

PHOTOSYNTHETIC EFFECIENCY OF CROPS AND ITS REGULATIONS

作物光能利用效率与调控

主 编 匡廷云

副主编 卢从明 李良璧

山东科学技术出版社 www.lkj.com.cn



山东省泰山科技专著出版基金会资助出版

作物光能利用效率与调控

PHOTOSYNTHETIC EFFECIENCY OF CROPS AND ITS REGULATIONS

主 编 匡廷云

副主编 卢从明 李良璧



山东科学技术出版社

SBM37/62

图书在版编目(CIP)数据

作物光能利用效率与调控/匡廷云主编. —济南:山东科学技术出版社, 2004.5
ISBN 7-5331-3587-3

I.作... II.匡... III.作物-日照-资源利用-研究 IV.S313

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2003) 第 093558 号

山东省泰山科技专著出版基金会资助出版

作物光能利用效率与调控

主 编 匡廷云

副主编 卢从明 李良璧

出版者:山东科学技术出版社

地址:济南市玉函路 16 号

邮编:250002 电话:(0531)2065109

网址:www.lkj.com.cn

电子邮件:sdkj@jn-public.sd.cninfo.net

发行者:山东科学技术出版社

地址:济南市玉函路 16 号

邮编:250002 电话:(0531)2020432

印刷者:山东新华印刷厂潍坊厂

地址:潍坊市潍州路 753 号

邮编:261041 电话:(0536)2116928

开本:787mm×1092mm 1/16

印张:25.5

字数:570 千

版次:2004 年 5 月第 1 版第 1 次印刷

ISBN 7-5331-3587-3

S·625

定价:65.00 元

主编简介



匡廷云，女，中国科学院院士，植物生理、生物化学家。1934年12月29日生，四川资中人。1956年毕业于北京农业大学土壤农业化学系，1962年获前苏联国立莫斯科大学生物学博士学位。1962年至今曾任中国科学院植物研究所研究员、副所长；现任中国植物学会理事长、中国植物生理学会名誉理事长、北京植物生理学会理事长、《植物学报》名誉主编。兼任生物大分子国家重点实验室学术委员会副主任、生物膜与膜生物工程国家重点实验室学术委员会主任、植物生理生化国家重点实验室学术委员会主任、瞬态光学技术国家重点实验室学术委员会会员、分子动态及稳态国家重点实验室学术委员会委员、国际光合作用研究学会执行委员会委员。

匡廷云院士是我国叶绿体膜结构与功能研究领域的开拓者之一。现任国家重点基础研究发展规划“973”项目“光合作用高效转能机理及其在农业中的应用”项目首席科学家，并主持“九五”国家自然科学基金重大基金“光系统Ⅱ结构与超快过程的研究”。在国内外发表论文200余篇。美国密执安州立大学授予她“卓越的研究访问学者”证书。获国家自然科学基金二等奖一项及中国科学院院级奖多项。先后两次被评为中国科学院优秀研究生导师，2002年获华为优秀研究生导师奖。

序

光合作用是地球上独一无二的过程,它把分散的太阳光能(物理能)转变为维系绚丽多彩、万物生存的化学能,这一过程的重要性不言自明。以匡廷云院士为首席科学家主持的“973”首批启动项目“光合作用高效转能机理及其在农业中的应用”,组织了国内物理、化学、生物、农学等多个一级学科的多位优秀科学家的跨学科、跨领域的整合研究队伍,进行了从光合作用的原初反应到大田农作物群体特性的多方面的研究。《作物光能利用效率与调控》一书是该项研究的重要内容之一,今撷其精华结书出版可喜可贺。

我国人口占世界总人口的22%,而耕地面积只占世界的9%,也就是单位土地面积承受着世界平均2.5倍的压力。国家对提高农业单产有着比其他国家高得多的期望值。中国的农业、生物及其他相关领域的科技工作者不负国家的期望,在过去半个多世纪特别是改革开放以来,使我国农业生产的科技贡献率不断提高。新的世纪、新的形势要求我们百尺竿头更进一步,逐步达到甚至超过发达国家农业的科技贡献率。

该书在群体、个体、器官和生理、生化分子生物学等不同水平上,实测了当前中国一些代表性高产作物品种的光能利用效率,并指出了限制光能利用效率提高的症结和解决的途径,对相关农业科技领域具有重要参考价值。

