植物生理学讲座

科 学 出 版 社

China 需要全本请访问 www.ertongbook.com

内 容 简 介

日文《植物生理学讲座》共五卷，第一卷为光合作用；第二卷为代谢生理；第三卷为生长与运动；第四卷为生活周期的控制；第五卷为物质交换与运输。

本卷系第一卷——光合作用，介绍了植物光合作用的基本原理与最新研究成就。第1章光合作用的机理，是本书的重点，比较全面地介绍了近年来应用电子显微镜技术、生物化学、物理化学、生物物理等方法对叶绿体显微结构的研究工作新成果作了扼要的叙述；此外又分析了光能转变与光化学系统、光合磷酸化反应、光对叶绿体形态变化的影响、二氧化碳固定及其调节机构，特别是介绍了近年来光合作用研究领域中的新见解，如 C_4-二羧酸循环、光呼吸、羧酸还原循环等；最后还涉及细菌的光合作用。第2章中简单介绍了光合作用色素的生物合成系统及其调节机能。第3章综述了固氮作用及其有关的重要问题。第4章概括地叙述了化能合成作用，阐释了能源代谢问题。本书特点是以分子水平说明近年来光合作用研究概况，同时也指出目前所存在的一些等待解决的问题。

本书可供植物生理学、植物生物化学、农业科学工作人员和大专院校生物科学专业师生的阅读参考，也可供化学物理科学工作者参考。

古谷雅树　宫地重远　玖村敦彦 编集

植物生理学讲座 I. 光合成

朝仓书店，东京 1971

植物生理学讲座 第一卷

光 合 作 用

〔日〕古谷雅树　宫地重远　玖村敦彦 主编

薛 德 榕 译

*

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

*

1975年6月第 一 版　开本：787×1092　1/32

1975年6月第一次印刷　印张：9 7/8

印数：0001—10,200　字数：223,000

统一书号：13031·316

本社书号：487·13—8

定价：1.00 元

China

执 笔 者

宫地重远 （东京大学应用微生物研究所）
西田晃二郎 （金泽大学理学院生物学教研室）
谁谷 勳 （东京大学应用微生物研究所）
西村光雄 （九州大学理学院生物学教研室）
加藤 荣 （东京大学理学院生物化学教研室）
樱井英博 （早稻田大学师范学院生物学教研室）
押尾 胖 （协和发酵工业公司东京研究所）
鲛岛宗明 （东京大学农学院作物学教研室）
小笠原纪子 （三菱化成生命科学研究所）
谷口茂彦 （广岛大学齿科生物化学教研室）
樋口昌孝 （东北大学医学院 RI 中央实验室）
服部明彦 （东京大学海洋研究所）
大森正之 （东京大学海洋研究所）
金井龙二 （埼玉大学理工学院生物化学教研室）

China

序

Priestley 曾于玻璃瓶中点燃蜡烛，直至蜡烛完全熄灭之后，将薄荷小枝放入玻璃瓶中，又置 10 天左右，再把点燃的蜡烛放入玻璃瓶内，蜡烛便能继续燃烧。 Priestley 这一发现，距今恰好 200 年(1771 年)。根据这个实验，曾经阐明，植物具有“恢复空气”(产生氧气)的能力。尔后 200 年来，关于光合作用的研究，逐年加快速度。今年 6 月，在意大利的斯特雷扎(Stresa) 市举行的第二届国际光合作用研究会议，有四百多位研究者曾从光化学反应至二氧化碳固定五个专题进行了 6 天讨论。但是因为研究资料发表数量甚多，所以有关各个专题的研究必须同时在各个会议室发表。因此，就是会议出席者要掌握光合作用各个领域的最近研究结果，也是不可能，尽管这么说说，也是不会夸大其辞。

1945 年至 1956 年， E. I. Rabinowitch 曾经发表光合作用的综合论述三卷共达 2,000 页。嗣后，对光合作用的研究，取得了急速的进展。“如果今天要写一本同样的论述，就需要 10,000 页了”，这也许已经超越个人的工作能力。

另一方面，因为这样的工作还需涉及生物学、农学、物理化学等领域的研究人员以及对此进行专门研究的学生们，而且(从地球上能量以及粮食供应几乎直接或间接依赖于光合作用这种现实意义出发)生态学、水产学、工艺学等领域的研究工作者也希望能够出版有关解释最近光合作用研究成果的单行本。可是，现在已把光合作用各个领域的最新知识综述成书，据我所知，在世界上还未有过。

