

综述 Reviews

光合作用与农业生产

沈允钢^{1,*}, 程建峰^{1,2}¹中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所, 上海 200032; ²江西农业大学教育部作物生理生态与遗传育种重点实验室, 南昌 330045

摘要: 光合作用被誉为是地球上最重要的化学反应, 没有光合作用就不可能有人类社会的产生和发展。光合作用是作物产量形成的物质基础, 如何充分利用太阳能进行光合作用是农业生产中的一个根本性问题。文章从作物光能利用率与光合作用效率、光合作用过程及其运转的调控、农业发展动向与高光效三个方面简要分析了光合作用与农业生产的关系, 以期今后的相关研究提供一些思考。

关键词: 光合作用; 光合作用效率; 高光效; 农业生产

Photosynthesis and Agricultural Production

SHEN Yun-Gang^{1,*}, CHENG Jian-Feng^{1,2}

¹Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China; ²Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Genetic Breeding, Ministry of Education, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China

Abstract: Photosynthesis is the most important chemical reaction on the earth. The emergence and development of human society would not exist without photosynthesis. Photosynthesis is the material basis of crop yield formation, and how to make the most of solar energy for photosynthesis is the fundamental problem in agricultural production. The authors briefly analyzed the relationship of photosynthesis and agricultural production from the light energy utilization efficiency and photosynthetic efficiency of crop, the regulations of photosynthesis process and its operation, the tendency of agricultural development and high photosynthetic efficiency of crop to provide some beneficial thoughts for the future related research.

Key words: photosynthesis; photosynthetic efficiency; high photosynthetic efficiency; agricultural production

在2009年末与2010年初, 两位作者(注: 沈允钢参加了全部三个会议, 程建峰只参加了第三个会议)应邀参加了三个会议, 分别是两院资深院士联谊会在深圳举办的“三农”问题研讨会、上海院士中心举办的长江流域水资源综合调度及其对河口安全的影响研讨会和“973项目光合作用分子机理及其在农业生产中的应用的基础研究”年终总结会。这三个会议都与农业密切相关, 促使我们对光合作用与农业生产的关系进行了较系统地思考。

农业包括种植业、养殖业和农副产品加工业。种植业是根本, 养殖业和农副产品加工业都是直接或间接利用种植业的产物作为饲料或原料。我国人多地少, 要做到粮食基本自给, 必须努力提高单位耕地面积上的产量, 因此我国对农业生产一直非常重视。如何搞好种植业, 有一个非常概括的提法: 水、肥、土、种、密、保、工、管(王晓明2009)。仔细追究起来, 它们都与改善作物的生命

活动, 使其能得到丰收有关; 其中将“水”放在首位, 表明它对农业生产的重要性。有一个农谚说: “有水没水, 有收没收”。南水北调是有利于北方干旱地区农业生产, 但必须注意不能影响长江河口多方面的安全问题。如今人们常常谈到农业生产要“高光效”, 显然是更突出科学种田的重要性。要达到“高光效”就需将上述八个方面的增产措施都结合到如何促进“高光效”来应用, 这既要提高单位耕地面积上的光能利用率, 又要特别重视与形成经济产量密切相关时期的作物的光合作用效率, 现稍作分析讨论。

收稿 2010-02-22 修定 2010-05-24

资助 国家重点基础研究发展计划(“973”计划)项目(2009CB118504)、中国科学院知识创新工程重大项目(KSCX2-YW-N-059)和上海市博士后基金(07R214153)。

* 通讯作者(E-mail: ygshen@sippe.ac.cn; Tel: 021-54924233)。

1 作物光能利用率与光合作用效率

提高光能利用率就是通过植物光合作用将照射到单位土地面积上的太阳能尽可能多地用于把环境中的无机物同化成植物体中的有机物。计算这些有机物中所含的能量占此时期内照射到有关土地面积上的太阳能的比例,即为该土地面积上植物的光能利用率(赵育民等 2007)。对农业生产来说,这一概念有助于人们更加注意通过各种作物的合理搭配来充分吸收利用照到单位土地面积上的太阳能,减少太阳能直接照到土地上或散射掉的损失。我国传统农业非常重视一年种植多茬和间作套种,这有利于提高单位土地面积的光能利用率,但还需要结合作物的光合特性来进一步改善光能利用率。20世纪60年代初,殷宏章先生到农村调研后,对如何提高作物群体光能利用作了系统分析,可以说是很有意义的科技创新(殷宏章等 1959)。

