

西瓜小叶脉超微结构研究

郭庆慧¹, 刘林^{2*}

(1. 临沂大学图书馆, 山东临沂 276005; 2. 临沂大学生命科学学院, 山东临沂 276005)

摘要: 用透射电子显微技术研究了西瓜叶片小叶脉, 结果表明, 小叶脉是由大型维管束鞘细胞包围的维管束, 维管束呈现大的头部和线形的柄部, 柄部是单列细胞的木质部, 由维管薄壁细胞和导管分子组成; 头部是韧皮部, 由维管薄壁细胞、伴胞和筛管分子组成。同一小叶脉内常见有超微结构特征显著不同的两种伴胞: 一种伴胞体积小, 与维管束鞘细胞接触面较小或不接触, 细胞内有大液泡, 细胞壁上没有胞间连丝或只有少数不分枝的胞间连丝, 这种伴胞为 2a 型; 另一种伴胞体积大, 通常位于韧皮部两翼, 不含大液泡而含大量小泡, 与维管束鞘细胞接触面较大, 接触面上有大量具分枝的胞间连丝, 分枝部分比未分枝部分直径小, 这种伴胞为中间细胞类型。显然, 西瓜是小叶脉内兼具两种类型伴胞的植物。

关键词: 西瓜; 小叶脉; 2a 型伴胞; 中间细胞

中图分类号: Q944

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2013)02-0186-05

Ultrastructural Study on Minor Veins in Watermelon Leaf Blades

GUO Qing-Hui¹, LIU Lin^{2*}

(1. Central Library of Linyi University, Linyi, Shandong 276005, China;

2. College of Life Sciences, Linyi University, Linyi, Shandong 276005, China)

Abstract: Minor veins in watermelon leaf blades were studied by transmission electron microscopy. The minor vein was a vascular bundle surrounded by large bundle sheath cells. Xylem parenchyma cells and vessel elements were arranged in a linear form, whereas phloem parenchyma cells, companion cells, and sieve elements aggregated to form the head. Two types of companion cells can be distinguished based on their ultrastructural features. One type (2a type) was smaller, contains larger vacuoles, and possessed few plasmodesmata, which did not branch. The other type was located on both sides of the phloem and contacted the vascular bundle sheath with a large area. This type was typically characterized by the presence of abundant vesicles in cytoplasm and numerous branched plasmodesmata across its walls. These features define the cells as intermediary cells. Therefore, it was proposed that watermelon belongs to plants that possess two types of companion cells in the same minor veins.

Key words: Watermelon; Leaf minor vein; 2a type companion cell; Intermediary cell

成熟叶片生产的光合同化物约 80% 被转运到非自养部位以满足植物生长发育的需要, 转运过程的第一步是韧皮部装载, 即光合同化物从叶肉细胞转移到小叶脉韧皮部筛管分子-伴胞复合体。韧皮部装载途径分为共质体和质外体两种类型, 装载途径的类型与小叶脉超微结构密切相关^[1-8]。因此,

研究植物叶片小叶脉超微结构对认识该植物韧皮部装载途径具有重要意义。

西葫芦、甜瓜^[9]和笋瓜^[10-13]等几种瓜类作物是研究韧皮部运输生理的模式材料。西瓜是栽培面积很广的瓜类作物, 果实含丰富维生素 C 和色素^[14], 但目前关于西瓜小叶脉维管束超微结构, 尤

收稿日期: 2012-07-30, 修回日期: 2012-10-30。

基金项目: 山东省自然科学基金(ZR2011CL002); 临沂大学科研计划项目(XH09104)。

作者简介: 郭庆慧(1962-), 女, 讲师, 从事植物解剖学和植物生理学工作。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: liulinlyu163@163.com)。

