



国家自然科学基金研究专著
NATIONAL NATURAL SCIENCE FOUNDATION OF CHINA



光合作用效率

许大全 著

ife

上海科学技术出版社

国家自然科学基金研究专著

光合作用效率

许大全 著

上海科学技术出版社

内 容 提 要

植物的光合机构就像一台“生命的发动机”。它通过光合作用把太阳光能转变为化学能,用于推动地球生物圈内几乎所有生物的各种生命过程。光合作用效率,是描述这个发动机运转状况的指标,揭示光合机构运转调节规律的探针,也是植物生产力和作物产量高低的根本决定因素。光合效率调节与改善的研究可以为解决人类面临的粮食、资源和环境等迫切问题做贡献。

《光合作用效率》是作者 20 多年来围绕光合效率的调节与控制问题所作研究的小结,同时包括对国内外其他学者有关研究工作的介绍以及可能的发展趋势和值得研究的问题。该书包括五篇 17 章,主要介绍:光合效率的定义、术语和光合效率研究的意义;光合效率研究的基本实验方法,包括 CO_2 吸收测定、光合放氧测定和叶绿素荧光分析;光合速率的影响因素,光合诱导,光合作用对高浓度 CO_2 的适应和光合“午睡”现象以及光合作用的气孔限制;光合量子效率的影响因素,光合量子效率的日变化,光呼吸,光合作用的光抑制,PS II 可逆失活和状态转换;光合效率与作物产量的关系和绿色革命等。

本书可供植物科学和环境科学等领域教学和科研人员,农林、园艺和环保等专业学生、研究生参考。

图书在版编目 (C I P) 数据

光合作用效率/许大全著. —上海:上海科学技术出版社, 2002.8

ISBN 7-5323-6531-X

I. 光... II. 许... III. 光合作用—效率—研究
IV. Q945.11

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2002) 第 050308 号

上海科学技术出版社出版发行

(上海瑞金二路 450 号 邮政编码 200020)

上海新华印刷厂印刷 新华书店上海发行所经销

2002 年 8 月第 1 版 2002 年 8 月第 1 次印刷

开本 787×1092 1/16 印张 13 插页 2 字数 300 000

印数 1—1 200 定价: 28.00 元

本书如有缺页、错装或坏损等严重质量问题,
请向本社出版科联系调换

前 言

无数微生物、植物和动物构成的生物圈的存在、运转和发展,一刻也离不开光合作用;只有光合作用才能为其中的无数生物(化能自养细菌除外)提供它们所需要的食物、氧气和能量。因此,进行光合作用的光合机构就像一台巨大无比的“生命的发动机”,把太阳光能转变为电能、化学能,用于推动生物体内的各种生命过程。

光合作用效率是人们用于描述这个“生命的发动机”运转状况的指标,揭示光合机构运转调节规律的探针。光合作用效率又是植物生产力和作物产量高低的根本决定因素。改善光合效率是新的“绿色革命”的核心问题。深入研究这个“发动机”的结构、功能及其运转效率的调节控制,必将为解决人类面临的粮食、资源和环境等迫切问题作出重要贡献。

这里所说的光合作用效率,是光合速率、光合碳同化的量子效率、光系统 II 的光化学效率和光能利用率等这样一些术语的总称。光合速率以单位时间、单位光合机构(光合器官的干重、叶片面积或叶绿素)固定的 CO_2 或释放的 O_2 或积累的干物质的数量(例如 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)来表示。光合碳同化的量子效率以光合机构每吸收一个光量子固定的 CO_2 或释放的 O_2 的分子数来表示(例如 $\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$)。光系统 II 的光化学效率以光系统 II 每吸收一个光量子,反应中心发生电荷分离以及电子传递的次数来表示。光能利用率则常常以单位土地面积上植物群体光合同化物所含能量与这块土地上所接受的太阳能总量之比来表示。这些术语分别适用于叶绿体、细胞、叶片、植物个体和群体等不同层次的光合机构。有的可以反映光合作用全过程的效率,例如光合速率和量子效率;有的只反映光合作用部分过程的效率,例如光系统 II 的光化学效率。它们之间既有区别,又相互密切联系。在强光下,对效率高低起决定作用的是光合速率,光合速率高意味着光合效率高;在弱光下,对效率高低起决定作用的是光合量子效率,量子效率高意味着光合效率高。对于植物群体来说,要实现高的光能利用率,不仅要提高叶片等光合器官在强光下的光合速率和弱光下的量子效率,还要提高植物对土地的覆盖率,即对光能的捕获率。这些光合效率指标的变化、联系及调节控制规律和机理,构成了光合作用研究的一个重要领域。

