

植物的生长 和发育

[美] A. C. 利 奥 波 德 编著
[澳大利亚] P. E. 克里德曼

科学出版社

植物的生长和发育

[美] A. C. 利奥波德 编著
[澳大利亚] P. E. 克里德曼
颜季琼 韦安阜 沈曾佑 张志良 等译
颜季琼 校

1940/16



科学出版社

1984

内 容 简 介

本书突出地从生态生理角度,以极其丰富、生动的实例,详细地介绍了植物的生长和发育的基本规律和最新进展。作者首先抓住绿色植物的基本特征——光合作用及其同化产物的运转作为生长的基础,然后详尽地论述了五大植物激素和抑制剂的性质、生理作用以及对生长的调节作用;生长与分化的关系。发育是植物生理学的基本问题,作者从萌发开始,论述了开花、结果、衰老和休眠等发育过程的基本规律,还对块茎与芽的形成与生长作了专门介绍。最后从生态生理角度叙述了各种生态因素对植物生长发育的影响以及生长发育的化学调节,还对生长发育规律在农业、园艺等实践中的应用作了详细介绍。

本书可供植物生理学、作物栽培学、园艺学的科学工作者以及高等院校有关师生阅读与参考。

A. C. Leopold P. E. Kriedemann

PLANT GROWTH AND DEVELOPMENT

Second Edition 1975

McGraw-Hill

植物的生长和发育

〔美〕A. C. 利奥波德 编著

〔澳大利亚〕P. E. 克里德曼

颜季琼 韦安阜 沈曾佑 张志良 等译

颜季琼 校

责任编辑 梁淑文

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

1984 年 5 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1984 年 5 月第一次印刷 印张: 31 3/4

印数: 0001—6,450 字数: 738,000

统一书号: 13031·2559

本社书号: 3520·13—10

定 价: 4.90 元

第二版序言

在本书第二次再版时,这门科学发生了一定程度变化,使我们受到两个方面的冲击。

第一,变化速度惊人。我曾想到经过十年后,关于植物生长的教材至少有半数可留下来继续使用,但适得其反,十年后的今天,我们发现受淘汰的文献目录和图表,两者几乎都高达75%。这就指出教材目录的半衰期只有短短五年。从 J. Margolis (*Science*, 155:1213—1219, 1976) 的数据中指出,科学论文被引用的次数,大约在五或六年内要减少50%,和 B. C. Brooker (*J. Documentation*, 26:283—294, 1970) 的数据中指出,图书馆自然科学方面的书籍每六或七年内要清除50%。如果一个专业植物生理学家在1975年即停止阅读文献,以后在1980或1982年他将失去一半的科学基础知识。因此在此次再版时,只要有可能,我们就特别注意收集最近的文献和有关这方面的经典著作。

我们注意到的第二个特点,是开辟特殊领域的研究工作。用一个比喻来说,研究的雨水降落在科学田野上,很快地形成渠道,渠水灌入新土壤,而未经渠道灌溉的田野没有变动。例如在光合作用这一领域中, C₄ 型的光合作用就是快速灌入渠道;在生长素方面就是对质膜和细胞壁水平的作用机制;在乙烯方面就是它对生物合成的调节作用。变化较小的领域可包括分子结构与任一激素活性之间关系,以及光周期性和春化作用的全部领域。我们试图随着新渠道前进,同时又不忽视原有的基本内容,作出比较全面的探讨。

我们每人负责编写其中某些章节: P. E. K. 担任第一和第四部分 A. C. L. 担任第二、第三和第五部分,我们每人都在自己专长内进行工作。再版的编排与第一版总纲相同,只是增加了新的乙烯这一章,并在某些章节中作实质性的扩充和更新,以便反映新的发展和达到上述目的。

我们要对 W. K. Purves 博士根据初稿校阅了全文,对 F. B. Abeles, J. H. Cherry 和 C. Y. Tsai 校阅了其中有关专业部分特别表示感谢。由于 A. S. Crafts, D. J. Morre, J. V. Possingham, B. R. Loveys 和 R. K. deal Fuente 提供了图表,也表示感谢。

A. C. Leopold

P. E. Kriedemann

(颜季琼译)

第一版序言

作为植物生理学的论文集，本书须特别强调三个方面：第一发展学生们关于科学是在实验基础上所形成的概念（Generalization）的信心；第二，从科学方法推导，描述科学是一种不完整的近似复合体；第三，重组课题，使其接近于代表实验室和田间的近代植物生理学。

我必须说明对这种探讨的理由。作为教师，我不安地发现年青的职业植物生理学家曾这样接受概念，并指导他们去学，为他们所欣赏，而且在最好的经院哲学的传统里，为他们的考试反复学习。他们没有真正科学的工作知识，他们必须改正和协助改善。为了开辟新的科学领域，没有根本的专门实验事实，对我说来，科学概念的理解，似乎是太可怜的工具；因此我在书中，尽可能提出实验证据，以阐明正在讨论的概念。

我亦不安地发现很多的研究工作者，当他们搞这行职业时，不理解科学方法是一种不完善的游戏——一种包括从不完善实验作不完善的推论；而且游戏的性质必然引出矛盾——有时安静而有理，有时则否。我希望学生认识到在用病历表时，所收集的“事实”的矛盾，至此，这将使他对于同样可靠的科学家之间的尖锐争执，多一点儿自信。而且教育他乐于交流批判，强调完善的科学，而缩小不完善的科学。

