

植物生理生化译丛

3

-53

科学出版社

内 容 简 介

本集共选译了十九篇文章。其中有关光合作用方面有九篇，对叶绿体、光合膜等的结构和功能、叶绿体内的能量转换、光合单位、光呼吸以及通过遗传工程以改进植物的光合作用等作了重点的介绍。空气污染与作物生产的关系选译了一篇；有关植物激素方面选译了五篇；植物生长发育与种子萌发等选译了四篇。本集对光合作用研究工作新进展作了重点的介绍；此外如生长发育的开花和种子萌发也作了适当的介绍。

本书可作为植物生理学、农业科学工作者与大专院校生物系师生的参考资料。

植物生理生化译丛

(第三集)

中国科学院植物研究所
植物生理生化研究室

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1980年2月第一版 开本：787×1092 1/16

1980年2月第一次印刷 印张：10 1/4

印数：0001—5,620 字数：237,000

统一书号：13031·1181

本社书号：1650·13—10

定价：1.30元

目 录

叶绿体的结构和功能	Charles J. Arntzen, Jean-Marie Briantais (1)
光合膜的分子解剖学	Ю. С. Насыров, Ю. Е. Гиллер (36)
叶绿体内的能量转换	Mordhay Avron (48)
植物光合单位中叶绿素的组成	
..... J. P. Thornber, R. S. Alberte, F. A. Hunter, J. A. Shiozawa, K-S. Kan (55)	
释放氢气的光合单位	E. Greenbaum (67)
通过遗传工程以改进植物的光合作用	D. N. Moss (70)
光合作用和光呼吸	A. L. Moore (76)
含硫氧化还原素和谷胱甘肽调节叶绿体的光合作用	
..... Ricardo A. Wolosiuk, Bob B. Buchanan (79)	
微生物光合作用产生的能量	John R. Benemann, Joseph C. Weissman,
Ben L. Koopman, William J. Oswald (84)	
氧化硫类化合物污染大气与作物生产	谷山铁郎 (91)
关于生长素结构-活性关系的构象改变学说	T. M. Kaethner (100)
植物光敏素亚基对称性的证据	B. M. Stoker, S. J. Roux, W. E. Brown (105)
植物肿瘤诱导的分子基础	James A. Lippincott (109)
脱落酸与鸭跖草(<i>Commelina communis</i> L.)的保卫细胞	
..... G. Itai, J. D. B. Weyers, J. R. Hillman, H. Meidner, G. Wilmer (112)	
关于高等植物中环腺苷酸(cAMP)的研究现状	Nikolaus Amrhein (115)
开花的生理学	Jan A. D. Zeevaart (120)
种子休眠	R. B. Taylorson, S. B. Hendricks (135)
种子萌发对于日变温的反应	K. Thompson, J. P. Grime, G. Mason (148)
玉米中主要过氧化物酶的多型现象	James L. Brewbaker, Yoichi Hasegawa (152)

叶绿体的结构和功能

Charles J. Arntzen, Jean-Marie Briantais

1. 前言

光合细胞的片层膜载有活跃的叶绿素和一些专一的酶组份,它们缔合在一起以行使它们的功能。原核生物(包括光合细菌和蓝藻)的膜以不同的形式分布在整個细胞之内,如深红螺菌(*Rhodospirillum rubrum*)的膜是一条有组织的带状结构,而莫利希红螺菌(*R. molischianum*)则是有堆积的扁平带状膜[Cohen-Bazire 和 Kunisawa (国译),1963; Gibbs 等人,1965; Menke, 1966]。真核细胞载叶绿素的膜是集中在一个具体的细胞器之中。这一章将专门讨论与叶绿体的片层结构和功能有关的研究,但重点放在高等植物上。

总的来说,叶绿体的形态是多样的,观察到的不同的生物,就有不同形态的叶绿体。如在某些水绵(*Spirogyra*)中所见到的那样长条螺旋状的叶绿体通过细胞的全长度,而小球藻(*Chlorella*)则仅有一个杯状的叶绿体。关于藻类叶绿体各种异同的结构已由 Kirk 和 Tilney-Basset (1967)有过评论,而又由 Gibbs (1970)作有详尽的评述。高等植物的标准叶绿体是凸透镜形,它的长径有 3—10 微米(Möbius, 1920)。图 1 示莴苣(*Lactuca sativa*)的成长叶绿体。这个细胞器由一连续不断的外被所包围,其中为细粒状的基质,叶绿体的内膜系统则悬浮于基质之中。

在这节中我们首先讨论叶绿体的外被和基质中的内含物,这些结构都被认为是内部片层膜的生物合成的,直接参与者。其次我们要讨论内膜结构在建成中的两个主要问题。第一,叶绿体片层(系统)的形态建成和功能有无彼此的相关性?我们将试行从这方面的资料综述堆积膜(基粒)在功能方面的重要性。第二,在电镜下看到的亚结构和从功能方面所了解到的亚单位,光合系统 I (此后简称 PS I)和光(合)系统 II (简称 PS II)有无彼此的相关性?我们将讨论在叶绿体片层的表面上所看到的亚单位是否可以和我们目前所知道的,分布在膜空间的有功能的大分子相联系起来。

名词缩写说明: C₄. 碳四植物: 这一类植物产生四个碳的二羧酸,作为光合固定二氧化碳的第一个产物(参看 Hatch, 1970); C₃. 碳三植物,这一类植物产生磷酸甘油酸(含三个碳的物质)作为光合固碳的第一个产物(参看 Bassham, 1965); CF. 偶联因子; Chl. 叶绿素; Cyt. 细胞色素; DAB. 二氨基联苯胺; DCMU. 二氯二甲基脲(敌草隆); DCPIP. 2,6-二氯酚靛酚; DGD. 二半乳糖基二甘油酯; EDTA. 乙二胺四乙酸; Fd. 含铁氧化还原素; FRS. 含铁氧化还原素还原物质; MGD. 半乳糖基二甘油酯; MV. 甲基紫堇精; NADP. 辅酶 II (氧化型烟酰胺腺嘌呤磷酸二核苷酸); PC. 质体菁; PMS. 吩嗪硫酸甲酯化合物; PSI. 光(合)系统 I; PSII. 光(合)系统 II; PSU. 光合作用单位; P 700 光系统 I 叶绿素反应中心; RuDP-carboxylase. 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶; TNBT. 四硝基蓝四唑; VBS. 维管束鞘。

