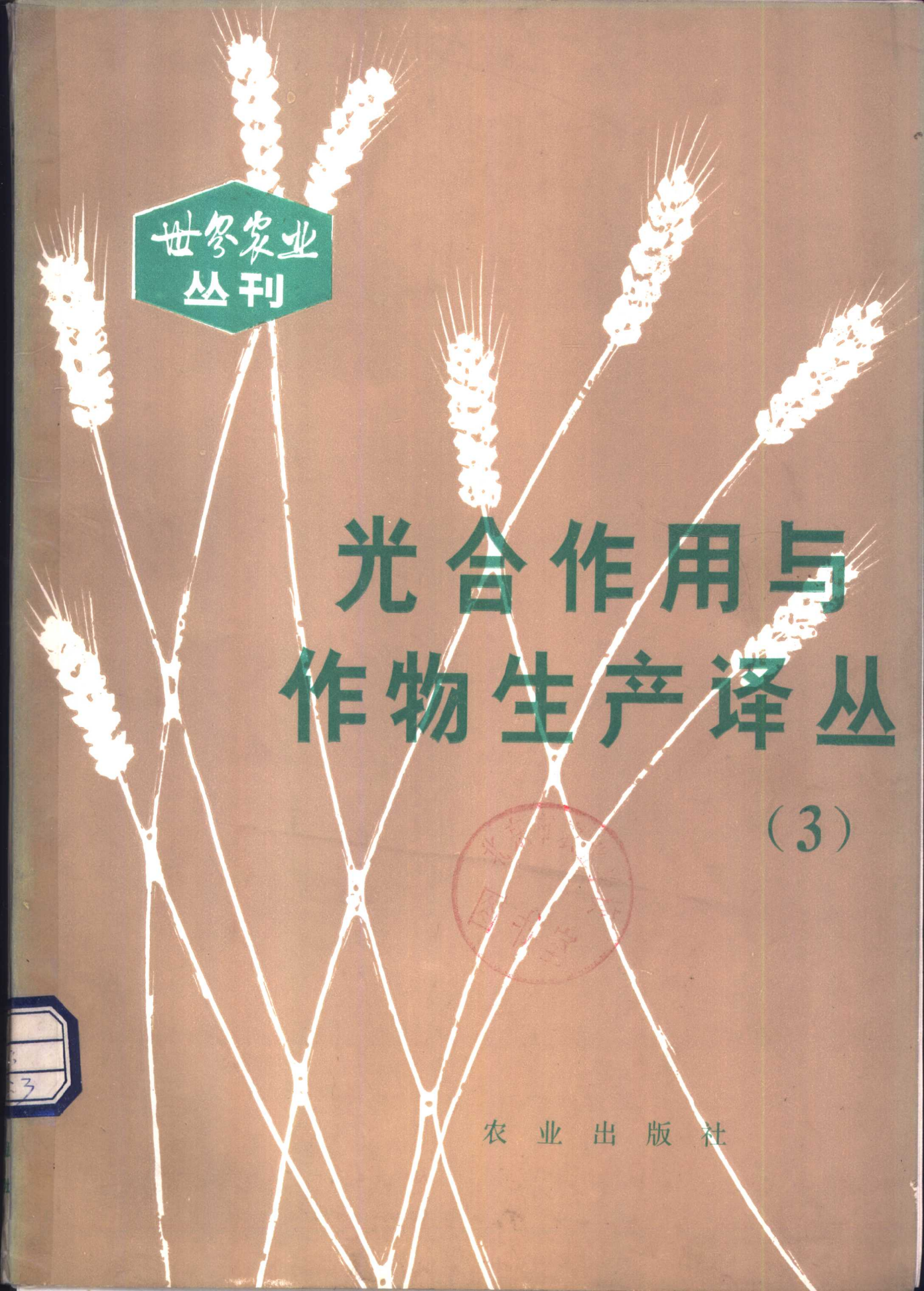




世界农业
丛刊

光合作用与 作物生产译丛

(3)

农业出版社

3

光合作用与作物生产译丛

(3)

周佩珍 主编

光合作用与作物生产译丛(3)

周佩珍 主编

农业出版社出版(北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 天津市红旗印刷厂印刷

787×1092 毫米 16 开本 9.25 印张 217 千字
1981 年 7 月第 1 版 1981 年 7 月天津第 1 次印刷
印数 1—2,630 册

统一书号 16144·2362 定价 1.00 元

说 明

人类对光合作用的研究已有二百多年的历史。因为光合作用与作物生产有密切的关系，所以在这方面得到相当的重视。许多科学家对光合作用的原初反应进行了深入的研究。六十年代以来，对光呼吸作用和四碳植物更是开展了很多研究工作。目前对植物的碳素同化作用，对 CO_2 进入光合碳循环的认识已有了进一步的发展。

本书较系统地收集和翻译了一部分有关文献，共计16篇论文，四个方面的内容：（1）关于光合作用的遗传，主要介绍叶绿体遗传学方面的综述，包括叶绿体的分子遗传、基因组表现和光合作用遗传控制等内容；（2）有关光合作用与植物发育和产量关系的研究，这是植物光合作用调节与控制的基础；（3）外界环境条件与光合作用的关系；（4）农药对光合作用的影响等。

由于知识有限，选材和翻译都存在一些问题，望读者批评指正。

编 者

目 录

光合作用的遗传控制和作物生产力的提高	Y.S.Nasyrov (1)
高等植物叶绿体基因组的表现	S.D.Kung (16)
叶绿体脱氧核糖核酸的结构	J.R.Bendbrook等 (35)
大豆品种间叶片净光合作用的差异	G.M.Doruhoff等 (49)
叶片发育期间光合效率和叶片结构的对比研究	J.De Greef等 (55)
菜豆 (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) 的根系对其初生叶光合速率的影响	A.Carmi等 (61)
光合作用与开花	G.Bernier等 (67)
叶片在个体发育期间的的光合特性——碳素固定途径, 其酶类及各种产物	J.Zima 等 (77)
影响CO ₂ 同化的因素——高等植物光合与呼吸之间的相互作用	D.Graham等 (90)
在完整植物体中光合作用的内源调节	A.Т.Мокроносов (98)
栽培在不同光强条件下蚕豆叶绿体的机能活性	М.К.Николаева等 (108)
大气温度和湿度对作物及叶片光合作用、蒸腾作用和气体转移的一些影响	J. E. Leach (113)
光强和光质对水稻光合效率的影响	S.K. Nayak等 (122)
光强对施氮和固氮的豆科植物净同化率的影响	W. J. Broughton (125)
农药对作物光合作用的影响	D. C. Ferree (133)
大豆根毛杆菌 (<i>Pseudomonas glycinea</i>) 对叶绿素合成的抑制作用	T. Gulya, Jr. 等 (140)

