第六章　植物同化物的运输与分配

第一节　同化物的运输与分配概述

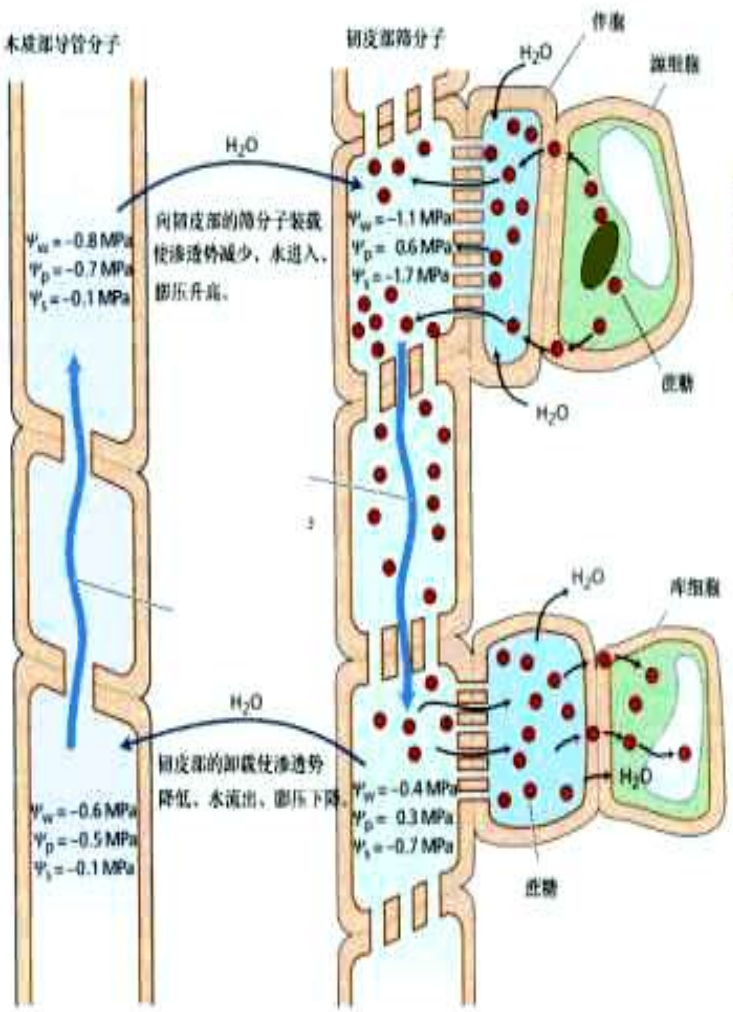
第二节　韧皮部运输的机制

第三节　同化物的分配与调控

水稻

我爱比特网
5ibit.com

Basic Photosynthesis
LIGHT ENERGY
oxygen
carbon dioxide
water


木质部导管分子
韧皮部筛分子
伴胞
H2O
H2O
向韧皮部的筛分子装载
使渗透势减少，水进入，
膨压升高。
H2O
韧皮部的卸载使渗透势
降低，水流出，膨压下降。
H2O
H2O
H2O
H2O
蔗糖
蔗糖