本书集中关于生长中植物所进行的工作，没有把生物化学和营养所包括的范围组织进去。这样设想，把植物生理学课程的逻辑教学法，部分归于生长发育，而另一部分归于营养和代谢。这样做亦希望在生活植物的功能中维持一种有利的适当水平。尽管现行倾向，朝着偏向于研磨物、上清液，在试管中模拟生命活动，对植物整体的生长，尚无足够清楚的关系。

总之，希望在此提出描绘今天这门科学的形像的近似图画，同时使学生们想到，从报告的实验装置看来，最好的实验装置与人类思维的弱点结合，设想它们，实现它们；而且从这些装置中，认识到概念并不比基本实验的事实更为可靠。

生物学难题是一种动态的激发的难题之一。包括某些片段，它们正在改变形状，正当我们试图把它们装配在一起的时候，在它们能符合于它们的处所之前，有时需要磨光和改变；而且有些在手边的其余零件表现不恰当。对科学家的挑战，是共同配合，改进图画，以他的才能在活的有机体中，设计更精确的重新结构的工作机制。

A. C. Leopold
(颜季琼译)

目 录

第二版序言	v
第一版序言	vi
第一部分 同化作用及生长	1
第一章 光合作用	2
地球上的规模	2
陆地上的光合作用	3
光合作用的场所	4
叶片的气体交换	19
光合作用的控制系统	26
摘要	33
第二章 维管束运输	35
引言	35
运输的途径	36
运行中的溶液	40
有机物运输的机制	44
分配的模式	61
动员作用和再运输	63
摘要	65
第三章 生长动力学	67
植物个体的生长	67
植物群体的生长	78
摘要	91
第二部分 生长调节	93
第四章 生长素类	95
天然生长素	96
生长素代谢	98
生长素的降解	100
与生长关系	102
生长素源	104
运输	105
生长素效应	107
合成的生长素	107
作用机理	110
生长素抑制作用	115
摘要	116

第五章 赤霉素	118
发生	119
生物合成和代谢	122
运转	125
赤霉素的拮抗物	125
调节作用	126
作用机理	128
摘要	131
第六章 细胞分裂素	133
发生	134
分布	136
运转	136
生物合成	137
代谢	137
合成的细胞分裂素	138
调节效应	140
tRNA中的细胞分裂素	141
作用机理	143
摘要	144
第七章 乙烯	146
发生	147
运动	149
生物合成	149
结构与活性	151
调节作用	152
作用机理	153
摘要	156
第八章 抑制剂	157
抑制剂的化学性质	158
脱落酸	159
酚类抑制剂	164
抑制剂的其他类型	165
摘要	166
第九章 分化的生长	167
极性	167
分化	170
相关效应	175
摘要	187
第三部分 发育	189
第十章 萌发和休眠	191
种子萌发	191
幼苗生长	194

休眠的作用.....	197
种子休眠.....	198
芽休眠.....	207
摘要.....	212
第十一章 幼年期、成熟期和衰老	214
幼年期.....	214
成熟期.....	222
衰老.....	223
第十二章 开花.....	233
早熟.....	234
光周期现象和开花.....	237
春化作用和开花.....	246
开花调节物.....	249
开花的遗传机理.....	253
花的发育.....	255
第十三章 结实.....	260
授粉.....	260
座果.....	265
果实生长.....	271
果实脱落.....	277
果实完熟.....	278
第十四章 块茎及鳞茎的形成.....	287
对生长的关系.....	289
环境的影响.....	289
刺激的性质.....	291
块茎及鳞茎的生长.....	292
块茎的完熟.....	293
块茎的再利用.....	293
摘要.....	294
第四部分 生态生理学.....	295
第十五章 光: 生态生理方面的一个环境因素.....	297
能量供应.....	297
植物的反应.....	299
光合作用的活性辐射.....	301
辐射光形态建成活性.....	309
摘要.....	318
第十六章 温度: 生态生理方面的一个环境因素.....	320
植物的热预算.....	321
生理的敏感性.....	327
生理适应性.....	333
摘要.....	341
第十七章 水: 生态生理方面的一个环境因素.....	342

生物物理方面.....	342
植物与水分的关系.....	345
气孔的生理.....	351
生态生理.....	358
摘要.....	368
第五部分 植物的化学改变	369
第十八章 生长和发育的化学调节	370
化学药物的进入.....	371
运出植物体外.....	378
运转.....	379
化学药剂在植物中的命运.....	383
植物的化学改变.....	385
附录	392
表 A-1 课本中所用缩写.....	392
表 A-2 化学药剂的系统名与普通名.....	393
表 A-3 对10的幂的普通前缀.....	394
参考文献	395
内容索引	464
科学名词英汉对照表	475

第一部分 同化作用及生长

光合作用.....	2	生长动力学.....	67
运输.....	35		

当我们的星球的进化过程中,高等植物的出现,是选择压力对生长发育的高效形式的一种表现形式。多细胞生物体现这种特性;但它们的继续生存和最后的成功需要解剖的形式与生理功能的密切协调。这种协调在三个独特水平上分辨清楚:细胞的和亚细胞过程,在组织系统内,和在宏观的整体植物水平。

分子生物学家,生物化学家和电子显微镜学家的共同努力,使生物化学的功能到解剖形式达到超微结构水平,成为可能。例如在细胞和组织中,生物化学活动长期认识的分室作用 (compartments),曾经以数学相似性描述,但现在设想以亚细胞组成表之。每种细胞器,或亚细胞复合物具有一种独特酶补体 (distinct enzyme complement),为差别透性膜 (differentially permeable membrane) 所包围。它们的代谢功能相应地变化。