本书作者自 1978 年进入中国科学院上海植物生理研究所做研究生学位论文以来,一直从事光合生理、生态与生化的研究,先后主持国家自然科学基金项目 4 个(No 38570555, 1985 年 1 月—1987 年 12 月:光合效率与产量的联系及其调控;No 38870048, 1989 年 1 月—1991 年 12 月:自然条件下植物光合效率变动机理的探讨;No 39570068, 1996 年 1 月—1998 年 12 月:自然条件下植物光合作用的光抑制机理;No 39970066, 2000 年 1 月—2002 年 12 月:PS II 反应中心的可逆失活及其能量耗散机理),参加国家自然科学基金重点项目 2 个(No 39230050, 1993 年 1 月—1995 年 12 月:光合机构的运转与调节;No 39730040, 1998 年 1 月—2000 年 12 月:光合能量代谢的分子机理与调控)。虽然主持和参加的项目名称各不相同,但是研究内容始终围绕光合效率的调节与控制这个中心问题。先后历时 20 余年,发表原始论文、研究方法和综合评述等各类文章 70 余篇。这部著作主要是在这些研究

工作的基础上形成的。当然,这部著作的内容并不局限于作者自己的工作,而是包括对许多其他学者有关研究工作的介绍与分析以及可能的发展趋势和值得研究的问题等。

本书共包含五篇 17 章。第一篇为序篇,简单介绍光合效率的定义、所涉及的术语和光合效率研究的意义;第二篇为实验方法篇,简要介绍作者多年研究中常用的最基本的实验方法,包括 CO₂ 吸收测定、光合放氧测定和叶绿素荧光分析三章;第三篇为光合速率篇,包括光合速率的影响因素、光合诱导、光合作用对长期高 CO₂ 浓度的适应和光合速率的中午降低以及光合作用的气孔限制等五章;第四篇为光合量子效率篇,包括光合量子效率的影响因素、光合量子效率的日变化、光呼吸、光合作用的光抑制、PS II 反应中心的可逆失活和状态转换等六章;第五篇为作物产量篇,包括光合效率与作物产量的关系和绿色革命两章;最后,作简要的小结与展望。

本书作为国家自然科学基金资助项目研究成果的总结,主要目的在于系统地论述通过作者自己的研究工作得到的对光合作用效率调节控制规律的认识,使这方面的研究工作更有成效地深入开展下去,希望有益于对这个问题有兴趣的读者,有益于新的绿色革命的早日成功。虽然本书有小结,但是这方面的研究远没有终结。在光合效率的调节控制方面还有不少奥秘值得探讨,例如,为什么光合作用的最低量子需要量总是 8~12 这样一个范围,而迄今没有一个确切的数值?光系统 II 反应中心可逆失活和能量耗散的机理是什么?光合效率水平的主要限制部位究竟在哪里?诸如此类的问题,都值得继续探索。因此,书中的观点未必是定论,也未必都妥当。同时,由于作者水平有限,缺点错误在所难免,恳请读者批评指正。

在写作本书的过程中,作者不能不想到自己的老师沈阳农业大学的胡文玉教授,是她在 20 世纪 60 年代高级植物生理生化课程中讲授的光合作用专题激发了自己对光合作用的浓厚兴趣。这种兴趣像深埋胸中的一团火,即使在“十年动乱”中也不曾熄灭,以致“动乱”结束后一恢复研究生招生制度,便义无反顾地报考了以光合作用为研究方向的研究生;不能不想到自己的导师殷宏章院士和沈允钢院士,是他们使自己得以结束长达十余年的用非所学的苦恼生涯,并把自己培养成具有独立研究能力的学者;不能不想到诲人不倦的王天铎研究员,是他对自己送给他的每一篇文稿都批评地阅读,从观点到文字精心修改,使自己受益匪浅;不能不想到从小学到中学到大学到研究所众多谆谆教导过自己的老师。可以说,如果没有他们的教导,便没有自己的今天,也就不会有本书。