光合作用的遗传控制 和作物生产力的提高

Y. S. Nasyrov

前 言

叶绿体——植物细胞中微小的绿色工厂，它具有许多奇异的特性，其主要的特性是将光能转换成化学能，从而完成了地球上贮存太阳能的最重要的生物过程。

光合作用的光物理、光化学和生物化学过程在最近的综述中(46,71,155)已有很好的阐述，但是在植物生理学年评中，综述叶绿体的遗传特性和光合作用的遗传控制机制还是第一次。

目前，光合作用的遗传学研究引起许多科学家——植物生理学家、生物化学家、分子生物学家、生物物理学家、遗传学家和植物育种学家们的注意。这种兴趣是必然的，因为这个问题非常重要和复杂，它的解决需要生理学和遗传学相结合。这个问题包括两个基本的生物学过程：(1)遗传信息的表达；(2)光合作用的调控。

光合作用遗传性质的研究，能使我们了解机体自身形成的分子作用过程和叶绿体自体繁殖的分子机制、了解它们的遗传性和变异性，以及质体的生物发生过程和功能活力的形成。另一方面，决定叶绿体结构和功能遗传性的研究，有助于用新的方法和试验丰富育种研究，以便提高光合植物的生产力。通过遗传调控光合效率是提高作物产量的重要手段。

光合作用的遗传学

真核生物的遗传物质不仅集中于主要贮存遗传信息的细胞核中，而且也分布在线粒体、动物体、叶绿体等亚细胞结构的细胞中。作为整个细胞遗传因子综合体的植物基因型，可以再细分成染色体的一核基因组和染色体外的一细胞质基因组（包括胞质因子、线粒体和叶绿体基因）。细胞核和细胞质基因系统相互作用以及外界环境对它们的影响，决定着细胞分化、植物生长发育的进程和动力学。

植物细胞遗传因子的相互作用极其复杂，而且具有严格性。作为遗传信息综合中心的细胞核，承担着生物特性的稳定性，胞质基因和细胞器决定着细胞的生存，使它对环境条件具有较大的可变性和适应性。

细胞器与细胞的发育和功能活力密切相关。在细胞活动中，它们协同作用使得信息、能量和物质流成为一体。活细胞不是独立或半独立存在的细胞器的总体，而是统一的，高度有序的动态体系，因为亚细胞结构“协同”作用新获得的性质，不同于那些单一的

细胞器的性质。

光合作用的调控,需要植物细胞中各自独立的遗传系统紧密协作。叶绿体基因组不能充分地为此种复杂过程提供各种所需要的基因,由此可见,用于叶绿体发育和活力所必须的遗传信息的大部分存在于细胞核内。为了使光合能力与细胞代谢一体化,叶绿体在演化过程中获得了双重遗传——核基因组和它自身的半自主基因组。叶绿体的遗传性很早就发现了,但从整体来研究光合作用的遗传性只是最近才开始的。我们将看到光合作用遗传学是植物生理遗传学的新趋势。它能解释植物细胞中平行的基因组在调控叶绿体的自体形成和繁殖,叶绿体的遗传性和变异性,碳素代谢途径和光合作用势方面的相互关系。

历史

Correns(29)在紫茉莉(*Mirabilis jalapa*)的自发性花斑突变体中发现了非孟德尔式质体遗传。他用卵细胞测定了后代的色素淀积,证明正常的杂交型和花斑型具有各自独立的花粉型。根据这些事实,Correns假设了所谓绿白斑态(*Status albomaculatus*)的母体遗传或胞质遗传原则。Baur(7)的重要贡献是推断出细胞质遗传的性质,并准备给予科学的解释。他用天竺葵属植物(*Pelargonium zonale*)证明了双亲本对质体遗传的贡献,称作类绿白斑态(*Status Paraalbomaculatus*)双亲胞质遗传原则。Baur首先假设叶绿体具有自己的遗传机构,承担叶绿体的遗传和遗传的连续性。花斑的出现是质体基因组的突变。

胞质遗传机制的深入研究,与分子生物学和分子遗传学的概念及方法的发展密切相关。二十世纪六十年代初,在叶绿体中发现了特殊的DNA。它的分子大小、核苷酸含量和理化性质与细胞核中的DNA大不相同(43,65,131)。而且又发现了原核生物的质体核糖体的沉降性质与胞质核糖体的沉降性质不同(89,143)。

这些发现,促进了叶绿体遗传学和它们的转录—转译系统(TTS)研究的迅速发展。在吡啶存在下,使用梯度超速离心技术、电子显微镜、放射自显技术和分子杂交技术等,使叶绿体的结构、信息容量、自体复制机制和转录的研究有很大进展。已经证实叶绿体DNA与片层系统缔合,并且有不同的构型:直链状、圆形、环状和超螺旋形(151,157)。质体基因组复制物具有半保留特性(27)。

DNA复性的旋光特性,有可能用来测定不同植物中叶绿体基因组的大小。细胞器DNA的大小为 $1-2 \times 10^8$ 道尔顿,相当于 10^6 对核苷酸。随植物种类不同,单个叶绿体中DNA含量为 $0.1-1.2 \times 10^{-14}$ g。用这些数据可以计算叶绿体基因组的大小。单个叶绿体中DNA的复制数目是20—60(73,127,172)。

叶绿体内含有蛋白质合成系统(PSS)的全部组份:核糖体、RNA聚合酶、mRNA、tRNA、氨酰基—tRNA合成酶及其它转译因子。从绿色叶片中分离出来的白色质体和

名词缩写说明:

CAP, 氨基霉素; CH, 放线菌酮; DNA, 脱氧核糖核酸; ETC, 电子传递链; Fd, 铁氧还蛋白; NADP, 辅酶Ⅱ(烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸); NAR, 净同化率; OAA, 草酰乙酸; PAR, 光合有效辐射; PEP, 磷酸烯醇式丙酮酸; PPC, 色素—蛋白复合体; PPCⅠ, 色素—蛋白复合体Ⅰ; PPCⅡ, 色素—蛋白复合体Ⅱ; PSⅠ, 光系统Ⅰ; PSⅡ, 光系统Ⅱ; PSS, 蛋白质合成系统; RNA, 核糖核酸; cRNA, 染色体RNA; mRNA, 信使RNA; rRNA, 核糖体RNA; tRNA, 转移RNA; RuDP, 1,5-二磷酸核酮糖; TTS, 转录—转译系统; Cyt f—552, 细胞色素f—552; ESR, 电子自旋共振。

叶绿体，能合成核酸、结构蛋白和功能蛋白（33）。

这些资料是遗传学概念的发展和叶绿体生物化学自主性的根据（3,139）。一种意见甚至认为叶绿体具有独立的遗传机构，类似“细胞内的细胞”。另一种论点支持叶绿体起源的共生发生假说（97）。Ridley和Leech（130）发现叶绿体在试管内能分裂，从而有力地支持了他们的遗传和生物化学的自主性，并进一步证实获得自体生殖的离体叶绿体的可能性。

然而，尽管作了许多努力，仍然没有成功地获得自体生殖和具有功能活力的叶绿体培养物。Wellburn等（163）用燕麦的白色质体试验，甚至在照光两小时后就观察到外膜和内膜解体，照光九小时后，内部结构完全破坏和消失。Leech（87）研究了离体玉米黄化质体生物发生后，得出下述结论：叶绿体发育是全部细胞协作的结果，在悬浮液中添加大量复合因子，甚至另外的细胞器，可以获得“长寿命”的白色质体和前质体的培养物。质体的分化取决于叶绿体与细胞核基因组间的相互关系。

虽然叶绿体具有独特的遗传信息和TTS，但是它不是独立存在的细胞器——“细胞中的细胞”，因为它的遗传和生物化学功能是半自主的。质体基因组的密码还满足不了形成大量的结构蛋白和功能蛋白的需要，而这些蛋白质对膜系统的增殖及完成各种光反应与暗反应是必不可少的。许多试验资料有力地证明，细胞核在叶绿体生物发生过程中起着重要作用。

我们用不同的生化试剂阻遏叶绿素生物合成的不同环节、光合电子传递链（ETC）的成分，以及Calvin环中的酶类，而引起了許多高等植物发生突变。在拟南芥菜 [*Arabidopsis thaliana* (L) Heynh] 中发现60个非等位基因影响质体色素的生物发生（69, 110, 119）。

人工突变成形与TTS专一抑制剂的研究相结合，使我们能够仔细地分析片层蛋白、质体酶类、色素和叶绿体光系统形成的遗传控制。以这些研究为基础，我们提出在叶绿体结构和功能的发育过程中，核—质体之间相互作用的设想（109,111,112）。

细胞核—质体基因的互补作用

植物细胞中存在着不同的基因组，重要的是用于叶绿体结构和功能的特殊蛋白质其生物合成的信息在什么地方编码？质体和胞核基因组对叶绿体生物发生及实现各种光反应的贡献是什么？

很明显，叶绿体DNA对质体的自体形成、复制和遗传连续性起着极为重要的作用。Schiff用链霉素消除纤细裸藻（*Euglena gracilis*）叶绿体DNA的试验，清楚地说明了这个问题（37）。这种抗菌素专门阻抑叶绿体DNA的复制，因而破坏这种藻的正常发育周期。由于细胞增殖的结果，后来形成的世代品系缺乏叶绿体和质体DNA。一些眼虫藻属类型，如变种W_{bul}，完全失去了转绿的能力，由具有鞭毛的植物变成具有鞭毛的动物。这试验进一步证实质体DNA在叶绿体形成和发育中起重要作用。

质体基因组的突变，在叶绿体结构和功能方面，引起了不同类型的遗传异常现象，表现型的原质体系突变体，表现为绿色组织局部出现扇形花斑嵌合体 and 周缘花斑嵌合体（74）。病毒花叶病与此不同，它的叶片绿色部分和苍白部分界限不明显，而原质体系

花斑则具有苍白的扇形和绿色扇形均匀分布的特点，或者在叶片上呈中心暗绿、边缘为白色的花斑。上述这些花斑，是由于正常质体和突变质体在细胞有丝分裂和组织分化过程中的性质不同而引起的。在花斑叶的绿色部分和苍白部分交界处，发现具有正常叶绿体和突变叶绿体的“混合”异性质体细胞(1,50)。

原质体系突变体对于信息量的估算和叶绿体基因组图的绘制很有意义。在自然界中，自然发生率很低，约为0.02—0.06%。原质体系突变可以用不同的物理化学诱变剂诱发(51)。

遗传控制叶绿体生物发生研究的许多进展，是用莱因衣藻(*Chlamydomonas reinhardi*)作的。Levine和Goodenough(88)，Sager(134)，Kvitko等人(84)在莱因衣藻中诱发出一系列的叶绿体性质受影响的突变。与高等植物不同，高等植物的突变作用使质体功能受到破坏，而含有钝化叶绿体的莱因衣藻细胞能在异养条件下生存。Sager和Rammanis(135,136)对需乙酸和抗抗菌素的莱因衣藻进行遗传分析后，发现了胞质基因的重组和分离。他们的结论是，莱因衣藻的单倍体营养细胞的原质体系相当于“二倍体”体系。

Sager(134)研究了重复标记的莱因衣藻无性繁殖系的胞质基因重组频率和胞质基因分离，试验表明，基因带的连锁群与叶绿体缔合。从而可以着手绘制胞质基因图。结果弄清楚了胞质基因连锁群顺序呈环状，它与叶绿体DNA的环状结构相一致。

