

中国科学院植物研究所编辑

植物学集刊

第七集

BOTANICAL RESEARCH

CONTRIBUTIONS FROM THE INSTITUTE OF BOTANY

ACADEMIA SINICA

No. 7

科学出版社

SCIENCE PRESS

1994

(京)新登字 092 号

《植物学集刊》编辑委员会

主 编:谭克辉

副主编:路荣昭 叶和春 常怀礼

编 委:(按姓氏笔划为序):

马忠武 王金亭 孙湘君 陈家瑞 李 钰 杜千有

陆文樑 林忠平 施定基 徐民生 梁寅初 童 哲

编 辑:常怀礼

BOTANICAL RESEARCH

Editorial Board

Editor-in-Chief: Tan Kehui

Vice Editores-in-Chief: Lu Rongzhao, Ye Hechun and Chang Huaili

Members of Editorial Board: Ma Zhongwu, Wang Jinting, Sun Xiangjun,

Chen Jiarui, Li Yu, Du Qianyou, Lu Wengliang, Lin Zhongping,

Shi Dingji, Xu Minsheng, Liang Yinchu and Tong Zhe

Scientific Editor: Chang Huaili

植 物 学 集 刊

第7集

Botanical Research

No. 7

中国科学院植物研究所编辑

(北京西外大街141号 邮政编码:100044)

*

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

北京市朝阳区大地印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1994年5月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1994年5月第一次印刷 印张: 23½ 插页: 8

印数: 1—750

字数: 543 000

ISBN 7-03-004045-7/Q·487

定价: 28.70 元

科技新书目: 314-075

植物学集刊 第七集

目 录

综 述 与 专 论

- 一些高等植物功能叶光合器的结构和功能..... 左宝玉 匡廷云 朱保本 (1)
植物春化作用及其相关过程的分子生物学研究进展 种 康 谭克辉 (21)
生产植物次生代谢产物的新途径——Ri 质粒转化发根的离体培养.....
..... 秦明波 李国珍 叶和春 李国凤 (29)
红豆杉科植物的雌性生殖器官的结构及其系统位置的商榷
..... 王海洋 胡玉熹 王伏雄 (42)
蛋白质的酶解及化学降解 石皖阳 (48)
大气二氧化碳浓度对植物营养器官和生殖器官形态结构的影响 ... 林金星 胡玉熹 (60)
世界植被制图简史和植被图图类 孙世洲 (69)
被子植物精细胞分离及其生物学研究进展 严志坚 唐佩华 (97)

研 究 报 告

- 河南省的兰科植物 郎楷永 卢炯林 (111)
中国几个新记录藓类植物属的讨论 吴鹏程 (132)
内蒙古额济纳旗的胡杨林及其保护和合理利用..... 孔令韶 黄银晓 林舜华 (139)
小麦抗寒力诱导过程中特异性蛋白质的合成..... 潘 杰 简令成 钱迎倩 (144)
红豆草悬浮细胞的超低温保存及恢复后的某些特性..... 路铁刚 王兴安 孙敬三 (158)
谷子不同类型愈伤组织的筛选、调控及其特性 路铁刚 王兴安 孙敬三 (165)
外源激素作用下伊贝母培养细胞中微管蛋白及微管骨架系统的变化
..... 麻 密 徐子勤 孙敬三 林忠平 (171)
棉花花斑叶叶绿体的超微结构 张金发 刘金兰 孙济中 左宝玉 (176)
多变鱼腥藻 (*Anabaena variabilis*) 完整与解离藻胆体荧光激发光谱的比较研究
..... 路荣昭 H. Ts. 穆萨耶夫 A. Yu. 波利索夫 (181)
固定化对盐藻光产甘油和光合作用的影响
..... 施定基 彭长连 杨立新 林植芳 孙谷畴 (188)
菠菜叶绿体光系统 II 反应中心 D₁/D₂/Cyt b-559 的 CD 光谱
..... 唐崇钦 于振宝 彭德川 匡廷云 李崇慈 汤佩松 沈子威 公衍道 (195)
光系统 II 捕光叶绿素 a/b-蛋白质复合体的分离及光谱特性的研究
..... 许春辉 赵福洪 王可玢 杨丹慧 戴云玲 (202)
杂交水稻威优 64 及其亲本光谱特性的比较 张其德 娄世庆 卢从明 匡廷云 (209)
渗透调节对大麦幼苗生长和一些酶活性的影响 梁 峥 赵 原 汤 岚 (217)

氮素营养对初花期黄瓜植物光合作用原初过程光能转化效率的影响	李良壁 孟小雄 吴兆明 周佩珍 (224)
Ca^{2+} 对叶绿体两个光系统间激发能分配调节的影响	唐崇钦 彭德川 娄世庆 匡廷云 (230)
高温胁迫对小麦叶片叶绿素 a 荧光动力学的影响	林世青 徐 黎 温晓刚 张其德 匡廷云 (238)
外源 Ca^{2+} 处理对黄瓜子叶衰老过程中叶绿素蛋白复合体及叶绿体超显微结构的影响	种 康 敬兰花 杨成德 谭克辉 (242)
缺硼对黄瓜根分生组织细胞的生理损害作用	周世恭 (248)
猕猴桃生理成熟期乙烯释放、多聚半乳糖醛酸酶活性与果实变软的关系	魏玉凝 李耀东 侯林林 宋艳茹 (254)
湖北光敏核不育水稻花药的同工酶及细胞化学研究	赵玉锦 李宪章 邵莉楣 王 台 童 哲 (262)
黄瓜自体嫁接组合形成过程中过氧化物酶、酯酶同工酶的变化	肖桂山 杨世杰 常怀礼 (269)
含钨重组液对钼铁蛋白金属原子簇体外重组的影响	黄巨富 骆爱玲 胡长征 王继伟 林永齐 董兴初 陈玉华 李佳格 (278)
油菜种子的含油量与超干处理效果的关系	程红焱 郑光华 陶嘉龄 傅寿仲 (287)
回湿预处理防护超低温含水量花生种子吸胀损伤的效果	林 坚 郑光华 张庆昌 (294)
甜高粱茎秆特性的研究	黎大爵 (299)
田菁种子粉的挥发性成分	吴莉莉 佟绍华 (304)
田菁种子粉的利用	吴莉莉 佟绍华 (307)
池杉叶的精油成分	兰 兰 马忠武 何关福 徐植灵 潘炯光 (312)
糙香茅干茎叶精油成分	何关福 马忠武 徐植灵 潘炯光 (317)
不同时期山里红叶中黄酮类化合物含量的变化	郭梦茹 崔 禾 谢玉如 戴伦凯 (321)

