

·学术争鸣·

DOI:10.16605/j.cnki.1007-7847.2022.10.0217

植物细胞壁和质体结构之审视 ——植物学教材质疑(十一)

黎维平

(湖南师范大学 生命科学学院, 中国湖南 长沙 410081)

摘要: 本文讨论了胞间连丝、初生纹孔场和纹孔等细胞壁结构及其概念, 分析了次生壁和细胞凋亡之间的联系; 提出了新名词“壁洞”和“功能纹孔”; 澄清了各教材在木质素亲水性和传递细胞壁结构上的混乱。关于质体, 本文指出了各教材通常过分强调叶绿体而忽视其他质体的现象。特别是, 指出了一些教材误将秋叶变黄解释为叶绿体转化为有色体, 而实际上这是叶绿体衰老所致。

关键词: 细胞壁结构; 概念混乱; 有色体; 衰老叶绿体; 新名词; 纹孔

中图分类号: Q949.4

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2022)06-0557-08

A Discussion of Structures of Plant Cell Wall and Plastids Questioning Botany Textbooks (XI)

LI Wei-ping

(College of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081, Hunan, China)

Abstract: Herein, plant cell wall structures and their concepts, such as plasmodesmata, primary pit-fields and pits, are discussed, and the correlation between secondary walls and apoptosis of cells is analyzed. In addition, two new terms, “wall holes” and “functional pits”, are suggested, and some confusion about hydrophilicity of lignin and wall structure of transfer cells is clarified. With regard to plastids, it is pointed out that teaching materials usually overemphasized chloroplasts and neglect other plastids. Particularly, some textbooks misinterpret the yellowing of autumn leaves as the transformation of chloroplasts into chromoplasts, when in fact it is due to the senescence of chloroplasts.

Key words: cell wall structure; confusion of concept; chromoplast; gerontoplast; new term; pit

(*Life Science Research*, 2022, 26(6): 557~564)

植物之所以成其为植物, 首先是它们具有独特的细胞结构。对植物细胞结构的学习是理解植物组织、器官及个体形态、结构和功能的基础, 也是学习植物生长、发育和演化的前提。细胞壁、质体和中央大液泡是植物细胞的三大特征性结构, 本文提出一些关于细胞壁和质体的植物学问题, 以期改进植物细胞的教学和教材编写。

1 细胞壁

细胞壁对植物细胞乃至整个植株都具有极其

重要的意义; 但是另一方面, 细胞壁在一定程度上阻碍了植物细胞间的物质、信息交流, 突破这一障碍是植物界的一个重要演化趋势。胞间连丝穿过细胞壁, 将一个植物体的全体活细胞连接成一个有机的整体(共质体)。胞间连丝是系统发育中多细胞植物诞生的标志性结构。后来, 次生壁演化出来, 纹孔也随之形成, 成为维管植物死细胞间物质交流的通道。进而, 由管胞演化成导管分子时, 端壁转变成穿孔, 打破细胞间的细胞壁障碍, 形成水分运输效率更高的导管。细胞壁及

收稿日期: 2022-10-21; 修回日期: 2022-11-14; 网络首发日期: 2022-12-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31370265)

作者简介: 黎维平(1959—), 男, 湖北荆州人, 博士, 湖南师范大学教授, 博士生导师, 主要从事菊科紫菀族系统分类研究, E-mail: lwp@hunnu.edu.cn。

细胞间沟通的结构很复杂;对此,不少植物学教材存在矛盾混乱之处。

1.1 胞间连丝和初生纹孔场、壁洞

Plasmodesmata (单数为 plasmodesma, 缩写为 PD)在英文教材多解释为 cytoplasmic strands^[1-4](细胞质丝),或类似的说法,如 specialized strands of endoplasmic reticulum^[5],即特化的内质网丝。也有其他的解释,如将它描述为 a narrow hole^[6](窄洞)、fine holes^[6](精致的洞穴)或 pores through the wall^[7-8](壁孔)、a cytoplasmic channel^[9](细胞质通道),这些定义都是着眼于其在细胞壁上的形态而命名,偏离了其是原生质(plasma)连接物(plasmodesma 中的 desma 来自希腊文 desmos,意为连接)的本质。中文将 PD 直译为原生质丝^[10],不如称胞间连丝。在中文植物学教材中,PD 一般被译为胞间连丝;这一中文术语仅四字,既彰显了其功能,又描述了它的结构,是术语翻译的成功范例。

胞间连丝多见于初生纹孔场(primary pit-field),也见于细胞壁的其他位置^[5]。各教材^[1-6, 11-14]通常认为初生纹孔场有两个特征:1)为初生壁凹陷区域;2)胞间连丝通常集中于此。但是,将初生纹孔场定义为“a group of plasmodesmata^[8]”(一组胞间连丝)就有些片面,有“以偏概全”之嫌。

笔者曾将初生纹孔场分解为初生纹孔和场两部分加以理解,以为初生纹孔场是多个初生纹孔集中于一处(“场”)。这一想法与“Primary pit-field is used to describe both a solitary primary pit and a cluster of primary pits^[15]”(初生纹孔场既可为单个初生纹孔,也可指一连串的初生纹孔)的说法有些接近。但是,与笔者将初生纹孔当成壁间断而成的胞间连丝通道的想法不一样,Evert 指出,初生纹孔是指初生壁的薄处(thin areas^[15]),而非间断处(not interruptions^[15])。Evert 还将 primordial pits (原纹孔)、primary pits (初生纹孔)和 primary pit-fields (初生纹孔场)当成同义词^[15]。可见,初生纹孔场不能理解成多个纹孔汇集一处,而应理解为一块凹陷的初生壁区域。那么,胞间连丝穿越细胞壁的通道叫什么?

