

光合作用

R. 希 尔 著
C. P. 威丁亨

科学出版社

統一書號：13031·1342

定 价： 0.64 元

3729
721/401

273361

3729
721/401

光 合 作 用

R. 希尔 C. P. 威丁亨 著

般 宏 章 夏 叔 芳 譯
李 令 媛 楊 其 光

般 宏 章 校

科 学 出 版 社

1960

ROBERT HILL &
C. P. WHITTINGHAM
PHOTOSYNTHESIS

London: Methuen & Co. Ltd.
New York: John Wiley & Sons, Inc., 1957

内 容 简 介

本書对于光合作用近代研究做了一个簡明而广泛的論述。它能把这些范围广闊、头緒紛紜的問題,有系統而清晰的介紹出来,的确是成功的,而且还能够重点深入,指出各方面的关键性問題。因此不仅是研究这个問題的工作者所必讀,而且也值得供一般生物化学及生物学工作者参考。

書中討論了:(1)植物的結構与光合作用的关系,(2)关于光合作用的色素的化学,(3)光合作用的生理学研究,(4)光合作用的比較生物化学,(5)二氧化碳的固定与还原的机制,(6)离体叶绿体的放氧作用,及(7)光合作用的机制。

原書是1953年出版的,1957年又出了第二版,第二版中加了一个补录,补充了新的研究成果。譯本是依照第二版翻譯的。

光 合 作 用

[英] R. 希尔 C. P. 威丁亨 著

殷 宏 章 等 譯

*

科学出版社出版 (北京朝陽門大街117号)

北京市書刊出版業營業許可証出字第061号

中国科学院印刷厂印刷 新华書店总經售

*

1960年4月第一版

書号:2160 字数:110,000

1960年4月第一次印刷

开本:787×1092 1/27

(京)0001-8,500

印数:53/27

定价:0.64元

序 言

在这一本书里,我們打算对于光合作用的生理学及生物化学做一个简单的敘述,通过这样一个方式来介紹在这一領域内現在的研究工作。

我們感激許多同行的协助,特别是对于伯瑞葛斯教授(Prof. G. E. Briggs, F. R. S.)。他的指教大大的充实了第二、第四两章,他还允許我們在他未发表的講义里任意取材;对于馬斯克魯教授(Prof. E. J., Maskell, F. R. S.), 他善意的批評了本書的草稿;我們也應該感謝兰伯娣女士(Miss C. Lambert), 因为她为本書繪备了許多图。

R. Hill

C. P. Whittingham

劍橋, 1953年11月9日

第二版序言

第二版的发行給了一个修正本書內錯誤的机会; 我們感謝指出这些錯誤来的同行們。

本書的主要内容沒有变动, 只是在补录里把一些近年的发展, 做了一个简单敘述。

R. Hill

C. P. Whittingham

剑桥, 1956 年 12 月

目 录

序言.....	i
第二版序言.....	ii
第一章 引論.....	1
第二章 植物的結構与光合作用的关系.....	5
第三章 叶綠体中色素的化学.....	13
第四章 用生活植物的研究：光合作用的生理学.....	33
第五章 光合作用及二氧化碳固定的比較生物化学.....	56
第六章 二氧化碳的固定和还原的机制.....	66
第七章 离体叶綠質体制剂的释氧作用.....	88
第八章 光合作用的机制.....	98
补录 光合作用的近年来的研究.....	116
附录 測量光合作用所用的各种单位.....	123
参考文献.....	125