该书在通过增强 C_4 光合途径运转、改善 C_3 作物光能利用效率方面提出新的观点,并进行了实践探索。该书在强光对光合作用的抑制机理方面做了深入的研究,并通过基因工程尝试予以改善。该书还关注到作物的抗逆和提高水分利用效率(蒸腾效率)等方面,都是未来可持续农业发展必不可少的。

展望未来,深信中国的有关科技工作者必将在光合作用领域做出水平更高、创新性更强的研究成果。

匡廷云

前 言

光合作用是地球上最大规模地利用太阳能,把二氧化碳和水合成为有机物并放出氧气的过程,它为人类、动植物及无数微生物的生命活动提供有机物、氧气和能量。没有光合作用,便没有生物丰富多彩的演化和繁荣,也不可能有人类社会的生存和持续发展。光合作用研究不仅是生命科学的重大基础理论问题,而且与当今人类面临的粮食、能源、资源和环境问题密切相关,对于在人口、能源、资源和环境等方面均处于沉重压力之下的中国,尤其具有重大的现实意义。

我们有幸得到首批启动的国家重点基础研究发展规划项目“973”项目的支持(“光合作用高效转能机理及其在农业中的应用(G1998010100)”),研究稻麦等主要作物光合作用光能利用效率及其调控,是该项目的主要内容之一。我国人多耕地少,提高单产始终是努力追求的重要目标,提高单产的本质就是增加对分散的太阳能的捕捉和利用效率。通过“973”项目,我们将光合生理、生化、分子生物学与遗传育种、作物栽培等多学科整合,在高产与再高产机理及指导高光效育种实践的研究上都取得了明显进展,为进一步提高光能利用效率提供了理论基础。

鉴于主要农作物都属于 C_3 植物,将 C_4 植物高效光合酶的基因引入 C_3 植物是人们多年的梦想。近年来水稻转 C_4 植物玉米光合酶基因的成功,为科学界大幅度提高 C_3 植物光能利用效率带来了曙光。我们开展了国际合作,在转基因水稻上进行了大量生理、生化研究,对其

运转机制作出了合理的解释。与此同时，我们还开展了转基因水稻实用化的探索。

C₃植物本身也具有C₄植物光合作用的相关酶系，国际上一直认为这些酶系在C₃植物中的作用微不足道。我们对大豆的高光效育种实践和生理、生化研究表明，充分发挥C₃植物中固有的C₄光合途径的作用，可以明显地提高光能利用效率，C₃植物光合酶系与C₄酶转基因具有异曲同工、殊途同归的效果。

过强的光照对作物光合作用产生抑制（光抑制），这是作物在田间生长的后期阶段经常发生的，对产量影响很大。作物对光抑制的反应多种多样，光抑制的机理也很复杂，本项目的多个单位参与了这方面的研究，有多篇论文在国际刊物发表，推进了这一领域的研究。与此同时，我们对通过基因工程改善作物的耐光抑制特性进行了探索，取得了很好的效果。

稻麦等作物穗部的绿色非叶器官对作物光能的利用历来不为人们重视。我们的研究表明，这些器官具有良好的光合结构与功能。在高产再高产的条件下，应充分重视发挥这些器官的光合功能，提高作物整体的光能利用效率。

本书粗疏之处敬请同仁不吝赐教。

匡廷云

目 录

MULU

第一章 C ₃ 植物中C ₄ 途径代谢酶特性研究	1
一、概述	1
二、C ₃ 植物中C ₄ 途径酶活性表达	3
三、C ₄ 途径运转与光系统Ⅱ(PSⅡ)光化学功能的关系	9
四、C ₃ 植物非叶器官的C ₄ 途径	11
五、C ₃ 植物叶片中C ₄ 途径代谢原初产物及转化	19
六、C ₃ 植物的C ₄ 途径酶活性的杂种优势	20
七、C ₃ 植物的遗传改造	21
八、结语	23
第二章 超高产杂交稻的光合特性	29
一、不同生育期光合色素含量、净光合速率和水分利用效率	30
二、超高产杂交稻对光能和CO ₂ 的高效利用	32
三、强光胁迫及其恢复进程中的PSⅡ活性和叶黄素循环	38
四、超高产杂交稻在午间强光条件下的光抑制	43
五、环式电子传递在杂交稻光保护机制中的作用	45
六、杂交稻的C ₄ 光合酶体系和C ₄ 微循环	47
七、超高产杂交稻生长后期冠层不同衰老程度叶片的光合功能	49
八、结语	53
第三章 光合作用与作物产量之间的关系	58
一、小麦品种产量提高过程中光合特性的变异	59
二、不同基因型的小麦品种光合特性	75
三、外界环境条件对光合作用及产量潜力的影响	78
四、结语	82
第四章 光合作用的光抑制机理	90
一、光合机构的光破坏	91
二、光合机构的热耗散	93
三、光合机构的光破坏防御	98
四、光抑制与光破坏的关系	103



