乾物质、水分、N和P是按照原比例地转移,相关系数(r)高达0.95(除了K略低些)。源端蒜薹组织逐渐解体与萎缩,细胞内含物不仅抗浓淡陡度,而且同步地通过维管系统运送到库端,其机理和通行的压—流运输学说完全背道而驰。另外,在小麦卵受精前后,胚囊与珠心中间营养物质的加工与细胞间的转移乃是靠多层哺育组织(珠心、反足、胚乳)的依次生成并随即消亡,以解体的原生质团块的胞间运动和悬液的流动来完成。

一、绿色植物与异养生物的基本差异

绿色植物是世界上惟一能够大量利用太阳能,吸取那些把分散在环境中少数简单的无机原料合成为无数复杂的有机物,用之来建筑身躯与繁衍后代的有机体。至今人类生活中所用的一切有机态食料、燃料、与原料,最终都取之于植物的躯体或是它的化石。埋藏在地下化石的挖掘终究有限,而农业中大田植物的生产,周而复始,广阔无垠,在维持现代人类生活中仍然是最可靠的资源。

绿色植物和异养生物的另一不同处在于:除了生活上必需的消耗外,它能把毕生同化的物质精华,特别是N、P、K等元素有机复合物保持在活细胞内,并在器官间的推陈出新中再分配与再利用,借以维持尖端的无限生长。植物定居在土地上,借躯体自力更生地改建、伸延与壮大,来适应多变的环境和扩张它的活动范围。行动自如的动物的生长方式倾向于内涵;而固守岗位植物的生长方式主要在于外延。

二、植物细胞间的交通

植物细胞被坚固的胞壁包围,中央往往被大液泡占据。虽然处在周缘的原生质可以进行环流等运动,但通常都认为这运动只限于细胞内。此外,上世纪末已经发现:细胞间有原生质纤维的联络(胞间联丝),并推测它是细胞间物质转移与信息传递的通道。这个假说的直

接证据来自本世纪中期我们在生活组织细胞间电偶联现象的发现, 进而确定胞间联丝是电解质等物质在细胞间转移的通道。稍后, 在动物细胞间也找到了电偶联, 从而发现缝隙联络。已经确定, 易溶于水的小分子既可以通过由联丝串联一起的原生质(共质体)^[4]、也可以通过胞壁构成的网络(质外体)进行转移; 但却认为细胞间界线分明, 壁垒森严、联丝纤细, 不容许原生质片段通过。

虽然原生质那样的高分子结构早有可以在细胞间穿越(如核穿壁与细胞融合)的记载, 以后还陆续有零星报导, 却多认为是偶然出现的反常现象, 或操作不当引起的臆象。但我们的系统研究明确地显示: 原生质的胞间运动是正常的生理现象并和养分的转移有密切关联^[2]。国内外不少电镜观察显示: 胞间联丝内部具有可以调节孔径大小的结构, 用来控制细胞间的交通。我们的工作表明: 胞间联丝是随植物发育状态与逆境胁迫而改变的动态结构。通常联丝处在可控态, 容许 1000D 上下的溶质通过。有时联丝可以进入封闭态, 杜绝细胞间的往来。更值得注意的是联丝可由可控态转变成开放态, 内部结构消失, 孔径扩大, 可以让细胞内高分子结构以及侵染的病毒颗粒出入, 特称之为“跨胞”(Transcytosis)现象。胞间联丝在砧木与接穗的细胞间需要重建和嫁接才能成活。另外, 叶表皮等细胞可以不时地伸出外联丝(Ectodesma)进入胞壁^[7]。

实际上, 植物界中靠原生质胞间运动来执行物质的体内转移并不鲜见, 如“警雷菌子出万丁”蘑菇旦夕间的形成是密布朽木的菌丝中原生质胞间运动向孢子体汇集的结果; 受精与结合过程中的合二为一, 正是原生质胞间运动的表现^[2]。此外, 在植物组织中也曾看到原生质等高分子团粒还可以由细胞将之吐出胞外(出胞 Exocytosis), 再由临近细胞吞入胞内并包融在液泡内(入胞 Endocytosis)。

