

银耳 (*Tremella fuciformis*) 原基分化前期双核菌丝细胞和分生孢子的边缘体与质膜体

钟 恒

(中山大学生物系, 广州 510275)

摘 要

本文报道银耳 (*Tremella fuciformis*) 原基分化前期, 在双核菌丝的幼细胞、成熟细胞和分生孢子中, 与质膜相关联的两类膜结构——边缘体和质膜体的形成与功能。根据相似结构的存在, 支持小泡或多泡体排出质膜之外附在细胞壁上成为边缘体和参予细胞壁合成的假定。银耳原基分化前期, 双核菌丝迅速分裂的幼细胞, 其质膜内陷产生泡状质膜体, 内含数个小泡, 或产生膜状质膜体; 在成熟细胞中, 质膜内陷通常形成回旋的膜结构——膜状质膜体, 内含 1-2 个电子致密小泡。当这两类质膜体脱离质膜进入细胞质后, 有的膜层和小泡局部被消化。因此, 推断质膜体具有内吞和输送养料的作用。另外, 在桶孔隔膜闭塞一侧电子致密度高的细胞质中, 还观察到一种罕见的只有单个膜层的质膜体, 其内充满 3 个电子致密小泡, 估计它的形成与功能同膜状质膜体相似。作者认为, 桶孔闭塞和质膜体的出现是与银耳原基细胞分化有关联的两个重要特征。最后, 在成熟细胞中, 尚可以观察到质膜体的膜层能够散开形成内质网。因此, 内质网也可以来源于质膜体。

关键词: 银耳; 双核菌丝; 边缘体; 质膜体; 壁旁体

虽然真菌细胞在接近细胞壁处的膜结构已被确认, 并且, 边缘体与质膜体两者不同的概念也已确定^[4,12,13]。然而, Heath 和 Greenwood^[8]提出, 质膜体可以向外挤出转变成边缘体, 从而对这两类膜结构的限定概念和来源提出异议。因此, 这类膜结构的来源和功能尚欠明确^[1,7,11]。本文对银耳 (*Tremella fuciformis*) 原基分化前期双核菌丝的幼细胞和成熟细胞, 以及双核菌丝上单生分生孢子中与质膜相关联的两类膜结构——边缘体和质膜体进行了比较观察, 以探讨边缘体和质膜体的来源与功能。

材料与方 法

材料 即将产生银耳原基的新生双核菌丝体 (下称银耳原基分化前期的双核菌丝), 由福建省三明市真菌研究所黄年来先生提供。

方法 用马铃薯琼脂培养基 (PDA) 培养, 培养时间约 10d。菌丝用戊二醛和四氧化锇双固定, 0.5-2% 醋酸铀前染色, 乙醇、丙酮脱水, 苯二甲酸二丙酯 (PDAP) 包埋, 柠檬酸铅后染色, 日立 Hu-12A 电镜观察和摄影。

结果与讨论

边缘体 (lomasome) 最初只发现于真菌细胞中⁽¹³⁾。后来, 在某些藻类和高等植物细胞中也发现这类膜结构。根据它们发生的不同分为两类: 一类是边缘体, 其膜的成分多来自细胞质膜⁽¹¹⁾; 另一类是质膜体 (plasmalemmasome), 它的膜成分完全由质膜而来^(11, 12)。边缘体习惯上是指膜质的泡状物质, 排列在质膜之外, 埋在细胞壁上; 而质膜体则是指质膜上各类膜的构型, 常以囊状突入细胞质中⁽⁸⁾。按照以上原则, 银耳原基分化前期的双核菌丝细胞中, 既能形成边缘体, 又能发生质膜体。

