

海洋光合作用研究进展

周百成

(中国科学院海洋研究所)

海洋是生命的摇篮，也是光合作用生物的发源地。光合生物的长达三十亿年的进化过程中，有四分之三以上的时间是在海洋中渡过的。因此，海洋是研究光合生物的起源和进化的主要场所。生活在辽阔的海洋中的海藻，门类众多，具有原始性和新陈代谢类型的多样性两大特点，是对光合作用机理进行比较研究的良好材料。

光合作用是一个规模巨大的生命活动过程。整个地球上的植物，通过光合作用每年生产几亿吨有机物，同时将太阳能转化成化学能，这些能量相当于人类所需要的能量的100倍。光合作用使大气中的氧每3,000年就更新一次，使大气和水中的碳素每300年就循环一次。

海洋光合作用的年产量比陆地大一倍，至少也同陆地的年产量相等。我们从海洋光合作用在能量转化中所占的比重（图1），就可以清楚地看出它对地球上的生态平衡和物质循环过程都有巨大的影响。

光合作用的直接和间接产物是食物和能量的主要来源。光合作用合成的有机物占植物的总干重的95%左右。光合生物是海洋中的初级生产者。它们所生产的有机物和贮存的能量是食物链的基础。因此，不仅对海藻的人工养殖，而且对海洋生物生产潜力的估计，海洋生物资源的开发利用中的许多问题都同海洋光合作用有着密切的联系。

复杂的光合作用过程是利用太阳光的能量，在常温、常压下进行的，能量转化效率很高，一般达到35%，在一定条件下可以达到75%，而目前最好的光电池的转能效率也只达到15—19%。人工模拟光合作用不是一种遥遥无期的设想。近年来，光合作用机理研究的进展很快，有些过程的人工模拟已经初步成功。光合作用的人工模拟展现了人工合成食物，大规模利用太阳能的美好前景。

光合作用的研究不仅有重大的理论意义，而且在解决食物、原料、能源和环境等问题上都有重大的实际意义。光合作用的研究成果在军事上也有实际用途。因此，它已经成为现代自然科学的重大研究课题之一。近年来海洋光合作用的研究也有很大的发展。几乎世界各国的主要的海洋研究机构都在进行研究，涉及到光合作用和海洋生物学的许多方面，积累了丰富的资料。现在仅就几个问题，介绍一下近年来的进展概况。

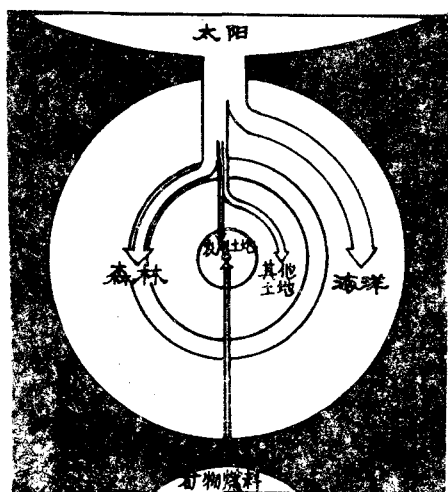


图1 被地球上的光合生物固定的能量

按照海洋和陆地的生产力相等的估计。同心环的面积和各种生态系统在地球上所占的面积成正比。箭头的宽度同各种生态系统所固定的以及矿物燃料所提供的能量成正比。

一、光合作用的理论研究

光合作用的实验研究已经有二百多年的历史。从本世纪二十年代起,进入了研究光合作用内部机理的阶段。海洋光合作用的研究在阐明光合作用的机理,了解光合作用同环境因子的关系,探索光合生物的起源和进化等许多方面都作出了一定的贡献。

1. 色素和光合器

光合器是进行光合作用的细胞器。光合器中的色素是太阳光能的吸收者,在光能转变成化学能的过程中起着重要的作用。在海洋中生活着光合细菌、藻类和少数高等植物。仅藻类就有十一门之多。海洋植物的种数虽然比陆生植物少,但色素的种类和光合器的类型却很多。

天然的叶绿素有四种,其中有两种——叶绿素c和d是藻类特有的。现在发现叶绿素c不是单纯的一种色素,而是两种——叶绿素C₁和C₂的混合物。这两种叶绿素C都已分别提纯,获得了结晶,还提出了它们的结构式(Strain等, 1971; Jefferey, 1972)。早在1947年,就在某些海产红藻中发现了叶绿素d,但对它一直有疑问。现在已经公认它是一种天然的色素,也提出了结构式(O'heocha, 1971; Meeks, 1974)。以前还在野生的黄藻中发现过叶绿素e。现在发现黄藻含有叶绿素c。这种叶绿素e可能是叶绿素c的转化产物(Meeks, 1974)。藻胆素是蓝藻、红藻和隐藻特有的色素。已经发现的参与光合作用的藻胆素有十二种。证实了变藻蓝朊是一种在红藻和蓝藻中普遍存在的藻胆素。近年来,除研究藻胆素的种类及在各种藻类中的分布情况外,还开展了对它们的分子量,蛋白质亚单位和氨基酸组成的研究(例如Hirose和Kumano, 1966; Hirose等, 1969; Van Der Veldt, 1973)。

光合器的基本结构是一种片层式的囊状结构,称为类囊体。光合细菌和蓝藻没有叶绿体,类囊体分散在整个细胞中。其它藻类和高等植物的类囊体分布在叶绿体内。综合近年来

大量研究结果,除蓝藻外,其它各门有叶绿体的藻类的类囊体排列方式就有五种类型。陆生维管束植物只有一种类型。Bisalputra (1974)列举了近年来的研究结果,讨论过各种类型的划分问题。此外,藻胆体发现之后,近年来对藻胆体的观察,分离和功能都进行了研究(Gray等, 1973; Gantt等, 1973; Kessel等, 1973; Lefort等, 1973; Widman等, 1974)。

2. 光合作用机理

根据光合作用机理研究的结果,现在可以认为光合作用由三部分反应组成:第一部分是水中放出氧,并留下一个还原化合物。第二部分是从这个还原化合物将氢原子传递到一个原初受氢体。第三部分是二氧化碳被这个还原了的受氢体还原,产生己糖和淀粉。

