

目 录

前 言

第一篇 引 论..... (1)

第 1 章 光合作用与生命科学..... (1)

1.1 光合作用和生物圈的运转..... (1)

1.1.1 形形色色的生物和它们的相互关系..... (2)

1.1.2 生物圈中物质循环和能量流动的关键..... (2)

1.2 光合作用在生物演化中的地位..... (3)

1.2.1 光合功能的出现和生物演化的相互关系..... (4)

1.2.2 光合作用与植物结构功能的特殊性..... (5)

第 2 章 光合作用与人类生活及社会的可持续发展..... (6)

2.1 光合作用与农业生产..... (6)

2.1.1 种植业的基础..... (6)

2.1.2 初级生产力与可再生资源..... (8)

2.2 人类合适生存环境的维护..... (9)

2.2.1 光合作用与大气成分..... (9)

2.2.2 光合作用与全球变化..... (10)

第二篇 光合作用探讨的前沿与动向..... (12)

第 3 章 已知和未知..... (12)

3.1 光合研究的历程..... (13)

3.1.1 从推测到实验..... (13)

3.1.2 研究进展的里程碑..... (14)

3.2 目前对光合作用的认识..... (16)

3.2.1 结构与功能..... (16)

3.2.2 光合作用的反应步骤..... (20)

3.3 光合作用研究的发展动向..... (25)

3.3.1 探究光合各部分反应的分子机理..... (26)

3.3.2 探讨光合机构的运转与调节..... (26)

第 4 章 机理和生理..... (29)

4.1 光合作用所涉及的问题	(29)
4.1.1 两种互相依存的研究方式	(29)
4.1.2 发展趋势	(31)
4.2 离体研究和体内探讨	(32)
4.2.1 分析与整合	(33)
4.2.2 将多层次研究整合的常用方法	(33)
第 5 章 研究成果的应用	(38)
5.1 光合作用与农业	(38)
5.1.1 理论对实践的指导作用	(38)
5.1.2 诊断光合机构运转状况与改善措施和培育良种	(43)
5.2 工业生产方面的应用	(49)
5.2.1 部分反应的应用	(49)
5.2.2 光合作用有关物质的开发利用	(49)
5.3 前景	(50)
5.3.1 农业进一步增产的理论基础和指导实践的有效途径	(50)
5.3.2 协调人与生物圈运转的关系与社会的可持续发展	(51)
5.3.3 历史的重任	(51)
第三篇 光合作用各部分反应的配合与协调	(54)
第 6 章 两种光系统和有关反应的协调	(54)
6.1 反应中心与天线色素	(55)
6.1.1 光能的吸收、激发能的传递和光化学反应	(55)
6.1.2 光合单位和光合作用的理论速率	(57)
6.2 两个光系统间激发能的均衡分配及多余激发能的耗散	(59)
6.2.1 作用光谱和双光增益效应的启示	(59)
6.2.2 两种光系统间激发能均衡分配的调节方式	(60)
6.2.3 多余激发能的耗散	(63)
6.3 两种光系统的结构特征及调节	(67)
6.3.1 光系统 II 的结构与两侧的电子传递的联系	(68)
6.3.2 光系统 I 的结构与电子传递多途径的调节	(70)
6.4 荧光与延迟发光	(70)
6.4.1 光系统 II 的荧光	(71)
6.4.2 毫秒延迟发光	(71)
第 7 章 电子传递和光合磷酸化	(75)