一、边缘体

担子菌成熟细胞区别于幼细胞的主要特征是细胞壁电子致密片层甚多⁽⁶⁾。图版 I : 1 示银耳原基分化前期的双核菌丝细胞, 由许多电子致密片层组成 (EL), 是成熟细胞。细胞质内既有大量的小泡 (V), 又有单层膜的多泡体 (MV), 内含数个小泡。在细胞壁与质膜之间有刚刚形成的边缘体 (L), 其内的一个电子致密小泡已排出质膜之外, 附在侧壁的电子致密片层上 (V 带箭头), 这就是习惯上指的边缘体⁽⁸⁾。并且, 值得注意的是壁上附有许多近似小泡大小的、没有膜而且电子致密度高的物质 (箭头), 这是埋在细胞壁上的后期边缘体。根据这些现象, 有理由认为边缘体是小泡或多泡体与质膜相融合后, 排出质膜之外附在壁上而形成的。因而支持了边缘体的形成是一种分泌过程的假设^(10, 13)。许多缺少膜的、近似小泡大小而电子致密度高的物质成列地埋在细胞壁上的现象, 也支持了边缘体直接参与细胞壁合成作用的论述^(8, 10, 11)。

多泡体发生在成熟细胞中, 这与 Marchant 等人⁽¹⁰⁾的报道一致。但是, 小泡也大量存在于成熟细胞中, 则与其报道的几种真菌的小泡仅仅分布在活泼生长的幼细胞中的结果不同。大量小泡存在于成熟细胞中, 正是说明这些生长旺盛的成熟细胞, 需要众多小泡外排参与壁的合成。

在新分裂的幼细胞中, 只看到早期的边缘体 (图片 I : 2, L), 未发现被排出的小泡附在电子致密片层甚少的“初生”壁上。

二、质膜体

1. 泡状质膜体 图版 I : 2, 细胞壁电子致密片层甚少 (EL), 是刚分裂的幼细胞, 具有分生孢子 (SC)⁽⁹⁾, 这些细胞或分生孢子的质膜发生众多的大小不等的内陷 (实心箭头), 细胞质内有较多的泡状质膜体 (VPS)。泡状质膜体不同于多泡体 (图版 I : 1, MV), 它具有 2—4 个膜层, 内含数个小泡。在这些不断分裂和迅速生长的幼细胞中, 质膜发生较多的大小不等的内陷, 除了有的会产生质膜体之外, 也可能是为了适应细胞的伸长和增大的需要⁽¹²⁾。

2. 膜状质膜体 在银耳原基分化前期的双核菌丝细胞中, 质膜经常内陷, 向细胞质突入, 产生与质膜相连的回旋膜结构——膜状质膜体 (图版 I : 3, 图版 I : 5, 箭头), 它与泡状质膜体有明显的区别, 膜层多而同心排列, 一般 5—10 层, 有时可达 15 层, 中心只含有 1—2 个电子致密小泡 (图版 I、I : 3—8, MPS), 这个结果与 Henderson 等⁽⁹⁾报道丛生鬼伞

(*Coprinus congregatus*)的质膜体构型相似。银耳的膜状质膜体虽然也可以在幼细胞中产生(图版 I: 3, MPS; 图版 I: 5, MPS),但是,通常产生在成熟细胞或电子致密度高的细胞质的细胞中(图版 I: 4, 图版 I: 6-8, MPS)

3. 袋状质膜体 在桶孔(D)被摺叠片状内质网⁽²⁾堵塞(PL)的、电子致密度高的细胞质的细胞中(图版 I: 8),除了看到膜状质膜体(MPS)外,还观察到质膜内陷形成一种罕见的袋状质膜体(1空心箭头),它不同于上述两种质膜体,只有单个膜层,内充满3个电子致密小泡,但只有末端一个小泡大而明显,其余两个模糊。

以上三个类型的质膜体,其内的电子致密小泡都可能是质膜内陷包进来的食物泡。随后,质膜体脱离质膜移入细胞质中(图版 I: 2, VPS; 图版 I、I: 3-8, MPS),有的质膜体内部膜层和小泡被消化成电子透明区(图版 I: 2, 空心箭头; 图版 I: 6, 箭头);有的质膜体的一侧膜层被消化,使内含物外露(图版 I: 6, 空心箭头; 图版 I: 8, 2空心箭头)。因此,推断质膜体的功能是为不断分裂、迅速生长的幼细胞和分生孢子、或是原基前期成熟细胞的分化而进行内吞作用,以吸收和运输营养物质。所有已观察过的银耳质膜体皆向细胞质中迁移,没有看到质膜体挤出质膜之外变成边缘体的现象⁽³⁾。

