

124 光合作用

第二版

〔英〕D. O. 霍尔 K. K. 拉奥 著



科学出版社

光 合 作 用

第 二 版

〔英〕D. O. 霍尔 K. K. 拉奥 著

张永平 译

科 学 出 版 社

1 9 8 4

内 容 简 介

本书全面而简要地介绍了植物的光合作用。从光合作用的发展历史到最近的研究成就,都作了扼要的说明。其内容有:光合作用的重要性与作用;历史与发展;细胞内光合作用的器官;原子及分子对光的吸收与发射;光合电子传递与磷酸化;二氧化碳的固定;细菌的光合作用;光合作用研究工作近况;在实验室内如何进行光合作用的试验等。

为了增加世界的粮食、纤维和燃料能源,近来对光合作用的研究和理解已具有更重要的意义。这门科学对生物学、农业及物理学的各个方面越来越具有密切的关系。此书以较少的篇幅来说明光合作用的理论和实践方面的要点,是具有成就的。

本书原文第二版的中译本已在1982年由科学出版社出版,现在又根据1981年新书的第三版译出,比第二版增添了不少新资料,并在很多地方进行了删节与修改。

此书可作为高等学校生物系师生、农业院校师生的参考资料。

D. O. Hall, K. K. Rao

Photosynthesis

Edward Arnold, London, 1981, Third Edition

光 合 作 用

第 二 版

[英] D. O. 霍尔 K. K. 拉奥 著

张永平 译

责任编辑 黄宗甄

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1982年2月第一版 开本:787×1092 1/32

1984年7月第二版 印张:3 3/8

1984年7月第二次印刷 字数:73,000

印数:7,201—15,300

统一书号:13031·2641

本社书号:3635·13—10

定价: 0.55 元

第 三 版 序

我们已注意到光合作用的重要性,如果没有它,人类几乎是无法度日。我们的全部食物以及矿物燃料、生物燃料(生物量)都来自光合过程。现在人们正企图用更多的光合产品来满足人类的食品及燃料需要,在将来则为人类提供化学药品及纤维。所以今天对广大科技工作者(从农林到生态学、生物学以及化学、工程学)来说,都十分有必要了解光合作用的理论及应用。正是这种普遍性,它给光合作用的研究领域带来了百花齐放的盛况,并使它成为众所关注和激动人心的科研园地。我们希望本书能充分反映这一点。

在第三版中,我们保留了以往几版的传统特点,而这些特点普遍受到学生甚至教师的欢迎;换言之,它交代了光合过程的主要方面,并指出这些成就是如何取得的,现代研究的方向又在何处。在叶绿体膜结构、植物及细菌中的电子传递及磷酸化、 C_4 及 CAM (景天酸代谢)光合作用方面,都采用了最新的资料;另外,光合作用研究这章也有所扩充,增加了1980年光合作用会议中所报道的新进展。插图也有所更新,使之更加现代化;参考书目则全部改写。

我们衷心欢迎读者及评论家提出改进本书的建议。我们期待着大家对本书的评论,而且,正如在过去我们已经说过的,我们随时欢迎读者的质询,并尽可能给予答复。

D. O. 霍尔 K. K. 拉奥
(1981 年于伦敦)

目 录

第三版序

1	光合作用的重要性与作用	(1)
1.1	最终能源	(1)
1.2	二氧化碳循环	(2)
1.3	效率与转换	(3)
1.4	光谱	(4)
1.5	量子学说	(5)
1.6	能量单位	(6)
2	历史与发展	(8)
2.1	早期发现	(8)
2.2	与技术有关的进一步研究	(10)
2.3	限制因子	(12)
2.4	光反应与暗反应;闪光试验	(14)
2.5	重要的发现与公式	(15)
3	光合作用器官	(18)
3.1	从叶子分离叶绿体	(21)
3.2	叶绿体色素	(26)
3.3	光合作用单位	(31)
3.4	C ₄ 植物的光合器官	(34)
4	原子及分子对光的吸收与发射	(36)
4.1	需要的时间;荧光与磷光	(37)
4.2	能量传递或敏化的荧光	(38)
4.3	爱默生效应与双光反应	(39)
4.4	反应中心与最初电子受体	(44)
4.5	光合放氧	(45)

