

## 二、光合作用研究的进展

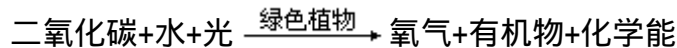
光合作用是植物特有的功能。光合作用是地球上最大规模利用太阳能把二氧化碳和水合成有机物，放出氧气的过程。它为人类、动植物及无数微生物的生命活动提供有机物、氧气和能量。万物生长靠太阳，没有光合作用，便没有生物的进一步演化和繁荣，也不可能有人类社会的生存和发展。光合作用不仅是生命科学的重大基础理论问题，而且与当今人类面临的食物、能源和环境问题密切相关。农业增产的核心是提高大田光能利用率。当今，人类文明所需能源主要是古代和当代光合作用固定的太阳能。利用和改造光合作用固定的太阳能仍是今后解决能源的重要途径。人类所需资源，很大部分是由光合作用产物而来，它不仅种类繁多而且可以再生。光合作用吸收二氧化碳对减缓地球的温室效应具有很大的作用。研究光合作用的机理，不仅能揭示出自然界这一独特的高效吸能、传能和转能过程的机理，而且能为调节和控制农作物光能转化效率，为仿生模拟开辟太阳能利用新途径，都能提供理论依据、方法、技术和途径。正是由于光合作用在理论和实践上的重要意义，许多国家都把光合作用的研究列为科学发展规划的主要项目之一。研究人类认识光合作用的历史，也是科学史的重大课题。正是由于这一问题的研究对于生命科学及人类未来前景的重要意义，所以 20 世纪以来，该领域作出杰出贡献的研究者多次获得诺贝尔奖。

人类在农业生产实践中，已经知道农作物生长需要通风、透光、施肥、浇水等过程，但对光合作用这个问题的认识，却经历了漫长的道路。

### （一）早期

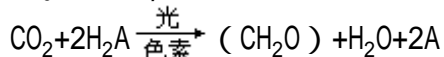
17 世纪初，荷兰医生范·海尔蒙特（Jan Baptista Van Helmont，1580—1644）做了著名的柳树桶栽定量试验：种在一桶土内的 5 磅柳树，只浇雨水，经 5 年长到 170 磅，而桶内土壤损失极少，证明柳树生长主要靠水。这个结论大体是正确的，因他忽视了空气中二氧化碳的作用。具有讽刺意味的是，这种气体是他头一个认识到它的存在，而且给它起了一个名称叫“固定空气”。1772 年，英国植物学家黑尔斯（Stephen Hales，1677—1761）发现，植物生长需要空气作营养。很可惜，他只满足于测量气体的体积，而不去研究它的性质。1771—1804 年间，四位不同国籍和职业的学者，通过大量实验工作，阐述了光合作用的主要步骤。首先是英国化学家普里斯特利（Joseph Priestley，1733—1804）于 1771 年用实验（助燃，小鼠成活）证明绿色植物可以改善空气。奥地利宫廷医生、荷兰人英根豪斯（Jan Ingenhousz，1730—1799）受普里斯特利实验启发，于 1779 年用 3 个月时间做了 500 多次植物对空气影响的试验，著书指出植物只能在阳光下通过其绿色部分改善空气。在暗处或夜间，植物仍损坏空气。1782 年，瑞士牧师塞内比尔（Jean Senebier，1742—1809）发现植物利用溶于水的“固定空气”（ $\text{CO}_2$ ），恢复空气的活性。随后，日内瓦的化学家德索绪尔（N.T.de Saussure，1767—1845）于 1804 年指出植物产生的有机物总量及释放的氧，远远超过所消耗的二氧化碳，由此断定光合作用还必须以水为反应物，阐明光合作用是绿色植物以阳光为能量，利用二氧化碳和水为原料，形成有机物和氧气。1845 年，德国医生迈尔（J.R.Mayer，1814—1878）指出植物可以

把太阳能转变为化学能贮存起来，成为能量的供给者，对光合作用的认识又深入一步。到 19 世纪中期，已列出下式来表示光合作用：



光合作用一定要产生氧气这种概念，曾持续较长时间，直到

1929—1931 年荷兰微生物学家范·尼尔 (C.B.VanNiel, 1897—?) 发现细菌光合作用，才改变了这种看法。范·尼尔通过比较生物化学研究，发现光合细菌与绿色植物一样，也能进行光合作用，区别只是绿色植物的供氢体 ( $\text{H}_2\text{A}$ ) 是水，而光合作用的供氢体是硫代硫酸盐，硫化氢、氢气或还原性有机物。这样，光合作用的过程可写成：



