

回忆光合作用研究五十年

许大全*

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

值此沈允钢老师九十大寿即将来临之际, 笔者回顾自己50多年的光合作用研究, 往事历历在目, 恍若昨天。饮水思源, 师恩难忘。草成此文, 谨表贺忱。

1 光合强度的田间电测法

1960年, 笔者以农业科学为第一志愿考入沈阳农学院(现名沈阳农业大学)当年新设置的植物生理生化专业(学制5年)。尽管是不少人羡慕的“尖端专业”, 可是由于不是心仪已久的果树专业, 起初自己并不像其他同学那么喜爱。然而, 随着学习了解的深入, 逐渐对这个专业产生了兴趣。特别是在专业课植物生理学的“光合作用”专题里, 胡文玉老师介绍的殷宏章先生关于光合磷酸化量子需要量研究和沈允钢先生关于光合磷酸化的重要发现, 激发了笔者对光合作用的强烈好奇心和浓厚兴趣, 于是如饥似渴地阅读有关文献, 思考光合作用中水分解机制及其与光合磷酸化的关系等问题。用心那么专注, 以至夜不能寐。从此, 与光合作用结下了不解之缘, 很自然地把毕业论文的题目选定为“光合强度的田间电测法”(如用现在的术语, 应是“光合速率的田间电测法”)。

光合作用是农作物产量的基础。为了提高作物产量, 必须研究作物的光合作用, 而田间光合强度测定则是一个必不可少的研究步骤。那时, 光合强度测定方法大多不能满足田间研究的需要。可以用于田间光合作用测定的最先进的红外线CO₂气体分析仪价格昂贵, 国内还没有; Otto H. Warburg的检压法虽然精确, 但是却无法用于田间植株的连体叶片; 半叶法虽然适于田间使用, 但是对植物是破坏性的, 不能进行连续观测, 而且颇为费时, 工作一天才能得到一组数据; 基于碱溶液吸收CO₂的气流法虽然可以在田间使用, 但是也颇为费时, 还需要专门制作的叶室; 以小玻璃瓶为叶室的pH比色法虽然适于田间使用, 但是不甚精确, 只能读出0.1的pH差别。光合强度的田间电测法以此法为基础, 采用精密酸度计来指示反应液的pH变化,

精确度可以提高一个数量级。方法是把酸度计的电极装入用有机玻璃自制的反应室内, 流经自制的夹式有机玻璃叶室的空气不断地以微小气泡的形式进入反应室内的NaHCO₃溶液中, 与其平衡, 溶液pH变化直接由酸度计测定出来, 而流经叶室前后空气CO₂浓度变化可以根据pH和温度值从有关表格上查出来, 最后根据叶室窗口面积和气流流速计算出叶片光合强度。

在胡文玉、陈恺两位老师指导下, 通过与合作者冯玉崑同学的共同努力, 该法获得初步成功, 其优点是叶室使用开放气流, 处于正常生态条件下, 可以进行连续测定, 迅速而且准确。沈阳农学院植物生理生化教研组1965年编写的教科书《植物生理学》(图1)简要介绍了这个方法。1965年毕业分配时笔者被留在学校, 自以为从此可以自由地探索光合作用的奥妙了。

然而, 来势凶猛的“文革”无情地打碎了自己的美梦, 改行的厄运临头。在那“用非所学”的十多年中, 搜寻、购买并阅读一些关于光合作用的书籍, 成为业余时间里难得的乐事。有时还设想改进光合强度的田间电测法, 把抽气瓶改为电动的气泵, 把酸度计换成光电比色计等等, 使仪器更小巧、轻便和实用。甚至异想天开, 根据十分有限的文献资料, 写出《关于光呼吸生理功能的猜想》一文, 提出光呼吸不是单纯的消极的生理过程, 而可能是某些植物种子积累蛋白质和脂肪所必需, 并收集列举旁证, 设计实验, 试图证明这个猜想。对光合作用研究的兴趣有增无减, 只是苦于无法投身其中。

2 “金榜题名”

1976年10月, “文革”终于结束了。笔者多年来深藏心底的归队愿望日益强烈, 得知恢复研究生招生制度, 便义无反顾地报考了中国科学院上

收稿 2016-04-22 修定 2016-09-18

* E-mail: dqxu@sippe.ac.cn

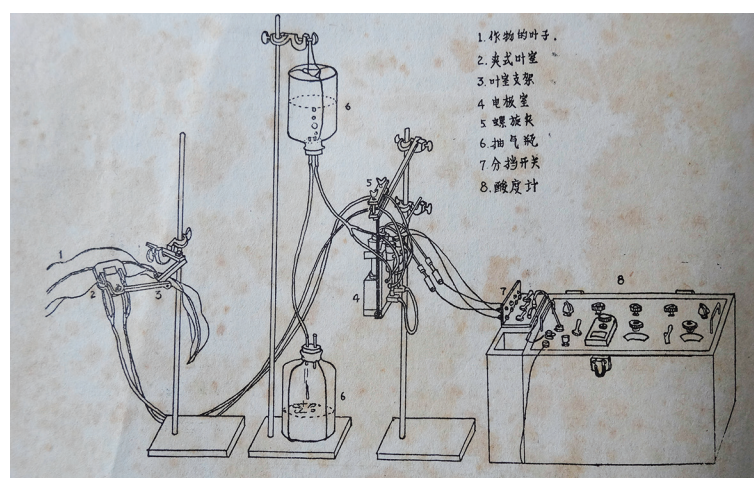


图1 光合强度的田间电测法装置

Fig.1 The apparatus for the electrical measurement method of photosynthetic intensity in the field

海植物生理研究所以殷宏章、沈允钢两位先生为导师、以光合作用为研究方向的研究生。当时的中共辽宁省委书记任仲夷同志到笔者工作的编辑部视察时,听编辑部负责人介绍笔者正在准备考研究生时,和蔼而爽快地祝笔者“金榜题名”。他的吉言竟然成为现实,笔者实现了多年来想成为两位先生的学生、从事光合作用研究的夙愿,结束了10多年用非所学的苦恼生涯。

学习研究3年(1978年10月~1981年10月)后毕业,笔者获得硕士学位,并留所工作,成为科学院研究队伍的一员。自那时以来,一直沿着恩师倡导的方向,“力求把光合作用当作生活着的植物中的一个重要功能来进行探讨,着眼于了解它的变动、适应、调节、控制,而不局限于追究它的过程步骤、反应细节”(殷宏章等1979),坚持植物光合作用的生理生态及生物化学研究,逐渐成为光合作用研究领域的专家学者、研究员、博士生导师。

如果不是两位恩师当年不嫌弃笔者毕业于非名校且脱离所学专业多年而慨然录取,精心培养(图2),哪里会有自己的今天,后半生的历史就将改写。当然,历史从来就没有什么想象的“如果”,只有客观存在的事实。

3 光合产物抑制

早在1868年,法国植物生理学家Boussingault就说过,照光的叶片中同化物的积累会使叶片光合作用降低。从那以后,许多人研究了假说。可是,一百多年过去了,它仍然是一个有争论的问题,



图2 殷宏章院士给“文革”后首届研究生颁发毕业证书

Fig.2 Academician Yin Hong-Zhang awarded the graduation certificates to the first graduated postgraduate students after “the Great Cultural Revolution”

关于叶片的淀粉、蔗糖含量与叶片净光合速率负相关、无相关和正相关的研究报告都有。

在沈允钢老师直接指导下完成的笔者研究生毕业论文《光合产物水平与光合机构运转关系的探讨》(许大全和沈允钢1982)指出:叶片光合产物含量与净光合速率之间的关系,不是简单的负相关或正相关的直线关系,而是一条以光合产物多少为转移的类似钟罩形的曲线关系。当光合产物含量远低于或高于一个最适值时,两者之间分别呈正相关或负相关,而当光合产物含量处于这个最适值附近的一定范围内时,似乎没有什么相关。利用这种曲线可以解释其他作者获得的许多

相互矛盾的结果。光合产物大量积累引起光合作用下降的原因, 是呼吸作用的加强、蔗糖积累引起的水分胁迫和可能的产物抑制以及淀粉积累的不利影响, 不宜用表象的而非内在机制的“源-库”关系来解释。笔者在这项研究和有关文献基础上, 评述了一些情况下光合作用产物抑制的可能机制和另一些情况下产物不抑制的可能原因, 提出值得研究的光合产物运输是否是光合速率限制因素的问题(许大全1986)。

4 光合“午睡”现象

自从20世纪初发现光合速率的中午降低, 即光合“午睡”(midday depression of photosynthesis)现象以来, 人们已经作了许多研究, 提出几种假说, 诸如同化物积累引起的反馈抑制、气孔关闭、酶失活和光化学活性的可逆降低等, 试图解释其成因。

1983年初夏, 沈允钢老师带领笔者等去河北省石家庄考察田间小麦灌浆期的光合“午睡”现象, 1个月后又去山西省太原继续研究这一现象(太原处于高原地带, 小麦生育期比石家庄晚约1个月), 发现“午睡”现象与中午空气湿度降低[确切地说, 是空气与叶片之间的水汽饱和差(vapor pressure deficit, VPD)增大]引起的气孔中午部分关闭(即气孔导度降低)有密切的关系, 而与叶片内光合产物(蔗糖和淀粉)积累无关(许大全等1984)。这个“午睡”与气孔导度降低有关而与光合产物积累无关的结论, 得到人工气候室内生长的甘薯叶片“午睡”研究结果的支持(许大全和沈允钢1985)。并且, 在小麦灌浆期用少量水喷雾, 不仅减轻了光合“午睡”现象, 明显提高了叶片光合速率, 而且提高了籽粒产量(许大全等1987b)。

上述关于光合“午睡”与气孔导度降低有关的结论, 当时还缺乏直接的实验证据。后来(1991年)笔者研究组在上海观测到, 小麦灌浆期的光合“午睡”现象发生时, VPD增高伴随了气孔导度降低和胞间CO₂浓度降低, 证明小麦的光合“午睡”现象确实与气孔导度降低有密切的关系(许大全等1992a)。关于导致光合“午睡”现象的生态、生理和生化因子以及可能的机制, 笔者的综述文章作了详细的讨论(许大全1990; Xu和Shen 1997a, 2005)。

5 光合效率日变化

笔者曾于1980年代末简要评述了当时国内外光合效率研究的概况, 探讨提高光合效率的潜力

和门路(许大全1988)。既然如上面所述, 晴天田间植物叶片光合速率呈现规律性的日变化, 日进程的曲线表现为单峰或双峰(两峰之间的低谷即为“午睡”现象)两种不同形式, 那么叶片的光合量子效率(光合作用中每个光子所固定的CO₂分子数)是否也有日变化呢? 沈允钢老师领导的毛竹光合生产力研究(联合国环境署项目, 实施于浙江省富阳毛竹林场)提供了肯定的答案, 中午前后毛竹叶片光合量子效率明显低于早晨(Shen等1991)。笔者研究组在大豆、水稻、小麦、葡萄和棉花等多种C₃植物也观察到这种光合量子效率中午降低的现象(许大全等1990)。