五、光抑制的复杂性	104
第五章 作物在非生物逆境下的光合作用	116
一、作物在强光胁迫下的光合作用	117
二、作物在水分胁迫下的光合作用	124
三、高温胁迫下的光合作用与作物抗热性	135
四、低温胁迫下冷敏感植物的光合作用与抗冷性	140
五、矿质元素缺乏与光合作用	149
六、作物衰老过程中光合特性及光化学效率的变化	153
七、结语	163
第六章 突变体的光氧化	173
一、植物光破坏防御机制的研究进展	173
二、叶黄素突变体的光氧化	179
三、叶绿素突变体的光氧化	184
第七章 水稻耐光氧化特性的基因型差异	197
一、不同高产稻生育后期剑叶的叶绿素荧光和膜脂过氧化表现	198
二、光氧化条件下不同类型高产稻的叶绿素荧光特性和膜脂过氧化特点	205
三、不同高产稻品种叶片荧光参数的日变化与光适应特性的关系	212
四、不同温光条件下籼粳稻叶片的光能转化效率和膜脂过氧化表现	221
五、低温强光胁迫下籼粳稻的 PSII 光化学效率和膜脂过氧化表现	226
第八章 提高水稻光合效率的分子工程和生理育种	237
一、水稻 C_4 光合作用的分子工程	238
二、转 C_4 光合酶基因水稻的 CO_2 交换和荧光特性	241
三、转 C_4 光合酶基因水稻的抗光氧化特性	248
四、转 PEPC 基因水稻初级 CO_2 浓缩机制的生理特点	255
五、转育玉米 PEPC 基因水稻稳定花粉株系的选育和鉴定	259
六、水稻减轻光抑制的分子工程	262
第九章 利用转基因技术提高 C_3 植物的光合效率	271
一、光合作用暗反应的 C_3 循环与 C_4 循环	271
二、利用转基因技术提高 C_3 植物光合效率的可行性	273
三、 C_3 型酶的功能及其表达	274
四、 C_4 途径基因转化 C_3 植物	276
五、展望	283
第十章 光合作用与高光效生理育种	288
一、光合作用与产量的关系	289
二、叶片衰老与光合功能衰退机理	291
三、提高光能利用率和超高产育种的技术路线	300
四、光合作用生理育种指标	306
第十一章 利用野生资源进行水稻高光效资源创新	317
一、概述	317

二、稻属高光效的野生资源是改善光合机能的重要基因库·····	318
三、栽培稻和普通野生稻的组合选配及后代高光效材料筛选·····	323
四、高光效后代材料的光合生理特征分析·····	326
五、亲本选配以及后代筛选程序探讨·····	332
六、我们的构想·····	334
第十二章 大豆高光效育种的理论基础及实践 ·····	337
一、概述·····	337
二、大豆高光效育种的遗传基础·····	338
三、大豆高光效育种的光合生理生化基础·····	346
四、大豆高光效品种(种质)选育·····	359
五、结语·····	363
第十三章 小麦非叶器官的结构与功能 ·····	366
一、茎秆·····	367
二、穗轴·····	372
三、颖片·····	373
四、稃片·····	374
五、芒·····	378
六、颖果(果皮)·····	382
七、结语·····	384
附录	
一、中英文名词对照·····	389
二、英文缩写及常用符号·····	394

第一章 C₃ 植物中 C₄ 途径代谢酶特性研究

郝乃斌 白克智 戈巧英 李卫华 匡廷云

(中国科学院植物研究所)