7.1 光合电子传递的多途径	(75)
7.1.1 假循环电子传递和涉及光系统 I 的循环电子传递的生理意义	(76)
7.1.2 围绕光系统 II 的循环电子传递	(77)
7.1.3 非循环光合电子传递	(79)
7.2 电子传递与质子动力势的形成	(79)
7.2.1 高能态与质子动力势	(80)
7.2.2 质子区域化	(81)
7.2.3 质子区域化与光合磷酸化及其它反应的关系	(82)
7.3 质子动力势与 ATP 的形成	(85)
7.3.1 耦联因子两组成部分结合后的相互影响	(86)
7.3.2 耦联因子各亚基的功能	(88)
7.3.3 耦联效率及其变动和调节	(90)
第 8 章 光合碳代谢	(95)
8.1 核酮糖二磷酸羧化酶/加氧酶的结构、功能和调节	(95)
8.1.1 核酮糖二磷酸羧化酶/加氧酶的特性	(96)
8.1.2 核酮糖二磷酸羧化酶/加氧酶的组装与活化	(97)
8.2 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶的结构、功能和调节特性	(99)
8.2.1 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶的分子结构	(100)
8.2.2 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶的活性调节	(101)
第四篇 光合作用与植物的生命活动	(105)
第 9 章 叶片的发育以及光合细胞各过程的联系	(105)
9.1 叶片的寿命和光合功能的变化	(106)
9.1.1 叶片光合机构的形成和光合功能的衰退	(106)
9.1.2 常绿叶片的光合功能变化	(109)
9.2 光合机构的运转与所在细胞内其它过程的关系	(111)
9.2.1 叶绿体内外代谢联系与合作	(111)
9.2.2 C_4 植物两类光合细胞功能上的配合	(112)
第 10 章 光合作用同植物整体生命活动的关系	(115)
10.1 叶片中光合产物的暂贮、转化与输出	(115)
10.1.1 光合产物积累对光合作用的影响	(116)
10.1.2 叶片光合产物的输出	(118)
10.1.3 离体实验结果和体内光合产物变化规律的比较	(121)

10.2 光合机构运转与植物其它生理过程的协调	(122)
10.2.1 源库关系	(123)
10.2.2 光合机构的运转与根系活动的联系	(123)
第五篇 光合机构对主要环境因素变动的响应与适应	(126)
第11章 光合作用限制部位的诊断	(126)
11.1 气孔限制	(127)
11.1.1 气孔限制分析的基本方法	(127)
11.1.2 气孔限制分析中的偏差	(129)
11.2 RuBP 羧化限制	(130)
11.3 RuBP 再生限制	(132)
11.3.1 光合作用的量子效率	(133)
11.3.2 光合作用的荧光分析	(134)
11.4 磷再生限制	(136)
11.4.1 磷再生限制对光合作用的影响	(136)
11.4.2 磷再生限制与光合作用对 O_2 的敏感性	(136)
11.5 光合产物限制	(137)
第12章 光合机构对主要环境因素变动的响应和适应	(139)
12.1 光照	(139)
12.1.1 光强突然改变对光合机构运转的影响	(139)
12.1.2 光合作用的日变化	(141)
12.1.3 光合作用的光抑制	(143)
12.1.4 光合机构对光破坏的防御	(144)
12.2 温度	(145)
12.2.1 不同温度下的光合机构及其运转	(145)
12.2.2 昼夜温差对光合机构的影响	(146)
12.2.3 光合作用的季节变化	(146)
12.3 空气	(147)
12.3.1 气体成分与光合作用的关系	(147)
12.3.2 气压对光合作用的影响	(149)
12.4 水分	(149)
12.4.1 干旱对光合机构的影响	(149)
12.4.2 雨淋对光合作用的影响	(150)
小结与展望	(153)

第一篇 引 论



人们通过实验知道植物能进行光合作用已有 200 多年了。从了解它能使受污染的空气恢复变好到兴起农业中的绿色革命，对它的重要性虽有所认识，但远不全面。随着科学的进步和社会的发展，我们越来越感到光合作用研究的意义非常深远，值得我们终身为之奋斗。

第 1 章 光合作用与生命科学

在茫茫宇宙里有无数星系，地球只不过是围绕着银河系中的一颗恒星——太阳运转着的诸多行星中的一员。可是，科学家们至今尚未在其它天体上确切地观察到有类似于地球表层存在的那样的生命活动。究竟这种活动是怎样进行的呢？人们发现，植物的光合作用在各种生命活动中发挥着非常重要的作用。