产生同化物的光合器官

同化物的运输和分配

消耗或利用同化物的器官

同化物如何从产生同化物的光合器官到达消耗或利用同化物的器官？

第一节 同化物运输与分配概述

一、同化物运输的途径

（一）短距离运输 （二）长距离运输。

短距离运输

细胞内以及细胞间的运输，距离一般只有几个微米。

长距离运输

器官之间、源库之间，通过韧皮部进行的运输，距离从几厘米到上百米。

（一）短距离运输

分为：（1）细胞内运输 （2）细胞间运输

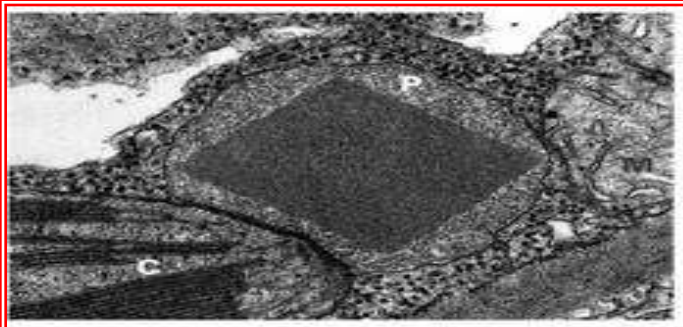
（1）细胞内运输：细胞内细胞器之间的物质交换。

主要方式：物质扩散、原生质环流、细胞器膜内外的物质交换、囊泡运输。

（2）细胞间运输：细胞之间的物质交换。

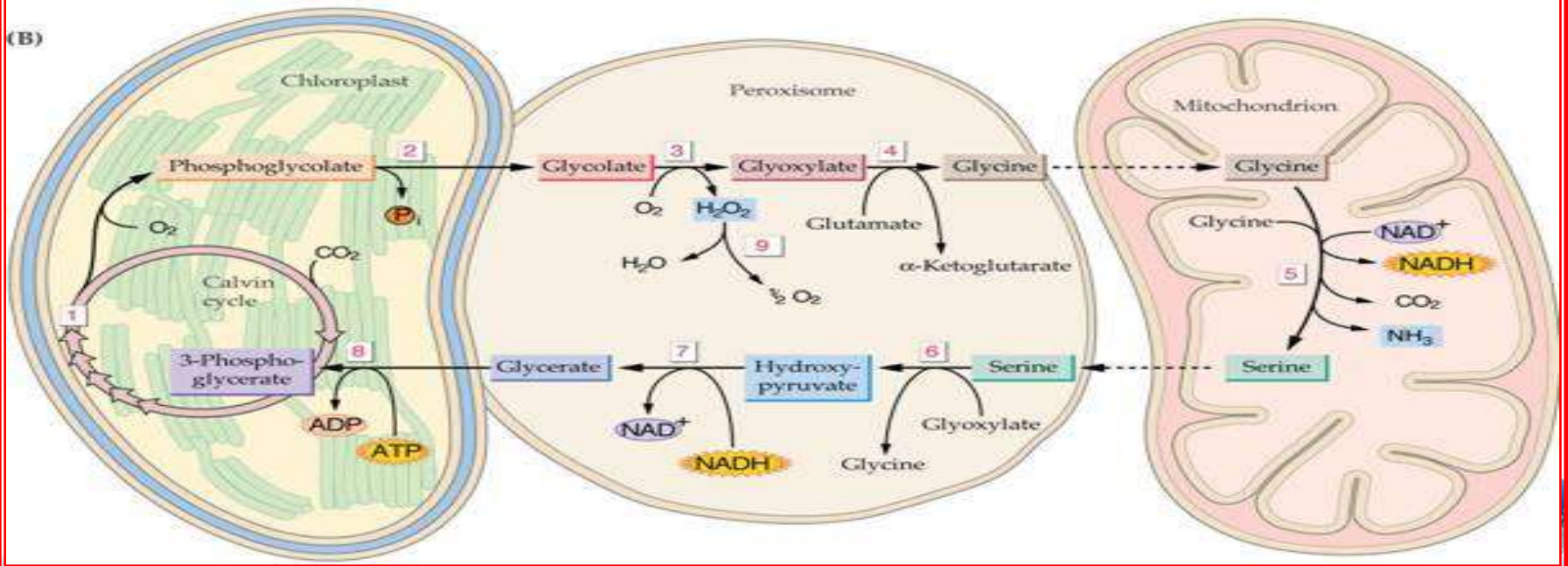
主要方式：共质体途径、质外体途径和交替途径

如光呼吸途径中，磷酸乙醇酸、甘氨酸、丝氨酸、甘油酸分别进出**叶绿体**、**过氧化体**、**线粒体**。



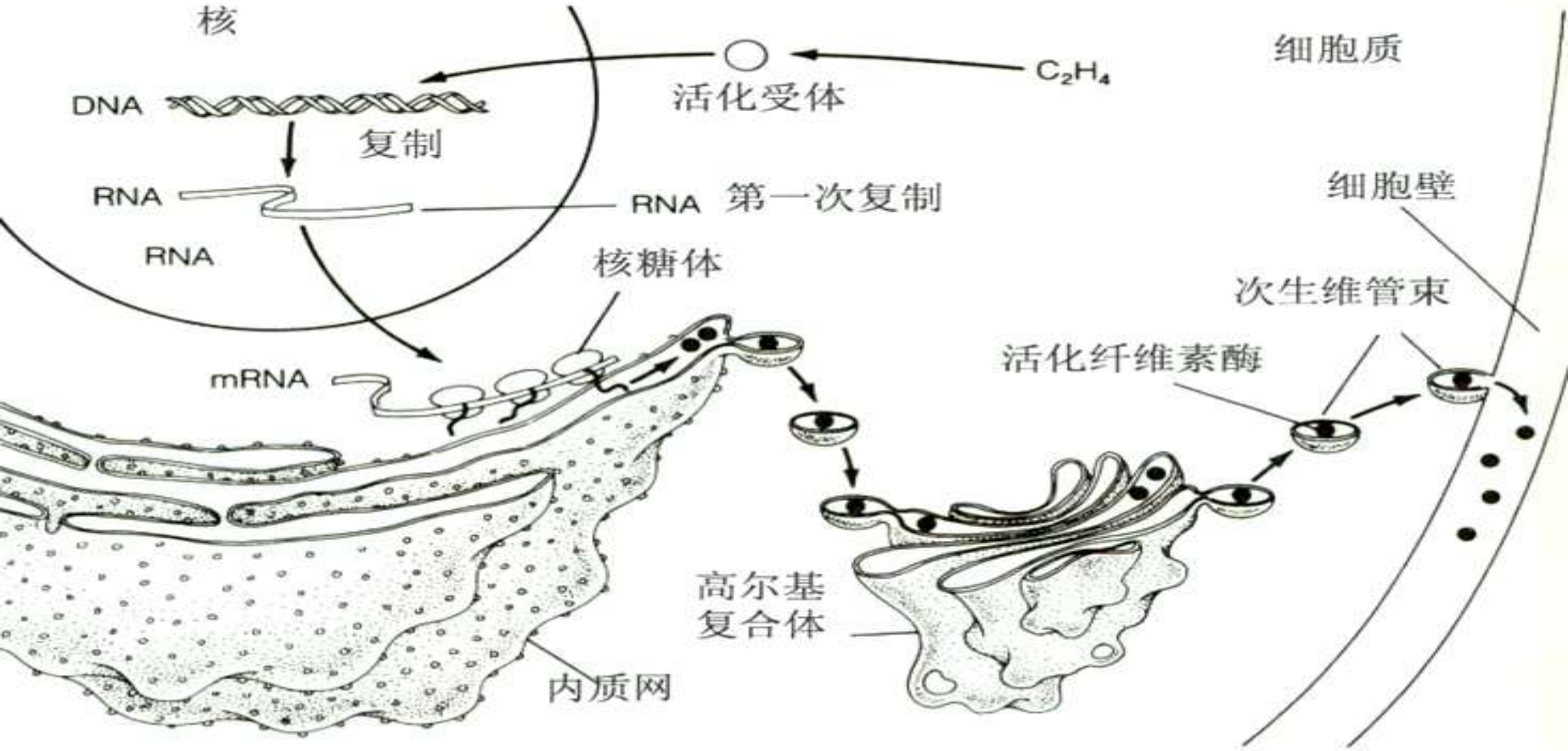
Key

1. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase
2. Phosphoglycolate phosphatase
3. Glycolate oxidase
4. Glutamate:glyoxylate aminotransferase
5. Glycine decarboxylase and serine hydroxymethyl transferase
6. Serine:glyoxylate aminotransferase
7. Hydroxypyruvate reductase
8. Glycerate kinase
9. Catalase



细胞壁的形成：

在内质网和高尔基体内合成的**成壁物质**由高尔基体分泌小泡运输至质膜，然后小泡内含物再释放至细胞壁。



（二）长距离运输

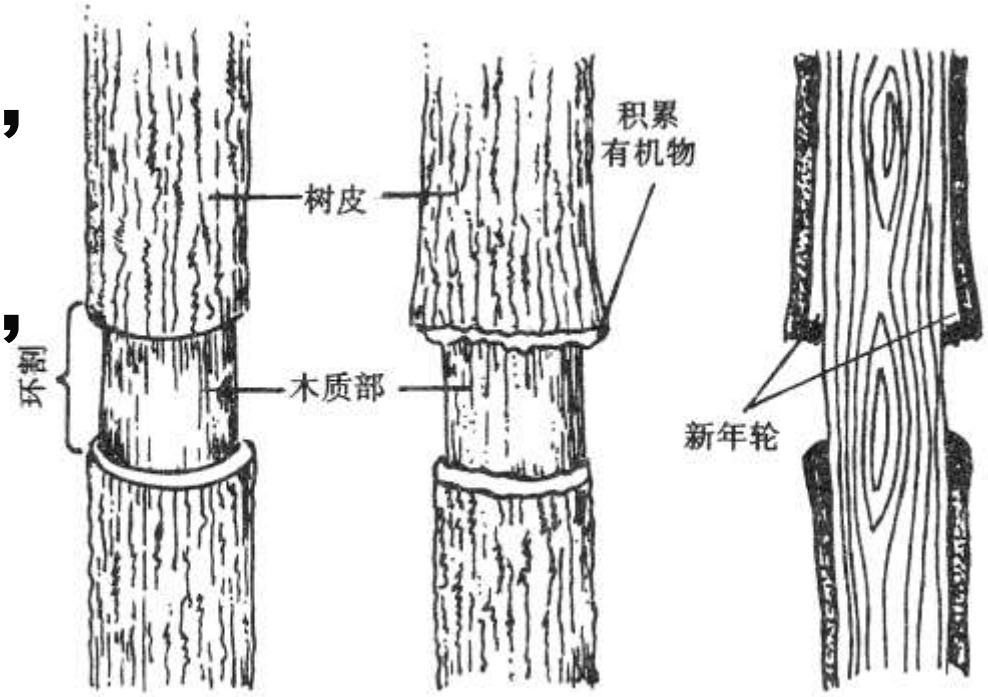
是指器官之间、源与库之间运输，距离从几厘米到上百米.

如何证明高等植物的同化物长距离运输是通过韧皮部途径的？

？

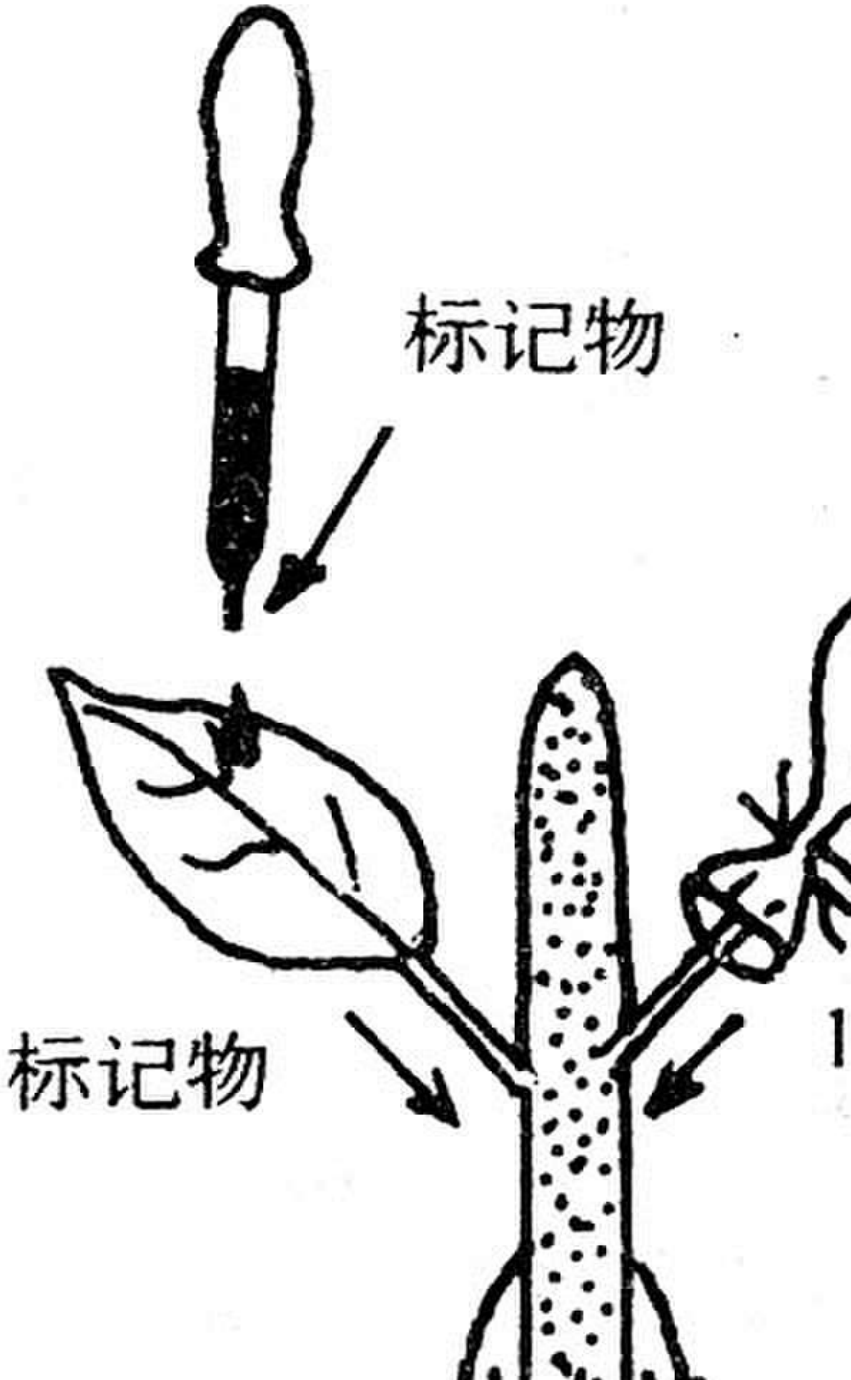
① 环割试验

剥去树干(枝)上的一圈树皮(内有韧皮部)，这样**阻断了叶片形成的光合同化物的向下运输**，而导致环割上端韧皮部组织因光合同化物积累而膨大，环割下端的韧皮部组织因得不到光合同化物而死亡。



