

环状片层

沈亦平 马丽君
(武汉大学生物系)

环状片层 (Annulate lamellae, 简称 AL) 是一种膜性细胞器。1952 年 McCullough^[1] 借助电镜首先在海胆卵母细胞质中观察到这一结构, 当时称之为“粗纤维组分” (Coarse fibrous Component)。1956 年 Swift^[2] 进一步研究了它独特的形态结构, 确认它是一种新的细胞器, 并用 Annulate lamellae 一词表述这一结构。经三十多年较为广泛的研究, 人们对环状片层的形态结构、分布特征及其在细胞内的形成过程和可能行使的功能等方面已有了一定的认识^[3,22]。本文将对此作一综述。

一、AL 的形态结构及分布特征

AL 在形态上与内质网十分相似, 其基本结构单位类似内质网的潴泡, 是由双层膜围成的扁平囊状结构。但 AL 与内质网也存在明显区别, 即双层膜上具有规律性分布的、与核孔十分相似的膜孔结构 (图 1)。膜孔上常有弥散的非膜性无定形物质分布, 称之为孔联系物 (pore-associated material), 系由一些与核仁亚单位结构非常相似的颗粒和纤维组成。因此在形态结构上 AL 兼有内质网和核膜的特征。

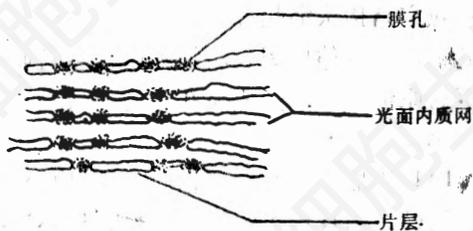


图 1 环状片层结构
平板状

(仿 Kessel^[3], 1983, p. 200, Fig. 22)

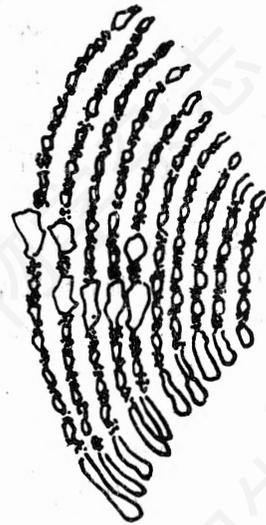


图 2 弧状环状片层

(仿 Kessel^[3], 1983, p. 182 Fig. 1)

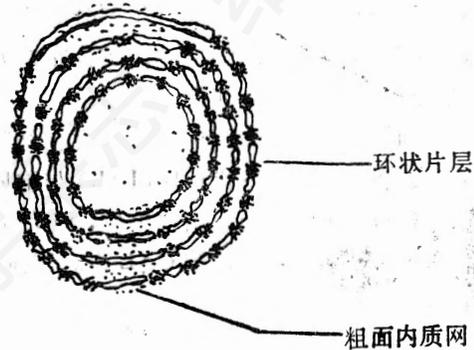


图 3 同心圆状环状片层

(仿 Kessel^[3], 1983, p. 190, Fig. 13)

细胞质中 AL 由不同数目 (2—100 以上) 的片层结构平行排列而成, 相邻片层之间保持着一定的间隔距离 (约 80—100 nm), 片层上的膜孔常常是很有规律的排列成行。AL 的整体形态可表现为平板状 (图 1)、弧状 (图 2)、

有时甚至围成同心圆状(图3)。在许多情况下AL与细胞内其它膜性细胞器相连续,其中与内质网相连续的情况最为常见,同时,AL与细胞内的非膜性细胞器在空间结构上的联系也很紧密。

AL在分布上的特点表现了这种细胞器的特殊意义。迄今,已发现AL存在于多种类型的细胞中,而以动物卵母细胞中分布最为广泛,其次在各种肿瘤细胞、胚胎细胞和一些雄性生殖细胞中亦常常观察到AL结构,正常体细胞中相对较少。在植物细胞和原生动中亦有所发现。另外,许多经过适当处理(如病毒感染^[7,20]、辐射损伤^[21]、激素诱导^[5,16])的细胞亦会产生AL或使原有的AL增生。AL在不同细胞内的分布明显地表现出这样一种规律:即发育和分化迅速的细胞较之发育缓慢和已高度分化的细胞、恶性细胞较之正常细胞更可能具有AL。