本书作为植物生理学讲座第一卷，就日本方面活跃在光合作用研究第一线的工作者，对光合作用与化能合成的物理、化学以至生物学等方面的研究，加以扼要介绍。本书对光合作用及其有关研究领域的主要趋势，迄今所获得的主要成就以及今后研究的问题，均加以简易叙述。能够实现这样的计划，这也许是可以表明当前日本光合作用的研究水平。

再者，本卷中均用离体叶片（及活细胞）从离体叶绿体（以及载色体）所得的研究结果，加以阐述。至于应用高等植物完整个体的光合作用研究结果，请参阅本讲座第五卷。

宫地重远

1971 年 8 月

China 需要全本请访问 www.ertongbook.com

目　　录

序 …… i

1. 光合作用的机理 …… 1

1.1 光合作用器官 …… 1

1.1.1 光合作用器官的物理结构 ……（西田） 1

参考文献 …… 17

1.1.2 光合作用器官的化学结构 ……（涩谷） 18

参考文献 …… 27

1.2 光合作用过程中吸收及其向化学能转变 ……

……（西村） 29

1.2.1 光合作用色素与色素分子受光的激活 …… 29

1.2.2 光合作用色素之间的能量传递 …… 33

1.2.3 光合作用的初级氧化还原反应、光化学系统与氧化还原系统接触点及相互作用 …… 37

1.2.4 爱默生效应与两种光化学系统 …… 42

参考文献 …… 46

1.3 电子传递 ……（加藤） 49

1.3.1 概要 …… 49

1.3.2 光化学系统 I …… 52

1.3.3 光化学系统 II …… 60

1.3.4 电子传递的环式途径 …… 73

1.3.5 阿侬的电子传递系统 …… 74

参考文献 …… 77

1.4 光合磷酸化反应 ……（樱井） 79

1.4.1 与电子传递系统的偶联 …… 79

China

1.4.2 与光合酸化机构有关的问题 …… 81
1.4.3 光合磷酸化的偶联因素 …… 83
1.4.4 结语 …… 86
参考文献 …… 90
1.5 光对叶绿体形态变化的影响 ……(西田) 91
1.5.1 概要 …… 91
1.5.2 测定法 …… 92
1.5.3 叶绿素置于暗处的体积变化 …… 95
1.5.4 照光后叶绿体的膨胀现象 …… 97
1.5.5 照光后叶绿体的收缩现象 …… 99
1.5.6 光收缩机理 ……103
1.5.7 光对体内叶绿体结构的影响 ……105
1.5.8 结语 ……107
参考文献 ……108
1.6 二氧化碳固定及其调节机构 ……
……(押尾、鲛岛、小笠原、宫地)110
1.6.1 碳素还原循环 ……111
1.6.2 白光对碳素还原循环的调节 ……116
1.6.3 照光波长对碳素代谢的调节 ……128
1.6.4 气相氧浓度对碳素代谢的调节 ……133
1.6.5 C_4-二羧酸循环……139
1.6.6 光呼吸 ……154
1.6.7 羧酸还原循环 ……162
参考文献 ……164
1.7 细菌的光合作用 ……(谷口)167
1.7.1 细菌光合作用系统的细胞内控制 ……167
1.7.2 光合作用细菌的细胞生理 ……170
1.7.3 细胞内光能转变系统 ……177
1.7.4 光合作用细菌物质代谢系统的特性 ……189
1.7.5 光合作用系统的细胞内活动状态 ……194

China

1.7.6 细胞进化过程的光合作用系统 ……200
参考文献 ……206
2. 光合作用色素的生物合成 ……(擂口)210
2.1 卟啉生物合成系统及其酶类 ……210
2.2 从原卟啉形成叶绿素 a 的生物合成途径 ……213
2.3 其他叶绿素的生物合成系统 ……216
2.4 叶绿素生物合成系统的调节 ……217
2.5 类胡萝卜素及其生物合成 ……224
2.6 胆色素系统光合作用色素的生物合成 ……226
参考文献 ……228
3. 固氮作用 ……(服部、大森)230
3.1 概要 ……230
3.2 固氮生物 ……232
3.2.1 细菌类 ……232
3.2.2 蓝藻类 ……233
3.2.3 酵母菌类 ……233
3.2.4 共生生物 ……235
3.3 非细胞制品的固氮活动 ……235
3.4 丙酮酸的作用 ……236
3.5 ATP 的作用 ……237
3.6 电子供给系统 ……239
3.6.1 含铁氧化还原素 ……239
3.6.2 氢气 ……240
3.7 酶的提纯 ……240
3.8 氧的影响 ……242
3.9 氢的影响 ……243
3.10 其他物质的还原 ……244
3.10.1 一氧化碳(CO) ……244
3.10.2 一氧化二氮(N_2O) ……244

