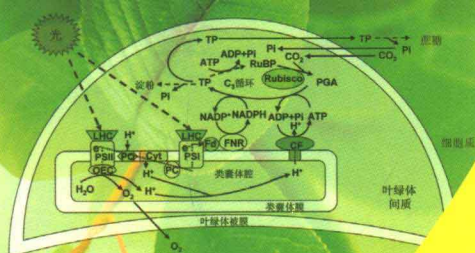


研究生创新教育系列丛书



光合作用学

许大全 编著



科学出版社

国家科学技术学术著作出版基金资助出版

光合作用学

许大全 编著

科学出版社

北京

内 容 简 介

光合作用是“地球上最重要的化学反应”。它为微生物、植物、动物和人类等几乎一切生物提供食物、能量和氧气,是生物圈形成、发展和繁荣及持续运转的关键环节。它也是影响中国现代化进程的战略性科技问题之一。

本书包括序篇(光合作用的重要地位)、历史篇(研究历程和演化简史)、方法篇(技术方法和光合参数)、机制篇(光合机构、原初反应、同化力形成和碳同化)、响应篇(光、温度、水、气和矿质营养)、调节篇(基因表达调节、光捕获调节、电子传递调节、碳同化调节、能量耗散、信号转导、节律变化和协调)和应用篇(光合作用的改善、生物能源和人工光合作用)7篇(共25章),从光合作用的生物化学、生理生态学和分子生物学等多方面全景式展示光合作用研究的历史、现状和最新进展及研究前沿,同时反映作者几十年的研究成果与经验。

本书可供大学和生命科学研究机构的生物专业学生、研究生、教学与科研人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

光合作用学 / 许大全编著. —北京: 科学出版社, 2013

ISBN 978-7-03-038768-4

I. ①光… II. ①许… III. ①光合作用—研究 IV. ①Q945.11

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2013)第 234569 号

责任编辑: 马 俊 孙 青 / 责任校对: 钟 洋

责任印制: 赵德静 / 封面设计: 陈 敬

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

新科印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2013 年 10 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2013 年 10 月第一次印刷 印张: 30 1/4 插页: 2

字数: 698 000

定价: 128.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

前 言

光合作用是“地球上最重要的化学反应”(1988年诺贝尔化学奖颁奖评语)。在古老的地球上,继生命发生之后的又一重大事件是放氧光合作用的出现。它为除少数化能自养生物之外的一切生物,包括微生物、植物、动物和人类提供食物、能量和维持呼吸作用的氧气及防御紫外线杀伤作用的臭氧层,成为生物圈形成、发展和繁荣及持续运转的基础、关键环节与巨大推动力。

中国科学院在纪念自己60岁生日之际编写的“创新2050:科学技术与中国的未来”战略研究报告中,将光合作用列为22个影响中国现代化进程的战略性科技问题之一,并且预言它是可能出现革命性突破的一个基本科学问题(中国科学院办公厅,2010),可见光合作用及其科学研究的重要性。

自1772年英国著名化学家Joseph Priestley发现光合作用200多年来,经过全世界几代科学家的研究,光合作用的生物化学机制已经大体上被阐明,在世界范围内已经发表光合作用研究论文数万篇,出版专著、文集逾百部,如*Biochemistry of Photosynthesis* (Gregory, 1971)、*Molecular Biology of Photosynthesis* (Govindjee, 1988)、*Ecophysiology of Photosynthesis* (Schulze and Caldwell, 1994)和*Photosynthesis: Photobiochemistry and Photobiophysics* (Ke, 2001)。

如今,光合作用研究已经发展成为一门全面、系统而深入的独立学科,以致有人开始使用“The Science of Photosynthesis”(Mitchell and Sheehy, 2008; Messinger et al., 2009)这样的术语。既然光合作用已经是一门科学,将这部涉及光合作用的光物理、光化学、生物化学和生理生态学以及分子生物学等方方面面内容的书定名为《光合作用学》(Photosyntheology),也就没有什么好惊奇的了。

