

海洋光合作用

——侧重生态学方面——

〔丹〕E. 斯蒂曼-尼耳森 著

科学出版社

海洋光合作用

——侧重生态学方面——

(丹) E. 斯蒂曼-尼耳森 著

周百成 温宗存 译

曾呈奎 校

科学出版社

1979

内 容 简 介

本书是国际上第一部论述海洋光合作用的专著。作者以本人在海洋初级生产力和光合作用方面四十多年的研究工作所获得的经验为基础,同时参阅了许多有关海洋光合作用问题的文献,从生态学角度,着重论述了海洋光合作用的生理生态学问题。全书共分十五章。分别阐述了光合作用和生命在海洋中的起源,光合作用的过程,海洋植物的类型、分布及其光合作用特性,海洋的环境条件,光合作用同环境因子的关系,海洋植物光合作用速度的测定方法,各种类型海洋植物在海洋中的初级生产速度,以及海洋光合作用和人类的关系。

本书可供大专院校植物学、植物生理学、海洋生物学、淡水生物学、水产养殖学的师生以及有关科技人员参考。

E. Steemann Nielsen

MARINE PHOTOSYNTHESIS

With Special Emphasis on the Ecological Aspects

Elsevier Scientific Publishing Company, 1975.

海 洋 光 合 作 用

——侧重生态学方面——

[丹] E. 斯蒂曼-尼耳森 著

周百成 温宗存 译

曾呈奎 校

*

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 各地新华书店经营

*

1979年11月第一版 开本: 787×1092 1/32

1979年11月第一次印刷 印张: 5 3/8

印数: 0001—2,680 字数: 117,000

统一书号: 13031·1122

本社书号: 1574·13—10

定价: 0.85 元

序

现在，要用详尽无遗的方式写一本光合作用的篇幅较短的书是不可能的。这本书即使只包括海洋光合作用，情况也是如此。关于这个基本过程，现在已经知道许多细节。但是，事实上即使为了了解光合作用的主要趋向，这些细节中的相当部分也是必不可少的。因此，有必要对一些细节作一定程度的讨论。

本书以同海洋光合作用有关的生态学问题为中心。但是，就是这样专门的领域的文献也是大量的。详尽的评论是不可能的。为了使这本书易读，切实可行的办法就是只提供较少量的参考文献。尤其是关于比较普通的概念的第一章，更是如此。到处都可以找到有关的文献，例如从1950年以来每年都出版的《植物生理学年评》(Annual Review of Plant Physiology)。除了个别的例外，在前五章中只提到新近的文献。但是，作者希望所提供的文献仍然足以使读者能进一步钻研各种问题。

在某些情况下，必须参考叙述用淡水植物做的实验的论文。当然，海洋植物和淡水植物的习性如果不是在大多数方面，那也是在许多方面是相同的。

希望生物海洋学的大学生和专家读了这本书会有收获。例如海洋初级生产的测定是各种科学分支的工作者所做的。植物生理学方面的专家们还不是贡献最多的。

此外，这本书介绍了一个植物生理学家在海洋初级生产和光合作用方面工作四十多年所获得的经验。因此，本书的

相当一部分篇幅涉及作者自己的研究工作，这或许是可以谅解的。这是一个缺陷还是一种优点，需要读者自己判断。很显然，浮游藻类占据最巨大的空间。当然，虽然部分地是由于作者的特殊的兴趣，但必须公正地承认这些藻类在海洋光合作用研究中起着非常重要的作用。

对测定光合作用速度，包括初级生产的速度的各种技术，只作了简单的讨论。至于详尽的论述，可以参考包含这个专题的一些著作，例如 Vollenweider (1969, 1974 年第二版)。

许多同事们阅读了这本书的手稿，这是很大的帮助。我对 N. Jerlov 教授，E. G. Jørgenson 教授和 S. Wium-Anderson 先生表示感谢。

