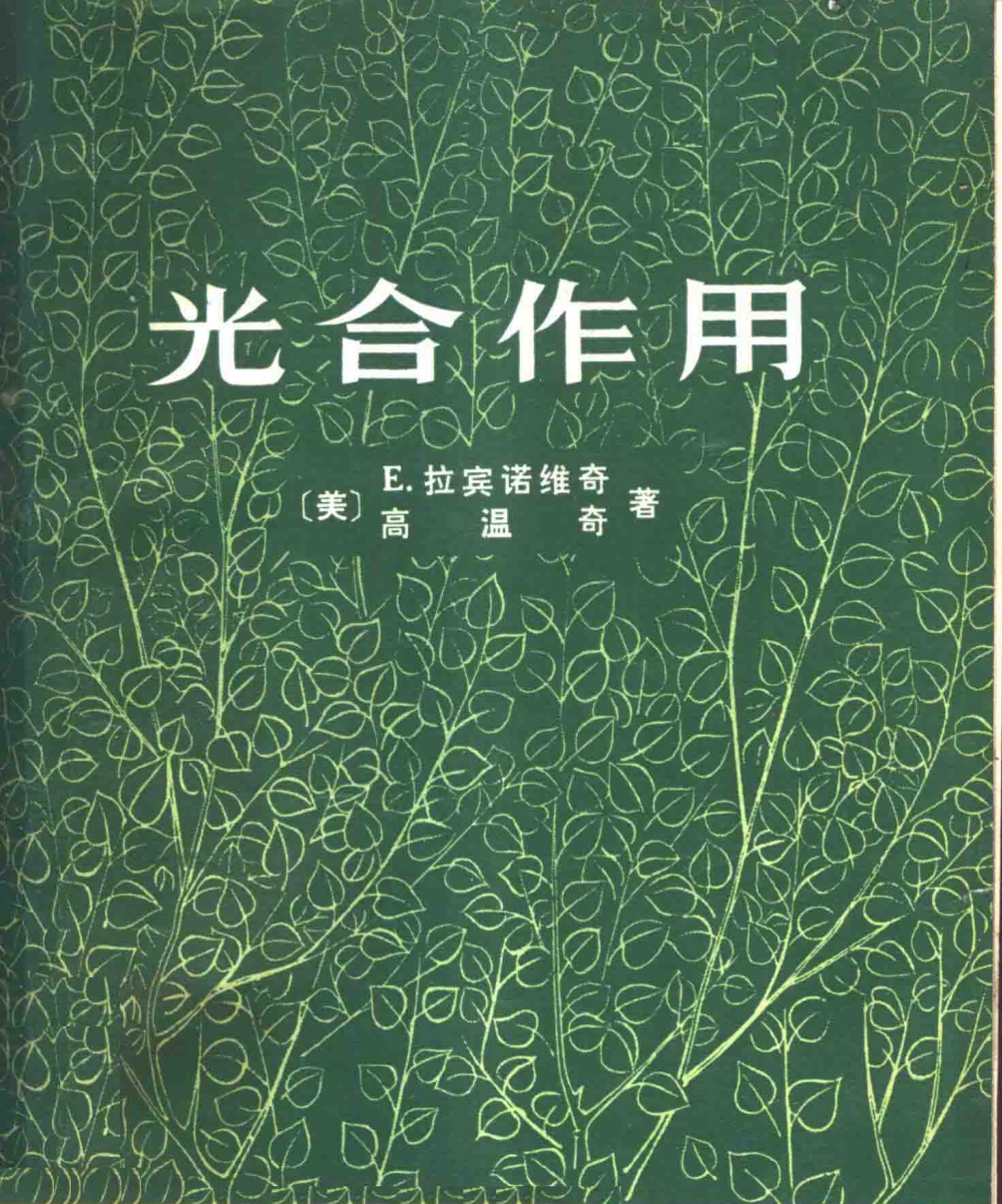




光合作用

[美] E. 拉宾诺维奇 著
高 温 奇

科 学 出 版

光 合 作 用

〔美〕E. 拉宾诺维奇 高温奇 著

中国科学院植物研究所光合组 译

科 学 出 版 社

1 9 7 3

内 容 简 介

此书是美国专门研究光合作用的两位教授合写的中级基础知识书籍。它是以较短的篇幅和简明的文字介绍了最近十多年来有关光合作用研究的新颖著作。此书在基础理论方面,从理论物理学到胶体化学以及植物栽培学等各个领域中所牵涉到光合作用问题,作了叙述。此书的主要内容以光合作用原发过程的物理化学机理为主,也讨论到生物化学中的酶学机理。此书还从光合作用总产量、从碳和氧在自然界中的循环、从生命的起源和进化、从生命活动的不同类型方面,来讨论光合作用的意义。

