

农业科学参考资料

光合作用

科学出版社

农业科学参考资料

光 合 作 用

中国科学院植物研究所光合作用研究室 编辑

科 学 出 版 社

1 9 7 9

内 容 简 介

本书一共选译了12篇有关光合作用在农业生产中应用的一些基础理论的文章。如何控制植物的光合作用,以便增加农作物的产量,还有高等植物可分为三碳(C₃)植物与四碳(C₄)植物,一般认为四碳植物的光呼吸很微弱或者几乎没有,而且这一类植物光合作用效率较高,消耗也较少,因此它们的产量就较高。四碳植物与三碳植物除了在形态解剖学方面有所区别之外,近年来,在生物化学方面的研究,如1,5-二磷酸核酮糖羧化酶-加氧酶系统研究工作的进展,这种酶系统对光合作用的关系,尤其是对于光呼吸的重要作用,已逐渐明确。如果这方面研究工作得到进一步的发展,则植物的光呼吸作用能不能避免,当可得到阐明。这个集子还选译了水稻、大麦、小麦、玉米、大豆、棉花等重要作物的光合作用问题。此外又刊载了阳生植物和阴生植物的比较光合作用,说明这两类植物对光强度为什么有不同的要求。

本书可供农业科学工作者、植物生理学和植物生物化学工作者以及大专院校生物科学、作物栽培等有关专业的师生阅读参考。

农业科学参考资料

光 合 作 用

中国科学院植物研究所光合作用研究室 编辑

*

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

*

1979年11月第一版 开本:787×1092 1/16

1979年11月第一次印刷 印张:6 1/2

印数:0001—10,320 字数:147,000

统一书号:13031·1116

本社书号:1568·13—12

定价: 0.83 元

目 录

通过进一步控制光合作用增加农作物产量	J. A. Bassham (1)
光合作用研究的现状和展望	J. S. Kahn (13)
1,5-二磷酸核酮糖羧化酶-加氧酶	R. G. Jensen J. T. Bahr (18)
太阳能的生物换能	须之部淑男 (30)
光呼吸仍不能避免吗?	T. J. Andrews C. H. Lorimer (38)
气温对于一些作物的表观光合作用、呼吸作用和养分吸收的影响	Vguyen Quoc Vong Yoshio Murata (45)
用一简单的田间方法测定 CO ₂ 交换率、CO ₂ 补偿值和叶肉抗阻之间的关系	J. W. Cary (52)
温度对大麦、水稻和玉米叶片的光合作用速率、呼吸作用速率以及二磷酸核酮糖羧化酶活性的影响	石井龙一,大杉立,村田吉男 (58)
棉花的冠层光合作用和蒸腾作用受叶型影响	E. J. Pegelow Jr. D. R. Buxton R. E. Briggs H. Muramoto W. G. Gensler (65)
大豆光合作用速率和叶绿素含量之间的关系	B. R. Buttery R. I. Buzzell (72)
田间生长干菜豆品种的光合作用、气孔抗阻和酶活性及产量的关系	M. M. Peet A. Bravo D. H. Wallace J. L. Ozbun (76)
阳生植物和阴生植物的比较光合作用	N. K. Boardman (86)

通过进一步控制光合作用增加农作物产量

——光合作用和生物合成的机理能用 以提高绿色植物的生产率吗？

J. A. Bassham

世界食品的供应和人口之间的平衡影响到每一个人。较繁荣的国家的人民，由于食品不足或成本较高，引起食品价格上涨，降低了购买其他食品和餐具的能力，因此，在经济手段上那些最低层的人常常是营养不良的。在不发达国家中，当食品短缺时，人们可以从富裕国家得到援助。但是这些国家的港务机关和内部分配体系对大量增加进口是不够用的，而且，援助物资有时来得也晚。不发达国家的形势由于能源价格的迅速上涨而恶化，致使农业(例如肥料的生产)消耗能源的力量削弱了。这就在一些地区造成饥饿和死亡。

发展中国家，由于绿色革命而避免了许多悲剧。由于作物良种选育，肥料、杀虫剂和除草剂的应用，以及更好的耕作、灌溉和收获方法，食品大量地增加。然而特别是当固定氮肥的价格随着煤气和石油价格的上涨而上升时，对农业的限制明显起来。粗放的育种计划所培育的一些高产谷物品系容易感染病虫害。作物育种的方法可以及时培育抗性品种，否则一季或多季作物的大部分将被毁坏。人民依靠单一作物的那些地方，大面积全部种植高产而易感病虫害的品系，将会造成困难。另外还包括农药、除草剂，甚至过量的氮肥等有害的生态影响。新的烦恼来自全球农业的恶化天气图的预报——看来北半球的近期天气预报似乎更惊人。

与粮食问题密切联系的是能量问题：我们必须寻找新的能源有机原料来代替正在迅速减少的大量应用的矿物燃料(石油和天然气)的供应。我们还要寻找煤和油页岩更有用的方法，但是发展和加工这些矿藏的经济成本和改善环境的成本都是较高的。替代的有机化合物以至能量的资源起先是不经济的，现在似乎变得经济了，特别是考虑到改善环境的成本更是如此。

明显的这种替代资源转到了绿色植物。在巴西，生产糖的废料经过发酵产生的酒精已掺入汽车的汽油。当石油和天然气不足时，有可能转向大量应用天然纤维。醇、萜烯以及其他的天然油和取自植物的碳氢化合物都可用作合成的原料。最丰富的植物原料——纤维素，作为有机原料的应用起点，其效用可能还未充分探究。

在人类历史上，一直是用木材和谷草的燃烧取得能量。胜过木材燃烧的原子能，作为一种重要的能源，在美国仅仅是近 15 年的事。像美国这样一个工业化国家，能源的需要量是巨大的。但是，绿色植物将太阳能转换为可燃烧的物质的效率只有百分之几，因此不能满足我们那种能量需要的主要部分。然而，预见绿色植物对我们的能量需要作出更大的贡献是可能的。地区性的突破(例如在美国西南部)可能是很重要的。在需要很少量能

的,以乡村生活方式的不发达国家中,由植物提供能源会大大改善生活水平。通常提到的一个例子是印度,将动物废料转化为气体用于煮饭和取暖。自然,动物废料的量仍决定于动物所消耗的植物的生产率。

1. 我们如何增加植物的生产率呢?