本书共有7篇25章:序篇即第一章简要说明光合作用在地球生物圈中的重要地位;第一篇为历史篇,包括光合作用的研究历程和光合作用的演化简史2章;第二篇为方法篇,包括光合作用研究的技术方法和光合参数2章;第三篇为机制篇,包括光合机构、原初反应、同化力形成和碳同化4章;第四篇为响应篇,包括光合作用对主要环境因素光、温度、水、气和矿质营养的响应与适应5章;第五篇为调节篇,包括基因表达调节、光捕获调节、电子传递调节、碳同化调节、能量耗散、信号转导、节律变化和协调8章;第六篇为应用篇,包括光合作用的改善、生物能源和人工光合作用3章。

本书既包括光合作用的研究简史、生物化学机制和生理生态学基础知识,又涉及光合作用的研究现状和最新进展以及水氧化机制、光捕获调节、能量耗散、信号转导、逆境记忆、C₄水稻、光能制氢和人工光合作用等诸多研究前沿。同时,结合作者本人的主

要研究成果和数十年亲年经验，如在光合作用的光抑制与光破坏防御、对长期高 CO_2 浓度的光合适应机制和光合速率及叶绿素含量测定等方面都反映了作者本人的探索足迹和切身体会。但是，书内并不使用已经发表的原始数据、图表，也不直接采用他人正式出版的图表，必要时根据他人图表改画或改制。总之，力求体现作者自己的综合理解、思考与见解。

此前，主题为光合作用的中文书籍很少，而且有的过于简浅，有的过于专深，难以满足广大读者希望全面而深入了解光合作用的需要。本书则从生物物理学、生物化学、分子生物学和植物生理学及生态学等多方面全景式地展示光合作用的基础知识、研究前沿和研究历史、研究方法以及实际应用，力求简明扼要，通俗易懂，期望将它打磨成为引人入胜的佳品力作。不过，由于本人学识和能力有限，目前可能还没有达到这样的理想目标。

实际上，作者想写作本书的愿望由来已久。多年来，作为多种期刊的审稿人和《植物生理学报》(从 2002 年起更名为《植物生理与分子生物学学报》)副主编(1994~2000 年)、主编(2001~2007 年)，大量接触关于光合作用研究的稿件，深感不少初学者(大多是研究生)缺乏关于光合作用的基础知识，不熟悉光合作用测定的基本技术方法，不了解光合作用研究的现状，仅仅拥有现代化的仪器，便盲目地测定，围着所谓的“光合特性”等表面现象做一些重复性、资料性的工作，用一些不可靠的资料写文章，通篇是对现象的描述和常识的泛论，不解决什么科学问题，缺乏发现与创新。现代化的仪器很多(据《基因快讯》2011 年生态版第一期报道，国内仅美国生产的 LI-6400 便携式光合气体交换分析仪已经超过 700 台)，可是使用这些仪器研究发表的有所发现的论文却凤毛麟角。面对这种情况，不禁萌生了写一本关于光合作用的书的愿望，想在介绍光合作用基本原理的基础上，介绍光合作用的研究现状，特别是研究前沿、热点和尚未解决的问题，附带简要介绍导致重要发现的基本技术方法，以便帮助初学者提高研究水平。可是由于工作繁忙、没有时间，一直不能动笔。在 2007 年 6 月正式退休后，总算有了这个时间。

在 2008 年纪念恩师殷宏章院士百年诞辰的会上，本书作者曾经表示了如下愿望：虽然退休了，但是深感自己与光合作用研究的缘分还未了，还有不少一直想做的事没有做，应当老有所为，退而不休，继续发挥光和热，以新的方式为光合作用研究铺路搭桥，推波助澜，如写作与光合作用有关的书，让更多的年轻人了解、喜欢以至投身、献身于光合作用研究，为祖国的昌盛富强和地球生物圈的和谐繁荣贡献力量。经过 6 年的写作与修改，这本书终于面世，了却了这个心愿。