4.6	双光系统的实验分离	(46)
5	光合电子传递与磷酸化	(48)
5.1	电子载体的还原与氧化	(49)
5.2	两种光合磷酸化	(50)
5.3	非环式电子传递	(50)
5.4	环式电子传递与磷酸化	(58)
5.5	结构-功能关系	(60)
6	二氧化碳固定	(62)
6.1	实验技术	(62)
6.2	光合碳(或卡尔文)循环	(65)
6.3	结构-功能关系	(69)
6.4	CO ₂ 固定的力能学	(70)
6.5	CO ₂ 固定的 C ₄ 途径	(72)
6.6	景天酸代谢 (CAM)	(74)
6.7	光呼吸与乙醇酸代谢	(75)
7	细菌光合作用	(79)
7.1	光合细菌的分类	(79)
7.2	光合色素与器官	(79)
7.3	二氧化碳固定	(83)
7.4	向光细菌在生态及进化上的重要性	(85)
8	光合作用研究	(87)
9	实验室试验	(93)
9.1	叶绿素含量、淀粉合成与 CO ₂ 固定间的关系	(93)
9.2	伊乐藻 (<i>Elodea</i>) 及藻类的光合作用	(93)
9.3	叶绿体色素的分离与色谱分析	(94)
9.4	离体叶绿体的希尔反应	(94)
9.5	藻类 CO ₂ 固定的作用光谱	(94)
9.6	离体叶绿体形成 ATP	(95)
	参考书	(96)
	进一步阅读的书籍	(97)

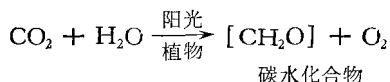
1 光合作用的重要性与作用

1.1 最终能源

从字面上解释起来,光合作用(photosynthesis)一字就是“用光来构成或集合”之意。通常认为,所谓光合作用,就是在阳光下植物用无机原料合成有机化合物的过程。宇宙间的任何生物都需要用能量来生长及维持生命。藻类、高等植物及某些细菌都直接从太阳辐射中获得能量,并用这种能量去合成必需的食物。动物不能直接把太阳光当作能源;它们通过吃植物或吃以植物为生的动物来获得能源。所以太阳是地球上所有代谢能的最终来源,所有生命形式的维持都有赖于光合作用。

我们利用煤、天然气、石油等作为燃料。而这些燃料都是陆生及海生动植物的分解产物,其中所贮藏的能量来自数百万年前的太阳辐射。太阳辐射又会引起风及雨,所以来自风车及水电站的能量,归根到底也出自太阳。

光合作用的主要化学途径是把二氧化碳及水转变为碳水化合物与氧,此反应可用下式表示,



与原始物质 CO_2 及 H_2O 比较,所形成的碳水化合物具有较多的能。通过太阳能的输入,贫能化合物 CO_2 及 H_2O 便转变为富能化合物——碳水化合物及 O_2 。导致上述总式的不同反应的能级,可用氧化-还原尺度(以伏表示的氧化还原

势)来表示, 这种尺度告诉我们, 在任何特定反应中可以利用的能的情况, 这一点将于第 4 章内谈及。所以, 光合作用可以认为是把太阳辐射能转化为植物组织化学能的一个过程。