摘要 以 C₃ 植物不同产量水平的大豆、小麦和水稻为材料, 研究叶片和非叶器官的 C₄ 途径酶特性, 证明这些作物的叶片和非叶器官中均存在着类似 C₄ 途径。该途径酶的活性与作物的生长发育阶段密切相关, 均在生育初期活性最高, 而此时的光合速率也达到高峰, 表明 C₄ 途径酶的活性表达与净光合速率有着内在的联系。对不同基因型作物来讲, 高产品种不仅 C₄ 途径酶活性高, 而且同化 CO₂ 的原初产物 (Mal 和 Asp) 也高, 从稳定同位素分馏率 (Δ 值) 看, 也显示 ¹³CO₂ 在高产大豆叶片中更多地被分馏, 表明叶肉细胞内的 HCO₃⁻ 及 RuBPCase 作用部位附近的 CO₂ 浓度有所提高。类似 C₄ 途径运转与光系统 II (PS II) 光化学功能关系的研究证明, 光合速率、光合碳同化酶活性与 PS II 综合活力之间呈现明显的连锁相关, 三者之间互为依存, 并互相协调地互动, 从而导致 C₃ 植物光合效率的提高。因此, 类似 C₄ 途径对 C₃ 植物光合速率的提高起着重要作用。

研究证明, C₃ 植物的 C₄ 途径酶活性具有杂种优势, F₁ 代酶活性介于双亲之间或超双亲, 因而通过遗传改造可使 C₃ 植物的内源类似 C₄ 途径潜力大大提高。由于 C₃ 植物的叶片及非叶器官均具有类似的 C₄ 途径, 据此我们认为 C₃, C₄ 植物并不像先前认为的那样二者“泾渭分明”, 而是进化的不同阶段而已。

关键词 C₃ 植物, C₄ 植物, C₃ 途径, C₄ 途径, 类似 C₄ 途径, 光合碳同化酶, 光合速率, 光系统 II, 荧光动力学参数, 稳定同位素分馏率, 非叶器官, 杂种优势, 基因型, 转基因植物, 高光效育种

一、概 述

大多数陆生植物, 包括许多重要的农作物, 如水稻、小麦、大麦、大豆和马铃薯等, 通过 C₃ 光合途径即卡尔文环同化大气中的 CO₂, 该途径最初固定 CO₂ 的酶是 Rubisco (二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶), 该酶不仅与 CO₂ 起反应, 也与 O₂ 起反应, 导致光呼吸作用, 从而消耗了被同化的碳。由于该途径固定 CO₂ 的最初产物是三碳的磷酸甘油酸 (3-PGA), 故将这类植物称为 C₃ 植物。另一类作物如玉米、高粱和甘蔗等, 在演化过程中形成了能克服光呼吸的新的生化机制, 它们除了具有 C₃ 途径外, 还可利用自身

的 C_4 光合环提高 Rubisco 作用中心的 CO_2 浓度,从而使加氧酶活性受到抑制,光合作用大大提高,特别是在高温条件下,光合作用比 C_3 植物高两倍。 C_4 途径最初固定 CO_2 的酶是 PEPC (磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶),最初产物是四碳的二羧酸,故将这类植物称为 C_4 植物。

Calvin 及其同事 (1948) 基于 $^{14}CO_2$ 饲喂试验及纸层析的结果,提出了光合作用的碳同化途径 (Calvin 循环),该途径也称 C_3 途径。 C_4 途径的发现是在 20 世纪 60 年代, Karpilov (1960) 在研究玉米叶片光合作用时,发现 CO_2 同化的最初产物不是 3-PGA,而是四碳的二羧酸,即苹果酸 (Mal) 和天冬氨酸 (Asp)。此后, Kortschack 等 (1965) 报导甘蔗叶片的 CO_2 同化最初产物也是 Mal 和 Asp。这些发现引起澳大利亚的 Hatch 和 Slack (1966) 的关注,他们重复了 Kortschack 等的试验,证明 CO_2 同化的最初产物是四碳的草酰乙酸 (OAA),而 OAA 很快转化成 Mal 和 Asp,从而确认这类植物光合碳同化的最初产物是四碳二羧酸。进一步研究又发现, ^{14}C 最先标记在羧酸的 C_4 羧基上,尔后才出现在 3-PGA 的 C_1 的羧基上,再循 Calvin 环出现在磷酸己糖中,为此, Hatch 等 (1976) 提出了 C_4 途径模式,从此植物界的光合碳同化才有了 C_3 途径和 C_4 途径的区分。由于 C_4 植物多了一个能固定、运转 CO_2 的途径,主要起“ CO_2 泵”作用,使植物有效地吸收 CO_2 ,并保持着高的净光合速率,而且 C_4 植物是由 C_3 植物进化而来的,从而启迪人们去了解 C_3 植物是否也具有有限的 C_4 途径或类似 C_4 途径。