这项十分重要的发现，扩大了光合作用的概念，对以后光合作用的研究有深刻影响。

## (二) 20 世纪早期的研究

20 世纪初到 30 年代，主要研究了光合作用的中间步骤、量子需要量、光合单位等方面的问题，同时对叶绿素的研究也取得了进展。

### (1) 光反应和暗反应的发现

1905 年，英国植物生理学家布莱克曼 (F.F.Blackman, 1866—1947) 根据光合作用速率随光照强度增加，到一定程度后速率保持不变，再提高强度速率反而下降的现象，提出光合作用包括一个光照的光反应和一个不需要光照的暗反应。1919 年德国生物化学家瓦尔伯 (Warburg) 在布莱克曼实验的启示下，进一步证明光反应只受光强影响，暗反应不需要光只受温度影响。如果间歇照光，比连续照光得到更高的光合产量。

### (2) 光合作用量子需要量的研究

瓦尔伯是第一个把光量子概念引入光合作用定量研究中的人。在 1923—1950 年间，为了搞清楚光合作用中每还原 1 摩尔二氧化碳同时释放 1 摩尔氧气需要的光量子数即所谓“量子谜”问题。瓦尔伯富有独创性地把光能测定技术——辐射热测定法和经过改进的测压计用于研究小球藻的光合速率，使光合作用中发生的气体交换能快速、灵敏、准确地测定。他发现光合作用需要的能量由红光量子提供，量子需要与波长无关。1950 年，瓦尔伯发现，光合作用中光能转化是像爱因斯坦光化学当量定律要求和断言的那样，以单个量子反应一步一步进行的，这是现代量子生物化学的奠基性工作。但是，瓦尔伯与内格莱因 (E.P.Negleln, 1897—?) 在 1922 年测定小球藻光合作用的最低量子需要量为 4，后人未能重复。他的学生美国植物生理学家爱默生 (R.Emerson, 1903—1959) 经 1939—1941 年的重复实验，提出量子需要量为 8~12。为此他们之间展开了激烈的争论，一直持续到 1950 年。这时除瓦尔伯坚持己见外，大多数人测定的数值也是 8~12。由此可见瓦尔伯之自负而难于接受别人的正确意见。

30 年代，爱默生与美国的阿诺德 (W.A.ArnoId, 1904—) 的闪光试验表明，需要 2500 个叶绿素分子与酶系统结合，才能释放一个氧分子。因此，提出由 2500 个叶绿素分子组成一个进行光合反应的单位，称“光合单位”。

### (3) 关于叶绿素的研究

光合作用是由一个光能的量子所引发。绿色植物含有某些色素，它们容易吸取可见光谱区域的光。其中最重要的色素是叶绿素：叶绿素 a 及叶绿素 b。

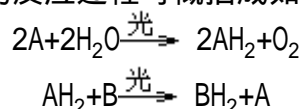
1905 年，德国化学家维尔施泰特 (Richard Willstätter, 1872—1942) 在瑞士苏黎世大学取得教授职位之后，最重要的研究是关于植物色素的。人们对植物色素感兴趣有两点理由。其一，植物色素中的一种——叶绿素，它能将太阳能转化成养分，所有生物都要赖以生存；其二，各种色素都是由非常复杂而相似的物质组成，分离它们的问题极富吸引力。维尔施泰特利用 M·茨维特 (Mikhail Tsvet, 1872—1919) 发展的色层分析技术，很快就能表明它是叶绿素 a 和叶绿素 b 组成的，并弄清了它们的分子式，他注意到叶绿素的重要特点之一就是其分子中含有一个镁原子，就像血红蛋白含单独一个铁原子一样。维尔施泰特因他在植物色素方面的研究成果，于 1915 年荣获诺贝尔化学奖。

30 年代，德国有机化学家 H·费歇尔 (Hans Fischer, 1881—1945) 确定了叶绿素的分子结构。它是由 4 个吡咯环排列成一个较大的环以镁为中心作桥联系而成的。这种环状体系通常吸收可见光，因此它们都有颜色。

### (三) 希尔反应

美国植物生理学家 R·希尔 (Robert Hill, 1899—?) 的离体叶绿体实验是 40 年代初的一项重大突破。20 世纪以前，光合研究是在植株或叶片上进行的，当时认为光合作用是一种生命现象，必须在活细胞内进行，如果细胞受损伤，光合作用也就停止。