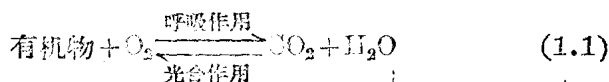
第一章 引 論

从亚里士多德时代到十八世紀，大家都認為植物从土壤里获得它們的食物，Stephen Hales 在 1727 年怀疑了这个看法，他倡議植物从空气中获得一部分养料，他并且提到光对于这个过程亦可能有些作用。再进一步的是在化学家們学会了分辨空气組成的各种气体以后才可能，氧气的发现者 Priestley，对光合作用的研究，做了一个最早的重要貢獻。在 1771 年他发现綠色植物有能力可以使因燃烧或动物呼吸而变坏的空气，恢复到一种状态又可以帮助燃烧及供养生命。Ingen Housz 在 1772 年証明了光是与綠色植物一样的与空气的淨化有关系，在黑暗中植物和动物一样会使空气变坏。这个发现使 Ingen Housz 夸张了在室中黑暗里放置植物可能引起中毒的危險，并且引起了夜間必須把植物或花枝拿出臥室去的一种习惯。Senebier 在 1782 年証明了动植物在黑暗中产生的“恶气”(noxious gas) (“固定的气”即現在我們所謂的二氧化碳)，对于植物在光中产生“去了火的气”(dephlogisticated air) (即氧气)，有促进的作用。利用定量試驗，de Saussure 在 1804 年証明了，在光合作用期間一个植物所获得的重量加上放出来的氧气的重量，超过了所用掉的二氧化碳的重量。他認為这个重量的差別必是由于水的吸取。所以在十九世紀之初，綠色植物就被証实为一种自养 (autotrophic 原希腊文，由 auto (自身) 和 trope (营养) 二字而来) 的生物。它可以不要土壤，而生长在含有必需的矿物盐类的水里，只要是供給二氧化碳和充分的光。

这些观察，在今天可以用最簡單的仪器很容易示証出来。一个淡水藻放在重碳酸盐水溶液里，照光时所放出来的气体，可以使一个烧紅的木片重新燃烧起来。我們許多人全曾无意中重复过 Priestley 的試驗。當我們童年时代，在我們养蝌蚪的瓶里放上些綠色水草。照光的綠色叶子产生有机物質，如果是淀粉，是最容

易試出來的。用酒精把葉子的綠色去掉，沖洗以後，用碘染色，澱粉就可以顯示出來。用這個方法可以證明很多的葉子在白天（也就是有光和二氧化碳的時候）累積澱粉。假若照光的時候，把葉子一部分遮起來，就可以看到只是見光的部分才有澱粉。在夜間葉子裡的澱粉逐漸消失，一部分是葉子呼吸作用用掉了，另一部分變成糖運輸到植物其他的部分去。

光合作用的產物——氧及有機物——是呼吸作用所消費的，所以這兩個作用可以總結為一個方程式，變化的方向指示那一個作用是佔優勢。

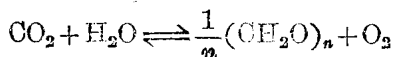


當我們測量活體植物的光合作用時，我們看到的只是“淨余”的作用——“外表的”光合作用。但是我們可以測定暗中的呼吸作用，最好照光前後全測，再把这些數值的平均數加到“外表的”光合作用速率上，而得到一個“真實的”光合作用的估值。這個辦法是假設呼吸作用在光里與在暗中的速度一樣，這不一定是永遠正確的。直到現在試驗的證據還不夠肯定這個問題。可是對於很強光照的葉子來說，“外表的”光合作用能夠比暗中的呼吸作用大到50倍，所以在這裡對“真實的”光合作用差數糾正是比較很小。在田間，在正常的陽光中光合作用的速率是5—10倍於呼吸作用的速率。光照微弱時，呼吸作用即在光中還可能佔優勢，“真實的”光合作用的估計就要大大的依賴著所採用的呼吸作用速率了。在這些光強度之間，有一個“相抵光強度”，那時光合作用與呼吸作用正好相等，亦就是沒有淨余的气体交換。

方程式(1.1)所代表的反應，實際上不能因增加二氧化碳與水比氧與糖的濃度而逆轉的，在可能實現的原料和產物的濃度下，需要很大的能，才可以使整個的反應向綜合方面進行。在光合作用中，光能被轉變為化學能，形成光合作用的最終產物。這些產物又是呼吸作用的最初原料，所以從一種觀點來看，植物呼吸作用及其所聯繫著的代謝過程的生物化學，也就是研究與從光得來的能