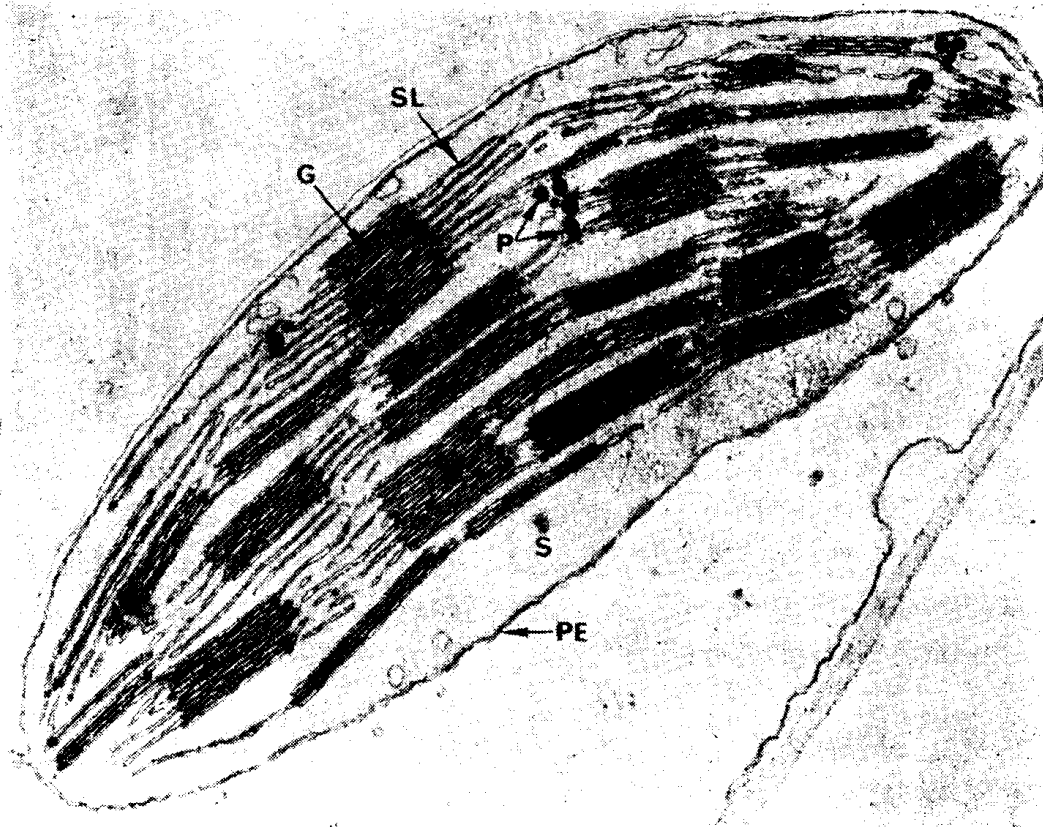


图 1 示莴苣叶片细胞的一部分和一个成长的叶绿体。由一条双层膜围绕着叶绿体本身以形成质体的外被(PE)。在基质之内,有不成叠的基质片层(SL),堆积的类囊体形成完整的基粒。染色更深的是大的质体球粒(P. Plastoglobuli)。较小的染色深的小微滴出现在有堆积的基粒的四周围,已由 Sabnis 等人(1970)所描述,而它们的化学性质和生理功能,如果有的话,但都还不清楚。这张图片是用电子显微镜技术作出的,其方法是用鲜叶片的一部,经过化学药品的固定后在塑料中包埋,并用钻石刀切出超薄切片而制成的。

2. 叶绿体的形态

2.1 叶绿体的外被

从薄切片制备的材料(标本)所看到的(Weier 等人, 1965 a, 1966 a)叶绿体的外被是一个连续不断、而具有亚单位结构的双层膜所构成。很多研究已证实,完整的离体叶绿体的外被是一个有选择性的屏障,控制着进入和排出叶绿体的代谢物质。关于这方面的研究,在本书的第 11 章中,有 Murakami (村上)等人作有细致的评述。这层外被除具有选择性地控制叶绿体的代谢产物的进出之外,还参与着新的内膜片层的形成。有很多的报告指出,从外被双层膜的向内的一层有“出芽”(budding)的现象。其结果是在叶绿体内形成新的小泡;并认为这些小泡可以连接起来成为片层。描述小泡的形成和连接,很多较早的文献已由 Menke (1962)作有评述,并肯定了,即叶绿体内的类囊体无可怀疑地是由外被的内膜所形成。他也不否定,还有第二个与外被无关的膜形成点。Ben-Shaul 等人(1964)曾提出过一个眼虫藻的叶绿体膜生物合成的模式图,说明外被的内层膜伸出广泛的内折膜以形成质体的初生片层膜。Ohad 等人(1967)在雷氏衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)的突变种的研究中,膜的迅速生物合成时,他们未看到质体外被的内折现象。Goldberg 和 Ohad (1970)以氘标记的膜的前体以饲养作为试验材料的这种衣藻,随后用

放射自显影追踪以观察这种衣藻质体膜的生物合成时,在“脉冲-追击”型的试验中,他们没有看到标记物质从质体外被移进内折膜的活动。根据 Ohad 等人用衣藻作材料所获得的结果,似有必要对质体外被的出芽和内膜的生物合成的重要性,用其它材料予以再调查。Mackender 和 Leech (1972)曾指出,叶绿体外被的脂质成分和内膜片层成分在定量上是截然不同的。这一点在任何膜的生物合成的分析程序上都要予以重视的。近来有报告描述了叶绿体内膜片层分化的全程有不同的图象(Park 和 Sane, 1971)。这就提示质体内部存在着一个复杂的发育过程。最近有藻类和高等植物的研究指出,叶绿体膜的生物合成是多步骤的装配过程(在第 3.3 节中予以讨论)。现在已经掌握离体分离叶绿体外被膜(Mackender 和 Leech, 1972)和广泛的再分离内膜片层的技术(Arntzen 等人, 1972)。结合这些技术和利用有放射性膜前体的,鉴定出专一的最初合成膜的位置,全面的估计质体外被在生物合成内膜片层的作用。

某些植物具有广泛系统的连丝状的小管和小泡,看起来和叶绿体外被的内膜相接近(参看图 2 和图 3)。这个被称为“周质网”的结构据 Rosado-Alberio 等人(1968)的报道是和叶绿体的内膜系统相连接在一起的。这可能是他们的固定程序所诱导出来的膜系统的假连接。根据 Laetsch(1971)的报告,固定液可以变更周质网(peripheral reticulum)的形象。虽然有可能对片层膜和周质网有错误的解释,但 Rosado-Alberio 等人和 Laetsch 都一致认为周质网具有独特外表的结构,是进行二羧酸固定二氧化碳途径的碳四(以后都简称 C_4)植物所特有的。关于这一点,也有报道指出了例外。Bisalputra 等人(1969)记载了小麦(是一个 C_3 ,或卡尔文循环式植物)叶肉细胞的叶绿体就有外周质泡,还有 Hilliard 和 West (1971)、以及 Gracen 等人(1972)都报道了一些 C_3 植物,如鸭茅(*Dactylis glomerata*)和宽叶香蒲(*Typha latifolia*)的叶绿体都有周质网。Gracen 等人(1972)也提出对限制呼吸和周质网存有特高的相关度。同时还有事实证明,当 C_3 植物受到环境的压力时,也可以看到它们的叶绿体内有周质网。如 Taylor 和 Graig (1971)置大豆植株于低温之下就可以看到它的叶绿体的外被有广泛小泡系统。向日葵的叶片在受到干燥的压力时,它的一些细胞的叶绿体也出现广泛的周质网(Boyer 和 Keck 个人通信)。大豆和向日葵



图 2 玉米叶片的叶肉细胞的一部分, 示一完整的叶绿体和很多有堆积的基粒和外被与内膜系统有连接的连丝状小泡系统或周质网(PR)(标本的制备与图 1 同)(依据 Chollet, 1972)