Hatch 等 (1990) 根据多年的研究认为,判定植物内是否有 C_4 途径,应具备如下条件:①酶学研究:是否具有高活性的 C_4 途径酶,如 PEPC, NAD (P) -ME [NAD(P)-苹果酸酶], NAD(P)-MDH [NAD(P)-苹果酸脱氢酶], PPK (丙酮酸磷酸双激酶) 和 CA (碳酸酐酶) 等。② $^{14}CO_2$ 示踪试验: CO_2 同化的最初产物是否是四碳二羧酸,即 Mal 和 Asp,而且这些有机酸脱羧后产生的 CO_2 进入 Calvin 环产生糖。

其实 C_4 途径的关键酶 PEPC 最早是在 C_3 植物的菠菜中发现的,而且该酶催化 CO_2 和 PEP 形成 OAA (Bandurski 等, 1953)。此酶对底物 PEP, HCO_3^- 的亲合力比 C_4 植物中相应的同工酶的亲合力约高 6 倍,因此, PEPC 在 C_3 植物的碳代谢中是不可忽视的 (Ting 等, 1973)。Duffus 等 (1973) 报导,在 C_3 植物大麦的未成熟颖果外皮中有高活性的 PEPC,甚至比该器官中的 RuBPC 活性高达 100 多倍,同时还发现高活性的 NADP-MDH 和 NADP-ME,因而提出了 C_3 植物中可能有 C_4 途径的设想。三年后, Nutbeam 等 (1976) 发现,未成熟大麦颖果外皮在固定 $^{14}CO_2$ 1min 时, 84% 的 ^{14}C 分布在苹果酸中, 2min 后主要标记物是蔗糖,当 6min 时, ^{14}C 在蔗糖中的分布为 94%,结果与 Hatch 所报导的甘蔗叶片光合碳同化的结果基本一致。即最初产物为苹果酸,随着时间的延长, ^{14}C 由苹果酸转入到光合作用的终端产物蔗糖中。此后的研究进一步证明,在大豆的豆荚、小麦及水稻的颖果皮中均存在着一种 $C_3 - C_4$ 中间型或类似的 C_4 光合途径 (Edwards 等, 1983)。

那松青等于 1984 年开始研究 C_3 植物的 C_4 途径酶,此研究的开展出于下述考虑: C_4 植物具有高的光合效率是由于它有一个能浓缩 CO_2 的 C_4 途径。但是 C_4 植物是从 C_3 植物演化来的,它们在光合碳同化方面必然有一定的联系,况且在 C_3 植物的非叶器官中也发现了类似的 C_4 途径,那么在 C_3 植物的叶片中是否具有 C_4 途径,当时尚未见报导。

我们认为,研究C₃植物的C₄途径可能是提高C₃植物光合效率的新突破点。近年来我们在“973”项目支持下恢复了先前的研究,结合当前国内外进展进行了较以往更深入的工作。以C₃植物不同产量水平的大豆、小麦和水稻为材料,研究叶片、非叶器官及杂交亲本等的C₄途径酶特性,证明这些植物的叶片和非叶器官均存在着类似的C₄途径(那松青,1986;郝乃斌等,1991;李卫华等,2000,2001)。Imaizumi (1990,1997)也证明水稻旗叶和小穗也具有类似C₄途径。

二、C₃植物中C₄途径酶活性表达

(一) 环境因子的影响

我们早期的研究表明,大豆幼苗在高温(42~45℃)和干旱条件下,叶片中的PEPC活性提高1.2倍,而RuBPC活性降低了22.9%(那松青等,1986)。Reiskind (1989)发现,在低浓度CO₂条件下,能使C₃植物诱导出类似C₄植物特征,随着类似C₄途径的出现,它们的光呼吸强度和CO₂补偿点降低。徐晓玲(2002)报导,小麦开花后10天进行热胁迫(日最高温度38℃,日最低温度25℃)3天后,各器官的PEPC活性明显提高,其中芒、外颖和旗叶的活性达到最大值,而护颖、穗下节及旗叶叶鞘则在热胁迫8天时达到最大值。热胁迫12天,各器官的PEPC活性均表现为下降。同样在自然条件下,开花后随着气温的上升,小麦各器官中PEPC活性也表现出先升高再下降的趋势。与此相反,RuBPC活性在热胁迫条件下,虽然开始时略有上升,但很快迅速下降,从而导致PEPC/RuBPC的比值升高,使各器官保持着较高的PEPC活性来补偿因RuBPC的迅速失活而对光合作用造成的影响。本项目组焦德茂等(1996)发现,水稻在光氧化条件下,随着叶内活性氧的增加,RuBPC活性受到明显的抑制,而碳酸酐酶(CA)和PEPC活性有明显的上升。