现有教材或论文一般对这个初生壁和胞间层上的间断部分不给予命名,有的提到时也只是描述性地称之为“孔隙^[16]”或“小孔^[12-13]”;或者,如上文提到的那样,将这个间断部分与穿过其中的胞间连丝合称为 hole^[6](洞)、pore^[7-8](壁孔)或 channel^[9](通道)。胞间连丝也见于初生纹孔场之外^[5, 15],这种

情况下,胞间连丝穿过的部位该有个称呼。于是,有人就误称之为单纹孔^[17](见下文)。所以,给这个初生壁的孔洞一个正式的、统一的名称是很有必要的。

从初生纹孔场到筛域(sieve areas)到筛板(sieve plates),细胞壁伴随这个间断结构的变化而逐步特化。筛管细胞(sieve-tube elements/members)端壁的初生纹孔场,经筛域阶段进一步特化成筛板(sieve plate pores 或 sieve plates),穿越其间的胞间连丝特化成蛋白质联络索(“strands of cytoplasm^[18]”)、原生质联络索(“connecting strands^[1, 13]”或“proto-plasmic connecting strands^[19]”),而细胞壁上的孔洞特化后终于有了专属于自身的名称——筛孔(“sieve pores^[5, 8, 11-13, 19]”)。筛管细胞的“筛”字即来自于筛孔这种结构。相应地,筛胞(sieve cells)无筛板、筛孔,而有筛域和筛域孔(“sieve area pores^[3]”),后者是这个孔洞特化后的另一名词。也有教材不用筛孔这个术语,而泛称其是穿孔(“perforations^[7, 18]”)或孔洞(holes^[9]);或者,因将胞间连丝说成是 pores,便将“sieve pores”一词给了穿过筛板和筛域的特化的胞间连丝^[6, 20],sieve pores 就是蛋白质联络索。

胞间连丝穿过的孔道有必要获得一个术语,因其为胞间连丝这个如此重要的结构穿越的通道,而且还会特化成筛管细胞的一个关键结构——筛孔。回避这个结构的名称不利于胞间连丝、筛孔等的描述,更不利于读者对细胞壁结构的理解。这个结构常与“pore”一词联系,比如:筛孔的英文 sieve pores 用到了这个单词,胞间连丝的描述也常涉及 pore。所以,可将其称为“wall pores”。但是,早在 1979 年,这个名称就被用来描述细胞壁上直径仅 1.6~4.6 nm 或 1.59~13.8 nm、对小分子通过有选择性的微孔^[21],而胞间连丝粗约 50 nm^[22]。如果,赋予它名称“wall holes”(壁洞),筛孔的英文则可改称“sieve holes”。单词“hole”有穿孔的意思,不同于具有凹痕含义的“pit”(纹孔)。壁洞(wall holes)的说法可以避免和“纹孔”(pits)一词纠缠。期待学术界接受这个名词,或者有更合适的术语问世。

总之,胞间连丝是初生纹孔场和壁洞两个结构的功能核心。但是,将壁洞等同于胞间连丝、将初生纹孔场定义为一串胞间连丝有些偏颇。初生纹孔场、壁洞和胞间连丝都是细胞壁的结构,只是层次不同,初生纹孔场包含壁洞和胞间连丝,而壁洞和胞间连丝是并列的结构,即胞间连丝从壁

洞中穿过。

1.2 纹孔和功能纹孔

1.2.1 纹孔与初生纹孔场

纹孔和初生纹孔场有一些相似的地方,二者都是细胞壁上凹陷之处,都是细胞间物质交流的场所;所以,在中英文中,二者都有相同的字词:纹孔(pit)。纹孔的起源也与初生纹孔场密切相关。初生纹孔场是建造次生壁时,细胞“建材”的运输通道,也是细胞死前“遗产”传递的窗口;它不仅不会在次生壁建造完工前被封闭,而且还常常“网开一面”,在其上留下一个或几个永久的次生壁空白区域,作为死细胞间物质交流的通道,这即是纹孔;其中,初生纹孔场即纹孔膜,次生壁围着的空间就是纹孔腔或纹孔道。也许这与气孔处发育出皮孔的对应关系不是巧合。

虽然纹孔和初生纹孔场有紧密关系,纹孔也稀见于有次生壁的薄壁细胞(见下文),而且纹孔和具胞间连丝的初生纹孔场可共存于一处,但是二者到底是不同的结构。首先,在构造上,初生纹孔场是初生壁薄处,有或多或少的胞间连丝穿过壁洞——细胞壁的间断;而纹孔不是整个细胞壁的间断,其只是次生壁的间断,具有纹孔膜(胞间层和二相邻细胞的初生壁)。其次,在功能上,初生纹孔场是活细胞物质、信息交流的场所,而纹孔通常是死细胞间传递物质的通道。