本书中所论述的部分研究也得到八五“国家攀登计划”项目“主要农作物高产高效和抗逆的生理基础研究”(No. 92-19, 1992. 1—1996. 12)和“国家重点基础研究发展规划”项目“光合作用高效光能转化机理及其在农业中的应用”(No. G1998010100, 1998. 1—2002. 12)的资助。参加本书所引部分论文研究工作的有当年的研究生郭连旺、谭新星、洪涛、李新国、洪双松、袁琳、江华,现在的研究生蔡时青、张海波、廖軼和陈悦等,合作者王书锦、薛德林、Gifford G M、Hesketh J D、武海和师生波等,以及同事李德耀、徐宝基和丁勇等。沈允钢先生批评地阅读本书全部手稿,王天铎先生批评地阅读本书的部分篇章。他们都对书稿提出了不少宝贵的意见和建议。研究生袁琳、江华、蔡时青、张海波、廖軼和陈悦等协助制作本书部分图表。在此一并致谢。

目 录

前言	i
缩写	iii
序篇	
第 1 章 光合效率研究的意义	1
§ 1.1 几个术语	2
1.1.1 光合速率	2
1.1.2 光合量子效率	3
1.1.3 光系统 II 的光化学效率	4
1.1.4 光能利用率	4
§ 1.2 光合效率研究的意义	4
1.2.1 光合机理研究的重要组成部分	5
1.2.2 光合机构运转状况的指征	5
1.2.3 选育和鉴定优良品种的指标	5
1.2.4 新绿色革命的核心问题	6
参考文献	7
实验方法篇	
第 2 章 CO₂ 吸收测定	9
§ 2.1 基本原理	9
§ 2.2 装置	10
2.2.1 红外线气体分析仪	10
2.2.2 叶室	10
2.2.3 辅助设备	10
§ 2.3 测定步骤	11
2.3.1 红外线气体分析仪的预热	11
2.3.2 气路的连接	11
2.3.3 红外线气体分析仪的标定	12
2.3.4 放置叶片	12
2.3.5 记录与计算	13
2.3.6 注意事项	13
§ 2.4 光合量子效率测定	13

2.4.1	测定步骤	14
2.4.2	注意事项	15
§ 2.5	CO ₂ 补偿点测定	15
2.5.1	测定步骤	15
2.5.2	注意事项	16
§ 2.6	离体叶片测定法	17
§ 2.7	对比测定法	18
	参考文献	19
第 3 章	光合放氧测定	20
§ 3.1	基本原理	20
§ 3.2	主要装置	21
§ 3.3	测定方法	23
3.3.1	电极安装	23
3.3.2	放氧量的标定	23
3.3.3	光合放氧测定	23
3.3.4	光合放氧速率的计算	24
3.3.5	注意事项	24
§ 3.4	样品制备	25
3.4.1	叶细胞	25
3.4.2	原生质体	25
3.4.3	叶绿体	26
	参考文献	28
第 4 章	叶绿素荧光分析	29
§ 4.1	基本原理	29
4.1.1	叶绿素荧光诱导动力学	30
4.1.2	低温荧光(77 K)	31
4.1.3	调制荧光	31
4.1.4	荧光猝灭	31
§ 4.2	荧光参数	32
4.2.1	基础参数	32
4.2.2	表明 PS II 光化学效率的参数	33
4.2.3	荧光猝灭参数	33
§ 4.3	测定与分析	34
4.3.1	光源	34
4.3.2	基本步骤	34
4.3.3	值得注意的问题	35
	参考文献	36

光合速率篇

第5章 光合速率的影响因素	39
§ 5.1 外界环境因素	39
5.1.1 光照	39
5.1.2 温度	40
5.1.3 水分	43
5.1.4 空气	44
5.1.5 矿质营养	44
5.1.6 土壤盐度	45
5.1.7 环境因素影响的复杂性	45
§ 5.2 植物内部因素	46
5.2.1 物种	46
5.2.2 碳同化途径	47
5.2.3 气孔	47
5.2.4 叶绿素	47
5.2.5 RuBP 羧化酶	47
5.2.6 光合产物	48
5.2.7 植物激素	48
5.2.8 生长发育	50
5.2.9 生理节奏	51
参考文献	53
第6章 光合诱导	57
§ 6.1 影响诱导期长短的一些因素	57
§ 6.2 诱导现象的形成机理	58
§ 6.3 光合生理研究中不可忽视的问题	59
参考文献	61
第7章 光合作用对高 CO₂ 的响应与适应	62
§ 7.1 响应及有关因素	62
§ 7.2 适应现象	63
§ 7.3 适应机理	64
7.3.1 反馈抑制	64
7.3.2 RuBP 羧化酶活性降低	65
7.3.3 气孔导度降低	66
7.3.4 呼吸速率提高	67
参考文献	69