其是伴胞超微结构的研究鲜有报道。因此,本工
作用透射电子显微技术对西瓜小叶脉超微结构进
行研究,为了解西瓜光合产物装载机制提供结构
基础。

1 材料与方 法

试验材料为西瓜‘京欣二号’(*Citrullus lanatus*
‘Jingxin 2’),种植于临沂大学实习基地。从成熟
叶片切取 1 mm × 1 mm 的小块,用 2% 戊二醛(磷
酸缓冲液配制, pH 6.8)在常温下固定 4 h,再用
1% 四氧化锇(磷酸缓冲液配制, pH 6.8)于常温下
固定 2 h,用梯度酒精脱水, Epon812 树脂包埋,做
成厚度 70 nm 的超薄切片,切片用醋酸铀和柠檬酸
铅双重染色,电镜下观察、照相。

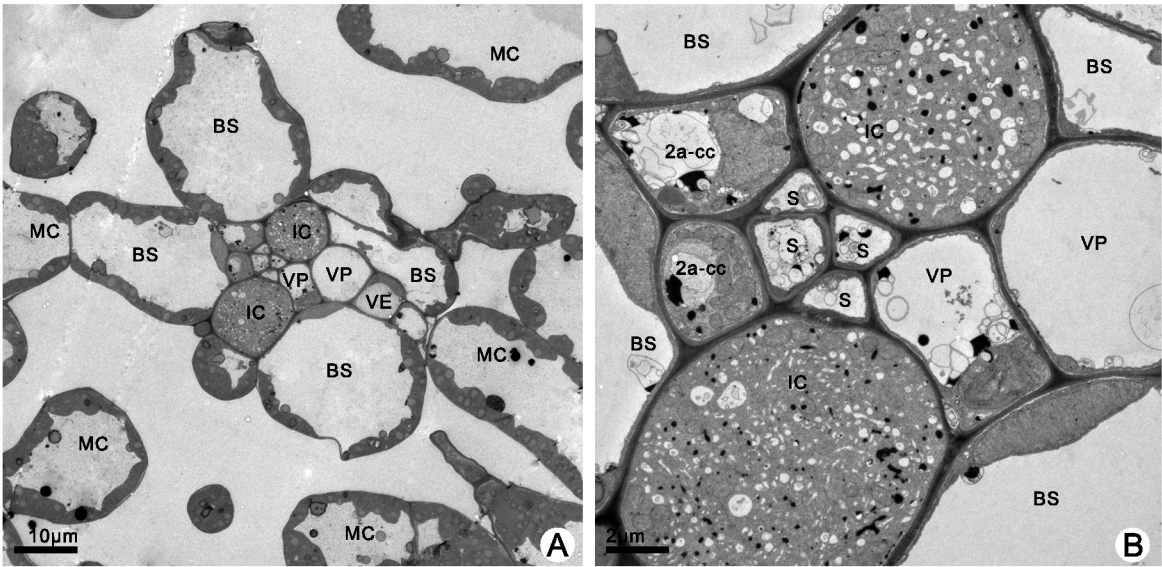
2 结果与分 析

电镜观察发现,西瓜小叶脉是由大型维管束
鞘细胞包围的维管束(图 1:A),维管束鞘细胞与
叶肉细胞不仅大小相似,所含叶绿体也没有明显
区别,都是光合细胞。维管束呈现多细胞复杂排
列的头部和单列细胞的柄部,头部为韧皮部,位于

