

第 2 章 光合作用

1、概述

大约占植物体干重 40% 的物质是由碳组成的，而碳的合成和光合作用有关。在植物生命周期的大部分时间，光合作用对植物的生长和生存都至关重要。事实上，不仅仅是植物，地球上的所有生命，都依赖于现在或以前的光合作用。植物的叶片通过叶绿体吸收阳光，并进行光合作用。这些叶绿体不仅靠近空气，同时也离导管组织不远，这就有利于水分的吸收和光合产物的输出。植物通过气孔吸收 CO_2 ，气孔可以迅速改变其大小，把进行光合作用的 CO_2 从细胞间隙扩散到叶绿体 (C_3 植物) 或细胞质 (C_4 和 CAM 植物) 的羧化部位。

植物光合作用的最适条件包括大量的水分和营养、最适的光照和温度条件。然而，即使是一些不良环境中，如沙漠或森林的底部，适合这些环境的植物仍在进行光合作用。本章着重介绍植物在不利的环境中如何进行光合作用以及光合作用的保护机制。

2、光合器官的总体特征

2.1 光合作用的光反应和暗反应

光合作用的原初反应发生在叶绿体中， C_3 植物的叶绿体多位于叶片的叶肉细胞内，其中包括 3 个主要过程：

- (1) 光合色素吸收光子，这些色素主要是叶绿素。光合色素主要位于内膜结构（类囊体），吸收大部分光合有效辐射（PAR；400-700nm）的能量，并把这些能量传递到光合系统的光反应中心，在那里发生第二步反应。
- (2) 在产生氧气的同时，水裂解产生电子，顺着类囊体膜上的电子传递体传递，在这个过程中产生的 NADP 和 ATP 被用于第三步反应。因为这两个反应都依赖于光能，所以称之为光合作用的光反应。
- (3) NADP 和 ATP 被用于光合碳循环（Calvin 循环，卡尔文循环），即被同化， CO_2 生成 C_3 化合物（磷酸丙糖）。这个反应过程由于不需要光，故被称作光合反应的暗反应。

2.1.1 光子的吸收

光系统 I（PS I）的反应中心是一个叶绿素二聚体，其吸收峰在 700nm，因此称为 P_{700} 。每个 P_{700} 中，约有 110 个叶绿素 a 分子和一些叶绿素 b 分子以及 11 个不同的蛋白分子，这些蛋白分子使叶绿素分子固定在类囊体膜上。通过计算 P_{700} 的数目可以知道 PS I 单位数。

光系统 II（PS II）的反应中心是一个叶绿体分子，其吸收峰在 680nm，因此称为 P_{680} 。 P_{680} 中叶绿素 a 的数目约是叶绿素 b 的 30 倍，也有一些蛋白分子将叶绿体分子固定在类囊体膜上。在离体情况下， P_{680} 不太稳定，因此不能用来计算 PS II 的数目。然而，阿特拉津等除草剂与 PS II 中的一复合蛋白分子有特异性结合，因此可以用 ^{14}C 标记的阿特拉津来计算 PS II 总数。

很大一部分叶绿素位于集光色素复合体（LHC）。这些叶绿素的作用类似于天线，能吸收光子并把光能传递到反应中心。反应中心则主要把电子沿电子传递体传递。LHC 中的叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值约为 1.12，因此叶绿素 b 主要位于 LHC 中，而 PS I 和 PS II 复合体中叶绿素 b 的数目很少。

叶片在白光下呈现绿色是由于叶绿素对红光与蓝光区的吸收效率要比绿光区高。完整叶片的吸收光谱和叶绿素不同，其在离体叶绿素吸收很少的辐射区域有一特定的吸收峰（图 1）。这是因为（1）叶绿素分子在离体情况下吸收光谱发生变化；（2）叶绿体中存在其它色素，如胡萝卜素；（3）叶片中存在光的散射。

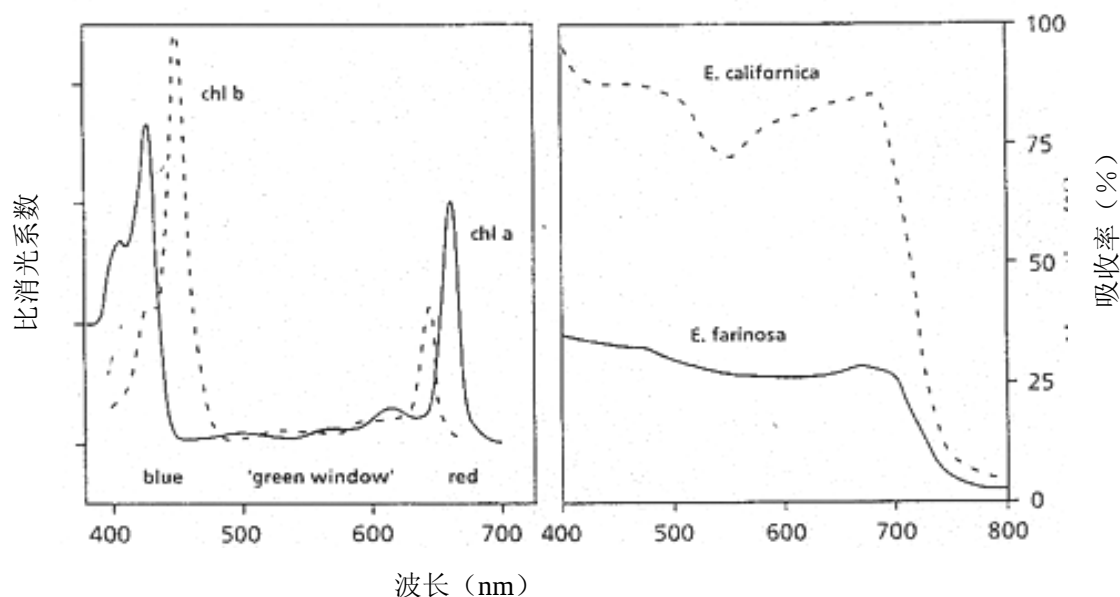


图 2-1 叶绿素 a 和 b 以及 *E. californica* 和 *E. farinosa* 完整叶的吸收光谱 (Anderson 和 Beardall, 1991; Ehleringer 等, 1976)。

2.1.2 激发态叶绿素的命运

被叶绿素分子吸收的红光其每个光子都能使一个电子从基态跃迁到激发态，所吸收的光的波长越短（如蓝光），叶绿素分子跃迁的能级就越高。然而，在这个更高的能级中，叶绿素分子是不稳定的，它很快就将一部分能量以热能的形式散失在周围环境中，而后这个电子将和受红光激发的电子处于同一能级。因此，不管何种的光被吸收，叶绿素在捕获光子后都将到达同一激发态。在激发态，叶绿素在 10^{-9} 秒内是稳定的，此后其能量将以下面三种方式之一散失 (Krause 和 Weis, 1991)：

- (1) 能量传递给其它叶绿素分子，并到达反应中心，被用于光化学反应。这个途径是高效的，在合适的环境下，约有 90% 的能量以这种方式传递。
- (2) 激发能转化为热量，叶绿素从激发态回到基态，在这种情况下没有光子的释放。
- (3) 叶绿素发出一个光子回到基态，这个现象称荧光现象。多数荧光是由 PS II 中的叶绿素 a 发出的。荧光的波长要较所吸收的光的波长稍长(因为在放出荧光光子之前已有一部分激发能散失)，通常叶绿素的荧光是红色的。荧光是光子转移的一种有效措施，通过测定深红色波长的释放量可以对荧光进行定量。在光强过强、二氧化碳供应不足或不利于光反应的情况下，荧光将会加强。

2.1.3 膜束缚光合电子传递和生物能量学

光合色素的激发能传递给 PS I 和 PS II 的反应中心，PS I 和 PS II 分别主要位于类囊体非垛叠区和垛叠区，PS II 中水裂解产生的电子被传递给光合电子传递链（主要位于类囊体上非垛叠区）的第一个电子受体。在这个过程中，除了水裂解产生的质子外，膜外质子通过膜进入类囊体腔，因此，腔内的 H⁺ 增加，膜内电位为正值而膜外为负值。类囊体膜内外产生电化学梯度（主要是质子动力势），用于磷酸化 ADP 产生 ATP，这个过程被 ATP 酶或偶联因子（位于类囊体上非垛叠区）所催化。在非环式电子传递中，NADP 是 PS I 电子的最终受体，产生 NADPH。在环式电子传递中，电子从 PS I 传递给类囊体腔内的细胞色素，导致质子的渗出并合成 ATP。NADPH 和 ATP 都将用于碳还原循环。

光合作用光反应的不同物质位于类囊体的不同部位：基质（非垛叠）或其它类囊体部分

(垛叠) (图 2-2)。

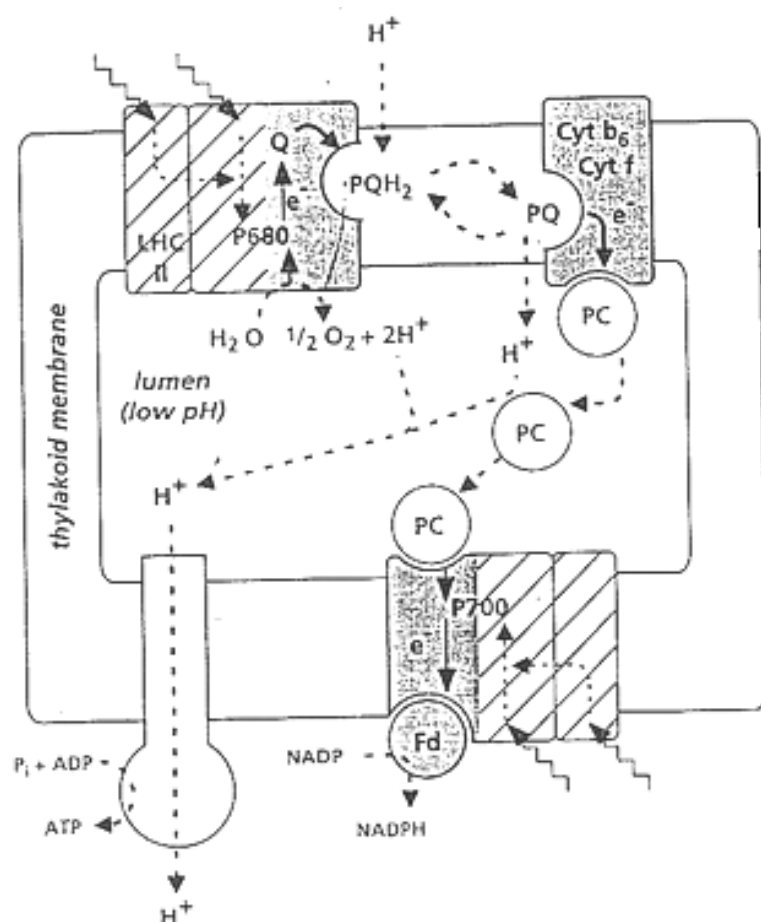


图 2-2 类囊体膜以及激发能与电子传递的结构图。

2.1.4 光合碳循环

1.5-二磷酸核酮糖 (RuBP) 和 CO_2 是光合-碳还原或卡尔文循环的最主要的酶 (RuBP 羧化酶/加氧酶, Rubisco) 的作用底物, RuBP 被 Rubisco 羧化后的最初产物是 3-磷酸甘油酸 (PGA), 它由 3 个碳原子组成, 因而又称为 C_3 光合途径 (图 2-3)。利用光反应产生的 NADPH 和 ATP, PGA 被还原成磷酸丙糖, 一部分磷酸丙糖通过和无机磷 (P_i) 交换, 被转移到细胞质中。在细胞质中合成蔗糖和其它一些代谢物, 这些物质可通过韧皮部运输或被叶子消耗。大部分叶绿体内的磷酸丙糖则通过一系列反应重新合成 RuBP, 而这个过程同样需要 NADPH 和 ATP。另一些叶绿体内的磷酸丙糖则参与淀粉的合成, 合成的淀粉贮藏在叶绿体中。淀粉在夜晚被水解, 其产物磷酸丙糖被运到细胞质中。光合碳循环有不同的控制点和控制因子, 在不同的环境下, 它们起平衡机制的作用。

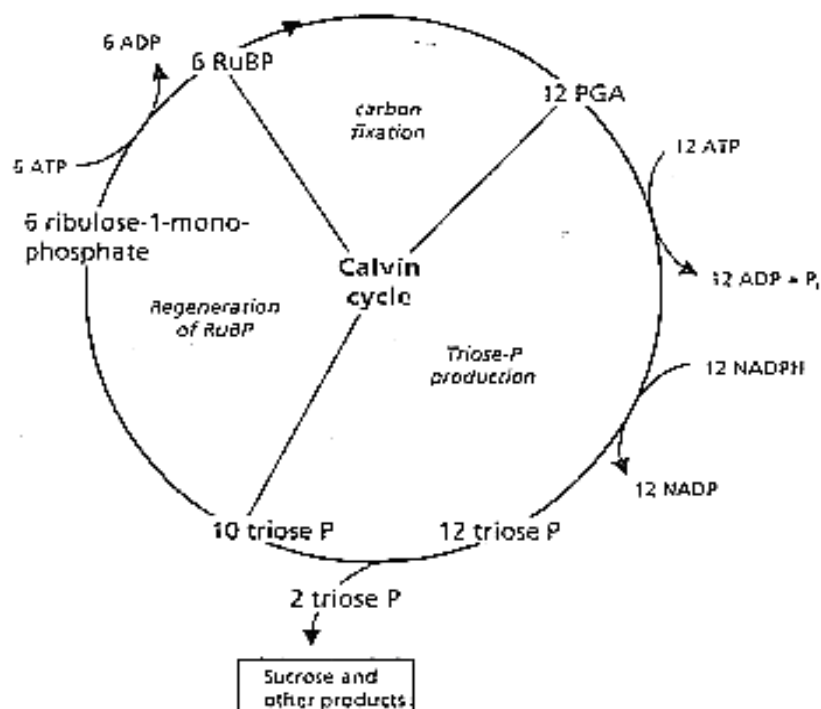


图 2-3 光合-碳还原循环（卡尔文循环）的主要反应步骤图。

2.1.5 加氧反应和光呼吸

Rubisco 同时催化 RuBP 的羧化反应和加氧反应。羧化反应和加氧反应的比例主要取决于 CO_2 和 O_2 的相对浓度以及叶片温度。羧化反应的产物是两个 C_3 分子 (PGA)，而加氧反应的产物是一个 C_3 分子 (PGA) 和一个 C_2 分子：磷酸乙醇酸 (GLL-P)。这个 C_2 分子在叶绿体中第一次去磷酸化生成乙醇酸 (GLL)。乙醇酸被转运到过氧化体，并代谢生成乙醛酸 (GLX) 后再变成甘氨酸 (GLY)。甘氨酸被转移到线粒体，2 分子的甘氨酸生成 1 分子的丝氨酸 (SER) 并释放出 1 分子的 CO_2 和 NH_3 。丝氨酸被转移回过氧化体，经转氨作用生成 1 分子的羧基丙酮酸 (OH-PYR)，再形成甘油酸 (GLR)。甘油酸转移回叶绿体，形成 PGA。在上述过程中，消耗了 2 份磷酸乙醇酸，产生了一份甘油酸，另一碳原子以 CO_2 形式散失。整个过程是一个呼吸过程，起始于加氧反应又依赖于光，所以称之为光呼吸（图 2-4）。光呼吸和暗呼吸不同，暗呼吸主要是在线粒体中进行的去羧化反应，不需要光。

最近，有人发现红藻 (*Galdieria partita*) 中 Rubisco 酶的羧化/加氧比很高，Sugawara 等正在研究它的结构，这也许会促进人们对此酶的深入探讨。

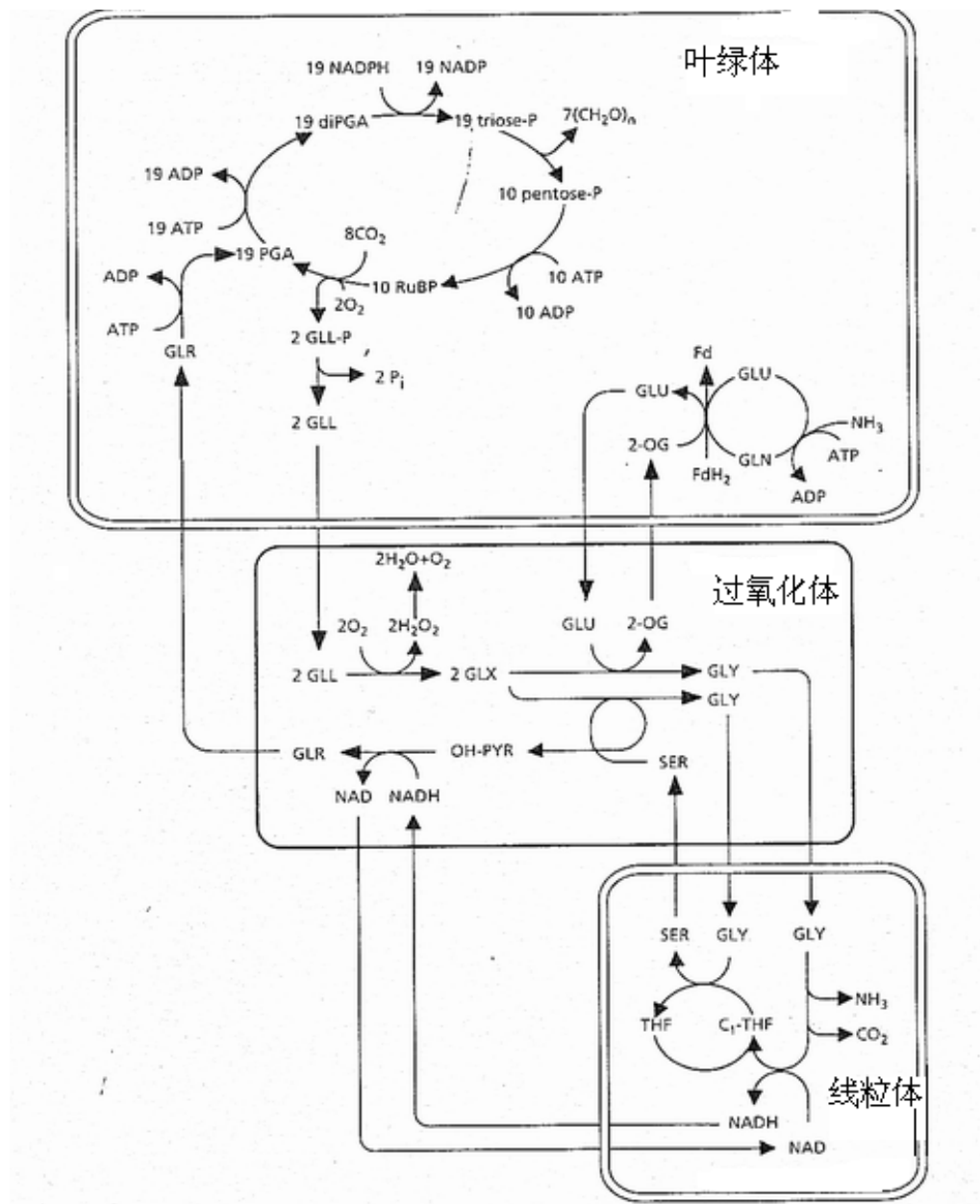


图 2-4 包括不同化学反应与细胞器的光呼吸图 (Ogren, 1984)。

2.2 光合过程中 CO₂ 的供应和需求

光合同化率取决于 CO₂ 的供应和需求。叶绿体中 CO₂ 的供应决定于 CO₂ 在气态和液态阶段的扩散速度。从靠近叶片的空气到叶绿体内羧化位点的过程中有好多控制 CO₂ 扩散的部位。叶绿体内 CO₂ 的消耗速度决定了叶片对 CO₂ 的需求，而前者又决定于叶绿体的结构和生化特性、环境因子（如辐射强度）以及植物对碳水化合物的需求量，也即任一限制 CO₂ 的供应和需求的因素都将改变整个碳同化速度。

2.2.1 CO₂-反应曲线

光合速率和 CO₂ 浓度之间的关系是分析叶片对 CO₂ 需求量的一个主要方面 (Farquhar 和 Sharkey, 1982) (图 2-5)。CO₂ 同化率 (A) 和细胞间的 CO₂ 分压 (P_i) 可作一个 A-P_i 或 A-C_i 曲线 (CO₂ 浓度是指空气中克分子数)。只有在光合作用所固定的 CO₂ 完全补偿由呼吸作用所

产生的 CO_2 （主要是光呼吸，但也有一些在光下发生的暗呼吸）时，才有净的 CO_2 同化。此时的 CO_2 压力称为 CO_2 补偿点（ Γ ）。在 C_3 植物中， CO_2 补偿点主要决定于 Rubisco 的动态性能， Γ 一般为 4-5Pa。

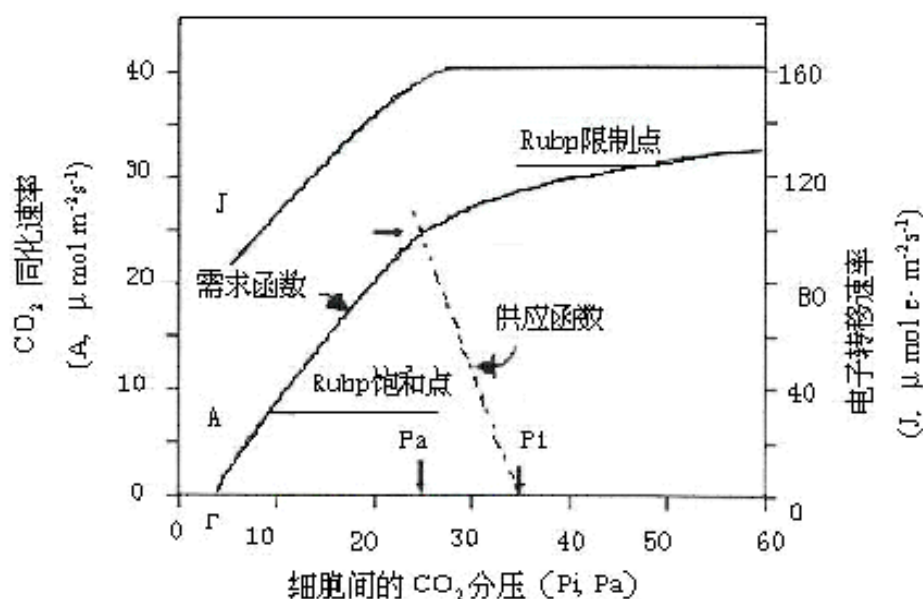


图 2-5 C_3 植物的叶片中， CO_2 同化速度和细胞间的 CO_2 分压的关系：“需求函数”中 $A=D$ 时的 CO_2 补偿点。在低 P_i 的“线性区域”， CO_2 浓度起 Rubisco 的抑制作用。上面的曲线 J 表示光合电子转移的速率。图中“供应函数”（虚线）表示 CO_2 从空气扩散到细胞间的速率。

CO_2 补偿点以上的 CO_2 反应曲线可分为两个部分，在低 P_i 区，即低于正常情况下叶片中的 CO_2 分压（约 25 Pa）时，光合速率随 CO_2 分压的增加而急增。此时 RuBP 饱和，限制 Rubisco 作用的主要是 CO_2 （RuBP 饱和或 CO_2 限制区）。这部分 $A-P_i$ 关系可用起始斜率或羧化效率表示，在光饱和与 Rubisco 完全活化时，起始斜率决定了叶片的羧化能力，同时，起始斜率又决定于活化了的 Rubisco 数量。

在高 P_i 区，随着 P_i 的增加， A 的增加幅度减少。限制 Rubisco 羧化活性的不再是 CO_2 而是 RuBP（RuBP 限制区）。光合速率取决于卡尔文循环的进展情况，而后者最终取决于光反应时 NADPH 和 ATP 的产生速度。总之，在这个区段，光合速率受电子转移速率限制，究其原因可能是光照不足或光饱和时电子转移能力的限制。在高 P_i 区，虽然电子转移速度不再随着 P_i 的增加而增加，但由于 CO_2 分压的加强，抑制 Rubisco 的加氧反应而有利于羧化反应， CO_2 的净同化速率仍继续以较小幅度增加。在正常大气 CO_2 和 O_2 分压（分别为 35 和 21 kPa）、气温为 20℃ 时，羧化反应和加氧反应的比例约为 4:1。植物通常生长在 CO_2 和电子转移共同限制 CO_2 同化速率的 P_i 下（即 CO_2 -反应曲线中 RuBP 饱和与 RuBP 限制部分的交叉点），这有利于植物有效利用光反应和暗反应的所有产物。

2.2.2 CO_2 的供应：气孔和界面层传导

前面已经提到，叶绿体 CO_2 的供应就象是一个扩散过程。在这里，可用叶片对 CO_2 的传输阻力来表达，但更方便的是用导度来描述 CO_2 的流量，流量和导度成正比。

在稳定状态下， CO_2 的同化速率（ A ）和扩散到叶片的 CO_2 速率相等。 CO_2 的扩散速率可用 Fick 法则 (Fick's law) 来描述，即：

$$A = g_c(p_a - p_i) / p = g_c(c_a - c_i) = (c_a - c_i) / r_c \quad (1)$$

上式中， g_c 是叶片对 CO_2 的导度； p 是大气压； p_a 和 p_i 分别是空气中和细胞间的 CO_2 分压；

c_a 和 c_i 是相应的克分子数或体积份数； r_c 是 g_c 的倒数（叶片对 CO_2 的传输阻力）。其中， $(c_a - c_i)/c_a$ 为气孔限制值 (L_s)， L_s 值在 0-1 之间变动。若 L_s 大，说明光合下降主要是由于气孔限制所造成；若 L_s 小，表明光合下降主要受叶肉细胞同化能力的制约。

可以通过测定叶片的蒸腾速率 (E) 而求出叶片对 CO_2 的导度 (g_c)。同样 E 也可以用 Fick 法则来描述：

$$E = g_w(e_i - e_a)/p = g_w(w_i - w_a) = (e_i - e_a)/pr_w \quad (2)$$

上式中， g_w 是叶片对水汽的导度； e_i 和 e_a 分别是叶片和空气中的水汽分压； w_i 和 w_a 是相应的克分子数或体积份数； E 是叶片的蒸腾速率。 E 、 P 和 e_a 可以直接测量，叶片中的水汽压可以在假设叶片是饱和水汽压的情况下，通过测定叶片的温度而计算出。在很多情况下，这个假设是有效的，因此可以确定叶片对水汽的导度。

叶片对水汽运输的阻力 r_w ，主要由两部分组成：界面层阻力 r_a 和气孔阻力 r_s 。界面层是指靠近叶片受叶片调节的那一层空气。界面层阻力可以通过测定一张与叶片形状与大小均相同的水饱和滤纸的蒸腾速率而求得。在测定叶片阻力之前要明确影响界面层条件（如风速），并在测定叶片阻力过程中使这些条件保持一致。由于已知 r_w 和 r_a ，水汽运输的气孔阻力 (r_s) 可以从下式计算：

$$r_w = r_a + r_s \quad (3)$$

考虑到 CO_2 和水汽分子的扩散系数不同，从 r_w 中可以推算出 CO_2 的运输阻力 (r_c)。水汽分子小，扩散速度要较 CO_2 快，空气中水汽与 CO_2 扩散速率之比约为 1.6。但这个值仅适用于叶片内和通过气孔时的 CO_2 运动，至于叶片之上的界面层，由于 CO_2 的流量受气流和扩散的影响，其速率之比约为 1.37。

$$r_c = (r_a * 1.37) + (r_s * 16) = 1/g_c \quad (4)$$

现在，可以从公式 1 中计算出细胞间的 CO_2 分压 p_i ，此时的 p_i 是叶片内发生蒸腾时的 CO_2 分压。

在羧化作用和电子转移共同限制碳同化速率的区域，“供应函数(Supply function)”和“需求函数(Demand function)”交叉（图 2-5）。在 C_3 植物中， p_i 通常保持在 25Pa 左右，但在低光照强度和高湿度条件下， p_i 可能会增加；而在高光照强度、低水分供应和低湿度条件下， p_i 值变小。 C_4 植物细胞间的 CO_2 分压约为 10 Pa (Morison, 1987)。

在多数情况下，气孔导度相对要远远小于界面层导度（风速在 $5ms^{-1}$ 以内， g_a 最大为 $10molm^{-2}s^{-1}$ ；而在气孔密度高和气孔开口大情况下， g_s 值最大为 $1molm^{-2}s^{-1}$ ），因此气孔导度是影响 CO_2 向叶片扩散的主要因素。然而也有不同的情况，如在潮湿无风的天气中，界面层较厚，大叶片的 g_s 值可能接近 g_a 。

2.2.3 内传导

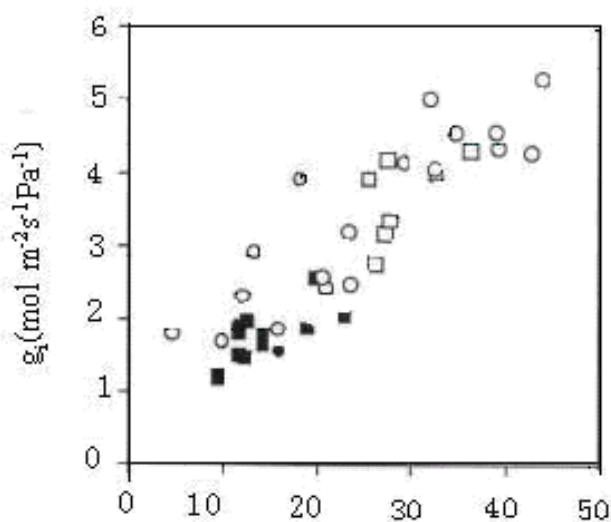
CO_2 从气孔下腔到叶绿体的过程是一内传导的过程，在这里 g_i （或阻力 r_i ）同样起作用，因此， CO_2 的净同化速率可描述为：

$$A = (p_a - p_c) / (r_a + r_s + r_i) \quad (5)$$

式中 p_c 是指 CO_2 在叶绿体内的分压，虽然内阻力可能比气孔阻力小，但也不能被忽略。

叶绿体内的 CO_2 分压 p_c 要比 p_i 小，这个结论主要来自对光合作用产物进行碳同位素比的观察。数据表明，许多植物进行快速光合作用时， p_c 要比 p_i 约低 30%，只有当光合速率相对低时， p_c 才可能接近细胞内的 CO_2 分压 (Evans 和 Von Caemmerer, 1996)。

不同植物种其叶片 CO_2 的内导度差异很大，内导度和叶片的光合作用能力粗略相关（图 2-6）。有趣的是硬叶植物与中生植物的叶片内导度和光合作用的关系基本相似，这表明硬叶中 CO_2 到 Rubisco 位置的扩散会由其它具较大导度的扩散途径来弥补其细胞间较小的 CO_2 导度。另一方面，硬叶中 CO_2 同化率低也可能是 CO_2 分压略降的原因。



CO₂ 同化速率 (u mol m⁻² s⁻¹)

图 2-6 25℃、1mmol 量子 m⁻² s⁻¹ 和 35Pa CO₂ 条件下，内导度和同化速率间的关系，其中实心和空心符号分别表示硬质和中生叶片 (Evans 和 Caemmerer,1996)。

内导度是一很复杂的性状，它和 CO₂ 在气态阶段的扩散、CO₂ 在液态阶段的溶解、碳酸酐酶催化 CO₂ 转变为 HCO₃⁻ 以及在液态阶段的扩散等方面有密切关系。对于上下两面都有气孔的叶子，内导度可能与每单位叶面积叶绿体暴露在胞间空间的表面积成正比。叶绿体表面积与叶面积之比约为 20；然而，由于植物种类繁多，这个值的变化很大（表 2-1），其大小与植物的功能类型无关，至于其是否与 CO₂ 的内传导有关则有待于深入研究。

表 2-1 塔吉克斯坦 East Pamirs 高山物种（3500—4500 米）每单位叶片面积 (Area_{leaf}) 中栅栏组织(P)和海绵组织(S)的叶绿体面积(Area_{chlor})

	Area _{chlor} / Area _{leaf}				
	P	S	P+S	最小值 (P+S)	最大值 (P+S)
多年生双子叶草本 (54) *	12	9	18	3	41
垫状植物 (4)	20	11	26	12	40
半矮生灌木 (12)	16	6	21	5	48
半灌木 (8)	9	7	15	7	24

来源: Pyankov 和 Kondratchuk,1995,1998.