植物生产率不只是对食品的生产,而且,对原料和能量的生产也是极端重要的。问题是如何尽快地提高能用以增加植物生产力的植物生物化学和植物生理学方面的知识。发达国家农业效率的迅速提高和发展中国家的绿色革命,主要是归功于农业科学家,例如作物育种家和合成农药的有机化学家。在过去三十多年,以最快的速度获得了有关光合作用和生物合成(统称植物合成)机理的丰富知识,但至今没有广泛地应用于实际。

大约从1967年起,以后更频繁的国际和国内植物生理学家和农业科学家会议,讨论了运用我们的知识去获得作物高产的途径。常常包括少数植物学家同工程师和化学家一起的其他团体,开会讨论了从农业获得能量和原料的可能性。这些讨论大约有两方面的可能性:有效地利用城市和农村的废物,以及“能量农业”——即专为能量而种植作物。

考虑作物的生产率时,必须考虑到农业废物的利用:单位面积上较高的生产率意味着有较多的废物,因此征收成本较低。对能量农业来说,高的生产率更为重要,因为作为一种“作物”的能量,并不比通常种植的作物,甚至在今天的能量价格下,经济价值高。当然,利用边远的土地种植能量作物是可能的,考虑到种植粮食作物的要求,只有挑选这些土地用于能量农业。无论在淡水(通常是凤眼蓝)或海洋(例如附着在金属架上的海藻)种植水生植物的一些设想已经提出。种植水生植物必须专门考虑高的成本,其中包括收获、 CO_2 的供应、光吸收的装置以及矿物营养的供应。本文讨论的只限于陆地植物。

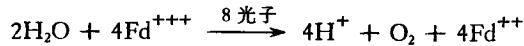
2. 最高的光合作用效率

陆地植物生产的有机物总干重和收获器官(例如种子、根或果实)的产量,在变化不大的程度上,与植物利用太阳能,将 CO_2 、水和矿物质转化为氧和有机物(光合过程)的效率有关。

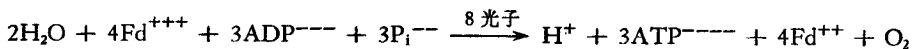
增加光合作用常常有助于增加收获器官的产量,这种增加不一定是线性关系。但是,植物总物质的生产,线性地取决于总的光合作用和总的呼吸作用之间的差额。植物物质的实际重量和热值也取决于以生物合成由光合作用而产生的最终产物的性质。如果收获的是作物生长旺盛期的整个地上部分(例如紫花苜蓿有时是这样),并且呼吸率和根物质的量均与叶和茎物质质量大致成比例,那么其产量和累积的日光合率大致成比例。在讨论通过提高光合作用来增加生产率的可能途径之前,考虑从陆地植物来达到太阳能转换的最高效率是有用的。

光合过程完全发生在绿色细胞的叶绿体中。叶绿体有一个双层的外膜。内部有复杂的膜结构和可溶性酶类。这些内膜含有吸收光的色素(叶绿素a、叶绿素b和胡萝卜素)以及各种电子载体和结合于膜的酶等等。所有这一切,对光能转化为化学能都是必不可少的。膜形成中空的很薄的圆片(类囊体)。

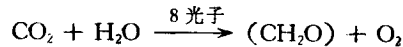
由于膜内的光化学作用,水在类囊体内被氧化,释放出质子和氧分子。电子在膜上传递并导致被称为含铁氧化还原素(所含的铁结合在蛋白质的氢硫基上)的低分子量可溶性蛋白的还原。氧化两个水分子需要传递4个电子到含铁氧化还原素(Fd)分子上。随着这个过程每个电子的传递必须经过若干步骤,其中有两步是光化学反应。在每个光反应中,一个光子用于一个电子的传递,量子效率为1.0。因此,传递4个电子的光需要量是8个光子。



此方程式并不是类囊体内发生的全部结果。与电子传递同时进行的还有二磷酸腺苷(ADP)和无机磷(P_i)转变为生物酸酐,即三磷酸腺苷(ATP)。每传递四个电子形成3个ATP分子,所以,近似完全的方程式则为:



重要的一点是经过类囊体的光化学装置,利用8爱因斯坦(光子克分子)产生4克分子还原型含铁氧化还原素和大约3克分子ATP。这些数量的还原型含铁氧化还原素和ATP是产生1克分子 CO_2 ,紧接着在“暗”反应中还原为糖所需要的。 CO_2 的还原是发生在叶绿体的基质区(类囊体外围)。当 CO_2 转变为作为淀粉(叶绿体中的主要贮藏物)的葡萄糖部分时,通常认为光合作用是完全的。仅就1/6克分子的这些葡萄糖部分而论,光合作用的全部过程可以写成一个简单的方程式



这里, (CH_2O) 表示1/6葡萄糖部分。通过此反应每克分子 CO_2 还原为淀粉,贮藏的自由能大约是114千卡。(淀粉中每个碳原子贮藏的能量稍多于游离葡萄糖中的。)

绿色植物所利用的仅仅是400—700毫微米波长的光。其光合有效辐射(PAR)约为地球表面太阳总辐射的43%。如果这些光线都是700毫微米的光,可全部被利用。但是输送到地球表面的能量是在400—700毫微米之间,相当于575毫微米的单色光。一个爱因斯坦光的能量得自阿伏伽德罗数 $\times h\nu$, h 是普朗克常数, ν 是光的频率。用近似的单位, E (千卡/爱因斯坦) $=28,600/\lambda$, 波长 λ (毫微米) $=c/\nu$ (c 是光速)。一爱因斯坦575毫微米的光含有49.74千卡的能量。利用白光使 CO_2 光合还原为淀粉的葡萄糖部分,理论上的最高能量效率是 $114/(8 \times 49.74) = 0.286$ 。

对全部太阳能的转换,应乘以PAR为总能量的比值(0.43),得到的效率是 $0.286 \times 0.43 = 0.123$ 。假定具有完全的光吸收而无暗呼吸,此数字有时被水生植物(例如单细胞海藻)引证为最高值。

