

植物体内同化产物的运输与分配

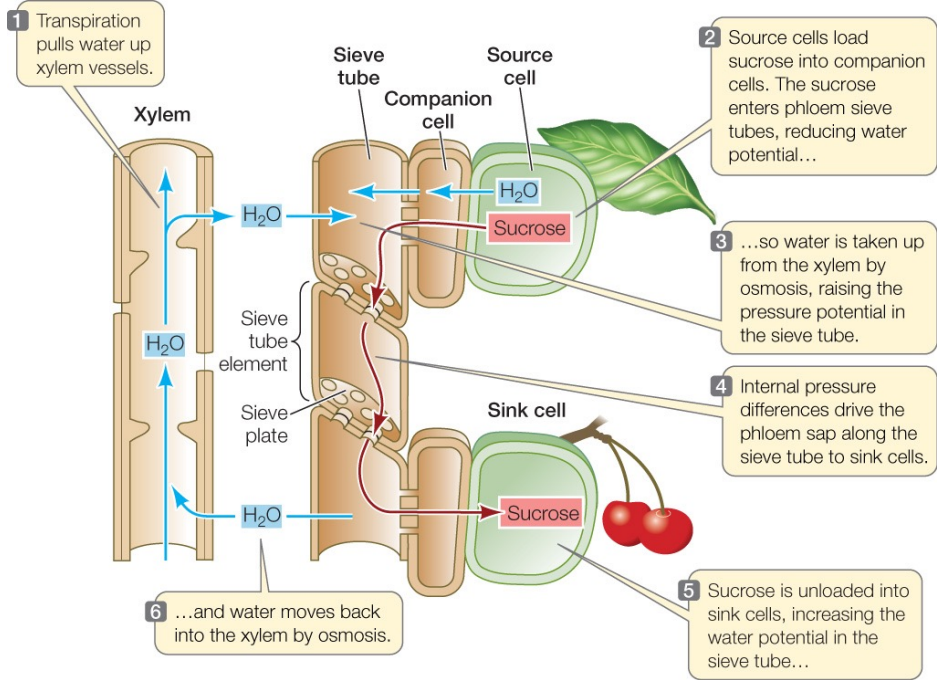
第一节 植物体内同化物的运输

第二节 同化产物的装卸与运输

第三节 同化产物的配置和分配

第四节 同化产物运输与分配的调控

本章内容概要



第一节 植物体内同化物的运输

- 一、同化物运输途径及研究方法
- 二、韧皮部溶质的种类
- 三、同化产物运输的方向和速率

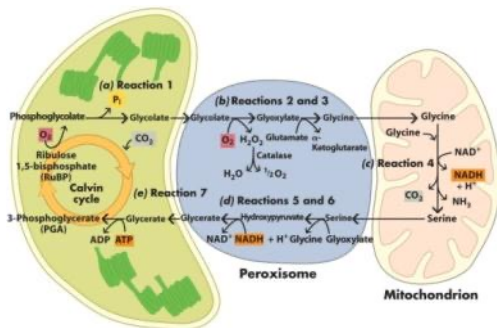


一、同化产物运输的途径及研究方法

1. 短距离运输

物质在细胞内与细胞间的运输。

(1) 胞内运输：细胞器之间的运输，通过扩散、原生质环流、细胞器膜内外的物质交换、囊泡的形成与囊泡内含物的释放等。



(2) 胞间运输

① 共质体运输

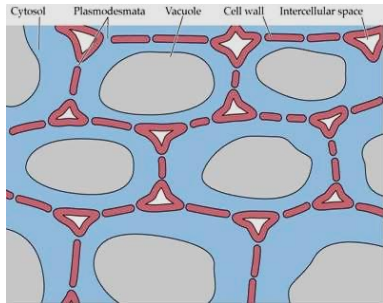
主要通过胞间连丝。如无机离子、糖类、氨基酸、蛋白质、内源激素、核酸等；

② 质外体运输

自由扩散的被动过程，速度很快；

③ 交替运输

物质在共质体与质外体间交替进行的运输形式。



短距离运输系统

胞内运输 → 细胞内、细胞器间的物质交换。

质外体运输 { 细胞壁、细胞间隙中的物质运输，主要是扩散作用。