后来, 根据强光照射3 h后棉花叶片光合量子效率降低伴随光系统II (PSII)最大光化学效率降低和光呼吸速率增高的结果得出结论, C₃植物棉花叶片光合效率中午降低的两个基本原因是光合作用的光抑制发生和光呼吸增强(郭连旺等1994; Xu和Shen 1997b)。

特别值得注意的是, 在没有水分、温度和营养等环境胁迫条件下, 晴天C₄植物玉米、高粱叶片光合效率的日变化方式明显不同于许多C₃植物, 中午光合效率不仅不降低, 反而提高。推测除了与C₄植物光呼吸速率很低、光合作用的饱和光强很高不易发生光抑制有关以外, 这是由于催化光合作用C₄途径反应的一些酶的最大活化需要强光、中午强光下高光合速率可以减少CO₂从维管束鞘细胞渗漏到叶肉细胞的缘故(许大全等1993b)。

早在1950年代植物生理研究所建立初期, 殷宏章先生就领导开展了光合作用研究, 并且表现出鲜明的特色: 一方面联系农业生产, 研究光合作用与作物产量形成的关系, 另一方面迈出基础研究步伐, 逐渐找到两方面共同关心的光合效率这个中心问题(沈允钢等1998)。在与甘肃省科委等单位的合作研究(1986~1988年)中, 笔者研究组发现在叶片净光合速率、单叶与群体光能利用率、根瘤固氮量和叶片水分利用效率等方面, 红豆草均优于苜蓿(许大全等1991), 为在荒山坡地进一步推广种植红豆草提供了理论依据。另外, 观察到甘油醛处理引起的小麦叶片光合速率和表观光合量子效率的降低, 伴随PSII光化学效率、电子传递速率和单位叶面积ATP含量的降低, 而胞间CO₂浓度和叶绿素荧光非光化学猝灭增加, 表明表

观量子效率降低是由于光合碳同化受阻对光合电子传递的反馈抑制(Yuan和Xu 2001b)。根据笔者研究组和前人的研究成果,先后撰写出版《光合作用效率》专著(许大全2002a)和研究生教材中《光合效率及调节》篇章(许大全2012a)。

6 光呼吸的生理功能

国外学者曾经观测到:在无CO₂、1% O₂ (光合作用和光呼吸都难以进行)和30°C条件下用光合有效的光子通量密度(photosynthetic photon flux density, PPFD)为2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的强光照射3 h后,菜豆叶片的净光合速率和表观量子效率急剧降低,即发生了明显的光合作用的光抑制;然而,在CO₂浓度为补偿浓度(分压为7 Pa、21% O₂,光呼吸可以进行)和30°C条件下用同样的强光照射3 h后,菜豆叶片却没有发生光抑制。根据这些实验结果推测,在CO₂浓度为零或低于CO₂补偿浓度和强光条件下光呼吸对光合机构有保护作用(Osmond 1981)。

那么,在CO₂浓度远高于CO₂补偿浓度(大约350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)和21% O₂的普通空气条件下(光合作用和光呼吸都可以正常进行),光呼吸对光合机构是否还有保护作用呢?笔者研究组观测到,在强光下低氧浓度(2.1% O₂)抑制光呼吸处理3 h后,棉花叶片的净光合速率、表观光合量子效率和PSII最大光化学效率(以叶绿素荧光参数 F_v/F_m 表示)以及叶片无机磷含量均明显降低。这些结果证明,抑制光呼吸导致严重的光抑制,在普通空气条件下光呼吸对光合机构仍然有保护作用。有趣的是,如果在强光与低氧处理前喂叶片以无机磷,则这样处理并不导致净光合速率的明显降低,即不发生光抑制。因此指出,光呼吸可能通过两种途径缓解强光下叶片光合作用的光抑制,防止光合机构遭受光破坏:一是消耗光合机构吸收的过量光能,二是促进无机磷的循环利用,缓解磷不足对光合作用的限制,避免光能过剩情况的发生,特别是在强光和磷不足的环境胁迫条件下(郭连旺等1995; Guo等1996a)。

7 光抑制与光破坏防御

植物光合作用的光抑制,是光合机构吸收的光能超过光合作用所能利用的数量时光引起的光合效率降低的现象。尽管早在19世纪中期就已经有一些关于类似光抑制现象的报告,可是由于问

题的复杂性,它的确切机制到1990年代还不很清楚。笔者与他人合写的综述文章介绍了光抑制的基本特征、可能机制和光破坏的防御等(许大全等1992c)。Osmond (1994)认为,光抑制这个术语描述引起光合效率降低的一切过程,包括可逆的和不可逆的、短期的和长期的过程。根据光抑制条件解除后光合功能恢复的快慢不同,可以分为快恢复的(dynamic)和慢恢复的(chronic)两种光抑制。前者主要同一些热耗散过程有关,而后者主要同光合机构的破坏相联系。

通过测定田间小麦叶片D1蛋白含量、光合放氧和叶绿素a荧光,笔者研究组观测到:晴天中午饱和光照射3 h后小麦叶片表观光合量子效率、PSII最大光化学效率(F_v/F_m)和初始荧光(F_0)水平明显下降;将叶片转入弱光下,这3个指标在1小时内基本恢复;饱和光照射3 h后D1蛋白含量没有明显变化;在弱光恢复过程中引入D1蛋白合成抑制剂链霉素不影响叶片光合功能的恢复;在饱和光照射前引入叶黄素循环抑制剂二硫苏糖醇(DTT)引起饱和光照射后叶片D1蛋白含量明显降低。这些结果说明,田间小麦叶片光合作用的光抑制不是由于D1蛋白的净损失,而是由于依赖叶黄素循环的非辐射能量耗散过程的增强(郭连旺等1996b)。

但是,这种依赖叶黄素循环的能量耗散过程并不是所有种类植物光破坏防御的主要机制。笔者研究组观测到,大豆和小麦叶片叶绿素荧光参数初始荧光对饱和光的响应明显不同:前者增高,而后者降低,表明两种植物防御强光破坏的主要机制不同,大豆的主要机制不是依赖叶黄素循环的能量耗散,而很可能是依赖PSII反应中心可逆失活的能量耗散(洪双松和许大全1996; Hong和Xu 1997)。进一步的研究表明,在饱和光引起大豆叶片初始荧光水平增高时,没有D1蛋白的净损失(Hong和Xu 1999a),但是却伴随了PSII一些外周天线复合体(light-harvesting complex II, LHCII)从反应中心复合体的可逆脱离(Hong和Xu 1999b)。

有趣的是,饱和光处理大豆叶片虽然引起弱光下测定的叶绿体PSII电子传递速率的明显降低,但是却没有引起饱和光下测定的这个参数的明显降低。这意味着,饱和光引起的PSII反应中心的可逆失活(许大全1999b)很可能是表观失活,即这种

失活既不涉及PSII核心复合体本身结构的破坏,也不涉及核心复合体本身功能的损失,PSII光化学效率的降低只是部分LHCII的可逆脱离导致传递给核心复合体的光能减少的结果(Cai和Xu 2002)。笔者研究组的研究结果支持这个推论,在自然条件下大豆叶片内PSII主要以双体形式存在,饱和光照明引起光抑制时没有PSII双体的单体化发生(Cai等2002)。并且,PSII反应中心复合体的核心蛋白D1蛋白的磷酸化和去磷酸化本身对PSII反应中心的功能没有什么明显的影响(Zhang等2002)。D1蛋白磷酸化是PSII结构稳定和遭破坏后的修复所必需的(张海波和许大全2003c)。

以往的研究表明,与光破坏有关的光抑制往往发生在阴生植物,而主要与能量耗散过程相联系的光抑制则常常发生在阳生植物。笔者研究组发现,这两种光抑制在人工气候室内较弱光(光合有效的光子通量密度为 $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右)下生长的大豆都可以发生。究竟发生哪种光抑制,取决于处理所用光强:在略高于2倍生长光强的中等光下大豆叶片的光抑制主要是由于PSII的可逆失活或下调,与捕光天线LHCII的可逆脱离有关;而在4倍或7倍生长光强的强光下大豆叶片的光抑制主要是以D1蛋白大量损失和PSII双体的单体化为特征的不可逆破坏的结果(Cai和Xu 2002)。

在正常的自然条件下,由于多种保护机制(沈允钢等1998; Xu和Shen 1999; 许大全2002b)的运转,植物常常可以避免光破坏。光破坏仅仅在严重环境胁迫或人为的极端处理条件下才发生。光抑制的原因往往不是或并不总是光合机构破坏的结果,不能把光抑制和光破坏等同起来。尽管不少人把光抑制和D1蛋白损失看成是同义的,可是还没有正常的自然条件下光抑制伴随D1蛋白损失的直接证据。这个矛盾可能来源于室内研究与田间研究的脱节(许大全2004)。笔者在评述光抑制、光破坏和光破坏防御之间的区别与联系(许大全和沈允钢 2001; 许大全2003)时曾指出,光引起的光合机构的光破坏只是一个在非常的环境包括实验室中才发生的现象;在没有其它严重环境胁迫的自然条件下,光抑制主要是以热的形式耗散过剩光能从而维护光合机构免受光破坏的机制运转的反映。

8 LHCII可逆脱离的保护作用

根据在 35°C 以上的高温下LHCII的可逆脱离, Sundby和Andersson (1985)提出, LHCII的脱离可能是日间强光时段避免PSII过激发和破坏的一个短期调节机制。自那以后10多年过去了,一直没有见到支持这个假说的实验证据。笔者研究组的研究为饱和光照射引起一些LHCII从PSII核心复合体的可逆脱离提供了生物化学的(Hong和Xu 1999b; Cai和Xu 2002; Zhang和Xu 2003a, b; Chen和Xu 2006)、生物物理学的(Hong和Xu 1999b; Cai和Xu 2002; Chen和Xu 2006)和生理学的(Chen和Xu 2006)即叶片气体交换的证据(Xu和Chen 2007)。蛋白酶(trypsin)处理导致来自饱和光照射大豆叶片的类囊体制剂PsbS蛋白含量显著减少的实验结果,为这种LHCII的可逆脱离提供了进一步的生物化学证据(Liao和Xu 2007)。值得注意的是,这种饱和白光引起的LHCII从PSII核心复合体的可逆脱离不同于弱红光引起的状态1向状态2的转换,至少不是典型的状态转换现象(Chen和Xu 2009)。后来,其他一些研究组也报告,光照可以引起一些LHCII从PSII核心复合体的可逆脱离(Miloslavina等2008; Betterle等2009; Holzwarth等2009)。