* 括号中表示所调查的物种数。

3. 光合作用对光的反应

对光合自养植物来说，光照强度是一个很重要的因子。只有波长在 400-700nm 的光才能直接用于光合作用。其它与光照相应的效应有光周期，它能启动许多植物的开花和发育；光照方向，它与植物的向光性有关；光谱特性，其红光和远红光的比例对许多植物的形态建成有重要作用。这些效应在本书其后部分分别论述。

低光强对植物有胁迫作用，因为它限制了叶片的光合作用、净碳水化合物的积累和植物的生长。光合器官在两个水平上适应阴暗光线：结构水平和生化水平。叶片解剖结构和光合器官的生化将在 3.2.2 节中介绍，植株形态方面的内容在 5.1 节中提及。

相反,光照过强对植物生长也有影响,尤其是在其他因子处于非最佳时,以致造成对光合器官的损害。有关光照过强对植物光合器官的损害以及植物适应光照过强的机制等内容将在 3.3 节中讨论。在分析光合作用对光照的反应时,可将光合作用对光的反应分为动态反应(Dynamic response)和稳态反应(Steady-state response)。动态反应是指将叶片放置在不同的光强下,由于光照条件的迅速变化,引起光合速率变化;而稳态反应则是指将叶片放在某一光强下,经过一段时间,叶片对这一光强的稳定反应。

虽然所有植物都或多或少地能适应阴暗环境,但某些基因型的植物性状对阴暗环境有特殊的适应性,并形成阴生植物表现型。阴生植物(Shade plant)特指那些适应阴生环境的基因型或表现型。同样,阳生植物(Sun plant)通常指长在高光强下的植物,也指那些避阴植物种或生态类型。阴叶(Shade leaf)和阳叶(Sun leaf)则用得更多,其分别是指生长在弱光和强光下的叶子。

3.1 冠层下部光的特性

作物冠层下方的光照强度通常呈指数下降,其下降程度与叶片总数及叶片的形态有关(Monsi 和 Saeki, 1953):

$$I = I_0 e^{-KL} \quad (6)$$

其中, I 指冠层下某处的辐射强度, I_0 是冠层顶部的辐射强度, K 是消光系数, L 为叶面积指数(单位土地面积下的总叶面积)。当叶片垂直与地面生长时其消光系数低(如禾本科植物为 0.3-0.5),而叶片水平生长时其消光系数高(约为 1.0)。低消光系数能使更多的光线透过冠层,照到下部叶片。强光照下的叶片通常要比多云或阴生环境下挺直,这不仅有利于减少强光下光抑制的发生,同时使更多的光线照射到下部的叶片上,从而使整个植株的光合作用达到最大(Terashima 和 Hikosaka, 1995)。叶面积指数的变幅很大,在沙漠或冻原地区,叶面积指数不足 1,而一般作物为 5-7,森林则达 5-10(Schpe 等, 1994)。

因为叶片对光合有效辐射(PAR)的选择吸收,遮阴光和冠层上方光线的光谱组成不同。通常透射光的光合有效辐射(400-700nm)不足 10%,而且其中包括大量的远红光(FR, 730nm)(Terashima 和 Hikosaka, 1995)。因此,遮阴光中红光(R, 660nm)和远红光的比例(R/FR)降低,这将影响光敏色素的光合平衡(光敏色素是一种能捕获遮阴光的色素)。

冠层下光的另一特点是:由于叶片的摇动、枝条的摆动和太阳直射角的变化,有时有高光强的直射太阳光进入,在弱光背景下形成“光斑”。光斑的照射时间从不足 1 秒至数分钟不定。因为半阴影效应,光斑的辐射强度通常要低于直射太阳光,但大斑点(入射角大于 0.5 度)的辐射强度接近直射太阳光。

3.2 阳叶、阴叶的生理、生化和解剖结构上的差异

阴叶所表现出来的特征与在完全光照下的叶子大不相同。这里主要讨论阴叶的主要性状并分析这些叶子在高光强下可能出现的问题。

3.2.1 阳叶和阴叶的光反应曲线

CO_2 同化速率随着光强的增加而逐渐增加。在光补偿点($A=0$)之下,光线不足,同化的 CO_2 难以补偿由于光呼吸和暗呼吸所释放的 CO_2 (图 2-7)。在低光强时, A 随着光强线性增加,此时限制光合作用的是光驱动的电子转移。建立在吸收光(量子效率)基础上的光-反应曲线的初始斜率表示光转化同化碳的效率(在良好环境与正常大气 CO_2 浓度下,通常 1 摩尔光量子能同化 0.06 摩尔 CO_2)。量子效率是指光合作用中每吸收一个光量子所能同化的 CO_2 分子数或释放的 O_2 分子数。当光-反应曲线建立在入射光基础上时,叶片对光的吸收同样决定了量子效率,这个起始斜率被称为近似量子效率。高光强下,光合作用出现光饱和现象,此

时限制光合速率的是 CO_2 的羧化速度，后者决定于 CO_2 扩散进入叶片的速度和羧化能力。光反应曲线可以用以下的抛物线方程来表示（图 2-7）：

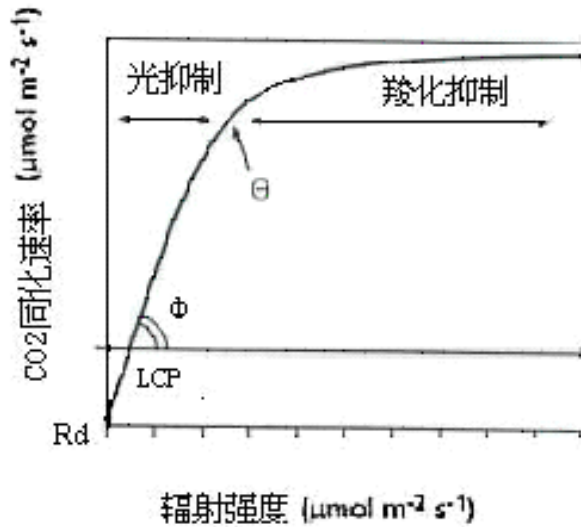


图 2-7 辐照强度对光合作用的效应（按等式 6 而画），曲线与 x 轴交点为光补偿点（LCP），起始斜率（ Φ ）表示量子产额，与 y 轴交点（ R_d ）表示暗呼吸速率。 Θ 表示曲线的弯曲因子。在低光强下， CO_2 同化速率被光抑制，而在高光强下则发生酸化抑制。

$$A = \frac{\phi \cdot I + A_{\max} - \sqrt{(\phi \cdot I + A_{\max})^2 - 4\Theta \cdot \phi \cdot I \cdot A_{\max}}}{2\Theta} - R_d \quad (7)$$

上式中， $A_{\max}$ 指高光强下，光饱和时的 CO_2 总同化速率（净同化速率+暗呼吸）； ϕ 指（近）量子效率（分别以入射光或吸收光为基础）； Θ 指弯曲因子，其变化范围在 0-1 之间； R_d 指暗呼吸速率。此方程式也可用来表示依赖于光的电子转移，只需用 J 代替 A ，用 $J_{\max}$ 代替 $A_{\max}$ 即可。因为这个数学方程式的各变量都有明确的生理意义，并都可以从光反应曲线中得出，因此它在模拟光合作用中具有重要作用。

阳叶与阴叶的不同之处主要在于阳叶有较高的光饱和速率（ $A_{\max}$ ）（图 2-8），阳叶的暗呼吸速率的变化通常与 $A_{\max}$ 相同。除了在高光强下阴生植物的光合作用被抑制或破坏（即光抑制或光损伤），从而使量子效率减少之外，阴生和阳生植物光反应曲线的起始斜率（量子效率）是相同的。但由于单位叶面积上叶绿素浓度的不同而导致的光子吸收能力的差异，近似量子效率（以入射光为基础）也可能不同，这在植物适应光照过程中并不重要，但在植物的营养条件发生变化、植株衰老时就不能被忽视了。阴叶从光抑制向光饱和阶段的转变很突然，而阳叶则缓慢得多（阳叶有更高的 $A_{\max}$ 和低的 Θ ）。虽然通常阴叶的 $A_{\max}$ 较低，但是由于其单位叶面积的呼吸速率较低，因此光补偿点很低，阴叶在低光强下也有较高的光合速率（图 2-8）。

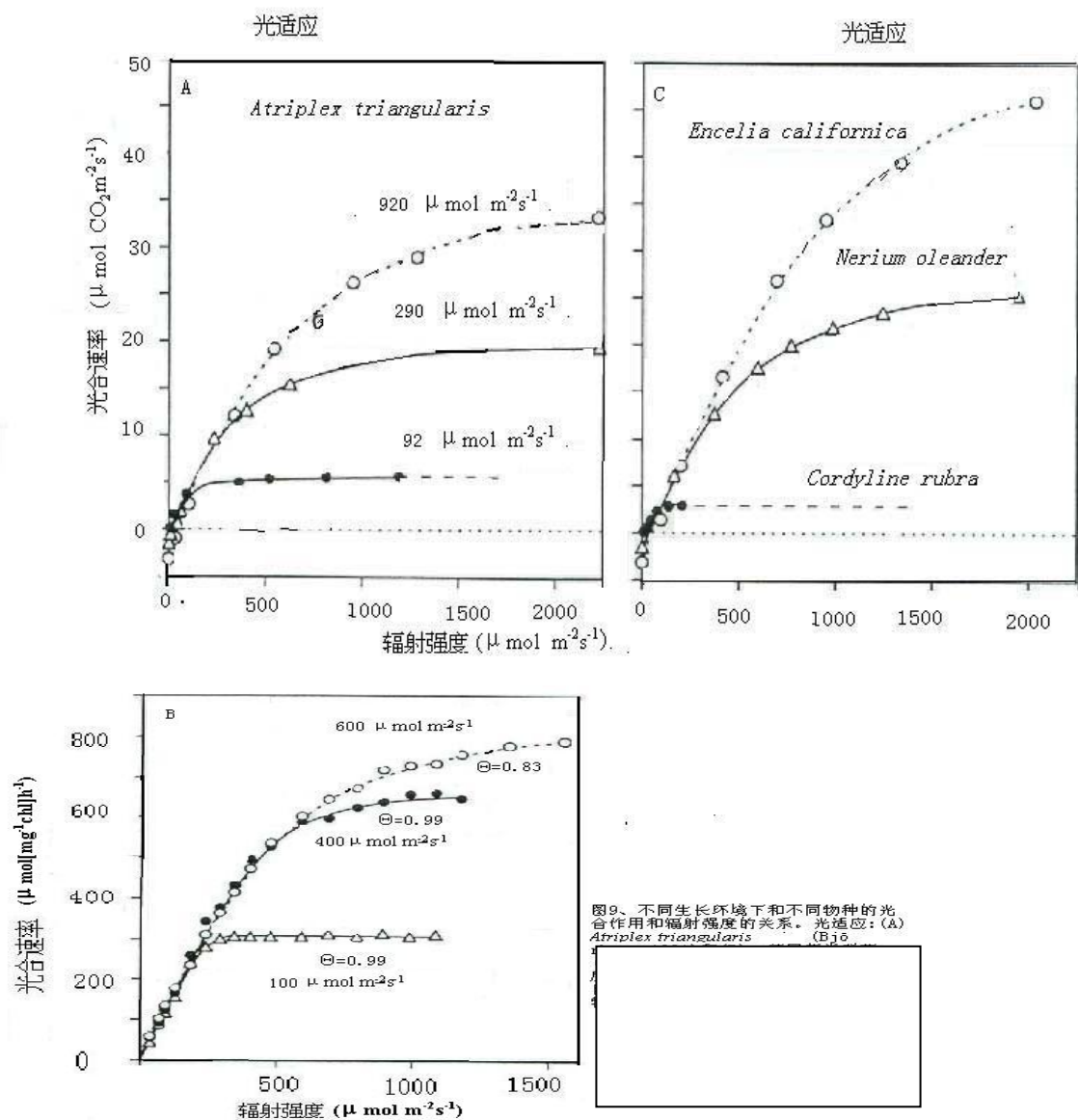


图9、不同生长环境下和不同物种的光合作用和辐射强度的关系。光适应: (A) *Atriplex triangularis* (B) *Coccomyxa* sp. (C) 自然生长在强光、中等光照和弱光下的物种 (Bjorkman, 1981; Ogren, 1993)。

图 2-8 不同生长环境下, 不同物种的光合作用和辐照强度的关系。光适应: 生长在不同辐照强度下的 (A) *Atriplex triangularis* 和 (B) 一薄层藻类群落 (*Coccomyxa* sp.)。光适应 (C) 为自然生长在强光、中等光照和弱光下的物种 (Bjorkman, 1981; Ogren, 1993)。

3.2.2 阳叶和阴叶的解剖与亚显微结构

阳生植物或植株上的阳叶具有高 $A_{\max}$ (图 2-8) 的一个机制是其叶片较厚, 这主要是由于其栅栏细胞较长或栅栏细胞的层数较多 (图 2-9)。自然生长在强光下的植物 (如桉树属, *Eucalyptus*) 其叶片两面都有栅栏薄壁细胞, 叶片大多挺直, 便于叶片两面都得到强光照。解剖结构同时也限制了叶片的适应能力, 植物通常需要在长出新叶后才能完全适应新的环境。

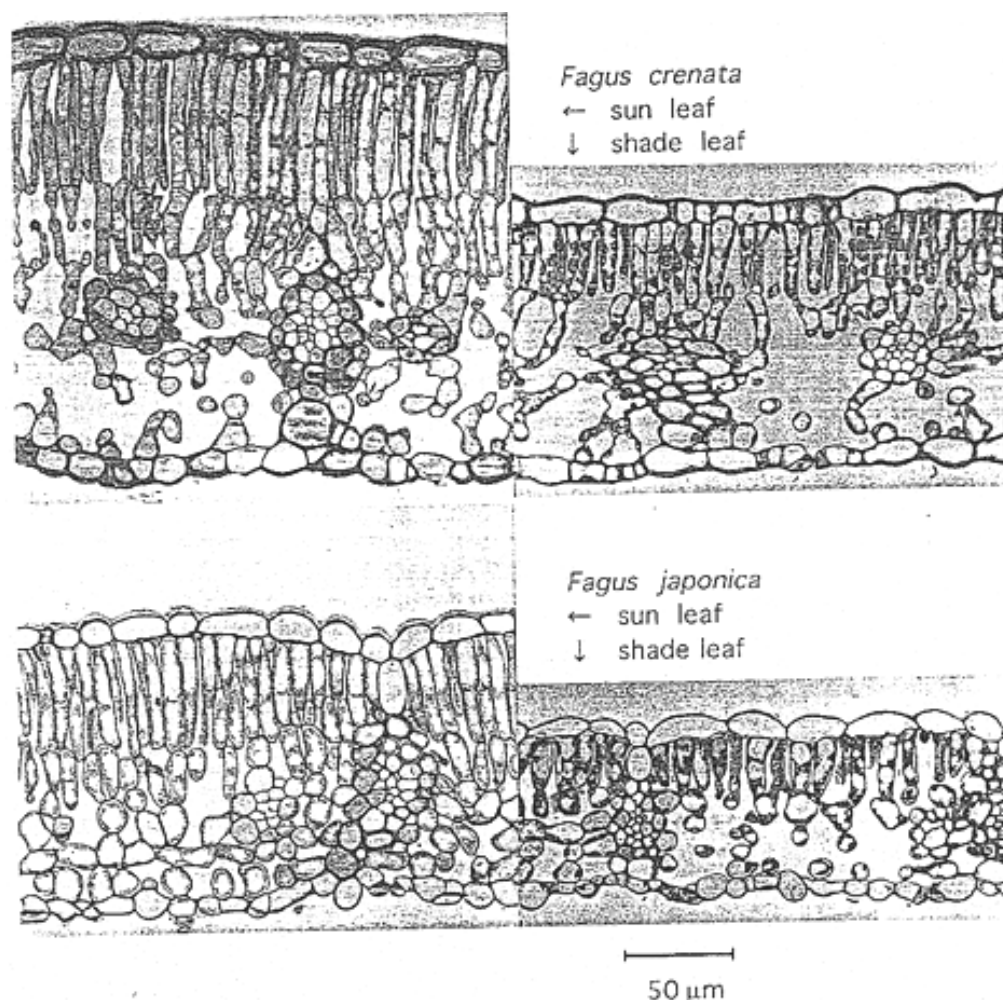


图 2-9 两个树木植物的阳叶(Sun leaf) 和阴叶(Shade leaf) 的横切面显微结构图 (I.Terashima 等, 日本筑波大学生物研究所和日本林产品研究所)。

由于光在散乱排列的叶肉海绵细胞气体-液体界面的反射, 光在双子叶植物叶片内的光程增加。阴叶中含有相对较多的海绵细胞, 故有较多的光散射, 阴叶对光的吸收能力增加 (Vogelmann 等, 1996)。当加拿大田基麻 (*Hydrophyllum canadense*) 或加拿大细辛 (*Asarum canadense*) 阴叶的气体空间被细小的油滴所渗透, 在光散射现象减少的同时, 两种植物叶片对波长在 550 和 750nm 的光的吸收能力分别减弱 25%和 30% (图 2-10)。阳叶内的海绵组织相对较少, 因此受油滴浸润的影响也就小得多。光在叶片内的光程是具有相同数量的色素的水溶液的 0.9-2.7 倍, 这大大提高了叶片较薄的阴生植物的光吸收效率 (Terahima 和 Hikosoka, 1995)。

专性的阴生植物（如长在热带雨林底层的植物）叶片其特殊的解剖结构可进一步提高光吸收能力，其表皮细胞的作用类似棱镜，能把光聚集在叶肉薄层上。

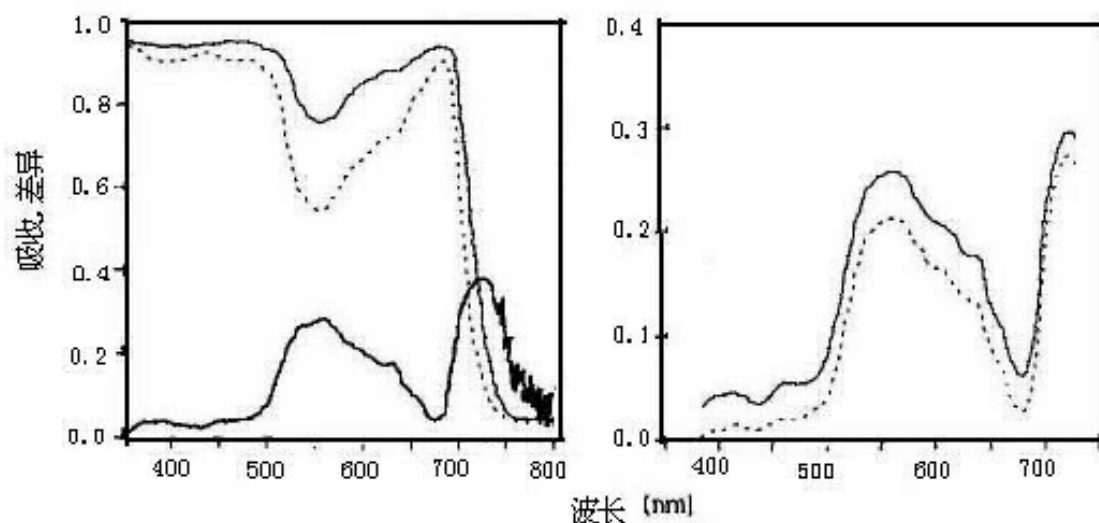


图 2-10 A、加拿大田基麻的光吸收。细实线表示对照叶，虚线表示被小油滴浸润，光散射减少后的光吸收，粗实线指两者之间的差异。B、*Acer saccharum* 对照叶片和经油脂处理后叶片光吸收的差异。实线和虚线分别指阴叶和阳叶（Deleucia 等，1996）。

阴叶的叶肉很薄，单位叶面积上的叶绿体数目相对阳叶要少得多，阳叶和阴叶的亚显微结构有明显差别（图 2-11）。阴叶叶绿体基质的体积很小，而其叶绿体基粒所占的体积很大。卡尔文循环的酶主要集中于基质，而基粒含有大部分的叶绿素。这些区别是在从不同光照条件下的植物中发现的，同一植株的阳叶与阴叶，如上部叶与下部叶，相对厚的和薄的叶片的叶绿体中都存在上述差异。同一叶片上层细胞的亚显微结构类似阳叶，而下层则更象阴叶。

3.2.3 阳叶与阴叶的生物化学差异

阴叶通过增加光的捕获能力来减少光的抑制作用。Poorter 等(1995)比较了哥斯特里加雨林中的下部、中部和上层的物种，发现不同物种对光的吸收能力（400-700nm）的差异不大。阴生植物在低光条件下对光的吸收增加，而阳生植物在强光下有更强的吸收能力。这是因为底层植物单位叶面积的蛋白含量与单位叶鲜重的叶绿素浓度大于中上层植物，补偿了阳生植物叶厚度的影响，所以三种环境下的物种其单位叶面积的叶绿素浓度是相同的。一些特喜阴的植物 [如洋常春藤 *Hedera helix*(ivy)] 单位叶面积的叶绿素浓度在阴暗处可能还要比在强光下高，这一方面可能是由于其叶片在阴暗环境中没有变薄的缘故，另一方面可能是在强光下叶绿体发生光损伤。然而，大多数植物在单位叶鲜重的叶绿素水平增加的同时，叶肉细胞体积和数量必然减少，因此，总体上单位叶面积上的叶绿素水平是基本不变的。

阴生植物叶片的叶绿素 a 和叶绿素 b 的比值较小，相对而言，这些叶片中叶绿素与 LHC 集光复合体（叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值很低）相结合的要比与光系统相结合的多。叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值的下降说明阴叶中集光复合体所占的比例很大，这些集光复合体主要位于阴叶叶绿体的大基粒中。

因为阳叶的细胞层数多，每个细胞含的叶绿体数目多，每个叶绿体酶所在的基质体积很大，所以和阴叶相比，在单位叶面积上，阳叶有更多的与卡尔文循环有关的酶（图 2-12）。同时阳叶有更多的暴露在基质中的类囊体膜。这些膜中有细胞色素 b_6f 和 ATP 酶。所有上述

物质都与叶片的光合作用能力有关，因而阳叶比阴叶在单位面积上有更多的决定光合作用的物质。又因为不同类型叶片单位面积上的叶绿素数目大致相同，所以阳叶单位叶绿素的光合能力也比阴叶强。同一冠层叶片内的生化梯度是相同的，上层叶片比下层叶片含有更多的氮、Rubisco 和电子载体，但含叶绿素少（Terashima 和 Hikosaka, 1995）。阳叶（或上层叶片）的高光合作用能力在低光照下表现不利，因为其高光强的获得是以高的暗呼吸速率和需要摄入大量物质（如氮）为代价的。

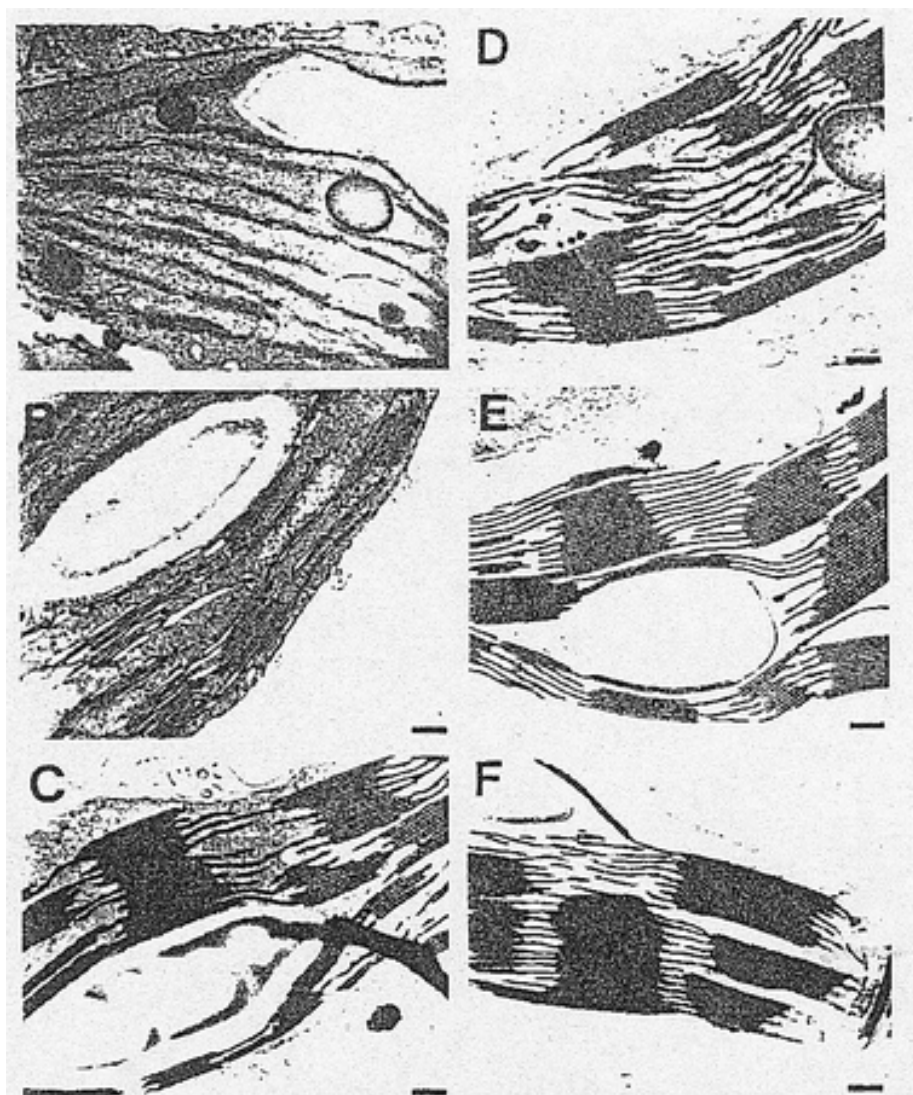


图 2-11 *Schefflera arboricola* 植物的阳叶（A—C）与阴叶（D—F）中叶绿体的电镜显微图。叶绿体位于上部栅栏薄壁组织（A, D）、下部栅栏薄壁组织（B, E）和海绵叶肉组织（C, F）。Bar=0.2 μ m（A.M. Syme 和 C. Critchley，澳大利亚昆士兰大学植物学系）。

3.2.4 阳叶和阴叶的光-反应曲线

表 2-2 总结了阳叶阴叶叶片性状的差异。和阴叶相比，阳叶有高的 A_{max} 是因为其单位面积上的叶绿体多，叶绿体基质所占体积大，暴露在基质中的类囊体较多，叶绿体中决定光合能力的物质多。 A_{max} 的增加和上述决定光合能力的物质的量呈线性关系（Evans 和 Seemann, 1989）。因此，在高光强下，这些物质的摄入量和光合速率成正比。

阳叶的高暗呼吸效率可能是由于对呼吸能的需要。为了维持大量的叶细胞、每个细胞中

的高蛋白含量和叶片中光合产物的输出，阳叶需要更多的呼吸能。

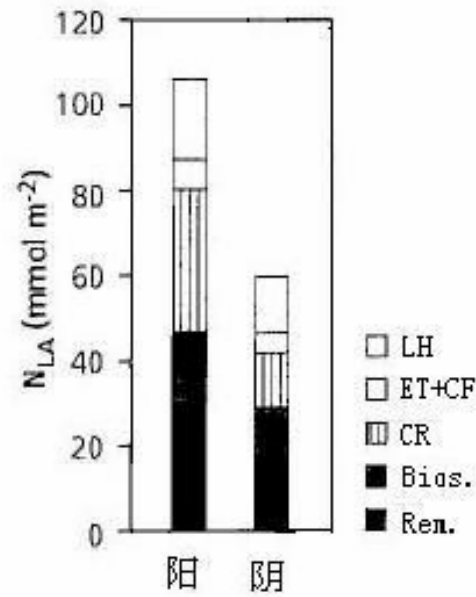


图 2-12 氮在适阴性与适阳性叶片各部分的分配。大部分草本植物叶片中的氮（这里表示为单位叶片面积上的氮含量， N_{LA} ）与光和器官有关。LH=光子捕获组分（LHC，PSI，PSII），ET+CF=电子转移组分和偶联因子（ATPase），CR=与碳原子有关的酶（卡尔文循环，主要是Rubisco），Bios=生物合成（核酸和核糖体），Rem=剩余部分，其它蛋白和含氮的成分（线粒体、氨基酸、细胞壁蛋白等）（Evans 和 Seemann,1989）。

表 2-2 阳与阴叶主要性状的比较

	阳叶	阴叶
结构		
单位叶面积干物	高	低
叶厚度	厚	薄
栅栏薄壁组织厚度	厚	薄
海绵薄壁组织厚度	同	同
气孔密度	高	低
单位面积叶绿体数	多	少
每气孔体积的类囊体数	低	高
每叶绿体基粒的类囊体数	少	多
生化特性		
单位叶绿体的叶绿素含量	低	高
单位面积的叶绿素含量	同	同
单位干物的叶绿素含量	低	高
叶绿素 a/b 比值	高	低
单位面积的集光复合体数	低	高
单位面积的电子转移体数	高	低
单位面积的偶联因子 ATPase 数	高	低
单位面积的 Rubisco 含量	高	低
单位面积的含氮量	高	低
单位面积的叶黄素含量	高	低

气体交换

单位面积的光合能力	高	低
单位面积上的暗呼吸	高	低
单位干物的光合能力	同	同
单位干物上的暗呼吸	同	同
位面积的羧化能力	高	低
单位面积的电子转移能力	高	低
量子产额	同	同
反应曲线的弯曲程度	渐进	陡

叶片对光子的吸收并不是一个光强和叶绿素浓度的简单函数关系。虽然在水溶液中色素和单色光间呈负指数关系（Lambert-Beer 法则），然而在叶片中的情况则更为复杂，因为叶绿素对红光和蓝光的特异吸收，导致光穿过叶片时光谱分布的变化。而且，由于叶片内光的反射和直射光与散射光比例的变化，光的光程发生变化。类似抛物线的经验方程，可以用来描述叶绿体对光的吸收。健康叶片的入射光的量子效率和所吸收的光子数量有直接关系。

如前所述，高 $A_{\max}$ 在光照充足环境下是有利的，因为可以充分利用强光。然而在阴暗处，高的 $A_{\max}$ 并没有多大用处，因为缺乏充足光照，并且其呼吸速率较高和需要大量摄入氮。相比之下能使叶片有效捕获光子的较高的叶绿素浓度则有用得多，碳同化能力和光子捕获之间呈正向关系。叶片适阴性的一个重要特征是其光合能力与叶绿素浓度之间的比例。

植物物种对光强的变化反应不同，其中可分为四类（图 2-13）：

- （1）长在营养生长期集中且短的环境下的草本植物，这些植物生长很快， $A_{\max}$ /叶绿素比值高且随着光强下降而显著下降，如长叶车前 (*Plantago lanceolata*)。
- （2）较古老的物种（如桦树, *Betula pendula*），其 $A_{\max}$ /叶绿素比值高，然而光强对它的影响不大。
- （3）阴生植物如底层的草本植物（如大海芋, *Alocasia macrorrhiza*）和耐阴的树木（如树苗阶段），虽然其 $A_{\max}$ /叶绿素比值呈可塑性变化，但都要比整个光照过程低得多。
- （4）阴生树木如洋常春藤 [*Hedera helix* (ivy)] 的 $A_{\max}$ /叶绿素比值很低且随着光强变化很小。

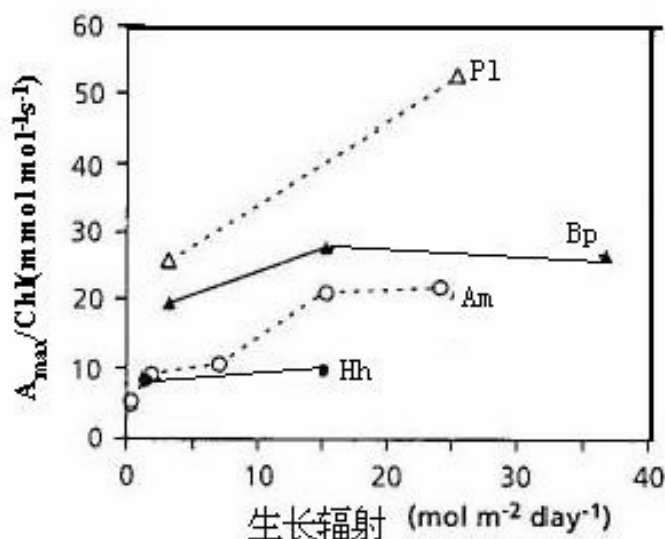


图 2-13 四种不同植物叶绿素光合作用的光饱和点 (A_{max}) 与光强的关系: 长叶车前 (P1) (Poot,1996)、桉树 (Bp) (Oquist,1982)、大海芋 (Am) (Sims 和 Pearcy,1991)、洋常春藤 (Hh) (Pons, 未发表数据)。

3.2.5 叶绿体适阴性的环境信号

叶绿体的生物化学适应是针对辐射强度还是光谱组成的呢?这个问题可以利用蕃茄缺少光敏色素 A 的黄花突变体来回答,正如所预料的一样,黄花突变体在遮光条件下并没有明显的茎秆伸长现象。黄花突变体在绿色遮阴下光合的最大速率明显下降,而对自然遮阴的反应却与正常类型相同,这表明似乎是光敏色素 A 在对弱光的适应中起作用。然而研究发现,黄花突变体对遮阴的反应和叶绿素 a 与叶绿素 b 的比例、集光复合体对光子的吸收有明显关系。因此是光照强度而不是光谱组成使得集光复合体适应环境。目前其确切的适应机制还不清楚 (Smith 等, 1995)。

3.3 光照过强的影响

在光反应曲线中远离线性的部分,辐射强度过强,叶绿素吸收的部分光子不能用于光合反应,导致光抑制。植物体中存在能安全地去掉这部分过多激发能的机制,在强光下许多植物中通常存在这一机制,此时光合作用的量子效率暂时下降。然而,若这个分散机制不足,过多的激发能仍可能损伤植物的光合膜,导致长时间(数天)的光抑制,强光甚至还会引起叶绿素的降解(光漂白)。

通过活体叶绿素荧光技术可以定量测定光抑制。这个技术同时被用来测定光合器官的光子转移速率和其它性状。

3.3.1 叶黄素循环中类胡萝卜素对光抑制的保护

植物通过一类特殊的类胡萝卜素所调节的反应来散失强光下过多的能量(图 2-14)。这个分能反应被强光下类囊体腔中积聚的光子所诱导。腔中的强酸性诱导酶促反应使类胡萝卜素中的紫黄质(Violaxanthin)转变为玉米黄质(Zeaxanthin) (Demmig-Adams,1990; Gilmore, 1997),同时把过多的能量传递给玉米黄质。玉米黄质就相当于一个“能量棒”,以相同的能量方式接受叶绿素上通常被用于光合作用的能量,然后把这些能量以热的形式安全散失 (Demmig 等, 1987; Johnson 等, 1993a, 1993b) (图 2-15)。散失的能量可以用叶绿素荧光测量,并称之为依赖高能或 PH 荧光猝灭。在缺少叶黄素循环(Xanthophyll cycle)时,通

过叶绿素把过多的能量传给氧，导致光氧化损伤。第一个出现光氧化损伤的部位是 PS II 的 D1 蛋白，更严重的还将导致膜的损伤和叶绿素的氧化。这种现象可以在一些观赏植物中看到，正如在强光下的阴生植物一样，这些植物存在着能量散失和修复机制的缺陷。

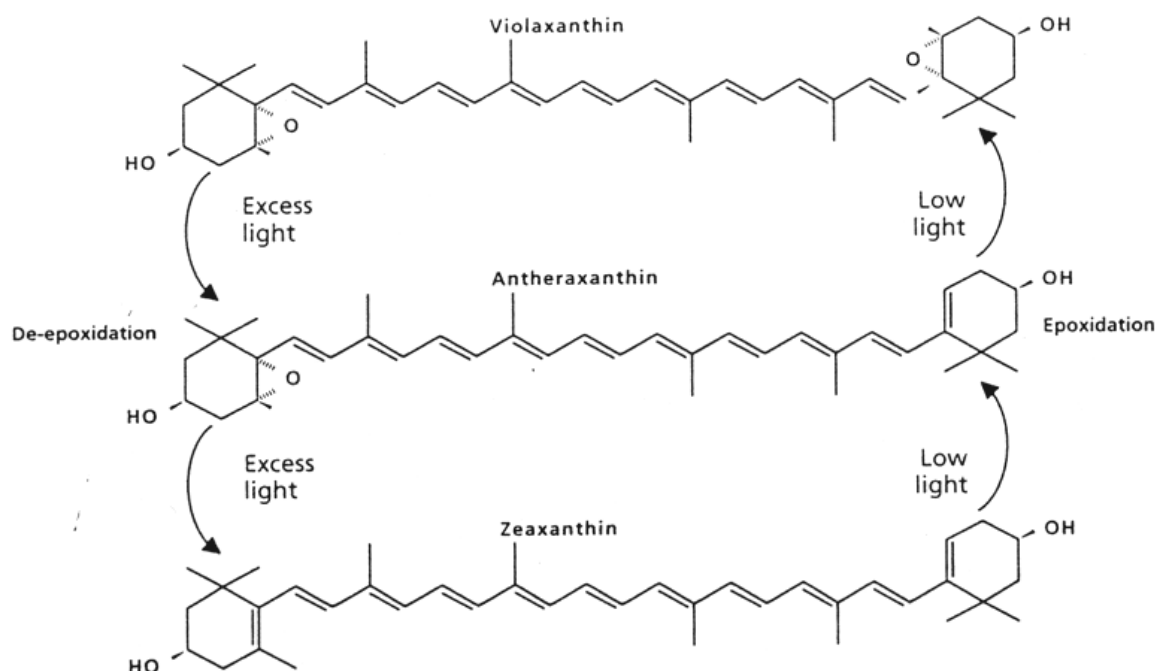


图 2-14 叶黄素循环(Xanthophyll cycle)的框略图及其被强光或弱光的调节作用 (Demmig-Adams 和 Adams, 1996)。

在阳光照射到的部位，环氧玉米黄质和玉米黄质随昼夜辐射的变化而变化。在阴暗环境下，有光斑的地方很快就出现环氧玉米黄质和玉米黄质，并在早先出现的光斑处保持较高水平。这个调节机制保证在光强不足而限制光合作用时，没有能量的散失，而当吸收光子过多时可防止发生光损伤。叶黄素循环对于理解光合的基本光反应曲线很重要（图 2-16），当辐射强度大于光合作用的线性阶段时，叶黄素拥有很多未参与光合反应的能量。在强光下，典型阳生植物不仅含有大量的玉米黄质、而且其它类胡萝卜素所占的比例也很大，同时还含有在叶黄素循环中起作用的还原型抗坏血酸，它在强光下总量也增加了好几倍(Logan 等，1996)。