1.1 光合作用和生物圈的运转

在地球的表层，包括土壤、水体和近地空间，有各种生物存在。它们彼此间以及它们与环境之间经常发生相互作用，形成了

一个特殊的生物圈。分析一下这个生物圈运转的特性，可以看到光合作用在其中所承担的重要角色。

1.1.1 形形色色的生物和它们的相互关系

进行生命活动的有机体形形色色，千姿百态。它们之间存在着许多共同点，但又各自有其明显的特点。人们常把它们分为三大类：动物、植物和微生物。动物和植物很容易辨别，而微生物的界限就比较难以划分。它们是一些肉眼看不清的较原始的生物。这些生物之间有着多种复杂的相互关系，其中最基本的一种就是彼此的摄食关系。也就是说，许多动物以摄食植物或与其亲缘关系很密切的自养微生物为生，而这些动物常常又被其它动物吃掉，动物的排出物或动植物的遗体会逐渐被营异养代谢的微生物分解成无机物，这样就形成了食物链甚至食物网。由于所有生命活动都要通过降解有机物来获得维持其运转的能量，所以每经历一级食物链就要消耗很多有机物。因此，虽然地球上的动物种类不胜枚举，是植物的几倍，但就构成生物的物质数量而言，作为食物链基础的植物却是最多的（孙儒泳 1991）。

1.1.2 生物圈中物质循环和能量流动的关键

植物体中大量的有机物从何而来呢？那是依靠它们独有的光合作用功能，利用太阳能从无机物合成而得到的。这样，所有生物的生命活动组合成一个生物圈，植物和自养微生物使无机物变为有机物，有机物又经过种类繁多的动物和异养微生物的利用和分解而回复为无机物，形成一个物质大循环。而这个循环是依靠光合作用利用太阳能将其转化为化学能贮存在合成的有机物中作为各种生命活动的主要能源的（图1.1）。

这个由光合作用利用太阳能合成有机物所推动的物质大循环的规模和作用非常巨大，它深刻地改变了地球表层的面貌，使之

显著区别于其它众多星体。其中，伴随着光合作用将无机物合成有机物而从水中释放出来的氧气在大气中慢慢积累就是一个影响多种变化的重要因素，它使许多氧化反应得以迅速进行。