三、尖端生长在个体发育中居主宰地位

高等植物尖端生长时常以器官间推陈出新的方式出现^[2]。长成器官在衰退中把其细胞生活中经常在运转的内含物(包括原生质的多种结构和细胞液内悬散的代谢产品与储藏物质), 在逐步解体的同时递交给正在兴起的新生部位。高等植物的生长部位虽以尖端生长锥为主, 但在体内还保留着一些固定的生长区, 如侧生的腋芽、径生的形成层、间生的茎节等。有些生长区在受到外来的刺激时, 那部分就会呈现出生长反应来, 如庄稼被风吹倒后茎节就会向上弯曲, 把茎干重新举起。许多薄壁组织虽然已经分化定型但仍具有潜在的再发本领, 这往往是在遭到胁迫或伤害的情况下又能恢复生长以弥补损伤, 或发生出不定根或芽来。实际上, 植物的正常细胞在遗传上具有全能性, 将单个细胞从母体分离出来作人工培养就会再发出一个完整植株来。“一个细胞的命运决定于它在有机体内所在的位置”。就植物整体的生长来说, 各生长区存在着相互制约的关系, 其中尖端生长锥占主宰地位。例如, 枝条顶芽在生长, 下部侧芽就潜伏不动; 若把顶芽切除, 侧芽方可取而代之。又如, 尖端生长锥一旦转向生殖体发育, 就会引起营养体中发生生死攸关的剧变。现有的证据仅能表明: 植物的顶端优势和生长部位间的信息传递多由特化的激素类物质来斡旋。

现今, 在植物中发现的生长素等五大激素都是分子小而效应多样的有机化合物, 和动物中的甲状腺素的化学结构与生理性能类似; 然而植物中至今尚未找到像动物中那样的大分子

与作用专一的肽类激素。这些激素在不同程度上可用人工合成,或在结构上加以模拟,从而生产出大量具有类似生理活性的药剂(如以2,4-D代替生长素),在调节控制田间作物由休眠、萌发、生根、分枝、抑制生长直到开花结实的过程中,都找到了广泛的应用。农作物的“化学调控”,除草剂与生长调节剂在农用药剂中的异军突起,已成为继‘化学施肥’之后植物生理学对农业上的又一重大贡献。

四、器官更替的几种场合

大体说,植物个体发育中器官间的推陈出新是在下列几种场合下出现的:

1. 无限的尖端生长 高等植物无论有多大年纪,躯体结构虽已大致长成定型,但其尖端生长锥内的组织始终保持胚胎状态与分生本领,因而可以维持无限地生长。胚胎细胞在分生期进行有丝分裂中需要原生质的合成和遗传物质的复制,最需要的原料来自两个方面:既有根和叶经营的同化物,更需要的是长成细胞结构内保持的含N, P, K复合物,这就要动员长成器官细胞把所保持与构成的物质作为次生的营养源来供应。如果根茎叶同化的无机与有机养分可以继续维持这些器官的正常功能,那么它们的结构与功能就不会走向衰退;否则就会“入不敷出”,日益加深的恶性循环,促使植株提早死亡。当把离体器官(如蒜薹)储藏起来而无从执行同化功能时,尖端珠蒜形成所需营养就完全依靠茎干细胞内含物的牺牲与奉献,直到枯竭为止。

田间生产施肥是仅次于灌溉用水的物资投入。有机肥固然有改善土壤结构和促进微生物活动等许多好处,但其中矿质养分却往往不足以应付大面积农田高产的需要,因此必需添施化肥。所幸的是,N, P, K等必要元素既是原生质结构的主要成分又可以在体内重新分配与反复利用。它们一旦被植物同化,轻易不会被排出体外,除非在分泌、吐水、损伤、淋洗、脱落中会有小量的损耗;然而绝不像高等动物那样,经常要从食品中吸收大量N, P, K, Na等元素化合物,却无法全都保持在体内,而必需将之排泄出去。

2. 躯体的壮大与改组 作物秧苗在田间“起身”急剧成长中,不仅要伸长,还要加粗,茎内许多薄壁组织在继续分裂与扩大,但是外围的表皮层和内部的中髓组织有些已经成熟定型,因而受到胁迫、挤破或撕裂而伤亡。表皮层脱落,就被再发的周皮顶替掉。中柱破裂的空隙会被周围的扩大组织所侵占或是形成易于通气的腔道。躯体伸长壮大中出现的新老组织的更替,有些类似幼虫生长中的‘蜕皮’。

通常认为:细胞破坏后,内部成分迅速解体并向外散逸,其中养分遂被临近组织选择吸收和利用,因而未予深究。然而有些组织如导管、纤维细胞等,在特化过程中原生质逐渐撤离,留下空壳而死去。生殖器官中时常出现一些随生随逝的组织,很快把细胞内含物转让给新生组织,而自身只留下残迹。我们已有证据表明:这些特化组织的细胞内含物的再利用不完全是被动过程,其中原生质能够发挥主动的推移作用。