研 究 简 报

多变鱼腥藻(<i>Anabaena variabilis</i>)完整与解离藻胆体的吸收光谱比较研究	路荣昭 H. Ts. 穆萨耶夫 A. Yu. 波利索夫 (327)
固定化对发菜泌铵和谷氨酰胺合成酶活性的影响	施定基 吴晓强 郝 昀 邱泽生 (330)
氯化铈(CeCl_3)对石刁柏和枸杞组培苗根和芽形成的诱导作用	储钟稀 金 熙 宋林怡 牟梦华 顾淑荣 (335)
钛对小麦叶片叶绿素荧光动力学的影响	徐 黎 林世青 温晓刚 汤锡珂 匡廷云 (339)
冬小麦春化过程中 6-磷酸葡萄糖脱氢酶活性变化的研究	徐 继 张玉竹 谭克辉 (344)

会 议 简 讯

赴美国参加植物光形态建成国际会议的汇报	童 哲 (349)
第十二届国际植物有性生殖大会暨第一届国际植物有性生殖研究协会会员大会简介	唐佩华 (353)

其 他

中国科学院植物研究所 1991 — 1992 年部分获奖成果简介 高 岚 (363)

一些高等植物功能叶光合器的结构和功能

左宝玉 匡廷云

(中国科学院植物研究所, 北京 100044)

朱保本

(河南省农业科学院农业经济区划研究所, 郑州 450002)

摘 要

本文是一篇论及一些单、双子叶重要经济植物(如小麦、大麦、玉米、甘蔗、大豆和莱阳梨等)功能叶光合器结构和功能的综述。这些植物不同层次叶片的叶肉细胞、叶绿体和光合类囊体膜的结构、组分、功能及籽粒形成、光合产物的运转和产量的形成均有随叶位不同而异及至功能叶达到最佳的规律性变化。全文包含 8 部分内容:(1)功能叶叶肉细胞的显微结构特征;(2)功能叶叶绿体的超微结构;(3)功能叶叶绿体类囊体膜的超分子结构;(4)功能叶的叶绿素含量及 Chl a/b 比值;(5)功能叶叶绿体的捕光色素蛋白复合物;(6)功能叶的光合作用效率;(7)功能叶光合产物的积累、运转与籽粒形成和产量的关系;(8)小结及应用前景。

关键词 超微和超分子结构;功能叶;叶肉细胞环数;叶绿体类囊体膜;叶绿素;LHCP;光合效率

30 年代初,前苏联的柴伦斯基定律在组织水平上揭示出植物体不同层次叶片中的叶脉总长度、表皮角质层及气孔数均有随叶位升高而趋增加的变化规律。

50 年代末,我国段续川教授(1959)革新了植物细胞的分离制片术后,于 60 年代初该实验室便在细胞水平上,首次观察到小麦、偃麦草、黑麦、玉米、高粱等禾本科植物叶片的叶肉细胞均具有峰、谷、腰、环的形态结构特征(段续川等,1962、1965、1966;许霖庆,1963)。这一发现揭示了禾谷类作物叶肉细胞的共同性和各自的独特性,以及叶肉细胞个体发育的近因和系统发育的远缘。特别有意义的是,此后,我们在小麦植株的个体发育过程中对不同层次叶片进行显微结构的研究时,首次发现了小麦叶片的表皮细胞,特别是叶肉细胞的环数有随叶位升高而趋复杂、增多至旗叶时达到顶峰的变化规律(段续川等,1963c)^①。两年后,日本长南信雄(1965)在小麦“有臂状”栅栏细胞的研究一文中,报道了类似的变化规律。

本文于 1992 年 5 月 26 日收到。

① 段续川、许霖庆、左宝玉、洪维康,1963c,小麦叶片细胞的研究 V. 小麦植株整个生育期各叶片的细胞学观察(摘要),中国植物学会三十周年年会论文摘要汇编,中国植物学会主编,168—169。

70年代,这一研究已从叶肉细胞的显微结构(段续川等,1974)进入到叶绿体的超微结构及其光合功能(左宝玉等,1974)的研究。

至80年代又深入到叶绿体光合膜的超分子结构及主要多肽组分的研究(左宝玉等,1986、1989)。这一系统研究,进一步发现了小麦的旗叶和玉米果穗叶——功能叶的叶肉细胞环数,叶绿体的光合膜系及其镶嵌在类囊体膜上的各种功能蛋白微粒的密度和相应的多肽组分均较其他低叶位叶片的多和复杂。这便为多年来农学和植物生理学的研究所证明的:“植物体95%以上的干物质是由光合作用提供”而“小麦一生中的物质积累特点是在后三分之一的时间内积累的干物质要占积累总量的80—90%(王怀智等,1962),而“旗叶又约占该积累总量的一半(罗春梅,1964)”。说明“拔节后的叶片,尤其是旗叶的同化能力最强(张邦恕,1959)”等,提供了显微、超微、超分子结构和功能方面的理论依据。

相继,国内外研究者们还以小麦(Chonan,1965;长南信雄,1965;凌启鸿等,1965)、大麦(Qualset等,1965;Sagher等,1968;李小云等,1984)、水稻(沈巩懋,1959;长南信雄,1967;凌启鸿,1982;张金渝等,1986)、玉米(董存吉,1964;Moss等,1965;Eastin,1969;Wolf等,1972;Egharezba,1976;鲍巨松,1978;Cantrell等,1981;Rama等,1979;Murthy等,1979;朱献玳等,1980;赵可夫,1981;郑丕尧等,1985;王群瑛等,1986、1988;左宝玉等,1987、1989)、甘蔗(卢川北,1982;周可涌等,1983、1984)、大豆(陈铨荣,1963;Kunura,1969;Bowes等,1970;小島陸男,1972;贺观钦等,1983;徐克章等,1984;苗以农等,1987、1988)、油菜(徐义俊,1983)、棉花(潘学标等,1988;Constable,1980)及莱阳茡梨(苗德全等,1991)等为材料,从各个不同的角度对不同层次叶片进行了显微、超微和超分子结构,叶绿素含量、多肽组分,光合功能与同化产物的积累、分配和产量关系等进行了研究,他们先后在各级水平上证实了我们在小麦、玉米等叶片中发现的规律性变化具有普遍性。即无论单子叶还是双子叶植物的不同叶位叶片中,其光合器的结构和功能是不相同的。其中,最富有意义的是发现它们具有共同的特征:(1)功能叶的着生部位不同,但均邻近结果实的部位;(2)功能叶光合器的结构和功能等均优于其他部位的叶片。现重点分述于下:

一、功能叶叶肉细胞的显微结构特征

1. 禾谷类植物叶肉细胞的形态特征

过去,不少学者以小麦及禾本科的其他植物为材料,用徒手或石蜡切片进行研究,他们对小麦叶肉细胞形态及排列,至少就有三种不同的描述:(1)靠近上、下表皮的一层细胞,象双子叶植物的圆筒形的栅栏细胞,叶子中间的细胞是不规则的(Percival,1921;Esau,1953;木原均,1954;金善宝等,1961);(2)叶肉细胞很整齐一致(Hayward,1938)呈正六边形有些扁平,有些是不规则的(Куперман,1953);(3)形状宛如栅栏状组织,它们的形状不规则,分布也无规律(Носатовский,1950)。