在本世纪四十年代到五十年代初期,第三部分首先被突破,揭示了把二氧化碳转化为碳水化合物酶促过程,即Calvin循环(三碳途径)。近年来又发现了光呼吸和碳固定的新途径,即四碳双羧酸途径。第二部分就是光合作用的电子传递链。近十五年来,在这方面取得了显著的进展。提出的理论中占主导地位的是双光反应理论。它的主要内容是认为整个过程包括两个光化学系统。两个系统中都有集光色素吸收光能,将能量传递到反应中心色素,引起光化学反应。在两个光系统之间,通过一系列氧化还原反应,传递电子,构成一个电子传递链。同时进行光合磷酸化作用,生成高能化合物腺三磷(ATP)。至今,对第一部分,即光合作用放氧的机理了解得最少。它已经成为重要的研究课题。有人估计在今后十至十五年内就可以突破。

两个光系统的理论是五十年代开始形成的。当时,在海藻中发现的色光瞬变效应是这个理论的主要实验根据之一。现在又用海藻研究两个光系统的机理。石蓴、孔石蓴、条斑紫菜、角叉菜等的荧光光谱(Murata等, 1969; Konishi等, 1973; Satoh, 1973; Schreiber等, 1971),褐指藻的荧光瞬变(Ebata等,

1971), 石蓴的活体吸收光谱 (Leppink 等, 1973) 以及褐指藻同齿绿岩藻、掌状海带和糖海带的比较研究 (Goedheer, 1973), 都提供了两个光系统中叶绿素各种活体形式的组成和能量转移的新资料。藻胆体的荧光 (Gantt等, 1973), 光合作用的作用光谱的分析 (Lemasson等, 1973) 说明变藻蓝素收集藻胆体中的其它藻胆素吸收的光能, 将它传到片层结构中的叶绿素, 在光能的吸收和传递中起着重要的作用。此外, 还从许多海藻中提取了藻胆素, 研究它们同叶绿素之间的能量传递和藻胆素的蛋白质部分对它的光化学活性的影响 (例如 Евстигнеев等, 1972; Красновский等, 1970)。细胞色素是电子传递链的重要成分。许多海藻都有一种藻类特有的C型细胞色素 (Nisizawa和Ikawa, 1975)。通过研究细胞色素的氧化还原反应, 对紫菜和紫球藻的电子传递链的机理已初步了解 (Nishimura和Takamiya, 1966)。此外, 发现紫菜等海藻中也有质醌A, 泛醌等醌类化合物。

海藻光合作用的碳途径, 从五十年代至今, 都作过不少研究。现在一般认为藻类和其它较原始的植物一样, 属于三碳植物, 有光呼吸, 光合作用的碳途径是 Calvin 循环 (Hatch 和 Slack, 1970; Raven, 1975)。有四碳双羧酸途径 (Hatch和Slack循环) 的都属于高度进化的植物, 四碳植物是从三碳植物进化来的。但是 Karaker 等 (1973) 根据石蓴、马尾藻等海藻的实验, 同时引证其它人的研究结果, 认为在海藻中存在着四碳双羧酸途径, 同时又有三碳途径, 属于两者并存的状态。他们还提出了海藻的碳途径的图解。四碳植物没有光呼吸或光呼吸很低, 产量高。因此, 海藻中是否有四碳途径, 这是一个既有理论意义又有实际意义的问题。此外, 长期以来, 用离体叶绿体做碳固定的实验是比较困难的, 管藻目的海藻, 例如松藻的叶绿体要求的条件不象陆生植物的那样严格, 实验容易成功 (Schonfeld, 1973)。地中海伞藻的叶绿体, 活性能保持数小时, 光合作用速率同完整细胞一样, 主要也是通过

Calvin循环, 而且有活跃的生物合成 (Shepherd和Bidwell, 1973)。这些海藻是研究碳固定的很好的材料。

光合作用的放氧机理是正在重点突破的问题。藻体很薄, 只有一层或二层细胞的膜状海藻, 例如石蓴、礁膜、紫菜等是研究放氧机理的良好材料。松藻的离体叶绿体是研究Hill反应的理想材料 (Schonfeld, 1973)。羽藻和硬毛藻的叶绿体容易分离, 很适于用凝胶电泳法分离两个光系统 (Ogawa, 1976)。随着研究工作的进展, 在海藻中将会发现更多的理想的种类, 为阐明放氧机理作出贡献。

大型褐藻有明显的光合产物的运转现象。近年来的研究进一步证明海带属 (Hellebust等, 1972; Penot等, 1976; Schimitz等, 1972, 1976) 和巨藻 (North, 1971) 的光合产物的运转方向是从表皮细胞运向皮层细胞, 从叶片运向基部, 积累在生长部和固着器中。对运转速度和运转物质的种类也有进一步的了解。这种运转过程对于大型褐藻适应深水生长和形成密集的藻林是十分重要的。

3. 光合作用和生态因子的关系

在海洋里, 植物的生活方式可分为浮游、漂浮、底棲、附生和共生等类型。它们的光合作用同生态因子的关系也各有特点。其中研究较多的是浮游藻类和大型的底棲藻类。

光照是进行光合作用的最基本的条件。在陆地上, 主要是光强度的变化。在海洋中, 随着深度的增加, 不仅光强度减弱, 而且光谱组成也有明显的变化。在真光层的下限, 光强约等于海面上的光强的1%, 光合作用的生产和呼吸作用的消耗互相抵消, 达到补偿点。因此, 真光层的深度就是补偿深度, 真光层也被称为光合作用层。根据 Jorlov (1951) 的意见, 大洋海水的光学类型可分为三种, 近岸海域分为九种类型。在最清的大洋中, 透入真光层下部的主要是蓝光。在最清的和较清的近岸海域, 主要是绿光。在最混浊的近岸海域, 透到深处的主要是黄光。

海藻对光强的适应方式与陆生植物不同。浮游藻类可以分为两种类型。一种是小球藻类型。它们用增加叶绿素的含量和光合作用速率,降低光饱和点和呼吸速率的方式适应低光强(Steemann Nielsen和Jørgensen,1968)。另一种是硅藻类型。它们通过改变酶的量,改变光饱和的光合作用速率,适应光强的变化(Jørgensen,1967)。它们在强光下的光合速率很高,是一种适应强光的类型。