3. 生殖器官的形成 生殖器官是在冠部尖端生长锥上进行转变的,它标志着植物个体发育中至关重要的转折点。一年生作物尖端生长锥中平稳的叶序滋生突然转向花序分化,扩大的生长锥表面上迅速地布满花原基。生殖体的花序与花器分化、开花受精、直到新一代胚胎的成型。这期间新生细胞不断出现,养分中更需要的是含有N, P, K等构成原生质的

原料, 供应量之大恐怕不是当时营养体同化的养分所能承担的, 因此必需动员细胞内含物来奉献给养。对一次结实、一年生的植物来说, 果实的成熟就意味着这一代的结束, 营养器官几乎将一生中经营与积累的精华奉献给新生一代。仅就N的再分配来说, “小麦子粒中2/3的N是从动员营养体蛋白质的N来满足要求的。与此相反, 用玉米秸秆作青储饲料就要在结实前收割, 不让细胞内含物中养分从秸秆撤离。

多次结实、多年生的植物大都是木本, 营养体细胞内含物不像一次结实植物那样的自我牺牲, 还保留了一些养分供其生长, 当然也多少动用了根茎叶保持的精华。营养体保留的养分中品质的优劣与数量的多寡影响着结实的大小年。开花结实使得营养体的长势受到挫折。繁殖器官(球茎、块根)大都出现在地下部位, 对营养器官有类似的抑制作用。

一年生作物在生产上可以灵活变动, 便于田间经营, 但需要从种子重新建立营养体, 而占用全生育期1/4的秧苗生长在田间自然资源的利用率上平均却不过1/100。多年生树木长成虽然需要年限, 收益迟, 又不能轻易调换, 但一旦长成, 每当大地回春之际, 不出一旬, 就布满青枝绿叶。现今人们采取措施大量集中育苗, 可大大节省苗期占用田地的时间。

大田作物生产的有机物(所谓生物产量)不全是人类日常生活必需的, 要收获的只是其更为有用的部分(经济产量), 对大多数大田作物来说, 就是它的生殖体(子实)或繁殖体(如块茎)。这些经济产量的形成乃是从生物产量脱胎而来的, 能够达到的最高境界将是根茎叶的细胞内含物全部精华转移给果实, 遗留下的仅是难于分解的纤维素外壳和不便转移的糟粕。

近一个世纪来, 粮食作物(小麦)单位面积产量经过两次跃进增长了10倍, 主要来自生物产量(T)的提高和其中经济产量(F)所占比例的增加。现代农作物品种、栽培、管理与防治等技术的改良, 特别是水肥的适当施用, 使得小麦植株密度由每亩几万增加到几十万, 从而提高了生物产量; 收获指数 = 经济产量 / 生物产量 ($H = F/T$), 从1/3提高到1/2, 粮食产量的提高就由此获得。水肥在结实期若供过于求, 营养体继续维持青绿(所谓“贪青”)造成浪费; 反之, 求过于供, 植株早衰, 又会降低产量。

4. 逆境的胁迫 植物器官的形态与功能是其遗传属性在适应环境过程中的定型表现。环境条件经常在变动之中, 原产地植物在干旱缺水到湿润多水的土地上, 以及在昼夜和季节的周期气候下, 不仅能生存下来, 而且成为该植物个体发育的必要条件, 在移地引种驯化中必需予以考虑。然而我国农业旱涝灾害频繁, 不时威胁着田间作物的定居生活。若变化比较温和, 幅度不大, 植物还可以在内部随之作适当的调应来保持稳定; 但若变动超过了一定强度与速度, 生命活动受到迫害, 就造成逆境的胁迫, 严重的会使庄稼毁灭, 需尽快谋求补救, 较轻的使得原有器官机能失调, 沦于废置。植物对这样的胁迫就要在器官间推陈出新作为应变, 原来植株所处的稳态不能继续维持而转入新生的稳态, 庄稼仍然可以成活, 但产量受损。

植物对逆境胁迫的应变时常以稳态的变换来实现。如果胁迫不过于激烈, 稳态间的过渡可以渐进的方式进行; 但在猝发剧烈的胁迫下则多以跃进的方式应付, 也就是从一种稳态跃进到另一稳态。承先启后的中间过渡状态不稳定, 比起两种稳态历时短暂且对刺激更为敏感。例如, 一般植物除了对局部的烧伤刺激发生应有的变异电波传递外, 还可对无伤害的冲击, 和敏感植物那样发生动作电波的传递。更有甚者, 会出现连续以小时计的电波震荡^[6]。等

