

提高作物光合效率问题

上海植物生理所 沈允钢

人们了解植物生长与光合作用的关系已有相当长的历史了，但是在讨论农业增产的时候把提高作物光合效率问题放到重要位置上来还是近几年的事情。

国外，有人在分析各阶段农业增产途径时，把提高光合效率列为今后的重要内容（见图1）。

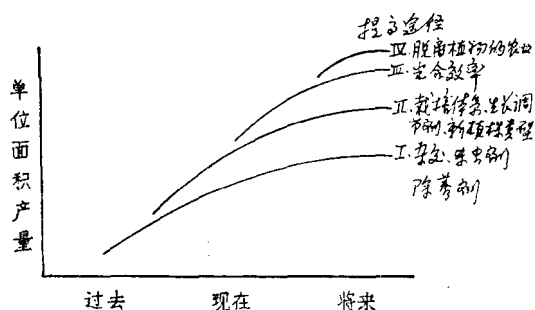


图1 不同阶段的农业增产途径

有人认为“第二次绿色革命”的中心将是增加作物的光合作用。美国“科学”杂志1975年出版的粮食专刊，在五篇与农业增产有关的基础生物学文章中，有两篇完全是谈光合作用，其余两篇遗传育种及一篇固氮研究中，也都联系到光合作用问题。甚至在第四届国际光合作用会议上，也预备改变过去纯机理的讨论，增加光合作用与生产率、光合作用与粮食等议题。

现在，试对提高作物光合效率问题谈一点粗浅看法：

一、高效光合作用与农业增产

在谈论高效光合作用重要性的时候，国外有些人把它说得太神奇了，似乎一旦使作物获得高光合能力，立刻就可使它产量倍增。但也有人比较了一些作物品种的光合效率和产量的关系未得明显结果后，便发出两者没有联系的论调。这些都是没有正视问题的复杂性，而仅从一些现象就片面、简单地作出判断所造成的。

高效光合作用是作物获得高产的一个重要基础，但是它必须和作物的其他优良生理功能、经济性状及各种抗逆性能配合在一起才能充分发挥其作用，并且还得通过人们合适的栽培管理过程才能实现高产的目的。显然，一种作物即使具有高光合能力，但是如果它的运转功能跟不上，结实器官贮存不下，光合产物的无益损耗太多，或者植株容易发生早衰、倒伏和遭到病虫害，那么它是不会得到高产的。如果没有全面地分析各种因素，要想在不同品种、不同田块的作物的光合能力和产量之间寻找相关性是很困难的。如果不是综合地考虑这些问题，孤立地去培育高效光合作用品种，也不一定达到预期效果。

有人比较了小麦栽培种和野生种的光合作用，发现野生种的光合速率显著地要高些，但它们的穗子很小，光合能力衰退较早（表 1，图 2）。从这个结果来看，人们在驯化小麦的过程中，不曾提高它的光合速率，而是使它的光合功能维持较久，并且使它具有较大的容纳光合产物的结实器官。

表 1 各种小麦光合速率及结实性状比较

			小穗数 个/穗	粒数 粒/穗	粒重 毫克/粒	经济系数 粒重/主茎重	光合速率毫克 CO ₂ /分米 ² · 时旗叶3200英 尺-烛光
<i>Triticum boeoticum</i>	二倍体	野生	18.1	30.4	13.6	33.8	45.7
<i>Triticum monococcum</i>	二倍体	栽培	22.1	21.4	32.0	39.6	34.9
<i>Aegilops speltoides</i>	二倍体	野生	9.1	11.6	4.6	9.5	33.8
<i>Aegilops squarrosa</i>	二倍体	野生	10.2	19.5	10.0	31.5	36.4
<i>Triticum dicoccoides</i>	四倍体	野生	14.3	26.8	32.9	36.3	34.6
<i>Triticum dicoccum</i>	四倍体	栽培	20.0	37.1	35.8	39.0	29.5
<i>Triticum durum</i>	四倍体	栽培	19.2	47.2	34.7	38.1	28.8
<i>Triticum spelta</i>	六倍体	栽培	22.4	35.6	56.1	36.2	27.3
<i>Triticum aestivum</i>	六倍体	栽培	17.9	36.0	49.0	49.3	31.4

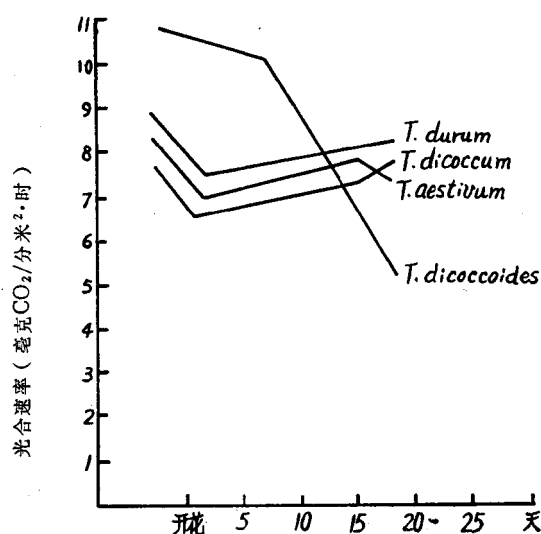


图 2 不同小麦的光合速率

那么，是不是今后在育种工作中也不必重视高光合速率呢？当然不是，因为情况是在不断变化的。人们一般所说提高作物产量是指它的经济产量——作物的主要产品，如稻、麦的籽粒、棉花的花衣等，而光合作用的高低是直接与生物产量（包括根、茎、叶、花、果实等全部作物收获在内）联系着的。在植物驯化、作物育种过程中，人们很注意生物产量中经济产量比重的提高，所以现在许多栽培作物的经济产量已达生物产量的一半左右。因此，要进一步提高经济产量时，努力提高其物质基础——生物产量的必要性越来越突出。同时，随着农业

生产的发展，在许多情况下限制农业丰收的水、肥条件及病、虫害影响等问题逐渐得到解决，使作物的光合作用能力在提高产量中的重要性日益增长。事实上，我们常常看到高产品种往往具有较高的光合能力。例如，在同一栽培条件下，比较不同品种的小麦在抽穗开花期的光合速率，产量较高的毛颖阿夫品种的光合速率显著地比其他品种的光合速率要高一些（表 2）。

又如，在作物育种工作中，杂种优势的利用是一个重要方面。杂种优势有许多表

表 2 不同品种小麦的光合速率比较

品 种	毛颖阿夫	万年一号	山农205
光 合 速 率 〔毫克CO ₂ /〔分米 ² ·时〕〕	35.0	19.4	23.7

现，其中光合能力的加强常常也是很显著的。

在同一栽培条件下的测定结果表明，灌浆初期玉米双杂交种新双一号的光合速率比它的两个亲本单交种的光合速率高，而这两个单交种的光合速率又显著地高于它们的亲本（图 3）。