胞间运输 { 共质体运输 { 物质通过胞间连丝在细胞间的运输。

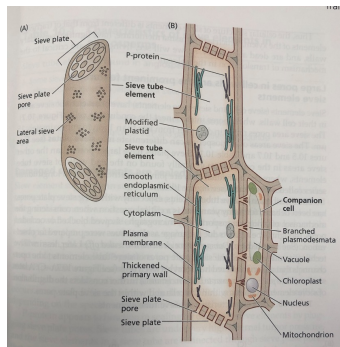
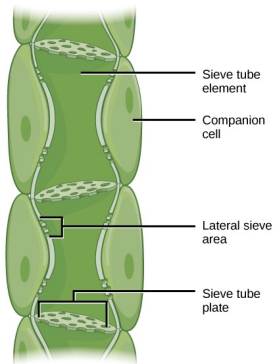
共质体与质外体间交替运输 → 转移细胞

2. 长距离运输（发生于器官间的运输，其距离从几厘米到几百厘米不等）

被子植物的韧皮部由**筛管**、**伴胞**和韧皮薄壁细胞组成。

SE-CC: sieve element-companion cell: 筛管通常与伴胞配对组成的筛分子—伴胞复合体。

伴胞类型: 转移细胞 (transfer cell)、普通伴胞 (ordinary companion cell) 和中间细胞 (intermediary cell)。



3. 长距离运输研究方法

(1) 环割处理

“树怕剥皮”？

环割的利用？



(2) 同位素示踪

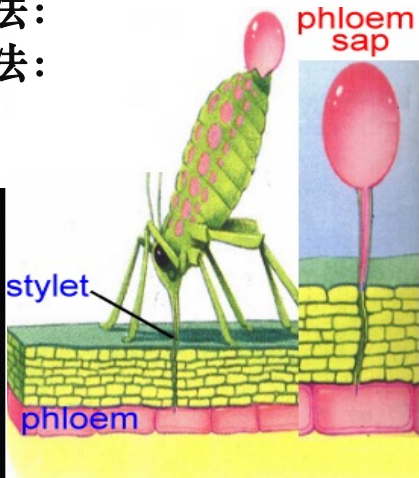
标记：根部标记 ^{32}P 、 ^{35}S 等盐类以便追踪根系吸收的无机盐类的运输途径；叶片同化 $^{14}\text{CO}_2$ ，可追踪光合同化物的运输方向；标记的离子或有机物用注射器等器具直接引入特定部位。