由于光合作用期间PSII反应中心使用的光能主要来自LHCII,饱和光照射引起的一些LHCII脱离肯定导致传递到PSII反应中心的能量减少,并且LHCII脱离与依赖蛋白激酶的蛋白磷酸化(张海波和许大全2003c)相联系,所以有理由预期:如果使用蛋白激酶抑制剂FSBA [$5'-(4\text{-fluorosulfonylbenzoyl})$ adenosine]抑制LHCII脱离,饱和光照射肯定会导致光合机构的破坏。笔者研究组的实验结果证实了这个预期。由于FSBA不是类囊体膜蛋白激酶的专一抑制剂,FSBA处理导致的光合机构破坏有可能是另一些激酶例如参与催化光合碳还原循环的激酶被抑制的结果。这个可能性已经被用离体类囊体代替叶片所获类似实验结果排除(Zhang和Xu 2003b)。

有趣的是,饱和光照射引起的LHCII脱离仅发生在一些种类的植物,例如大豆和水稻,而不发生在另一些种类的植物,例如小麦和棉花(陈悦和许大全2007a)。这两类植物叶片光合速率对光强从饱和到有限转变的响应曲线分别为V型(大豆等)和

L型(小麦等) (Chen和Xu 2006)。在考察过的57种植物中, 有32种的响应曲线为V型, 25种的响应曲线为L型(陈悦和许大全2007a)。

9 状态转换

类囊体膜的状态转换, 是植物光合作用过程中适应光环境变化从而平衡两个光系统(PSII和PSI)光吸收和光激发的重要调节机制。直到1990年代中期, 关于状态转换期间两个光系统之间光能分配变化如何实现的观点还是矛盾的。尽管一些学者提出PSII与PSI之间直接传递激发能即满溢变化是一个有效的调节方式, 可是许多学者认为激发能分配变化是通过部分LHCII在两个光系统之间移动即光吸收截面变化实现的。笔者研究组用小麦叶片所作的状态转换研究结果表明, 满溢变化和吸收截面变化两者都是状态转换期间两个光系统之间光能分配变化的有效调节方式, 并且满溢变化是对两个光系统光吸收不平衡更快的响应; 在向状态2转变期间, PSI向基粒垛叠中心区的迁移导致从PSII向PSI激发能满溢的增强(谭新星等1997a; Tan等1998)。

在讨论植物光破坏防御机制时, 人们往往推测向状态2的转换可以使PSII吸收的部分光能转移给PSI, 从而消除或缩小PSII遭受光破坏的可能性, 但是没有见到实验证据。笔者研究组为状态转换对光合机构的保护作用提供了直接的实验证据(谭新星等1997b; Tan等1997c)。

10 光合作用的气孔限制

叶表面众多微小的气孔是植物体与外界环境进行H₂O、O₂和CO₂等气体交换的重要门户, 也是气体交换的调节机构: 既能让光合作用需要的CO₂进入叶内, 又能防止水分的过多损失(许大全1984)。因此, 在寻找叶片光合速率变化的原因时, 首先需要查明是否存在光合作用的气孔限制。

确定叶片光合速率对一些干扰响应过程中气孔阻力占优势的一个重要判据, 是叶肉细胞间CO₂浓度(C_i)在同一方向上变化。如果这两者的变化方向是相反的, 则占优势的变化肯定是在叶肉细胞内, 而不是在气孔(Farquhar和Sharkey 1982)。在毛竹叶片光合作用研究中, 笔者研究组运用这个判据得出结论, 在低空气湿度和轻微水分胁迫下, 气孔导度的下降是光合速率降低的主要原因, 而在低环境温度、低光子通量密度即低光强和严重

水分胁迫下, 气孔导度的下降不是光合速率降低的主要原因(许大全等1987a)。与此相类似, 在轻度水分胁迫下, 冬小麦叶片光合速率降低的根本原因在于气孔导度的下降, 而在严重水分胁迫下, 非气孔因素起主要作用(薛崧等1992)。冰冻温度引起珊瑚树叶片光合速率降低的主要原因, 不是气孔导度的降低, 而是叶肉细胞光合活性的降低, 因为低温下光合速率的降低总是伴随着C_i的升高。叶肉细胞光合活性的降低表现在RuBP羧化效率和表观光合量子效率的降低(许大全等1988)。

在1980年代关于叶片光合作用光诱导现象成因的解释存在一些分歧, 其中之一是诱导期间是否存在气孔限制。笔者研究组的研究表明, 在光合作用的光诱导期存在气孔限制, 并且在诱导后期占优势(许大全和徐宝基1989)。后来, 在与澳大利亚学者R. M. Gifford和W. S. Chow的合作研究中使用气孔开放促进剂壳梭胞素(fusicoccin)处理大豆叶片的实验结果证明, 在光合作用光诱导的后期光合速率的逐步增高的确是气孔导度逐步增大的结果(Xu等1992b)。

在光合作用的气孔限制研究中, 笔者先后发表几篇综述和问题讨论文章, 指出因气孔不均匀关闭造成的C_i高估必然导致光合作用的非气孔限制的假象(许大全1995), 讨论光合作用气孔限制分析中诸如把叶光合速率与气孔导度正相关当作气孔限制的依据而把胞间CO₂浓度降低幅度远小于光合速率降低幅度当作非气孔限制的依据等似是而非的依据问题(许大全1997; 许大全和沈允钢1998), 强调C_i在光合作用气孔限制分析中的头等重要性(陈根云等2010)。

11 光合作用与作物产量

除了其中少量的无机营养元素之外, 植物干物质的90%以上都来自光合作用。基于这个事实, 人们很自然地预期, 高光合速率将导致高作物产量。或者说, 叶光合作用与作物产量之间存在正相关。然而, 这种正相关并不经常被观测到。这个怪事长期使植物生理学家和农学家感到困惑。笔者通过对大量资料的分析研究指出: 叶片光合速率是决定作物产量的一个重要因素, 但不是唯一的因素; 正相关是对光合作用与作物产量关系本质、规律的反映, 而负相关则是假象; 可以通过选育叶片光合功能优良的作物新品种进一步提高

作物产量(许大全和沈允钢1996; 许大全1999a; Xu和Shen 2002)。

后来, 笔者研究组在与国家杂交水稻工程技术研究中心的合作研究(2000~2005年)中观测到: (1) 4种超级杂交水稻的谷粒产量显著高于普通杂交水稻; (2) 与普通杂交水稻相比, 这些超级杂交水稻的株型好, 上层叶片直立, 穗大, 即每穗谷粒数多; (3) 超级杂交水稻上数第二叶净光合速率显著高; (4) 去半叶处理显著降低结实率, 而去半穗处理则显著提高结实率。基于这些结果得出结论: 这些超级杂交水稻高产的原因在于穗大、株型好以及群体光能利用效率高。增加单叶特别是剑叶的光合能力, 是克服籽粒产量的光合产物源限制和在未来的超级杂交水稻育种中实现产量潜力新突破的关键(Chen等2007)。

为了解决人类面临的粮食问题, 大幅度地增加作物的单位面积产量, 人们对新的或第二次绿色革命寄与厚望。笔者通过对有关绿色革命和光合-产量关系研究现状的分析指出, 新绿色革命的中心问题是作物光合效率的改善, 锐利武器是基因工程(Xu 2001; 许大全2002a)。后来, 又逐一分析新绿色革命可能的靶标, 估计它们在新绿色革命中发挥作用的先后次序, 并且指出尽管基因工程是一个强有力的工具, 但是不应当把新绿色革命成功的希望全部寄托在它上面。一些传统的和非转基因的方法也将在这个革命中发挥重要的作用(许大全2012b, 2013)。

12 光合能力的决定因素

所谓光合能力, 严格地说, 应当用非胁迫条件下光和 CO_2 都饱和时叶片的净光合速率来表示。当然, 也可以近似地把 CO_2 浓度不饱和的普通空气条件下光饱和的净光合速率看作光合能力, 因为这两者之间总是正相关的。由于光合作用与作物产量之间的密切关系, 笔者在几十年的光合作用研究生涯中一直关注光合能力的决定因素, 并且从多种不同的角度探讨这个问题。

早在1980年代初研究生毕业留所工作后, 为了解决两地生活的困难, 在沈允钢老师和光合作用研究室、植生所领导关心支持下, 笔者与中国科学院沈阳林业土壤研究所合作, 开展大豆-根瘤菌共生体系光合与固氮关系研究(许大全等1989)期间, 观测了大豆叶片生长发育期间叶片光合速

率随叶龄、叶位、日时间和季节的规律性变化, 发现叶片光合速率的最高值出现在叶片停止扩展之后的几天, 而不是一些文献报告的叶片充分扩展之时或之前(许大全和薛德林1985)。在小麦旗叶发育期间光合效率变化的研究中观测到, 光合碳同化的量子效率变化进程同羧化效率的变化进程很相似, 而与PSII光化学效率的变化进程却有很大差异(杨巧凤等1999)。这意味着, 羧化活性或活化的二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(RuBisCO)的数量决定叶片的光合能力。笔者研究组观察到, 水稻叶片的光合能力与叶片取向有关: 水平剑叶净光合速率和羧化效率显著高于直立剑叶, 可能与其RuBisCO含量和羧化活性高有关(陈悦等2002b)。与此相类似, 水稻剑叶不同部位和同一穴水稻不同分蘖剑叶的观测结果表明, 叶片光合能力的决定因素是RuBisCO羧化活性或活化的RuBisCO数量而不是气孔导度(Zhang等2005)。

为了揭示叶片光合能力变化的原因, 笔者研究组还对一些作物的不同品种(系)、突变体与其野生型作了比较研究, 发现2个玉米品系叶片净光合速率差异与PSII光化学效率差异有关, 而与叶片气孔导度差异无关(Jiang和Xu 2000); 2个大豆栽培种叶片净光合速率的差异主要与RuBisCO活性不同有关(Jiang和Xu 2001); 与普通杂交水稻‘汕优63’相比, 具有高产潜力的杂交水稻培矮64S/E32不仅叶片净光合速率明显高, 而且碳同化量子效率和羧化效率以及叶片厚度数值也明显高(Jiang等2002); 一种转基因(*OsBP-73*基因静默)水稻叶片净光合速率的降低与RuBP羧化限制和RuBP再生限制都有关, 而且后者是主要的限制因素(Chen和Xu 2007b)。

13 光合碳同化关键酶RuBisCO

RuBisCO是光合碳同化的关键酶, 该酶活性的调节是光合作用生理学研究的一个重要方面。虽然早有一些研究报告, 植物激素赤霉素的长时间(几天)处理可以加强植物的光合作用, 但是其促进机制一直不清楚, 特别是还不确定这种促进是否是由于增强了RuBisCO的羧化活性。笔者研究组的研究表明, 用赤霉素(GA_3)短时间(0.5~1 h)处理叶片导致的净光合速率提高, 主要是由于RuBisCO含量和羧化活性增高, 并且 GA_3 对该酶合成的促进作用是在翻译水平上, 而不是在转录水平上(Yuan和

