



综 述

# 糖分在库器官内的转移

王连敏

(黑龙江省农科院栽培所)

当植物体内干物质生产和利用相互依赖时,调节干物质在不同器官间的分配不受同化物质生产的限制。库器官间对同化物质的竞争部分地取决于库器官接受同化物质的内在能力及其相互关系上。因此,深入理解库器官内同化物质的转移对提高作物生产潜力具有重要意义。

## 1 韧皮部输导组织转移的糖分

糖分从筛管/伴胞复合体至邻近细胞的转移可在胞间连丝或筛管与库细胞的质膜上进行,也可通过细胞膜间的质外体途径转移糖分。某一组织或器官采取哪种糖分转移途径常通过检查质膜的表面积(用于质外体途径运输)或膜间连丝的横断面积(用于共质体途径运输)是否与同化物质的转移速率有关进行判断。

利用库通常采用共质体途径转移糖分。在玉米幼苗中,尽管根中存在着细胞壁束缚的转移酶,但蔗糖进入液泡之前并没有被水解。因为在韧皮部输导细胞和邻近皮层细胞间有足够的胞间连丝,因此,蔗糖在根中很可能是以共质体形式转移的<sup>[12]</sup>。同样,同化物质进入发育着的甜菜叶不受外源施用对氯汞苯亚磺酸(PCMBS)的影响,因此,通常受PCMBS抑制的质外体运输途径不可能是甜菜幼叶中蔗糖由韧皮部转移到叶肉的主要途径。当同化物质的转移受到抑制时,发育中的烟草叶片同化物质运输还要持续一段时间。这些结果表明库叶的同化物质自韧皮部输导组织至邻近细胞的转移是通过共质体途径进行的。

由于同化物质的转移位点难以接近,因此,对利用库的共质体途径转移理解得还不够深。然而,同化物质运转的停止似乎受控于库叶小叶脉的成熟。相反,通过改变植株的源—库关系,成熟的叶片能够吸收同化物质并利用或消耗掉与输导组织相邻细胞中的糖分<sup>[6]</sup>。

关于质外体运输的研究主要是以菜豆茎秆、甜菜贮藏根、甘蔗茎及豆科作物种皮为对象进行的。在菜豆茎中,同化物质自输导组织至邻近细胞的转移是通过质外体途径进行的。同化物质的质外体途径运输不仅仅通过简单的扩散来完成,因为它还受植物生长调节剂的影响。然而,输导组织与邻近组织的胞间连丝频率对菜豆茎共质体转移是充足的。有人认为,共质体转移受控于胞间连丝内的压力敏感“阀”。膜运输一旦饱和,自由空间的糖浓度增加,共质体途径转移开始并且成为转移的主要途径。这些试验结果意味着同化物质通过哪种途径转移取决于多方面的因素。

有人假设甜菜贮藏根的同化物质转移是质外体途径。因为①库细胞可以吸收蔗糖;②输导组织和库细胞间的共质体联络很少;③根体中的转移酶活性低<sup>[11]</sup>。然而,甜菜贮藏根的解剖学研究表明在输导组织与其邻近细胞间有足够的胞间连丝联络,特别是在除了输导组织以外的贮藏细胞间是通过胞间连丝转移糖分至整个根体的。

最近,有报道认为是葡萄糖而不是蔗糖优先被从叶用甜菜维管束区分离的原生质体吸收<sup>[6]</sup>。蔗糖由质外体途径从输导组织转移出来并且被库细胞吸收之前在细胞壁中水解。尽管由

甜菜根切断吸收的非对称性蔗糖的随机性很低<sup>[10]</sup>,但蔗糖的水解据估计可达 30%。当蔗糖贮藏于甜菜根体中,酸性转移酶活性明显下降,而蔗糖合成酶的活性明显提高。由于蔗糖合成酶均匀地分布在甜菜根体的核心及周皮组织中,并足以水解输入的蔗糖。所以,蔗糖合成酶可能担负着蔗糖的水解作用,在甜菜根体中将部分地决定了库的强度。

