

现代农业科学讲座

XIAN DAI NONG YE KE XUE JIANG ZUO

光合作用研究的进展

殷宏章 著



农业出版社

中国农学会编

0945.11

现代农业科学讲座

光合作用的进展

殷宏章 著

中国农学会 编

现代农业科学讲座
光合作用研究的进展

殷宏章 著

中国农学会编

农业出版社出版 新华书店北京发行所发行
农业出版社印刷厂印刷

787×1092 毫米 32 开本 1 印张 15 千字
1979 年 4 月第 1 版 1979 年 4 月北京第 1 次印刷
印数 1—47,000 册

统一书号 16144·1875 定价 0.11 元

前 言

我们大家都知道，光合作用是地球上利用太阳能的最主要过程，是我们一切食粮和燃料的最初来源。直至现在，我们所利用的能量，基本上都是来自太阳光。地热、原子能等利用还很少。而转化太阳能的手段最主要还是靠植物的光合作用。水力、风力、潮汐以及光电池的利用等等还是很少很少的。我们维持生命活动的能量——食物，全部是直接或间接来自植物。而工业农业动力用的能量——燃料，也都是现在或多年前植物所积累的。有人作过一些统计计算，结果如下：

表一 世界能量供销与光合作用

达到地球表面的太阳光能量	3×10^{24} 焦耳
光合作用固定的碳 (2×10^{11} 吨)	3.2×10^{21} 焦耳
约为太阳能的	0.1%
人类消用的食粮(以碳计算) (8×10^8 吨)	1.3×10^{19} 焦耳
约为光合总量的	0.4%
现在消用的燃料 (1970 年)	3×10^{20} 焦耳
约相当于光合总量的	10%

从这个表中看出，尽管光合作用是一种最大的利

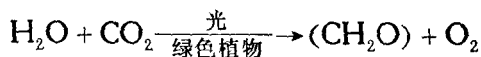
用太阳能的过程，但它的效率仍是很低的。只用了照射到地球上的太阳光的千分之一左右，提高效率的潜力还很大。虽然千分之一看来很小，而我们人类所需要的食粮从能量上来算却只占它的千分之五，所以光合作用的利用是大有可为的。至于动力燃料也不过占光合作用转化的能量的百分之十。现在工农生产所用的燃料煤、石油、天然气，不是现时的光合产物，而是古代保留下来的光合产物，我们是在吃老本。有人计算，全球所贮藏的石油或天然气，按照现在的使用速度，不过三五十年就要用光，煤也不过能用一百年，所以问题是严重的。

要从根本上解决这些问题，光合作用的研究显然是非常重要的。而如何提高光合作用的效率，如何使光合产物更有效地转化为我们所需要的食粮、燃料，是我们面临的重大问题。为了解决这些问题，就必须了解光合作用的过程及其内部的机理。

下面，我想谈三个问题：首先简单地介绍一下光合作用的机理研究近况，看看我们现在究竟认识了多少，存在着些什么问题。第二，谈一下近年来国外很热闹的、结合能源开发的有关光合作用方面的工作。第三，谈一下结合提高农业生产的光合作用问题。

一、光合作用的机理

一般我们都用下面这个化学公式来代表绿色植物的光合作用：



就是说，植物吸收地下的水和空气中的二氧化碳，用太阳光的能量合成有机物并放出氧气。这个公式一直沿用了二百多年，到本世纪初对其内部的步骤知道仍很少。原因是过去研究手段不够，只能用整个植株或器官，如用一片叶子来做实验，只能从外面摸索，不同环境因素对它的速度的影响，无法深入分析。本世纪二十年代起用单细胞绿藻作材料，较严格地控制环境，用较精密的测定方法，使研究推进了一步。例如已知道光合作用至少有两个步骤：一个光反应，有光才能进行；一个暗反应，不需要光。二者交替进行。所以同等数量的光不是连续给它，而是一闪一闪地照射，隔以一定的暗时间，则效率可以提高。但是这两个步骤是什么化学变化，如何联系则还不知道，主要原因是当时还不能拆开细胞，深入分析。

