

中国植物志  
庐山会议资料

光合作用和植物界的系统发生

(初稿)



# 目 录

## 序言

### 一、光合作用的起源和进化

#### (一) 光合生物的出现

#### (二) 光合器的起源和进化

#### (三) 光合作用过程的进化

##### 1. 原初反应和作用中心

##### 2. 电子传递链和光合磷酸化

##### 3. 碳素同化和光呼吸

### 二、与分类系统有关的光合作用特征

#### (一) 光合色素

#### (二) 叶绿体的精细结构

#### (三) 四碳途径

#### (四) 参与光合作用的蛋白质

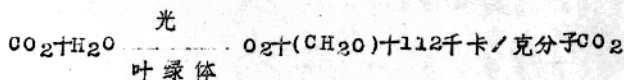
## 结语

## 光合作用和植物界的系统发生

(初稿)

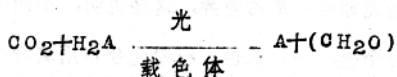
列宁在《哲学笔记》中指出：“分类 (Einteilung) 应当是‘自然的，而不是纯粹人为的即任意的’”(列宁全集第38卷255页)。我们要按照列宁提出的这个原则，来建立真正反映客观存在的植物分类系统和植物系统发生的概念，就应当以植物体自然存在的各方面的特征性的信息为依据。这些信息不仅有形态解剖上的特点，而且还应有生理生化上的特性，它们不仅包括整体器官上的宏观表征，而且还应包括显微和亚显微的精细结构。要做到这一点，需要各学科打破框框、密切配合，进行长期、艰巨的努力。

光合作用是植物界特有的一个具有宇宙意义的过程，它是植物界发生和发展过程中一个基本的特征。在这个绿色植物普遍具有的基本生命活动过程中，各种植物的叶绿体都能利用光能，把地球上广泛存在的水和二氧化碳等无机物，合成碳水化合物等物质，并释放出氧气。这个过程可以用下述公式表示：



光合细菌的载色体不能利用水作为电子供体来还原二氧化碳(当

然就不能释放氧气)，但是可以利用硫化氢等物质（用 $H_2A$ 表示）来得到电子。它进行的光合作用可以用下述公式表示：



比较上述两种光合作用，可以看到它们有着六个共同点：

- (1)都需要光，是一个光能转化过程；
- (2)都在光合器上进行反应，绿色植物的光合器是叶绿体，光合细菌的光合器是载色体；
- (3)都以二氧化碳为原料，是一个同化二氧化碳的过程；
- (4)都要一种氢化物来还原二氧化碳，绿色植物用水，光合细菌用硫化氢等物质；
- (5)都产生碳水化合物等有机物，把转化成的化学能贮存在其中；
- (6)都产生一种氧化物，绿色植物释放氧气，光合细菌释放硫等物质。

上述六点是植物界普遍存在的，是光合作用过程的共性，或者叫普遍性。

然而，近四十多年来，关于光合作用的比较生理学和比较生物化学的研究，积累了越来越多的资料表明，光合作用与其他生命活动过程一样，有一个发生和发展的过程。在生命起源和细胞

起源过程中，有一个专门的光合作用起源；在植物界系统发生的不同阶段，各种不同进化程度的植物（包括各种光合细菌）类型，其光合器的结构与功能都有一定的差异。这些说明，不同植物的光合作用过程存在着个性，即特殊性。研究光合作用这种个性，是阐明植物界系统发生规律的一个重要方面，也可能对建立自然的植物分类系统有一定的意义。

同时，比较植物系统发生过程中光合作用的变化，分析光合器起源及其进化的规律，对于开展光合作用的研究，也是十分重要的。毛主席教导我们：“一切运动形式的每一个实在的非臆造的发展过程内，都是不同质的。我们的研究工作必须着重这一点，而且必须从这一点开始。”（毛泽东选集285页）。毛主席这段指示极其精辟地阐明了自然界物质运动和社会运动的一个客观规律，极其深刻地指明了科学研究的重点和起始点。这是我们必须遵循的一个指导思想。回顾二百多年来的、有记载的光合作用研究发展史，可能由于生产发展的限制，也可能由于资产阶级世界观的影响，对光合作用发生和发展过程中不同质的特点注意不够。但是有些研究者只要对光合作用的比较研究稍加注意，就有力地促进了这个领域的进展。近二十年来，光合作用研究成为分子生物学的一个重要领域。许多光合作用研究者，常常局限于用“市场采购的”菠菜等少数材料，试图从膜和大分子水平上阐明

