

科學叢譯

放射性同位素在植物光合作用
研究中的應用

科學出版社

科學譯叢

放射性同位素在植物光合作用
研究中的應用

H. Γ. 多曼 等著

吳 相 鈺 譯

科學出版社

1955年7月

內 容 提 要

本書係根據蘇聯科學院報告 (ДАН СССР) 中所載五篇論文譯出, 都是關於放射性同位素在光合作用研究方面的應用的。前兩篇是研究光合作用產物的, 作者發現光合作用產物的多樣性。第三、四兩篇證明了在光合作用中同時產生蛋白質。第五篇是有關二氧化碳光還原反應的研究。蘇聯科學家們利用放射性同位素, 發現許多新事實, 這些事實使人們對於光合作用的認識向前推進一大步, 并為農業生產實踐提供了新的理論根據。

本書可供植物生理工作者、農業科學工作者、高等學校學生和中等學校教師們參考, 也是宣傳原子能和平利用的參考資料。

放射性同位素在植物光合作用 研究中的應用

原著者	H. Г. 多 曼 等
翻譯者	吳 相 鉅
出版者	科 學 出 版 社 北京東四區帽兒胡同 2 號
印刷者	新 華 印 刷 廠
總經售	新 華 書 店

書號: 0223

1955年7月第一版

(譯) 139

1955年7月第一次印刷

(京)0001—4,710

開本: 787×1092 1/32

字數: 18,000

印張: 1 插表: 1

定價: (8)一角八分

目 錄

光合作用中間產物的本性問題	Н. Г. 多曼	1
論各種植物光合作用最初產物的多樣性問題		
.....	Н. Г. 多曼、А. М. 庫津 Я. В. 馬穆里、Р. И. 胡佳科娃	8
論各種植物在光下和暗中的二氧化碳固定		
.....	Л. А. 涅茲果瓦羅娃	12
利用 N^{15} 的光合作用中蛋白質形成過程的研究		
.....	Т. Ф. 安德列耶娃 Е. Г. 普呂謝夫斯卡婭	18
細胞外的葉綠體對於以 C^{14} 示蹤的二氧化碳的光 還原反應	Е. А. 巴欽科、В. И. 巴然諾夫	23

光合作用中間產物的本性問題

H. Γ. 多曼

揭露綠色植物固定二氧化碳的化學歷程和闡明在這一固定作用中所生成的最初產物的本性，乃是了解光合作用的全部過程的最重要的關鍵。近十年來已確定了許多新的事實，但是各個不同的研究工作者根據這些事實所作出來的結論，常是互相矛盾而非永遠可靠的。例如，目前關於短時間固定二氧化碳後所形成的中間產物的本性，就有不同的意見。一些著作的作者分離出了高分子類型的化合物作為光合作用的基本的中間產物，但同時另一些作者又認為這種中間產物是在他們的試驗中所形成的量最多的磷酸甘油酸。根據近來的報告，加弗郎 (Gaffron) 以及飛格爾和羅森伯格 (Fager and Rosenberg) 從前未能分離出磷酸甘油酸來，但現在已獲得這種化合物，並且在他們的試驗中所形成的產物中這是最主要的部分。

我們以為，上述諸工作中所得到的不同結果大概首先應根據不同的研究材料和試驗條件來解釋，我們認為必需在方法論的特點上進行若干批評。

若把光合作用中間產物的形成過程看作是時間的函數，這些利用示蹤原子方法的研究工作者是沒有能夠盡力把固定二氧化碳的時間縮至最短的，雖然已經肯定了，在曝光 5—10 秒鐘後，在植物中已能找到在這一段時間內所形