在真光层的下部,藻类通过色素组成和含量的变化同阳光的光谱组成的变化相适应,充分利用很弱的光线。褐藻、硅藻有岩藻黄素,双鞭藻有多甲藻素,这两种色素都吸收蓝绿光。红藻和蓝藻有吸收绿光的藻红脎和吸收黄光的藻蓝脎。它们适应主要有蓝光、绿光或黄光的真光层下部的光照条件,因此能够比绿藻长在更深的地方。硅藻和双鞭藻具有适应强光和弱光的能力,光谱组成的变化对它们的光合作用的影响较小,这可能是它们成为海洋中占优势的浮游藻类的重要原因。另外,真光层下部也不是绝对没有绿藻。因为绿藻有叶绿素,除了吸收红光,还能吸收蓝光。在真光层下部只有蓝光的海区,绿藻也能长得较深。即使是在深处只有绿光的海区,底棲绿藻象浮游绿藻一样,也用增加叶绿素的方式充分利用弱光。例如有一种硬毛藻,它的叶绿素含量极高,能够长在光强只有海面的0.6%的20米深处。另一方面,红藻虽然是适应深水的藻类,但有些种类也生长在潮间带,甚至是潮间带的上部。这些红藻的类胡萝卜素的含量很高,一般是红褐色的。这些色素不参与光合作用,起着阻挡强光,防止其它色素被破坏的作用(Halldal,1974)。由此可见,海藻对光照条件的适应方式是多种多样的。Steemann Nielsen(1975)也引证了不少实验结果,讨论过这些问题。同时,还应当考虑到光强改变时的适应过程,光合作用和呼吸作用的关系以及温度的影响等问题,才能比较全面的了解光合作用同光照条件的关系。

除了光照条件之外,近年来对光合作用同

其它生态因子的关系也进行了许多研究。在研究干出对潮间带的海藻的光合作用的影响时,发现紫菜和岩藻在干出后仍能进行光合作用。在潮间带生长的位置最高的岩藻,干出对它的光合作用的影响最小。潮下带的糖海带,在干出时就丧失了光合作用能力(Kremer等,1973)。许多实验表明,氮素是主要的限制性营养盐。施氮肥对藻类的色素含量、组成和光合速率都有明显的影响(Carpenter等,1972; Kiefer,1973; Vinee等,1973)。藻胆素生物合成的研究也进一步证实了氮素对于红藻和蓝藻的藻胆素的合成的重要性(Diakoff,1973)。此外,盐度(例如Qasim等,1972),静水压(Pope等,1973; Schreiber等,1973; Vidaver,1972)对海藻光合作用的影响,北极独特的生态环境下的海藻的光合作用(Headey,1972)都作了研究。

研究海藻光合作用同生态因子的关系,不仅对于海藻养殖和初级生产力的研究是有意义的,而且对海藻生态学和海藻区系的研究也提供了生理依据。例如实验证明大型褐藻海泡藻的垂直分布和纬度分布(Vadas,1972)、松藻的季节性生长(Frajick等,1973),许多绿藻、褐藻和红藻的垂直分布和季节性生长(Yokohama,1972,1973)都同它们的光合作用所需要的光照和温度条件有关。通过光合作用同温度关系的研究,也可以确定海藻的特性,例如松藻进行光合作用的最适温度是21—24°C,说明它是一种暖温性的藻类。这些工作为我们提供了一条通过实验研究海藻区系特性的途径。

4. 共生藻类的光合作用

雄伟壮观的珊瑚礁,素有“热带海洋沙漠中的绿洲”之称。造礁珊瑚中有共生的虫黄藻类。近年来的研究表明,这种动物内共生的藻类不仅进行光合作用,而且它产生的氧气足够它本身的呼吸和光呼吸以及动物宿主的呼吸作用的需要。藻的光合产物运转到动物宿主,成为它的主要营养来源。藻类也利用动物排出

的无机盐类和二氧化碳。因此,构成了一种相互依存,自给自足的生态系统(详见Taylor, 1973的评论)。

珊瑚的钙化需要光。这主要是由于共生藻类的光合作用除去二氧化碳,造成钙化的条件。加入光合作用的抑制剂,抑制共生藻类的光合作用,就抑制了珊瑚的钙化,但不影响它的运动和趋光性。这说明钙化过程确实同共生藻类的光合作用有密切的关系(Pearse和Muscatine, 1971; Vandermuelen等, 1972)。因此,深入研究这些共生藻类的光合作用,对于阐明珊瑚的造礁过程是很重要的。

在大堡礁的一种珊瑚中共生着虫黄藻类和绿藻。虫黄藻长在外层,几乎吸收了叶绿素所能吸收的绝大部分光线。长在内层的绿藻被迫利用波长更长的远红光。它的光合作用的作用光谱的红光高峰在720毫微米,一般绿藻都在675—678毫微米(Halldal, 1963)。现在一般认为光系统II的作用中心色素是峰值在630或690毫微米的叶绿素a。无法解释这种绿藻(*Ostrobium* sp.)的奇特的特性,给光系统II的机理研究提出了一个新的问题。

近年来,对于其它海洋动物内共生的藻类和共生的叶绿体的光合作用的研究,也有不少报道(Taylor, 1973; Trench等, 1972)。

5. 光合生物在海洋中的起源和进化

近年来,光合作用机理研究所取得的成果和海洋光合作用研究积累的丰富资料,为进一步研究光合生物在海洋中的起源和进化创造了良好的条件。各种光合生物的色素的种类和光合器的亚微结构的类型已进一步搞清楚了(Bisalpu'ra, 1974; Chapman, 1974; Lewin, 1974; Meeks, 1974)。通过大量的蓝藻和红藻的比较研究,初步揭示了藻胆素的演化过程(Hirose和Kumano, 1966; Hirose等, 1969; Lewin, 1974)。两个光系统的色素组成的研究正在进行,已经发现海洋里的绿藻的光系统II的色素组成同淡水里的绿藻和高等植物有明显的区别(Ogawa, 1976; Ogawa等, 1973)。

通过海上实验,还可以了解随着光照条件的改变,各门藻类色素的变化情况(Ramus等, 1976)。此外,在海洋中还生存着过渡类型的藻类。例如细胞核的结构介于原核和真核之间的甲藻,属于绿藻和蓝藻之间的过渡类型的藻类。近年来,已经研究过数十种甲藻的核的亚微结构和色素的种类(Jeffrey, 1976)。1975年发现了形态结构象蓝藻,色素组成象绿藻的一种藻类,最初认为是蓝藻(Lewin, 1975);最近已认为是绿藻,并建立了一个新的门——原始绿藻门(Lewin, 1977)。这些过渡类型的发现,对了解藻类的进化有重要的意义。海洋是光合生物的发源地。在海洋中隐藏着光合生物起源和进化的奥秘,有待我们进一步去探索。