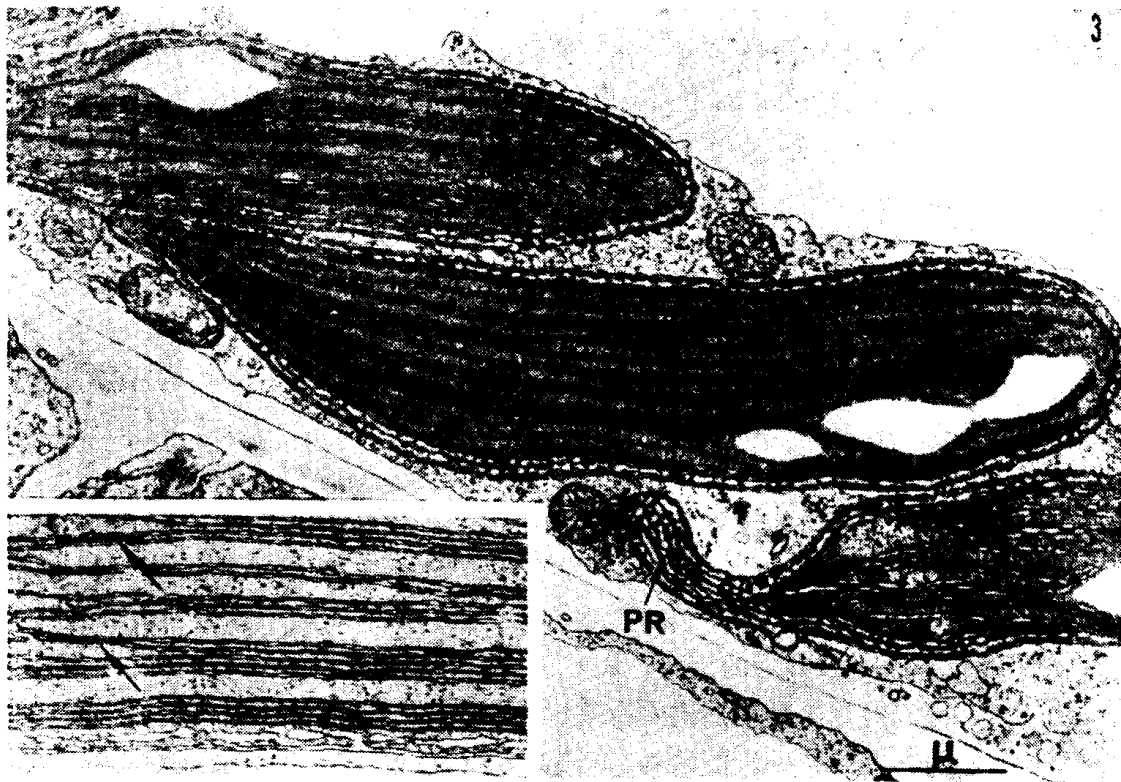


图 3 玉米维管束鞘细胞中的几个叶绿体的一部分，示明显的周质网（PR）。这些叶绿体中有限数量的堆积膜，尤其是在左下侧的插图中看得更清楚。箭头表示偶然的膜的拼搭。（标本的制备与图 1 同）（依据 Chollet, 1972）

都是 C_3 植物（简称 C_3 ）。

2.2 叶绿体的基质

包括在叶绿体外被之内的基质是以蛋白类物质作为基础的结构（Menke, 1966）。除叶绿体内膜片层系统之外，基质中含有一定数量的，可用电镜显微术看到的颗粒结构。这些结构包括核糖体和脱氧核糖核酸（此后简称 DNA）的链条。这两种物质迄今已有充分的资料证明（Kirk, 1970; Sager, 1972）对叶绿体的自我调节和复制起着一定的作用。大到 1.5 微米径的椭球形淀粉粒，在叶绿体内膜的片层中可以常常看到（参看图 2）。

很多藻类植物，在它们的叶绿体基质中有圆形，多角形或不规则形状的叫作淀粉核的结构（Kirk 和 Tilney-Basset, 1967; Griffiths, 1970）。造粉体看来是浓厚而又有一点象颗粒状的沉积物，有时还为叶绿体片层所贯穿。近来 Holdsworth (1971) 从一种绿藻类的独球藻（*Eremosphaera viridis*）成功地分离出它的淀粉核，并指出其主要组成有两个蛋白质。从离体淀粉核分离出来的蛋白质，其大部分有可能是二磷酸核酮糖羧化酶（RuDP carboxylase）。这个分析和 Goodenough 与 Levine (1970) 以及 Tagasaki (高崎) 与 Levine (1970) 等人的观察是符合的。他们又从一种衣藻突变种的不能发育完全的造粉体中发现它的 RuDP 羧化酶合成率是较低的。在高等植物的叶绿体中也有近似淀粉核的结构，这就是由 Gunning (1945) 在燕麦的质体中所发现的“基质中心”（Stroma center）。基质中心是一团密积的，但又有定向性的无数的细丝所构成。这些细丝具有亚单位的结构并且和 RuDP (Gunning 等人, 1967) 有密切的关系。致于基质中心或淀粉核的明确功能至今

还不清楚。这些结构也可能仅仅是卡尔文循环中的某些酶贮备的形式。

在所有叶绿体的基质中都有一类物质即嗜铁颗粒(或称脂质颗粒)。经铁酸固定之后,这些颗粒表现为浓厚的沉积物,但不具外膜(参看图1和Kirk和Tilney-Basset, 1967)。从叶绿体的片层分离并提纯这些颗粒(Lichtenthaler和Sprey, 1966; Barr等人, 1967),说明它们的主要成分是叶绿体的亲脂性的醌类物质,如质体醌、叶绿醌(或称维生素 K_1)、 α -生育酚醌(α -tocopherol-quinone)和 α -生育醌(α -tocopheryl-quinone)。脂质颗粒的数量在暗中生长的植物有所增加,但在光照下正在进行膜的合成时,其数量则有所减少(Sprey和Lichtenthaler, 1966)。衰老叶片的叶绿体,当它们的片层结构表现出逐步解体时,它的脂质颗粒的大小相应地有所增加(Barr和Arntzen, 1969; Lichtenthaler, 1969)。由此看来脂质颗粒可起的功能作用为额外的膜的脂质贮库,正当片层进行合成之时可以取用,当膜处于退化之时又累积起来。

2.3 叶绿体片层的组织

高等植物叶绿体内膜片层的结构,从1940年由Menke开始研究以后,很多实验室陆续地作了不少的工作。到五十年代初,高等植物叶绿体的叠垒成垛的扁平圆形的片层,犹如一叠硬钱币似的形象特征得到一般地证实(Steinmann, 1952; Wolken和Palade, 1952; Frey-Wyssling和Steinmann, 1953; 及Robinowitch, 1956的综合评述)。虽然片层系统在命名和描述方面的发展有所不同,迄今大多数的工作者都承认并引用了由Menke等人(Menke, 1962和Weier等人, 1963, 1965)提出的术语系统。每个基粒是由两个以上囊状圆形片层或是被称为类囊体堆积而成。每一个类囊体与基质相接触的面叫做边缘(margin)。隔片(partition)是两个类囊体堆积在一起的中间的一个夹层。每一个类囊体中间的小穴则称为小室(loculus)。多年前就曾认识到基粒堆积在堆积与堆积之间另有膜(基粒间片层)结构串通使它们相互连接起来。这样的堆积与堆积之间的连接图象得到了不同的理解,于是也就产生了多样式的叶绿体片层建造的模式图象。以上所提到的情况有Kirk和Tilney-Basset, 1967在先,随后又有Park和Sane (1971)作过讨论和评述。对这些现象大多数的工作者认为,基质片层和一个基粒中的很多类囊体是有不断的基粒堆积,同时还和别的类囊体也有同样的基粒堆积(Heslop-Harrison, 1963; Wehremeyer, 1964; Weier等人, 1966; Paolillo, 1970)。基质片层和基粒类囊体有不断地堆积,这就表明类囊体的小室,和基质片层双层膜中间的部位,都是贯通在一起的完整的内腔系统的,不同组成部分。上面所说的接贯通,可能仅仅是把生物合成的原始膜予以改建合而为一的功能系统。正如Weier等人(1966)所注意到的,改建而成的内腔系统可能就是光合底物扩散的渠道。要注意到正常成熟的高等植物叶绿体的大部分对PS II的光反应起实际作用的,是集中在基粒的部位里(参看本文第3部分)。