到四十年代有两个突破，奠定了现代光合作用研

究的基础。一个是同位素的应用，例如用同位素碳来示踪，可以知道二氧化碳进入植物后如何一步一步地转化成为有机物。现在这些步骤已大致清楚，中间产物和有关的酶已大致辨明，构成了所谓的光合碳循环或称卡尔文循环(见图 1)。这些全是暗反应不需要光。

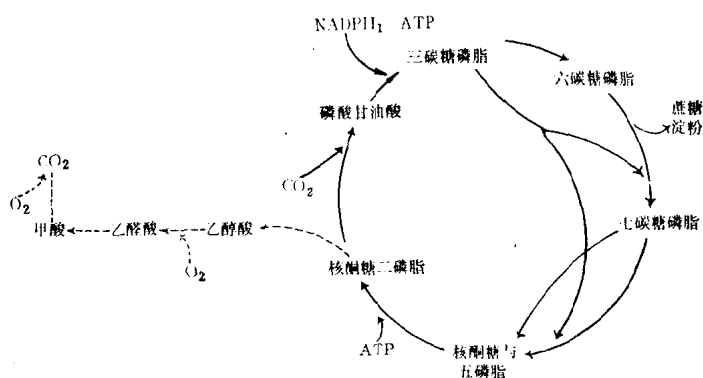


图 1 光合碳循环

这个循环其中一个最重要的酶是二磷酸核酮糖羧化酶，这几乎是光合生物中所特有的。它催化二磷酸核酮糖与二氧化碳结合，形成一个六碳的糖酸，这个六碳化合物分解为两个三碳化合物，再被还原为两个三碳糖，它们经过一系列的转酮、转醛、磷酸化等反应，固定下来一个碳，又重新产生一个二磷酸核酮糖，再去结合二氧化碳，这样六次循环，就形成了一个六碳

糖，再聚合成为蔗糖和淀粉。

第二个大突破是离体叶绿体的研究。这不仅是一个方法上的突破，而且是思想上的突破。我们早知道光合作用是在细胞里的叶绿体上进行的，也有办法可以把细胞打破，把叶绿体拿出来。但是拿出来的叶绿体是不会吸收二氧化碳而放出氧气的，所以按上述的化学公式定义说，是不能进行光合作用的。因而有人甚至认为光合作用是一个“生命现象”，一旦细胞破碎或受伤，光合作用立即停止。1939年英国的希尔首先打破了这个观点，他发现离体的叶绿体虽然不能还原二氧化碳放出氧气，但是加上一种可还原的东西，例如三价的铁(Fe^{++})化合物，就可以在光照下还原铁而放出氧气（所谓希尔反应）。但由于当时旧思想框框的影响，这个发现没有受到应有的重视，甚至被认为是“人为假象”，与光合作用无关。随后证明了这个现象确是光合作用的一个步骤，而且叶绿体本来能还原二氧化碳，只是在分离制备时有关碳同化的酶系统被洗掉了，完整的叶绿体是可以进行全部光合作用的。这个发现把光合作用大大推进了一步，从二十年代的细胞水平进入到四十年代以来的细胞器水平，并为六十、七十年代的生物膜和大分子水平打开了道路。

五十年代的一个重要发现是光合磷酸化。早已知道磷酸在光合作用中是必要的，但起什么作用却不知道，1954—1958 年发现离体叶绿体在进行光氧化还原作用(希尔反应)的同时，还能把无机磷加到有机物上，把腺二磷转化为腺三磷 (ATP)(见图2a)。几乎与此同时，另有人证明，叶绿体不仅能利用光来还原铁化合物或染料，还可以还原生物里具有的辅酶(辅酶 II, NADP, 见图2b)。在生物代谢呼吸和发酵作用中已经知道

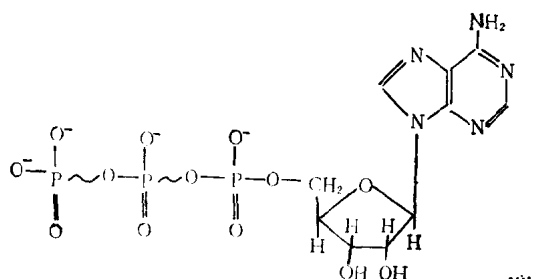


图 2a 三磷酸腺苷 (腺三磷)