成的許多物質。同樣，在類似的試驗中也沒有永遠給植物創造正常的生理條件，而光合作用對這種條件是如此敏感的。

我們的研究，目的在闡明高等植物光合作用中間產物的本性，是用兩星期的菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 幼苗的葉子進行的。試驗前，令植物在距它 50—70 厘米遠的 800 瓦電燈光下正常地行光合作用數小時。在試驗開始前的數秒鐘，葉子還留在植株上，植株的本根是在砂土中的。所選取的葉子放在小空氣室中，室中含有 0.5% CO_2 ，而 CO_2 中含有放散性碳 C^{14} 。爲了較清晰地看到光合作用產物形成的順序——這些產物的出現是決定於曝光時間的——葉子只在含有 C^{14}O_2 的小室中放 1 秒鐘，以後立即轉移至第二個小室中，這個小室中含有同樣濃度的無放射性的 CO_2 ，在這個小室中繼續放置，放置時間與試驗計劃相適應。在這些試驗中，不能將示蹤的 CO_2 帶至第二個小室中，葉子在第二個小室中放置的時間是較長的。試驗在小室中空氣的溫度等於 18—20°C 下進行。

在放置時間終了以後，迅速將葉子浸在沸水中以殺死它，並煮沸 2 分鐘。再用水將葉子提取兩次，將溶液過濾，並用乙醚提取，然後在真空和 40°C 下蒸發至乾。將物質溶於少量水中，並將所得到的不透明的溶液稀釋至一定體積。分出一部分溶液來以測定其中的放射性。向大部分溶液中加入這樣多的酒精，以使溶液中酒精濃度爲 80%。這時有黃色的棉絮狀沉澱落下來（部分 A），用離心法將它分離出來。向所得到的溶液中，加入 BaCl_2 的酒精溶液以行沉澱，用同樣方法獲得部分 B。再在低於 40°C 的溫度下，將所得到的溶液重新在真空下蒸發至乾，然後將餘留物溶於這麼

多的水中，以使溶液中這些物質的濃度和起初時一樣。有時有少許過量的 Ba，則向溶液中通入 CO_2 以除去之。這些物質的進一步分離則用離子交換劑進行，先通過陽離子交換劑，再通過陰離子交換劑。用計數器測量分離出來的所有各部分的放射性，並將其換算為總放射性的百分數，總放射性是在原始的溶液和用水提取後的葉子裏所測出的。曾進行了葉子的不同曝光時間——自 0.5 至 300 秒——的試驗。特別值得注意的是最短的曝光時間，0.5 和 1 秒，這是從在含有 C^{14}O_2 的大氣中曝光時算起至將葉子浸在沸水中的一刹那為止的時間。上述試驗的結果列在表 1 中。

根據表 1 所列數字，可得出結論說，在極短的曝光時間內，全部示蹤的碳都進入溶液中了，而其中 90% 以上均為酒精所沉澱而在部分 A 中。隨着在無放射性碳的二氧化碳中曝光時間的增長，起初被固定的 C^{14} 就由部分 A 而轉為不溶於水的化合物和溶於 80% 酒精的化合物。

未觀察到部分 B 與時間之間有規律性的變化。這裏應着重指出，就其製取的方法而論，這一部分和其它著作中所敘述的部分 B 是不同的。可以推想，上述其他作者的部分 B 可能由於乾燥時它們的凝聚作用而變為部分 A。

在曝光 0.5 秒時，有達於 6% 的示蹤碳，存在於不被 BaCl_2 自 80% 酒精溶液中沉澱出來的部分中。增長曝光時間則使這一部分中示蹤碳的量迅速增高。進一步將其用離子交換劑分析，證明既有陽離子性質的、也有陰離子性質的放射性物質存在；陰離子性質的物質在短時間曝光的試驗中是顯然佔優勢的。在 1 秒鐘以下的短時期曝光時，在中性物質類型的糖類中未發現示蹤的碳；曝光時間延長，則這一部分中 C^{14} 的量逐漸增多。