文献中所论到的,基粒膜组成的模式图,虽然受到热忱地接受,从而就认为膜是有一定的,稳定性的结构是困难的。接受这种观点,就很难与Izawa(伊泽)和Good (1966 a、b)用低盐溶液分离提取叶绿体时,基粒就失去它的堆积片层的试验相调和。膨胀的叶绿体看去象是一大片,成对的,连续不断的膜所组成,更重要的是,这些失去基粒结构的质体,若加以盐制剂,它的片层有的可以完全恢复与原来一样的,有基粒状态的结构。Murakami (村上)和Packer(1971)推进了这一研究,并作出结论认为,类囊体配对的部位,在阳离子

的存在下,是高度的疏水区。但这个说法并不解决这个难题,如Paolillo(1970),Wehr-meyer(1964),Heslop-Harrison(1963)或者是Weier 等人(1966b)所描述的复杂的膜系统,可以从基粒堆积散开由基质片层连接成一片平行的片层,而又反复地回到基粒堆积的结构。

关于这个讨论的另一方面,就是在活体中,基粒的堆积是否存在。Punnett(1966)曾报告过用聚乙二醇(carbowax)作为分离提取的介质,可以从几种植物提出没有基粒结构的叶绿体(提出出来的是完整叶绿体和上面用低盐溶液提取的不同)。Punnett 认为,用普通方法提取的基粒,是受到损坏了的叶绿体的结果。一般地说,叶绿体没有基粒结构的,和早年用光学显微镜所看到的,活体叶绿体内部是均匀一致的概念是符合的(Menke, 1938; Granick 和 Porter, 1947; McGledon, 1954)。Punnett(1971)用蘼藻(*Elodea*)作试验,证实了用光质光量的变化,以控制叶绿体内部基粒有无的变化。Punnett(1966)也提到大多数的电镜显微技术所用的固定液,可以导致基粒的堆积,这就是说多数的电镜标本的染色、定位所表现的,并不一定是正常的现象。虽然对基粒的结构存在着来源的分歧,但可以说叶绿体膜片层本身,就有真正的、或人为的堆积的倾向,这就是膜的专职化,而出现了,显然不同的区域来。事实也说明基粒堆积区,在生化功能上是不同的,因此也可以说在结构组成上也是不同的。关于这些方面的问题将在下一节予以讨论。

前面关于基粒的讨论,都是根据对高等植物作研究的结果。我们现在着重地指出一些藻类植物,没有堆积的类囊体,但通常都有平行的长条片层,有时还同邻近的长条合并相当一段长的距离(参看 Kirk 和 Tilney-Bassett, 1967)。没有先例称这些堆积片层为基粒,因为只有两条片层牵连在内。也没有事实来说明,这些藻类膜的融合有什么功能(假如有的话)与高等植物叶绿体形成的堆积又有什么区别或联系?

3. 光化学活性在叶绿体片层(膜)上的位置

Spencer 和 Wildman 于 1962 年用光学显微镜观察到,离体叶绿体的叶绿素荧光几乎完全发自基粒,由此他们作出结论,叶绿素必然是集中在堆积的区域之中,而不是在基质片层之中。Lintilhac 和 Park(1966)结合荧光和电子显微术分析片层碎片(包括基粒和基质片层)都表现出荧光。这两个试验室不同的结论,可能是由于基质片层的叶绿素发出较弱的荧光(Michel 和 Michel-Wolwertz, 1969; Park 和 Sane, 1971),而基粒的类囊体堆积之中,有高浓度叶绿素的集中,因而出现强的荧光。过去用光学显微技术以表现单片的基质片层的荧光,可能是看不到的(参看 Park 和 Sane, 1971 的讨论)。

一些初期探索叶绿体内光还原活性集中的部位,用细胞化学染色的方法。Nagai (永井)、Vuter、Metzner 以及其他的工作者(参看 Rabinowitch, 1956),用还原硝酸银为金属银的方法,检验叶绿体悬浆以示质体膜,尤其是基粒膜,是金属银沉积的原初部位。随后有 Weier 等人用电镜显微术以 TNBT(四硝基蓝四唑),为希尔反应的受体,看到被还原的二甲腈(diformazan)都集中在基粒的隔片部位。虽然作者们以此作为叶绿素所在部位的明证,而现在可以重新理解为基粒是所有 PS II 的中心(PS II 是 TNBT 希尔反应所必需的)都集中在基粒之中。Nir 和 Seligman(1970)揭示二氨基联苯胺(DAB)在光化学氧化之后,在基粒和基质片层之中成为一均匀的沉淀。这是因为,在完整的细胞中,DAB 是作为

对 PS I (光系统 I) 的电子供体, 由此可以作出结论, 在基粒和基质片层之中, 都有光化学活性的叶绿素。

Hall 等人 (1971, 1972) 观察到铁氰化物及硫酸铜存在下相继的具有的活性。他们从为电镜制备的标本中, 看到在光还原的情况下, 所形成的氰亚铁化合物, 以铜氰亚铁化合物的形式大量地沉淀下来, 由于这些沉淀, 是集中在基粒和基质片层的部位, Hall 他们认为在以上两种片层之中, 都有 PS II 的活性。不过他也承认, 这个氰亚铁化合物有从其开始的还原部位游离到另一个膜的结晶点上。

3.1 叶绿体组成的机械分级: 基粒片层和基质片层的分离

应用分离基粒和基质片层的方法, 是了解这两类片层光化学活性定位最直接的方法, 也是认识这两类片层在生物化学上的特征。近年来已设计出多种方法用以分别提取这两类的片层。这些技术是根据一个见解, 就是没有堆积的基质片层, 贯穿在基粒堆积之间, 当基粒受到机械或渗透的压力时, 就容易把基质片层切断 (Jacobi 和 Lehman, 1969; Park 和 Sane, 1971)。从结构上, 也得到 Gross 和 Packer (1967) 用超声打碎叶绿体法, 伴随着差示离心分离提取轻和重的两个分级部分; 分出重的多为基粒片层而轻的部分多为小泡, 给上述的分离片层的见解予以证实。Jacobi (1969) 和 Jacobi 和 Lehman (1969) 发展了这个研究并指出, 当超声处理时所用的条件对膜破裂的形象有很大的影响。他们的结论说明基粒结构的成分, 先用高浓度盐溶液予以稳定后, 经过短时间的超声处理, 分量轻的小泡就从基质片层断了下来。这个结论有 Sane 等人 (1970) 用高速冲压器 (French press) 制备的膜碎片所证实。他们并用超薄切片和干冻蚀刻的方法又证明机械破碎出来的小泡部分, 是基质片层和基粒类囊体的边缘。他们用的这些方法, 尤其是干冻蚀刻法, 使他们从膜上的亚单位结构 (参看 4.3 节) 以鉴定从基粒分出来的膜碎片是有特别的说服力的。他们还可以肯定, 用他们的方法, 分离出来的轻量小泡都不是从基粒隔片的区位而来的。

叶绿体的机械处理, 得到各样的不同量的基质片层, 也给 Jacobi 和 Lehman (1968, 1969) 和 Park 等人 (Park 和 Sane, 1971) 所提出的“碎裂假说” (fragmentation hypothesis) 得到事实的证明。Sesták (1969)、Goodchild 和 Park (1971) 以及 Arntzen 等人 (1971) 都认为用冲压器冲碎菠菜、莴苣或小萝卜的幼嫩或未成熟叶片的离体叶绿体, 碎片的轻分级部分释放出比这些植物老叶片轻的碎片较高量的叶绿素 (Ghl), 因为嫩叶片尚未发育的叶绿体比之已经有很多堆积的老叶片, 有较多的容易冲碎的简单无堆积的片层。这些观察也支持了机械分离出来的小泡是从叶绿体基质片层冲压出来的。