施用 CO₂ 是了解提高作物光合速率对增产影响的一种较好的方法。因为将空气中的 CO₂ 浓度由 0.03% 增至 0.1% 左右，可单纯地显著提高光合速率，以观察它对作物生长的效应。试验表明，在作物生长前期，增施 CO₂ 提高光合速率有促使植株生长健壮、提早开花等作用，而在开花后增施 CO₂ 提高光合速率，则光合产物主要输入结实器官，对许多作物都可获得增产效果，虽然其增产幅度因栽培条件不同而有较大差异（表 3、4）。

这些试验使我们认识到，提高光合速率是农业增产的有效途径，那种认为提高光合作用与增产没有联系的论调显然是错误的。然而，要达到较大幅度的增产，不但需要研究如何提高光合速率的问题，还需要探讨合适的综合性的农业措施，使优良光合功能在作物增产中充分发挥作用。

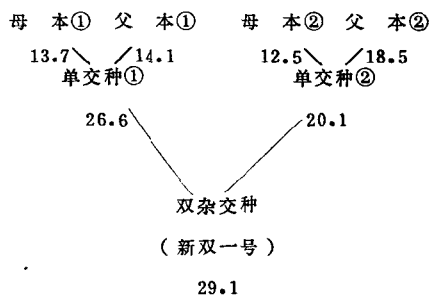


图 3 双杂交种玉米及其亲本的光合速率比较

〔所列数字为自然条件下的光合速率，CO₂ 毫克/（分米²·时）〕

表 3 水稻开花后提高二氧化碳浓度对穗部性状的影响

	对 照	增施CO ₂	比对照增 减 ± %
千粒重(全部、克)	24.5	26.6	+8.5
饱满粒重(克)	27.2	28.4	+4.4
空瘪粒 (%)	10.5	6.5	-38.1

表 4 棉株盛花期提高 CO₂ 浓度对棉铃脱落的影响(脱落 %)

	7月27 日开花	7月28 日开花	7月29 日开花	7月30 日开花
对 照	52.2	69.4	49.0	90.4
增施CO ₂ (7月27日至8月6日)	27.7	40.5	36.1	62.5
比对照增减(±%)	-47	-42	-26	-31

二、光合作用的效率问题

光合作用是一个复杂的过程，它包含许多不同的步骤。其中，只有一些反应是和光直接联系着的（通称光反应），而其余许多反应与光无关，在暗中同样可以进行（通称暗反应）。光反应进行很快，不大受温度的影响，暗反应一般都比光反应慢得多，而且受温度的影响较大。由于这些特点，我们在考虑光合作用效率时必需分两种情况。

一种情况是，当光照强度较低时，植物接受到的光能数量很少，因此，由于光能数量不足的限制，虽然光反应进行很快，但引起的变化并不多，暗反应虽然比光反应慢，

可是，足以把光反应所形成的少量产物及时转变完。在这种情况下，光合作用的速度主要决定于接受到的光能的数量。如果光照强度提高或减少一些，光合作用的速度也会按比例增加或降低。这时，光合作用的效率随植物光合机构本身所具有的光能转化效率而定。

另一种情况是，当光照强度较高时，植物接收到的光能很多，光反应进行很快，可是暗反应跟不上，它开足了“马力”也不能及时把光反应形成的产物及时转变完，于是发生了“窝工”现象，许多接收到的光能由于暗反应来不及利用就白白浪费掉。这时光照强度增加或减少一些对光合作用没有多少影响，光合作用的效率与光合机构本身所具有的能量转化效率关系不大，而主要决定于暗反应速度的快慢。在同样的光照强度下，暗反应速度快的，光能用于光合作用的多些，由于暗反应来不及利用而白白浪费掉的光能数量少些，计算起光能的利用效率来也就比较高。

影响这两种情况下的光合效率的因素是不同的。在田间，作物的一部分叶片直接受到强烈日光的照射，另一些叶片则处在遮荫状态而受光较少，因此，上述两种情况的光合功能都必须注意。但不同作物的要求是不一样的，一般说来，喜光而平铺叶型的作物要着重高光强下的光合能力，耐荫的和一些直立叶型的作物需较多注意光照低时的光合效率。

植物光合机构本身具有的光能转化效率在理论上和实践上都是很重要的问题。因为不同颜色的光都是以一个个光量子的形式被吸收利用的，所以它的转化效率常常用量子需要量来表示，这样，可以避免不同颜色的光所含能量不同需要分别计算转化效率的麻烦。许多实验室对它进行了测定，大多数的结果证明，每同化一个二氧化碳分子成糖类至少需要8—12个量子。这个数值大体与对光合作用机理的研究相符。

根据现有的资料来看，在光合作用中，光能不是直接用来同化二氧化碳的，而是经过一系列步骤，转变成化学能，把它携带在生物体内两个重要的能量载体——还原辅酶Ⅱ和腺三磷上，再由它们把二氧化碳同化成糖。关于光能用于形成还原辅酶Ⅱ和腺三磷的机理还在继续研究。已经知道，将植物的叶绿体分离出来，在试管中可进行非循环光合磷酸化和循环光合磷酸化两种反应。非循环光合磷酸化利用四个光量子可形成一个还原辅酶Ⅱ和一个腺三磷。循环光合磷酸化利用四个量子（在特殊情况下也可以只用两个量子）形成一个腺三磷。已知每同化一个二氧化碳分子需要两个还原辅酶Ⅱ和三个腺三磷，而通过两次非循环光合磷酸化形成两个还原辅酶Ⅱ和两个腺三磷需要八个量子，其余一个腺三磷如果通过循环光合磷酸化产生则需要二至四个量子。这样，每同化一个二氧化碳分子至少需要十至十二个量子。但是，循环光合磷酸化在活体内是否起重要作用还不肯定，最近研究表明，非循环光合磷酸化每形成一个还原辅酶Ⅱ时，伴随着形成的腺三磷可能不止一个，而达到1.5至2个。这现象如果属实，则不一定要另外利用光能进行循环光合磷酸化来供应第三个腺三磷，那么，光合作用同化一个二氧化碳的量子需要量可以不到十个，只要八个就够了。实际上，有些测得的结果的确接近八个甚至更少，不过在技术上或对问题的看法上尚存在争论。

研究光合作用的量子需要量有助于了解提高作物光合作用的潜力。以每同化一个二氧化碳分子需要十个光量子计算，植物光合机构本身具有的利用太阳光能量的转化效率

约为10%多一些。这比一般大田作物的光能利用率要高一、二十倍，比高产田短期内最好的光能利用率也要高几倍。为什么有这么巨大的差距呢？原因是多方面的。除了在大田条件下总有一部分太阳光未照在作物绿色表面而漏射、反射等明显损失外，尚有许多其它因素。

首先，上述量子需要量是在植物光合机构功能良好的情况下测定的，是否所有的植物在遗传上都具有形成这样良好的光合机构的能力还不清楚，而作物在大田情况下形成的光合机构更不是经常如此，它本身的能量转化效率在很多时候会低于应有水平，可惜这方面的研究太少了。