表 1

在光中曝曬的時間, 以秒計		各部分中放射性的百分率								
在示蹤的CO ₂ 中	在示蹤的CO ₂ 中	不溶於水的部分	溶於水的部分	部分A, 爲溶於80%酒精中的所沉澱的部分	部分B, 爲80%酒精中的BaCl ₂ 所沉澱的	部分B, 沉澱後的溶解部分	在陽離子交換劑上的	在陰離子交換劑上的	溶液中性的物質	溶於乙醚的部分
0.5 以下	0	0.1	99.0	94.3	8.2	4.2	6.0	4.8	0.0	0.0
"	0	0.3	99.7	91.4	11.7	2.9	10.2	8.0	0.2	0.0
"	1	1.2	98.8	85.3	16.0	2.1	15.4	8.1	3.3	0.0
"	2	1.0	99.0	74.4	34.4	5.4	25.2	9.5	7.2	0.0
"	3	1.7	98.3	85.4	21.3	1.9	19.5	9.1	3.6	0.0
"	4	1.4	98.6	70.1	29.7	4.2	27.4	13.6	5.5	0.0
"	9	2.4	97.6	64.7	38.2	10.8	31.0	11.8	6.1	0.0
"	14	4.8	95.2	65.5	43.5	3.2	39.9	17.0	9.5	0.0
"	19	5.2	94.8	60.8	37.9	5.8	30.6	15.1	6.2	0.0
"	29	6.0	94.0	63.4	35.0	7.4	33.1	10.5	8.6	0.0
"	59	9.6	90.4	50.2	44.1	2.7	40.7	17.1	13.0	0.4
"	299	23.5	76.5	38.0	45.6	3.0	43.0	11.6	18.6	1.0

爲了闡明在 CO_2 固定的產物（部分 A 中的）的進一步轉變過程中光的作用，又進行了一系列的黑暗試驗，葉子在照光之下固定示蹤的 CO_2 1 秒鐘後，即被轉移到含有濃度相等的無 C^{14} 的 CO_2 的黑暗的小室中，並在這裏放置不同的時間。分份的結果得到下列數據（參看表 2）。

從表 2 可以看到，在黑暗試驗中放射性碳的分佈情況一般地很像它在光試驗中的分佈。不同的只是留在葉子中的不溶於水的部分。在光下，這一部分隨着曝露時間的延長而大爲增高，但在暗中則幾乎停止不變。在這一次研究中，我們只限於以分份爲準的各類物質的測定，沒有牽涉到個別物質的變動，這種變動是可能非常明顯地反映在個別部分中的，特別是在黑暗中和光下曝露的不同系列的試驗中。但是在光下和暗中的試驗中，在多數部分中放射性的分佈之如此相吻合就證實了凱爾文和本森 (Calvin and Benson) 所作的觀察，他們說，在植物預先照光後，不僅在若干時間內黑暗中 CO_2 的固定會加強，而且也會消耗還原劑而發生進一步的還原作用，差不多一直還原至醣及許多其他產物爲止，還原劑是在光下形成並在一定條件下積累起來的。我們所觀察到的在光下和暗中的各系列試驗中不溶性部分的差別則證明了，這一部分只能在直接照光之下形成，或是限制着不溶性部分物質的合成過程的能量傳遞者之不能大量地聚積。

本工作所獲得的資料證明， CO_2 的固定是由不溶於 80% 酒精中的物質所實現的，這就反駁了光合作用最初中間產物的低分子特性的假說而與盧本 (Ruben)、波欽科 (Е. А. Бонченко)、庫津和施科里尼克 (А. М. Кузин и Р. Я Школьник) 關於高分子物質在光合作用中的意義的假說相符