1.2 二氧化碳循环

尽管光合作用不断消耗 CO_2 , 但大气中的 CO_2 含量几

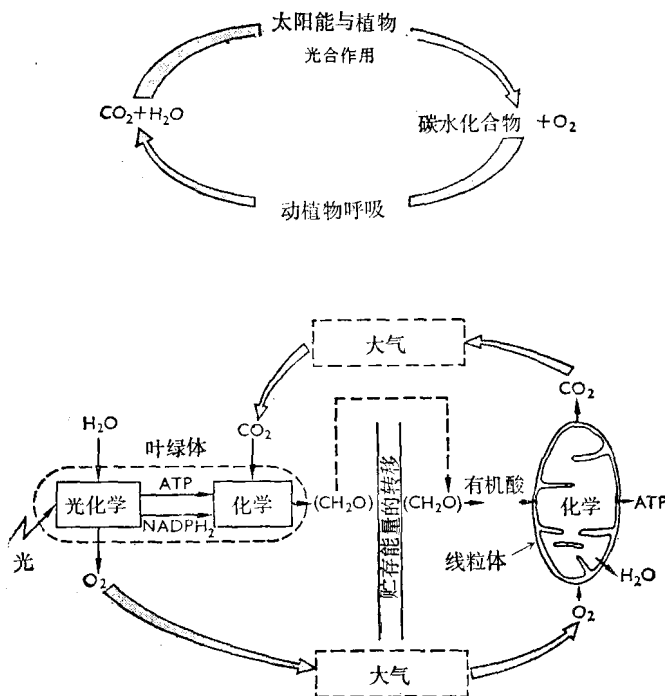


图 1.1 大气及细胞中的 CO_2 及 O_2 循环 (F. R. Whatley 教授原作)

乎是不变的。任何植物和动物都有呼吸作用(在线粒体上),此时活组织要从大气中吸收氧,把碳水化合物及其他组织成分最终转变为二氧化碳及水,同时释放出能量。能量以 ATP 的形式贮藏起来,并用于有机体的正常功能中。这样呼吸作用就使地球上的有机物及氧量减少,而 CO_2 量则增加了。在地球表面平均每秒钟大约有 10,000 吨 O_2 消费于生物的呼吸及碳燃料的燃烧中。根据这个速度,大气中的氧大约可用 3,000 年。幸好呼吸时损失的有机物及氧被光合作用产生的碳水化合物及氧抵销了。在理想条件下,植物绿色部分的光合速率约为同组织内呼吸速率的 30 倍。所以,在调节地球大气的 O_2 及 CO_2 含量方面,光合作用是十分重要的。其循环图可参看图 1.1。大气中的全部 CO_2 每 300 年通过植物的光合作用一次,而 O_2 则每 2000 年一次。

必须注意,呼吸放出的能最终从生物体以热能状态消失,不再进入循环。所以,在过去数百万年中,能量不断从太阳逸出,以热的形式消失于地球大气中。但是在太阳中还有足够的能量,可以使光合作用再进行几百万年。

1.3 效率与转换

每年到达地球大气层的太阳能,约相当于 56×10^{23} 焦耳热能。其中大约一半被云层及上层大气的气体所反射。到达地球表面的剩余辐射能中,只有 50% 是可以引起光合作用的辐射能,另一半则是弱红外辐射。这样,每年到达地表的可光合的辐射能(从紫到红光)约等于 15×10^{23} 焦耳。但其中又有 40% 被海面、沙漠等反射掉,剩下来的才被陆海植物所吸收。据最近统计,自养植物每年生产的全部生物量约 2×10^{11} 吨有机物,相当于 3×10^{21} 焦耳的能。其中约 40% 的有

机物质是浮游植物，即靠近海洋表面的微小植物所合成的。全球人口(约 43 亿)每年粮食消耗量接近 8 亿吨或 13×10^{18} 焦耳。全球植物对可光合的入射辐射能的平均利用系数仅约 0.2% ($3 \times 10^{21} / 15 \times 10^{23}$)，而人类所消费的营养能量又只占后者的 0.5% 弱 ($13 \times 10^{18} / 3 \times 10^{21}$)。有趣的是，1976 年全世界消费的能量只有 3×10^{20} 焦耳，仅占光合作用所贮藏能量的十分之一！实际上，今天地球表面生物量 (90% 是树木) 所含有的能量等于目前已经查明的矿物燃料 (如石油、天然气及煤) 的全部储量；储藏于地下的全部矿物燃料与大约 100 年的净光合作用相当。

