

光合作用的 生物化学

上海人民出版社

内 容 提 要

本书较全面地总结了有关光合作用的生物化学过程的现代知识。内容分为两大部分:第一部分(第一章到第五章)介绍光合作用的性能、意义和机制;第二部分(第六章到第十章)探讨了现代研究的各个中心问题,这些既是光合机制中的关键问题,也是尚存在着分歧和正在发展的课题。书中讨论了各学派的理论及其实验依据,可供关心光合作用理论的生物学、物理、化学工作者以及大专院校师生参考。

BIOCHEMISTRY of PHOTOSYNTHESIS

R. P. F. Gregory

John Wiley & Sons Ltd.

1971

光合作用的生物化学

〔英〕 R.P.F. 格雷戈里 著

上海植物生理研究所光合作用研究室 译

上海人民出版社出版

(上海绍兴路5号)

新华书店上海发行所发行 上海市印刷四厂印刷

开本 850×1156 1/32 印张 6.75 字数 176,000

1974年8月第1版 1974年8月第1次印刷

印数 1—12,000

统一书号: 13171·90 定价: 0.63 元

毛主席语录

中国人民有志气，有能力，一定要在不远的将来，赶上和超过世界先进水平。

对于外国文化，排外主义的方针是错误的，应当尽量吸收进步的外国文化，以为发展中国新文化的借镜；盲目搬用的方针也是错误的，应当以中国人民的实际需要为基础，批判地吸收外国文化。

4726/10 13

译 者 的 话

近代光合作用研究发展很快，从整体植物和器官水平进入到细胞和亚细胞水平，部分已达到分子水平，从生理生态转入到物理化学的领域。在近年出版的光合作用书籍中，本书比较简明和全面地阐述了光合作用的化学过程，但原书著者是一个资本主义国家的科学工作者，立场观点必然反映在书中，希望读者阅读时有批判地吸收，取其精华，去其糟粕。

在翻译过程中曾发现一些明显的错误，当作笔误或排误，在译文中已经改正，不加注明。另有些不很确切的地方，或与所引用的文献内容有些出入，但并不影响整个概念的实质，故仍按原文翻译。

书中所用的专业名词，尽量按照已出版的各学科译名录或试用草案翻译；有些过去还未确定译名的，则系草创，并附原名。为了读者方便，原书索引也附在书末，按笔划排列，并注原文，以便查阅。

由于集体翻译，各章节的词句虽经校对，力求一致，但难免仍有不统一的情况，加以译者水平有限，可能有错误之处，希望读者批评指正。

译 者

1973 年 11 月

序

我应约写一篇序言,使我回想到我曾很幸运地、几乎从光合作用生物化学一开端就亲自目睹它的成长。然而在这门学问开展的各个阶段中所出现的偏见和争执,无疑直到今天还是记忆犹新。现在有了由一位没有受这些旧事影响的青年著作者的论述。他一方面从一般的知识,一方面从历史的观点,阐明了这门学问。即使那些专家们从他们自己较狭窄的视野来看,也只能微有烦言。Gregory 博士在本书中作了清晰而均衡的叙述,它可以作为这个不断发展的学科的任何一支的深入发展的基础;使年青的学者容易了解,使年长的学者有清新之感。

罗伯特·希尔

引 言

光合作用的过程是生物以化学方式捕获光能(日光能)的过程,也是我们地球上所有生物的依靠。这个过程在一个大学的生物化学课程中是值得相当侧重的;特别是它能够使一些课程综合起来,这些课程通常由于必需的顺序性而被分割开。例如,光合作用的代谢途径就能对于糖酵解和戊糖循环途径的了解在一个初级水平上构成一个有用的对比。类囊体的细胞色素,从水产生氧气、辅酶II的还原以及光合磷酸化也是一样;所有这些都与粒线体中相似的过程作有益的对照。叶绿体本身从它对细胞的关系来说,提供了生物化学的“专区化”一个最明显的事例。本书的首要目的就是在上述基础上给光合作用做个介绍。希望这介绍(第一部分)经过一些选择,对植物学教程有些价值,而且也许对六年级有用。