当进化过程中,组织专门化亦承担与日俱增的重要性。因为多细胞生物要求维管束系统,将支持和感觉两种功能结合起来,随着生长中心继续变成远离同化场所,底物运输的某些形式就显然感到必要了,但亦能使植物的维管束网传送调节剂或信号。这有助于协调整体生物对较为局部的环境暗示的反应。

这种环境-植物相互作用,在宏观水平上,对生长与发育是基本的;而且经得起数学分析考验。那种定量的描述,强调了植物生长的动力学本质,而有助于我们发展多细胞生物如何管理的概念,追踪一种控制基因策略,目的在于生存。当我们对植物生长和发育的理解有所改进,这些策略采取生物化学的或生物物理的量纲;而且我们能建成分子生态学的框架。植物生长的调节,通过生物化学的和生物物理的力与活动范围,从亚细胞水平达于宏观的水平。

(颜季琼译)

第一章 光合作用

地球上的规模.....	2	光呼吸.....	19
陆地上的光合作用.....	3	扩散阻力.....	22
光合作用的场所.....	4	光合作用的控制系统.....	26
叶绿体的结构.....	5	内部的调节.....	26
叶绿体的功能.....	8	环境因素.....	30
叶片的气体交换.....	19	摘要.....	33

植物很可能通过它们的叶片从空气中吸入它们营养的某些部分……可能不是光，也可能是它，由于自由地进入叶和花的表面，对提高植物的要素贡献较多吗？

Stephen Hales

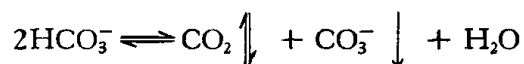
《植物静力学》1727

早期的概念预告我们把光合作用的观点，作为生物圈中最有意义的化学活动，正如我们所知，它是使得陆地上生物有可能演化和生存的一种过程。为了植物生长利用吸收的太阳能量仅仅相当于照射到地球上总能量的极少的部分。这种吸收仍然是所有地球的生物机械的主要动力。

地球上的规模

地球上光合作用的真正重要性是难于确定，部分原因是由于速度上变化极大(海洋和陆地二者)。陆地表面每年固定 20—30 万亿公吨的 CO_2 ，然而设想海洋同化大约 40 万亿公吨 (Bolin, 1970)。估计全球的变化在 10—100 万亿吨之间，Rabinowitch (1951) 更高估计是 150 亿吨。对陆地和海洋的光合作用的相对大小的估计似乎也有几分推测。Rabinowitch (1951) 认为海洋占全球总量的 90%，虽然最近的计算 (Ryther, 1970; Woodwell, 1970) 设想地球生态系统固定的 CO_2 可能只有 1/3 是海洋有机体所贡献的。

普遍认为海洋对地球的大气而言，可作为 CO_2 缓冲系统的作用，自 19 世纪中叶我们大气 CO_2 浓度仅仅增加 10% (Woodwell, 1970)。由于矿物燃料的燃烧释放量的增加和由于森林的开伐，陆地植被固定 CO_2 能力下降，以及有关的措施大气中 CO_2 浓度已有着重上升的趋势，在 1958 和 1968 年之间它已达到 1ppm/每年 (Sawyer, 1972)。对抗这种趋势就是海洋的庞大缓冲能力，这儿 CO_2 与溶解的重碳酸离子达到平衡，其后 CO_2 气体的释放和不溶的碳酸盐的当量克分子的沉淀有关。



这种平衡虽然决定于温度，但可为海洋中的其它溶质所改变。综合的结果是海洋 CO_2 含量受到良好缓冲，从而调节大气的浓度。

在地球范围内生物进化中,光合作用也起了一种重要的作用。大约在2亿年以前,某种海洋生物发展了,它们能在光合作用中放氧。在此之前设想光合作用中没有氧产生,很像现今的绿色和紫色细菌那样 (Van Niel, 1949)。氧进入已被还原的大气中,结果使大气层中发生充足的氧和臭氧,使太阳辐射中的紫外线组成更为稀薄。然后生物能从它们的海水的保护层中形成,而置于陆生植物进化的阶段。大气中氧的存在亦为更有效的有氧呼吸类型的生物提供利用机会。

陆地上的光合作用

群体光合作用是个体植株和它们的组成叶片、加上其它光合表面的光合活动的总和。当自然陆上叶子的群体是大于含有一大堆叶绿素的组织;它就是绝妙地,组织起来的、排列整齐的许多器官,对吸收太阳辐射能和大气中的 CO_2 是有高度效率的。

红外线气体分析仪的出现,作为生理手段,已经有可能研究单叶、整体植株和真正的植物群体的 CO_2 交换(第三章)。每单位叶表面吸收 CO_2 的速度可能变化,甚至在有利的条件下,几乎超过了两个数量级。若干广泛的比较列于表 1-1。表中所归纳的这些组群的本质决不是详尽无遗的,而是想要简化给予各种类型植物中所观察的光合速度的一般

表 1-1 比较最大的光合作用速度,变化几乎超过两个数量级

C_3 光合作用: 速度	CO_2 毫克/分米·小时*
生长慢的多年生植物(沙漠的种类;兰花,若干景天科植物)	1—10
常绿木本植物(热带的和亚热带的乔木和灌木)	5—15
落叶的木本植物(园艺栽培植物,乔木)	15—30
快速生长的农作物(小麦、大豆、甜菜、棉花、向日葵)	20—40
C_4 光合作用	
热带草本和其它许多植物	50—90
具有羧酸固定途径[甘蔗、玉米、苋菜、藜 (<i>Atriplex</i>)]	