但是,有些教材关于纹孔的介绍与上述不同。有的教材^[23]将纹孔分为“初生壁和次生壁上的纹孔”,并指出,“初生壁上的纹孔称为初生纹孔”“严格区分上述两类有一定困难,所以在应用上往往都混称为纹孔。每个纹孔的基本结构都可以包括两个部分:即纹孔腔和纹孔膜……单纹孔是在初生壁上或次生壁上发生,而具缘纹孔只在次生壁上发生”。该教材不提初生纹孔场这一名词,而将“初生纹孔”也描述成由纹孔膜和纹孔腔构成,这显然不恰当。将纹孔从一般限于次生壁的间断扩大到初生壁变薄的结构,这样定义纹孔带来了概念上的混乱,很不利于人们对细胞壁结构的理解,大大增加了教学的难度,这种泛化的纹孔概念应该摒弃。此外,将初生纹孔场、壁洞都称为纹孔,也见于其他教材^[17, 24]。

“纹孔是细胞壁较薄的区域,有利于细胞间的沟通和水分的运输,胞间连丝常常出现在纹孔内,有利于细胞间物质的交换^[25]。”类似的说法也见于其他教材^[24]。这句话可商榷之处是,虽然也有

少量活细胞具次生壁和纹孔,纹孔膜曾是初生纹孔场,可保留胞间连丝继续行使功能;但是,这是例外现象,纹孔更常见于死细胞,胞间连丝主要见于初生纹孔场,“胞间连丝常常出现在纹孔内”的说法是不准确的。

一些教材^[26-31]虽然将初生纹孔场和纹孔当作两个不同的结构,却以“纹孔”作为小标题,将初生纹孔场放在这个小标题下加以描述,这容易误导学生,让人以为初生纹孔场是一种纹孔。如果将小标题改为“初生纹孔场和纹孔”,突出二者的并列关系,则可避免不必要的误差。

1.2.2 辣椒表皮细胞有单纹孔对还是壁洞?

有的大学实验教材^[17]中,实验项目“单纹孔的观察”这样指导学生开展实验:“单纹孔:撕取辣椒果实表皮一小块,并从果肉一侧用刀片刮去果肉细胞,制成临时装片。显微镜下观察,在两个相邻细胞的细胞壁上寻找呈念珠状的部位,细胞壁上成对的凹陷即单纹孔对。实际上,这种增厚的细胞壁仍为初生壁性质,而纹孔对更多见于已产生次生壁的细胞之间。”根据上文,这里的单纹孔实际上是分布在初生纹孔场之外的壁洞,胞间连丝从中穿越而过。对纹孔的定义不同造成了术语的混乱。此外,此处“增厚的细胞壁仍为初生壁性质^[17]”一说不准确。这里的壁洞位于初生纹孔场之外,其周边的初生壁相对于初生纹孔场处微微凹陷的初生壁要厚些,但是,这不是增厚,而为正常初生壁的厚度,故称之为“增厚的细胞壁”不妥。附加一句题外的话,上述这种照单抓药、不用动脑的验证性实验还是少点好;即使是简单实验,也可转化成探究性实验,至少应该对学生的观察力、判断力提出一点小小的挑战。

“单纹孔主要分布于活细胞的壁上^[24]”“单纹孔多存在于薄壁组织、……中^[32]”,这些欠妥的说法显然同上述问题如出一辙。

1.2.3 新概念:功能纹孔

孔纹、网纹和梯纹导管中的孔、网眼和梯形结构都是不同形状的纹孔膜,而环纹、螺旋导管的“环”和“螺”则是次生壁,而不是纹孔。虽然环纹、螺旋导管没有形似纹孔的结构,但是其大片无次生壁的“留白区域”就是水分和无机盐横向运输的通道,笔者建议称之为“功能纹孔”。功能纹孔横向运输的效率,这对于根主要功能区域——根毛区的原生木质部尤其重要,因为:1)根毛区原生木质部管腔小,纵向运输能力有限。其主要进

行横向运输,将经由内皮层和中柱鞘获得的水分、无机盐转运至后生木质部。此过程主要依赖功能纹孔;2)原生木质部先于后生木质部成熟,其发达的功能纹孔部位具有一定可塑性,适应于木质部发育早期根仍在纵向伸长的状况。

1.3 次生壁与细胞凋亡的关系

各种纤维细胞、石细胞、导管分子和管胞都有次生壁,而且都是死细胞。次生壁和细胞凋亡之间是否有某种因果关系?读者通常难以从教材得到明确答案。细心的学生常常就此刨根问底。

1.3.1 次生壁形成和细胞凋亡之间没有因果关系

次生壁形成和细胞凋亡都是由功能决定的。例如:导管分子具次生壁,一方面可抵抗因根压产生的正压力和蒸腾流导致的负压,另一方面可减少水分、无机盐过度侧向流动,促进向上运输;而原生质体的凋亡则使细胞成中空的管道,利于水分、无机盐的顺畅流动。所以,成熟的导管分子有次生壁和凋亡都是服务于运输水分和无机盐这一功能的。

细胞次生壁形成和细胞凋亡没有因果联系,但在时间上有先后顺序。次生壁的建立离不开原生质体的代谢活动,所以次生壁建立完成在前,细胞凋亡在后。细胞次生壁形成和细胞凋亡是两个平行的生理过程,可由相同的基因调控^[33]。

1.3.2 活细胞也可以有次生壁

有没有具次生壁的正常活细胞?当然有,当植物有这个需求时,进化是有可能予以满足的。下文提到的具特殊的次生壁传递细胞就是活细胞。“在水稻、小麦、大麦等C₃植物中,维管束鞘由两层细胞组成,内层细胞小而壁厚,不含叶绿体^[13]”。这里的内层小而壁厚的细胞,被称为内束鞘(mestome sheath),是活细胞。在大麦(*Hordeum vulgare* L.)内束鞘细胞中,研究人员检测到特定抗盐基因的表达;内束鞘细胞对控制双向物质运输,即水分的外向流动和同化产物的内向转运,具有重要作用^[34]。