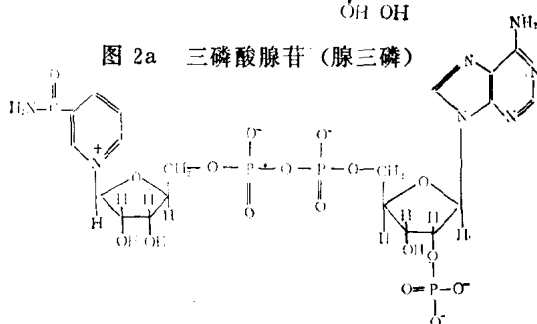


图 2b 烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸
(辅酶 II) (NADP)

这两种关键物质，腺三磷水解时能放出能量，是生物中一个能量的载体，在能量转化中起重要作用。辅酶Ⅱ则是一种氢的载体，在氧化还原中起转氢作用。

五十年代，在光合作用量子效应的研究上也很有进展，并发现有所谓红降现象及双光增益效应，指出光合作用只用叶绿体所吸收的远红光（700 nm）不行，还需要较短波的红光（680nm）。而且二者可以分开供给，而起增益效应，因而推论到光合作用有两种光反应。到六十年代初期，几个实验室根据自己的实验同时提出所谓的 Z 方案（见图 3）。

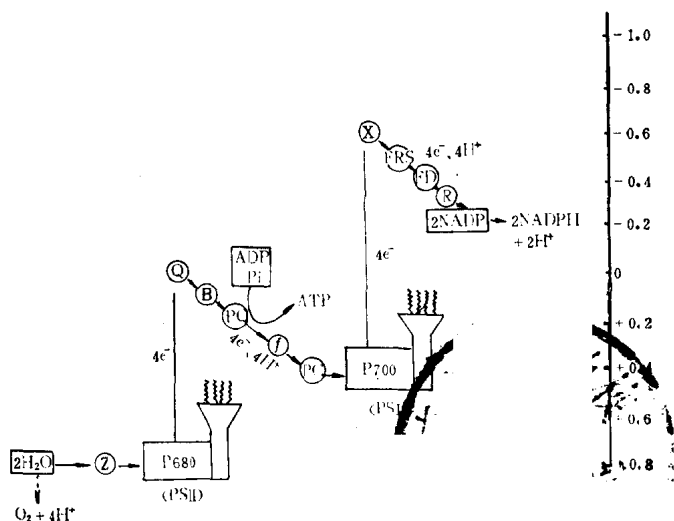


图 3 光合作用 Z 方案

根据这个方案，光合作用有两个光化学系统分别进行两个光化学反应。一个我们叫做光系统Ⅱ，是特殊状态的叶绿素a(P_{680})所进行的；通过光的激发，它把一个电子从-0.8伏提到0伏电位，所以能把水氧化，取出其中电子，来还原醌一类的东西。另一个我们叫作光系统Ⅰ，它是能利用远红光的能量的一种状态的叶绿素a(P_{700})，把电子从-0.4伏提高到0.4伏，即和氢电极的电位差不多，而还原铁氧还素(FD)或辅酶。在这两个光反应系统之间和两头都有一系列电子传递体，象电线一样，让电子从高电位流向低电位，而且这个传递过程中能量并不是完全损失的，而是联系着一个或几个磷酸化反应，形成高能的腺三磷。这些反应都是在叶绿体的内膜上进行的。结果所产生的还原的辅酶和高能的腺三磷(有人称二者为同化力)，可以在暗中经过上述的碳循环去还原二氧化碳。实验证明也确实如此，有了这两个东西，加上所需要的几种酶，就可以把二氧化碳转化成糖。而且它们不仅可以还原二氧化碳，在低等植物中也可以用来固氮——把氮气还原成氨——或还原其他可还原物质。

