

第五章 同化物的长距离运输

1. 前言

细胞壁的进化使植物能在淡水环境中解决渗透调节问题，但是细胞壁限制了移动性，并阻碍长距离运输的进化。植物组织有非常严格的运输机制，尤其是高等植物，具有两个长距离运输系统。木质部允许水和溶质在不同水势间运输，此运输系统将在植物水分关系章节中详述。另一运输系统（即韧皮部）允许碳水化合物和其它溶质从水势较高的源区以集流形式向水势相对较低的库区流动（图 5-1）。

光合产物从叶肉细胞到达筛管，再从筛管转移至光合产物卸出和代谢的地方，这种运输方式不同植物间显著不同（图 5-1）。筛管中的主要含碳化合物不同植物间也存在差异，而筛管是筛分子和伴胞组成的复合体。只是在最近，我们才开始认识到把韧皮部装载类型（共质的或质外的）与主要碳水化合物种类（蔗糖或寡糖）紧密联系起来。蔗糖是由两个己糖单位组成，而寡糖由两个以上的己糖单位组成。此外，韧皮部装载模式似乎与植物种类的生态分布紧密相关。本章我们将揭示这种运输机制与生态分布的紧密相关性。

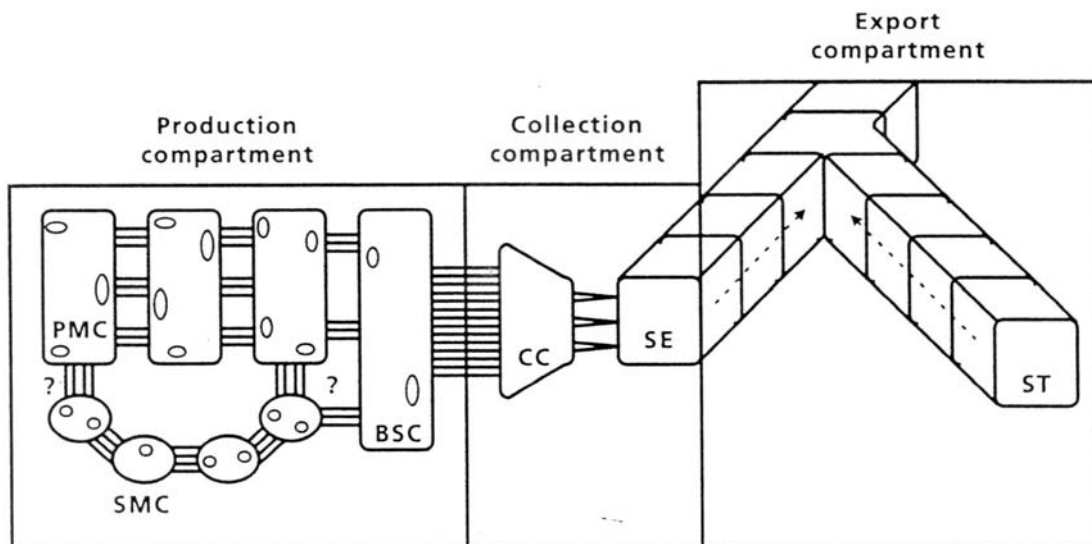


图 5-1 韧皮部装载由独立功能的 3 个分隔室组成。光合产物从生产室，包括栅栏细胞 (PMC)、海绵细胞 (SMC) 和维管束鞘 (BSC) 细胞，向贮藏室移动。贮藏室由伴胞 (CC) 和筛分子 (SE) 组成。输出室的筛管 (ST) 由筛分子和伴胞组成

