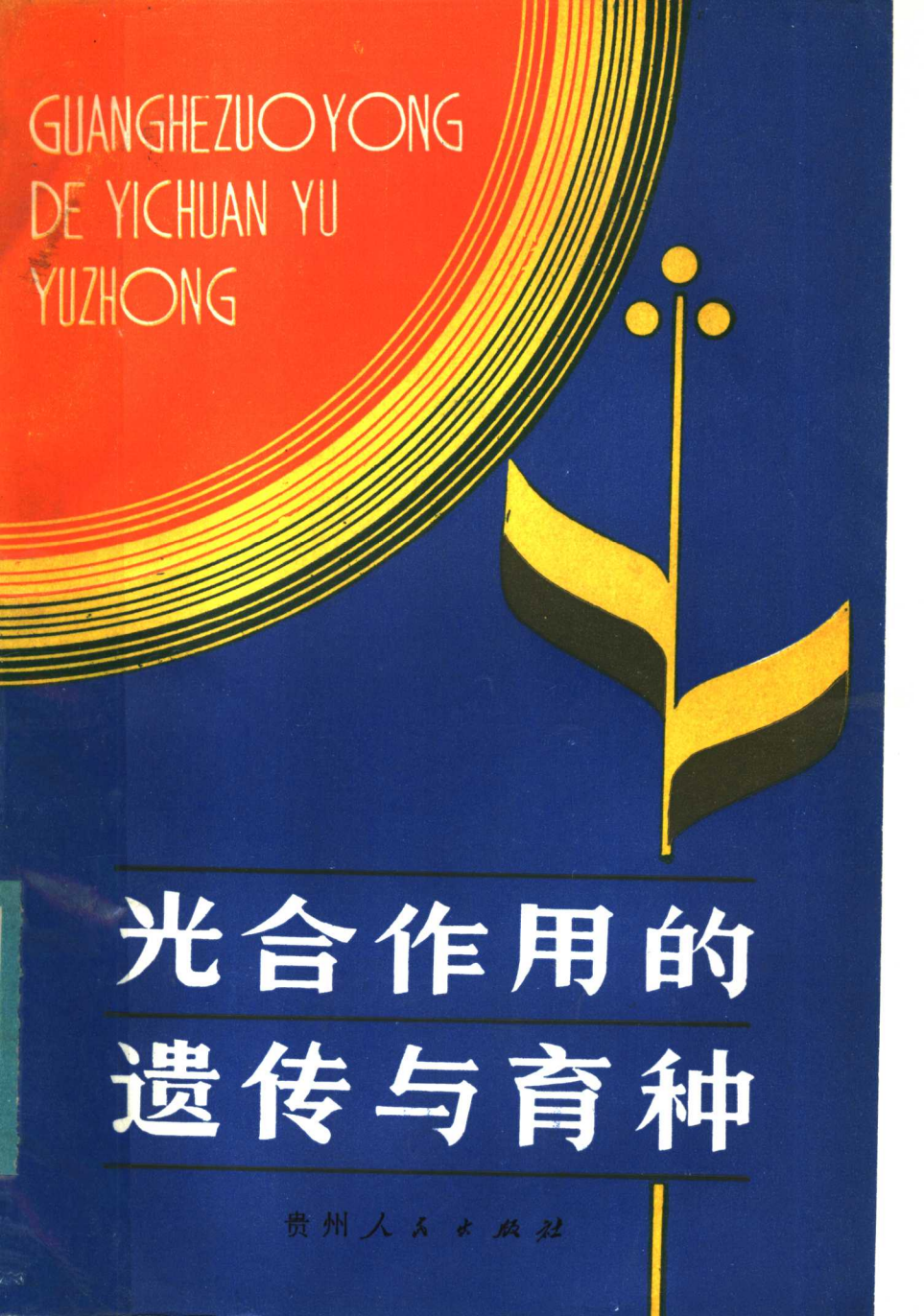


GUANGHEZUOYONG
DE YICHUAN YU
YUZHONG

A stylized graphic on a dark blue background. On the left, a large red semi-circle represents the sun, with numerous thin, curved yellow lines radiating from it. On the right, a yellow plant with two leaves and three small circular flowers on a thin stem is depicted. The main title is centered in the lower half of the cover.