其次，植物的生理活动有许多能量消耗，这些消耗在测定光合作用的量子需要量时是尽量避免或扣除的。这些消耗有些是必需的，但有时也会有一部分是无谓的浪费。近年来，人们发现植物常有相当数量的似乎是无益的呼吸消耗和光呼吸消耗，引起了注意，尤其是光呼吸问题更成为许多实验室的研究重点。

还有一个很重要的原因是，植物在田间进行光合作用的环境条件常常不能如测定量子需要量时那样优越。光强、温度、风速、湿度都在不断变化。如前所述，强光下的光合作用速度由于受暗反应所限，常常有许多吸收了的光能来不及利用而白白浪费，这在阳光普照的田间是一个普遍存在的现象。所以，很多实验室都在寻找在强光下具有高光合速率的作物品种。六十年代发现了一些在强光下光合速率较高的植物具有四碳途径，这就更激发了对这方面的探索。

三、四碳植物与高光合速率

光合作用中二氧化碳的同化途径是在五十年代利用放射性同位素示踪阐明的。到了六十年代，人们发现有些起源于热带的植物（甘蔗、玉米、高粱等），其二氧化碳的最初固定产物与一般植物的光合作用不一样，而这些植物在强光下的光合速率竟比一般植物高出一倍以上，这就引起了一个巨大的研究热潮。由于这些植物二氧化碳的最初固定产物主要是草酰乙酸、苹果酸等四碳双羧酸，而一般植物的最初固定产物是三碳的磷酸甘油酸，因此人们就把这些植物简称为四碳植物，其他一般的植物简称为三碳植物。

进一步的研究表明，这些四碳植物具有和三碳植物一样的同化二氧化碳的途径，不过它们多一个四碳途径串联在一起。这些四碳植物叶片的构造也与一般植物不同，它有环状的解剖特征，在各输导组织周围有一圈富含叶绿体的维管束鞘细胞，在这圈细胞外面又环列着叶肉细胞。在三碳植物中，叶肉细胞一般不作环状排列，它们是光合作用中固定和同化二氧化碳的场所。在四碳植物里，二氧化碳首先在叶肉细胞中被固定于四碳双羧酸中，它们被转运到内层维管束鞘细胞，重新释放出来，然后再和三碳植物一样被同化成有机物质。

四碳植物比三碳植物多一个 CO_2 吸收、运转的过程，究竟有什么生理意义呢？各方面的研究表明，它担负着一个二氧化碳泵的功能。原来把二氧化碳固定到四碳双羧酸的酶和二氧化碳的亲合力很高而把它固定到三碳的磷酸甘油酸的酶（核酮糖二磷酸羧化酶）和二氧化碳的亲合力要低得多。在只有0.03%左右二氧化碳的空气中，一般植物在

日光下的光合作用速率常常受到二氧化碳供应不足的限制（即成为暗反应的主要限制速度的步骤），而这些植物的叶肉细胞中有一个四碳途径，能从二氧化碳浓度很低的空气中，有效地吸取二氧化碳，把它运到内层维管束鞘细胞中释放出来。这样，内层的二氧化碳浓度就提高了，使对二氧化碳亲和力较低的核酮糖二磷酸羧化酶也能以较快的速度进行。因此，四碳途径在这里起着浓缩二氧化碳的作用，使这些植物即使在一般只含有0.03%二氧化碳的空气中，也能具有较高的光合速率。这个特点，还可说明这些植物为什么在比较干旱的情况下尚有较高的光合速率。干旱时植物叶片的气孔部分关闭，因此，水分损失减少，二氧化碳进入叶片也困难。由于四碳途径能从空气中有效地吸取微量的二氧化碳，因而它的光合作用受影响较一般三碳植物小。许多人认为，四碳途径是植物在适应日照强烈、炎热、干旱的环境中发展起来的。

在大田条件下，要提高空气中的二氧化碳浓度来增加一般作物的光合作用，这在农业生产上是难以做到的，如果植物本身有一个浓缩二氧化碳的功能以提高光合作用速率岂不是很好吗？有的实验室就试图把一般三碳作物也培育成具有四碳途径。有人还提出可把一些野生的四碳植物培育成高产的农作物。

现已发现几百种植物具有四碳途径，它们分布在亲缘关系并不一定很密切的十个科（双子叶、单子叶都有）近一百个属中，有十一个属既含有三碳植物又有四碳植物。看来，在植物进化上，四碳途径曾经多次独立地出现。那么，在一种三碳植物中是否能筛选到四碳植物的突变种呢？不少实验室进行了试验，但尚未见到成功的报道。有人将同一个属中的三碳植物和四碳植物杂交，得到的后代中有的特性类似四碳植物，但这些后代的光合速率都没有四碳亲本那样高，甚至比三碳亲本的还要低。这表明，要使四碳途径的运转起到提高光合速率的作用，不但要有关酶系和解剖特征同时具备，并且还要在空间上配合得当。最近，有人报道，番杏科的轮生粟米草是自然界中天然存在的介于三碳和四碳之间的一种植物。对它的深入研究可能有助于了解四碳途径的进化过程和促进四碳品种的培育工作。

有一点必须明确，四碳途径具有高效率光合作用是有条件的。在强光下，光合作用

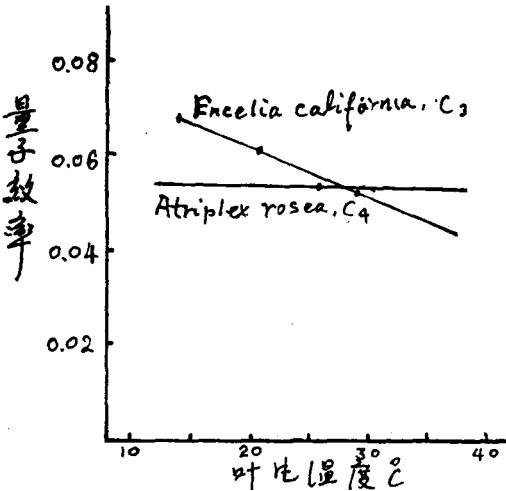


图4 不同温度与量子效率的关系

主要受暗反应的速度限制时，四碳途径可通过浓缩空气中的二氧化碳来加快二氧化碳的同化，因而它利用光能的效率较一般三碳植物高。但在光照强度低时，暗反应速度不限制光能的利用，浓缩二氧化碳没有好处，这时四碳途径的光合效率就不能比三碳植物高，甚至还要差些。因为通过四碳途径来浓缩二氧化碳是需要消耗能量的。据研究，每运转一个二氧化碳分子就要消耗两个腺三磷。前面谈过 光合作用每同化一个二氧化碳分子要用掉两个还原辅酶Ⅱ和三个腺三磷。现在加上这两个额外的腺三磷消耗就得用掉两个还原辅酶Ⅱ和五个腺三磷了，这样，它

