

书刊评介 Book Review

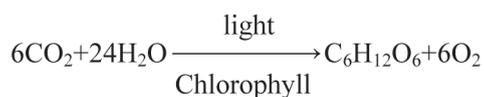
关于光合作用一些基本概念的思考

许大全*, 陈根云*

中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所, 上海200032

摘要: 这篇书评讨论一些植物生理学教科书中存在的与光合作用基本概念有关的问题, 例如光合作用的总式和原初反应。**关键词:** 暗反应; 光反应; 光破坏; 光抑制; 光合作用

最近看到一本由Sinha (2014)编著的教科书《Modern Plant Physiology》(第2版), 出版地和出版商为Oxford, UK: Alpha Science International Ltd. 笔者对其中光合作用一章(第九章)颇感兴趣, 优先阅读, 发现这章有两个特点: 一是对PSI和PSII、荧光与磷光、循环电子传递与非循环电子传递、光合磷酸化与氧化磷酸化、C₃循环与C₄循环、光呼吸与暗呼吸、CAM植物与C₄植物、细菌光合作用与绿色植物光合作用、细菌光合作用与化能合成作用和叶绿体呼吸与光呼吸这十对事物的异同作了仔细对比; 二是最后提出67个思考题, 并附答案。尽管这些对比的观点、结论未必都很贴切, 提出的问题和答案也未必都恰当, 但是对大学生、研究生深入理解和思考有关问题应该大有帮助。然而, 也发现该书作者对光合作用一些基本概念的介绍值得商榷。鉴于类似问题在国内出版的同类教科书中也时常可见, 觉得有必要择其要者做一些简要的讨论。

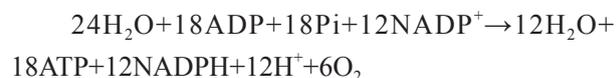
1 有问题的光合作用总式(p9.1, 该书页码, 下同):

除了不平衡(箭头左侧的H₂O分子数应当为6, 而不是24)的问题以外, 《Modern Plant Physiology》一书列出的上面光合作用总式还有两个问题: 一是以葡萄糖表示光合作用产物, 二是以叶绿素表示光合机构。然而, 葡萄糖只是光合作用的中间产物, 而不是光合作用的末端产物, 它既不是光合产物在叶绿体内暂时贮存的主要形式(淀粉), 也不是光合产物输出叶绿体的主要形式(磷酸丙糖), 也不是光合产物在细胞间和维管束内长距离运输的主要形式(蔗糖), 更不是果实和块根、块茎等储

藏器官内长期储藏的主要形式(淀粉和蔗糖)。所以, 在这个总式中, 光合产物应当用包括淀粉和蔗糖在内的碳水化合物[(CH₂O)_n]来表示。

虽然叶绿素在光能的吸收、传递和转化上发挥不可缺少的关键作用, 但是如果没有光系统、膜系统和酶系统的参与, 单独叶绿素不能完成光合作用全过程。所以, 在这个总式中应当用包括色素系统、光系统、膜系统和酶系统在的“绿色细胞”来表示光合机构。“绿色细胞”既基本适合原核生物蓝细菌, 也适合真核生物藻类和高等植物。这里也不宜用叶绿体表示光合机构, 因为蓝细菌没有叶绿体, 并且光合产物蔗糖的合成不是在叶绿体内而是在细胞质内进行的。

另外, 书中断言“光合速率与光合色素浓度成正比”(p9.73, 原文: The rate of photosynthesis is directly proportional to the concentration of photosynthetic pigments)的观点也是有问题的。它只在光强有限的条件下是正确的, 但在饱和光下两者没有正比关系。例如, 叶绿素含量明显减少的水稻突变体在弱光下叶片光合速率明显低于其野生型, 而在饱和光下突变体和野生型叶片光合速率却相同(Chen和Xu 2006)。

2 将光反应范围扩大化(p9.31, 原文: Summary of light reaction):