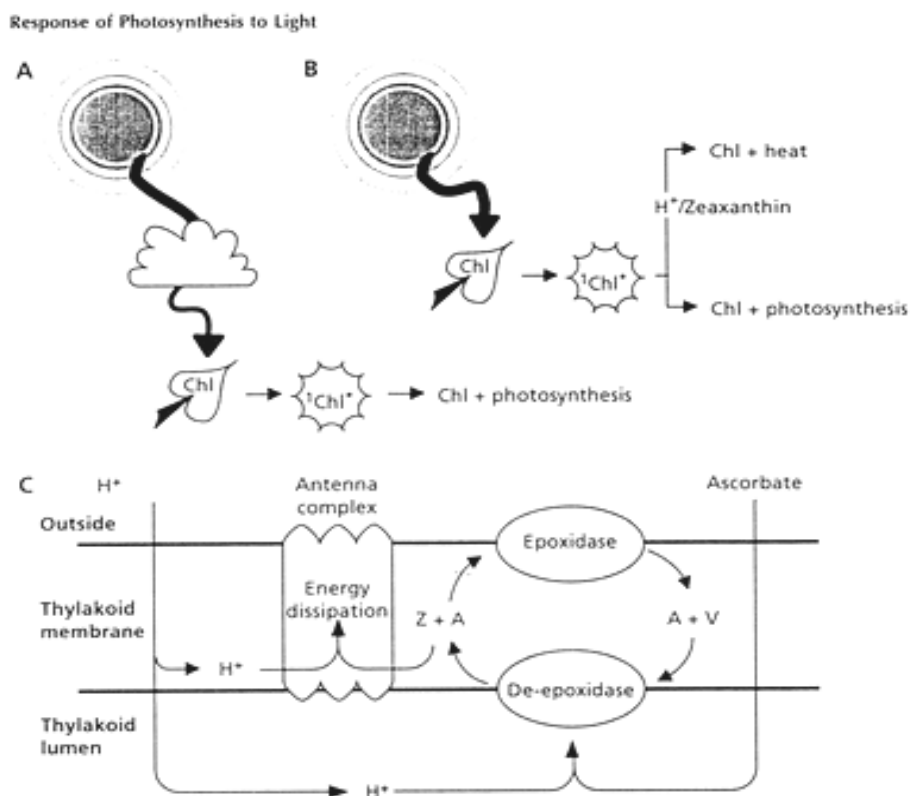


图 2-15 当阳光全部 (A) 或部分 (B) 被叶片叶绿素吸收以进行光合作用时的情形图, 剩余能量的安全散逸需要光合膜中有玉米黄质 (Zeaxanthin) 的存在以及低的 pH。叶黄素循环 (Xanthophyll cycle) 中有关生化作用的调控情形图 (C)。图中 A 为环氧玉米黄质 (Antheraxanthin)、Z 为玉米黄质 (Zeaxanthin)、V 为紫黄质 (Violaxanthin) (Demmig-Adams 和 Adams, 1996)。

3.3.2 不同光强下叶绿体的运动

叶片对光子的吸收受叶片叶绿素浓度、光在叶片中的光程和叶绿体位置的影响。叶绿体的光诱导运动只受波长在 500nm 以下的光的诱导。在试验的叶片中, 此波段的强光将使叶绿体沿平行于光线方向的细胞壁排列, 而不是沿垂直于辐射方向的底层细胞壁排列。叶绿体运动在耐阴的低层作物如奥里根酢浆草 (*Oxalis oregana*) 中非常明显, 能将叶片对光子的吸收降低 20% 之多, 从而增加了光的透射和反射。其它物种 (如避阴植物向日葵) 没有蓝光诱导叶绿体运动或光子吸收的变化。强光下阴生植物的叶绿体运动能避免光抑制的发生 (Brugnoli 和 Bjorkman, 1992)。

3.4 对光强变化的动态反应

我们已经讨论了很多对光的稳态反应, 即特定的环境条件保持不变, 直至植物有一稳定的反应。然而, 在现实环境中, 条件是经常变化的, 其中光强是最迅速变化的因子。因为光合作用主要依赖于太阳辐射, 所以对光强变化的动态反应也就特别值得注意。

植物冠层之上的光强随一天当中光强和云层覆盖程度的不同而变化。通常数秒之内的变化量就极大, 冠层之内的辐射特别是直接辐射强度的变化尤其大。森林中, 太阳光可能会穿过林中空隙, 在地上投下光斑, 它们随着风和太阳的运动而移动, 因此冠层的叶片和底部的

阴生植物都可能得到瞬间灿烂的阳光。在茂密的热带和温带森林中，光斑占了底层植物所得到的总辐射量的 40-60%，其中光斑的持续时间和强度也大不相同(Chazden 和 Dearcy, 1991)。

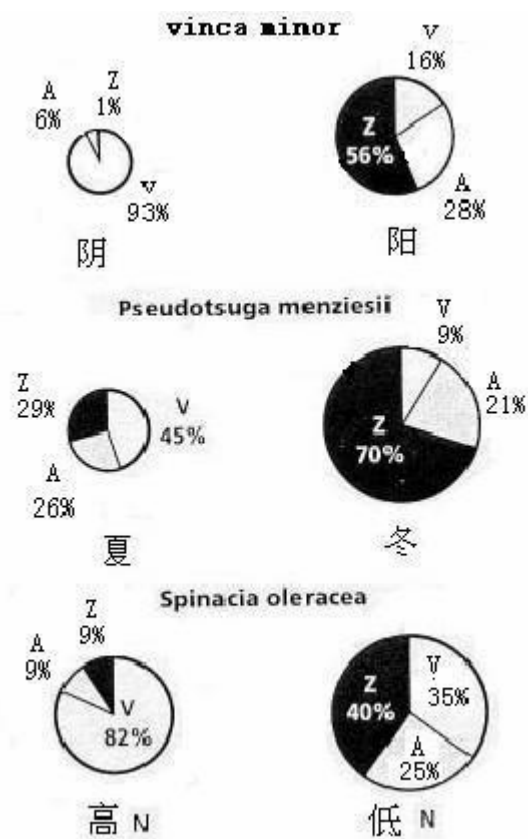


图 2-16 不同光照水平、不同季节和不同施氮条件下，玉米黄质 (Z)、紫黄质 (V) 和环氧玉米黄质 (A) 含量的差别。其总面积表示这三种类胡萝卜素与叶绿素浓度的相对高低 (Demmig-Adams 和 Adams, 1996)。

3.4.1 光合诱导

把叶片放在暗处或弱光下一段时间 (几小时)，然后将它移到饱和辐射水平，在此后的超过一个小时的阶段内，叶片的光合速率是缓慢上升的，气孔导度也缓慢增加 (图 2-17)。最初认为是气孔开度限制了光合作用的进行，但现在看来并不正确。因为假若它是正确的，那么叶片移到强光下，细胞间的 CO_2 分压 (p_i) 应该立即下降，但从图 17 可以看出， p_i 在最初数分钟内是逐渐下降的，在光合诱导完成之前也仅有一小幅度的增加。很显然，在叶绿体水平有额外的限制。在 p_i 最初的下降阶段，植物对 CO_2 需求的增加大于供应的增加，而在上升阶段， CO_2 供应的增加大于需求的增加。如图 2-18 所示，在最初的 1-2 分钟内， CO_2 的需求量增加很快，这似乎和这阶段的一些卡尔文循环有关的酶的快速光诱导和建立新陈代谢库有关 (Sassenrath-Cole 等, 1994)。10 分钟内 CO_2 需求量的缓慢增加则主要是用于 Rubisco 的光激活。在此之后， p_i 增加，表明气孔对光合速率的限制进一步减弱。

虽然弱光下的光合诱导带来损失，但其损失率要比强光下低，森林中的底层植物尤其如此。因此，在一系列光斑中，光合诱导从一个斑点到另一个斑点增加，直至达到一个高的诱导状态，至此光斑可以被有效地加以利用 (图 2-17)。

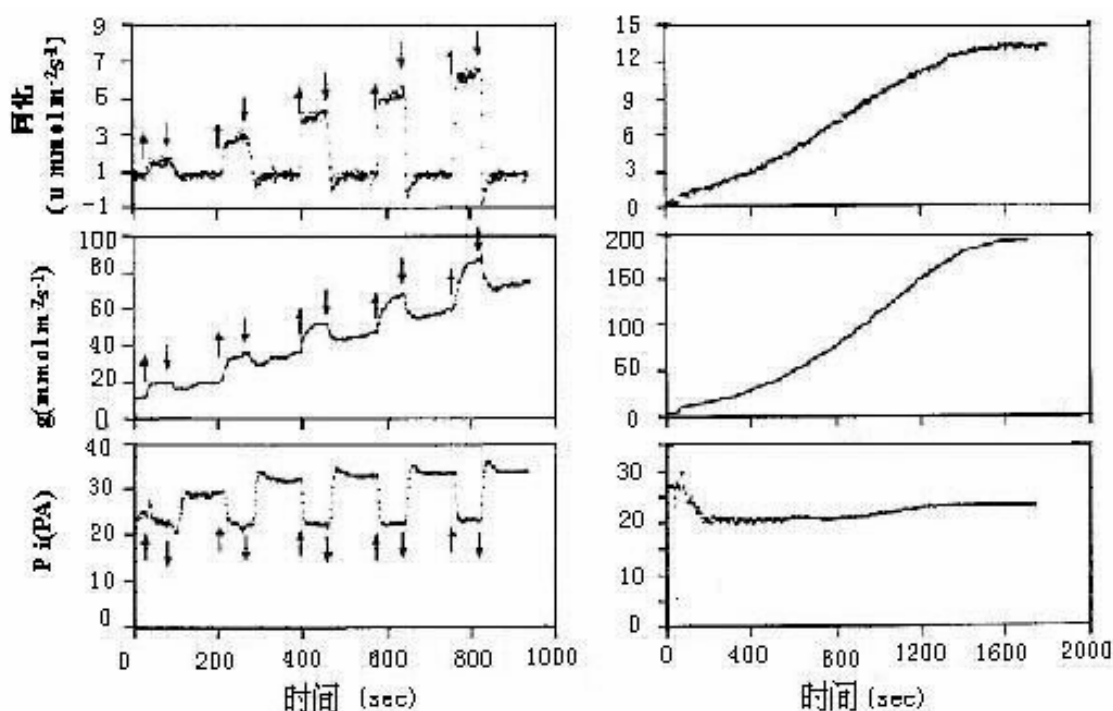


图 2-17 澳大利亚热带雨林植物 *Toona australis* 的光合诱导特性。左栏为叶片在低照射背景的五种光斑下， CO_2 同化率（上部）、气孔导度（中部）和胞间 CO_2 分压（下部）的变化情况；右栏为叶片先在低照射水平下处理、再在高照射水平下处理的叶片，其 CO_2 同化率（上部）、气孔导度（中部）和胞间 CO_2 分压（下部）的变化情况（Chazdon 和 Pearcy, 1986）。

3.4.2 Rubisco 的光激活

和其它卡尔文循环的酶一样，Rubisco 必须被光激活，才能发挥高催化能力 (Pons 等, 1992, 图 18)。被光激活的 Rubisco 活性的增加和强光下光合速率的增加密切相关 (Salvucci, 1989)。Rubisco 活化牵涉到两个机制：（1）在所有被研究的植物中， CO_2 通过共价键与赖氨酸残体相结合（氨甲酰基化），激活 Rubisco，这个反应中起催化作用的是 Rubisco 激酶，其催化活性随电子转移速度的增加而加强。（2）在一些物种中发现 Rubisco 的自然抑制剂 2-羧基-D-arabinitol 1-磷酸 (CAIP)，它是羧化反应中存在时间极短的产物的类似物（2-图 19）。

Rubisco 的光激活，是一个自然的过程，所有植物在光照的开始阶段都发生 Rubisco 的光激活，它是光合调节的一个重要方面。在缺少光激活时，卡尔文循环的三个阶段（即羧化、还原和 RuBP 再生）将竞争底物，导致光周期开始阶段 CO_2 固定速率的变化，同时，在暗处未被激活时也起到保护 Rubisco 活性位点的作用。这个调节机制是弱诱导时以 CO_2 的低同化速率为代价的。

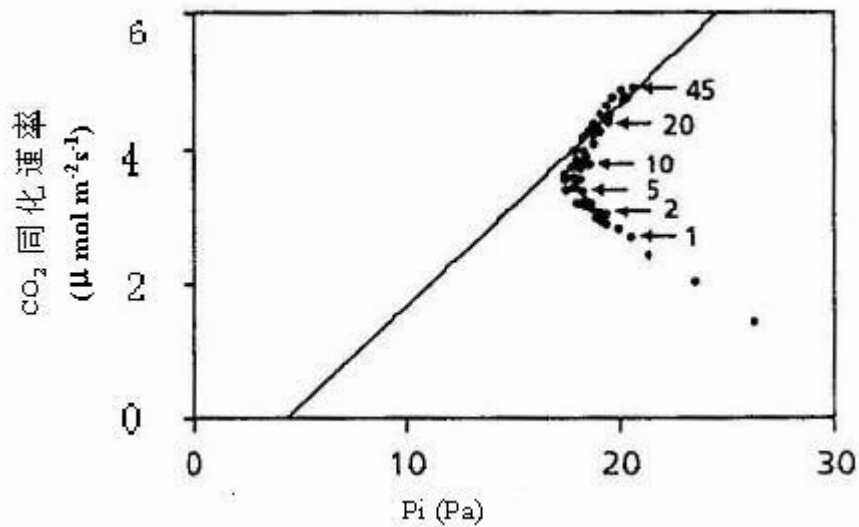


图 2-18 *Alocasia macrorrhiza* 从弱光转移到饱和光强下的光诱导阶段，光和速率与 CO_2 分压的关系。图中实线表示一完全诱导的叶片的 A-Pi 关系（表示为 Rubisco 的抑制率），数字表示转移后的时间（min）（Kirschbaum 和 Pearcy, 1988）。

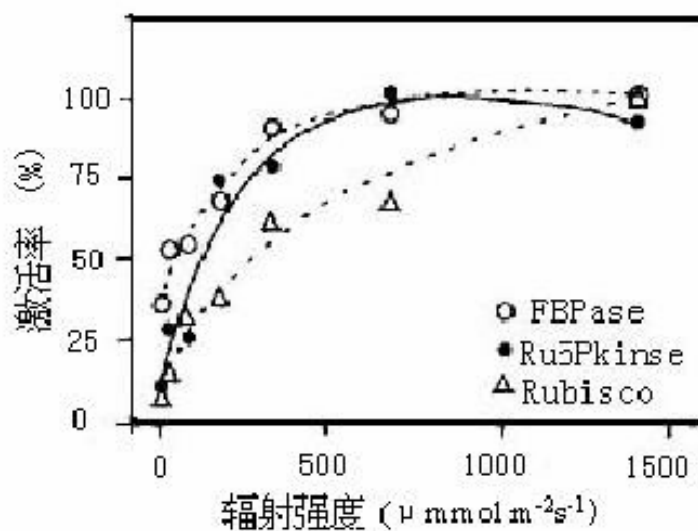


图 2-19 Rubisco 和其它一些卡尔文循环有关的酶的光激活。Rubisco 活性随光强的增加与光和速率随光强的变化趋势一致。（Saivucci, 1989）。

3. 4. 3 光照后的 CO_2 同化和光斑的有效利用

光斑移开后， O_2 的释放立即停止，而 CO_2 的同化在短时间内继续进行，这种现象叫光照后的 CO_2 固定（Post-illumination CO_2 fixation）（图 2-20）。卡尔文循环中的 CO_2 同化需要光反应中产生的 NADPH 和 ATP。光照后的 CO_2 固定很重要，特别是对持续时间很短的光斑，将增加总的 CO_2 同化量（图 2-21）。

如前所述，光斑所同化的 CO_2 的量也取决于诱导阶段。持续时间长达数分钟的光斑使叶片的诱导加强。在低诱导状态，光斑的利用效率下降，低于所预期的稳定同化速率。森林中的底层植物比生长期短的植物能更有效地利用光斑，特别是持续数秒至数分钟的光斑。这可能是由于它们有一更大的卡尔文循环代谢库和保持长时间的光合诱导。有效地利用光斑对底

层植物特别重要，因为它们的大部分辐射是以相对持续较长时间的光斑的形式得到的，一半的 CO_2 同化量要依赖这些短时间的高强度光照。

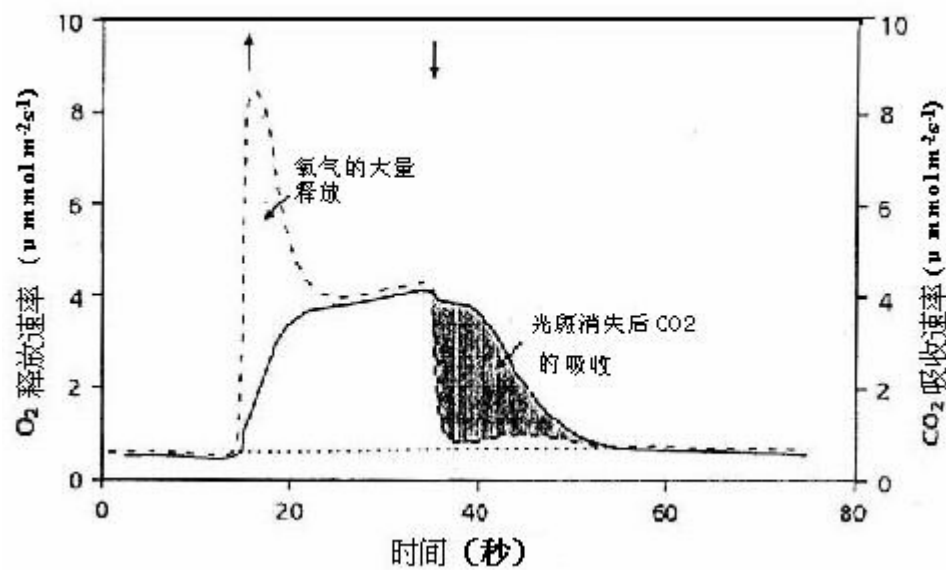


图 2-20 “光斑”前后的 CO_2 吸收和氧气的释放。箭头表示“光斑”的开始与结束(Pearcy, 1990)。

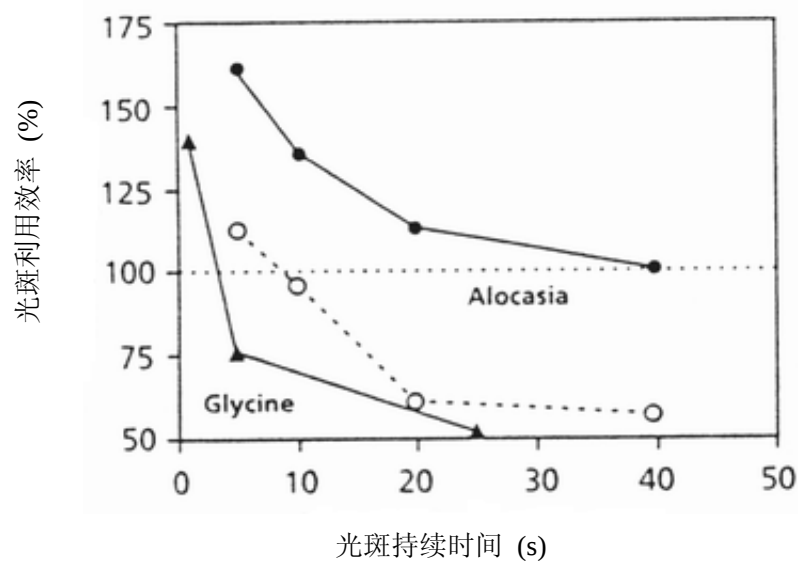


图 2-21 两个植物种 *Alocasia macrorrhiza* (低层植物; 实心曲线和空心虚线分别表示高诱导和低诱导状态) 和 *Glycine max* (大豆, 阳生植物; 诱导状态为最大的一并) 的光斑利用效率与光斑持续时间和诱导状态的关系 (Pearcy, 1988; Pons 和 Pearcy, 1992)。

3. 4. 4 阳叶和阴叶的代谢库

如前所述, ADP 的光合磷酸化依赖于类囊体膜两边的质子梯度。光斑过后的瞬间质子梯度依然存在, 因此在一段时间内, 仍可产生 ATP。然而, NADPH 的形成主要取决于由水产生的通过光系统和光合电子传递链的电子流量, 因此, 光斑过后 NADPH 的产生立即停止。此外, 细胞中的 NADPH 的浓度太低, 不足以维持卡尔文循环, 其还原力主要以卡尔文循环中间产物

磷酸丙糖形式贮藏起来。

为了使还原力主要以卡尔文循环中间产物形式被贮藏，必须将这个底物磷酸化，这可以通过调节卡尔文循环中利用 ATP 的两个酶来实现，这两个酶分别是：磷酸甘油酸激酶和核酮糖磷酸激酶。在体外竞争时，第二个激酶占据主导地位，仅留下少量的 ATP 给磷酸甘油酸激酶。而假如体内也是如此，则不可能在磷酸丙糖中贮藏还原力，光斑过后也不可能发生 CO₂ 同化。光斑过后，阴叶的磷酸丙糖浓度较阳叶高，而 1,5-二磷酸核酮糖则正好相反。这表明卡尔文循环中产生单磷酸核酮糖的步骤在某种程度上被抑制，因而激酶对 ATP 的竞争被阻止，来自 NADPH 的还原力转移给 1,3-二磷酸甘油酸，从而产生磷酸丙糖。

和阳叶的情况相反，阴叶中的二磷酸核酮糖对光照后 CO₂ 固定的作用相对较小，而磷酸丙糖的情况却正相反，它在阳叶中并不重要，在阴叶中却非常重要（表 2-3）。

3.4.5 光斑对植物碳同化量和生长的影响

虽然大部分植物在缺少光斑时，在散射光下也有一个正的碳平衡，但是湿润地区的森林植物日碳同化量和生长速率与所得的光斑辐射量紧密相关（图 2-22）。光斑也是使得植物总的碳同化量增加的原因，随着光斑大小和出现频率的不同，其增幅可达 9-46%。在干旱地区的森林中，底层植物既缺少光照又缺少水分，在晴朗无云的天气下，光斑可能会降低这些植物的日碳同化量（Young 和 Swith, 1983）。因此，光斑对碳同化量的影响不仅取决于积累的辐射量，也取决于其它潜在的限制因子。

表 2-3 *Alocasia macrorrhiza* 和蚕豆中，1,5—二磷酸核酮糖对光斑过后同化的潜在贡献

	<i>Alocasia</i>		蚕豆	
	阴	阳	阴	阳
1,5—二磷酸核酮糖 ($\mu\text{mol m}^{-2}$)	2.0	14.5	2.9	5.3
磷酸丙糖 ($\mu\text{mol m}^{-2}$)	16.3	18.0	19.8	10.5
总潜在固定量 ($\mu\text{mol m}^{-2}$)	12.0	25.0	15.0	12.0
潜在效益(%)	190.0	204.0	154.0	120.0
磷酸丙糖/1,5—二磷酸核酮	4.9	0.7	4.1	1.2
光斑过后 ATP 需要量 ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{Chl}$)	13.0	22.0	63.0	29.0

来源：Sharkey 等，1986a。

*以上的中间产物值表示光斑消失时和 1 分钟后库大小的差异。总同化潜力为 RuBP+3/5 磷酸丙糖库大小，通过假设 5 秒钟后光斑的光合速率与高光强下 20 分钟后的光合速率相等来计算潜在效益。

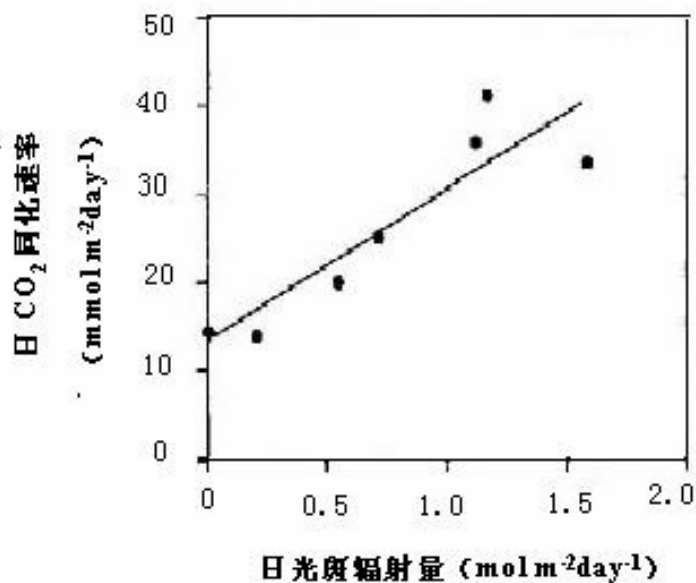


图 2-22 温带红木林底层植物 *Adenocaulon bicolor* 总的同化量与由于光斑照射而增加的日光子流量的关系 (Chazdon 和 Pearcy, 1991)。

4. 光合产物的分配和反馈机制的调节

4.1 细胞内光合产物的分配

大部分光合产物磷酸丙糖通过和无机磷 (Pi) 交换而转移出叶绿体, 到达细胞质。磷酸丙糖不仅是细胞质内合成蔗糖的底物, 同时也用于合成叶片细胞内的其它化合物 (图 2-23)。大部分蔗糖通过韧皮部运输到植株的其它部分, 在一些植物则主要以低聚糖或糖醇的形式输出。

细胞内卡尔文循环产物的分配主要受细胞质内无机磷 (Pi) 浓度的调节。若 Pi 的浓度很高, 则磷酸丙糖快速交换, 大部分卡尔文循环产物被输出。若 Pi 的浓度下降, 则交换速率也下降, 叶绿体内的磷酸丙糖浓度将上升。在叶绿体内, 磷酸丙糖参与淀粉的合成, 并在叶绿体中释放出 Pi。因此, 输出到细胞质或贮藏在叶绿体内的光合产物的分配主要取决于细胞质内的有效 Pi 浓度。这种调节可通过实验控制细胞质内的 Pi 浓度来证明。

调节分子，而不是糖酵解的中间产物；符号“—”、“+”分别表示酶活性的抑制、促进作用（依据 Stitt, 1997）。

可以把叶片浸在含有甘露糖的溶液中来减少细胞质中的 Pi 浓度。甘露糖很容易被吸收，催化成甘露糖磷酸，从而减少了一部分原来存在于细胞质中的 Pi。在这种情况下，淀粉积累在叶绿体内。若细胞质中的 Pi 浓度很低，也会降低光合速率。

在完整植株中，当植株对碳水化合物的需求下降时（即减少库强度），光合速率同时下降；例如除去部分果实或环割叶柄（包括用温度处理或用机械方法损伤茎杆的韧皮部），采摘上述植株的叶片做实验，甘露糖的作用就很小，这可能是由于在加入甘露糖之前，细胞质中的 Pi 浓度就已经很低（表 2-4）。限制库强度，将导致细胞质的 Pi 减少，而库强度的限制则导致光合作用的“反馈抑制”。把叶片放在磷酸缓冲液中，细胞质的 Pi 浓度增加，光合速率也下降，但叶绿体中却无淀粉积累，这可能是由于磷酸丙糖快速和无机磷交换，运出叶绿体，排空卡尔文循环中间产物的缘故。

4.2 反馈机制对光合速率的调节

如前所述，当光合产物参与的合成反应或输出的速率很低，光合速率可能被反馈抑制所限制。在这种情况下，从磷酸丙糖到蔗糖的这条途径中磷酸化的中间产物积累，必然将降低 Pi 的浓度。叶绿体缺乏足够的 Pi，ATP 的合成下降，卡尔文循环的活性降低，即合成的中间产物和 RuBP 的再生都将减少，因此 Rubisco 的羧化活性及其光合速率均下降。

反馈抑制对植物的重要性如何？要回答这个问题，必须先明确光合作用对氧的敏感性，因为氧化反应被抑制，当氧气浓度从正常的 21% 下降到 1% 或者 2%，CO₂ 的净同化速率通常上升。在 Rubisco 活性受 RuBP 再生的限制时，降低 O₂ 浓度可在一定程度上提高 CO₂ 的同化速率。反馈抑制通常发生在高光强和不利温度条件下，韧皮部对光合产物的装载受到限制，此时 CO₂ 的同化能力超出光合产物的输出能力，从而进一步使光合产物进行新陈代谢，结果是导致从磷酸丙糖到蔗糖的这条途径中磷酸化的中间产物积累，磷酸根被固定，使光合作用受到限制。一旦磷酸丙糖合成淀粉的通道也饱和，光合速率便下降。图 24 所示的就是在四个不同的光照强度下 CO₂ 净同化速率对 N₂ 的反应。

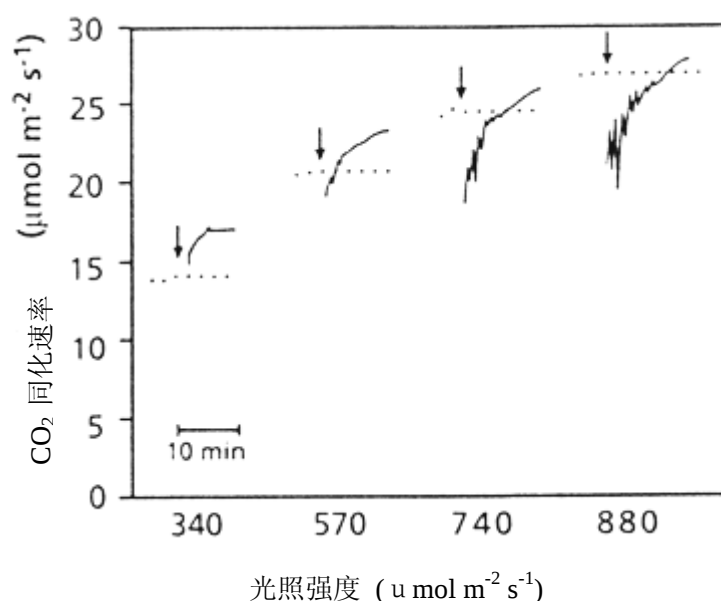


图 2-24 在四个不同的光照强度下 CO₂净同化速率对 O₂浓度的反应。箭头表注的地方表示气体由空气转变为 N₂ (Sharkey 等, 1986b)。

用这个过程中氧的敏感性来评价光合产物的反馈抑制变得很复杂,因为加氧反应活性和羧化反应活性均与温度有关。为了解决这个问题,可采用一个光合数学模型,模型中包括光合作用的生化信息,模拟在一系列温度条件下降低氧浓度的效应。通过比较氧浓度降低时实际观测结果和模型中光合反馈抑制已被消除的结果,就可知道正常植株在通常情况下反馈抑制的程度(图 2-25)。在有反馈抑制存在的情况下,氧对光合作用的抑制并不严重,因为光合作用主要被反馈反应所抑制,在低温情况下,反馈抑制强烈时尤其如此。反馈抑制主要发生在叶绿体积累淀粉的物种中,而在细胞质或液泡中积累蔗糖或己糖的物种中较为少见。但由于同一物种中的转基因植物缺少淀粉贮藏能力,其植株的表现类似于能贮藏淀粉的普通类型,所以其机理现在暂不清楚(Goldschmidt 和 Huber, 1992)。

4.3 葡萄糖对卡尔文循环的酶基因编码的抑制作用

当植物体内碳水化合物合成过多时,最初阶段是以反馈机制调节为主,以后的整个过程则可能是以基因转录水平上的调节机制为主。小麦叶子喂养 1%葡萄糖后,其光合作用能力下降,同时,参与编码卡尔文循环的一些酶(包括 Rubisco 小亚基)的 mRNA 水平下降(Jones 等, 1996)。而这些叶片内的几种糖酵解酶的活性大大增加,这也是通过调控酶基因表达来实现的(Krapp 和 Stitt, 1994)。

碳水化合物对基因表达的调节作用在调控“源”(叶子)和“库”(如果实)之间的供需关系上有重要作用,碳水化合物的这种调节作用在植物光合器官适应大气中 CO₂ 浓度的增加也起着同样重要作用(Krapp 等, 1993)。

表 2-4 浸在 3—马来酸、磷酸缓冲液和甘露糖缓冲液中的棉花、黄瓜叶片的 CO₂ 同化速率和 ¹⁴C 在可溶性糖(溶于酒精)和淀粉(溶于 HClO₄)中的积累(占总量的百分数)

	对照			环割		
	CO ₂ 固定量	溶于酒精	溶于 HClO ₄	CO ₂ 固定量	溶于酒精	溶于 HClO ₄
棉花						
3—马来酸缓冲液	19	83	17	12	76	24
磷酸缓冲液	18	87	13	10	83	17
甘露糖缓冲液	12	54	46	10	76	24
黄瓜						
3—马来酸缓冲液	13	76	24	6	40	60
磷酸缓冲液	9	82	18	5	76	24
甘露糖缓冲液	9	55	45	4	40	60

来源: Plaut 等, 1987.