(二) 生长发育的影响

我们在研究小麦不同生育期功能叶片中C₃途径关键酶和C₄途径关键酶时,发现不同生育时期两种羧化酶活性不同。若以分蘖期各生理指标为100,以克鲜重为单位计算不同生育时期的相对变化(表1-1),在四个不同生育时期中,无论是RuBPC还是PEPC都是在孕穗期达到最高,分别比分蘖期增加48.7%和36.7%。抽穗后两种羧化酶活性双下降。上述结果说明,RuBPC与PEPC活性随着生育时期而有规律地变化,而且两种羧化酶活性的变化是同步的,即PEPC活性随RuBPC活性的提高而提高(那松青等,1986)。

表 1-1

小麦不同生育时期功能叶片中两种羧化酶活性
(那松青,1986)

生育期	叶绿素量	蛋白质量	RuBPC	PEPC
分蘖期	100	100	100	100
拔节期	128	115	133	121
孕穗期	180	182	195	158
抽穗期	160	149	139	142

近年来我们发现，大豆叶片在不同生育时期 C_4 途径酶（PEPC，NADP-MDH，NADP-ME，PPDK）的活性表达有明显差异，从苗期到初荚期活性逐渐上升，在初荚期活性最高，然后下降。RuBPC 活性与 C_4 途径酶活性的变化是同步的，在初荚期也达到最高（表 1-2）（李卫华等，2001）。就 PEPC/RuBPC 的比值看，也与 C_4 途径酶活性的变化趋势一致，从苗期、开花期到初荚期逐渐升高，并在鼓粒期下降。该比值反映了 C_4 途径酶在 C_3 途径中的表达程度，初荚期 PEPC/RuBPC 比值的提高，说明此时大豆叶片中 C_4 途径酶的表达程度较高（图 1-1）； C_4 途径酶活性较高的初荚期，净光合速率也较高（图 1-2），表明 C_4 途径与光合速率相关（李卫华等，2000b）。

表 1-2 不同生育时期的大豆“黑农 41”叶片 RuBPCase 和 C_4 途径酶活性
（李卫华等，2000b） [单位： $\mu\text{mol}/(\text{mg}\cdot\text{min})$]

生育时期	RuBPCase	PEPCase	NADP-MDH	NADP-ME	PPDK
苗期	0.41 ± 0.013	0.02 ± 0.001	0.07 ± 0.006	0.43 ± 0.003	0.32 ± 0.001
开花期	0.68 ± 0.034	0.06 ± 0.002	0.31 ± 0.018	1.92 ± 0.045	0.26 ± 0.059
初荚期	0.80 ± 0.002	0.09 ± 0.006	0.25 ± 0.001	1.89 ± 0.014	2.25 ± 0.101
鼓粒期	0.50 ± 0.025	0.03 ± 0.002	0.17 ± 0.004	1.25 ± 0.027	0.48 ± 0.011
成熟期	0.44 ± 0.014	0.03 ± 0.002	0.14 ± 0.022	1.21 ± 0.029	0.33 ± 0.026

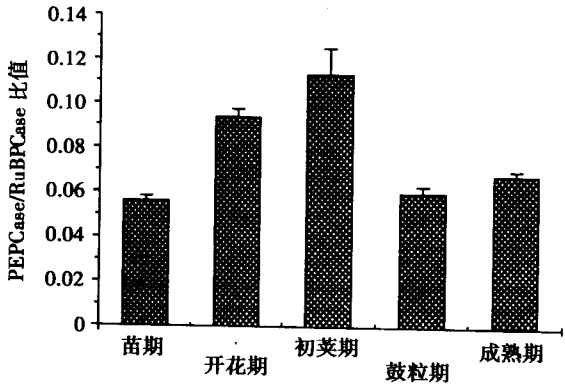


图 1-1 不同生育时期大豆“黑农 41”叶片 PEPCase/RuBPCase 比值
（李卫华等，2000b）

上述结果充分说明，光合碳同化酶活性表达随着作物的生长发育进程而变化。当达到某一特定生育阶段时，酶活性达到高峰，而且 RuBPC 与 PEPC 活性变化同步进行，表明两种羧化酶对光合速率的提高具有加成作用。如果用 PEPC 专一性抑制剂（DCDP）处理小麦和水稻叶片，光合速率则明显下降，证明 C_3 植物中的 PEPC 对 CO_2 同化是有一定贡献的（Jenkins，1989；李霞等，1999）。