的分布关联着的那些化学反应。

在方程式(1.1)里,光合作用的产物写成有机物。假设这有机物是醣类,那么所吸的二氧化碳数量就正等于放出的氧的数量。



这两个数量的比例(CO_2/O_2),叫做“同化商”(assimilatory quotient),在很多的植物各种环境下是接近于1的(表1.1)。在摘下来的叶子里,光合作用产物常常聚存为淀粉;在整体的活植物或者微生物(如小球藻)中,光合作用最终的结果是细胞物质的增加。这些物质包括蛋白质、脂肪以及醣类。形成蛋白质的同化商平均值是-0.8,脂肪的是-0.7。整个光合作用的同化商所以比1有些出入,可以认为是因为形成或多或少的醣类以外的产物。

表 1.1 不同植物的同化商

在强光及二氧化碳高浓度下测定 [摘自 Willstätter and Stoll, 1918, Barker 1935, 以及著者自己的材料]

植 物	同 化 商
西洋接骨木 <i>Sambucus nigra</i> (叶)	-0.96 至 -1.00
马蹄纹天竺葵 <i>Pelargonium zonale</i> (叶)	-0.98 至 -0.99
小果冬青 <i>Ilex aquifolium</i> (叶)	-1.00
粉绿白发藓 <i>Leucobryum glaucum</i> (叶)	-0.93
粉核小球藻 <i>Chlorella pyrenoidosa</i> (培养品)	-0.90 至 -0.98
新月菱形藻 <i>Nitzschia closterium</i> (培养品)	-0.96

用试验可以证明,以一种糖当做唯一的有机碳原,供给一个六植物,它就能够生长到成熟,由此推想,一个相当于单糖(三碳糖或碳糖)的物质,可能就是光合作用的基本产物。白化幼苗,没有叶绿素,只在还有贮藏的食物时,能够生长,用尽了后就死掉。如果这些幼苗,在无菌情况下,用含有单醣类的溶液中来培养,它们将继续生长而达到成熟。

光合作用每年差不多生产一千亿吨(10^{11} tons)的有机碳(见

Rabinowitch 書, 卷 I)。从这个数字可以算出来, 平均每一个二氧化碳分子每二百年一定要結合进入植物組織一次, 空气中的氧气約每二千年更新一次。

方程式 (1.1) 表示出来植物的呼吸作用和光合作用的性質, 进一步分析这两个作用, 就要去研究植物代謝的定量关系才行。为了这种工作, 有必要去研究許多种植物的細胞, 从高等植物的比較专业化的細胞, 一直到比較简单的单細胞生物如同藻类和細菌。每一种对于研究光合作用的一个特殊方面, 有它的优点。但是在分析这些材料以前, 必須先考虑到它們在构造上巨大差別的影响。这就是本書第二章的主題, 植物构造对于光合作用研究的影响。第四章里, 考虑各种环境因素与光合作用速度的关系, 那时我們可以看到, 当在决定象光合作用速度与外界二氧化碳浓度的关系时候, 植物結構是多么重要。生理学上的研究給光合作用机制建立了一个一般的概念, 其后大部分是由于光合細菌上的研究, 才演譯到一个化学的觀念。这是第五章要討論的。其后几章討論更新近的生物化学方面的研究, 这些研究对于光合作用問題有关系, 并且可能最后使我們用專門的化学的术语來說明光合作用机制。

(殷宏章譯)

第二章 植物的結構与光合作用的关系

植物的結構可以决定反应物二氧化碳能否达到同化細胞。为了制造一克的糖, 陆生植物需要相等于 2,500 升空气中所含的二氧化碳; 測定結果指出, 植物最高只能用空气中的二氧化碳的三分之二, 所以需要的空气量实际比这个数目还大。大气中二氧化碳的浓度远比氧气低 (0.03% 对 21.0%); 然而一个陆生植物叶子在自然环境中的光合作用速度可以比呼吸速度高 10 倍。这两个作用的速度, 在任何情况下, 是决定于物理或化学的因素。在这一章里我們只考虑影响供給綠色細胞以反应物的物理因素, 譬如二氧化碳进入植物的扩散作用。