过去有人提出, 机械击碎的叶绿体所分离出来的膜碎片不仅在结构上有区别, 在功能上也和剩下的膜片层不同表现, 在观察到的不同差示离心分离得到的不同的叶绿素含量 (Gross, 等人, 1966; Bichl, 1966; Gross 和 Packer, 1967)。在轻分量分级部分中, 其叶绿素 a/b 比, 一致的高于重分量分级部分的膜成分。除去色素含量的差异之外, Michel 和 Michel-Wolwertz (1969, 1970) 用冲压器压碎叶绿体, 他们发现, 若用蔗糖为分离液, 轻分量分级部分的碎片有丰富的 PS I 活性, 而重分量分级部分碎片则有些富于 PS II 的活性 [参看 Murata (村田) 和 Brown, 1970]。Jacobi (1969) 以及 Jacobi 和 Lehman (1969) 用超声波击碎与差示分离离心的方法, 以分离轻和重分量的膜碎片, 他们看到轻的分级部分只有 PS I 活性, 而重的碎片则载有 PS I 和 PS II 两者的活性。他们认为没有堆积的基质片层, 在原地

(*in situ*)上只有 PS I 活性而堆积的基粒则具有 PS I 和 PS II。Sane 等人 (1970) 改装了 Michel 和 Michel-Wolwertz 的冲压器, 扩充和精密化这类结构-功能的研究, 最后他们认为不仅是成熟完整的菠菜叶绿体的基质片层有 PS I 的活性, 同时它的基粒的边膜 (end membranes) 也有 PS I 的活性, 而基粒的隔片区则兼有 PS I 和 PS II 的活性。

Suzuki (铃木) 等人 (1970) 叙述一个用低盐缓冲液磨碎完整叶片以制备叶绿体膜碎片的方法。从细胞的匀浆用差示离心来分离。分出来的轻分量分级部分的碎片有高的叶绿素 a/b 比例, 低水平的辅助色素, 没有希尔反应的活性, 但在 PS I 电子供体的场合下, 则表现出高水平的 NADP⁺ 还原。所有这些特征都和上面描述的基质片层的碎片一样。按照 Jacobi 和 Perner (1962) 早先的试验, 渗透压的冲击, 使基质片层释放出膜碎片, 这就是说 Suzuki (铃木) 等人用低盐制剂磨碎叶绿体的程序, 是使单条的片层释放膜碎片。

Terpstra (1970) 用一种 Braun 型的复式冲压器, 从菠菜的匀浆中分离出叶绿体膜的轻的分级部分。这是把匀浆用差示离心分离和蔗糖梯度密度分离得到的样品。这个轻的分级部分 (含有总量的 3.5% 叶绿素) 有 PS I 的活性但没有 PS II。Terpstra 提出这些 PS I 颗粒是从完整叶片的叶绿体的主要部分, 用物理方法分离出来的碎片。但 Terpstra 的 PS I 颗粒很难以排除在分离过程中有可能是从基质片层中得来的。从 Terpstra (1970) 的叶绿体膜的电镜照片, 是极其混乱的情形也支持这个解释。

由于分离基质片层碎片的过程, 有剪切力的产生, 可以想象这对膜片层的破坏影响, 因此可以假定地说在基质片层的分级部分里, 没有 PS II 的活性是人为的假象。Park 等人 (Sane 等人, 1970; Park 和 Sane, 1971; 和 Park 等人, 1971) 对分离出来的各个分级部分的成分而言, 提出一些证据, 指出上面的说法并不合乎事实。他们以完整的叶绿体基质片层含有高比例的 Chla/Chlb 而基粒膜则有低比例的 Chla/Chlb (Sane 等人, 1970)。基质片层相对地缺少细胞色素 559 和锰, 但与基粒相比则富于 PS I (P 700) 反应中心。用硫酸十二烷钠溶解的基质和基粒膜作电泳分析, 可以看到, 基质膜含有主要的 PS I 蛋白质复合体而基粒膜则含有 PS I、II 的蛋白复合体。轻的基质片层的碎片只有很少的由于光化学或化学 (连二亚硫酸) 诱导的荧光产量变化 (是缺乏 PS II 的表示)。这些资料说明, 在基质片层中与其说是 PS II 的钝化, 不如说是不存在。

Arntzen 等人 (1971) 曾指出, 基质片层碎片的能量偶联的机理, 可能受到比分离出来的基粒堆积多的变化。同时两个分级部分都可以快速地进行, 有 PMS (吩嗪硫酸甲酯) 催化的环式光合磷酸化, 但只有基粒可以表现出活跃的质子的累积 (参看本书第 9 章对光合磷酸化的讨论)。在基质片层里, 测不出光诱导的质子的吸收。质子陡度的分散剂, 如 NH₄Cl 或尼日利亚菌素 (有 K⁺ 的参与下) 对基质片层的磷酸化只有很小的抑制作用, 但对基粒膜则有很大的影响。还有更多的证据, 显示基质片层在完整的叶绿体内是没有一般的质子吸收, 这个试验结果是从对比叶绿体内含有不同的相对量的基粒和基质片层膜的材料作出的。这些资料揭示, 基粒堆积中膜的广度和质子的累积量有直接的关系。以上所说的差异不是分离叶绿体的程序所引起的结果, 而是基质和基粒是有它们的内在的差异的表现。

3.2 叶绿体双相形态的研究

C₄ 植物通过 C₄-二羧酸途径固定 CO₂ 的方式和它的双相 (或“二态”) 结构的叶绿体, 都已为工作者所熟知并予以承认的 (参看图 2、图 3)。Hodge 等人 (1955) 和 Vater (参看 Robi-

nowitch, 1956, p. 1981) 都是在早年用超微制片术看到玉米(*Zea mays*)的维管束鞘(简称为VBS)细胞叶绿体的片层都没有堆积的结构,但是叶肉细胞的叶绿体和一般的绿色叶肉细胞一样是有基粒的。虽然如此,叶绿体的二态结构在所有固定二氧化碳的 C_4 途径的植物中(Black 和 Mollenhauer, 1971; Laetsch, 1971) 不是都能清楚地看到,因为结构上的变异,在有些热带禾本科植物,如高粱和甘蔗,又如双子叶植物的美洲地锦草(*Euphorbia maculata*) (Laetsch, 1971) 都是非常突出的。这些植物种,对功能研究方面,关于叶绿体结构的组成和光化学活性的类型的相互依赖的了解,是有特殊的意义的。

电子传递和叶绿体的双相结构之中,存在着不同方式的活动是以四硝基蓝四唑氯化物(TNBT Chloride)作为希尔反应的电子受体的生物化学定位测定才得到最初的阐明。从光诱导得到的蓝-黑色还原产物可以在叶肉细胞内看到,但在高粱的无基粒的VBS叶绿体之中则看不见(Downton 等人, 1970)。也要注意 Laetsch (1971) 和 Laetsch 和 Price (1969) 等人的研究结果。他们认为 C_4 植物的幼嫩绿色细胞的叶绿体中,本来是有基粒的,但在某一些种,在成长过程之中,它们的基粒消失了。这说明叶绿细胞和VBS细胞叶绿体结构的双相形态是膜在发育上有不同类型的结果。Downton 和 Phyllotis (1971)用组织化学染色定位法,认识到高粱在个体发育过程中,VBS细胞叶绿体基粒的消失也伴随着希尔反应活性的消失。

由于 C_4 植物VBS的细胞壁较硬,可以和叶肉细胞分离开,Woo 等人(1970)就利用这一特征设计出分别磨碎提取这两类不同的细胞,从而能以直接地测定分离出来的两类叶绿体的光化学活性。他们测出高粱的VBS细胞的叶绿体缺少PS II(希尔反应),而叶肉细胞叶绿体的PS II活性正常。以上两个类型的叶绿体都有活跃的PS I。Downton 等人(1970)和Woo 等人(1970)用只有原始型基粒堆积的VBS细胞叶绿体,都只测出少许的PS II活性。

