光合作用机制研究的目前情况和存在問題*

湯 佩 松

光合作用的基本过程是植物通过叶綠素和酶活动，利用日光能将 CO_2 和水同化为碳水化合物，如葡萄糖和淀粉。这个过程的簡单表达方式是：

$$6CO_2 + 6H_2O \xrightarrow[\text{叶綠素(chl)}]{\text{光(hv)}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

它是人类食物的最終来源。农业生产在理論上是利用植物的这个独特功能生产粮食和其他农产品。由于其为人类生活中的一个基本問題，对光合作用机制的研究在百余年来一直是植物生理学和生物学部門的一个基本理論上的主攻方向。近 20 年来由于对一般生物氧化过程的了解和同位素示踪技术的普遍应用，在理論和方法上提供了新的武器，开辟了向这个問題进攻的新途径。目前对这个問題的研究不但是植物生理学和生物化学上的一个蓬勃开展着的問題，并已吸引着愈来愈多的物理学家和化学家的参与。因此工作进展很快，牵涉范围甚广，文献很多。Rabinowitch[1] 曾全面而深入地总結了 1956 年以前的工作，成为关于光合作用文献的經典总汇。虽然如此，由于工作进度的快速，在內容上和观点上又有了很多的进展，有必要对 1956 年以来关于光合作用机制研究工作进行評述。这是本文的試图。限于时間和能力，未能将这个期間出版的論文作全面的綜述，只就所能閱讀的有限文献，特别是就这个期間出版的一些重要評述性专刊[1-13] 的資料主观而又片面地理出几个綫索，提供讀者参考。具体內容絕大部分可在評論性或綜述性刊物[1-13] 中找到，不分别列出。

本文目的在于回答下列几个問題：(1) 最近(1956—1961)在光合作用机制上国际上做了那些(大的)方面的工作；(2) 有那些主要成就，今后趋势如何；(3) 这些成果是用那些重要技术和方法得来的；(4) 对可能进行研究的方向作些不成熟的建議。

一 近年来(1956—1961)光合作用研究的进展

(一) 工作的几个重要方面

1. 光反应 (1) Hill 反应本身已漸退为次要工作而轉入放氧及还原的机制問題；(2) 更重要的是"光化学"或光能轉化的原发机制問題[9]。

2. 暗反应，即 CO_2 固定过程。CO_2 固定的历程，中間步驟、酶化学等自 Calvin 循环[8,14] 及 Racker[15] 工作后已漸少开展[3]。其中的一个方面是 Calvin 循环和 CO_2 的暗固定，

* 本文是 1961 年 11 月在中国科学院召开的"光合作用研究工作座談会"上的报告。

有机酸合成和氨基酸的形成方面；由 PGA（磷酸甘油酸）到六碳糖的途径[16]。

3. 光能通过光合磷酸化而以化学能方式的儲藏与轉移[17]。这是近年的一个很被重視的工作，在发展中。

4. 叶綠体結构和色素在其中的种类，存在方式；結构及其排列对光能轉化的作用。这是一个发展极快的方面，成为“光合体”（The photochemical apparatus）的研究[5]，包括以下各項：（1）叶綠体的結构，（2）色素在其中存在的状态和（3）結构与功能的关系[17]。

5. 光合作用的体外摸拟[2]。

由以上的进展提出了一些更簡化了的对光合作用的看法，如：

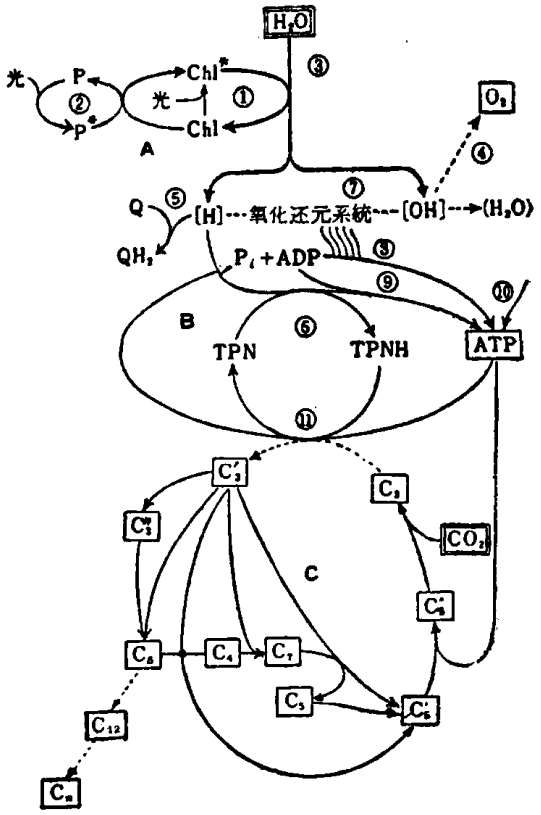
Arnon[18] 認为光合作用止于“同化能力”的形成。

Vishniac[19] 認为光合作用是：

$$H^+ + e \rightarrow [H]。$$

我們的看法是，固然光合作用的基本机制是 $H_2O \xrightarrow{hv} H^+ + e$，但必須有 CO_2 的固定方能将光能稳定成为化学能、生物能，因此对光合作用的概念必須包括 CO_2 固定这一部分。另方面也不能忽視目前这一类的看法，因为这意味着随着工作的深入进展，对問題的重点和对全部工作在目的和要求上的改变。