的光能转化效率就要降低。实验证明，在温度不高时，四碳植物的量子效率（量子需要量的倒数）的确比三碳植物要低（图 4）。

此外，四碳植物起源于热带，它们光合作用的最适温度较高，在低温下的光合速率往往不如温带生长的三碳植物，甚至还会发生光合机构受强光破坏，叶子褪色等现象。

四、光呼吸——光合作用的大漏洞

光合作用所形成的有机物质，总有一部分被呼吸作用所消耗，这些消耗有的是维持植物各种生理活动所必需，但有时也存在一些浪费。有人观察到在同一环境中培养的两个玉米品种，它们的光合作用差不多，但呼吸消耗不同，一种为光合量的26%，另一种为33%，结果前一种增重快50%。

近几年来，人们发现有一种光呼吸更直接影响光合作用的效率。它和一般呼吸作用不同，是与光合作用中间产物的氧化有关，因此只有在光合作用进行时才发生。氧气浓度增加，它的速度也增加，而呼吸作用在 O_2 为2%时已接近饱和。许多植物叶子进行光合作用所固定的二氧化碳，常常有1/3当时就被光呼吸所消耗掉，这比叶子的呼吸消耗要大好几倍（图 5）。

有人在低氧环境下测量光合作用，效率可比在一般空气中测量时高40—50%。将大豆等植株培养在低氧条件下，它们的干物质产量也比在一般空气中培养的显著增加。

对光呼吸机理的研究表明，光呼吸的重要底物是乙醇酸，它是从光合作用的中间产物变来的。一般认为，它主要是当核酮糖二磷酸由酶催化与二氧化碳反应生成磷酸甘油酸时，如有氧气存在，则氧气代替一部分二氧化碳与它作用，因而有些产物变成了乙醇酸。在这反应中，二氧化碳与氧气是竞争的。二氧化碳浓度高时，与氧作用的就少，光呼吸被抑制，光合作用效率就显著提高。有人还发现，氧气除参与反应引起了乙醇酸的形外，还会直接抑制此酶与二氧化碳反应（图 5）。

四碳植物的光呼吸比三碳植物低得多，一部分原因可能与它具有二氧化碳泵使内部的 CO_2 浓度提高有关。

有人考虑到，既然乙醇酸是光呼吸的重要底物，那么一些类似乙醇酸的物质可能会阻碍有关酶的活动，从而抑制光呼吸的进行。实验证明，有些类似乙醇酸的物质的确可以抑制乙醇酸的形成或氧化，从而抑制了光呼吸并使测得的光合速率增加。但是，这些是短时间的离体测定，未见到田间试验的报道。

不少实验室想在三碳作物中找到低光呼吸的变种。一般利用高光呼吸的植物二氧化碳补偿点高，四碳植物二氧化碳补偿点低的

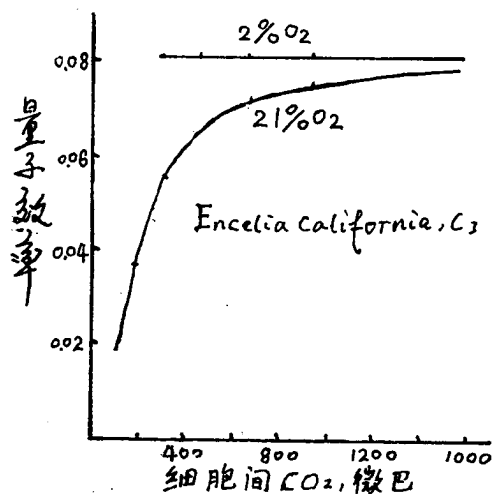


图5 细胞间的 CO_2 浓度

特点，以同室效应来筛选，希望能遇到低光呼吸的植株，它能和四碳植物一样，在其它高光呼吸植株因二氧化碳浓度低于补偿点而饥饿死亡时，还继续生长。国外用这方法已筛选了几十万株大豆苗、六千多株燕麦苗及许多小麦品种，尚未遇到低光呼吸的突变种。有人用同位素示踪方法检定一些烟草苗的光呼吸，发现有的烟草苗光呼吸较低而它的光合作用速率较高。但此方法每次只能检定少数植株，用于筛选大批幼苗还存在困难。最近，有人在菜豆中也发现了低光呼吸的变种，其植株长得很高大，但结实不良，详情不清楚。

当人们发现光呼吸消耗了大量光合作用同化形成的物质，而这过程在各种植物中普遍存在时，人们当然要追究它究竟有什么生理功能，在植物进化上怎么会把这样一个看来是大浪费的过程巩固了下来？

关于这问题现在还不清楚。人们尚未发现它对植物有什么不可缺少的功用。有些人认为，它是植物进化过程中出现的问题。地球上的生物演化到出现具有放氧光合功能的绿色植物，就使大气中氧气逐渐积累增加，这氧气反过来对植物的光合功能发生了影响，使它的一些中间产物变成了乙醇酸，光呼吸就是发展起来处理这些乙醇酸的一个功能。

有人认为，光呼吸可使植物在强光、缺水等情况下保护光合机构不受损害。植物在缺水时气孔关闭，不能再从空气中吸收二氧化碳，这将使吸收的光能没有用处，并对光合机构发生破坏作用，而光呼吸的运转可处理掉一部分多余的能量。最近还发现，缺乏二氧化碳时，核酮糖二磷酸羧化酶失活，因此推测光呼吸运转所放出的 CO_2 有助于在气孔关闭时保持此酶的活力，在气孔重新开放后能立刻继续同化 CO_2 。

有些实验室还从得到的一些迹象中推测，光呼吸所产生的能量可能参与硝酸盐还原代谢等，但缺乏足够的证据。

深入了解光呼吸的功能及生理意义，有助于人们正确对待光呼吸作用，寻找降低光呼吸的适当措施，从而提高作物的光合效率。

五、遗传育种与提高光合效率

过去在作物育种工作中，人们对光合特性主要着重于叶色、叶形、叶片厚度、叶子伸展角度等特征。六十年代初，“绿色革命”中，矮秆直立叶型水稻品种的培育是和这些选择有关的。现在，有人对大豆等作物也在培育这一类株型。近几年来，四碳途径及光呼吸问题的发现，促使在遗传育种方面加强了对光合机构和功能的了解和考虑，并且开始了以高光合效率作为主要指标的育种尝试。这是光合作用研究蓬勃发展和它在农业增产中的重要性日益显著的一种反映。

但是，我们必须看到，这仅仅是一个开端，许多问题有待于进一步研究。

首先，怎样的光合性能有利于提高作物的光合效率，还探讨得很不够。目前，许多人着眼于提高光合速率，这是一个重要的，但决不是唯一的方面。这种情况表明，人们对可影响光能转化效率的机构及与光合效率密切有关的其他方面还了解得太少。就在提高光合速率方面，也存在一种倾向，似乎要提高光合速率就得降低光呼吸和搞四碳途径。现在一般比较重视这两个问题是很自然的，因为近年来对它们研究较多，并且它们