AL是一种暂时性的细胞器,常常只在细胞发育分化的一定时期内出现,而且在细胞内的分布具有一定的区域性,这种区域性随着细胞发育和功能的变化而变化。例如,在发育的蝶螈卵母细胞中^[4],AL主要存在于卵子皮质下小于50 μm 的区域内,而且主要分布在植物半球;但随着卵母细胞的成熟,其分布遍及整个卵母细胞胞质的不同部位。

AL不仅存在于细胞质中,而且在细胞核内亦有发现^[6]。核内环状片层(IAL)与胞质环状片层(CAL)具有相同的结构单位,但IAL常以单一的片层存在,数量较CAL少。它们有时与核膜相连,与核仁联系密切。

二、AL的来源和形成

由于AL在不同细胞内的多态性表现,对于它的来源和形成过程还没有统一的想法,只是形成了几种假设。

(一) 核膜来源

由于AL与核膜在结构上的明显相似和空间排列上的紧密联系,在AL的早期研究中就

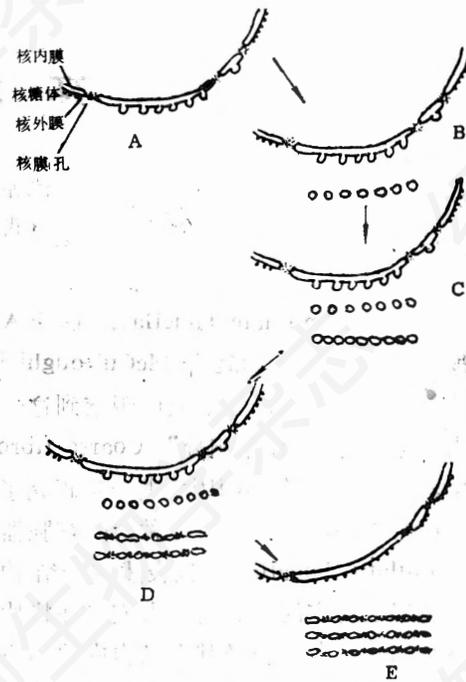


图4 环状片层核膜起源假设示意图

提出了AL来源于核膜的假设^[2]。1963年Kessel^[6]详细地描述了蝶螈卵母细胞中CAL的来源和形成过程(图4):首先外层核膜局部外凸,形成一系列指状突起(图4,A),而后这些突起同时与核膜脱离形成一个个游离的小泡,继之排列成行,并逐渐向外周胞质迁移(图4,B)。在此过程中小泡相互靠拢(图4,C),相邻者彼此融合,在融合处形成膜孔结构(图4,D)。许多小泡的融合就形成一个巨大的片层结构,同时另一组小泡以同样的方式形成片层结构,它们平行排列就形成AL(图4,E)。1973年Kessel^[3]重新研究了这一过程,证实了上述现象,同时进一步观察到指状突起并非一定全部脱离核膜,它们可以一直伸展到表层细胞质,然后通过双层膜的原位融合,形成膜孔结构,再进一步分化成AL。

IAL的形成过程与之相似^[7],只是来源于内层核膜,而且形成的数量较少。另外一些观察还表明,CAL和IAL也可能来源于细胞分裂后不能纳入新核膜的核膜片段或由核膜崩解而产生的片段。

(二) 内质网来源

AL 与内质网不仅形态结构相似, 而且常常互相连续, 并可互相转化。Merkow^[8]用 SV₂₀ 处理新生仓鼠, 在转化的肿瘤细胞中观察到 SER 和 AL 在消长上的相关性; Sohma^[9]在饥饿小鼠的空肠吸收细胞(absorptive cells) 中观察到, RER 的退化与 AL 的增加密切相关。这些观察进一步表明 AL 的形成和内质网相关。