第 8 章 光合“午睡”现象	72
§ 8.1 生态因子	72
8.1.1 太阳光	72
8.1.2 空气温度	73
8.1.3 空气湿度	73
8.1.4 空气 CO ₂ 浓度	73
8.1.5 土壤水分状况	74
§ 8.2 生理因子	74
8.2.1 气孔部分关闭	74
8.2.2 叶肉阻力增加	75
8.2.3 暗呼吸和光呼吸加强	75
8.2.4 叶片水势降低	75
8.2.5 生长发育	75
8.2.6 生理节奏	75
§ 8.3 生化因子	76
8.3.1 光合产物积累	76
8.3.2 RuBP 羧化酶活性降低	76
8.3.3 脱落酸(ABA)合成增加	77
8.3.4 光系统 II 光化学效率降低	77
§ 8.4 可能的机理	77
§ 8.5 适应意义	78
§ 8.6 减轻措施	79
参考文献	80
第 9 章 光合作用的气孔限制	84
§ 9.1 气孔运动机理	84
§ 9.2 气孔限制分析的必要性	85
9.2.1 CO ₂ 扩散途径中的阻力组分	85
9.2.2 光合速率和气孔导度之间的两种因果关系	86
§ 9.3 气孔限制与非气孔限制的判据	86
9.3.1 判据	86
9.3.2 气孔限制值的计算	86
§ 9.4 气孔限制与非气孔限制的不同情况	86
9.4.1 气孔限制	86
9.4.2 非气孔限制	88
§ 9.5 气孔不均匀关闭现象	89
9.5.1 诱发因素	90
9.5.2 非气孔限制的假象	91
9.5.3 检测方法	92

§ 9.6 气孔限制分析中几个不当依据	93
9.6.1 光合速率和气孔导度之间的正相关	93
9.6.2 胞间 CO ₂ 浓度降低幅度小于光合速率降低幅度	93
9.6.3 胞间 CO ₂ 浓度恒定不变	94
9.6.4 气孔限制值小于非气孔限制值	95
参考文献	96

量子效率篇

第 10 章 量子效率的影响因素	99
§ 10.1 外界环境因素	99
10.1.1 光质和光强	99
10.1.2 温度	99
10.1.3 水分	100
10.1.4 空气成分和气压	100
10.1.5 矿质营养	101
§ 10.2 植物内部因素	101
10.2.1 碳同化途径	101
10.2.2 呼吸作用	102
10.2.3 色素含量	102
10.2.4 ATP/NADPH 比值	102
10.2.5 碳同化限制	102
10.2.6 生长发育	104
参考文献	106
第 11 章 量子效率的日变化	108
§ 11.1 C ₃ 植物和 C ₄ 植物的差异	108
§ 11.2 量子效率日变化的原因	109
§ 11.3 量子效率日变化与光合速率日变化的关系	112
参考文献	114
第 12 章 光呼吸	115
§ 12.1 代谢途径	115
§ 12.2 测定方法	115
§ 12.3 生理功能	116
§ 12.4 CO ₂ 补偿点与光呼吸的关系	119
参考文献	122
第 13 章 光抑制	123
§ 13.1 光合机构的光破坏	123

§ 13.2 光合机构的能量耗散·····	124
13.2.1 依赖叶黄素循环的能量耗散·····	125
13.2.2 依赖 PS II 反应中心可逆失活的能量耗散·····	126
13.2.3 依赖围绕 PS II 循环电子流的能量耗散·····	126
13.2.4 依赖跨类囊体膜质子梯度的能量耗散·····	126
§ 13.3 光合机构对光破坏的防御·····	127
13.3.1 减少光吸收·····	127
13.3.2 减少向 PS II 的光能分配·····	127
13.3.3 提高光合能力·····	127
13.3.4 加强耗能代谢·····	127
13.3.5 清除活性氧·····	128
13.3.6 修复 D1 蛋白·····	128
§ 13.4 光抑制与光破坏的关系·····	129
参考文献·····	131
第 14 章 光系统 II 反应中心的可逆失活 ·····	136
§ 14.1 PS II 反应中心复合体·····	136
§ 14.2 PS II 的异质性·····	137
§ 14.3 失活中心的检测方法·····	138
§ 14.4 种间差异·····	139
§ 14.5 可逆失活·····	139
14.5.1 LHC II 的脱离·····	143
14.5.2 D1 蛋白磷酸化·····	146
14.5.3 PS II 双体的单体化·····	148
参考文献·····	150
第 15 章 状态转换 ·····	154
§ 15.1 光合机构的两种状态·····	154
§ 15.2 状态转换的分子机理·····	155
§ 15.3 状态转换在光破坏防御方面的贡献·····	158
参考文献·····	160
作物产量篇 ·	
第 16 章 光合效率与作物产量 ·····	163
§ 16.1 光合速率与作物产量·····	163
16.1.1 正相关是本质的反映·····	163
16.1.2 负相关是假象·····	165
16.1.3 掩盖正相关的因素·····	165
16.1.4 光合速率是选育优良品种的一个指标·····	166