“很特化的细胞,如机械组织分子也可以长久地保持其原生质体^[23]”“具有生活原生质体的细胞,如木射线和木薄壁细胞,也可能具有次生壁^[23]”“木薄壁细胞具加厚的次生壁但木质化程度相对较低^[35]”。木薄壁细胞是活细胞,是否所有的木薄壁细胞都具次生壁还有待研究,但至少部分木薄壁细胞为具次生壁的薄壁细胞,而且细胞壁木质化^[36]。木射线细胞也是活细胞,其具次生壁的现象

在许多被子植物和松属植物中都可见^[37]。次生壁较厚且常木化的薄壁细胞称“sclerified parenchyma cells^[15]”(硬化薄壁细胞),见于次生木质部和髓部。

1.4 木质素:亲水还是疏水?

4.7亿年前,植物开始登陆,然后逐渐进化出越来越高效、复杂的木质部维管系统^[38]。在陆生植物演化过程中,管胞的起源是一关键性创新,而管胞的支持和输导功能在很大程度上都有赖于木质素(lignin),因此木质素在陆生植物的演化中起了重大作用^[3]。木质素主要存在于木质部细胞的次生壁中,大大提高了细胞壁的强度和硬度^[18]。木材的干物质中,木质素占15%~25%^[13, 18],是自然界仅次于纤维素的第二多有机物。

木质素是由3种主要的木质醇(苯丙烷类)组成的多酚类高分子化合物,其是亲水(hydrophilic)还是疏水(hydrophobic)?在此问题上,教材分成两派。“亲水派”^[11, 25-26, 32, 39-42]的代表之一是马炜梁等^[13],其在教材中明确指出,“木质素是亲水的,它有很大的硬度,因此,木质化的壁既增加了机械强度,又能透水”。少数中文教材^[24, 28-29, 43]和一些英文教材^[3, 6, 15, 18-20, 44]为“疏水派”。有些奇怪的是,除少数教材^[15, 29]明确指出木质素是“疏水性的”(hydrophobic)外,多数“疏水派”教材不直言“木质素是疏水性的物质”,而是用其参与形成的结构之特征来暗示木质素具疏水性。例如,有教材指出,“细胞壁木质化后不能透过水分^[24, 28]”“木质素在细胞壁中与纤维素紧密交联形成一个疏水的网^[43]”“Lignified secondary walls are not permeable to water^[31]”(木质化的次生壁不透水);“The suberin and lignin infiltrate the spaces in the wall usually occupied by water, thus imparting a hydrophobic property to these specific regions of the cell wall^[31]”(这些木栓质和木质素渗入到壁中通常为水占据的空间,因而赋予了细胞壁的这些部位具有疏水属性);“Secondary walls become impregnated with lignin, making them waterproof^[6]”(次生壁充满木质素,导致其具防水性);“The secondary wall is often lignified and/or suberized, and acts as an effective barrier to water loss^[18]”(次生壁常常木化和/或栓化,能对失水起到有效的阻碍作用);“Lignification results in …… a decrease in the permeability of water^[20]”(木质化导致透水性下降);“Lignin also decreases the permeability and degradability of walls^[19]”(木质素还降低细胞壁的通透性和降解性);“By water-

proofing the walls of the xylem, lignin limits lateral diffusion^[15]”(木质素使木质部细胞壁具防水性,阻止水的侧面渗漏)。此外,有的教材在一处说凯氏带富含疏水的木栓质和木质素[Casparian strips (rich of hydrophobic suberin and lignin)^[44]],这里的hydrophobic 理应也修饰了 lignin;而在另一处又说“The secondary cell wall contains also lignin and highly hydrophobic suberin^[44]”(次生壁也含有木质素和高度疏水的栓质),这意味着木质素不是高度疏水的。那么木质素是中度疏水还是低度疏水?未找到答案。综上所述,木质素是疏水性物质的观点并不鲜明,所以“疏水派”应改称为“功能疏水派”,其认同木质素使细胞壁失去透水性的观点。

有文献明确指出,细胞壁中的木质素具疏水性^[45-46]。笔者支持木质素是疏水性物质的观点,因为它还得到了如下事实的支持。第一,“木质化的细胞仍可透过水分^[13, 26, 40]”,不是因为木质素亲水,而恰恰相反,是因为木质素的加入,使次生壁疏水,于是细胞壁上留下了一些无次生壁的纹孔,形成水分、无机盐在胞间传输的通道。导管分子、管胞的次生壁木质化,其作用之一就是控制水分、无机盐的横向运输,促进纵向转运。否则,为什么在导管分子和管胞的次生壁上形成梯纹、网纹、孔纹及功能纹孔等纹孔结构呢?第二,凯氏带是切断质外体运输的屏障。为什么凯氏带对水分是不透性的?就是因为其含有木质素和木栓质这两类疏水的物质。如果木质素是亲水性物质,那么凯氏带则无法阻断质外体运输。第三,传递细胞(transfer cells)次生壁内突形成壁膜器,使之大大增加了吸收表面积(见下文)。其内突的次生壁是非木质化的,所以是全透性的。这从反面证实了木质素具有疏水性。

关于木质素疏水性的强度,有待进一步研究。但是,木质素具有一定程度的疏水性应该得到植物学教材的认可。否则,上文提到的3个事实就难以解释。

1.5 传递细胞

传递细胞是一类适应物质短途运输的特殊薄壁细胞,其细胞壁局部内突生长(ingrowth,更准确地说,次生壁局部沉积),大大扩大了细胞壁以及贴生其上的细胞膜的表面积;内突生长的次生壁(wall ingrowths 或 wall invaginations)和贴生的质膜构成高效的、质外体运输的结构单元——壁膜器(wall-membrane apparatus)。对于这类细胞,有一系

列问题需要澄清。

1.5.1 壁膜器之壁是初生壁还是次生壁?