Levine和Goodenough(88)分析了孟德尔式基因的顺序对莱因衣藻叶绿体性质的影响，他们指出十六条连锁群中有八条集中在叶绿体的基因带上。然而，McVittie和Davies(100)的细胞学资料并不支持这种论点。这些作者发现，在细胞分裂中期出现十六条染色体，使它们与胞核基因的十六条连锁群相联系。根据Kvitko(83)的意见，基因的十八条连锁群中有十六条在细胞核内，两条在细胞器内，而且两者之一是单亲遗传。在莱因衣藻细胞减数分裂中，功能的传递很可能不是由全部的基因带完成，而是由单个分子完成的(28,120)。

我们将看到，绘制叶绿体基因带的工作很复杂。需要尽量阐明数量分布，并且要作质体基因性质和功能的鉴定。

目前已着手进行限制作用分析和绘制叶绿体DNA的片段图。Bedbrook和Bogorad(9)用限制性核酸内切酶从玉米(*Zea mays*)叶绿体中成功地分离出 85×10^6 道尔顿离股的环状DNA分子。用RNA模板转录作用分析DNA片段证明：约15%的叶绿体基因组的顺序是重复的。复制的两个新复制体呈倒位定向，有10%的异源顺序。倒位新复制体含有23S和16S叶绿体rRNA的基因密码。

Tewari和Wildman(149,150)观察到豌豆叶绿体DNA加热变性后迅速地复性，证明有大量重复的核苷酸顺序。

质体DNA链中大量同源顺序的存在，表明遗传信息量有限。根据Smillie, Scott和Bishop(146,147)的资料，叶绿体基因组含约 2×10^7 对核苷酸。但是从叶绿体DNA分子量($1 - 2 \times 10^8$ 道尔顿)看，碱基含量最多不超过 1×10^6 对。因此，可以计算叶绿体基因组的基因数目。按照约1500对碱基构成一个基因来计算，叶绿体基因组应该含约 $1.3 - 1.5 \times 10^3$ 基因。考虑到多次重复的同系链、顺反子的间隙和调节基因的存在，我们推测，叶绿体基因组为150—300个分子量为 50×10^3 道尔顿的特定蛋白质编码(73,111)。

为了测定叶绿体基因信息的性质,成功地进行了DNA与不同类型的质体和细胞质RNA杂交。证明质体DNA与来自叶绿体的rRNA和tRNA杂交率高(142,151)。在叶绿体基因组中,每个23S rRNA和16S rRNA具有等等的30—40顺反子。质体DNA的每个模板可能含一个23S rRNA和一个16S rRNA的基因。就转运不同氨基酸的特定的tRNA而言,它们由不同的基因带编码。rRNA和tRNA的顺反子约由4%的叶绿体DNA组成(73)。

用 ^{14}C 和 ^3H 尿嘧啶核苷研究了叶绿体DNA转录成mRNA(129,141)。曾证明叶绿体mRNA的形成是光诱导的。在我们的试验室里已经提取出9—11S的叶绿体RNA(cRNA)的光诱导部分,它与核糖体在试管内保温,形成“有活性”的多核糖体。在专一抑制剂利福平作用下,三种类型的RNA的光诱导合成被抑制(4,116)。

必须指出,叶绿体PSS的全部组份不完全是他们自己的基因产物。Schweiger等(76,140)将地中海伞藻(*Acetabularia mediterranea*)的细胞核移植到去核的*Acetabularia cliftonii*细胞中,证明杂种后代的叶绿体核糖体蛋白类似于供体品种的叶绿体核糖体蛋白组份。Bogorad等用莱因衣藻(*C. reinhardi*)突变体证明了某些特定的叶绿体核糖体蛋白的形成受核的控制(20,102)。Wildman等(167)发现,高等植物(烟草的杂种)50S亚基的叶绿体核糖体蛋白不是由母系遗传的。据此,作者认为叶绿体核糖体蛋白成份的信息存在于核基因组中。

叶绿体氨酰—tRNA合成酶也由核基因组编码,在胞质核糖体内转译,然后在叶绿体内区域化(6,58,128)。所有这些资料证明,叶绿体PSS的形成由细胞核和质体基因的互补作用所控制。

在叶绿体生物发生过程中,即片层蛋白质的形成、叶绿素生物合成、光系统和Calvin环上酶的合成过程中,两套遗传系统紧密配合。用SDS—聚丙烯酰胺凝胶电泳分离叶绿体膜多肽,能鉴定出类囊体膜上的四十多条蛋白质带。如同Bingham和Schiff(10)最近用生长在光下的纤细裸藻(*E. gracilis*)野生型的细胞(具正常的叶绿体)和生长在黑暗下具有前质体的细胞,以及尚未鉴定出类囊体DNA的变种W₃bul作的试验证明,片层蛋白的主要部分由核基因组编码。在转绿的细胞中,形成五种新的多肽带。作者认为这是质体DNA基因的产物。Vasconcelos(159)观察到眼虫[属]离体叶绿体的类囊体膜有九种标记的多肽。

尽管质体片层蛋白量不多,但是它们对膜的增殖、聚合以及类囊体色素的累积起重要作用。已经证明,叶绿素的生物合成主要受核基因组控制。

人工突变形成和通常所说的叶绿素突变的诱导,已广泛地用于叶绿体生物发生的遗传控制系统的研究中。用物理因素和化学试剂(X-射线、 γ -射线、质子、 α 粒子、激光辐射、甲基磺酸乙酯和亚硝基烷基脲等)诱导出一系列的突变,这些突变是叶绿素、黄色素、光合作用ETC成分、Calvin环上的酶和低分子量成分(氨基酸、维生素等)生物合成中的不同阶段被中断,而改变了叶绿体的形态建成。

不管是基因畸变还是染色体畸变,叶绿素突变体的表现型取决于突变的性质。已观察到,从完全白化直至暗绿色的各种突变体的成活率不同。假如突变使ETC组份形成中断或使 CO_2 同化酶失活,那么这些突变体不能自养,并且死亡。另一种突变类型仅仅影