在一定条件下是能提高光合速率的。可是，必须注意到，四碳途径的优点有相当大的局限性，而光呼吸的生理意义还不够清楚。更须强调的是，除了四碳途径和低光呼吸的植物，其他植物中也有光合速率很高的，例如香蒲，甚至同一作物不同品种之间的光合速率也有显著差异。有人对燕麦做过一些测定表明，在一年中光合速率较高的品种，在另一年表现好的机会也较多。因此，有希望通过选育，把那些系统地表现较好的光合性能固定下来。然而，这些实验中还只测定了光合速率这样一个综合指标，尚缺乏深入分析。

其次，即使确定了一些优良的光合性能，还得在育种工作中，把它和作物的其他优良性状结合起来。在这方面，有些研究表明，光合作用也有它的一些特点。

人们早就注意到，有些植物的与叶绿体色素有关的嵌斑叶片的特征是伴随母本植物遗传的，并且叶绿体均直接由成熟叶绿体或前质体分裂而来。有人还观察到叶绿体可在离体条件下分裂。近年来，许多实验表明，叶绿体含有脱氧核糖核酸、核糖核酸、核糖体等有关遗传物质，其特性与蓝绿藻、细菌等原核微生物类似，而与植物细胞核中所具有的不同。这些都说明叶绿体有它的遗传自主性。但进一步研究发现，其自主程度并不完全，它的光合机构形成的遗传信息，其中一部分为本身所携带，另一部分仍受细胞核所控制。这问题不但牵涉到叶绿体的起源和演化，并且对育种工作也是很重要的。在授粉过程中，叶绿体是由母本植物来的，在体细胞杂交时，则两个亲本都有。了解形成光合机构的遗传信息，哪些为叶绿体所携带，哪些由细胞核所控制，这对定向培育具有优良光合功能的作物品种当然是有很大帮助的。

可是，这方面的知识还很少，现在只了解叶绿体携带合成核酮糖二磷酸羧化酶、核糖体蛋白及与电子传递和光合磷酸化有关的一些膜结合蛋白的部分遗传信息，其余部分还是受细胞核的控制，详情尚不清楚。其中对核酮糖二磷酸羧化酶了解得较多些，已知它的分子量是 5.6×10^5 ，结构很复杂，由两种亚单位组成，催化部位在大单位上，小单位可能起调节作用。形成大单位的遗传信息，由叶绿体携带，各植物相似；小单位的遗传信息由细胞核携带，各植物常有显著不同。但是要把遗传工程应用于提高作物光合作用效率，这些知识还很不够，有待今后深入地研究。

光合作用与作物生产

D.N.Moss R.B.Musgrave

一、绪 言

随着近年来对产量限制因素的研究，开展了不少关于大田光合作用限制因素的探讨。从理论上讲，较高的光合作用理应有较高的产量。但光合作用与产量之间的关系，并非是一个简单的关系。产量的结果是各种因素对生理过程和形态因素影响的一个综合反映。实际上，尚未确立光合作用与产量之间的直接因果关系。这里，只是综合一下近来关于光合作用的大量试验结果，论证各种作物的 CO_2 净同化与产量的关系，以及通过品种改良，提高 CO_2 固定能力、增加产量的潜力。

二、产量与净光合作用

净光合作用形成几乎所有的干物质。这些干物质分配于根、地上部和贮藏器官内。人们把收获整个植株的作物和只收获果实的作物相比，前者光合作用与产量之间的关系更密切。可是，牧草的这种关系并不密切，因为一个遗传上有较高光合作用的品系可能也是呼吸量较大的，或者根与地上部之比是较大的。这样，牧草产量还可能低于相反的遗传因子型品系的产量。

对于收获果实的作物，除了光合作用之外，影响其产量的因素还得多。光合作用只是产量的主要构成因素，至少在高产品种中，其高产是由于它的光合作用效率较优。而在小麦中，它的一些原始品种虽具有高光合强度，但没有这个关系。

产量因遮光而下降。莫斯 (Moss) 报道 11 个玉米品种在遮光下，籽粒产量下降 11—45% (即光强削弱 $1/3$)。热带水稻低产的关键是过分繁茂 因此 不能充分利用光能。

在短期试验中 CO_2 增加 2.5—3.0 倍，净光合增加一倍。在温室栽培下，把 CO_2 提高到 1,350ppm，大豆种子量增 50%，植株重增 60% 以上。

三、限制光合作用的因素

(一) 1966 年以前的概念

三十年代有两篇报道，一是 Childers 在小生长箱中，模拟自然条件下果树叶群体的光合作用；另一是 Thomas 和 Hill 在封闭系统内研究小麦、甜菜全生育期的光合作用。

这些都是用化学吸收法或电导法测定 CO_2 的同化量。应用红外线 CO_2 分析法后，大大加速了这种研究。

六十年代前的概念可归纳如下：

光——许多阳性植物单个叶片的光饱和点为2000英尺-烛光，光合强度最高达20毫克 CO_2 /分米²·小时。一般认为，大田生长的作物的单个叶片光饱和点为夏季阳光的1/4。对群体来说，中午，群体内由于叶片各种不同角度和遮蔽的影响，所有叶片都可接近饱和点的同化能力。

CO_2 ——大田马铃薯的单叶光合作用，在3000英尺-烛光，于正常大气 CO_2 下，即达光合饱和； CO_2 为0.06%时，于4200英尺-烛光达饱和。在0.15% CO_2 ，5200英尺-烛光下，尚未饱和。

温度——温度对于光合作用和暗呼吸有不同的影响。暗呼吸是化学反应，所以 $Q_{10}=2$ 或3。光合作用则与此不同，有与温度有关的“暗反应”和与温度无关的“光反应”。低温下，暗反应是限制因子；可以认为，“真”光合作用随温度上升而增高。在中等温度下，光合作用大于呼吸，净光合增加。在更高的温度下，对温度不敏感的光合反应是限制因素。呼吸随温度上升而增加，净光合降低。这方面已由 Thomas 做过综合报道。

综上所述，认为田间光合作用的限制因子应当是 CO_2 的浓度。

(二)1960年后的概念

1. 玉米的光合作用 最早(1961)从测定中已明确，密植高肥栽培的玉米群体，其叶片光合作用的光饱和特征并不受 CO_2 的限制。从图1可以看出，作物的光合几乎和光强成正比，并没有观察到光饱和点。全生育期的光强和光合作用的相关系数 $\alpha=0.95$ ，虽然，中午叶片群体的平均光合作用为30毫克 CO_2 /分米²·小时，但并不是所有的叶片都以同等速度进行光合作用；实际上Hesketh不久(1962)即报道，玉米叶片在全日光照下的光合成为：50毫克 CO_2 /分米²·小时，而这种强度在正常空气的 CO_2 浓度下是不可能达到的。同时在直接曝以日光1000英尺-烛光下，也未见光饱和点。