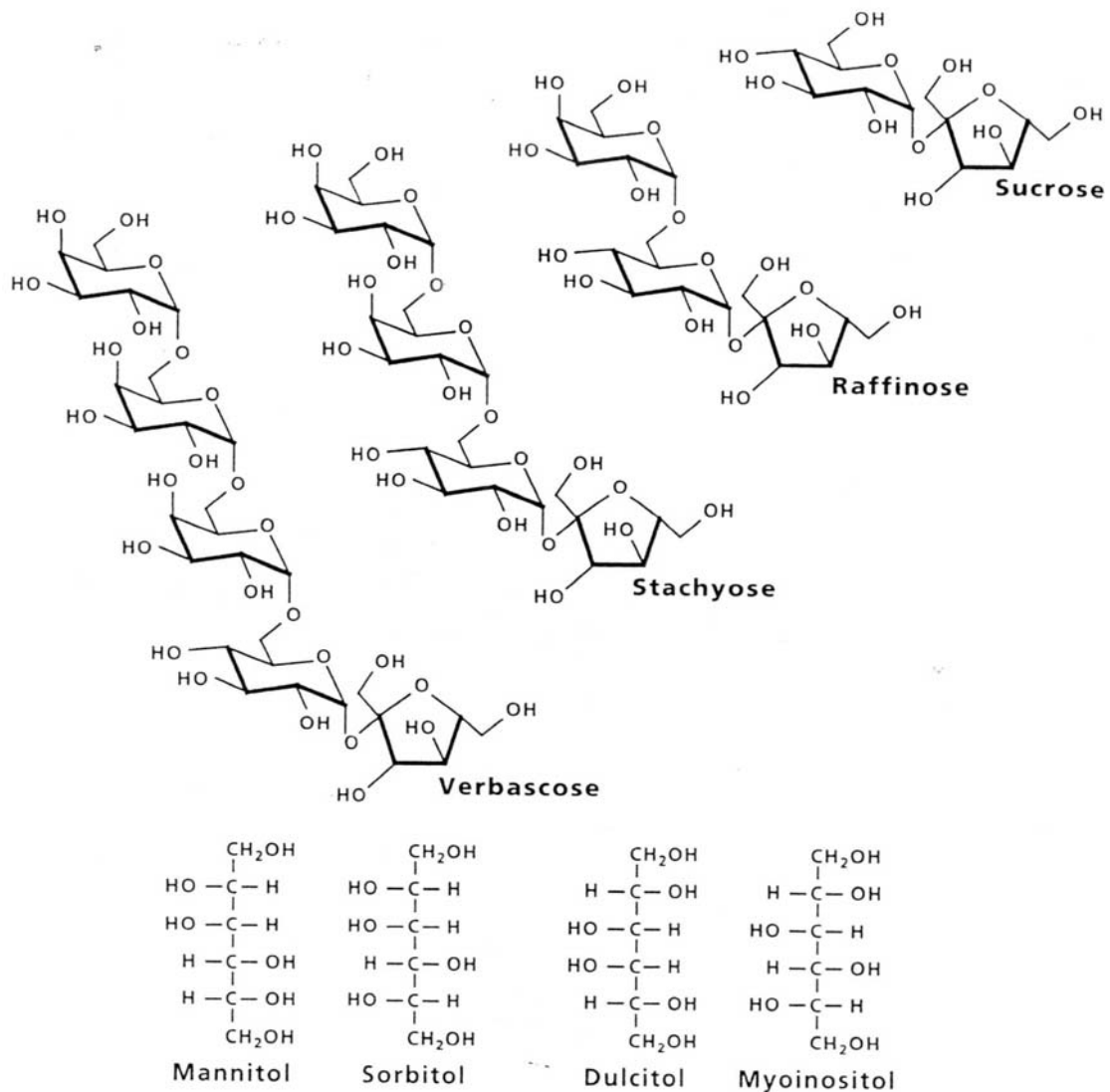


图 5-2 在筛管渗出物中主要糖和糖醇的化学结构

2. 韧皮部中的主要运输化合物：为什么不是葡萄糖？

在动物中，葡萄糖是主要的运输物质，但它在高等植物筛管中的浓度要低得多。植株中蔗糖是筛管汁液中的主要成分，而葡萄糖和其它单糖的含量极微（表 5-1）。那么为什么不是葡萄糖呢？

比较葡萄糖与蔗糖的物理性状并不能提供蔗糖占主要成份的有力证据。但是一个完好的长距离运输化合物在运输过程中，应当是非还原性的，以避免与蛋白质和其它化合物发生非酶促反应。同时，运输化合物到达其终点时也应不受酶的催化。在这种情况下，植株中的碳流能够被适宜组织中的主要蔗糖水解酶所控制。由于受到这种“保护”，因此蔗糖是一个理想的化合物。