二氧化碳进入高等植物叶片細胞的扩散途径是复杂的。二氧化碳从叶子外面的空气中扩散到气孔, 穿过气孔, 通过細胞間隙, 而进入湿的細胞壁达到起反应的中心。扩散的速度是与这个途径两端的二氧化碳的浓度差別, 及途径的闊度成正比例, 与途径的长度成反比例。它还与扩散系数成正比, 扩散系数是因扩散物質及扩散所經過的介質的特性而不同。

$$\frac{\delta S}{\delta t} = -KA \frac{\delta C}{\delta x} \quad (2.1)$$

这里 K 是扩散系数, A 是扩散途径的幅度, δC 是在 δx 距离間的浓度差別, δt 是一个很短的时间, 在这个时期里有 δS 数量的物質轉移过去。

不同植物結構中扩散途径的差異

象单細胞的藻和細菌的有机体, 扩散途径是最簡單的, 二氧化碳可由植物的整个表面进去。对水生植物來說, 周围的介質是有重碳酸离子来緩冲的, 但是自由的二氧化碳的浓度要比空气里少些, 为制造一克的同化物所要的体积要比空气大些, 但是差不太

远。对于一个小的藻如以小球藻 (*Chlorella*) 来说, 扩散途径是短的, 假设二氧化碳经过细胞壁的扩散系数与在水溶解里差不多的话, 那么光合作用系统所得到的二氧化碳浓度是与在外面环境中的是很相近似的。就是在观察到的最高速度的光合作用时这还是对的, 尽管二氧化碳在水里扩散是比较慢, 只要细胞的半径不超过几个微米, 至于大的藻类或水生高等植物, 虽然整个外表面积亦都可以进去, 而扩散的途径是比较长, 所以就是在不太快的光合作用情况下, 外界与光合作用中心亦会有相当的二氧化碳浓度差别。与陆生植物相反, 通常它们的叶片是薄的, 而且叶绿粒是在表皮细胞里, 在组织中心叶绿粒较少。陆生植物叶子显示另外一种扩散途径的类型的发展。外面的表面盖了一层角质 (在淹没的叶上即使有也是很薄的), 这层对气体扩散有相当的阻力。但是这层是经常的被气孔所穿过, 它们接连着一系列的细胞间隙, 贯通了整个叶子, 形成一个内部的空气网, 因而它的内部的表面要比外面的大好

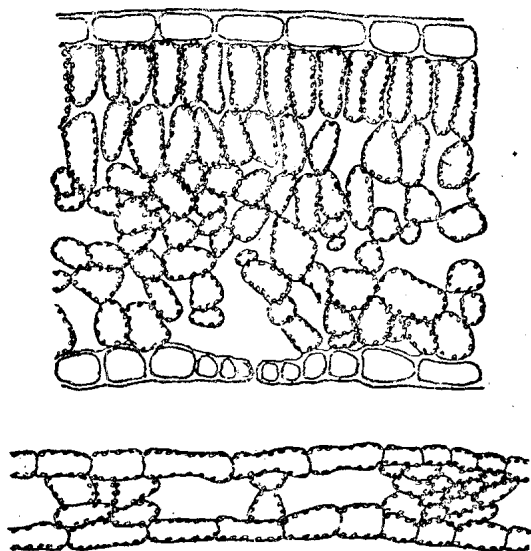


图 2.1 慈菇 (*Sagittaria sagittifolia*) 的一个空气叶 (上) 和一个完全淹没在水里的叶子 (下) 的横切面。注意在空气叶中的气腔系统经过气孔与外界空气连接; 在淹没的叶子中没有气孔, 表皮细胞有叶绿粒, 没有角质层。

些倍。这样的结构能使气体扩散(它的扩散系数比水的差不多要高 10,000 倍)一直达到同化细胞本身的壁上,陆生叶子的结构和它的内部细胞间隙系统的发育,与由扩散作用供给气体有明显的关系。图 2.1 表示来自一个植物(慈姑 *Sagittaria sagittifolia*)的一个淹没的叶子和一个空气中的叶子的横切面,它表示出来我们所讲过的结构上的一些特殊的区别。

