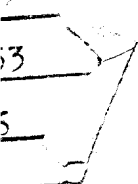


生物科学参考资料

第 六 集

科学出版社



内 容 提 要

本集选译部分国外生物科学的一些研究新动向,共10篇。有理论性的综述和研究方法,如光合作用;营养与脑;细胞膜的动态模式;细胞周期;糖蛋白;蛋白质形状与生物控制;免疫系统;肌肉蛋白质的合作行动以及基因的分离;培养动物细胞与环磷酸腺苷等。可供从事生物学、农业、医学和药物学的科研人员和院校师生参考。

生 物 科 学 参 考 资 料

第 六 集

*

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

*

1976年6月第一版 开本:787×1092 1/18

1976年6月第一次印刷 印张:7 2/9

印数:0001—6,550 字数:167,000

统一书号:13031·461

本社书号:689·13—6

定 价: 0.78 元

目 錄

高效率的光合作用	1
营养与脑	16
细胞膜的动态模式	27
细胞周期	35
免疫系统	48
糖蛋白	59
蛋白质形状与生物控制	69
基因的分离	89
培养动物细胞与环-磷酸腺苷	101
肌肉蛋白质的协同作用.....	111
酵母苯丙氨酸 tRNA 的三维结构.....	123

高效率的光合作用

Olle Björkman 和 Joseph Berry

炎热和干燥环境中的某些植物已在进化过程中形成了一种高产的不寻常的光合途径。这种效率很可能被用于农业。

植物通过光合作用过程利用水、二氧化碳和矿物质制造它们自身。因此光合效率若有提高,就会带来巨大的利益。植物生理学工作者近年来已经认识到,在某些植物中,光合作用是沿着一种独特的、双重的二氧化碳固定途径而进行的,而且在某些情况下,这种途径的效率要比那种更为人们所熟悉的光合作用类型的效率高得多。这一发现直接引出了几个问题。为什么会形成这种途径?那些种植物具有这种途径?许多没有这种途径的植物能否获得它?至少对前两个问题的答案是明确的。

存在于地球上的是非常不同的各种自然环境,几乎在每一种环境中都能找到以这种或那种形式生活的植物。考虑一下诸如北极的苔原、炎热的沙漠和郁闭的热带雨林这样各式各样的生态环境对植物生存的限制,就会觉得有这么许多不同的植物,能够在每一个这样的环境中生长和繁殖是很不平常的。当然,由于各种植物在机能上是多种多样的,在遗传特性上又是适应于它们各自的生态环境所具有的条件,它们确实是在生长和繁殖。植物在进化过程中的许多适应作用是它们与其生物环境中的各种不同的成分(细菌,其它植物和动物,其中包括原生动物、无脊椎动物,特别是昆虫,以及高等的脊椎动物)之间的相互作用密切相关的。

植物的其它适应作用是与其物理环境(如温度、水分供应和光强度)有关的。这些适应作用主要牵涉到植物的各种生长过程,最基本的就是光合作用。光合作用中某些反应的速率决定于光的强度和 质量,其它一些反应的速率主要受温度的影响,还有一些反应的速率则与空气中二氧化碳的含量有关。其结果是整个光合作用过程受到物理环境的影响很大,可能比任何其它生长过程所受的影响都要大。因此,在环境不良时植物的生产率就主要决定于植物的光合机构起作用的效率。如果已经出现了特殊的适应作用从而使植物的光合作用异常有效,那么最可能找到这种适应作用的所在就是那些极端不利的环境中的植物体内。

苋科植物是一类草本植物和灌木,其中有一种多年生灌木是具有这种适应作用的一个突出的例子。这种植物就是 *Tidestromia oblongifolia*,它长在美国西南部低而热的沙漠地带,在加利福尼亚的死谷底上最多。死谷是地球上最严酷的生境之一;它是西半球夏季最炎热的自然环境。在死谷中大多数植物都只能在比较好一点的冬

季的月份里生长, 这一地区中全年极少的雨量(每年 1.7 英寸) 主要分布在这一时期。但是 *Tidestromia* 则不然, 从五月到八月——一年中最炎热和最干旱的月份——几乎其全部光合活动和生长都能进行。

我们利用一座汽车实验室记录了七月份死谷中 *Tidestromia* 这种植物的光合活性。发现这种植物在整个白天都以很高的速率进行光合作用。正午时到达最高速率, 这时气温和日照也都是最高的(正午时植物周围的温度为 122°F)。所有已记载的自然生境中的光合速率中, 这种植物的光合速率是最高的(图 1)。它可与两种产量特别高的作物, 即玉米和甘蔗的最高光合速率相比。

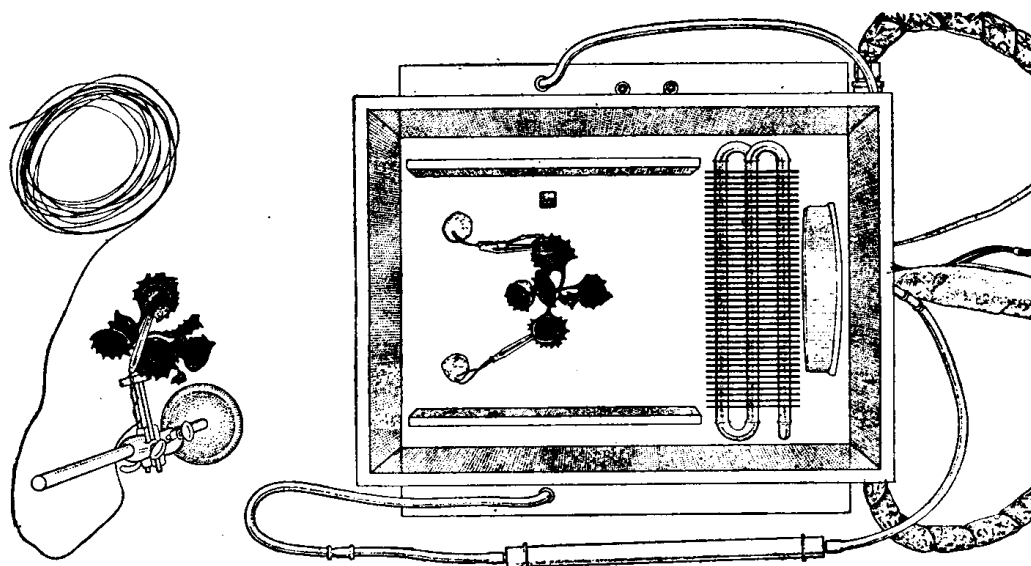


图 1 用图中所画的仪器在接近于自然的条件下测定长在炎热而干燥生境中的沙漠植物的光合作用。植物为滨藜属之一 *Atriplex hymenelytra*。连在左边的对照植物上的和连在右边的小室中的供试植物上的热电偶记录叶温。小室中的温度是由不断循环的水暖管和电扇调节的, 以使它与外面的植物周围的气温一致。通气用的软管通入湿度和二氧化碳含量已知的空气。在这些条件下可用汽车实验室中的仪器测量被试植物对水分的蒸腾和对二氧化碳的吸收。