到新稳态建成, 植株的敏感度又恢复正常。

高等植物细胞中电波的兴起兼有微量活性物质的释放, 这两种信使可以沿维管系统向周身传递, 从而使局部的处理也会唤起植株整体的反应^[8]。

5. 移置与移栽 为了提高耕地资源的利用率, 或是为了增加复种指数, 园艺及林业中长期沿用育苗移栽, 已成为惯例, 大田作物中水稻更是如此。近来, 我国为了提高单位耕地产量, 旱地庄稼(如棉花、玉米)也在推广育苗移栽。此外, 庭园布置与居室装饰中时常要把盆栽花草果木移放到不同位置。

当植株从强烈阳光的园地转移到遮荫的室内, 最初外形不出现什么改变, 放置久了, 下部叶片的储备用尽, 就开始黄萎以至脱落, 让位给新生的幼枝嫩叶。相反, 遮荫潮湿的苗床中培养出来的秧苗突然移栽到烈日干燥的田间, 秧苗易受损伤, 轻则下部叶片枯黄, 重则全株死亡。因之, 育苗移栽中秧苗先要经过锻炼、硬化、调整内部结构, 再行移栽, 便于成活。水稻的早育秧移栽到水田中在形态与功能上都呈现旱秧根系在水田中氧气供应缺乏问题, 需要从事预先锻炼或增加土壤中供氧量来解决。

五、细胞间的短程转移与维管束的长途运输

植物体内水分与养分的转移在源库两端都先要经过细胞间的短程运转才能列入维管束的长途运输。器官间更替中, 作为次级营养源的细胞内含物也必需通过这两条途径才能到达生长库。一般说, 细胞感受到外来刺激其质膜对电解质透过的难度以电阻来测量, 随刺激强度而下降, 但过后还能修复。若刺激超过限度引起永久伤害, 质膜遭到破坏, 电解质迅速逸出, 原生质解体并流失, 细胞于是猝死, 其散逸部分可能被临近细胞吸收和利用。另一方面, 长成器官在衰退中先是细胞内含物缓慢地解体并从细胞撤离, 逐渐走向枯竭而善终。

从小麦胚珠发育与蒜薹顶端珠蒜的形成两个例证中, 我们发现: 衰退组织的细胞内含物向新生部位的转移, 绝不是自身的分崩离析, 任临近生活细胞来采纳, 而是在细胞结构解除组装后, 以各种原生质组分的运动来带动细胞浆液一总通过细胞间通道的主动过程。

1. 原生质胞间运动作为细胞内含物再分配的主要动力^[7,8,9] 我们以光镜与电镜观察和活体显微录像中看到: 小麦胚珠受精前后的营养供应和原生质运动有密切关联。原来从筛管末梢输送到胚珠的营养汁液只能到达外围珠心的合点端, 珠心组织包围在胚囊外面, 卵器处在胚囊的珠孔端, 另一端是反足组织, 中间是中央细胞。受精后卵发育成胚, 中央细胞发育为胚乳, 它们所需养分势必要靠外围珠心来吸取, 再逐层在细胞间(共质体、或质外体)转移。珠心、反足、与胚乳都是先后随生随逝的哺育组织。正是靠这些哺育组织从输入汁液中选择吸收、反复加工、以原生质团粒的胞间运动通过开放态胞间联丝或初生壁的缝隙, 把细胞内含物一并向下层推移, 最终将精炼的原生质半成品输送给胚性细胞供其分生和定型, 保存其特有的遗传信息。同时, 珠心内层细胞释出的细胞汁液(大部分是糖)充满珠心与胚囊间的空腔, 备胚囊采用。珠心和反足组织依次逐层解体, 完成哺育的任务后消逝, 只有胚乳在经受局部解体后还能重新繁荣起来。

等到细胞进入扩大期, 大量的水分与有机溶质存入液泡, 并且以多聚糖构成的纤维素来扩大与巩固细胞的次生壁。细胞内虽然还在继续增添细胞质与细胞器, 要求的养料成分就没