其它受“保护”的糖还有棉子糖族中的寡糖：棉子糖、水苏糖及毛蕊单糖。这些糖是由 1~3 个的半乳糖分子和 1 个蔗糖分子构成（图 5-2）。在某些植物中它们是主要的运输物质。另一些运输化合物是糖醇：山梨醇、甘露醇、己六醇和肌醇（表 5-1）。至于韧皮部运输的汁液

成份，植物种间存在着很大差别，但有一点相同，即单糖（葡萄糖、果糖）的含量很少。

3. 韧皮部的结构与功能

在同化物从源到库的运输过程中，光合产物必然要从叶肉细胞向筛分子的输导系统转移。裸子植物巨杉（*Sequoiadendron giganteum*）由于其树干特别高大，韧皮部的源-库距离长达 110 米。由于大多数库是从邻近的源叶片中获得同化物的，所以这个例子有点极端，但它强调了运输也可能不得不长距离进行，如正在生长的根尖到很远的源叶片韧皮部。一般认为长距离运输是以集流方式进行的，以水势差为动力，而这种水势差是由源叶片韧皮部的装载和在库组织韧皮部卸出过程所产生的。那么叶肉细胞中光合产物是如何被装载进筛管中呢？

3.1 韧皮部装载的共质与质外途径

只要有足够的胞间连丝相联，从叶肉细胞到筛管的糖运输是以共质的方式进行的。因而，蔗糖是从叶肉细胞的细胞质经胞间连丝然后到达相邻韧皮部细胞的细胞质。但对双子叶植物叶片的质壁分离研究表明，小叶脉筛分子的溶质浓度要比其周围细胞高出 10 倍。共质的韧皮部装载是经胞间连丝以扩散的方式进行的，除非糖被“陷阱”，否则这种装载是非动力学的。我们将扼要讨论一下居间细胞，即位于叶肉细胞与筛分子之间的伴胞，它在糖的“陷阱”中起重要作用。还没有证据证明在植物成熟叶片中蔗糖或水苏糖的载体运输是共质体途径。

表 4-1 植物种间筛管汁液中的糖与糖醇的种类

	蔗糖	棉子糖	水苏糖	毛蕊单糖	甘露糖醇	山梨糖醇	半乳糖醇	肌醇
槭科	++++	+						
漆树科	+++	微	微					
番荔枝科	+++	微	微					
夹竹桃科	+++	++	+	+				+
冬青科	+++		+					
菊科	+	微						
小檗科	++	+						+
紫威科	+++	+	+++	+	微			+
马钱科	++	+++	++++					+
黄杨科	++++	+++	+++	+				++
云实科	+++							
忍冬科	+	++	微					+
木麻黄科	++++	+	+					微
卫矛科	++++	++		++				微
山茱萸科	+++	++	+					
桦木科	+++							
杜鹃花科	+++	微						
豆科	+++	微						
山毛榉科	++++	微		+				微
藤黄科	+++							
胡桃科	++++	+	++				+	
唇形科	+++	++	微	微				+
含羞草科	+++		微	微				
木犀科	++	++	+++	微	+++			
蔷薇科(李属)	+++	++	++			++++	+	
蔷薇科(蔷薇属)	+++	微	+			++++	微	
杨柳科	++++	+	+					+
玄参科	++++	+++	++++	++	微			+
椴树科	+++	+	+					+
榆科	+++	微						

马鞭草科	++	++	+++	微	
葡萄科	++	微	+		微

注: ++++ 约 20~30%, +++ 约 10~20%, ++ 约 2~10%, + 0.5~2%, 微 指微量。

如果叶肉细胞与筛分子之间没有胞间连丝,从叶肉细胞到筛管的运输不可能以共质方式进行,这就会涉及蔗糖从叶肉细胞的细胞质向细胞壁释放(质外体)。位于叶肉细胞与筛分子之间的细胞从质外体以逆浓度梯度方式吸收蔗糖,这就需高度内突的质膜上的蔗糖-质子共运输载体(这些伴胞作为传递细胞)。蔗糖载体的存在解释了蔗糖输出的选择性和筛管中糖的高浓度。