* 这些普通数值是根据叶片投影的面积计算,并未考虑到叶片上、下表面之间气孔的不同分布。

意义,真正的生活情况是比表 1-1 更为复杂,可能是由于环境因素和不同的生理状态变化的缘故。

两种不同类型的植物出现:(1) 它们在 CO_2 固定系统中,几乎完全是依赖于 1,5-二磷酸核酮糖 (RuBP) 羧化酶¹⁾和已经描绘的、如具有还原的戊碳磷酸或固定 CO_2 的卡尔文循环。它们包括了大多数植物种类,通常称之为 C_3 植物。(2) 它们具有另外的光合系统,这个类群的成员几乎普遍具有较高的光合速率和表现一种更为近代的进化历程,对短期快速生长而言,设想是环境压力的结果。与 C_3 植物相比较,与它们高速度的光合作用有关的是增加同化物的流动 (Hofstra 和 Nelson, 1969),降低 CO_2 向内扩散的阻力 (El-Sharkarwy 和 Hesketh, 1965),实际上缺少光呼吸 CO_2 的释放, CO_2 补偿点接近于零 (Forrester 等, 1966),而且在叶肉细胞中特殊的叶绿体结构与维管束鞘细胞中的相反 (Laetsch, 1968; Bisalputa 等, 1969)。它们的 CO_2 固定系统主要地是由于磷酸烯醇式丙酮酸 (PEP) 羧化酶及其后已固定的碳,进入 C_4 -二羧酸循环。这种植物类群与第一组相区别,

1) 本书所使用的化学药品和其他缩写符号、化学药品的化学名称和普通名称以及以米制为测量单位的对 10 的幂的普通前缀见附录 A-1—A-3。

他们被称为 C_4 植物。在 C_3 和 C_4 植物之间的生理区别将在这一章较后的部分重复讨论。

光合作用的场所

叶绿体是一种高功能的细胞器，安置光合作用的全部机构。它是一种自我复制的小体（看图 1-1），带有它自己的互补核酸和核糖核蛋白体，它可以制造不同的许多蛋白质（Boardman 等，1965）。这些特性显示一种较大的自主程度，尽管细胞核可能具有调节影响叶绿体的生物化学，例如叶绿素的合成。