上述对叶肉细胞的不一致看法,直到60年代初我们从不同层次叶片中观察到各种类型完整、立体形态的叶肉细胞后才得以澄清。如小麦的第一叶,大多数是单环,第二、三叶绝大多数是2—3环;而旗叶,不仅环数可达14环以上,有的还具多环而又分枝,但没有单环的叶肉细胞。同时,经广泛研究后,才了解到禾谷类叶片的叶肉细胞均具有大同小异的

峰、谷、腰、环的基本形态特征(许霖庆,1963)^①。

2. 禾谷类植物功能叶叶肉细胞峰、谷、腰、环的形态特征及其分布

叶肉细胞的峰、谷、腰、环是段续川(1962)命名的。以小麦为例,一个多环的叶肉细胞从外形看,似多个分细胞并排的复合体(图1),即把每个分细胞称为“环”,环与环之间交界的凹陷处叫“谷”,谷与谷之间的连通处叫“腰”。后来,日本长南信雄把“环”叫做“臂”或“腕”。

我们通过对不同层次叶片的细胞学观察,发现这些形态特征还随品种不同而异,如玉米的叶肉细胞,峰较平,谷较浅;而大麦则与小麦的很接近等。然而,它们却具有一个共同的特点,那就是它们的叶肉细胞环数分布均随叶位升高而增多,至功能叶达到顶峰的变化规律。例如小麦的功能叶——旗叶,位居小麦主茎顶端的麦穗下部,其叶肉细胞有的可达16环以上,有的多环且向不同方向分枝。经几千个视野、二万多个细胞统计后,我们发现旗叶中四环以上的叶肉细胞占77%,而低位叶(7叶以下)却是三环以

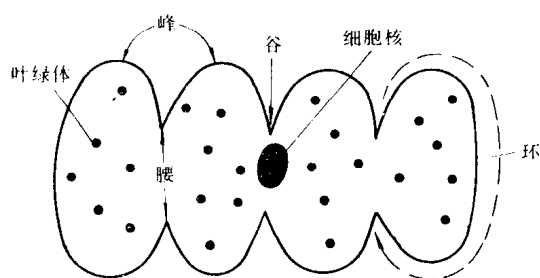


图1 小麦叶片的四环叶肉细胞示意图

Fig. 1 A 4-links mesophyll cell of the leaf from wheat

下的叶肉细胞占80%(段续川等,1974;左宝玉等,1978)。

大麦(郑丕尧等,1984)与小麦类同。而玉米的功能叶却是叶位居中的果穗叶,其次是果穗叶以上和以下的各叶片。果穗叶中四环以上的叶肉细胞比例最高(44%),向下、向上各叶位叶的均下降(27—36%),而1—3环的叶肉细胞比例恰相反。即果穗叶中1—3环的叶肉细胞比例最低,向上、向下各叶位叶均较高。同时,单从叶肉细胞最高环数看,第3叶的一般在9环以下,而果穗叶均达14环,第7和第9叶与倒2叶变化介于两者之间(王群英等,1986)。这与郑丕尧等(1981)的研究结果——玉米中部叶片的叶肉细胞小于上部和下部的结论相吻合,即细胞环数增多时,其体积变小,表面积及细胞间隙增大以利于提高光合功能。因为光合强度与叶肉细胞大小成反比(EL-Sharkawy等,1965; Wilson, 1967)。同时,证实了Haberland(1928)早已提出的两个规律——“使曝光的表面积最大限度地发育及最迅速地运送光合作用原料和产物”。

3. 双子叶植物功能叶叶肉细胞的形态结构

双子叶植物的叶片叶肉细胞由栅栏和海绵细胞组成。只是叶肉细胞无峰、谷、腰、环的形态特征,即通常为椭圆形(栅栏细胞)和圆形(海绵细胞),但也随叶位不同而变化,且叶片厚度与栅栏组织厚度呈高度相关。如徐克章等(1984)对“哈79-9440”、“78-2”和“黑农8号”三个大豆品种的不同节位叶片的叶肉细胞的研究结果表明:在大豆植株个体发

① 许霖庆,1963,水稻、玉米、高粱、大麦、黑麦、小麦等作物叶片细胞的初步研究(摘要),中国植物学会三十周年年会论文摘要汇编,中国植物学会主编,169—170。

育中主茎上共生长 16—17 节叶片,其栅栏细胞层数随节位的不同而明显地出现差异,即 3 种大豆初生叶的栅栏组织细胞为 3 层或 4 层;1—3 节位的叶片及“哈 79-9440”、“78-2”两品种,第 11—12 节位的叶片栅栏组织细胞为 3 层或部分地出现 3 层;其他节位叶片栅栏细胞均为 2 层。

这一差异变化特征与 Lugg 等(1979)和苗以农等(1982)分别报道的大豆比叶重在初花期高,盛花期至结荚期下降,鼓粒期又有增高的趋势,以及 Dornhoff 等(1970、1976)曾观察到鼓粒期叶片光合作用速率高,其比叶重也较大和徐克章等(1983)观察到大豆初花期和鼓粒期的光合速率较高,其叶片也厚,栅栏组织厚度、细胞数目、细胞层数均相应地增加密切相关。

此外,介于栅栏与海绵细胞之间还有一层厚度约 12—16 μm 的特殊细胞——平脉细胞。它具有发达的侧臂,细胞间靠侧壁相互连接成网状与叶脉平行并与叶脉韧皮部相结,十分有利于栅栏与海绵组织的气体交换和光合产物水平运输到韧皮部且有贮藏光合产物的功能(Fishor, 1970)。从平脉细胞的液泡和维管束鞘细胞中还存在着 27kD 和 29kD 的多肽(糖基多肽),证实大豆平脉细胞在物质转运中的独特作用及在大豆鼓粒期有关的氮贮藏的空间区隔化作用(Franceschi, 1983)。