我们认为,光合作用是光合生物的特征和最基本的生理功能。色素、光合器及其功能的演化反映了光合生物进化过程的本质。从这个角度进行研究,可以进一步阐明光合生物在海洋中的起源和进化过程。关于光合生物的主要进化途径,我们将另文讨论。

二、海洋光合作用的生产力

光合作用生物是海洋中的初级生产者。海洋光合作用的生产力是海洋生物生产力的基础。为了开发海洋资源,国外十分重视海洋光合作用的生产力及其生物学基础的研究,广泛开展了国际性的联合调查和研究。在历时十年(1964—1974年)的国际生物学计划中,也对海洋光合作用的生产力进行了研究和估算。

1. 浮游藻类的生产力

浮游藻类的生产力,据Steemann Nielsen (1975)估计,约占海洋光合作用生产力的95%。海洋浮游藻类生产力的研究,始于1927年。在五十年代初应用同位素 C^{14} 技术后,二十五年来进行了大量的测定。

在世界各大洋中,研究得比较早、比较详细的是大西洋。太平洋比印度洋大3.5倍,比

大西洋大1.7倍。由于太平洋十分辽阔，虽然进行过许多调查，但对它的初级生产力的了解还没有大西洋那样详细。印度洋一直是了解得最差的一个洋。六十年代进行的国际印度洋调查，在一定程度上弥补了这一缺陷。这次调查的结果，已在1966年至1973年陆续发表。

大量的调查结果说明，环流、上升流和跃层等水文因素对浮游植物光合作用的生产力有重大的影响。海流与其它水团相遇的地方和上升流区域，是生产力高的海域，例如在太平洋秘鲁沿岸流的上升流区域，光合作用的生产力高达10克碳/米²·日 (Ryther 等, 1971)。其它如格陵兰附近的大西洋东北部，加勒比海和墨西哥湾的一些海区，非洲南部的沿岸海区以及澳大利亚西南和爪哇南部，都属于高生产力的类型。在各大洋中，都有反环流的中央区，那里的表层水是下沉的，光合作用的生产力很低。这样的低产区，在大西洋里有两个。一个是在中纬度的南大西洋的中央部分。另一

个是北大西洋的中部，就是有名的马尾藻海。在太平洋中，在南北半球都有面积很大的中央部分属于低产类型。印度洋北部的低产的中央区一直延伸到印度的东海岸。这些海域的光合速率很低。马尾藻海的表现光合作用生产力低于0.1克碳/米²·日 (Steemann Nielsen 和 Jensen, 1957; Sorokin 和 Klashtorin, 1961)，各大洋所属诸海的光合作用生产力也各有其特点。地中海是一个很特殊的例子。它通过直布罗陀海峡同大西洋进行水交换。大西洋的水以表面流的形式流入地中海。地中海的水以下层流的形式流到大西洋。这种特别的水交换方式使地中海丧失营养盐，不仅使它的光合生产力较低，而且是自西向东降低。只在法国南面的公海和阿尔及利亚沿岸等，因为春季有上升流，生产力比较高 (Miuas, 1969; Tallai, 1969)。海洋浮游植物生产力的分布情况见图2。Steemann Nielsen (1975) 在他的专著中扼要地分析了各大洋的生产力及其同水文学

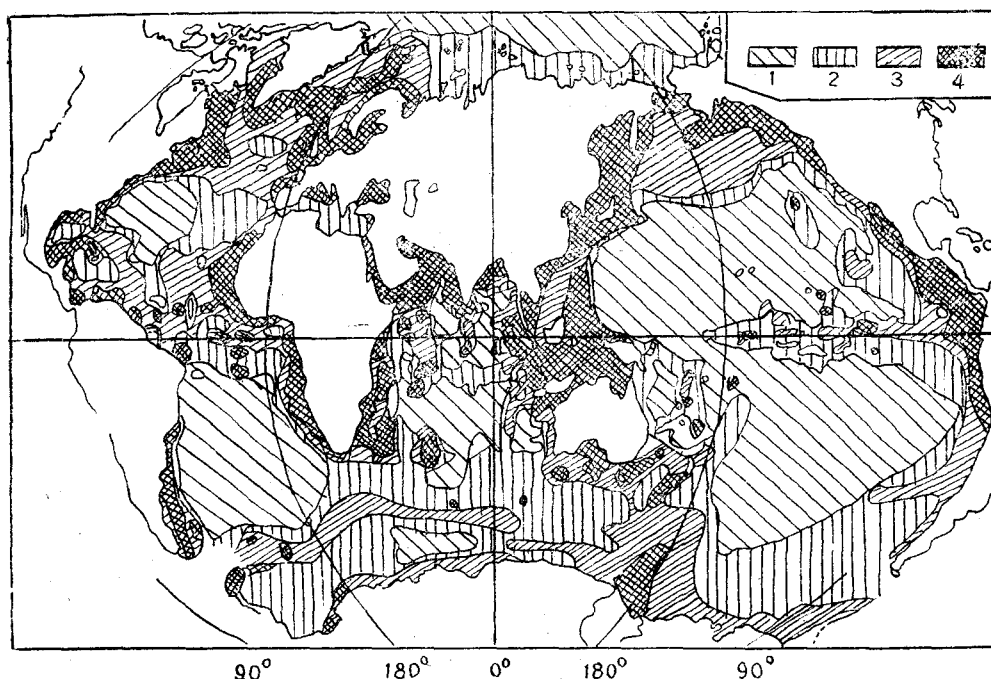


图2 海洋浮游植物生产力分布图(引自Steemann Nielsen, 1975)
单位是毫克碳/米²·日。1. 小于100; 2. 100—150; 3. 150—250; 4. 大于250。