在控制温度的条件下进行的实验表明 *Tidestromia* 的光合速率受温度变化的影响很大。例如, 当温度低于 20°C (68°F) 时, 这种沙漠灌木的光合速率不如适应于温带生境的禾本科植物。当温度超过 30°C (86°F) 时, 这种灌木的光合速率则超过禾本科植物的光合速率, 并且随着温度的升高而继续增高, 直到 47°C (117°F) 才达到顶点, 而 47°C 对于温带的禾本科植物则是致死温度(图 2)。以前只观察到某些适应于温泉生境的藻类其光合速率的顶点才在 47°C 以上的温度下, 这确实是这种沙漠灌木的显著特点。对于适应于比较温暖环境的植物, 这种温度即使不是致死温度, 但植物的光合机构也将会被钝化, 因而光合作用就会停止。

像 *Tidestromia* 这样的植物, 生活在空气极端干燥、水分供应又极其有限的环境中, 其水分关系是怎样的呢? 一般的植物, 根所吸收的水分中只有一小部分被用作光合作用的原料。大部分被吸收的水分都是被叶子以水蒸气的形式被蒸腾而散失在空

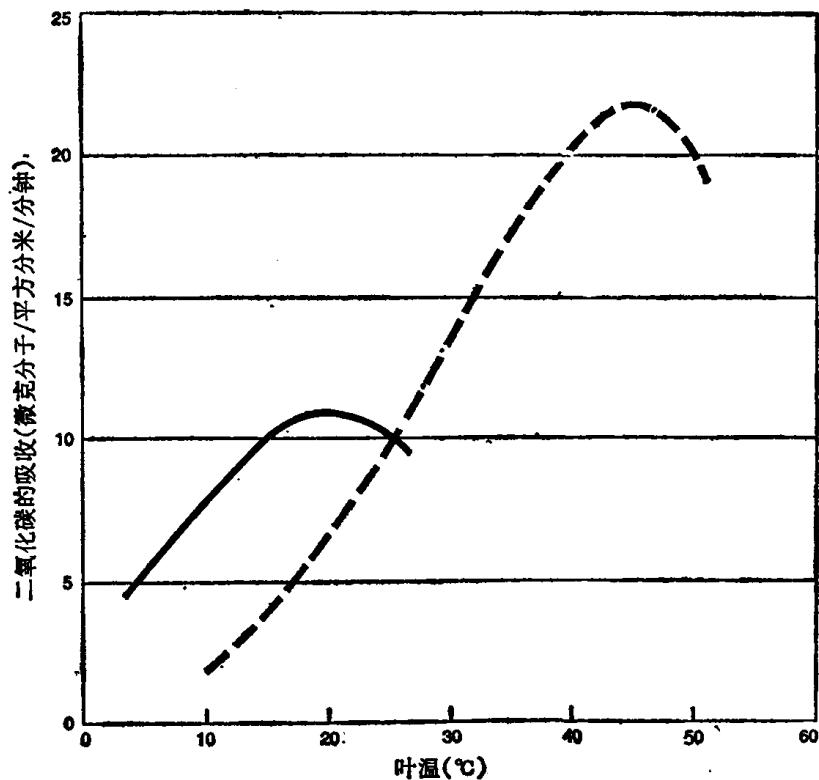


图 2 温度对两种植物光合速率的影响不同。这两种植物一种是禾本科的草 *Deschampsia caespitosa* (实线), 它长在较凉爽的温带环境中, 另一种是灌木 *Tidestromia oblongifolia* (虚线), 于夏天长在死谷中。 *Tidestromia* 通过四碳途径固定大气中的二氧化碳, *Deschampsia* 则通过三碳途径固定二氧化碳。

气中。不过植物还是有保护设施以免由于蒸腾作用而过分失水。叶子不是以固定不变的速度使水蒸气散逸到大气中去; 叶子被一层不透水的蜡质所覆盖着, 蒸腾作用只能通过气孔进行, 气孔就是叶子表面上的小孔。气孔孔隙的大小是有变化的; 当气孔关闭时, 几乎没有什么水分能够从叶子的潮湿的细胞壁上散逸。

这种现象提出了这样一个谜: 当气孔关闭以保护植物使免于不利的水分蒸发时, 它同时也就拦住了大气中的二氧化碳使之不能进入叶子内部并补充光合作用所已用掉的二氧化碳。其结果叶子内部的空气中很快就没有二氧化碳了。可是, 限制着光合作用吸收二氧化碳的速度一个因素就是叶子内部的二氧化碳浓度。这就是说, 二氧化碳的消耗首先减慢, 随后当二氧化碳浓度降低到一定水平时, 光合作用就停止了。

因为蒸腾作用与二氧化碳的吸收是相互联系着的, 所以植物在炎热而干旱的环境中能否成功地生长, 就在很大程度上决定于植物由于蒸腾作用而丢失单位数量的水分时, 能够通过光合作用固定多少二氧化碳。这一比值称为光合作用的水分利用效率。当然, 这种效率并不是唯一的应该考虑的因素。气孔孔隙减小会增大植物固定二氧化碳与丢失水分的比值, 从而增大植物的水分利用效率。正如我们已经知道的, 这种水分的节约不可避免地会导致光合作用绝对速率的降低。

沙漠灌木 *Tidestromia* 的水分利用效率比温带植物——假如这种植物被移到沙

漠生境中的话——这一效率高得多。同时，这种灌木的光合作用的绝对速率还能够保持很高。实验室的研究证明，甚至当叶子内部的二氧化碳浓度降到很低的水平，象气孔部分关闭时的情况那样，这种灌木的光合作用仍能以异常高的速率进行。这就使得这种植物能够将高的水分利用效率和高的光合作用绝对速率结合在一起。那么，这种“业绩”是怎样完成的呢？

光合作用是一个高度复杂的过程，它包括着许许多多化学反应。简捷了当地说，光能被植物的色素——叶绿素所吸收并用于产生高能的中 间 产 物 如 腺 三 磷 (ATP)，强还原剂如还原型烟碱酰胺-腺嘌呤-双核苷酸磷酸酯 (NADPH)，和用于氧化水(产生气态氧的反应)。ATP 和 NADPH 推动从大气中吸收二氧化碳的反应并将其还原成糖、氨基酸和植物体内的其它成分。