韧皮部装载是共质途径还是质外途径取决于植物种类。胞间连丝连接的超微结构状况是确定是否存在共质途径的基本因子,即使能证明共质途径不是主要运输途径。也应注意到在包括如白杨(*Populus deltoides*)等温带树种在内的某些植物中,韧皮部中的溶质浓度低于叶肉细胞,这与其它被测植物的结果形成强烈的反差。韧皮部中低溶质浓度的植物可能不是一般韧皮部装载,而是逆浓度梯度的装载(Turgeon, 1996)。

3.2 小叶脉解剖结构

Gamalei (1989, 1991)研究了 1000 多种植物的小叶脉的解剖结构。他把与筛分子或叶肉细胞紧密相连细胞间的胞间连丝连接划分为几个等级。这些等级从完全共质的韧皮部装载(类型 1)到完全质外的韧皮部装载(类型 2b)。草本植物千里光(*Senecio vernalis*)的胞间连丝频率约为每平方毫米胞壁 0.03 个,而常绿木本白蜡树(*Fraxinus ornus*)为 60 个。从常绿木本到一年生草本植物进化过程中,小叶脉韧皮部和叶肉细胞间胞间连丝连接频率明显下降。已有更多的证据表明,由于草本植物小叶脉的胞间连丝频率低,因而它是质外的装载途径。

类型 1 中的居间细胞特别大,细胞质浓,且有许多小液泡、线粒体、初始质体和胞间连丝;相反,类型 2b 中的伴胞较小,且有许多内突(传递细胞)。这就意味着在韧皮部装载过程中具有不同功能:类型 1 的共质体途径对立类型 2b 质外体途径,类型 1-2a 和 2a 处于中间位置。类型 1 中共质体装载 20~80%的寡糖,质外体的韧皮部装载是以蔗糖为主要运输物质,而中间类型可能以质外方式装载蔗糖,共质方式装载其它化合物(Turgeon, 1995、1996)。

3.3 糖的逆浓度梯度运输

容易理解蔗糖是如何通过质外装载途径在植物筛管中达到一个非常高的浓度。蔗糖首先从叶肉细胞进入质外体,然后在伴胞中以逆浓度梯度主动积累。这类具有质外韧皮部装载途径的植物,其筛管中光合产物的浓度高于叶肉细胞,且集流的速率要大于那些共质体韧皮部装载的植物,至少在温带条件下是这样的。

共质体途径的有些植物,其筛管中光合产物浓度可能要高于叶肉细胞,这意味着在这个途径中需要能量。这些植物中,蔗糖和一些半乳糖首先经胞间连丝扩散到居间细胞中,在那里一部分蔗糖被转化成半乳糖。然后蔗糖与 1~3 个分子的半乳糖结合,此过程需 ATP。因此,形成的寡糖(分别是棉子糖、水苏糖及毛蕊单糖)由于太大而不能扩散回叶肉细胞,这就是“聚合陷阱机理”。它假设寡糖通过位于居间细胞与筛管间那些较宽、分枝较多的胞间连丝扩散到筛分子里去。通过这种方法,使筛管中光合产物的浓度(而不是蔗糖浓度)要高于叶肉细胞,但其渗透梯度往往没有那些具质外途径的植物来得大(图 5-3)。