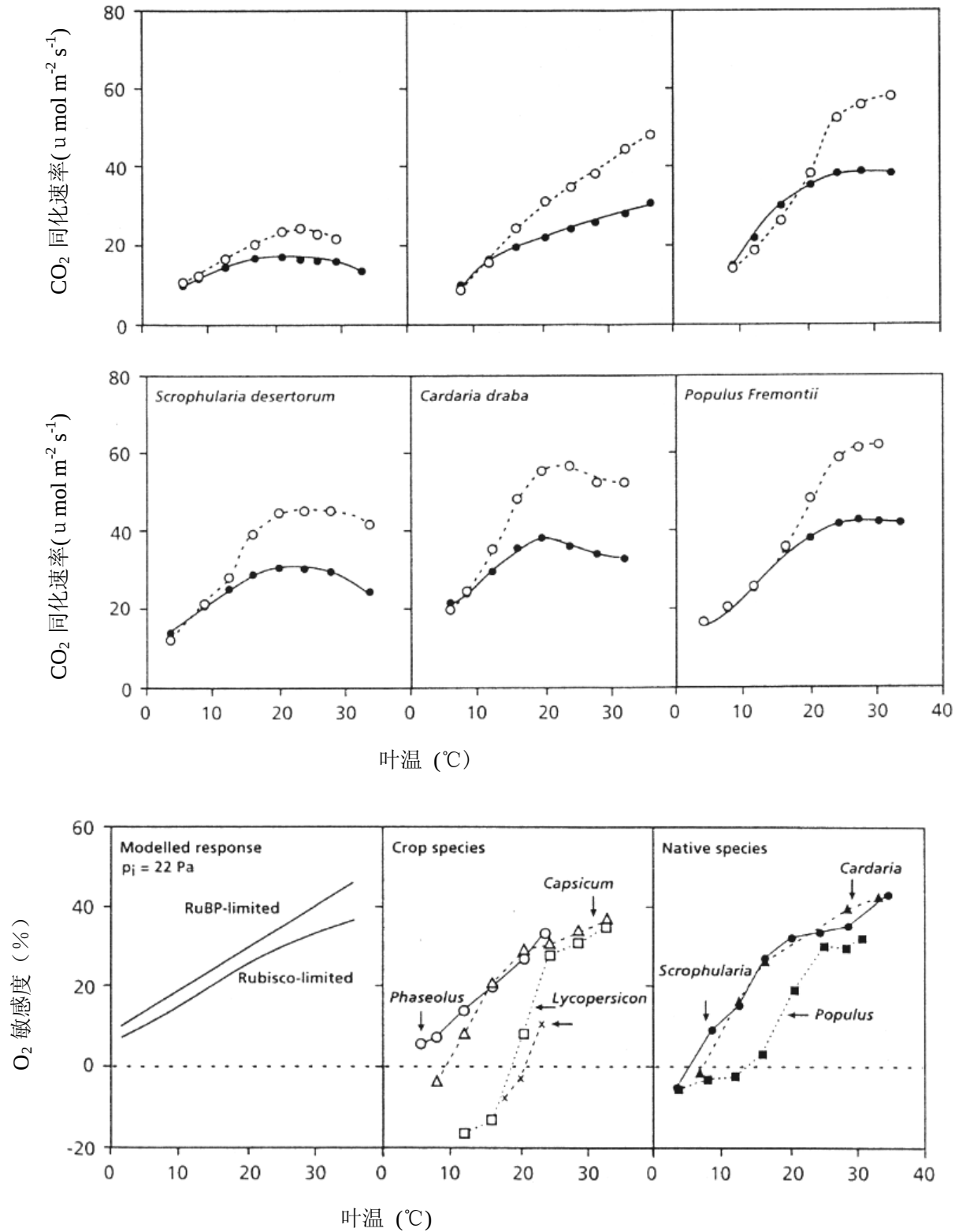


图 2-25 温度对某些物种 18 kPa O₂ (实心符号) 与 3 kPa O₂ (空心符号) 条件下光合作用的 CO₂ 同化速率 (上图、中图) 及 O₂ 敏感度 (下图) 的影响。左下图的模式反应中, CO₂ 同化速率缺少反馈抑制下, O₂ 敏感度提高。中、右下图显示在低温条件下, 番茄和杨树存在明显的反馈抑制作用, 而豆类、辣椒、*Scrophularia* 和 *Cardaria* 的反馈抑制作用不明显。所有植物长在野外 (Sage 和 Sharkey, 1987)。

4.4 通过库—源关系调节的生态作用

许多生态过程通过改变植物对碳水化合物的需求来影响植物的光合作用。一般来说,使植物对碳水化合物的需求增加的因子均能提高植物的光合作用速率,而导致对碳水化合物的需求降低的因子则使植物光合作用速率下降。

植物的落叶过程一般会引起植物光合作用下降,因为叶片的减少使植物减少了光合面积,但是植物落叶同时会使剩余叶片的光合作用速率增加。通过以下的几种机制,使植物丧失的光合作用速率得到了一定的补偿:植物“库”对碳水化合物的需求增加会使剩余叶片中的 A_{max} 增加,而植株叶片的减少使透过冠层的光量增加,同时由于剩余叶片得到的养分和水分增加,减少了环境对光合作用的限制,从而提高了光合作用速率。并且光照和水分供应的增加,也使植物提高了在遮荫或干燥情况下的光合作用速率。

5 水分供应对光合作用的影响

叶片进行光合作用时,气孔的开放会引起叶片水分散失,如果从根部供应的水分不足以补偿损失的水分,则导致叶片的相对含水量(RWC)降低。

这一节的主要内容是水分供应对光合作用产生的影响,并论述有关植物对水分缺乏的遗传和表型适应性的内容。

5.1 气孔开度的调节

气孔开度的调节使光合作用受到通过气孔的 CO_2 扩散作用及光合电子传递的双向限制。较高的叶片气孔导度和较高的细胞间 CO_2 分压(P_i)对提高 CO_2 同化率的影响不大,但能显著地增加叶片的蒸腾作用,这是因为蒸腾作用与气孔导度(g_s)呈线性正相关(图 2-26)。在较低的气孔导度情况下,叶片水分的散失随着 g_s 降低而呈线性下降,这是由于叶片与大气之间的水气压差(VPD)保持不变的原因。同时由于植物对 CO_2 的需求量不变,引起细胞间隙 CO_2 分压(P_i)下降, P_i 与大气 CO_2 分压(P_a)的差值增加。这样大气与叶肉细胞间的 CO_2 浓度梯度增大,对气孔导度的下降产生了反作用。由于胞间 CO_2 分压下降引起的光合作用下降不及引起蒸腾作用下降的程度大,导致植物水分利用效率(WUE, 消耗一分子水所吸收的同化碳)也随着气孔导度的下降而下降。同时,植物光合功能的下降会引起光合氮利用效率(PNUE, 每单位叶氮所吸收的同化碳)下降,因此必须通过羧化反应与电子传递的双向控制来协调水分利用率和光合利用率之间的关系。

在水分胁迫下,植物通过降低气孔开度来增加 WUE,气孔开度的减小同时引起了 PNUE 的降低,但在 N 的供应受到限制的情况下,气孔会进一步开放,引起 PNUE 的增加,而使 WUE 下降(表 2-5)。

表 2-5 干燥炎热的加利福尼亚夏季正午向日葵叶片在田间的水分利用效率(WUE, A/g_s)和光合氮利用效率(PNUE, A/N_{LA})

	N_{LA} $mmol^{-2}$	A $mmol^{-2}s^{-1}$	g_s $molm^{-2}s^{-1}$	P_i Pa	WUE $mmolmol^{-1}$	PNUE $\mu mol^{-2}s^{-1}$
高N+W	190	37	1.2	24	31	195
低W	180	25	0.4	20	63	139
低N	130	27	1	26	27	208

来源: Fredeen 等, 1991。

高 N+W: 植株灌溉和施肥; 低 W: 只施肥不灌溉; 低 N: 只灌溉不施肥。

由于呼吸作用与 g_s 接近线性关系, 因此 A/g_s 作为 WUE 的估计值。

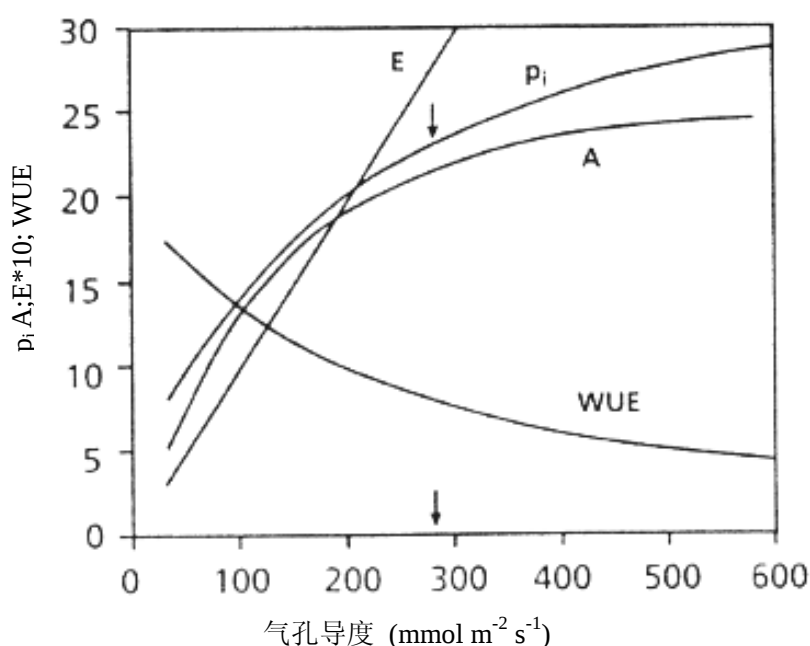


图 2-26 气孔导度 (gs) 对蒸腾速率 (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 CO_2 同化速率 (A , $\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 分压 (P_i , Pa) 与光合作用水分利用效率 [WUE , $\text{mmol CO}_2 (\text{mol H}_2\text{O})^{-1}$] 的影响。测定在常温 25°C 叶温、无界面阻力情况下进行。箭头表示羧化作用与电子传递的共同抑制时的气孔导度。

当植株受到水分胁迫时，气孔关闭，这种反应首先受脱落酸 (ABA) 调控，当土壤较干燥时，根系产生植物激素 ABA，并输送到叶片。其次，叶片膨压势的降低也会影响气孔开度，这种反应或许受叶片产生的 ABA 的影响。VPD (水气压差) 的增加会引起气孔导度的下降，例如，把叶片的表皮剥下后浮在水面上，当遇到较干燥的空气时，气孔也将关闭。这些调控机制表明，在许多情况下，蒸腾作用在一定 VPD 范围内保持恒定，而叶水势在一定土壤水势范围内也保持恒定。因此，在植物将要处于水分胁迫 (前馈效应) 或处于水分胁迫的初始阶段 (反馈效应)，水分的散失都会受到抑制。在环境比较干燥时，这二种调控机制的作用结果通常使气孔在正午关闭而引起光合作用下降。

长期以来整片叶片上的气孔开闭情况被认为是一致的，然而对受干旱的植物叶片喂饲 $^{14}\text{CO}_2$ 的结果表明， $^{14}\text{CO}_2$ 的固定并不均匀，这说明某些气孔是完全关闭的 (这些气孔周围测不到放射性物质)，而有些气孔几乎没有发生变化 (放射性标记固定在气孔的周围)。如果气孔发生了部分关闭，那么对 P_i 的测定就不能按照第 2.2.2. 节所提出的方法了，起先关于 P_i 值是恒定的，只受光合作用控制而不是以其它方式控制的结论也就不再适用了。

那些在正午的气孔导度下降的植株其叶片或许只是一部分气孔关闭，而另外一些保持开放。这种气孔的不统一性反应可能只发生在植物受到快速干旱的时候，但是，如果干旱发生比较缓慢，气孔的反应可能会更加一致。气孔的部分关闭也会在适应黑暗条件的植物被移到强光下时发生。

5.2 水分胁迫对 A-Pi 曲线的影响

水分胁迫会影响到光合作用的供应和需求两方面功能 (图 2-27)。气孔导度的下降会导致光合作用的供应功能随着干旱程度的加重而下降，而需求功能的主要变化是最大 CO_2 同

化率 (A_{max}) 下降, 光合作用在水分胁迫下作出这种“下调”反应的机制还没有被完全了解。强光照和高温通常伴随干旱, 并且还可能存在光抑制现象。同样, 由于干旱对植物生长的抑制比对光合作用的抑制程度更强, 因此, 反馈抑制在这里可能起了一个重要作用。水分胁迫下 A_{max} 的下调引起的净效应, 则使胞间 CO_2 分压比预期的 (即把气孔关闭作为干旱条件下植物同化作用下降的唯一因素时) 要高。 A_{max} 的下降使光合作用在 A-Pi 曲线的 RuBP 限制区和 CO_2 限制区的交点附近保持正常状态。经过干旱锻炼的植物在干旱情况下, 光合作用的光反应和暗反应效应均有很大提高, 而在适宜条件下的光合作用能力却下降。干旱条件下植物 A_{max} 的下降伴随着光合作用过程中所有生化化合物含量下降。

那些遗传学上耐干旱的植物种和品种的光合作用变化与前面所提到的经过干旱驯化的植物种和品种相似。耐旱小麦品种的气孔导度和 P_i 都比耐旱性差的品种低。另外, 沙漠灌木的气孔导度和光合作用比那些较不耐旱的植物低, 而且对水分胁迫的反应也较小, 这主要是因为这些沙漠灌木具有渗透调节能力。

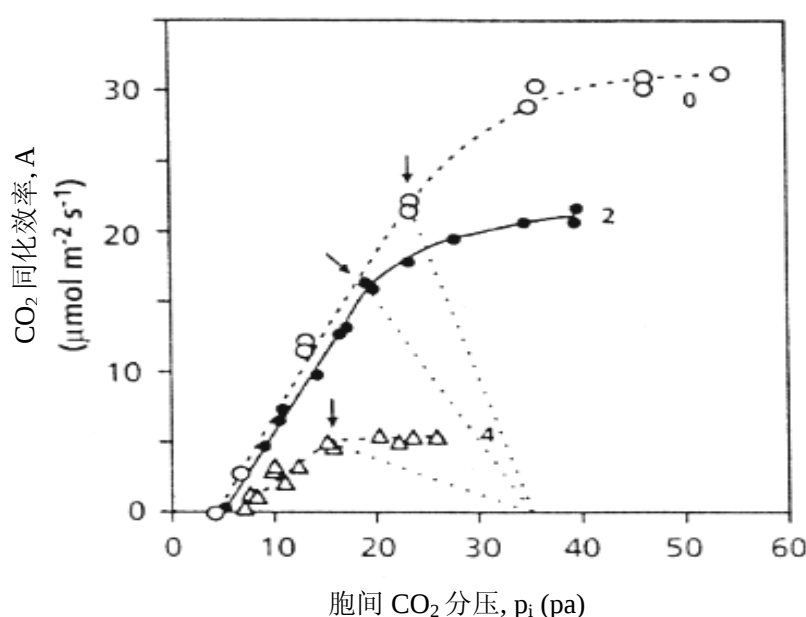


图 2-27 豆类叶片光合效率 (A) 与胞间 CO_2 分压 (P_i) 的关系。植株生长在营养钵中、干旱处理 2 与 4 天 (见图中)。箭头表示外界 CO_2 分压 (P_i) (Von Caemmerer 和 Farquhar, 1984)。

5.3 与水分利用效率有关的碳同位素鉴别

当组织中的碳同位素被同化时, 可以通过测定组织中的碳同位素的含量来测定水分利用效率 ($WUE=A/E$)。空气中含有 -8‰ $\delta^{13}C$, 在 C_3 光合循环中能鉴别 $\delta^{13}C$ 的主要两个步骤为扩散作用 (4.4‰) 和羧化作用 (30‰ , 包括 CO_2 的溶解作用)。当叶片光合作用严重受阻时, 如果气孔几乎关闭了, 扩散作用成为唯一限制光合速率的因子, 那么, 叶片中 $\delta^{13}C$ 含量约为 -12‰ ($=-8\text{‰}-4.4\text{‰}$); 如果羧化反应是限制光合速率的唯一因子, 那么可以认为叶片 $\delta^{13}C$ 含量为 -38‰ ($=-8\text{‰}-30\text{‰}$); C_3 植物中 $\delta^{13}C$ 的范围一般为 -25‰ ~ -29‰ 。这表明, 扩散作用和羧化作用对 $\delta^{13}C$ 含量具有双向控制, 但是根据不同的植物种类和不同环境条件下 CO_2 同化率和气孔导度不同而使 $\delta^{13}C$ 含量有区别。 CO_2 同化率和气孔导度又同时决定了 P_i/P_a 值, 叶片与空气之间的 $\delta^{13}C$ 的差定义为:

$$\Delta = [4.4 + 22.6(P_i/P_a)] \times 10^{-3}, \text{ 或}$$

$$\delta^{13}C_{air} - \delta^{13}C_{leaf} = 4.4 + 22.6(P_i/P_a) \quad (8)$$

这表明, 高 P_i/P_a (由于高气孔导度或低 CO_2 同化率) 导致 Δ 比较大 ($\delta^{13}C$ 负值大), 可以据此来估计植物的综合 WUE, WUE 的计算公式如下:

$$WUE = A/E = g_c (P_a - P_i) / g_w (e_i - e_a) = P_a (1 - P_i/P_a) / 1.6 (e_i - e_a) \quad (9)$$

假定 $g_c/g_w = 1.6$ (水蒸汽和 CO_2 在空气中的扩散克分子率), 从方程 (9) 可知, 在气孔导度相对于 CO_2 在叶肉细胞中的同化能力来说比较低的情况下, P_i 和 P_i/P_a 较小, 方程 (9) 的右边大致等于 $P_a/1.6(e_i - e_a)$, 并且扩散作用是决定碳同位素分离的主要因素, 其值接近 1.0044; 另一方面, 如果气孔导度比较大, 那么 WUE 较小, P_i 约等于 P_a , 方程 (9) 右式约等于 1.027, 此时碳同位素的分离主要是因为 Rubisco 的生物化学鉴别。

通过以上分析可知, WUE 与碳同位素鉴别相关性很强, 生长在干燥条件下的小麦比生长在水分条件良好的 WUE 高, 而 $\delta^{13}C$ 较低 (图 2-28)。此外, 那些最适宜生长在干旱条件下的基因型 (WUE 最大) 的 $\delta^{13}C$ 最低, 因此可以根据植株的同位素含量来选择适宜于干旱条件的基因型。在其它植物种类中 (如大麦和蕃茄) 也发现类似的 WUE 与 $\delta^{13}C$ 相关性。

5.4 引起 C_3 植物碳同位素含量变化的其它原因

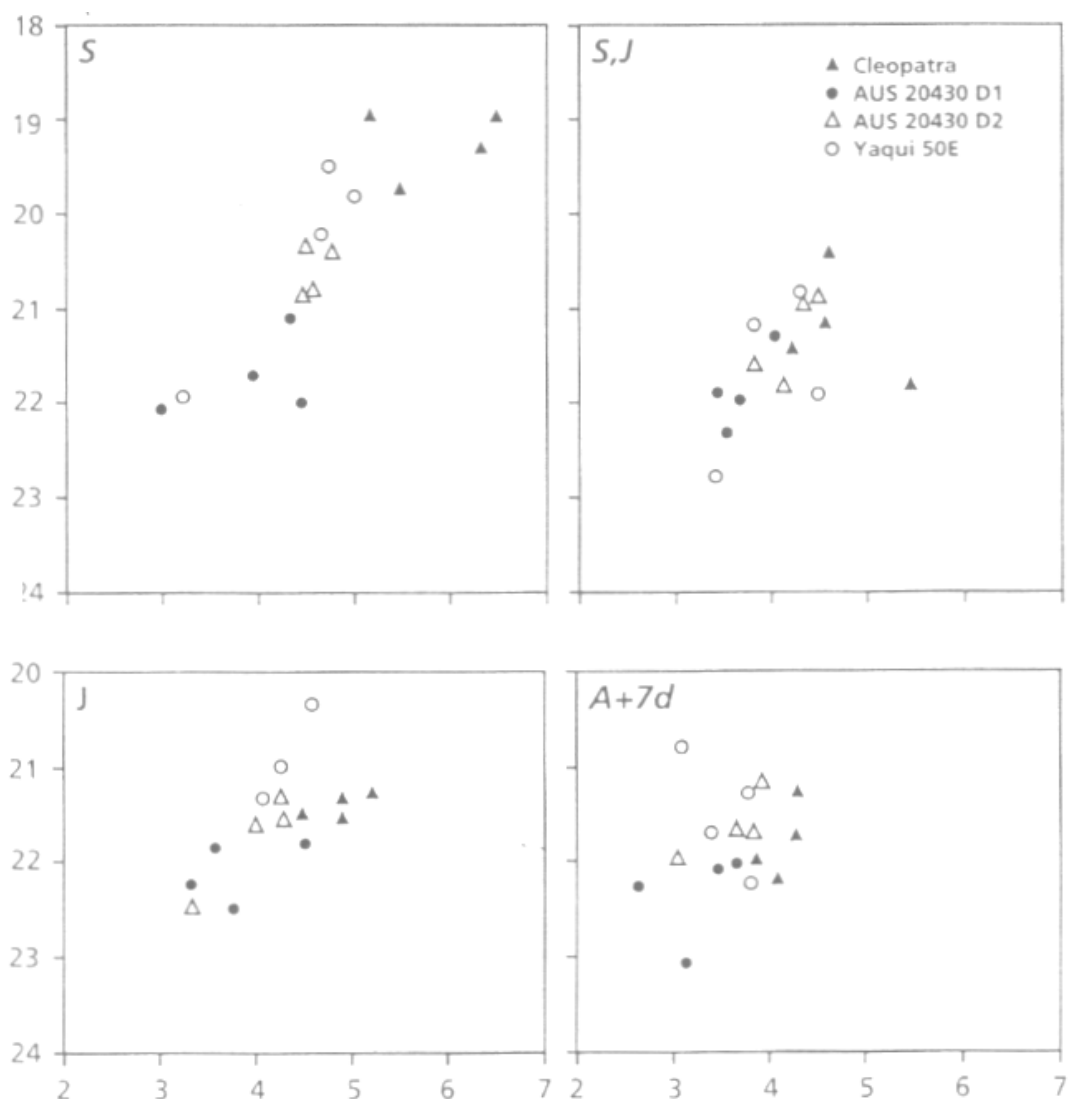
由于 WUE 与 $\delta^{13}C$ 的相关性较强, 可以根据同位素的含量来推断生长期平均 WUE。例如, 沙漠植物比湿地植物的 $\delta^{13}C$ 高 (负值较小), 并且在干旱季节或干旱年份所形成的组织中 $\delta^{13}C$ 比较高 (图 2-29), 这表明生长于干旱条件下的植物比湿润条件下 P_i 较低, 而 VPD 较高, 因此, 干旱条件下的植物的 WUE 不必如同位素成分所指示的那么高。另一方面, 其它一些因素可以在不改变 WUE 的情况下改变同位素成分, 如植物组织中的 $\delta^{13}C$ 随海拔的升高而增加, 这是因为从大气进入叶片 CO_2 和水蒸汽浓度具有海拔梯度。此外, 植物冠层的要比底部要高, 这是由于土壤呼吸产生 CO_2 中 ^{13}C 的衰变。叶片较多的植株可以富集 ^{13}C , 因为茂密的叶片限制了 CO_2 的散发, 但是较厚的叶层的内表面积与叶面积之间的比率较高, 因此, 厚叶层限止 CO_2 散发的现象不十分明显。

一年生植物比多年生植物具有较强的 ^{13}C 鉴别能力, 草本植物的鉴别能力比禾本科类强, 并且还发现根部寄生植物的 ^{13}C 鉴别比周围任何物种都强。这种差异表明, 一年生植物和草本植物的气孔导度大而 WUE 较低, 寄生植物较低的 WUE 对获取养分很重要。

6 土壤养分供应对光合作用的影响

6.1 光合作用与氮的关系

由于叶片中超过半数的 N 用于组成光合机构, 因此 N 素的供应对光合作用的影响很大。A_{max} 随着叶片 N 浓度的增加呈线性上升趋势 (图 2-30)。由于土壤 N 素来源不同以及叶龄和物种的不同, 叶片中 N 素含量与存在形式有差异, 但是 A_{max} 和叶片 N 浓度的线性关系不受其影响。 C_4 植物的 A_{max} 和叶片 N 浓度的线性关系比 C_3 植物更显著, 而在不同的 C_3 植物种类之间本身也有差别。当不同叶龄的叶片作比较时, (如比较冠层不同部位的叶片), N 浓度较高的叶片每单位 N 的光饱和和光合速率 (最大光合作用时 N 的利用效率, PNU_Emax) 要大。这是由于 A_{max} 对 N 的关系直线不是与零点相交, 延长此直线使光作用为零时, 叶片 N 的浓度约为 $0.5 \text{ mmol N g}^{-1}$ 。但是, 当光合作用和叶片 N 浓度随土壤 N 素供应变化而发生改变时, A_{max} 对 N 的关系直线延伸到了原点。



水分利用效率 (g DM kg⁻¹ H₂O)

图 2-28 四个小麦品种（品种名称在右上角）种植在不同条件下的水分利用效率（WUE）比较。S，播种时灌水至田间持水量，以后不再灌水；S,J，拔节时灌水至田间持水量的一半，其他同上；J，灌水至田间持水量并维持至拔节期；A+7d，每周灌水至刚接近田间持水量，开花时灌水至田间持水量，开花后 7 天不再灌水（Farquhar 和 Richards, 1984）。

A_{max} 与 N 的强相关性并不是由于 N 对光合作用直接的限止，碳同位素的研究和 A-Pi 曲线都表明光合作用是受 CO₂ 的扩散作用和光合作用能力双向控制的。整个光合作用过程在 N 素限制的情况下出现下调现象，Rubisco、叶绿素和气孔导度都下降了，无论是高氮植物还是低氮植物其光合作用都处于扩散作用限制到生物化学限制的过渡点的附近。所有光合作用机构协调作用的净效应是 Pi/Pa 和 δ¹³C 表现出与叶片 N 素的非平衡定相关。

为什么光合作用与 N 素能保持持续的相关？而其它的一些养分（如 P 元素），尽管在光合作用中具有明显的调控作用，其与光合作用的关系不如 N 素。光合作用与叶 N 的密切相关性显示了光合机构组成成分中，N 素所占比率大于 P 元素，并且在自然生态系统中存在着广泛的 N 素限止性。此外，在一定范围的自然环境条件下，组织 N 和 P 浓度之间存在着较为密切的相关。在某些研究领域中，尤其在针叶树研究中(针叶树往往生长在含 P 较低的土壤中)，发现光合作用与组织 N 素的相关性极小，而与组织 P 素的相关性较强。低 P 条件

下光合作用速率的下降，或许是由生长缓慢和细胞质中 P_i 浓度较低或者是 Rubisco 和其它一些光合作用酶浓度较低所引起的反馈抑制的表现。

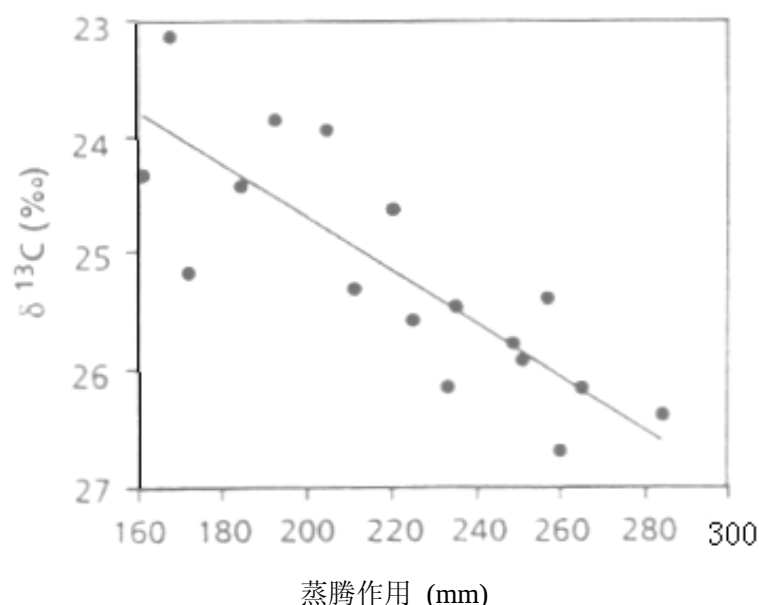


图 2-29 杉木 (*Pseudotsuga menziesii*) 针叶的碳同位素成分与不同水分供应的蒸腾作用的关系 (Livingston 和 Spittlehouse, 1993)。

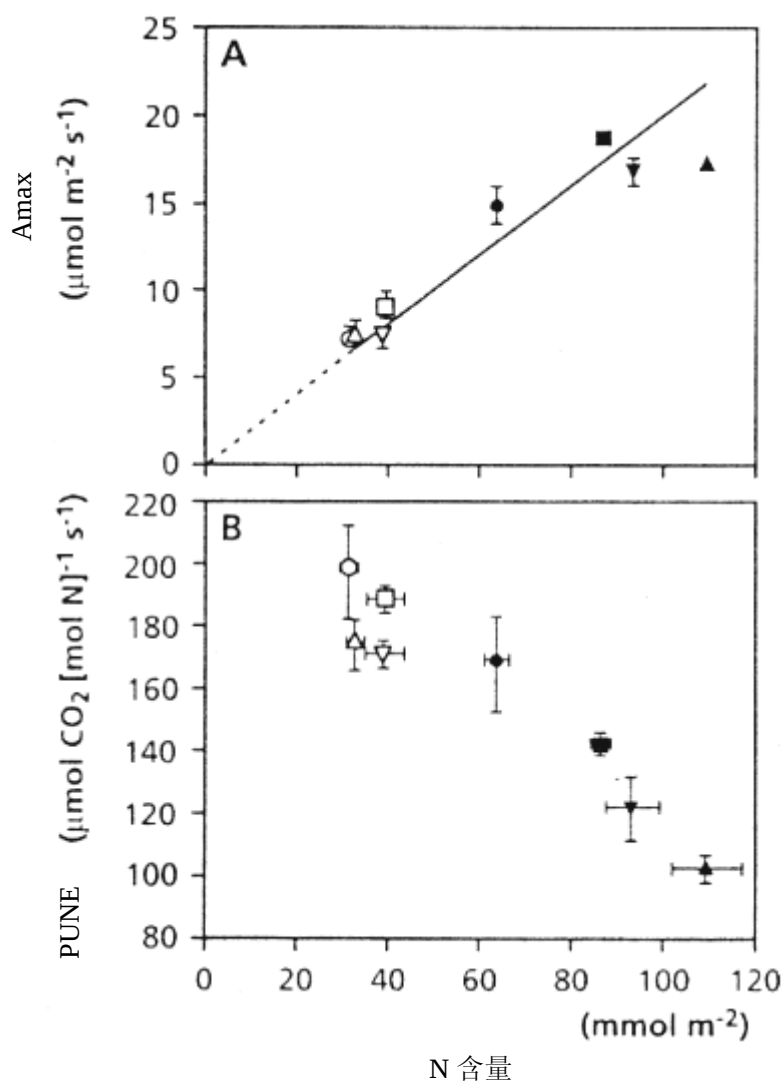
6.2 N、光和水对光合作用的交互作用

由于所有光合作用过程的协调反应,任何降低光合作用的环境胁迫均会引起扩散作用和生物化学合成的降低,因此,阳叶每单位叶面积的 N 素浓度显著比冠层底部的叶片高,在单一植物种类的群体冠层中,高光照环境条件下,含 N 量较高的嫩叶其 CO_2 同化速率也较高。但是在复合群体的各个冠层中,处于低层的植物群体的叶片氮含量较低,表现出根据获得光照情况调整光合作用的能力。此外,干旱环境下,植物的光合作用能力较低,这与在干旱环境条件下气孔导度较低有关。

6.3 光合作用、氮素营养和叶片寿命之间的关系

如在矿质营养、生长和分配那几章节中讨论的那样,植物对低含氮量和低土壤水分的适应是通过产生功能期较长的叶片。这种叶片较厚,叶片密度大,比叶面积 (SLA, 单位叶片质量的叶面积) 小,并且叶片氮浓度低。阔叶植物和针叶植物的叶片寿命与叶片含氮量或单位质量的光合作用速率之间呈显著的负相关 (图 2-31)。功能期较长叶片的 SLA 较低,这与其适应不良环境的结构特性有关。SLA 与叶片 N 浓度之间具有显著正相关,其斜率为 114 mmol Nm^{-2} , 变幅在 $70 \sim 290 \text{ mmol Nm}^{-2}$ 之间 (图 2-32A)。针叶植物单位叶面积含氮量很高 (210 mmol Nm^{-2}), 这可能是因为利用投影法计算这些植物的叶面积近似性较差的原因。在叶片较厚、单位质量叶片的氮浓度又低的情况下,功能期较长叶片的光合速率较低。叶片的氮含量与以叶面积为基础的光合速率之间相关性很弱 (而对于针叶植物则没有相关性), 这是由于这些植物的光合作用与氮含量的变化更多的是受质量变化影响,而很少受面积变化影响。由于最大 CO_2 同化率 (A_{max}) 与叶片氮含量的关系以及 g_s 与 A_{max} 的关系,最大气孔导度与叶片氮含量呈显著相关 (图 2-32B)。

综上所述，氮供应不足会导致决定光合能力的生化因子含量的下降和气孔导度下降，而 P_i/P_a 的变化相对较小，这与 CO_2 同化率受到水分或光照限制时的情况不同， CO_2 同化率受水分限制时， P_i/P_a 下降，而受光照限制时 P_i/P_a 上升。在很短时间内（几分钟）前馈作用和反馈作用就会调整气孔导度和光合作用酶的活性。在适应过程中，植物形态上的变化（主要为叶片厚度的变化）和光合能力的变化对植物光合作用产生了额外的影响。



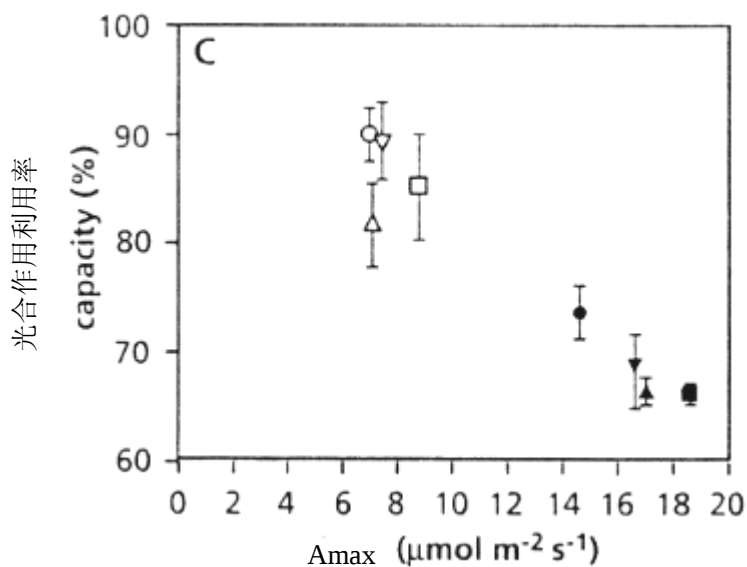


图 2-30 四个草本植物在高(实心符号)、低(空心符号)N 供应下, CO_2 同化光饱和率($A_{\max}$) (A)、光合作用 N 利用效率 (PNUE) (在生长照射期间测定, B)、生长照射期间的光合作用利用率 (C) (Pons 等, 1994)。