光能的吸收、转化和贮存的普遍规律。对于不同类型植物的光合作用的比较研究，虽有一定的开展，但重视不够。诚然，研究工作必须从一、两种材料开始着手，如果选准几种典型材料，从分子生物学角度对其作重点研究，尽快地了解其光合作用的某些规律，为人工模拟提供依据，对于发展科学实验和革新生产技术，都是十分重要的。但是，不能不看到，由于植物界的多样性、生命活动的复杂性，如果只根据对少数材料研究的结果，就想归纳出普遍的规律，甚至指导生产实践，这是困难的。同时，六十年代以来，在生物学研究中，还出现了一种“还原论”倾向，在有些研究中，往往忽视了整体的联系和历史的发展，把复杂的生命活动，简单地归结为分子的物理化学。这样不能不使某些研究陷入形而上学繁琐哲学。这种倾向在光合作用研究中也是有反映的，在某种程度上也阻碍光合作用研究的深入发展。恩格斯曾经指出：“生理学当然是有生命的物体的物理学，特别是它的化学，但同时它又不再专门是化学，因为一方面它的活动范围被限制了，另一方面它在这里又升到了更高的阶段。”（《自然辩证法》1971年版234页）。为了认识分子运动在生命活动中，其活动范围是如何“被限制了”，又如何“升到了更高的阶段”，我们除了要重视分子生物学研究外，必须考虑整体的联系和历史的发展。在这种情况下，促进研究光合作用在其发生和发展过程中“不同

质”的特点，强调研究光合作用与植物界系统发生的关系，就显得更有必要了。

毛主席在《实践论》中指出：“马克思主义者认为人类的生产活动是最基本的实践活动，是决定其他一切活动的东西”（毛泽东选集259页）研究光合作用发生和发展过程中不同质的特点，更重要的是生产实践发展的需要，是光合作用研究与植物系统发生研究为生产服务的一个重要方面。随着工农业生产的发展，人类正在广度和深度上发展着对植物界的利用和改造。在我们伟大的社会主义祖国，在“农业学大寨”的革命群众运动中，广大贫下中农和知识青年千方百计地提高农作物的产量，想方设法地开发各种植物资源，为科学研究提出了许多有意义的课题。例如，这几年来我国从华南到东北正在推广一种叫红萍的水生蕨类植物，它长得快、含氮量高，可耐荫、不占耕地，既可作肥料，又可作饲料。它是满江红（*Azolla*）和兰藻（*Anabaena-azollae*

）的共生体。但是我们对它的光合固氮及有关生育规律深入研究的很少。因此，在总结群众经验和解决生产问题中遇到困难。可见认识各种植物的光合作用特点，是生产上采取适当的栽培措施，达到稳产高产的基础。这类基础研究应该予以足够的重视。

为了促进这方面的研究，並走我国自己的道路，本文试图在

毛主席哲学思想指导下，对光合作用与植物系统发生这个问题，作一个极为粗浅的分析（起一个抛砖引玉的作用。第一部分讨论光合作用的起源和进化，第二部分讨论一些有可能作为分类标志的光合作用特征。由于关于光合作用与植物系统发生的研究尚未充分展开，已积累的资料很零散，更由于作者知识浅薄、学习很差，本文一定有不少缺点错误，欢迎批评指正。

### 一、光合作用的起源和进化

我们的地球至今大约已经有四十六亿年的历史。光合作用的起源和进化是地球发展史上的一件大事。由于出现了能进行光合作用的绿色植物，就日益改变了地球的面貌：

第一，绿色植物光合作用所产生的氧气，首先改变了大气层的成分，形成了可吸收紫外线的臭氧层，使各种生物有可能从水中发展到陆上，进一步繁殖和进化。

第二，绿色植物光合作用所产生的氧气，改变了地球表面的氧化还原状态，从而改变了生物的代谢类型，有可能从低效率的厌氧呼吸发展成高效率的有氧呼吸，增强生物适应环境的能力，加速生物生长发育的速度。