树怕伤皮，人怕伤心

② 放射性同位素示踪法



果树上常用环割原理作为栽培措施：

在果树生殖生长期适当进行枝条环剥，阻止同化物下运，使光合产物集中运向花果，有利于坐果及果实膨大。

在进行花木的高空压条繁殖时，可在欲生根的枝条上环割，在环割处附上湿土并用塑料纸包裹，由于此处理能使养分和生长素集中在切口上端，故利于发根。

环剥套袋后的玉兰枝条

又称空中压条、压条繁殖方法之一。

为什么“树怕剥皮”？

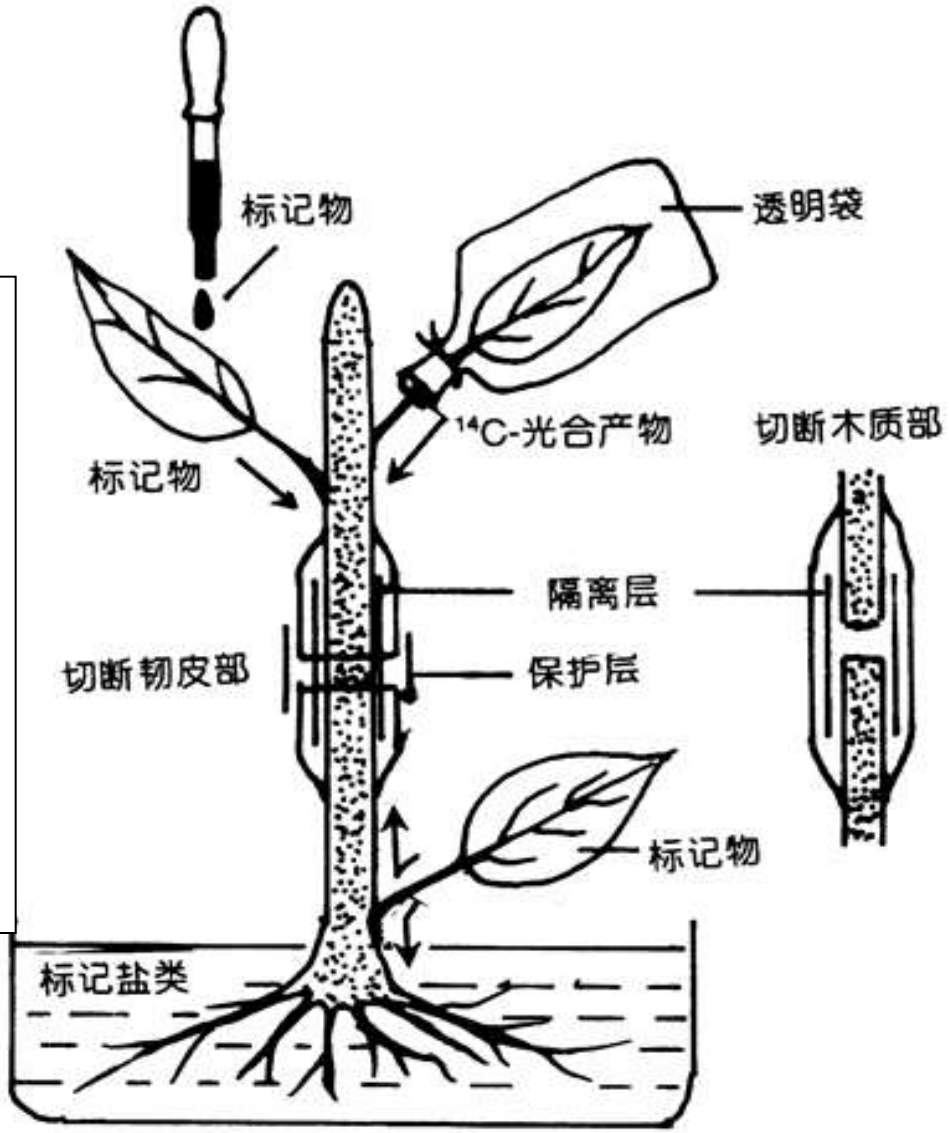
因为根系需要地上部供应有机营养，而叶片制造的有机物质正是通过韧皮部向下运输的。树剥皮后，韧皮部被破坏，影响了有机物质的运输，时间一长就会影响根系的生长，从而影响地上部的生长。

二、同化物运输的方向

同位素示踪法

可用几种方法将标记物质引入植物体

- ①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；
- ②让叶片同化$^{14}CO_2$，可追踪光合同化物的运输方向；
- ③将标记的离子或有机物用注射器等器具直接引入特定部位。



叶片光合作用制造的同化物进入韧皮部后，可以向上运往正在生长的顶端、幼叶或果实，也可以向下运往根部或地下贮存器官，并且可以同时进行纵向的双向运输，也就是说，同化物在植物体内的运输是非极性的。

同化物也可以横向运输，不过在正常状态下一般量很少，只有当纵向运输受阻时，横向运输才会加强。

总体来说，同化物的运输方向是从源到库，即从能够制造并输出同化物的组织、器官或部位到消耗或贮藏同化物的组织、器官或部位（如植物的幼叶、根、茎、花、果实、发育中的种子等）。