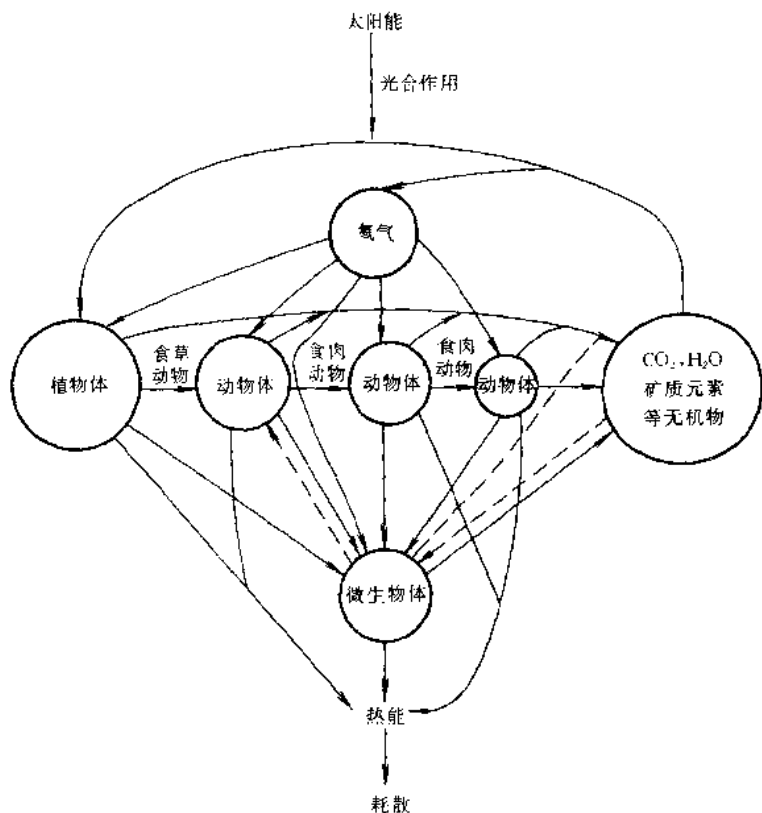


图1.1 地球上生物圈的物质大循环和能量流动

1.2 光合作用在生物演化中的地位

关于地球上生命的起源和演化是生物科学中的一个基本问

题。一般认为，太古时代在太阳辐射等因素影响下，地球表层的原始海洋中的无机物相互反应形成了一些非生命来源的有机物，经过长期作用变化，产生了原始生物。它们的生命活动会消耗有机物，因而会趋向绝灭。其中有的生物演化出了可利用太阳光把二氧化碳合成有机物的功能，这就为生物的蓬勃发展创造了条件。开始也许是能进行类似光合细菌那样的电子传递体系有局限性的光合作用，继而演化出能进行类似原绿藻或蓝绿藻那样的光合作用，即可在光下利用氧化水来得到电子还原二氧化碳，这样原料就非常丰富，因而有机物可以大量形成。生物的演化从此进入了一个可不断扩增的新阶段（彭弈欣 1991）。

1.2.1 光合功能的出现和生物演化的相互关系

按现有的认识，光合功能是从利用非生命来源的有机物的原始生物中演化出来的一部分生物所具有的特性。这些原始的光合生物有了这一功能就为生物的迅速发展准备了条件，既有大量的有机物质形成又使大气中氧气逐渐积累。氧气可使有机物彻底氧化而释放许多能量，这就有利于演变出可进行耗氧代谢的能有更复杂生命活动的生物，使它有可能由单细胞向多细胞发展并分化出具有不同功能的组织。光合作用释放的氧气大量积累还使得地球周围大气层上方有可能形成臭氧层。这个臭氧层可吸收太阳辐射中对生物非常有害的那一部分紫外线。这样，包括植物本身在内的生物，就有可能出水登陆，走向地球的每一个角落。所以，生物进化到具有光合作用功能的生物的出现，可以说是整个生物进化的一个关键环节，不仅生物数量可大大增加，而且为其结构功能的复杂化和活动范围的扩展开辟了无限广阔的天地（图 1.2）。

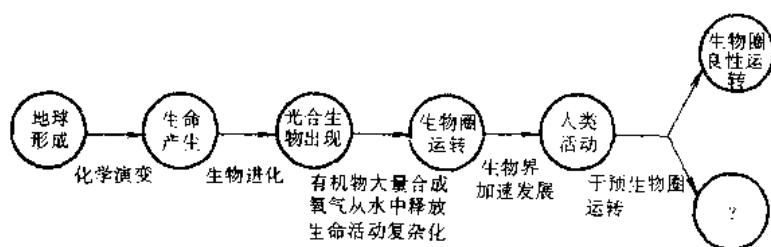


图1.2 生物进化的关键环节

1.2.2 光合作用与植物结构功能的特殊性

光合功能的出现影响了整个生物界的进化，当然更会影响具有光合能力的植物结构和功能的发展。光合作用是植物独有的令人瞩目的功能，植物形态结构和生长发育的各种特点，可以说都和光合作用有直接或间接的联系。在水中不同深度生长的藻类，得到足够的太阳光是生存发展的关键，因而它们的显著特征是具有不同组成的光合色素。对于陆生的植物，除了日光外，如何从空气中吸收浓度很低的二氧化碳作为原料又要同时解决不可避免的大量水分散失问题成了重要矛盾，这就决定了它在土壤中有发达的根系，以便汲取水分来供应地上部分向各方生长着的枝叶进行光合作用和蒸腾消耗。陆生植物的这种固定于一处且上下均松散伸展的形态结构也就导致了它们的生长发育、新陈代谢以及与环境的关系都和其它生物有着明显不同的特点（沈允钢 1995）。

参考文献

- 孙儒泳. 1991. 中国大百科全书：生物学卷Ⅱ. 胡乔木主编. 北京：中国大百科全书出版社. 1411—1431
- 沈允钢. 1995. 科学前沿与未来：第一集. 张焘主编. 北京：科学出版社. 54—64
- 彭弈欣. 1991. 中国大百科全书：生物学卷Ⅱ. 胡乔木主编. 北京：中国大百科全书出版社. 1345—1348

第2章 光合作用与人类生活 及社会的可持续发展

生物进化至人类出现后，生物圈的运转受到了人类生产和生活的特殊影响。为了满足人类生活日益增长的需要和保证社会持续发展，我们必须努力加强生物圈的运转并使其保持良性循环，这在很大程度上有赖于促进植物的光合作用。