二、功能叶叶绿体的超微结构

1. 基粒类囊体膜垛叠的超微结构

在原核生物如蓝绿藻的细胞中,光合器的超微结构是以单一的膜片层分散地分布于藻体之中。高等植物的叶绿体却有垛叠膜区(基粒)和非垛叠膜区(基质片层)的分化(图 2)。表明光合类囊体膜的垛叠是生物膜中独特的膜结构,即基粒的出现是光合器进化的一个极其重大的标志,具有更高的光能转化效率。研究结果表明,在不同的高等植物中,叶绿体的超微结构发育是不同的(左宝玉等,1980、1981、1991、1992)^{①②③}。成熟叶绿体的类囊体膜垛叠程度也不相同(Anderson, 1981)。而且即使在同一种植物中,不同层次叶片内叶绿体的超微结构也存在着差异。如:(1)小麦旗叶的基粒类囊体膜的垛叠程度远比低叶位的高。以旗叶与第 5 叶相比,最大的基粒垛,旗叶的可达约 45 片类囊体膜,而第 5 叶的最多才 16 片类囊体膜。经统计,以分布图的高峰与高峰曲线相比,旗叶的 13—17 片类囊体膜组成的基粒垛占约 11%;而第 5 叶的则是由 4—5 片组成的占约 12%(左宝玉等, 1978)。(2)玉米与小麦不同,它是以叶位居中的果穗叶位最多,依次是顶生叶,果穗以下的下位叶。具体表现在:果穗叶的叶绿体中,基粒类囊体膜垛叠程度最高、基质较浓、基质类囊体膜较短、以及维管束鞘细胞叶绿体内的淀粉粒等较多(左宝玉等,1987、1988^④)。一年

① 左宝玉、周佩珍、段续川,1980,阴生和阳生大豆品种叶片的显微和超微结构比较,全国植物细胞超微结构论文摘要汇编,中国植物学会主编。

② 左宝玉、段续川,1980,高产与低产小麦品种光合膜的超微结构,全国植物细胞超微结构论文摘要汇编,中国植物学会主编。

③ 左宝玉、段续川,1980,缺 Chl b 大麦突变种光合膜与籽粒,全国植物细胞超微结构学术会论文摘要汇编,中国植物学会主编。

④ 左宝玉、王唯贤、蔡华珍、高乃琴,1988,玉米不同播种方式对 MC 环数、叶绿体类囊体膜的超微结构与叶绿素含量的影响及其与产量的关系,中国植物学会五十五周年年会论文摘要汇编,中国植物学会主编,567。

后,王群瑛等(1988)以玉米果穗叶,倒2叶及下部第3叶为材料,观察并统计了叶绿体的基粒类囊体膜,以果穗叶的基粒类囊体膜垛叠程度最高,依次是上部倒2叶和下部第5叶的结果,验证了我们对这一变化趋势的发现。(3)莱阳茡梨叶片叶绿体的基粒类囊体膜垛叠程度,若以超过20片类囊体膜垛成的基粒垛统计,是果成枝叶叶片叶绿体的为最多,依次是果台枝叶、长枝叶、中枝叶,而短枝叶为零。若从16片类囊体膜以下的基粒垛统计情况看,与上述玉米中出现的变化规律恰好相反,即营养枝短枝叶的最多,依次是中枝叶、长枝叶、果台枝叶,而果成枝叶的最少。同时,基质类囊体膜的长度与其垛叠程度成反比(苗德全等,1991)。(4)甘蔗叶片叶绿体的超微结构也随叶位升高而趋复杂。明显的变化是基粒类囊体膜的垛叠程度同样是低叶位到高叶位而渐增多(卢川北,1982)。

以上4种植物叶片中叶绿体的超微结构随叶位不同而出现的差异变化有一个共同的特点,即无论是生长在麦秆顶端的小麦旗叶,或叶位居中的玉米果穗叶,还是叶位靠近梨果实的果成枝叶和果台枝叶,其功能叶的叶位均最邻近结果实的部位。而其基粒类囊体膜的垛叠程度均以该部位功能叶叶绿体的为最高。这对论证功能叶高光效特别有意义。因为:(1)光合作用中对光能的吸收、传递、分配和转化均是在具有一定分子排列的类囊体膜上进行的,其膜上嵌载有捕获光能并转换成化学能的色素蛋白、电子传递体和酶(Stachelin, 1976; Anderson, 1980; Cox, 1981; Simpson, 1986, 1989)。(2)叶绿体在饱和光强时的光合能力将取决于类囊体膜的垛叠程度(Anderson, 1981)。(3)基粒类囊体膜的垛叠程度又与叶绿体内的叶绿素总含量密切相关(Anderson, 1973),即意味着捕获光能的装置高度地密集,从而能更有效地吸收光量子,提高光能的转化效率。(4)基粒类囊体膜的垛叠可能的另一功能,即它往往是酶的排列支架(拉宾诺维奇等,1973),使其容易接近底物分子,控制中间产物从一个酶到另一个酶,并使最终产物容易移走,它们提供了一个长的代谢传递带,并能高效地利用吸收的光量子,在光合作用中用于化学能的贮存,使其积累更多的有机物以增加籽粒的干物质量。

2. 基质类囊体膜的超微结构

植物光合作用中牵涉两个光反应,即与放氧有关的光系统Ⅱ(PSⅡ),及与其高还原能力的形成有关的光系统Ⅰ(PSⅠ)。多数学者的研究(Arntzen等,1969;Sane等,1970;Park等,1971;Ojakian等,1974;Stachelin, 1976, 1977;Armond, 1977)证明:PSⅡ活性主要集中在基粒类囊体膜区,但基质类囊体膜区也具有一定量的PSⅡ活性,即从结构和功能上已经证实,基质膜区的PSⅡ活性约占20—25%(Arnten, 1976;Armond, 1977)。

在上述三种植物高光效功能叶叶片的叶绿体中,另一个引人注目的共同特点是:当基粒类囊体膜垛叠程度高时,其基质类囊体膜较短。该超微结构的差异特征,与Melis(1984)给阴生和阳生植物分别照射和不照射远红光后,其叶绿体内出现的结构特征差异非常类似。根据他们的实验结果和分析,这与叶绿体中PSⅡ和PSⅠ反应中心的相对量有关,即似乎PSⅡ与PSⅠ反应中心的相对量与基粒和基质类囊体膜形成的程度相平行。推测将有可能决定激发能传递到PSⅡ和PSⅠ反应中心之间的均衡分配,有利于光合作用光能的吸收、分配和转化。

三、功能叶光合膜的超分子结构

超分子结构,是指镶嵌在生物体的细胞中各双层脂膜上大小、密度、分布和构象等均不相同的各类型具有专有成分和专一生理功能的蛋白微粒结构。在通常情况下,光合膜与一般生物膜一样,其膜蛋白嵌于双层脂膜中有四种排列方式:(1)横跨双层脂膜;(2)一端嵌入膜中,另一端露出膜的外表面;(3)全部包埋在膜的疏水区;(4)仅附着在膜的表面(左宝玉等,1981、1985;匡廷云等,1978、1980、1982、1992)^①。因此,一旦经冰冻撕裂和冰冻蚀刻后,沿着膜的疏水相劈开,在电镜下,一般生物膜便能呈现出四个面 EF、PF、ES 和 PS,其 P、E、F、S 专门术语的依据是,所有的生物膜都是由两个小面组成,即一个原生质小面(P)和一个外质小面(E),而每个小面又有一个撕裂面(F)和一个真正的表面(S)。从而把 EF 和 PF 命名为撕裂面,把 PS 和 ES 命名为表面。而光合膜因有垛叠(stack)和非垛叠(unstack)膜区之分,即用小 s 和小 u 代表垛叠和非垛叠膜区,则能揭示出 EF_s、PF_s、EF_u、PF_u、ES_s、PS_s、ES_u 和 PS_u 八个膜小面(Branton 1974;Branton 等,1975)(图 2)。