因为一个介绍必然会简单化而有些不确定,所以本书的第二部分继续下去以达到另一个目的,就是对每个课题提出现在的(1970)主要论点和支持它们的实验工作与论据。但是在写的进程中,发现简单化仍会重新出现,它有两个严重的表现希望读者们注意:第一,除非某些地方一些老的或快要废弃的名词与学说还有可能被学生们发现而引起混淆而外,整个历史方面和光合作用现代理论的发展过程大都被压缩了。书中引用的文献和从以前出版物中复制的图表的选择,主要是由于它们合用和表达清楚,而不是由于它们的首创性。第二,采取的写作方式是把这个学科分为几个区域、每个区域为一章,而每章分为几节,每一节环绕一个具体观点来写,以期能包括这个区域的较大部分。

为了辅导这个学科的讲授,我在第一部分后面选列了一些题目,有些是要计算的,有些是讨论性的。为了充分利用第二部分做参考,索引做得很详细,为此我要感谢出版者。(以下略——译者)

曼彻斯特大学生物化学系 Richard Gregory 1971 年春

目 录

译者的话	
序	
引言	

第 一 部 分

第一章 光合作用概论	1
1·1 生命的能量	1
1·2 光的本性	6
1·3 光合作用的结构	9
第二章 光的吸收	13
2·1 色素和色基	13
2·2 受激态	13
2·3 时标	19
2·4 固态: 能量的徙动和光电导性	20
2·5 光合作用系统的色素	21
2·6 主要色素和辅助色素	31
2·7 光合单位	33
2·8 反应中心	34
第三章 光能向化学能的转变	37
3·1 光化学	37
3·2 光合作用中的原初光产物	39
3·3 光能与电荷的分离	42
3·4 摘要	44
第四章 电子传递	46
4·1 氧化还原对偶	46
4·2 标准氧化还原电位	47
4·3 偶联的氧化作用	50

4.4	生物系统中的电子传递	52
4.5	光合作用中的电子传递	53
4.6	腺三磷的形成	65
4.7	凡尼尔(Van Niel)的学说	67
4.8	摘要	68
第五章	碳的途径	69
5.1	叶绿体中二氧化碳的参入	69
5.2	光养细菌中的碳代谢	78
习 题		84

第 二 部 分

第六章	绿色植物光合作用的双光反应的证据	89
6.1	各种波长光的实验	90
6.2	安排具有中间电位的氧化还原物质的必要	94
6.3	类囊体膜的分离	97
6.4	能力学和量子产量	98
第七章	类囊体膜的结构	101
7.1	结构成分	102
7.2	色素	106
7.3	类囊体膜: 亚片层单位	123
7.4	电子显微镜下类囊体结构	125
7.5	摘要	129
第八章	光合作用的电子传递	132
8.1	某些载体参与光合电子传递的证据	132
8.2	在绿色植物电子传递链中氧化还原载体的次序	137
8.3	在一些光合细菌中的电子传递序列	154
第九章	磷酸化作用	158
9.1	氧化磷酸化	159
9.2	光合磷酸化	164
9.3	关于磷酸化作用的机制	169
9.4	摘要	172

第十章 叶绿体代谢及其与细胞代谢的关系	174
10·1 叶绿体包膜	174
10·2 Hatch-Slack 途径	175
10·3 光呼吸作用	178
10·4 乙醇酸途径	182
10·5 叶绿体的自主性	183
展 望	186
附 录: 物理常数, 公式等	187
习题答案	189
索 引: 中文	191
西文	202

第一章 光合作用概论

1.1 生命的能量

生物化学家运用化学技术研究生物学的问题，发现构成生物的物质是可以分离和分析的，而且利用提取出的物质可以在体外观察甚至模仿生物中连续发生的变化。一个显著的目的是以已经鉴定过的化学物质及其反应来解释生物的活动。很难想象生物学中有任何一个课题是与生物化学家无关的，事实上许多生物学的课题是通过生物化学而看到联系的。在本书中，我们将考察绿色植物的一个主要活动——光合作用，并说明这个现象所提出的课题是如何研究的，以及其中的概念的重要性怎样延伸到植物界之外而影响我们对生命基本过程的了解。