总結这一段，目前对光合作用机制的了解可用下面的图解[20]表达。



光合作用机制的示意图
（从滕茂宏）

A：初期光化反应阶段
chl*——被激发的叶綠素分子
p*——叶綠素以外的其他光合作用色素的受激型

B：叶綠体反应阶段
[H]——水分子光解后形成的还原性物质。
[OH]——水分子光解后形成的氧化性物质。
Q，QH_2——H:11 氧化剂系

C：碳循环：
C_3——磷酸甘油酸　C_5''——二磷酸核酮糖
C_3'——磷酸甘油乙醛
C_3''——二羥丙酮磷酸
C_6——磷酸乙糖，　C_{12}——蔗糖
C_n——淀粉，纖維素等
C_4——磷酸赤藓糖
C_7——磷酸景天庚酮糖
C_5——磷酸核醛，　C_5'——磷酸核酮糖

（二）对目前成就和今后趋向的估計

从最近的評述[2-13]和論文可以看出下列的几項重要成就：

1. 自从 Van Niel 在 1936 年左右[21,22]提出对光合作用的氧化还原理論和随即开始的 Hill 反应工作[23]，开始了近代光合作用的一个新途径。对看法和作法上起了重要作用。Hill 反应本身的重要性漸不受注意，分为更細节目研究。有人認为 Hill 反应对光合作用不起正常作用，如 Kandler[24] 認为正常光合

是 Hill 反应以外的氧化还原系統（一个酶系統）起作用，而Hill 反应本身在某种試驗条件下不过是其代替者。不論对这个反应本身如何評价，其所起的重大影响是肯定的，即由于 Hill 反应研究开始了用离体叶綠体进行光合作用的深入研究[25,26]。

2.“光合作用碳循环”（Calvin Cycle）。Calvin 等在 1955 年总結了他們过去十多年的工作[27]，基本了解了光合作用中的“暗反应”部分，是一个了不起的工作。最近他們又作了詳尽的叙述[8]。这个工作通过 Racker 在 1955 年的“人工醣类物质的合成”而告一段落[15]。虽然在細节上对 Calvin 循环仍有不同看法，但大致訊为是完整的，并在許多种植物中加以証实，但对羧化的詳細途径尚不清楚。

Warburg 等[28,29]曾提出一个新穎看法，将光合作用簡单化，以叶綠素为中心作为一个光化学的酶系統，在光能吸收、轉化的同时进行 CO_2 固定。即是說，根本不需要 Calvin 的碳循环。但最近他自己已經撤回这个看法[30]。

3. Arnon 等从 1955 年起发表的工作和在 1958 年发表的試驗[31]，証明光合作用可以全部在离体叶綠体中进行。这一个工作本身对光合作用的深入研究起了重大作用。經过多方面証明肯定了这个事实，离体叶綠体在活性上也提高到了完整叶子的光合強度的水平[32]。最近 Park 与 Pon[33] 証明甚至破碎的叶綠体的光合作用強度也和完整細胞的一样。在活性維持上不同制备体的寿命不同，是一个待解决的技术关鍵。目前制备的离体叶綠体最长寿命（Hill 反应）为約 72 小时，因加不同保护体而改变[34]，但破碎叶綠体活性由 Arnon 等的工作看尚只 30 分鈡左右。

4. 光合磷酸化的提出不但提供了光反应与暗反应（CO_2 固定）間的接联，并提出了光能轉化为化学能的物质条件，因而对光合作用机制的步驟又明确了一步，并同时也在广泛的生物轉能机制上提出了一个共同基础：ATP·TPN 在光能轉化、氧化还原、呼吸、发酵及肌肉活动間的共同性。

虽然目前对“循环式光合磷酸化”及“非循环式光合磷酸化”之分，特别是对“循环式光合磷酸化”的提出有不同看法[32—36]，并有人[13,24,37] 怀疑光合磷酸化在光合作用中的重要性，但光合磷酸化或 Arnon 所謂的“同化能力”（ATP + TPNH）的作用似乎是一个有充分試驗証据的事实[31,32]。問題似不在“同化能力”或光合磷酸化的有无，而在其具体作用的位置上。