光合作用效率一般是指太阳能直接照到植物绿色器官上进行光合作用的效率。人们常引用 Hall 和 Rao (1987)所著的《光合作用》一书,认为太阳辐射能中约有 53%是波长 400~700 nm 可用于光合作用的,但其中的 30%不能被叶绿体吸收而损失掉(只剩 37%);能被叶绿体吸收的又由于 400~700 nm 的光均被当作含能量较低的 700 nm 来利用,因而又损失掉 24% 的能量(只剩 28%);在光合作用反应中,利用激发能同化二氧化碳成葡萄糖的过程中在机理上必然有 68% 的能量损失,因此只剩下 9% 成化学能留在光合产物碳水化合物中。由于植物中存在暗呼吸和光呼吸,它们会消耗掉 35%~45% 的有机物的能量,因而最后净光合作用效率只有 5%。人们一般将 5% 当作光合作用效率的理论值。要提高光合作用效率就得设法改善作物的光合作用,使实际光合作用效率更接近理论值。实际上, Hall 和 Rao (1987)这样分析光合作用的理论效率也存在不少不确切之处。例如,光合作用中存在光系统 I 和光系统 II 两种色素系统,它们进行不同的光化学反应,一种可利用短于 680 nm 的光,一种可利用略长于 700 nm 的光, Hall 和 Rao 为了简化计算光能利用效率,就未加以区别。

2 光合作用过程及其运转的调控

要通过探讨光合作用分子机理来提高农业生产中的光合作用效率,就必须要对光合作用各过程

加以分析并有所了解。光合作用过程非常复杂,至今仍有不少奥秘尚未揭开。概括地说,它大致可以分为原初反应、同化力形成和碳同化三大步骤(许大全 2002)。

原初反应包括光合色素吸收光能后将它传递到反应中心,引起光化学反应,产生电荷分离。如果光化学反应后面的暗反应来不及利用传来的能量,这时多余的光能就会对光合机构造成破坏。不过,在光合机构中存在着可将这些多余的能量以热耗散或无害化处理的一些途径,可减少或避免这些损坏,人们也正在努力探究。有关作物如何适应强光的问题,我们实验室结合农业生产进行了不少调查和研究,许大全(2002)在其专著《光合作用效率》中对这方面也有较多论述。

同化力形成是指反应中心产生电荷分离,引起类囊体膜上进行的一系列电子传递和氢离子转移,从而形成同化力携带在生物代谢中常见的能量载体——还原辅酶 II (NADPH)和腺三磷(ATP)上。这一过程曲折多样,能量载体各自的生理功能如何,至今还众说纷纭。非常简略地说,此同化力形成过程可分为两大类(沈允钢和魏家绵 2003):一类称为非循环光合磷酸化,其电子传递是将两种光系统连接起来,一端通向氧气释放,一端使辅酶 II 等还原。在电子传递过程中伴随着在类囊体膜两侧形成电位差和氢离子浓度差,这些氢离子通过膜上的 ATP 合酶时可催化 ATP 的合成。另一类称为循环光合磷酸化,其电子只围绕光系统循环运转,没有氧化物和还原物的积累,但可伴随产生膜两侧氢离子浓度差,氢离子通过 ATP 合酶时可合成 ATP。两类光合磷酸化形成的 NADPH 和 ATP 可用于碳同化或其他需能代谢。同化力形成的过程非常复杂,牵涉一系列电子递体和蛋白复合体,它们处于叶绿体内的类囊体膜上的不同部位,其反应对类囊体的收缩膨胀及蛋白复合体的位移等有复杂的影响,是光合机构运转调控的关键。

我们实验室在研究光合磷酸化和光合机构运转的关系中发现,ATP 的供应常常也是限制光合作用的重要因素。我们的研究表明有两种途径可改善 ATP 的供应:一种是通过用一些化合物调控 ATP 合酶的动态结构来提高 ATP 合成的效率(魏家绵等 2003);另一种是通过喷射低浓度的亚硫酸氢钠溶液