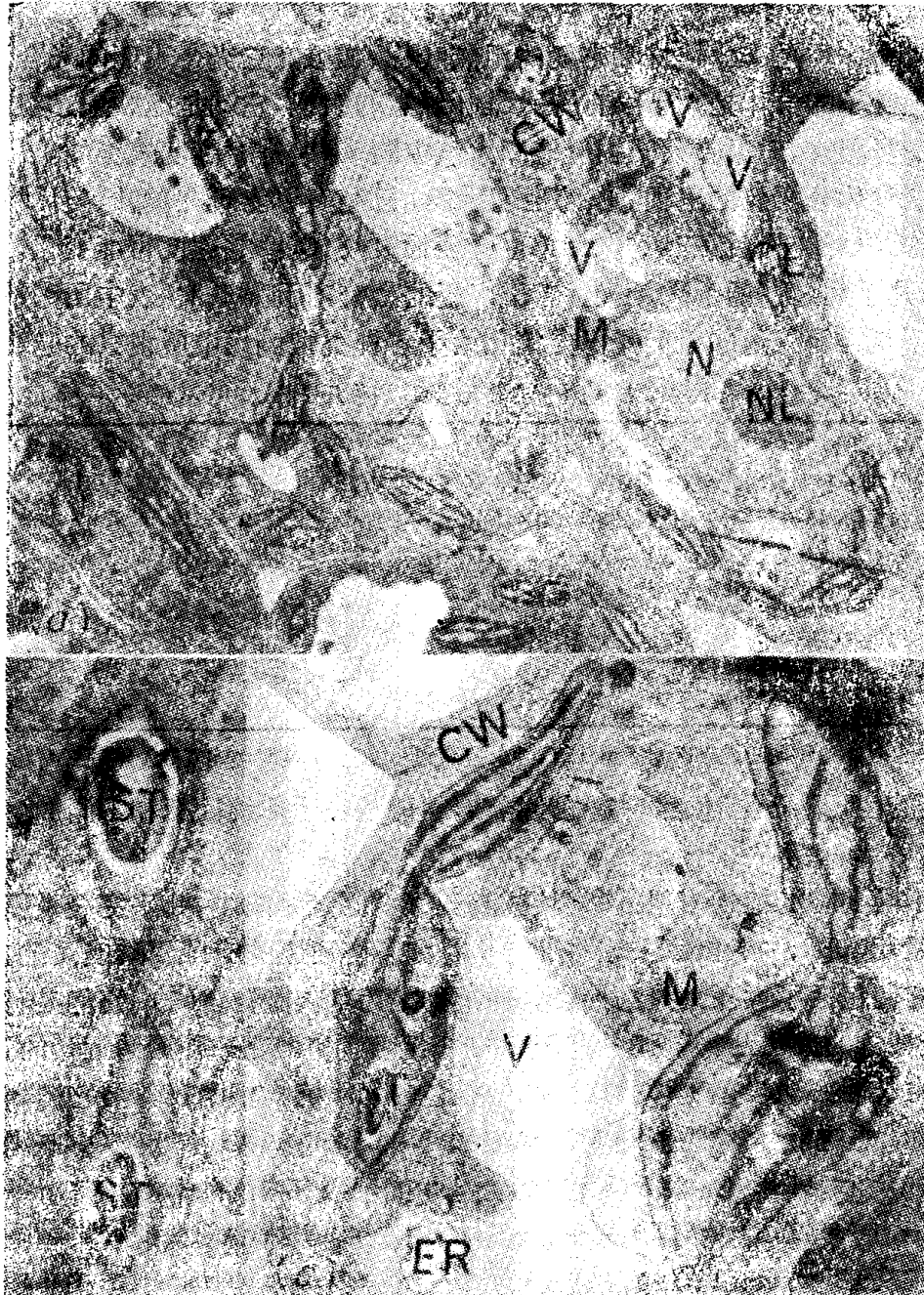


图 1-1 菠菜的许多叶绿体在成熟质体中央收缩，其后产生具有充满补充结构成分的两个子细胞器。(a) 在 10—16 天的菠菜叶片中的细胞 ($\times 9000$) (b) 到 (d) 带有中央收缩的许多叶绿体 (分别的 $\times 13200$), 9,000 和 16,800。所有制备来自幼叶的基部大约 1 厘米长，用氢氧化铝染色。CW = 细胞壁，V = 液泡，CL = 叶绿体，M = 线粒体，N = 核，ST = 淀粉粒，ER = 内质网 (Possingham 和 Saurer, 1969)

叶绿体在细胞质中是能动的,一般可能改变它对光反应的位置。在低光强度下,叶绿体本身排列成最大截获光能的位置,在高光强度下,本身排列为最小的截获光能的位置。这种移动如何获得是完全不知道,虽然在调节叶绿体运动中,光敏色素的作用已良好地成立(第十五章)。

最初观察叶绿体的可能是在 1700 年之前,荷兰显微镜学家 Anton van Leeuwenhoek,虽然 von Mohl 在 1837 年首先描绘叶绿体,他也注意到其中存在淀粉粒;无论如何,他不能理解叶绿体、光合作用和淀粉之间的相互关系。Sachs (1862) 声称已经首先注意到这点。

关于能量输入的专一性的化学变化的检测,由于缺乏适宜的手段而被推迟直到 Hill (1937) 的经典工作,他指出叶片物质悬浮在草酸高铁溶液中吸收光能释放 O_2 。利用从光能获得的化学能到 CO_2 的还原,其后 1954 年 Calvin 及其同事在美国贝尔克莱 (Berkeley) 工作建立了碳固定的一种途径。

叶绿体是更为被动的细胞成员。这是十分可能的,高等植物由类似于蓝藻的光合作用有机体的入侵,而获得它们的叶绿体 (Cohen, 1970)。这种唯一的细胞器,给予植物