响叶绿体的色素系统，因此光合作用环不受损害。这种类型的突变被用于绘制叶绿素生物合成和叶绿素天然类型形成的遗传图(图1)。

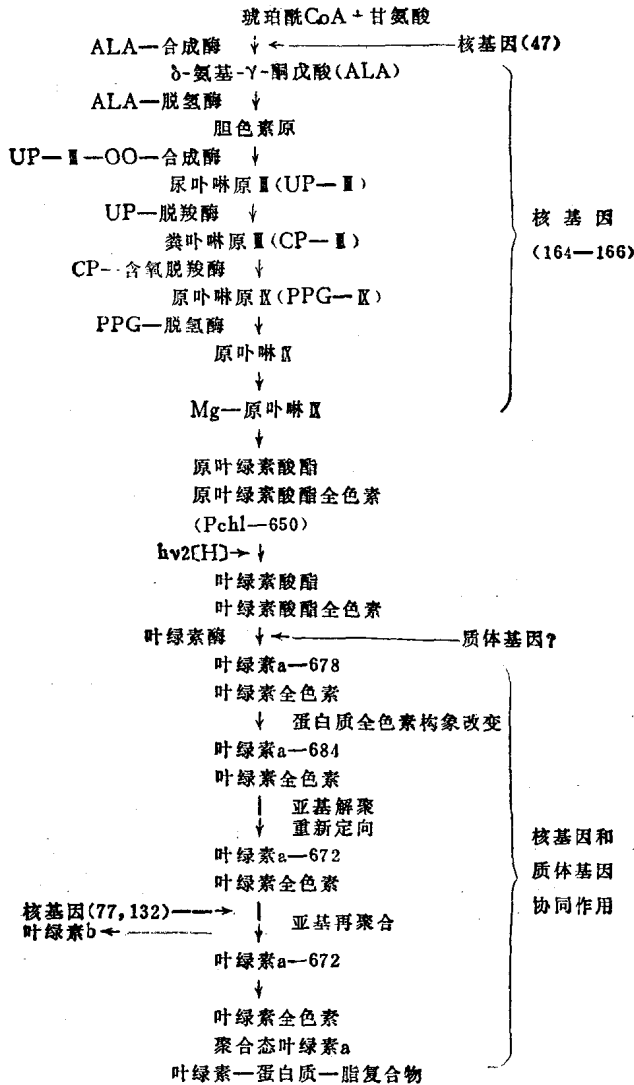


图1 叶绿素生物合成及其天然类型形成初期的遗传控制图(118)

按照Walles的分类(162)，细胞核诱导的原质体系突变体可分成三种类型：(1)一种颜色的——白、黄或浅绿色；(2)两种或两种以上的杂色植物——*albexantha*, *xantha alba*, *albiviridis*, *viridoalbina*, *tigrina*, *maculata*, 等；(3)在个体发育过程中突变体的叶色改变了，由浅绿变成黄色，或者由白色变成绿色，这种变化与光漂白或叶绿素稳定性有关。

Gustafsson(49)首先收集了大量的大麦叶绿素突变体。后来，有人描述了影响大麦质体色素生物合成的240个核基因(125)。

Gottschalk(45)从豌豆中得到具有遗传性阻碍叶绿素和类胡萝卜素生物合成的176个突变型。用绿色型豌豆突变体作遗传分析，Blixt(19)鉴定出15个位点能控制质体色素

的形成。Wettstein等(165, 166)用大麦诱导出198个隐性致死叶绿体突变。遗传分析表明, 86个核基因控制叶绿体发育。其中五个(*xantha*—f, g, h, l, u)属于结构基因, 控制着尿卟啉原转换成原叶绿素酸酯; 三个基因(*tigrina*12, “对红外辐射敏感的”5和6)被鉴定为调节基因。在33个白化突变体中, 只在两种突变体中发现等位性。与结构基因不同, 在野生型和杂合体等位基因突变型中, 两种调节基因表现出相似的作用。在典型的植物——拟南芥菜(*A.thaliana*)中, 我们发现六十个非等位基因控制叶绿素生物合成和影响着叶绿体的超微结构及功能(69, 70, 119)。

研究叶绿素生物合成的根本问题是, 阐明叶绿素自然类型发育过程中的调节机制。叶绿素一定数量的累积还满足不了光合膜正常功能的需要, 因此, 需要具有特殊结构的色素—蛋白复合体(PPC)来承担光合作用中光能转换的重要任务。甚至在黄化幼苗转绿的最初几小时内, 叶绿素总量还没有达到正常量时, 就出现了光谱性质有差异的叶绿素聚合态。具有自然状态的叶绿素的膜脂蛋白对色素系统的分子组建也起重要作用。光合膜内色素聚合和累积由片层蛋白决定, 而片层蛋白是在核和质体的双重控制下合成的(44, 118)。

细胞核—质体基因系统的互补作用保证了光合膜的正常发育, 光系统色素—蛋白的形成和ETC成分的形成。细胞核基因和质体基因突变导致PS I 和 PS II 缺乏。Heber和Gottschalk(57)描述了一种蚕豆(*vicia faba*)突变体缺乏PSI。这种核突变型的叶绿体不能进行NADP光还原。Bishop(13)在斜生栅藻(*Scenedesmus obliquus*)中诱导出Cyt f-552合成阻碍的突变, 这种突变使环式光合磷酸化作用被抑制。Voskresenskaya, Drozdova和Gostimskii(60)在豌豆致死突变体中发现, 由于一种核基因的突变引起PS II 缺乏。Yakubova等(173)在棉花核突变体中发现, PSI和PS II 之间的ETC成分的形成受阻碍。

另一方面, 叶绿体DNA突变也能引起光合作用的ETC的缺乏。在研究月见草属(*Oenothera*)原质体系突变体的叶绿体光化学活性时, Fork和Heber(40)以及Hallier(53)发现一些突变体缺乏PSI, 而另一些突变体缺乏PS II。Hagemann等(52)用两种光合作用受损害的原质体系突变体研究了叶绿体光化学反应, 结果弄清楚是*Antirrhinum majus en:viridis*的叶绿体突变引起PS II 的缺乏, 因此, 它们失去Hill反应活性。在这种突变体中, PS I 是正常的, 并且显示出的正常的P700光诱导ESR信号的特性与野生型毫无区别。反之, 在天竺葵属(*P. zonale*)的突变体“Mrs. Pollock”中, 观察到缺乏PS I 功能, 而PS II 功能正常。PS I 功能的缺乏与PPC I 的特殊蛋白质的缺少有关。