Xu 2001a)。外源GA₃对大豆叶片光合作用的促进作用只能在刚刚完全展开(叶龄4~12 d)的叶片观察到,而在成熟(17~22 d)叶片却观察不到,这可能是由于前者内源赤霉素含量比较低的缘故(Yuan和Xu 2002)。

为了克服RuBisCO低效的致命缺欠,人们已经作了许多努力,试图通过基因工程降低它的加氧活性。可是,迄今还没有获得成功,一个最大的障碍是缺乏对该酶装配机制的理解。因此,很有必要通过该酶的体外重组来探讨其装配机制。已经有研究表明,用高等植物RuBisCO完全变性的亚基进行体外重组是不可能的,因为在通过直接稀释和一步透析的普通方法去除变性剂时它的大亚基很容易聚合沉淀。笔者研究组通过逐步透析的方法解决了沉淀问题,在伴侣蛋白和热激蛋白Hsp70的帮助下,成功地实现了烟草RuBisCO全酶的体外重组,重组的RuBisCO恢复活性大约为天然酶的8% (Yong等2006)。

RuBisCO的体内活化离不开RuBisCO活化酶(RCA)的参与,因此RCA是RuBisCO调节研究的一个不可缺少的方面。在中等热胁迫下,类囊体膜结合的RCA在光合作用调节和伤害防御中发挥重要作用。然而,在没有热胁迫的条件下类囊体膜结合的RCA的生理意义还不清楚。笔者所在的研究组的研究表明,RCA与类囊体膜的可逆结合是动态的,依赖叶绿体间质的ATP水平和pH,并且有可能是RuBisCO体内活化过程中一个不可缺少的环节(Chen等2010)。

14 光合作用对环境因素的响应与适应

在1980年代后期,沈允钢老师带领笔者等去青海省西宁中科院西北高原生物研究所进行合作研究(图3)时发现,田间生长的小麦叶片没有光合“午睡”现象,而盆栽的同一品种小麦在同样条件下却发生明显的“午睡”现象,推测这个差别源于小麦根系水分状况的不同。更有趣的是,在西宁(海拔2500 m)测定的小麦叶片光合量子效率还不到在上海(海拔仅4 m)测定的同一品种小麦同一参数值的一半,推测这是两地大气压不同所致。在上海低压舱内的实验(图4)证实了这个推测,即低气压对植物的光合作用有明显的不良影响(张树源等1992)。

在强光胁迫下,虽然强光能够引起光合作用



图3 在大阪山上进行小麦叶片光合作用测定
Fig.3 The photosynthetic measurement of wheat leaves carried out on the Daban Mountain



图4 在低压舱内进行小麦叶片光合作用测定
Fig.4 The photosynthetic measurement of wheat leaves carried out in the low pressure cabin

的光抑制,可能涉及依赖叶黄素循环的热耗散和一部分PSII反应中心的失活及破坏,但是导致银杏叶片光合速率降低的主要原因仍然是气孔导度的降低(李新国等1998)。

笔者研究组发现,冬季田间生长的小麦离体叶片净光合速率(P_n)对温度变化的响应有两种不同方式。在12月上旬可以观察到第一种方式:在离体叶片周围空气温度从10°C逐步升高到30°C后的1 h内 P_n 逐渐升高,在随后气温逐步降低到10°C的过程中, P_n 都比先前升温过程中同样温度下的数值高。30°C下叶片胞间CO₂浓度(C_i)降低和叶片无机磷含量增高表明,这种响应方式可能起源于一

些光合碳同化酶活性的增高。在12月中旬以后可以观测到另一种方式: 在30°C下的1 h内 P_n 逐步下降, 在随后的降温过程中 P_n 都比升温过程中同样温度下的数值低。30°C下叶片 C_i 和膜透性增高表明, 这种响应方式可能是已经适应冬季低温的光合机构膜系统在高温下遭受破坏的结果(江华等2000)。

关于光合机构和光合作用对环境的响应与适应, 笔者曾结合研究组的研究结果和新进展介绍和讨论(沈允钢和许大全1992; 沈允钢等1998; 许大全2002a, 2013)。

15 光合对高CO₂的适应

长期在高浓度CO₂环境下生长的植物会发生光合适应或下调, 即在相同CO₂浓度下测定的叶片光合速率明显低于普通空气中生长的对照。实际上, 这种光合适应现象是否发生, 受多种内外因素例如叶龄(Xu等1994a)和供氮水平等的制约。一些研究表明, 在供氮充足时看不到这种现象, 而在供氮不足时这种现象才明显。然而, 笔者研究组的研究表明, 供氮过量也会导致光合适应现象的发生, 并且提出假说: 在高CO₂浓度条件下, 过量氮的氮同化与碳同化对同化力的强烈竞争导致光合速率的降低。这个假说得到高浓度CO₂下生长的叶片表观光合量子效率和羧化底物RuBP含量都明显降低的测定结果的支持(Yong等2007)。

虽然关于光合适应现象已经有大量研究报告和综述文章, 但是它的生理生化机制还不清楚(许大全1994; 张道允和许大全2007)。笔者与美国学者J. D. Hesketh等的合作研究表明, 气孔导度的降低不是大豆叶片光合适应的主要原因(Xu等1994b)。与大豆叶片相类似, 水稻叶片的光合适应也不是由气孔导度降低造成的(廖轶等2002)。然而, 叶片光合作用对开放式空气CO₂浓度增高适应的研究结果却表明, 在同样CO₂浓度下测定的长期生长在高CO₂浓度下C₄植物稗草叶片光合速率的降低却是叶片气孔导度和RuBisCO及可溶蛋白含量降低的结果(陈根云等2002a)。

笔者研究组的研究表明, 水稻叶片的光合适应与RuBisCO及其活化酶含量减少引起的RuBP羧化限制和RuBP再生限制都有关(Chen等2005), 细胞色素 f 含量减少引起的全链电子传递速率降低是高CO₂浓度下生长的水稻叶片RuBP再生能力降低

的一个重要原因(Zhang等2008)。令人惊奇的是, 小麦对高浓度CO₂的光合适应机制与水稻有所不同, 主要原因可能是碳同化的关键酶RuBisCO等含量的降低(廖轶等2003)。与此相一致, 在同样CO₂浓度下测定的高CO₂浓度下生长的小麦叶片光合速率的降低伴随体内最大羧化速率和RuBisCO及其活化酶含量的明显降低, 但是体内最大电子传递速率和RuBP含量却没有发生明显变化, 因此小麦叶片的光合适应主要是由于RuBP羧化限制, 不存在RuBP再生限制(Zhang等2009)。

16 “工欲善其事, 必先利其器”

光合作用研究是一门实验科学。科学实验总是离不开合适的实验方法和仪器设备。获得重大发现的科学实验是这样, 获得一般发现的科学实验也是如此。

在光合作用生理学研究中, 最常用的一种仪器是CO₂红外线气体分析仪, 而最常用的一个实验方法是叶绿素含量的测定。自从1980年代中期植生所光合室有了便携式光合测定仪之后, 包括1988年、1992年分别在澳大利亚和美国从事合作研究期间, 直到2005年、2006年分别去湖南和山东等地进行田间作物光合作用研究, 笔者一直在使用这类仪器, 积累了一些经验教训, 总结发表一些介绍有关方法的文章, 希望对初学者有所裨益, 例如: 介绍“叶片光合速率的测定”、“叶片表观光合量子效率的测定”和“二氧化碳补偿点的测定”(许大全1999c; 蔡时青和许大全2000), “CO₂吸收测定”(许大全2002a), “光合作用对光和二氧化碳响应的观测方法探讨”(陈根云等2006), “光合作用测定及研究中一些值得注意的问题”(许大全2006), 指出从事光合作用的测定和研究, 要想获得可靠的结果, 并做出令人信服的解释, 写出具有创新性的文章, 仅仅拥有并且会使用现代化的测定仪器还远远不够, 还应当学习光合作用的基础知识, 了解光合作用研究的主要进展, 即获得丰富的背景知识, 并且把观测和研究紧密地结合起来。另外, 还介绍了与光合测定密切有关的“不同CO₂含量空气的简易制备法”(许大全等1987)、“校准湿度计的一种简便可靠方法”(许大全和武海1991)和“借助pH计校准CO₂红外气体分析仪的方法”(许大全和谭新星1994)以及机械分离甘薯叶细胞(许大全和

沈允钢1983)、菠菜完整叶绿体(许大全和沈允钢1984)的方法。

虽然叶绿素含量测定是植物生理学特别是光合作用研究中一个最基本、最简单的测定,但是其中需要注意的问题却不少,而且相当普遍地存在于初学者的研究工作中,例如按叶片鲜重计算叶绿素含量、提取步骤繁琐、结果远离正常范围、在叶绿素含量不同的情况下仍按单位叶绿素计量光合活性或仍按等量叶绿素确定样品用量和片面理解叶绿素含量与光合速率的关系以及文献引用不当等(许大全2009)。为了有效避免这些问题,笔者所在研究组根据多年测定实践的经验,介绍了简化的叶绿素含量测定方法(舒展等2010)。

叶绿素荧光分析具有观测手续简便,获得结果迅速,反应灵敏,可以定量,对植物无破坏、少干扰等特点。自1980年代以来,调制荧光仪,特别是便携式荧光仪的商品化,使荧光分析在光合作用研究中得到这样广泛的应用,以至如果不懂荧光分析技术,便很难看懂近年的光合作用研究文献(许大全2002a)。笔者研究组利用这项技术进行了多项研究,发现叶绿素含量明显降低的大豆突变体叶片低光合速率与低光化学效率有关(Xu等1993a);在强光下珊瑚树叶片依赖叶黄素循环的非辐射能量耗散在防御光破坏中发挥比分别依赖跨类囊体膜质子梯度和依赖状态转换的能量耗散更重要的作用(武海和许大全1993);自然条件下珊瑚树叶片光合作用的光抑制的主要原因是非辐射能量耗散的增加,而不是光合机构的破坏(郭连旺和许大全1994);在没有其它环境胁迫的田间条件下,大豆叶片的光抑制主要是PSII活性可逆下调的反映,而不是反应中心D1蛋白损失的结果(Xu和Wu 1996);叶绿素缺乏的大麦突变体PSII光化学效率高于野生型的原因是PSII向光系统I传递的激发能比较少(谭新星等1996; Tan等1997d);小麦叶片状态转换过程中两个光系统间能量分配的变化至少部分地与激发能满溢变化有关(谭新星等1997a);防御光破坏的主要机制因植物种类不同而异,小麦是依赖叶黄素循环的非辐射能量耗散,而大豆则是PSII反应中心的可逆失活(洪双松和许大全1996; Hong和Xu 1997);珊瑚树叶片叶绿素荧光非光化学猝灭表现出规律性的日变化和季节变化(武