2.1 光合作用与农业生产

民以食为天，国以农为本，农业生产是头等大事。人类的食物全靠农业提供。由于农业生产的食物数量非常巨大、成本相对低廉且符合营养需要和适合人们的口味，在可预见的将来仍将如此，尚没有其它生产途径可以替代。此外，农业还可供应人们大量可再生能源和资源，这对保证社会的可持续发展也是很重要的。对于我们这样人口众多、人均耕地和矿产资源有限的国家，更是要把农业当作国民经济的基础，丝毫不能忽视。

2.1.1 种植业的基础

农业包括农（作物栽培）、林、牧、副、渔各个方面，其中种植业是根本。种植业实质上就是采取多种措施，让植物利用光和环境中的无机物进行光合作用合成有机物并且尽可能使其同化物转变为我们所要的产品，所以光合作用是种植业得到收获的基础。有了种植业的收获，人们才可发展牧、副、渔业，因而它们越发展，就需要更多地消耗种植业的收获物。虽然有一部分牧、副、渔业产品是利用野生植物资源得到的，但其所占比例在逐渐

降低，并且进行这些生产的人们都需要种植业提供食物来维持生活。因此随着农业的发展，种植业的产值在整个农业中的比重会下降，但其规模和重要性却在不断扩增。如何使种植业得到更多更适合人类需要的收获呢？这对于人口还在继续增长（即使较好地实行计划生育，我国人口也要在达到 16 亿后才可能逐渐停止增长）、人们对食物等的要求正在不断提高的我国（随着人们生活水平提高，人均消耗的能源和资源越多，对于依靠光合作用提供可再生能源和资源的农业的需求也越大），更是日益严峻的问题。我们对未来的农业发展曾作过一些分析（沈允钢 1997），指出正在出现的四种农业生产方式的特点，现将它们的发展和加强光合作用的关系简要列表加以阐明（表 2.1）。

表 2.1 不同农业生产方式与光合作用的关系

大田农业	低产到丰产	在逐渐满足作物水肥要求和防止病虫害的基础上，使作物叶面积布满耕地，尽可能多地利用太阳能进行光合作用，形成产量
	丰产到高产	培育矮秆、直立叶型作物品种，提高群体光能利用率和使同化物尽可能多地转成经济产量
	高产到更高产	提高作物个体光合作用效率，使单位土地面积上的光能利用率由现在高产田的不到 2% 向 5% 的目标前进
非耕地农业	耕地只占地球表面的一小部分。如何能既保护生态环境又在各种非耕地上发展不同类型的农业生产去利用照在这些地球表面上的太阳能，并通过巧妙的途径使同化物变成人们的收获。这需要多学科的努力，其中寻找具有抗逆、高效光合性能的新作物是重要环节	
受控环境农业	不同水平的温室栽培是主要组成部分。它的光能利用率可以比大田高几倍。在密闭的适温环境中，使作物充分利用光能并调控空气中二氧化碳浓度来保证光合作用旺盛进行，防止作物处于半饥饿状态而更好地发挥增产潜力是这类生产中的关键措施	
工厂化农业	植物的生长发育、代谢途径、产物类型及其综合利用全按预定计划进行的特殊生产。其中光合作用的各部分反应可供形成同化力或生产重要原料之用	

2.1.2 初级生产力与可再生资源

光合作用利用太阳能将二氧化碳和水等无机物合成有机物，并且把太阳能转变成化学能贮存在这些有机物中。人们在农业中常常只收获所要的产品而将其余部分任其自然腐烂或者很粗放地