E 斯蒂曼-尼耳森

目 录

序	v
第一章 引言——光合作用和生命在海洋中的起源	1
光合作用演化前的地球	1
光合作用的开端	2
第二章 光合作用的过程	5
历史注释	5
光合作用的两种过程	6
光化学过程	7
电子传递	8
在光合作用中起作用的色素	10
光合作用的碳途径	13
第三章 水下的日光	15
引言	15
仪器	15
海面上的入射光	17
水下光	19
海水的光学类型	21
有光带	24
索氏盘透明度	24
第四章 在海洋光合作用中测定辐照度的单位	26
第五章 海洋植物的各种类型	28
引言	28
浮游植物	28
小型漂浮植物	30
大型漂浮植物	31

小型底栖植物	31
大型底栖植物	33
第六章 植物的各分类类群中的色素及其对光合作用的 意义	36
引言	36
绿藻	37
硅藻和双鞭藻	39
褐藻	41
红藻	42
蓝藻	44
高等植物	45
光合细菌	46
生态学结论	46
第七章 光合作用时 CO_2 和 HCO_3^- 的吸收	49
二氧化碳系统	49
海洋植物对碳源的吸收	50
吸收和利用 HCO_3^- 的机理	52
盐度和碳的吸收	54
第八章 光合作用同在植物体中进行的其它过程,特别是 同呼吸作用之间的相互影响	55
引言	55
暗呼吸	56
光呼吸	57
光合作用时的胞外产物	58
第九章 光合作用速度同辐照度的关系	60
引言	60
光合作用曲线	60
在低辐照度下叶绿素浓度和光合作用速度	64
强辐照度下光合作用的光饱和及下降	67
光合作用强度的昼夜变化	69

日照长度的影响	72
紫外线的影响	73
偏振光的作用	75
第十章 对辐照度的生理适应	77
引言	77
适应对于浮游藻类的经济的重要性	78
适应新的辐照度时的暂时变化	86
适应新的辐照度的时间过程	88
底栖藻类的适应	93
光色适应	94
第十一章 对温度的生理适应	96
浮游藻类	96
适应新的温度的时间过程	99
适应和蛋白质含量	101
大型底栖藻类	103
第十二章 海洋植物的光合作用速度的测定方法	105
引言	105
测定浮游植物生产的方法	105
氧测定技术	107
^{14}C 测定技术	108
现场测定	109
^{14}C 测定技术的误差和精确度	109
测定小型底栖藻类生产的方法	110
测定大型水生植物生产的方法	111
第十三章 光合作用对海下光的利用	113
引言	113
海下光的影响	113
水文条件对光照条件的影响	117
辐照度逐日变化的影响	119
高纬度北极区光的利用	122

第十四章 海洋的初级生产速度	124
浮游植物	124
大西洋	125
大西洋的从属水域	128
印度洋	132
太平洋	133
大型底栖植物	135
小型底栖植物	136
第十五章 海洋光合作用和人类	137
海洋中的食物网	137
大型藻类的产品	139
译后记	140
参考文献	141
索引	151

第一章 引言——光合作用和生命 在海洋中的起源

光合作用演化前的地球

在自然界里，光能自养植物现在是有机的唯一的初级生产者。甚至化能自养细菌，虽然是间接的，也是依靠光能自养植物。化能合成细菌氧化还原性的无机物，因此获得合成有机物所必需的能量，这些还原性的无机物最初是由于光能自养植物的活动产生的。现在生存在地球上的一切生物都依靠光能自养植物生产的有机物。这些生物包括所有的动物，也包括所有的象真菌那样的异养植物以及非光能自养细菌。

因此，似乎可以设想地球上最初的生物是光能自养植物。然而我们知道事实上并非如此。此外，远在地球上最早的原始生物出现以前，海洋里已经有有机物质了，虽然很可能最初是在海洋之外，在地球的固体表面上产生的。