让我们比较详细地研究一下这个过程的后一部分。在大多数植物体内，来自空气的二氧化碳是与一种化合物相化合的，这种化合物是在叶子里面产生的，它是 1,5-双磷酸核酮糖 (RuDP)，是一种磷酸化的五碳糖。当一分子二氧化碳与一分子 RuDP 起反应时(这一反应为 RuDP 羧化酶所催化)，就会形成两个各具有三个碳的分子。这种新形成的三碳化合物是磷酸甘油酸。叶子里面所形成的磷酸甘油酸中，大部分是转变成各种各样的最终产物(例如蔗糖)，这些最终产物是通过一系列需要能量的反应而形成的。但有一些磷酸甘油酸则用于 RuDP 分子的再生，这些 RuDP 又可再起二氧化碳接受体的作用。这一再生过程形成了一个环，它使得二氧化碳的固定成为一个自我维持的过程。这一整套过程称为卡尔文 (M. Calvin)-本森 (A. A. Benson) 环 (图 3)。

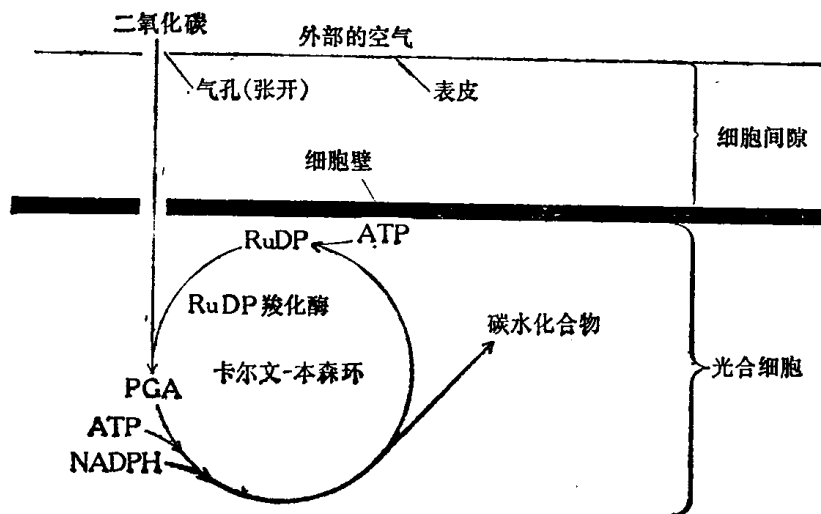


图 3 三碳的光合途径。这是通常的光合途径，因为最初产物是每分子中有三个碳原子的化合物，故名。在这个略图中，叶子从周围空气中所吸收的二氧化碳与双磷酸核酮糖(RuDP)起反应，此反应由双磷酸核酮糖羧化酶所催化，其产物为每分子中有三个碳原子的磷酸甘油酸(PGA)。在其后的反应中，有一部分磷酸甘油酸转变为光合作用的最终产物，另有一些则用于再生 RuDP，于是后者又起二氧化碳接受体的作用。这样就形成了一个环，它使得二氧化碳固定的过程成为一个自动维持的环，这个环是由来自光的能量所推动的。光合作用的最终产物为碳水化合物、氨基酸和植物生长所需要的其它化合物。

在少数植物体内，沙漠灌木 *Tidestromia* 就是其中的一种，大气中二氧化碳的固定是以另一种十分不同的方式完成的。在这些植物体内，叶子中的接受体分子是磷酸烯醇式丙酮酸 (PEP)。当一分子二氧化碳与一分子 PEP 起反应时（这一反应为 PEP 羧化酶所催化），结果是形成苹果酸和天门冬氨酸。PEP 与 RuDP 的活性之间以及与它们有关的酶的活性之间的差异是很重要的。第一，PEP 比 RuDP 对二氧化碳的反应性实质上要强得多；第二，RuDP 羧化酶的活性多少受氧的抑制，而 PEP 羧化酶则否。这就是说，当大气中二氧化碳的比例低而氧的比例高时，PEP 系统在固定二氧化碳方面比 RuDP 系统的效率为高。

以 PEP 作为接受体分子而固定大气中的二氧化碳只是象 *Tidestromia* 这类植物体内这一过程的开始。这一途径的产物(苹果酸和天门冬氨酸)中，那一个也不能起到相当于卡尔文-本森途径中的磷酸甘油酸的作用；它们不能够不丢失碳而转变成碳水化合物或其它有用的光合产物。发生于下一步的是苹果酸和天门冬氨酸发生酶促分解，这一过程一方面把以前所固定的二氧化碳释放出去，另一方面又产生一个三碳的丙酮酸分子。再下一个步骤则使 PEP 环封闭起来并使这一环成为自我维持的；丙酮酸与光合作用中所产生的 ATP 起反应形成更多的 PEP 分子，这些分子又可自由地与二氧化碳结合，起着二氧化碳接受体的作用。

实质上 PEP 系统固定大气中二氧化碳的目的仅仅是把它再释放出去。这种现象似乎是一种毫无意义的活动，但是后来人们认识到固定二氧化碳的部位与释放二氧化碳的部位之间，在空间上是有相当距离的。其次，二氧化碳一旦被释放出来之后，它又立即被植物的 RuDP 系统所利用并进入卡尔文-本森光合环。所以，在 *Tidestromia* 这样的植物体内，PEP 系统是一个最初始的和非常有效的固定大气中二氧化碳的方式，甚至当二氧化碳浓度很低时都是如此。这一系统只有一个目的：供给植物的卡尔文-本森光合系统以二氧化碳。因为卡尔文-本森环的第一个产物是一种每分子中有三个碳原子的物质，所以那些仅仅利用这种环进行光合作用的植物现在称为 C_3 或三碳植物。这就使它们区别于象 *Tidestromia* 这样的植物，这种植物开始是以 PEP 系统固定大气中的二氧化碳；这些植物则称为 C_4 或四碳植物，因为 PEP 系统的产物苹果酸和天门冬氨酸，每分子中有四个碳原子（图 4）。

早在本世纪六十年代，Hugo Kortschak 等就获得了四碳植物存在的第一个证据。他们把碳-14 标记的二氧化碳供应给正在进行光合作用的甘蔗植株，数秒钟后分析其叶子中的化合物。他们发现标记的碳原子主要集中在四碳化合物苹果酸中。这一发现是与许多用最原始的藻类直到最高等的有花植物所进行的类似实验的结果直接矛盾的。在所有这些类似的实验中，标记的二氧化碳首先是固定在三碳化合物磷酸甘油酸中。

Kortschak 等所发现的途径与某些肉质植物所利用的二氧化碳固定方式在某些方面有相似之处。甚至细菌和动物也有 PEP 羧化酶，不过其活性水平低得多，而且其功能也与它在四碳植物中的功能不同。Kortschak 的发现后不久，Hal Hatch 和 Roger Slack 肯定了 Kortschak 小组的发现，并且利用一系列的实验阐明了四碳途径