海等1997);饱和光照射引起的初始荧光水平(F_0)的增高主要是由于部分PSII反应中心的可逆失活,而不是D1蛋白的净损失(Hong和Xu 1998, 1999a);珊瑚树叶片叶绿素荧光非光化学猝灭的慢组分与叶黄素循环色素玉米黄质相联系(洪涛和许大全1999c);在小麦旗叶发育期间防御光破坏的主要机制是变化的:在刚刚完全展开的叶片是依赖跨类囊体膜质子梯度的热耗散,而在老龄叶片则是依赖叶黄素循环的热耗散(Hong等1999)。

在进行上述研究期间,笔者主持完成国家自然科学基金项目4项,参加完成国家自然科学基金重点项目、国家攀登计划项目和国家重点基础研究发展规划(“973”)项目等多个,在国内外学术期刊和书籍发表科学论文百余篇,出版专著《光合作用效率》和《光合作用学》。同时,作为兼职副主编(1994~2000年)、主编(2001~2007年)参与《植物生理学报》(后更名为《植物生理与分子生物学报》)编辑工作,作为导师先后培养硕士研究生、博士研究生10多名。

回顾个人的光合作用研究历程,笔者深切体会到,明确地提出科学问题,并通过实验解决、回答这些问题,是提高科学研究效率、有所发现、有所创新的重要前提。当然,这种提出并解决科学问题的能力,不是一朝一夕就可以获得的,而是在多年科学研究的过程中逐步形成的。科学研究的过程,就是不断地提出科学问题,并通过实验解决、回答问题,从而不断有所发现的过程。

17 退休以后

笔者于2007年6月退休后,被返聘协助年轻的研究生导师培养研究生,继续进行光合作用研究。在此期间(2007年6月~2012年6月)研读大量光合作用研究文献与书籍,编著《光合作用学》。经过6年多时间的努力,于2013年由科学出版社作为研究生创新教育系列丛书之一正式出版。该书由7篇25章组成,约60万字,从光合作用的生物化学、生理生态学和分子生物学等多方面全景式展示光合作用研究的历史、现状和最新进展及研究前沿,同时反映作者几十年的研究成果和经验,以新的方式为光合作用研究铺路搭桥,希望有更多的年轻人了解、喜欢以致投身、献身于光合作用研究,为祖国的昌盛富强和地球生物圈的和谐繁

荣贡献力量(许大全2013)。

退休后笔者写作发表科学论文多篇,例如,《探索新绿色革命的靶标》(许大全2012b)、《光质对植物生长发育的影响》(许大全等2015b)和用英文在国际期刊(*Photosynthesis Research*)上发表的关于植物光合作用中的捕光调节的综述文章(Xu等2015a)等。国际著名的光合作用研究专家、澳大利亚国立大学教授Jan Anderson女士在给后一篇文章作者的贺信中写道:“I really enjoyed your beautifully written review which clearly deals with the many entwining regulatory strategies, both fast and slow, which are cooperative but not exclusive of each other”(我实在欣赏你们写作优美的评论文章,它条理清晰地处理了相互纠缠的多种调节策略,快的和慢的,它们是相互协同的,而不是相互排斥的)。在最近发表的一篇书评中,讨论了一些植物生理学教科书中存在的与光合作用基本概念有关的问题,例如光合作用的总式和原初反应(许大全和陈根云2016)。另外,还参与了《辞海》(第6版、第7版)、《大辞海》(生命科学卷)和《中国大百科全书》(第3版)中植物生理学和光合作用词条的编写。

退休后笔者还陆续参加一些学术活动。例如,2008年7月应邀在沈阳农业大学生物技术学院为研究生作题为“科学论文创作”的报告;2009年7月在西安参加“第十一届中国细胞生物学学术大会暨2009西安细胞生物学国际会议”,并在植物细胞生物学会分会场作“叶绿素含量测定及应用的问题”报告;2009年11月应邀在西双版纳植物园作题为“光合作用研究的前沿”的报告;2012年11月应江西省植物生理学会之邀在“植物生理学与农业科技创新”研讨会上作题为“探索新绿色革命的靶标”的报告;2013年10月在上海市老科技工作者协会农业委员会学术年会上作题为“人工光合作用”的报告;2014年6月,应邀在中国科学院大连化学物理研究所为部分研究生作光合作用系列讲座(包括光合机构、同化力形成、光合碳同化、研究前沿、光合作用改善和研究方法,共6讲)。

上述50多年(从1964年开始做大学毕业论文时算起)的光合作用研究历程清楚地表明,对于笔者来说,光合作用研究不单是谋生手段,也是一个

终生挚爱的事业,个人生活中不可缺少的重要组成部分。生命不息,研究不止。做自己喜欢的事,虽苦犹甜,无怨无悔。

最后,对为本文引用文献所涉及的诸多研究做出重要贡献的老师、同事、研究生和国内外友人,表示衷心的感谢,并以如下诗句结束本文,倾述光合半世缘,展望光合作用研究的任重道远:

恩师教研一线牵,弟子光合结奇缘。

五十春秋勤探索,退而不休苦亦甜。

粮食能源加环境,世界面临三大难。

五洲世代同努力,改善光合克难关。

参考文献

- Betterle N, Ballottari M, Zorzan S, de Bianchi S, Cazzaniga S, Dal'Osto L, Morosinotto T, Bassi R (2009). Light-induced dissociation of an hetero-oligomer is needed for non-photochemical quenching induction. *J Biol Chem*, 284: 15255–15266
- Cai SQ, Chen GY, Zhang HB, Xu DQ (2002). Saturating irradiance-induced photoinhibition without monomerisation of photosystem 2 dimer in soybean leaves. *Photosynthetica*, 40 (2): 215–220
- Cai SQ, Xu DQ (2000). Relationship between the CO₂ compensation point and photorespiration in soybean leaves. *Acta Phytophysiol Sin*, 26: 545–550 (in Chinese with English abstract) [蔡时青, 许大全(2000). 大豆叶片CO₂补偿点和光呼吸的关系. *植物生理学报*, 26 (6): 545–550]
- Cai SQ, Xu DQ (2002). Light intensity-dependent reversible down-regulation and irreversible damage of PSII in soybean leaves. *Plant Sci*, 163 (4): 847–853
- Chen GY, Chen J, Xu DQ (2010). Thinking about the relationship between net photosynthetic rate and intercellular CO₂ concentration. *Plant Physiol Commun*, 46 (1): 64–66 (in Chinese) [陈根云, 陈娟, 许大全(2010). 关于净光合速率与胞间CO₂浓度关系的思考. *植物生理学通讯*, 46 (1): 64–66]
- Chen GY, Liao Y, Cai SQ, Zeng Q, Zhu JG, Han Y, Liu G, Xu DQ (2002a). Photosynthetic acclimation of *Echinochloa crusgalli* grown in rice field to free-air CO₂ enrichment (FACE). *Chin J Appl Ecol*, 13: 1201–1204 (in Chinese with English abstract) [陈根云, 廖轶, 蔡时青, 曾青, 朱建国, 韩勇, 刘钢, 许大全(2002). 水稻田稗草叶片光合作用对开放式CO₂浓度增高(FACE)的适应. *应用生态学报*, 13 (10): 1201–1204]
- Chen GY, Yong ZH, Liao Y, Chen Y, Zhang DY, Zhang HB, Zhu JG, Xu DQ (2005). Photosynthetic acclimation in rice leaves to free-air CO₂ enrichment (FACE) related to both RuBP carboxylation limitation and RuBP regeneration limitation. *Plant Cell Physiol*, 46 (7): 1036–1045
- Chen GY, Yu GL, Chen Y, Xu DQ (2006). Exploring the methods observing photosynthetic responses to light and carbon dioxide. *J Plant Physiol Mol Biol*, 32 (6): 691–696 (in Chinese with English abstract) [陈根云, 俞冠路, 陈悦, 许大全(2006). 光合作用