近年来,光合作用的研究有很大的进展,此书结合近年来的新成就,介绍了这个领域中的基础知识。

此书适合于农业科学技术人员、农业院校、大学生物科学专业师生的阅读参考,也可供化学、物理科学研究工作者的参考。

E. Rabinowitch and Govindjee

PHOTOSYNTHESIS

John Wiley & Sons, Inc. 1969

光 合 作 用

[美] E. 拉宾诺维奇 高温奇 著
中国科学院植物研究所光合组 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

*

1973 年 12 月第 一 版 开本: 787×1092 1/32

1973 年 12 月第一次印刷 印张: 8 11/16

印数: 0001—14,050

字数: 194,000

统一书号: 13031·133

本社书号: 250·13—8

定 价: 0.90 元

序 言

十五年前,当我们中的一个人完成了那部两千页的、关于《光合作用及其有关过程》的三卷集论述时,一个人还能够有抱负去阅读、消化和分析有关这个地球上基本的生命活动的化学、物理学和生理学的、所有的研究成果。

现在,这几乎是不可能的了。科学知识大概平均每十年翻一翻,而在光合作用领域中,累积的速度更快。现在要取代那部两千页的、以介绍光合作用各方面成就的新颖著作,可能要有一万页了。而且还会牵强附会地涉及到,从理论物理到胶体化学以至植物栽培学各个领域,这超过了对我们两个人的可能要求。

这本书的内容比较适中,仅仅涉及到光合作用原发过程的物理化学机理,以及与其密切有关的酶学机理。我们并不企图毫无遗漏地论述这些课题:叙述所有有关的试验,或者讨论所有提出过的物理和化学的假设;而只是勾画其主要的轮廓。

此外,我们准备了一个广泛的导论,讨论与光合作用有关的基础的物理学和化学的概念,例如能量、熵、自由能、键的强度和氧化-还原电位。我们是从地球上的化学家族、从光合作用的总产量、从碳和氧在自然界中的循环,从生命的起源和进化、从生命活动的不同类型(光自养、化学自养和异养)等方面,来考察光合作用的意义。使这本书适于把具有不同基础

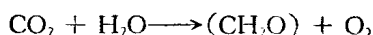
的学生(从物理学到植物生理学专业)引入光合作用的领域;同时也希望这本书使普通读者引起兴趣,并使高中学生对生物学增长兴趣。

光合作用是地球上生物进化最惊人的成就之一。生命活动意味着熵的减少,即把无条理的物质组合成高度条理化的、叫做“有机体”的单位。所以它需要外界供给自由能,而在地球上可广泛利用的能量来源是太阳照射到这个星球上的辐射能。进化的一个惊人成就是用转化光能为化学能的器官装备了有机体,没有这种装置,地球上的生物可能只残存在有限的、很小的区域内,在那里容易得到化学能(例如火山口的温泉)。

光合作用在进化中的发展,已成为生命活动“通过共益增大作用的自我提高”的、引人注目的实例。因为正如我们都知道的,光合作用需要有复杂的有机色素(如绿色素、叶绿素)以及一些有机催化剂(酶)参加,这些都是生命活动本身的产物。现在,我们还不知道这些物质除了在生物有机体中合成以外,还有其他的合成过程。而最初色素可能是“前生物学”的机理形成的;实际上,卟啉的衍生物(叶绿素的母质)已被证明,存在于含有氨和简单碳化物(一般假设:在“前生物学”的时期,还原性大气中含有这些化合物)的介质通过放电而形成的产物中。即使如此,引人注意的是,初期的有机体不仅并合了这些偶然产生的物质,而且发现它们还能被用于在光中合成有机物质。人们可以想象,在许多天体上,生物进化可能停止在“化学合成”阶段,也就是说,这些有机体的生存,依赖于化学不稳定的环境。并且,如果真如我们现在广泛认为的,地球上大气中所有的氧都是光合作用产生的,那么有光合作用以前的生物必需依赖于一些不含有游离氧的、不稳定的化学体系(现在,这样的体系在地球上是非常少的)。