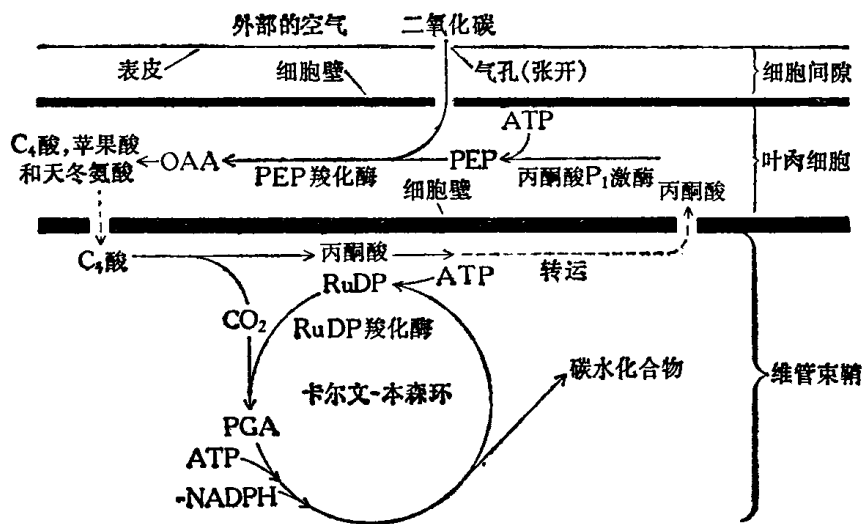


图 4 四碳的光合途径。此途径存在于某些有特殊适应性的沙漠植物中。进入叶子的二氧化碳与磷酸烯醇式丙酮酸(PEP, 一种三碳化合物)反应形成一个四碳的草酰乙酸(OAA), 由此又形成苹果酸和天门冬氨酸。这些酸由叶子中靠外面的叶肉细胞转运至里面的维管束鞘细胞中。在这些细胞中二氧化碳又从四碳化合物中释放出来, 并形成一个三碳化合物丙酮酸。二氧化碳再被通常的环所固定。丙酮酸又回到叶肉细胞中, 在此处从腺三磷(ATP)接受一个磷酸根而形成 PEP, 这样最初的接受二氧化碳的分子就再生出来了。这一额外的固定二氧化碳的环有助于提高利用二氧化碳的总效率。

的主要反应。四碳植物的名单是在不久前才扩大的; 原来这些植物不仅包括甘蔗而且还包括禾本科中的其它作物(如玉米和高粱), 还包括许多非农作物的禾草类(包括夏季长得最旺盛的杂草蟋蟀草和伯木得草)。

今天已经知道至少有十个科的近 100 个属的植物, 既有单子叶植物, 也有双子叶植物体内有四碳途径, 而有四碳途径的种则以数百计。Tidestromia 这种沙漠灌木被证明是四碳植物是毫不足怪的。死谷中的几种其它滨藜属(Atriplex) 植物也是四碳植物。这一个属是那些既包括四碳植物又包括三碳植物的至少十一个属中的一个。考虑到四碳途径可能存在于一个属的某些种中而不存在于其它种中, 而四碳植物又存在于象禾本科和菊科这样完全不同的科中, 似乎不可避免的结论是: 四碳途径一定是曾经十分独立地多次出现的。

不久又认识到, 不管四碳植物彼此之间在分类上的关系如何, 它们还有许多其它的特点, 使它们与三碳植物有区别。其中一个特点是叶子的特殊的解剖结构, 这种结构使得四碳光合作用的第一个不寻常的步骤有了意义, 关于这种解剖结构我们后面还要谈到。另一个特点是四碳植物叶子中某些酶的浓度很高, 而在三碳植物的叶子中这些酶的浓度低得多。不出所料, 这些酶在四碳合成中起着重要的作用, 而与三碳途径无关。

第三个特点是由四碳植物和三碳植物在固定二氧化碳方式上的差别而产生的, 即这两类植物的碳化合物中两种天然存在的非放射性同位素(碳-12 和碳-13) 的比例不同。巧得很, 这种差别可用来区别甜菜(三碳植物)糖和甘蔗(四碳植物)糖。

从这两种植物得到的蔗糖在所有各方面都是完全相同的，只是这两种碳同位素的比例不同。

现在我们来谈为什么会出现四碳途径的问题。关于这个问题的许多证据都是来自在自然界中和在实验室内对于四碳植物本身的观察。例如，假若把一株四碳植物放在一个密闭容器中并且能够从其中抽取空气样品进行分析，就会看到植物的光合作用不久就会把空气中的二氧化碳用尽。相比之下，放在类似容器中的三碳植物，在二氧化碳浓度从正常的百万分之三百降低到百万分之五十时就不能再吸收二氧化碳了。如果二氧化碳浓度稍低于百万分之五十，三碳植物不仅不再能吸收二氧化碳，而且实际上要释放出二氧化碳来。

现在再来看看，把一株四碳植物和一株三碳植物放在同一个容器中的实验。当这两株植物的光合作用使二氧化碳浓度降低到百万分之五十时，三碳植物就开始释放二氧化碳。而四碳植物则继续吸收极为贫乏的二氧化碳供应并依靠三碳植物而继续生长，直到三碳植物耗尽了它的碳源而死去时为止。甚至当二氧化碳浓度低到百万分之一或二时，四碳植物仍能吸收二氧化碳，这种能力提供了一种筛选不同种的植物以确定它们是否具有四碳途径的方法。

吸尽二氧化碳的能力和碳-13与碳-12的比例较低，反映了四碳途径的某些重要的内在特点。在通常的环境中，不能预期这些特点中的那一个使四碳植物在选择中取胜。只有当光很强而温度不很高时才能认识到四碳途径的总效果——较高的光合作用最大速率。例如，象 *Tidestromia* 这样的四碳植物的属，主要存在于那些地区，即植物生长旺盛的季节恰好就是日照最强、温度高而水分供应又有限的季节。不过，同时，许多三碳植物也存在于这些严峻的生境中，而且许多四碳植物也能有成效地在温和得多的环境中生长并繁殖。

为了揭示四碳途径在功能上和适应上的意义，理想的是实验者手中有这样两组植物，它们的基因组成完全相同，但是一组具有四碳途径的那些特殊的基因。巧得很，滨藜属 (*Atriplex*) 的三碳途径的种和四碳途径的种非常接近于这种理想的情况。有些这样的种在遗传上是足够接近的，因而可以杂交并且染色体能够高度地配对。而且，其中的两个种（四碳的种玫瑰滨藜 *A. rosea* 和三碳的种散滨藜 *A. patula*），甚至共同生长在同样的环境中，而且夏季的生长情况也相似。

估价四碳途径的适应意义的一种方法就是在环境中主要的物理因素发生变化的情况下比较这样一对植物的光合效率。植物对环境因素变化的反映，加上自然界中这些同样的环境因素变化的情况，就可以指明这两种植物在范围更广的可能生境中的相对效率。