促进循环光合磷酸化而增加ATP的合成(王宏伟等2000)。由于后一种方式简便易行, 硫又是植物必需元素, 且施用浓度远低于人们作为食品添加剂施用的数量, 因此有益无害, 已在农业生产上初步推广应用。一般情况下, 亚硫酸氢钠可促进光合作用且有增产效益。但最近发现, 喷施亚硫酸氢钠溶液不能促进李振声先生通过远缘杂交而育成的小偃系列小麦的光合作用(Wang等2003), 这是由于这类通过远缘杂交而育成的小麦内源循环光合磷酸化活力较高, 本身已有足够的ATP供应了。通过特殊育种途径提高一个作物的品系内源循环光合磷酸化活力, 而使光合作用不受ATP供应限制固然有效, 可是特殊育种途径相当困难并且需要经历好几年才能育成一个作物品种。因此, 喷施亚硫酸氢钠溶液和特殊育种虽都可增加ATP供应, 但有不同特点: 前者可应用于绝大多数作物, 但只能增加光合磷酸化活力1周左右, 因此必需在作物光合作用与增产关系最密切的时段使用才有效; 特殊方法育种可得到具有较高内源循环光合磷酸化活力的遗传性, 但特殊育种困难较多, 难以普及到多种作物。可见两种途径各有所长, 应根据具体情况而分别利用。

碳同化包括许多酶反应, 有的处于叶绿体内的间质中, 有的处于叶绿体外的细胞质内, 它们之间有复杂的调节联系, 这与产物的转化或输出有关(武维华2003)。人们认为, 在一般条件下, 大气中的 CO_2 浓度不能满足光合碳同化的需要, 因而常是自然条件下进行光合作用的主要限制因素(刘贤德和沈允钢2005)。在基本密闭的玻璃温室或塑料棚栽培农作物时, 人们已在努力设法将 CO_2 浓度提高1倍左右, 这样作物的光合作用及收获可显著增加。要使 CO_2 施肥增产措施得到广泛应用需要开发适用的 CO_2 气源。在较大城市附近可利用焦化厂、酒精厂等纯化好的气源。有些农村地区在温室里利用有机肥腐烂产生 CO_2 。现在不少农村在推广生物垃圾进行沼气发酵, 沼气中含有大量二氧化碳, 如能设法分离净化后作温室中施用的 CO_2 气源则是很好的综合利用途径。

3 农业发展动向与高光效问题

进入21世纪, 沈允钢(2001)曾应邀写过一篇综述, 认为农业将扩展成绿色植物产业, 因而高光效将更受重视。当前世界上出现的不少问题与农业

有密切的关系, 其中以能源问题最为突出。工业革命以来, 社会发展是以消耗化石燃料(煤、石油、天然气等)作为主要能源。随着物质文明的扩展与延伸, 化石能源消耗越来越严重, 因而逐渐考虑开发利用可再生能源; 其中依靠当代光合作用形成的生物质作能源规模巨大, 价格低廉, 受到高度重视(倪维斗2008)。美国正在大量利用玉米等粮食发酵成乙醇等作为燃料, 这已引起国际市场上粮价暴涨(刘瑾和邬建国2008), 好在我国重视农业生产, 粮食基本自给, 因此社会经济没有受到影响。可是我国人口还要增加, 至21世纪中叶才能稳定, 所以加强科学研究, 努力提高单位耕地面积上作物的光能利用率和光合作用效率非常重要。关于能源作物的栽培, 我国强调利用可开垦的荒地等, 不得占用粮田。这就扩展了农业的光能利用的范围, 促使人们从多方面开展研究。有人已在考虑利用高粱来生产生物燃料, 因为高粱耐瘠, 易于在荒地上生长, 而且它是四碳植物, 其光合作用利用强光的能力较高(郭平银等2007)。

开发生物燃料, 除了种植能源作物, 还可利用农副产品利用后所形成的“生物垃圾”。其中, 稻、麦、玉米等收获后剩下的秸秆等数量巨大, 可通过作喂牲口的饲料, 然后将粪便用于发酵得到沼气作为燃料。沼液、沼渣可施入田中作肥料, 这是非常好的高效生态利用模式。这既能充分利用光合作用合成的大量有机物, 又能改善土壤的物理化学特性。

如今城镇经济发展很快, 这对农业生产有多种影响。最重要的是土地问题, 城镇发展常会占用农田。我国已明确规定要坚决守住18亿亩耕地的红线, 而且还要提高质量, 这是非常英明的决策(温家宝2007)。如今正在大力推进城镇化, 要统筹城乡发展牵涉很多问题。联系植物的生命活动和光合作用研究来看, 较重要的至少有三个方面的。