产生同化物的光合器官

源

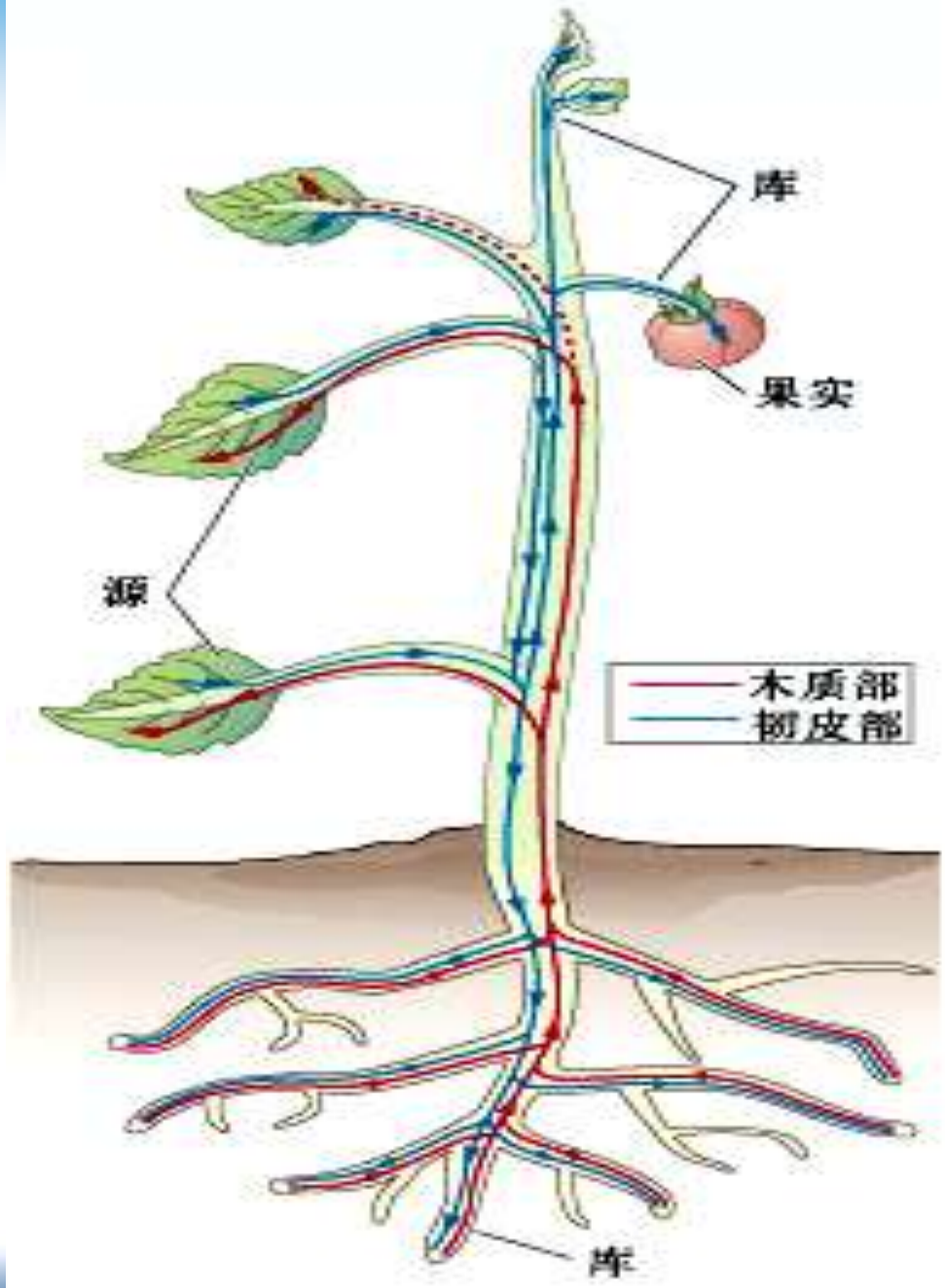
同化物的运输和分配

消耗或利用同化物的器官

库

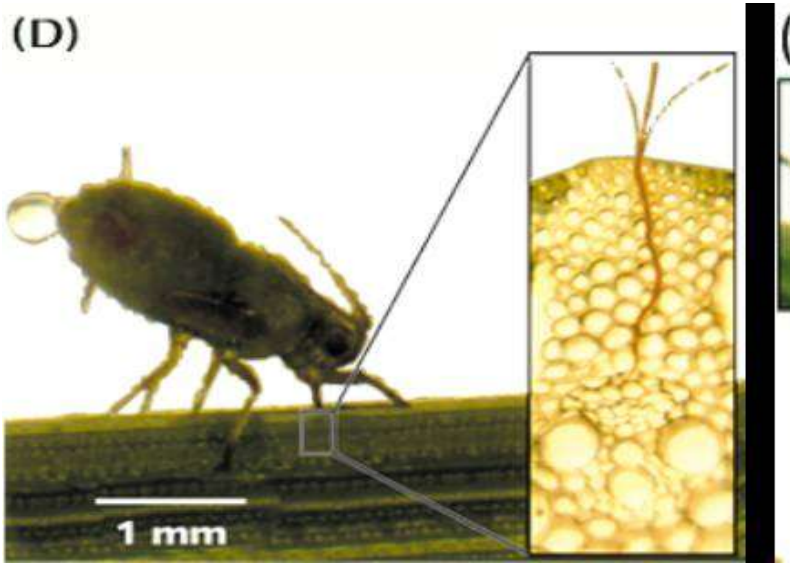
源——库关系：具有相对性

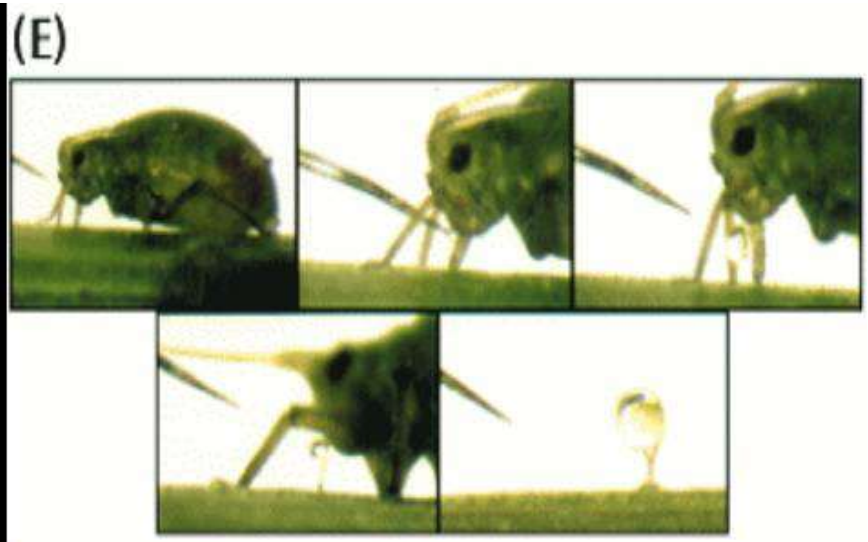
例如：同是叶片，刚起始的幼片是库，而功能叶是源。

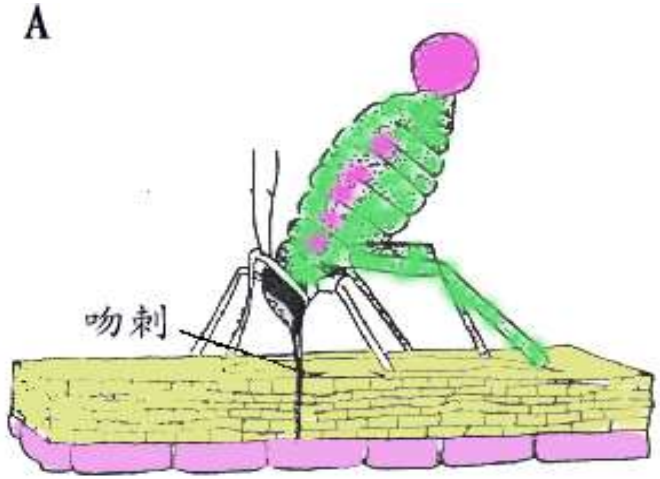


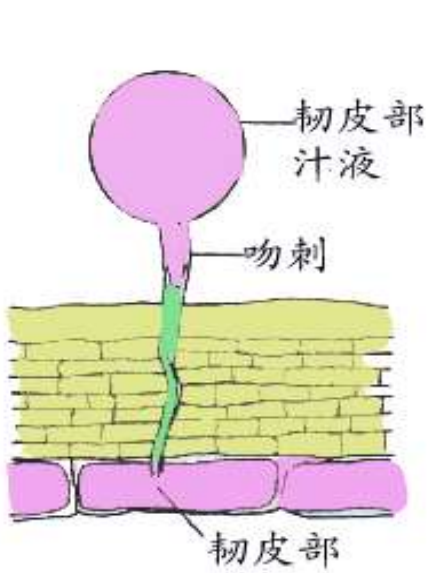
三、 同化物运输的形式

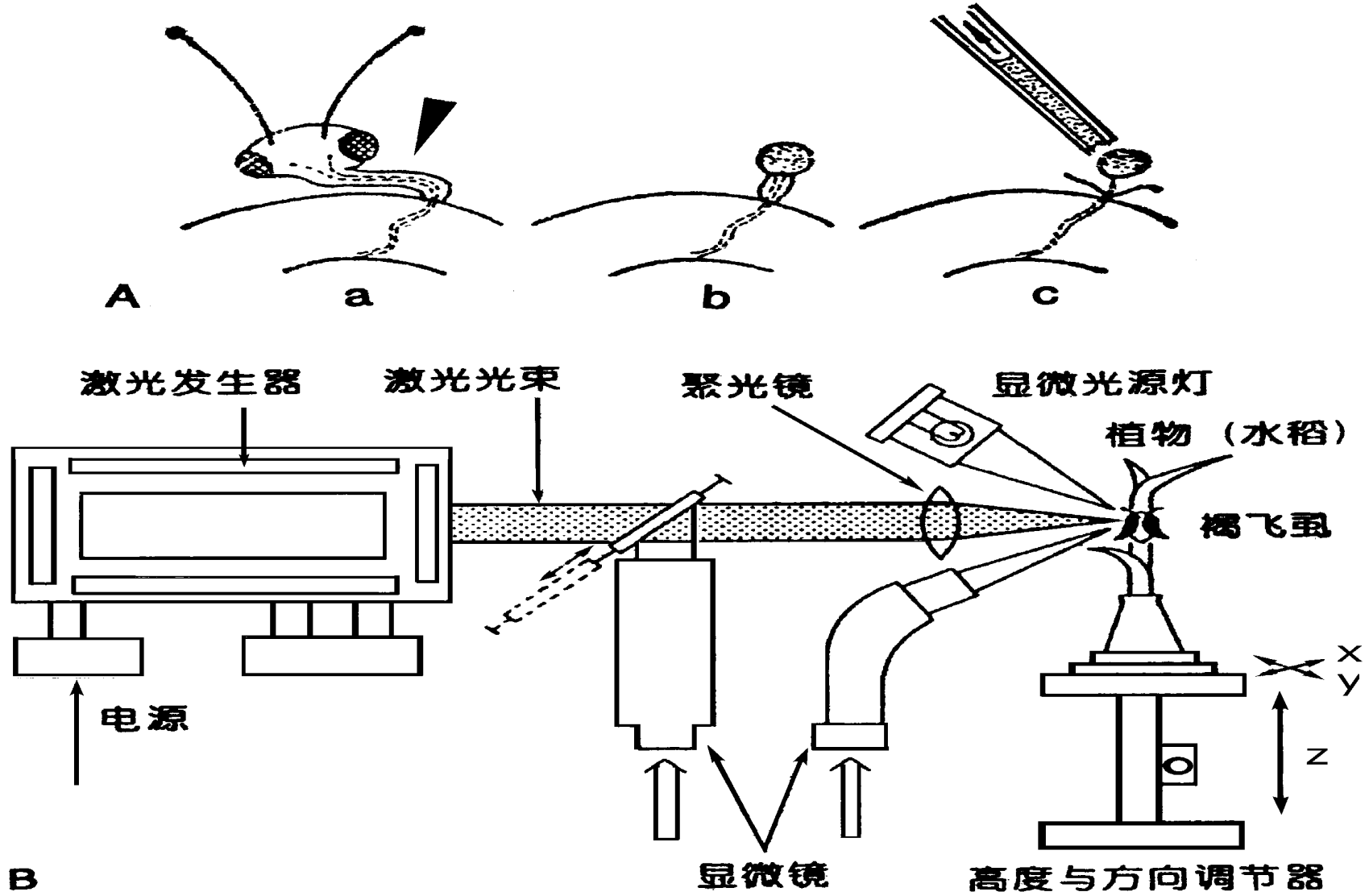
蚜虫吻刺法和同位素示踪法：











用激光切断飞虱口针的装置

用显微镜观察与聚焦，当焦点聚在飞虱口针时，开启激光器，随即口针被烧断。

利用蚜虫吻刺法和同位素示踪法证明：

蔗糖占筛管汁液干重的73%以上，是有机物质运输的主要形式。

优点：① 稳定性高，蔗糖是非还原性糖，糖苷键水解需要很高的能量。

② 溶解度高，在0℃时，100ml水中可溶解蔗糖179g，100℃时溶解487g。

③ 运输速率高。

以上几点决定了蔗糖适于长距离运输。

除蔗糖外，还有蔗糖的衍生物：棉子糖、水苏糖、毛蕊糖等。

有些植物含有山梨醇、甘露醇。

另外，筛管汁液中还含有氨基酸、酰胺、植物激素、有机酸、蛋白质及多种矿质元素等。

表 6-1　蓖麻韧皮部汁液成分（潘瑞炽，2004；武维华，2003）

成分	浓度/(mg/mL)	成分	浓度/(mg/mL)
糖类	80.0～106.0	氯化物	0.355～0.675
氨基酸	5.2	磷酸盐	0.350～0.550
有机酸	2.0～3.2	钾	2.3～4.4