检测：定位收集、活度或丰度测定。

二、韧皮部溶质的种类

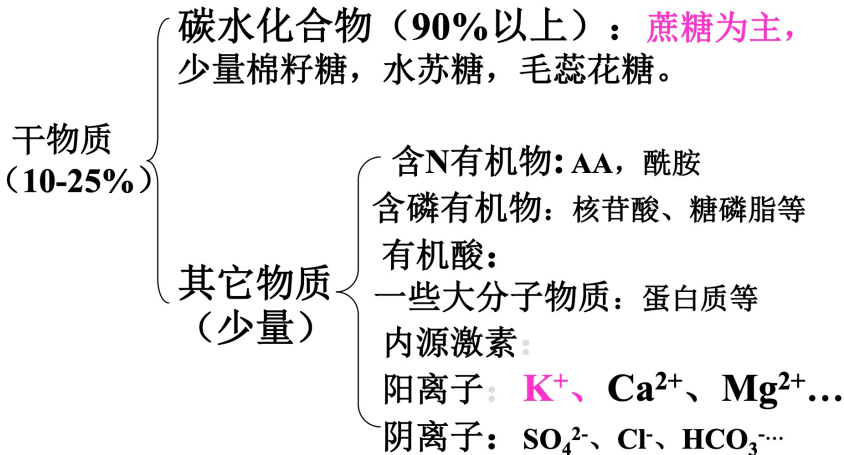
1. 有机物质运输的形式

口器吻针法：
压力探针法：
切口法：



二、韧皮部溶质的种类

分析筛管汁液结果：



二、韧皮部溶质的种类

2. 溶质的种类

以蔗糖作为主要运输形式有何优点？

- ①稳定性高；
- ②溶解度很高；
- ③运输速率快。

烟草和羽扇豆的筛管汁液成分含量

	烟草/ $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$	羽扇豆/ $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$
蔗糖	460.0	490.0
氨基酸	83.0	115.0
钾	94.0	47.0
钠	5.0	4.4
磷	14.0	*
镁	4.3	5.8
钙	2.1	1.6
铁	0.17	0.13
锌	0.24	0.08
硝酸盐	**	极微
pH	7.9	8.0

三、同化物运输的方向与速度

运输方向：由源到库。双向运输，以纵向运输为主，可横向运输。

运输速度：一般约为 $30\sim 150\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$ 。

- 植物种类
- 生育期
- 环境条件
- 运输成分：如丙氨酸、丝氨酸、天冬氨酸较快；而甘氨酸、谷酰胺、天冬酰胺较慢。

比集转运速率 (specific mass transfer rate, SMTR) : 单位时间单位韧皮部或筛管横切面积上所转运的干物质质量, 即比集转运速率, 或称之为质量运输速率, 单位: $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 。

$$\text{SMTR}(\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}) = W/(S \times t) = V \times C$$

多数植物的SMTR为 $1 \sim 13\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$, 最高的可达 $200\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 。

第二节 同化产物的装卸与运输

- 一、同化物在源端韧皮部的装载
- 二、同化物在库端的卸出
- 三、韧皮部同化物运输的机制



一、同化物在源端韧皮部的装载

同化物的韧皮部装载(phloem loading)是指同化物从叶肉细胞的叶绿体通过共质体和质外体进行胞间运输，最终进入SE-CC的全过程。

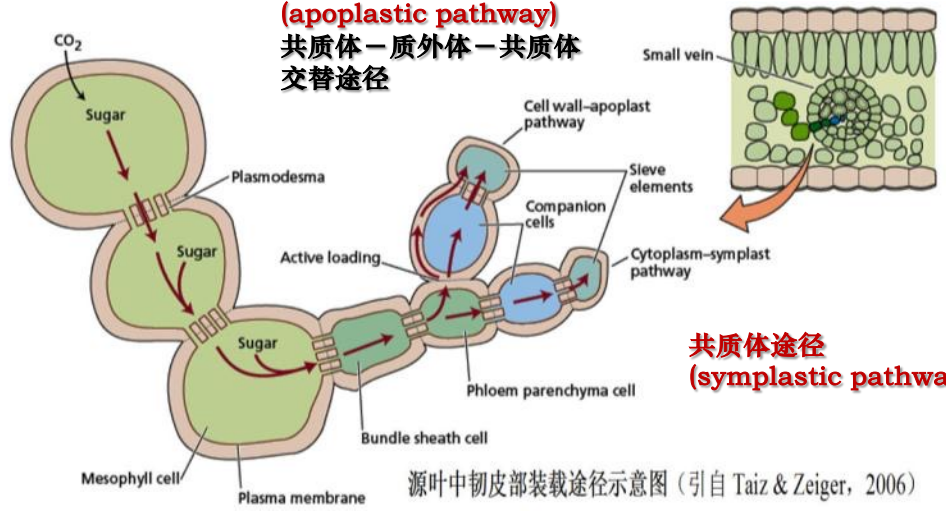
1. 装载步骤

叶绿体同化物——→细胞质中合成蔗糖——
→叶片细脉的SE-CC附近——→SE-CC。

2. 装载途径

- **共质体途径**：同化物通过胞间连丝进入伴胞，最后进入筛管；
- **替代途径**：同化物由叶肉细胞，先进入质外体，然后逆浓度梯度进入伴胞，最后进入筛管分子，即“共质体-质外体-共质体”途径。