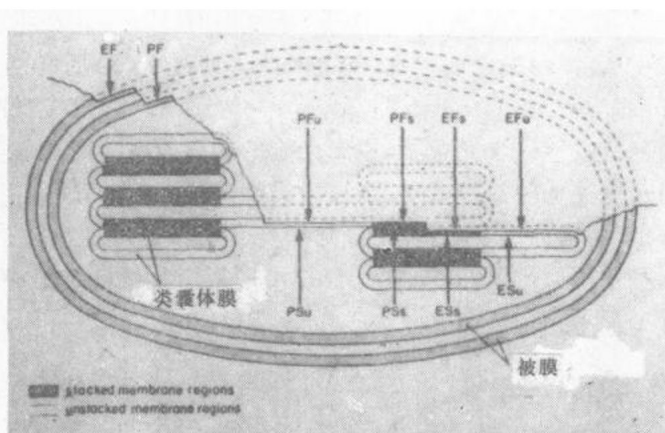


图 2 叶绿体类囊体膜冰冻撕裂及冰冻蚀刻后显示的超分子结构术语图解

(■ 垛叠膜区; --- 非垛叠膜区)

Fig. 2 Diagram illustrating the freeze-fracture and freeze-etch nomenclature of chloroplast membranes used here, which is based on the general freeze-etch nomenclature proposed by Branton et al. (1975).

(■ stacked membrane regions; --- unstacked membrane regions)

被膜 envelope membranes; 类囊体膜 thylakoid membranes

现采用的新术语与早先采用的叶绿体专门术语(A、B、C 和 D)是相关的。二者对应关系如下: Bs→EF_s, Bu→EF_u, Cs→PF_s, Cu→PF_u, Au→PS_u, As→PS_s, Du→ES_u, Ds→ES_s。由于八个膜小面上呈现的超分子结构,不仅微粒大小、密度、分布和构像均不相同(图 3),而且各自均具有进行生化反应的功能组分。因此,结合电脑的特定测、计程序和分

① 匡廷云、彭德川、陈志强、唐崇钦、林世青、许春辉、姜世庆、李桐柱、于振宝、张其德、左宝玉、汤佩松,1992,叶绿体类囊体膜脂及叶绿素蛋白结构与功能的研究,全国光合作用机理与生理学术讨论会论文汇编,中国植物生理学会光合作用专业委员会主编,12-15。

析后,便可在超分子水平上得出定性和定量的比较研究结果。这些已在我们的实验中获得了有意义的结果。如:(1) Warigal 小麦的旗叶比第一叶叶绿体类囊体膜内的功能蛋白微粒密度大。即 PFs 面上的比第一叶的多约 22%、EFs 面上的多约 15%、PFu 面上的多约 5%及 EFu 面上的多约 28%(左宝玉等,1986)。(2) 农大 139 小麦种子经不同时间(45 天、55 天和 65 天)的低温诱导后,其小麦植株主茎上生长的旗叶叶绿体类囊体膜内的功能蛋白微粒密度,也均较第一叶的大,如 PFs 面微粒比第一叶的增加 20%;EFs 面上的增加 15%等(左宝玉等,1989)(图 4)。(3) 玉米果穗叶比顶生叶和第 5 叶叶绿体类囊体膜的四个内撕裂膜小面上的功能蛋白微粒均多。经测计,平均果穗叶的 EFs 面颗粒比顶生叶的多约 19%,比第 5 叶的多约 38%,PFs 面颗粒比顶生叶的多约 20%等,比第 5 叶的多约 26%,EFu 面颗粒比顶生叶的多约 25%,比第 5 叶的多约 37%等(左宝玉等,1989)。

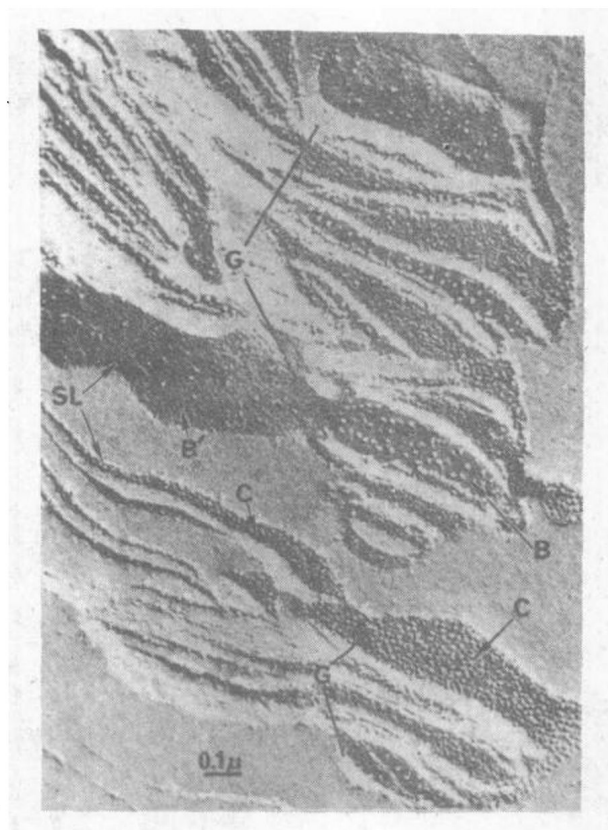


图 3 示叶绿体类囊体膜的超分子结构

Fig. 3 Showing the freeze fracture ultrastructure of chloroplast thylakoid membranes

G ——基粒(grana); SL ——基质片层(stroma lamella); B —— EFs 面(face); C —— PFs 面(face); B' —— EFu 面(face)。

