

微体的研究现状及其命名问题

张树录 郑国铝

(兰州大学细胞生物学研究室)

五十年代初,一位瑞典研究生 Johannes A. G. Rhodin 在研究小鼠肾细胞时,发现了一种新的小细胞器:直径约 $0.5\ \mu\text{m}$,被单层膜所包围,内充有细微的颗粒状基质。由于当时缺乏在化学成份或功能方面赖以命名的特征,Rhodin(1954)就称它为微体(Microbody)^[1]。不久,Rouiller 和 Bernhard^[2](1956)在肝细胞内也发现有类似的结构,且内有一致密的半晶状核心。后来,Porter 和 Caulfield(1958)及 Mollenhauer 等(1966)^[2]在植物细胞中也都发现了这种细胞器,也都称之为微体。从此,微体一词一直沿用至今。但是,由于对微体生理功能的逐步了解,有两个名词——过氧化物酶体(Peroxisome)和乙醛酸循环体(Glyoxysome)却使用得愈来愈广,有人甚至用前者取代后者和微体^[1,3,4,5]。六十年代以后,人们发现植物细胞内有两种结构一致,但其生理功能不同的微体,Christian de Duve(1965)^[1]建议把那种含有氧化酶和过氧化氢酶,能使 O_2 还原成 H_2O_2 , H_2O_2 再还原成 H_2O ,形成简单呼吸链的细胞质颗粒称为过氧化物酶体。此建议被 Tolbert(1968)^[2]所采纳。Harry Beevers 及其同事 Rowland W. Breidenbach 确定了乙醛酸循环两个特征性的酶的位置似乎是在一种新的细胞质颗粒内,这种颗粒与肝过氧化物酶体在蔗糖梯度离心中都处于高密度处,且具有微体的一般形态特征。根据新颗粒的生化特征,Beevers 和 Breidenbach^[1,2,6](1967)称它们为乙醛酸循环体。

既然发现了微体,又发现了乙醛酸循环体和过氧化物酶体,那么它们之间究竟有什么关系?属于同物异名还是异物异名?如果是同物异名,

那么是否可用其一个名词取代?二三十年来,国内外尤其是国外学者为此做了大量的研究工作,取得了很大进展。但是,由于证据不够十分有力,仍有许多不同看法。在本文里,作者就这些不同意见进行了综合分析,并且根据最近的研究进展提出些倾向性的观点,供参考。

微体的生物发生

微体不象线粒体和叶绿体,不含有 DNA 和核糖体,因此没有自主性,它的生物合成是依赖于细胞核和细胞质系统的^[6]。

有关微体形成的各种学说^[3],主要有自我增殖学说、高尔基体发源学说、粗面内质网发源学说和光面内质网出芽学说^[7]等。在电镜下,发现微体和内质网紧密联结在一起^[8],且应用检验特征性酶的方法,追踪微体形成,表明粗面内质网学说有说服力^[3]。以生化方法研究微体膜的生物发生,有人用 ^{14}C 胆碱标记的卵磷脂首先发现在内质网,然后转移到微体和线粒体的膜系中^[8,9];也有人比较二者膜磷脂含量及其百分组成,发现微体膜与内质网相似^[9]。因此,不论从细胞学还是生物化学的研究都表明微体的膜可能是从内质网来的^[3,4,8,9,10,12]。

微体蛋白质合成的部位究竟是游离的核糖体还是附着于内质网的多聚核糖体,这也是目前存在的一个争论问题。大多数人认为微体蛋白在内质网上合成,其中一部分人认为这些蛋白质合成后直接用于微体的形成;另一部分人认为微体蛋白在胞质内形成一蛋白池,选择性地进入微体。也有些人指出微体蛋白在游离的核糖体上合成,选择性地进入微体。作者同意大多数微体蛋白可能在内质网上合成,直接用