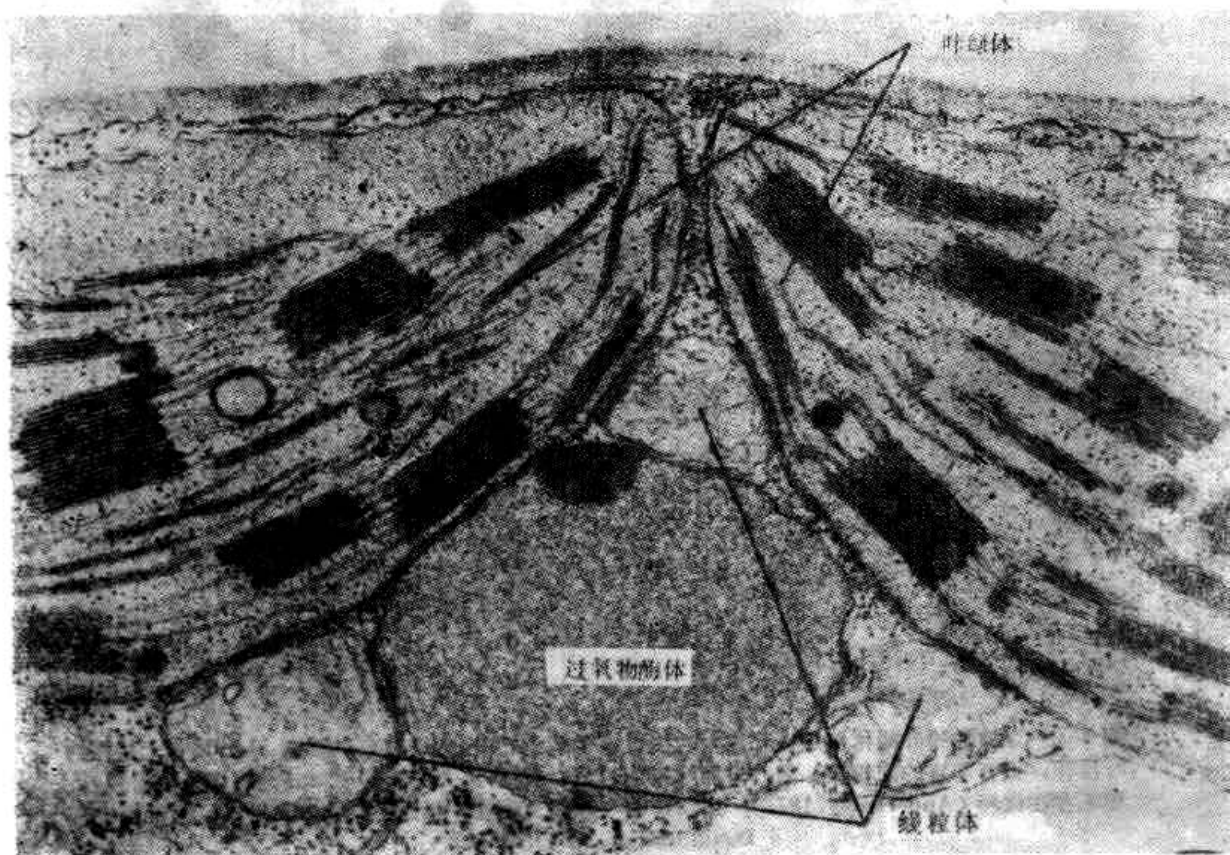


图 1-2 CO_2 固定的位置常常是与 CO_2 产生的区域相对并列。许多细胞器例如过氧化物体和线粒体靠近叶绿体,正如在烟草叶片的这种叶肉细胞中所指出的 ($\times 35,000$) 与图 1-18 比较。

(承蒙威斯康星大学 Eldon Newcombe 所惠赠)。

固定 CO_2 的能力,是依靠它利用光能产生对 CO_2 固定所必需的 ATP 和 $NADPH_2$ 的能力。倘若它们有 ATP 和 $NADPH_2$ 的供应,那么许多类型的细胞,植物和动物二者均能固定 CO_2 ; 为了它的自养生存,于是光合作用的细胞特殊地装备了绿色植物。

叶绿体的结构

叶绿体 (图 1-3) 是被外膜完全包围的一种透镜形的细胞器,它比细胞核小。叶片中

叶绿体是很丰富的；Kirk 和 Tilney-Bassett (1967) 计算每平方毫米叶面积叶绿体的密度为五十万。在十九世纪末之前，已充分知道它们的存在和基本结构。Arthur Meyer 在 1883 年对基粒的惊人描绘，证明了早期显微镜工作者的部分细致观察。

叶绿体的基本物质(图 1-3)，已知如间质是轻微的电子密度的粒状衬质。埋藏在间质里的是大量的、膜联结的、扁平的囊袋或片层。Menke(1962) 对这些结构称之为类囊体(类囊袋)。由 2 和 100 之间的类囊袋重叠形成一个基粒(图 1-3a)。类囊体的三维空间