**质外体途径
(apoplastic pathway)
共质体-质外体-共质体
交替途径**



**共质体途径
(symplastic pathway)**

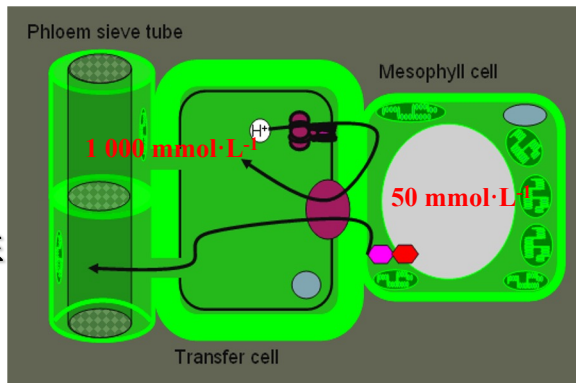
源叶中韧皮部装载途径示意图 (引自 Taiz & Zeiger, 2006)

2、装载机理

装载是一个高流速、逆浓度梯度进行的主动分泌过程，受载体调节。

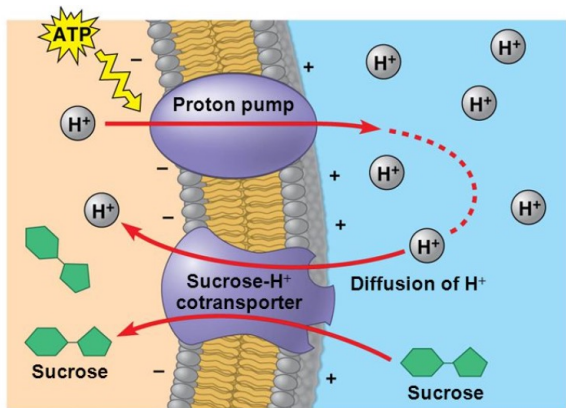
依据：

- (1) 需能量供应
- (2) 对被装载物质有选择性
- (3) 具有饱和效应



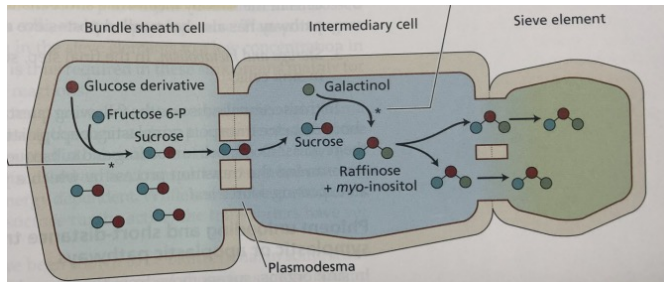
● 蔗糖-质子同向运输
(sucrose-proton symport)
或共运输(cotransport) 模型

- H^+ -ATPase
- sucrose-proton symporter



● 聚合物陷阱模型 (Robert Turgeon) (polymer-trapping model)

- 糖分运输有选择性
- 逆浓度梯度积累
- 中间细胞棉子糖和水苏糖合酶集中分布



二、同化物在库端的卸出

同化物的卸出是指同化物从SE-CC复合体进入库细胞的过程。

1、卸出途径

- **质外体途径（贮藏或生殖器官）**：蔗糖运出SE-CC进入中间细胞，经水解后进入库细胞。
- **共质体途径（根尖、叶尖等营养库）**：借助筛管分子与库细胞的糖浓度差将同化物卸出到库端细胞。