确定光转换效率的理论极限是十分必要的,因为对陆地植物的限制因素是普遍的。企图使栽培条件下的植物达到全部上限,必须首先考虑另外的两个有效因子。由于植物的种类、生长阶段、植株间的空隙以及许多其他因子会发生很大变异,这些上限是很不精确的。一个有效因子是植物接受的能量中能够实际吸收的部分。这部分能量取决于叶片冠层、反射能力以及其他因子。其上限估计为0.80。显然,这样高的值,只有当植物生长到叶片冠层全部覆盖地面时才能达到。

另一个有效因子是呼吸作用。当植物细胞不进行光合作用时便消耗贮存的能量。这种情况发生在夜间或是在白天被荫蔽的以及没有绿色的植物组织(例如根、茎和果实)。这

与冠层因子是交错的，因为浓密的冠层包含着荫蔽的以及光照很少的叶片。呼吸作用的实际校正值变化很大，这里用的值(0.667)只能作为估值。陆地植物最旺盛的生长季节，所期望的上限效率是用这两个因子乘以前面提到的两个因子，得到的值是 $0.286 \times 0.43 \times 0.80 \times 0.67 = 0.066$ 。

3. 大田作物最大干物质生产

照射在地面上的太阳能，在每年 365 天每天 24 小时上求平均值，全美国（平均）是

表 1 美国地表面的太阳能

地 区	能 量			
	英热单位/英尺 ² /天	卡/厘米 ² /天	千卡/米 ² /天	瓦特/米 ²
美国平均(全年为基础)	1,450	393	3,930	190
美国西南部(全年为基础)	1,700	461	4,610	223
美国西南部(夏季)	2,500	678	6,775	329

表 2 选出来的植物的最高生产率和测得的最高产量（所得数字是总干物重。括弧中的值是以全年为基础，根据最大生长体型来计算的）

地 区 和 植 物	产 量			效 率 (%)
	克/米 ² /天	英吨/英亩/年	吨/公顷/年	
美国年平均	61	100	224	
美国西南部(以年为基础)	72	117	263	
美国西南部(夏季)	106	172	387	
测量的最高值				
C ₄ 植物				
甘蔗	38	(62)	(138)	2.4
紫狼尾草	39	(64)	(139)	2.4
苏丹草	51	(83)	(186)	3.2
玉米	52	(85)	(190)	3.2
C ₃ 植物				
甜菜	31	(51)	(113)	1.9
紫花苜蓿	23	(37)	(84)	1.4
小球藻	28	(46)	(102)	1.7
全年产量				
C ₄ 植物				
甘蔗	31	50	112	2.8
苏丹草	10	16	36	0.9
C ₃ 植物				
紫花苜蓿	8	13	29	0.7
桉树	15	24	54	1.3
甜菜	9	15	33	0.8
海藻*	24	39	87	2.2

* 水生植物——可用 CO₂ 施肥。

3390 千卡/米²·天,美国西南部是 4,610 千卡/米²·日(表 1)。一个陆地植物全年生长在合适的温度、水分、肥料和叶冠的条件下,能贮存的能量为 $0.066 \times 4,610 = 304.3$ 千卡/米²/天。这将提供 $304.3/114 = 2.67$ 克分子 CO₂ 被还原为 (CHO)。由于淀粉或纤维素的形成中,每 1 分子葡萄糖(分子量 180)失去 1 分子水(分子量 18),那么每还原一个 CO₂,增加的实际重量是 $(180 - 18)/6 = 27$,所以形成 $2.67 \times 27 = 72$ 克/米²/天纤维素或淀粉,相当于 263 吨/公顷/年(表 2)。每天的太阳能值(千卡/米²/天)乘以 0.057 可换算出所希望的最大贮存干重(吨/公顷/年)。

无疑的,这理论上的上限,在任何当前或设想的生长条件下是不可能获得的。曾获得实际的最高效率是什么?从不同来源的报告给出了最旺盛生长季节的和一年的生产值(表 2)。玉米和高粱在最旺盛生长季节的最高生产值约为美国西南部夏季的理论最大值的一半。一年中甘蔗最高生产值略低于理论最大值的一半。这些测量结果全部在美国温带地区获得的,这个地区冬季的温度甚至对周年生长的甘蔗这样植物的生长也有一些抑制。在周年生长的合适的温度和生长条件下得到最大值是可信的,达到的产量相当于 4—5% 的能量转化效率。

4. 光合作用的碳还原途径

表 2 中所见术语 C₄ 植物和 C₃ 植物,涉及到光合作用碳代谢的重要特性。所有已知的绿色植物和藻类,用还原的磷酸戊糖(RPP)环能氧化水成氧。这环开始于二磷酸五碳糖即 1,5-二磷酸核酮糖(RuDP)的羧化(图 1)。虽未见到六碳中间产物,但得到了因内部氧化还原水解生成的 2 分子三碳产物,即 3-磷酸甘油酸(PGA)。与从光反应获得的 ATP 结合,PGA 转化为磷酸化的 PGA [即 1,3-二磷酸甘油酸(DPGA)],依次再被 NADPH 还原为磷酸三碳糖,即 3-磷酸甘油醛(Gal3P)。还原的两个电子载体 NADPH,被氧化型的 NADP⁺ 与 2 分子还原型含铁氧化还原素的反应再形成,也能在类囊体膜上借光反应产生。5 分子磷酸丙糖借一系列的缩合作用、异构作用和链长歧化作用转化为 3 分子一磷酸戊糖,即 5-磷酸核酮糖(Ru5P)。最后 Ru5P 与 ATP 结合转化为 CO₂ 的接受体 RuDP 而完成这个循环。

当羧化 3 分子 RuDP 得到 6 分子 PGA,并依次还原为 6 分子 Gal3P 时,可净得 1 分子磷酸丙糖,相当于捕获 3 分子 CO₂。纯 Gal3P 分子既能转化为 6-磷酸葡萄糖,继而转化为淀粉,也能从叶绿体运到细胞质中。一旦 Gal3P 再氧化为 PGA,就产生另外的 ATP 和 NADH,那么这些物质就可用于细胞生物合成非光合作用部分。用输出一些碳还原力制造蔗糖,该糖能从高等植物的光合细胞转运到维管系统,再通过维管系统转移到植物的其他部分,如生长点、种子、根或其他库容。另外,在展开的叶中,从叶绿体输出的物质可留在细胞中,并用来形成新细胞的物质,致使细胞分裂。