China

3.10.3 乙炔、氰化物与迭氮化物 ……245
3.11 氧化物的影响……246
3.12 光与固氮……247
3.13 细胞内固氮的部位……251
参考文献 ……252
4. 化能合成 ……(金井)255
4.1 自养生物 ……255
4.2 能源代谢 ……258
4.2.1 化能自养生物的种类及其能源反应 ……258
4.2.2 化能自养生物的显微结构 ……258
4.2.3 无机物质的氧化 ……262
4.2.4 NAD^+ 还原与能量的依存关系 ……277
4.3 二氧化碳固定 ……280
4.3.1 能源反应与二氧化碳固定的偶联 ……280
4.3.2 二氧化碳固定途径 ……281
4.3.3 二氧化碳固定途径的调节 ……283
4.4 “自养”的生物化学意义 ……284
4.4.1 “专性”化能无机营养生物与有机物质 ……285
4.4.2 兼性自养生物适应性与代谢的调节 ……288
参考文献 ……292
译后记 ……299
索引 ……301

China

1. 光合作用的机理

1.1 光合作用器官

1.1.1 光合作用器官的物理结构

叶绿体仅见于绿色植物细胞颗粒当中的细小粒体，而与其他颗粒不同。根据离体叶绿体的研究，曾经阐明，叶绿体是执行光合作用机能的器官，并且与其他的细胞颗粒不同，就是有其本身的增殖系统，这一点可以 DNA（脱氧核糖核酸）和 RNA（核糖核酸）的发现以及通过核糖体以合成蛋白的事实而得到证明。叶绿体结构上最突出的特征是，往往具有显现绿色的脂蛋白构成的膜系统——片层，而光合作用的初级反应，恰好就在这个部位进行。以前许多研究者对片层的内部结构，无论低等植物或高等植物，都曾进行过研究。但是，对其进行精密而且结合机能的研究，还是最近的事情，而且应用电子显微镜为主进行观察的场合居多。结果在片层部位，曾经发现亚单位结构，甚且还进一步推断其分子水平的显微结构。只要考虑到这种显微结构，那么对构成显微结构的化学物质的了解，就极为重要。对此在下面将作详细叙述。现只根据物理方法进行研究的结构概况，加以介绍。

1.1.1.1 叶绿体的结构

若用光学显微镜观察叶绿体，则可发现，除了特殊形态以外，所有叶绿体均呈椭圆形或者凸透镜状形态，其直径约 5 微米，厚度为 2—3 微米。倘若应用电子显微镜观察(图 1.1)，发