我们认为生命的什么过程是基本的？针对这个问题，让我们先用化学的观点来看一个活的生物是什么。首先，我们能够认出一个用一层皮或膜为边界而包容的具体空间，在该空间内是一个具有包含蛋白质、类脂化合物、碳水化合物、核酸和其他物质的固相和液相的有结构的系统。所有的东西都处在一个含水的介质中，它在成分上保持相对不变，尽管外界环境发生很大变化。但是仅止于此，还不能期望这样一个系统在不断地破坏的过程面前长久地保持下去。这种破坏包括自发的和随机的蛋白质与核酸物质的水解作用以及许多物质和氧发生的化学反应。同时边界结构必须是可渗透的，因而有失去或获得水和溶质的趋势，从而毁坏生物体的内部环境。而且该系统的结构又容易被机械的冲击和热等所损害。这类损害是不断发生的而且必须纠正。如果生物体要维持它的结构和大小，特别是如果它还要生长，就必须有一个来自外界环境的可用的能量来源；有了这个能量来源，它就能及时地补充降

解掉的物质；如果再有一个组成物质来源，那么它就能生长。

于是，我们来寻找一下活的生物可用的能量来源。只能找到两个，而生物学在这里明显地一分为二。第一个来源是化学能，它表现为一个不稳定的物质或物质的混合物，所谓不稳定是指它容易由一个不可逆过程的进行而发生变化。当这种反应发生时，我们说这个系统失去了能量或者说能量释放了。生物体吸取了不稳定的物质并使这种反应进行得更快了。这就是催化作用。生物学的催化剂叫做酶。它们（酶）是这样安排的，以使反应所释放的一部分能量以一种生物体能用于修补和生长过程的形式保存起来（见图 1·1）。通过催化的解体而提供能量的单一物质的例子是葡萄

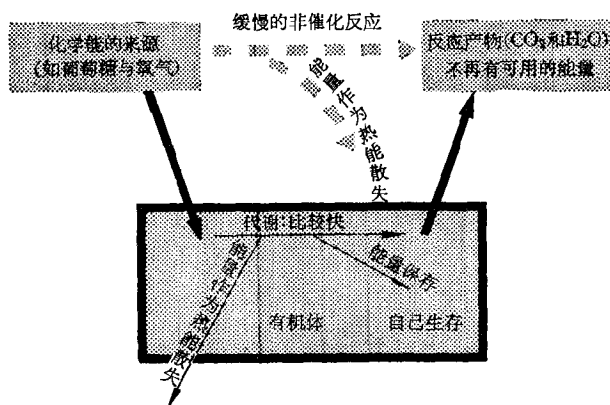


图 1·1 化能有机体的能量供给

糖经过酵母发酵变为乙醇和二氧化碳。葡萄糖在和氧一起形成二氧化碳和水的反应链中产生多得多的能量〔有一个重要的化学原理“赫斯(Hess)定律”，指出一个过程所释放能量仅仅取决于系统最初的和最后的状况，而不取决于中间途径的性质〕。事实上，为生命供给化学能的大多数物质是由活的生物体产生的。因此需要化学能的那些生物（我们称之为化能营养生物，简称化养生物，并称它们的生活方式为化能营养），要消耗另外一些生物的身体或尸体。很清楚，在食物循环的每个周转中，能量常以热的形式散失到

环境中去，所以化养生物靠它自己本身不能维持很久就会发生饥荒。因此需要另一种能量来源。

第二个来源是光能。在环境中的各种能量来源——热、重力、地震、辐射和电——之中，只有电磁辐射能具有生物化学价值。而在这种辐射的广大范围中，又只有所谓可见光那一部分有用。光和物质相互作用以及生物体汲取其能量的原理是有趣的和有启发性的。在图 1·2 所列出的电磁辐射的波长范围中，可见光的那一部分能够使某些物质(色素)形成电子受激态。水和许多生物物质强烈地吸收较长波长的光，但不产生电子受激态而产生热。另一方面，短波长的光能够产生电子受激态，可是一则这种状态的能力太强以致造成对生物体有害的杂乱反应；二则许多物质都吸收它。紫外线对生物体是无用的，至少不能用于供给能量，生物体中似乎常常有一层特殊的色素构成的屏幕来安全地吸去有害的射线。