希尔一生从事生物化学和植物生理学研究，特别出色的工作是对植物光合作用机理的新突破。开始，他研究不同血红蛋白的共性，探讨血红蛋白与氧可逆结合的机理，并与血红素相比较。他采用光谱分析方法测血红蛋白对氧的解离曲线，在凯林-桑伯格真空管中注入血红蛋白，除去管内样品中的氧后，定量加入氧气，使其达到平衡，由此确定氧合血红蛋白与血红蛋白之比。从该实验中，希尔对测定氧的方法得到新的启示：利用肌红蛋白与氧可逆结合的灵敏性，可以进行微量氧的测定。1937 年希尔成功地应用这种定量方法研究离体叶绿体，最初他用离体的叶绿体加叶片提取液，测到有氧放出。接着加上其他氧化剂如高铁氰化钾，能测到更多的氧，表明离体叶绿体能进行光合作用。但加二氧化碳却没有什么变化，表明离体叶绿体不能同化二氧化碳。他解释说：“如果二氧化碳真起了作用，我可能就不再走下去了，这证明在光中产生的氧气是与一个氢受体或电子受体相对应的。在光下进行的催化反应之一是草酸高铁钾到低价铁的还原。如果叶绿体所表现的这个性能是光合作用一部分的话，似乎氧必然是从水中来的。”希尔用叶的匀浆第一次获得开创性的突破：证明离体叶绿体在光照下，仍具有氧化-还原体系活性。由此，他预言：这种叶匀浆的铁-氧反应也许指示着一种与二氧化碳同化有关的机理，因此，光合作用的反应过程可概括成如下公式：



其中 A 是植物体内所含物质, B 为外源氧化剂, 如草酸铁。照光时, 若加入 B, 其氧化  $AH_2$  速度大于氧, 则可看到氧的释放, 而 B 被还原。由此可看出, 氧气的唯一来源只能是水。在这一点上希尔证实了 C·B·范·尼尔 (Van Niel) 关于光合机理的假说。希尔进一步研究证实, 植物光合作用的光反应是氧分子的产生, 而不是二氧化碳的还原, 氧的产生是由于叶绿体以草酸铁作受氢体所致, 其机理与完整细胞光合放氧过程相一致。

40 年代初 C·S·弗伦奇 (French) 与 M·C·安森 (Anson) 一道重复了希尔实验, 得到证实, 并命名为希尔反应。由于希尔发现的离体叶绿体的光放氧与当时流行的从整体细胞研究光合作用不同, 并且离体叶绿体不能还原天然受氢体和二氧化碳, 这与传统观念相悖; 此外, 由于战争的影响, 大部分基础研究停顿, 因而, 希尔反应在一段时间内没有引起重视, 甚至被认为是一种假象。后来受希尔反应的启发, 植物生理学家从对光强、抑制剂反应的相似性, 从温度系数、量子效率、吸收光谱的一致性来比较希尔反应和光合作用, 均说明希尔反应是光合作用的一部分。最有力的证明是天然受氢体——NADP 可被叶绿体光还原的实验。这就使光合作用的概念发生重大变化, 也使对光合作用的研究深入到亚细胞水平。

50 年代, 用电子显微镜研究叶绿体的结构表明, 叶绿体内有许多小而扁平的基粒, 基粒是由称为“囊状体”的片层叠成的, 片层上有各种光合色素, 其中叶绿素已于 1960 年完成人工合成。基粒埋在无色的基质内, 由排列疏松的基质片层互相联系。1958 年, 阿侬 (D.L.Arnon, 1910—) 等证明, 光合作用的光反应在囊状体片层进行, 暗反应在基质进行。

#### (四) 光反应

光反应是一个复杂的过程, 包括原初反应、电子传递和光合磷酸化。由于原初反应的产物寿命很短, 在微微秒时间范围内, 研究难度很大, 进展缓慢。近年来, 由于“光合作用中心”的提纯, 对原初反应的轮廓有了一些初步认识。目前已能分别绘出细菌和高等植物光合作用中的电子流途径。高等植物的情况则更为复杂, 它们以水为还原物质代替硫化氢使 NADP 还原, 这需要更多的能量。这个难题在自然界是由两个活性叶绿素中心的协作来解决的。弄清楚上述途径需要不少的努力。一些中间物的本质和结构尚未阐明, P700 (吸收高峰在  $700m\mu$  的色素) 究竟是怎样的物质以及 ATP 产生过程中的很多具体事物, 均有待研究。

和这些过程联系着另一过程叫做光合磷酸化, 我们只知道它的一些梗概。这一名词是不正确的, 实际上只发生了一次光化学作用, 即叶绿素的光激活。但光合磷酸化是所有光合反应中产生 ATP, 的主要过程。