这个结果使人们重新考虑前人的概念。发现 Verduin 等报道的光饱和现象是在硫酸纸袋内对温度不加控制下获得的。在较低温度下，其光合作用近似Hesketh等人报道的结果。但在高光强下，由于温度高，叶凋萎而光合作用下降。遗憾的是 Verduin 等利用了极端变化值的平均，在图上描出一个回归线，因此，产生了一个明显的但是假的光“饱和点”。

2. 在其它作物内也有高光合作用除

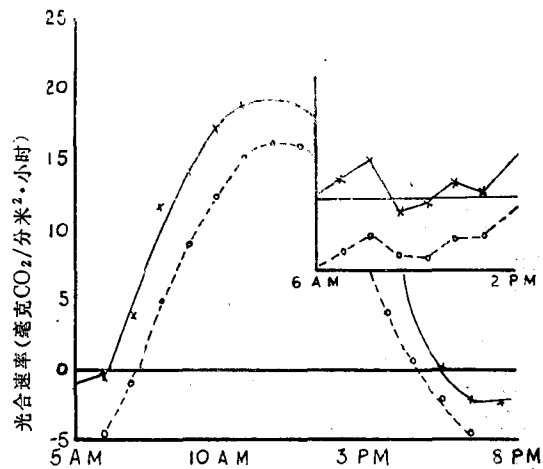


图1 玉米叶的光合作用与光强的关系

(注：——同化；·····太阳辐射；L内为阴天
AM——上午；PM——下午)

了玉米之外，在另外一些生长快的作物中，如甘蔗、高粱等热带的一些禾本科和双子叶的苋类等，也有高光合作用和缺乏光饱和点。这样看来，过去所划分的“阳生”和“阴生”植物是不完整的，应增加玉米这类反应的植物，如烟草等其他作物则属“阳生”。

3. CO_2 补偿点 1962年Moss报道，玉米、甘蔗与其它作物不同，其 CO_2 补偿点小于10ppm；在相同的试验条件下，鸭茅草（牦牛儿系）、番茄的 CO_2 补偿点为60ppm 或更大。Meidner用 γ 代表 CO_2 补偿点（见图 2）。

低 γ 者，具有在低 CO_2 下捕获 CO_2 的能力。Moss指出，在大气 CO_2 为 100ppm 以下，玉米还保持了正常大气 CO_2 下光合作用的 2/3，而烟草等则只保持正常条件下的 1/3。

有许多作物在光照条件下有呼吸，称之为光呼吸。有光呼吸则相对地降低光合作用。Tackson 等已对光呼吸作了综合评述。这里只需指出光呼吸与乙醇酸代谢的相互联系。乙醇酸代谢又与光合作用相联系，光呼吸在过氧化小体上进行。关于这些，Tolbert等有综合评述。

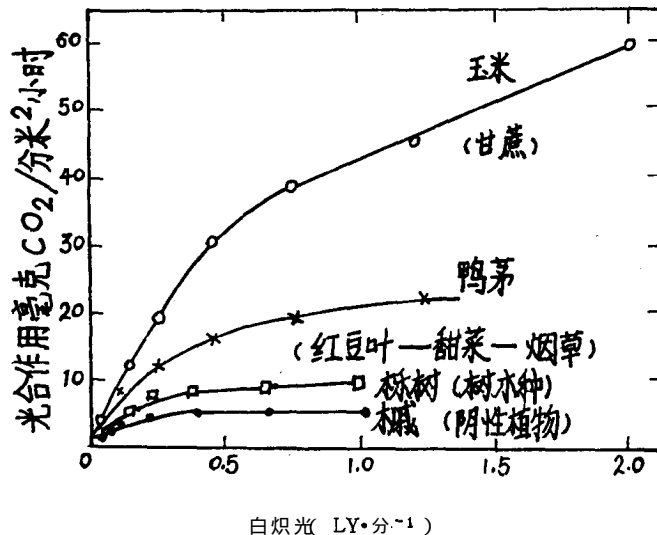


图2 几种作物的光合作用比较

4. 较高的适温 温带和热带的禾本科植物对温度的反应很不相同。温带作物生长和净光合作用的适温是 20—25℃，热带禾本科——包括玉米的适温是 30—35℃ 左右。这种现象是与缺乏光呼吸相联系的，因为在高 γ 植物内，光呼吸放出 CO_2 或多或少是与光合作用呈比例关系的，而且放出速度在高温下是较高的。

5. CO_2 固定途径 1965年 Kortschak 等报道，甘蔗中有不同于卡尔文循环的 CO_2 固定途径，原初产物是草酰乙酸、苹果酸、天门冬氨酸，而不是三磷酸甘油酸。这个研究为 Hatch 等所证实，并在其他热带禾本科植物——不是在温带禾本科或双子叶植物——中发现这种 CO_2 固定途径。1970年 Hatch 发表了有关 C_3 、 C_4 植物的 CO_2 代谢途径的全面评述。

6. 叶片结构 Downton 等发现具有 Hatch 指出的那种 C_4 植物，其 CO_2 补偿点接近

零，而高 γ 的卡尔文循环的植物为 40ppm。他们报道， C_4 植物叶片的小维管束被显而易见的一种含有叶绿体的薄壁细胞（维管束鞘）所包围着。他们提到 1944 年 Rhodes 等关于玉米维管束排列的研究。在这个报道里，就曾指出玉米维管束鞘中有许多形状不寻常的叶绿体，它的功能是形成淀粉。他们设想，这些叶绿体在玉米光合作用过程中参与了光合成的序列反应。Hodge 等指出，玉米、甘蔗的维管束鞘薄膜细胞在形态上显然不同于叶肉薄膜细胞；这种鞘薄膜细胞有少数基粒或没有基粒，但在整个叶绿体内，有很紧密而且是高度组织的片层。Downton 等认为，维管束鞘的这种特殊结构是低 CO_2 补偿点植物的一个特征。Moss 鉴定了 325 个禾本科植物种，其结果支持了 Downton 的论点。

但绿色维管束鞘细胞和 CO_2 补偿点的关系并不是那么简单。Crookston 等鉴定 88 种双子叶植物，它们都有绿色维管束鞘细胞，但其中只有三种是有低 CO_2 补偿点的。

Laetsch 在 C_4 植物苋类和滨藜的叶绿体内也发现含有基粒，他认为基粒的存在与否，不是区别 C_3 、 C_4 植物的标志。但他发现这种维管束鞘叶绿体在临近体细胞膜处都有由许多相互连接的泡体形成的周质网系统。这是 C_4 植物的一个主要特点。

Moss 等（1969）报道，玉米吸收 $^{14}CO_2$ 后 29 秒，叶维管束鞘细胞中即有放射性，而甜菜吸收后，则观察不到这种现象。Pristupa 在玉米和大麦中也观察到类似的情况。Moss 等认为，玉米的高光合作用与这种叶绿体系统有关，这种观点受到反对。因为 C_4 植物初次固定 CO_2 的酶—磷酸烯醇丙酮酸羧化酶主要是分布在叶肉薄壁细胞内。