与光合作用发展有关的进化成果,其突出的特点表现在,尽管我们现在使用了许多复杂的技术,但是在细胞外,我们还无法用同样的效率重复这个过程。

一个基本的困难是,在光合作用中,还原一个分子的二氧化碳和释放一个分子的氧,所贮存自由能的量子,远远大于可见光的光子。所以,几个(大约是8个)量子的参与必须通过平行或者相继的过程联结起来,以完成一个光合作用的基本过程:



但是,我们还不知道,在实验室中如何把它们联结起来,才能用可见光的几个量子产生一个高能的化合物分子(或者更可能的是一种由两个分子如 (CH_2O) 和 O_2 联结成的高能分子)而获得良好的产量。

光合作用由三个主要阶段组成:(1)氢原子从水中转移和氧分子的释放;(2)氢原子从第一阶段的中间化合物传递到第三阶段的中间化合物;(3)二氧化碳转化成碳水化合物 $(\text{CH}_2\text{O})_n$ 。第三阶段是三者中了解得最清楚的。1954年用放射性碳(C^{14})作示踪实验,已经确定了它的基本机理。最近十五年来,在了解第二阶段——氢原子从水衍生物传递到二氧化碳的衍生物方面,取得了重大的进展。已经确定,这个传递过程包括有两个光反应,而一个由细胞色素在其中起作用的酶促反应顺序,存在于两个光反应之间。产生氧分子的第一阶段是三者中了解最少的。今后10—15年可望解决这个问题。

与概括地勾画已知的机理相对等的是,无数的细节尚待阐明,可选择的途径尚需探索,以及定性的、似乎有理的假设尚需变成定量的、确实的机理。为了使人类充分认识和控制

光合作用,一代一代的生物化学家、生物物理学家和生物学家
将毕生地工作。我们预祝大家丰收!

E. 拉宾诺维奇 (E. Rabinowitch)

高 温 奇 (Govindjee)

1969 年 1 月

目 录

序 言	i
第一章 光合作用：生命的动力厂和化工厂	1
(一) 气体化学的时代	2
(二) 植物对空气的改善和光的作用	3
(三) 二氧化碳与水的参与	5
(四) 光合作用中能量的贮存	8
(五) 光合作用的产物	9
第二章 光合作用的化学总过程；自养和异养的生命活动方式	11
(一) 地球上有机物质的合成和能量贮存的总产量	11
(二) 地球上碳和氧的循环	15
(三) 光合自养、化能自养和异养的生命活动方式	18
(四) 生命的起源和演化	19
第三章 光合作用的总力能学	21
(一) 能量、熵、自由能	21
(二) 光合作用和呼吸作用	27
(三) 细菌光合作用的力能学	32
第四章 太阳能及其利用	33
(一) 地球上太阳能的供应	33
(二) 绿色植物是太阳能的转化者	37
第五章 光合作用的力能学：进一步的考察	41
(一) 光合作用能量的分子来源	41

(二) 氧化-还原电位	45
第六章 光合作用的解析: I. 光阶段和暗阶段	55
(一) 光化学阶段和酶促阶段	55
(二) 光饱和及其含义	59
(三) 在闪光中的光合作用	65
第七章 光合作用的解析: II. 叶绿体和叶绿素 溶液的光化学活性	71
(一) 叶绿体: 希尔反应	71
(二) 叶绿素溶液的光化学	77
第八章 光合器的结构和成分	81
(一) 叶绿体, 基粒, 片层	81
(二) 光合作用单位	89
(三) 蛋白质和类脂化合物	90
(四) 核苷酸和醌	93
(五) 色素: 它们在叶绿体中的定位	94
第九章 光合色素	100
(一) 色素分子	100
(二) 叶绿体的色素: 概要	102
(三) 叶绿素	107
(四) 藻胆素(藻红蛋白和藻蓝素)	112
(五) 类胡萝卜素	114
(六) 活体中叶绿素 a 形式的多样性	116
第十章 光的吸收和激发能在植物细胞内的命运	121
(一) 太阳辐射的性能	123
(二) 比耳定律	125
(三) 光吸收和发射的机理	128
(四) 激发能在光合细胞中的命运	132