Woo 等人(1970)引用他们以 $NADP^+$ 作为电子受体的希尔反应,提出VBS细胞缺乏PS II的活性(参看本书第7章的叶绿体电子传递的讨论)。Bishop 等人(1971 a、b)和Smillie 等人(1971)重复了上述的试验并得到同样的结果。他们用其它的电子受体同样也作了希尔反应,但若以氰铁化合物或2,6-二氯酚靛酚(DCPIP)作为媒介的还原,非基粒(agrana)叶绿体显示出PS II。他们的结论认为VBS细胞叶绿体不是没有PS II,而是在PS II和PS I之间产生了阻塞(block),限制了从水到 $NADP^+$ 的电子流动。为支持这个见解,Smillie 等人(1971)在这个反应液中加入质体菁(PG)就可以观察到玉米或高粱VBS细胞叶绿体的 $NADP^+$ 还原。Anderson 等人(1971 a、b)也观察到高粱的VBS叶绿体有PS II活性(为叶肉细胞叶绿体的7—14%),在玉米的VBS叶绿体还有显著的PS II活性。Bishop 等人(1972)也提出细胞色素f(标志着全部电子传递链)的光还原和氧化可以在完整的VBS叶绿体中探测到。同上述玉米的VBS叶绿体研究,伴随着超微结构的照片(Smillie 等人,1972),展示出他们的叶绿体几乎都是非基粒型的。同时他们也提出PS I的活性在VBS叶绿体之中,高于叶肉细胞的叶绿体。

为支持Smillie 等人的结论,Mayne 等人(1971)用马唐(*Digitaria sanguinalis*)(一种 C_4 植物只有少量的基粒堆积)VBS叶绿体作希尔反应的活性研究,得到有效的结果。这个活性若与叶肉细胞相比则仅达到 $\frac{1}{3}$ 。Arntzen 等人用高粱的“二态”叶绿体,在二苯卡巴氮(diphenyl carbazide, 一个PS II的电子供体)测定了由PS II媒介的染料还原和

PS I 在一个增溶量的三通 X-100(TritonX-100)与过量的质体菁(PG)的存在下的活性。以上两个试验在过去曾提供过,即或在部分钝化的试样下,准确的测定光化学活性的数据(Vernon 和 Shaw, 1969)。他们的试验结果认为 VBS 叶绿体只有相当于叶肉细胞的 PS II 的 15% 的活性。根据光诱导氧化和还原一个细胞色素和离体叶绿体的光化学活性, Bakri (1972)测得玉米的 VBS 叶绿体有 PS II 的活性,它的量与叶肉细胞相比为 40%。

从磷酸化的研究看来,VBS 叶绿体是有 PS II 活性的倾向。Anderson 等人(1971 a)测出玉米 VBS 叶绿体由铁氰化物媒介的非环式磷酸化的效率为它的叶肉细胞叶绿体的 11—19%。Arntzen 等人(1971 a),用高粱的 VBS 叶绿体作的非环式磷酸化和用叶肉细胞作对比仅达到 10% 的效率[他们没有包括外源的质体菁,如果计算进去可能促进电子流到在无基粒的叶绿体中 PS I 的电子速度(Smillie 等人, 1971)], Polya 和 Osmond (1972)以铁氰化物为电子受体,对高粱和玉米叶绿体,测定它们的非环式磷酸化。当达到最适条件时,PS II 的活性只有叶肉细胞叶绿体的 7%。上面讨论的所有磷酸化活性的报告,测定 PMS 催化的环式光合磷酸化,发现用两类的二态叶绿体都是高速度的。

分析非基粒型叶绿体的成分和萤光的特征,说明这些叶绿体只有低水平的 PS II 的组成部分。Woo 等人(1970)证明高粱 VBS 叶绿体的萤光和萤光发射光谱的量子产额象用洗涤剂提出的菠菜 PS I 组分,比之高粱的叶肉细胞叶绿体就更相象。Woo 等人(1970)和 Anderson 等人(1971, b)证明高粱的非基粒型的叶绿体,仅有低量的 Gyt 559 (高电位型)。低比例的 Gh1/P 700 和高比例的 Gh1 a/Gh1 b, 这些特征同样非常类似于菠菜 PS I 颗粒的制剂。Mayne 等人记录下马唐 VBS 细胞每一单位叶绿素比之从叶肉细胞分离出来的质体表现更大的 P 700 变化,而较少的 PS II 介体延迟光的发射和较低的 PS II 萤光质体(参看本书的第 5 章,有关延迟光发射的讨论和第 6 章的 Gh1 的萤光)。Bakri (1970)测定了玉米的 VBS 叶绿体和叶肉细胞叶绿体相比,是存有丰富的长波型(705、693、685)的 Gh1 a。Bakri 也分析过玉米叶绿体的各样的萤光特征(如萤光瞬变,萤光偏振度,发射和激发光谱)。资料的数据说明 VBS 叶绿体和有基粒的叶肉叶绿体相对比 PS I /PS II 大约为 3 倍。

上面提到的有关 C₄ 叶绿体的研究,不能不承认,C₄ 植物的 VBS 叶绿体,在 PS II 的效能方面是相当缺乏的,但它有高量的 PS I 活性。叶肉细胞叶绿体则具有正常水平的两个光系统的活性(与一般常用来作试验的菠菜叶绿体相比)。几乎所有研究都指出,非基粒型的叶绿体,也有高水平的 PS II。对玉米来说尤其如此,它的 VBS 叶绿体,它的片层只有偶然堆积,因此可以下结论说,基粒堆积的程度和 PS II 在非基粒型的 VBS 叶绿体中的水平,没有直接相关之处。

3.3 膜的生物合成和结构与功能的相互关系

由于几个试验室对黄化苗转绿的研究发现叶绿体结构和功能的关系。分析转绿的质体光化学活性发生的图式,进一步看出酶促的能力是逐步发生的。光合膜的生物合成是一项多步骤的过程(参看 Sickevitz 等人,1967 和 Kirk, 1970 的评述)。从转绿过程可以搞清楚光活性和最初出现的某些酶与结构变化的相互关系。

Anderson 和 Boardman(1964)最早用菜豆作转绿的研究,他们证明,叶绿体在照光 6 小时后出现 PS II 介体的铁氰化物的光还原,而 NADP⁺的还原是在照光后 8 小时才出现的。随后他们又用豌豆的黄化苗作转绿的试验,也看到同样的变化。同时他们也看到。

对 PS I 活性有依赖的 Cyt f 的光氧化,可以在照光后 30 分钟看到 (Boardman 等人, 1970)。从膜的生物合成所出现的发育顺序看来,是以 PS I 活性的开始,而在晚些时候才出现活跃的 PS II。这儿似乎电子的流动可能被切断,因而 NADP^+ 还原的能力受到限制。当把转绿质体放在光学和电子显微镜下予以观察,Boardman 和 Anderson (1964 b) 和 Boardman 等人 (1970) 鉴定了基粒片层堆积的形象和希尔反应的活性与最初观察到的时间有相互的关系。转绿的早期和正当 PS I 处于活跃的时候没有看到基粒的堆积。近来 Hiller 和 Boardman (1971) 指出 Cyt 的还原 (说明 PS II 的活性) 稍落后于 PS I 的开始,远远地早于基粒片层堆积的出现。同时还观察到 (Boardman, 1968 a) Cyt 559 (高电位型) 在转绿的早期是测不到的,但当基粒片层的堆积出现之后就显出来了。最近 Henningsen 和 Boardman (个人通信) 指出,在看到转绿的大麦要在放氧之后,才有 Cyt 559 (高电位型) 的形成。这个 Cyt 的出现和 Chl 含量的增加和基粒片层的堆积在时间上是相关的。