条件的关系。近年来的大量测定结果可参阅 Platt和Subba Rao (1975) 的评述。

海洋浮游藻类的总生产力，各人的估计还不一致。Steemann Nielsen和Jensen(1957) 估计为 $12-15 \times 10^9$ 吨碳/年。最近他认为这个估计可能偏低 (Steemann Nielsen, 1975)。按上述估计，海洋光合作用的总生产力接近于陆地的总生产力。在国际生物学计划中，Platt和Subba Rao (1975) 根据近年来的调查资料，重新作了估算。在计算时，他们将海洋划分为大陆架和海外两大区域。大陆架区域还包括了上升流区域的资料 (Gushing, 1971)。两极地区海洋的面积划出单独计算。这样估算的结果，海洋光合作用每年的总生产力为 31×10^9 吨碳。它相当于陆地生产力的二倍。因为南极地区具有生产力的海洋的总面积仍有疑问，所以确定它的生产力还有困难。如果年生产力取130克碳/米² (Horne等, 1969)，总面积 23.8×10^6 平方公里，那么生产力应当是 3.1×10^9 吨碳/年。如果用面积为 11.8×10^6 平方公里，则为 1.5×10^9 吨碳/年。上述整个海洋的生产力的年产值应减少3%。

2. 底栖大型植物的生产力

在海洋边缘的狭窄地带内，有多种多样的

大型植物：海藻、海草、沼泽草和红树林。这个地带光合作用的生产力很高。在某些情况下，甚至可以同陆地上的热带雨林相比拟。大型褐藻海带属和巨藻属每年净生产力高达 $1,000-2,000$ 克碳/米²。潮间带岩石上长的海藻如岩藻等为 $500-1,000$ 克碳/米²。在温带，大叶藻每年固定 $1,500$ 克碳/米²。高潮线附近盐沼群落的沼泽草为 $200-1,000$ 克碳/米²。在热带海区，海草的年生产力为 $500-1,500$ 克碳/米²。红树林的生产力是 $350-400$ 克碳/米² (Mann和Chapman, 1975)。大型海洋植物的生产力同陆地上的各种天然的和人工的植物群落的生产力的比较见图3。在国际生物学计划中，在加拿大的大西洋沿岸，对一种海带的研究结果表明生物量的增加接近于长度增长的平方，年净生产力达 $1,750$ 克碳/米²，或每米海岸线为 $648,000$ 克碳 (Mann, 1972)。但是，整个海洋中的大型底栖植物的总生产力，至今还缺乏比较准确的估计。

3. 生产力的生理基础

为了说明环流、上升流、跃层等水文条件和光照条件对浮游藻类的光合作用的影响，阐明海洋光合作用生产力的分布规律，不仅需要进行大量的海上调查，而且需要进行海藻光合

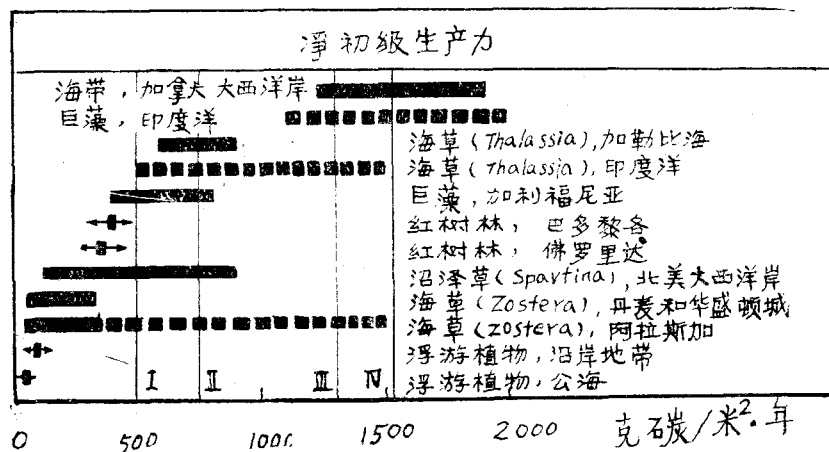


图3 各种海洋大型植物的生产力 (引自Mann, 1973)

实线表示发表值的范围，虚线是用生产力与生物量的比值同生物量的资料相比较的结果。垂直线是同陆生环境的比较值。I. 中等年令的橡树—松树林 (纽约)；II. 幼松林苗圃 (英格兰)；III. 成熟的雨林 (巴多黎各)；IV. 紫花苜蓿地 (美国，加强管理的情况下)。

作用的研究,了解初级生产力的生理基础。例如需要研究不同门类的海藻的色素及其在光合作用中的功能,光合作用过程中对 CO_2 和 HCO_3^- 的吸收和利用,光合作用对光和温度的适应以及光合作用同其它生理过程,特别是同呼吸作用的关系。正如 Steemann Nielsen (1975)所指出的那样,这种生理基础的研究为生产力的调查提供了理论基础。Platt 和 SubbaRao (1975)指出,海洋浮游植物生产力的调查,还缺乏适宜的判断指标。种群的生理结构和年令同生产力的大小有密切的关系,但是还没有找到一种生理指标,能够准确地、方便地判断自然种群的年令和生理状况。这些问题都需要通过光合作用的基础研究去解决。大型褐藻和海草的生产力很高。达到高产量的生理基础仍有待阐明。近年来,许多人曾研究过海带属、巨藻属和其它海藻生长的季节性变化,光合作用和呼吸作用的季节性变化以及光合作用产物的贮存和运转。Mann和Chapman (1975)总结了这些研究成果,认为大型褐藻生产力高的原因在于光合作用和呼吸作用有季节性的适应,使它们在夏季能够积累碳水化合物。冬季时又从老藻体运转到新藻体中,使新藻体能够利用这些碳水化合物和冬、春季海水中的丰富的营养盐,快速的生长。但是,他们也指出,有些海带属的种,如掌状海带,冬季时藻体完全更新一次,难以用光合产物的贮存、运转和再利用去解释高产的原因。此外,生长速度更快的巨藻,全年都保持高的生长速率,季节性变化很小(Clendenning, 1971; North, 1971)。在人工养殖中,一年生的海带也是在冬、春季的低温、低光强的条件下快速生长的。该理论更无法解释这种现象。因此,大型褐藻高产的生理基础仍有待进一步研究。海洋光合作用生产力的调查向光合作用的理论研究提出了许多新的课题;光合作用的基础研究为生产力的调查提供了理论依据。海洋生态调查和藻类光合作用的生理研究相结合,已经成为近年来海洋生产力研究的一个新特点。