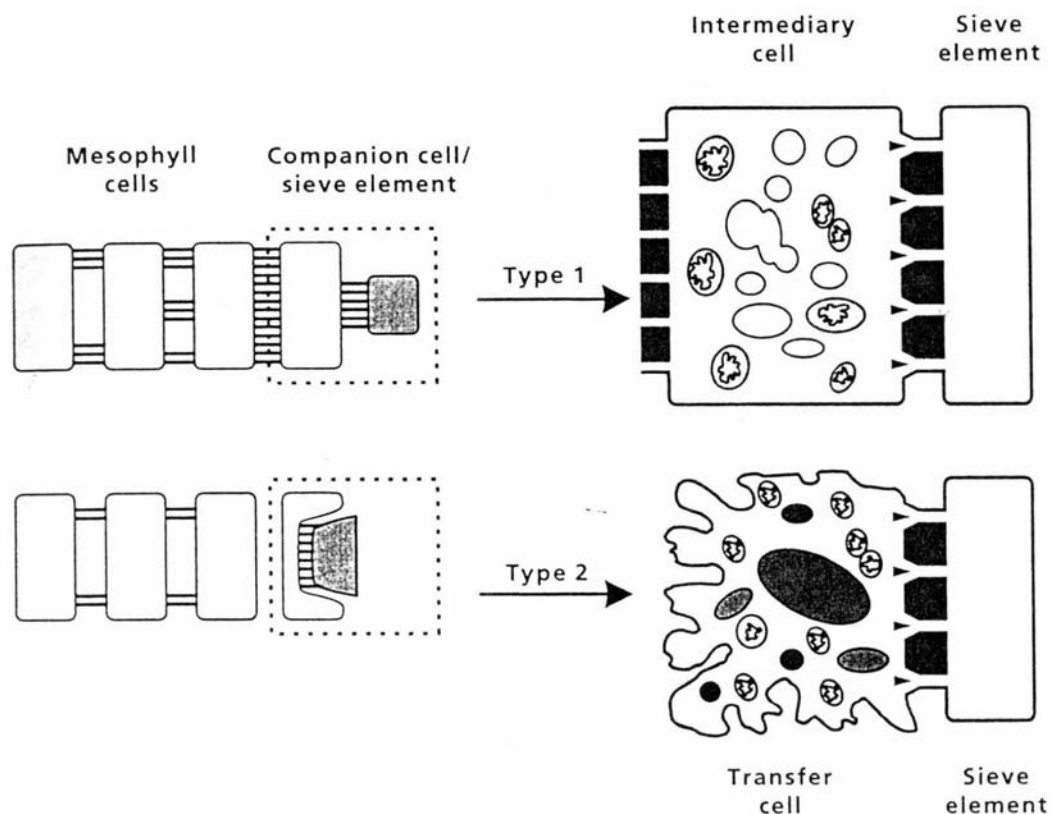


图 5-3 在微管中韧皮部装载的共质体途径（上）和质外体途径（下）。

3.4 运输能力的变化

具韧皮部装载共质体途径的叶片其输出同化物的能力较低，结果当植物生长在水份条件好、光照强度高的情况下，共质体途径的叶片要比质外体途径的叶片积累更多的非结构性碳水化合物（表 5-2）。当植物处于高大气 CO_2 浓度时（这种情况预计会在二十一世纪后半叶发生），叶片中的碳水化合物水平就会提高。韧皮部装载不管是何种途径，非结构性的碳水化合物会同样增加。然而，具共质体途径的叶片其糖浓度达到一定水平时，就可能伤及叶绿体（Sasek 等，1985）。温带木本植物其在小叶脉的韧皮部装载是共质体途径，而草本植物不适应这种模式（表 2）。具共质体途径的银杏 *Ginlgo biloba* 却是例外，它们可能在小叶脉装载中“隐藏”有质外体途径（Van Bel, 1992）。

具共质体装载途径的植物其运输容能力相对较低，究其原因可能是由于居间细胞中所生成的寡糖容量有限所致。但由于棉子糖的溶解度相对比蔗糖低，筛管中的集流速率可能也较低（图 5-4）。因而在低温情况下，棉子糖不是一个适宜的溶质，这就解释了为什么具共质体途径的植物往往运输那些溶解度较高、结构较复杂的其它棉子糖族中的寡糖。韧皮部汁液中的最高棉子糖的浓度为 400mM，而蔗糖有 1M。由于高的溶质浓度是韧皮部运输动力所必需的，所以棉子糖不能作为唯一的运输糖溶液，尤其不是在低温情况下。毛蕊单糖在某些植物中已有发现，但含量很少。