我们要注意到,在黑暗中生长的黄化苗转绿的前期,Chl a/Chl b 是高的 (>15),这个比例逐渐降低,到基粒片层的堆积开始达到 3。前面已经讨论过,将几个分离出来的基粒膜分级部分 Chl a/Chl b, 是比不成堆积的基质片层要低一些。

在转绿过程中,当光合磷酸化开始时,菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 叶绿体, PS I 的出现先于 PS II。Glydenholme 和 Whatley (1968) 证明离体叶绿体的环式光合磷酸化,在见光后 10 小时才能看到,而非环式的光合磷酸化则需要于 15 小时的光照,只能看到不多个刚出现的基粒,片层的堆积是在 15 小时后才旺盛起来的。这些资料可以说明 PS II 的发育和基粒片层堆积的相互关系。

Rhodes 和 Yemm (1966) 及 Miller 和 Nobel (1972) 用大麦为材料,发现固定 CO_2 的能力和片层堆积的开始有一定的关系。Phung-Nhu-Hung 等人 (1970 a) 发展了这个研究,曾把转绿过程出现的各种活性,列出它们的顺序和出现的时间表。他们发现只在转绿开始之后的 2 小时,有低效率的非循环式的电子传递到 NADP^+ 而由 PMS 催化的环式的光合磷酸化于转绿开始后 4 小时还没有看到。用 NADP^+ 的非环式磷酸化只有在光照后 10 小时才初次看到。Phung-Nhu-Hung 等人 (1970 b) 的电镜观察,显示出在光照后 4 小时就可以看到基粒片层的堆积。他们没有提到照光 2 小时后是否有片层堆积的出现。由此可以判断 PS I、PS II 的活性 (NADP^+ , 希尔反应) 可以在片层开始堆积之前。现在还不知道菜豆 (Glydenholme 和 Whatley, 1968) 和大麦 (Phung-Nhu-Hung, 1970) 在连续的光照下,转绿时为什么这里会有不同现象的环式磷酸化和非环式的电子流。应当注意到 Phung 等人 (1970 a) 在间歇光 (参看以下的讨论) 之下,研究转绿大麦的幼苗显示出 PS I 活性 (PMS 催化的循环式磷酸化) 早于任何可以观察到的非环式的电子流。这和上面所描写的菜豆发育的情形是一致的。

许多转绿的研究,如 Sironval 等人 (1968, 1969) 作的一些试验,是把黄化苗放在间歇光下照光 (先用 1 米-秒闪亮的强光,中间与以 15 分钟的黑暗)。他们看到,用反复的闪光照射,可以使 Chl 的含量有显著的增加,虽然总的光照时间还不到 1 秒钟的时间。电镜观察到的片层结构,在闪光的控制下,只看到长条形而不堆积的类囊体 (Sironval 等人, 1968, 1969 和 Bradbeer 等人, 1970)。这些“初生”类囊体,在闪光数百次之后,可以看到有溶合的部位。Sironval 等人 (1968) 和 Phung-Nhu-Hung 等人 (1970 a、b) 对闪光照射过的叶片作的生化分析都得到高比例的 Chl a/Chl b 和活跃的 PS I 介体的环式光合磷酸化,但没有

测到 PS II, 也缺乏 Cyt 559。这些试验证明 PS I 的发生在结构上不要求片层的堆积。不能断定, 缺乏 PS II 活性是由于结构上的缺陷, 或是在膜的生物合成上受到某些因素的限制。

Argyroudi-Akoyunoglu 和 Akoyunoglu(1970)也作了间歇闪光的研究(2 分钟光照-98 分钟黑暗等组合), 他们指出间歇光照, 使转绿过程的叶片对 Chl a 有选择性的积累。最近还有人(Arntzen 未发表的资料)用黄化的豌豆苗, 根据上述的间歇光照射法以促进叶绿体的发生, 但只得到极少基粒的叶绿体。这些非基粒型的叶绿体有高的 Chl a/Chl b 比例, 对各项分析试验表现了高度专一性的反应如 PS II(铁氰化合物希尔反应), PS I(在还原型的二氯酚靛酚(DGPIP)的存在下, MV——甲基紫堇精的还原)和环式或非环式的磷酸化。这些结果都表示 PS II 的活性与基粒片层的堆积没有相关之处。

Oelze-Karow 和 Butler(1971)和 DeGreef 等人(1971)用黄化菜豆为材料, 照以远红光。在这个条件下, 叶片的生物合成, 在植物光敏素的控制下是活跃的。但原叶绿素转化为叶绿素时是缓慢的。他们发现转绿膜上积累的主要是 Chl a。对 DGMU(敌草隆)不敏感的磷酸化是在转绿后 12 小时才察到的, 而放氧和非环式(DGMU 敏感的)磷酸化是在远红光照射 20 小时之后才开始。转绿叶片的叶绿体, 在电镜下可以看到长而无堆积的初生类囊体, 虽然放氧已经达到最大的效率。作者们认为这和结构的变化与光化学活性的开始没有明显的关系。他们并指出基粒的形成对放氧是不需要的。这里应当指出, 作者们所有的电镜照片都确有相邻近类囊体出现堆积的部位。由于很低的叶绿素含量, 也可能所有的活跃的叶绿素都集积在这些只有有限的膜的堆积之处。但这似乎是不可能, 因为这些远红光处理的只有长的初生类囊体的植物, 可以用白光促进其类囊体很快地叠合, 这就说明它们只是缺乏某些“堆积因素”而已。

Ohad 等人(1967)用雷氏衣藻 γ -1 突变种观察了叶绿体转绿过程光化学活性的发育和膜结构的变化。他们看到基粒的堆积远远地落后于希尔反应的活性, 如放氧或 NADP^+ 的还原。他们认为类囊体片层的堆积和光活性没有直接的关系, 但也不排除堆积的类囊体对光量子转化效率可能有所增益。

Hoover 等人(1969)也用雷氏衣藻 γ -1 作了与 Ohad 等人同样的试验, 但在转绿过程中用了 20 微克/毫升绿霉素。他们看到 Chl 和膜的生物合成的速度, 在处理和对照的都有几乎同样的高度, 但 PS II 光化学活性降低了 65%; PS I 降低了 50%。在这样的情况下, 类囊体的堆积相应的减少了。若在培养基中用放线菌酮代替绿霉素, Chl 和膜的合成则大为降低, 但光化学活性和类囊体的成叠, 以 Chl 为标准, 和对照相同。这个试验可以说明基粒的形成有赖于光合系统的存在, 而与 Chl 的含量是否达到一定的高度无大关系。

3.4 有结构变化的叶绿体突变种

关于 PS II 活性需要有基粒片层的堆积的最初报道是由 Homann 和 Schmid(1967)提出的。他们用烟草的 NC95 突变种的黄色叶片提取的叶绿体作了试验, 并看到这种叶片有高度 PS I 活性而没有 PS II。他们又用同一叶材料观察到这些叶绿体缺乏片层的堆积, 因此认为这个结构和功能上的缺陷有相互关系。随后 Schmid 和 Gaffron(1967)用另一个突变种作试验, 但不能证实上面所说的结果, 但看到它的 Chl 含量低和只有少数堆积的片层或非基粒片层。这些缺乏 Chl 的植物都有比对照高一些的 CO_2 固定和放氧, 说明