光合作用的 遗传与育种

贵州人民出版社

光合作用的遗传与育种

刘振业 刘贞琦 编著

贵州人民出版社

封面设计 谢元庆

光合作用的遗传与育种

刘振业 刘贞琦 编著

贵州人民出版社出版

(贵阳市延安中路5号)

贵州新华印刷厂印刷 贵州省新华书店发行

787×1092毫米 32开本 11.375印张 237千字

1984年4月第1版 1984年4月第1次印刷

印数1——2600

书号16115·334 定价1.40元

前 言

光合作用的遗传学和提高光合速率的育种，是近年来在遗传学和育种学领域中出现的两个新的研究课题。它们已日益引起了人们的重视，愈来愈显示出在理论和实践上的意义。

作物育种学的历史充分证明：没有育种材料（遗传资源）、方法和理论上的突破，便不会有育成品种方面的飞跃。遗传学是育种学的理论基础和指导原则，育种学的进展是和遗传学的研究成果密切相关的。

阳光是形成作物产量的初级能源。在农业生产中，特别是在植物栽培中，人们所做的一切努力，实质上就是合理地应用各种农业措施，使植物能够更加充分地利用阳光、空气中的 CO_2 和土壤中的水分、养分等，以便高效地进行光合作用，并且使光合产物能够更合理地分配的过程。

提高光合速率的育种即高光效育种，这是在1965年发现 C_4 光合代谢和光呼吸之后，才出现的一个新的作物育种领域。1969年，在关于提高作物产量的光能利用国际科学讨论会上曾明确提出：在株型育种取得突破成就之后，进一步靠肥水技术的改善，增产幅度已变小，而提高光能利用率的增产潜力却是比较巨大的。

目前，亩产千斤的农田，光能利用率也只有1%左右。如果能将光能利用率提高到2~5%，则亩产便可倍增，而这在理论和实践上都是可能实现的。以 C_3 作物中稻麦为例，亩产1500斤以上的实例，已屡见不鲜。据报道，菲律宾国际

水稻研究所 (IRRI) 四季连作稻亩产达 3466 斤，印度双季连作稻亩产达 2369 斤，美国小麦亩产曾高达 1874 斤。而我国青海高原生物所，在海拔 3000 米以上的香日德农场，采用优良春小麦品种“76338”号，在 3.91 亩的面积上，获得平均单产高达 2026 斤的空前纪录。1983 年，云南省大理县栽培的“滇榆 1 号”，在 3.8 亩的面积上创造了平均亩产 2010.3 斤的粳稻世界单产最高纪录；宾川县栽培的“桂朝 2 号”，在 1.419 亩的面积上创造了平均亩产 2150.8 斤的籼稻全国最高纪录。

Army 和 Greer (1967) 根据农业生产的过去、现在和将来的发展趋势，将农作物产量的提高划分为四个阶段。第一阶段，通过使用杀虫剂、除草剂和育成杂种第一代来提高产量，其中主要是扩大叶面积指数。第二阶段，通过改进生产体制，使用生长调节剂，育成新株型的品种，来进一步提高产量，其中主要是提高作物的光能利用率。第三阶段，主要是通过提高作物叶片的光合速率来提高产量，即从生理功能上来提高作物的光合速率。第四阶段，将是试管农业 (Test tube farming) 或合成农业。并且认为目前正在向提高作物叶片的光合速率方面发展。

目前国内外，都在积极进行提高作物光合速率的育种研究，即作物高光效育种研究。1972 年，美国召开了调节植物生长的会议，专门讨论了植物的光能利用问题，指出“今后农业增产的关键性措施，是提高植物对太阳光能的利用率。”并且已将植物光能利用的研究，列为农业科学研究十大项目中的第一项。日本也将作物高光效育种列为全国的一项重点研究。我国曾两次召开了全国作物高光效育种学术会议，并出了论文专辑。