于形成微体,而可能有些蛋白质在游离核糖体上合成的观点。

微体的转换

在黄瓜、西瓜等植物的脂肪性种子萌发早期,子叶内乙醛酸循环体数量很大,酶活性很高。但经光照后,其活性显著降低。同时,过氧化物酶体活性逐渐上升,贮藏脂也逐渐耗尽。因此,认为在某个器官内,在环境刺激下,从脂肪分解、糖异生到乙醇酸氧化代谢的转换反映在微体群从乙醛酸循环体到过氧化物酶体功能的改变之中^[8,9]。这种转换究竟是乙醛酸循环体不变,仅是内部的酶的选择性代替还是有乙醛酸循环体的自解,被新形成的过氧化物酶体取代,目前已提出不少假说,但由于证据不是十分有力,还是不能最后定论。下面介绍两种主要的假说。

Newcomb 和他的学生提出单群体或再包装假说(One-population or Repacking hypothesis)^[6,9,10](如图1所示)。认为乙醛酸循环体到过氧化物酶体的转换是由已存在着的微体成份的剧烈改变而完成的,在某一发育时期,两种形式只有一种存在并发挥作用。目前的大多数资料支持这种假说^[6],其主要根据有:首先,两种形式的结构是一致的;其次,在脂肪性种子的子叶中,过氧化物酶体酶活性的增高,伴随有乙醛酸循环体酶活性的降低^[9,11];第三, Trelease 等人在仔细研究黄瓜子叶不同发育期时,没有找到任何证据来说明转换期间乙醛酸循环体的破坏或过氧化物酶体的新生。同时发现,尽管酶改变了,但乙醛酸循环体的数量没有明显降低^[9];第四,过氧化物酶是二者共同的组分,用同位素标记,在转换期间没有明显改变^[6,9]。

另一种是由 Beevers 和他的同事提出的双群体假说(Two-population hypothesis)^[6,9](如图2所示)。它指出,在转换期间,乙醛酸循环体本身消失,被新生的叶过氧化物酶体代替,二者是存在于同一个细胞内的两个独立的微体

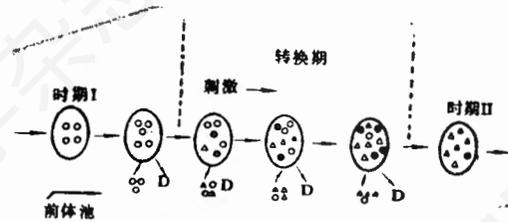


图1 单群体模型

○时期I微体的典型成份; ●酶的死活形式; △时期II微体的标志蛋白; D降解(转换)(引自 H. Kindl, 1982)

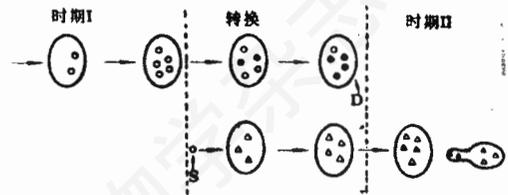


图2 双群体模型

符号表示同图1, S表示自我组装(引自 H. Kindl, 1982)

群。最有力的证据是过氧化物酶体不同于乙醛酸循环体,它的活性的出现不受特殊暗处理的影响。因此,推测过氧化物酶体的生物合成可能独立于前存在的乙醛酸循环体^[9]。此外,也有人指出有乙醛酸循环体的破坏和过氧化物酶体的重新形成^[9]。

为了说明哪一种假说是正确的, Burke 和 Trelease 用组织化学方法和电镜观察法检查它们。他们选用苹果酸合成酶和乙醇酸氧化酶分别作为乙醛酸循环体和过氧化物酶体存在的指标,用过氧化物酶作为二者共同的指标,发现在含有过氧化物酶的微体中,有94—97%的微体含有苹果酸合成酶和乙醇酸氧化酶^[9]。这一点似乎可以进一步说明单群体假说的正确性。

另外,有人发现同时具有乙醛酸循环体和叶过氧化物酶体功能的转换形式——乙醛酸过氧化物酶体(Glyoxyp Peroxisome)^[2,6,9]。这种转换态微体和脂肪体(Lipid bodies)在一起作为乙醛酸循环体起作用,作为叶过氧化物酶体和叶绿体交换产物^[9]。同时,他们提出了沟通乙醛酸循