- 对光和二氧化碳响应的观测方法探讨. 植物生理与分子生物学学报, 32 (6): 691–696]
- Chen J, Wang P, Mi HL, Chen GY, Xu DQ (2010). Reversible association of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activase with the thylakoid membrane depends upon the ATP level and pH in rice without heat stress. *J Exp Bot*, 61 (11): 2939–2950
- Chen Y, Xu DQ (2006). Two patterns of leaf photosynthetic response to irradiance transition from saturating to limiting one in some plant species. *New Phytol*, 169: 789–798
- Chen Y, Xu DQ (2007a). Species-dependence of the pattern of plant photosynthetic rate response to light intensity transition from saturating to limiting one. *J Plant Physiol Mol Biol*, 33 (6): 538–546 (in Chinese with English abstract) [陈悦, 许大全(2007). 植物光合速率对光强从饱和到有限转变响应方式的物种依赖性. 植物生理与分子生物学学报, 33 (6): 538–546]
- Chen Y, Xu DQ (2007b). Changes in leaf photosynthesis of transgenic rice with silenced *OsBP-73* gene. *Photosynthetica*, 45 (3): 419–425
- Chen Y, Xu DQ (2009). Dissociation of photosystem II light-harvesting complex (LHCII) from the reaction center complex induced by saturating white irradiation differs from the transition from state 1 to state 2 induced by weak red irradiation. *Acta Bot Yunnanica*, 31 (1): 67–74
- Chen Y, Yuan LP, Wang XH, Zhang DY, Chen J, Deng QY, Zhao BR, Xu DQ (2007). Relationship between grain yield and leaf photosynthetic rate in super hybrid rice. *J Plant Physiol Mol Biol*, 33 (3): 235–243
- Chen Y, Wang XH, Liao Y, Cai SQ, Zhang HB, Xu DQ (2002b). Effect of leaf orientation on photosynthetic capacity in rice leaf. *J Plant Physiol Mol Biol*, 28 (5): 396–398 (in Chinese with English abstract) [陈悦, 王学华, 廖轶, 蔡时青, 张海波, 许大全(2002). 水稻叶片叶取向对光合能力的影响. 植物生理与分子生物学学报, 28 (5): 396–398]
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol*, 33: 317–345
- Guo LW, Xu DQ (1994). Photoinhibition of photosynthesis in sweet viburnum leaves under natural conditions. *Acta Phytopy Sin*, 20 (1): 46–54 (in Chinese with English abstract) [郭连旺, 许大全(1994). 自然条件下珊瑚树(*Viburnum odoratissimum*)叶片光合作用的光抑制. 植物生理学报, 20 (1): 46–54]
- Guo LW, Xu DQ, Shen YG (1994). The causes of midday decline of photosynthetic efficiency in cotton leaves under field conditions. *Acta Phytopy Sin*, 20: 360–366 (in Chinese with English abstract) [郭连旺, 许大全, 沈允钢(1994). 田间棉花叶片光合效率中午降低的原因. 植物生理学报, 20 (4): 360–366]
- Guo LW, Xu DQ, Shen YG (1995). Relation between photorespiration and photoinhibition in cotton leaves. *Chin Sci Bull*, 40 (20): 1885–1888 (in Chinese) [郭连旺, 许大全, 沈允钢(1995). 棉花叶片光合作用的光抑制和光呼吸的关系. 科学通报, 40 (20): 1885–1888]
- Guo LW, Xu DQ, Shen YG (1996a). Relation between photorespiration and photoinhibition in cotton leaves. *Chin Sci Bull*, 41 (5): 415–420
- Guo LW, Xu DQ, Shen YG (1996b). Photoinhibition without net loss of D1 protein in wheat leaves under field conditions. *Acta Bot Sin*, 38: 196–202 (in Chinese with English abstract) [郭连旺, 许大全, 沈允钢(1996b). 田间小麦叶片光合作用的光抑制不伴随D1蛋白的净降解. 植物学报, 38 (3): 196–202]
- Holzwarth AR, Miloslavina Y, Nilkens M, Jahns P (2009). Identification of two quenching sites active in the regulation of photosynthetic light-harvesting studied by time-resolved fluorescence. *Chem Phys Lett*, 483: 262–267
- Hong SS, Hong T, Jiang H, Xu DQ (1999). Changes in the non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in flag leaves of wheat during aging. *Photosynthetica*, 36 (4): 621–625
- Hong SS, Xu DQ (1996). Difference in response of chlorophyll fluorescence parameters to strong light between wheat and soybean leaves. *Chin Sci Bull*, 42 (7): 753–756 (in Chinese) [洪双松, 许大全(1996). 小麦和大豆叶片荧光参数对强光响应的差异. 科学通报, 42 (7): 753–756]
- Hong SS, Xu DQ (1997). Difference in response of chlorophyll fluorescence parameters to strong light between wheat and soybean leaves. *Chin Sci Bull*, 42 (8): 684–688
- Hong SS, Xu DQ (1998). Light-induced increase in initial chlorophyll fluorescence F_0 level and its possible mechanism in soybean leaves. In: Garab G (ed). *Photosynthesis: Mechanisms and Effects*, Vol III. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2179–2182
- Hong SS, Xu DQ (1999a). Light-induced increase in initial chlorophyll fluorescence F_0 level and the reversible inactivation of PSII reaction centers in soybean leaves. *Photosynth Res*, 61 (3): 269–280
- Hong SS, Xu DQ (1999b). Reversible inactivation of PSII reaction centers and the dissociation of LHCII from PSII complex in soybean leaves. *Plant Sci*, 147: 111–118
- Hong T, Xu DQ (1999c). Non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in soybean and sweet viburnum leaves. *Acta Phytopy Sin*, 25 (1): 15–21 (in Chinese with English abstract) [洪涛, 许大全(1999). 珊瑚树和大豆叶片叶绿素荧光的非光化学猝灭. 植物生理学报, 25 (1): 15–21]
- Jiang H, Shi SB, Xu DQ (2000). Change in the pattern of photosynthetic response to temperature in wheat leaves in winter. *Acta Phytopy Sin*, 26 (1): 69–74 (in Chinese with English abstract) [江华, 师生波, 许大全(2000). 冬季小麦叶片光合作用对温度响应方式的变化. 植物生理学报, 26 (1): 69–74]
- Jiang H, Wang XH, Deng QY, Yuan LP, Xu DQ (2002). Comparison of some photosynthetic characters between two hybrid rice combinations differing in yield potential. *Photosynthetica*, 40 (1): 133–137
- Jiang H, Xu DQ (2000). Physiological basis of the difference in net photosynthetic rate of leaves between two maize strains. *Photosynthetica*, 38 (2): 199–204
- Jiang H, Xu DQ (2001). The cause of the difference in leaf net photosynthetic rate between two soybean cultivars. *Photosynthetica*, 39 (3): 453–459
- Li XG, Xu DQ, Meng QW (1998). Response of photosynthesis to strong light in *Ginkgo biloba* L. leaves. *Acta Phytopy Sin*, 24

- (4): 354–360 (in Chinese with English abstract) [李新国, 许大全, 孟庆伟(1998). 银杏叶片光合作用对强光的响应. 植物生理学报, 24 (4): 354–360]
- Liao Y, Chen GY, Zhang HB, Cai SQ, Zhu JG, Han Y, Liu G, Xu DQ (2002). Responses and acclimation of photosynthesis in rice leaves to free-air CO₂ enrichment (FACE). *Chin J Appl Ecol*, 13: 1205–1209 (in Chinese with English abstract) [廖轶, 陈根云, 张海波, 蔡时青, 朱建国, 韩勇, 刘钢, 许大全(2002). 水稻叶片光合作用对开放式CO₂浓度增高(FACE)的响应与适应. 应用生态学报, 13 (10): 1205–1209]
- Liao Y, Xu DQ (2007). Novel evidence for reversible dissociation of light-harvesting complex II from photosystem II reaction center complex induced by saturating light illumination in soybean leaves. *J Integ Plant Biol*, 49 (4): 523–530
- Liao Yi, Chen GY, Zhang DY, Xiao YZ, Zhu JG, Xu DQ (2003). Non-stomatal acclimation of leaf photosynthesis to free-air CO₂ enrichment (FACE) in winter wheat. *J Plant Physiol Mol Biol*, 29 (6): 494–500 (in Chinese with English abstract) [廖轶, 陈根云, 张道允, 肖元珍, 朱建国, 许大全(2003). 冬小麦光合作用对开放式CO₂浓度增高(FACE)的非气孔适应. 植物生理与分子生物学学报, 29 (6): 494–500]
- Miloslavina Y, Wehner A, Lambrev PH, Wientjes E, Reus M, Garab G, Croce R, Holzwarth AR (2008). Far-red fluorescence: a direct spectroscopic marker for LHCII oligomer formation in non-photochemical quenching. *FEBS Lett*, 582: 3625–3631
- Osmond CB (1981) Photorespiration and photoinhibition. Some implications for energetics of photosynthesis. *Biochim Biophys Acta*, 639 (2): 77–98
- Osmond CB (1994). What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In: Baker NR, Bowyer JR (eds). *Photoinhibition of Photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field*, Oxford: Bios Scientific Publishers, 1–24
- Shen YG, Qiu GX, Xu DQ, Huang QM, Yang DD, Gao AX, Long SP, Hall DO (1991). Studies on the photosynthesis of bamboo. *Chin J Bot*, 3 (2): 116–121
- Shen YG, Shi JN, Xu DQ (1998). *Dynamic Photosynthesis*. Beijing: Science Press (in Chinese) [沈允钢, 施教耐, 许大全(1998). 动态光合作用. 北京: 科学出版社]
- Shen YG, Xu DQ (1992). Response and acclimation of the photosynthetic apparatus to environment. In: Yu SW (ed). *Plant Physiology and Molecular Biology*. Beijing: Science Press, 225–235 (in Chinese) [沈允钢, 许大全(1992). 光合机构对环境的响应与适应. 余叔文编. 植物生理与分子生物学. 北京: 科学出版社, 225–235]
- Shu Z, Zhang XS, Chen J, Chen GY, Xu DQ (2010). The simplification of chlorophyll content measurement. *Plant Physiol Commun*, 46 (4): 399–402 (in Chinese) [舒展, 张晓素, 陈娟, 陈根云, 许大全(2010). 叶绿素含量测定的简化. 植物生理学通讯, 46 (4): 399–402]
- Sundby C, Andersson B (1985). Temperature-induced reversible migration along the thylakoid membrane of photosystem II regulates its association with LHC-II. *FEBS Lett*, 191: 24–28
- Tan XX, Xu DQ, Shen YG (1997b). Relationship between state transition and photoinhibition of photosynthesis in wheat leaves. *Chin Sci Bull*, 42 (20): 2208–2211 (in Chinese) [谭新星, 许大全, 沈允钢(1997b). 小麦叶片状态转换和光合作用的光抑制的关系. 科学通报, 42 (20): 2208–2211]
- Tan XX, Xu DQ, Shen YG (1997c). Relationship between state transition and photoinhibition of photosynthesis in wheat leaves. *Chin Sci Bull*, 42 (21): 1839–1842
- Tan XX, Xu DQ, Shen YG (1998). Both spillover and light absorption cross-section changes are involved in the regulation of excitation energy distribution between the two photosystems during state transition in wheat leaf. *Photosynth Res*, 56: 95–102
- Tan XX, Xu DQ, Shen YK (1997a). The involvement of change in excitation energy spillover from PS II to PS I during state transitions in wheat leaves. *Acta Phytophy Sin*, 23 (1): 9–14 (in Chinese with English abstract) [谭新星, 许大全, 沈允钢(1997a). 小麦叶片的状态转换涉及PSII向光系统I激发能满溢的变化. 植物生理学报, 23 (1): 9–14]
- Tan XX, Xu DQ, Tang ZS (1996). Leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence in a chlorophyll deficient mutant of barley. *Acta Phytophy Sin*, 22 (1): 51–57 (in Chinese with English abstract) [谭新星, 许大全, 汤泽生(1996). 叶绿素缺乏的大麦突变体的光合作用和叶绿素荧光. 植物生理学报, 22 (1): 51–57]
- Tan XX, Xu DQ, Tang ZS (1997d). A cause of higher photochemical efficiency of photosystem II in a chlorophyll-deficient barley mutant. *Acta Phytophy Sin*, 23 (3): 251–256
- Wu H, Xu DQ (1993). Role of xanthophyll cycle dependent radiationless energy dissipation in protection against photoinhibitory damage in sweet viburnum (*Viburnum odoratissimum*). *Acta Phytophy Sin*, 19 (2): 181–187 (in Chinese with English abstract) [武海, 许大全(1993). 依赖叶黄素循环的非辐射能量耗散在防御珊瑚树叶片光抑制破坏中的作用. 植物生理学报, 19 (2): 181–187]
- Wu H, Zhang SY, Xu DQ, Guo LW, Shen YG (1997). Diurnal and seasonal variations of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in sweet viburnum leaves. *Acta Phytophy Sin*, 23 (2): 145–150 (in Chinese with English abstract) [武海, 张树源, 许大全, 郭连旺, 沈允钢(1997). 珊瑚树叶片叶绿素荧光非光化学猝灭的日变化和季节变化. 植物生理学报, 23 (2): 145–150]
- Xu DQ (1984). Stomatal movement and photosynthesis. *Plant Physiol Commun*, 20 (6): 6–12 (in Chinese) [许大全(1984). 气孔运动与光合作用. 植物生理学通讯, 20 (6): 6–12]
- Xu DQ (1986). The photosynthate level and the photosynthetic rate. *Plant Physiol Commun*, 22 (6): 1–8 (in Chinese) [许大全(1986). 光合产物水平与光合作用速率. 植物生理学通讯, 22 (6): 1–8]
- Xu DQ (1988). Photosynthetic efficiency. *Plant Physiol Commun*, 24 (5): 1–6 (in Chinese) [许大全(1988). 光合作用效率. 植物生理学通讯, 24 (5): 1–7]
- Xu DQ (1990). Ecology, physiology and biochemistry of midday depression of photosynthesis. *Plant Physiol Commun*, 26 (6): 5–10 (in Chinese) [许大全(1990). 光合作用“午睡”现象的生态、生理与生化. 植物生理学通讯, 26 (6): 5–10]
- Xu DQ (1994). Responses of photosynthesis and related processes to long-term high CO₂ concentration. *Plant Physiol Commun*, 30 (2): 81–87 (in Chinese) [许大全(1994). 光合作用及有关过程