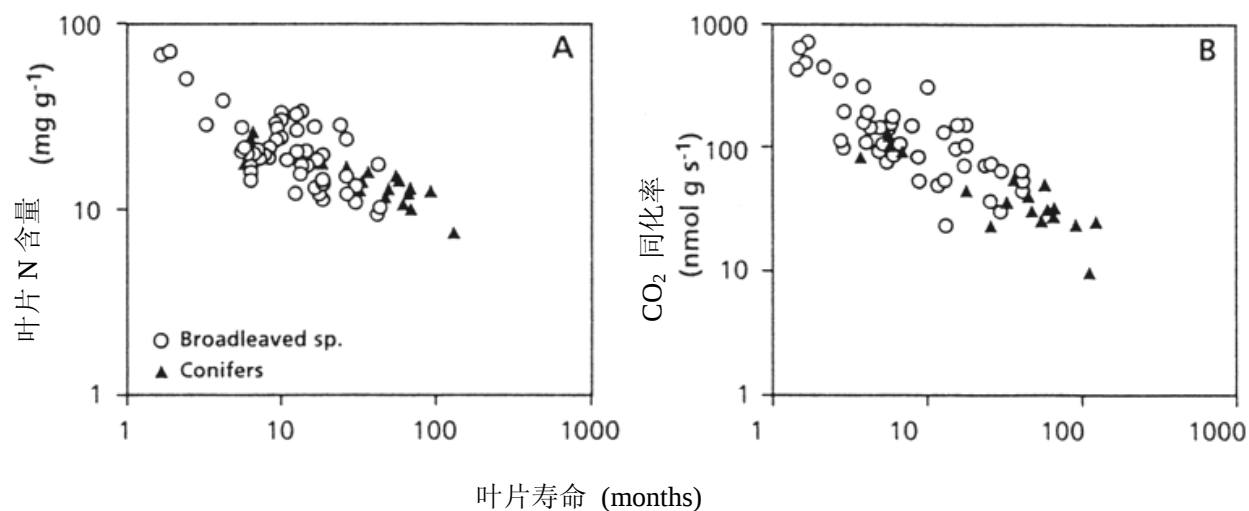


图 2-31 阔叶与针叶树木的叶片 N 含量 (A)、最大 CO_2 同化率 (B) 与叶片寿命的关系 (Reich 等, 1995)。

7 光合作用和叶片温度

温度对酶促反应和发生在细胞膜上的生理生化反应有很大影响, 因此, 温度能影响光合作用。由于植物适应不同的温度条件以及植物之间在各个生理反应过程中的活化能不同, 其光合作用也相应地有所区别。本节将根据植物基本生化与生物物理过程和细胞反应过程来阐述温度对光合作用的影响。

不同植物在极限温度下的不同表现与其在这些温度条件下的植物的光合作用能力有关。这能同时反应出植物为适应“库”的需要而作出的光合作用调整和植物在适应过程中光合机

构的改变。

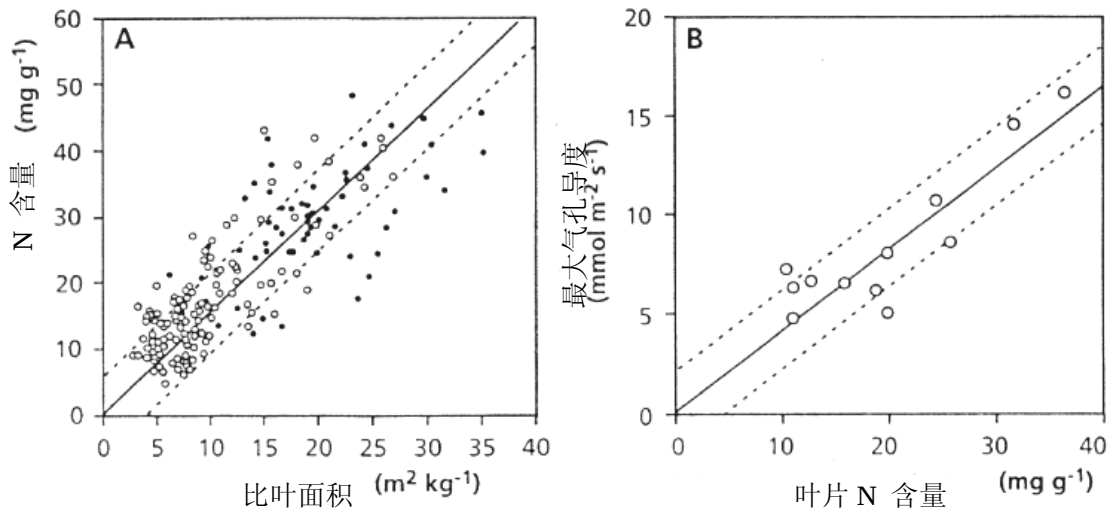


图 2-32 草本 (●) 与木本 (○) 植物的叶片 N 含量与比叶面积的关系 (A)、陆生植物的最大气孔导度与叶片含 N 量的关系 (B)。实线是经过原始数据的最佳回归线, 虚线为 95% 可信度的回归线 (Schulze 等, 1994)。

7.1 高温对光合作用的影响

许多植物的光合作用最适温度与它们的正常生长温度相近。低于最适温度, 酶促反应速率 (主要是一些与暗反应有关的反应) 就会受到影响。而在高温下, 由于 CO_2 溶解度比 O_2 的溶解度小, 因而导致 Rubisco 的加氧反应大于其羧化反应。此外, 高温导致 C_3 植物的 Rubisco 的动态特性 (如 CO_2 和 O_2 的 K_m 值) 发生变化, 这些影响共同导致高温下植物净光合作用的下降 (图 2-33)。

植物对高温的适应性主要是提高了植物净光合作用的最适温度。当沿海和沙漠的 *Atriplex lentiformis* 群体经过高温驯化后, 它们的最适光合作用温度有了显著提高 (图 2-34、图 2-35)。由于沿海植物细胞膜的流动性随着温度升高而大大增加, 阻碍了一些与膜有关的反应, 因此导致高温下光合作用速率和生长速率的下降。夹竹桃的高温适应性与膜脂的饱和程度上升有关, 而饱和脂肪酸的增加降低了膜的流动性。适应高温环境的植物其光合作用的最适温度通常与使酶失活的温度非常接近。

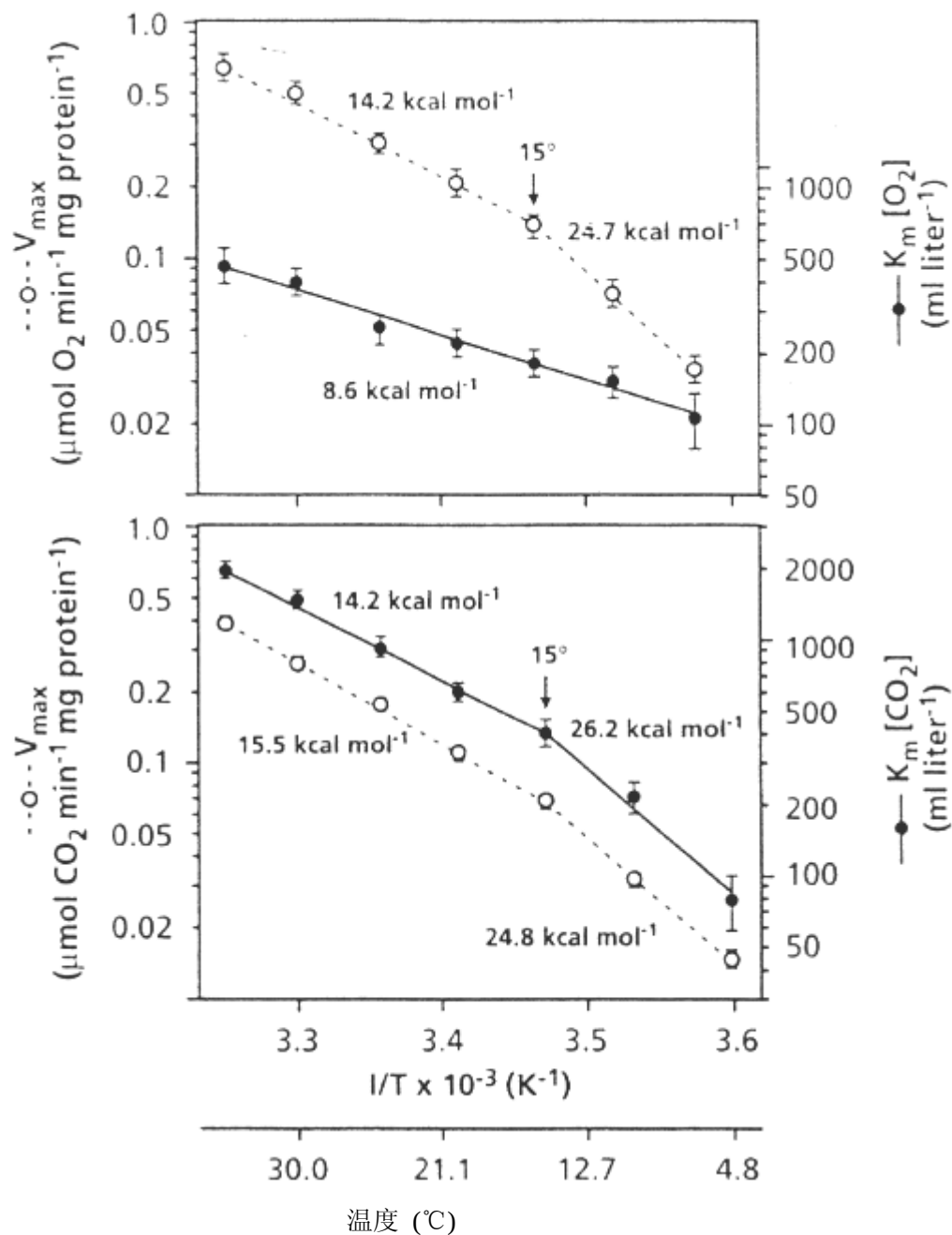


图 2-33 Rubisco 的加氧（上图）和羧化（下图）反应的 V_{max} 、 K_m 与温度的关系。 V_{max} 分别为 CO_2 和 O_2 饱和浓度下的羧化率或加氧率， K_m 是羧化反应和加氧反应分别为 $1/2V_{max}$ 的 CO_2 和 O_2 浓度（Berry 和 Raison, 1981）。

7.2 低温对光合作用的影响

许多热带和亚热带植物在温度降至 $10\sim 20^{\circ}C$ 时就出现生长缓慢，甚至使植株受到损伤，这种对植株的损伤称为冷害。与冷害不同，冻害只发生在 $0^{\circ}C$ 以下。部分冷害与光合作用结构受损有关，冷害产生的影响包括以下三个方面：

- 1) 膜流动性下降；
- 2) 影响了与膜相联系的酶和反应的活性，如光合电子传递过程；
- 3) 使一些冷敏感性的酶丧失活性。

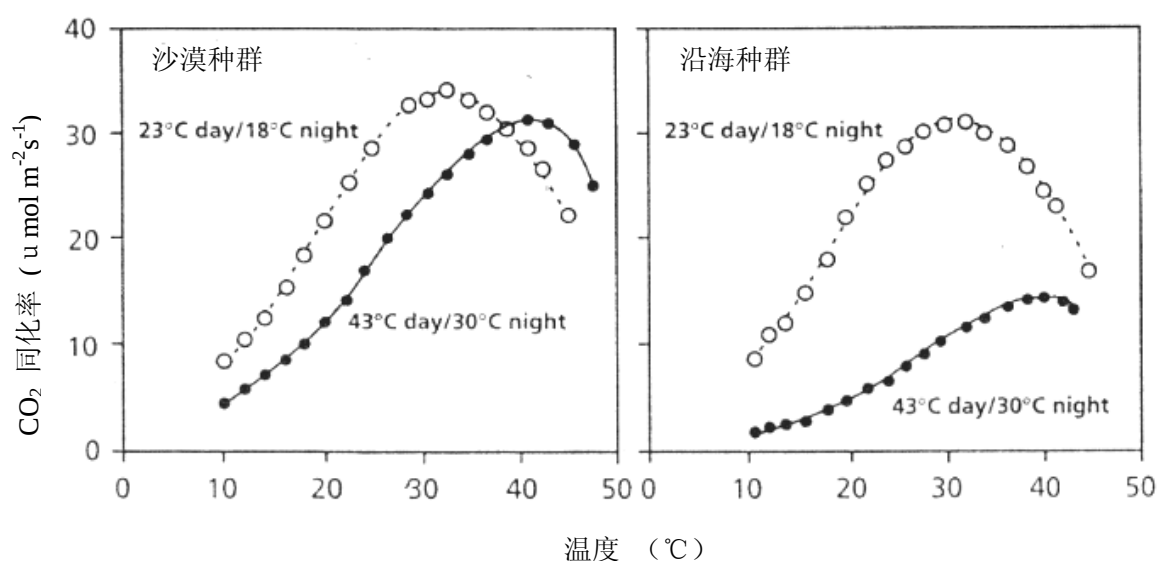


图 2-34 C_4 物种 *Atriplex lentiformis* 两个种群的光合作用与温度的反应（引自 Berry 和 Raison, 1981）。

抗冷性大致包括降低膜脂肪酸的饱和程度，以增加膜的流动性，并补偿低温对膜流动性的影响。冷害通常导致光抑制和光氧化，因为温度对光合生物物理反应（质子的捕获和激发能的传递）的影响远远不及对生化反应的影响（包括电子传递和卡尔文循环的活性等）。

叶绿素在低温下还能继续吸收光能，但是电子传递速率较低（通常不能传递到正常的受体）。低温引起光抑制现象或许是植物的一种适应性，因为这样能够避免受到进一步的伤害。如果缺少这种机制，电子会以非专一性的方式传递给其它受体，这样就会导致叶绿素褪色（光氧化作用），雪松的苗经过低温炼苗后，叶绿素含量出现一定程度的降低，而类胡萝卜素含量上升的现象，从而使幼苗叶片呈红棕色。叶绿素荧光下降可以证明（ F_v/F_m 比率），植物处在低温状态下光合作用能力和光合作用的量子效率下降，而类胡萝卜素含量的上升防止了光合氧化对植物的破坏作用。把苗转移到常温下（去除耐寒锻炼）几天之内类胡萝卜素就会消失。

玉米中 C_4 途径的一个关键酶丙酮酸磷酸双激酶在低温下容易失活，从而引起叶片光合作用能力下降，大部分 C_4 植物对冻害较敏感。虽然保护性化合物（“亲和性”化合物）能够阻止丙酮酸磷酸双激酶失活，但其是否在完整 C_4 植物中具有重要作用还有待于进一步研究。

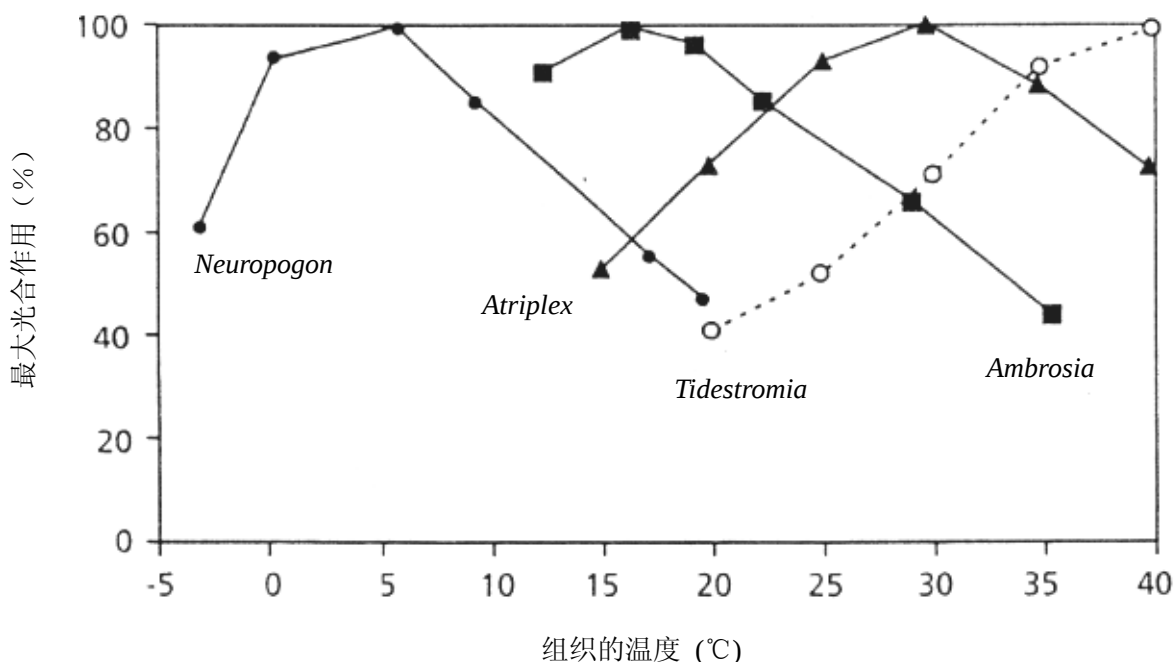


图 2-35 不同温度变幅的植物其光合作用的变化反应。植物物种分别为 *Neuropogon acromelanus* (南极地区的地衣), *Ambrosia chamissionis* (喜凉海岸沙丘植物), *Atriplex hymenelytra* (常绿沙漠灌木) 和 *Tidestromia oblongifolia* (夏季生长的沙漠多年生植物) (Mooney, 1986)。

严寒地区和高山地区的植物田间测得的最大光合速率与温带地区植物的相似,但是植物达到最大光合作用速率的温度通常要比温带地区低 10~15°C (图 35)。严寒地区和高山地区的植物其 Rubisco 浓度较高是由于低温下达到高光合作用速率的原因,而这归结于高山地区和严寒地区的土壤中虽然含氮量较低,但是植物组织中的氮含量较高。尽管高山和严寒地区植物的最适温度比温带地区植物低 10~30°C,但是其田间平均的夏季叶温仍然高出 5~10°C。

8 大气污染对光合作用的影响

许多污染物对植物光合作用有不良影响,从而阻碍植物生长,如 SO₂、臭氧等污染物通过植物叶片气孔直接破坏叶片光合细胞。所有能增加气孔导度的因子(如高水分供应,高光强度,高 N 供应)都会促进污染物进入植物体内,从而影响光合作用。SO₂ 不仅影响植物光合能力,同时还增加植物暗呼吸速率,因此对 CO₂ 净同化率产生不利影响。虽然 SO₂ 能使气孔导度变小,但这不是 SO₂ 影响光合作用的原因,因为此时的 Pi/Pa 没有受到影响。暗呼吸的增加与植物本身为修复 SO₂ 对植物体产生的破坏有关(表 2-6)。

SO₂ 对蚕豆的生长发育和产量的主要影响在于 SO₂ 损伤了叶片,使叶片坏死和脱离,而不是直接对气体交换(即光合作用和呼吸作用)而造成的影响。

表 2-6 SO₂ (400 μg/m³) 2 小时处理对蚕豆的光饱和和 CO₂ 同化效率、羧化效率、量子效率 (Φ, p_i 为饱和状态)、p_i/p_a、暗呼吸速率 (R_d) 以及 CO₂ 补偿点 (Γ) 的影响

	施用SO ₂ 前	施用SO ₂ 后
A _{Max} μmol ⁻² s ⁻¹	16.5	14
Φ, mol (CO ₂) mol ⁻¹ (光子)	0.07	0.07

羧化作用效率 (mm s^{-1})	2.1	1.5
p_i/p_a	0.7	0.7
$R_d \mu \text{mol}^{-2}\text{s}^{-1}$	0.9	1.1
$\Gamma (p_a)$	4.1	5.3

来源: Kropf, 1989。

9 C₄植物

9.1 引言

前面主要介绍了 C₃ 植物的光合作用特征, 另外还有一类植物称为 C₄ 植物, 其与 C₃ 植物的光合作用特性有较大差别, C₄ 植物最先由 Hatch 和 Slack 于 1966 年发现, 其包括分类学上不同的植物群体, 而树木类植物中很少发现有 C₄ 植物的一般特征(表 2-7)。虽然人们发现 C₄ 植物与其它植物在解剖学上的区别已有一个多世纪, 但是其生化生理特性在近几十年才有所阐明。

表 2-7 C₄ 植物所分布的科及同时具有 C₄ 和 C₃ 植物的属

科 名	同时包含 C ₄ 和 C ₃ 植物的属
双子叶植物	
爵床科	
番杏科	
苋科	虾钳菜属
菊科	
紫草科	天芥菜属
山柑科	
藜科	滨藜属 刺果藜属 碱蓬属
大戟科	天戟属
粟米草科	粟米草属
紫茉莉科	黄细心属
马齿苋科	
玄参科	
蒺藜科	美洲蒺藜属 霸王属
单子叶植物	
莎草科	沙草属 完草属
禾本科	黍属 毛颖草属

来源: Osmond 等, 1982。

没有一个 C₄ 植物的生理反应过程或解剖学特征与 C₃ 植物完全不同, 但是, 这些过程和特征都以与 C₃ 植物有较大区别的方式联系在一起。根据生物化学、生理学和解剖学的不同, 可把 C₄ 植物分成三个亚类, 其不同之处列于表 2-8。此外, 自然界中还存在一些 C₄ 和 C₃ 代谢的中间类型。

9.2 C₄ 植物的生物化学和解剖学特征

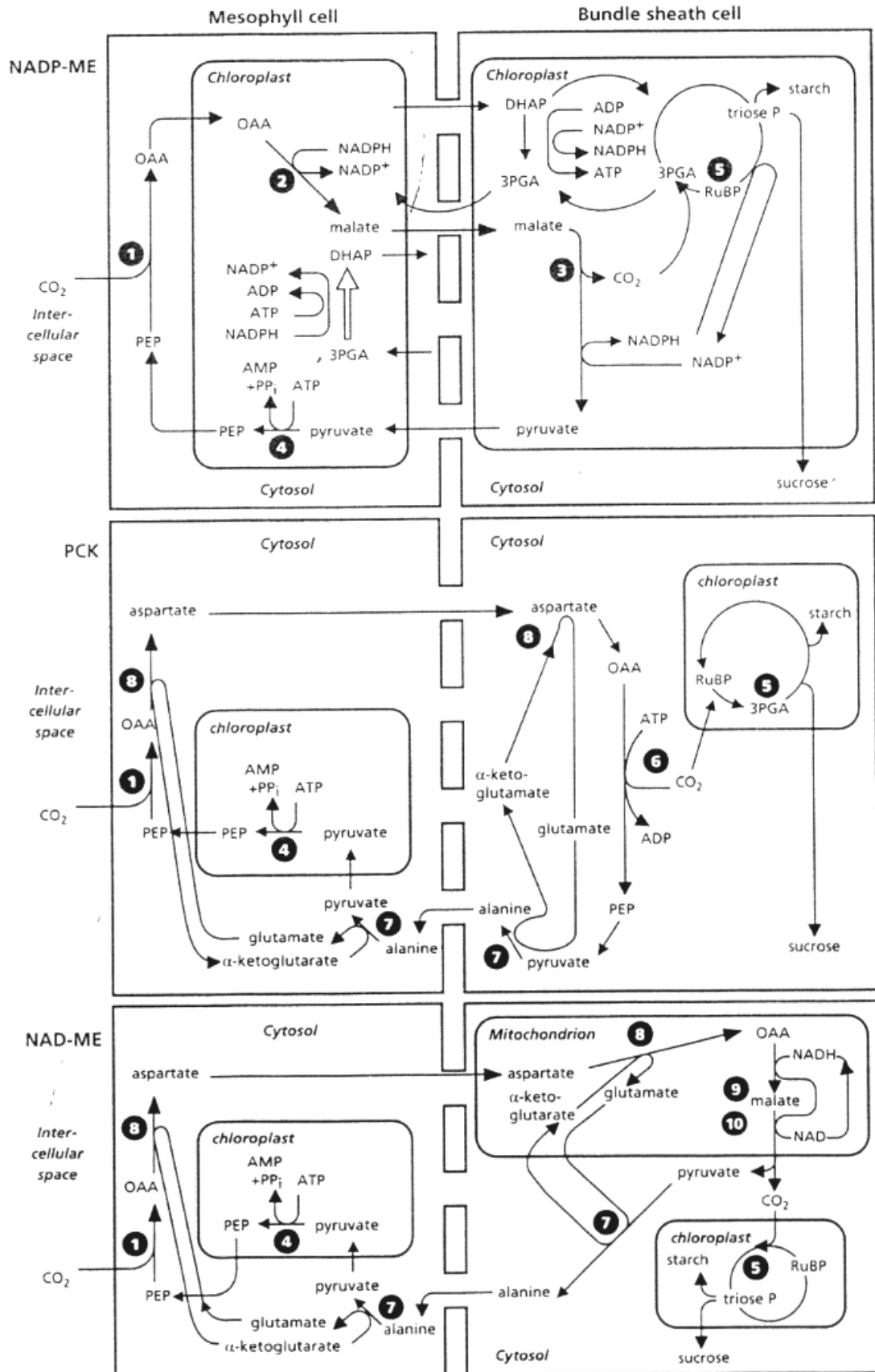
C₄ 植物的解剖学特征与 C₃ 植物有着明显不同，C₄ 植物都有特殊的“花环型”结构，即维管束周围有一层由厚壁细胞组成的维管束鞘（图 2-36）。这些厚壁的维管束鞘细胞富含木栓质，但这不是阻碍维管束鞘与叶肉细胞之间气体扩散的关键因子。在某些 C₄ 植物（NADP-ME 类型），其维管束鞘细胞中的叶绿体很大，其中主要是基质类囊体，这些类囊体几乎没有叠起，这表明光合系统 PS II 发育不良。维管束鞘细胞通过胞间连丝与相邻的薄壁叶肉细胞相连，两类细胞之间的空间较大。

表 2-8 C₄ 植物三个亚种之间的主要区别

BSC 内的主要羧化酶	脱羧反应发生的部位	主要物质的迁移		光合系统
		MC 到 BSC	BSC 到 MC	
NADP-苹果酸酶	叶绿体	苹果酸	丙酮酸酯	I
NAD-苹果酸酶	细胞质	天冬氨酸	丙氨酸	I 和 II
PEP-羧激酶	线粒体	天冬氨酸	PEP	I 和 II

BSC：维管束鞘细胞；MC：叶肉细胞。

CO₂ 首先在叶肉细胞中被同化，由 PEP-羧化酶（存在于细胞质中的一种光调节酶）催化反应。PEP-羧化酶以 PEP（磷酸烯醇式丙酮酸）和 HCO₃⁻ 为底物，而 HCO₃⁻ 由 CO₂ 水合形成，这个过程由碳酸酐酶所催化。PEP-羧化酶对 HCO₃⁻ 的高亲和力使 Pi 降至约 10Pa，这个 Pi 值不到 C₃ 植物的一半。PEP 在光照和丙酮酸磷酸双激酶催化下由 ATP 和丙酮酸产生，而丙酮酸磷酸双激酶是一种光调节酶，它存在于叶绿体中。PEP-羧化酶催化反应的产物是草酰乙酸，草酰乙酸或形成苹果酸，或与丙氨酸反应转变为天冬氨酸。反应过程中是形成苹果酸还是天冬氨酸或两者都有则取决于具体 C₄ 植物的亚类（表 2-8）。苹果酸（或天冬氨酸）通过胞间连丝进入维管束鞘细胞，并被脱羧生成 CO₂ 和丙酮酸（或丙氨酸），CO₂ 接着又在维管束鞘细胞的叶绿体中被 Rubisco 固定，随后与 C₃ 植物一样参与卡尔文循环。叶肉细胞中没有 Rubisco，没有完整的卡尔文循环，因而不积累淀粉。



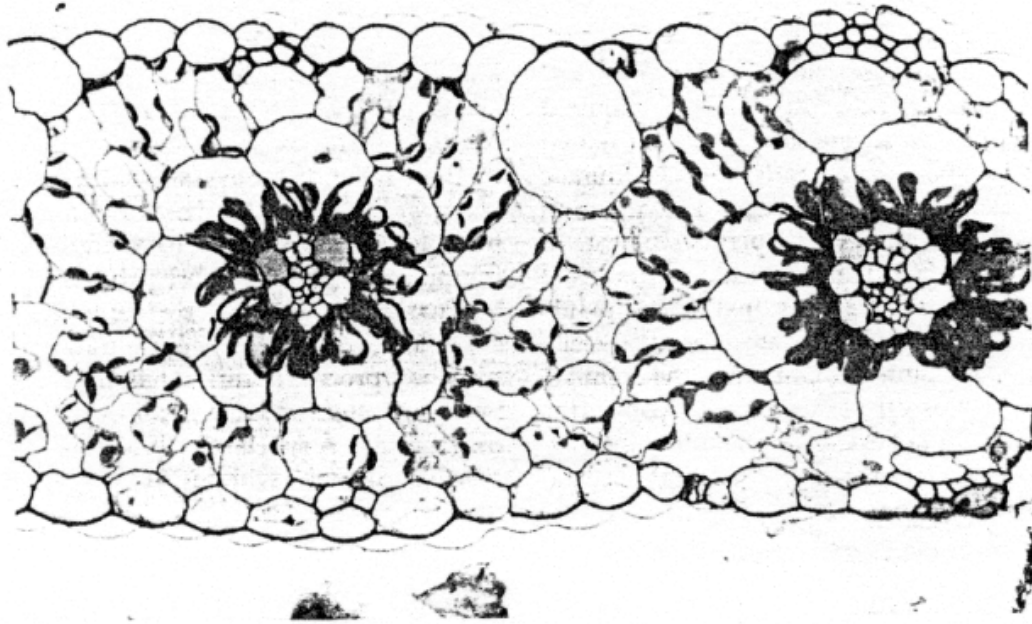


图 2-36 三个 C₄ 植物的光合作用代谢图框 (上图) 与单子叶 C₄ 植物 *Eleusine coracana* 叶片的横切图 (下图)。NADP-ME, NADP-苹果酸酶; PCK, PEP-羧激酶; NAD-ME, NAD-苹果酸酶。数字表示为酶: 即 1, PEP-羧化酶; 2, NADP-苹果酸脱氢酶; 3, NADP-苹果酸酶; 4, 丙酮酸磷酸双激酶; 5, Rubisco; 6, PEP-羧激酶; 7, 丙氨酸氨基转移酶; 8, 天冬氨酸氨基转移酶; 9, NAD-苹果酸脱氢酶; 10, NAD-苹果酸酶 (Lawlor, 1993; J.R. Evans, 澳大利亚国立大学生物科学学院)。

PEP-羧化酶催化下的 CO₂ 固定和随后的脱羧作用其发生的速度均较快, 因此, 维管束鞘内的 CO₂ 分压较高。如果外界的 CO₂ 分压是 35Pa, 那么维管束鞘叶绿体内的 Rubisco 位点的 CO₂ 分压可达 100~200Pa。而叶肉细胞间的 CO₂ 分压 P_i 仅为 10Pa, 由于叶肉细胞与维管束鞘细胞间 CO₂ 分压的梯度很大, 维管束细胞中的 CO₂ 不可避免要向叶肉细胞扩散, 不过扩散的 CO₂ 只占 20%。换言之, 由于 C₄ 植物具有在 Rubisco 位点上提高 CO₂ 分压的机制, 使 Rubisco 的加氧反应几乎完全被抑制了, 结果使 C₄ 植物的光呼吸速率降到最低值。

根据输送到维管束细胞中的 C₄ 化合物的脱羧反应的酶的不同可以把 C₄ 植物划分为三种类型: NADP—苹果酸酶 (NADP—ME) 类型、NAD—苹果酸酶 (NAD—ME) 类型和 PEP—羧激酶类型 (表 2-8, 图 2-36)。NAD—ME 类型植物在维管束鞘线粒体内脱羧产生苹果酸 (由输入细胞内的天冬氨酸转变而成), 其维管束鞘细胞内线粒体频率比 NADP—ME 类型的高许多倍。参与 C₄ 光合作用的线粒体酶的专性活性也大大提高, C₄ 植物的 NAD—ME 类型往往分布在最干旱地区, 其原因还有待于研究。

苹果酸的脱羧反应只能在 CO₂ 同化过程中发生, 反之亦然。对此的解释是苹果酸脱羧反应所需的 NADPH 由卡尔文循环在 CO₂ 同化时产生。一些较典型的 NADP—ME 类型 C₄ 植物 (如玉米和甘蔗), 光合同化 CO₂ 所需的 NADPH 来自 NADP—ME 的反应。由于 Rubisco 固定一分子 CO₂ 需要二分子 NADPH, 而 NADPH 不足以固定所有的 CO₂, 并且如果输入维管束鞘的是天冬氨酸或天冬氨酸与苹果酸的复合物, 则需更多的 NADPH。有人提出假说, 这些 NADPH 通过一个“梭”机制被输入维管束鞘, 这个“梭”包含 PGA 和二羟基丙酮磷酸 (DHAP)。部分在维管束鞘叶绿体内产生的 PGA 回到了叶肉细胞中, 并在此被还原而产生 DHAP, 随后 DHAP 再进入到维管束鞘细胞中。另一方面, 维管束鞘细胞所需的 NADPH 可能在水分子发生电子转移时产生, 这个反应需要依赖 PS II 系统。由于一些较典型的 C₄ 植

物其维管束鞘细胞叶绿体中缺乏基粒类囊体，维管束细胞的 PS II 系统发育不良，较差的 PS II 系统表明含 Rubisco 的细胞中氧气很少进入，这有利于羧化反应，而不利加氧反应。

C₄ 植物的加氧反应被大大抑制，从而提高了其量子效率。但是，在丙酮酸磷酸双激酶催化下形成一分子 PEP 需要二分子 ATP，因此，在光呼吸被抑制（2% O₂）的情况下，与 C₃ 植物相比，C₄ 植物的光合作用量子效率就较低（图 2-37）。总之，C₄ 植物的光合作用提高了维管束鞘细胞中 CO₂ 的浓度，有利于 Rubisco 的羧化反应。然而，这是以输送一个 CO₂ 到维管束鞘细胞需要花费二个额外 ATP 为代价完成的。

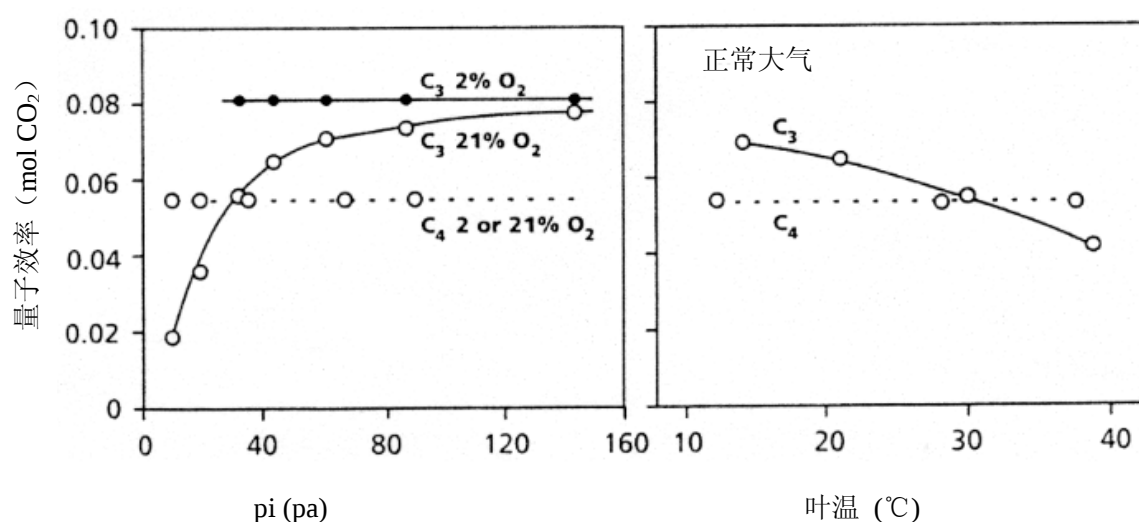


图 2-37 C₃ 和 C₄ 植物中温度(°C)与胞间 CO₂ 分压(Pi)对光合作用量子效率的影响(Bjorkman, 1981)。

9.3 C₄ 光合作用的生理学特征

C₄ 植物和 C₃ 植物在解剖学和生物化学上的不同导致两类植物的 A—Pi 曲线出现显著差别。第一，C₄ 植物的 CO₂ 补偿点仅为 0~0.5Pa CO₂，而 C₃ 植物为 4~5Pa CO₂；第二，C₄ 植物的 CO₂ 补偿点不受 O₂ 浓度的影响，而 C₃ 植物的 CO₂ 补偿点在 O₂ 浓度较低（即光呼吸被抑制情况下）的情况下表现较低。第三，叶肉细胞中的 CO₂ 分压 (Pi) 在大气 CO₂ 分压 (Pa) 35Pa 时，C₄ 植物的 Pi 仅为约 10Pa，而此时 C₃ 植物的 Pi 达到 25Pa。

C₄ 和 C₃ 植物的光-反应曲线特征也有一些明显的差别，在 30℃ 或更高的温度下，测得 C₄ 植物的光-反应曲线的斜率明显要陡得多。并且与 C₃ 植物相反，C₄ 植物光合作用与 O₂ 浓度无关，因此在相对较高的温度下，C₄ 植物光合作用的量子效率较高并且不受温度的影响。相反，由于 C₃ 植物 Rubisco 加氧功能的增强，其量子效率随着温度的升高而下降。

在正常 O₂ 浓度和 p_a 为 35Pa 时，如果温度较高那么 C₄ 植物的量子效率比 C₃ 植物高，因为 C₃ 植物需要进行光呼吸。但是如果温度较低，C₄ 植物的量子效率则比 C₃ 植物低，因为此时 C₄ 植物需要额外的 ATP 用于 PEP 再生。在低 O₂ 浓度（光呼吸完全被抑制）和 p_a 为 35Pa 时，C₃ 植物的量子效率一直都高于 C₄ 植物。C₄ 植物的光饱和点高于 C₃ 植物，因为 C₄ 植物 Rubisco 位点的 CO₂ 浓度较高。C₃ 植物的光-反应曲线比较平坦，因为 CO₂ 浓度是其净 CO₂ 同化率的限制因子，提高 Pi 能够使 C₃ 植物的光饱和点提高。

9.4 C₄ 植物的代谢产物在细胞间和细胞内的运输

两种类型细胞间的代谢物运输是通过胞间连丝的扩散作用完成的，除丙酮酸外，叶肉细

胞和维管束鞘细胞间的代谢物浓度梯度很高,使代谢物的扩散速率保证能维持光合作用的正常进行。然而,如果丙酮酸的浓度不够高,那么是什么原因导致丙酮酸能快速地从维管束鞘细胞中运输到叶肉细胞中去呢?