只有固定和还原 CO₂ 的 RPP 环的植物,由于其最初羧化产物是三碳糖,称为 C₃ 植物。某些推测为热带起源的植物——不只限于热带草,还包括例如甘蔗、玉米、蕹菁和高粱——除 RPP 环外,还有另外的 CO₂ 固定环。在此环(图 2)中,CO₂ 首先借烯醇式磷酸丙酮酸(PEP)的羧化作用固定,得到一个四碳酸即草酰乙酸,继而以 NADPH 还原成苹果酸(或有时为天门冬氨酸)。

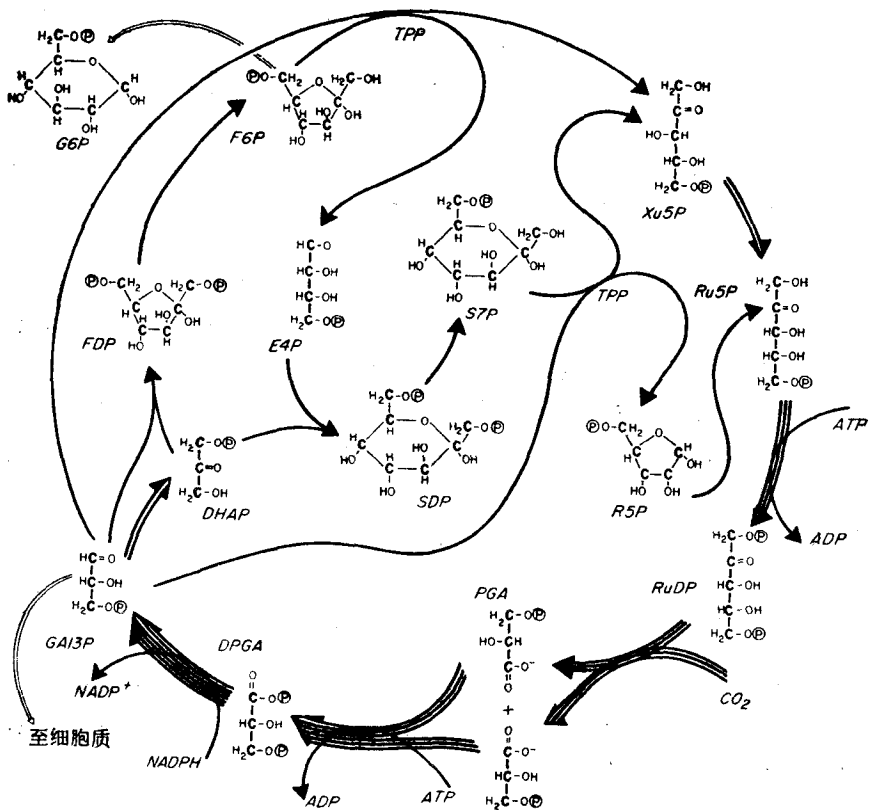


图1 还原的磷酸戊糖循环 重线表示 RPP 环的反应,轻线表示本环生物合成中间产物的转移。在每个箭头记号中的重线数为此步在本环中(一次完全的循环)发生的次数,在此 3 分子 CO₂ 转为 1 分子 GA13P。

缩写字: RuDP. 1,5-二磷酸核酮糖; PGA. 3-磷酸甘油酸; DPGA. 1,3-二磷酸甘油酸; NADPH 和 NADP⁺ 分别为还原型和氧化型磷酸烟酰胺腺嘌呤二核苷; GA13P. 3-磷酸甘油醛; DHAD. 磷酸二羟丙酮; FDP. 1,6-二磷酸果糖; F6P. 6-磷酸葡萄糖; E4P. 4-磷酸丁醛糖; SDP. 1,7-二磷酸景天庚糖; S7P. 7-磷酸景天庚糖; R5P. 5-磷酸木糖; Xu5P. 5-磷酸木酮糖; Ru5P. 5-磷酸核酮糖; TPP. 焦磷酸硫胺素。

认为苹果酸或天门冬氨酸是运转到含有 RPP 环酶和化合物的维管束鞘细胞(近叶维管系统的细胞)的叶绿体中。在那里,这些酸氧化脱羧产生 CO₂、NADPH 及丙酮酸,这些物质又从维管束鞘细胞的叶绿体转运出来。最后,借消耗 2 分子 ATP 转化丙酮酸再形成 PEP。具有这样环的植物,因 CO₂ 并入形成的最初化合物是四碳酸,被称为 C₄ 植物。丙酮酸变回 PEP 的场所出现在叶绿体不含完整的 RPP 循环(没有 RuDP 羧化酶)的特化的叶肉细胞中。C₄ 循环中各种反应的确切位置和代谢产物可能的细胞内运转,仍存在某些争论。

C₄ 循环纯粹的结果,表现为在叶肉细胞中固定 CO₂, 并将产物运往维管束鞘的叶绿体,紧跟着释放出 CO₂ 使之靠近 RuDP 羧化酶以及位于那里的其他 RPP 环酶。每运转 1 分子 CO₂ 需消耗 2 分子 ATP。乍看起来,这复杂的机制似乎表现了不必要的麻烦(毕竟 C₃ 植物没有这种麻烦),其实 C₄ 环执行了一种极有价值的功能。其价值的一种表现是 C₄ 植物有较高的生产率(见表 2)。C₄ 植物一般地说,在强光下的空气中净光合率比最活跃