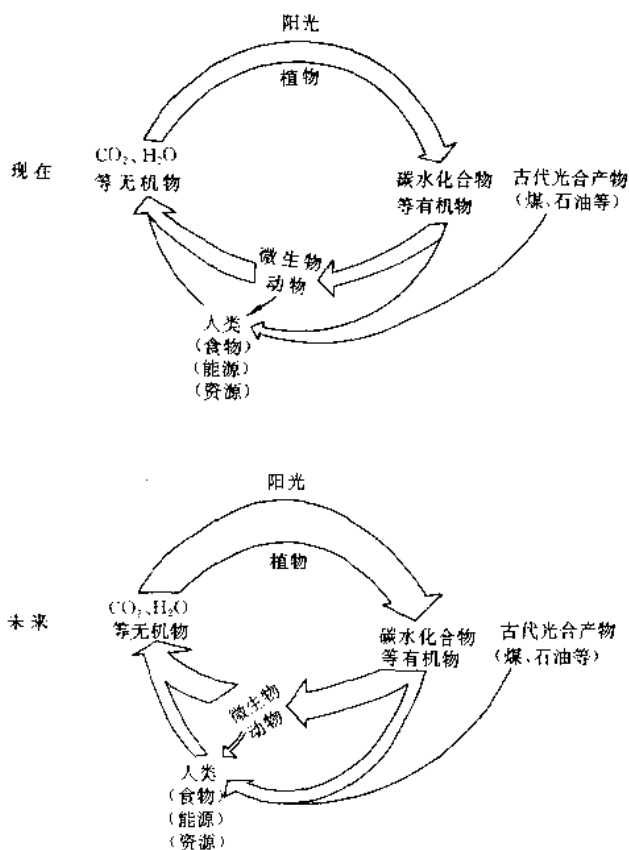


图2.1 光合作用与人类生活及地球生物圈运转的关系

注：图中箭头粗细表示加强或减弱

处理掉，这是很可惜的。这些有机物含多种物质和蕴藏着大量化学能，都可设法找到较好的利用途径。即使是残余的生物垃圾也可通过发酵产生沼气来当燃料和回收肥料。在人类面临矿产资源日益枯竭的困境时候，努力增加和充分利用光合作用所形成的初级生产力，是发展可再生能源和资源的有效途径（图2.1）（沈允钢 1991）。

2.2 人类合适生存环境的维护

人类的生活不仅需要解决吃、穿、用的需要，还得有合适的生存环境。这在过去似乎不成为问题，因为地球上许多地方是适合人类居住生活的。可是近年来，由于大量燃烧煤、石油、天然气等化石燃料、滥伐森林和在生产生活中任意地破坏和污染环境，产生了一系列严重的后果，于是人们开始警觉起来，定出环境保护的口号，其中很多和加强光合作用有关，希望大家重视和改进。

2.2.1 光合作用与大气成分

光合作用吸收大气中的二氧化碳和从水中释放出氧气，刚好和我们的呼吸作用和生产中的燃烧过程的变化相反。这对维持我们合适的生存环境至关重要，可是平时人们并不去想它，因为这些物质流动的范围太大了，不易觉察到（Hall *et al.* 1993）（表2.2）。前几年，在美国的亚利桑那州曾进行过一个“生物圈2号”实验，在密闭的空间放入3000多种生物，包括动物、植物和微生物，并且还住进去8个人，原来想模拟地球的生物圈运转。可是，运转两年后发现，氧气浓度显著降低了，只得从外面通气补充。显然，这是由于对保证植物进行光合作用的条件考虑不够的缘故。动物和微生物的呼吸作用以及人类生产和生活中的燃烧过程，都消耗氧气和放出二氧化碳，全靠植物光合作用时释放氧

气，并吸收空气中的二氧化碳来保持地球大气成分的相对稳定。

表 2.2 地球表层碳的流动和分布

	$\times 10^{11}$ 吨 碳
燃烧化石燃料每年释放	0.06
通过光合作用每年形成有机物	1.06
贮存于生物中的有机物(80% 在树木中)	5.60
大气中的二氧化碳	7.30
海洋表层(75m)中的二氧化碳	7.25
土壤中的碳含量	15.15