第十一章 作用光谱和光合作用的量子产额	138
(一) 光合作用的作用光谱	140
(二) 光合作用的最高量子产额	145
(三) 红降	148
第十二章 光合作用中的能量传递和迁移	149
(一) 不均匀能量传递	151
(二) 均匀能量传递	155
(三) 电子迁移	160
第十三章 两个光化学系统; 红降和爱默生效应	164
(一) 红降; “活泼的”与“不活泼的”叶绿素 <i>a</i>	164
(二) 爱默生效应; 两个光化学系统和两个色素系统的假说	168
(三) 希尔反应和细菌的光合作用: 两个系统还是一个系统?	177
第十四章 差异光谱学: 细胞色素, 色素 700, 质体醌和质体菁的作用	178
(一) 差异光谱学	178
(二) 细胞色素	180
(三) 在 480 和 520 毫微米处的差异谱带	185
(四) 色素 P700 和 P690	186
(五) 质体醌和质体菁	188
(六) 细菌	189
第十五章 萤光和两个色素系统	191
(一) 活体内叶绿素 <i>a</i> 的萤光光谱	194
(二) 萤光产额对光强度的依赖性	205
(三) 双光效应	208
(四) 延迟的萤光	210
第十六章 两个色素系统的分离	211

第十七章 从水产生分子氧以及从二氧化碳产生 碳水化合物酶促途径	215
(一) 产生分子氧的途径	215
(二) 光化学过程和还原二氧化碳的酶促反应的连接	216
(三) 光合作用中碳的转变途径	218
第十八章 光合磷酸化作用	235
(一) 高能磷酸酯	235
(二) 光合作用对 ATP 的需要	239
(三) 光合磷酸化作用	241
第十九章 总结和展望	245
参考书目	252
索引	258

第一章 光合作用：生命的 动力厂和化工厂

从字面上看，光合作用是指“借助于光的合成作用”。这就包括着各种无机和有机的化学过程。但是，这个术语通常只用于表示一种反应，即“在光照下植物合成有机物质”这个过程，它也叫做“碳素的同化作用”。这是生命活动的基础的过程（至少我们知道在地球上是如此）。它变惰性的无机物为有机物，补充空气中氧的贮备，以及贮存太阳光的能量，以维持生物的生命活动。光合作用的发现是科学史上一个惊人的篇章。

大约在 1648 年，荷兰人 van Helmont 用一桶土培植了一棵柳树。他发现，虽然从土中长出了一棵大树，但是土壤的损失是微不足道的。他以为，这棵树的物质必定来自灌溉土壤的水。英国的传教士兼自然科学者 Stephan Hales 在他 1727 年发表的一本书中（书名叫《静力学短论，包括植物静力学或关于植物浆液的一些静力学试验的考察》）推测，植物从空气中得了一部分营养。这两种观点，都与为人们长期接受了的、亚里斯多德的（Aristotelian）、关于植物是从土壤的“腐物”中得到食物的观点相反。Hales 还提到，太阳光可能“提高植物的素质”。

Hales 和 van Helmont 的见解是卓越的。但是，在近代化学出现之前，他们既无法用确实的试验来证明，又不能引证已经成立的普遍规律，还只能是一些猜测。

(一) 气体化学的时代

一直到十八世纪末叶，人们能准确认识的不同种类的物质，只有固体和液体。有人也猜测，空气是某种物质，并且存在有不同种类的空气，有些是“好”的，有些是“坏”的，有些能够维持生命，有些能伤人和致死。但是还不知道怎样称量、传送、混合或分离不同的空气，化学工作者经常被产生气体或消耗气体的反应所迷惑。实际上，这就是他们的一个弱点，他们是点金术士而不是化学家！金属生锈了，在人们尚未了解生锈是金属加上空气中氧的结果时，怎么解释它呢？点金术士一定很自然地想到，金属变锈就失去其价值，也必然会失去某种东西，这某种东西他们称它为“燃素”(phlogiston)。生锈、燃烧和所有其它我们现在称作氧化作用的过程，按照他们的见解，都是由于失去了燃素。