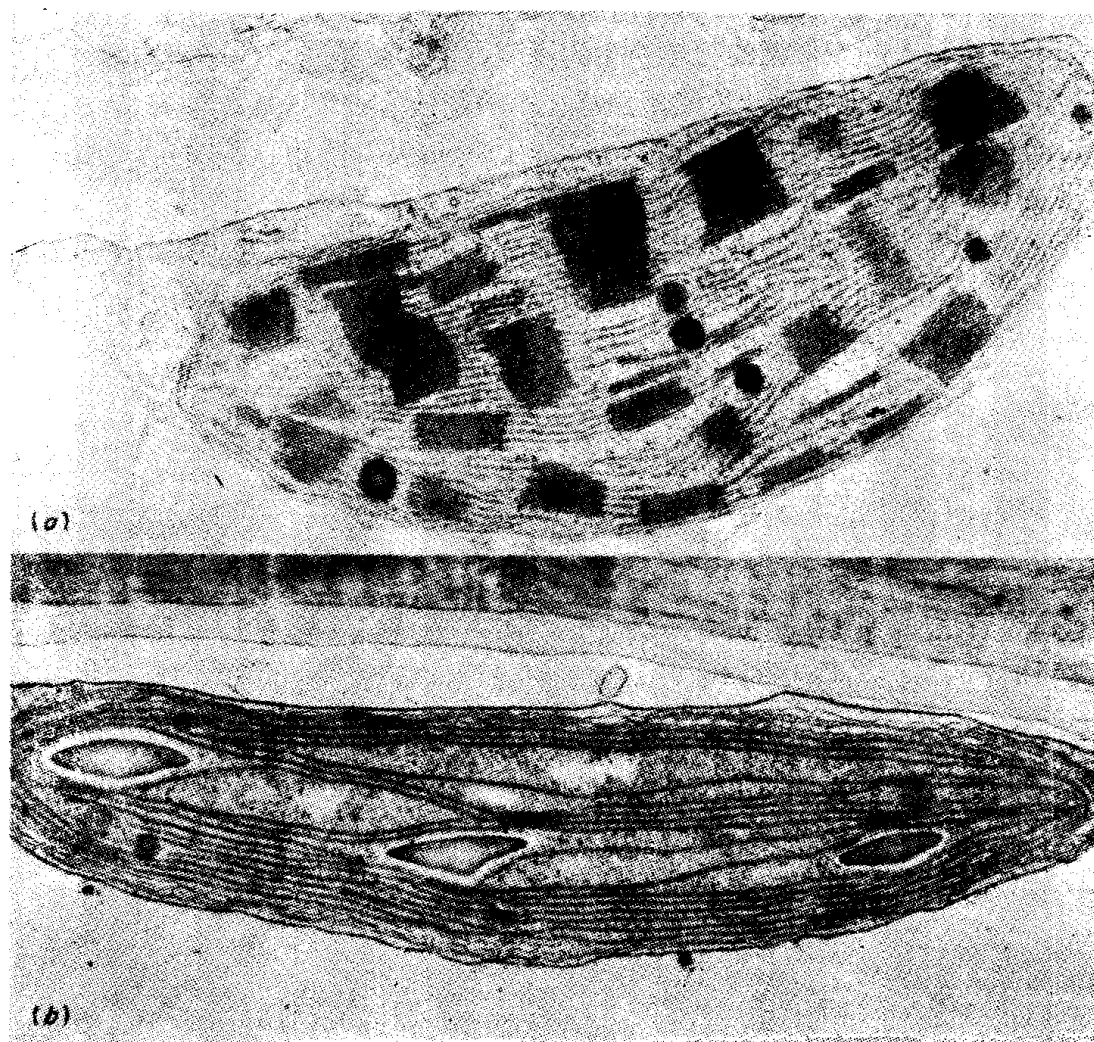


图 1-3 C₄植物的叶绿体按照在叶片内的位置显示结构的特化，维管束鞘细胞(b)具有无基粒的叶绿体，但有丰富的淀粉粒。另一方面叶肉细胞(a)含有更为典型的质体(与图 1-2 相比较)。但不存在淀粉(Andersen等,1972)。×20,000 (承澳大利亚，悉尼，C. S. I. R. O. 食品研究部 David Bishop 博士所惠赠)。

关系还有待确立；例如：还未真正知道：它们出现的分支是来自一种“大”的膜结合的囊袋，或者事实上还是许多不同的囊袋的集合。

在高等植物叶绿体的这种基本的图片中，一种值得注意的变化是 C₄植物提供的两种类型的叶绿体(图 1-3)。例如，在玉米维管束鞘薄膜细胞中，叶绿体常常没有基粒，并且单个类囊体延伸超过了质体的全长。在 C₄植物叶肉组织中，叶绿体(图 1-3a)附着如早期所描绘的普通结构类型上，虽然在间质片层之间，正如在 C₃植物一样，它们趋向于不能形成淀粉粒(也可参看 Woo 等,1974)。

在 C₄植物中，这些相同的叶肉细胞的叶绿体，另外还具有不同的特性，例如玉米。它

们以精细的、管状网,形成网状结构,装备在叶绿体外被的下面。Laetsch (1968) 和 Rosado-Alberio 等 (1968) 已经描绘了这种特性,并推测它们是涉及到新形成的光合产物的运输。

类囊体的表面覆盖着一种有序排列的、相嵌的许多颗粒,它们的大小是按照类囊体(基粒对间质)的区域而变化的。电镜给予的印象是每一颗粒由四个亚基组成。这些颗粒已知者如量子体,起初设想发生在囊袋的内部,但是最近的意见,支持表面定位 (Park, 1965)。最初报道量子体是作为光合作用的基本单位,虽然他们的大小 ($150 \text{ \AA}$),看来对全部光合作用所必需组成场所是不适宜的 (Rabinowitch 和 Govindjee, 1969)。

关于细胞内,成熟叶绿体的来源,虽然有许多不同意见,现在重要证据支持这种观点:他们不是从头出现,而是当营养生长和性繁殖时期,来自原来存在的质体。对于叶绿体的前身,例如原质体是一种小的、无色素的(或淡绿)小体,发生于迅速分生时,但没有分化的分生组织中,这些原质体自由增殖,且与细胞分裂齐步并进。原质体最终变成成熟的质体,以适应于已形成的组织(叶中的叶绿体,块茎中的白色体)。

藻类和高等植物的成熟叶绿体仍然是能够分裂的。早期在藻类细胞的观察,结合最近从高等植物 (Possingham 和 Saurer, 1969) (图 1-1) 得来的证据,支持叶绿体细胞学连续性的观点。在低等和高等植物二者的繁殖细胞中,质体的数目得以维持,不是由原质体分裂(继之分化),就是由成熟的叶绿体分生(看图 1-1)。

叶绿素的合成是与囊泡转变成小盘和片层密切相关的,当电子显微照相还不能检测叶绿素的时候,色素的形成与小盘的有机组成和片层的结构就有密切关系。由于叶绿素是片层结构的一部分,一般认为他们是同时形成。黄化的眼虫细胞曝光,大约在可觉察的光合作用开始之前 8 小时,叶绿素就逐渐累积 (图 1-4)。在高等植物中这种光效应也是明显的,每天出现周期性的叶绿素合成,在白天合成相对快 (Sironval, 1963)。

许多工作者已发现片层和与它有关的叶绿素的形成,需要蛋白质的合成 (Aoki 和 Hase 1964, Hudock 等 1964)。应用蛋白质合成的毒物,如氯霉素能阻止片层的发育和叶绿素的形成。用放线菌素 D 获得类似的抑制,从而指出在叶绿体的发育中也包含 RNA 的合成 (Bogorad, 1967)。

在叶绿体中发现丰富的 DNA,虽然这种物质仅仅占细胞 DNA 总量的 2—14%。绿藻 (*Chlamydomonas*) 的标记实验指出,在叶绿体中大部分 DNA 的合成是白天进行。这些实验是用藻类的同步培养完成的,而有丝分裂仅在晚上发生 (Chiang 和 Sueoka, 1967)。叶绿体的 DNA 是有特异性的,在于密度的微小不同,是唯一的无组蛋白的 DNA (von Wettstein, 1967),在碱基的比例上与核的 DNA 有微小的差异 (Green 和 Gondon, 1966)。