Wolswinkel 等曾用大豆、菜豆、蚕豆、豌豆、玉米的空种皮研究了质外体转移特性。当胚及胚乳被除去之后,进入种皮的同化物质与在这些种子正常生长期间的方式相似。这些研究所揭示的同化物质转移是通过质外体途径进行的。在大豆和菜豆中,同化物质的转移似乎是需能的转移过程。相反,玉米果柄中同化物质的转移不受抑制因子的影响,因此,同化物质的转移可能是被动的扩散过程。由于果柄中高浓度缓慢穿透的溶质降低了同化物质的转移。果柄中细胞膨压的下降被认为是转移速率下降的原因。

然而,从豆类种皮解剖的研究可以明显地看出同化物质很可能通过共质体途径从筛管分子转移到邻近的维管束薄壁细胞中,随后在进入种皮前通过质外体途径转移到细胞壁内。输入到大豆种皮中的同化物质的细胞间转移被认为不是通过质外体途径转移的。因此,种皮内同化物质流动的动态学很可能是从筛管分子的共质体途径转移和从薄壁组织的质外体途径转移及从种皮渗漏相结的过程。同化物质转移的需能特性主要是由共质体转移和种皮代谢所致,而扩散特性是由于从薄壁组织或种皮渗漏的质外体途径所致。

不论筛管分子在植物中的位置如何,都应具有活泼的需能运输机构从邻近的自由空间吸收蔗糖或其它同化物质;而释放出一些蔗糖于质外体中。如果再转移过程受阻,这种质外体转移仅在库组织中存在。转移的蔗糖在转移位点上被水解,否则加剧了同化物质的渗漏。

## 2 库细胞对糖分的吸收

不论从筛管分子的质外体途径是否发生糖分的转移,有些库细胞的确从邻近的自由空间回收蔗糖或己糖。由发育的大豆胚双向吸收的氨基酸和糖分表明在低和高的基质浓度下分别有饱和和非饱和吸收过程。非饱和吸收的主要组成部分也许是被动的扩散过程<sup>[1]</sup>。在甘蔗茎中,贮藏茎对糖分的吸收是选择性的过程。只有葡萄糖被原生质体吸收。细胞悬浮液对蔗糖的吸收证明细胞壁束缚的酸性转移酶对蔗糖的水解是甘蔗茎蔗糖贮藏的主要步骤。用化学计量法分析认为葡萄糖的吸收似乎是每个糖需要一个  $H^+$  和  $K^+$  作为电荷补偿。还有人认为质膜膜势的形成也许会导致甘蔗的一系列氧化还原反应。然而,详尽的检验并没有证实观察到的氧化还原反应从机理和化学计量学方面与为获得膜能而形成的质膜束缚的电子传递系统有关。

另一方面,甜菜根体切断吸收的蔗糖随基质浓度的增加呈非饱和的吸收,且比葡萄糖和果糖的吸收量大,而后两种糖的吸收随基质浓度的增加而饱和。然而,从叶用甜菜根中分离的原生质体对糖分吸收的速率适于己糖<sup>[6]</sup>,而甜菜根切断对蔗糖的吸收不受 PH 在 4~8 之间影响,对葡萄糖和果糖吸收的最适 PH 为 5。叶用甜菜的根切断或原生质体对蔗糖或葡萄糖吸收的最适 pH 为 5。Getz 等人<sup>[8,9,10]</sup>的研究认为根用甜菜和叶用甜菜根组织或分离的原生质体对糖分的吸收受几种代谢抑制剂、非偶联因子及离子载体的抑制。甜菜根切断对蔗糖吸收的研究证明细胞膨压也许调节吸收过程。当低渗透浓度增加了细胞膨压时,蔗糖的吸收减少。因为在高细胞膨压下,介质的酸化作用明显降低,所以,质膜 ATP 酶活性受到抑制。另一方面,低膨压细胞的膜电位差比高膨压细胞的大。因此,通过调节贮藏组织细胞膨压有可能成为调节库细胞对糖分吸收的途径。

库细胞对糖分的吸收不总是选择性的过程。尽管蔗糖在玉米子粒的果柄中水解,但是象蔗糖和葡萄糖这样的糖分的吸收不是选择性的<sup>[5]</sup>。果柄中蔗糖的水解也许会增加总的溶质浓度