虽然从 20 世纪 60 年代在胡文玉和陈恺两位老师的指导下与冯玉昆同学合做大学毕业论文“光合强度的田间电测法”时算起，学习、研究光合作用已经 50 年了，可是由于本人接触的研究领域有限，基本上是在光合作用生理学的范围内探索，对于光合作用研究的诸多其他领域了解不多。面对光合作用知识的浩瀚海洋，自己所知道、所熟悉的如若沧海一粟。因此，本书的写作过程，实际上也是一个艰苦的从头学习的过程。从这

个意义上说,本书实际上是作者数十年学习、探讨光合作用的体会与总结。既然是学习,就一定有尚未学懂弄通之处;既然是体会,就难免有理解不当之处。所以,缺点和不足肯定不少,衷心欢迎专家学者和读者批评指正。

沈允钢老师批评地阅读全部书稿,并且提出许多宝贵意见与建议,陈根云博士、许彤辉博士协助制作本书的部分用图,叶建伟博士帮助查找许多有关文献,高辉远教授和曹坤芳研究员及沈允钢院士鼓励、推荐作者申请出版基金,对他们热情帮助和大力支持在此一并表示衷心的感谢。

参 考 文 献

- 中国科学院办公厅. 2010. 战略与规划. 见: 中国科学院办公厅. 中国科学院年鉴 2010. 北京: 科学出版社: 16-21
- Govindjee. 1988. *Molecular Biology of Photosynthesis*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers
- Gregory R P F. 1971. *Biochemistry of Photosynthesis*. London: John Wiley & Sons Ltd
- Ke B. 2001. *Photosynthesis: Photobiochemistry and Photobiophysics*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers
- Messinger J, Alia A, Govindjee. 2009. Special educational issue on 'Basics and application of biophysical techniques in photosynthesis and related processes. *Photosynth Res*, 101: 89-92
- Mitchell P L, Sheehy J E. 2008. Surveying the possible pathways to C₄ rice. *In*: Sheehy J E, Mitchell P L, Hardy B. *Charting New Pathways to C₄ Rice*. Singapore: World Scientific Publishing: 399-412
- Schulze E D, Caldwell M M. 1994. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin: Springer-Verlag

目 录

前言

序 篇

第 1 章 光合作用的重要地位	3
1.1 地球上最重要的化学反应	3
1.2 生命的发动机	4
1.3 地球生物圈形成和运转的关键环节	4
1.4 生物演化的强大加速器	5
1.5 新绿色革命的核心问题	8
1.6 未来能源的希望	8

第一篇 历 史

第 2 章 研究历程	13
2.1 18 世纪——发现光合作用	13
2.2 19 世纪——生态学研究	13
2.3 20 世纪——生理学与生物化学研究	14
2.4 21 世纪——分子生物学研究	29
第 3 章 演化简史	35
3.1 最早的光合生物——紫色硫细菌	36
3.2 放氧光合生物——蓝细菌	36
3.3 叶绿体——内共生产物	37
3.4 反应中心	39
3.5 电子传递链	40
3.6 放氧复合体	41
3.7 叶绿素	41
3.8 天线复合体	42
3.9 ATP 合酶	43
3.10 碳同化	43
3.11 C ₄ 途径	44
3.12 光呼吸	47

第二篇 方 法

第4章 技术方法	53
4.1 气体交换测定	53
4.2 电子显微镜	59
4.3 同位素示踪法	60
4.4 X射线衍射分析	61
4.5 光学光谱学	61
4.6 磁共振光谱学	69
4.7 色谱分析	70
4.8 电泳分析	71
4.9 分子生物学技术	72
4.10 数学模拟	74
第5章 光合参数	78
5.1 形态结构参数	78
5.2 生理学参数	79
5.3 生物化学参数	89
5.4 叶绿素荧光参数	93

第三篇 机 制

第6章 光合机构	101
6.1 光合生物种类	101
6.2 结构层次	104
6.3 气孔复合体	105
6.4 叶绿体	106
6.5 色素系统	108
6.6 光反应系统	113
6.7 膜系统	124
6.8 酶系统	129
第7章 原初反应	136
7.1 光能吸收与传递	136
7.2 光化学反应	138
7.3 氧释放	138
第8章 同化力形成	149
8.1 光合电子传递	150
8.2 光合磷酸化	156