China

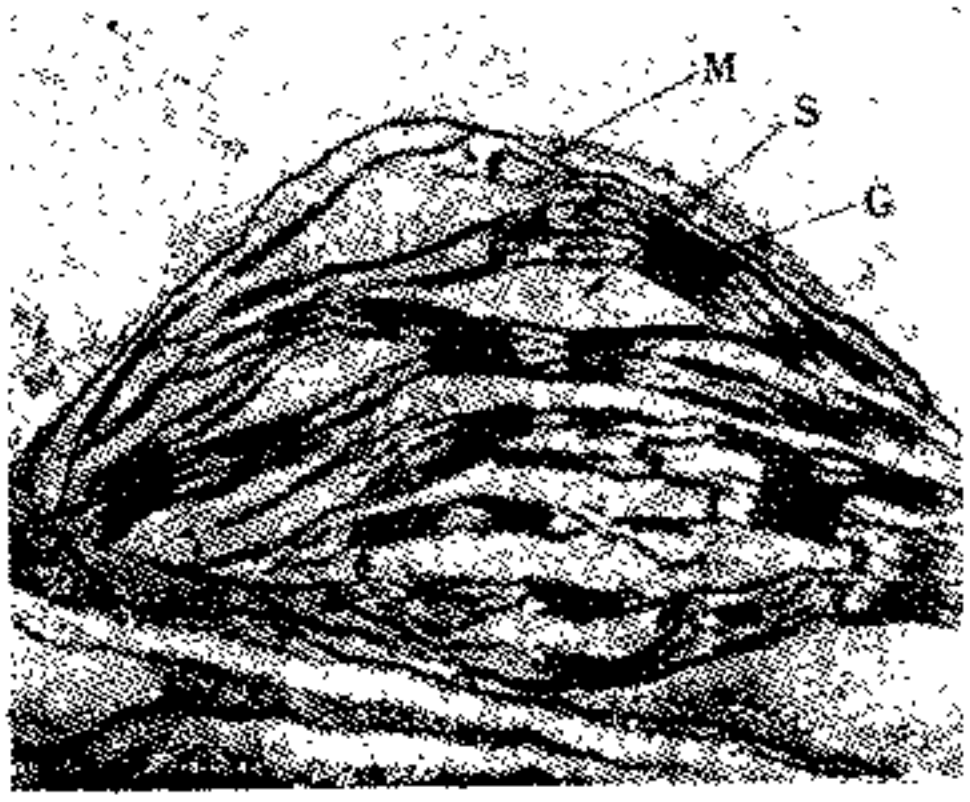

图 I.1　菠菜叶片所含叶绿体超薄切片电子显微镜照象

M. 叶绿体膜；　S. 基质；　G. 质体基粒（嗜锇性颗粒），虽不见其形象，但在基质中则呈现球形（×34,000）。（引自 Park[1]）

现其表面有叶绿体膜，而其内部则有基质，这是由长度各异的片层系统构成。再者，若用锇酸进行固定，发现基质之中存在着嗜锇性颗粒（osmiophilic globule）。

1. 叶绿体膜

叶绿体以其膜与细胞质隔开。在光学显微镜下，叶绿体膜不能被观察到。以前，对叶绿体膜的存在表示怀疑的研究者，并不是没有的。若用电子显微镜观察，便可发现靠近 5—10 微米的间隙，是由两片薄膜构成。在此薄膜部位并不具有如在核膜所见到的膜孔。近年来 Weier 等[2]对这种薄膜显微结构的研究结果，曾经认为这是由球形的亚单位构成。取自细胞外的叶绿体中，由于发现有渗透现象，因此认为这种薄膜可能具有半渗透性的性质[3]。再者由光合作用生成的各种有机物质，必然通过这种薄膜的输送；同时从叶绿体对物质的吸收与输送的观点来看，这种薄膜是值得重视的，但是关于这方面的知识，目前却极其缺乏。至于其意义，Sabnis 等[4]应用电

China 需要全本请访问 www.ertongbook.com

子显微镜在豌豆（*Pisum sativum*）卷须叶绿体膜中，检验出三磷酸腺苷酶（ATPase）的存在，并对此深感兴趣。

2. 基质

基质是构成片层的底物，以亲水性蛋白质为主，其中含有微小的颗粒。如果叶绿体膜遭到破坏，则可以想象，由于基质外流，因此呈现高度流动性状态。在丧失基质的叶绿体中，由于失去对二氧化碳的固定能力，因而也可以推想在基质中含有羧基歧化酶。再者，在叶绿体中，常常发现有淀粉粒，但淀粉是在基质中形成并贮藏起来。另外，在基质中也发现含有核糖体，而且认为其沉降常数为 70s 左右[5]。此外，关于细胞核所含的 DNA，发现其物理性质与化学性质各不相同[6]。Gunning[7] 在燕麦（*Avena sativa*）叶绿体基质中，发现由直径 1 微米而且多数大约 85 Å 的原纤维构成的物体，称为基质中心。从染色性质来看，可以认为这是蛋白质，但是关于其存在的普遍性及其作用，目前什么也不了解。

3. 嗜锇性颗粒

应用锇酸固定时，在基质部位，甚至可以说必定在此部位，发现具有直径 100—5,000 Å 的颗粒。要是应用高锰酸钾固定，这种颗粒就不那么明显可见。因此认为这种物体容易与锇酸结合，因为其电子密度增高，于是称为嗜锇性颗粒。嗜锇性颗粒含有多量类脂物，特别是含有质体醌-45、α-生育酚、α-生育醌、维生素 K_1 等，而不含叶绿素及类胡萝卜素之类的色素。至于这种颗粒的生理作用，目前仍然未弄清楚。但是认为它是叶绿体类脂物的贮藏场所，这大概是一种看法。根据这种看法，Sprey 等[8]曾对黄化大麦叶片进行绿化处理，发现这种颗粒逐渐减少。另外 Ikeda（池田）等[9] 曾切取离茎的加拿大伊乐藻（*Eloclea canadensis*）叶片置于暗处时，发现随着片层的逐渐崩坏，嗜锇性颗粒便显现出来，而且其体积也逐

China

渐增大。他们对此也深感兴趣。

4. 片层系统

若用光学显微镜观察叶绿体，则可发现其中具有圆点状和圆板状的质体基粒。如果应用斜投影法处理并以电子显微镜观察，如图 1.2 所示，发现质体基粒逐渐崩裂成各个结构单位，其类囊体则呈现连环状排列。若对类囊体进行纵切，则可看到切面两端通常充斥着两片相互平行的片层（参阅图 1.1）。两片片层的壁间，由于电子密度较低，因此透明可见，但决不是不含其他任何物质。至于类囊体壁的厚度，因不同研究者，所得数值也各不相同。根据 Frey-Wyssling[10] 所收集的数值，引于表 1.1 中。再者片层的结构，也因不同植物种类而异。Branton[11] 以图 1.3 表示各种植物片层系统类囊体排列模式图。在光合细菌体内，没有发现这