远轴侧,由维管薄壁细胞、筛管分子和伴胞组成;
柄部为木质部,位于近轴侧,由维管薄壁细胞和导
管分子组成。

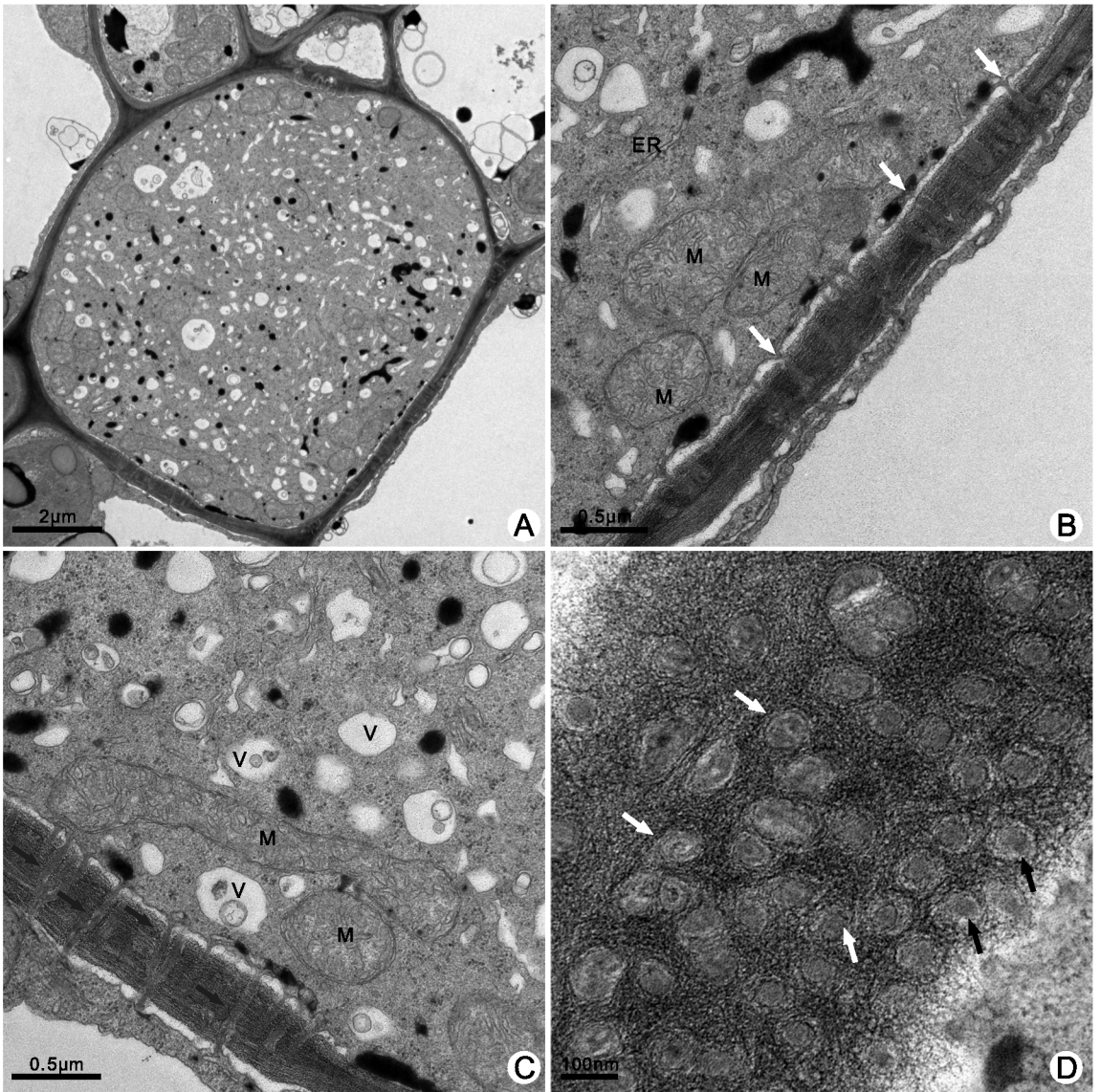
根据细胞大小、细胞位置、细胞壁上胞间连丝发
生频率以及细胞质的特点,西瓜小叶脉伴胞可分为
两种显著不同的类型:一种类型体积小,位于韧皮部
的内部或远轴端,与维管束鞘细胞接触面较小或不
接触,含有大液泡(图 1:B),平滑细胞壁上没有胞
间连丝或只有很少不分枝的胞间连丝,这种类型的
伴胞为 2a 型。另一种类型伴胞体积大,位于韧皮部
两侧,与维管束鞘细胞接触面大,含无数形状不规
则、类似膨大内质网滞泡的小泡(图 1:B,图 2:A),
细胞壁平滑,与维管束鞘细胞接触面上有大量胞间
连丝(图 2: B ~D),胞间连丝聚集,并在伴胞一侧
发生分枝,这种类型的伴胞为中间细胞。中间细胞
与维管束鞘细胞间的同一胞间连丝不同部分直径大
小不同,不分枝部分直径 45 nm,分枝部分直径
35 nm。中间细胞与筛管分子之间有孔-胞间连丝复
合结构,其中胞间连丝部分的直径接近 45 nm。