它们有活性的光合系统。

很多对突变种质体的结构和功能相互关系的研究之中,以 Goodenough 和同事用不同品系的雷氏衣藻(Goodenough 等人,1969; Goodenough 和 Staehelin, 1971)所作的研究比较地广泛。最近他们用混合型营养的方式培养了突变种 *ac-31* 和 *ac-5* 两个品系。这些突变种在混合型营养的情况下,它们的叶绿体没有堆积的片层。以单个细胞计算,它们的 Ghl 的含量是低的,但它们有 PS I、II 的活性,而且比对照高些。他们也清楚地说明,在活体中基粒片层的堆积对 PS II 的活性不是一个先决条件。

有人用几个月见草(*Oenothera*)突变种的质体,也作了结构和功能的研究(Dolzmann, 1968; Fork 和 Heber, 1968)。突变种 *11α* 的受损坏的 PS I 含有大型的有堆积的基粒,但只有少许基质片层。三个 PS II 的突变种(*Iγ*, *Iδ*, *I'γ*)都只有少数基粒和(或)有更多的解体的基粒和大量的单条片层和小泡。在结构与功能方面,它们虽然缺乏 PS II 的组份和表现出基粒的混乱,但比缺 PS I 的变种要严重些,在结构和功能方面没有发现直接相关的证明。

Highkin 等人(1969)研究了缺少 Ghl 的豌豆突变种,这个种有高度的 Ghl a/Ghl b 比例和两倍于正常品种的 PS II 活性。他们也提出证明,突变种的 PS I 和 PS II 含有比对照较少量的捕获光的 Ghl;但与 PS I 相比,PS II 只有更少量的 Ghl。这个变种的叶绿体仅有几个基粒,每一个基粒也只有很少数的类囊体。Keck 等人(1970 a)用一个淡绿色大豆突变种,作了同样的结构观察。这个突变种也有高度的 Ghl a/b 之外还有 3—5 倍高于对照的 PS I 和 PS II 活性。Keck 等人(1970 b)也报告过这种大豆的光合单位的大小和对照一样。Bakri(1972)观察到一个玉米的橄榄色突变种,看到叶肉细胞和 VBS 类型的叶绿体,而这些叶绿体多半是非基粒型的,但分离出来的叶绿体都有高度的 PS I, PS II 活性。从上面的三种植物看来,找不到一点叶绿体膜结构的组织所受到的缺陷和光化学活性的相关度。也没有找到 PS II 一定是在基粒片层之中,因为大豆和豌豆都有增高了的 PS II 依赖的电子传递,但很少片层的堆积。

3.5 环境对叶绿体结构的影响

近年来有一些研究指出细胞和叶绿体结构的变异与植物受到营养压力有关。几乎在所有的例子中,从一般的到叶绿体膜组织的变化都有。还有不多的例子,试图把这些变化和片层的光化学能力予以相关。

在 PS II 的氧化方面,锰是一个必要的辅助因素,且已有较明确的证明(Gheniae, 1970)。若与 PS I 颗粒或对照的叶绿体相比,有锰的毛地黄皂苷提出的 PS II 颗粒是得到了增益效应的(Boardman, 1968)。植物的生长在缺锰的情况下,其后果是叶绿体在发育中它的 PS II 活性将受到损害。若对受害的植物施以 Mn^{++} , 它的 PS II 可以较快地恢复。这个现象可以认为缺锰的植物存在着很多 PS II 的组份,有必要把锰嵌进到一些恰当的位置,以获得活性(Gheniae, 1970)。Possingham 等人(1964)曾指出在缺锰的菠菜叶片中,只有它的叶绿体这一特殊的细胞器表现得最突出的结构变化。这些变化的主要特征在它的每一基粒垛的类囊体有数量的增加,而它的基质片层则几乎完全消失。更严重的破坏表现在基粒类囊体的膨胀。这些资料说明叶绿体类囊体的堆积并不有赖于 PS II 的光化学活性。Homann(1967)还描述其它几个植物种,由于缺锰,它们的叶绿体在结构上的各样的变

化。他也同时提到锰被耗损了的植物,它们的基粒堆积仍然留着不变。Anderson 和 Pyliotis(1969)也报道过缺锰菠菜叶绿体的基粒堆积。

Hall 等人(1972)和 Baszynski 等人(1972)曾试图把玉米幼苗叶绿体的结构和功能,与缺氮、钙、镁、磷、钾、硫互相关连起来。他们没有看到各个处理中 PS I 活性(以 Chl 为基础)有所变化。PS II 的活性在各个处理中反应都很一致,只有缺氮和硫的植物有某项活性的增益。在以上的两种情况下,看到了基粒堆的增加和 PS II 的增加有相关性。

光强度的变化对于几种植物叶绿体的结构也可以受到影响。Reger 和 Krauss (1970)报道过小球藻(*Chlorella*)在培养的条件下,Chl a/b 比例由于光强度的增加而增加。这一变化的基粒堆积的减少是相隅联的,但在放氧的速度上则有增加(用 Chl 为表达基础)。Punnett(1971)报道了光强度和光质量对蕴藻(*Elodea*)的基粒堆积有一定的影响。这个基粒缺乏堆积的例子也和降低的光合增益效应有一定的相关(参看本书第 1 章对增益的讨论)。

Goodchild 等人(1972)和 Björkman 等人(1972)研究了在试验室和自然的条件下,不同的光强度所培养植物的叶绿体的超微结构。他们指出在雨林中生长的和控制在弱光下的植物比生长在强光下的植物有较大的基粒的发育。在弱光下的叶绿体有较多的基粒,每个基粒还有更多的类囊体。这些变化如低比例的 Chl a/b 和在弱光下的叶绿体是有相关性的。Björkman 等人(1972)看到强光和弱光叶绿体的 PS I 和 PS II 特有的活性相对比,是强光的高。光化学活性的变化,不是由于光合单位大小的变化(参看第 6 节);他们的结论是:叶绿体反应能力的增加是由于在光合电子传递链中,一些电子载体有了量的增加。

3.6 叶绿体基粒片层的堆积在生理学上的意义

对绿藻和高等陆地植物,通过电镜的观察揭露出来的它们的,自然和健康的,绿色细胞中的叶绿体,几乎都有分化出来的明显的,有堆积片层的区域(Kirk 和 Tilney-Basset, 1967)。当很多盘状的膜,彼此堆积这样的结构,就被称为基粒。这样的基粒堆积是植物细胞膜的溶合独特的表现。这看来,可能在进化过程中,由于选择而发展到这样一个独特形象的膜结构,这就是基粒片层堆积,在作用上,是有利于转化日光的能量。有很多研究都曾试图解答这个问题:什么是基粒堆积的生理作用?

解答这个问题的途径之一,要在叶绿体的片层内研究光化学活性的含量和分布,希望从这一途径以获得某一些膜组成或光反应是全面或局部地有赖于基粒的堆积。这一章前面的各节,提到研究这一问题的资料。从这些资料看来,我们可以立刻判断,PS I 的光反应和环式光合磷酸化却不需要堆积的片层,因为这些高效率活性,是从机械分离提取的基质片层所反应出来的(Sane 等人,1970;Arntzen 等人,1971),或是从 C₄ 植物的 VBS 细胞提取的非基粒型叶绿体(Arntzen 等人,1971;Smillie 等人,1971;Anderson 等人,1971 a),和从很多非基粒型的突变种(Goodenough 等人),仅只有少数的或无堆积的叶绿体而来的(Goodenough 等人,1969;Goodenough 和 Staehelin, 1971;Highkin 等人,1969;Keck 等人,1970b)。

PS II 的活性与基粒结构的关系,到现在还没有得到解决。从 Homann 和 Schmidt (1967)提出的假说,认为 PS II 的活性有赖于基粒的堆积。我们搜集了一些关于结构和功