第三，绿色植物光合作用能充分利用太阳光能，大量地把广泛存在的二氧化碳和水等无机物质，合成为富含能量的有机物质，成为地球上各种生物和人类的最终食物来源，从而使它们有可能



## 大规模地生存和繁殖。

第四，绿色植物光合作用在地质年代上积累的光合产物，成为地球上煤、石油和天然气的主要来源，人类利用这些能源又进一步改造地球。

可见，光合作用这种宇宙意义是十分明显的。但是，光合作用并不是在地球刚形成时，就有的。这是因为地球发展到一定阶段，才产生光合生物；绿色植物进行光合作用的叶绿体，是光合作用发展到一定阶段的产物；而光合作用过程中包含的各种生理生化变化也是逐步复杂和完善的。因此，研究光合作用的起源和进化，就要搞清楚：在地球发展史上，光合生物是什么时候出现的，在什么条件下产生的；光合器是如何起源、如何发展的；光合作用过程中的各种反应，在进化过程中发生了什么变化，等等问题。这些都是有关研究植物系统发生的一些重要内容。

### (一) 光合生物的出现

关于光合生物什么时候在地球上开始出现，目前尚未有肯定的结论。但是从古生物学，特别是关于前寒武纪古生物学的研究，已经积累了一些有用的资料(图1)。

从本世纪六十年代以来，在南非洲南罗得西亚的斯瓦齐兰岩群(Swaziland supergroup)的沉积物中，发现有异戊间二烯、卟啉等化合物。对这些化学化石，作碳同位素

$C_{13}$ : $C_{12}$  比值的测定结果指出，这些化合物与光合作用活性有关。这说明，这些化合物有可能是光合色素（如叶绿素、类胡萝卜素、藻胆素等）的组成部分。

根据对现存生物的形态学和生物化学的比较研究，在斯瓦齐兰岩群底部的昂威瓦特岩系（Onverwacht group）的沉积物（约三十二亿年前）中，含有一些小杯状和小泡状的东西，虽然对其生物来源特性还不能肯定，但可能是团球状细胞的残骸。在这个岩系上面的无花果树岩系（Fig Tree Group）的原始黑燧石中（约三十亿年前），保存了一些杯状的单细胞残骸，虽然其生理特性还不十分肯定，但其大小、形状、细胞壁超微结构及一般组成，是接近于原核生物的。在这种燧石中检测出一种呈粒状的、表面有纹理的单细胞，与现存的球形的兰藻（

Chroococcales）相似，似乎是光合自养生物。如果真是这样，这种生物可能是上述化学化石的来源。这意味着有可能在生物史上这个时期，已经进化到放氧的绿色植物的光合作用阶段了。但是有关的化学分析资料，却与光合细菌的存在（不产生氧）相一致，因此尚待进一步验证。

本世纪四十年代在罗得西亚找到的布拉沃杨岩系（Bulawayan Group）的沉积物中，存在有至今所知最古老的迭层结构（28亿年以前）。这种分层精细的结构，一般是由兰藻的群

体和集聚体形成的；它们的形态学和碳同位素组成说明它们是生物来源的。这可能推测其中含有大量的丝状和球状兰藻，而光合细菌不能显示这样的分层组合。

从上述化学化石和形态化石的证据说明，至少在二十八亿年以前，即前寒武纪早期，有可能出现了光合自养的生物。

那末原始的光合生物，最早可能在什么时候出现呢？它是在什么条件下出现的呢？这是涉及生命起源的一个重要问题。根据现在的认识，在地球形成后的10亿年间，生命起源经历了一个化学进化过程。按照奥巴林（Опарин）和荷尔登（Haldane）提出的生命起源学说，这个化学进化过程可以分成几个阶段：

1. 出现碳氢化合物、氰化物及其中间产物。这种变化主要在地球形成、地壳变迁、大气和水域形成时进行。

2. 出现“原始物”。这是指在地球表面上，由于紫外光、放电、热、离子辐射等因素作用，使最简单的含碳化合物转变成较复杂的有机物。

3. 出现“原始活质”。这是一种蛋白质、核酸、多糖体等亲水性生物高分子互相结合的液态胶体。过去亦叫做“团聚体”。它能与环境相互作用，在一定条件下能生长和增殖。

4. 出现异养的原始生物。原始活质在自然选择中逐步进

化，发展出较完善的新陈代谢系统和超分子的结构，这样它适应环境和增殖能力亦有提高，具备了一些生物的基本特性。

根据奥巴林——荷尔登学说的意见，地球上最初出现的原始生物是异养的，而不是自养的。它的食物来源是“原始汤”中那些非生物合成的有机物质。在生命发展过程中，由于原始生物的发展速度，超过了非生物合成有机物的速度，使地球表面上“原始汤”中的有机物逐步地被消耗，这就要求原始生物能利用光能或化学能，把无机的二氧化碳转变成有机物质。这种自然选择促进了光合生物的产生和发展。