表 5-2 不同韧皮部装载类型的植物叶片中总非结构性碳水化合物和淀粉的含量

	总非结构性碳水化合物			淀粉		
	低 CO ₂	高 CO ₂	差异	低 CO ₂	高 CO ₂	差异
草本植物（质外途径）						
雏菊	14	18	+33	9	15	+62
幽芥	12	17	+39	10	12	+22
亚麻	21	19	-9	9	10	+1
缬草	16	27	+73	13	24	+84
平均（9种植物）	19	25	+29	15	20	+35
草本植物（共质途径）						
西葫芦	45	53	+17	44	52	+17
柳兰	20	26	+27	11	17	+59
芝麻	29	36	+22	36	34	+31
牛至	41	41	-1	38	38	-1
平均（11种植物）	36	41	+14	32	38	+16
温带树种（共质途径）						
花白蜡树	26	35	+36	24	35	+43
银杏	31	34	+10	26	29	+11
欧洲白栎	27	33	+22	20	26	+29
椴树	22	27	+24	16	22	+32
平均（8种植物）	22	28	+27	18	23	+33

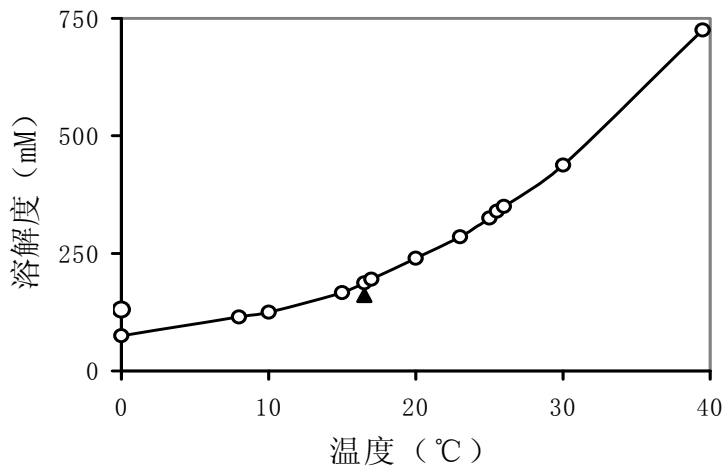


图 5-4 不同温度下棉子糖的溶解度

4. 韧皮部装载与植物的生态分布

韧皮部装载的质外体途径主要发生在温带和干旱地区的植物中，而热带雨林植物是典型的共质体途径。热带木本和藤本植物主要以棉子糖的形式运输的，这可能是由于棉子糖的溶解度有限，而在温带环境下，这些运输物质就不适应在植物体内运输。

古老植物较典型地表现出类型 1（共质体途径）的特征。在进化过程中，类型 1-2a、2a 和 2b 相继出现。那么导致后来韧皮部装载质外体途径出现的选择力上什么呢？极端的温度和水分胁迫可能是质外体途径必需的主要环境因子。当温度低于 10°C 时，胞间连丝的功能可能

紊乱，居间细胞可能对寡糖形成进行限制。此外，寡糖的粘滞度可能会变得很高，以致不允许有大量糖的运输（图 5-4）。

大量在中欧寒冷环境下生长的木本裸子植物（*Taxus*, *Pinus*, *Picea* 等）和被子植物（*Acer*, *Betula*, *Prunus*, *Tilia*, *Fraxinus* 等），有着较高的胞间连丝频率（>10），这表明这些植物有共质的韧皮部装载系统。在松树中，没有证据显示存在陷阱机理，同时蔗糖是主要的运输代谢物。蔗糖可能以简单的扩散方式沿顺浓度梯度在叶肉细胞和韧皮部间运动。这种扩散方式在冬季其运输能力可能受到限制，部分原因可能是在冬季，松树针叶的光合能力下降。在双子叶植物桉树（*Fraxinus excelsior*）中，水苏糖以及极少量的蔗糖和棉子糖是韧皮部的主要运输代谢物。考虑到棉子糖族的运输与韧皮部装载之间可能存在某种联系，推测桉树中也存在着韧皮部装载的共质体途径。