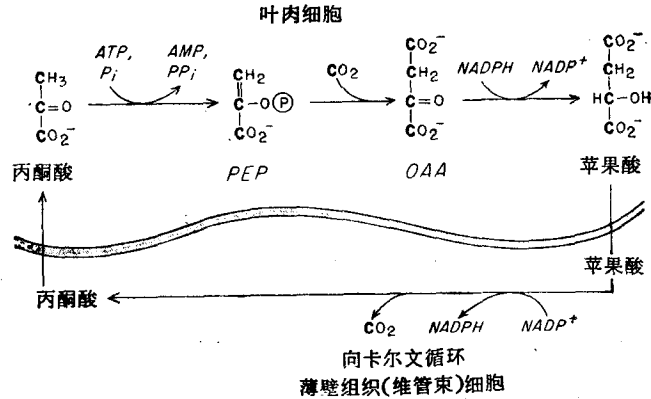


图2 光合作用的 C₄ 循环 这是一个初级的 CO₂ 固定循环的说明。这个循环发生在某些热带草类中，也发生在散在的其他植物种中。该环不引起纯粹的将 CO₂ 固定到有机化合物中的过程，而更确切地说，是作为一个将 CO₂ 自细胞，且多半是外部叶细胞的细胞质运往这些植物维管束鞘细胞的叶绿体的载体。认为这种 CO₂ 的转移是使这些细胞的光呼吸降至最低限度(见正文)。在某些植物中发现 C₄ 循环的另外解释(还未证明)，其草酰乙酸在 CO₂ 运转中转化成天门冬氨酸而不是苹果酸。略语：PEP. 烯醇式磷酸丙酮酸；OAA. 草酰乙酸。

的 C₄ 植物高。

5. 光呼吸

C₃ 植物对光合作用有利的原因在于这些植物废除了光呼吸。在强光下的空气中，尤其是在温暖日子生长条件非常合适的地方，C₃ 植物要失去一定量的磷酸糖，这些磷酸糖是在它们叶绿体内靠光合作用固定，通过 CO₂ 的再氧化而形成的。显然，被氧化释放的能量和还原力没有被贮存，而且这个过程是消耗能量的。当光强和温度增加时，光呼吸的增加部分地抵消了光合作用 CO₂ 吸收的增加。净光合作用，即两个过程之间的差额，对 C₃ 植物讲不像 C₄ 植物那样增加得快。大气中 O₂ 的水平降低到 2% 或提高 CO₂ 浓度，能除去抑制 C₃ 植物光合作用的效应，但是在田间，植物必须生活在含有 0.033% CO₂ 和 20% O₂ 的大气中。

围绕光呼吸的详细机理仍有一些争论，但是，比较多的证据支持了乙醇酸具有关键的中间化合物作用的观点。乙醇酸是在叶绿体中借氧化磷酸糖而产生的，并继而在叶绿体外氧化放出光呼吸的 CO₂。高光强、大气水平的或较高的氧分压、低 CO₂ 分压和高温促进 C₃ 植物乙醇酸的产生。虽然有人报道过在正在进行 C₃ 循环的叶绿体中，乙醇酸的形对 CO₂ 浓度是不敏感的，但升高 CO₂ 浓度可抑制其形成。认为 C₄ 植物降低了从磷酸糖至乙醇酸的形。即使在 C₄ 植物中产生了一些乙醇酸，但可由于叶其他部分的 PEP 羧化作用夺回 CO₂ 的能力使 C₄ 循环进一步反应。

6. 能降低 C₃ 植物的光呼吸吗？

总之，C₃ 植物实际上缺乏光呼吸，这激起了植物学家试图使 C₃ 植物具有 C₄ 植物的

特性。在最近关于 CO₂ 代谢和植物生产率的讨论会的刊物中,提出对不久的将来能做到这一点并不很乐观。表征 C₃ 植物不但根据附加的生化途径,也根据不同的形态学(花圈型解剖学结构)及其两大类型光合细胞之间的不同生化潜力。将所有必须的遗传信息给 C₃ 植物,假使新的信息不与原来的系统相符合,那么,需要某些非常复杂的遗传工程,其结果还不一定降低光呼吸。

另外的途径是以除去磷酸糖转化为乙醇酸的氧化反应开始切断光呼吸。看来两个这样的氧化反应发生在叶绿体中。在田间引起作物光呼吸较为重要的是什么还未解决。由于在 CO₂ 结合位置上 O₂ 竞争性结合的结果,使 RuDP 羧化酶在 CO₂ 及 O₂ 之间不能完全辨别。当发生这种情况时,O₂ 与 RuDP 作用产生 1 分子 PGA 和 1 分子磷酸乙醇酸。专一的磷酸乙醇酸磷酸酶可用于形成游离乙醇酸。

当表现出 RuDP 羧化酶用以控制损害的一部分复杂调节机制时,C₃ 植物对于抵御这危害不完全是没有防备的。当酶在缺乏 CO₂ 的情况下,遇到其底物之一 RuDP 时,其结构改变到对 CO₂ 和 O₂ 结合常数(降低结合)有较大增加的这种形式。这种形式即使在接着加入生理浓度的 CO₂ 时,仍持续几分钟。很高的 CO₂ 浓度很快活化此酶。这提出了 C₃ 植物的叶绿体暴露在光下 CO₂ 水平异常低的情况时,将为一种 RuDP 既不能与 CO₂ 反应又不能与 O₂ 反应的形式的 RuDP 羧化酶所调节,而使为光呼吸燃烧的内生磷酸糖的含量降低到最低。但因 CO₂ 的吸收也被阻止,当然这种机制无助于净光合作用。植物生理学家曾寻找抑制 RuDP 羧化酶的加氧酶活性而不降低 CO₂ 固定的化学试剂或其他条件,但至今没有一点成功。

指出另外一条产生乙醇酸的途径可能是 RPP 环的一磷酸糖的氧化。在 RPP 循环中二碳碎片作为乙醇醛和焦磷酸硫胺素 (TPP) 的加合物,从磷酸酮糖 [5-磷酸木酮糖 (Xu5P)] 到磷酸醛糖的过程中被转移。磷酸糖在 TPP 存在时能为照光重组的叶绿体氧化到乙醇酸。

看来,从磷酸糖合成乙醇酸的两种可能途径的相对重要性可能是随生理条件而变化,并且根据已知的有效证据,得出关于在较一般的田间条件下那一种途径是主要的肯定结论可能为时过早。而且已提出另外的乙醇酸形成途径,虽然这些途径的细则(假定他们是存在的)还是不清楚的。Zelitch 在烟草叶中发现了环氧丙酸(缩水甘油酸)抑制近 50% 的乙醇酸形成,同时也抑制 50% 的光呼吸及一个相应的净光合作用的增加。不出所料,这些化合物对玉米(C-4 植物)即使抑制少量的乙醇酸合成,对光合作用也没有什么影响。缩水甘油酸不抑制离体的 RuDP 羧化酶的加氧酶活性。