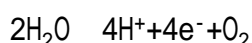
当叶绿素吸收光子时, 电子跃迁到较高的能级。当这些电子跳回到基态时, 能量就被称为叶绿体的植物细胞中非常有效的亚细胞组分所摄取, 通过一系列还不完全清楚的步骤以化学势能的形式贮存这些能量。如图 15 - 1 所示, 用于贮存这种能量的化合物之一是烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸酯 (NADP<sup>+</sup>)。NADP<sup>+</sup>在被氢给予体还原为 NADPH+H<sup>+</sup>的过程中吸收能量。



NADPH 最后把它的宝贵能量转移给通用的生化能量贮藏室三磷酸腺苷 (ATP)。

到目前为止，还很少提及电化学电荷平衡及光合作用产生的氧，而两者都是光反应的重要部分。在叶绿素和光的作用下，水分解为

氧气、氢离子及电子：



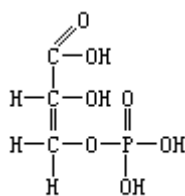
氢离子和电子用于保持电荷平衡，而氧则从植物细胞中释放出来。

这时候就不再需要太阳能了，因为贮存于 ATP 结构中的能量能够维持生物化学体系所需要的能量。如果在向植物细胞提供二氧化碳和水的同时，也供给无机物的话，那么该细胞或以后更多的活细胞都能在黑暗的情况下使用 ATP 中的能量，为正在发生的复杂生物化学反应提供能量。

### (五) 暗反应

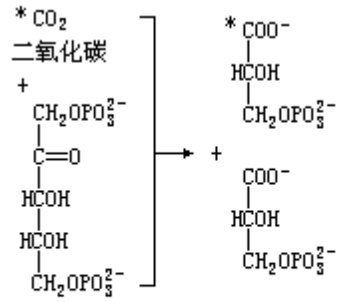
暗反应主要是碳循环，碳循环的产物比较容易鉴定，是目前了解最清楚的。早在 20 世纪初已知同化二氧化碳是一个酶促反应，不需要光，是一个暗反应。但还不清楚二氧化碳究竟是经过那些步骤才变成糖或淀粉的，40 年代，放射性同位素和纸层析技术的发展，对这项研究起了重要的作用。

从气态二氧化碳到葡萄糖的最终转化是由暗反应负责完成的。暗反应是由卡尔文 (Melvin Calvin, 1911—, 1961 年获得诺贝尔奖金) 发现的。卡尔文研究植物细胞中叶绿素对二氧化碳中放射性碳的吸收。他在一定的短时间间隔里用光照射植物，然后分析植物细胞，以确定哪些化合物含有最大量的放射性碳。当光照时间间隔缩短时，原先进入到化合物中的放射性碳比较多，而在其后的反应所形成的化合物中则较少。例如，在仅仅 5 秒钟的光照下，即发现放射性碳原子存在于化合物 3-磷酸甘油酸中 (见右式)。显然，这个化合物是在来自空气的  $\text{CO}_2$  与植物中的分子相互作用的最初反应中形成的。卡尔文发现，关键是空气中的  $\text{CO}_2$  与 1,5-二磷酸核酮糖反应，给出两个分子的 3-磷酸甘油酸：



3-磷酸甘油酸

在产生葡萄糖与再生 1,5-二磷酸核酮糖的反应 (用来吸收更多大气中的二氧化碳) 中，3-磷酸甘油酸被转化为其他糖类。而实现这些反应所需要的能量是由光反应产生的 NADPH 和 ATP 所提供的。



1,5-二磷酸核酮糖 3-磷酸甘油酸

\*C表示放射性碳(卡尔文的试验)。

图 15-2 表示光合作用暗反应的循环特征。请注意二氧化碳从左上方进入循环，而糖从右下方离开循环，由于只有一个碳原子进入每一轮循环，因此在七个 6-磷酸果糖分子中只有一个分子变为葡萄糖。