第 9 章 碳同化	163
9.1 三碳途径——光合碳还原循环	163
9.2 光呼吸	166
9.3 四碳途径——四碳双羧酸循环	168
9.4 景天酸代谢途径	174
9.5 碳浓缩机制	175
9.6 光合作用产物	178

第四篇 响 应

第 10 章 光	187
10.1 光响应	188
10.2 光抑制	191
10.3 过量光下的信号转导	199
10.4 光适应	199
10.5 紫外辐射的影响	200
10.6 连续光照	202
10.7 避阴	203
第 11 章 温度	207
11.1 温度响应	207
11.2 温度胁迫	209
11.3 温度适应	214
第 12 章 水	222
12.1 水的环境作用	222
12.2 水分亏缺	223
12.3 水分过多	229
12.4 盐胁迫	231
第 13 章 气	236
13.1 二氧化碳	236
13.2 氧	244
13.3 空气污染	251
13.4 气压	252
13.5 全球气候变化	252
第 14 章 矿质营养	256
14.1 大量元素	256
14.2 微量元素	263
14.3 重金属污染	267

第五篇 调 节

第 15 章 基因表达调节	275
15.1 光调节	275
15.2 氧化还原调节	278
15.3 糖水平调节	282
15.4 氮水平调节	283
15.5 细胞核对叶绿体翻译的控制	283
15.6 C_4 光合基因表达的控制	284
15.7 D1 蛋白基因表达的调节	285
第 16 章 光捕获调节	289
16.1 叶表面特征与内部结构变化	289
16.2 叶片运动	290
16.3 叶绿体运动	292
16.4 状态转换	294
16.5 捕光天线的变化	296
第 17 章 电子传递调节	306
17.1 前馈控制与反馈控制	306
17.2 可选择的电子传递途径	307
17.3 光系统 I 循环电子传递	307
17.4 光系统 II 循环电子传递	317
17.5 光系统 II 活性的碳酸氢根调节	317
第 18 章 碳同化调节	321
18.1 气孔调节	321
18.2 酶调节	325
18.3 植物激素调节	339
第 19 章 能量耗散	343
19.1 高能态猝灭	343
19.2 光抑制猝灭	346
19.3 代谢耗能	349
第 20 章 信号转导	355
20.1 基本过程	355
20.2 光受体	356
20.3 质体醌	361
20.4 蛋白激酶和蛋白磷酸酯酶	362
20.5 糖水平	363

20.6	植物激素	363
20.7	活性氧	365
20.8	抗坏血酸与谷胱甘肽	367
20.9	G 蛋白	368
20.10	钙与钙调蛋白	369
20.11	一氧化氮	370
20.12	小 RNA	370
20.13	逆行信号	371
第 21 章	节律变化	375
21.1	生理节律	375
21.2	日变化	379
21.3	季节变化	381
21.4	发育变化	382
21.5	叶片衰老	383
第 22 章	协调	387
22.1	光合产物的源与库	387
22.2	光合作用与呼吸作用	389
22.3	C ₄ 循环与 C ₃ 循环	392
22.4	光系统 II 与光系统 I	392
22.5	电子传递与碳同化	393
22.6	叶绿体与细胞核	394
22.7	协调方式	394

第六篇 应 用

第 23 章	光合作用的改善	403
23.1	主要出路	403
23.2	思想障碍	404
23.3	光合潜力	405
23.4	改善目标	406
23.5	潜在问题	417
23.6	光合促进剂	417
23.7	促进措施	419
第 24 章	生物能源	422
24.1	生物产氢	423
24.2	燃料作物	430
24.3	藻源燃料	432

第 25 章 人工光合作用	437
25.1 意义	437
25.2 模拟全过程.....	438
25.3 模拟部分反应.....	442
名词索引	451
英文目录	466
图版	