- 对长期高CO₂浓度的响应. 植物生理学通讯, 30 (2): 81–87]
- Xu DQ (1995). Non-uniform stomatal closure and non-stomatal limitation of photosynthesis. *Plant Physiol Commun*, 31 (4): 246–252 (in Chinese) [许大全(1995). 气孔的不均匀关闭与光合作用的非气孔限制. 植物生理学通讯, 31 (4): 246–252]
- Xu DQ (1997). Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis. *Plant Physiol Commun*, 33 (4): 241–244 (in Chinese) [许大全(1997). 光合作用气孔限制分析中的一些问题. 植物生理学通讯, 33 (4): 241–244]
- Xu DQ (1999a). Photosynthetic rate, photosynthetic efficiency and crop yield. *Biol Bull*, 34 (8): 8–10 (in Chinese) [许大全(1999a). 光合速率、光合效率与作物产量. 生物学通报, 34 (8): 8–10]
- Xu DQ (1999b). Reversible inactivation of PS II reaction centers and its physiological significance. *Plant Physiol Commun*, 35 (4): 273–276 (in Chinese) [许大全(1999b). PSII反应中心的可逆失活及其生理意义. 植物生理学通讯, 35 (4): 273–276]
- Xu DQ (1999c). The measurements of leaf photosynthetic rate, quantum yield and CO₂ compensation point. In: Shanghai Institute of Plant Physiology, the Chinese Academy of Sciences, Shanghai Association for Plant Physiology (eds). *Guidebook of Plant Physiology Experiments*. Beijing: Science Press, 83–85, 89–90, 93–95 (in Chinese) [许大全(1999c). 叶片光合速率、量子效率和CO₂补偿点的测定. 中国科学院上海植物生理研究所, 上海市植物生理学会编. 现代植物生理学实验指南. 北京: 科学出版社, 83–85, 89–90, 93–95]
- Xu DQ (2001). Progress in photosynthesis research: from molecular mechanism to Green Revolution. *Acta Phytophy Sin*, 27 (2): 97–108
- Xu DQ (2002a). *Photosynthetic Efficiency*. Shanghai: Shanghai Press of Science and Technology (in Chinese with English contents) [许大全(2002a). 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社]
- Xu DQ (2002b). Photoprotection of the photosynthetic apparatus in plants. *Science*, 54: 16–20 (in Chinese) [许大全(2002b). 植物光合机构的光破坏防御. 科学54 (1): 16–20]
- Xu DQ (2003). Several problems in the research of plant light stress. *Plant Physiol Commun*, 39: 493–495 (in Chinese) [许大全(2003). 植物光胁迫研究中的几个问题. 植物生理学通讯, 39 (5): 493–495]
- Xu DQ (2004). Mechanism for photoinhibition of photosynthesis. In: Kuang Ting-Yun, Lu Cong-Ming, Li Liang-Bi (eds). *Light Utilization Efficiency and its Regulation in Crops*. Jinan: Shandong Press of Science and Technology, 90–115 (in Chinese) [许大全(2004). 光合作用的光抑制机制. 匡廷云, 卢从明, 李良璧编. 作物光能利用效率与调控. 济南: 山东科学技术出版社, 90–115]
- Xu DQ (2006). Some noteworthy problems in measurement and investigation of leaf photosynthesis. *Plant Physiol Commun*, 42 (6): 1163–1167 (in Chinese) [许大全(2006). 光合作用测定及研究中一些值得注意的问题. 植物生理学通讯, 42 (6): 1163–1167]
- Xu DQ (2009). Several problems in measurement and application of chlorophyll content. *Plant Physiol Commun*, 45 (9): 896–898 (in Chinese) [许大全(2009). 叶绿素含量的测定及其应用中的几个问题. 植物生理学通讯, 45 (9): 896–898]
- Xu DQ (2012a). Photosynthetic efficiency and its regulation. In: Chen XY, Xue HW (eds). *Plant Physiology and Molecular Biology*. 4th ed. Beijing: Higher Education Press, 267–279 (in Chinese) [许大全(2012a). 光合效率及调节. 陈晓亚, 薛红卫主编. 植物生理与分子生物学. 第4版. 北京: 高等教育出版社, 267–279]
- Xu DQ (2012b). Probing the targets of new green revolution. *Plant Physiol J*, 48 (8): 729–738 (in Chinese with English abstract) [许大全(2012b). 探索新绿色革命的靶标. 植物生理学报, 48 (8): 729–738]
- Xu DQ (2013). *The Science of Photosynthesis*. Beijing: Science Press (in Chinese with English contents) [许大全(2013). 光合作用学. 北京: 科学出版社]
- Xu DQ, Chen GY (2016). Thinking about the fundamental concepts of photosynthesis. *Plant Physiol J*, 52 (6): 975–978 (in Chinese with English abstract) [许大全, 陈根云(2016). 关于光合作用一些基本概念的思考. 植物生理学报, 52 (6): 975–978]
- Xu DQ, Chen XM, Zhang LX, Wang RF, Hesketh JD (1993a). Leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence in a chlorophyll-deficient soybean mutant. *Photosynthetica*, 29 (1): 103–112
- Xu DQ, Chen Y (2007). Reversible dissociation of photosystem II light-harvesting complex (LHCII): a rapid regulation of light harvesting in photosynthesis. *Sci Res Monthly*, 4: 71–76
- Xu DQ, Chen Y, Chen GY (2015a). Light-harvesting regulation from leaf to molecule with the emphasis on rapid changes in antenna size. *Photosynth Res*, 124: 137–158
- Xu DQ, Ding HG, Su LY, Yu XJ, Xia SF, Zhang ZF, Wang SX (1991). A comparative study of photosynthetic efficiency in sainfoin and alfalfa. *Acta Ecol Sin*, 11 (1): 89–91 (in Chinese) [许大全, 丁焕根, 苏丽英, 於新建, 夏叔芳, 张志芳, 王素香(1991). 红豆草和苜蓿的光合效率比较研究. 生态学报, 11 (1): 89–91]
- Xu DQ, Ding Y, Shen YG (1993b). Diurnal variation of photosynthetic efficiency in leaves of C₄ plant maize. *Acta Phytophy Sin*, 19 (1): 43–48 (in Chinese with English abstract) [许大全, 丁勇, 沈允钢(1993). C₄植物玉米叶片光合效率的日变化. 植物生理学报, 19 (1): 43–48]
- Xu DQ, Ding Y, Wu H (1992a). Relationship between diurnal variation of photosynthetic efficiency and midday depression of photosynthetic rate in wheat leaves under field conditions. *Acta Phytophy Sin*, 18 (3): 279–284 (in Chinese with English abstract) [许大全, 丁勇, 武海(1992). 田间小麦叶片光合效率日变化与光合“午睡”的关系. 植物生理学报, 18 (3): 279–284]
- Xu DQ, Gao W, Ruan J (2015b). Effects of light quality on plant growth and development. *Plant Physiol J*, 51 (8): 1217–1234 (in Chinese with English abstract) [许大全, 高伟, 阮军(2015). 光质对植物生长发育的影响. 植物生理学报, 51 (8): 1217–1234]
- Xu DQ, Gifford RM, Chow WS (1992b). Effect of fusicoccin on photosynthetic induction in soybean leaves. *Photosynthetica*, 26 (2): 261–264
- Xu DQ, Gifford RM, Chow WS (1994a). Photosynthetic acclimation in pea and soybean to high atmospheric CO₂ partial pressure. *Plant Physiol*, 106: 661–671
- Xu DQ, Li DY, Qiu GX, Shen YG, Huang QM, Yang DD, Beadle CL (1987a). Studies on stomatal limitation of photosynthesis in the bamboo (*Phyllostachys pubescens*) leaves. *Acta Phytophy Sin*, 13 (2): 154–160 (in Chinese with English abstract) [许大全, 李