首先是城镇人口食物供应问题。城镇居民生活水平不断改善, 因而对食物的需求也越来越高, “民以食为天, 食以安为先”。不仅考究主食的质量, 还需要多种多样新鲜的蔬菜、瓜果和畜禽鱼肉等, 这有力地促进了城郊现代农业的发展。因此, 在城镇周围园艺作物的种植不但要精耕细作和花样繁多, 并且还迫切需要采用各种科技成果, 包括不

少提高光能利用率的措施来发展生产。

其次是城镇居民生活在建筑群中, 不仅希望能在居住区附近有绿色园地, 而且还力求利用屋顶、阳台和窗口等盆栽种些蔬菜、花卉, 改善生活。我们研究所的李止正等(2003)研发了一套立柱栽培设施, 可在狭小的空间栽培作物, 能使其较充分地利用阳光进行光合作用, 获得较好的收获。

此外, 在农田附近的城镇除了可改善农民的生活和便于农民到耕地上进行种植活动外, 还有助于发展农副产品的综合加工利用。这样既提高了农副产品的附加值, 还便于农副产品利用后形成的生物垃圾经沼气发酵得到燃料和将沼液沼渣施回到农田中作肥料, 符合高效生态农业的规律。这对作物光合作用研究也提出了更高的要求, 必须将促进光合作用的时期和形成重要经济产量的关系能更紧密结合起来。在这种情况下重要经济产物不一定全部是基本代谢成分(淀粉、蛋白质和脂肪等), 还可能有一些具有重要利用价值的次生代谢产物。因而就需要探讨如何既能使光合作用效率提高又能够促进这些次生代谢产物的积累及利用的途径, 为经济和社会的可持续发展作出更大贡献。

参考文献

郭平银, 齐士军, 徐宪斌, 郑现和, 肖爱军, 游宝杰(2007). 能源植物甜高粱的研究利用现状及展望. 山东农业科学, (3): 126-128

- 李止正(2003). 蔬菜和花卉柱式无土栽培技术. 农业新技术, (6): 34~36
- 刘瑾, 郭建国(2008). 生物燃料的发展现状与前景. 生态学报, 28 (4): 1339~1353
- 刘贤德, 沈允钢(2005). 光合作用各部分反应间的动态衔接与协调. 生命科学, 17 (4): 341~345
- 倪维斗(2008). 从生物质能的利用谈起. 中国能源, 30 (7): 8~12, 23
- 沈允钢(2001). 二十一世纪的绿色植物产业展望. 国际技术经济研究, 4 (1): 1~9
- 沈允钢, 魏家绵(2003). 光合磷酸化. 匡廷云主编. 光合作用原初光能转化过程的原理与调控. 南京: 江苏科技出版社, 358~370
- 王宏伟, 魏家绵, 沈允钢(2000). 喷施低浓度亚硫酸氢钠可促进小麦叶片的光合磷酸化和光合作用. 科学通报, 45 (4): 394~397
- 王晓明(2009). 忆毛主席的“农业八字宪法”. 中国农资, (8): 16
- 魏家绵, 王大伏, 石晓冰, 沈允钢(2003). ATP合酶的结构与功能. 匡廷云主编. 光合作用原初光能转化过程的原理与调控. 南京: 江苏科技出版社, 330~357
- 温家宝(2007). 一定要守住全国耕地不少于18亿亩的红线. 经济咨询, (4): 1
- 武维华(2003). 植物生理学. 北京: 科学出版社, 157~164
- 许大全(2002). 光合作用效率. 北京: 科学出版社, 1~2
- 殷宏章, 王天铎, 沈允钢, 邱国雄, 李有则, 沈巩琳, 杨善元(1959). 小麦田的群体结构与光能利用. 农业学报, 10 (5): 381~397
- 赵育民, 牛树奎, 王军邦, 李海涛, 李贵才(2007). 植被光能利用率研究进展. 生态学杂志, 26 (9): 1471~1477
- Hall DO, Rao KK (1987). Photosynthesis. 4th ed. London: Edward Arnold Publishers Ltd, 2~4
- Wang H-W, Su J-H, Shen Y-G (2003). Difference in response of photosynthesis to bisulfite between two wheat genotype. J Plant Physiol Mol Biol, 29 (1): 27~32