§ 16.2 量子效率与作物产量.....	167
参考文献.....	168
第 17 章 绿色革命	171
§ 17.1 第一次绿色革命的局限性.....	171
§ 17.2 第二次绿色革命的特点.....	172
§ 17.3 第二次绿色革命的艰巨性.....	174
参考文献.....	176
小结与展望	179
索引	181
英文目录	186

序 篇

第 1 章 光合效率研究的意义

无数微生物、植物和动物构成的生物圈,丰富多彩而又生机勃勃,变化无穷,令人惊叹。它的存在、运转和发展一刻也离不开光合作用;只有光合作用才能为其中的无数生物提供它们所需要的食物、氧气和能量。有人把光系统 II(PS II)比喻为“生命的发动机”^[1],未免有失偏颇,因为光合作用中将太阳能转换为化学能并用于碳水化合物合成同时释放氧气的过程,需要两个光系统协同参与,并且涉及多种酶,缺一不可。因此,应当把进行光合作用的整个光合机构看作为“生命的发动机”(图 1-1)。这个“生命的发动机”将太阳光能转变为化学能,用于推动生物体内的各种生命过程。光合作用是地球上规模最大的生物合成过程。据估计,每年通过光合作用合成的有机物达 2×10^{11} T, 固定太阳能 4×10^{21} J, 但是其光能利用率仅为 0.27%^[2]。光能利用率这样低的原因是多方面的,除了光合机构本身的效率不高并且经常遭受不良环境条件的限制和胁迫以外,植物对土地的覆盖率不够高可能是一个重要的原因。

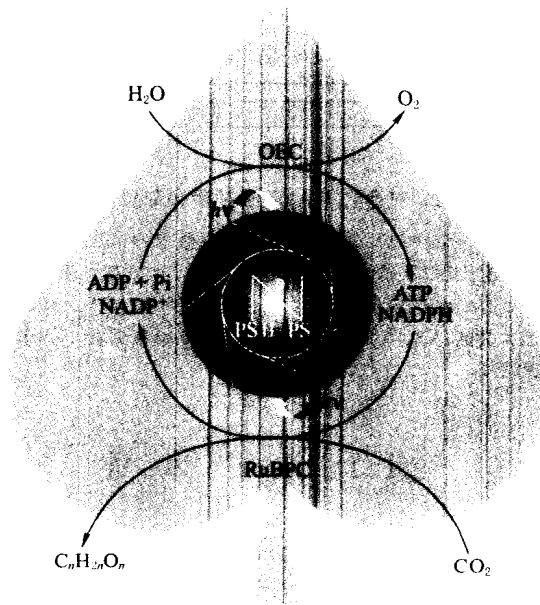


图 1-1 生命的发动机——光合机构

图中 $C_nH_{2n}O_n$ 、 e^- 、 $h\nu$ 、OEC、PS I、PS II 和 RuBPC 分别表示碳水化合物、电子、光能、放氧复合物、光系统 I、光系统 II 和 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶。

光合作用是一个至少包含几十个反应步骤的复杂过程。它由三个基本阶段构成。①原初反应:光合色素吸收、传递光能给反应中心的叶绿素分子,使它发生电荷分离。②同化力形成:电荷分离放出的电子,通过涉及两个光系统的一系列电子递体,传递到 NADP^+ , 形成 NADPH (还原型辅酶 II)。同时,与电子传递相耦联的光合磷酸化形成 ATP (腺苷三磷酸)。 ATP 和 NADPH 主要被用于推动碳同化,因此统称为同化力。电荷分离后带正电的反应中心叶绿素分子获取水分子的电子得以复原,以便进行下一轮电荷分离和电子传递,而水分子失去电子后被氧化产生氧气和氢离子,类囊体腔内氢离子的积累导致跨类囊体膜的质子梯度的形成,进而推动 ATP 合酶催化的 ATP 合成反应。③碳同化:二磷酸核酮糖(RuBP)羧化酶/加氧酶(Rubisco)催化 CO_2 和 RuBP 相结合(羧化)进而产生 2 分子磷酸甘油酸(PGA),后者被另一些酶利用 ATP 和 NADPH 还原成磷酸丙糖。这些糖一部分用于重新形成 RuBP ,以便继续固定更多的 CO_2 ;另一部分或者在叶绿体内用于合成淀粉,以便暂时贮存,或者输出到细胞质中用于合成蔗糖。图 1-2 是说明这个复杂过程的一个简化的图解。