图 1.2 自蜘蛛抱蛋（*Aspidistra*）分离出来的质体基粒
（引自 Frey-Wyssling[10]）

表 1.1 叶绿体单位膜厚度

研　　究	材　　料	厚　　度
Frey-Wyssling (1957)	(建议)	65 Å
Hodge (1959)	*Zea* (玉米)	65 Å
Wolken (1959)	*Euglena* (虫藻)	100 Å
Mühlethaler (1960)	*Aspidistra* (蜘蛛抱蛋)	75 Å
Bark 和 Pon (1961)	*Spinacia* (菠菜)	80–100 Å
Kreutz 和 Menke (1962)	*Chlorella* (小球藻)	61 Å

China

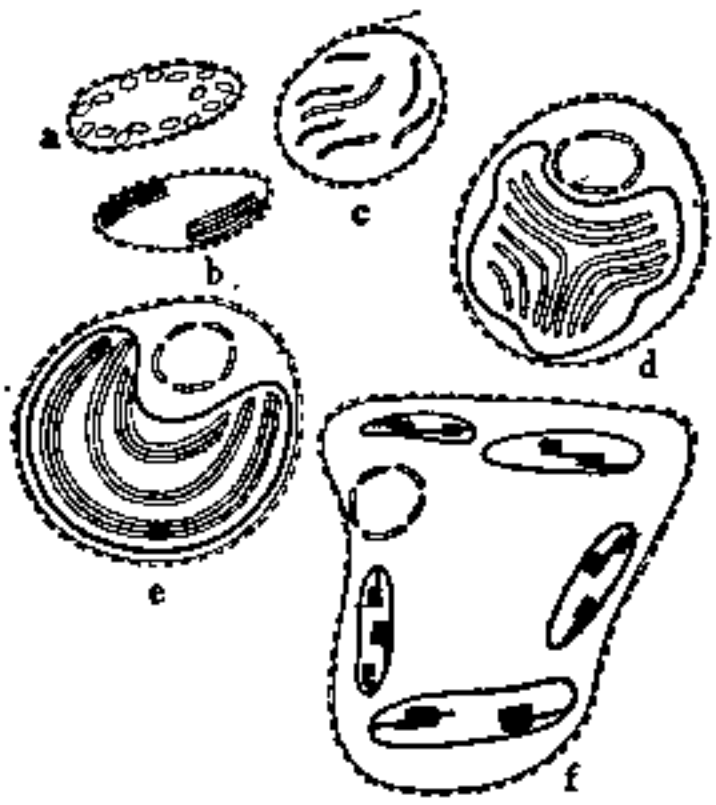

图 1.3　各种植物类囊体排列模式图

a. 深红螺菌 (*Rhodospirillum rubrum*);
b. 大红螺菌 (*Rhodospirillum molischinum*),
c. 灰念珠藻 (*Nostoc muscorum*);
d. 紫球藻 (*Porphyridium cruentum*);
e. 莫衣藻 (*Chlamydomonas moewusii*);
f. 黄花烟草 (*Nicotiana rustica*) (引自 Branton[11])。

种片层结构,但是其载色体 (图 1.3a) 的结构以及所执行的机能,则与类囊体结构及机能极其相似。至于高等植物,其小类囊体呈现为有规则而且完整排列,但在大类囊体之间,则出现碎片,形成质体基粒堆积 (grana stack) (图 1.3f),前者称为质体基粒片层,后者称为基质片层,或者称为基粒间片层。关于这些片层到底如何堆迭,这个问题目前存在着与电子显微镜照像相反的各种议论。图 1.4 表示村上[12]和 Weier 等[13]提出的片层系统模式图。至于两种片层的生理学性质的差异,Frey-Wyssling 等[14]已有报道。就是说如果应用超声波对叶绿体进行离心分离处理,则在操作过程中,只有基质片层受到破坏,同时机械的冲击则减弱。在这个部位所含的叶绿素及类胡萝卜素之类的色素,在光合作用初级反应的探讨上,只是提取片层系统并对其进行研究。近年来,Weier[15] 和 Menke[16]