环体和乙醇酸氧化途径可能的步骤^[6]。Köller和Kindl(1978)比较暗期和光照下苹果酸合成酶的数量后表明,乙醛酸循环体蛋白的合成并非光照后就突然地停止^[6]。Müller(1967)曾报道梨形四膜虫过氧化物酶体内存在乙醛酸循环酶的发现^[11]。而后,又有人在蓖麻制剂中检出过氧化氢酶和一些产生过氧化氢的氢化酶^[11]。最近,有人在豚鼠胎儿肝^[13]和蟾蜍膀胱上皮细胞中^[14]及蕨类萌发初期的孢子中^[15]都发现了有乙醛酸循环特征性的酶。以上事实似乎也都有助于说明微体逐渐转换的存在。

总之,从形态学的观察和组织化学、生物化学的研究都支持转换期间仅有单群体微体的存在^[6]。但是,目前还不能完全排除双群体假说。作者倾向于单群体假说,并根据上述事实推测在某些环境条件下,微体是可以逐渐或迅速转换的,这种转换主要表现在其内部酶的改变。具有不同酶组成的微体可能行使不同的代谢功能,它们的出现依赖于底物的有效性、组织功能和发育时期及其它环境因子^[16]。如乙醛酸循环体可能出现在具有贮藏脂库或外加脂肪酸或乙酸的细胞内^[6],光照引起乙醛酸循环体含量和活性降低和植物光敏色素介导的乙醛酸循环体到过氧化物酶体的转换^[6,17]。在某些条件下,乙醛酸循环体可能转换为过氧化物酶体。那么,在另外一些条件下,也可能会有相反方向的转换。不过,目前还尚未发现存在这种转换。这也可能是由于条件和研究方法等的原由。由于微体转换的存在,很可能出现一些过渡态的形式。从某种程度上讲乙醛酸循环体和过氧化物酶体没有明显的区分界线,只是某些成份存在的多寡而言。至于微体转换是如何调节的,目前了解得很少,很可能与基因的选择性表达、组织功能和发育时期、底物有效性及种系进化等因素有关^[6,16,18]。

结 束 语

综上所述,微体是真核细胞内由单层膜包围的一种细胞器,依赖底物的有效性、组织功

能和发育阶段及种系进化的不同,可能出现不同功能形式以及同一功能作用程度不同的形式。在某些条件下,乙醛酸循环代谢被过氧化代谢途径所取代。这种现象在高等植物中比较多,在动物及蕨类中,虽有人已发现乙醛酸循环的关键酶,并推测有此代谢途径的存在,但过氧化代谢还是比较普遍的。

从物理上和形态上看,乙醛酸循环体和过氧化物酶体很相似,用目前的技术不能分离,也不能从它们的超微结构鉴定^[17]。因此,本文仍采用微体一词作为一般性术语^[2,16]。但又鉴于用生化标准(标志酶)和生理上对光的要求可以区分乙醛酸循环体和过氧化物酶体^[17],所以,从功能意义上我们认为仍应保留这两个名词。作为微体的两种功能形式,实际上它们是同物异名^[2]。

参 考 文 献

- [1] Christian de Duve 1983, 科学(中译本) №. 23—34.
- [2] N. E. Tolbert & Edward Essner, 1981, *J. Cell Biol.* 91: 271 s—282 s.
- [3] <日> 小川和朗等人编, 薛德榕译, 植物细胞生物学, p190, 科学出版社, 1983.
- [4] John. W. 金布尔著, 陈立滨等译, 细胞生物学, 1983 p 62, 科学出版社.
- [5] Robert D. Dyson. 1978, In "Cell Biology: A Molecular Approach" pp. 335—341, 2nd Ed. Allyn & Bacon, Inc. Bostot, Massachusetts.
- [6] H. Kind, 1982. *Int. Rev. Cytol.* 80: 193—229.
- [7] Albert, B. et al., 1983, In "Molecular Biology of the Cell" p 373, Garland Publishing, Inc. New York & London.
- [8] 郑国辑编著, 1980, 细胞生物学, p 189—199, 人民教育出版社.
- [9] Beevers, H. 1979, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 30: 159.
- [10] Symposium on Peroxisome. Symposium Held at the 24 th Annual Meeting of the Histochemical Society, April 14, 1973, Atlantic City New Jersey, *Histochem.* 21: №. 11..
- [11] Colman, B. 1977, Microbodies. In "The Molecular Biology of Plant Cells" ed by