传递细胞内突壁是初生壁还是次生壁?对此,一些教材^[12, 31]未予以提及;另一些教材则以传递细胞“细胞壁一般是初生壁^[13, 27, 47]”的模糊说法暗示较厚部分是初生壁,让人误以为这同厚角组织细胞壁的角隅处初生壁加厚一样;第三类教材却指出其为次生壁^[5],且是未木质化的次生壁^[11, 30, 40]。

传递细胞与其说是一类特殊的薄壁细胞,不如说是一类特殊的厚壁细胞(distinctively thick-walled cells)。其加厚部分是次生壁沉积(secondary wall deposition)、次生壁加厚(secondary wall thickening)或次生壁合成(secondary wall biosynthesis)所形成的内突次生壁,简称内突壁。

与管胞、导管分子中的次生壁不同,壁膜器中的内突壁不含疏水性的木质素,这使得传递细胞的内突壁是全透性的,形态结构配合组成成分完美地适应了质外体高速运输。

1.5.2 传递细胞的细胞壁上为什么有胞间连丝

有教材指出传递细胞“胞间连丝发达^[13]”,可是,适应质外体运输的传递细胞为什么有发达的胞间连丝?中文教材一般未提及传递细胞壁膜器是对质外体运输的适应,这导致学生提问:“壁膜器中有没有胞间连丝?”首先,壁膜器适应质外体运输,不含胞间连丝。其次,壁膜器在细胞中的分布是不均匀的。以具传递细胞功能的伴胞为例,其面向蔗糖来源一侧壁膜器发达,因为此处进行质外体运输(不排除此侧也有共质体运输);而其挨着筛管分子的一侧,则主要通过共质体运输(也可质外体运输),将吸收的蔗糖转运给筛管分子,适应共质体运输需要丰富的胞间连丝。各教材对传递细胞的交替(质外体-共质体)途径运输通常未加说明,导致师生常产生困惑。

1.5.3 传递细胞的内涵与外延

《植物学名词(第二版)》^[48]称传递细胞为“伴胞的一种,与普通伴胞类似”,这个定义显然过于偏狭。凡是有类似于壁膜器结构和功能的细胞,都属于传递细胞。传递细胞可分成两大类,一是植物体内行短途运输的传递细胞,如木质部和韧皮部内的薄壁细胞和伴胞等;二是植物体表的传递细胞。后者包括:1) 世代交替中,在孢子体和配子体接触处界面上进行物质交流的细胞,如:苔藓植物寄生的孢子体的基足和寄主配子体接触面的细胞^[15];被子植物雌配子体的助细胞(可向孢子

体释放吸引花粉管的短肽等化合物,其丝状器就是壁膜器);孢子体的花药绒毡层,其向雄配子体(花粉)释放蛋白质、孢粉素等物质;2)新的孢子体从老一代孢子体获取营养的细胞,如胚柄的基细胞、胚乳的传递细胞和珠心传递细胞。

吸器(haustorium)是寄生物适应吸收寄主营养而产生的特化结构^[48],其同传递细胞一样,通过扩大细胞表面积增强质外体吸收的能力。但是,吸器不同于传递细胞,如铁树(*Cycas revoluta* L.)和银杏(*Ginkgo biloba* L.)花粉的吸器^[3, 49],它们通过细胞外凸而不是改变细胞壁结构来扩大细胞的比表面积(表面积和体积之比)。菟丝子(*Cuscuta chinensis* Lam.)的吸器(寄生根)进入寄主体内后,“当吸器细胞与寄主筛管接触时,常形成多歧的‘基足’结构,以增加吸收面积^[11]”,甚至发生“The host-parasite phloem connection occurs via symplasmic sieve element continuity^[50]”(寄主和寄生植物通过筛管分子的共质体连续建立韧皮部连接),但是没有出现壁膜器结构。有教材在定义传递细胞时提到,“Cells without wall ingrowths may also function as transfer cells^[51]”(没有壁内突生长的细胞也可以行使传递细胞的功能),但该教材未说明是否将这些细胞也称为传递细胞。如果将吸器也当作传递细胞,那么根毛细胞就也是传递细胞了,显然这不合适。

改变传递细胞的外延就必须改变其内涵。传递细胞可有3种定义:1)具壁膜器的细胞;2)可进行质外体短途运输的细胞;3)前两个定义的综合,缺一不可。笔者支持第3种定义,建议将吸器^[11]、根毛细胞等排除在传递细胞范畴之外。

1.5.4 个体间联系:传递细胞和种间胞间连丝

“通常,非功能端的大孢子之间没有胞间连丝的形成,而功能大孢子则有很多胞间连丝与珠心细胞相连。胞间连丝成为营养物质从珠心组织流向大孢子的‘高速公路’,为合点端大孢子提供营养,以保证功能大孢子的进一步分化发育。^[43]”教材上这段文字描述了功能大孢子通过胞间连丝与珠心细胞相连的现象,但是,这很可能不是事实。首先,异型孢子由同型孢子演化而来,两类孢子有着相似的发育过程。被子植物的小孢子(配子体世代的第一个细胞)生长发育所需的营养物质,是由孢子体的绒毡层释放到小孢子周边的,而非通过胞间连丝获取^[13]。教材虽然未提及大孢子如何获得营养,但是,其获取营养的方式理应与小