控制叶绿体生物合成遗传系统的深入研究, 需要将突变分析法与细胞器的转录和翻译专一抑制剂研究相结合。

转译和调节的位置

研究黄化豌豆苗在光下转绿过程中叶绿体生物发生的特性, 使我们首先证明了质体蛋白质和RNA合成的异步性(114, 115)。质体在分化过程中, 蛋白质的合成速率大大超过RNA的合成速率。黄化质体发育初期, 氯霉素对它的影响不明显, 但是照光10—20小时后, 氯霉素强烈地抑制标记的氨基酸掺入片层蛋白质中, 这与他们的PSS发育有关。

同时还证明了质体蛋白质的合成对放线菌酮（CH）敏感。从这些资料看，我们可以作出下述结论：叶绿体的生物发生是细胞质PSS和质体PSS共同协作的结果。

Hooper和Blobel(62)以及Eytan和Ohad(38)用转译的专一抑制剂发现，莱因衣藻（*C.reinhardi*）的黄化细胞转绿过程中需要叶绿体和胞质核糖体合成的蛋白质。在许多

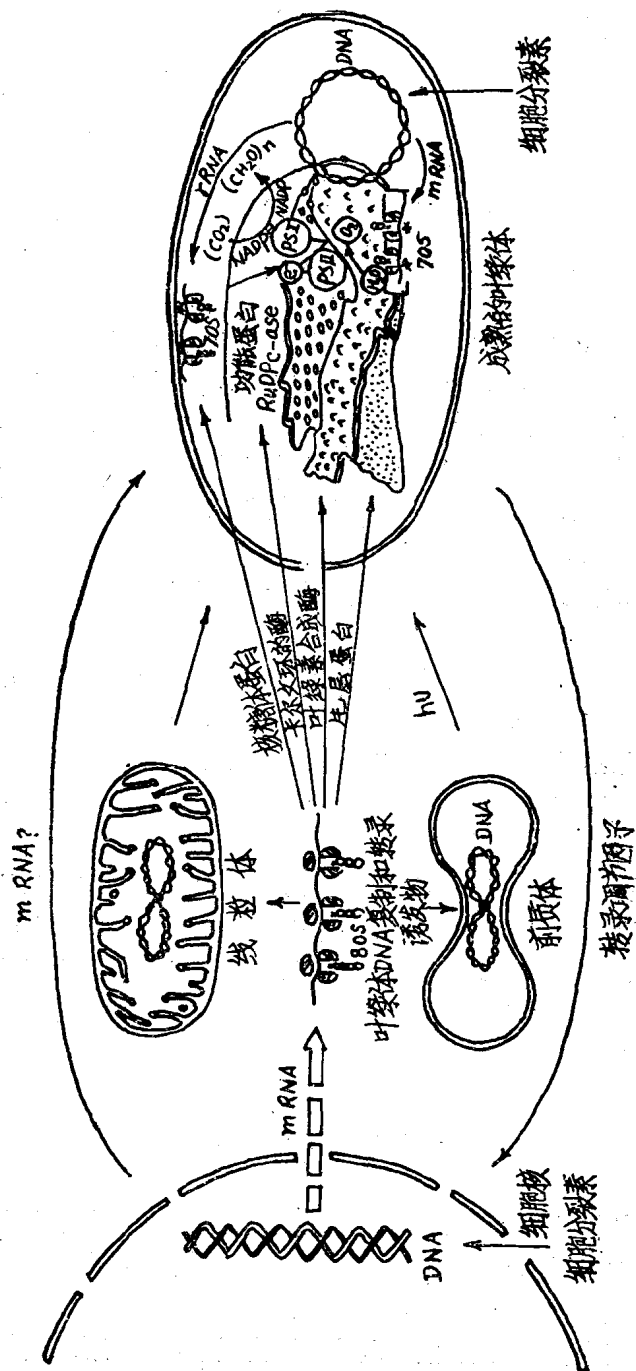


图2 叶绿体生物发生和光合作用的遗传调控(112)

文章中已阐述过(22,23,34)叶绿体酶系统形成中两套PSS的协同作用。

图2所示为叶绿体生物发生和光合作用的遗传控制略图。细胞核中大量遗传信息的转译是在80S核糖体内进行,这些基因产物调节并直接参与叶绿体的生物合成。已经确定叶绿体DNA复制的诱导物和质体RNA聚合酶由细胞核控制,并在细胞质内形成(20,117,129,148)。栅栏组织和海绵组织细胞中叶绿体的增殖与基因的剂量有关;提高倍数性会导致每个细胞中质体数量的增加(24)。叶绿体生物合成初期,线粒体大大地影响着能量的供应(138)。

问题是,细胞核编码的全部质体蛋白质是在细胞质内形成并转移到细胞器内,还是它们的一部分在细胞核mRNA的参与下、在叶绿体内转译。Schweiger, Apel和Kloppstech(141), Hooper和Stegelman(64),以及Parthier等(129)认为,细胞核的mRNA的转译,开始在70S质体核糖体内进行,而细胞器的mRNA的转译是在80S细胞质的核糖体内进行。

Jennings和Ohad(66)利用福霉素得到了源于叶绿体内的核质mRNA的转译的间接证据。用标记的 ^3H -尿嘧啶和 ^{32}P -正磷酸盐证明,新合成的RNA与叶绿体核糖体结合。从这些核糖体中提取出来的RNA的电泳表明,标记物即不掺入rRNA中,也不掺入tRNA中。由此可推断,标记的RNA是叶绿体外模板。

已经指出,细胞核mRNA转运到叶绿体中的问题仍然没有解决。Gaitskhoki等(41)用线粒体证明,胞核mRNA转运到细胞器中,并在细胞器内进行转译。一些多酶复合体,例如:叶绿素生物合成的酶,很可能以源自细胞核的模板在叶绿体内转译。根据Smillie等(145)和Parthier(128)的研究,氯霉素强烈地抑制叶绿素合成。然而,这些难题的解决,需要进一步的mRNA输入试验证据和质体PSS对外来的模板的耐量试验证据。就胞质蛋白质的转运而论,它们在结合在膜上的核糖体内合成,并且直接进入细胞器外膜。结合在膜上的多元核糖体,通常能在叶绿体的电子显微镜图上看到。