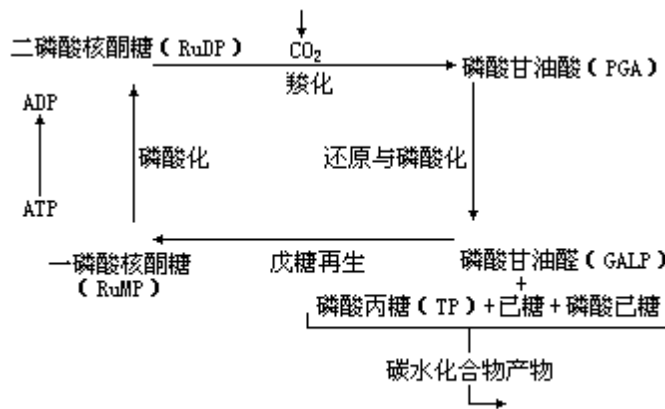
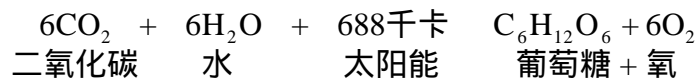
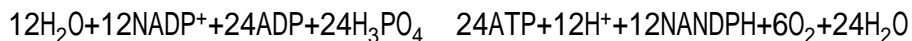


图15-2 卡尔文循环

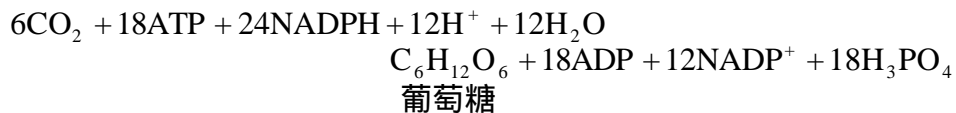
当考虑光反应及暗反应时，人们很容易看出，通常所给出的光合作用净反应式，是实际过程的极大简化：



光反应方程式可以总结如下：



在方程式两边都写上了水分子，因为水既是反应的部分原料（每个  $\text{NADP}^+$  需要一个  $\text{H}_2\text{O}$  才能反应），也是反应的部分产品（每生成一个  $\text{ATP}$  同时裂解出一个  $\text{H}_2\text{O}$ ）。方程式中的系数与产生六个  $\text{O}_2$  成正确的比例关系，而生成六个  $\text{O}_2$  提供的电子在暗反应中形成一个葡萄糖 ( $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ ) 分子。暗反应（固碳）可以表示如下：



## (六) 两种光反应系统与光合作用中心

1943年，爱默生等发现红藻在长波红光 (> 680 毫微米) 中，光合效率很低，这种现象称“红降”或爱默生效应。1957年，爱默生等又发现以长波

红光与较短波的红光（680 毫微米）同时照射，比单光照射的光合效率高，称双光增益效应或爱默生第二效应。1958 年，爱默生等提出长波光仅为叶绿素 a 所吸收，而整个光合效率的提高，还依赖于同时吸收短波光。1957—1959 年，美国生物学家布林克斯（L.R.Blinks, 1900—?）等发现用波长不同的光交替照射植物，光合速率在交替的瞬间有突增或突减，称瞬间效应。在以上工作基础上，1960 年英国的希尔和本多尔（F.Bendall）为解释叶绿体的非循环光合磷酸化的实验，提出两个光反应系统。不久，荷兰的迪伊森（L.N.M.Duysens, 1921—）等于 1961 年测量红藻细胞色素 f 的氧化还原变化时，也得出两种光反应的概念，他们明确指出高等植物和藻类的光合作用包括两种连续进行的光反应：一种是吸收长光波还原辅酶的光系统 I，另一种是吸收短光波从水脱氢产生氧的光系统 II。同时，德国、美国等许多科学家也从不同角度提出支持两种光反应系统的实验依据。以后，这种概念得到广泛承认，称为 Z 图式或连续图式。经过 60 年代多方面的努力，不但证实了两种光反应系统的存在，而且从离体叶绿体碎片分离出光系统 II 和光系统 I，并做到两者的组合。

两种光反应系统的提出，表明存在两个相应的作用中心。因此，60 年代末，以分离提取色素-蛋白复合物为基础，开展对“作用中心”的结构与功能研究。1968 年，美国生物物理学家里德（D.W.Reed）及克莱顿（R.K.Clayton, 1922—）首先从光合细菌提取出作用中心复合物。它是一个色素蛋白复合体，含有四个细菌叶绿素分子、两个去镁细菌叶绿素分子、一个泛醌分子和一个镁原子，它们以非共价键与三条多肽链组成的蛋白相结合。70 年代早期，公认绿色植物光系统 II 的作用中心为 P700 [1956 年在绿色藻类细胞中发现在波长为 700 毫微米时，光照引起一个色素吸收变化的高峰（氧化），熄光后退去（还原）。但不是立即恢复，而有一个延续期。这个现象称之为 700 毫微米光褪色，这个从动力学实验现象归纳出来的化学性质不明的“色素”（简称 P），称为 P700。]，光系统 I 的作用中心为 P680，光合细菌的作用中心为 P870。1979 年，美国的佩利（M.J.Pellin）等用人工方法复制类似的细菌作用中心，获得成功。70 年代以来，对绿色植物作用中心做了许多研究，虽也有进展，但一些主要问题仍不清楚。