孢子相似。其次,与小孢子一样,大孢子先是被胼胝体包被,与外界隔绝;功能大孢子后因胼胝体被分解而成为游离的细胞,目前尚未见功能大孢子与珠心细胞间通过胞间连丝连接的报道。再次,如上文所述,世代交替中寄生的孢子体(苔藓植物)和配子体(种子植物)以及胚、胚乳发育过程,都是通过传递细胞传递营养和水分,两个生物体的接触界面没有胞间连丝的参与。总之,功能大孢子作为雌配子体的第一个细胞是不可能与珠心这个孢子体的结构产生胞间连丝联系的。

当然,并不是说,植物个体间完全不可能产生胞间连丝联系,有两种情况可在不同物种间建立胞间连丝联系^[51]。一是近缘种间嫁接时,种间器官的细胞间可形成次生的胞间连丝;二是寄生植物吸器和寄主细胞间也形成次生的胞间连丝。这两种特例被称为种间胞间连丝(interspecific plasmodesmata,简称iPD)。

2 质体

质体也是植物细胞的特有结构。

2.1 叶绿体只是质体之一

质体包括原质体、叶绿体、白色体(淀粉体、造蛋白体和造油体)和有色体(杂色体)。就功能而言,叶绿体当然是最重要的质体,但是,它不是质体的全部。过分突出叶绿体而忽略其他质体的倾向应该予以纠正。例如:我们在谈到被子植物体细胞的DNA时,通常不会有“叶表皮细胞基因组”“根尖细胞基因组”之类的说法,因为体细胞的DNA都是一致的;但是,谈到质体DNA时,部分教材和文献却有“叶绿体DNA^[48]”“叶绿体基因组^[42, 48]”之类的说法,仿佛这些DNA、基因是叶绿体独有的、特有的,而实际上所有的质体分享同样的DNA。学术界普遍把质体DNA说成是叶绿体DNA,实际上,提取叶片叶绿体DNA时,不可避免地得到了白色体的DNA。虽然一个个体的叶绿体DNA和其他质体的DNA没有差别,而且叶绿体DNA在含量上常常占绝对优势,但是,称质体DNA(plDNA)比叫叶绿体DNA(cpDNA)更为严谨。有论文^[52]在用图显示原质体在小孢子、营养细胞和精子中出现时,用绿色图形表示质体,这是误把原质体当成叶绿体了。

关于质体的结构,植物学教材^[11-12, 24-28, 41-42]往往在介绍叶绿体结构时才提到双膜结构、环状DNA、核糖体等结构,这容易误导学生,让他们以

为只有叶绿体才具有这些结构,其他质体是否如此则不明确;有的教材甚至称质体DNA为“叶绿体基因组^[12, 42]”。同样地,关于细胞器的半自主性,有的教材强调“叶绿体是半自主性细胞器^[25, 29, 41]”,仿佛其他质体不具备这些特征。建议各教材先介绍各质体的共有结构、功能特征,再讨论叶绿体与其光合作用功能相适应的特有结构。

2.2 秋叶黄色来自有色体吗?

秋叶脱落前常常为黄色,一些教材将其归因于叶绿体转化成有色体^[12, 29-30, 53];其他教材未提及此类现象;无一教材提出不同观点。笔者先是倍感困惑:秋叶黄有什么生物学意义吗?未见报道。既然叶黄无生物学意义,而叶绿体转化为有色体是要消耗物质、能量的,那么植物会为无意义的事情付出代价吗?显然不会!基于这种思考,笔者认为,秋叶的黄色不应来自有色体。

有文献^[54-56]指出,叶绿体衰老过程中,其叶绿素首先分解(伴随类囊体膜系统解体),叶片失绿,随后正常叶绿体中被叶绿素遮掩的类胡萝卜素显示出颜色。简言之,黄叶之黄色来自衰老叶绿体(gerontoplast)。而有色体在结构和功能上与衰老叶绿体是迥然不同的,不能把二者混为一谈;有色体是有功能的质体,不应该成为落叶的随葬品。

笔者在讲到这部分内容时,总是和学生分享自己的心路历程,让学生也经历一次“发现和提出问题、分析判断、独立地得出结论”的学术探究。此为笔者植物学批判性教学的案例之一。这个案例不仅可用于训练学生的科学思维,还能培养学生敢于挑战教材、不迷信权威的批判精神。

参考文献(References):