细胞核基因的复制和转录也取决于叶绿体基因产物。Blamire, Flechthen和Sager(18)证明,衣藻(*Chlamydomonas*)中质体蛋白质合成受抑制时,使得掺入染色体DNA中的标记腺嘌呤减少。作者由此得出核基因活力的反馈调节的设想。Hooper和Stegelman(63)用莱因衣藻的黄色变种证明,胞质片层多肽形成中,原叶绿素光转换成叶绿素酯的刺激效应。在高等植物中也得到了胞核基因活力受细胞质控制的证据(171)。

核-质基因的表达和他们对叶绿体生物发生的相互作用,受内部因素和外部因素(光、温度、介质的pH、植物激素和光敏色素等)的综合调控。

用胞核突变体和原质体系突变体(5, 42, 60)以及专一抑制剂试验(93, 106, 124),证明了在PPC I和PPC II形成中,叶绿体、细胞核和细胞质的转录-转译系统的密切协作。已经证实氯霉素(CAP)大大地抑制PS I蛋白质成分的形成和部分地减少PS II蛋白质的合成。至于放线菌酮(CH),则阻碍PS II蛋白质的形成和轻微地抑制PS I蛋白质的合成。

PPC I的主要蛋白质成分的分子量是 100×10^3 道尔顿(5)或约 70×10^3 道尔顿(75, 92)。显然,它是由两条或两条以上的多肽构成,这些多肽由细胞核基因组和质体基因组编码,并且几乎全部在叶绿体的核糖体内转译。

PPC II含有数个分子量为 $23-30 \times 10^3$ 道尔顿的多肽。看来PS II的主要蛋白质成分

由细胞核编码，并在细胞质内合成。较少的成分由质体基因编码，并在叶绿体内合成。显然，它们具有调节功能。这已由Giller等（44，78）用专一抑制剂研究对叶绿素状态和对叶绿体光系统的光化学活性的影响所证实。还证明了，CAP影响短光波叶绿素状态的形成，而CH影响长光波叶绿素状态的形成。两种抑制剂对NADP和铁氰化物还原的抑制程度相同。

叶绿体生物发生中胞核基因和胞质基因互补作用的典型例子，是真核藻类的和高等植物的1，5-二磷酸核酮糖（RuDP）羧化酶亚基合成的调控作用。Calvin环上这种关键性酶是寡聚体蛋白质复合物，分子量为 56×10^4 道尔顿。这种酶由两类亚基构成：8个大亚基和8个小亚基。大亚基分子量是 $51-58 \times 10^3$ 道尔顿，小亚基分子量是 $12-18 \times 10^3$ 道尔顿（99）。

Wildman等（26，167）用烟草种间的正反交杂种和突变体进行遗传分析证明：叶绿体DNA为酶的大亚基编码，而胞核基因控制小亚基的形成。用转译专一抑制剂CAP和CH证实，大亚基在70S叶绿体核糖体内合成，小亚基是在80S细胞质多元核糖体内合成（17，48，133）。离体叶绿体可以把标记氨基酸掺入RuDP羧化酶的大亚基中（54，159）。

我们用CH阻碍小亚基的合成，证明能有效地抑制大亚基的形成。Ellis（32）用另一种抑制剂，抑制80S核糖体的蛋白质合成，得到类似的结果。从这些试验结果，Ellis设想：小亚基可能是大亚基的mRNA转译的起始因子。但是，我们认为，小亚基似乎不是在转译水平上起调节作用，而是在大亚基的mRNA转录水平上起调节作用。我们将酶的小亚基加入原生质体悬浮液中证实我们的设想。我们发现，原生质体中加入小亚基后，叶绿体RNA结合的 ^{14}C -尿苷增加30—40%。在利福平存在下，叶绿体RNA的合成被抑制60%。由此断定，RuDP羧化酶的小亚基是大亚基mRNA的转录诱导物（113）。

提高光合产率的生理和遗传基础

当耕作技术发展到高水平时，现代化农业发展的分析表明，主要作物生产率的提高有趋于稳定的趋势。农业技术进一步改进和大量增施无机肥，也不能导致产量的相应提高。这是否意味着现代作物栽培的全部生产潜力已挖尽，对于某些作物来讲已达到最高产量了？

作物生产率的基础生理和遗传研究表明，产量的潜力很大，但是没有充分地利用。作物中丰富的基因库未能有目的地充分利用和有效地提高限制作物产率的那些过程。在产量限制因素中，我们首先谈谈光合作用，光合作用的效率非常低。许多作物的光能利用率低于1%。并且许多栽培品种，如小麦、棉花等，光合率比它们的原始野生种还要低（35，98，108）。然而，作物生产率的提高是通过叶面积的增加来改变生殖器官生物量与营养器官生物量比例，以及其它形态生理特性而达到的。显然，作物育种研究并没有针对光合器的改造。大量混合筛选是按照形态特征和农艺学价值进行的，注意力更多地集中在增加库和贮藏器官的大小——穗、棉铃、块茎等的数量和大小。只要光合作用势允许的话，作物的库和库容的增加会导致农艺学产量的提高。目前可以观察到所获得的有希望的品种和杂种中，它们所提供的光合产物与有经济价值的器官的数量和大小之

间的不相适应性。同化物的积累和分配不平衡，使种子弱小和发育不完善，子房衰退，蕾铃脱落，含糖量降低和其它方面的不正常。而且通过负反馈机制引起库容过多地增加，由于叶片中的氮流入其它器官，使光合器官活力减弱而早衰。