在地球存在的头十亿年里（milliards = 10^9 ，美国称 billions），大气是还原性的。除了低浓度的其它气体外，甲烷和氨的浓度高。另一方面，没有游离氧。紫外辐射穿透大气层。氧气强烈地吸收紫外光。在这种还原状态占优势的条件下，对水的穿透力差，但能达到地球的固体表面的短波紫外光的能量能够用甲烷和氨这类物质造成有机物。

作为一种理论，俄国生物化学家 Опарин 在 1922 年已经提出了这种看法。但是他的思想对当时的科学的影响很小。

在第二次世界大战后十来年，另外几位科学家首次重新考虑他的理论。Calvin (1965) 已经发表过一篇评论。根据实验室的实验，他们指出事实上按 Опарин 提出的方法能制造出有机物。另外还表明合成的不仅是己糖那样的简单的有机物，还有许多较复杂的物质，例如各种氨基酸。在有 H_2S 时，产生一系列含硫的有机物。事实上，活细胞中的复杂化合物分解时所见到的一切物质，在还原条件下做实验时实际上都能合成。

如果用紫外光，这种有机物合成就是一种简单的光化学过程，但这种光化学过程无论如何也不能同光合作用相比拟。起始物质，如甲烷是处于还原状态的。因此，紫外光只提供活化能。然而在光合作用中发生了化学潜能的净积累。起始物质二氧化碳和水处于氧化状态。

由于那时海洋中的有机物质分解的可能性似乎很小，我们可以设想这个时期海洋中各种有机物质的浓度很高。因为大气中没有氧气使太阳发出的紫外光减弱，的确为有机物的合成提供了相当大量的能量。

我们只能推测最早的极原始的生物是如何在海洋中产生的。对于这个很重要的事件，事实上我们是完全无知的。不过已经在年龄约20亿年的沉积物中发现了各种象细菌那样的细胞的“化石”。* 海洋中最早的生物必然是很原始的异养生物。因为没有氧气，它们是厌氧的。

光合作用的开端

根据所有的证据，现在的光能自养细菌接近地球上最初

* 近年来在非洲东南部的斯威士兰(Swaziland)发现了32亿年前的单细胞生物化石——译者。

演化出来的光能自养植物。它们的细胞结构似乎比普通的光能自养植物更原始。但同后者的最本质的区别是它们不完全的光能自养。除光能外,它们还需要分子氢、硫化氢之类的还原性物质。最后,它们只生存在厌氧条件下,这同生命出现时的地球早期阶段的条件相同。

当发展出第二个光化学系统(见第二章)时,发生了光合作用的主要的进化。它使这些生物能从水中放出氧气,不再依赖还原性物质。除细菌外,所有光能自养植物都有第二光化学系统。但是,某些外观上是原始的绿藻在厌氧条件下能改变其光合作用,用还原性物质氢代替第二光化学系统。注意到这一点是有意义的。

约十亿年前,能产生氧气的光能自养生物一定已经发生。在这个时期形成的沉积物中,发现了具有卟啉环系统的化合物,它一定是叶绿素或细胞色素破坏时形成的。但是,只有在光合生物的活动开始之后才能发展出细胞色素。因为细胞色素只在有氧呼吸中起作用,这类呼吸暗示了分子氧的存在。根据一切证据,光合作用是形成这些分子氧的唯一途径。因此,上述化合物究竟是叶绿素的还是细胞色素的残余物是不重要的。

现在习以为常的放出分子氧的光合作用的出现是地球发展史上的重大事件之一(参阅 Echlin, 1966)。有了它,大气才能逐渐地从还原性的变成氧化性的。很可能经过了几亿年,大气才达到了象今天这样含有约 21% 的分子氧的状态。但是,早在那个时候以前,没有光能自养植物的协助的有机物的合成早已停止。因为在大气中出现了氧气,尤其是同时在电离层里出现了臭氧,逐渐地减少了到达地球表面的紫外光。