以往海洋生产力的调查由于使用的方法不

一致,数据往往难以互相比较。因此,近年来一些国家和国际组织都致力于调查方法的标准化,并已出版了许多方法手册。为了制定常规的和特殊条件下的调查研究方法,也进行了许多光合作用的基础研究。这些工作使 C^{14} 方法等经典方法得到了进一步的改进。同时,根据藻类和叶绿素的荧光和光谱特性的研究,研制出了船载的叶绿素自动测定仪(Lorenzen, 1966),机载的激光叶绿素遥测装置(Mumola等, 1974; O'Neil等, 1974)以及从人造地球卫星上测定海洋的叶绿素含量的装置(Duntley, 1972),为快速、连续和大面积地测定生产力提供了新的工具。

4. 污染的影响

海洋污染使大型海藻受到伤害,给经济海藻的人工养殖造成严重的损失。现在石油污染是最普遍和最严重的问题。漂浮在海面上的油膜影响气体交换,阻碍海藻光合作用的进行。除了大型褐藻的抗油性较强外,多数海藻都被油污伤害。紫菜最容易被油污粘住,很快褪色腐烂。Schramm (1972)研究过在干出时给各种海藻涂上原油对光合作用的影响。发现油膜抑制对二氧化碳的吸收。抑制的程度随油膜的厚度和原油的种类而异。移入无油海水中后,在多数情况下,光合作用仍被抑制。因此,原油对光合作用的影响,除了降低气体扩散速度外,还有原油成分直接的毒害作用。其它人(例如Mironov, 1968)也曾报道过石油和石油产品对光合作用的毒害作用和对叶绿素的破坏作用。

大量工业废水和城市污水排入海洋,会造成生态平衡的破坏。特别是在海水交换较差的港湾和内海,造成浮游藻类种群的重大变化,使双鞭藻等“赤潮”生物反常的大量繁殖。“赤潮”使耗氧量增加并产生毒素,造成海洋生物的大量死亡和使人中毒。日本沿岸由于污染的结果,发生“赤潮”的次数已达到二十年代的40倍,成了沿岸渔业的大患(Куренко, 1972)。为了搞清“赤潮”发生的机理,寻求

对策, 加强了对“赤潮”的研究, 其中也包括赤潮鞭毛藻等的光合作用特性和色素组成的研究(如Honjo和Hanaoko, 1973)。

海洋污染对浮游藻类光合作用的破坏作用是更严重的问题。因为它从根本上动摇了海洋初级生产力的基础, 使整个食物链从最基础的环节上断裂。醋酸汞和其它有机汞化合物对硅藻的光合作用有明显的抑制作用。某些硅藻对DDT(氯苯基乙烷)十分敏感, 很低的浓度就使光合作用显著下降, 亿万分之几浓度的DDT就足以抑制碳酸酐酶(Bowes, 1971)。Mac Frarane等(1972)也发现 DDT 使纤细菱形藻的光合强度和叶绿素的含量降低。在初始浓度为100ppb时, 光合强度降低94%, 在9.4ppb时就观察到叶绿体破坏。DDT和PCB(聚氯联苯)是污染海洋的两种主要的合成有机物。它对光合作用和色素的这种强烈的破坏作用是引人注意的问题。为了保护海洋环境, 保护海洋生物资源, 也需要进一步研究污染对光合作用的破坏作用以及由此造成的对食物链和整个生态平衡的影响。

三、光合作用和海洋开发

随着人类对食物、原料和能源需要的增长, 使海洋生物资源的开发越来越受到重视。海洋光合作用的研究除了提供海洋生物的生产力和开发水平的基本资料, 估计资源开发的前景外, 还直接为目前和长远的海洋开发服务。

1. 现状和前景

由于海洋中的光照条件和水文条件的影响, 占主要地位的海洋微观藻类的生产力是比较低的。如果按年产量 $15-18 \times 10^9$ 吨碳计算, 只有照到海面上的阳光的0.2%被转化为化学能, 单位面积的海洋的生产力等于陆地的41%, 如按海洋的总年产量为陆地的二倍计算, 单位面积的年产量略低于陆地, 能量利用效率为0.4%。但是, 大型海藻的生产力很高。在人工养殖的条件下, 还可以达到比野生状态更高

的产量。许多实验工作也已经证明, 在培养条件下, 微观藻类也可以达到很高的产量。

目前, 人类从海洋取得的食物只占食物总量的1%。如果仅考虑蛋白质, 也只达到5%(Steemann Nielsen, 1975)。以碳计算, 目前海洋生物的开发水平只达到海洋光合作用生产力的0.03%(Prasad等, 1970)。即使在高纬度的北海, 每年的渔获量也只达到浮游植物固定的碳的0.2—0.3%。改进捕捞方法, 看来可达到0.4%(Steemann Nielsen和Jensen, 1975)。在估计海洋的潜在产量时, Schaefer(1965)认为鱼的产量可以达到 200×10^6 吨。按这个数字计算, 也只达到海洋浮游植物的光合作用固定的碳的约0.1%。这些数字不仅说明了当前的开发水平, 而且说明海洋生物资源的开发还有很大的潜力。同时, 它也说明海洋资源的开发比陆地更困难。特别是在海洋生产力中占主要地位的浮游藻类还无法直接利用。现在利用的主要还是食物链中的二级以上的生产者。

尽管有这些困难, 海洋生物资源的开发仍在前进。在海洋光合生物的开发利用方面, 已经从采收野生海藻发展到人工养殖, 从大型海藻发展到微观的光合生物和海草, 从解决食物和原料问题发展到为开辟新能源和激光等新技术服务。展现出更加广阔的前景。

2. 大型海藻的养殖

直接利用光合作用的产物作食物, 是最有效的利用方式。人工养殖大型海藻是从海洋取得食物和原料的一种重要手段。在国外, 日本的紫菜养殖的历史最久, 规模最大。结合人工养殖, 开展了光强对紫菜光合作用和色泽的影响以及微量元素和生长促进剂对光合作用的影响等多方面的研究。叶状体的室内培养也已经成功。但是, 正如岩崎(1972)所指出的那样, 由于方法上的差别, 许多结果都互相矛盾, 有关光质和光量对叶状体影响的系统研究还很少。紫菜是生长在潮间带的海藻, 干出对光合作用的影响是值得注意的问题。据岩崎