通过气孔的扩散

在十九世纪末期,看来很难相信气孔能成为叶子中的空气与外界空气,交换气体的主要途径。很多的植物只在下面表皮上有气孔。用这样的一个植物(欧洲夹竹桃 *Nerium oleander*), F. F. Blackman 在 1895 年证明了,用凡士林只稍涂着下面表皮就可以显著的减低二氧化碳的扩散。当外面二氧化碳的浓度高到 6%,涂过的叶子只能吸收未涂过叶子的七分之一,表明经过叶面角质层的扩散是很小的。Blackman 及以后的 Brown and Escombe 又扩充了这些观察,他们证明了当一个叶子只是上面或只是下面供给二氧化碳时,光合作用的速度是与那个表面的气孔数目差不多成正比。亦有的植物不是如此,可能是因为两面气孔张开的程度不同。虽然由于对气孔张开的程度缺少准确的知識,使这些试验不可能给一个简单的解释,但是结果大体看来,指出气体主要扩散途径是经过气孔,由皮层通过的扩散比较起来是很少。

表 2.1 叶子两面的光合作用速度

(摘自 Brown & Escombe, 1900)

	气孔数目比例 上表皮/下表皮	光合作用速度 上表皮/下表皮 供以二氧化碳
美国木豆树 (<i>Catalpa bignonioides</i>)	0:100	0:100
萍蓬草 (<i>Nuphar advenum</i>)	100:0	100:0
秋水仙 (<i>Colchicum speciosum</i>)	100:119	100:72
狗舌草 (<i>Senecio macrophyllus</i>)	100:126	100:82
白酸模 (<i>Rumex alpinus</i>)	100:269	100:137

起初很难相信气孔只佔叶子表面很小一部分,而会是气体扩散的主要途径。Brown 及 Escombe (1905) 在一个有名的試驗里研究了穿过多孔的隔膜的气体扩散作用,隔膜是用薄张的赛璐珞胶片做的,盖着玻璃管的一头,其中离开隔膜一定的距离装有氢氧化鈉溶液。这个隔膜代表叶子的表皮,氢氧化鈉代表同化的机构,如此整个的成为一个叶子的简单模型。用 0.09 毫米厚的隔膜及 0.38 毫米半径的孔洞均匀分布在隔膜上;只是个个隔膜上孔洞数目不同,他們发现了当孔洞的数目减少,每个孔洞的扩散会增加。因而除非是孔洞的面积减少到只是整个隔膜的表面面积很小的一部分时,整个的扩散量才看得出降低。例如,当孔洞面积只是隔膜面积的 1.25% 时,扩散还是没有隔膜开着口的管子的 40%;孔洞面积是 0.31% 时还能有最高扩散量的 14%。这些結果的数字不能直接用来考証叶子上的气孔。他們的重要性在于用实验証明了 Larmor 从扩散理論上推算出来的結果,那就是只要每个孔洞的半径很小,隔膜很薄,一个比較小的孔洞面积可以容許扩散速度与一个没有隔膜的表面差不太多。

如果一个隔膜的面积是 A , 半径是 R , 厚度是 l , 含有 n 孔洞, 均匀排列着, 每个孔洞的面积是 a , 半径是 r , 在静止无风的空气中, Larmor 公式說整个等效扩散途径是:

$$\frac{\pi R}{4} + \frac{A}{na} \left(l + \frac{\pi r}{2} \right).$$

拿这个来比較一个开口的管子的扩散途径 $\frac{\pi R}{4}$ 。即使孔洞只佔全面积 1% (就是說 $\frac{A}{na} = 100$), 只要 l 及 r 很小, 公式的第二項的影响是小的, 由于隔膜的阻力亦就比較小。在叶子里 $l + \frac{\pi r}{2}$ 一項比 Brown 和 Escombe 的試驗里要小的多, 所以一样的 $\frac{A}{na}$ 比例, 扩散更要大些。风的影响是减少到达隔膜的扩散途径 (就是 $\frac{\pi R}{4}$ 一項), 对于变更隔膜所增加的阻力影响較小。因此风对于暴露的表面的扩散的影响要比对于通过多孔隔膜的扩散影响来得大。