1.4 光 谱

光是电磁辐射的一种形式。所有电磁辐射都有波动性，其速度均为 3×10^8 米秒⁻¹ (即光速 c)。但是在波长 (即两个连续波峰间的距离) 上，每种辐射都有所不同。伽玛射线与 X 射线的波长极小 (小于十亿分之一厘米)，而无线电波的波长则在 10^4 厘米左右。可见光的波长一般以毫微米为单位。1 毫微米 (nm) 是 1 米的十亿分之一 ($1\text{nm} = 10^{-9}\text{m}$)。从牛顿时代就知道，让光通过棱镜，白光会分成类似彩虹的光谱。此光谱的可见部分约从 380 毫微米的紫光到 750 毫微米的红光为止。

太阳的大气主要由氢组成。太阳的能量是通过四个氢核融合成一个氦核而产生的。 $4\text{H} \longrightarrow \text{He} + 2\text{e}^- + h\nu$ (能量)。核裂变时释放的能使太阳表面维持在 6,000K 左右。太阳会辐射出电磁波光谱的所有成分，但能穿过地球大气层者，只有部分的红外线与紫外线及全部可见光。比最短可见光还要短的紫外线则被上层大气的氧及臭氧所吸收。幸好

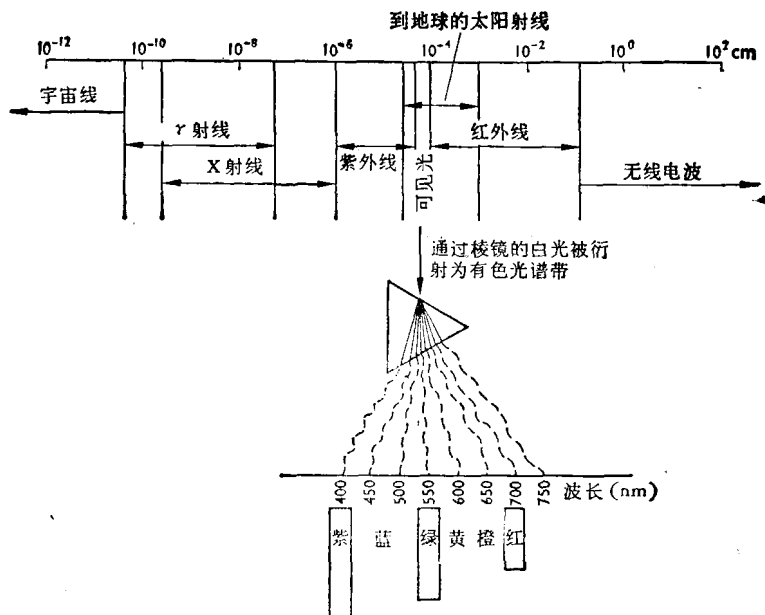


图 1.2 电磁辐射的光谱

是这样，因为紫外辐射对生物有害。在 6,000K (太阳温度)，射出光线之最强部分位于可见光谱的橙色部分，在 600 毫微米左右。

1.5 量子学说

1900 年普朗克 (Max Planck) 宣布一个学说，认为热物内部辐射能的转移是通过称为量子的离散的能量单位来进行的。普朗克量子学说可用数学式 $E = h\nu$ 表示，其中 E 代表辐射的单个量子的能量， ν 代表辐射频率 (频率是单位时间内传递的波数)， h 是常数。普朗克常数 (h) 是能量与时间的乘积，其以 c. g. s. 制表示的值是 6.626×10^{-34} 焦耳秒。普朗克学