梯度,促进糖分在细胞壁途径中的扩散,以便胚乳细胞的吸收。然而,在其它淀粉贮藏库中(如小麦和大麦),输入的蔗糖并没有在库细胞吸收之前水解<sup>[5]</sup>。

当比较了组织切断,细胞悬浮液和分离的原生质体的吸收动态,有助于理解库细胞对糖分吸收的调节作用<sup>[2,7]</sup>。通过推理可以明确与细胞壁或细胞间自由空间有关过程的作用。然而,有迹象表明分离的原生质体对糖分的吸收可能受到膜性质变化或在原生质体的制备过程中胞间连丝破裂的影响。如果叶用甜菜根分离的原生质体的低蔗糖浓度是由于在制备过程中蔗糖渗漏所致,那么,其糖分的吸收也许与活体状态下的不同。

上述主要讨论了从邻近非共质体途径中吸收糖分,正象在甜菜根中所阐述的那样<sup>[7]</sup>,即使在糖分通过质外体途径转移到库器官中,糖分从输导组织向库细胞的再转移也许会借助于细胞间的运输。这种共质体途径运输的调节对库器官同化物质的积累也许是至关重要的。

姜成后等阐述了大蒜鳞片迅速生长和萎蔫组织中解体的原生质的细胞间集流现象。显然,这种细胞间移动在迅速生长的组织中特别重要。因为新细胞不仅接受正常转移的同化物质如糖分,而且也接受结构物质和高分子量物质。这种以原生质为基础的细胞间转移也许适于新细胞的发育。在发育的小麦子房中,这种运输的详细研究揭示了细胞间集流的高频率首先出现在崩溃的核组织和胚囊之间并与反足细胞的增生同步,然后在胚乳组织建造期间,降解了反足细胞。这种细胞间运输是通过崩溃的原生质的收缩与膨胀所导致的扩大了胞间连丝来完成。由于这种胞间集流能补充正常的同化物质运输,因此,这种运输方式对胚或分生组织的发育至关重要。无容置疑,韧皮部运输和细胞间运输都是同化物质集流系统的一部分。胞间集流也许广泛地存在于库器官的区域内,在那里降解和发育的组织是相邻的,因此还需对这种运输的调节及其重要性做进一步研究。

## 参 考 文 献

- 1 Bennet A. B. et al. 1986. Mechanisms of retrieval and metabolism following phloem unloading. In phloem Transport. ed. New york: pp. 307-16
- 2 Doll. S. et al. 1979. Accumulation of sucrose in vacuoles isolated from red beet tissue. *Planta* 144:407-11
- 3 Eschrich W. 1986. Mechanisms of phloem unloading. See Ref. 1. pp: 225-30
- 4 Felker F. C. et al. 1984. [<sup>14</sup>C]sucrose uptake and labelling of starch in developing grains of normal and seg1 barley. *Plant Physiol.* 74:43-46
- 5 .....1980. Movement of <sup>14</sup>C-labelled assimilates into kernal of zea mays L. An anatomical examination and microautoradiographic study of assimilate transfer. *Plant Physiol.* 65:864-70
- 6 Fisher D. G. et al. 1985. Import and unloading of C assimilate into mature leaves of *Coleus blumei*. *Can. J. Bot.* 63:1700-7
- 7 Getz H. P. 1987. Accumulation of sucrose in vacuoles released from isolated beetroot protoplasts by both direct sucrose uptake and UDP-glucose-dependent translocation. *Plant Physiol. Biochem.* 25:573-79
- 8 .....1987. Transport of sugars across the plasma membrane of beetroot protoplasts. *Planta* 171:185-96
- 9 .....1987. Effect of fusicoccin and ABA on glucose uptake into isolated beetroot protoplasts. *Planta* 171:235-40
- 10 Giaquinta R. T. 1977. Sucrose hydrolysis in relation to phloem translocation in *Beta Vulgaris*. *Plant physiol* 60:339-43
- 11 .....1979. Sucrose translocation and storage in the sugar beet. *Plant Physiol* 63:828-32
- 12 .....1983. Pathway of phloem unloading of sucrose in corn root. *Plant Physiol* 72:362-67

(因版面所限,其余 27 篇参考文献略。)