- Smith, Blackwell, London.
- [12] R. N. Trelease, 1984, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 35: 321—347.
- [13] Colin, T. Jones, 1980, *Biochem. & Biophys. Res. Commun.* 95: 849—856.
- [14] Goodman, D. B. P., Davis, W. I. & Jones. R. G., 1980, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 77: 1521—1525.
- [15] Demeggio, A. E. et al., 1979, *Science* 206: 580.
- [16] Tolbert, N. E., 1981, *Ann. Rev. Biochem.* 50: 133—157.
- [17] P. Schopfer, et al., 1976, *Planta*, 133: 73—80.
- [18] Breidenbach, R. W., 1976, *Microbodies*, In "Plant Biochemistry" 3ed, ed by James Bomer & E. Varner, Academic Press, New York, San Francisco London.

细 胞 连 接

岳奎元

(中国科学院成都分院分析测试中心电镜室)

高等生物的组织是由无数细胞构成的。为了统一行动和促进细胞之间的必要的互相联系,相邻细胞之间要进行多种方式的接触和连接。最简单的是相邻细胞膜简单并列,细胞间隙内填充少量的细胞外基质,看不出任何特化结构。稍复杂一些的是相邻细胞各以犬牙交错的凹凸面嵌合在一起,这样既达到了细胞互相连接的目的,又扩大了细胞间的接触面,这种方式通常称为指状镶嵌。

细胞连接一般认为是相邻细胞膜局部特化所形成的结构,这种由细胞膜特化而来的连接结构对于完成高等生物的发育和正常的生理功能是不可缺少的。

高等动物细胞连接分为紧密连接;粘着连接,包括带状桥粒、点状桥粒、半桥粒;和间隙连接。

使用粘着连接这一名称的好处是:1)体现了这种连接的主要生理功能;2)在一定程度上反映出这种连接的结构特征;3)避免了概念上的混淆。现将几种连接的结构和功能简述于后。

粘着连接(adhesion junction)

一、带状桥粒(belt dasmosomes)

这种连接结构连接相邻细胞形成一个围绕

细胞的连续带,位于紧密连接的下方,相邻细胞膜的外层不再融合,而是被大约 200 Å 左右的细胞间隙分开。在这里两个相邻膜的细胞质面增厚,在增厚的质膜上附着有许多细纤维(张力原纤维),纤维的另一端伸向胞浆内。在电子显微镜下,间隙中间无致密的中间线,向着细胞质的一面细纤维形成中等电子密度的网丛。这种细胞连接处有着某种粘合物质,可能是粘多糖。有的作者(L. A. Staehelin等, 1978)^[1]认为,与带状桥粒结合在一起的张力原纤维直径约为 70 Å,含有肌动球蛋白——肌肉细胞的主要蛋白质,说明它能收缩。有人证明,当贮能分子 ATP 及钙镁离子存在时,含带状桥粒的肠表皮细胞区会收缩。

二、点状桥粒(spot desmosomes)

通常所说的桥粒(desmosomes),它形成散在的联结斑,与带状桥粒不一样,它不形成围绕表皮细胞的带。点状桥粒处,相邻的细胞膜严格平行,中间有 200—250 Å 的间隙,间隙中充满着粘合性的物质,同时可以看到电子密度高的、不连续的中央致密线。点状桥粒的胞浆面增厚,其上附着有微细的张力原纤维,这些纤维在点状桥粒处呈弧形向细胞质方向散开。还可以见到一个点状桥粒的纤维与另一个点状桥粒的纤维相连,构成纤维支架,以保持