说认为,基本频率(ν)的一个振子取能量 $h\nu$, $2h\nu$, $3h\nu \rightarrow nh\nu$, 而不会少于能量子的一个整数。五年后,爱因斯坦把普朗克学说应用于光,提出光能的传递不是连续的,而是以单独的单位或量子传递的。光的单个量子或光子的能量是光的频率与普朗克常数的乘积,即 $E = h\nu$ 。因为频率与波长成反比,结果短波光的光子比长波光的光子具有较大的能量,即在光谱一端的蓝光光子,其能量比另一端的红光光子大。

为了发生光合作用,植物组织中的色素应该吸收某一波长的光子的能量,并利用这种能量去启动一系列光化学反应。下面我们将谈到,吸收一个适当的光量子后,从色素中会立即发射出一个电子来。应当强调,一个光子不能把它的能量转移给两个或更多的电子,两个或更多光子的能也不能结合而发射一个电子。所以,光子一定具有一种临界能量,使色素分子中的一个电子激发起来,从而启动光合作用。这个事实就说明了在植物光合作用中,红外辐射效率低的原因,因为在红外线的量子中,能量不足。但是,有些细菌含有能吸收红外辐射的色素,并能进行一种迥异于植物光合的另一种光合作用,在此种光合中无 O_2 放出(见第7章)。

1.6 能 量 单 位

根据爱因斯坦的光化学当量定律,只有当吸收了一个光子的能量($h\nu$)之后,一个分子才会起反应。因此一克分子的化合物必须吸收 $N(N = 6.023 \times 10^{23}$, 阿伏伽德罗常数)个光子的能量,即 $Nh\nu$, 以启动反应。被一克分子化合物吸收的光子总能量叫做一个爱因斯坦。

让我们计算一个克分子(或爱因斯坦,即 6.023×10^{23} 量子)的波长为 650nm 的红色的能量。频率 $\nu = c/\lambda =$ 光

速/光的波长

$$\nu = 3 \times 10^8 / 6.5 \times 10^{-7} = 4.6 \times 10^{14}$$

$E = Nh\nu$, 即能量 = 分子数目 $\times$ 普朗克常数 $\times$ 频率

$$\therefore E = 6.023 \times 10^{23} \times 6.626 \times 10^{-34} \times 4.61 \times 10^{14}$$

$$= 18.40 \times 10^4 \text{ 焦耳} = \text{红光的一个爱因斯坦的能量}$$

$$\text{或 } E = 18.40 \times 10^4 / 4.184 \times 10^3 = 43.98 \text{ 千卡}$$

(1千卡等于 4.184×10^3 焦耳)。所以 650 毫微米红光的 1 克分子包含着 18.40×10^4 焦耳的能量。

表 1.1 可见光的能级

波长 (毫微米)	色	每克分子焦耳	每克分子千卡	每克分子 电子伏
700	红	17.10×10^4	40.87	1.77
650	橙红	18.40×10^4	43.98	1.91
600	黄	19.95×10^4	47.68	2.07
500	蓝	23.95×10^4	57.24	2.48
400	紫	29.93×10^4	71.53	3.10

光子的能量也可用电子伏表示。一电子伏就是当一个电子通过 1 伏电位时所获得的能量；它等于 1.6×10^{-19} 焦耳。如果 1 克分子物质获得 1 电子伏 (eV) 的平均能量时，这一克分子 (6.023×10^{23} 个分子) 的总能量可以算出，是 9.64×10^4 焦耳。所以 650 毫微米光的 1 克分子的能量等于 1.91 电子伏 ($18.40 \times 10^4 / 9.64 \times 10^4$)。