- 德耀, 邱国雄, 沈允钢, 黄启民, 杨迪蝶, Beadle CL (1987). 毛竹(*Phyllostachys pubescens*)叶光合作用的气孔限制研究. 植物生理学报, 13 (2): 154–160]
- Xu DQ, Li DY, Shen YG, Liang GA (1984). On midday depression of photosynthesis of wheat leaf under field conditions. *Acta Phytophy Sin*, 10 (3): 269–276 (in Chinese with English abstract) [许大全, 李德耀, 沈允钢, 梁国安(1984). 田间小麦叶片光合作用“午睡”现象的研究. 植物生理学报, 10 (3): 269–276]
- Xu DQ, Li DY, Shen YG, Yan JY, Zhang YG, Zheng YS (1987b). On the midday depression of photosynthesis of wheat leaf under field conditions II. The effects of spraying water on the photosynthetic rate and the grain yield of wheat. *Acta Agron Sin*, 13 (2): 111–115 (in Chinese with English abstract) [许大全, 李德耀, 沈允钢, 阎继耀, 张原根, 郑友三(1987). 田间小麦叶片光合作用“午睡”现象的研究II. 喷雾对小麦光合作用与籽粒产量的影响. 作物学报, 13 (2): 111–115]
- Xu DQ, Shen YG (1982). Exploring the relationship between the photosynthate level and the operation of photosynthetic apparatus. *Acta Phytophy Sin*, 8 (2): 173–186 (in Chinese with English abstract) [许大全, 沈允钢(1982). 光合产物水平与光合机构运转关系的探讨. 植物生理学报, 8 (2): 173–186]
- Xu DQ, Shen YG (1983). Mechanical separation of sweet potato leaf cells and the measurement of their photosynthetic activity. *Plant Physiol Commun*, 19 (5): 50–51 (in Chinese) [许大全, 沈允钢(1983). 甘薯叶细胞的机械分离与光合作用活力测定. 植物生理学通讯, 19 (5): 50–51]
- Xu DQ, Shen YG (1984). Isolation of intact chloroplasts with high activity of carbon fixation. *J Shenyang Agricul Coll*, 1: 46–50 (in Chinese with English abstract) [许大全, 沈允钢(1984). 具有高碳固定活力的完整叶绿体的分离. 沈阳农学院学报, 1: 46–50]
- Xu DQ, Shen YG (1985). Preliminary study on the midday depression of photosynthesis of sweet potato (*Ipomoea batatas*) leaves. *Acta Phytophy Sin*, 11 (4): 423–426 (in Chinese with English abstract) [许大全, 沈允钢(1985). 甘薯(*Ipomoea batatas*)叶光合作用“午睡”现象初探. 植物生理学报, 11 (4): 423–426]
- Xu DQ, Shen YG (1996). Photosynthesis and crop yield. In: Zhou Q, Wang XC (eds). *The Progress of the Physiological Research on Crop High Yield and High Efficiency*. Beijing: Science Press, 17–24 (in Chinese) [许大全, 沈允钢(1996). 光合作用与作物产量. 邹琦, 王学臣编. 作物高产高效生理学研究进展. 北京: 科学出版社, 17–24]
- Xu DQ, Shen YG (1997b). Diurnal variations in the photosynthetic efficiency in plants. *Acta Phytophy Sin*, 23 (4): 410–416
- Xu DQ, Shen YG (1998). Limitation factors of photosynthesis. In: Yu SW, Tang ZC (eds). *Plant Physiology and Molecular Biology*. 2nd ed. Beijing: Science Press, 262–276 (in Chinese) [许大全, 沈允钢(1998). 光合作用的限制因素. 余叔文, 汤章城编. 植物生理与分子生物学. 第2版. 北京: 科学出版社, 262–276]
- Xu DQ, Shen YG (2001). Photoinhibition of crop photosynthesis. In: Lou CH, Wang XC (eds). *The Physiological Base of Crop Yield Formation*. Beijing: Chinese Agricultural Press, 27–38 (in Chinese) [许大全, 沈允钢(2001). 作物光合作用的光抑制. 姜成后, 王学臣编. 作物产量形成的生理学基础. 北京: 中国农业出版社, 27–38]
- Xu DQ, Shen YG, Wang SJ, Zhang XW (1989). The study on the relationship between photosynthesis and nitrogen fixation in the symbiotic systems of nodule bacteria (*Rhizobium*) and soybean. *Acta Bot Sin*, 31 (2): 103–109 (in Chinese with English abstract) [许大全, 沈允钢, 王书锦, 张宪武(1989). 大豆-根瘤菌共生体系光合与固氮关系研究. 植物学报, 31 (2): 103–109]
- Xu DQ, Shen YK (1997a). Midday depression of photosynthesis. In: Pessarakli M (ed). *Handbook of Photosynthesis*. New York: Marcel Dekker, 451–459
- Xu DQ, Shen YK (1999). Light stress: photoinhibition of photosynthesis in plants under natural conditions. In: Pessarakli M (ed). *the Handbook of Plant and Crop Stress*. New York: Marcel Dekker, 483–497
- Xu DQ, Shen YK (2002). Photosynthetic efficiency and crop yield. In: Pessarakli M (ed). *the Handbook of Plant and Crop Physiology* (New Edition). New York: Marcel Dekker, 821–834
- Xu DQ, Shen YK (2005). External and internal factors responsible for midday depression of photosynthesis. In: Pessarakli M (ed). *Handbook of Photosynthesis*. 2nd ed. Boca Raton: CRC Press, Taylor & Francis Group, 287–297
- Xu DQ, Tan XX (1994). A method for calibrating CO₂ infrared gas analyzer with a pH meter. *Plant Physiol Commun*, 30 (3): 438–440 (in Chinese) [许大全, 谭新星(1994). 借助pH计校准CO₂红外气体分析仪的方法. 植物生理学通讯, 30 (3): 438–440]
- Xu DQ, Terashima K, Crang RFE, Chen XM, Hesketh JD (1994b). Stomatal and nonstomatal acclimation to a CO₂-enriched atmosphere. *Biotronics*, 23: 1–9
- Xu DQ, Wu H (1991). A simple method for calibrating a humidity meter. *Plant Physiol Commun*, 27 (4): 301–302 (in Chinese) [许大全, 武海(1991). 校准湿度计的一种简便可靠方法. 植物生理学通讯, 27 (4): 301–302]
- Xu DQ, Wu S (1996). Three phases of dark-recovery course from photoinhibition resolved by the chlorophyll fluorescence analysis in soybean leaves under field conditions. *Photosynthetica*, 32 (3): 417–423
- Xu DQ, Xu BJ (1989). The role of stomatal limitation in photosynthetic induction of plant leaves. *Acta Phytophy Sin*, 15 (3): 275–280 (in Chinese with English abstract) [许大全, 徐宝基(1989). 气孔限制在植物叶片光合诱导中的作用. 植物生理学报, 15 (3): 275–280]
- Xu DQ, Xu BJ, Li DY (1987c). A simple method for preparing a series of airs with different CO₂ concentrations. *Plant Physiol Commun*, 23 (6): 55–57 (in Chinese) [许大全, 徐宝基, 李德耀(1987). 不同CO₂含量空气的简易制备法. 植物生理学通讯, 23 (6): 55–57]
- Xu DQ, Xu BJ, Li DY (1988). The effects of freezing injury on photosynthetic efficiency in sweet viburnum (*Viburnum odoratissimum*) leaves. *Acta Phytophy Sin*, 14 (2): 199–202 (in Chinese with English abstract) [许大全, 徐宝基, 李德耀(1988). 冰冻对珊瑚树(*Viburnum odoratissimum*)叶片光合效率的影响. 植物生理学报, 14 (2): 199–202]
- Xu DQ, Xu BJ, Shen YG (1990). Diurnal variation of photosynthetic efficiency in C₃ plants. *Acta Phytophy Sin*, 16 (1): 1–5 (in Chinese with English abstract) [许大全, 徐宝基, 沈允钢(1990). C₃

- 植物光合效率的日变化. 植物生理学报, 16 (1): 1–5]
- Xu DQ, Xue DL (1985). Some characteristics of photosynthesis of soybean leaves. *Plant Physiol Commun*, 21 (6): 26–29 (in Chinese) [许大全, 薛德林(1985). 大豆叶片的一些光合特性. 植物生理学通讯, 21 (6): 26–29]
- Xu DQ, Zhang YZ, Zhang RX (1992c). Photoinhibition of photosynthesis in plants. *Plant Physiol Commun*, 28 (4): 1–7 (in Chinese) [许大全, 张玉忠, 张荣铤(1992). 植物光合作用的光抑制. 植物生理学通讯, 28 (4): 1–7]
- Xue S, Wang PH, Xu DQ, Li LR (1992). Effects of water stress on CO₂ assimilation of two winter wheat cultivars with different drought resistance. *Acta Phytophy Sin*, 18 (1): 1–7 (in Chinese with English abstract) [薛崧, 汪沛洪, 许大全, 李立人(1992). 水分胁迫对冬小麦CO₂ 同化作用的影响. 植物生理学报, 18 (1): 1–7]
- Yang QF, Jiang H, Xu DQ (1999). Change in the photosynthetic efficiency of the flag leaves of wheat during development. *Acta Phytophy Sin*, 25 (4): 408–412 (in Chinese with English abstract) [杨巧凤, 江华, 许大全(1999). 小麦旗叶发育过程中光合效率的变化. 植物生理学报, 25 (4): 408–412]
- Yin HZ, Shen YG, Wang TD, Shi JN (1979). Studying the photosynthetic apparatus in operation. *Acta Phytophy Sin*, 5 (3): 295–317 (in Chinese) [殷宏章, 沈允钢, 王天铎, 施教耐(1979). 探讨运转着的光合机构. 植物生理学报, 5 (3): 295–317]
- Yong ZH, Chen GY, Shi JN, Xu DQ (2006). *In vitro* reassembly of tobacco ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase from fully denatured subunits. *Acta Biochim Biophys Sin*, 38 (10): 737–745
- Yong ZH, Chen GY, Zhang DY, Chen Y, Chen J, Zhu JG, Xu DQ (2007). Is photosynthetic acclimation to free-air CO₂ enrichment (FACE) related to a strong competition for the assimilatory power between carbon assimilation and nitrogen assimilation in rice leaf? *Photosynthetica*, 45 (1): 85–91
- Yuan L, Xu DQ (2001a). Stimulation effect of gibberellic acid short-term treatment on leaf photosynthesis related to the increase in Rubisco content in broad bean and soybean. *Photosynth Res*, 68: 39–47
- Yuan L, Xu DQ (2001b). The decrease in apparent photosynthetic quantum yield in wheat leaves caused by D,L-glyceraldehyde treatment. *Acta Phytophy Sin*, 27 (5): 431–436
- Yuan L, Xu DQ (2002). Stimulatory effect of exogenous GA₃ on photosynthesis and the level of endogenous GA₁₊₃ in soybean leaf. *J Plant Physiol Mol Biol*, 28 (4): 317–320
- Zhang DY, Chen GY, Chen J, Yong ZH, Zhu JG, Xu D-Q (2009). Photosynthetic acclimation to CO₂ enrichment related to ribulose-1,5-bisphosphate carboxylation limitation in wheat. *Photosynthetica*, 47 (1): 152–154
- Zhang DY, Chen GY, Gong ZY, Chen J, Yong ZH, Zhu JG, Xu DQ (2008). Ribulose-1,5-bisphosphate regeneration limitation in rice leaf photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Plant Sci*, 175: 348–355
- Zhang DY, Wang XH, Chen Y, Xu DQ (2005). Determinant of photosynthetic capacity in rice leaves under ambient air conditions. *Photosynthetica*, 43 (2): 273–276
- Zhang DY, Xu DQ (2007). The mechanisms of plant photosynthetic acclimation to elevated CO₂ concentration. *J Plant Physiol Mol Biol*, 33 (6): 463–470 (in Chinese with English abstract) [张道允, 许大全(2007). 植物光合作用对CO₂浓度增高的适应机制. 植物生理与分子生物学学报, 33 (6): 463–470]
- Zhang HB, Cai SQ, Xu DQ (2002). D1 protein phosphorylation/dephosphorylation alone has no effect on the electron transport activity of photosystem II in soybean leaves. *Plant Sci*, 162: 507–511
- Zhang HB, Xu DQ (2003a). Different mechanisms for photosystem 2 reversible down-regulation in pumpkin and soybean leaves under saturating irradiance. *Photosynthetica*, 41 (2): 177–184
- Zhang HB, Xu DQ (2003b). The role of LHC2 dissociation in protecting the PS2 reaction centers against photodamage in soybean leaves and thylakoids. *Photosynthetica*, 41 (3): 383–391
- Zhang HB, Xu DQ (2003c). Photosystem II phosphorylation and its physiological significance. *J Plant Physiol Mol Biol*, 29 (6): 487–493 (in Chinese with English abstract) [张海波, 许大全(2003c). 光系统II蛋白磷酸化及其生理意义. 植物生理与分子生物学学报, 29 (6): 487–493]
- Zhang SY, Lu GQ, Wu H, Shen ZX, Zhong HM, Shen YG, Xu DQ, Ding HG, Hu WX (1992). Photosynthesis of major C₃ plants on Qinghai plateau. *Acta Bot Sin*, 34: 176–184 (in Chinese with English abstract) [张树源, 陆国泉, 武海, 沈振西, 钟海民, 沈允钢, 许大全, 丁焕根, 胡文新(1992). 青海高原主要C₃植物的光合作用. 植物学报, 34 (3): 176–184]

Memories of photosynthesis research for fifty years

XU Da-Quan*

Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China

Received 2016-04-22 Accepted 2016-09-18

*E-mail: dqxu@sippe.ac.cn