(1965)测定, 每天干出2小时, 紫菜的光合速率可以高出20%多。每天干出4小时以上, 光合作用比一直浸在海水中的紫菜差。今田等(1970)也证明甘紫菜在干出时仍进行光合作用, 其强度同紫菜的含水量有关。在饱和水汽条件下, 光合作用强度同浸在水中时相同。随着紫菜的含水量的下降, 光合作用逐渐降低, 但直到含水量下降到25—20%时, 仍保持最初的光合作用的50%。在自然条件下, 干出2小时后, 含水量仍保持20%以上, 光合强度为水中的50—70%。前面已经提到干出对岩藻的光合作用的影响。研究干出对潮间带海藻的光合作用的影响, 不仅对海藻的人工养殖, 而且对海藻的生态学研究也是有意义的。

巨藻是生长在美国加利福尼亚、墨西哥和新西兰沿岸的一种大型褐藻, 一般长达数十米, 每天可以生长60多厘米, 是长得最快的植物之一, 它全年生长, 每三个月收割一次, 不需要再种植。如果每公顷种1,000棵, 年产量

达鲜重750—1,200吨(合每亩50—80吨), 相当于每年每公顷将400兆焦耳的太阳能转变成化学能, 太阳能的转换效率达到2%。美国正在进行称为“海洋食物和能量农场计划”的巨藻养殖。据Wilcox(1975)报道, 计划到1985—1990年, 在大西洋或太平洋建立40,000公顷的海洋农场, 用它生产食物、燃料、肥料、塑料和其它产品。1974年初, 已在加利福尼亚的圣克利门蒂岛东北端建立面积为3公顷的实验农场(图4)。对巨藻的光合作用进行了比较系统的研究。通过光合作用的光曲线和作用光谱的测定, 确定了补偿深度, 证明它对光的利用同海带相似, 适应只有绿光的深水环境(见Anderson, 1969等)。巨藻的长柄从深处伸向海面, 从上到下, 柄上的叶片的光合强度不同。距顶端3米处的光合作用最强。主要的光合作用表面都伸展在高光强水层中, 有效地进行光合作用。合理地进行收割, 可以调节控制群体的叶片分布。因此, 根据光合作用研究的

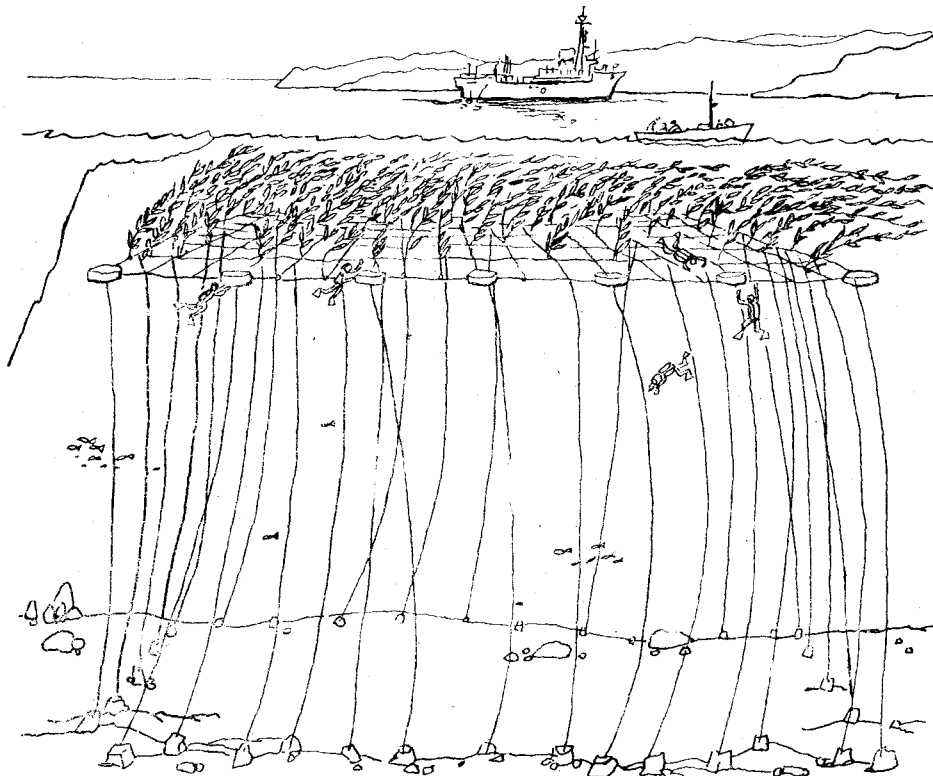


图4 巨藻 (*Macrocystis*) 的人工养殖

资料和现场的光照条件的实测结果，建立了数学模型 (Clendenning, 1964; North, 1969)。根据这个模型，通过电子计算机计算，分析在一定的光照条件下的巨藻藻体的垂直分布，自遮阴的影响，收割对群体结构、新藻体的产生和产量的影响。根据计算的结果，合理地进行收割，达到较高的产量。巨藻的光合作用的研究虽然还是初步的，但比较系统，并能直接指导生产，表明光合作用的研究对大型海藻的养殖是很必要的。

3. 微观光合生物和海草

微观藻类的培养利用，过去主要是淡水绿藻。蓝藻的大量培养和利用的研究是从六十年代初开始的。海水的养料丰富，微观藻类和光合细菌的种类很多，具有进行筛选和大量培养的有力条件。据 Mitsui (1975) 报道，他们已分离了许多海洋光合细菌和蓝藻，进行色素、光合作用、蛋白质含量和固氮等生理生化特性的测定，筛选出一批有利用前途的种类。他们发现蓝藻和光合细菌的蛋白质含量高达干重的30—60%，比大型海藻和其它微观藻类高得多。它们的细胞壁比绿藻柔软，容易消化，生长速度也比现有的饵料生物快。因为具有这三个优点，所以它们是很有前途的饵料和蛋白质来源。有一种叫螺旋藻的蓝藻，蛋白质含量高达60—70%，根岩木和中原 (1972) 报道，大量培养时的产量已达到了14—16克/米²·日 (约等于日亩产10公斤)。它是很有前途的饲料，也可能成为食用蛋白的来源。

海草的移植和繁殖在六十年代初获得成功。现在，海萼菜等海草已被用来建造人造鱼礁，提供仔鱼的繁育和经济鱼类的栖息场所，通过“栽培渔业”，恢复和保持沿岸渔业资源。为了搞清海草资源和生产力，大量繁殖海草，开展了海草的光合作用和生产力的研究 (例如 Buesa, 1974; Jones, 1974; McRoy, 1974; Ziemann, 1974)。据 McRoy (1974) 报道，大叶藻在夏季每天的生产力是4.8克碳/米²。整个生长期的总生产力是812克碳/米²。