实际上, 光合作用过程中的光反应, 是光直接参与的反应, 即发生在受光激发的位于反应中心

收稿 2016-01-26 修定 2016-05-17

资助 国家“973”项目(2015CB150104)。

* 共同通讯作者(E-mail: chenggy@sibs.ac.cn; dqxu@sippe.ac.cn)。

的叶绿素分子的电荷分离,也即原初反应,或称之为光化学反应,而其后面的光合电子传递和与其耦联的光合磷酸化都没有光能的直接参与,严格地说,都不是光反应。

其次,称水氧化为水的光解(p9.20,原文: Photolysis of water),视为原初反应(Photolysis is a primary photochemical process)、视水氧化和同化力形成为光化学事件[p9.20,原文: Photo-oxidation events occur in both photosystems (PSI and PSII) but photochemical events like photolysis of water and production of assimilatory power is associated with PSII only,这里的is应当为are!])的观点也都是错误的,因为光能不直接参与水氧化,同化力形成(光合电子传递和耦联的光合磷酸化)也不是光化学反应;并且,同化力的组成部分NADPH的产生离不开PSI。尤其错误的是,该书作者还认为天线色素传递给反应中心色素的是电子,而不是激发能[p9.20,原文: Finally, electron are transferred to reaction centres of pigment systems (i.e. P₆₈₀ and P₇₀₀). After receiving electrons, reaction centres are excited and release electrons]。括号内前句中的“electron”应当为“photons”或“excitons”。但愿这里只是笔误。

与上述把水氧化视为原初反应的扩大化观点相类似,在国内出版的不少《植物生理学》教科书里说“原初反应包括光能的吸收、传递和转化”,或者说它是“光能的吸收、传递和转化过程”,让一些人误以为原初反应是物理反应和化学反应的综合过程。其实,光能的吸收与传递是一个光物理过程(Garab 2014)(请注意:没有什么“物理反应”或“光物理反应”!),而原初反应则是一个光化学反应,即反应中心特殊的叶绿素 a 分子经自身吸收或天线色素分子吸收、传递来的光子或激子(exciton)的激发,发生电荷分离,释放出电子,导致自身(原初电子供体)氧化和原初电子受体还原。换句话说,放氧光合作用中的原初反应就是光系统I的P700与A₀和光系统II的P680与Chl_{D1}之间的氧化还原反应(Mamedov等2015)。显然,不能把光物理过程和光化学反应两者混为一谈。

其实,即使没有天线色素分子吸收、传递来的光能,反应中心的叶绿素 a 分子仅凭借自身吸收的光子的激发,也可以发生光化学反应。但是,由

于反应中心的叶绿素 a 分子只占光合色素分子总数的几分之一,即使在强光下,如果没有天线色素分子给它传递来的光能,仅凭自身吸收的光子发生光化学反应,速率很低,每秒才几次。所以,为一个反应中心服务的几百个天线色素分子对光能的吸收和向反应中心的传递,只是原初反应得以高速率(每秒数百次)进行的必要前提,但绝不是原初反应的组成部分,而水氧化则是原初反应得以持续进行的根本保障(许大全2013),只有水氧化释放的电子被传递给电荷分离后带正电的反应中心叶绿素分子,使其复原,才能进行下一轮原初反应。确切地说,在原初反应中,光能被转化为电能,而不是化学能,只是在后面的电子传递和耦联的光合磷酸化过程中,电能才进一步转化为化学能贮存在NADPH和ATP分子中。

3 认为暗反应在暗处也能发生(p9.33,原文: Dark reaction occurs in dark as well as in light. It is not light dependent, hence it is called dark reaction)

的确,在体外,只要供给羧化底物二磷酸核酮糖(RuBP)、CO₂和同化力(ATP和NADPH),离体叶绿体酶制剂也能进行CO₂的固定与还原。但是,在植物体内,在黑暗中暗反应(碳同化)绝对不会发生,因为在黑暗中不仅催化碳同化反应的多种酶不能活化,处于没有活性或活性很低的状态,而且也没有羧化底物和同化力供应。所以,“暗反应”不是绝对地不需要光,只能说它们不直接依赖光,不需要光直接参与反应过程。

虽然景天酸代谢植物例如仙人掌晚上气孔开放时可以从体外吸收、固定CO₂于绿色细胞中,可那只是光合碳同化过程中的一小部分反应(磷酸烯醇式丙酮酸→草酰乙酸→苹果酸),而且也不是最重要的反应。在黑暗条件(夜间)下,这些植物形成的苹果酸只能积累在绿色细胞的巨大液泡中,待到光下(白天)苹果酸脱羧释放的CO₂进入叶绿体被二磷酸核酮糖羧化酶催化的羧化反应固定后才能进入光合碳还原循环,经过一系列反应形成磷酸丙糖,或者在叶绿体内进一步合成淀粉暂存,或者输出到细胞质内合成蔗糖,至此才算完成光合碳同化的全部反应。需要指出,夜间用于形成苹果酸的底物磷酸烯醇式丙酮酸来自前一个白天形成的淀粉,并且光合碳还原循环中CO₂固定的羧化底