两种类型伴胞都含有发达的线粒体,表明都是
能量代谢水平高的细胞。



A: 小叶脉横切面,维管束鞘细胞大,木质部细胞线状排列; B: 为 A 中部的放大图,示筛管分子、中间细胞和 2a 型伴胞。BS: 维管束鞘;
2a-CC: 2a 型伴胞; CC: 伴胞; IC: 中间细胞; MC: 叶肉 2 细胞; S: 筛管分子; VE: 导管分子; VP: 维管薄壁细胞。
A: Cross section of a minor vein, surrounded by large bundle sheath cells and containing a xylem with linear array of cells; B: Magnifica-
tion of central portion in Figure A, showing sieve elements, intermediary cells and 2a type companion cells. BS: Bundle sheath; 2a-CC: 2a
type companion cell; CC: Companion cell; IC: Intermediary cell; MC: Mesophyll cell; S: Sieve element; VE: Vessel element; VP: Vascular
parenchyma cell.

图 1 小叶脉的横切面
Fig. 1 Cross section of a minor vein



A: 一个中间细胞; B: 示细胞器和胞间连丝(箭头); C: 示小泡、线粒体和胞间连丝(箭头); D: 示胞间连丝横切面(箭头)。ER: 内质网; M: 线粒体; V: 小泡。
A: Intermediary cell; B: Organelles and plasmodesmata (arrows); C: Vesicles, mitochondria, and plasmodesmata (arrows); D: Cross view of plasmodesmata (arrows). ER: Endoplasmic reticula; M: Mitochondria; V: Vesicle.

图 2 中间细胞的结构特点
Fig. 2 Structure of intermediary cell

3 讨论

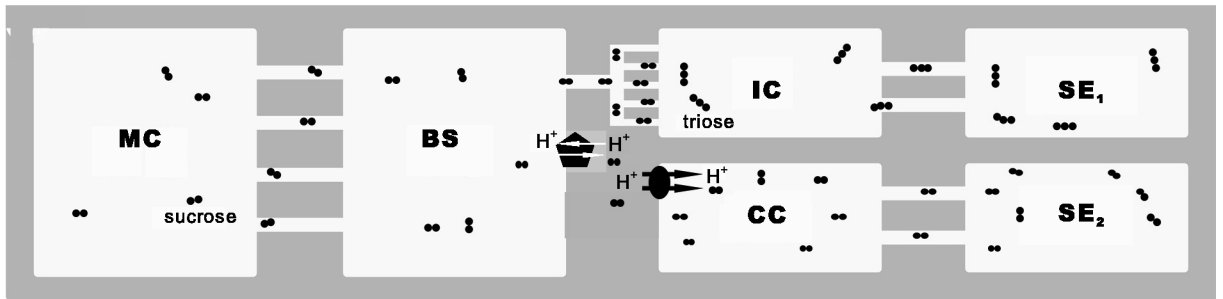
根据植物伴胞的细胞壁是否具有壁内突、胞间连丝数量、细胞内部小泡发达程度等超微结构特征, 可将伴胞分为 1 型、1-2a 型、2a 型、2b 型和中间细胞等 5 种类型^[15-17]。1 型伴胞主要特征是细胞壁平滑, 壁上具有大量胞间连丝; 2a 型伴胞具有平滑的细胞壁, 壁上基本没有胞间连丝; 1-2a 型介于 1 型和 2a 型之间^[17]; 2b 型的主要特征是细胞壁特

化形成壁内突, 壁上基本没有胞间连丝; 中间细胞具有大量胞间连丝, 胞间连丝聚集, 并且在中间细胞一侧发生分枝, 细胞质含有大量小泡。1 型、1-2a 型和中间细胞多发生在木本植物, 2a 和 2b 型主要发生在草本植物^[15]。显然, 在小叶脉伴胞方面, 西瓜兼具木本植物和草本植物的特点, 这在系统发育中具有特殊意义。兼具两种类型伴胞的情况还发现在彩叶草^[18]、西葫芦^[19,20]和 *Alonsoa meridionalis*^[21] 等极少数其它植物。