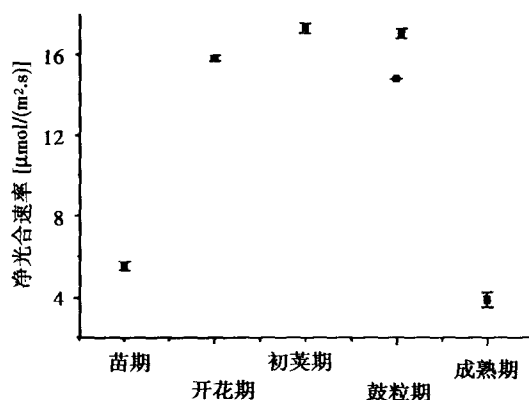


图 1-2 不同生育时期大豆“黑农 41”叶片的净光合速率
(李卫华等, 2000b)

(三) 不同基因型作物叶片中 C_4 途径酶活性表达

通过高产大豆“黑农 40” (产量约 $3\,260\text{ kg/hm}^2$) 和对照品种“黑农 37” (产量约 $2\,100\text{ kg/hm}^2$) 及超高产水稻“两优培九” (产量约 $10\,500\text{ kg/hm}^2$) 和对照品种“汕优 63” (产量为 $7\,500 \sim 8\,250\text{ kg/hm}^2$) 的研究, 发现不同产量水平的大豆和水稻叶片中均有较高活性的 RuBPC 和 C_4 途径酶, 而高产品种优于低产品种 (图 1-3, 表 1-3)。特别是大豆叶片 C_4 途径起始酶 PEPC 和再生磷酸烯醇式丙酮酸 (PEP) 的特定酶 PPDK 活性, 在初荚期时, 高产品种比低产品种分别高 34% 和 19%, 说明光合碳同化酶活性表达具有基因型差异 (图 1-3 ~ 图 1-7, 李卫华等, 2001)。

在大豆的不同生育时期, 高产大豆“黑农 40”的 RuBPC, PEPC, NADP-MDH, NADP-ME 和 PPDK 酶活性始终高于低产大豆“黑农 37”, 而且各种酶的活性均在初荚期达到最大值 (见图 1-3 ~ 图 1-7)。与此相对应的净光合速率也以同样的趋势显示出高产品种优于低产品种, 高峰也出现在初荚期 (图 1-8), 进一步说明光合碳同化酶活性的表达与净光合速率有着内在的联系。图 1-9 显示在初荚期两种大豆的 PEPCase/RuBPCase 值差别最大, “黑农 40”的 PEPCase/RuBPCase 比值高于“黑农 37”18%, 表明 C_4 途径酶活性表达程度高时, 有助于光合效率的提高。此外, 高产品种不仅 C_4 途径酶活性高, 而且 C_4 途径同化 CO_2 的最初产物四碳二羧酸 (Mal 和 Asp) 也高 (图 1-10)。从稳定同位素分馏率 (Δ 值) 看, 也表明 $^{13}\text{CO}_2$ 在高产大豆叶片中更多地被分馏 (表 1-4)。 Δ 值的提高反映叶片细胞内的 CO_2 分压的增加, 此乃是 PEPC 的高效表达所致, 从而使叶肉细胞内 HCO_3^- 浓度及 RuBPC 作用部位附近的 CO_2 浓度提高, 因此, 高产品种具有高的光合效率。

综上所述, 当 C_3 植物的生长发育由营养生长进入生殖生长阶段时, C_4 途径酶活性与 C_3 途径关键酶 RuBPC 活性同步达到高效表达, 这种同步表达说明 C_3 与 C_4 途径酶之间的互为依存关系。从不同产量水平作物的光合速率、光合碳同化酶活性、 C_4 途径 CO_2

同化的最初产物 (Mal 和 Asp) 以及稳定同位素分馏率等之间的差异看, 高产品种优于低产品种。从逻辑上推论, C_4 途径酶的增强运转应是作物高产品种高产的构成因素之一。我们认为这些光合参数的差异源于品种的基因型, 因而通过打破基因连锁, 使优化的光合性状整合到植物中, 完全可以创造出高光效、高产的 C_3 植物。