表 2

曝 露 時 間, 秒		各 部 分 中 放 射 性 的 百 分 率									
在示蹤的 CO ₂ 中, 有 光	在無示蹤 碳的CO ₂ 中, 黑暗	不溶於 水的部 分	溶於水 的部分	部分A, 為80% 酒精所 沉澱的	溶於80% 酒精中的 部分	部分B, 為80%酒 精中的 BaCl ₂ 所 沉澱的	部分 B 沉澱後 的溶解 部分	陽離子 交換劑 上的	陰離子 交換劑 上的	溶液中 的中性 物質	溶於乙 醚的部 分
1 秒以下	0	0.3	99.7	91.4	11.7	2.9	10.2	2.0	8.0	0.2	0.0
"	4	1.7	98.3	78.0	25.6	8.5	13.7	4.8	6.9	2.0	0.0
"	29	0.3	99.7	47.7	54.5	6.1	45.2	26.0	16.5	2.7	0.0
"	59	0.4	99.6	45.9	53.8	10.2	43.1	24.5	17.5	11.1	0.0
"	299	3.5	96.5	36.1	62.4	12.8	50.0	19.2	16.0	15.3	0.0

合。

我們所得到的各部分都不是只有一種成分的。有趣的是探究被固定的 C^{14} 在個別物質中的運動，這種物質應屬於上述的某一部分；現在我們正在進行這項研究。

〔譯自蘇聯科學院報告 (ДАН СССР) 1952, 84 (5): 1017—1020, 著者: Н. Г. Доман; 原題: К вопросу о природе промежуточных продуктов фотосинтеза; 原文出版者: 蘇聯科學院出版社〕

論各種植物光合作用最初產物 的多樣性問題

Н.Г. 多曼 А.М. 庫津
Я.В. 馬穆里 Р.И. 胡佳科娃

許多研究工作者曾提出這種假定，即在光合作用過程中，除碳水化合物之外，還形成其他的產物，例如蛋白質。這種假定的主要根據是：當植物自培養液中獲得醣時，並不能完全正常地發育，而必需在光下同化 CO_2 ，由於這種同化作用，在植物中視條件而定，就形成了某種比例的各種不同的物質。

例如，在別切尼津娜 (А.М. Печеницина) 的一篇最近的著作中就證明了，高等植物中，消耗碳水化合物而形成蛋白質的過程只可能是速度極小的。尼啓波羅維奇 (А.А. Ничипорович) 提出了這種假定，即光合作用中同化二氧化碳的過程，包括固定 CO_2 的反應在內，是多種多樣的。涅茲格沃羅娃 (Л.А. Незговорова) 在用示蹤的 CO_2 研究光合作用時也得到了同樣的結論。可惜的是，在她的試驗中，植物在含有示蹤 CO_2 的大氣中曝露時間太長 (20—60 分鐘)，這就不能判斷，還是光合作用最終產物的成分改變了，還是這種區別就是屬於在光合作用的最初階段所產生的物質的。

在光合作用過程中形成那些種產物的最直接的證據就

是隨着 CO_2 同化作用中形成這些產物的過程而順次分離它們。本次的研究就是用這種方法來進行的，其目的是闡明各種植物在形成光合作用產物方面的可能的差異。工作中所應用的方法是我們之中的一個已經報告過的。

研究了 12 科的 17 種植物的幼葉在光合作用中所形成的產物。如研究的結果所指出的，在形成光合作用產物的順序性中，除去為全部上述植物所固有的一般特徵外，還觀察到為個別的種和科所特有的特徵（參看表 1）。

例如，一般的特徵是，隨着曝露時間的延長，在所有的植物中，在部分 A 和 A + B 中，放射性碳 C^{14} 的量均減少；這兩部分含有不溶於 80% 酒精中和為 BaCl_2 的酒精溶液所沉澱的物質。同時在溶於 80% 酒精中和不為 BaCl_2 的酒精溶液所沉澱的物質中，以及在不溶於水的各部分中，放射性都增加了。