Paniagua^[10]在发育早期的人体睾丸支持细胞中, 没有发现 AL 结构, 只有内质网和排列成行的小泡, 随后内质网上出现膜孔, 并不断增加, 最后在成年人的支持细胞中只可以观察到形成膜孔的 AL。在内质网上出现膜孔结构(称之为单孔复合体, Single-pore Complex) 的现象在其他情况下也有发现, 认为它可能是由内质网向 AL 过渡的一种中间状态^[3]。

在研究 AL 与内质网关系的过程中, 发现 AL 的改变可以导致内质网的形成。Champagnella^[11]在盘舌蟾 (*Discoglossus*) 卵母细胞中观察到 AL 向 RER 转化及在转化过程中释放的物质。Kessel^[12]在蜻蜓卵母细胞中观察到 AL 的延伸部分形成粗面内质网。

(三) 纤维颗粒体(Fibrogranule Body) 来源

目前已经积累了不少关于细胞内电子致密团块的报道。虽有着不同的名称(如致密体 Heavy Body、纤维颗粒体、拟染色体 Chromatoid Body、线粒体间质 Intermitochondrial Cement 等), 但都具有类似的结构和组成。用电镜进行观察, 低倍时, 它们是致密而均匀的物质团块; 而在高倍时, 可以看到是由一些颗粒和纤维组成, 颗粒的大小与核糖体亚单位相似, 其组成主要是蛋白质和 RNA。Kessel^[13]在果蝇精子细胞中观察到: 纤维颗粒体源于核仁, 是核仁物质经核孔转移到胞质内的非活性基因产物的暂时贮存状态, 在细胞发育的一定时期内可被激活, 因此认为致密物质是传递和贮存信息的一种形式。许多观察表明, 它们与

AL 的形成有密切联系。

在蜻蜓卵母细胞中^[12], 纤维颗粒体在卵黄形成前存在于核膜边缘, 形状较大; 在卵黄形成开始时就分散成较小的团块, 随后转移到外周胞质或卵母细胞的皮层下, 并可以见到 AL 在其中形成; 在卵黄形成过程中, AL 持续分化, 纤维颗粒体逐渐消失, 同时伴随有相当数量的多聚核糖体出现; 而卵黄形成后, 纤维颗粒体不复存在, 只有伸展的 AL 结构。研究者认为, AL 在分化过程中可能使致密团块贮存的非活性基因产物激活或释放。果蝇精子发生过程中 AL 亦表现出相似的形成过程^[13,14], 而且 AL 的起源只发生在精细胞阶段, 此时细胞开始蛋白质的合成。

Kessel^[15]在虎斑鱼 (*Zebra fish, Brachdaniro rreio*) 卵子中观察到, 在 AL 形成前, 卵质中并无致密物质, 它是在 AL 形成过程中逐渐积累的。因此不能肯定形成 AL 所需的物质就是直接来源于纤维颗粒体。可能 AL 上膜孔的分化必须依赖于此, 而膜性成份可能还有其他来源。

另外还有人认为, AL 可能来源于高尔基液泡, 但这方面的证据较少。

三、AL 的功能

至今尚未成功地分离出 AL, 亦没有找到可以标记 AL 的物质, 所以, 下述 AL 的功能只是许多研究者基于观察到的现象所作的推测。

(一) 核物质的转移、贮存、释放和激活

基于 IAL、CAL 的来源、分布及其与其他细胞器的相互关系, 人们推测 AL 在胞质、核质互换和转运过程中发挥重要的作用。IAL 因其与核仁的相关性而被认为具有对核产物的汇集作用; AL 膜孔与核膜孔构建了核质到胞质的通道; 而 IAL、CAL 和核膜互换性更为核质、胞质交换提供了便利; CAL 和内质网及胞内小泡的关系实现了物质在胞质中的流动、转移。