2.2.2 光合作用与全球变化

由于人类在近几百年来大量使用煤炭、石油、天然气等化石燃料，并且乱砍滥伐能进行光合作用并把产物长期贮存起来的森林，使得大气中的二氧化碳浓度在每年以 $1.5 (\times 10^{-6})$ 左右的速度递增。二氧化碳是有温室效应的气体，导致地球逐渐变暖。这将引起全球气候变化并可能发生灾难，包括海平面升高，发生洪灾和旱灾的可能性增加，改变降水分布，土壤状况劣化，气候变化加剧、粮食短缺加重和一些物种灭绝等。人们正在研究各种缓解途径，其中加强植物的光合作用是最易做到并且规模巨大的一类办法。植物的光合作用不仅可影响大气的二氧化碳浓度，并且它的进行还与其它许多令人担忧的全球变化密切相关，包括臭氧层减少使达到地球表面的紫外辐射(UV-B)增多和大气中的二氧化硫含量上升等。在剂量不高的情况下，光合机构能有效地除去或减轻它们的危害，可是在超过限度时，光合机构又会最直接地受到它们的危害。因此，这些全球变化问题也已成为光合作用研究的热点(沈允钢、匡廷云 1996)。

参 考 文 献

- 沈允钢. 1991. 生物学通报. 10: 1~2
- 沈允钢. 1997. 共同走向科学 (下卷). 周光召, 朱光亚主编. 北京: 新华出版社. 155~163
- 沈允钢, 匡廷云. 1996. 中国植物生理学会第七次全国会议学术论文汇编. 中国植物生理学会出版. 1~3
- Hall DO, Scurlock JMO, Bolhar HR. 1993. Photosynthesis and production in a changing environment. London: Chapman and Hall. 425~444

第二篇 光合作用探讨的 前沿与动向

=====

分析光合作用的研究现状和发展趋势对确定我们的努力方向是非常有益的。全世界每年有上千篇关于光合作用的论文发表,收集起来都很困难,更不必说阅读一遍了,好在每三年要开一次国际光合作用会议,吸引各方面的学者进行交流。虽然这种会议也有它的局限性,但大体可反映光合作用探讨的前沿与动向。如再参考一些综述和评论以及阅读有关的重要论文,就便于从中了解光合作用研究的进展和动态了。

第 3 章 已知和未知

光合作用探讨的前沿在对它的过程已知和未知部分的交界处,人们正在已知的基础上利用科学技术的进步,不断努力去揭露未知的奥秘。不少人常把现在研究的热点当作前沿,其实这只是当前在迅速扩大成果的那一部分。我们还必须注意已经有了一些萌动的苗头、但至今工作尚不多而有可能迅猛发展的生长点,这样才可以较有预见地掌握动向。1998 年 8 月将在匈牙利召开第十一届国际光合作用大会。从它拟设的七类专题讨论会的名

称，可以大致看到人们目前着重研究的光合作用领域。这些专题是：①天线与反应中心，包括各种色素蛋白复合体的结构与功能；②电子与质子传递，包括放氧、电子传递与光合磷酸化；③调节过程，包括膜的结构功能、叶绿体中的辅酶和调节酶以及光合机构在各种胁迫下的变动；④分子生物学，包括光合有关基因、感光系统与信息传递及蛋白和色素等的合成与组装；⑤代谢和生理，包括碳、氮、磷、硫的同化、二氧化碳的浓缩和同化物运输的分子生理学、光合与农业生产的联系及除草剂；⑥生态，包括个体与群体光合和光合与全球变化；⑦其它，包括新技术、多方面应用与教育科普等。

3.1 光合研究的历程

人们在日常生活中经常要和植物打交道，因此在接触到它的时候，自然而然地会对它与动物显著不同的生活特性产生浓厚的兴趣和提出各种各样的问题。光合作用是植物独有的过程，所以很早就受到人们的注意并不断探讨。可是由于光合作用的特殊性和复杂性，人们对它的认识有着漫长和曲折的历程，而且尚有许多未揭开的奥秘。

3.1.1 从推测到实验

植物是靠什么长大的？这是人们看见植物在无声无息地茂盛生长时都会提出的疑问。2000 多年前，古希腊哲学家亚里斯多德就曾猜想植物是从土壤中吸取养料长大的，这符合一般人的经验，在肥地里植物长得快些。可是我国明代的宋应星却从另一个角度来分析。他感到人的食物主要来源是植物，吃进去的多，排出的少，其余部分到哪里去了？是变成气了，那么植物也可能主要是由气变成的。这是非常精辟的论断，不过终究仅是推测。直到 200 多年前，人们才真正通过实验认识到光合作用过程中的