三、同化物在韧皮部运输的机制

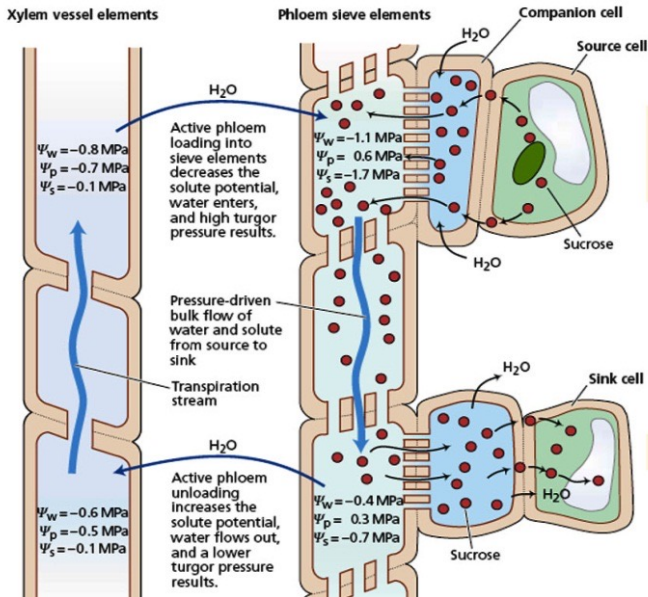
压力流动学说 (Pressure flow hypothesis)

E. Münch于1930年提出的:

- 同化物在SE-CC复合体内随着液流的流动而移动;
- 液流的流动是由源库两端的压力势差而引起。

证据:

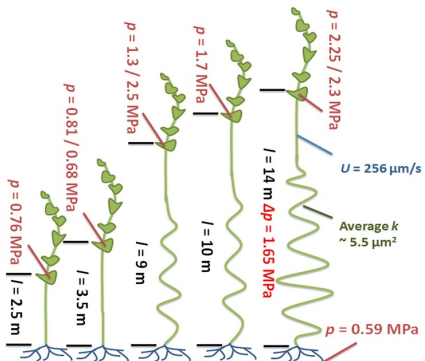
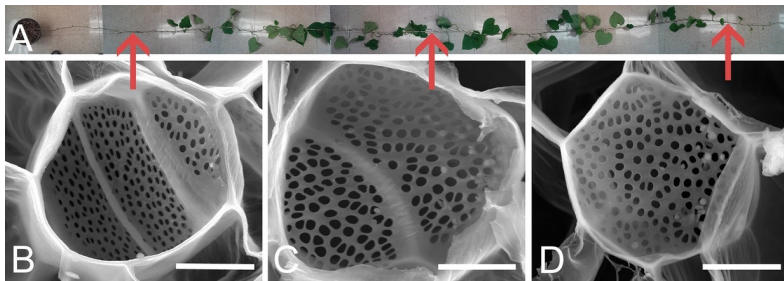
- 许多植物的筛孔处于开放状态，有利于物质的集流运动；
- 韧皮部汁液中糖的浓度随距地面高度的增加而增加，且浓度差与同化物运输相一致；
- 秋天落叶后，浓度差消失，同化物运输停止；春天恢复；
- 蚜虫吻针法证明筛管汁液存在正压力。



Pressure flow hypothesis
(Taiz & Zeiger)

Testing the Münch hypothesis of long distance phloem transport in plants

Michael Knoblauch^{1*}, Jan Knoblauch^{1,2}, Daniel L. Mullendore¹, Jessica A. Savage^{2,3}, Benjamin A. Babst^{4*}, Sierra D. Beecher¹, Adam C. Dodgen¹, Kaare H. Jensen⁵, N. Michele Holbrook²