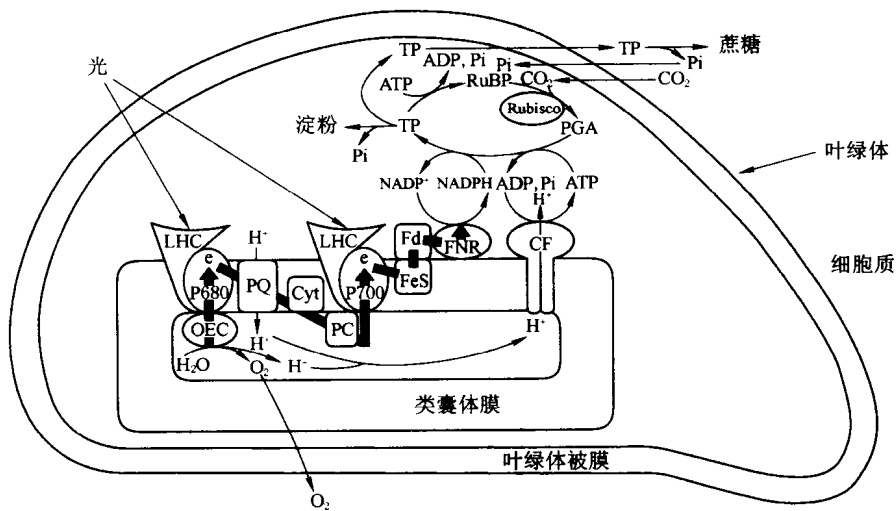


图 1-2 光合作用的反应过程和部位示意图

图中, LHC, 捕光色素蛋白复合体; P680、P700, 分别为光系统 II、光系统 I 的反应中心叶绿素; OEC, 放氧复合体; PQ, 质体醌; Cyt, 细胞色素 b/f; PC, 质蓝素; FeS, 铁硫蛋白; Fd, 铁氧还蛋白; FNR, 铁氧还蛋白-NADP 还原酶; CF, 耦联因子; NADP^+ 、 NADPH , 分别为氧化型、还原型辅酶 II; ATP 、 ADP , 分别为腺苷三磷酸、腺苷二磷酸; Pi , 无机磷; PGA , 磷酸甘油酸; TP , 磷酸丙糖; RuBP , 二磷酸核酮糖; Rubisco , 二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶。黑色粗线表示电子传递路线。

§ 1.1 几个术语

在光合效率的研究与讨论中常常使用光合速率、光合碳同化的量子效率、光系统 II 的光化学效率和光能利用率等不同的术语或指标。

1.1.1 光合速率

光合速率以单位时间、单位光合机构(干重、面积或叶绿素)固定的 CO_2 或释放的 O_2 或

积累的干物质的数量(例如 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)来表示。

从表面上看,光合速率不是一个效率指标。但是,实际上它是一个重要的光合效率指标。它是光合作用不受光能供应限制即光饱和条件下表明光合效率高低的指标。在其他条件都相同的情况下,高光合速率总是导致高产量、高光能利用率。因此,人们常常把高光合速率说成高光合效率。

人们往往是在使光合作用饱和的相同光强下比较不同植物种或同种作物不同品种的光合速率。光饱和条件下的光合速率有时被称为光合能力,或光合潜力,也就是各种环境条件都适合光合作用进行(至少没有任何明显的环境胁迫)时的光合速率。由于普通空气中的 CO_2 浓度很低, CO_2 供应不足常常是光合作用的重要限制因素,所以只有光和 CO_2 都饱和条件下的光合速率才是严格意义上的光合能力。

不同光合速率单位之间的数量关系,可以通过简单的换算得到。例如:

$$\begin{aligned}(1) \quad 1 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} &= 44 \mu\text{g CO}_2 \times 1/100 \text{ dm}^{-2} \times 3600 \text{ h}^{-1} \\ &= 0.044 \times 36 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1} \\ &= 1.584 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1},\end{aligned}$$