用一般的话来说，光合作用可以分为几个步骤：

(1) 光能的吸收与传递。植物有许多色素能吸收

光，高等植物除叶绿素a、b外，还有多种类胡萝卜素，低等植物还有各种各样的藻胆素，几乎可以吸收所有的可见光，但它们并不起光化学反应，而只是把吸收的光能传递到一个中心即一种特殊状态的叶绿素a(P_{880} , P_{700})。这些色素都称为“天线色素”，它们只起接收光波的作用。

(2) 光化学反应。能量传到反应中心的色素叶绿素a(P_{880}) (光系统Ⅱ) 和叶绿素a(P_{700}) (光系统Ⅰ) 才起光化学反应，引起电荷分离，把电子交给一个受体，再从一个供体取回电子，也就是发生一个还原和氧化的反应。光系统Ⅱ的最终电子供体是水，光系统Ⅰ的最终电子受体是辅酶Ⅱ(NADP)。

(3) 电子传递系统。在两个光反应之间有一系列的电子递体，如质醌(PQ)、细胞色素f(Cgtf)和质兰素(PC)形成电子传递链，有的电子递体在接收和送出电子的同时还接收和释放氢离子(质子 H^+)，所以也是质子传递体，如质醌($PQ + H^+ + e^- \rightleftharpoons PQH$)。

(4) 磷酸化作用。无机磷酸与腺二磷结合成腺三磷的过程，是与电子传递偶联起来的，可以用些办法使它们解联。磷酸化有两种，一种是非循环的，同时形成还原物和氧气，一种是循环的，只看到腺三磷的

形成，看不到最后有什么东西氧化和还原，它也有电子传递，只不过是电子在电子传递链中通过某些递体形成一个短路又转回去了。

(5) 二氧化碳的固定与还原。二氧化碳由二磷酸核酮糖羧化酶固定下来形成羧基，再通过一系列的变化由还原的辅酶和高能的腺三磷形成碳水化合物。

光合作用就现在所知是这样一系列的复杂过程。其中大部分反应都已阐明，可以分别进行；有关的色素、电子递体、酶等等和中间产物也大部分可以分离出来研究。可以说这些研究已进入到分子水平。但也有些部分仍很不清楚，如光反应的机理，水分解的过程，磷酸化与电子传递电的偶联等等，虽然也积累了不少知识，有所进展，但还有待深入探讨。

现在一般认为这个大致框框是差不多的，虽然也还存在些问题，也可能有革命性的改动。近来的研究是从下面几个方面深入，光合作用的研究已经不仅是一个植物生理学科的问题了。

(1) 光物理和光化学。这方面主要是集中在色素的结构性能，激发态和自由基等的物理化学的研究。这些变化都是很快的，大多数是毫微秒(10^{-9} 秒)或微微秒(10^{-12} 秒)级的变化。而且色素在体内的性状与提

取出来的很不相同，它们大约是二聚体或多聚体并且与蛋白质、电子受体和供体络合在一起。这是个很复杂的问题。在光合细菌中，近一两年来已经能把光反应中心提取出来纯化，达到几个色素与电子受体络合物的程度，研究已进入到大分子水平。在高等植物中，光系统 I 的研究进展较快，估计很快可得到纯化的 P_{700} 光反应中心。但光系统 II 则比较复杂，尚无突破的进展。

另外一个大问题是水的氧化机理，这一直是光合作用中最困难的课题。只知道它与锰有关。近年来虽然有所进展，知道放氧大约有四个步骤，每次转移一个电子，但转移电子的物质及它与水之间的关系，还很明白了。

(2) 膜结构与功能。光合作用是在叶绿体中进行的，在电子显微镜下可以看到叶绿体里面含有很多类囊体。一个类囊体是一个由膜包着的液泡。叶绿素、其他色素、电子递体等都是在这个膜(内膜)上。上述的光能的吸收、传递、光反应电子传递和磷酸化反应都在这个膜上进行。现在看来这些反应的所以能够有顺序地、效率很高地进行，关键就是这些色素、递体、酶等在这个膜上是有秩序、有组织地排列。一旦膜被打碎