### （七）“光合作用中心”晶体结构的测定及其功能研究

德国的三位生物化学家，包括 X 射线晶体学家戴森霍弗（Johann Deisenhofer, 1943—）、休贝尔（Robert Huber, 1937—）和米歇尔（Hartmut Michel, 1948—）由于成功地解析了细菌光合作用反应中心的立体结构，对阐明光化学反应的本质作用作出了极其重要的贡献，因而荣获 1987 年诺贝尔化学奖，其关键在于首次得到了可供 X 射线衍射结构分析用的细菌光合作用光合反应中心的膜蛋白结晶，并测定了这一膜蛋白—色素复合体的高分辨率的三维空间结构。

光合作用广泛地存在于各种植物、藻类和细菌当中，虽然在不同的生物体中有不少重要的差异，但其光能转换成化学能的基本效应是相同的。实际上，光合作用过程在生物体内是由许多个反应链锁所构成的。若干年来，许多科学家在探索着反应链锁中的第一个细节，不断地深入地认识这个反应过程，其中最为关键的步骤是光反应中的最初阶段，也就是由光引起电子传

递的这一步。图 15-3 为细菌中发生的这一过程的示意图。

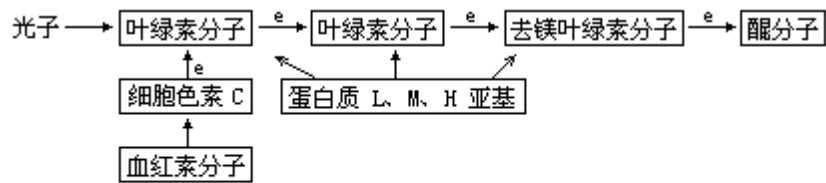


图15-3 细菌光合反应初始过程示意图

光子 ( $h\nu$ ) 在叶绿素分子上激发出电子, 然后, 电子沿着图 1 中实线箭头所示方向进行传递。最早被光子激发的叶绿素分子在传出电子后又能从细胞色素 C 分子 (并联有 4 个血红素分子) 得到电子, 即细胞色素 C 分子能使氧化后的叶绿素分子还原, 这样, 叶绿素分子就可继续受光子的激发而不断地引起电子的传递。这是根据生物化学反应而作出的推论。长期以来, 人们总希望从分子的结构上直接来证明光子是首先激活了哪一个叶绿素分子, 并引起了以后一系列的反应和能量传递过程。正是 Michel 等三位科学家对这一课题进行了卓有成效的研究工作, 确切地回答了这一问题。

Michel 等成功地从一种紫色光合作用细菌——绿红极毛杆菌 (*rhodospseudomonas viridis*) 中提纯了光合作用反应中心。这是一个完整的膜蛋白-色素的复合体。他们不仅完整地分离提纯了这一大分子复合体, 而且培养的晶体尺寸大到足够作 X 衍射晶体学的测定。他们收集了几十万个 X 光衍射点的数据, 从而作出了高分辨的三维空间的结构分析。这一整体组装的生物大分子——膜蛋白-色素的复合体包括两个部分: 一部分是 4 个蛋白质亚基, 分别表示为细胞色素 C 亚基 (cytochrome-C, 分子量为 38000), H 亚基 (H-subunit, 分子量为 35000), M 亚基 (M-subunit, 分子量为 28000) 和 L 亚基 (L-sub-unit, 分子量为 24000), 以上 4 个成分的结构如图 15-4 所示。

图 15-4 表示的组装大分子结构是包埋在细菌的光合作用类囊膜上的, 其中, 细胞色素 C 位于膜的外面, L 亚基和 M 亚基是横跨在膜上, H 亚基只是部分穿越细胞膜。值得一提的是, Michel 等在测定这些膜上蛋白质亚基定位的同时, 他们完成了以上各种蛋白质的氨基酸序列的测定, 在此基础上, 他们发现光合细菌中的 L 亚基和 M 亚基与植物当中的第二光合系统中的  $D_1$  亚基和  $D_2$  亚基基本相同, 从而提出细菌与植物这两种类型的光合作用有共同的结构与作用机理。