在有光能自养植物的这个时期以前和之初,在海洋和淡水湖泊之外不可能有生命。高强度的紫外光,特别是它的短

波长部分阻碍生物生长。当大气达到或多或少同今天相似的状态时,才可能有陆生的植物和动物。

因此,海洋是生命的发源地,在几亿年里,也是生物能够生存和进化的唯一场所。因为淡水湖泊总是暂时的,也就是说同地质时期相比,存在时间很短,因此,当谈到早期进化时,我们可以不考虑它们。这样,所有起源很古老的分类类群都存在于海洋里。所有主要的藻类类群在寒武纪或寒武纪以前,距今约十亿年至五亿年就发生了。因此,蓝藻、硅藻、红藻、褐藻和绿藻是真正的海洋植物,虽然现在在淡水里也有,在陆地上也可以见到某些分类类群,但除了极少数的例外,褐藻和红藻仍固守着海洋。

当生物脱离海洋,在陆地上扎根之后,进化较快。发展出许多植物分类类群。最后是属于显花植物的单子叶植物纲这个类群。值得注意的是,只有陆生植物的这个类群中的一些种放弃了陆地,又返回海洋,成为真正的海洋植物,即水下生长的种类,这是颇为希奇的事情。就我们所知,陆生植物的其它类群从来就没有重返海洋的代表种,陆生植物的比较古老的类群,例如苔藓和蕨类,以及双子叶植物纲(它发展出另一类显花植物:单子叶植物纲),都是如此。

第二章 光合作用的过程

历史注释

在本书中没有必要对光合作用的生物物理学和生物化学作详细的考察。同样，对这个问题的研究的发展过程我们不作正式的历史性的概述(参阅 Loomis, 1960)。虽然在十八世纪末已经阐明了光合作用的某些要点，同时到十九世纪后半叶和本世纪初对这个过程的认识又有了进一步的、重要的进展，但到第二次世界大战后，才有可能首次实现认识上的真正的突破。这时，才有了必需的技术可以应用。在十九世纪三十年代，阐明了呼吸作用，至少是它的所有要点，这并不奇怪。经过改进的，然而普通的，足以研究呼吸作用的许多个别过程的化学分析方法是现成的。对于光合作用的生物化学的研究，同位素 ^{14}C 的应用和同纸层析相结合的同位素技术的发展是解决这些问题的必要的基础。第二次世界大战后才有了认识这些过程的生物物理学的新技术，这也是一个必要的前提。

在本书中，将优先讨论光合作用的生态学方面。但是，其中有许多是光合作用的生物化学或生物物理过程的直接结果。因此它们是了解生态学问题的必不可少的基础。我们至少在一定程度上也必须介绍它的生物化学和生物物理学。在此只提供一个轮廓，因为包括这些问题的好书甚多，例如《植物生理学百科全书》第五卷(第一和第二分册)(1960)。特别是向只希望对光合作用有简略的概念的生态学家们推荐 Fogg

(1968)的著作。核心是植物生理学和生态学而不是分子生物学。

进行光合作用时，辐射能是以避免逆反应的方式转变成化学能的。具有化学潜能的化合物就贮存在细胞中，以后用于建造植物的新的结构或为进行一些生命活动过程所必需的呼吸作用过程提供燃料。

光合作用的两种过程

本世纪初，发现光合作用包括两种过程——光化学过程和酶促过程。图1的两条曲线表示在两种温度下光合速度同辐照度的增加的关系（参阅15页脚注）。我们以后将详细地讨论这些曲线。这里我们只谈一下曲线的第一部分，即在弱辐照度下，是倾斜的直线。这时光化学过程限制着整个过程。光化学过程同辐照度成正比。最初的斜坡呈直线，这说明光合速度是被光化学过程限制的。图1所提供的进一步的证据

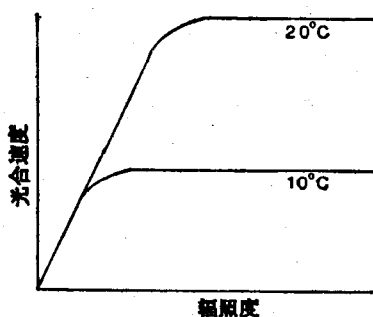


图1 在10°C和20°C时，光合作用速度同辐照度的关系(图解)