- [1] GLIMN-LACY J, KAUFMAN P B. Botany Illustrated: Introduction to Plants, Major Groups, Flowering Plant Families[M]. 2nd ed. New York: Springer, 2006: 2, 18.
- [2] CUTLER D F, BOTHA T, STEVENSON D W. Plant Anatomy: an Applied Approach[M]. Malden: Blackwell Publishing, 2008: 11, 99, 268.
- [3] EVERT R F, EICHHORN S E. Raven Biology of Plants[M]. 8th ed. New York: W. H. Freeman and Company, 2013: 3, 34, 37, 59-60, 437, 551, 565-566.
- [4] RUDALL P J. Anatomy of Flowering Plants: an Introduction to Plant Structure and Development[M]. 4th ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2020: 3.
- [5] BECK C B. An Introduction to Plant Structure and Development: Plant Anatomy for the Twenty-first Century[M]. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2010: 20, 30, 34, 421.
- [6] MAUSETH J D. Botany: an Introduction to Plant Biology[M]. 6th ed. Burlington: Jones & Bartlett Learning, 2016: 76, 113, 127, 130-131, 779-780.
- [7] LACK A J, EVANS D E. Instant Notes: Plant Biology[M]. Oxford: BIOS Scientific Publishers Ltd., 2001: 5, 26.
- [8] SIMPSON M G. Plant Systematics[M]. 3rd ed. Amsterdam: Academic Press, 2019: 58, 77-78, 539, 544, 737, 741.
- [9] BERG L R. Introductory Botany: Plants, People, and the Environment[M]. 2nd ed. Belmont: Thomson Brooks/Cole, 2008: 99, 599.
- [10] 郑惠元, 杨舒涵, 郑美惠, 等. 国际上植物代谢研究于农药登记资料要求之介绍[J]. 台湾农药科学(ZHENG Hui-yuan, YANG Shu-han, ZHENG Mei-hui, et al. Introduction to data requirements from plant metabolism studies for pesticide registration[J]. Taiwan Pesticide Science), 2021, 10: 29-47.
- [11] 李扬汉. 植物学[M]. 3版. 上海: 上海科学技术出版社(LI Yang-han. Botany[M]. 3rd ed. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers), 2006: 30, 48, 65-67, 160.
- [12] 周云龙, 刘全儒. 植物生物学[M]. 4版. 北京: 高等教育出版社(ZHOU Yun-long, LIU Quan-ru. Plant Biology[M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press), 2016: 18-19, 28, 46.
- [13] 马炜梁, 王幼芳, 李宏庆, 等. 植物学[M]. 3版. 北京: 高等教育出版社(MA Wei-liang, WANG You-fang, LI Hong-qing, et al. Botany[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press), 2022: 21-22, 27, 34, 67-68, 79.
- [14] INGROUILLE M, EDDIE B. Plants: Evolution and Diversity[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2006: 58.
- [15] EVERT R F. Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their Structure, Function, and Development[M]. 3rd ed. Hoboken: John Wiley & Sons, Inc., 2006: 70, 74, 122, 179, 371, 533, 539.
- [16] 周仪. 植物细胞间的通道——纹孔[J]. 植物杂志(ZHOU Yi. Pits: channels between plant cells[J]. The Plant Journal), 1982(6): 16-18.
- [17] 汪小凡, 杨继, 宋志平. 植物生物学实验[M]. 3版. 北京: 高等教育出版社(WANG Xiao-fan, YANG Ji, SONG Zhi-ping. Laboratory of Plant Biology[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press), 2019: 50.
- [18] BIDLACK J E, JANSKY S H. Stern's Introductory Plant Biology[M]. 14th ed. New York: McGraw-Hill Companies, 2018: 47, 60, 99, G11.
- [19] DICKISON W C. Integrative Plant Anatomy[M]. San Diego: Harcourt/Academic Press, 2000: 27, 94.
- [20] CRANG R, LYONS-SOBASKI S, WISE R. Plant Anatomy: a Concept-based Approach to the Structure of Seed Plants[M]. Cham: Springer, 2018: 168, 254, 273.
- [21] KURCZYŃSKA E, GODEL-JĘDRYCHOWSKA K, SALA K, et al. Nanoparticles—plant interaction: what we know, where we are?[J]. Applied Sciences, 2021, 11(12): 5473.
- [22] BELL K, OPARKA K. Imaging plasmodesmata[J]. Protoplasma, 2011, 248: 9-25.
- [23] 胡正海. 植物解剖学[M]. 北京: 高等教育出版社(HU Zheng-hai. Plant Anatomy[M]. Beijing: Higher Education Press), 2010: 49, 58-60.
- [24] 刘穆. 种子植物形态解剖学导论[M]. 4版. 北京: 科学出版社(LIU Mu. Introduction to Morphology and Anatomy of Seed Plants[M]. 4th ed. Beijing: Science Press), 2008: 10, 38-42.
- [25] 赵桂仿. 植物学[M]. 北京: 科学出版社(ZHAO Gui-fang. Botany[M]. Beijing: Science Press), 2009: 13, 16.
- [26] 许鸿川. 植物学: 南方本[M]. 2版. 北京: 中国林业出版社(XU Hong-chuan. Botany: Southern Edition[M]. 2nd ed. Beijing: China Forestry Publishing House), 2008: 22, 24, 27-28.
- [27] 陆时万, 徐祥生, 沈敏健. 植物学: 上册[M]. 2版. 北京: 高等教育出版社(LU Shi-wan, XU Xiang-sheng, SHEN Min-jian. Botany (Vol. 1)[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 2011: 20, 29, 54.