四、培育高光合效率的种

由于 C_3 、 C_4 植物的发现，人们企图育成 C_4 类型的高光合作用的作物。一个途径是由 C_3 种内找出像玉米那样光合作用的个体，人们正在试探这方面的研究。另一途径是用一般遗传手段鉴定和利用种内的光合作用变异，育成具有优良性状并兼有高光效的品种。第三个途径是改变叶片的光合能力，使植株具有良好性能，减少限制光合作用的环境影响，这是目前主要致力的一个方面。

五、在高 CO_2 补偿点植物内选低 γ 的植物

如上所说，高 γ 和低 γ 植物之间的差异并不是简单的。因此，控制其遗传机理也很不简单，更不可能由一个简单的突变产生。从进化上看，它可能在涉及到各种特性和过程的同时发生突变，应当用这种观点去对待这样的问题。

Downton 等发现 即使在 Atriplex 属内也有 C_4 、 C_3 两种类型。Bjorkman 等曾成功地获得低 γ 的 Atriplex rosea 和高 γ 的 Atriplex hastata 的具有活力的杂交种子， F_1 都是高 γ ， F_2 产生了有活力的种子，这一点说明有一定的遗传亲合性。因此可以认为，至少高 γ 和低 γ 植物之间的遗传差异，并不像两个结合的种间差异那样，可以看到那种截然不同的差异。因为，还不知道在高 γ 植物中选出低 γ 植物的或然性，Menz 创造了一个在高 γ 的大量群体中筛选低 γ 植株的方法，原理是利用光照条件下，根据两类植物吸取 CO_2 能力的差异。在密闭的同化室反应中，植物都种在砂内，这样就可产生一个低 CO_2 的条件，致使高 γ

植物死亡。这种方法用于鉴定两种类型的植物证明是可靠的。

这个方法已用于筛选美国从世界各地收集的大豆原始材料。燕麦已筛选 10,000株苗，小麦已筛选50,000株苗，都没有得到低 γ 的苗。看来，在高 γ 植物中筛选低 γ 的植物并不是那么容易的。

六、在种内选择高光合作用的植株

许多研究者都在鉴定有高光合作用因子型的植物。曾有人认为，Atriplex的高合作用与叶片厚度有关。光合作用在20—25毫克 $\text{CO}_2/\text{分米}^2 \cdot \text{小时}$ 之间，它和叶片厚度1.9—5.3毫克/厘米²是呈正相关的。他们选了四个品系，建议用叶片厚度法鉴别高光合作用的株系。这是一种简单易行的选择法。有些人在大豆中也看到这种关系，光合作用29—43毫克 $\text{CO}_2/\text{分米}^2 \cdot \text{小时}$ 与叶片厚3.3—4.6毫克/厘米²之间存在正相关。同样，根据叶片厚度选择高光合效率的品系是有效的。

Wilson等对禾本科植物做了同样的工作，并在继续进行。他们把选出的材料进行杂交，并继续鉴定，观察到黑麦草的光合作用和叶肉细胞的大小呈负相关。同时观察到薄叶片有小叶肉细胞，但单位叶面积的重量较高，这种窄而薄的叶片具有小叶肉细胞，单位容积内叶绿素多，这种品系在光饱和点下，光合强度很高。在不同来源的6个黑麦草(*Lolium perenne*)因子型群体的并列杂交中(diallelic cross)，发现光合作用的狭义遗传力为0.70。

有人测过115个大麦品种的光合作用，其强度为11—22毫克 $\text{CO}_2/\text{分米}^2 \cdot \text{小时}$ ，高低高差2倍。在应用的品种中都接近高值。如果今后不发现新的高光合作用因子型，将无法把现有的良种进一步提高。

有人在四季豆中研究了产量差异的生理原因。在很大范围的光强下，品种Michelite-62的光合作用都比红菜豆高31%。从杂交后代的遗传分析中可以看到，品种的 CO_2 净同化率的差异是一个数量遗传，它涉及较少数的因子，红菜豆的低光合性是显性的。

另有人研究过27个玉米品种的光合作用，其强度在 28 ± 2 — 85 ± 3 毫克/分米²·小时之间（在田间高光强下），单交和另外七个品种的杂交种都比其亲本的平均光合力高34%，因此育种必须鉴定高光自交系。从1967年至1970年，在美国康奈尔的玉米育种鉴定中，已明确有七个自交系是高光合作用的，其强度为56—76毫克 $\text{CO}_2/\text{分米}^2 \cdot \text{小时}$ ，有三个低光合作用的为33—45毫克 $\text{CO}_2/\text{分米}^2 \cdot \text{小时}$ 。

以上研究证明，品系间存在差异，遗传上亦由为数不多的基因所控制，遗传力很强，因此大有可能选育出高光合作用的综合性状良好的品系。

七、选育优良株型

光合作用的光反应曲线并不是在所有品种中都呈直线型。一般光强大于 $1/4$ 的全日照光强时，不但对光合作用是没有价值的，而且为叶片提供了需要排斥的多余能量。夏天的中午，太阳当顶，光强表示为 I_0 ，照到叶片上的光强为 $I = I_0 \cos \theta$ ， I_0 是照在平面上的

光强； θ 是叶片与平面形成的角度。

假若用 A 代表土壤面积，那么当太阳在中午当顶时，水平叶片可能接受到的直接日光的最大叶面积也将等于 A 。假若所有的叶片都有一定的着生角度，并且适当地分布在空间，那么所受光强则为 $I_0 \cos \theta$ ，但在接受光的叶面积将为 $A / \cos \theta$ 。若叶片的光饱和点是 $1/4$ 的日光强度，那么，假若叶片着生角度是 75.5° ($\cos \approx 0.25$)，理论上，一个在全日光下的作物群体的光合作用将比水平叶片的情况增加 4 倍。因为在这种叶片上的光强将是水平叶接受光的 $1/4$ （这种光强依然是在光饱和点上），但受光的叶面积都增加了四倍。

显然，这种急剧提高群体光合作用的实际情况是罕见的。叶片不是一条直线，也不是那样硬挺，分布在空间的叶片也不是都能直接晒到日光。太阳也不是总在当头照，而在全天内只有短时间是如此。然而，在群体中叶片的着生角度对光的透射在全天的大多数时间内是发生作用的。

曾经试验在不同倾斜度的木盆内培育密播的大麦幼苗，形成 18° 、 53° 、 90° 的叶片角度的群体，直立叶片群体在单位土地面积上透光增加，光饱和点大二倍。另一试验观察到在叶面指数为 2.5 时，直立叶片的甜菜比匍匐野生型的光合作用高，而当叶面指数为 1 或小于 1 时，其同化量是相等的。另有用玉米为材料，比较了不同叶角度和垂曲叶各类型的等位基因系的光合作用，也曾把垂曲叶人为地加以支撑，进行光合强度的比较。试验表明，直立叶对光能的利用高，人为支撑使之成 71° 角度的，其叶片光能利用比对照增加 2.7 倍。