蛋白质	1.45～2.20	镁	0.109～0.122

四、同化物运输的度量

两个概念: ①运输速度 ②比集运量

运输速度：指单位时间内被运输物质移动的距离

不同植物：大豆：0.17m/h；甘蔗：3.2m/h。

不同发育阶段：南瓜幼苗　72cm/h，老30～50cm/h；

不同环境条件：白天温度高，快；夜间温度低，慢。

不同的运输物质：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。

测定韧皮部运输速度的方法

有两种方法：

1. 利用染料分子作为示踪物

用显微注射技术将染料分子直接注入筛管分子内，追踪染料分子在筛管中的运输状况，根据单位时间中染料分子移动距离计算运输速度。

2. 放射性同位素示踪技术

常用的同位素是^{14}C。将$^{14}CO_2$气体饲喂叶片，然后追踪^{14}C标记的碳水化合物在筛管中的运输状况、运输速度，用这种技术还可研究同化物的分配动态。可以说有关韧皮部运输的许多信息均来自于同位素示踪技术的应用。

比集运量（SMT）：物质在单位时间内通过单位韧皮部或筛管横截面积运输的量。也称质量运输速率或比集转运速率（SMTR），单位：g/(cm²·h)。

$$SMT=\frac{\text{单位时间内干物质的运输量}}{\text{韧皮部或筛管的横截面积}}$$

大多数植物的SMT为1~13g/(cm² · h)

以马铃薯为例，某块茎在100d内增重为210g,同化物占24%,地下茎蔓韧皮部的横截面积为0.0042cm^2，其比集运量SMT为：

$$\frac{210\text{g}\times 24\%}{24\text{h}\times 100\text{d}\times 0.0042\text{cm}^2}=4.9\text{g}/(\text{cm}^2\cdot\text{h})$$