在曝露 1 秒鐘時，在碳水化合物部分中，或者放射性很少，或者完全沒有放射性。當曝露時間延長時，對於全部被研究的植物，這一部分中的放射性都增高了。

對於各種植物，示蹤的碳在各部分之間的分佈是遠不相同的。例如，曝露 1 秒鐘時，菜豆的部分 A + B 中，示蹤碳 C^{14} 的含量為 82.3%，糖用甜菜則為 43.1%，而秋海棠僅為 20.8%。在車軸草方面，為陽離子交換劑所吸收的放射性物質為 8.1%，為陰離子交換劑所吸收的為 1.2%，而中性物質為 0.0%，而在糖用甜菜方面，放射性在這三部分中的分佈則相應地為 14.0%、29.9% 和 12.2%，在秋海棠方面，則為 11.5%、57.6% 和 10.1%。

可以注意到屬於一科的血緣相近的各種植物，在某些部分中示蹤碳的更為近似的分佈。例如，在曝露 5 分鐘時，

水溶性部分中放射性碳 C^{14} 的含量為：豆科，42.3%（車軸草）和 54.4%（菜豆）；茄科，40.5%（烟草）和 38.0%（番茄樹 *цифомандра*）；藜科，8.4%（糖用甜菜）和 3.9%（濱藜）；菊科，8.0%（向日葵）和 10.6%（牛蒡）。這就着重指明，植物在遺傳上的近似性就帶有生物化學上的近似性。

在我們的試驗中所形成的水溶性部分的物質在濾紙上的電泳分析也同樣證實了各種不同的植物在光合過程中的質的差異。

將一滴被試驗的溶液放在一長條濾紙的中部，將濾紙的兩端固定在兩個電極上並浸在 1% KCl 溶液中，KCl 溶液是用作電解質的。濾紙條即被這種電解質均勻地浸濕了，然後在濾紙條上通過電壓 150 伏的 5—7 微安培的穩定的電流。2 小時後，當物質在濾紙上分散開之後，在繼續通電之下將它乾燥，然後將它放在倫琴射綫照像的底板上。

所得到的放射自攝像（見圖 1）明顯地證明了，對於各科

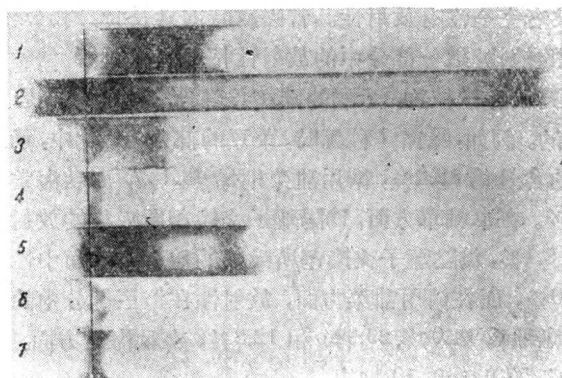


圖 1 在曝露 1 秒鐘後各種植物的葉中的物質的電泳分析放射自攝像：1. 菜豆；2. 番茄樹；3. 糖用甜菜；4. 向日葵；5. 大麥；6. 野芝麻；7. 蘿藦。

不同的植物，在光合作用中固定 CO_2 後碳所經的途徑是不同的。例如，在曝露 1 秒鐘時，在相同的試驗條件下，一些植物（菜豆）幾乎僅僅形成趨向陽極的酸性物質，而同時另一些植物，則除去酸之外，還形成相當多量的陽離子性的物質（番茄樹），以及中性物質（大麥，番茄樹）。

目前還沒有任何令人信服的資料能夠證實光合作用中形成各種各樣的最初產物。假若在自然界各種不同的植物在光合作用中固定 CO_2 時不是形成一種物質，而是形成多種物質，那麼這些物質的數目也是極其有限的。我們試驗的結果證明，僅在曝露 1 秒鐘時形成最初產物之後，即光合作用的最初階段，形成醣類之前，除醣之外，在行同化作用的葉子中也形成各種不同的物質，它們的比例是隨該種植物的代謝類型而有變化的。