China

曾对片层系统给予更加详细的命名，所以在阅读其论文时对此往往不易加以分辨。现把他们两人的命名以图 1.5 表示。

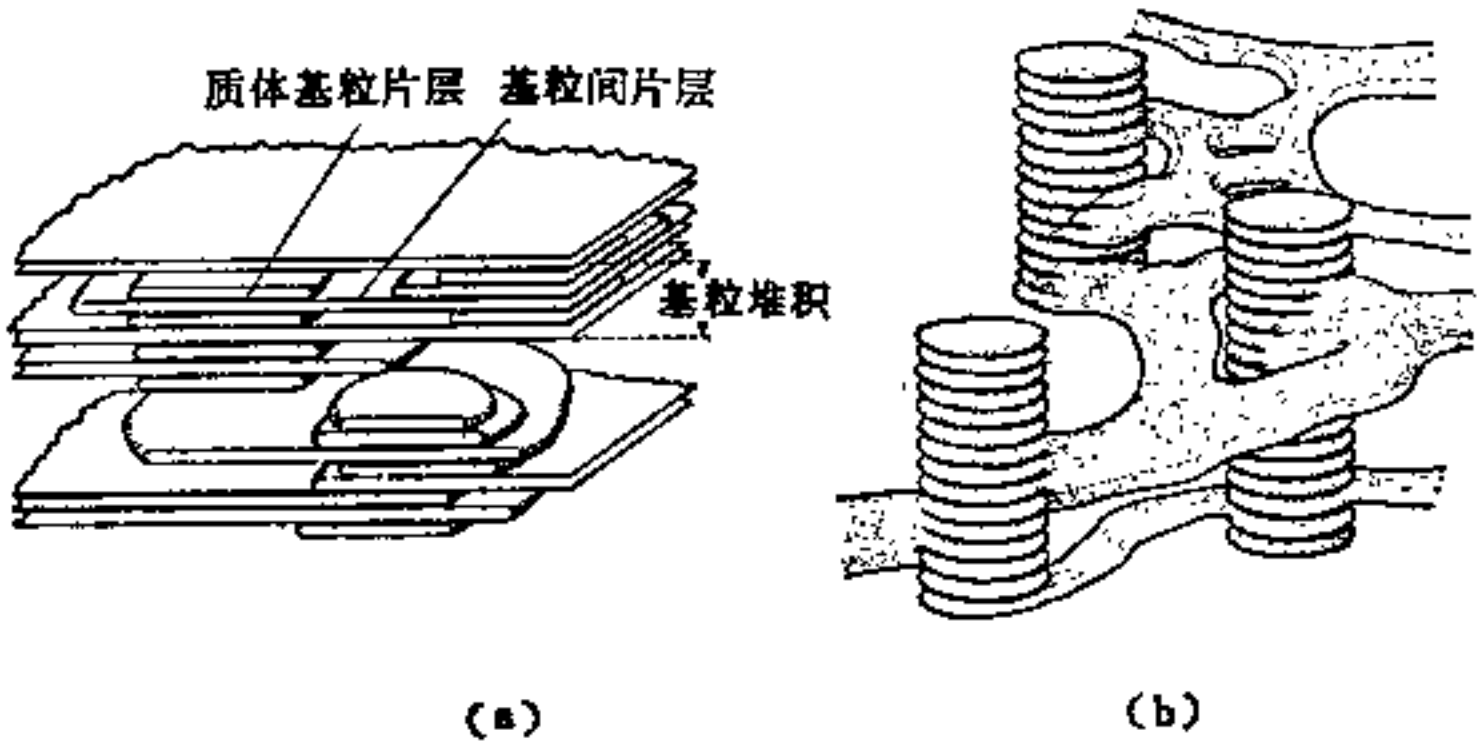

图 1.4　片层系统模式图

(a. 引自村上[12]；　b. 引自 Weier[15])