因此 Brown 和 Escombe 的試驗及以后的研究証明了, 一个

不透气的蜡层,含有均匀排列的小孔洞,可以有高速度的扩散作用,同时使叶肉细胞对外界因素得到相当的保障。

陆生叶子的光合速度与蒸腾速度的比例

气孔既是气体扩散的主要途径,现在我们看看叶子里细胞间隙中的二氧化碳浓度的大小与外界浓度的关系。这个内部浓度是被(1)扩散途径与(2)二氧化碳的消耗速度所决定的。Heath (1951)及Gabrielson, (1948)都认为细胞间隙里的二氧化碳浓度大约是空气中的三分之一。另外一个方法去定这个浓度是测定同化一克二氧化碳时损失了多少水分得来的。因为气孔能允许二氧化碳很快扩散到叶子里去,它们势必也要使水分从叶子散失出来。Penman 和 Schofield (1951)找出一英亩的草地,在夏季生长期里,散失了11,000吨的水而产生了6.5吨(130 cwt.)的干物质。从第2.1公式中可以看出,在任何情况下,蒸腾与光合速度的比例,可以算为二者浓度差别的比例乘上水及二氧化碳的扩散系数的对比,因为我们可以假定在这两个作用里,外面空气与细胞间隙之间的扩散途径的等效长度与厚度是一样的。

$$\text{所以} \quad \frac{\text{速度(蒸腾作用)}}{\text{速度(光合作用)}} = \frac{K_{H_2O} \Delta_{H_2O}}{K_{CO_2} \Delta_{CO_2}}$$

这里 K 代表扩散系数, Δ 代表浓度的差别。这个比例(也就是每获得一个单位碳所损失的水)的测定,指示出来,在大田情况下细胞间隙中二氧化碳的浓度,是比Heath和Gabrielson所测出的还要与外界浓度更接近一些[可参看Maskell (1928年)及Penman and Schofield (1951年)的论文]。

细胞间隙以后的扩散途径

二氧化碳以气体的状态扩散到细胞壁;以后它就必须以水溶液状态穿过叶肉细胞的壁,到达起反应的地方。可以设想这水中扩散途径一直达到二氧化碳的浓度是零的地方。虽然水中扩散的途径比空气中的途径距离要短,但是二氧化碳在水中扩散比在空

气中要慢的多,所以对整个过程来说它是不容忽略的。它的大小可以从同一环境中的失水(蒸腾作用)速度与光合作用速度的比例里估计出来。Brown 与 Escombe 计算,这两个数值,他们假设扩散途径只是通过气孔(就是说他们没有等于 $\frac{\pi R}{4}$ 的一项)。算出来的蒸腾速度比一向观测到的最高的速度是高 6 倍,光合作用则比观测到最高的要高 20 倍。虽然他们的数据并不是指着同一环境情况,我们可以认为它们表示出来,整个的气体扩散途径比气孔途径要大 6 倍,而吸取二氧化碳的额外加的阻力大约比气孔途径大 14 倍,或者说比气体扩散途径大 $2\frac{1}{2}$ 倍。

气孔开张的程度对于叶子气体进入与放出是有相当的制约作用,当植物被放在黑暗中或很干燥的空气里,气孔一般是趋向关闭的。当然,气孔的关闭只能影响扩散途径的气孔一部分。这一部分在蒸腾作用时在整个扩散途径中佔很较大的比例,所以可以料到气孔缩小要使水分损失的减低大于使二氧化碳吸入的减低。有很多的试验者曾经观察到这两个作用间有这样的差别。当气孔完全关闭时,水和二氧化碳还可以通过角质层来交换。角质层是脂肪酸、醇及碳氢化物组成的复杂物体。它的化学性质是否是利于二氧化碳的穿过,不利于水[如同,象一层聚乙烯(polythene)],现在还不知道。

同化细胞及叶绿体的细微构造

在叶肉细胞里,细胞质和它的包含物体应当做为光合作用的基地。叶绿体是细胞质中显明清晰的结构,光合作用的色素就局限在这里。从细胞里取出后,整堆的看来它们几乎是黑色的。

叶子中的叶绿体是椭圆的或是不对称枣核状。它们大小不同,长度常常是 3—5 微米,虽然有达到 10 微米或小到 2 微米。每个细胞中叶绿体的数目从几百到几个不等,通常栅栏组织(palisade)的细胞中比海绵组织(spongy mesophyll)的细胞中数目要多。藻类植物中每细胞常常只有一个叶绿体,它的样子不同,如同星藻(*Zygnema*)的叶绿体是星状,小球藻(*Chlorella*)中是杯状,