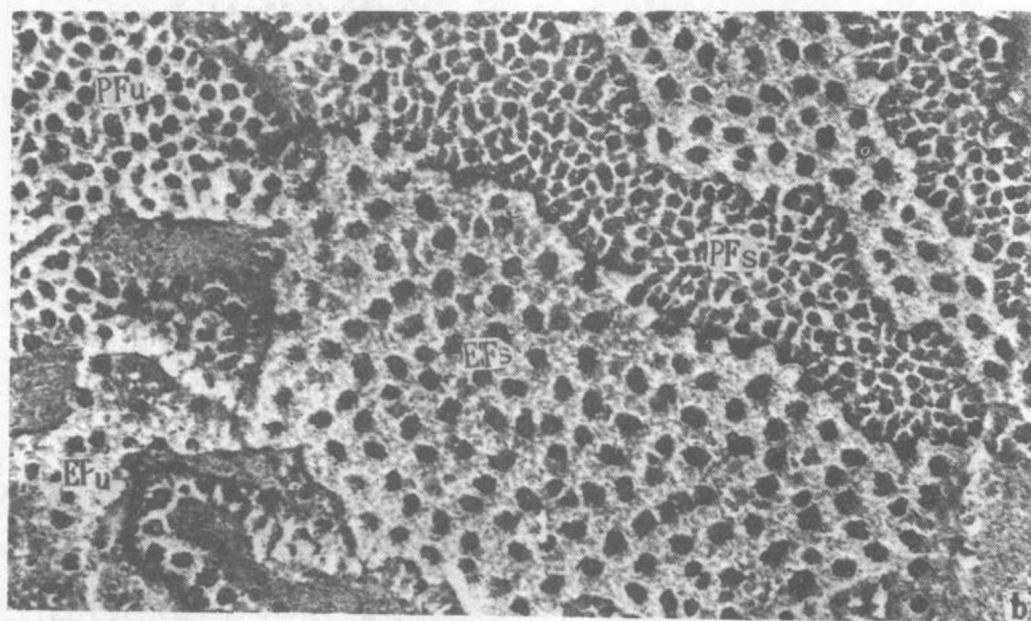
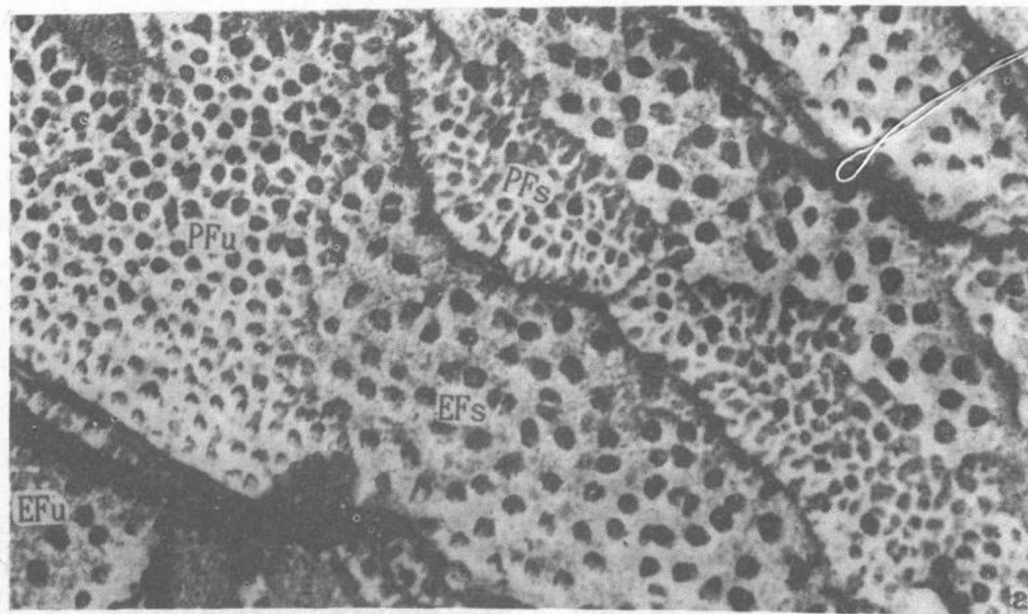


图 4 农大 139 小麦低温诱导 55 天的第一叶(a)和旗叶(b)的超分子结构图像($\times 200\ 000$)

Fig. 4 Freeze-fracture ultrastructure comparison of the thylakoids from first leaf(a) and flag leaf (b) of winter wheat [*T. aestivum* cv. "Nonda 139" vernalized at $0-4^{\circ}\text{C}$ for 55 days ($\times 200\ 000$)]

以上三组实验结果表明:高光效功能叶叶绿体类囊体膜四个内撕裂面上的超分子结

构较其他叶位叶片,特别是低叶位叶片的多(左宝玉等,1992)^①。这不仅反映了与上述超微结构的紧密相关性,而且对论证功能叶的高光合效率特别有意义。因为,根据单核基因突变体的冰冻撕裂电镜观察和特殊标记定位,结合免疫细胞化学和免疫凝胶电泳等的研究结果已经确定:EFs 面微粒主要包括捕光叶绿素蛋白复合物(LHC II)和光系统 II(PS II)反应中心(Armond 等,1977;Simpson 等,1977;Miller 等,1979;Wollman,1980);PFs 面微粒主要包括 LHC II(Simpson,1979);PFu 面的大微粒包括 LHC I 和 PS I 反应中心(Simpson,1983);EFu 面微粒可能代表位于基质类囊体膜区的 PS II,也许是 PSII β 中心(Staehelin,1976);一些 PFu 面的小微粒代表叶绿体的 CFo 内的多肽;一些小的 PFs、EFs 和 PFu 面微粒可能是细胞色素 b_6/f 复合物的成分(Olive 等,1986);ESs 面微粒包含放氧复合物(Staehelin 等,1986)等。

这便清楚地表明,上述高光效功能叶各撕裂膜面上的功能蛋白微粒密度增大,即意味着单位膜面上的 LHC I、LHC II、PS I 和 PS II 反应中心,CFo 及 Cyt/ b_6/f 等相应的功能成分增多而有利于功能叶捕获更多的光能,更有效地进行光化学反应而导致高光效产生以至提供更多的光合有机物用于充实籽粒和产量形成,从而为其高光效功能叶提供了超分子结构上的理论依据。

四、功能叶的叶绿素含量及 Chl a/b 比值

参与光合作用的色素包括叶绿素、类胡萝卜素和藻胆素。叶绿素有几种,他们的结构却不同,叶绿素 a 存在于大多数光生物中,它是这类生物进行光合作用的一种基本色素。叶绿素 b 是一种辅助色素,在光合作用中起着扩大吸收光谱的作用。叶绿素 b 吸收光时,该激发的分子把它的能量传递给叶绿素 a 分子,在光合作用过程中再转换成化学能,且 Chl a/b 比值对叶绿体的光合活性有重要意义。如 Chl a/b 比值减小时,叶绿体对 2,6-二氯酚靛酚还原能力增强,叶绿体的光合磷酸化活性增高,这种情况在弱光下特别明显。显然,叶绿素含量的多少及 Chl a/b 比值的高低,在某种程度上是直接关系到光合作用功能的强弱(周佩珍等,1964;梅镇安等,1965)。