在银耳原基分化前期,双核菌丝的成熟细胞经常发生桶孔闭塞(图版 I: 2, D, 三角箭头; 图版 I: 4, D, 空心箭头; 图版 I: 8, PL),这除了证实桶孔闭塞是为了原基细胞分化的需要⁽⁹⁾外,又由于在闭塞一侧的电子致密度高的细胞中,质膜常内陷产生比较多的膜状质膜体(图版 I: 4; 图版 I: 8, MPS)或袋状质膜体(图版 I: 8, 1空心箭头)。这个现象既表明膜状或袋状质膜体通常发生在成熟细胞和电子致密度高的细胞中;又可说明电子致密度高的胞质正是质膜体内吞作用的结果。关于膜状质膜体或袋状质膜体同银耳原基细胞分化之间是否有联系尚未见报道。综合上述现象,初步认为质膜体的出现和桶孔闭塞是银耳原基细胞分化的两个重要特征。

此外,在成熟细胞中,有的膜状质膜体的膜层能够散开成为内质网(图版 I: 7, 箭头, ER)。这个现象,不但说明由于原基细胞的分化需要合成大量的物质和运输,导致膜状质膜体不断地产生内质网;而且,又表明内质网也可以来源于质膜体,也就是说可来自质膜。

三、关于壁旁体 (Paramural body)

作者赞成 Marchant 和 Robards⁽¹¹⁾的建议,为了便于研究,应把两种不同来源的膜结构——边缘体与质膜体区分开来。但是,无论是来自内膜的小泡或多泡体,外排附在壁上成为边缘体,或由质膜内陷产生质膜体,这类膜结构停留在“壁旁”只是一个动态的暂时过程,并不是固有的结构。因此,本文提出毋须将两者合称为“壁旁体”,以免误解。

参 考 文 献

- 1 郑国锡. 细胞生物学. 人民教育出版社, 1980, 168
- 2 钟 恒. 银耳双核菌丝隔膜孔帽的超微结构. 中山大学学报, 1994; (1): 73—78
- 3 黄年来, 钟 恒. 银耳生活史的研究. 食用菌, 1985; 1: 1—2
- 4 Ainsworth G C. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 6th edition. London; Commonwealth Mycological Institute, 1971; 227
- 5 Bracker G E. Ultrastructure of Fungi. Annual review of phytopathology, 1967; 5: 343—374
- 6 Bracker C E, Butler E E. The Ultrastructure and development of septa in hyphae of *Rhizoctonia solani*. Mycologia, 1963; 55: 35—58
- 7 Burnett J H. Fundamentals of Mycology. 2nd edition. London; Arnold, 1976; 37—41, 91
- 8 Heath I B, Greenwood A D. The structure and formation of lomasomes. J Gen Microbiol, 1970; 62: 129—137
- 9 Henderson L E, Ross I K. Ultrastructure studies of vegetative and fruiting mycelia of *Coprinus congregatus*. Mycologia, 1983; 75: 634—647
- 10 Marchant R, Peat A, Banburg G H. The Ultrastructural basis of hyphal growth. New Phytol, 1967; 66: 623—629
- 11 Marchant R, Robards A W. Membrane systems associated with the plasmalemma of plant cells. Ann Bot (Lond.), N S, 1968; 32: 457—471
- 12 Marchant R, Moore R T. Lomasomes and plasmalemmasomes in Fungi. Protoplasma, 1973; 76: 235—247
- 13 Moore R T, McAlear J H. Fine structure of Mycota. 5. Lomasomes—previously uncharacterized hyphal structures. Mycologia, 1961; 53: 194—200

LOMASOMES AND PLASMALEMMASOMES OF DIKARYOTIC HYPHAE AND CONIDIUM IN THE PRECEDING FRUITBODY PRIMORDIA OF *TREMELLA FUCIFORMIS*

Zhong Heng

(Department of Biology, Zhongshan University, Guangzhou 510275)