序 篇

第 1 章 光合作用的重要地位

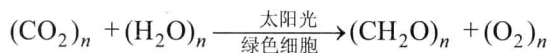
光合作用在地球上占有十分重要的地位。它是地球上最重要的化学反应，是生命的发动机，是地球生物圈形成与运转的关键环节，是生物演化的强大加速器，也是新绿色革命的核心问题，更是未来能源的希望。

1.1 地球上最重要的化学反应

1988 年，诺贝尔基金会在给一项光合作用研究成果颁发诺贝尔奖的颁奖评语中，称光合作用是“地球上最重要的化学反应”。这是对光合作用重要地位的最恰当而精辟的评价。

首先，从反应规模上说，地球上任何反应的规模都没有光合作用大。据估计，地球上光合生物每年大约将 1.06×10^{14} kg (1060 亿 t) 碳固定转化为有机化合物。地球上光合生物的年净初级生产力相当于全世界化石燃料(煤、石油和天然气)储藏量的 1%，是现在全世界年能量消耗的 10 倍。然而，每年光合作用固定的 CO_2 只是空气(大约 8×10^{14} kg 碳)和湖泊、海洋中溶解的 CO_2 或 HCO_3^- (大约 400×10^{14} kg 碳)的 0.04%。同时，光合作用还释放出所有进行呼吸作用的生物须臾不可缺少的巨大数量的氧气。尽管光合作用释放氧气的数量非常巨大，可是以现在的光合放氧速率计算，大气中的氧气还是需要 2000 年才能更新一次(Nobel, 2009)。

其次，从反应的重要性上说，地球上任何反应的意义都没有光合作用大。当然，光合作用不是一个简单的反应，而是由几十个反应步骤组成的一个复杂的反应过程。在这个过程中，太阳光能被光合生物转化成化学能，主要储存在由无机物二氧化碳和水转化成的有机物碳水化合物中，同时释放出氧气。简化的光合作用总方程式如下：



在地球上，一些原始的细菌可以利用 H_2S 之类的无机物获得生长和繁殖所需要的能量。除了这些化能自养生物以外，所有的其他形式的生物，都依赖光合作用提供的有机物、能量和氧气。因此，光合作用是几乎所有形式的生命赖以生存、发展和繁荣的前提。毫无疑问，一旦光合作用终止了，包括微生物、植物、动物和人类在内的几乎一切生物都将不复存在。

1.2 生命的发动机

英国科学家 James Barber (1995) 曾经把光系统 II (PS II) 比喻为“生命的发动机”，非常形象生动。虽然释放氧气的光合作用离不开 PS II，可是将太阳能转化为化学能并用于合成碳水化合物等有机物的复杂过程还必须有 PS I 和多种酶的参与，缺一不可。所以，如果把这个“发动机”的内涵适当扩大为进行放氧光合作用的“光合机构”，似乎更为贴切(许大全，2002)。图 1-1 描述了这个发动机的基本工作原理。后来，J. Barber 及其同事恰当地把光合作用称为“生物圈的原始发动机”(Archer and Barber, 2004)。