了，虽然某些部分反应可以进行，而整个的过程就破坏了。所以膜的结构和这些物质在膜上的定位就成为一个关键问题。

不仅如此，一个膜总是把内外隔开，膜大都是由疏水的脂肪、磷脂蛋白质等构成，具有半透性。除了一些特殊的孔道外，水和离子是不能通过的，因而膜内外常常会有电位差，离子浓度、酸碱度(pH)、渗透压也会不一样。这些差异对能量转化也是必要的。1962年中国科学院植物生理研究所沈允钢、沈巩林等发现光合磷酸化有一个中间高能物。叶绿体在照光以后，在暗中再加腺二磷，磷酸还可以形成腺三磷。这个中间物不象是电子传递链上的一个递体而象是一个高能状态。1961年英国 Mitchell 提出化学渗透学说，认为磷酸化是由于膜内外的质子浓度差别(ΔpH)所引起的。后来很多实验证据也指出照光以后，膜内外确实有电位差、酸碱度差，可以引起离子的转移、叶绿体本身涨缩和膜上蛋白质的变形。其实不仅叶绿体如此，其他转化能量的机构如线粒体，甚至肌肉、生物电也都与膜有关，所以转能生物膜的研究，已成为一个基本的问题，一个专门的学科。

(3) 生物化学方面的研究，近年来也很有进展。

例如四碳循环，光呼吸的机理的阐明，不仅有理论意义，对生产实践也有指导作用。光合作用中的碳转化过程在卡尔文循环发现以后，认为已经解决。但是一、二十年以后，却发现有些植物光合作用固定二氧化碳的能力特别高，在很低的二氧化碳浓度下还能进行光合作用。研究结果知道这些植物的叶肉细胞中另有一个碳循环系统。其中丙酮酸被腺三磷酸磷酸化为磷酸烯醇式丙酮酸，再与二氧化碳结合形成四个碳的草酰乙酸等存储起来，转运到内部；有光时，再把二氧化碳放出来供给维管束鞘细胞去通过上述的碳循环进行光合作用。所以这些植物除去一般的光合碳循环（卡尔文循环）、二磷酸核酮糖加二氧化碳形成三碳糖以外，还有一个四碳固定二氧化碳的途径，后者虽然不能还原二氧化碳，但是起了固定、存储、供应的作用（图4）。因为这个酶对二氧化碳的亲合力很高，所以能利用空气中很低浓度的二氧化碳，从而提高了光合效率。亚热带高产植物如甘蔗、玉米等属于这个类型，一般称为 C_4 植物。温带作物如小麦、大豆没有这种固定二氧化碳的途径，则称为 C_3 植物。为了提高这些作物的光合产量，国内外均有大批科学工作者进行高光效作物的选种育种研究，我国有很多单位在进行这一

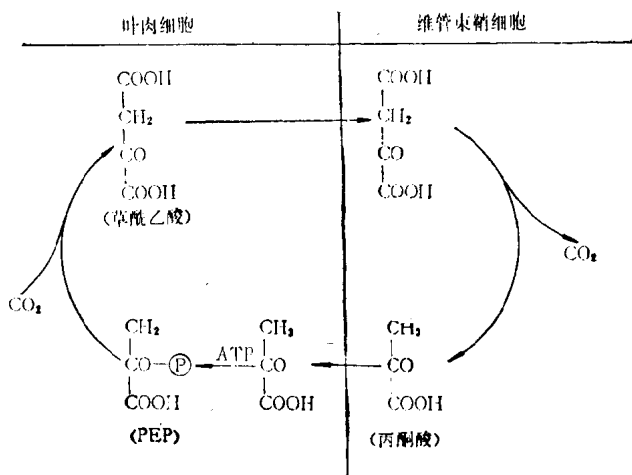


图 4

工作。

与这个问题相关连的还有光呼吸问题。植物在光下呼吸作用比暗中强几倍，而这种光下的呼吸作用不同于一般的呼吸作用，不是在线粒体内通过细胞色素呼吸链进行的，而是在过氧化体上，由乙醇酸氧化酶所催化的。研究的结果发现，叶绿体中光合卡尔文循环中的二磷酸核酮糖羧化酶，不仅能催化二磷酸核酮糖与二氧化碳结合形成两个三磷酸甘油酸，也可以催化前者与氧的结合，形成一个磷酸甘油酸和一个磷酸乙醇酸(图 5)。