在蔷薇（*Sorbus aucuparia*）中，山梨醇是韧皮部中主要的碳水化合物，仅次于蔗糖。尚不清楚山梨醇或其它多元糖醇是如何进入筛分子的，但正如甘露醇在芹菜（*Apium graveolens*）中被描述的那样，它可能也是通过质子共运输机理进行的，这就意味着质外体途径，这与从超微结构中所获得的结果相一致。但在欧芹（*Petroselinum crispum*）中，甘露醇装载对主动吸收系统的抑制剂不敏感，这表明是共质体途径。让人费解的是，由于甘露醇的分子比蔗糖还小，不可能被“陷阱”。木本的豆科植物似乎是质外途径进行的，且蔗糖是主要的韧皮部运输物质。

5. 韧皮部卸出

溶质是经韧皮部卸出而进入库端的。根据库的不同种类（根、茎端分生组织、正在发育的种子、贮藏器官或寄生生物），韧皮部卸出有共质和质外卸出。卸出可能是被动的（如正在发育的玉米种子），也可能涉及能量-载体机理。在库端的质外体中，韧皮部的主动卸出可以控制溶质浓度，因而控制向库端卸出的速率。只要溶质浓度非常高，水就会以渗透势的方式进入质外体，从而降低筛管中的水势，这将加快筛管中的集流速率。豆科种子种皮中溶质水平始终较高，因而，通过种皮韧皮部维持着较高的溶质输入。根尖的韧皮部卸出是共质体途径，因而很难控制溶质的运输量。根尖缺乏对溶质输入的精细控制机制，这与作为发育完好的呼吸交替途径可控制向根尖供应糖分的溢流机制相一致。根系成熟区的共质体途径与筛管隔离，因此从筛管到成熟根系细胞的溶质输出必定是质外体途径（Oparka 等，1994；Pritchard，1996）。

当靠吸食韧皮部汁液的有机体（如蚜虫）的吻针插入筛管时，韧皮部就快速卸出。筛管中的水势促使筛管中的养分进入蚜虫。蚜虫主要吸收含氮化合物，并分泌出许多属于碳水化合物的蜜露。另一种特殊的韧皮部卸出场所是寄生生物的吸器，它们靠寄主的碳供给而生存。寄主韧皮部释放的溶质受此寄生物存在的强烈激活，但其机理尚不明确。

韧皮部卸出受根线虫特殊方式的影响，其扮演着主要库的角色。从筛分子-伴胞复合体卸出，然后往往进入“合胞体”，而合胞体是在根系维管柱面里的受线虫诱导的取食结构。侵入的幼龄线虫把原形成层或形成层细胞作为最初的合体细胞，然后融合相邻细胞形成合胞体。正在生长的线虫完全依靠合胞体的扩展，并在此通过食管汲取养分。与根尖不同的是，糖从韧皮部到合胞体的运输即寄主-病原体的关系是质外体途径，合胞体没有经胞间连丝与一般的根系细胞相连。线虫以一种未知的方式诱导韧皮部的大量泄流，从而导致流向根系其余部分的溶质减少（Bockenhoff 等，1996）。

6. 攀缘植物的运输问题

藤本植物可被认为是“机械的寄生植物”。它们由于在木质部上“投入”很少，从而无法支撑自己，因此需依赖其它植物的机械支撑。木质部组织具有运输和机械支撑双重功能。藤本植物的单位茎截面积的木质部导管较少，但较长且较宽。藤本植物的韧皮纤维的木质化程度要比木本和灌木植物低，并且单位面积的韧皮组织也要少。与能支撑自身的植物相比，藤本植物的茎相对于其末端叶面积来说是比较细的（图 5-5）。那么藤本植物是如何保证有足够的韧皮部运输能力呢？