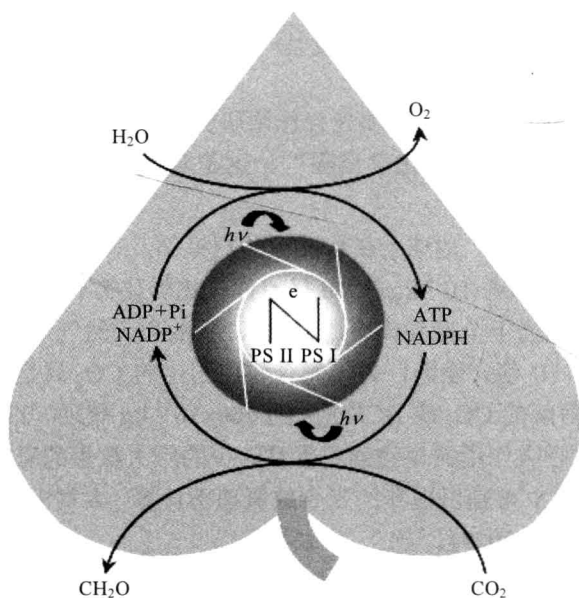


图 1-1 光合机构及其光合作用是生命的发动机

1.3 地球生物圈形成和运转的关键环节

光合作用是植物的基础代谢过程。在光合作用过程中，利用太阳光能和无机物 CO_2 与 H_2O 形成的有机物不仅为植物的生命活动提供必需的能量，而且为碳、氮、磷和硫等一系列代谢提供了物质基础，如氨基酸、蛋白质、脂肪酸和核酸以及多种次生代谢物的碳骨架。所以，光合作用是植物生长发育的能量和物质来源。没有光合作用，植物体就不可能由小变大、开花结果，也就不能一代一代不断地繁衍下去。

植物是地球生物圈的基本环节，是初级生产者。植物是生物圈中形形色色动物、微生物的食物和能量的来源，也是地球大气层内氧气从可以忽略不计到后来的 21% 不断积

累的生产者、推动者。地球生物圈中多种多样植物的生长发育和繁荣是微生物、动物和人类发展繁荣的前提条件。虽然那些处于食物链顶端的食肉动物鹰、狮、虎和豹等不直接食用植物,但是它们必须依赖那些食用植物的草食动物而生存。因此,也就不难理解,光合作用是地球生物圈形成和运转的关键环节(沈允钢,2000)。地球上的几万种微生物、几十万种植物和100多万种动物之间存在相互依存、相互竞争的密切而复杂的关系,其中最基本的是食物和能量的供求关系。这种供求关系的维持完全依赖光合作用。如果光合作用停止了,地球生物圈将无法运转,不复存在。图1-2描述了放氧光合作用在地球生物圈的形成和运转中的关键地位和作用。

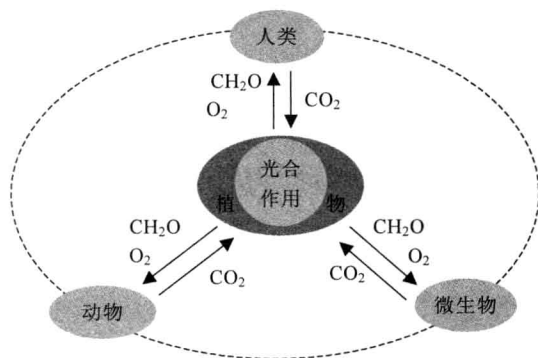


图 1-2 光合作用是地球生物圈形成与运转的关键环节

光合作用也是地球生物圈中物质和能量循环的不可缺少的环节。例如,其中的碳循环,就是连接生物界-非生物界、陆地-海洋-大气、人类社会-自然界和过去-现在-未来的重要环节。在整个碳循环中,固定、还原 CO_2 的光合作用无疑是不可缺少的一环。同时,维持生物圈的能量梯度也是由光合作用提供的。光合作用通过逆化学平衡断裂和创造化学键,把照射到地球表面的太阳光能稳定下来(Raven, 2009)。并且,作为生物界能量代谢的重要一环,呼吸作用所需要的底物碳水化合物和氧气也是来自光合作用,光合作用和呼吸作用协同完成水-氧循环(Falkowski and Godfrey, 2008)。

1.4 生物演化的强大加速器

地球上放氧光合作用的出现极大地加速了生物演化的进程,它使地球上有机碳的生产增长100~1000倍(Murphy, 2011)。地球演化的历史告诉我们,在古老的地球上与其周围的大气中原来是没有氧气的,大气中主要是甲烷、 CO_2 和 N_2 (Holland, 2006),只是在放氧光合作用出现之后,光合作用释放的氧气才使地球周围大气层中的氧气浓度不断增高,从最初的可以忽略不计到后来以及今天的21%,并且基本上稳定在这一水平。一句话,大气中所有的氧都是放氧的光合生物生产的(Hohmann-Marriott and Blankenship, 2011)。大气层中的氧气积累对生物的演化具有十分重要的意义。可以毫