第二节 韧皮部运输的机制

一、同化物在源端的装载

二、同化物在库端的卸出

三、同化物在韧皮部的运输机制

一、同化物在源端的装载

韧皮部装载：是指在源端的同化物从合成部位运入韧皮部**筛管**的过程。

筛管分子和伴胞之间在结构和功能上的密切联系，通常把两者作为一个功能单位，称为**筛管分子-伴胞复合体**（SE-CC）

植物韧皮部装载的过程

光合产物从叶肉细胞的叶绿体运送到筛管分子-伴胞复合体(SE-CC)需要经过三个步骤：

①光合产物从叶绿体外运到细胞质。

②蔗糖从叶肉细胞经短距离运输到小叶脉的SE-CC复合体附近。

③ 蔗糖进入SE-CC复合体中。

装载是一个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

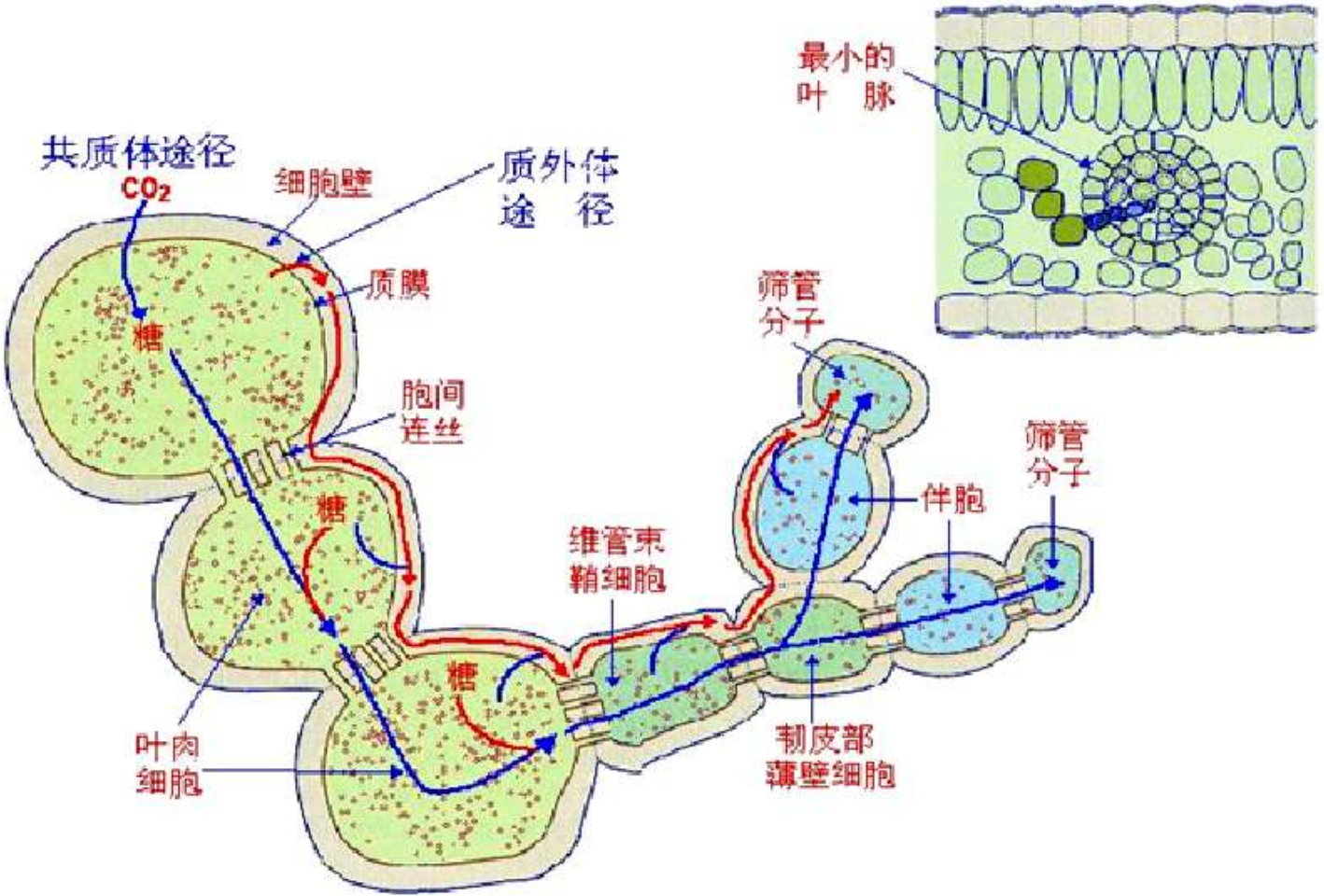
（2）有选择性

（3）具有饱和效应

装载途径

①共质体途径，同化物通过胞间连丝进入伴胞，最后进入筛管；

②质外体途径，同化物由叶肉细胞，先进入质外体，然后逆浓度梯度进入SE-CC复合体。也称“共质体-质外体-共质体”途径或“交替途径”。



（一）通过质外体途径的韧皮部装载

证　据

（1）质外体中存在被运输的糖

（2）质外体的糖可以进入筛管分子

（3）跨膜运输抑制剂处理的证据

（4）转基因方面的证据

光合细胞

↓

质外体

↓

（SE-CC复合体质膜上的蔗糖载体）

↓ 逆浓度梯度

伴胞

↓

筛管

（1）质外体中存在被运输的糖

当用$^{14}CO_2$饲喂甜菜叶片后，放射性很快出现在质外体，它们来自光合细胞。

（2）质外体的糖可以进入筛管分子

在甜菜、蚕豆、豌豆、蓖麻叶、秋海棠等多种植物中：当叶片施加外源糖时，糖会汇聚到小叶脉中的筛管分子–伴胞复合体中。

（3）跨膜运输抑制剂处理的证据

对氯高汞苯磺酸（PCMBS）是抑制蔗糖跨膜运输的抑制剂。

用PCMBS处理甜菜、蚕豆、豌豆等，能够抑制叶片糖的输出。

（4）转基因方面的证据

通过转基因，在番茄植株质外体中产生蔗糖裂解酶，蔗糖在质外体的水解抑制了蔗糖的运输，使植株长得很慢。

质外体途径的蔗糖吸收是需能的过程

①叶片韧皮部SE-CC复合体中的糖浓度总是显著高于周围的叶肉薄壁细胞。

②外加ATP可以促进蔗糖的输出。

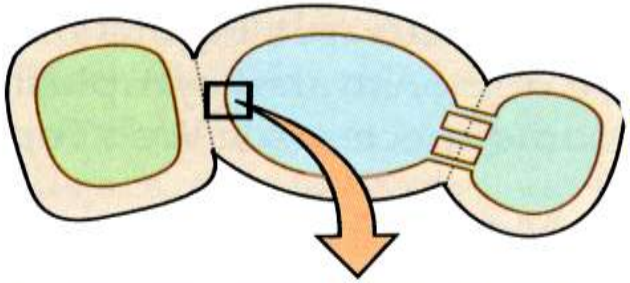
③使用呼吸抑制剂，外源蔗糖的装载就会受阻。

1. 质外体途径韧皮部装载的机制

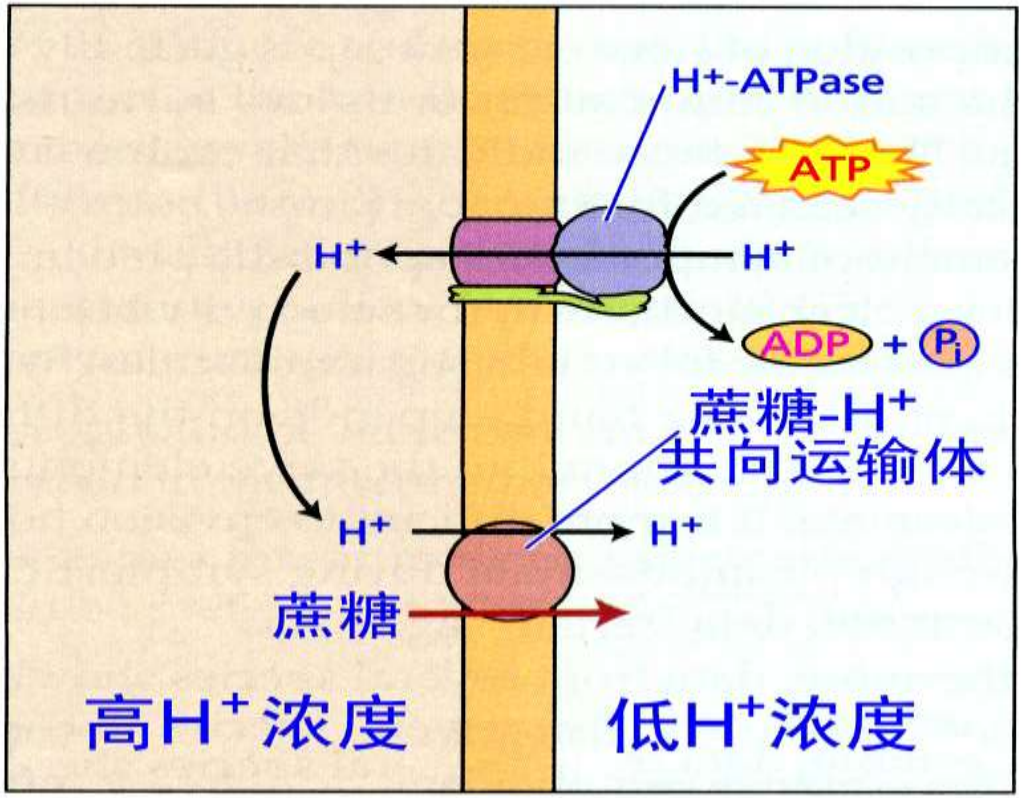
糖-质子共运输模型

①H^+-ATP酶不断将H^+泵到质外体形成质子动力势。

②H^+回流到共质体时，要通过质膜上的蔗糖/H^+同向运输器，从而蔗糖和H^+一同进入筛管分子。



筛管-伴胞复合体



2. 蔗糖转运蛋白（SUT）

蔗糖/H^+同向运输器即蔗糖转运蛋白，在细胞膜和液泡膜上，负责蔗糖的跨膜运输，与源的蔗糖合成能力以及库的蔗糖转化能力一起决定蔗糖运输的速率和分配方向。

目前已经从数据库检索出83种蔗糖转运蛋白基因，根据基因同源性及对蔗糖的亲和力，分为SUT1、SUT2、SUT4三种亚族。

（二）通过共质体途径的韧皮部装载

顺浓度梯度

光合细胞 → 胞间连丝 → 伴胞或中间细胞 → 筛管

支持共质体装载途径的实验证据

(1) 许多植物叶片SE-CC复合体和周围薄壁细胞间有紧密的胞间连丝联系；

(2) 一些植物中同化物的韧皮部运输对质外体运输抑制剂不敏感。

(3) 将不能透过膜的染料如荧光黄CH注入叶肉细胞，一段时间后可检测到筛管分子中存在这些染料。

但难以解释选择性和逆浓度梯度转运。

二、同化物在库端的卸出

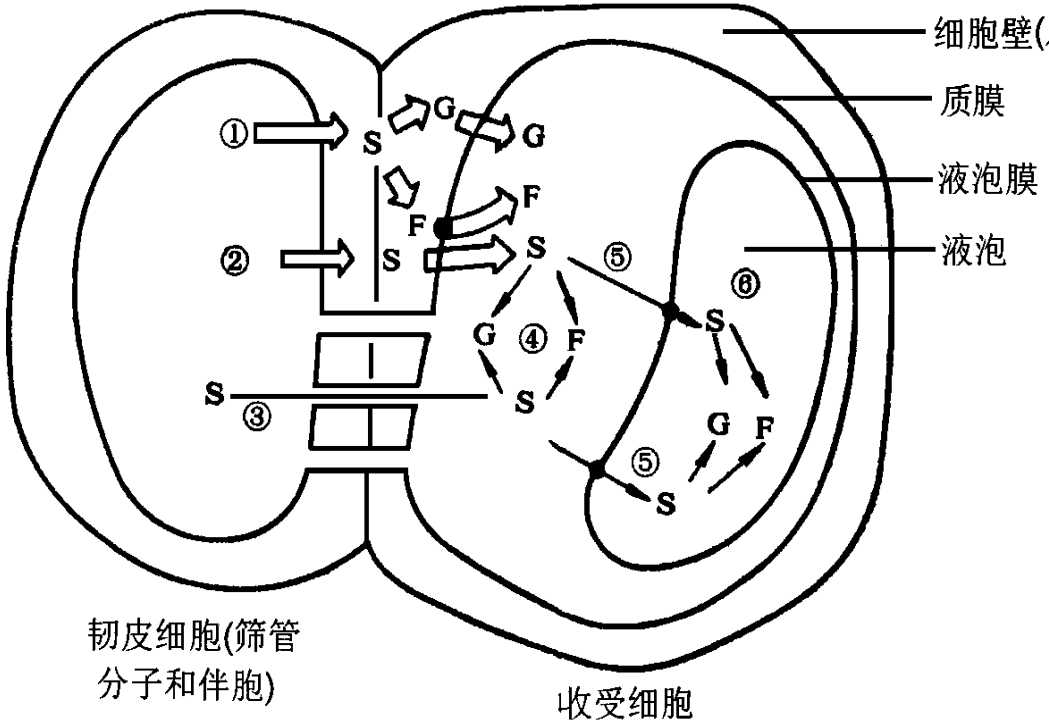
韧皮部卸出（phloem unloading）是指同化物从SE-CC复合体运出并进入库细胞的过程。