不足之处

- 物质快速流动所需的压力势差**远大于筛管两端压力势差**
- 不能解释筛管内物质**双向运输**

其他假说

◆ 细胞质泵动学说

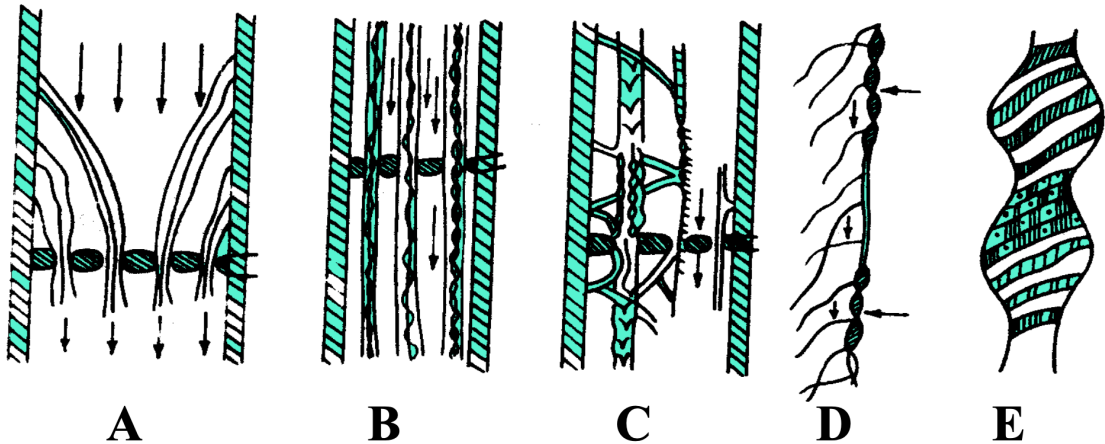
在筛管中细胞质呈几条长丝形成**胞纵连束**，纵跨筛管分子。束内**环状分布着蛋白质丝**反复地有节奏地收缩和张弛，产生不同方向的蠕动，细胞质长距离泵走，糖也随之流动。

◆ P-蛋白的收缩学说

维管束中有一种能够收缩的蛋白，称P-蛋白(韧皮蛋白)，类似于肌球蛋白。筛管内腔和内腔壁分布有许多微纤丝，由P-蛋白组成。其收缩和颤动可以推动物质移动。

可以解释双向运输和较高的运输速率

P-蛋白的收缩学说



第三节 同化产物的配置与分配

一、同化物的配置

二、同化物的“源”、“库”、“流”

三、同化物分配的特点

四、同化物的分配与产量形成的关系



一、同化物的配置

配置：植物将光合固定的碳输送到不同代谢途径的调节作用称为配置(allocation)。

分配：植物体中光合同化物有规律地向各库器官输送的模式称为分配(partitioning)。

1. 光合叶片中的配置

被光合细胞利用；合成储存化合物；合成用于运输的化合物。

2. 库的配置

- 贮藏库：以蔗糖或己糖→液泡；以淀粉→淀粉体。
- 生长库：用于生长所需要的呼吸或其他分子的合成。

3. 配置的调节

● 叶片内磷酸丙糖分配途径：

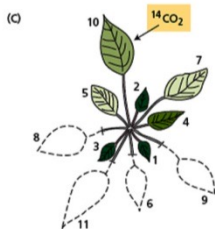
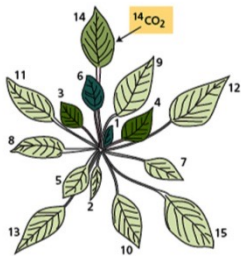
- 用于C₃循环中间产物的再生；
- 用于淀粉的合成；
- 用于蔗糖的合成，以及在运输和贮存间的分配。

二、同化物的源、库、流

1. **代谢源(metabolic source)**: 能够制造并输出同化物的组织、器官或部位。
2. **代谢库(metabolic sink)**: 消耗或贮藏同化物的组织、器官或部位。
3. **流(flow)**: 连接植物源和库的枢纽, 包括连接源端和库端的所有疏导组织。
4. **源-库单位(source-sink unit)**: 相应的源与相应的库, 以及二者之间的输导系统构成一个**源-库单位**。

三、同化物分配的特点

1. 优先供应生长中心
2. 就近供应，同侧运输
3. 功能叶之间无同化物供应关系
4. 同化物和营养元素的再分配与再利用



Sugar beet plant
(Taiz & Zeiger)

玉米“蹲棵”？

四、同化物的分配与产量形成的关系

1. 影响同化物分配的三要素

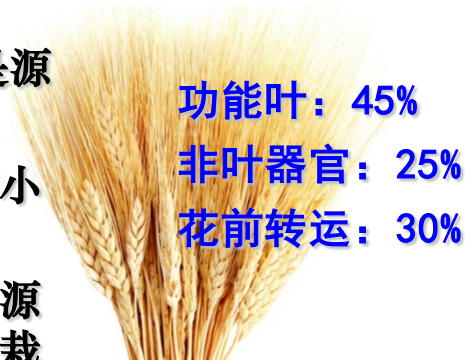
- **供应能力**。源强(source strength)，源器官同化物形成和输出的能力。
- **竞争能力**。库强(sink strength)，库器官接纳和转化同化物的能力。
- **运输能力**。与源、库之间的输导系统的联系、畅通程度和距离远近有关。