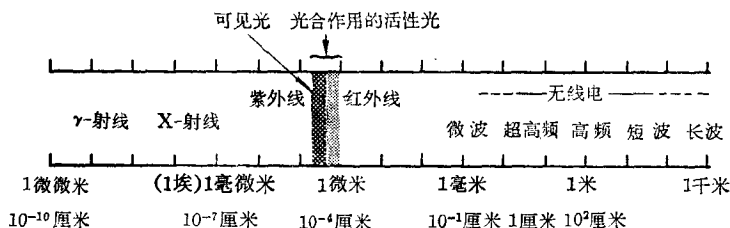


图 1·2 电磁辐射光谱中生物学上有用的光的范围

需要光能的生物(叫做光能营养生物，简称光养生物)长有一层稠密的色素屏幕，它所吸收的光的波长长得足以避免为其他细胞物质所屏蔽；同时，又短得足以使能量被捕获于电子受激态之中。这种受激态是不稳定的，它将通过几种过程之一而失去它的能量。虽然它的寿命本来就短，但光养生物通过沿着一个专异的途径催化它的衰变，而进一步缩短了它的寿命，以便把能量以一种能用于生物体的修补和生长的过程的形式保存起来(见图 1·3)。化能营养方式和光能营养方式之间的相似点是非常显著的。从化学来源获得能量的生物化学过程是呼吸作用，利用光能的过程则

是光合作用。

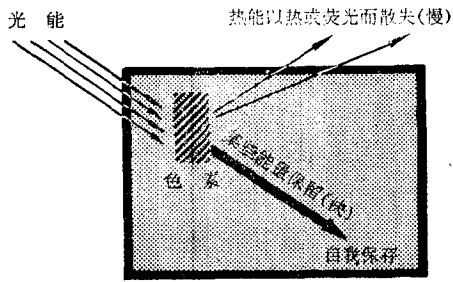


图 1·3 光养生物的能量供应

我们根据它们的能量来源把生物划分为化养生物和光养生物。另外一种分类是根据为生物体的生长提供含碳物质的养料的性质。自养生物仅需要二氧化碳，异养生物则需要有机物。早先认为自养营养和植物中的光合作用是同义语，异养营养与动物和细菌的呼吸作用是同义语。然而后来发现，一方面有可以用 CO_2 来生长的化能合成细菌，它们从无机物如硫和亚铁离子的氧化中获得它们的能量；另一方面有光合细菌，它们能利用光能而生长在有机物或无机物上面。这些发现使这种分类方法有点麻烦。例如化学合成细菌叫做“化能自养型”，而两类光合细菌则分别叫做“光能异养型”和“光能自养型”。在本书稍后将看到有几种光合细菌能够实行两种形式中的任何一种，依供给的底物而定。总的看来，依据能量来源来区分比根据碳源的性质来区分似乎容易些，而且具有更基本的意义。表 1·1 表明了两种分类之间的交叉关系。

表 1·1 生物的分类

		碳 源	
		CO_2 (自养生物)	有机的(异养生物)
能 源	化 学 的 (化养生物)	化能合成 (细菌)	呼吸作用
	光 (光养生物)	光合作用 (绿色植物和某些细菌) 光自养	光合作用(细菌) 光异养生物

图 1.4 描绘了能量从光到光养生物所合成的物质的化学能，以及随后被化养生物利用的途径。热在每个阶段都有散失，因此在一个稳恒状态的生物学情况下，全部光能最后都转化为外界的热。这个图还证明了这样一点：构成化养生物能源的化学物质基本上也正是主要的原料来源，化养生物用它和它的能量合成新物质并生长。然而光养生物的营养物质则常常是化养生物的稳定的废物，如 CO_2 和水，从中无法再得到化学能。在一个稳恒状态的系统中，这些营养物质的循环必须平衡。这个平衡是熟悉的碳循环的依据（见图 1.5）。虽然这个图解