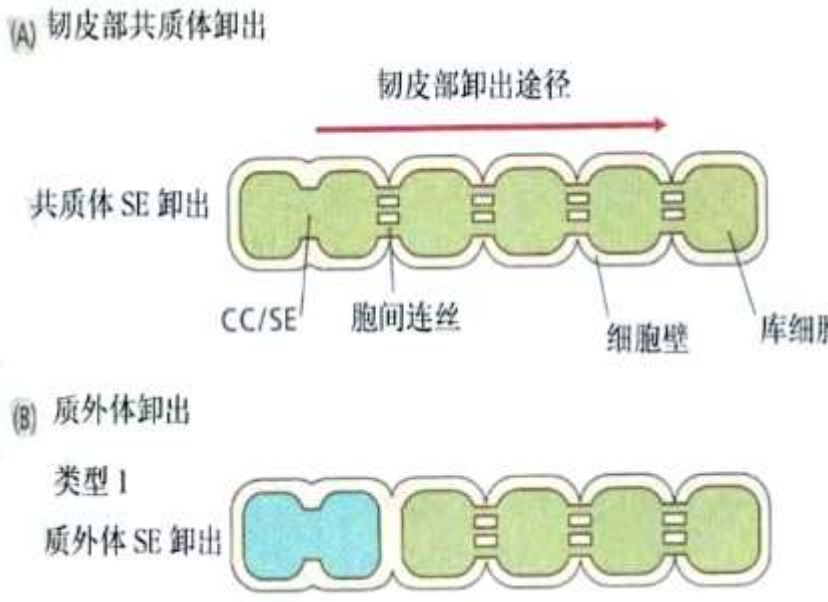
库端韧皮部的卸出和源端的装载基本上是两个相反的过程。

(一) 卸出途径

韧皮部卸出的途径：

- **共质体途径**
  SE-CC与周围细胞间有胞间连丝
- **质外体途径**
  SE-CC与周围细胞间缺少胞间连丝





一般而言：

同化物卸出到贮藏器官或生殖器官，大多是经由质外体途径。

卸出到使用库(如根和幼叶等)，则一般是通过共质体途径。

(二)卸出机制

目前大致有两种观点：

①通过质外体途径的蔗糖与质子协同转运，机制与装载一样，是一个主动过程；

②通过共质体途径的蔗糖，借助筛管分子与库细胞间的糖浓度差将同化物卸出，是一个被动过程。

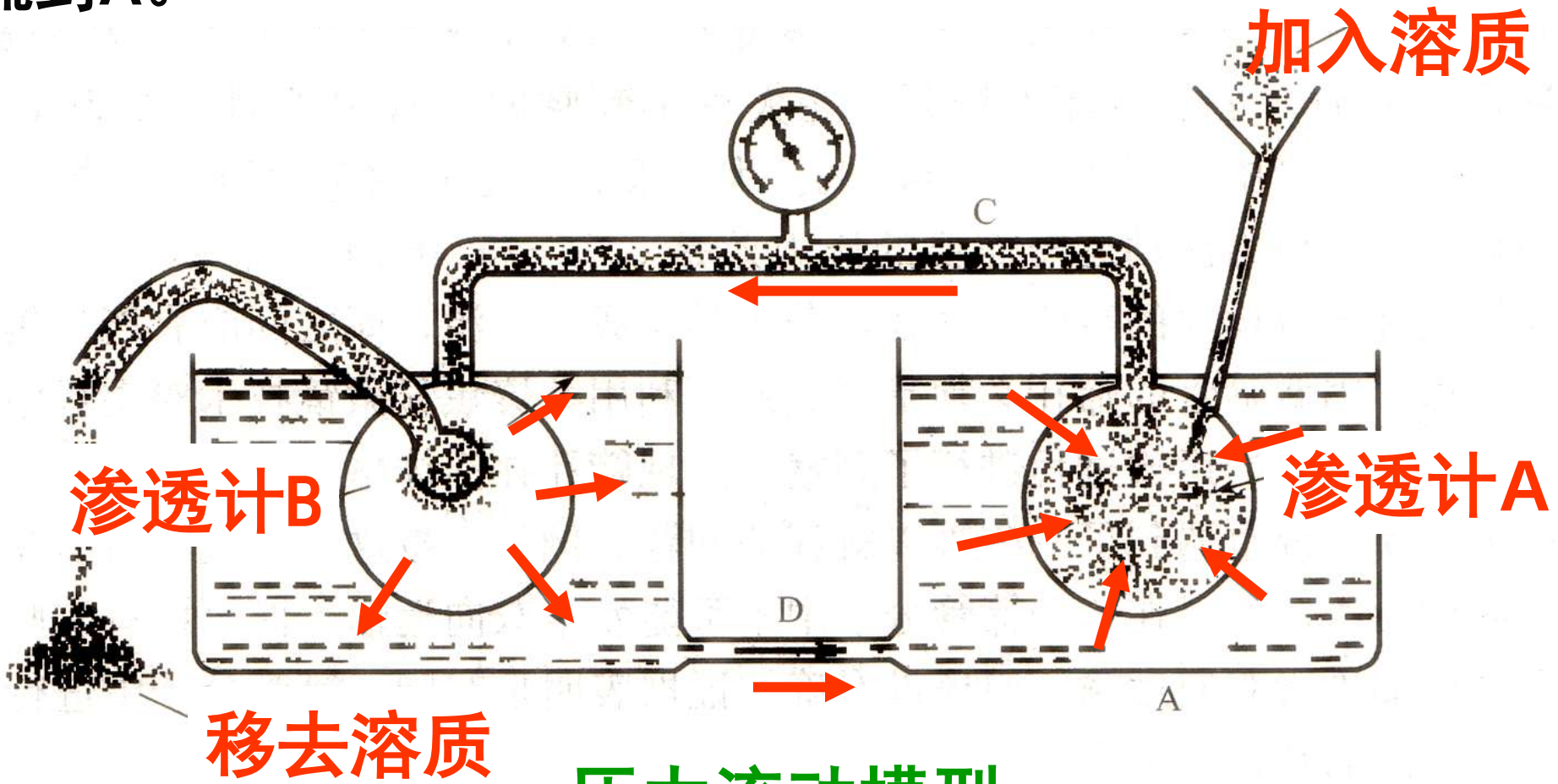
三、同化物在韧皮部的运输机制

压力流动学说(集体流动学说)

德国植物学家明希（Münch）于1930年提出的:

筛管的液流是靠源端和库端渗透作用所产生的压力势差而推动的。

①若将溶质不断地加到渗透计A中，则其浓度升高，水势下降，于是水顺着水势梯度进入，在其中产生静水压力，使水和溶质一起通过C转移到渗透计B。②若将渗透计B中的溶质不断卸出，则水分流出，压力势降低，水再通过D回流到A。

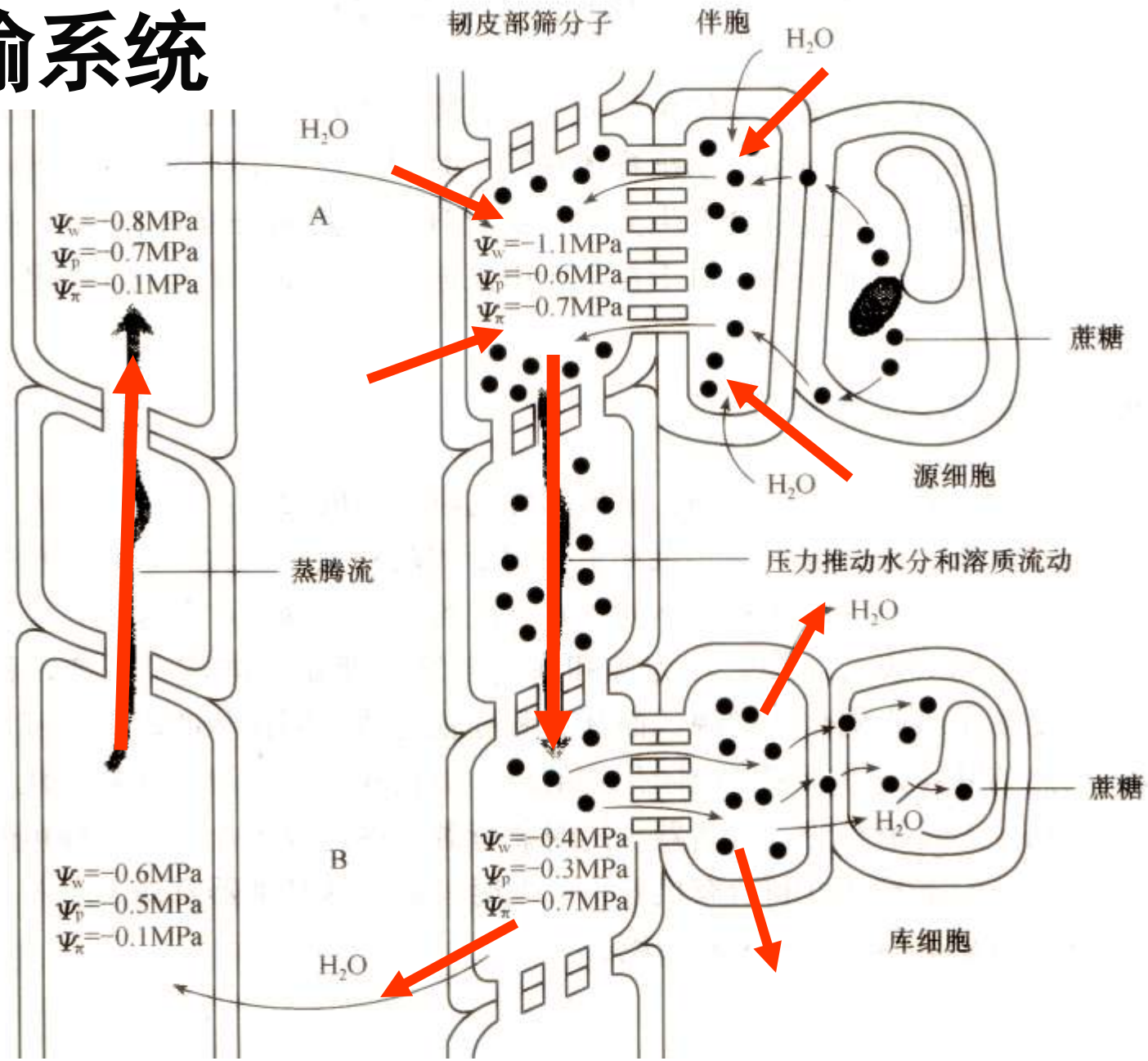


压力流动模型

植物的运输系统

①在源端(叶片),光合产物被不断地装载到SE-CC复合体。

②在库端,同化物被不断地从SE-CC复合体卸出到库中去。



木质部　　韧皮部

压力流动学说的有关证据：

（1）蚜虫吻刺法可以证明筛管汁液的确存在正压力。

（2）韧皮部汁液中各种糖的浓度随树干距地面高度的增加而增加（与有机物向下运输相一致）。

（3）秋天落叶后，浓度差消失，有机物运输停止。

第三节　同化物的分配与调控

一、植物的库源关系

二、同化物的分配规律

三、同化物的分配与产量形成的关系

四、同化物运输和分配的调控

分配是指光合作用形成的同化物在各种库之间的分布。虽然同化物的分配总是从源到库，但是由于植物体在同一时间内存在多个代谢源与代谢库，在生长的不同阶段，源、库地位也会发生变化，而且环境因素对分配过程也有很大的影响。