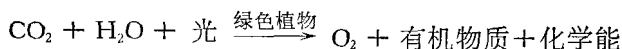
2 历史与发展

2.1 早期发现

十七世纪上半叶比利时医生 van Helmont 把一棵柳树种在一个桶中,只用雨水浇土。在五年后,他观察到,树长得很大,可是桶中的土却没有少多少。van Helmont 便自然地得出结论:树的物质来自浇土的水。1727年,英国植物学家 Stephen Hales 出版了一本书,他说当植物生长时,主要用空气当养分。1771—1777年之间,著名的英国化学家 Joseph Priestley (他是氧的发现者之一)对燃烧与呼吸进行了一系列试验,并作结论说:绿色植物能逆转动物的呼吸过程。Priestley 在密闭的空气中燃烧蜡烛,发现生成的空气不能再维持燃烧。放入这种空气中的老鼠死去了。不过,一枝绿色的薄荷枝却在这种空气中活了好几星期。后来 Priestley 发现在这种被活化了的空气中,蜡烛能燃烧、老鼠能呼吸。现在我们知道,蜡烛的燃烧会耗尽密闭空气中的氧,绿色薄荷的光合作用又能使氧恢复过来。几年后荷兰医生 Jan Ingenhousz 发现植物只能在阳光下放出氧,而且也只有植物的绿色部分能进行这个过程。

Jean Senebier (一个瑞士牧师)证实了 Ingenhousz 的发现,并进一步发现植物能把溶于水的二氧化碳作为养料。十九世纪初,另一个瑞士学者 de Saussure 研究了植物吸收的 CO_2 、有机物质的量与放出的 O_2 之间的数量关系,作结论说:同化 CO_2 时,植物也消耗水。1817年两个法国化学家

Pelletier 与 Caventou 从叶子分离出一种绿色物质,命名为叶绿素。光合作用历史中的另一个里程碑就是 1845 年,一个德国医生 Robert Mayer 宣布:植物把太阳光能转化为化学能。在上世纪中叶,光合作用现象用下式表示:



光合作用时,放出的 O_2 与被消费的 CO_2 之比的精密测定,是由法国植物生理学家 Boussingault 所完成的。1864 年他发现,光合比(即放出的氧与利用的 CO_2 之体积比)约为 1。同一年,德国植物学家 Sachs (他还发现植物呼吸)证明,光合时有淀粉粒形成。Sachs 把一些绿叶放在黑暗中数小时,使其淀粉消失。然后他使无淀粉叶子的一半曝光,另一半则仍置于暗处。若干时间后,整片叶子用碘蒸汽处理。结果,由于形成了淀粉-碘络合物,叶子的曝光部分显黑紫色,而另一半则无颜色变化。

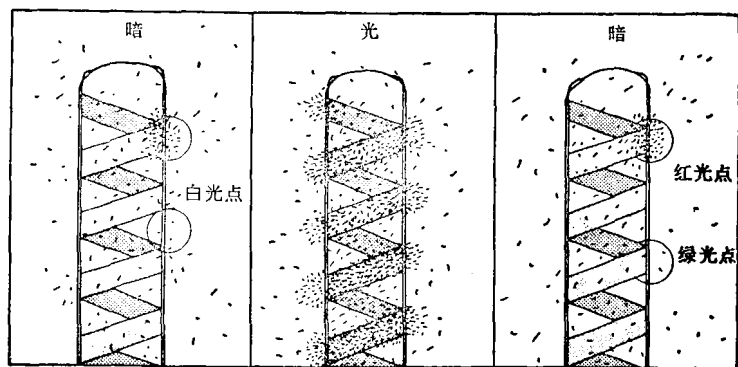
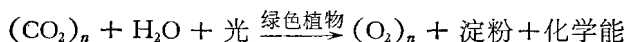


图 2.1 Engelmann 用水绵 (*Spirogyra*) 及活动细菌研究光合作用的试验摘要 水绵具有螺旋形叶绿体,细菌趋向 O_2 浓度较高的部位
 左: 用白光作点状照明; 中: 用白光作全部照明; 右: 用红光及绿光作点状照明。注意, 在绿光部位无氧释出