物二磷酸核酮糖的再生和羧化产物磷酸甘油酸的磷酸化与还原需要ATP和NADPH(同化力), 而同化力的形成离不开光。显然, 即使是景天酸代谢植物, 所谓的暗反应——光合碳同化系列反应也不能在黑暗中进行。尽管光不直接参与这些反应, 可它们也是间接地严格依赖光的。

一句话, 如果没有光, 在植物体内, 即使是“暗反应”也是难以完成的。换句话说, 光合碳同化绝对地需要同化力, 而同化力的形成依赖光。大量实验表明, 当植物被从光下转移到黑暗中以后, “暗反应”最多可以继续几分钟, 当光下形成的同化力消耗殆尽后“暗反应”就完全停止了。因此, 不可以说“暗反应”在黑暗中也能发生。

该书将光合碳途径分为包括六碳糖形成在内的5个阶段[p9.33, 原文: Dark reaction comprises of following phases: (1) carboxylation phase, (2) reduction phase, (3) formation of hexose sugar, (4) regeneration phase and (5) product synthesis phase]。这种分法不科学, 因为六碳糖的形成只是形成中间产物的一个步骤而已。

另外, 认为叶绿体输出的光合产物是葡萄糖(p9.45, Fig.9.27a), 而不是3碳的磷酸甘油醛的观点也是错误的。

如果说, 在1920年代人们还没有揭开光合作用这个“黑匣子”的奥秘的时候, 根据实验结果提出光合作用包括光反应和暗反应的观念, 是一个不小的进步; 那么, 到了人们已经阐明光合作用的光化学和生物化学分子机制的21世纪的今天, 再继续把光合作用分为光反应(并且不恰当地外延到包括同化力形成的系列反应)和暗反应, 就显得过于简单、陈旧而不合时宜了。

4 违背能量守恒定律[p9.49、p9.55, 原文: Unlike dark respiration, photorespiration does not yield energy. Unlike normal respiration, in photorespiration energy is not produced (ATP not formed)]

实际上, 所谓的暗呼吸也不能产生能量, 只能产生能量载体ATP和NADH等, 即呼吸作用在将碳水化合物转化为 CO_2 和 H_2O 的过程中将能量贮存在ATP和NADH等物质中。众所周知, 能量既不能产生, 也不能消灭, 只能传递和转化, 从一种形态转化为另一种形态, 例如在光合作用过程中从光能

转化为电能、化学能。这是自然科学中最基本的定律——能量守恒定律。因此, 不能说“生产”或“产生”能量。

5 认为绿光下没有光合作用(p9.18, 原文: There is no photosynthesis in green light)

虽然叶绿素主要吸收蓝光和红光, 极少吸收绿光, 但是这并不意味着绿光下没有光合作用。许多植物中含有的胡萝卜素和蓝细菌、红藻中的藻胆素都可以吸收绿光, 并且它们吸收的绿光都可以传递给叶绿素, 用于光合作用。并且, 光合作用的作用光谱(Emerson和Lewis 1943; Balegh和Biddulph 1970)也表明, 在绿光下是有光合作用的。而且, 在特定波长(峰值为510 nm)的绿光下生长的莴苣植株干重显著大于白色荧光灯下生长的莴苣(Jonkan等2012)。因此, 说绿光下没有光合作用是没有根据的。

6 将光抑制与光破坏等同(p9.25, 原文: The target molecule D1 protein of PSII reaction centre gets damaged leading to photoinhibition)

光合作用的光抑制, 简称光抑制, 是一个描述光合功能变化的术语, 其根本特征是光合效率的降低; 光合机构的光破坏, 简称光破坏, 是一个描述光合机构结构变化的术语, 其主要特征是光系统II反应中心复合体的核心蛋白D1蛋白的降解和损失。这两者既不相同, 又有联系。在遭受强光和低温等多种严重环境胁迫或人为极端条件处理时, 光抑制总是光合机构破坏的结果; 在没有强光以外其它环境胁迫的自然条件下, 由于植物体内多种光破坏防御机制的有效运转, 光抑制往往只是能量耗散过程加强的反映, 而不是光合机构破坏的结果。诚然, 把光抑制和光破坏视为同义的大有人在, 远不只是该书作者一人。然而, 大量研究表明, 光抑制并不都是D1蛋白破坏的结果。光引起的光合机构的破坏, 可能只是一个在非常的环境包括实验室中才发生的现象。以前被认为是光破坏的一些事情, 实际上只是一些可逆下调的微妙机制运转的反映(Critchley和Russell 1994)。在植物的自然生长地, 光破坏不是普遍的, 许多过去被看作光破坏的迹象, 现在看来是保护性过程运转的反映(Björkman和Demmig-Adams 1994)。体内PSII的光抑制常常是一种保护性的策