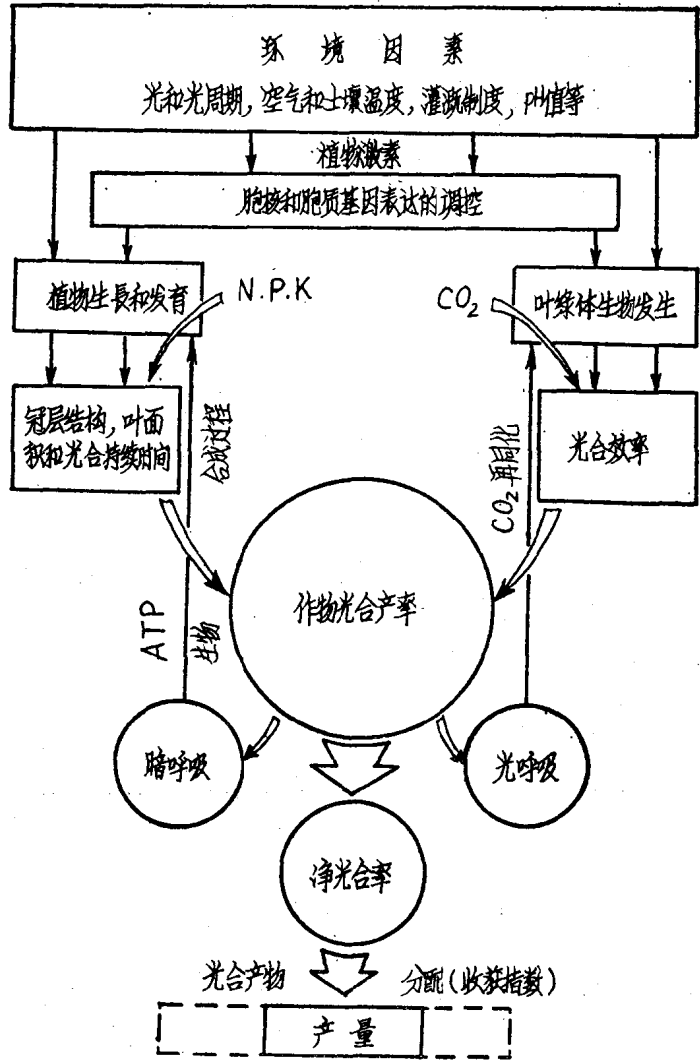


图3 作物生产过程表现型的图示

综上所述，我们认为光合效率低是生产率提高的限制因素。光合作用调节手段的发展和提高光能利用率达3—5%，是获得高产的最重要手段。各地获得高产品种和以现代农业技术为基础的高产经验表明，通过更有效地利用水、肥、光能和其它因素来提高作物产量与最适冠层结构有关，也与以生理遗传为基础的光合器的改造有关。因此断定，光合作用中，光合有效辐射(PAR)的利用提高到3—5%时，下述作物产量可达：玉米15吨/公顷、冬小麦10吨/公顷、籽棉8吨/公顷。光合作用与作物产量的相互关系非常复杂。文献中光合作用率和作物产量的相互关系方面的资料有矛盾(36, 80, 103)。它们之间缺乏直接的相关性，可以用作物产量依赖于净同化值来解释，因为净同化率不

仅取决于光合率，而且也取决于叶面积大小、生育期持续时间、冠层结构、暗呼吸、光呼吸及同化物的运输和分配。图3是构成光合产率和作物产量因素的胞核和胞质基因作用表现型的表达方式图。从图中可看到，作物产量的形成是在外界条件影响下、发生在个体发育中的各种过程和反应的综合结果。

根据上述观点，得出提高生产率的三条途径：（1）作为受光系统的冠层要最优化；（2）提高光合效率；（3）构成产量（收获指数）的光合产物的合理分配和利用。

以形态生理和农业生态资料为根据的第一条途径，在农学中已被广泛地采用，这个问题的理论和最适叶面积指数的冠层结构能够改善太阳辐射作用的原理以及不同作物的空气动力学条件，已由Nichiporovich（122，123）和其它研究者（90，174）作了详细的论述。

第二和第三条途径中光合产率的提高，与作物的库和源的遗传平衡力有关。根据Evans（35）的意见，懂得源与库限制作物产量是重要的。例如：谷类作物的籽粒灌浆大大地依赖于开花后的光合作用和环境条件，而库容则决定于开花前的条件（105）。Nalborczyk和Gej（107）证明，不同品种的春小麦在乳熟和蜡熟期，光合作用率对获得高额经济产量起着重要作用。优良品种的显著特点是，最高的净同化率（NAR）和最适叶面积指数相一致。

源与库之间有明显的反馈效应。例如：摘除麦穗（37）或棉铃（108）将引起光合作用大大下降。反之，增加库容，在一定程度上能提高光合作用率。Thorne和Evans（152）的试验证明，菠菜嫁接在甜菜上，能使接穗的同化力提高。

分析了源与库容之间的相互关系的许多资料后，值得注意的是，片面地研究这些过程不能得到正确的结果。例如：饲喂 CO_2 ，由于淀粉过多地累积，致使叶绿体超微结构大大改变（82）。同时强大的引力可能导致叶绿体“损耗”，并使叶片过早地衰老。

根据生理和遗传选育作物，能够得到源与库比例平衡的品种和杂种，使每种作物表现出最大的生产潜力。

种质分析及转移

光合功能差异的估价和光合效率参数的确定，使有实际经验的育种家熟练地掌握基因型，能更有效地提高作物生产率。植物种的生态种群和地理种群的叶绿体光化学活性及酶活力，有相当大的遗传变异性，使得他们具有不同的光合能力（156，170）。

基因决定着叶绿体的结构与功能，这在 C_3 和 C_4 植物的光合途径中表现的很明显。叶片具有花圈型（Kranz）解剖结构的植物*（玉米、高粱、甘蔗等），具有另一条 CO_2 固定途径，即磷酸烯醇式丙酮酸（PEP）途径和形成 C_4 —二羧酸。Hatch和Slack（56）早期提出 C_4 途径是 CO_2 同化的自身催化循环，由 C_4 酸的转羧作用完成的。后来， C_4 途径显然成为主要固定 CO_2 的Calvin环的辅助系统（55，68，161）。

在所有高等植物中，不论主要固定 CO_2 的类型如何， CO_2 还原成碳水化合物总是发生在戊糖磷酸还原途径中。但是， C_4 植物具有抵抗温度剧烈变化和有效地利用水分的特点，因此能更好地适应干旱气候（12，30）。

* 即具有维管束鞘细胞的植物。