我们曾在实验室中在完全相同的人工控制的条件下，培养这些植物而收集这方面的资料，培养条件包括对于每一个种的接近于最适的条件（图5）。我们比较了不同光强度下和不同温度下正常大气中这两种植物的光合速率（以植物叶面积为单位）。在光强度方面，我们发现在 25°C (77°F) 下和光强度低时，三碳的种和四碳的种差不多是以相同的速率进行光合作用的。当光强度增高时，这两种植物的光合速率

也增高。在完全的日光下玫瑰滨藜的光合速率则比散滨藜的高得多。我们的结论是：在开旷的、晴朗的生境中，四碳植物比三碳植物的光合效率高得多，但如果由于其它植物的遮蔽或有云而光变弱时，一个种比之另一个种的优越性就不那么显著了。

后来我们使光照强度保持不变而改变温度。我们发现在 25°C 下四碳植物的光合速率比三碳植物的高，但随着温度的降低这种差别也就减少，到 5°C (41°F) 下就没有什么差别了。温度升高到 25°C 以上则效果相反，在 33°C (91°F) 下，玫瑰滨藜的光合速率比散滨藜光合速率的两倍还高。

温度试验和光照试验的结果使我们得出两个结论。第一，在光照强和温度高的综合环境中，滨藜属中的四碳的种在光合作用方面有优越性，而这种环境是干燥的生境在晴朗的热天的特点。第二，玫瑰滨藜较之其遗传上的近缘散滨藜的优越性，说明四碳植物的效率之所以高，主要是由于四碳植物具有四碳途径，而不是由于与这一途径无关的在自然选择的压力下可能发生的其它适应作用。

我们已经注意到植物利用水分的效率与其叶子的气孔孔隙之间的关系，也注意到气孔关闭对于二氧化碳吸收的抑制作用。显然，四碳植物的一个优越性就是甚至当叶子内部的空气间隙中二氧化碳浓度极低时仍能继续进行光合作用。假定叶子气孔完全张开，而大气中二氧化碳含量为百万分之三百，我们计算的结果是：玫瑰滨藜叶子内部的二氧化碳浓度为百万分之一百九十五左右，而散滨藜叶子内部则为百万分之二百四十左右。但是不要因为三碳植物叶子里二氧化碳浓度较高而发生误解。百万分之二百四十是三碳植物的光合途径被饱和和所需二氧化碳浓度的一半以下，而百万分之一百九十五，则几乎可使四碳植物的光合途径被饱和。

当然，当这两种植物的气孔部分关闭而不是完全开放时，叶子里面细胞间的二氧化碳浓度就会成比例地降低。当浓度降低到百万分之二百以下时，玫瑰滨藜在光合效率方面就开始超过散滨藜了。不过，问题还有另外一个方面。假定二氧化碳浓度保持在特别高的水平而不是特别低的水平，那么散滨藜在光合效率方面即使不超过玫瑰滨藜，也是与它相等的。

在任何一种气孔开张(更准确地说，气孔的通导程度)的情况下，三碳植物和四碳植物的蒸腾速率都是相同的，因为这一速率仅决定于叶子内外水蒸气浓度之差。那么，这两种植物在利用水分的效率方面为什么会有差别呢？四碳植物的光合效率提供了答案。因为四碳途径能在细胞间二氧化碳浓度极低的情况下照样进行，所以四碳植物能使叶子周围的二氧化碳浓度与叶子内部的二氧化碳浓度之间保持一种较大的差异。于是，不管气孔的孔隙是多大，对于四碳植物来说，二氧化碳向叶子内部的扩散过程就比三碳植物中的快。其结果就是不管水蒸气丢失的速率多大，光合速率都较高。例如，我们可以计算玫瑰滨藜气孔孔隙(或通导程度)减少直到其光合速率不比散滨藜的最高光合速率大时水分丢失的速率。在这种情况下，四碳植物所蒸腾的水分仅为三碳植物的五分之一。

我们曾用比较生长的实验检验这样一些计算，实验是在斯丹福大学的加耐基研

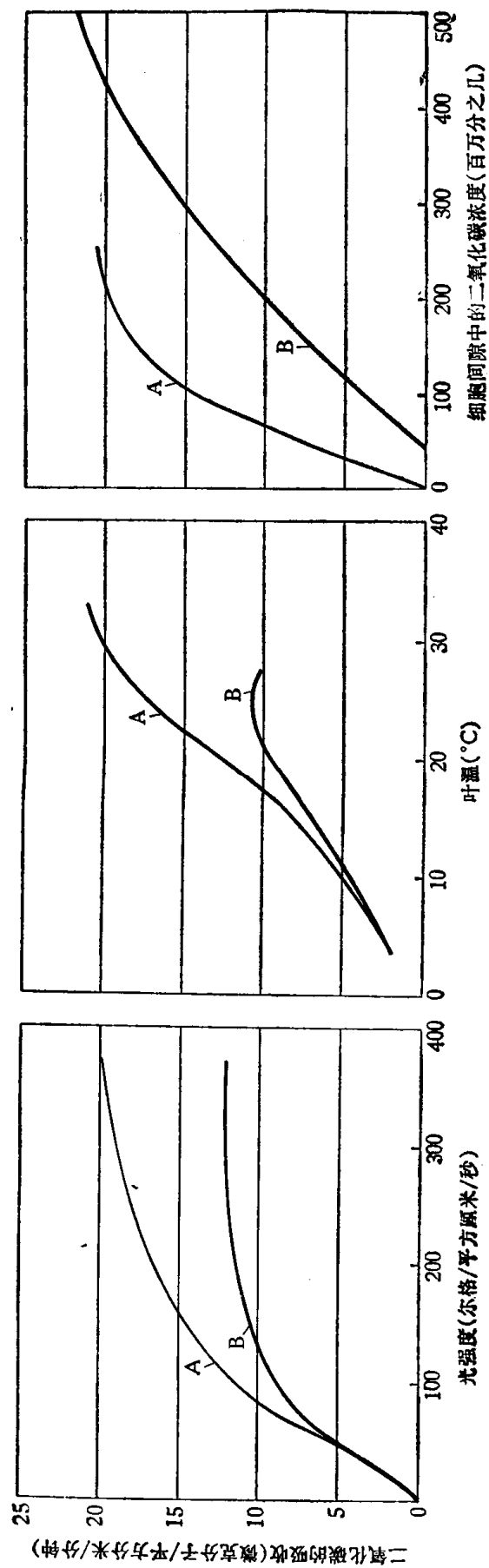


图 5 亲缘关系非常近的散滨藜(B 线)和玫瑰滨藜(A 线),即使当栽培在完全相同的人工控制的条件下,它们的光合活性也有显著的不同。散滨藜中的是三碳的光合途径,玫瑰滨藜中的是四碳的途径。当光强度增高、叶温增高和二氧化碳减少时这种差别增大。因为这两种植物是近缘的,所以这种差别大概是反映了由于途径不同而产生的光合作用的差别。

研究所的实验植物园中进行的。这个植物园座落在 Santa Clara 谷,该处为地中海的气候。夏季温度高,很少或无雨,除非在植物园进行灌溉,否则可利用的水分仅限于生长季开始时土壤中的那些水分。