叶肉细胞的叶绿体中丙酮酸的吸收是一个需光过程,需要一个专门的需能载体。丙酮酸被叶绿体主动吸收后,叶肉细胞的细胞质中丙酮酸的浓度降到很低,因此,叶肉细胞质中丙酮酸浓度远远低于叶肉细胞内的平均丙酮酸浓度,这有利于维管束鞘细胞内的丙酮酸向叶肉细胞扩散。

在叶肉细胞的叶绿体中,丙酮酸被转化成 PEP 并输出到细胞质中用来与 Pi 交换,利用相同的运转器输出磷酸丙糖与 PGA 交换。这个运转器在叶肉细胞叶绿体中和维管束鞘叶绿体中的运转方向相反,因此在叶肉细胞叶绿体中,输入 PGA,输出磷酸丙糖,而在维管束鞘叶绿体中,输出 PGA,输入磷酸丙糖。

叶肉细胞的叶绿体膜上还有一种运转器用来运输双羧酸(如苹果酸、草酰乙酸、天冬氨酸和谷氨酸),运输这些双羧酸时可以进行双向交换。在吸收草酰乙酸时,由于要与其它双羧酸交换,并且其 K_i 值与 K_m 值的范围相同,容易与这些双羧酸发生竞争而被抑制。 K_i 值指抑制物(双羧酸)浓度,在这个浓度下,抑制物抑制运输的程度为最大抑制的一半; K_m 是底物(草酰乙酸)的浓度,在这个浓度下,运输速率为最大速率的一半。这样一个系统不允许草酰乙酸的快速输入。而另一个特殊的无需与其它双羧酸发生交换的草酰乙酸运输系统就能够使草酰乙酸快速地输入叶肉细胞叶绿体内。

9.5 C₄ 植物的光合氮利用效率、水分利用效率和耐高温性

C₄ 植物的维管束鞘细胞(即 Rubisco 反应位点)内的 CO₂ 分压很高,因此 C₃ 和 C₄ 植物具有不同的 Rubisco 动态特性。陆生 C₃ 植物的 Rubisco K_m 值(CO₂) 低于 C₄ 植物(表 2-9)。对于 C₄ 植物,在维管束鞘细胞内 CO₂ 分压较高的情况下,Rubisco 亲和 CO₂ 的 K_m 值很高(亲和力低),对光合作用没有不利影响,但是,C₃ 植物的 CO₂ K_m 值必须要低,因为在叶肉细胞中 Pi 远远达不到使 Rubisco 饱和的程度。

表 2-9 陆生和水生 C₄ 和 C₃ 植物 Rubisco 酶的 K_m 值

序 列	被测种的数目	光合途径	Km (CO ₂)	
			mM	p _a
陆生植物				
Bryophyta	1	C ₃	23	69
Pteridophyta	5	C ₃	19	55
Gymnospermae	3	C ₃	20	60
Monocotyledonae	3	C ₃	17	51
	1	C ₄	34	99
Dicotyledonae				
"Crassinucelli"	16	C ₃	18	54
	3	C ₄	30	90
"Tenuinucelli"	8	C ₃	19	57
水生植物				
Chlorophyta	4	C ₃	60	180
Bryophyta	1	C ₃	40	120
Monocotyledonae	5	C ₃	41	123
Dicotyledonae	4	C ₃	40	116

来源: Yeoh 等, 1981。

数值转换方法：浓度转化为分压；CO₂溶解度：334m/p_a；大气气压：100p_a

C₄植物 Rubisco 的高 K_m 值能间接地使每单位 Rubisco 酶蛋白达到最大作用速率，也就是说，Rubisco 与 CO₂ 结合越紧密，完成羧化作用的时间越长。对于 C₃植物，由于 Rubisco 的亲合力必须很高，它的最大活性就达不到很高；而 C₄植物不要求很高的亲合力，酶的最大催化活性也就较高，因此每单位 Rubisco 在一定时间内结合的 CO₂ 摩尔数也较高。有趣的是藻类植物 *Chlamydomonas reinhardtii* 具有 CO₂ 浓缩机制，它的 Rubisco 酶的 CO₂ K_m 值也较高（亲合力低），并且 V_{max} 和 K_{cat} 值也很高（表 2-10）。

C₄和 C₃植物在生化、生理方面的差别使两类植物具有不同的生态特性，单子叶 C₄植物分布地区与生长季节的温度有关，而双子叶植物的分布与地区的气候干旱情况有关。就某一个地区范围，暖季降雨的地区 C₄植物较冷季降雨的地区多，随着当地的气候梯度，C₄植物分布在湿度最小或温度最高的地带。而 C₄和 C₃植物共生的混合地区，C₃植物往往在气候较冷、湿度较高的早期生长活跃，而 C₄植物的生长发育要到气候转暖、湿度较低时才加快。从 C₄植物的这些生理特性可以发现，高温下的高光合作用效率（由于光呼吸被抑制）和高水分利用效率（由于 P_i 较低使 C₄植物在相同的 CO₂ 同化率情况下气孔导度较低），是控制 C₄植物光合途径生态分布的主要因素。然而，C₄植物的高水分利用效率的竞争效益很难用实验证明，因为在一种竞争环境中，高水分利用效率的植物留在土中的水分会被低水分利用效率的植物所消耗。

表 2-10 Rubisco 酶的动态参数（试验数据来自 5 种 C₃植物、11 种 C₄植物和 1 种藻类）

光合途径	专一活性	K _{cat}	被测种数
C ₃	3.1	29	5
C ₄ -NADP-ME	6.3	58	4
NADP-ME	5.8	53	3
C ₄ -PCK	5.5	51	4
C ₃ -alga	6.7	61	1

来源：Seemann 等，1984。

专一活性：每秒钟每 mg 蛋白质所固定的 CO₂ μmol 数；

K_{cat}：每秒钟每 mol Rubisco 酶所固定的 CO₂ mol 数。

由于 C₄植物的组织中 Rubisco 含量比 C₃植物低 3~6 倍，并且光呼吸酶比较少，因此 C₄植物中氮浓度比较低。C₄植物与 C₃植物的光合速率相当甚至更高，这使得 C₄植物的单位叶片 N 的光合作用速率(PNUE)比较高，这种效应在高温条件下尤为突出（图 2-38）。C₄植物具有较高 PNUE 的原因主要有以下几方面：(1) 抑制了 Rubisco 加氧酶活性，使 Rubisco 只用于羧化反应；(2) 缺乏光呼吸酶；(3) Rubisco 有较高催化活性（表 2-10）。正如对具有不同 PNUE 的 C₃植物种类间作比较一样，C₄植物在 N 含量较低的土壤中并不总是比 C₃植物分布更广或竞争优势。这说明 C₄植物的高 PNUE 在解释分布模式方面不如其高 WUE 和光合作用的高最适温度等重要。

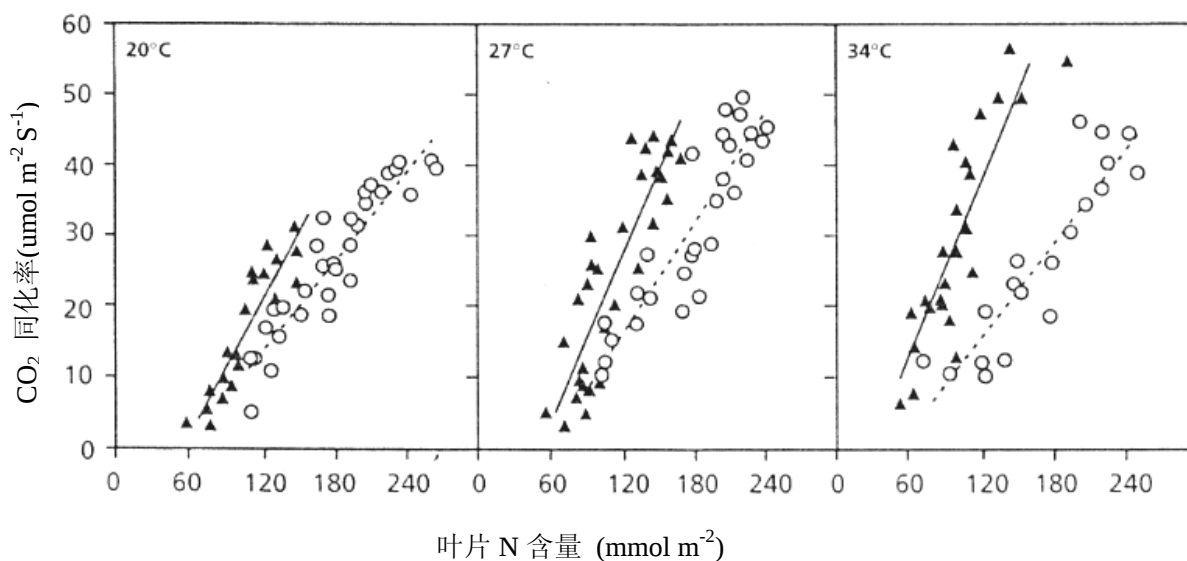


图 2-38 C_3 植物 *Chenopodium album* (苋, 圆形)、 C_4 植物 *Amaranthus retroflexus* (三角形) 的 CO_2 同化率与叶片有机 N 含量和温度的关系 (Sage 和 Percy, 1987)。

9.6 C_4 — C_3 中间类型

20 余种植物的光合作用性质处于 C_4 和 C_3 的中间类型, 即它们的光呼吸速率较低, CO_2 补偿点较低 (在 0.8~3.5Pa 之间), 而 C_3 植物的 CO_2 补偿点为 4~5Pa, C_4 植物的为 0~0.5Pa (表 2-11)。与真正的 C_4 植物相比, 它们的花环型结构发育较差, 而且 Rubisco 存在于叶肉细胞和维管束鞘细胞中。

主要中间类型有两种: 第一种类型的植物有 *Alternanthera ficoidea*、*A. enella*、*Moricandia arvensis* 和 *Panicum milioides*, 其 C_4 途径的关键酶 (如丙酮酸磷酸双激酶、PEP—羧化酶、NAD—苹果酸酶、NADP—苹果酸酶和 PEP—羧激酶) 活性很低, 并且没有功能性 C_4 酸循环。它们的 CO_2 补偿点较低是因为叶肉细胞能够依赖光能重新捕获由维管束鞘细胞光呼吸产生的 CO_2 。与 C_3 植物相比, C_4 植物的维管束细胞内具有大量参与光呼吸的细胞器 (表 2-11)。 CO_2 补偿点与维管束鞘细胞内的光呼吸细胞器的比率呈负相关, 这些 C_4 — C_3 中间类型能捕获从维管束鞘细胞内释放出的 CO_2 , 但是没有真正 C_4 植物所具有的 CO_2 浓缩机制。

这些 C_3 — C_4 中间类型植物的叶片中, 在维管束鞘周围的细胞内存在着甘氨酸脱羧酶, 这种酶是光呼吸过程中的关键酶。而叶肉细胞的线粒体甘氨酸脱羧酶活性比较低, 这一点与真正的 C_4 植物相同。研究表明, 维管束鞘细胞内的甘氨酸脱羧酶的其中一个亚基数量比叶肉细胞中多四倍, 加氧反应的产物 (包括甘氨酸) 可能是被输送到了维管束鞘细胞进行代谢的, 而代谢产物丝氨酸被运回叶肉细胞 (图 2-39)。由于维管束鞘细胞内甘氨酸脱羧酶的特殊位置, 使光呼吸产生的 CO_2 在紧靠维管组织释放, 而叶绿体存在于发生反应的这些线粒体和细胞间隙之间。甘氨酸脱羧酶只存在于一些增大的线粒体内, 这些线粒体沿着靠近维管束组织的细胞壁排列, 并且被叶绿体所覆盖。这种甘氨酸脱羧酶的定位, 增加了 CO_2 在释放位点和大气之间的散发途径, 并且能够使在甘氨酸脱羧酶作用下的光呼吸产物 CO_2 大部分被维管束鞘细胞内的 Rubisco 重新捕获。这样, 甘氨酸脱羧酶在维管束鞘细胞内的定位, 使 CO_2 得到了一定的累积, 但是与真正的 C_4 植物的累积程度不一样, 因此与真正的 C_4 植物相比, 其 CO_2 净同化率要小得多。

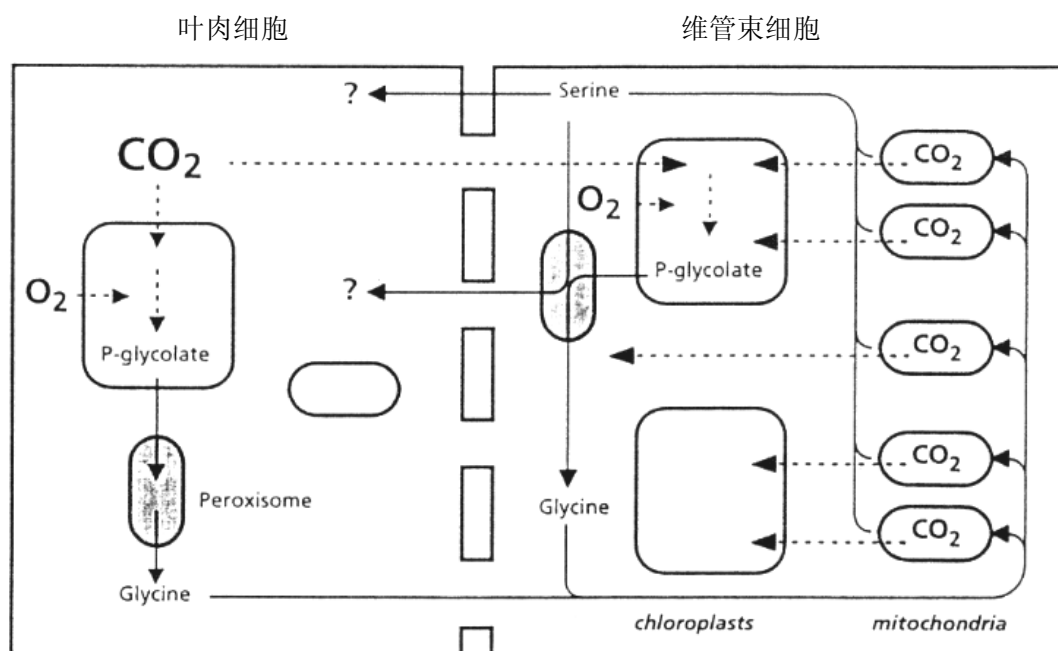


图 2-39 C_3 — C_4 中间类型 *Moricandia arvensis* (表明甘氨酸脱羧酶所释放的 CO_2 又被捕获) 叶片中光呼吸代谢的模式图。该模式表明这种 C_3 — C_4 中间类型的低 CO_2 补偿点与低表光呼吸率 (Morgan 等, 1992)。

表 2-11 *Panicum*、*Neurachme*、*Flaveria* 和 *Moricandia* 属的 C_3 、 C_4 、 C_3 - C_4 植物维管束细胞和叶肉细胞中的叶绿体数、线粒体和过氧化物酶体数之比(BSC/MC)及其 CO_2 补偿点(Γ , p_a)

植物种	BSC/MC			Γ
	光合途径	叶绿体数	线粒体+过氧化物酶体	
<i>P. miliodes</i>	C_3 - C_4	0.9	2.4	1.9
<i>P. miliaceum</i>	C_4	1.1	8.4	0.1
<i>N. minor</i>	C_3 - C_4	3.1	20.0	0.4
<i>N. munroi</i>	C_4	0.8	4.9	0.1
<i>N. tenuifolia</i>	C_3	0.6	1.2	4.3
<i>F. anomala</i>	C_3 - C_4	0.9	2.3	0.9
<i>F. floridana</i>	C_3 - C_4	1.4	5.0	1.3
<i>F. linearis</i>	C_3 - C_4	2.0	3.6	1.2
<i>F. oppositifolia</i>	C_3 - C_4	1.4	3.6	1.4
<i>F. brownii</i>	类似 C_4	4.2	7.9	0.2
<i>F. trinerva</i>	C_4	2.2	2.4	0
<i>F. pringlei</i>	C_3	0.5	1.0	4.3
<i>M. arvensis</i>	C_3 - C_4	1.4	5.2	3.2
<i>M. spunisa</i>	C_3 - C_4	1.6	6.0	2.5
<i>M. foleyi</i>	C_3	1.5	3.3	5.1
<i>M. moricandioides</i>	C_3	2.0	2.8	5.2

来源: Brown 和 Hattersley, 1989。

第二种中间类型的植物包括 *Flaveria anomala* 和 *Neurachne minor*, 其 C_4 途径的关键酶活性很强。通过同位素标记发现, 这种中间类型植物能够快速地把 $^{14}CO_2$ 转变为 C_4 酸, 随

后又把标记的碳元素转移到卡尔文循环的中间产物中。这些类型植物的 C_4 光合作用能力有限, 并且量子效率比 C_4 或 C_3 都低, 这可能是由于这些植物的 C_4 循环没有使 CO_2 浓度增加到真正 C_4 植物所能达到的程度。

除了 C_3 — C_4 中间类型植物, 至少有一种植物 (即 *Eleocharis vivipara*) 能根据不同的环境条件可以在不同的植物组织中进行 C_4 或 C_3 的光合作用。有些 C_4 植物 (如 *Portulaca* 属植物) 还能够转变为 CAM 途径植物。

七十年代初期, 在不完全理解 C_4 途径的情况下, 有人企图使 *Atriplex* 的 C_3 植物和 C_4 植物杂交。认为这样做是增加 C_3 植物亲本的产量和光合速率或效率的一条很好的途径。但是, 由于 C_4 植物的解剖学和生物化学的复杂性, 使这些杂交组合没有得到任何有用的后代。由于分子技术可以使特殊基因在特殊细胞内沉默或过表达, 因此可以使 C_3 植物的光呼吸关键酶 (甘氨酸脱羧酶) 在叶肉细胞内的活性降低, 而使这个基因在维管束鞘细胞中发生过表达。虽然从分子学角度, 通过选择性地改变酶的活性, 可以使上述尝试得到成功, 但是到目前为止还未获得使光合速率提高的结果。

9.7 C_4 植物的进化和分布

大气 CO_2 浓度的降低会引起光呼吸增强, 但是有利于具有 CO_2 浓缩机制和缺乏光呼吸特征的 C_4 植物的生存。对于 C_4 植物的三种类型以及它们遍布至少 18 个科的群体来说, C_4 植物肯定是经过无数次的演化从 C_3 植物中独立进化而来的。形态和生态地理特性及分子迹象表明, *Flaveria* 属不同种的 C_4 植物光合作用经过了两次演化。 C_3 — C_4 中间类型的生理学特性表明, CO_2 浓缩机制是从重新捕获 CO_2 的机制中演化而成的, 分析编码一个甘氨酸脱羧酶亚基的核苷酸序列, 以及从 *Flaveria* 种的系统发育过程中可以发现 C_4 植物是由 C_3 — C_4 中间类型进化而来的。

除了大气 CO_2 浓度的降低外, 高温和缺水也是引起 C_4 植物演化的因素。这就是说 C_4 植物可能主要起源于热带地区, 那里一直就是 C_4 植物的分布中心。而在温湿多雨的热带和温带大草原, C_4 植物占绝大部分。

C_3 植物在温度较高的条件下, 引起 Rubisco 加氧活性增加, 产生光呼吸作用, 从而降低了净光合作用, 而 C_4 植物由于 Rubisco 反应位点 CO_2 浓度较高, 因此在相对较高的温度条件下, 仍保持净同化作用。这也是为什么 C_4 植物能适应温暖开放的生态系统, 而 C_3 植物在这种系统中的适应性相对较差 (图 2-40, 图 2-41)。但是对于为何 C_4 植物不能适应较冷的气候至今还没有一个很好的解释。也许在冠层较密的情况下, 较低的温度导致 C_4 植物的量子效率下降, 因较密的冠层使透光率降低, 引起光合作用下降 (量子效率因此而变得很重要)。但是, 在光照较强的条件下, 量子效率变得不是很重要, 并且在一个较广的温度范围内, C_4 植物的量子效率仍然高于 C_3 植物。 C_4 植物很少分布在较凉地区, 其主要原因可能是因为 C_4 循环中的一个关键酶 (丙酮酸磷酸双激酶) 对低温的敏感性较强。

研究表明, 亲和性溶质可降低丙酮酸磷酸双激酶对低温敏感性, 因此, 利用这种途径可以使 C_4 植物将来向较冷的地区扩展与分布。另一方面, 大气中的 CO_2 浓度增加会抵消 C_4 植物 CO_2 浓缩机制的作用。

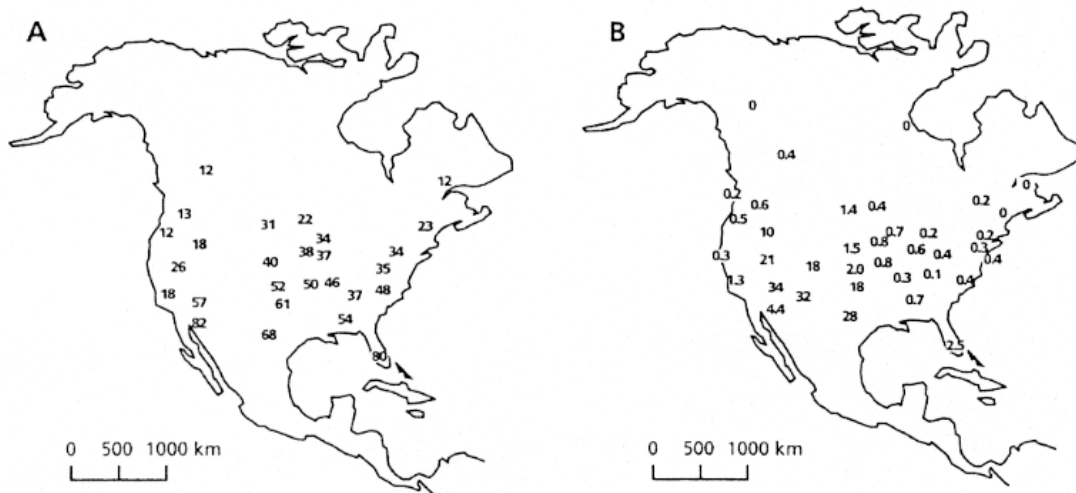


图 2-40 C_4 植物在北美的地理分布情况。A 为单子叶植物中 C_4 植物的百分率；B 为双子叶植物中 C_4 植物的百分率（依 Osmond 等，1982）。

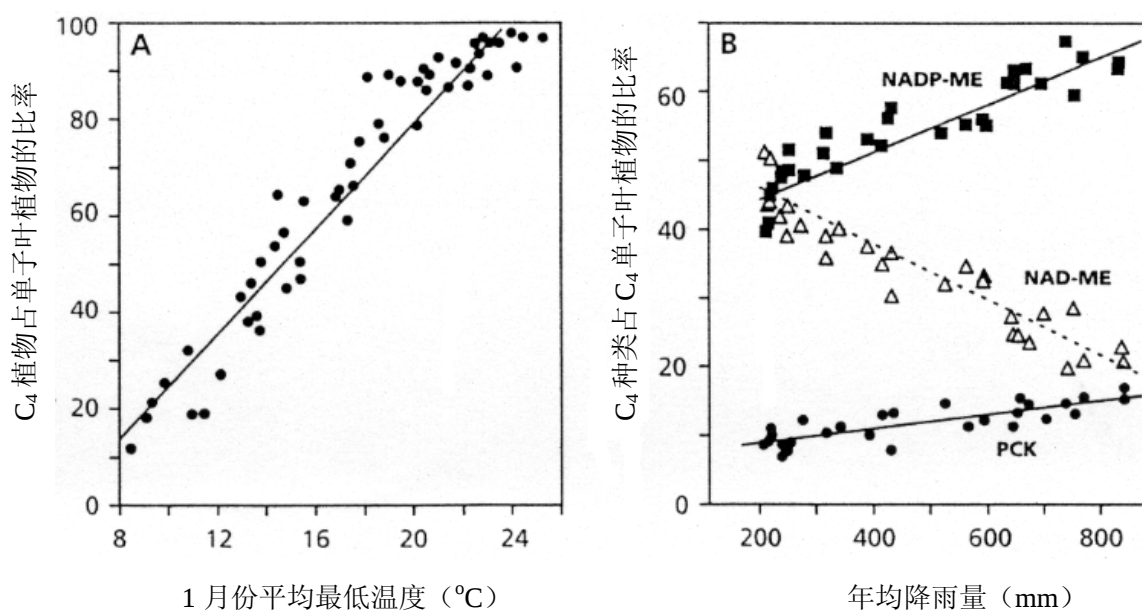


图 2-41 C_4 代谢型植物占澳大利亚单子叶植物的比率及其与生长季节（1 月份）的温度的关系（A），三种 C_4 代谢种类占澳大利亚 C_4 单子叶植物的比率及其与年均降雨量的关系（B）（Henderson 等，1995）。

9.8 C_4 植物的碳同位素成分

虽然 C_4 植物的 Rubisco 酶与 C_3 植物一样能鉴别 $^{12}\text{CO}_2$ 和 $^{13}\text{CO}_2$ ，但是 C_4 植物的同位素分离部分比 C_3 植物少得多，这是由于从维管束鞘释放出来到叶肉细胞中的无机碳较少的原因，并且释放回叶肉细胞中的无机碳也被 PEP-羧化酶重新固定，而 PEP-羧化酶对碳同位素鉴别能力有限，因此， C_4 植物对 $^{13}\text{CO}_2$ 鉴别能力很小（图 2-42）。由于这个原因， C_4 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值（-8~16‰，一般为 -12.6‰）与被认为只有扩散作用而不是生化作用为限制同化作用

的唯一因素时的值相接近 $[-12.6\% = (-8 \sim -4.4\%)]$ 。

C_3 植物和 C_4 植物被食草动物消化后或被土壤微生物分解后，其发生的同位素变化差别很大。因此可以通过分析动物的组织样品（吃了什么物质就会有什么物质）或者作为古土壤中有有机物质的来源来判断 C_4 植物和 C_3 植物的相对数量。这些研究表明，一般的食草动物偏向于 C_3 植物。然而 C_3 植物大多存在有毒的次生代谢物，这是导致另一些食草动物不食 C_3 植物的原因。对古土分析结果表明，更新世与全新世交替时期热带草原 C_4 植物数量降低与大气中 CO_2 浓度上升密切相关，这与大气中的 CO_2 浓度降低是 C_4 光合作用演化的一个重要驱动力的假设相一致。

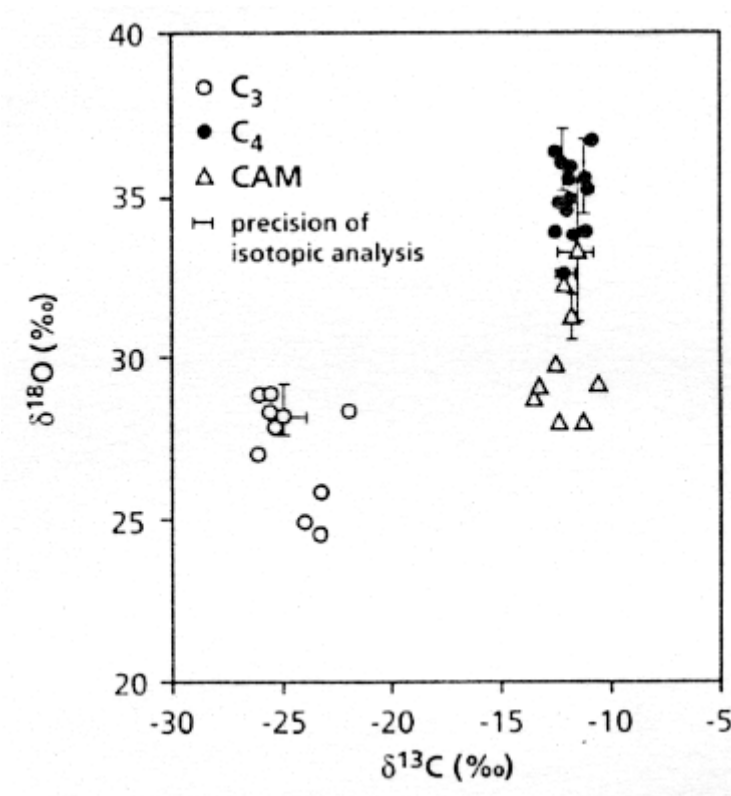


图 2-42 C_3 、 C_4 与 CAM 植物的碳、氧同位素成分。氧同位素成分的差异是由于蒸腾作用中水源与分馏法的差异，这种差异在重同位素中相对较小（Sternberg 等，1984）。

10 CAM植物

10.1 引言

除了 C_3 和 C_4 植物，另有许多肉质类植物，它们具有另一种光合作用途径：景天酸代谢途径（CAM）。这种途径以景天科命名，景天科的许多种植物具有这种代谢途径。CAM 也普遍存在于其它一些科中，如仙人掌科、大戟科和凤梨科等，大约有 25 到 30 个科、一万种 CAM 植物（表 2-12），这 25 到 30 个科多为被子植物，除少数为蕨类植物（其也具有 CAM 特性）。

表 2-12 表现为 CAM 途径的开花植物科

Agavaceae	Geramiaceae
-----------	-------------

Aixoaceae	Gesmeriaceae
Asclepidiaceae	Labiatae
Asteraceae	Liliaceae
Bromeliaceae	Oxalidaceae
Cactaceae	Orchidaceae
Clusiaceae	Piperaceae
Crallulaceae	Plypodaceae
Cucurbitaceae	Portulacaceae
Didieraceae	Rubiaceae
Euphorbiaceae	Vitaceae

来源: Kluge 和 Ting, 1978; Medina, 1996。

CAM 具有特殊的在黑暗中固定 CO_2 、形成有机酸的能力, 这就是夜间的酸化作用, 晚上形成的有机酸在白天进行脱酸反应, 人们认识这个过程已有近二个世纪了。对 CAM 光合途径的了解, 很大程度上通过与 C_4 植物的类似性研究来达到的。

大多数 CAM 植物的生产力很低, 但是这不是此类植物固有的性状, 如 *Agave mapisaga* 和 *A. salmiana* 的每年平均生产量每公顷可高达 40 Mg。而对于 *Opuntia amyclea* 和 *O. ficus-indica*, 如果进行适当浇灌施肥和修剪, 产量会更高(每公顷 46 Mg), 这是所报道的产量最高的植物。对两种具有类似生长特性的肉质植物 *Cotylelon orbiculata* (为 CAM 植物)和 *Othonna optima* (为 C_3 植物)的比较, 发现在雨季到随后的旱季的转换期间, 该两种植物的日净 CO_2 同化速率相近, 这表明处于相同的环境条件下, 形态结构相似的一些 CAM 和 C_3 植物的光合作用速率相近。

与 C_4 植物一样, 没有一个 CAM 反应真正是这些植物所特有的, 其反应发生在一天中的时间上与 C_3 和 C_4 植物有所区别。根据主要脱羧酶的不同可将 CAM 植物分成两大类型。此外, 还发现一些 C_3 和 CAM 的中间类型以及兼性 CAM 植物。

10.2 CAM植物的生理生化和解剖学特性

CAM 植物的特征是肉质多汁 (除附生 CAM 植物外), 其在晚上通过 PEP-羧化酶来固定 CO_2 , 生成苹果酸并积累于液泡内, 白天进行酸解作用, CO_2 从苹果酸中释放出来后被 Rubisco 载获并进入卡尔文循环。

CAM 植物细胞液中的 pH 变动较大, 这是由于苹果酸的合成和降解造成的 (苹果酸的浓度能上升到 100mM)。分离 CAM 植物 *Kalanchoe daigremontiana* 的液泡发现, 细胞中的苹果酸 90%存在于液泡内。此外, 从 *K. daigremontiana* 的叶片向外流出苹果酸的现象也可说明苹果酸主要存在于液泡内。