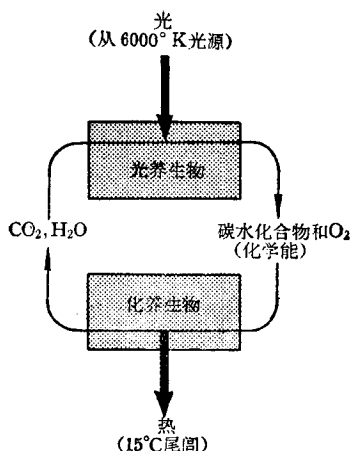


图 1.4 从能量流动来看化养生物依赖于光养生物，而光养生物依赖于日光

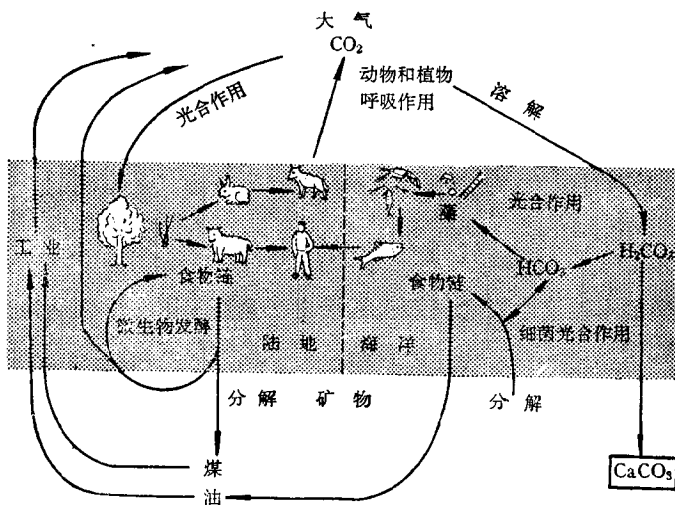
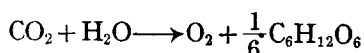


图 1.5 碳 循 环

显示了循环中有一些细小的倒流，主要是通过细菌发酵和异养的光合作用，但是它强调了光合作用和呼吸作用的过程是紧密地相互依存的。即使化能合成细菌所进行的过程也是依存性的，因为它们的能源如氧、硝酸盐、亚铁和硫的化合物也大多是由其他生物产生的，主要的例外的是难得暴露的矿质硫黄。

图 1·5 中碳循环图需要标出其数量。人们对一年中光合作用所固定的 CO_2 的数量做过种种估计，主要的困难是这个作用大部分在海洋中进行。海洋确实含着可利用的二氧化碳的大部分，而大气则是氧的主要贮藏所。大气总量为 5.3×10^{18} 公斤，其中有 1.1×10^{18} 公斤的氧；据计算，海洋含有大约 5.0×10^{16} 公斤二氧化碳。采用 Riley (1944) 关于每年光合作用固定 7.0×10^{11} 吨 (7.0×10^{14} 公斤) 二氧化碳的数据，则“生物圈”的二氧化碳必须在几百年就轮转一次。如果我们假定可以用下列方程式表示整个地球上平均的光合作用过程，



我们就看到每固定一个分子的二氧化碳就要释放出一个分子的氧。对比上述数字，则氧的释放的年速率为 5.1×10^{14} 公斤*，那末氧气的储蓄在约 2000 年内要轮转一次。这样的时间尺度是短的；如果呼吸作用和光合作用的过程不是极接近于平衡，则大气成分在象自从有史以来这样的短时期内就会有显著的改变。我们必须断言，无论对于生物的碳源或能源来说，一分为二是精确的。

1·2 光的本性

光的本性这个概念问题已经提出了几百年了。牛顿认为光是一束粒子流，以后由于杨 (Young) 的干涉现象实验这个观点失效了；干涉现象只有在如图 1·6 所示意的波动理论的基础上才能讲得通。尽管波动理论由于要求周围的介质(以太)需要具有支持波运动的性质而遇到困难，但这个观点仍然一直流行到二十世纪

* 5.1×10^{14} 公斤这个数字是用 CO_2 的摄取 (7.0×10^{14} 公斤)，乘以 O_2 与 CO_2 的分子量的比例 (32/44) 而得出的。