特别是在生殖细胞中, 其意义就更为突出。

许多研究者^[12-16,4,5]都认为: AL对发育信息物质的贮存、释放和激活过程有重要的调控作用。发育早期的生殖细胞大量合成RNA,抑制蛋白质的合成,此时细胞中往往存在大量的具有贮存这些RNA功能的纤维颗粒体;而当细胞停止RNA的合成,而开始蛋白质合成时,纤维颗粒体减少而AL从中分化形成,并且有大量的纤维和颗粒出现在AL膜及膜孔周围。有证据表明^[4]:这些纤维和颗粒是来自于纤维颗粒体中的核糖体颗粒和多聚核糖体。而纤维颗粒体中的部分纤维——带有polyA序列的mRNA则被释放、激活,实验表明这些mRNA与AL在行为上有相当的对应关系。这可以部分地解释在基因转录和翻译之间具有相当长的延缓期的细胞(如卵母细胞)中,基因产物在翻译水平上的调控。AL的这一功能也许正是它在生殖细胞中广泛存在的原因之一。

(二) AL与细胞分裂

大量的观察表明,AL较多地分布于分裂旺盛的细胞(如胚胎细胞、肿瘤细胞^[19])中。因此AL与细胞分裂的相关性是体现AL功能的一个重要方面。

一般认为AL为细胞分裂准备核膜及膜孔结构。Spindler^[17]在研究有孔虫时发现,单个配子母细胞核在2~4小时内分裂成约300000个小配子核,核膜表面增加了60~70倍,在这一持续的分裂之前,配子母细胞中存在大量的AL,推测它们在随后的分裂过程中作为新核膜材料参与小配子核的形成,否则,配子母细胞核不可能有如此快的分裂速度。

Stafstron^[18]在研究中发现,在核孔达到饱和以后,AL还继续积累,但是如果细胞不再进行分裂,不需要新的核孔时,AL就会逐渐降解。故认为AL是核孔的暂时贮存状态。

在病毒感染、辐射损伤和激素诱导的细胞中,AL的形成可能与改变细胞的分裂状态有关。

(三) AL与微管、微丝的关系

除了偶尔发现AL与微管在空间位置上有

密切联系以外,人们还观察到:在经秋水仙碱等抗微管蛋白药物处理的细胞中AL数目发生变化。DeBrabander^[23]报道在正常M₀细胞中没有AL,而经秋水仙碱等药物处理后,胞质中可以观察到较多的AL。他认为,AL的出现是对微管降解的一种应激反应,推测AL膜孔与核孔一样,可能作为微管蛋白合成和微管聚合的位点。Kallenback^[24]对海胆卵中心体来源的观察支持这种观点。

Kessel^[25]在对小鼠成纤维细胞和鸡胚间充质细胞进行的进一步研究发现,在经秋水仙碱或长春花碱处理后,前者的细胞中AL明显增多,同时伴有多核化现象,而后者细胞中没有这些变化,因此认为微管与AL的关系并不是直接的,而可能是通过间接的途径(如影响胞核分裂)。

最近Kessel^[26]还在虎斑鱼卵子细胞中观察到成束的微丝与AL的密切联系,他发现微丝束的两端往往中止于AL之中,微丝束末端亦与膜孔相连,他推测AL在微丝的加长和微丝束的加宽过程中发挥作用。

(四) 其他

在不同类型的细胞中,AL还可能具有其它的一些功能^[3,22]。如作为线粒体的前体;在卵母细胞成熟过程中,参与形态发生决定子的确定;另外在甾体类激素、病毒蛋白和一些特殊酶的合成和神经细胞分泌物的运输^[27]过程中,AL亦可能具有一定的作用。

AL是一种特殊的细胞器,我们对它的认识还只处于初步的阶段,但它对于我们认识细胞内各种细胞器对细胞功能的影响,特别是在细胞的发育和分化中的调控作用是非常重要的,这也正是这种细胞器正在引人注目的原因所在。