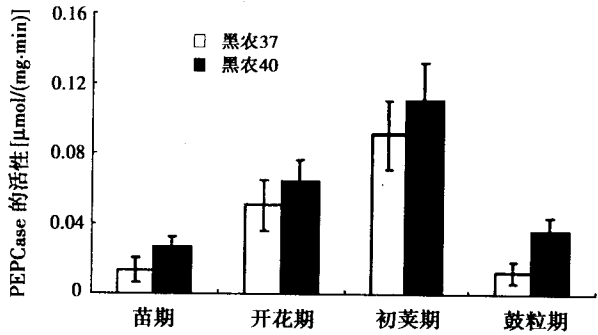


图 1-3 不同生育时期大豆“黑农 40”和“黑农 37”叶片的 PEPCase 活性

表 1-3 不同产量水平水稻叶片的 C_3 , C_4 途径关键酶活性

(王强等, 2002)

[单位: $\mu\text{mol}/(\text{mg}\cdot\text{min})$]

品种	RuBPC	C_4 途径酶			
		PEPC	NADP-MDH	NADP-ME	PPDK
两优培九	1.960 ± 0.003	0.199 ± 0.004	0.173 ± 0.005	0.344 ± 0.018	0.257 ± 0.013
汕优 63	1.844 ± 0.007	0.174 ± 0.001	0.170 ± 0.006	0.289 ± 0.009	0.218 ± 0.018

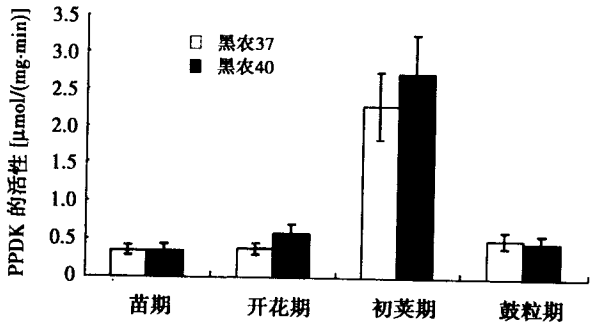


图 1-4 不同生育时期的大豆“黑农 40”和“黑农 37”叶片的 PPDK 活性

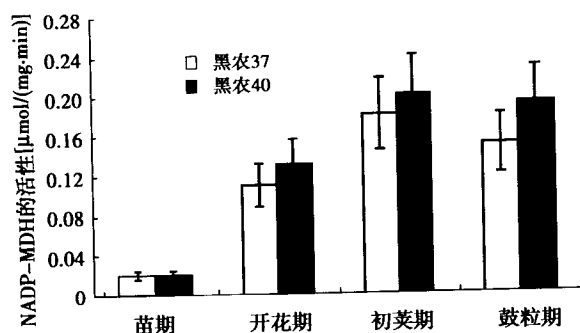


图 1-5 不同生育时期的大豆“黑农 40”和“黑农 37”叶片的 NADP-MDH 活性

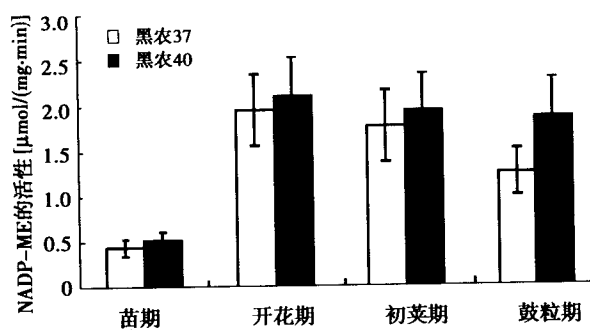


图 1-6 不同生育时期的大豆“黑农 40”和“黑农 37”叶片的 NADP-ME 活性

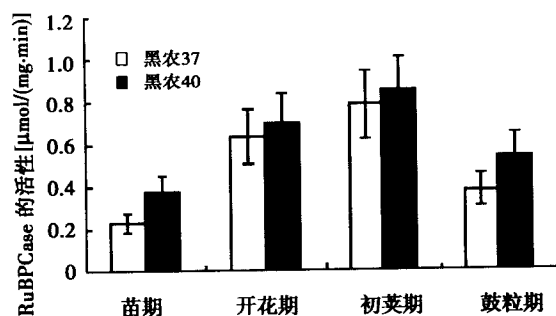


图 1-7 不同生育时期的大豆“黑农 40”和“黑农 37”叶片的 RuBPCase 活性