作物高光效育种，是在原有作物育种的基础上，进一步根据植物生理和生化指标，通过提高作物的光合效率，特别是净光合速率，来选育作物的高产品种。根据目前的研究，一般可采用的方法与途径主要有下述两个方面：一是改造植株的形态结构，提高作物品种对光能的利用率，从而提高作物的产量，即高光效株型育种；二是选育 CO_2 补偿点低、光呼吸低、净光合速率高的作物品种，从而提高作物的产量，即高光效功能育种。前者是形态结构上的高光效，后者是生理功能上的高光效，两者密切结合，相辅相成，不能分割。其特点是在一般常规育种的基础上，又增加了一项高光合性状的选择鉴定指标。应当指出，所谓常规育种，也绝非一成不变的，而是常规常新，不断丰富，不断发展的。

本书主要根据我们多年来在作物光合生理生态，光合作用的遗传，以及提高光合速率的育种等方面所作的一些研究成果，并综合了国内外的一些有关研究资料而写成，可供从事作物光合生理生态，遗传学和育种学方面的研究工作者，以及高等和中等农业院校师生的参考。

由于光合作用的遗传学和提高光合速率的育种是两个新的研究课题，有些问题尚未进行深入地研究，故书中不当之处，恳请有关专家和读者指正。

作 者

1983年6月于贵州农学院

目 录

前 言	(1)
第一章 作物的光合作用	(1)
一、叶 绿 体	(1)
(一) 叶绿体的结构	(2)
(二) 光合色素	(4)
二、光合作用的化学过程	(7)
(一) 光反应	(8)
(二) 暗反应	(10)
三、光 呼 吸	(17)
(一) 光呼吸代谢途径的特点	(17)
(二) 外界环境条件对光呼吸的影响	(20)
(三) 光呼吸的意义	(23)
四、影响光合作用的因子	(24)
(一) 光照强度	(25)
(二) 温度	(31)
(三) CO_2 浓度	(35)
(四) 水分	(40)
(五) 氧浓度	(43)
(六) 叶绿素含量	(45)
(七) 叶龄和叶位	(52)
第二章 作物的产量潜力和光能利用率	(58)
一、作物的产量与阳光	(59)
二、作物对光能的吸收	(63)

(一) 单叶对光的吸收、反射和透射·····	(64)
(二) 作物群体对光的吸收、 反射和透射·····	(67)
三、群体内的光照及群体光合作用·····	(68)
(一) 什么是作物群体·····	(68)
(二) 群体内的光分布·····	(68)
(三) 群体内的光照与群体光合作用 的关系·····	(70)
四、作物的光能利用率·····	(73)
五、作物的产量潜力·····	(77)
(一) 量子能量·····	(78)
(二) 光能转化率·····	(79)
(三) 光能利用率的理论值·····	(80)
(四) 作物的产量潜力·····	(81)
六、最高理论产量的估算·····	(83)
(一) 按全生育期的太阳辐射能估算法	(84)
(二) 按产量形成期的太阳辐射能 估算法·····	(86)
(三) 简便估算法·····	(91)
(四) 按理论光能利用率估算法·····	(94)
七、选育高光效品种是提高产量的新途径	(97)
第三章 光合作用的遗传控制 ·····	(102)
一、品种和个体间光合速率差异的 稳定性 ·····	(103)
二、叶绿体形成的遗传控制 ·····	(105)
三、叶绿体的变异与光合速率 ·····	(110)

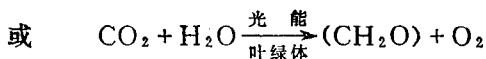
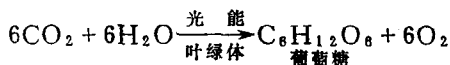
四、杂种后代光合速率的遗传控制	(112)
(一) F_1 光合速率的杂种优势	(112)
(二) 正反交对 F_1 光合速率的影响	(120)
(三) F_2 以后光合速率的遗传	(124)
五、叶绿素含量的遗传控制	(135)
(一) 品种和个体间叶绿素 含量的差异	(135)
(二) 杂种后代叶绿素含量的遗传 ..	(136)
第四章 光合作用和作物育种	(147)
一、良种和育种	(148)
(一) 作物育种学的概念	(148)
(二) 良种的辩证性	(148)
二、作物育种学发展的历史阶段	(156)
(一) 作物育种学的产生	(156)
(二) 作物育种学发展的历史阶段 ..	(156)
三、作物高光效育种的形成和发展	(163)
四、作物高光效育种的概念和途径	(167)
(一) 高光效育种的概念	(167)
(二) 高光效育种的途径	(167)
第五章 高光效株型结构	(169)
一、叶片的性状与遗传	(169)
(一) 叶片性状与光能利用	(170)
(二) 叶片性状的遗传	(216)
二、高光效株型结构	(224)
(一) 分蘖性状	(224)
(二) 茎秆高度	(226)