对光合作用的光曲线的测定表明光饱和点很低，半饱和常数是海面光强的12.5%。强光有抑制作用。Buesa (1974) 也比较详细地研究了海草的光合作用同光质、光强的关系，光合强度的日变化和生产力。这些研究都为海草的移植和繁殖提供了有用的资料。

4. 色素的应用

色素在医药上有广泛的用途。胡萝卜素是制造维生素的原料。叶绿素本身具有杀菌和使病变组织恢复的功能，临床上曾用它治疗烧伤、溃疡和慢性骨髓炎。叶绿素a针剂有治疗肾炎、急性胰腺炎和过敏性哮喘等疾病的功效。叶绿素又是制造维生素E (生育醇) 和脉通的原料。据国外报道，在人工鱼饵中加入2%的水溶性叶绿素，可以促进仔鱼发育，提高抗病力，防止内脏、特别是肝脏疾病。

近年来最值得注意的进展是色素在激光等新技术中的应用。海洋红藻含有的叶绿素d可以作红宝石激光器的调Q物质 (激光开关)，代替价格昂贵、有毒性的隐化菁、钛化菁，用于全息照相、激光探针等。叶绿素和其它色素有可能作染料激光器的工作物质。藻胆素的场致发光现象和类胡萝卜素的嗅敏效应也有实际应用的可能性。在太阳能的利用中，也正在研制叶绿素太阳能电池。随着这方面的研究工作的进展，色素的应用将更加广泛。各种海藻的种类众多的色素将成为一种新的资源。

5. 开发新能源

人类利用能源的历史，经历了两个主要的阶段。第一个阶段是直接利用光合作用的产物，即植物本身作燃料。这个阶段长达50多万年。第二个阶段是大规模地利用矿物燃料。这个阶段只有200余年的历史。煤和石油等矿物燃料是古代动植物的遗体转化成的。它们的能量也是太阳能经过光合作用的转化，贮存起来的化学能。因此，这两个阶段实质上都是通过光合作用，间接利用太阳能。

在新能源的开发中，国外十分重视太阳能的利用。其中一个重要的途径就是太阳能的生物转化。另一条途径是模拟光合作用，人工制造转能器，利用太阳能。

太阳能的生物转化，正在研究的有两种方法。一种是通过光合作用，将太阳能转化为植物的化学能，然后将植物发酵，制取甲烷作燃料。另一种是利用某些藻类的光放氢作用，用太阳光能从水中制氢作燃料。据估计，如果以光合作用的太阳能转化效率为2%计算，用面积相当于美国陆地面积的5%的地方培养藻类，生产的甲烷就可以满足美国全国对可燃气体的需要。“海洋食物和能量农场计划”的主要目的之一，就是为了养殖巨藻，制造甲烷（Wilcox, 1975）。大量培养海洋蓝藻和光合作用细菌，作为制造甲烷的原料的可能性，也正在进行研究。氢气是一种无污染的能源，是很有希望的一种新能源。按照美国目前的石油消耗量推算，到2000年时，用5万平方公里的面积接受太阳能，通过光合放氢工程制造液态氢气，就可以满足美国的全部燃料需要。5万平方公里虽然是一个很大的面积，但还不到美国西部沙漠面积的10%。现在，许多机构都在研究光合放氢工程。通过海藻光放氢的研究，已经发现除绿藻外，红藻也有光放氢作用。一些海产红藻如角叉菜、珊瑚藻等的放氢作用比绿藻还强。许多海洋蓝藻和光合细菌也有光放氢作用。Mitsui(1975)认为将来用海水制氢比用淡水制氢更有前途，因此已经开始分离培养海洋蓝藻和光合细菌，进行以下三个方面的研究工作：培养海洋蓝藻和光合细菌，靠光产生氢气；用活系统的主要成分和人工化合物制造无细胞的光产氢装置；比较这两种系统的太阳能转化效率，生产能力和实用性，根据这些结果，设计和建造一个小型的光制氢工厂。

模拟光合作用，制造的人工转能器有两类。一类是将太阳能转化成电能。这就是目前正在研制的叶绿素太阳能电池。据有的报道，每10平方米的面积已可以发出1千瓦的电能。属于这一类的还有光化学转能器。除叶绿素

外，最近报道将藻胆素放在半导体电极和金属电极之间，照光也能产生电流（Frackowiak, 1976）。另一类是模拟光合作用和光放氢作用，利用太阳能，通过人工系统从水中制氢。Mitsui及其合作者，根据藻类放氢的机理，人工组成一种无细胞系统，其中包括植物叶子的叶绿体或蓝藻的片层，甲基紫精或铁氧还蛋白以及从细菌分离的氢化酶，在光下能够产生氢气（Mitsui和Arnon, 1962; Mitsui, 1975）。完全采用人工物质，模拟光合作用的光系统II，使水光解，放出氧气或同时放氧、放氢也已经成功。例如 Красновский等(1961, 1962, 1966)用氧化锌、氧化钛等半导体组成的光系统II的模型；王瑞洗（Wang, 1969）用复盖多层锌-4苯吡啉的金属电极制成的包括光系统I和光系统II的光合作用电子传递链模型；本多等（1971, 1972, 1974）的半导体单晶电极模型。本多等用半导体氧化钛单晶电极和铂电极组成回路，照光时发生水的光解，放出氧气和氢气。如果再加进染料，不但紫外光，而且可见光可以使水光解。这些人工模型不但对研究光合作用的机理有重要的意义，而且有力地证明，用比较简单的人工系统，模拟光合作用的基本过程，制成利用太阳能制氢的转能器是可能的。这种转能器如果达到实际应用的阶段，大规模地利用太阳能，从海水制造取之不竭的氢气作为能源的新阶段就会到来。人类将从海洋得到的不只是食物和原料，还将得到无穷的能源。

我们已经从三个方面说明了海洋光合作用研究的进展。虽然这些资料不足以反映海洋光合作用研究的全貌。但是，这些事实说明海洋光合作用的研究是具有重要的理论意义和实际意义的课题。“中国人民有志气，有能力，一定要在不远的将来，赶上和超过世界先进水平。”我们要通过海洋光合作用的研究，为在本世纪内，全面实现农业、工业、国防和科学技术现代化，把我国建设成为社会主义的现代化强国作出贡献，在认识和利用光合作用这个重要的过程中对人类作出较大的贡献。