略, 而不是一个破坏过程(Anderson等1997)。因此, 把光抑制和光破坏等同的观点是片面的, 错误的(许大全2003)。

回顾科学的历史经验, 往往可以得到有益的启示。关于光合作用的最大量子效率是多少的问题, 曾经发生持续多年的争论。在这场争论中, 呼吸作用和光合作用研究的权威专家、1931年度诺贝尔生理学或医学奖获得者O. Warburg坚持认为最大量子效率为0.25或最低量子需要量为4, 而他的学生、红降和双光增益效应的发现者R. Emerson及其同事用同样的植物材料和方法测定的这两个数值则分别为0.11和9左右。后来, 另外一些学者用多种不同材料和方法测定的结果证明, 前者是错的, 而后者是对的。看来, 即使是Warburg那样的世界顶级专家、权威, 也会犯错误, 说出来的话也不可能句句是真理。所以, 对任何知识、观点和观念都不能盲目地接受, 而要独立思考, 鉴别对错, 不能认为专家权威说的就一定都是对的, 也不能认为上了书的就一定都是对的, 更不能认为多数人都那么说就一定都是对的。否则, 难免犯人云亦云、以讹传讹的错误。

参考文献

Anderson JM, Park Y-I, Chow WS (1997). Photoinactivation and photoprotection of photosystem II in nature. *Physiol Plant*, 100: 214–223

Balegh SE, Biddulph O (1970). The photosynthetic action spectrum

of the bean plant. *Plant Physiol*, 46: 1–5

Björkman O, Demmig-Adams B (1994). Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: Schulze E-D, Caldwell MM (eds). *Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin: Springer-Verlag, 17–47

Emerson R, Lewis CM (1943). The dependence of quantum yield of *Chlorella* photosynthesis on wavelength of light. *Amer J Bot*, 30: 165–178

Chen Y, Xu D-Q (2006). Two patterns of leaf photosynthetic response to irradiance transition from saturating to limiting one in some plant species. *New Phytol*, 169: 789–798

Critchley C, Russell AW (1994). Photoinhibition of photosynthesis in vivo: The role of protein turnover in photosystem II. *Physiol Plant*, 92: 188–196

Garab G (2014). Structural changes and non-photochemical quenching of chlorophyll *a* fluorescence in oxygenic photosynthetic organisms. In: Demmig-Adams B, Garab G, Adams IIIW, Govindjee (eds). *Non-Photochemical Quenching and Energy Dissipation in Plants, Algae and Cyanobacteria*. Dordrecht: Springer, 343–371

Jonkan M, Shoji K, Goto F, Hahida S, Yoshihara T (2012). Effect of green light wavelength and intensity on photomorphogenesis and photosynthesis in *Lactuca sativa*. *Environ Exp Bot*, 75: 128–133

Mamedov M, Govindjee, Nadochenko V, Semenov A (2015). Primary electron transfer processes in photosynthetic reaction centers from oxygenic organisms. *Photosynth Res*, 125: 51–63

Sinha RK (2014). *Modern Plant Physiology* (2nd Ed). Oxford, UK: Alpha Science International Ltd

Xu DQ (2003). Several problems in the research of plant light stress. *Plant Physiol Commun*, 39: 493–495 (in Chinese) [许大全 (2003). 植物光胁迫研究中的几个问题. *植物生理学通讯*, 39: 493–495]

Xu DQ (2013). *Photosynthesis*. Beijing: Science Press (in Chinese) [许大全(2013). *光合作用学*. 北京: 科学出版社]

Thinking about the fundamental concepts of photosynthesis

XU Da-Quan*, CHEN Gen-Yun*

Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China

Abstract: This book review discusses some problems, that existed in some textbooks of plant physiology, related to the fundamental concepts of photosynthesis such as the total equation and primary reaction of photosynthesis.

Key words: dark reaction; light reaction; photodamage; photoinhibition; photosynthesis

Received 2016-01-26 Accepted 2016-05-17

This work was supported by the State Key Basic Research Program of China (2015CB150104).

*Co-corresponding author (E-mail: chenggy@sibs.ac.cn; dqxu@sippe.ac.cn).