是在弱辐照度下光合作用与温度无关。这是光化学过程的特征，例如可以同照相中所利用的光化学过程相比，在照相中我们是不考虑温度的。

在图1中，在稍强的辐照度下，曲线弯曲，逐渐变成同横轴平行。这时光合作用被酶促反应的速度所限制。我们假定二氧化碳浓度足够。在强辐照度下，当温度增加约10°C时，光合速

度增加约10%。

度增加一倍多。这告诉我们是普通的化学过程在限制着整个过程。虽然没有确切的证据说明它一定是酶促过程。但是酶促过程是化学过程,而且许多事实告诉我们,在植物中所有这些过程的速度都是受酶控制的。

光 化 学 过 程

普通的光能自养植物能利用波长约 350 和约 700 毫微米之间的光。另一方面,光能自养细菌能利用波长更长的光,有的甚至超过 900 毫微米。普通的植物只能利用直到 700 毫微米的光,这部分地是由于这些植物没有在光合作用中能起作用的、吸收波长大于 700 毫微米的光的色素。但是,很可能光合作用的上限在 700 毫微米并非偶然。由于光合作用是一个量子过程,只要有足够的能量,量子不论大小,对光合作用都有同样的作用(参阅 26 页)。因为量子的能量随波长的增加而减少,似乎很可能在普通的光能自养植物的光合作用中能起作用的一个量子的能量的下限恰好是波长约 700 毫微米的红光量子的能量。根据所有证据,光能自养细菌同化一分子 CO_2 所需要的量子数实际上和普通植物相同,它们除了利用光能外,还利用化学能。这很可能是它们具有能利用比普通的植物所利用的量子能量还少的量子的能力的原因。同时,这些细菌中的色素能吸收波长较长的光。

最后必须提到,根据 Halldal (1968),一种动物体内共生的绿藻(螺栖藻, *Ostrobium* sp.) 能够利用波长达到约 750 毫微米的光。它长在珊瑚内部的深处,在极弱的辐照度下生活。它具有吸收 700 毫微米以上的光的一种特殊的色素。因为这种藻一定是异养占优势的,这或许使它能在光合作用中能够利用比普通的植物所用的光量子还小的光量子。

在光合作用中，叶绿素分子以及其它光合色素分子能吸收光子并成为被激发的。这时它们的能量比基态分子多。

至于基态，我们理解为一个原子中的电子倾向于占据最低能态的情况。相反，在所谓激发态，电子被转移到外层轨道。光合作用过程中至少可见到三种不同的激发态。第一种状态，特别是由蓝色的、富量子造成的激发态具有高的能量，但它们在极短的时间内变为另一种状态。部分能量以热的形式逸散。

我们想简略的提一下能量最低的激发态——所谓三线态，同前一种状态比较，它的寿命长得多(约 10^{-7} 秒)。这些被活化的三线态叶绿素分子中有些分子(如后面将提到的，只是很少的一部分特别的叶绿素)靠它们的比较长的寿命和过量的能量(每克分子 31 千卡)，能用一个电子释出它们的过量的能量，这个电子还原一个特殊的电子受体含铁氧化还原素。因此，可以认为还原的含铁氧化还原素是光合作用的第一个比较稳定的产物。含铁氧化还原素的氧化还原电位约 -430 毫伏，因此具有起实际的作用的可能性。现在含铁氧化还原素或相应的一种物质上的过剩电子将最后还原由于丧失电子已被氧化的叶绿素分子。

电 子 传 递

因为还原的含铁氧化还原素分子含有许多能量，如果直接把电子传递给叶绿素是不经济的。已经证明情况并非如此。这种传递以小的阶跃方式进行。图 2 表示一种电子传递方式，即所谓环式电子传递。因为在传递时一些能量被用于磷酸化作用，这种反应也称为环式光合磷酸化 ($ADP + P \rightarrow ATP$)。在普通的光能自养植物和光能自养细菌中都发生环