最后一个单位是 20 世纪 70 年代以前常用的光合速率单位。那时,人们习惯于称光合速率为光合强度。

(2) 如果叶片的光合产物完全是碳水化合物($\text{C}_n\text{H}_{2n}\text{O}_n$),那么,

$$\begin{aligned}1 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} &= 1.584 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1} \\ &= 1.584 \times 30/44 \text{ mg 干重} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1} \\ &= 1.08 \text{ mg 干重} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1},\end{aligned}$$

这是通过测量叶片干重变化测定光合速率时常用的单位。

(3) 如果叶片的叶绿素含量以 $300 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$ (多数为 $300 \sim 500 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$) 计,那么,

$$\begin{aligned}1 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} &= 1 \mu\text{mol CO}_2 \times 1/300(\text{mg Chl})^{-1} \times 3600 \text{ h}^{-1} \\ &= 12 \mu\text{mol CO}_2 \cdot (\text{mg Chl})^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \\ &= 12 \mu\text{mol O}_2 \cdot (\text{mg Chl})^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \text{ (前提是每同化 1 分子 CO}_2 \text{ 便} \\ &\text{释放 1 分子 O}_2\text{)},\end{aligned}$$

这是用液相氧电极测定以 CO_2 为底物的离体细胞、原生质体或完整叶绿体的光合放氧速率时常用的单位。

现在的绝大多数文献报告的光合速率都是以单位叶面积表示的。因此,用单位叶面积表示的光合速率和有关参数,例如叶片的叶绿素、光合产物等含量和酶活性等,不仅便于不同文献资料之间的相互比较,而且也便于综合分析各个参数之间的相互关系,包括它们变化的因果关系和数量关系。以单位叶鲜重表示各种有关参数是最不可取的做法,因为用这种单位表示的各种参数很容易受叶片含水量变化的影响,特别是在涉及不同水分处理的情况下,不确定性和不可比性就更大。以单位叶干重表示光合及一些有关的指标也有问题,虽然不受叶片含水量变化的影响了,但是却受不同处理之间或一天中不同时刻之间光合产物积累数量不同的影响。

1.1.2 光合量子效率

光合碳同化的量子效率以光合机构每吸收一个光量子所固定的 CO_2 或释放的 O_2 的分

子数来表示(例如 $\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ 光子)。它的倒数为量子需要量,即每同化固定一分子 CO_2 或释放一分子 O_2 所需要的光量子数。

如果不考虑叶片的光反射和透射损失(一般为 15% 左右),不是按照叶片实际吸收的光量子数,而是按照射到叶片上的光量子数计算量子效率,得到的便是表观量子效率。这个参数虽然不如实际的量子效率准确,但是测定方便,特别是在田间不便测定叶片实际吸收的光量子数的条件下尤其方便,因此在光合生理生态研究中被广泛使用。

关于光合速率和量子效率等参数的测定方法,可参看第 2 章、第 3 章。

1.1.3 光系统 II 的光化学效率

光系统 II 的光化学效率,就是光系统 II 每吸收一个光子反应中心发生电荷分离的次数或传递电子的个数,人们常常用叶绿素荧光参数来表示它。

经过充分暗适应的叶片光系统 II 的光化学效率数值最大,常被称为潜在的光化学效率,用可变荧光强度与最大荧光强度的比值 F_v/F_m 来表示。在没有环境胁迫的条件下,多种植物叶片的这一参数都很相近,都在 0.85 左右。

在推动光合作用的作用光下光合作用已经达到稳态时叶片光系统 II 的光化学效率常常被称为实际的光化学效率,用在作用光下测定的最大荧光强度与稳态荧光强度之差同最大荧光强度的比值($\Delta F/F_m$)来表示。 $\Delta F/F_m$ 不像 F_v/F_m 那样相对恒定,很容易受多种内外因素的影响而变动。

关于这些参数的测定方法,可参看第 4 章。

1.1.4 光能利用率

光能利用率常以单位土地面积上植物群体光合同化物所含能量与这块土地上所接受的太阳能总量之比来表示。群体光能利用率的高低,不仅取决于叶片本身的光合功能,而且取决于群体结构和叶面积的大小。在作物的幼苗阶段,由于叶片少,叶面积小,大量的太阳能没有被作物吸收而漏射到地面上,因此这时的光能利用率常常是很低的,甚至还不到 1%^[3]。