从超微结构特征看,西瓜 2a 型伴胞细胞壁上没有胞间连丝,或者胞间连丝很少,意味着光合同化物进入该伴胞的途径主要为质外体类型。蔗糖分子通过质外体途径进入伴胞要通过质膜上的质子/蔗糖同向共转运蛋白^[22];蔗糖从光合细胞原生质体进入质外体则可能通过质膜上质子/蔗糖反向共转运蛋白^[23]。中间细胞的壁上具有大量胞间连丝,为光合同化物进入伴胞提供共质体通道。光合同化物通过胞间连丝进入中间细胞的过程不需要能量,只依赖维管束鞘细胞与中间细胞之间的浓度差,因此维持维管束鞘细胞与中间细胞间的蔗糖浓度梯度是光合同化物进入中间细胞的前提条件^[19, 24-26]。生物化学研究表明,中间细胞内有寡糖合成酶^[15,16],将蔗糖分子转化成寡糖分子。蔗糖分子进入中间细胞后转化成寡糖,形成了中间细胞与光合细胞间的浓度差,维持蔗糖分子不断向中间细胞扩散,这是共质

体装载途径的“聚合物陷阱机理”^[9, 15]。西瓜中间细胞的胞间连丝在维管束鞘一侧的直径为 45 nm,中间细胞侧 35 nm,胞间连丝两端直径大小不同的特点可能与防止寡糖分子从中间细胞向维管束鞘细胞倒流有关^[16, 20]。

根据上述研究结果和讨论,将西瓜小叶脉装载途径归纳如图 3:同一小叶脉维管束兼具 2a 型和中间细胞两种不同类型的伴胞,大量带分枝的胞间连丝将维管束鞘与中间细胞连接,分枝发生在中间细胞一侧,分枝部分的直径小,不分枝部分的直径大;蔗糖通过胞间连丝进入中间细胞后转化成寡糖,寡糖进入筛管后作长途转运,而蔗糖通过蔗糖/质子共转运蛋白进入 2a 型伴胞,再进入筛管进行长途运输。因此,西瓜是同一小叶脉兼具两种类型伴胞的植物,同一小叶脉具有两种类型的韧皮部装载途径。



灰色区域示细胞壁,白色矩形示原生质体,矩形间的白色连接示胞间连丝;黑色五边形示猜想的蔗糖/质子反向转运蛋白,黑色椭圆形示蔗糖/质子同向转运蛋白;双点示蔗糖分子,三点示寡糖分子。BS: 维管束鞘细胞;CC: 伴胞;IC: 中间细胞;MC: 叶肉细胞;SE: 筛管分子。Grey areas are walls, white rectangular areas are protoplasts, and connections between white rectangles are plasmodesmata. The black pentagon indicates presumed sucrose/ H^+ antiporter, while the black ellipse indicates sucrose/ H^+ symporter. Double dots represent sucrose, and triple dots indicate oligosaccharides. BS: Bundle sheath cell; CC: Companion cell; IC: Intermediary cell; MC: Mesophyll cell; SE: Sieve element.

图 3 西瓜小叶脉韧皮部装载途径示意图

Fig. 3 Phloem loading pathways in minor veins in watermelon leaf blades

参考文献:

- [1] Geiger D R, Giaquinta R T, Sovonick S A, et al. Solute distribution in sugar beet leaves in relation to phloem loading and translocation [J]. *Plant Physiology*, 1973, 52 (6): 585-589.
- [2] Hellmann H, Barker L, Funck D, et al. The regulation of assimilate allocation and transport [J]. *Aust J Plant Physiol*, 2000, 27 (6): 583-594.
- [3] Komor E. Source physiology and assimilate transport: the interaction of sucrose metabolism, starch storage and phloem export in source leaves and the effects on sugar status in phloem [J]. *Aust J Plant Physiol*, 2000, 27 (6): 497-505.
- [4] Turgeon R. Phloem loading and plasmodesmata [J]. *Trends Plant Sci*, 1996, 1: 418-423.
- [5] Turgeon R. Plasmodesmata and solute exchange in the phloem [J]. *Aust J Plant Physiol*, 2000, 27 (6): 521-529.
- [6] Lalonde S, Tegeder M, Thronbe H M, et al. Phloem loading and unloading of sugars and amino acids [J]. *Plant Cell Environ*, 2003, 26: 37-56.
- [7] Turgeon R, Medville R. Phloem loading. A reevaluation of the relationship between plasmodesmatal