在晚上, CO_2 在细胞质中的 PEP-羧化酶的催化下被固定并形成草酰乙酸 (图 2-43)。PEP 由葡萄糖酵解过程产生, 葡萄糖由淀粉分解产生, 而在苹果酸脱氢酶的催化下草酰乙酸立刻被还原为苹果酸。苹果酸然后被运到液泡里, 这是一个耗能过程, 涉及一个质子泵。 H^+ -ATP 酶和焦磷酸酶把质子泵到液泡内, 这样苹果酸就被动地被带入了液泡内。

白天, 苹果酸从液泡中释放出来, 这个过程被认为是一个被动过程。苹果酸接着被苹果酸酶 (NAD-或 NADP-苹果酸酶) 或 PEP-羧激酶脱羧。如 C_4 植物一样, CAM 植物根据不同脱羧酶被分为二个类型。苹果酸酶类型 (ME-CAM) 有一个细胞质 NADP-苹果酸酶以及一个线粒体 NAD-苹果酸酶, 它们利用叶绿体丙酮酸磷酸双激酶把脱羧反应形成的 C_3 片段转变为糖类。与 C_4 植物不同, ME-CAM 类植物没有进一步分为 NADP-和 NAD-苹果酸酶类型。PEP-羧激酶类型 CAM 植物的苹果酸酶活性很低 (与 C_4 植物相反), 并且没有丙酮酸磷酸双激酶活性, 但是 PEP—羧激酶活性很强。

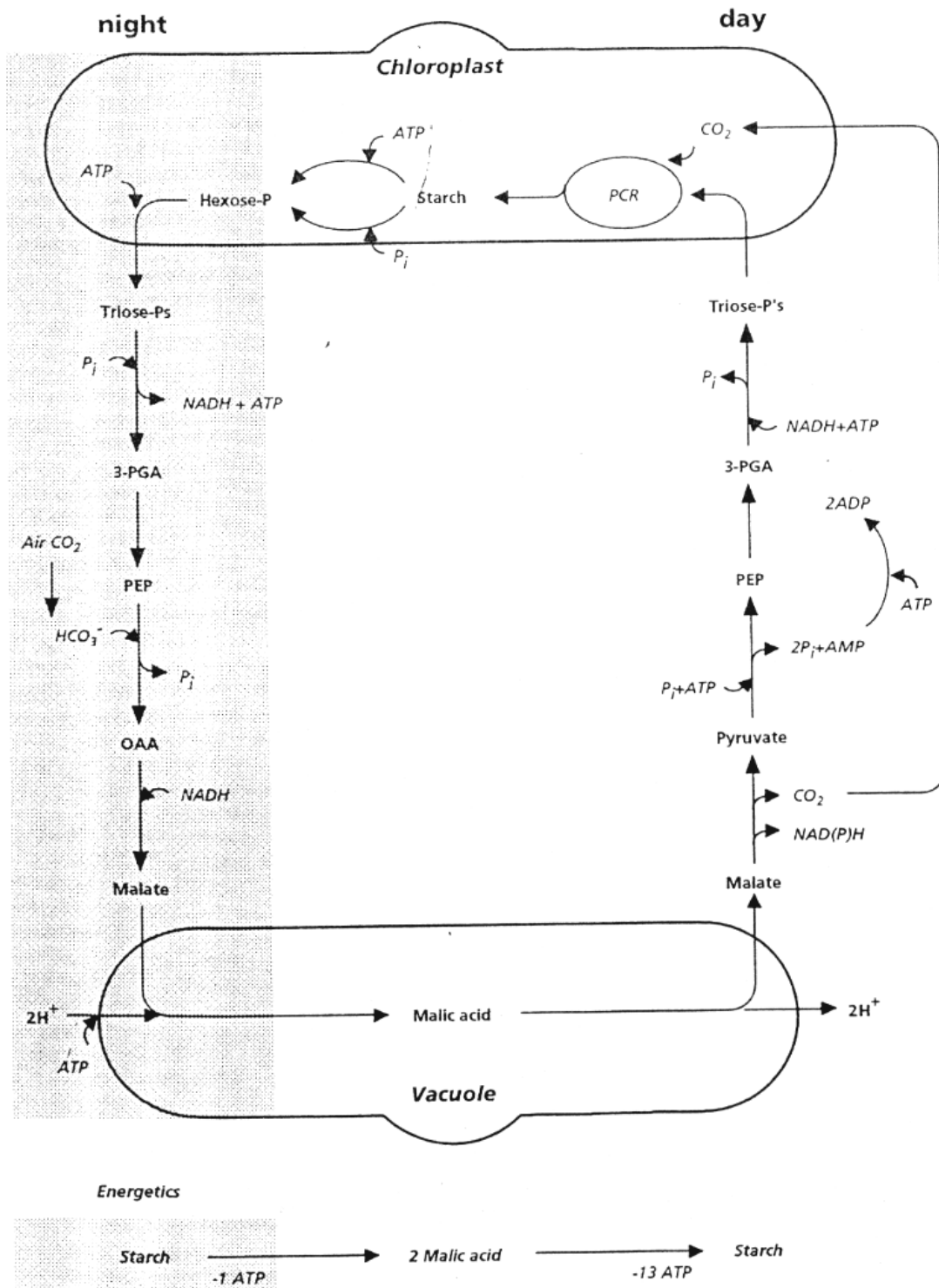


图 2-43 CAM 植物的代谢途径与细胞分室作用，表明其在晚上与白天的羧化反应和脱羧反应是分离的（Black 等，1996）。

脱羧过程中形成的 C_3 片段(丙酮酸或 PEP)被转变成淀粉,所释放出来的 CO_2 为 Rubisco 所固定,这与 C_3 植物相似。在苹果酸脱羧和 CO_2 在卡尔文循环中被固定的过程中其气孔是关闭的,而夜间固定 CO_2 时其气孔开放的。

CAM 特征可以归纳如下:

- 1) 在一个日循环中，有机酸（主要是苹果酸）浓度有波动；
- 2) 蔗糖与淀粉浓度也有变动，其变动方向与苹果酸相反；
- 3) PEP-羧化酶活性高（晚上），脱羧酶活性也较高（白天）；
- 4) 含有叶绿体的细胞中有大液泡；
- 5) 一定程度的肉质多汁性；
- 6) 叶片气体交换主要发生在晚上。

可以把一天的 CAM 过程分成四个阶段（图 2-44）：第一阶段，即羧化阶段，自夜晚来临时开始。随着夜晚的结束，羧化速率下降，而苹果酸浓度达到最大，气孔导度变化和 CO_2 固定的变化几乎同步进行，糖类被分解。第二阶段，白天开始的时候，以 CO_2 固定速率最高为特征，这总体上与气孔导度上升相一致。PEP-羧化酶固定 CO_2 ，伴随着苹果酸的形成，这个过程与 Rubisco 固定 CO_2 相一致。PEP-羧化酶的固定作用逐渐被 Rubisco 所代替。在第二阶段的最后， C_3 光合作用占主要地位，此时利用外源 CO_2 作为底物。第三阶段，气孔完全关闭，苹果酸脱羧，此时 P_i 值增加到 1000 Pa 以上。在这个时候，发生正常的 C_3 光合作用途径，蔗糖和淀粉开始积累。当苹果酸被耗尽时气孔又开放，这可能是由于 P_i 水平降低的原因，这是第四阶段的起始。在这阶段被 Rubisco 固定的外源 CO_2 越来越多，而内源 CO_2 越来越少。在这最后阶段， CO_2 可以再次被 PEP-羧化酶所固定，这可以从光合作用商（PQ）表现出来，PQ 是指 O_2 量释放和 CO_2 吸收量的比值。一整天的 PQ 值约为 1.0 (表-13)，但是依据羧化过程不同这个值会发生变化（图 2-45）。

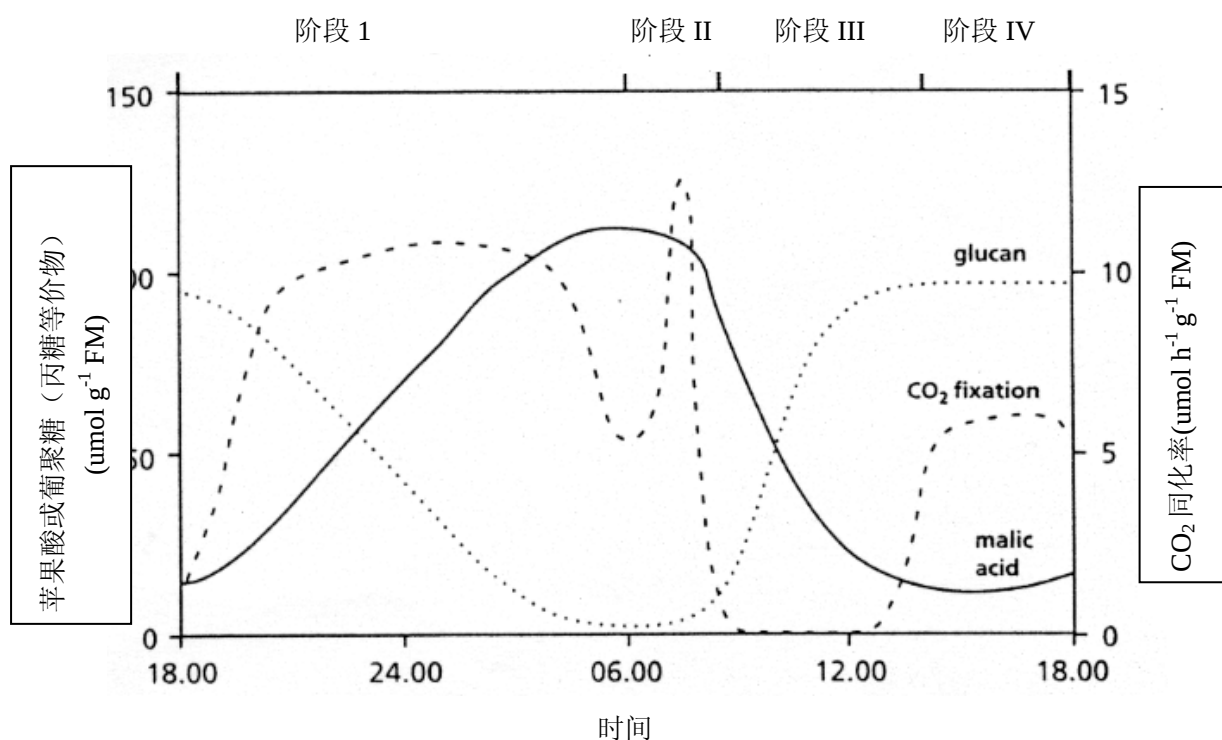


图 2-44 CAM 植物的 CO_2 固定作用，表明了其气孔导度、 CO_2 同化率、苹果酸浓度与碳水化合物的昼夜变化（Leegood 和 Osmond, 1990）。

在第三阶段，当气孔完全关闭时，苹果酸发生脱羧反应， P_i 值很高，并且 O_2 吸收速率相对较低（用 $^{18}\text{O}_2$ 检测），光呼吸被抑制。在第四阶段，当苹果酸耗尽时，气孔重新开放，通过被吸收的 $^{18}\text{O}_2$ 量的增加，可以发现光呼吸的出现。

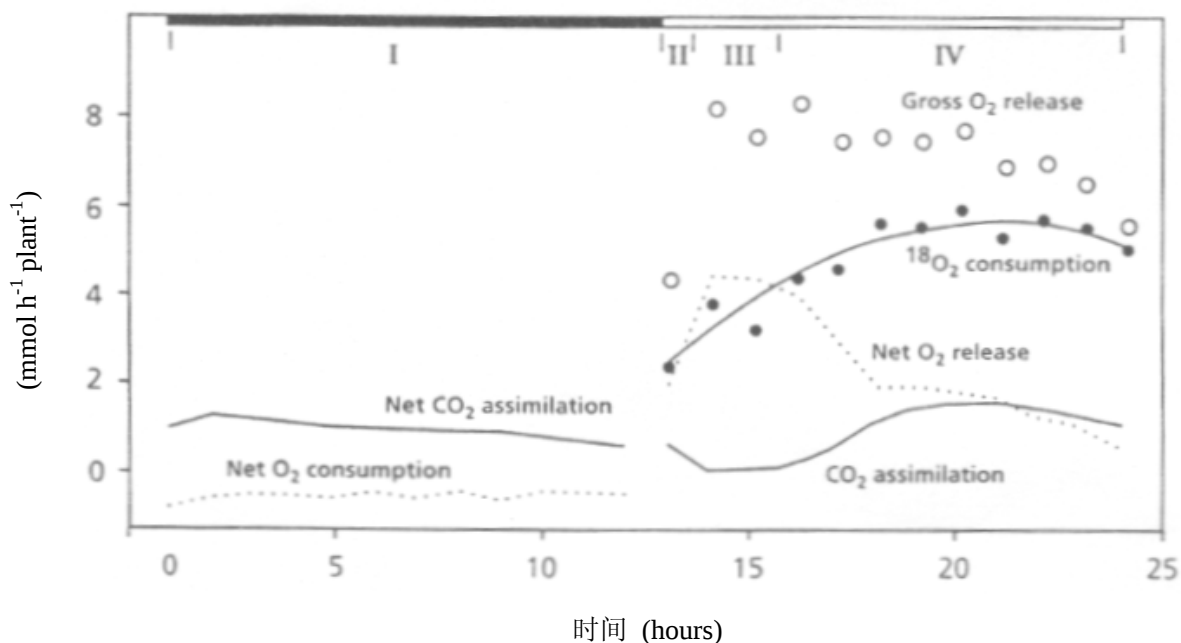


图 2-45 *Ananas comosus* (凤梨) 在黑暗与光照期间的气体交换情况。白天, 氧气消耗用 $^{18}\text{O}_2$ 稳定性同位素测定。总氧气产生量为净氧气产生量与 $^{18}\text{O}_2$ 消耗量之和。I—IV 为阶段 I—IV (Cote 等, 1989)。

表 2-13 在黑暗及光照下连续两天测得的菠萝 CO_2 与 O_2 交换最大值及其光合比值

	黑暗		光照		PQ
	CO_2 同化量	O_2 消耗量	CO_2 同化量	O_2 释放量	
第一天	10.6	6.4	10.4	27.1	0.99
第二天	11.1	6.3	10.7	27.5	0.98

来源: Cote 等, 1989。

PQ: 指光照下的 O_2 总净释放量与黑暗和光照下 CO_2 总固定量的比值。

CAM 植物是怎样来协调两个羧化酶与脱羧酶的活性以避免出现无效循环的呢? 在晚上, CAM 植物的 Rubisco 没有活性, 其原因与 C_3 植物相似: 这个酶是光调节酶, 因此在黑暗中没有活性。除此之外, PEP-羧化酶的某些特性有所改变。在 *Mesembryanthemum crystallinum* 和 *Crassula argentea* 中, PEP-羧化酶有两种构型, 一种是“日构型”, 另一种是“夜构型”。夜构型对苹果酸的敏感性相对较弱 (根据 pH 不同, 对苹果酸的 K_m 值为 $0.06\sim 0.9\text{mM}$), 而对 PEP 的亲合性很强 (对 PEP 的 K_m 值为 $0.1\sim 0.3\text{mM}$)。日构型的 PEP-羧化酶的活性被苹果酸所抑制 (根据不同的 pH 值, 对苹果酸的 K_i 值在 $0.004\sim 0.07\text{mM}$), 而对 PEP 的亲合性很弱 (对 PEP 的 K_m 值增至 $0.7\sim 1.25\text{mM}$)。晚上, CAM 循环处于第一阶段时, 苹果酸被迅速输出到液泡内, 因此 PEP 的羧化反应大量发生, 而在白天的第三阶段时, PEP 的羧化反应被抑制。

PEP-羧化酶的某些特性的变动不需要有蛋白质合成。PEP-羧化酶的构型变化即从白天的二聚体 (亚基的分子量为 100Kda) 转变到晚上相同分子量的四聚体。分离出白天采集的叶子中的酶 (二聚体对苹果酸抑制敏感)。 -70°C 下贮藏 49 天, 期间二聚体逐渐转变为四聚体 (四聚体对苹果酸抑制不敏感)。如果此时添加苹果酸, 在低温下 11 天后, 大部分酶转变为二聚体, 这就增加了对苹果酸抑制的敏感性。而离体添加 PEP 会出现相反效果, 即促进四聚体的形成。

CAM 植物 *Kalanchoe daigremontiana* 的 PEP-羧化酶在贮藏期间, 对苹果酸抑制的敏感

性会慢慢丧失，这种效应在添加无机磷、PEP、PGA 和 6-磷酸葡萄糖的条件下更加明显，而添加苹果酸会减弱对苹果酸抑制的丧失速率。在这种情况下，不发生从二聚体到四聚体的转变；酶的构型保持在分子量为 200KDa 的二聚体。实验结果表明，PEP-羧化酶的动态特性变化包括磷酸化作用和脱磷酸化作用。

PEP-羧化酶通过某些特性的改变来抑制酶的活性，可能与防止无效的羧化和脱羧反应循环的产生有关。对苹果酸第一或第四碳原子进行标记 ^{13}C 的研究证明了这一点，即不会产生无效循环。这种形式的标记在脱羧化反应时一直存在。如果发生了无效循环总会出现双重标记的苹果酸，因为线粒体内的延胡索酸酶会使苹果酸分子发生随机标记。这种随机现象会出现在酸化反应期间，此现象表明，在苹果酸进入维管束鞘前，细胞质与线粒体的苹果酸库之间发生快速的交换。

除了苹果酸，6-磷酸葡萄糖也影响 PEP-羧化酶，它增加 $V_{\max}$ 值，而降低 K_m 值（表 2-14）。6-磷酸葡萄糖的这种效应的生理重要性在于由葡萄糖产生的 6-磷酸葡萄糖在转变为 PEP 期间促进 PEP 的羧化反应。

温度对 CAM 植物的 PEP-羧化酶的影响与对 C_4 植物的影响恰恰相反（图 2-46）。温度的这种效应解释了为何晚上的低温条件能促进酸化反应。

表 2-14 苹果酸和 6-磷酸葡萄糖（G-6-P）对 PEP-羧化酶动态参数的影响

	$V_{\max}$ mmol/mg(Chl)min	比值	K_m mM	比值
对照	0. 42	1. 00	0. 13	1. 00
+1mM G-6-P	0. 45	1. 07	0. 08	0. 61
+2 mM	0. 47	1. 12	0. 05	0. 39
+5 mM 苹果酸	0. 31	0. 74	0. 21	1. 60
+5 mM 苹果酸和 2mM G-6-P	0. 34	0. 81	0. 05	0. 39

来源：Kluge 和 Ting, 1978。

10.3 水分利用效率

由于 CAM 植物在白天叶片与周围大气间 VPD（气压差）最高时，气孔保持关闭，而晚上 VPD 最低时才开放，因此它们的水分利用效率很高。只要没有受到严重胁迫（严重胁迫会导致气孔完全关闭），CAM 植物的水分利用效率远远比 C_3 和 C_4 植物高。

10.4 不完全CAM植物和兼性CAM植物

有些 CAM 植物在晚上受到严重水分胁迫时气孔就不开放，然而在这样的情况下，苹果酸浓度也会发生日周期变动，这种现象首先在 *Opuntia basilaris* 中发现。晚上用于生产苹果酸的 CO_2 不是来自大气而是完全来自呼吸作用。在白天 CO_2 再次被释放出来，这个过程要求有一定的 Rubisco 活性。这个代谢过程称为 CAM 闲滞过程，果糖测定结果表明，光合系统在严重干旱情况下也不会受损伤。这表明 CAM 闲滞有助于防止光合损伤和重新捕获呼吸作用产生的 CO_2 。在缺乏光电子受体的情况下，当植物在强光照射下，PS II 会被破坏。CAM 闲滞可以看作为普通 CAM 途径的变型，在环境条件一有改善的情况下，就会马上转变过来，但是如果干旱严重气孔会保持关闭状态。

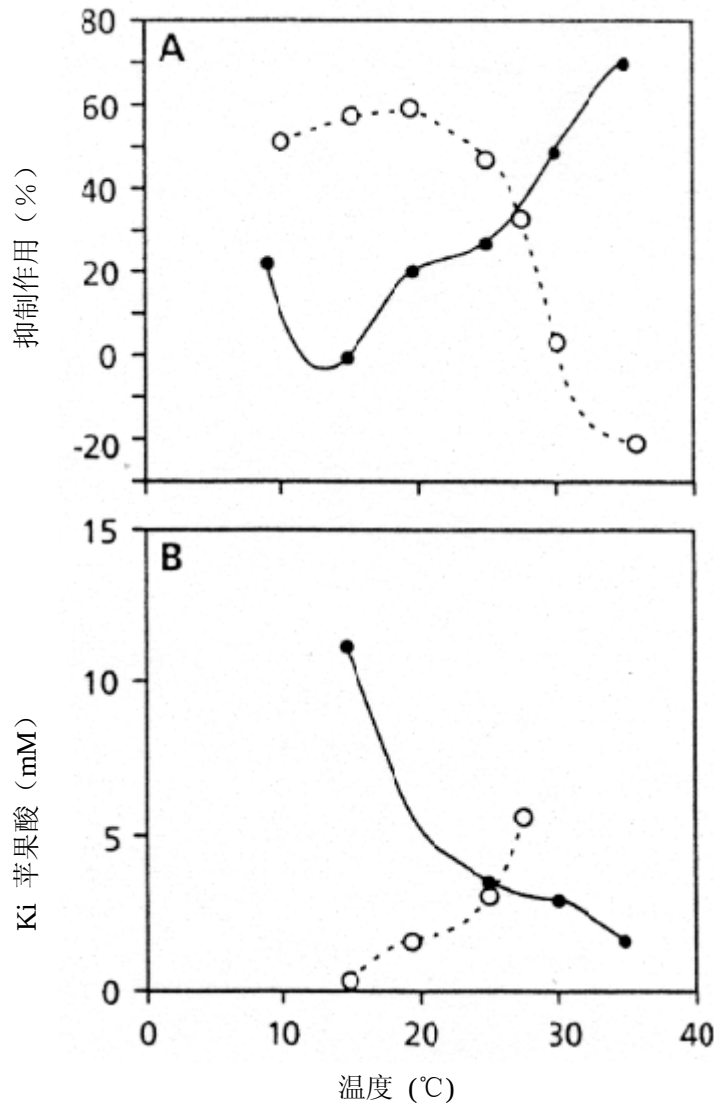


图 2-46 温度对 CAM 植物 *Crassula argenta* (实心符号) 与 C₄ 植物玉米 (空心符号) 叶片 PEP-羧化酶动力学特性的影响。A 为被 5mM 苹果酸的抑制百分率, B 为苹果酸抑制常数(Ki)的影响 (Wu 和 Wedding, 1987)。

有些植物在晚上没有净 CO₂ 吸收, 但是白天仍能保持正常的 CO₂ 同化速率, 因此也存在苹果酸浓度的日变化。这些植物能够捕获大部分呼吸作用产生的 CO₂, 并把这些 CO₂ 用作 PEP-羧化酶的底物。这个过程称为 CAM 循环。在 *Peperomia camptotrichia* 中, 晚上呼吸作用产生的 CO₂ 其 50% 被 PEP-羧化酶所固定。在黎明时、甚至气孔导度很小时也会有一些 CO₂ 用于光合作用。通常生长在干燥的岩石间的植物 *Talinum calycinum*, 通过 CAM 循环可以降低 44% 的水分散失。通过这种途径, CAM 循环增加了植物的水分利用效率。

CAM 闲滞现象是普通 CAM 植物在白天和晚上都经受严重水分胁迫和气孔导度很低的情况下出现的一种特别的反应。相反, CAM 循环是在植物的气孔导度较高, 白天能进行正常的 C₃ 光合作用的情况下出现的现象, 这个途径能重新固定植物在晚上进行暗呼吸作用所产生的 CO₂, 而一般的 C₃ 植物暗呼吸所产生的 CO₂ 将散失到大气中。

对于少数植物种类, CAM 途径只是在遇到干旱胁迫时才发生: 即兼性 CAM 植物, 例如 *Agave deserti*、*Clusia uvitana*、*Mesembryanthemum crystallinum* 和 *Portulacaria afra*, 灌溉盐水或受干旱时, 将从正常的 C₃ 光合作用转变到 CAM 途径(图 2-47)。*Portulaca grandiflora*、

P. mundula 和 *P. oleracea* 等一些 C_4 植物，在灌溉良好的条件下是 C_4 途径，而在水分胁迫情况下是 CAM 途径。ABA 也能以类似的速率诱导 CAM 光合作用途径。从 C_3 或 C_4 途径转变到 CAM 途径与 PEP-羧化酶活性增强以及编码 PEP-羧化酶的 mRNA 增加相一致。从 *Mesembryanthemum crystallinum* 的根部环境中去除 NaCl 后在二到三个小时内，编码 PEP-羧化酶的 mRNA 水平降低了 77%。而 PEP-羧化酶的数量则降得比较慢，二到三天后活性只降到原水平的一半。

10.5 CAM植物种类的分布和进化

CAM 途径无疑是对干旱的适应，因为 CAM 植物一天中大部分时间气孔是关闭的。这可从对特立尼达岛（Trinidad）附生凤梨科植物的调查中看出（图 2-48）。CAM 植物主要可以分为两大生态群：干旱和半干旱地区的肉质植物、以及热带和亚热带地区的附生植物。CAM 植物很少分布在寒冷的环境条件下，这与其说是 CAM 途径的温度敏感性还不如说 CAM 植物起源于温暖气候环境的原因。一些兰科植物（没有气孔）的根也具有 CAM 途径。CAM 植物适应干旱环境，因而自然分布在半干旱和热带地区。一些浸水的水生植物，也具有 CAM 光合作用途径。在温带和高原地区，（中间型）CAM 植物分布在比较干燥的地区，如 *Sedum acre* 是一种 CAM 中间型植物。

10.6 CAM植物的碳同位素含量

如 C_3 和 C_4 植物的 Rubisco 一样，CAM 植物中的 Rubisco 对 $^{13}\text{CO}_2$ 也有鉴别能力。分离部分与 C_4 植物类似，而远远低于 C_3 植物，这也可以从苹果酸脱羧和 Rubisco 固定 CO_2 期间气孔发生关闭的现象中看到，因此只有很少的无机碳从叶片中释放回大气。对于那些能从 C_3 转变到 CAM 的植物，气孔在一天中大部分时间是关闭的，只在晚上开放，所以碳同位素的鉴别随之降低，这与 CAM 植物的同位素鉴别程度较小相一致。

11. 水生植物获得光合碳源的特殊机制

11.1 引言

对于地面上的植物， CO_2 通过气孔从空气中扩散进入叶肉细胞。而在水生植物中，因为缺乏气孔、叶片周围存在厚的界面层、以及 CO_2 在水中传播速度慢等原因或是几个因子的联合作用，因此这种 CO_2 扩散途径受到限制。那么，水生植物是如何解决这些困难的呢？为了获得高光合速率、而避免高光呼吸速率，水生植物必须有特殊的机制来获得充足的 CO_2 以满足光合作用的需要。本节主要讨论不同物种所具有的不同机制。

水生植物生长环境的另一特征是光照强度低，许多水生植物的叶片性状类似于以前已经提到的阴生植物。

11.2 水中 CO_2 的供应

在淡水中， CO_2 含量丰富，在 10–20℃ 间，其分配系数（ CO_2 在空气中和水中的克分子浓度之比）约为 1，此时水中 CO_2 的平衡浓度近似 12.8 μM 。在这种情况下，水生植物周围的 CO_2 浓度和空气中一样。但是溶解于水中的气体在水中的扩散速度要比空气中慢约 10^4 倍，导致在 CO_2 同化时，叶片周围的 CO_2 气体很快被耗尽。更糟糕的是，叶片内 O_2 浓度的增加，不可避免地限制了 Rubisco 的羧化活性而有利于其加氧反应。

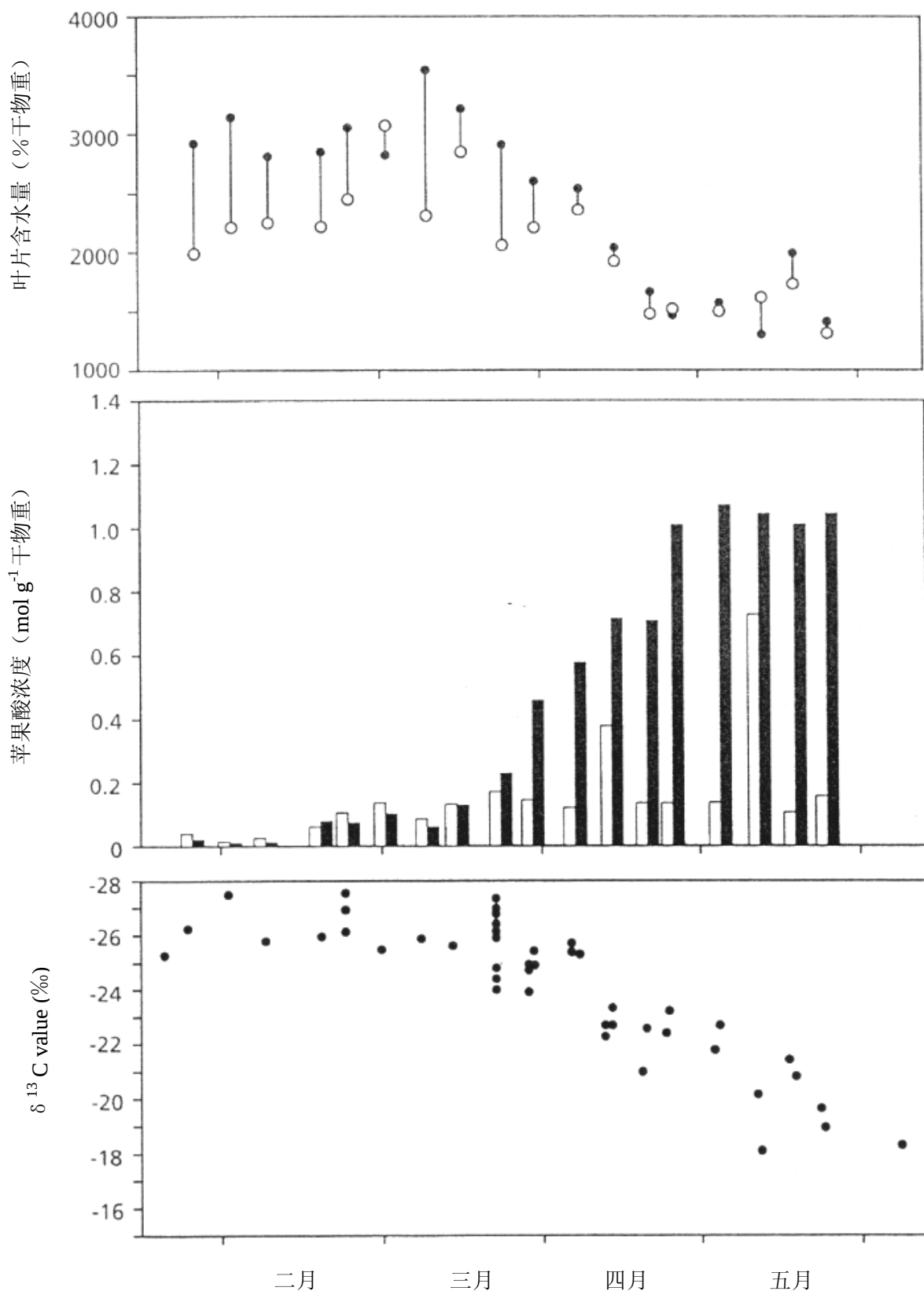


图 2-47 偶发 CAM 植物 *Mesembryanthemum crystallinum* (生长在地中海、其天然的多石海岸的悬崖上) 的 CAM 代谢诱导作用。从 C_3 代谢模式到 CAM 模式的转化与用重碳同位素的较难鉴别相符合。实心符号与柱图表示黑夜的结束，空心符号与柱图表示白昼的结束 (Osmond 等, 1982)。

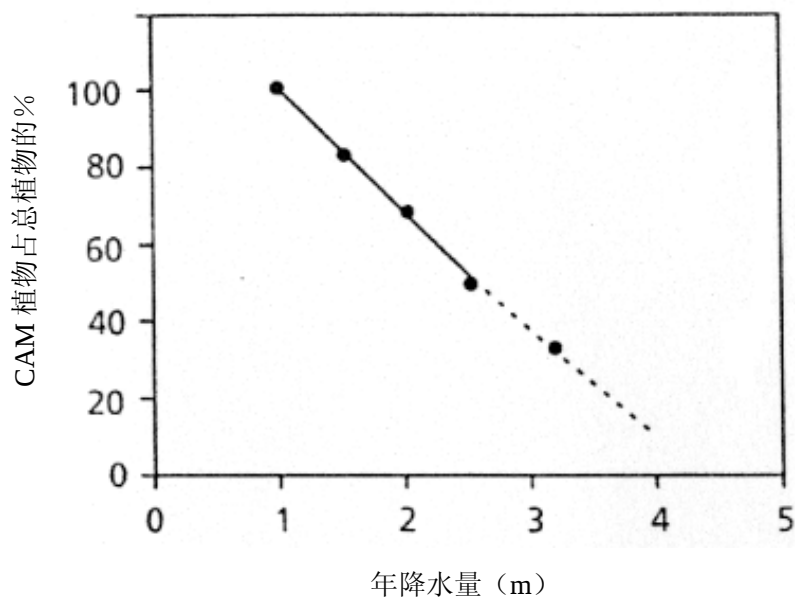
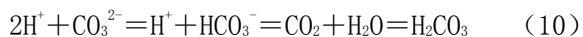


图 2-48 特立尼达岛 (Trinidad) 具 CAM 途径的附生凤梨科植物的百分率与年均降雨量的关系 (Winter 和 Smith, 1996)。

CO_2 只能通过扩散进入界面层。通过测定流动水的方向, 现已知界面层的厚度和叶片大小的平方根成正比, 而与流动水的流量成反比, 其大小在 $10 \mu\text{m}$ (流水) 至 $50 \mu\text{m}$ (静水) 之间。界面层的厚度经常是限制水生植物光合速率的一个主要因子。

CO_2 在水中的溶解如下所示:



和 CO_2 相比, H_2CO_3 的浓度很低, 因此通常把两者合并, 称之为 $[\text{CO}_2]$ 。

CO_2 在碳酸氢盐间的相互转换很慢, 特别是在缺少碳酸酐酶的情况下。无机碳化物的溶解主要取决于水中的 pH 浓度 (图 2-49)。在海水中, 当 pH 从 7.4 升至 8.3, 溶解在水中的各无机碳含量的变化如下: CO_2 在总无机碳库中的比例从 4% 下降到 1%, HCO_3^- 从 96% 下降至 89%, CO_3^{2-} 则从 0.2% 升至 11%。

在黑暗中, 池塘和溪流中的 CO_2 浓度通常较高, 超过与空气平衡的浓度, 这主要是由于水中有机体的呼吸作用以及 CO_2 在水和空气之间的交换很慢。 CO_2 浓度高时, 水中的 pH 则相对较低。在白天, 水中的 CO_2 浓度迅速下降, pH 相应上升。pH 的上升是个不利因子, 特别是在静水中。虽然溶解于水的所有无机碳 (即 CO_2 、 HCO_3^- 和 CO_3^{2-}) 的浓度可能只下降几个百分点, 然而高的 pH 影响了从 CO_2 到 HCO_3^- 的平衡, CO_2 的浓度下降很大, 所以对于水下仅能利用 CO_2 而不能利用 HCO_3^- 做为碳源的植物, 同化作用经常受 CO_2 供应不足的限制。