研究同化物的分配规律，对于在生产中采取适当措施协助作物生长和提高产量具有重要的意义。

一、 植物的源库关系

在同一株植物,源与库是相对的

根据同化物输入后的命运,
可以把“库”分为两种：①使用库②贮藏库

使用库： 输入的同化物主要用于代谢和生长,如生长中的根尖和幼叶等。

贮藏库： 绝大部分输人的同化物以不同形式(淀粉、蔗糖等)贮藏起来,如果实、块茎、块根等。

源、库之间存在着密切而复杂的关系和相互影响：

（一）源对库的影响

（二）库对源的影响

（一）源对库的影响

源是制造同化物的器官,是库的供应者,故源对库的影响显而易见。若在作物生育后期加强田间管理,防止叶片早衰,使源叶充分发挥作用,将对作物产量的提高有利。

（二）库对源的影响

库是接纳同化物的部位，但库并非只是被动地接纳，而是对源也有影响。

例如，小麦籽粒的干物质约有40%来源于旗叶，如果把正在灌浆的麦穗剪掉，则旗叶的光合速率急剧下降。（其原因是同化物输出受阻，多以淀粉形式积累于叶片中，因而抑制光合作用的继续进行，这是一种反馈抑制作用。）

（三）源与库关系的类型

1．源限制型

特点：源小而库大;限制因素：源的供应能力；表现：叶片早衰、花果脱落、结实率低、空壳率高

2．库限制型

特点：库小源大；限制因素：库的接纳能力；表现：结实率高且饱满，但粒数少，产量不高

3．源库互作型

特点：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。

二、同化物的分配规律

（一）优先供应生长中心

生长快、代谢旺盛的部位或器官。如禾谷类分蘖期的蘖节、根和新叶；抽穗期的穗子，都是当时的生长中心；

（二）就近供应，同侧运输

首先分配给距离近的生长中心，且以同侧分配为主，很少横向运输；

（三）功能叶之间无同化物供应关系

成为“源”的叶片之间没有机物的分配关系，直到最后衰老死亡。

（四）同化物的再分配与再利用

重复利用以避免浪费

同化物再度分配特点的利用例子

（1）在预计严重霜冻到达前，连夜把玉米连杆带穗堆成一堆，让茎叶不致冻死，使茎叶的有机物继续向籽粒中转移，即所谓 “蹲棵”，可增产５%～１0%。

（2）稻、麦、芝麻、油菜等作物收割后可不马上脱粒，连杆堆放在一起，也有提高粒重的作用。

www.cnhubei.com

三、同化物的分配与产量形成的关系

构成作物经济产量的物质来源:

①由功能叶制造的光合产物输入;
②自身合成的;
③由其他器官贮存物质的再分配输入。

其中功能叶制造的光合产物是经济产量的主要来源

影响作物经济产量的因素：

（1）源的供应能力；

（2）库的竞争能力；

（3）输导组织的运输能力。

（1）源的供应能力（源强）

源强：源器官同化物形成和输出的能力。

当源的同化物产生较少，本身生长又需要时，基本不输出；只有同化物形成超过自身需要时，才能输出，且产量越多，外运潜力越大。

如：功能叶片的光合速率与光合产物输出速率之间存在着显著的正相关。

源似乎有一种“推力”,把叶片制造的光合产物的多余部分向外“推出”。

光合速率是
度量源强最直观的指标

（2）库的竞争能力（库强）

库强：库器官接纳和转化同化物的能力。（拉力）

生长速度快、代谢旺盛的部位，对养分竞争能力强，得到的同化物就多。

好像库对同化物有一种“拉力”，代谢强，拉力就大。

（3）输导组织的运输能力

与源、库之间的输导系统的联系状况、畅通程度和距离远近有关。

源、库之间联系直接`畅通、距离又近,则库得到的同化物就多。

四、同化物运输和分配的调控

（一）影响同化物运输与分配的内部因素

1、代谢调节

（1）蔗糖浓度

蔗糖两种状态：
- 可运态（可运库）：高于某阈值的蔗糖。
- 非运态（非运库）：低于阈值的蔗糖。

（2）能量代谢

ATP的作用：
- 作为直接的动力；
- 通过提高膜透性而起作用。

2、激素调节

例如：

生长素(IAA)刺激根系从营养液中吸收^{32}P,促进^{14}C-蔗糖在植株体内运输。

蓖麻的蔗糖装载能被外施IAA促进,脱落酸(ABA)抑制。

甜菜主根吸收蔗糖被外施ABA促进,IAA抑制。

3、基因表达调节

除了上面提到的植物激素外,重要的信号分子之一可能就是蔗糖本身。在生长区域,蔗糖促进参与生长和呼吸的有关基因表达;在光合叶片,蔗糖抑制与光合有关的基因表达

蔗糖是重要的信号分子之一

（二） 影响同化物运输与分配的外部因素

1、温度

2、光照

3、矿质元素

4、水分

1. 温度

运输速率：在20℃～30℃时最快。

低温（1）呼吸速率低，能量供应减少；

（2）提高筛管内含物的粘度。

高温（1）筛板出现胼胝质；

（2）呼吸作用强，消耗物质增多；

（3）酶钝化或破坏。

运输方向：土温>气温，同化物向根部分配的比例增大；

气温>土温时，光合产物向顶部分配较多。

昼夜温差：昼夜温差大，夜间呼吸消耗少，穗粒重增大。（我国北方小麦产量高于南方）

2. 光照

光照通过光合作用影响同化物的运输与分配。

功能叶白天的输出率高于夜间；

例如：玉米植株从黑暗转入光下，^{14}C-同化物输出速率迅速增加，2～3h后达到最大值；再转入黑暗时，同化物输出速率又明显下降。

光下蔗糖浓度升高，合成ATP多，运输速率加快。

3. 矿质元素 ：主要是P、K、B、N等

磷(P)促进有机物的运输。①磷促进光合作用，形成较多的同化物；②磷促进磷酸丙糖输出和蔗糖合成；③磷是ATP的重要组分，同化物运输离不开能量。

硼(B)与糖结合成复合物，有利于透过质膜，促进糖的运输。B还能促进蔗糖的合成，促进糖的转运。

钾(K)促进库内糖分转变成淀粉，维持源库两端的压力差，有利于有机物运输。

氮(N)过多，营养生长旺，同化物输出少；N过少，引起功能叶早衰。

4. 水分

水既是光合作用的原料,又是物质运输的介质。

水分不足,气孔关闭,光合速率降低

在缺水条件下,筛管内集流运动的速度降低

同化物如何从产生同化物的光合器官到达消耗或利用同化物的器官？

途径： ①短距离运输(细胞内以及细胞间的运输) ②长距离运输(器官之间、源库之间)

高等植物的同化物长距离运输是通过韧皮部途径的(树怕剥皮)

源:制造并输出同化物的组织、器官或部位; 库:消耗或贮藏同化物的组织、器官或部位

同化物运输的方向:从源到库

蔗糖是有机物质运输的主要形式(原因：① 稳定性高, ② 溶解度高, ③ 运输速率高)

同化物运输的度量: ①运输速度(指单位时间内被运输物质移动的距离) ②比集运量(物质在单位时间内通过单位韧皮部或筛管横截面积运输的量)

同化物运输的过程：①源端的装载②库端的卸出③韧皮部的运输

筛管分子-伴胞复合体(SE-CC):筛管分子和伴胞之间作为一个功能单位

韧皮部装载(逆浓度梯度,主动分泌,受载体调节);途径: ①共质体途径②质外体途径;
糖-质子共运输模型;蔗糖/H+同向运输器(蔗糖转运蛋白)

韧皮部卸出的途径: ①共质体途径②质外体途径
韧皮部运输机制:压力流动学说(集体流动学说)

源与库关系的类型:①源限制型②库限制型③源库互作型

分配规律: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再分配与再利用

影响作物经济产量的因素:①源强; ②库强; ③输导组织的运输能力

内部因素(①代谢调节②激素调节③基因表达调节);外部因素(温度,光照,矿质元素,水分)