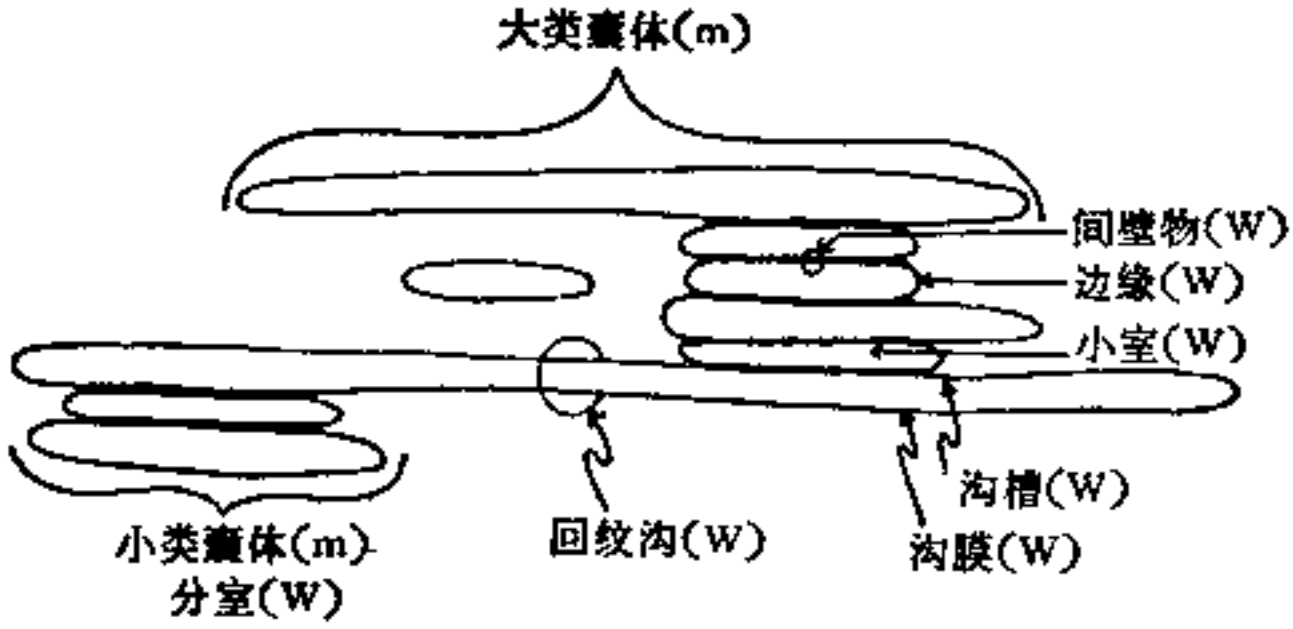

图 1.5　Menke[16] 和 Weier[15] 关于叶绿体显微结构的命名

(m. Menke;　w. Weier)

1.1.1.2　片层系统的显微结构

根据 Robertson 的提议，活体膜是由单位膜构成的概念，作为支配的时代已成过去，但是，就片层系统来说，认为它是由结构亚单位构成的事实则居多。现在应用各种研究方法，对

China

其显微结构进行研究。要深入了解片层系统的显微结构，就其形态学意义来看，当然是值得重视的，但是其形态学与机能究竟有什么联系呢？这对我们从事生理学的工作者来说，也是感到有趣的问题（现今对此问题，仍然很不了解）。现在用于研究这个问题的方法，当然已经充分了解叶绿体化学组成的种种研究工作，但是目前仍然应用叶绿体双折射或二色性等光学测定法，X 射线小角散射测定法以及电子显微镜等方法。

首先提出片层是由亚单位构成的是 Frey-Wyssling 等[17]，他们记述片层是呈直径约为 50 Å 的圆形亚单位，成单层排列而呈扁平囊状。其后 Frey-Wyssling[18] 考虑到其电子显微镜照像及其化学组成，认为片层厚度相当于 65 Å 的球形蛋白，