摘 要

环状片层,一种新的膜性细胞器,常见于分裂旺盛、分化迅速的细胞中。胞质、胞核中均有分布。其来源和分布与细胞核膜、内质

网、纤维颗粒体等细胞器相关。推测 AL 在细胞发育分化、细胞分裂和细胞内各种细胞器的相互协调中起一定的作用。

参 考 文 献

- [1] McCullough D., 1952, *J. Exp. Zool.* 119, 47—64.
- [2] Swift, H., 1956, *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 2, 415—418.
- [3] Kessel, R. G., 1983, *Int. Rev. Cytol.* 82, 181—303.
- [4] Imoh, H. and Tomoko, T., 1985, *J. Exp. Zool.* 234(2), 261—271.
- [5] Kessel, R. G., 1966, *Acta. Embryol. Morphol. Exp.* 9, 1—24.
- [6] Kessel, R. G., 1963, *J. Cell Biol.* 19, 319—414.
- [7] Walker, S. et al, 1982, *J. Ultrastruct Res.* 80(2), 163—177.
- [8] Merkow, L. P., et al, 1968, *Cancer Res.* 28, 1180—1190.
- [9] Sohma, M., et al, 1985, *Acta Histochem.* 7741, 101—106.
- [10] Paniagua, R. M. et al, 1984, *Arch Androl.* 13(1), 9—14(abstr).
- [11] Campanella, et al, 1983, *Boll Zool.* 50 (1/2), 79—82(abstr).
- [12] Kessel, R. G., 1983, *J. Morphol.* 176 (2), 171—180.
- [13] Kessel, R. G., 1985, *J. Ultrastruct Res.* 91(3), 183—191.
- [14] Kessel, R. G., 1981, *J. Ultrastruct Res.* 75, 72—96.
- [15] Kessel, R. G., 1984, *J. Submicrosc. Cytol.* 16(3), 511—520(abstr).
- [16] Imoh, H., et al, 1983, *Dev. Growth. Differ.* 25(1), 1—10.
- [17] Spindler, M., et al, 1982, *J. Ultrastruct Res.* 81, 341—350.
- [18] Stafstron, J. P., et al, 1984, *J. Cell Biol.* 98(2), 699—708.
- [19] Ohtsuki, Y., et al, 1985, *Acta Pathol. Jpn.* 35(5), 1215—1220. (abstr).
- [20] Jura, W. G., et al, 1983, *Vet Parasitol.* 12(2), 115—134 (abstr).
- [21] Shimada, et al, 1982, *J. Fac. Sci. Univ. Toyko Sect. IV Zool.* 15(2), 255—272 (abstr).
- [22] Kessel, R. G., 1985, In "Developmental Biology: a comprehensive synthesis, VOL 1, Oogenesis." Plenum Press New York, 179—223.
- [23] Debrabander, M., and Borgers, M., 1975, *J. Cell Sci.* 19, 311—340.
- [24] Kallenback, R. J., 1982, *Biosci. Rep.* 2, 959—966.
- [25] Kessel, R. G., et al., 1983, *J. Cell Biol.*, 97(5 part 2), 213 a.
- [26] Kessel, R. G., et al, 1984, *Cell Tissue Res.* 236(2), 725—727.
- [27] Fernández, B., et al, 1986, *Acta Anat.*, 126, 230—236.

细胞外基质对神经纤维生长的作用

刘 黎

(中国科学院上海细胞生物学研究所)

最近几年对于神经纤维与微环境信息关系的研究,除了可溶性因子和质膜成分外,人们将注意力集中到细胞外基质(ECM)方面。大量的事实证明了神经纤维的生长和 ECM 密切相关,特别是 ECM 中层粘连蛋白分子起着重要的作用。

一、ECM 的组成成分

ECM 是由细胞分泌的一些物质沉积在细胞外空间,以不定形的或以基膜(Basement Membrane, BM)的形式存在。BM 在电镜下可分为电子透明层和电子密集层(基板)。某些