即使将 C₃ 植物的特性完全给与 C₄ 植物也不一定证明是实用的。培育 C₃ 植物产生较低光呼吸相应净光合率较高的品种是有可能的。

7. RPP 环的调节作用

RPP 环调节作用的一般轮廓,现在是相当清楚的。该环的调节作用有几项重要的功能。首先,由于叶绿体在黑暗中有包括氧化磷酸戊糖循环 (OPP) 和糖酵解的氧化代谢。因此,为避免无益的循环,一定的酶(例如 1, 6-二磷酸果糖酶)在光下活动而在暗中不活动。这样的“光活化”步骤包括 1, 6-二磷酸果糖 (FDP) 和 1, 7-二磷酸景天庚糖 (SDP),

分别转化至其一磷酸盐即 F6P 和 S7P; Ru5P 与 ATP 结合转化为 RuDP; 以及羧化反应。补充 RPP 循环酶的光活化作用的是一关键的 OPP 环酶 (即将 G6P 转化至 6-磷酸葡萄糖酸的 6-磷酸葡萄糖脱氢酶) 的光钝化和暗活化作用。

第二种调节作用产生于持续光照下, 是维持用于生物合成的各种中间化合物的平衡水平所需要的。叶绿体中主要的贮藏产物是从 G6P 制成的淀粉 (图 1)。叶绿体的主要输出物 (除乙醇酸外) 是磷酸三碳糖——Gal 3P 或 DHAP 或两者都有。当取自该循环的磷酸三碳糖和磷酸六碳糖的相关量应细胞的需要而变化时, 其浓度可为相当于羧化酶活性的二磷酸果糖酶活性的“良好调谐”(“fine-tuning”) 维持平衡。对特定速率的羧化作用, 增加二磷酸果糖酶的活性, 将降低磷酸三碳糖及 FDP 的稳定态水平, 且升高 F6P 和 G6P 水平。

似乎很难肯定, 增加植物的生产力能以操纵叶绿体光-暗的调节或“良好调谐”的调节来达到。而较有希望的是淀粉合成与磷酸三碳糖输出相互关系的调节。淀粉的合成成为叶绿体中 PGA 的增加而加速, 为叶绿体中 P_i 浓度的增加而减少。磷酸三碳糖的输出为细胞质中 P_i 的增加而加速。 P_i 进入叶绿体将磷酸三碳糖交换出来。交换是由特种运载体的传递进行的。这引起叶绿体内高 P_i 和低磷酸三碳糖浓度, 导致淀粉合成的减少。细胞质中 P_i 的浓度像控制磷酸三碳糖输出那样控制着淀粉形成的量。在黑暗中叶绿体内 P_i 浓度升高至某一点时, 淀粉合成完全停止, 淀粉磷酸化酶的活化调节了淀粉的降解。

因此, 控制细胞质中 P_i 浓度, 对调节光合作用是重要的, 而光合作用又取决于磷酸三碳糖的输出。影响 P_i 水平的一个因子可能是无机焦磷酸盐向 P_i 的转化率。无机焦磷酸盐是以蛋白质合成、蔗糖合成以及某些其他生物合成的反应而产生的。在绿色植物细胞中, 无机焦磷酸酶被 Mg^{++} 强烈活化。因此, 细胞质的 Mg^{++} 水平可能是调整 P_i 和 PP_i 稳定态比率的一个因素。植物激素对细胞质 P_i 浓度、焦磷酸酶、 Mg^{++} 或其他影响 P_i 的因子的控制, 很可能调节光合产物运往绿色细胞, 继而运往植物其它部分进行的生物合成。

8. 绿色细胞生长对糖的运输

一旦光合产物存在于细胞质中, 就有一个重要的生物合成分支点: 磷酸三碳糖可转化为蔗糖, 而蔗糖则运往植物其他部分; 或者磷酸三碳糖转化为丙酮酸, 导致绿色细胞内脂肪、蛋白质等的合成。在小球藻中增加细胞内铵离子浓度, 靠牺牲蔗糖的合成, 强烈地增加 PEP (以 $Cal3P \rightarrow PGA \rightarrow PEP$ 的顺序, 由磷酸三碳糖形成) 向丙酮酸的转化。在黑暗条件下, 蔗糖的裂解与 PEP 向丙酮酸转化的增加相偶联。我们实验室看到高等植物叶子有类似的结果 (尚未发表)。丙酮酸合成的增加伴随着碳流入氨基酸和脂肪的增加。显然, 在绿色细胞中对控制生长、分化至蔗糖输出的细胞代谢负有责任的调节机理, 可能是通过细胞内 NH_4^+ 浓度起作用的。

NH_4^+ 本身又可为细胞质中 NO_3^- 还原速率和叶绿体中产生 NO_2^- 的速率所支配。细胞质内的控制可借助于 NO_3^- 进入细胞的速率及 NO_3^- 还原速率的某些影响。 NO_3^- 进入或还原的这种控制的阐明和操纵可能是控制绿色细胞, 从蛋白质及脂肪合成到蔗糖输出, 或从蔗糖输出到蛋白质及脂肪合成的关键。

9. 氮 固 定

作物生产力的另一个大的激动人心的领域是密切与植物结合的细菌固氮的研究。这包括熟知的豆科植物如大豆、豌豆、紫花苜蓿、花生的根瘤固氮；同时对其他植物，也报道了一些相当不完整的系统。篇幅不允许对这个迅速发展的课题进行甚至是粗略的讨论，但必须提到主要致力于 CO_2 固定的课题。这就是关于豆科植物暴露在富含 CO_2 的空气中固氮的引人注目的改良。

正如早期所述， C_3 植物如果生长在富含 CO_2 的空气中，其光呼吸就会消失。事实上，在这种植物中，由于光呼吸的中止而增加羧化速率，因此增加 CO_2 便出现两倍的光合率。Gaastra 细致研究说明，在甜菜、萝卜、黄瓜、菠菜和番茄中，受 2 个或更多因子控制的光合率的增加，能以增加 CO_2 水平从 0.032% (大气环境) 至 0.13% 得到。近期的研究(表 3)表明了相似的增加。