有分生期那样严格,呼吸消耗的基质也大为增加。

籽实进入成熟期时,被大量的碳水化合物、油脂、蛋白体、有机酸、生物碱等储藏物质给充实起来。通常以生殖体作为收获对象,这段“灌浆”过程影响作物产量与品质最为显著。

2. 储藏蒜薹器官更替中细胞内含物的再分配 离体蒜薹在储藏中外来的养分供应完全断绝,顶端珠蒜是从下部茎干组织细胞内含物的再分配中获得养分才能维持成长,直到茎干完全萎缩干枯为止。全茎干的干物质、水分、N、P 等元素按照原有的比例运送到珠蒜。它们转移的相关系数,除了K在运输中略有残留因而较低(0.75)外,均达到0.9以上。细胞内含物的主要成分,抗水势差同步地由萎缩的茎干向新生的珠蒜转移,中间要通过维管束才能到达终点。细胞内含物这样倒行逆施的彻底转移显然和光合产物韧皮部靠水势差来推动汁液的集流学说相违背。集流学说虽经多方验证与补充,仍存在着靠水势差推动筛管液流是否够用以及如何应付双向转移等责难。筛管分子是活细胞,边缘有一层无核的原生质,两端有筛板连接其它分子。近年来又有人根据实验观察支持前人提出的假说:原生质的伸缩运动是筛管运输的中间动力。我们曾从植物维管束提取出具有ATP酶活性的收缩性蛋白(其中有肌动蛋白与肌球蛋白),而且用显微化学定位证明它存在于筛管的原生质内。最近国外Tiezzi报导:花粉管中有驱动蛋白(Kinesin)成分的存在。这蛋白在动物神经的细长轴突中能够协助内部汁液的双向推移。如果这成分筛管原生质中也具有、上述两项责难可迎刃而解。无论如何、能够把这两类物质的筛管运输统一起来,并行不悖,是值得深究的问题。

参 考 文 献

- [1] 萎成后, 1955, 植物体中原生质的连续性, 植物学报, 4(3), 114.
- [2] 萎成后, 1956, 大蒜中原生质的胞间运动与有机物运输, 植物学报, 5(4), 166.
- [3] 萎成后等, 1959, 植物体中刺激的电波传递, 北京农业大学学报 5(1), 239.
- [4] 武维华等, 1988, 植物鲜嫩组织电阻的构成, 植物生理学报 14(1), 74.
- [5] Zhang, P. & Lou, C.H., 1990, Rhythmic Excitation in *Rorippa Nasturtium-aquatocum*, C. R. Acad. Sci. 310, 545.
- [6] Zhang, W. C., Yan, W. M., Lou, C.H., 1990, Intercellular movement of protoplasm in vivo in developing endosperm of wheat caryopses., *Protoplasma*, 153, 193.
- [7] 萎成后, 1991, 高等植物生长发育中的物质运输与信息传递, 生物学通报, 11—12期.
- [8] 萎成后, 1992, 高等植物的命脉——维管系统之谜, 植物生理学通讯, 28, 1.

CONSERVATION OF ASSIMILATES AND REUTILIZATION OF CELLULAR CONTENTS IN PLANTS

Lou Chenghou

(Beijing Agricultural University)

Abstract

In plant development, unlimited apical growth, expansion of plant body, and development of reproductive organs are often achieved by the rising of new organs at the expense of declining old. The essence of the assimilates accumulated through-out its life period can be effectively conserved and reutilized. Consequently, nutrients required for new growth are supplied from two sources: those assimilates delivered by functioning leaves and roots; and the essential cellular contents which consist of various protoplasmic constituents, metabolic products and materials in reserve. Among them composites of N, P, K and other essential elements are in particular demand during the early developmental stage of reproductive apparatus. Cellular contents withdrawn from senescent tissues to feed the new growth must traverse from cell to cell before and after their participation in long-distance vascular translocation.

In our two case — studies (garlic and wheat) concerning redistribution, evidences have been collected to show that cellular contents must undergo partial disorganization, forming various protoplasmic constituents and degraded sap. Transport of such a mess at the source and the sink terminal is executed by intercellular movement of protoplasmic constituents themselves through open plasmodesmata, as recorded in videomicro graphs of living specimens. Formation of young cloves on top of excised garlic scape depends entirely on cellular contents drawn from the withering scape below. Noticeably, the total dry matter, water content, and N, P, K and transferred in original proportions to the rising clove, leaving the cellulose skeleton behind. Withdrawal of cellular contents *in toto*, against their concentration gradients, necessarily involves integral action of living protoplasm. In the development of wheat ovule just before and soon after fertilization, where the embryo sac is enclosed within successive layers of nursery tissues, ephemeral in existence. Protoplasmic constituents built up in the outer layer of nursery, from nutrients delivered by vascular trace will move in conjunction with cell sap consecutively into inner layers. Eventually the nursery tissues will vanish in succession. The mode of such transport is in direct contradiction to the conventional theory of vascular translocation.

Discussion is made as to its importance in crop productivity and in adaptation to environmental stress.