(三) 株型结构	(231)
(四) 性状的相关	(243)
三、高光效株型结构的概念	(244)
第六章 高光效生理功能	(250)
一、作物产量的形成与 CO_2	(251)
二、高光效生理功能与育种	(257)
(一) 光呼吸原理与育种	(258)
(二) CO_2 补偿点与光合速率	(260)
(三) 作物的 CO_2 固定途径与育种 ..	(261)
(四) 关于 C_3 和 C_4 作物的分类与演化	(264)
(五) C_3 和 C_4 作物的解剖构造与生	
理功能	(273)
三、高光效功能的鉴定与筛选	(298)
(一) 叶质重	(299)
(二) 叶厚度和含氮量	(301)
(三) 单叶面积	(303)
(四) 叶绿素含量	(304)
(五) 气孔的大小和密度	(307)
(六) 叶片和茎秆的生理功能期	(312)
第七章 前景与展望	(317)
一、现状与问题	(317)
(一) 光合作用和作物产量的形成 ..	(320)
(二) 关于高光效育种的程序探讨 ..	(327)
二、前景与展望	(330)
参 考 文 献	(339)

第一章 作物的光合作用

绿色植物利用太阳光能将吸收的二氧化碳（ CO_2 ）和水同化为有机物质，将日光能转变为化学能贮藏在有机物质中，并释放出氧气（ O_2 ）的过程叫作光合作用。

光合作用可用下面总反应式表示：



上式中（ CH_2O ）代表糖，光合作用中制造的糖可进一步转化为淀粉、脂类、蛋白质、核酸及其他有机化合物。

农业生产就是通过各种农业技术措施，增加作物在光合作用过程中制造的有机物质——产量。所以，光合作用是作物产量的基础。高光效育种是选育光合产量高和光合速率高的作物品种。因此，光合作用又是高光效育种的基础。

一、叶 绿 体

叶绿体是高等植物进行光合作用的细胞器。在光合作用中，叶绿体吸收光能、激发及传递电子、进行光合磷酸化作用、还原 CO_2 、放出 O_2 及合成碳水化合物等。在一个进行光合作用的细胞里，通常含有20~100个叶绿体。

(一) 叶绿体的结构

高等植物的叶绿体呈圆盘状，长约5微米，宽约2微米，厚约1~2微米。绿色叶片内，叶绿体的数目颇多。例如，蓖麻叶片，每平方毫米含有 $3 \sim 5 \times 10^7$ 个叶绿体。这种情况可使叶绿体的总表面积比叶面大得多，有利于叶片对太阳光能的利用及对 CO_2 的吸收。

叶绿体外面被双层膜包围，它是一个具有选择透性的膜，能控制代谢物质的出入。叶绿体外面的双层膜，分别叫作外膜与内膜。外膜可以自由透过小分子物质，如无机盐、核酸、蔗糖等，而糊精等高分子物质则不能透过。内膜对物质透过的选择性比外膜强，它可以透过 CO_2 、单羧酸、甘油酸、氨基酸、三磷酸腺苷等，它是叶绿体与细胞质之间的功能屏障。

叶绿体内部充满水溶微粒的间质，其中有复杂的片层系统，这些片层系统由扁平袋状的一类囊体组成。一些类囊体常常垛叠成基粒，这样的基粒类囊体又称基粒片层；另一些类囊体平行分散在间质里，它们是间质类囊体，又称间质片层。类囊体的外壳由两层膜组成，膜内为类囊体腔，其中为水溶液。叶绿体中基粒与基粒之间有间质片层串通，使基粒与基粒相互联系起来。

凡是光合细胞都含有类囊体，光合作用的光反应就是在类囊体膜上进行的，所以，类囊体膜又称光合膜。

根据叶绿体中基粒的有无可以将叶绿体分为两类，即基粒型叶绿体与非基粒型叶绿体。含有基粒的叶绿体称基粒型叶绿体，它们存在于叶肉细胞中及某些植物的维管束鞘细胞中。片层系统垛叠为基粒，意味着捕获光能的机构密集，因