我们在三月种了玫瑰滨藜和散滨藜的幼苗各两组,在五月一日以前均匀地灌水。五月一日以后,给一组灌水而另一组则不灌水。灌溉的两组生长速度大致相同,适时成熟并产生大量种子。不灌水的则玫瑰滨藜的幼苗几乎和灌水的试验组长得一样快,但散滨藜的幼苗在停止灌水后长得慢得多。在达到成熟前所有的三碳植物都死掉了。可是干旱试验组的四碳植物却长得很茂盛,成熟了并产生了种子。

另一个影响植物代谢过程效率的因素似乎起源于早期的历史的进化过程。在前寒武纪的大部分时间内,在有光合活性的植物出现之前,地球的大气层中氧气大概只有 1%。今天,几万万年以后,由于植物的光合作用,大气含有大约 21% 的氧气。就三碳植物而论,目前的高浓度的氧实际上是抑制光合作用的。当温度低时影响是比较小的,但随着温度的增高,其影响也增大。如果将三碳植物放在含有正常的 0.03% 的二氧化碳浓度,但氧浓度为 1.5% 的人造大气中,它吸收二氧化碳的速率将比在含氧 21% 的大气中高约 40%。反之,如果将氧浓度提高到 21% 以上,或将二氧化碳浓度降低到正常的 0.03% 以下,那么三碳植物吸收二氧化碳的速度就会相应地降低。不过,如果二氧化碳浓度增加到足以使光合过程饱和的水平,那么这种抑制作用就完全可被克服。

就四碳植物而论,甚至当二氧化碳浓度降低到正常的 0.03% 以下时,大气中氧的抑制作用也是不明显的。因为含氧量低的大气会促进三碳植物固定二氧化碳的速率,所以预料三碳和四碳植物光合作用方面的差异在这样的大气中将变得微不足道,这种预想是合乎逻辑的。实验证实了这一点;将玫瑰滨藜和散滨藜放在同一容器中,其中空气的含氧量仅为 1.5%,这时这两种植物的光合速率就非常一致,与温度和光照无关。只要将二氧化碳浓度提高到饱和点,在含氧量正常的空气中也是一样的。

总之,对于玫瑰滨藜和散滨藜所进行的比较研究,以及关于氧对三碳植物的光合作用有抑制效应的发现,导致了下列结论。在强光照、高温和水分供应有限的环境下,四碳植物的光合活性之所以优越,就在于这种植物能够高效率地利用低浓度的二氧化碳。正如我们已经了解的,这种高效率是由于二氧化碳固定作用的四碳环。不过四碳环还不是问题的全部。四碳植物叶子的解剖结构也起着重要作用。现在我们对散滨藜和玫瑰滨藜的叶子作一简要的比较(图 6、7)。

散滨藜叶子的解剖结构是三碳植物所共有的结构。含有叶绿体的细胞分布在整个叶子中,叶绿体中是叶绿素首先吸收日光能的所在。每一个含有叶绿体的细胞中都含有同样的一套光合作用的酶。每一个细胞都是通过卡尔文-本森环而独立地固定一些通过叶子的气孔而进来的空气中的二氧化碳。

玫瑰滨藜这种四碳植物中围绕着细小的叶脉的细胞,却是以完全不同的方式排列着的:它们形成了两圈同心的圆筒。四碳植物叶子里的许多细胞只含有很少几个叶绿体,而且可能对光合作用过程没有什么贡献,但这两个圆筒中的细胞却含有许多

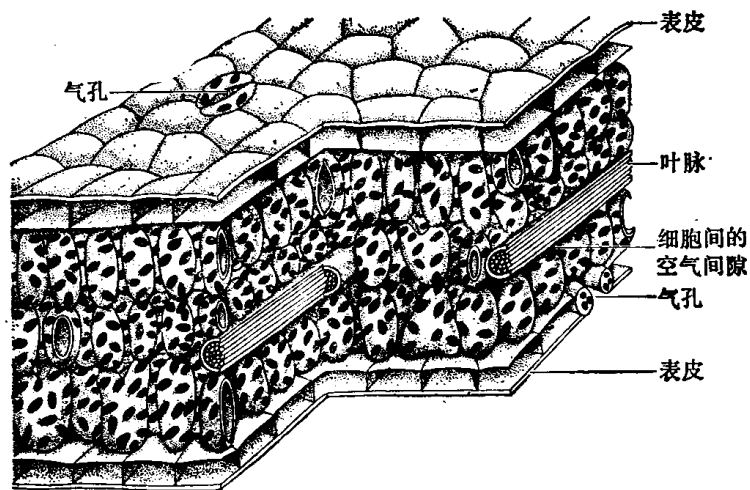


图 6 三碳植物散滨藜叶子的结构。正如其它典型的叶子中一样，含有叶绿素的细胞都是一种类型的，它们存在于整个叶子的内部。散滨藜的亲缘植物玫瑰滨藜，其光合作用是四碳途径的，它的叶子结构就不同。

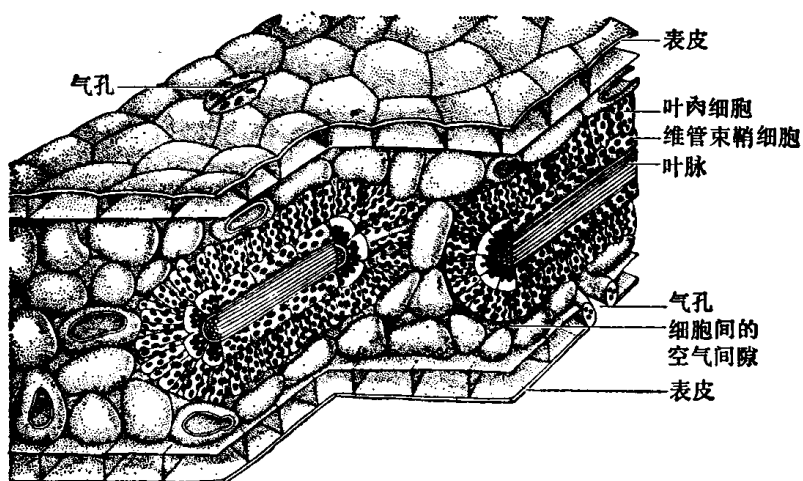


图 7 玫瑰滨藜的特化的叶子。几乎所有的叶绿素均存在于两种类型的细胞中，这两种细胞围绕着叶脉而形成两个同心的圆筒。外面一个圆筒的细胞为叶肉细胞，里面一个圆筒的细胞为维管束鞘细胞。