氧的释放与叶绿体之间的直接关系以及光合作用的作用光谱与叶绿素吸收光谱的一致性(见第4章),则为Engelmann在1880年所证明。他把水绵(*Spirogyra*, 一种绿藻,具有螺旋型叶绿体)的丝状体与一种嗜氧细菌(会活动的)悬浮液一起放在显微镜载片上。载片则置于一个无空气但有照明的密闭小室内。活动细菌会趋向O₂浓度较大的部位。经过一段时间照明后,用显微镜检查载片,并计算细菌群落。Engelmann发现细菌密集在丝状体的绿带周围。在另一组试验中,他把一个棱镜放在光源与显微镜台之间,用光谱照射水绵,结果发现位于蓝、红光下的叶绿带周围的细菌最多。藻中的叶绿素吸收蓝光和红光;因为光合作用进行时必须吸收光,Engelmann便下结论说,在光合作用中,叶绿素是活动的受光色素。在本世纪初,关于光合作用的知识可用下式代表:



2.2 与技术有关的进一步研究

尽管本世纪初人们已经知道光合作用的总体反应,但生物化学这门科学尚未进步到足以了解CO₂还原成碳水化合物机理。也应当承认,即使是现在,在光合作用的某些方面,我们知道得也还很少。过去人们曾研究过光强度、温度、二氧化碳浓度等对光合总产量的影响。被研究的植物虽然是各色各样,但大多数测定都以单细胞绿藻[如小球藻(*Chlorella*)及栅列藻(*Scenedesmus*)]及单细胞鞭毛藻[如裸藻(*Euglena*)]为材料。单细胞植物较适于做定量研究,因为它们可以在非常标准的条件下,培养于实验室内。它们可以均匀地悬浮于缓冲的水溶液中,而且可以用吸管准确地吸取悬浮液,就象吸取真溶液那样。制备和研究叶绿体,最好以高等植物叶子为

材料。用得最多的是菠菜叶,因为在市场上很易买到新鲜的,栽种也很容易。有时也利用豌豆及莴苣作材料。

因为 CO_2 很易溶于水而 O_2 则比较不易溶于水,所以在密闭系统内进行光合时,气体压力会发生变化。瓦尔堡(Warburg)呼吸计(1920年 Otto Warburg 改装)广泛用来研究光对光合系统之作用;方法是测量系统中 O_2 体积之变化(详见 Manometric techniques, Umbreit, Burris and Stauffer, Burgess Publ. Co., U. S. A.).

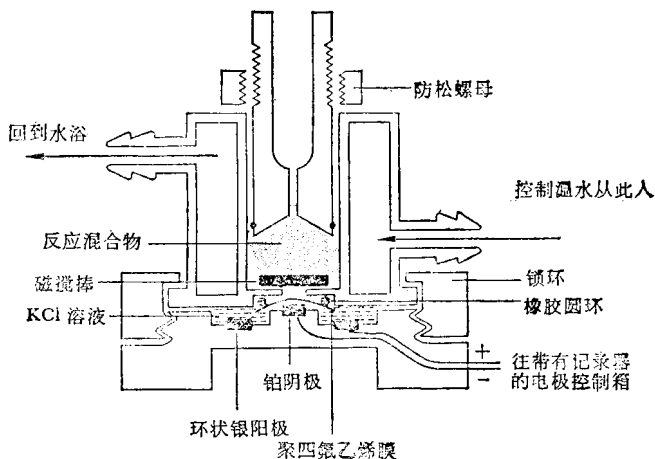


图 2.2 氧电极 (Rank Bros., Bottisham, Cambridge)

在测量反应时 O_2 的吸收或释放方面,氧电极是另一种方便仪器。氧电极所根据的是极谱仪原理,它很敏感,可以测出 10^{-8} 克分子/厘米³(即 0.01 毫克分子)的 O_2 浓度。此仪器由两个电极组成,一个是封于塑料中的铂丝作为负极,另一个是圆形银丝作为阳极,浸于饱和的 KCl 溶液中。用透 O_2 的聚四氟乙烯膜把电极与反应混合剂分开。用一根磁性小搅棒经常搅拌塑料(或玻璃)容器内的反应混合剂。通过这两个电极