而能更有效地收集光能。有的叶绿体，如玉米维管束鞘细胞叶绿体，其中没有基粒，只有间质片层，或虽有基粒，但基粒发育不良，这种叶绿体称非基粒型叶绿体。通常，维管束鞘细胞内非基粒型叶绿体的形态要大一些，而叶肉细胞内的基粒型叶绿体的形态要小一些。

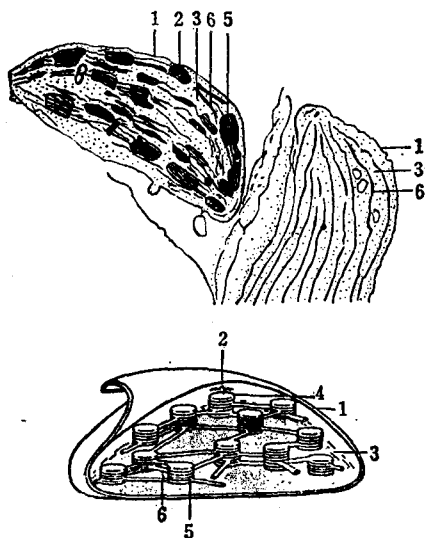


图1 叶绿体的结构

上图：基粒型叶绿体（左）与非基粒型叶绿体（右）

下图：切开的基粒型叶绿体

- 1.叶绿体膜 2.基粒 3.间质 4.类囊体 5.基粒片层
6.间质片层

无论基粒型叶绿体或非基粒型叶绿体都呈片层结构。
在叶绿体的片层结构上含有叶绿素 a、叶绿素 b、胡萝卜

卜素及叶黄素；还有近20种脂质，其中包括磷脂、半乳糖脂、硫脂及几种醌的化合物；以及蛋白质和水分等。

叶绿体的片层结构对光合作用有重要意义。色素分子排列在片层结构上，分布在极大的面积上，可增加叶绿体色素的受光面积，这样的排列对于捕获光能是非常有效的。光合作用中光能的吸收和传递、光化学反应及电子传递过程都是在片层结构上进行的。

(二) 光合色素

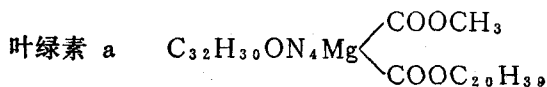
高等植物体内含有的光合色素可分为两类：一类是叶绿素，其中包括叶绿素a及叶绿素b；另一类是类胡萝卜素，其中包括胡萝卜素和叶黄素。成长的叶子，叶绿素和类胡萝卜素的比列约为3:1；叶绿素a和叶绿素b的比列也约为3:1；胡萝卜素和叶黄素的比列约为1:2。

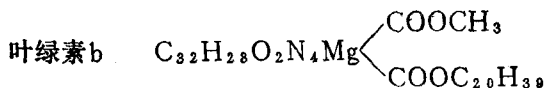
胡萝卜素和叶黄素的颜色是橙色或黄色的，在正常情况下，它们的颜色被叶绿素的绿色掩盖起来，故叶片呈现绿色。只有在缺乏铁、锰、铜等元素时，可使叶绿素不能合成，而引起缺绿病时；或叶片衰老，或秋季落叶时，叶绿素解体，才能见到类胡萝卜素的橙色或黄色。

1. 叶绿素

高等植物体内的叶绿素有叶绿素a与叶绿素b两种，叶绿素a为蓝绿色，叶绿素b为黄绿色。

叶绿素分子是复杂的双羧酸酯，它们的分子式如下：





叶绿素分子排列成一个平面，这也是适于捕捉太阳光线的结构。

叶绿素能够吸收光能，将光能用于光合作用制造有机物质。叶绿素对可见光中不同波长的光吸收情况不同，有两个吸收高峰，分别在蓝光部分和红橙光部分（见图2）。高峰的准确位置决定于溶剂的种类和浓度。叶绿素a在蓝紫光部分的吸收高峰在430毫微米左右，在红橙光部分的吸收高峰在660毫微米左右；叶绿素b的吸收高峰分别在455毫微米左右和640毫微米左右。