在水稻方面，耐肥的直立株型是高产栽培的一个重要问题。有人认为，理想的小麦株型是叶片数少，直立短秆，直穗，有芒，无分蘖的类型。

当然另外还有一些与光合作用有关的因素，例如气孔也是应当考虑的。有人发现在大麦品种中气孔分布频率可差二倍，也就是说，可用遗传手段改变气体扩散的抗阻，增加光合作用。

在实际育种中，虽然人们没有有意识地为提高“光合作用”而育种，但他们改变株型的工作，实际上就是改变作物的光合能力。另外，栽培措施实质上都是致力于提高光合作用。

原载〔美〕“Advances in Agronomy”

23, 317—336, 1971

崔继林译

光合作用的遗传和选育高产作物的 合 理 措 施

A. A. Nichiprovich

绪 言

光合作用的遗传是一个复杂的和具有一般生物学意义的重要问题。这项工作的最终目的是，了解怎样控制光合过程和如何根据遗传基础去改进光合器官，以便培育出高光合能力的作物新品种。

但是，作物生产力和光合作用之间的关系是复杂的和多方面的，它不仅取决于光合器官的大小和光合强度的水平，而且还取决于碳、氮、磷、硫转化的效率，光合产物组成成分，以及这些物质在代谢和生长过程中流转速度和利用率等等。另外，还有许多决定生产力水平的其他重要特性，即免疫性、抗高温、抗低温、抗土壤盐渍化品质等等，所有这些特性在培育新品种中都是可改变的。

任何一个新的植物栽培品种都应当具有许多高产的专性特征，它们可以组合在一个简单的合理的体系内，因此构成作物生产力的一般理论，“作物光合生产力的数量的、综合的性状和最适表现的原则”。

下面根据上述文献以及许多其他的研究，列举数据说明这个理论。

作物高产的基础是光合作用。它是植物营养和其他活动的决定性的过程。植物在光合作用中，每形成 1×10^3 公斤生物学干物质，要消耗约 2×10^8 公斤的 CO_2 ，至少放出 1.5×10^8 公斤游离氧，大约吸收 $170—340 \times 10^6$ 千焦耳的太阳能，并约有 1.7×10^6 千焦耳的能量贮存于作物生物学干物质内。被吸收的能量，部分用于水的蒸发（接近于 $200—400 \times 10^8$ 公斤的水被蒸发）。在光合作用和植物生长极为旺盛的时期，由于湍流和散射的结果，植物从空气中吸收 $500—1200$ 公斤 CO_2 ，这可与株高为一米的作物体积中的 CO_2 量，每公顷仅为 5 公斤相比较。为了进行这样浩大的光合作用，必须满足许多重要的条件。这些条件包括：（1）高效能的光合系统，包括一定的结构与活动，密度和绿色层；（2）构成植物群落的某些植物的生理、形态特性；（3）光能、温度、 CO_2 、水和矿质元素的最适供应。

这些条件和过程，在数量和质量上是以一定方式相互联系着的。要达到作物高产，需要把这些条件最好的组合起来。这因作物而异，亦视栽培目的和栽培条件而不同。

为了达到最高的产量，作物的密度应有适当大小的同化器官（叶片）和结构，并有适当的数量。最适叶面积（ L_{opt} ）应当能保证最大地吸收太阳光能，并且保证光合效率

达到最大，其结果就是可达到光合产物形成的最高速率。伴随着这种作物最适的光学密度，它的最适的群体应当保证大量含有 CO_2 的空气在群体内迅速的湍流转移。

光合产物应最有效地被用于营养器官（根、叶）的生长上，然后用于生殖器官和贮藏器官的成熟上。

植物生产水平的一个重要特性，是在整个生长期利用光合辐射能量（ PhAR ）的效率（ e ）问题。 e 值为0.5—1%属于低生产力，1—2%为一般生产力，2—3%为良好生产力，4—5%属于高生产力。从理论上说，在充分发挥光合能力及其内部生产过程时，结果有可能达到象6—8%甚至10%这样高的 e 值。

下面讨论的目的在于阐明和评价那些决定和限制光合生产力的主要因素，并分析借助于改变光合特性，以克服这些限制因素的可能性。

产量与生物干物质日增长量、生长型、 叶面积和叶光合作用的函数关系

作物的经济产量，例如果实、籽粒、根和块茎等，都是总生物产量（ Y_{biol} ）的组成部分。因此，作物的经济价值可用经济系数 $Kecon$ 来表示， $Kecon = Y_{\text{econ}}/Y_{\text{biol}}$ 即

经济系数 = 经济产量 / 生物产量。因此，当经济系数一定时，增加生物产量；或当生物产量一定时，提高经济系数均可获得高的经济价值（见图1）。

光合作用的结果形成生物产量（ Y_{biol} ），而生物产量是在生育期间七天内，生物有机物（ C ）日增加量的总和：

$$Y_{\text{biol}} = \sum_0^+ C$$

它也可以被定义为平均日增加量（ C_m ）与生育期日数（ t ）的乘积，即 $Y_{\text{biol}} = C_m \cdot t$ 。

对于二年生或多年生的植物，在发芽和第一嫩枝出现以后（第一阶段） C 值增加，而后达到最高水平（ C_{max} ），在这个高水平上将延续一段时间（第二阶段），然后在生殖器官迅速形成和成熟时期（第三阶段）开始下降；在生长末期， C 值可能下降到零或甚至变成负值。

生物产量和经济产量（经济系数为最适宜的条件下）的大小与生物干物质日平均增加量（ C_m ）和最大日增长量（ C_{max} ）密切相关（图2）。当群体在最适状态下，总光合效率大，干物的日增加量在300—600公斤/公顷的范围，就能获得高产。

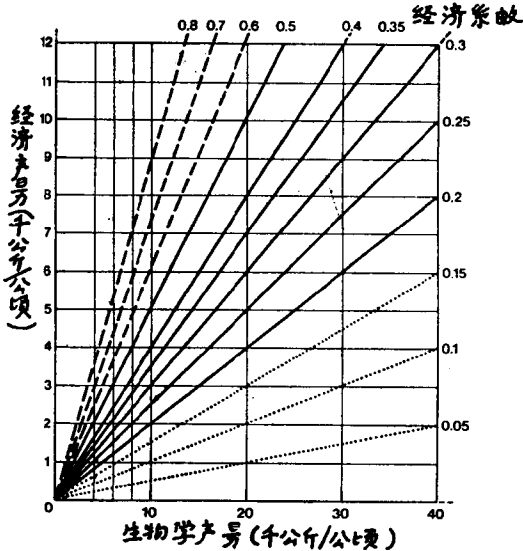


图1 经济产量（ Y_{econ} ）和生物产量（ Y_{biol} ）
与经济系数（ $Kecon$ ）之间可能的关系
——禾谷类；-----根、块茎和饲料作物；
.....经济作物（木材，纤维，糖用植物等）