我们认为，奥巴林——荷尔登学说根据一定的实验结果，提出了化学进化过程，唯物地解释了地球上的生命起源，为阐明生命起源这一自然科学的重大问题作出了一定的贡献。但是他们只是具体地分析了异养原始生物出现的过程，尚未解决自养原始生物的出现问题。

本世纪初，有不少人认为在生命起源过程中，最初出现的是偶然合成的绿色原始生物，由于它们合成有机物质，才产生异养原始生物。由于他们并未阐明构成这种绿色原始生物的有机物质是从哪里来的，因此实际上对生命起源问题并未作出解释。但是，以后奥巴林等人提出，光合生物要待“原始汤”中的有机物消耗尽时才出现，这也不能令人信服。因为尚未有充分的证据说明，

光合生物是来自原始异养生物、还是来自更简单的“原始活质”；如果由原始异养生物发展成光合生物，那么光合色素是从哪里来的，是新形成的还是原来就有的；如果光合色素是新形成的，那么这有关的合成机构是如何产生的，是否可能只是由于“原始论”中有机物缺乏所致等等。而近年来对于光合作用的研究日益深入，尤其是人工模拟光合作用研究的迅速发展，积累了不少事实说明，原始的光合生物有可能来自更简单的“原始活质”。这是由于：叶绿素等光合色素可从乙酸、甘氨酸等小分子合成，其本身结构也不复杂，有可能在化学进化的较早阶段中形成；叶绿素不一定与结构复杂的膜结合，才显示光化学活性，它在一定的溶液状态或与一定的晶体相结合，就能处于一定的聚集状态，显示一定的光化学活性；在光合单位中，除了色素外还必须有电子供体和电子受体，它们大多是结构较简单的蛋白质或氧化还原物质，有可能在化学进化中形成；有些无机金属氧化物可作光敏化剂，有些小分子有机物可代替光合链中的电子传递体等等，这些说明在化学进化过程中，有可能出现能够进行简单的光催化反应的“原始活质”；在适宜的条件下，通过自然选择，它有可能进一步发展成原始光合生物。因此，在生命起源过程中，有可能自养的原始光合生物与异养的原始生物是同时沿不同的方向，在自然选择的作用下从简单到复杂地发展的，也就是说，有可能它们是同时出

现的。而不是象以前所认为的一个比另一个出现的早。

## (二) 光合器的起源和进化

生命发生后，一个新的飞跃是细胞起源。恩格斯曾经指出：“也许经过了多少万年，才造成了可以进一步发展的条件，这种没有定形的蛋白质能够由于核和膜的形成而产生第一个细胞。但是，随着这第一个细胞的产生，整个有机界的形态形成的基础也产生了……”（《自然辩证法》1971年版18页）。光合器的起源和进化是细胞起源的一个重要内容，它的起源主要与生物膜的产生和发展有关，它的进化主要经历了原核生物和真核生物两个阶段。

光合器包括光合细菌的载色体和绿色植物的叶绿体。它们都很小，直径只有几微米或更小，但是有比较复杂的结构。用电子显微镜观察，可以看到它们都呈片层结构；在叶绿体中还可看到有片层的重迭。我们把组成片层的单位叫囊状体，重迭较多的片层叫基粒片层，重迭较少的片层叫基质片层。细菌叶绿素或叶绿素等色素有规则地排列在片层上，这些片层都是由脂蛋白的膜构成的。它们是吸收和转化光能的主要场所。

根据对现存各种类型光合生物的光合器结构的观察（参见图2），可以看到光合器内的膜结构有一个从简单到复杂的发展过程。在被子植物的黄化苗转绿过程中，我们可以观察到质体内的