表 3 在大气水平及提高水平的 CO_2 条件下的光合率
(其值以每小时每平方分米的 CO_2 毫克数表示)(资料得自 Wittwer)

植 物	速率(毫克/分米 ² /小时)	
	大气水平 CO_2	提高水平的 CO_2
玉米、高粱、甘蔗	60—75	100
水稻	40—75	135
向日葵	50—65	130
大豆、甜菜	30—40	56
棉花	40—50	100

当豆科植物允许在增加 CO_2 水平条件下进行光合作用时，其光合作用增加，同时固氮作用有引人注目的增加。 CO_2 增加 3 倍，固氮量从每公顷 75 公斤(千克)增加到每公顷 425 公斤。得自土壤的固 N 量从每公顷 220 公斤降至每公顷 85 公斤。

10. 结 论

我讨论了关于光合作用及其相关的生物合成的一些报道，可用于发展增加作物产量的规划。但必然有许多重要的范围被忽视或仅给以简单的叙述。以植物育种技术，利用或改良某些现在已知的绿色植物的生化特性似乎是可能的。特别是有些人工合成的化合物(如缩水甘油酸)能改变产量。最后，我们能用新的知识改进生理条件。

每一种这些技术都能试用于改进限制速率的步骤。例如，植物育种用于改进羧化效率已对几种植物试验过。大豆遗传类型的变异可引起 RPP 环反应速率的明显差异。已发现番茄各基因型中 RuDP 羧化酶的量 and 性质有变化。在番茄各基因型中纯羧化作用交换的变化，归因于 RuDP 羧化酶的浓度和动力学特性或光化反应中心的量和动力学特性。并且，在四个被试基因型中，羧化作用的效率和羧化酶的量之间存在正联系。在各基因型中光化学能力和羧化能力有时似乎一起变化。看来， C_3 植物的纯羧化交换能以育种改进——因为 RuDP 羧化酶活性在活体内有时是不同的。这些不同可能是由于酶的

量和动力学特性(如 CO_2 的米氏常数), 羧化酶活性对氧化酶活性的比率, 叶绿体内各种调节条件(如 Mg^{++} 、PH 或 NADPH/NADP^+) 的适宜程度, 以及 CO_2 进入叶绿体的速率等因子的不同所致。

非常恰当地应用植物育种技术(包括配合遗传饰变的组织培养), 可增加光合产物向所希望的化学产物分配。调节植物生物合成的大量知识在进行遗传饰变中是有帮助的, 虽然凭经验已做了很多饰变试验。

早先叙述了关于缩水甘油酸对降低光呼吸的效应。其他试剂的研究, 报告了环烷酸增加豆科植物和玉米叶中 RuDP 羧化酶和 PEP 羧化酶的活性, 豆科植物还伴随着补偿点的下降。补偿点是在密闭系统中光合作用等于光呼吸时 CO_2 的水平, 它是光呼吸的一个测量指标。调节光合产物向植物各部分分配, 可能是不同植物激素(如赤霉素)的一个功能。当以赤霉素供给紫花苜蓿时, 停止了根的生长而增加了茎的生长。有许多定量改变光合作用和生物合成各步骤的机会, 这是很清楚的。但是, 这些改变是否对作物和环境条件的变化。

通过抑制或刺激特殊生化途径, 可以发现改善所希望的产物的产量的化学物质。考虑到应用成本和环境问题, 这个途径较之植物育种是不太理想的。

导致适宜生产力的许多生理条件, 一般地已供给现代农业领域。规定适当的土壤、肥料、温度、水分和光等等是标准的农业惯例。然而, 只有影响生产力因素和调节生物合成的详细知识, 才有可能对特殊种精确选择适宜的条件。也许除温室的有限应用外, 至今还不能利用的一个明显的环境变量是 CO_2 。

11. 建 议

我想提出一个应用 CO_2 施肥的极端想法。这个建议是在美国西南部广大面积上设巨大的温室。顶盖可用坚固的, 耐阳光的, 可充气的塑料制成。其结构可以是面积一平方千米, 高 300 米(最大顶盖的情况下), 或者可每天改变容积。要求周年保持生长的温度。在这种顶盖下, 高蛋白饲料豆科植物, 如紫花苜蓿将周年生长。一年内定期收获, 每次收获后要留有足够的植株剩余部分, 使迅速产生好的叶冠层。空气应富含 CO_2 , 虽然可通过塑料顶扩散一些 CO_2 , 但水汽和 CO_2 均不允许逸出。

暂不谈这个系统本身的问题(经济的, 工程的和生理学的), 我先列举它的几点优点。

1. 周年生长及 CO_2 施肥(光呼吸被排除), 最大光合效率将是可能的。5%的换算率, 产量将是 200 公吨/公顷·年。整个植株地上的嫩枝部分均可收获和应用。

2. 由于高光合率的刺激, 大量的或全部氮的需要可通过固氮作用得到。

3. 生长在适宜条件下的紫花苜蓿, 其蛋白质含量高达 24% (以干重为基础)。用加利福尼亚州奥尔巴尼的美国农业部西部地区研究所发展的方法, 提取作为高营养价值产物的这部分蛋白质是可行的和经济的。其剩余部分是营养价值高的动物饲料。可用紫花苜蓿代替大量高价的谷粒饲料喂牲畜, 谷粒可作为人类的营养在美国和迅速增长市场的广大地区出售。紫花苜蓿的蛋白质提取物作动物(如家禽)饲料有很高营养价值。一个有趣的替代物是用部分这种蛋白质提取物转化为人类消费的蛋白质产品。其营养如同牛奶蛋