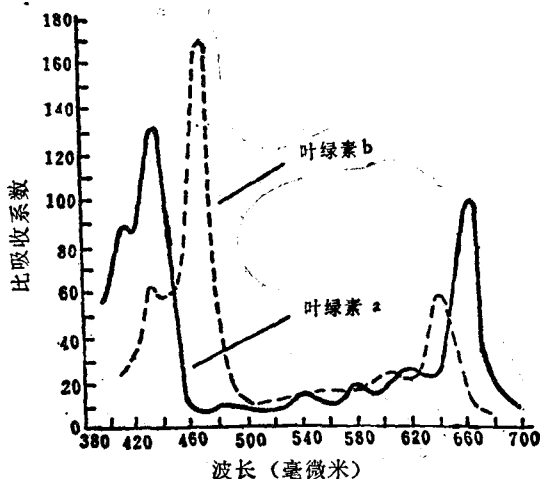


图2 叶绿素a和叶绿素b在乙醚溶液中的吸收光谱

2. 类胡萝卜素

高等植物体内的类胡萝卜素有胡萝卜素与叶黄素两类，它们的分子式如下：

胡萝卜素 $C_{40}H_{56}$

叶黄素 $C_{40}H_{56}O_2$

胡萝卜素是一种不饱和的碳氢化合物。胡萝卜素有多种，高等植物体内的胡萝卜素主要有 α -、 β -、 γ -三种。其中， β -胡萝卜素含量最多。叶黄素是一种含氧的类胡萝卜素。类胡萝卜素对光合作用有一定意义。

第一、在强光与氧共同存在时，叶绿素易发生光氧化作用而被破坏，而类胡萝卜素能够保护叶绿素分子，增强它的稳定性，使其在光下不致被光氧化而破坏。

第二、类胡萝卜素能够吸收光能，在溶液中大多吸收400~500毫微米之间的紫光与蓝光，而不吸收红光。胡萝卜

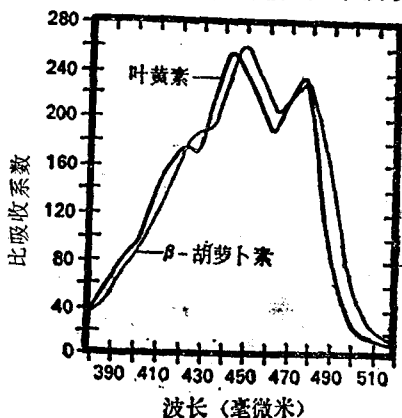


图3 β -胡萝卜素在己烷中与黄体素（一种叶黄素）在乙醇中的吸收光谱

素和叶黄素的吸收光谱相似（见图3）。

类胡萝卜素能够把它们所吸收的光能传递给叶绿素a，再用于光合作用，这样，就扩大了可以利用的光能范围。

3. 主要色素与辅助色素

各种光合色素在光合过程中的作用是不同的，故可将光合色素分为主要色素与辅助色素。

主要色素 少数叶绿素a分子对光的吸收高峰比一般叶绿素a吸收的高峰波长要长些，它们是叶绿素a的一种特殊形式。它们不仅能吸收光线或接受其他色素吸收的光能，更重要的是，它们能够进行光化学反应。在光化学反应中，它们能失去或得到电子，进行氧化还原反应，并将能量蓄积起来。这样的叶绿素a分子是反应中心色素，是光合作用的主要色素。

辅助色素 绝大多数叶绿素a分子，以及叶绿素b、类胡萝卜素都是辅助色素。它们吸收光能，再将能量传递给主要色素叶绿素a。这些色素在光合作用中只起辅助性作用，它们有集聚光的作用，故称“聚光色素”，又称“天线色素”，其作用好象收音机的天线，把吸收的“电磁波”集中到光合作用的反应中心。

二、光合作用的化学过程

光合作用包括光反应和暗反应。光反应需要光，暗反应不需要光，暗反应在一定范围内随温度升高而加速。光反应是在叶绿体的片层结构上进行，暗反应是在叶绿体的间质中进行。在光合作用中，光反应与暗反应两者依次进行。