〔譯自蘇聯科學院報告(ДАН СССР), 1952, 86 (2): 369—372;
著者: Н. Г. Доман, А. М. Кузин, Я. В. Мамуль и Р. И. Худякова; 原題: К вопросу о разнообразии первичных продуктов фотосинтеза у разных видов растений; 原文出版者: 蘇聯科學院出版社〕

論各種植物在光下和暗中的二氧化碳固定

Л. А. 涅茲果瓦羅娃

在科學中廣泛地存在着這種觀點，認為醣是光合作用的唯一的直接產物。但也有這種意見，認為在光合作用中除去醣外，還形成蛋白質及其他非醣類的產物。B.O. 泰烏松提出了對於下列概念有所懷疑，即醣是光合作用的第一個產物並且是形成存在於植物中的其餘物質的中間產物。根據 A.A. 尼啓波羅維奇的意見，在植物的光合器官的參與下，不僅合成了醣類，而且也合成了對於生命現象重要的其他化合物，不過這兩類產物的比例是決定於光的質和量、營養條件和植物的生理狀態的。此外還有這種假說，認為各種植物的生化特點不僅是由於唯一的最初產物醣再度轉變的特性，而且也是由於光合作用的最初產物就不同，各種類型植物的最初產物有其本身所特有的成分。換言之，可以設想，各種植物的生化特點在某種程度上就決定於因光合器官的活動而起始形成有機物質的最早步驟。

本文的目的就是比較各種植物在 CO_2 的黑暗固定過程中 and 光合作用中 C^{14} 的轉變的特點。我們研究了在光下和暗中的平行試驗中碳的放射性同位素 C^{14} 的分佈情況。研究方法如下：葉子先曝露在 C^{14}O_2 中，然後用 85% 乙醇固

定，研磨，隨後在迴流下提取，提取的溶劑是 85% 乙醇（1 小時），沸水（2 小時），輕汽油（100°C 以下部分，30 分鐘），乙醚（30 分鐘）。爲了從乙醇提取液中除去溶於輕汽油和乙醚的物質，用輕汽油和乙醚在分液漏斗中依次搖盪乙醇提取液。所有用同一種溶劑提取的部分都混合在一起並當作一份提取液。輕汽油提取液是深綠色的，乙醇提取液是黃色的，乙醚提取液是淺黃色的。各種植物的上述各份提取液的絕對乾重是不同的，但是對於所有的植物，乾重的百分率最高的是不溶性物質（26—59%）和乙醇提取物（26—56%）。輕汽油提取物和乙醚提取物不超過 9%。

在測定各提取物的放射性碳的含量時，情況是：無論在暗中或在光下，當曝露在 $C^{14}O_2$ 中之後，輕汽油提取物和乙醚提取物幾乎不含 C^{14} 或僅含有極少量的 C^{14} 。實際上爲葉子所吸收的全部的 C^{14} ，均分佈於下列各部分中：（1）不溶性的餘留物，主要含有細胞壁、纖維素和不溶於酒精中的蛋白質；（2）溶於沸水的部分，含有澱粉、糊精、水溶性蛋白質；（3）乙醇部分，主要含有可溶性澱粉、蛋白質和某些其他物質。到目前爲止葉子的蛋白質還研究得很少，葉子的細胞汁中含有少量的清蛋白質和球蛋白，在葉中的大部分蛋白質究屬於這種或那種類型，則還不清楚。因此可以假定蛋白質存在於我們所研究的所有各部分中，而特別是存在於不溶性的沉澱中，因爲葉子中大部分蛋白質僅能用碱提取。

因爲所吸收的同位素 C^{14} 的最大部分存在於酒精提取物中，所以將其進一步分離是有意義的。用碱性醋酸鉛將酒精提取物沉澱，這應該是使蛋白質沉澱。因爲我們沒有進行這樣所得到的沉澱的化學分析，我們暫時稱這一部分爲蛋白質。沉澱蛋白質之後，再用硫酸銅自溶液中沉澱醋