白质一样,且远高于大豆蛋白质。

4. 因为水是反复循环的,因缺水而相对阈值低的土地可以应用。由于水汽的保持,不毛之地的灌溉定额阈值仅需很少百分比的水即可满足。

5. CO_2 可利用矿物燃料动力工厂的废气,这就减少了向空气排出的 CO_2 量。人们相当关心当矿物燃料全部燃烧时,设想空气中 CO_2 的增加,对将来地球上温度和气候的可能影响。另外,可很好利用含 CO_2 废气中的 CO_2 。

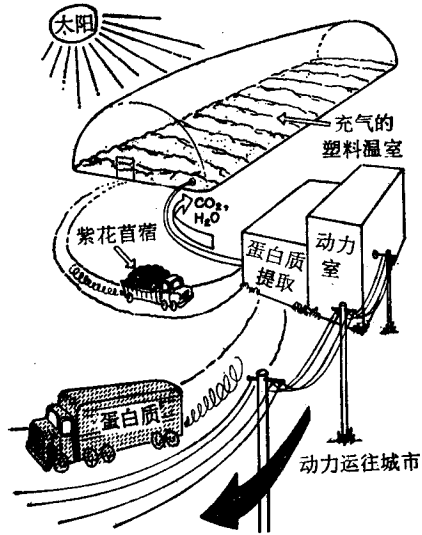


图3 以覆盖农业 (Covered agriculture) 生产能量和蛋白质的计划 用 CO_2 施肥,周年生长在透明覆盖物下,紫花苜蓿收获并加工提取一些蛋白质作为有价值的产品。剩余部分用作动物饲料,或在本文中说明的作为动力工厂的燃料。连同矿物燃料燃烧得的 CO_2 和 H_2O 转回温室。

乎值得进一步研究。

除此计划外,无论是通过 CO_2 施肥、化学物质或育种,都需要植物化学家和植物生理学家寻找以减低光呼吸、增加光合效率的各种途径。我们需要更好地了解使光合产物更多地转向有用产物的调节作用。这种有用的产物包括常用的种子、根和果实,纯干物质或如碳水化合物等有用的化学物质。需要进一步对豆科植物及其他可能的植物增加光合作用转换到增加固氮作用加以利用。现在,在这些和其他领域所加强的研究活动希望,基础的植物生化研究在将来对作物生产力有较大的效果。

[朱德群、朱遐龄、祁葆滋译自 *Science*, 1977, 197(4304):630—638]

6. 饲料的需要一满足,其余的便可供动力工厂作燃料(图3)。在一些蛋白质提取以后,剩余的物质可供动力工厂与矿物燃料一同燃烧。灰可作为矿质肥料再循环。据计算,加利福尼亚1985年的全部电力需要,用10,000千米²或一百万公顷面积上得到的物质就可满足。

7. 这个体系的模数性质(modular nature)有助于防止、牵制和消除植物病害。

当然,有许多问题,有一些是非常重要的。温室的效能或许靠每天顶盖的膨胀来控制。夜晚顶盖的收缩有助于保持塑料内外的温度相差,使能很快地通过塑料向外传热。白天的膨胀可降低温度的变动。塑料应是坚韧、耐晒,且不透 CO_2 的,一般植物材料能在顶盖下生长进行合成的,又是廉价的——一个无理的要求。至于其他问题,都是可解决的。这些非常重大的工程问题 and 经济问题不是轻易解决的,但详细讨论可能解决的办法,首先需要相当的工程研究,而这超出了本题目的范围。如果可行,这样的计划也不可能在许多年内成为现实。考虑到这个体系的潜在优越性,似

光合作用研究的现状和展望

J. S. Kahn

光合作用研究的起始,应当追溯到十八世纪的前半叶。当时, Stephen Hales 断定,植物的一部分营养是由空气供给的。几年以后, Priestley 发现植物能释放氧气。其后不久, Ingen-Housz 指出,当放氧时有 CO_2 被消耗,光是这一过程所必需的条件。然而,只是在最近 30—40 年代,我们对于全过程的了解才比较清楚,能够供实践应用。

今天,虽然我们知道了光合作用的一些反应的本质和机理,但是,在认识上仍有一些基本的不足。至今我们还不了解一些关键性步骤的机理,例如水分子怎样裂解放出氧的机理。更为重要的是,关于细胞内的生物化学控制机理我们知道得很少,正是它们控制着各种反应的进行与停止,决定着各类酶的合成,控制着各种反应的速率。

首先让我们回顾一下现状。包括在光合作用中的反应宜分为两个“部分”(block):

1. 原初过程

这一过程包括水的裂解、氧的释放、还原能力 NADPH 的形成和把能量以高能磷酸键的形式贮存于三磷酸腺苷(ATP)中。

2. 次发过程

包括利用原初过程中产生的 NADPH 和 ATP 固定 CO_2 并还原到碳水化合物($[\text{CH}_2\text{O}]$)水平。

在原初过程中,反应的联系、电子传递的途径如图 1 所示。图中的垂直刻度线表示还原能力的增加。基部是强氧化态(+0.8 伏),足可水裂解放出 O_2 。顶部是强还原态(-0.6 伏),能使 H^+ 还原产生气体 H_2 (在藻类中是如此),或形成一稳定的强还原剂去还原 CO_2 。前进着的实线箭头表示来自水的电子到 CO_2 的途径,而虚线箭头表示和电子流联系在一起的反应和产物。

光合作用中两个相联系的光反应的存在,是藻类和高等植物的光合作用所特有的。光合细菌只有一个光反应,所以形成强还原剂和弱氧化剂,因而光合细菌不能放出氧。

如果我们注意一下图 1,就可以看到一自相矛盾的情况,光反应 I 像是电子传递的第二步。这实际上是一个推论:在正常的黑暗条件下,两个光反应的中间产物总是被还原的,也就是说具有最大数量的电子,这些电子中的一个经由光系统 I 而移走,在光系统 II 可以泵出另一个电子加入到系统中。

除叶绿素外,电子途径中的多数组分的化学计算率为 1:1 或比 1 稍多一点。两个光反应包含有大量(200—300)的叶绿素分子——称为“集光系统”,它们所吸收的光集中于不大的分子复合体(P_{680} 和 P_{700} , 图 1)。在这复合体中进行着光化学反应。680 和 700 说的是波长,意思是说色素对 680 和 700 毫微米波长的光吸收量最大。现在的看法是, P_{700} 是由特殊的叶绿素二聚体组成,在 P_{700} 中不配对电子是由两个叶绿素分子负担。 P_{680}