膜结构经历了一个从无到有的发生过程。因此，我们有理由认为，光合膜并不是从光合器一形成就有的，可能在漫长的进化历史中有一个发生和发展的过程。

那么光合膜是怎样发生的呢？这是一个尚待进一步研究的课题。现在直接用光合生物作材料来研究，得到的资料还难以阐明光合膜发生的机理。目前主要还是通过物理化学的模拟实验，来探索生物膜形成的可能途径。从这些实验中已经知道，至少有四种物理化学过程可能产生膜和细胞器。这些过程是蒸发、凝聚、吸附和薄膜收缩。用这些方法，可以从有关大分子得到一些简单的膜，但是如何得到象生物膜这样含有多种组分和复杂结构的膜，还需进一步探讨。

现在地球上存在的光合生物与其他生物一样，可以分为原核的和真核的这两种类型。它们在光合器形态上的主要区别在于：光合器（色素蛋白质的片层结构）的外面有无套膜与其他细胞器分离（图2）。在光合器细菌和兰藻这些原核生物中，色素蛋白质片层比较均匀地分布在细胞中，有的呈泡状、有的呈细管状、有的分叉成片，它们并不集中在一起，没有套膜把它们包裹在一起。由于在光合细菌和兰藻中，发现其片层结构都有一个从简单到复杂的发展，因此不能意味着它们来自一个共同的祖先。在进化上是平行的。在真核生物绿藻和高等植物的细胞中，进行光合

作用的片层已经集中包装在叶绿体中。它们的片层不仅有单层或少量的重迭，而且还有相当大量的重迭。真核生物的叶绿体不仅在形态上与原核生物的不同，而且光合功能上也发生深刻的变化（见下述）。尤其值得注意的是，近几年来由于离体叶绿体在人工培养条件下能独立生存和进行一定的裂殖，这说明它在代谢上有独立性、在遗传上有自主性。显然，叶绿体这种较复杂的结构和较完善的功能是长期进行的结果。

那么，原核生物的光合器是如何进行到真核生物的叶绿体呢？也就是说，叶绿体是怎样起源的呢？这是一个目前已引起大家注意、又有争议的问题。关于叶绿体起源的假说，大致可分为两大类：一类是内生说，即细胞内分化学说；另一类是外生说，即共生起源学说。

属于内生说的有几种不同的见解。有些人认为叶绿体来自核。因为有人曾观察到胚细胞中质体存在于核的周围。以后又有人观察到核膜有外延。但是有些研究又否定了这些观察。特别是有关生物化学的研究证明，核与叶绿体在性质上存在着许多差别（参见表1），使人难以信服叶绿体来自核的假说。这样又有一些人提出，叶绿体来自核外，主要来自线粒体。从表1可见，线粒体与叶绿体在生物化学性质上有许多相似之处，可能在进化上有一定的联系，但是线粒体中没有叶绿素，是异养的。如果叶绿体来



自线粒体。那么叶绿素是怎样产生的呢？同时，线粒体进行的需氧呼吸，只有在发生能放氧的光合作用以后，才有可能。这也难以解释线粒体起源于叶绿体之前。因此还有一些人认为，真核生

表1 真核生物的细胞器与原核生物  
在各种生物化学性质上的比较

生物化学性质	核	线粒体	叶绿体	兰藻	细菌
DNA 分子的形状	线状	环状、线状	环状、线状	?	环状
DNA 存在的状态	高级结构 染色线 染色体	细菌型	细菌型	细菌型	低级结构
DNA 含量 (克/每个细胞的细 胞器)	$10^{-14} \sim 10^{-12}$	$10^{-25}$ ~ $10^{-17}$	$10^{-14}$ ~ $10^{-15}$	$10^{-14}$ ~ $10^{-15}$	$10^{-15}$ ( <i>E. coli</i> )
组蛋白的存在	+	-	-	-	-
DNA 中的 5-甲基 胞嘧啶的存在	+	-	-	-	-
核糖体的沉降系数	80S	70- 80S	70S	70S	70S
蛋白质合成抑制剂的 影响					
氯霉素	-	+	+	+	+
环己亚胺	+	-	-	-	-
依赖于 DNA 的 RNA 的聚合作用	-	+	+	+	+

物细胞中的各种细胞器（核、叶绿体、线粒体等）是同时形成的。