上述几个术语分别适用于叶绿体、细胞、叶片、植物个体和群体等不同层次水平的光合机构。有的可以反映光合作用全过程的效率,例如光合速率和量子效率;有的只反映光合作用部分过程的效率,例如光系统 II 的光化学效率。它们之间既有区别,又相互有密切的联系。在强光下,最值得重视的是光合速率,光合速率高意味着光合效率高;在弱光下,最值得重视的是光合量子效率,量子效率高意味着光合效率高。对于植物群体来说,要实现高的光能利用率,不仅要提高强光下的光合速率和弱光下的量子效率,而且要提高作物对土地的覆盖率,即要有较高或最适宜的叶面积系数。这些光合效率参数的变化和调节控制机理,构成了光合作用研究的一个重要领域。

§ 1.2 光合效率研究的意义

光合效率这个反映光合机构功能状况的基本参数,在光合作用研究中具有重要的理论和实际意义。

1.2.1 光合机理研究的重要组成部分

我们从光合作用研究的历程^[4, 5]可以清楚地看出,光合效率指标是用于揭示光合作用反应机理的一个有力的工具。例如,早在 20 世纪的 20~30 年代,德国学者 Otto Warburg 和他的学生在观测光强和温度对光合速率的影响时发现,在强光下小球藻的光合速率明显受温度的影响,在一定范围内随温度的增高而增高,但是在弱光下则很少受温度的影响。他们由此推论,光合作用分两个阶段,光反应和暗反应。在强光下整个光合作用过程受暗反应的限制,因而随温度的增高而加快;在弱光下,整个过程受光化学反应的限制,所以很少受温度的影响。他们的这个推论被后来的大量研究证明是正确的。

又如,在 20 世纪的 40~50 年代,Warburg 的学生 Emerson 在观测不同光质即波长不等的光对小球藻光合放氧的量子效率的影响时发现,波长大于 690 nm 的红光的光合量子效率很低。可是,如果这时再加上一些短波光,效率会大增,比单独长波光或短波光的效率都高。这两个现象就是著名的“红降现象”和“双光增益效应”,分别被称为“Emerson 效应”和“Emerson 第二效应”。他在此基础上提出,绿色植物的光合作用是由两个色素系统合作进行的^[6]。后来关于光合电子传递的 Z 图解正是在这样的理论背景下提出的。

光合效率指标也是用于揭示光合作用调节机理的一个有力的武器。我们在对田间棉花叶片光合量子效率日变化的观测中发现,中午强光引起的光合量子效率降低的幅度总是大于光系统 II 光化学效率(F_v/F_m)降低的幅度。然而,在高 CO₂ 浓度使光合作用饱和、光呼吸受抑制的条件下测定时,强光引起的光合量子效率降低的幅度与光系统 II 光化学效率(F_v/F_m)降低的幅度大体上相同。因此推论,光合作用的光抑制和光呼吸的增强是棉花叶片光合量子效率中午降低的两个基本原因^[7]。

1.2.2 光合机构运转状况的指征

就好像人们经常用体温计测量人体温度以便诊断是否发热、有炎症一样,人们现在也可以用光合测定系统和叶绿素荧光分析系统测定光合速率和量子效率以及光系统 II 的光化学效率等,简便而迅速地诊断自然条件下的植物或田间的作物光合机构的运转状况,了解它们是否遭受了环境胁迫。在许多时候,从植物的外表根本看不出什么异常之处,可是一用光合测定系统和叶绿素荧光分析系统测定它们的光合效率指标便可发现,在晴天中午许多植物经常发生光合作用的中午降低即“午睡”现象(见第 8 章)和光合作用的光抑制现象(见第 13 章)。

虽然科学技术的巨大进步使得现在光合机构运转状况诊断的速度和准确性已经可以和简单的体温计相媲美,可是光合测定系统和叶绿素荧光分析系统的结构及对其“诊断”结果的解释却比体温计复杂得多(见第 2 章、第 3 章和第 4 章)。

1.2.3 选育和鉴定优良品种的指标

由于缺乏便于田间使用的灵敏、准确的光合测定仪器和光合效率与作物产量关系的复杂性,长期以来育种学家们很少把光合效率作为选育和鉴定优良品种的指标来看待和应用。但是,随着便携式光合测定系统与叶绿素荧光分析系统的日益普及和对光合效率与作物产量关系认识的深入(见第 16 章),人们会越来越广泛地把光合效率用作选育和鉴定优良品种的重要指标。