组成膜蛋白-色素复合体的另一部分与蛋白质亚基紧密相连, 它包括 4 个细菌叶绿素分子, 2 个细菌去镁叶绿素分子和 2 个醌分子还有一个铁硫蛋白, 如图 15-5 所示。构成了一个具有对称性的结构: 最上面的一对叶绿素分子构成了复合物的头部, 紧连着的是螺旋式悬垂在两边的分子链, 每边都有一个叶绿素分子, 一个去镁叶绿素分子和一个醌分子, 中心则是铁硫蛋白。由于对称性很好, 如果沿着反应中心的长轴将一侧的分子链旋转  $180^\circ$ , 就可以得到这个分子的完整构型。Michel 等所得到的 X 衍射结构分析结果提供了确切的证据, 说明了色素与膜蛋白的连接关系: 色素是与 L 亚基和 M 亚基所形成的疏水基团相连; 此外, 头部的叶绿素分子对、中间的去镁叶绿素都与这些蛋白质亚基上的氨基酸侧链形成了氢链, 这样构成的分子复合体包埋



在光合作用类囊膜上就能顺利地完光驱动的电子传递过程。

由于吸收光谱和电子自旋光谱学的应用，有人已揭示过光吸收过程中的某些细节，但学术界一直有不同的见解，直到 Michel 三人将反应中心的大分子空间结构阐明以后，才从分子的电子密度图上得到了最终的结论：是头部的叶绿素分子上的电子被光子激活，然后被激活的电子通过反应中心的分子链开始了一连串的电子传递过程，首先传到邻近的叶绿素分子和去镁叶绿素分子，然后再传到苯醌，进而形成了一个跨膜的电离过程并提供了储存能量，最终合成了糖。图 15-5 所表明的电子传递时间序列与这个分子空间结构的框架是完全吻合的。这就把人们对光合作用的认识推进到了一个前所未有的深度，因而 Michel 等人的科学研究工作得到了普遍的赞赏，一致认为他们确实解决了自然科学中的一个重大问题。

### (八) 初步的结论

谈光合作用的结论，本书的作者还没有这资格，幸好美国科学院编著了一本书叫《科学前沿》(Original English language edition published in 1992 by the National Academy Press, Washington, DC, USA)，其内容来自 1990 年的跨学科的科学讨论会，由美国前沿学科的带头人们谈科学前沿。

“自然界的光合作用是一个将太阳转变为化学能的过程”，这是赖顿 (Mark Wrighton) 在科学前沿讨论会上的开场白。赖顿在美国麻省理工学院化学系领导着一个实验室里正在积极开展可使用的光合过程实验室合成的研究。他所说的化学能是来自光子驱动下二氧化碳 ( $\text{CO}_2$ ) 和水 ( $\text{H}_2\text{O}$ ) 的裂解，并由此产生供植物营养用的碳水化合物和需氧生物维持生命所需的氧气 ( $\text{O}_2$ )，这种非凡的能量转换系统在分子水平上是如何运转的，其全部细节尚不明了，然而光谱学、结晶学和分子遗传学等方面的最新进展，已经弄清楚该系统的许多问题。

这个系统受两个基本条件所制约：植物或光合有机体必须有寄存和接收入射光子的机制；同时由于单个光子的能量很小，因此必须找到某种办法来收集和聚集这种能量。植物已演化出解决这个问题的机制。在植物体内叶绿素是化学家归之于敏化剂的一类物质，它吸收光，并引起随后的化学反应。赖顿解释道：“叶绿素的聚集起着收集和聚集光能的作用。”

自然界中光合作用过程包含两个单独的光系统 (称为 PS 和 PS )，每个光系统都含有叶绿素，叶绿素的电子为所产生的能量提供载体。光合作用分子步骤的顺序是在生物化学家称之为 Z 链的结构中发生的。这种分子排列使氧化还原反应得以完成，它包含分子间电子的实际的 (有时只是表观的) 传递。当氧化和还原两种现象一起发生时，就可把整个过程描述为氧化还原反应。通过这种反应，一种物质在反应的一半中被氧化；而另一种物质在反应的另一半中得到电子被还原。自然界利用光子使叶绿素中的电子游离后经一系列步骤将  $\text{H}_2\text{O}$  氧化，在过程中产生  $\text{O}_2$  (作为  $\text{H}_2\text{O}$  分解的产物)。

Z 链提供了生物化学家称之为“反应中心”的分子构造，它促使氧化还原反应进行。某种机制的运行不仅使电子从它的原子电离出来，而且一旦分

离出来，就以定时的和协调的方式沿着已知的路径运动。保证这种机制运行就是 Z 链分子排列的关键所在，总结 Z 链的三个要点时，赖顿说，在所有需氧植物中所发现的两种天然的光系统，均按下列顺序进行工作：吸收 4 个光子使叶绿素能化；通过电荷分离作用释放电子，使电荷迁移方式向远离空穴方向移动；然后，把电子传到两个互不干扰的远处，在那些地点它们分别完成 ( $\text{H}_2\text{O}$  的) 氧化和 ( $\text{CO}_2$  的) 还原任务。