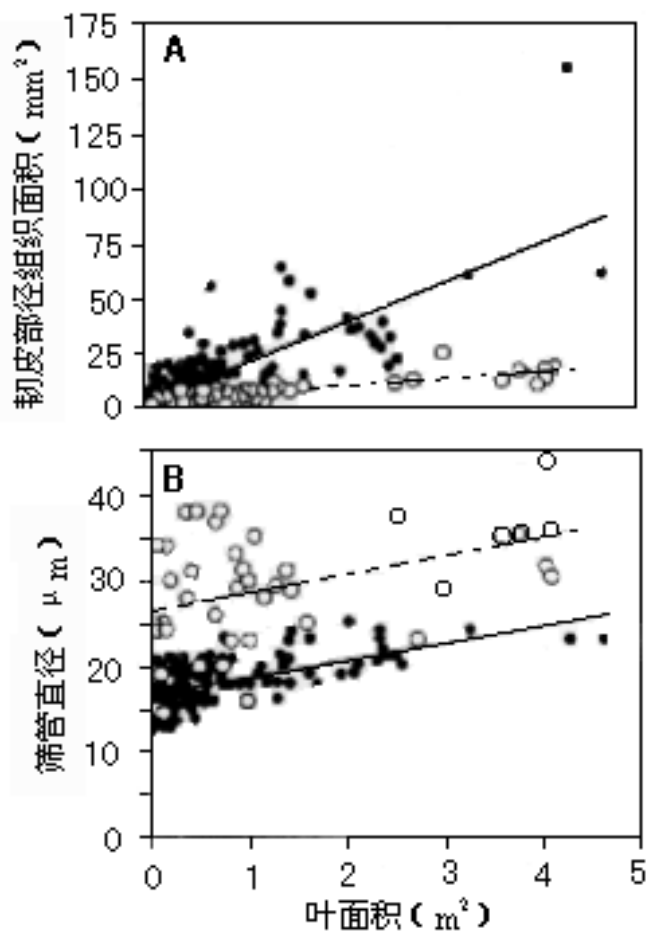


图 5-5 羊蹄甲属不同品种间的韧皮部面积 (A) 和最大筛管直径 (B)

与木本和灌木植物相比，藤本植物的筛管较宽。较少的大直径的筛管明显优势在于相对较少的源被分配至茎段韧皮部，这样可以减轻并防止支撑物的倒塌。由于在茎中的相等投入，攀缘植物会比非攀缘植物长得更高。如果较少的大直径的筛管是攀缘植物优势的话，那么为什么不是所有的植物在韧皮部中有如此大的筛管呢？可能大直径筛管也有不利之处，因为只要有少量的物理损伤，就会造成运输能力的大量流失，这种损伤可能是机械的或是节肢动物或病原的吸吮的影响。从植物木质部策略上进行全面考虑，最好是能兼顾运输能力与安全性。

7. 结语

关于韧皮部装载是通过质外体途径还是共质体途径，经几年争论后，现已形成共识：两种途径的发生取决于植物种类。共质体途径可能首先在进化中出现，因为它出现在更多的古老植物中；但是，分子生物学研究已对被子植物的分类关系的一些传统看法产生了怀疑。装载的聚合陷阱机理可能没有早先所认识的那样古老（Turgeon, 1996）。那么这个机理是否从一个较原始的共质体韧皮部装载系统中衍生而来的吗？

只要生长在热带的植物，陷阱机理的共质体途径就行之有效。但一旦植物处于较冷的条件下，共质体途径可能成为植物功能行使的主要障碍。于是对低温影响较小的另一种途径逐渐进化出现——即韧皮部装载的质外体途径。

韧皮部装载的质外体途径可能是植物的一个重要生态生理特性，它允许植物在低温下也能正常生存和行使功能。由于低温下共质体途径的植物其糖分的溶解度一般较低，而造成筛管中的糖溶液粘滞度很高，而高粘滞度会限制韧皮部糖分的运输，因而可能抑制光合作用。低温下的光合作用抑制可能是次级反应，即不是受低温的直接影响，而是由于缓慢的糖分输出造成的反馈抑制，这就会减少碳的同化率。因此对运输机理的深入了解，对阐明在田间进行光合作用的测定、以及通过常规育种或分子手段提高低温下植物表现的项目研究设计起着重要作用。

那么在极端温度下，更大强度和更强功能的质外体途径似乎也存在着不利因素吗？传递细胞的质子泵活性需要有大量的代谢能量，但这种能量需求是否大于发生在居间细胞聚合所需能量则有待进一步证实。质外体途径的不利方面并非会立刻、明显地表现出来。共质体途径可能只是过去遗留下来的，只要气候不要太坏，且光合速率中等，此途径进行并无多大障碍。但随着大气中的 CO_2 浓度的升高和叶肉细胞内碳水化合物浓度增加，这种障碍就会增加。

（顾宏辉，周伟军）