经测定,着生于不同叶位的叶片中所存在的叶绿素含量及 Chl a/b 比值也彼此存在着差异,且都以功能叶的叶绿素含量为最高,而 Chl a/b 比值为最低。例如:(1)冬小麦旗叶的叶绿素含量($30.70\mu\text{g}/\text{mg}$ 鲜重)比第 5 叶($18.47\mu\text{g}/\text{mg}$ 鲜重)高约将近一倍。而旗叶的 Chl a/b 比值(2.67)却比第 5 叶的(2.91)低(左宝玉等,1978)。(2)玉米叶片的叶绿素含量,以生长在叶位居中的果穗叶为最高($3557.78\mu\text{g}/\text{g}$ 鲜重),依次是顶生叶($3443.65\mu\text{g}/\text{g}$ 鲜重)和第 5 叶($2267.61\mu\text{g}/\text{g}$ 鲜重)。但其 Chl a/b 比值却是果穗叶最低(2.765),顶生叶的(3.006)居中,低叶位的第 5 叶的最高(3.015)(左宝玉等,1987、1988)。该结果与前人(赵可夫,1981)的报道:“玉米各个叶片的叶绿素含量是不相同的,其中果穗叶的叶绿素含量为最高,果穗叶以上和以下叶位叶片中的叶绿素含量就依次减少,且果穗叶以上的比以下的相对地高”的结论相一致。后来,又在其他人的实验结果:“果穗叶的叶绿素含

^① 左宝玉、匡廷云,1992,叶绿体类囊体膜超分子结构与功能的研究,全国光合作用机理与生理学术讨论会论文汇编,中国植物学会主编,8-11。

量最高,果穗叶上部倒2叶的其次,下部第3叶的最低”的结果(王群瑛等,1988)中得到了验证。(3)大豆叶绿素含量平均为 $2.5\text{mg}/\text{dm}^2$,Chl a/b 比值为2.8左右,但大豆品种间存在明显的差异(Starne 等,1965),且也随叶位不同而产生变化(苗以农等,1987)。即他们测定了12个品种大豆叶片的叶绿素含量表明:大豆虽属阴生型植物,但主茎7—12节位叶片叶绿素含量较高,依次是3—4节位叶片叶绿素含量(约 $4.20\text{mg}/\text{dm}^2$),初生叶的($3.98\text{mg}/\text{dm}^2$)和上层13—14节位叶的(约 $3.86\text{mg}/\text{dm}^2$)的最少;而其Chl a/b 比值恰相反。值得注意的是在阳生型大豆品种的中部叶片中显示出阴生型的特征,即其7—12节位叶片的叶绿素含量较高,Chl a/b 比值较低。这不仅意味着叶绿素分子数量多,而且叶绿素b的相对含量也增多,能更充分地利用群体内的弱光和漫射光而有利于光合作用。(4)莱阳茡梨叶片的叶绿素含量,从总体上看,果枝上生长的叶片比营养枝上的叶片的叶绿素含量高,其具体差异趋势是:果成枝叶的叶绿素含量最高($6.61\text{mg}/\text{dm}^2$),依次是果台枝叶的($5.25\text{mg}/\text{dm}^2$),长枝叶的($4.95\text{mg}/\text{dm}^2$),中枝叶的($4.8\text{mg}/\text{dm}^2$)和短枝叶的($4.46\text{mg}/\text{dm}^2$)最少(苗德全等,1991)。该实验结果首次从双子叶木本植物的角度,证实了功能叶的叶绿素含量比其他远离果实部位的叶片的高(苗德全等,1991)。

因此,上述四种植物不同叶位叶片中功能叶的叶绿素含量高,Chl a/b 比值低。而且从这个角度论证了Anderson 等(1973)在研究极端阴生条件下生长的植物叶绿体的光化学活性及膜结构中,观察到叶绿体具有低的Chl a/b 比值的同时,具有相当大的基粒,但在这些叶绿体内的PS I 及PS II 活性与生长在正常条件下的叶绿体没有区别,而推断出了基粒的垛叠即意味着捕获光能的机构高度地密集使其更有效地收集光能。

五、功能叶的捕光色素蛋白复合物——LHCP

LHCP 占整个类囊体膜叶绿素蛋白复合物总量的50%左右。它在光能的吸收、传递、类囊体膜垛叠及激发能在两个光系统中的分配等方面具有重要的功能。

LHCP 是叶绿体中唯一含有叶绿素b的色素蛋白复合物(Thornber, 1975; Brown 等, 1975)。且Alberte 等(1972)早已在黄化刀豆连续光下转绿的实验中观察到,LHCP 在照光2小时后即开始出现,与此同时,才伴随有叶绿素b积累和基粒的形成Akoyunoglou(1974)和Davis(1976)等将黄化豌豆幼苗暴露于间歇光下转绿,没有基粒形成。用蛋白酶消化LHCP的多肽时,基粒离散成解垛叠型(Steinback, 1978, 1979; Mullet 和 Artzen, 1980, 1981)。倘若加入提纯的LHCP 又可使类囊体膜产生垛叠(Ryrie 等, 1980; McDonnell 等, 1980)。

我们(匡廷云等, 1978, 1979, 1980, 1982, 1987^①; 左宝玉等, 1979)在研究黄化小麦幼苗于间歇光下转绿以及阳离子对类囊体膜垛叠的影响时,发现发育不完善的类囊体膜缺乏LHCP,在体外即使在阳离子的作用下,也未发现有类囊体膜垛叠。因此,我们提出了一个观点:LHCP 是诱导类囊体膜垛叠的、带根本性的主导内因,而在类囊体膜中保持一定的阳离子浓度是诱导类囊体膜垛叠的重要因子。

① 匡廷云, 1987, 叶绿体膜的结构与功能及其调控, 植物生理学教学研究参考文集, 中国植物生理学会科普和教育委员会主编, 1—15。

80年代末,我们通过玉米植株个体发育中,不同层次叶片的超分子结构及 LHCP 动态变化的研究,又进一步发现,LHCP 的含量还随不同叶位而产生差异变化。有意义的是我们从中发现了果穗叶的 LHCP,无论是 25kD(LHCP II),还是 21kD(LHCP I)含量均比顶生叶的高(左宝玉等,1989)。这不仅验证了我们的上述结果——果穗叶的基粒类囊体膜比顶生叶的垛叠程度高,Chl a/b 比值比顶生叶的低,即叶绿素 b 含量高,且与果穗叶叶绿体光合膜内约含 80%的 LHCP II 的 PFs 面上的功能蛋白微粒密度较顶生叶的高约 28%的结果相吻合;而且对 Anderson(1973)等人的推论——基粒类囊体膜的垛叠即意味着捕获光能的机构——LHCP 高度地密集提供了论据。显然,更有意义的是从多肽组分上为果穗叶高光效及对籽粒形成和产量起作用最大提供了理论依据。