RNA 是存在叶绿体中,尤其是如核蛋白体 RNA (rRNA),其密度特性类似于细菌的核糖核蛋白体 (Boardman, 1967),比类似于细胞质的核糖核蛋白体的较多些。从烟草叶片已经分离的叶绿体的核糖核蛋白体,如多聚核糖核蛋白体,在进行蛋白质的合成是非常

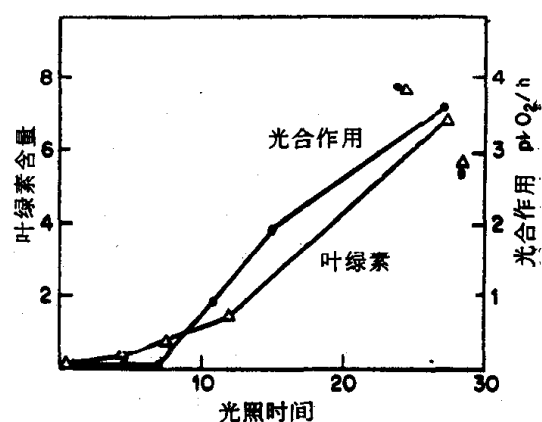


图 1-4 假使眼虫细胞在甘露醇中(阻止分化),保持在 100 英尺烛光在光合作用开始之前,有些叶绿素开始形成。O₂ 的释放表现有八小时的迟缓时间。

有效的 (Boardman 等, 1965; Chen 和 Wildman, 1967)。于是叶绿体给它自己一套遗传的指令, 故能翻译它们成 RNA 和蛋白质。

Sironval (1963) 已经指出叶绿体组成的快速更新, 他把放射性的 α -氨基乙酰丙酸渗入到大豆的叶绿素, 其后, 以放射性活力下降, 作为更新的测量; 他认为担负能量吸收的色素蛋白质复合物半衰期大约五天。进一步间接的证据是来自黑暗中叶片组成降解的速度, Shaw 等 (1965) 设想小麦叶片叶绿素含量五天之内消失一半。已证明叶片蛋白质的组成和 RNA 以类似的速率消失。例如, Bogorad (1967) 已注意到叶绿体内 RNA 多聚合酶的快速衰退。

汇集这些资料, 用以支持这种观点, 在叶绿体中要维持光合作用的效率, 的确必需广泛地、更新它的组成份。

象所有生物体本质一样, 叶绿体并不是永存的, 而最终是要衰败的。在某些情况下, 有色体的形成可能是与成熟果实的正常衰老有关。Spurr 和 Harris (1968) 已经指出在辣椒 (*Capsicum*) 的表皮 (果皮) 组织中, 这种转变正象果实成熟一样, Thomson (1966) 在 Valencia 桔子中已描绘了相类似的变化。众所周知, 成熟桔子的金色是由于胡萝卜素类的合成, 它代替了叶绿素作为优势色素 (Eilati 等, 1969)。叶绿素的这种丧失是与叶绿体降解成有色质体有联系。这些次生细胞器的生理作用还未能得到证明。

叶绿体的功能

光反应 在可利用的方式中, 植物利用光能是依赖于吸收辐射能的一种特殊性分子。叶绿素分子 (它的生色团) 的卟啉蛋白质是能捕获光能, 然后转移能量到其它分子。已知叶绿素的各种形式之间的化学差异, 是以不同的光吸收特性装备着它们。例如, 叶绿素 *a* 和叶绿素 *b* 它们参加到二个光系统中的本质差异将描述在下面。

在叶绿体内, 叶绿素是限于片层内, 所有植物都具有叶绿素 *a*, 大多数植物也有叶绿素 *b*, *c* 或 *d*。叶绿素 *a* 和叶绿素 *b* 之间的比值是按照植物和环境条件二者而变化的。C₄ 植物 *a/b* 比值为 3.9, 而 C₃ 植物为 2.8 (Black 等, 1969; Black 和 Mayne, 1970; Chang 和 Troughton, 1972); 假使生长在高光强度下, 一定的品种、将具有相对大的 *a/b* 比值 (Rabinowitch 和 Govindjee, 1969; Rager 和 Krauss 1970)。叶绿素 *a* 的存在超过一种形态, 已知如 P₇₀₀ (从它的吸收峰命名) 在光化反应中起重要作用。P₇₀₀ 被漂白非常快, 而且仅占存在的叶绿素 *a* 总量的 0.1%。第二种形态的叶绿素 *a* (P₆₈₀) 也是光合作用光反应的基础。这两种形态的叶绿素在光合作用的光化反应中是重要的色素, 分别地表示光系统 I 和 II 的主要能量陷阱 (见图 1-5)。

一种聚合色素如已知的光系统 II 吸收的光量子、催化从水分子迁移的电子。这些充能的电子, 其后在一系列的受体和供体中向下运动, 最终他们到达 NADP, 使它还原成 NADPH。沿着这种下降顺序, 若干能量被虹吸以形成 ATP。吸收光子之后, 在光系统 II 上, 开始对抗电势上升的电子, 设想被一种叫做 *Q* 的物质接受 (它获得这种名称是来自他的荧光熄灭效应)。继之, 电子在光系统 I 内充能而达到铁氧还蛋白物质 (FRS) 水平。在它们的能量状态衰退中, 再促使 NADP 还原成 NADPH。

这些各种受体和供体的化学同一性的整个细节是不知道的, 它们的真实存在常常是假设的, 在许多实验结果上, 这些实验是利用与人工电子供体相结合的许多化合物, 该化