处在这一系列反应中心的核心地位的是某种令人惊讶的概念，这就是为了使光合作用能够进行，生物进化已发展出能促使这一系列化学步骤进行的结构。这些步骤，即令今日，人们在实验室中也难以重复。罗彻斯特大学的麦克伦敦 (Geroge McLendon, 1988) 写道：“仅仅数年之前，许多化学家还以怀疑和否定的态度看待‘长距离’化学反应的概念，在这类反应中，不同反应物之间保持着一定距离 (10—30Å)，无法相碰撞。幸好，自然界并非持如此怀疑的态度，在光合链和呼吸链中，生物能正是通过这种长距离反应而传递的。”

赖顿报道说，近年来在建立反应中心的“分子结构”方面取得了显著的进展。不过，赖顿说，还遗留了一些尚未解决的问题，来自光激发的叶绿素的电子，其传递为何如此之快？电子传递为何只使用反应中心中两个十分相似的途径之一？加利福尼亚理工学院的里斯 (Douglas Rees) 一直专注于“最简单系统之一，以研究生物光合电子传递”，这是一种“仅具有单个光系统”的细菌，虽然它不放氧，或是不还原  $\text{CO}_2$ ，然而的确能进行光合作用，并且在它的某些细胞中运行已研究较清楚的电子传递。

反应中心的分子大部分是蛋白质，特化的多肽和氨基残基链。里斯解释道：“一旦光被一对特化的细菌叶绿素分子所吸收”，整个光合过程就开始了，这些分子称为 P680 (在波长 680 毫微米吸收光最强的色素)，它们与光子相作用后给出一个电子。于是这种结构就处于激发态，它代表电荷分离中带正电的组分，即空穴。当电子沿着传递链移动时，负电荷和带正电荷的空穴相距越来越远，同时便形成势能。从本质上说，反应中心像两个微型电容器，它把正负电荷分开，贮存在它的结构两侧，形象地说，就像电池的两极。在叶绿素吸收光子和给出电子之后，大约有 4 个或多或少独立的步骤组成这个过程。里斯解释说：“运动着的电子很快地约在 4 皮秒之内被去镁叶绿素所接受，然后把电子传给第一个醌  $\text{Q}_A$ ，再传递给次级电子受体醌  $\text{Q}_B$ ，最后，一种次级电子供体给出一个电子，以取代原初电子供体中失去的电子，因而，原初电子供体被还原 (即获得电子)。反应中心所捕获的光能最终用于推动生命所必需的代谢过程。”

里斯说，这个过程的许多细节人们都已直接观察到。他指出：“晶体学的研究为解释和理解此过程的动力学的顺序提供了极好的框架，但是，也提出许多新问题。”其中最重要的问题涉及这些不同步骤的速率。在反应过程中正负电荷载体的原子电吸引作用总是一种威胁，它要把已释放出来的电子拉回到它的空穴中去，这称为逆向电子传递过程。假如某一步骤的正向传递太慢，那么就会发生逆向电子传递，并使整个过程短路。除了增加反应速度之外，麦加伦登强调说，试验者还得会驾驭这些已释放出来的电子。“假如电子跑错了地方，你再想在微微秒时间内使它在周围挪动，那是无济于事的，因为这样恰好会使你的电子传递链短路，然后每个细胞组分会达到相同的自

由能，你将会得到因熵致死的后果。”

人们一直采用遗传工程的方法创造一些突变种，它们反应中心的某些蛋白质和辅助因子被除去或改变了。里斯说，“相当奇怪的是，许多由这些突变种生成的反应中心仍能工作”，虽然量子效率降低了。总而言之，里斯说：“分子生物学和化学物理的结合使人们对反应中心的结构有很好的了解。”他认为其中也包括光谱学和 X 射线晶体学的巨大努力。虽然迄今人们对此过程的动力学和力能学还不完全了解，但是他预言：“估计人们在未来五年左右时间内将这些问题的细节搞清楚，看起来是很有希望的。”

如今距里斯的讲话时间（1990 年）早已超过五年了，还未见到“将这些问题的细节搞清楚”的报导，看来，里斯是过于乐观了。“路漫漫其修远兮，吾将上下而求索”，光合作用之谜终将在 21 世纪被完全揭开。