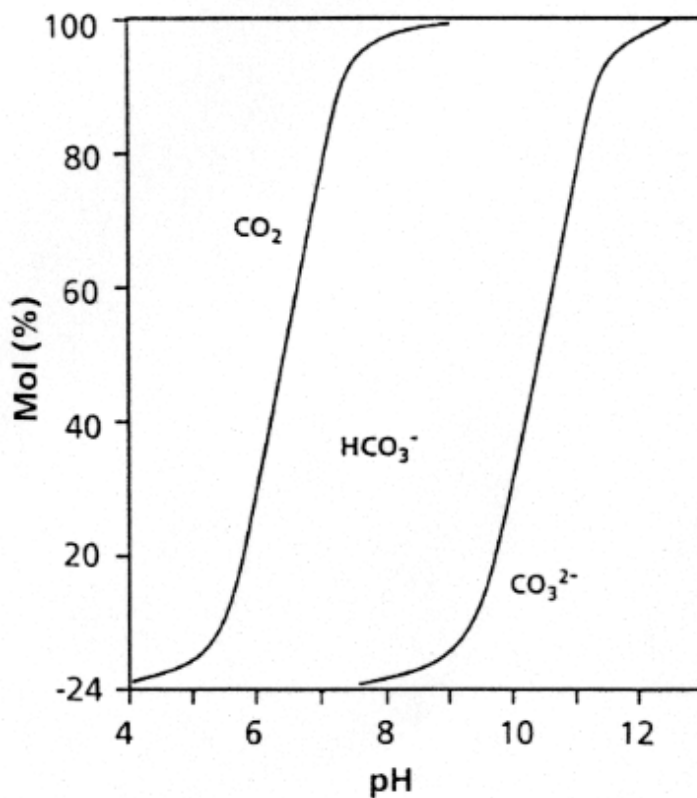


图 2-49 不同无机碳种类 (CO_2 、 HCO_3^- 、 CO_3^{2-}) 的作用显著取决于水溶液的 pH 值 (Osmond 等, 1982)。

11.3 水生植物对碳酸氢盐的利用

除了利用 CO_2 外, 许多水生植物还能利用碳酸氢盐作为光合作用的碳源 (Prins 等, 1982)。这可能是由于植物本身对碳酸氢盐的有效吸收, 也可能是通过释放质子, 降低细胞外空间的 pH 值, 导致反应向合成 CO_2 的方向进行 (Elzenga 和 Prins, 1988)。在一些水生植物 (如水草 *Elodea canadensis*) 中, 从 HCO_3^- 转变到 CO_2 的反应也可被碳酸酐酶所催化, 在一些物种的细胞外空间已经发现这种酶, 在 *Ranunculus penicillatus* 这种水生植物中, 碳酸酐酶与表皮细胞壁紧密结合 (Newman 和 Raven, 1993)。碳酸氢盐的有效吸收同样需要质子的释放, 以提供推动力。因此这两个机制很难区分开。为了区分这两个机制, 人们进行了同位素非平衡实验。这种方法是建立在 CO_2 和碳酸氢盐之间的平衡形成较慢的基础上。(当加入一种碳化物后, 约需 80 秒后才能建立平衡关系)。以缺乏胞外碳酸酐酶的原生质体做实验, 加入 C^{14} 标记的 CO_2 或碳酸氢盐, 结果表明 *Potamogeton lucens* 对碳酸氢盐的吸收主要是由于细胞外空间 CO_2 的形成, 而并不是直接吸收碳酸氢盐的结果 (Staal 等, 1989)。

能利用碳酸氢盐的水生植物有一增加叶绿体中 CO_2 浓度的机制。虽然这种 CO_2 浓缩机制和 C_4 植物不同, 其效果却是相似的, 即降低了 Rubisco 的氧化活性和 CO_2 补偿点。在依乐藻 (*Elodea canadensis*)、*Potamogeton lucens* 和其它水生植物中, 水中高光强和低的可溶性无机碳浓度能降低下部叶片中的 pH 值, 从而促进植物对碳酸氢盐的利用 (Elzenga 和 Prins, 1989)。这种碳浓缩能力同时取决于氮的供应: 供氮量越多, 光合器官和碳浓缩机制的能力就越强 (Madsen 和 Baattrup-Pedersen, 1995)。下层叶片的酸化导致上层叶片细胞外 pH 的增加, 当水中 CO_2 的供应少于 CO_2 的同化量时, 叶片被“极化” (Elzenga 和 Prins,

1989)。极化叶片的上层和下层在解剖结构也存在着差异：下层表皮细胞通常是转移细胞，其有向内生长的细胞壁物质，这有利于增加原生质体膜的表面积，它们含有大量的叶绿体和线粒体。而在叶片的上层，pH 的增加会导致碳酸钙的沉积。这个过程在碳酸钙的地理沉积上起了重要作用。

因为碳酸氢盐的利用，水生植物叶片内的 CO_2 浓度可能要比陆地 C_3 植物高许多，这意味着它们并不需要和 CO_2 强亲合的 Rubisco 酶。与 C_4 植物类似，水生植物对 CO_2 的 K_m 相对较高，约为陆地 C_3 植物的两倍（表 2-9）。这一高的 K_m 值使得水生植物具有很高的 Rubisco 催化活性，该催化活性与利用 HCO_3^- 的绿藻 *Chlamydomonas reinhardtii* 的 Rubisco 的催化活性相似。这种 Rubisco 专一活性相对较高，类似 C_4 植物而远高于 C_3 植物。

即使环境中的 pH 很低，没有可利用的碳酸氢盐，*Hydrilla verticillata* 等水生植物也有一可诱导的 CO_2 浓缩机制。这些植物有一可诱导的 C_4 类型的光合循环，其叶绿体内的 CO_2 浓度很高能抑制光呼吸并降低 CO_2 的补偿点，但它们不存在典型 C_4 植物所具有的花环型结构。植株生长在低可溶性无机碳浓度的水溶液中时，这种机制就被诱导出来（Reiskind 等，1997）。在冠层很密、可溶性氧浓度很高时，这种特殊的 CO_2 浓缩机制就有明显的生态优点，此时， C_3 植物的光合作用速率被光呼吸降低至少 35%，而在 *H. verticillata* 中仅降低 4%（Bowes 和 Salvucci，1989）。

11.4 从沉淀物中利用 CO_2

水生植物（如睡莲）有内在的通气系统，根系可以通过压力流吸收 CO_2 ，而后者即可用于光合作用。对湿生植物如 *Scirpus lacustris* 和纸莎草（*Cyperus papyrus*）来说，从沉积物中利用的 CO_2 仅占了很小的一部分，约占 CO_2 总吸收量的 0.25%（Farmer，1996）。对水芦荟（*Stratiotes aloides*）来说，沉淀物是 CO_2 的主要来源。由于沉积物降解会产生 CO_2 ，如果 CO_2 与空气中相平衡，以生长水芦荟为主的水池中将有有一个比预期要低的 $\delta^{13}\text{C}$ 值（-0.91% 到 -1.31%）（Prins 和 De Guia，1986）。由植物产生的差异很小，表明主要是扩散限制了光合作用，碳酸氢盐是一个重要的碳源（碳酸氢盐的 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显低于 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值）。

具水韭属植物生长形式的水生植物（水韭），直接通过根系从沉积物中获得大部分光合作用所需要的碳（60-100%）（表 2-15）。这种能力使它们能适应低 pH 和低碳（“软水”）环境。研究表明，“硬水”或海水植物不具备通过根系吸收 CO_2 的能力（Farmer，1996）。在水韭中， CO_2 从沉积物中扩散，通过腔隙空气系到达水中叶片。这些叶片有很厚的表皮层，没有功能性气孔却有很大的空气空间，不能与空气进行气体交换。水上叶片底部的气孔数非常少，而叶片上部气孔密度则正常（图 2-50）。水韭叶片的叶绿体密集在腔隙系的周围，叶片中的空气隙与茎杆和根系的空气隙紧密相连。夜晚，通过腔隙系从沉积物中扩散而来的 CO_2 只有一小部分被利用，其余均散失在空气中。

对陆地水韭属植物 *Stylites andicola*，从沉积物输送的 CO_2 也非常重要。这种植物很特别，没有气孔。

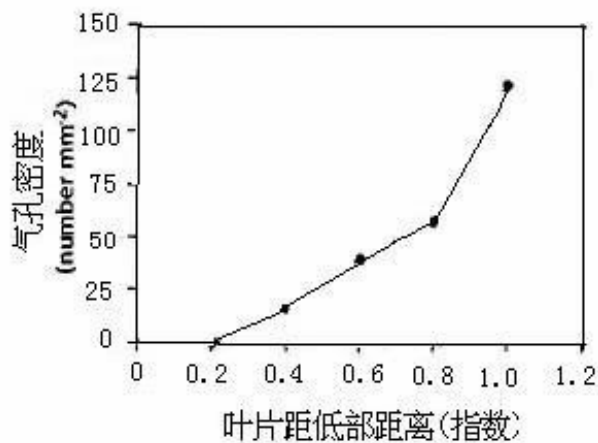
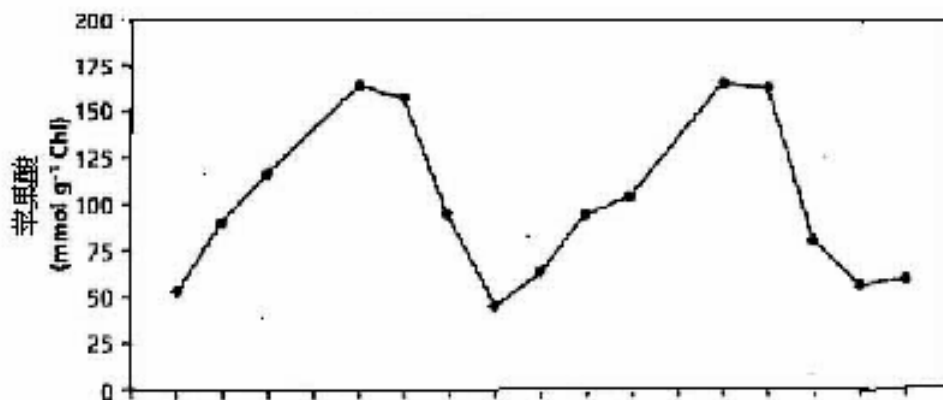


图 2-50 *Littrella uniflora* 正常叶片的气孔密度由下而上增加 (Nielsen 等, 1991)。

11.5 水生植物的景天酸代谢途径 (CAM)

虽然水生植物决无可能象沙漠植物一样受到水分不足的威胁, 但一些水生植物(如水韭属物种)具有和沙漠植物相似的代谢途径: 景天酸代谢(CAM, Keeley, 1990; Keeley 和 Busch, 1984)。这些植物在夜晚积累苹果酸, 当水中所供应的 CO_2 很少时, 其 CO_2 的固定速率和白天的同化速率相近 (图 2-51)。暴露在空气中的水韭属叶片与水下的叶片相反, 其苹果酸的浓度没有昼夜变化。

为什么水生植物会具有通常在干旱地区植物才具有的代谢途径? 水韭属植物中的 CAM 可能是对水中极低 CO_2 浓度 (特别是白天) 的一种适应。CAM 使植物在夜晚同化多余的 CO_2 , 这使得它们可以利用其它植物不能利用的碳源。虽然一些固定在苹果酸中的碳来自水中, 主要是由水下有机体呼吸产生的, 但也有一部分来自植物夜晚的呼吸作用。



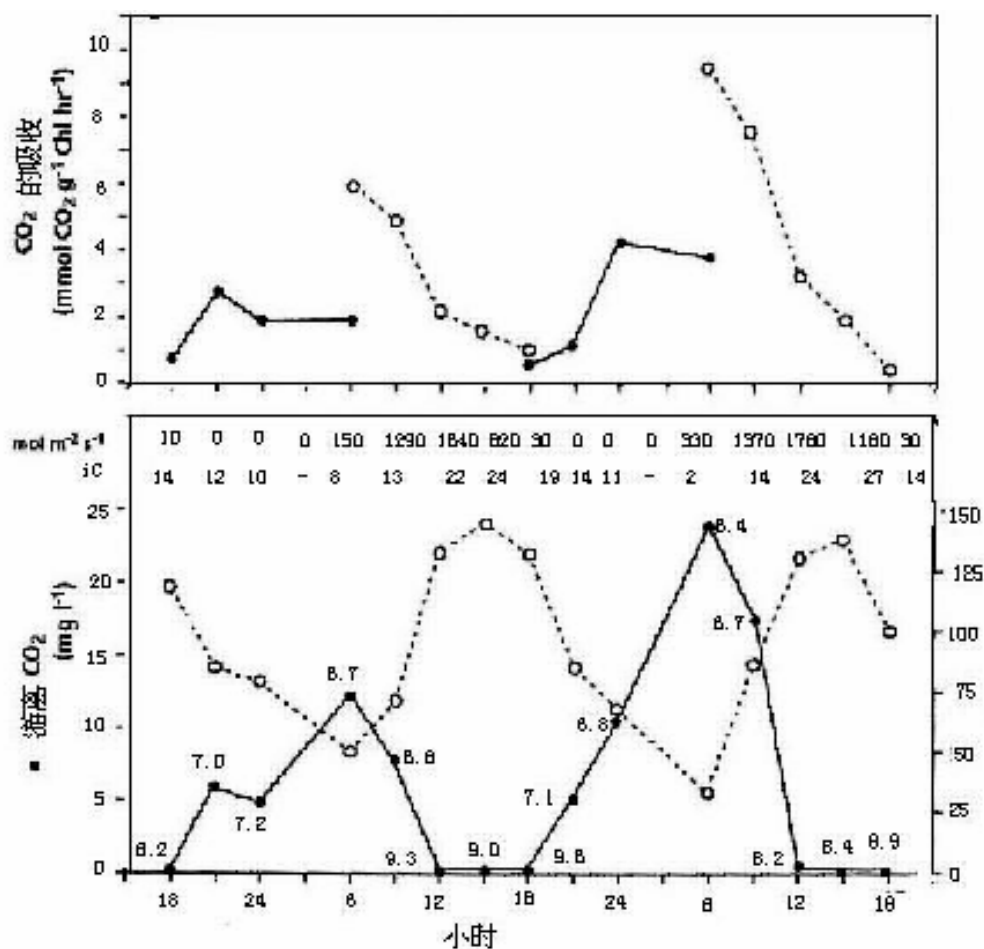


图 2-51 在黑暗下（实心符号）与光照下（空心符号），水下植物 *Isoetes howellii* 叶片的苹果酸含量、CO₂ 吸收率、水面的辐射强度、水温、CO₂ 和 O₂ 浓度的变化。下图中靠近符号的数字表示 pH 值（Keeley 和 Busch, 1984）。

表 2-15 *Littorella uniflora* 分别通过叶片与根系从空气和根际环境中获取 ¹⁴CO₂

来源	¹⁴ CO ₂ 同化 μg C(g 叶片或根 DM) ⁻¹ h ⁻¹			
	叶片		根系	
	空气	根际	空气	根际
根际 CO ₂ 浓度 (mM)				
0.1	300 (10)	340 (50)	10 (0.3)	60 (70)
0.5	350 (5)	1330 (120)	10 (0.3)	170 (140)
2.5	370 (4)	8340 (1430)	10 (0.3)	570 (300)

来源：Nielsen 等,1991.

*试验中往叶片或根系周围的水中通入 ¹⁴CO₂。括号中表示黑暗下测得的数值。

11.6 水生植物间、水生和陆生植物间的碳同位素组成差异

不仅水生和陆生植物的碳同位素组成存在极大差异，水生植物间也有明显差别（图 52）。低碳同位素鉴别说明这种植物的光合作用可能是 C₄ 途径，虽然并不一定具有典型的花环型

结构。目前仅在 *Neostapfia colusana* 植物中发现有发育良好的花环型结构 (Keeley 和 Sandquist, 1992)。低碳同位素鉴别也可能表明植物是以 CAM 光合途径, 然而, 这个途径似乎仅限于水韭科植物, 因为其底物的同位素组成关系, 它的 $\delta^{13}\text{C}$ 值通常为负值 (表 2-16)。在淡水植物中, 有 4 个影响同位素辨别差异的因子 (Keeley 和 Sandquist, 1992):

- (1) 碳源的同位素组成: $\delta^{13}\text{C}$ 值在+1‰ (从石灰中来的 HCO_3^-) 至-30‰ (来自呼吸作用的 CO_2) 之间变化。空气中的 CO_2 的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值为-8‰。水深度不同, 碳源的同位素组成也不同 (表 25)。
- (2) 固定碳的植物物种: 一些植物同化 HCO_3^- , 其 $\delta^{13}\text{C}$ 值为-1‰到+3‰。
- (3) 水生植物具有光合 C_3 、 C_4 和 CAM 等三种途径。
- (4) 通过碳扩散静态界面层和碳的吸收是光合作用的重要限制因子, 将降低碳同位素鉴别。

因此, 图 52 差异的主要原因是碳源的同位素组成和扩散过程, 它们比光合途径上的生化差异更为重要。

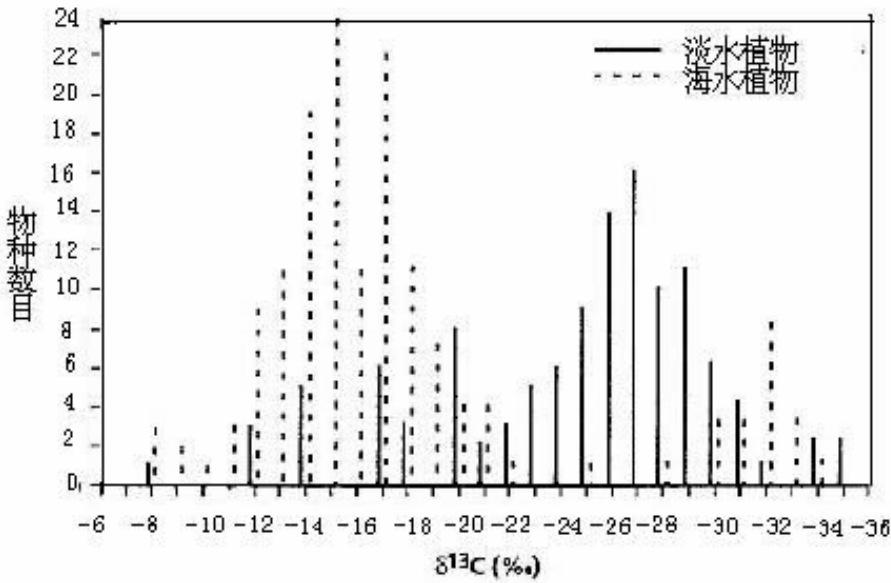
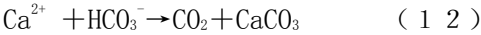


图 52 淡水与海水植物中碳同位素组成 ($\delta^{13}\text{C}$) 的变化情况 (Osmond 等, 1982)。

11.7 水生植物对碳酸盐沉淀的作用

在水生植物丰富的淡水系统中, 水中光合有机体 (如 *Chara*、*potamogeton* 和 *Elodea*) 酸化部分非原生质体、利用碳酸氢盐的能力在淡水系统钙沉积的形成中有重要作用。根据下面这个反应式, 许多富钙的沉积均来自于植物:



上述反应发生的碱性条件由“极性”水生植物叶片上部提供的。被光合同化和沉积为碳酸盐的碳是等量的。如果在营养缺乏条件下, 上述过程中释放的 CO_2 仅有部分被植物同化, 那么其余部分的 CO_2 均散失在空气中。另一方面, 如果碱性很低, 则就变成空气中的 CO_2 向水中净转移的过程 (McConnaughey 等, 1994)。

反应式 12 表明水中光合有机体在地球碳循环中起了主要作用, 另一方面, 空气中 CO_2 浓度的增加有酸化效应, 能溶解沉积物中的部分碳酸钙沉淀, 因而, 它们进一步增加了空气中 CO_2 浓度。

表 2-16 *Isoetes howellii* 水下与水上的植物的碳同位素组成 ($\delta^{13}\text{C}$) (‰)

池塘碳化物	-15.5 ~ -18.6
水下	
叶片	-27.9 ~ -29.4
根系	-25.8 ~ -28.8
水上	
叶片	-29.4 ~ -30.1
根系	-29.0 ~ -29.8

来源: Keeley 和 Busch, 1984.

12. 空气中 CO_2 浓度增加的效应

大量的碳以碳酸盐的形式存在于地壳中。这些碳酸盐被用于制作水泥时,有一部分 CO_2 进入空气中。以煤、石油和天然气形式存在的还原态碳的燃烧和土地利用方式的改变,每年使空气中的碳增加 $7.1 \times 10^{15} \text{g}$, 较之空气总碳量 $750 \times 10^{15} \text{g}$, 这些增加的 CO_2 将显著影响地球大气中的 CO_2 浓度 (图 2-53)。

表 2-17 可溶性碳同位素组成 ($\delta^{13}\text{C}$) (‰) 随深度的变化情况

水深 (m)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
1	-20.80
2	-20.75
5	-23.40
7	-24.72
9	-26.79
11	-29.91

来源: Osmond 等, 1982。

* 以同等深度下有机物的组成表示碳的同位素组成。

自 18 世纪后期工业革命开始, 空气中 CO_2 的浓度从 $290 \mu \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 增加到现在的 $350 \mu \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (海平面上约为 35Pa)。而由于燃烧化石燃料和土地利用方式的变化, CO_2 浓度仍将继续以每年 $1.5 \mu \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 的速度增加 (图 2-54) (Houghton 等, 1991)。测定冰核中的 CO_2 浓度, 表明在过去一万年中 CO_2 浓度与工业革命之前相似, 为 $280 \mu \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 但在两万年之前是 $205 \mu \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (Lemon, 1983)。砍伐森林、开垦草原和其它土地利用方式的变化, 导致相当数量的 CO_2 释放到空气中, 现在由于这些原因每年释放到空气中的碳达到 $1.6 \pm 1.0 \times 10^{15} \text{g}$ 。而在总的 $7.1 \pm 1.1 \times 10^{15} \text{g}$ 碳释放量中, 燃烧矿石燃料就占了 $5.5 \pm 0.5 \times 10^{15} \text{g}$ 碳 (Schimel, 1995)。然而, 空气中碳的每年增加量仅为 $3.2 \pm 0.2 \times 10^{15} \text{g}$, 大部分消失了, 其中约有 $2.0 \pm 0.8 \times 10^{15} \text{g}$ 碳被海洋吸收, 约有 $2.1 \times 10^{15} \text{g}$ 被固定在陆地生物量中 (Schlesinger, 1993)。分析大气中的 CO_2 浓度及其同位素组成, 表明北温带和北方森林是主要吸收“消失”碳的库, 有许多原因引起这种地面对 CO_2 吸收的增加, 其中包括 CO_2 浓度的增高对光合作用的促进 (约占地面吸收增加量的一半), 缺氮生态系统中氮的沉积和中纬地区的弃田还林 (各占地面吸收增加量的 25%) (Schimel, 1995)。

CO_2 为 35Pa 时, C_3 植物的 CO_2 同化速率并未达到 CO_2 饱和点, 而 C_4 植物实际上在 CO_2 浓度为 $350 \mu \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 即已饱和, 所以增加 CO_2 浓度后, C_3 植物光合速率增幅要较 C_4 植物大 (Bowes, 1993)。光合速率增加对植物生长的效应将在后面进行讨论。

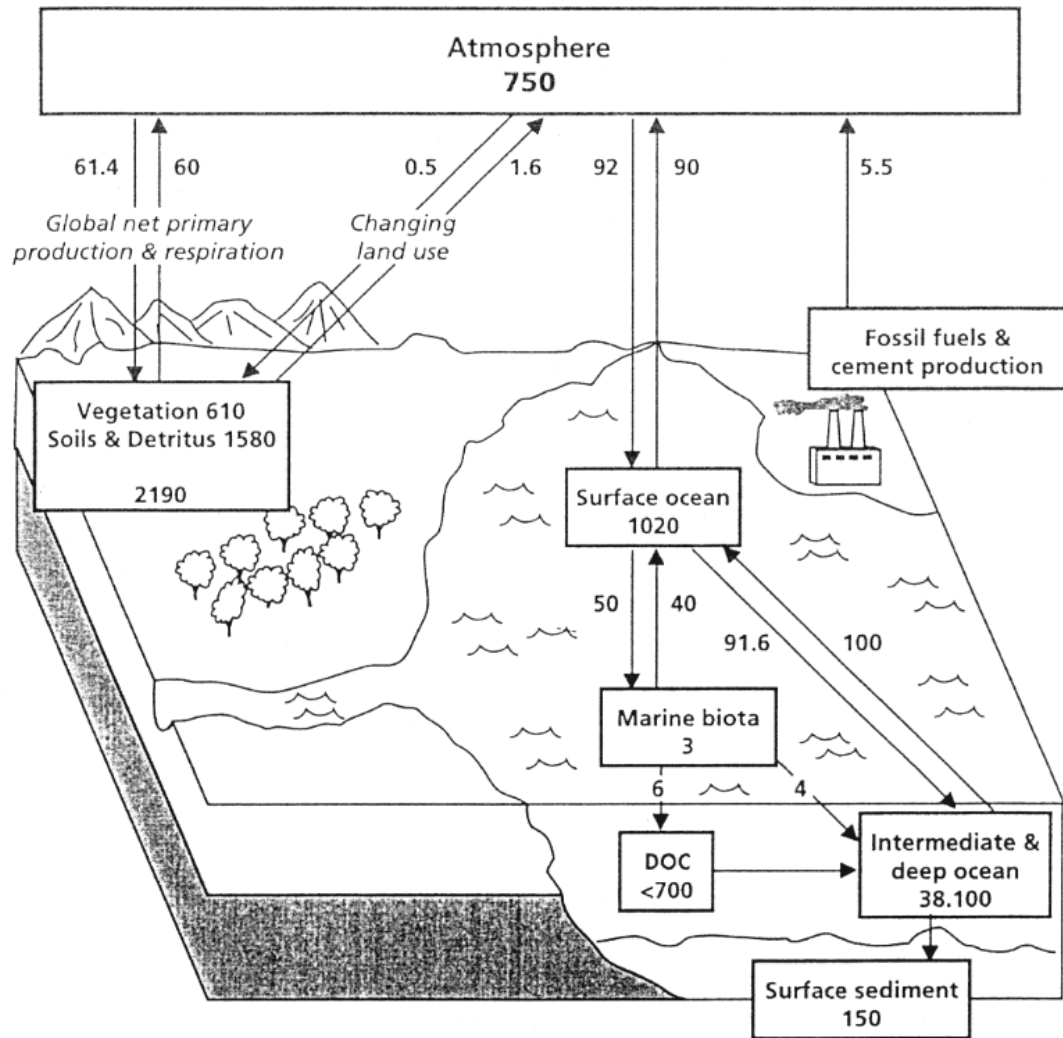


图 2-53 地球上碳的储存与流出情形图（以每年 10^{15} g 碳来表示）。大气中的碳由化石燃料燃烧获得、消失在海洋中；植物体内与土壤中的碳由土地利用方式的改变而消失，但有可能通过“CO₂ 施肥效应”而有局部提高。DOC 为溶解在海水中的有机碳（Schimel, 1995）。

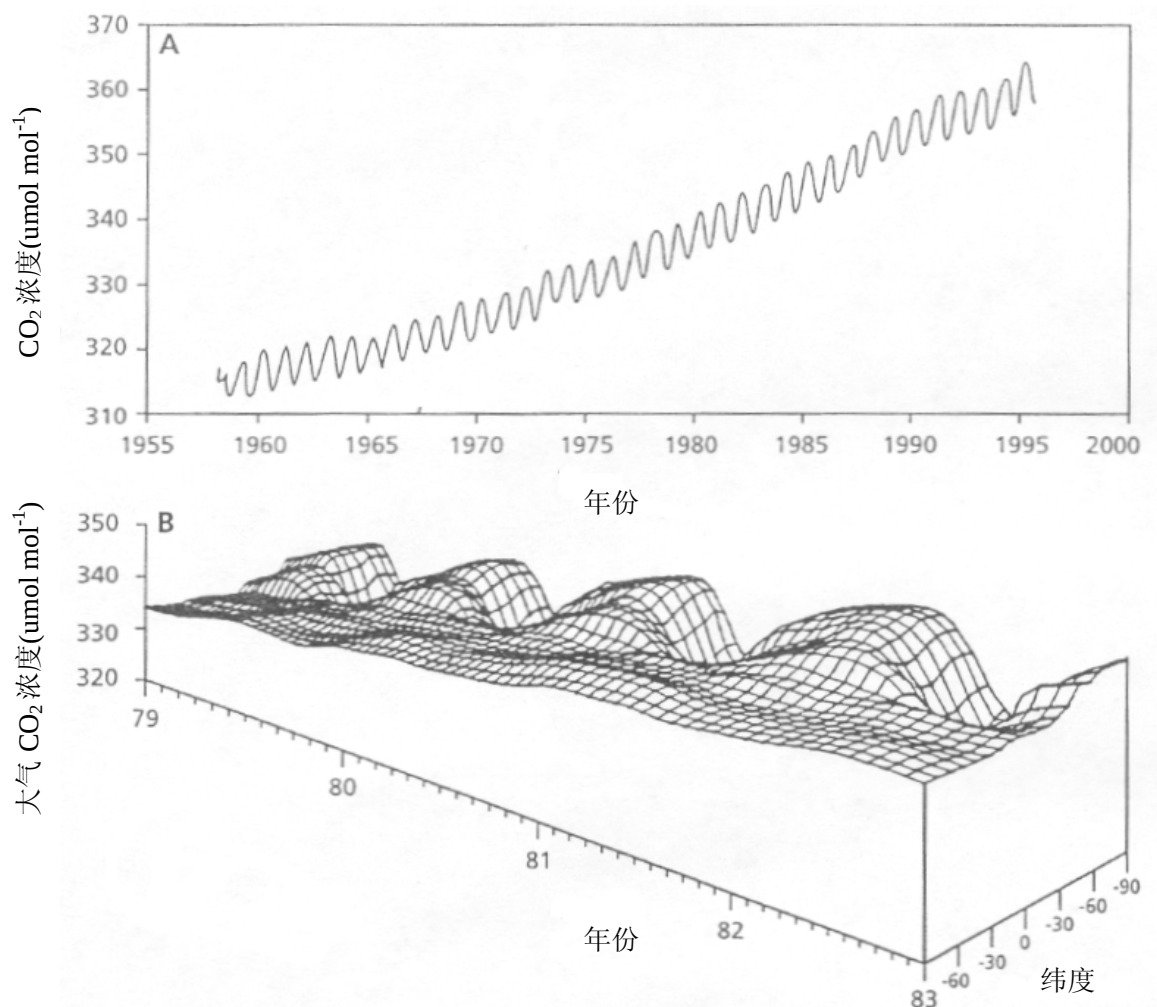


图 2-54 在夏威夷 Mauna Loa 测定的 CO₂ 浓度大约以 $1.5 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 程度而稳定上升 (A)。CO₂ 浓度在年度间也表现为稳定上升, 尤其在北半球 (B) (Keeling 和 Whorf, 1996; Goudriaan, 1987)。

12.1 光合作用对 CO₂ 浓度增高的适应性

植物长期处在 70 Pa CO₂ 条件下, 光合能力通常下降, 其单位叶面积的 Rubisco 及有机氮水平降低 (Long 等, 1993)。植物的光合下降程度随着 CO₂ 处理时间的延长而增加, 供肥少的植物中尤为明显 (Curtis, 1996)。与之相反, 高 CO₂ 浓度常能增加在水分胁迫条件下植物的净光合作用。高 CO₂ 浓度下, 草本植物的气孔导度不断降低, 因此 Pi 并不象预期的那样随着 Pa 的增加而升高。然而最近对本木植物的研究并未发现在高 CO₂ 浓度下有气孔导度下降的现象。草本 C₃ 植物气孔导度的下降能间接地促进在干旱环境下植物的光合作用, 这主要是由于土地干燥的减慢和由此导致的光合抑制的降低。

草本植物是如何感知到 CO₂ 浓度的升高, 并调节其光合能力的呢? 植物对高 CO₂ 浓度的适应不是由于感知到 CO₂ 浓度本身, 而是由于对叶肉细胞内蔗糖浓度的感知 (更确切的说是可溶性己糖的浓度)。这个过程受专一性己糖激酶的调节, 己糖激酶通过水解 ATP 使己糖磷酸化, 在己糖激酶水平相当低的转基因植物中, 长期高 CO₂ 浓度处理下光合作用的下降程度相对较少, 这种糖感知机制 (Sugar-sensing mechanism) 通过一种未知的传导途径影响与光合有关的核基因的转录, 其中第一个被影响的蛋白质是 Rubisco 小亚基和 Rubisco 激酶。长期高 CO₂ 浓度环境下, 类囊体蛋白和叶绿素水平也均下降。

这种糖感知机制在光合作用对其它环境条件的适应方面可能也有作用,如辐射水平、水分胁迫以及氮肥的供应水平,但目前还没有证据来支持这个假设(Koch, 1996)。

12.2 CO₂浓度升高对 C₃、C₄ 和 CAM 植物的不同效应

不同类型植物的光合作用对 CO₂ 浓度升高的反应不同。例如, C₄ 植物其光合速率实际上在 CO₂ 浓度为 35Pa 时就已饱和,它对 CO₂ 浓度升高的反应就比 C₃ 植物弱。

Opuntia ficus-indica, 是一种 CAM 类型植物,在全世界都有栽培。其同样对 CO₂ 浓度的增加有反应,不论白天还是晚上其 CO₂ 同化速率起初都增加,但在长期高 CO₂ 浓度下,这种现象就消失。

13. 结 语

有关光合性状的差异如何提高不同基因型植物在特殊环境下的存活率方面已经做了大量实验。其中包括专一性的生化途径(C₃、C₄ 和 CAM)以及更为复杂的阳生和阴生植物、水生和陆地植物以及不同光合氮利用效率和水分利用效率植物间的区别。光合性状也和全球环境变化对温度和空气中 CO₂ 浓度的影响密切相关。对于一个生理生态学家来说,就必需全面掌握叶片光合作用过程。

我们不能从对单张叶片光合作用的测量中得出整个冠层的光合速率(为了得到这个速率必须采用以后章节所讨论的分层原理),很明显我们也不能从短期测量大气 CO₂ 浓度的效应中得到长远的结果。可能会发生光合器官对高 CO₂ 浓度的适应,这将消弱起始的光合增加效应。更重要的是,我们不能从单张叶片的光合速率中得出植株整体的生长速率,生长速率并不仅仅由单位叶面积、单张叶片光合速率所决定,而是取决于单株植物的总叶面积和白天光合作用产物被植物呼吸所消耗的部分。

(周伟军, 王丹英, 王美娥, 张国庆)