1748 年俄国的罗蒙诺索夫 (М. Ломоносов) 首先发表了一个定律，以后在 1770 年法国的 Antoine Lavoisier 也发表了这个定律，按照这个定律，反应产物的重量必然等于参加反应的物质的重量。当 Lavoisier 发现，生锈金属的重量大于原来的金属重量时，一些燃素理论的信徒嫌弃它，认为燃素必定有负的重量！但是，大约在这同时，在 1770—1785 年间，欧洲各国的化学家，如英国的 Priestley 和 Cavendish，德国的 Scheele，法国的 Lavoisier，都设计了一些收集气体的方法，可以把气体从一个容器转移到另一个容器，并且测定其化学和物理的性质，气体化学[从希腊文“呼吸”(breath) 而来]时代就开始了。

当时人们发现，空气主要由两种气体成分组成。一种能进行化学反应，在燃烧和呼吸中会被消耗。这已经知道是氧

气,是产生氧化物的气体。另一种在化学上是惰性的,这已经知道是氮气,是产生硝石的气体。它也可叫作窒素 [azote, 从希腊文 *azotē* (无生命)而来],意味着它“不能维持生命”。当时还发现,水是由氧气和另一种气体结合而成,这种气体叫做氢气,是产生水的气体。所谓固定空气 (fixed air) 就是由于动物的呼吸、木材的燃烧和白垩的加热而产生的窒息气体,已证明是氧和碳结合而成的,现在叫做二氧化碳。其它一些气体,如氯、一氧化碳和甲烷(沼气)随即也都发现了。由于这些发现,证实了物质不灭定律,并且解开了燃素之谜。燃素仅仅是“去氧”而已。这样,化学开始从定性的科学转变成定量的科学。

(二) 植物对空气的改善和光的作用

Joseph Priestley (1733—1804) 是一位英国非国教的牧师。在 1791 年,因为他的主张同情法国革命,他在伯明翰的住所被一伙暴徒抄劫了;在 1794 年他移居到宾夕法尼亚州*。在气体化学时代的初期, Priestley 曾从事开拓性的气体实验,后来他写下了名为《对于不同种空气的试验和观察》的两卷集,其第一卷发表于 1776 年,其中包括有植物改善空气的发现:

“我感到高兴的是,我偶然发现了一个方法,它能恢复为蜡烛燃烧所损坏了的空气,至少是发现了一种自然界为此而使用的恢复方法。植物和动物同样地生活,植物和动物都受其生长的影响。可以作这样的设想,它们以同样的方式需要共同的空气;当我先把一枝薄荷放在一杯水中,又盖上一个玻璃罩;它能不断地生长几个月,我发现,玻璃罩中的

* 美国的一个州。——译者注

空气并不使点燃的蜡烛熄灭,也不使放进去的一只小白鼠感到不安。

“蜡烛可以在植物长期生长过的空气中燃烧得很好这个发现……使我想到,植物还可恢复蜡烛燃烧损坏了的空气。因此,我在1771年8月17日把一枝薄荷放入一份曾被燃烧的蜡烛损坏了的空气中,同月27日另一支蜡烛则在其中燃烧的很好。”

两年以后,在1773年,奥地利皇后 Maria Theresa 的宫廷医生,荷兰人 Jan Ingenhousz (1730—1799) 到伦敦游览。他听到当时的皇家学会会长 John Pringle 爵士在一次讲演会上,说到 Priestley 用植物改善空气的试验。Ingenhousz 深深为其所触动,为了抓住“抢先的机会”(这已是六年以后的事),他在伦敦近郊租了一所别墅,在那里度过了三个月夏天,作了“500次以上”关于植物对空气影响的试验。到那年10月,他不仅完成了一系列重要的观察,而且还发表了一本书《关于植物的试验,它们是日光下改善空气和在阴暗处和夜间损坏空气的强大力量的发现》。Ingenhousz 深信他已经发现了极其重要的问题,必需立即发表,以免别人抢走他的优先权。这是一个科学竞争非常激烈的时期,用气体可能作的试验一个跟着一个地出现。下面一段是摘自 Ingenhousz 关于他发现太阳光对植物影响总结中的一段:

“我观察到,植物有使坏空气解毒的能力,不仅如 Priestley 试验所指出的那样,让植物在其中生长6天或10天可以达到;而且在几小时中它们就可以完成这个任务;然而,这种惊人的作用并不是由于植物的生长,而是由于照射植物的太阳光的影响。我进一步发现,植物具有最惊人的释放空气的能力,这种空气是其含有的、是不断从大气中吸收的,而且成为真正美妙的、脱去了燃素的空气;植物不断地放出这种纯化了了的空气,这种空气更适合于动物的生活;植物进行这种作用……仅仅开始于太阳升到地平线以上以后……;植物这种作用的活性或多或少与天气的晴朗以及植物本身的曝光成正比;如果植物为高楼所遮荫,或者生长在其他植物的阴影下,就不能起到这个作用,反而放出对动物

有害的空气；……植物的这种作用到夕阳西下时速度减慢，在日落之后完全停止；这种作用并不是整株植物都具有，而仅仅由叶片和绿色的枝条进行；甚至最毒的植物也一样能进行这样温和和有益的作用；绝大多数叶片从其背面散放出大多数脱去了燃素的空气；……所有的植物在夜里则都污染着其周围的空气，……在白天，根和果实起着同样的坏作用；……所有的花使周围的空气变得极为有害；同样地，在夜里若无植物，太阳也不能改良空气。”

Priestley 是观察到植物“改善空气”的第一个人，但是他把这种改善归功于植物缓慢的生长过程；而 Ingenhousz 注意到，这是由于太阳光照射在绿色的叶片和枝条上引起的快速化学反应。在光照中和黑暗中，植物进行呼吸作用与动物一样要消耗氧气。但是当光照达到足够的强度时，则放出的氧气超过它们吸收的氧气。Ingenhousz 在他叙述植物的呼吸作用产生的气体极为有害，这显然是夸张；但在当时还不能清楚地区分：真正有毒的气体如一氧化碳，以及不能维持生命的惰性气体如氮气和二氧化碳。

(三) 二氧化碳与水的参与

Ingenhousz 对优先权的关注有他的道理。一个瑞士的牧师 Jean Senebier (1742—1809) 于 1782 年在日内瓦发表了冗长的三卷论文集《关于日光影响的三界物质，特别是植物界所起变化的物理化学论文集》(Mémoires physicochimiques sur l'influence de la lumière solaire pour modifier les êtres de trois règnes, surtout ceux du règne végétal)。在这部论文集中，他描述了和 Ingenhousz 类似的观察。但是 Senebier 还注意到一个重要的新事实：植物恢复空气的活性取决于“固定的空气”(即二氧化碳)。他写道：

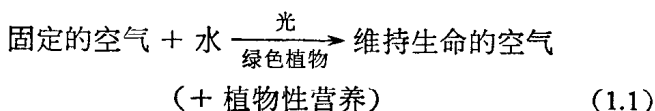
“我不同意说,普通的空气就可被改变。植物叶片中有其自己的燃素成分,它们是在净化成去燃素的空气后遗留下来的。

他进而提出:“固定的空气溶于水就是植物从其周围空气中吸取的营养,这也是它们转化固定空气,供应纯净空气的来源。”

在 Senebier 的书中,专门有一章证明:“植物在阳光下放出的空气,是它们利用阳光转化凝固空气的产物。”

还有一个直接参与光合作用的反应物尚未被发现,这就是最普通的水。水在生物体中普遍存在这一事实,长期地掩盖了水在光合作用中起的活跃作用。Priestley、Ingenhousz 和 Senebier 只作了定性的或者很粗的定量观察。罗蒙诺索夫和 Lavoisier 的物质不灭定律要求更严格的测定。另一位日内瓦学者 Nicolas Théodore de Saussure (1767—1845) 是一位细致的实验者,他对这定律给予坚实的支持。1804 年他发表了一部论文集《关于植物化学的研究》(Recherches chimiques sur la végétation)。在这部书中,他指出,植物产生的有机物质总量以及它们释放的氧量,远远超过了它们消耗的固定空气(二氧化碳)的量。因为他用于实验的植物,除了空气和水以外,没有别的物质,于是他断定,除了二氧化碳以外,光合作用必然还用水作为反应物。(我们可注意,他象 Priestley 与 Ingenhousz 曾证实了 Stephen Hales 的猜测一样,由此证实了两百年前 van Helmont 的推断)。

光合作用的化学方程式现在可以写成:



方程式中的“固定的空气”和“植物性营养”两个名词是由 Senebier 提出的,水的概念是 de Saussure 提出的,Ingenhousz