- [28] 赵建成, 李敏, 梁建萍. 植物学[M]. 北京: 科学出版社(ZHAO Jian-cheng, LI Min, LIANG Jian-ping. Botany[M]. Beijing: Science Press), 2013: 4, 6.
- [29] 强胜. 植物学[M]. 2版. 北京: 高等教育出版社(QIANG Sheng. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 2017: 17, 23-24, 26.
- [30] 金银根. 植物学[M]. 3版. 北京: 科学出版社(JIN Yin-gen. Botany[M]. 3rd ed. Beijing: Science Press), 2018: 89-90, 96, 109.
- [31] 林宏辉. 植物生物学[M]. 北京: 高等教育出版社(LIN Hong-hui. Plant Biology[M]. Beijing: Higher Education Press), 2018: 9, 21.
- [32] 胡金良. 植物学[M]. 北京: 中国农业大学出版社(HU Jin-liang. Botany[M]. Beijing: China Agricultural University Press), 2012: 13-14, 16.
- [33] CAO S Q, GUO M J, CHENG J Y, *et al.* Aspartic proteases modulate programmed cell death and secondary cell wall synthesis during wood formation in poplar[J]. Journal of Experimental Botany, 2022, 73(19): 6876-6890.
- [34] FUJIWARA T, MITSUYA S, MIYAKE H, *et al.* Characterization of a novel glycinebetaine/proline transporter gene expressed in the mestome sheath and lateral root cap cells in barley[J]. Planta, 2010, 232: 133-143.
- [35] 文静, 王春涛, 杨永平. 植物木质部次生细胞壁加厚调控的研究进展[J]. 西南林业大学学报(WEN Jing, WANG Chun-tao, YANG Yong-ping. Advances in regulation of xylem secondary cell wall thickening in plants[J]. Journal of Southwest Forestry University), 2021, 41(2): 182-188.
- [36] MORRIS H, JANSEN S. Secondary xylem parenchyma—from classical terminology to functional traits[J]. IAWA Journal, 2016, 37: 1-15.
- [37] TAKATA N, AWANO T, NAKATA M T, *et al.* Populus NST/SND orthologs are key regulators of secondary cell wall formation in wood fibers, phloem fibers and xylem ray parenchyma cells[J]. Tree Physiology, 2019, 39(4): 514-525.
- [38] 王瑞庆, 张莉, 郭连金, 等. 植物木质部水力学研究进展[J]. 西北植物学报(WANG Rui-qing, ZHANG Li, GUO Lian-jin, *et al.* Advance in plant xylem hydraulics[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica), 2020, 40(12): 2157-2168.
- [39] 曲波, 张春宇. 植物学[M]. 北京: 高等教育出版社(QU Bo, ZHANG Chun-yu. Botany[M]. Beijing: Higher Education Press), 2011: 18.
- [40] 贺学礼. 植物学[M]. 2版. 北京: 科学出版社(HE Xue-li. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press), 2016: 14, 39.
- [41] 杨晓红. 植物学[M]. 北京: 科学出版社(YANG Xiao-hong. Botany[M]. Beijing: Science Press), 2019: 12, 16, 110.
- [42] 廖文波, 刘蔚秋, 冯虎元, 等. 植物学[M]. 3版. 北京: 高等教育出版社(LIAO Wen-bo, LIU Wei-qiu, FENG Hu-yuan, *et al.* Botany[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press), 2020: 14, 17.
- [43] 武维华. 植物生理学[M]. 3版. 北京: 科学出版社(WU Wei-hua. Plant Physiology[M]. 3rd ed. Beijing: Science Press), 2018: 28, 354-355.
- [44] SHIPUNOV A. Introduction to Botany[M/OL]. Minot: Minot State University, 2018: 46, 101 [2022-12-02]. http://ashipunov.info/shipunov/school/biol_154/index.htm.
- [45] PEREIRA H. The rationale behind cork properties: a review of structure and chemistry[J]. BioResources, 2015, 10(3): 6207-6229.
- [46] LOURENÇO A, RENCORET J, CHEMETOVA C, *et al.* Lignin composition and structure differs between xylem, phloem and phellem in *Quercus suber* L.[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1612.
- [47] 崔娜, 范海延. 植物学[M]. 北京: 科学出版社(CUI Na, FAN Hai-yan. Botany[M]. Beijing: Science Press), 2019: 39.
- [48] 第二届植物学名词审定委员会. 植物学名词[M]. 2版. 北京: 科学出版社(The Secondary Examining and Approving Committee of Chinese Botanical Terms. Chinese Terms in Botany-2019[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press), 2019: 64-66, 120, 179, 201.
- [49] 黎维平. 种子植物受精摆脱水束缚应归因于花粉管的起源吗?——植物学教材质疑(一)[J]. 生命科学研究(LI Wei-ping. Should fertilization independent of water in spermatophyte be attributed to the origin of pollen tube? Questioning botany textbooks (I) [J]. Life Science Research), 2021, 25(1): 89-94.
- [50] KOKLA A, MELNYK C W. Developing a thief: haustoria formation in parasitic plants[J]. Developmental Biology, 2018, 442: 53-59.
- [51] FISCHER K, LACHNER L A M, OLSEN S, *et al.* The enigma of interspecific plasmodesmata: insight from parasitic plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 641924.
- [52] GREINER S, SOBANSKI J, BOCK R. Why are most organelle genomes transmitted maternally?[J]. BioEssays, 2015, 37(1): 80-94.
- [53] 杨继. 植物生物学[M]. 2版. 北京: 高等教育出版社(YANG Ji. Plant Biology[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 2007: 20.
- [54] FALK H. Chromoplasts of *Tropaeolum majus* L.: structure and development[J]. Planta, 1976, 128: 15-22.
- [55] MATILE P, HORTENSTEINER S, THOMAS H, *et al.* Chlorophyll breakdown in senescent leaves[J]. Plant Physiology, 1996, 112(4): 1403-1409.
- [56] SADALI N M, SOWDEN R G, LING Q H, *et al.* Differentiation of chromoplasts and other plastids in plants[J]. Plant Cell Reports, 2019, 38(7): 803-818.