- frequencies and loading strategies [J]. *Plant Physiol*, 2004, 136 (3): 3796–3803.
- [8] McCaskill A, Turgeon R. Phloem loading in *Verbascum phoeniceum* L. depends on the synthesis of raffinose family oligosaccharides [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104 (49): 19619–19624.
- [9] 蔡庆生. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2011: 130–145.
- [10] Eschrich W, Evert R F, Heyser W. Proteins of the sieve tube exudate of *Cucurbita maxima* [J]. *Planta*, 1971, 100 (3): 208–221.
- [11] Smith L M, Sabnis D D, Johnson R P C. Immunocytochemical localization of phloem lectin from *Cucurbita maxima* using peroxidase and colloidal-gold labels [J]. *Planta*, 1987, 170 (4): 461–470.
- [12] Clark A M, Jacobsen K R, Bostwich D E, *et al.* Molecular characterization of a phloem-specific gene encoding the filament protein, phloem protein 1 (PP1), from *Cucurbita maxima* [J]. *Plant J*, 1997, 12 (1): 49–61.
- [13] Zhang B, Tolstikov V, Turnbull C, *et al.* Divergent metabolome and proteome suggest functional independence of dual phloem transport systems in cucurbits [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107 (30): 13532–13537.
- [14] 程志强, 刘文革, 刘志敏, 等. 不同倍性西瓜果实维生素C含量比较研究[J]. 果树学报, 2008, 25 (5): 760–763.
- [15] Gamalei Y. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs [J]. *Trees*, 1989, 3: 96–110.
- [16] Rennie E A, Turgeon R. A comprehensive picture of phloem loading strategies [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106 (33): 14162–14167.
- [17] 刘林. ‘富有’柿果实韧皮部胞间连丝研究[J]. 果树学报, 2012, 29 (5): 872–877.
- [18] Fisher D G. Ultrastructure, plasmodesmatal frequency, and solute concentration in green areas of variegated *Coleus blumei* Benth. Leaves [J]. *Planta*, 1986, 169 (2): 141–152.
- [19] Turgeon R, Hepler P K. Symplastic continuity between mesophyll and companion cells in minor veins of mature *Cucurbita pepo* L. leaves [J]. *Planta*, 1989, 179 (1): 24–31.
- [20] Beebe D U, Turgeon R. Localization of galactinol, raffinose, and stachyose synthesis in *Cucurbita pepo* leaves [J]. *Planta*, 1992, 188 (3): 354–361.
- [21] Voitsekhovskaja O V, Rudashevskaya E L, Demchenchenko K N, *et al.* Evidence for functional heterogeneity of sieve element-companion cell complexes in minor vein phloem of *Alonsoa meridionalis* [J]. *J Exp Bot*, 2009, 60 (6): 1873–1883.
- [22] Sauer N. Molecular physiology of higher plant sucrose transporters [J]. *FEBS Lett*, 2007, 581: 2309–2317.
- [23] Greutert H, Keller F. Further evidence for stachyose and sucrose/H⁺ antiporters on the tonoplast of Japanese artichoke (*Stachys sieboldii*) tubers [J]. *Plant Physiol*, 1993, 101 (4): 1317–1322.
- [24] Turgeon R, Medville R. The absence of phloem loading in willow leaves [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95 (20): 12055–12060.
- [25] Turgeon R. Phloem loading: How leaves gain their independence [J]. *Bioscience*, 2006, 56: 15–24.
- [26] Reidel E J, Rennie E A, Amiard V, *et al.* Phloem loading strategies in three plant species that transport sugar alcohols [J]. *Plant Physiol*, 2009, 149 (3): 1601–1608.

(责任编辑: 张平)