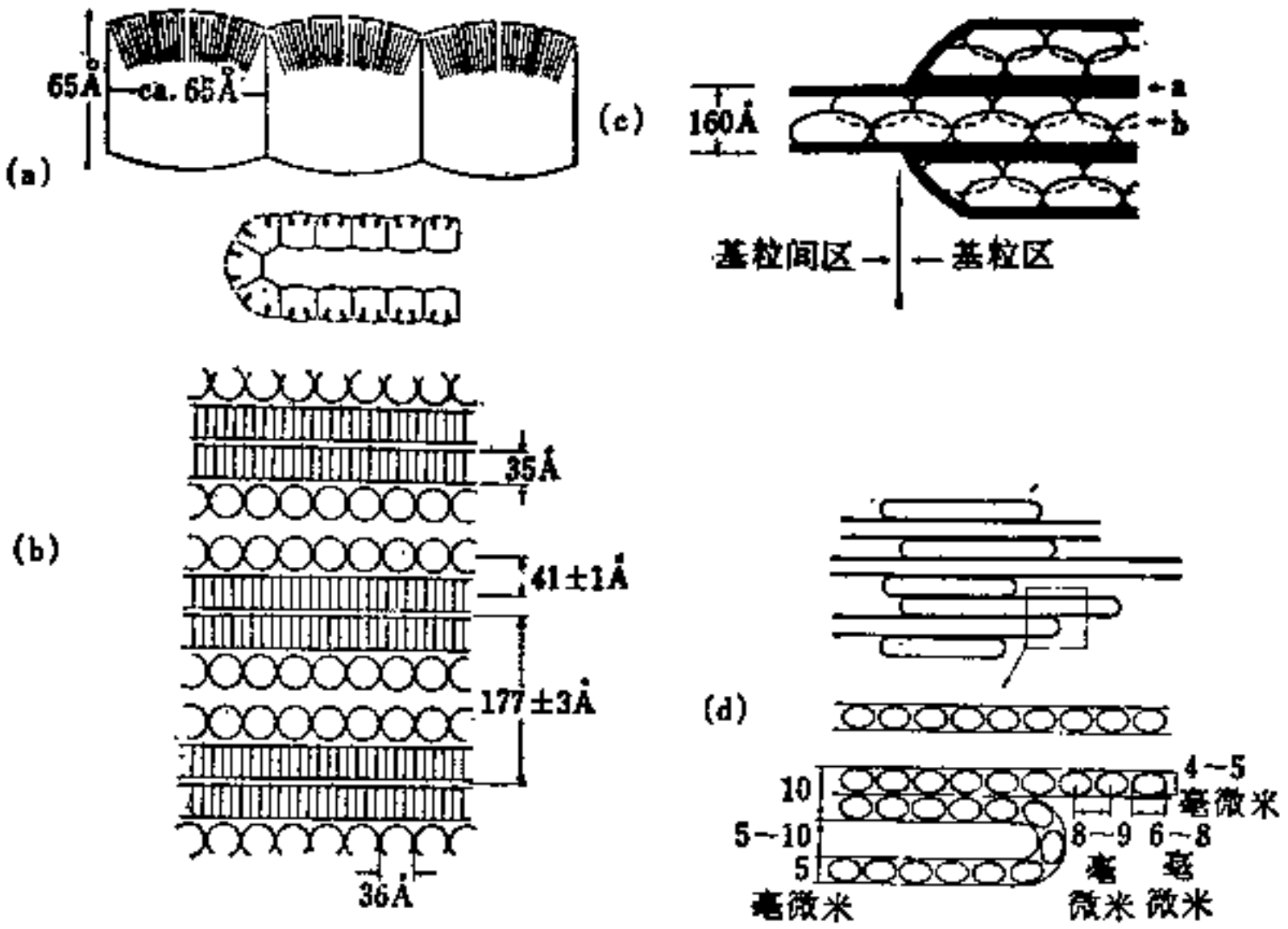

图 1.6　类囊体壁亚单位结构模式图

a. Frey-Wyssling[18]；　b. Kreutz 和 Menke[21]；
c. Park 和 Pon[23]；　d. 村上[25]。

China

呈单层排列而形成片层，并在这球形蛋白部位，色脂(chromolipid)层在表面一侧内陷，如图 1.6a 结构所示。叶绿素分子向着球形蛋白表面一侧呈单层排列。关于叶绿素构成单层排列的看法，如果叶绿素分子呈单分子膜排列，则可以认为这恰好与片层的表面积相符。 关于片层膜是由亚单位构成的看法，曾经用X射线小角散射法，以 Menke[19] 和 Kreutz[20] 为中心，进行过精密的研究。 他们从叶绿体提取类脂物，以冷冻干燥的标本为材料，证明类囊体壁是由单层排列的、厚度 48 Å 的蛋白微粒构成。其后，由于取用活体叶绿体进行研究，认为类囊体壁是挟有两层类脂层，而其两侧则为具有蛋白质层的薄膜，同时又认为其中间，叶绿素分子以其叶绿醇向着类脂层排列，而其卟啉环则向着蛋白质排列 (图 1.6b)。 根据这个模式图，可以看出，在类囊体壁中间，蛋白质与类脂物常常彼此完全隔离，但是目前根据多数研究者的看法，仍然认为两者是有相互作用。对此问题至今仍然存在着不同的见解。

根据电子显微镜对亚单位结构的观察，Steinmann[22] 应用造影法(shadowing method)，首先发现片层表面的微粒结构。其后 Park 等[23]由于研究片层膜结构与机能的关系，也应用造影法观察菠菜片层的部位，发现厚度 100 Å、纵横分别为 155 Å 和 185 Å 的粒状结构(图 1.7)，认为这可能是光合作用机能的基本单位，因而命名为量子转化体。而且根据精密的观察，认为量子转化体位于类囊体的内腔，形成双层结构，并且提出图 1.6c 所示的类囊体结构模型。 应用造影法，可以观察到其内腔存在着量子转化体，因为类囊体表面遭到破坏，所以才能观察到。 量子转化体有的是呈方格状整齐排列；有的则呈不规则排列甚至有的是由 4 个亚单位构成。 关于 Park 等对量子转化体的研究，也有一些研究者表示怀疑，因此有待于今后进一步研究。

China需要全本请访问 www.ertongbook.com