叶绿体。外面一个圆筒是由所谓叶肉细胞组成的。里面一个圆筒称为维管束鞘，其细胞具有厚壁。

我们已经发现叶肉细胞中所含的光合作用的酶与维管束鞘细胞中所含的酶不同。这就是说这两列细胞具有不同的功能。例如，只有在叶肉细胞中大气中的二氧化碳才是通过四碳环而被固定的。同样，只有在维管束鞘细胞中，四碳环的产物，即苹果酸和天门冬氨酸，才会分解而释放出已被固定的二氧化碳而同时形成丙酮酸。

四碳化合物从固定二氧化碳的叶肉细胞中向鞘细胞转运并在该处分解，丙酮酸又从鞘细胞转运至叶肉细胞中，这两个过程的总结果是二氧化碳从外面一列细胞运到里面一列细胞中。一旦二氧化碳存在于维管束鞘细胞中，它就会被固定并随即通

过卡尔文-本森环转变成糖和其它光合作用产物。因为卡尔文-本森环的碳固定部位在里面的鞘细胞中，所以它不能直接与大气中的二氧化碳接触。如果不是由于外面细胞的四碳环向里面的细胞供应二氧化碳，那么就不会形成可利用的光合作用最终产物，而四碳植物就不能生长。

四碳植物具有两个光合作用的环系统的优点是：植物能够非常有效地吸收大气中低浓度的二氧化碳，并向卡尔文-本森环供应二氧化碳以获得生长所需要的光合作用最终产物。植物叶子的特化的解剖结构，给这两组独立的反应系统提供了空间上的分区，因此这种结构也就是四碳植物的光合作用所必需的组成部分。这种两个环的系统，每固定一分子二氧化碳必需要求稍多一些的能量输入，但是这部分输入由于在低的二氧化碳浓度下固定碳的高速度而抵消了，低的二氧化碳浓度是四碳植物和三碳植物叶子里所有细胞间隙中的特点（图 8）。

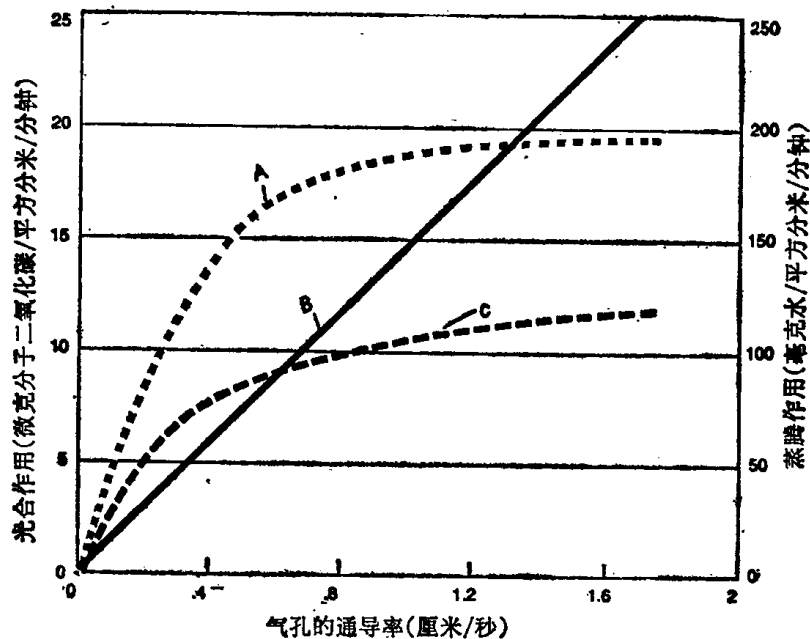


图 8 玫瑰滨藜和散滨藜的光合作用和蒸腾作用。两种植物叶子水分蒸腾(B线)是同样的，并随着气孔通导率的减少而减少。随着气孔的关闭光合作用也减少。但是，在任何一种气孔通导率下，在吸收二氧化碳方面，玫瑰滨藜(A线)总是比它的三碳亲属散滨藜(C线)要优越。当吸收二氧化碳的速度同样时，四碳植物的气孔就会比三碳植物的关得小一些，因此也比三碳植物少损失一些水分。

一种植物具有这种或那种光合途径是由遗传所决定的。那么，通过杂交而使三碳植物具有四碳途径的可能性怎么样呢？在我们实验室中曾进行过玫瑰滨藜与散滨藜的杂交实验，Malcolm A. Nobs 还将玫瑰滨藜与滨藜属中的其它三碳植物杂交成功。这些是目前已获得成功的仅有的几种杂交，虽然已知这一属中有许多三碳的和四碳的种。关于滨藜的实验结果是富有启发性的。

散滨藜的花粉使玫瑰滨藜受精所产生的第一代杂种，在许多方面处于这两个亲本之间，但更多的特点出现在以后的后代中。例如，在叶子的解剖方面，第一代杂种的叶子在形态上是居于中间的，而某些第二代杂种植物在形态上的特性则与父本或

母本相似。在植物的生化特点方面,也可看出类似的性状的分离;一个例子就是杂种第二代植物的叶子中 PEP 羧化酶在量上的变化。同时,单株的杂种第二代植物,可能在一个特性方面与一个亲本类似,而在另一个特性方面又与另一个亲本相似。这就有力地说明后代所表现出来的特性是独立地遗传的(图 9)。