Abstract

This paper reports the structures and formation of both lomasomes and plasmalemmasomes in the dikaryotic hyphae and conidium of the preceding fruitbody primordia of *Tremella fuciformis*. Both lomasomes and plasmalemmasomes are a membranous structures associated with plasmalemma. The presence of similar structures supports that the hypothesis of the multivesicular bodies or vesicles pass through the plasmalemma embedded in the cell wall and become lomasomes, which take part in cell walls synthesis. In the growing young cells during rapid division and single conidium, depressions of the plasmalemma produce vesicular plasmalemmasomes containing some vesicles, but then it also may produce membranous plasmalemmasomes. In the mature cells, invaginations of the plasmalemma generally produce membranous plasmalemmasomes

projecting into the cytoplasm, which composed of a convoluted framework of membranes continuous with the plasmalemma and one to two electron-dense vesicles. When these two types of plasmalemmasomes casted off from the plasmalemma to migrate cytoplasm, a part of membrane lamellae and vesicles were digested. Consequently, it can be reasoned that the plasmalemmasomes are the result of endocytosis of the plasmalemma in order for cellular growth and differentiation to transport material from the substrate into the organism. The electron-dense cytoplasm of the cell adjacent to the septal pore which was blocked by folded sheet of endoplasmic reticulum. The invagination of the plasmalemma produce rare pocket plasmalemmasomes projecting into the cytoplasm, which composed of a unit membrane and three electron-dense vesicles. The formation and function of the pocked plasmalemmasomes are similar to the membranous plasmalemmasomes. It is considered that blocked septal pore and present of plasmalemmasomes are two important characters, which concerned with primordial cellular differentiation of *Tremella fuciformis*. Finally, the membrane lamellae of the membranous plasmalemmasomes can be disengaged to become endoplasmic reticulum which have been observed in the mature cell. Thus the endoplasmic reticulum also may be derived from plasmalemmasomes.

Key words: *Tremella fuciformis*; Dikaryotic hyphae; Lomasome; Plasmalemmasome; Paramural body

图版说明

CC=锁状联合; D=桶孔; EL=电子致密片层; ER=内质网; L=边缘体; LW=侧壁; MV=多泡体; M=线粒体; MPS=膜状质膜体; N=细胞核; PL=桶孔闭塞; R=桶孔口上放射排列的摺叠片状内质网; SC=单生分生孢子; SP=隔膜, 由横壁的众多电子致密片层组成; T=横壁与侧壁之间的三角形接合点; V=小泡; VPS=泡状质膜体

图版 I

1. 通过成熟细胞桶孔隔膜的纵切面; ×24 000
2. 通过幼细胞桶孔隔膜的中央纵切面; ×24 000
3. 部分幼细胞的纵切面; ×35 000
4. 成熟细胞的纵切面; ×24 000

图版 II

5. 幼细胞的横切面; ×40 000
6. 成熟细胞的横切面; ×17 000
7. 成熟细胞的横切面; ×60 000
8. 成熟细胞的纵切面。×40 000

Explanation of plates

CC=clamp connection; D=dolipore; EL=electron-dense lamella; ER=endoplasmic reticulum; L=lomasome; LW=lateral wall; MV=multivesicular body; M=mitochondrion; MPS=membranous plasmalemmasome; N=nucleus; PL=septal pore "plug"; R=

radiant folded sheets of ER over the dolipore openings; SC=single conidium; SP=septal plate, consist of cross wall electron-dense lamellae; T=triangular junction of the cross wall and lateral wall; V=vesicles, which probably play a role in wall formation; VPS=vesicular plasmalemmasome.

Plate I

1. Longitudinal section through dolipore septa of mature cells; $\times 24\ 000$
2. Median longitudinal section through dolipore septa of young cells; $\times 24\ 000$
3. Longitudinal section of a part of young cell; $\times 35\ 000$
4. Longitudinal section of mature cells; $\times 24\ 000$

Plate I

5. Transverse section of young cell; $\times 40\ 000$
6. Transverse section of mature cell; $\times 17\ 000$
7. Transverse section of mature cell; $\times 60\ 000$
8. Median longitudinal section through dolipore septum of mature cell. $\times 40\ 000$