六、功能叶的光合效率

光合效率,是光合作用研究领域中的重要问题之一。它既涉及对机理的认识,也涉及对作物产量上限的估计。多数研究认为,光合作用在产量形成过程中起主导的作用(Stoy, 1965),光合速率与产量呈正相关(刘祚昌,1980;杜维广等,1982)。虽然对各种作物的光合速率已有不少研究证明,品种间存在着明显的差异(小島陸男等,1968;松田俊夫,1978;秋山侃等,1975;Dornicoff 等,1970;EL - Sharkawy 等,1965;Heichel 等,1969;Irvine, 1967),但也有人认为差异是不明显的(滕濂一马、津野幸人,1962),而且高产品种多数光合效率也高(小島陸男,1972;Evans,1970、1983),尤以功能叶的光合效率对产量作用最大(Yoshida,1972),如大麦、小麦籽粒碳水化合物有一半来自旗叶,包括叶鞘、穗下节间和穗的光合作用(Thorne,1965;Langer,1967;罗春梅,1964)。因为根据许多研究结果表明:在同一品种的不同叶位叶片中,其叶绿体的光合效率是不相同的(Moss 等,1965;Eastin, 1969;Wolf 等,1972;Khan 等,1971;Egharezba, 1976;左宝玉等,1978、1986、1989;鲍巨松,1978;赵可夫,1981;王群瑛等,1988;苗德全等,1991)等。总的差异趋势是随叶位上升而增加至功能叶达到顶峰。具体反映在:(1)冬小麦旗叶的 Hill 反应绝对值活性[还原 DCP/IP $\mu\text{g mol}/(\text{叶绿素 mg} \cdot \text{h})$]为 386,而第 5 叶的才 210,其相对百分数为 184 与 100。以及小麦旗叶的光合磷酸化绝对值活性[ATP 形成 $\mu\text{g mol}/(\text{叶绿素 mg} \cdot \text{h})$]为 143,而第 5 叶的是 60,其相对百分数为 238 与 100(左宝玉等,1978)。(2)玉米果穗叶的光合强度[$\text{mg}/(\text{cm}^2 \cdot \text{h})$]最高(19.8),其次是果穗上部第二叶的(14.4),果穗下部第二叶的较低(13.0)。即玉米的光合强度是果穗叶>上部叶>下部叶(赵可夫,1981)。该差异趋势与王群瑛等(1988)在玉米不同叶位叶片的光合性能的测定结果一致。这便为果穗叶对籽粒形成和产量起作用最大提供了光合生理上的依据。(3)莱阳茡梨的功能叶——果成枝叶的光合速率最高(25.78),依次是果台枝叶(22.93),营养枝叶的长枝叶(19.81),中枝叶(18.77),短枝叶的最低(14.69)。该结果验证了上述莱阳茡梨的基粒类囊体膜的垛叠程度和叶绿素含量在不同叶位叶片中的差异变化趋势,即几者均呈正相关(苗德全,1991)。(4)大豆与上述植株不同,其特点是植株主茎上几乎节节着荚,片片是功能叶,因此,反映在光合速率上,在不同生育周期中呈现双峰曲线型(杜维广等,1982),他们在所研究的 9 个品种中,分别测定了 6 个组合的 Hill 反应活性及 5 个组合的光合速率的结果表明:其双峰曲线的高峰出现在始花期和鼓粒期,而结荚期又低于始花期。该结果与 Buttery 等

(1981)在 12 个大豆品种的开花期测定的叶绿素含量和光合速率呈正相关的结论相一致。

七、功能叶光合产物的积累、运输与籽粒形成和产量的关系

根据同位素 ^{14}C 示踪实验,在某些谷物中,上层叶片的同化产物大部分供给谷粒和茎,下部叶片的同化产物大部分供给根和分蘖,而中层叶可向任一单一方向,也可同时向两个方向供应光合产物(Stoy, 1963)。但功能叶却是谷粒碳水化合物的主要来源(Yoshida, 1972),表明顶端生长的叶片,特别是旗叶在穗部物质积累中的贡献最大。这与 Eastin (1969)利用 ^{14}C 喂玉米不同叶位叶片所得结果基本一致,即玉米不同叶位叶片运输 ^{14}C 的能力,也是以果穗叶的最大,距果穗叶愈近的叶片,其运输效率愈高,反之亦然。朱献珉(1980)、赵可夫(1981)用 ^{14}C 标记玉米植株不同叶位叶片的实验结果证明:“以果穗叶为主的中部叶片,对玉米籽粒产量形成贡献最大,而从果穗叶向上和向下的叶片则逐渐地减少。若以果穗为中心,比较果穗上方和果穗下方相对应的叶片向果穗运输 ^{32}P 的数量可以看出,果穗上部叶较相对应的果穗下部叶为大。这一变化趋势,既表现在 ^{32}P 的数量上,也表现在有机 ^{32}P 的数量上”(赵可夫, 1981)。

概而言之,由于玉米果穗叶具有较高的向果穗运转有机物质(有机 ^{14}C 或有机 ^{32}P)的能力,使叶片中的光合产物大部分运往果穗,所以它对籽粒产量的贡献较大。这与植物体内有机物质运转的基本规律——就近供应和同侧运输是一致的。

此外,对大豆生理的研究结果(贺观钦等, 1983)表明:大豆籽粒主要是植株中部叶片输入的,这从大豆植株粒重分析可以看出,无限结荚类型的大豆种子的百粒重以中部的籽粒为最高,平均为 16.7g,下部为 15.2g,上部为 16.4g(有限结荚型的 Elf, Hobbit, 上部籽粒较重);不同部位籽粒总重量占全株籽粒总百分率仍以中部籽粒为高(下部、中部、上部分别为 11.5%、58.5%、30.0%)。显然,植株中部籽粒较重,所占比例较大。而水稻单株核酸、蛋白质和干物质总量在植株生长发育过程中则随叶位上升而渐增加。只是其中核酸积累最快,在穗分化(第 10 叶)时达高峰[31.5 $\mu\text{g}/(\text{株} \cdot \text{日})$],而蛋白质和干物质是旗叶期(抽穗时)达高峰值,即蛋白质[31.7—30.1 $\text{mg}/(\text{株} \cdot \text{日})$]、干物质增加最快的时期是减数分裂至抽穗期(旗叶期)(张金渝等, 1986)。

八、小结和应用前景

综上所述,可得出如下结论:

(1)不同植物的功能叶,虽着生部位不同,但均邻近结果实的部位。例如小麦、大麦的旗叶和水稻的剑叶,位居茎秆顶端紧靠穗下部;玉米的果穗叶却着生在茎秆的中部与果穗并列;双子叶植物如莱阳茡梨的果成枝叶则紧靠近结梨果的部位;而大豆却是节节着荚,几乎片片是功能叶,只是该功能叶中又出现两个高峰期——盛花期和鼓粒期。

(2)同种植物不同叶位叶片中的叶肉细胞环数,叶绿体的光合膜系及其镶嵌在膜上代表着 LHCP I, LHCP II, PS I 和 PS II 反应中心, Cyt f/b₆, CFo+CF 等功能成分的蛋白微粒密度、叶绿素含量、21kD 和 25kD 等多肽组分,放氧活力及 ATP 形成能力等均随叶位升高而增加至功能叶达到顶峰;而 Chl a/b 比值恰呈相反的规律性变化,既深刻地揭示出