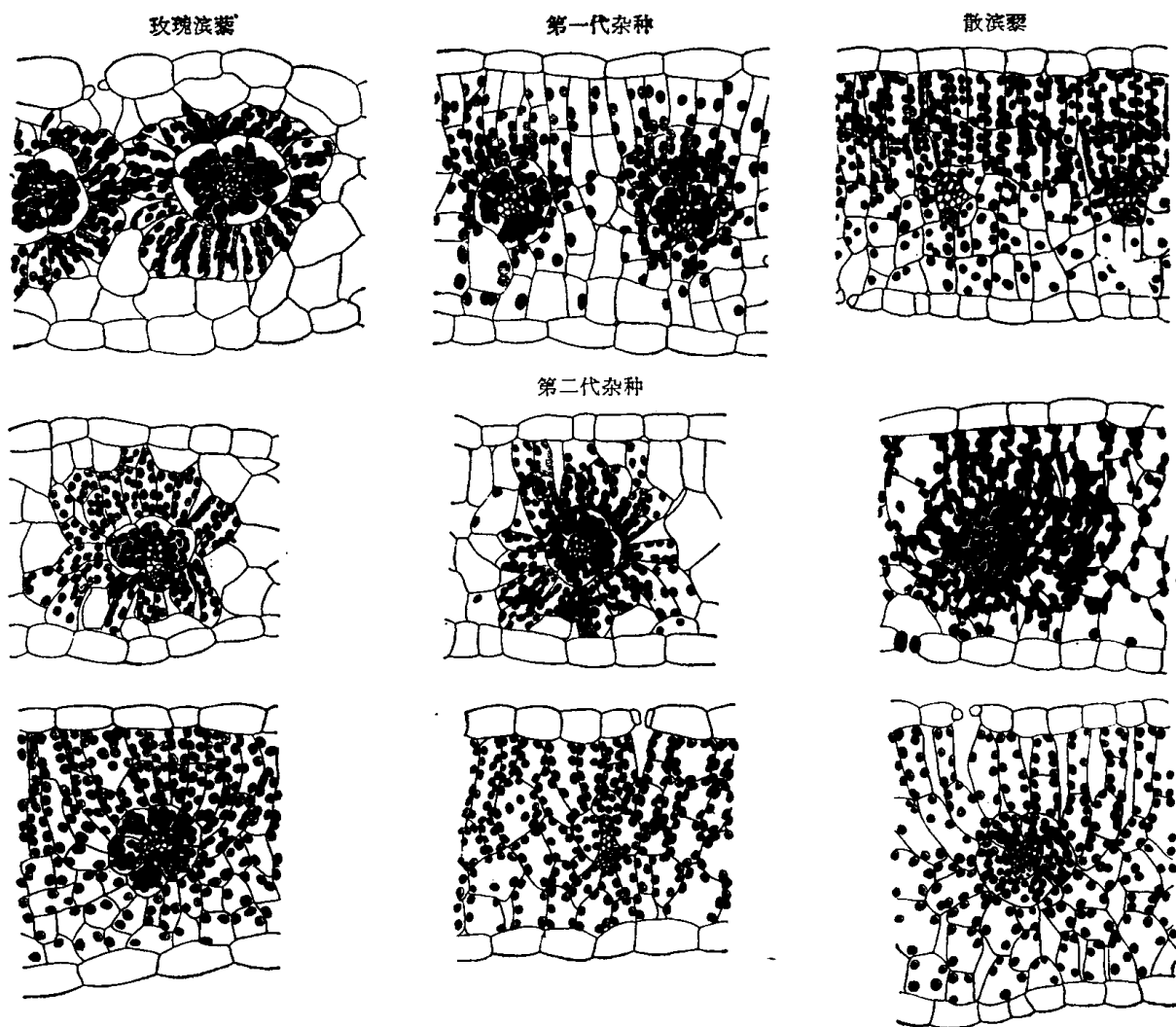


图 9 玫瑰滨藜和散滨藜以及这两种植物杂交后所得杂种的叶子横切面的解剖。
第一代杂种叶子的解剖具有两个亲本结构典型的特点。第二代杂种的解剖则各株植物变化很大。有一些像四碳的亲本玫瑰滨藜,具有明显的叶肉细胞和维管束鞘细胞。
另外一些则像具有三碳光合途径的亲本散滨藜一样,叶子没有特化的结构。

有几个第二代杂种无论在叶子的解剖上还是在生化特点上都与其四碳的亲本相似。人们可以预期杂种也会具有一个能起作用的光合作用的四碳系统。在目前已研究过的数百株这样的植物中,还没有这种情况。反之,所有的杂种的光合速率都是很相近的。没有发现有一株植物具有完整的四碳途径。我们的结果说明有效的两个环的光合作用不仅需要必需的组分,而且它们还要配合好。所以尽管在决定四碳光合作用的每一组分的遗传方面只牵涉到少数的基因,但要使叶子的解剖结构与生化

特性完全协调的这种要求，使得把一种途径引入到原来没有它的植物中去是不可能的。根据四碳途径曾经独立地出现过多次的证据，我们的结果大概也反映了自然的过程和人在实验室中控制遗传的努力之间在规模上的巨大差别。经历了数千年数万年甚至数百万年的有性繁殖，会不断地使遗传物质发生新的和独特的组合。毫不奇怪，四碳途径在自然界中会出现多次，而通过植物育种的实验要达到这一点则不可能，或至少是极端困难(图10)。

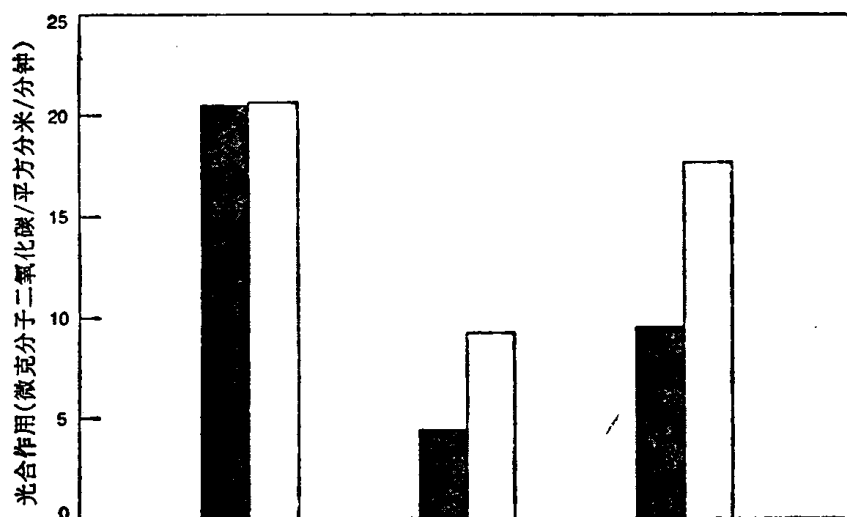


图 10 空气试验证明高效率的四碳光合作用的遗传是复杂的，将近缘的三碳植物与四碳植物杂交并未获得成功。各对长方形柱代表在正常空气中(黑色)和氧含量降低的空气中(白色)玫瑰滨藜、第一代杂种和散滨藜的光合作用。氧气抑制三碳植物和杂种第一代的光合作用，但不抑制四碳植物的光合作用。

我们认为，在利用四碳途径方面有一种人类可以自由运用的方法，这种方法要比向没有这种途径的植物中引入这种途径容易得多。玉米、甘蔗、高粱和某些牧草已经具有这种光合途径。为了农业生产的目的，可以将某些野生的四碳植物与农业上有用的栽培种相互杂交。谷粒苋(grain amaranth)曾经是早期的中美洲印第安人的主要栽培作物，这是一个四碳种的例子，可能用它来进行育种以产生有用的谷物，用作动物的饲料或补充面粉的供应。

至于现有的四碳的作物种，一个重要的问题就是利用它们的途径。根据我们就野生植物如 *Tidestromia* 或滨藜属的两个种所进行的研究，我们深信这种机理是对于炎热而又干燥的环境的适应。它特别会使生长期间在高温下光合作用的效率提高和有效地利用水分的潜力提高。现在的农业实践充分利用这种潜力了吗？我们认为大概没有。植物育种研究和农业实践的的目的是在最适条件下获得可能的最高的单产。虽然对于肥沃的土地这一目的可能实现，但是在边区，例如象水源太贵或不多，因而限制了可耕地面积的地区，这一目的是值得怀疑的。

栽培的四碳植物，由于其特别的属性，很可能被证明在这样的地区是理想的作物，假设要改进农业实践去开发这些地区的潜力的话。甚至在干旱地区水分的利用