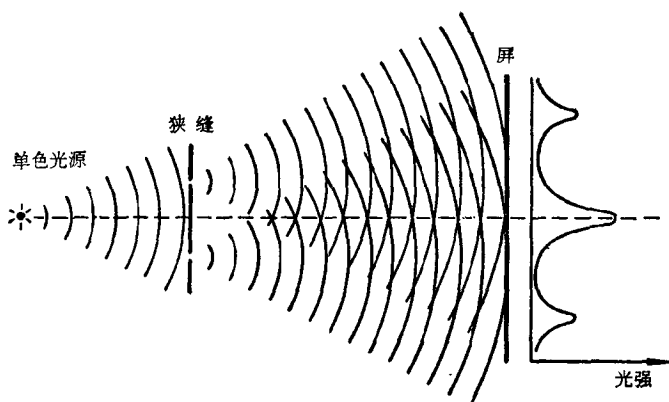


图 1·6 光束通过双狭缝的干涉现象

初。1905 年，爱因斯坦揭示了光电效应引起的使人极难解释的问题。在光电效应中，光入射到一个在真空中的适当表面上，使电子从这表面发射出来。这些电子的能量与光的强度无关，光强仅仅只能影响电子的数目，但是电子的能量却强烈地依赖于光的波长（见图 1·7）。不管光的强度如何，发射都是在没有可查觉的滞后期下就开始的。这样结论就必须是所有入射到表面上的能量作为一个整体，能够多少是即时地集合在一个单一的原子上，同时使一个电子发射出来，这在简单的波动理论中是讲不通的。其次，光波对于引起电子发射在波长上存在着一个红光极限，这样就与普朗克在五年前提出的理论相一致；普朗克推导出了一个以周围物质的温度来表示的空腔发出的辐射波长分布的公式^[注]。这个符合实验结果的公式是建立在物质中的原子的能量是量子化的，也就是说能量只能取离散值的这样一个新奇的假定上的。当从一个能态转变到另一个能态时，一个确定量子的辐射被发射出来，这个量子的波长可以从方程

$$E = h\nu \quad \nu = c/\lambda$$

来计算，其中 E 是能量， ν 是频率， h 是被称为普朗克常数的普适常数， λ 是波长， c 是光速。在 1905 年，光电效应是依照小到足够

〔译者注〕 即从黑体辐射的波长分布中得到的量子论。

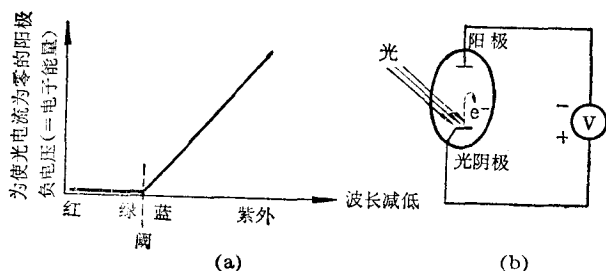


图 1·7 光电效应: (a)是存在在仪器
(b)中为释出电子所必须的光的阈波长

去和原子,甚至电子相互作用的量子——粒子或波束来解释的,它们的能量则被它们的波长所决定。摘下一个电子必须有一个一定的能量,而多余的能量则用来增加受逐电子的动能,这就说明了图 1·7 的情况。

这个观点又经过进一步修正。经发现电子束能显示干涉和衍射行为。电子似乎具有依赖于它的能量的特征“波长”。而那时认为电子是有物质性的东西。这个奇异的结果由海森堡 (Heisenberg) 以测不准原理做了解释,这个原理对同时知道一个粒子的位置和动量的精确度提出了一个极限。这个极限如此地小,以致对于象原子核那样大的粒子,当然还有对所有常见的物质对象,它是不重要的。但是,对轻的粒子,例如电子和光子(光子是带着一个辐射量子的粒子),对于带规定动量的粒子的位置测不准的范围是大到只能用统计力学或波动力学来表示成一个图形。这个图形具有波的形式,但对波形的唯一解释是在一个给定点的振幅的平方正比于在那里找到电子的概率。如果通过观察而实际确定了位置,那么波形就消失了;同时如果粒子继续从那个点向前运动,那末它就具有未知动量,而形成一个新的概率图形来描绘它的未来面貌。这样如果让电子或光子落在如图 1·6 那样有两个狭缝的表面上,那末在第二个表面的各点上找到它的概率就是一个我们熟知的干涉条纹的波图形。在粒子产生和最后测到之间,它的位置是不确定的,而且任何想去寻找它的路径的企图都要扰乱它的动量,也就破