2、同化物分配与产量的关系

(1) **源限制型**：其特点是源小而库大；

(2) **库限制型**：特点是库小源大；

(3) **源库互作型**：产量由源库协同调节，可塑性大。只要栽培措施得当，容易获得较高的产量。



有机物的再分配

光合产物可再分配利用

- 1、有机物在植物各器官之间进行再分配
- 2、生殖器官对营养体有机物的调集
 - 早衰现象影响产量；
 - 玉米“蹲棵”。
- 3、衰老叶片中有机物的撤退

第四节 同化产物运输与分配的调控

- 一、代谢调控
- 二、激素调控
- 三、环境因素调控



一、代谢调控

(1) 细胞内蔗糖浓度的调节

(2) 能量代谢的调节

二、激素调控

可以通过调控库的生长、叶片衰老和其他发育过程来调节同化物的分配。

三、韧皮部蛋白质和RNA作为信号分子调控

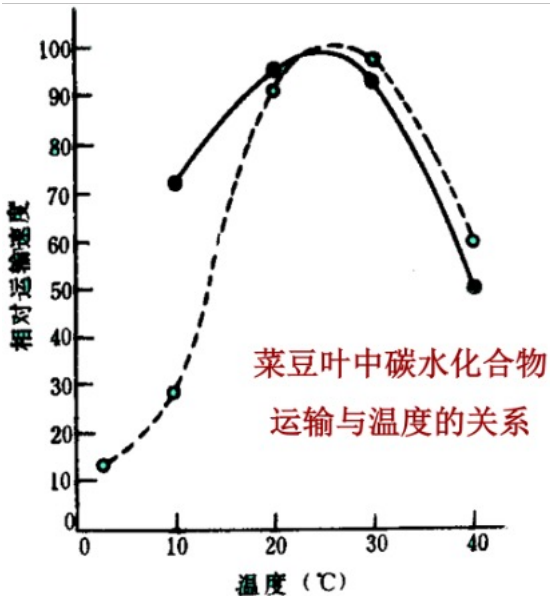
四、环境因素

1. **温度**：影响速度和方向，在 $20^{\circ}\text{C} \sim 30^{\circ}\text{C}$ 时最快。
2. **光照**：光照促进光合作用，促进转运。
3. **水分**：干旱降低运输速率，导致早衰。
4. **矿质元素**：主要是N、P、K、B等。

四、环境因素

➤ 影响运输速度

有三基点现象：最适温度
20 °C -30°C 之间，高于或
低于此温度会降低运输速
度



➤ 低温抑制运输：

- (1) 降低呼吸速率，提供的能量少
- (2) 增加筛管汁液的黏度

➤ 高温阻碍运输：

- (1) 叶片呼吸过高，消耗养分过多，可供运输的物质减少
- (2) 高温时筛管内很快形成胼胝质，堵塞筛孔
- (3) 酶钝化，能量供应减少

➤ 温度除了影响运输的快慢（速度），也影响运输的方向。有机物向温度较高的方向运输较多一点

➤ 昼夜温差对有机物分配有显著的影响

本章内容提要

同化物运输：短距离运输和长距离运输。

同化物运输的主要形式：蔗糖，**源端**通过共质体和质外体被装入筛管；**库端**从筛管—伴胞复合体卸出进入库细胞。

同化物运输的机制：压力流动学说、细胞质泵动学说和收缩蛋白学说。

同化物的分配：优先供应生长中心；就近供应，同侧运输；功能叶之间无供应关系；可以再分配与再利用。

作物的源、库、流关系：协调性决定着产量和品质的形成。环境因素对同化物运输与分配有着重要影响。