5. 在証明了离体叶綠体中光合作用可以全部进行后，Arnon 等[38]証明了破碎了的叶綠体也可进行光合作用，并証明依靠基粒中叶綠素作用的光合磷酸化，即所謂“同化能力”的形成这个过程，在結构上可以和存在于間質中依靠酶活动的 CO_2 暗固定系統分开[31,32]。

尽管目前 Arnon 等以上三項工作在細节上有不完尽处，在他們最近的“理論”上頗有不妥之处，但这三項工作是极重要的。理由是，（1）将光反应和暗循环联串起来了；（2）将功能与結构大体上（目前看尚有問題，見下）联系起来了，同时也在結构上将光反应部分和暗反应部分“分离”了也“再合成”了；（3）在化学历程上一方面 Racker[15] 完成了 CO_2 暗固定的“生化合成”，另方面 Arnon 等完成了“同化能力”的生化作用。因此可以說基本上对光合作用的生物化学途径的主流弄清，有似代謝过程中糖酵解和 Krebs 循

环途径中的情况；（4）提供了用离体叶綠体及其部分物質作为研究对象。也可以說在生化水平上和在亚显微質体水平上基本作到了光合作用的“人工再合成”（Reconstitution），因此进入了下一阶段，即目前开始的这个阶段。这个阶段的趋势看来似乎包括以下几方面：（1）光化学，原发反应；（2）叶綠体及色素（簡称“光合体”）的結构与功能；（3）人工再合成。以上是我們对上一阶段工作成果及其所引起的三个发展趋势的主观估計。

二 目前趋势和今后展望

（一）总 印 象

从以上对过去成就和目前情况的估計，国外目前关于光合作用机制方面的工作，可以看出几个趋势和重点，其总的特点似乎在：目标更加明确，工作更加集中。现阶段的总目标似乎在由細胞水平轉到亚細胞器水平、大分子和生化水平以至分子水平上的光物理和光化学的研究。以叶綠体—蛋白質—色素这三部系統为对象，称之为“光合体”而进行研究。几个主要大的問題是：（1）可以用为进行光合作用的最低物質系統（碎片、片层、蛋白質、色素等）和其最簡单的結构系統。（2）光能轉化的原发机制。（3）光能的化学儲藏和偶联的系統及机制。（4）人工摸拟和光能利用。其他問題則似乎是次要的，但决不是沒有可做的。

一方面由于研究的目标更明确更集中，因而更深入。因此又产生另一方面，即对工作方式方法的要求更加广泛。过去在知識和技术上可以滿足于生物化学水平，最多是一些物理学的一般技术和原理，而現在則要求运用近代物理学的最先进部門：固体物理学、电子学、量子力学、发光学和高分子技术等。甚至目前这些学科的知識和技术还不能达到要求，因而也促进了这方面的提高。也由于对“体外摸拟”工作的开展，将光合作用的目标扩大到純物理系統（如单晶—染料—色素的光敏系統）的光电現象，統称之为“日光能利用的研究”[39,40]。可以說在这一部分的发展近乎将过去是生物学或生物化学的工作滲入到工程技术科学部門，从而在这方面达到了生物学、物理学及化学和工程学上的会师。这是对目前情况的总印象，以下从四个方面稍为具体的介紹一些主要內容。

（二）目 前 趋 势

1. 关于进行光合作用的最低結构問題

离体叶綠体，以至其碎片，可以进行光合作用[38]。問題在这是否已达到能进行光合作用的最低結构？进一步提出：結构是否必需？如必需，什么是最低結构？如不需，則还是在不均匀系統（大分子水平）中进行抑或在均匀系統中进行？

目前比較一致的看法是在一个比較均匀系統（如叶綠素溶液加必需的酶等）中尚未有人做到能使其进行光合作用。Livingston[41]在总結这方面工作时說：“在本世紀初期不少人尝試过在簡单溶液中和其他簡单的有机敏化剂中重演光合作用，但均未成功。”他从量子力学角度分析，認为这类工作成功的可能性不大。但这个結論不一定全部否定了今后的可能性，只是“均匀”的程度和“簡单”的程度問題，和对这些系統所进行的光合程度同量上的問題[42]。French 等[43]則傾向于不需要亚显微結构这个看法。值得一提的是 Rabinowitch[1] 对 Baur 在本世紀 20 年代的人工固定 CO_2 的工作有好的評价。

Thomas [44] 总結了关于結构与功能的統一性。他認为："光合作用高度的依賴結构…过去以为沒有叶綠体的光合細菌和一些藻类中由于沒有叶綠体組織他們的光合作用色素是均匀地分布在一个均匀系統中，但电子显微鏡的观察也发現了具有一定的結构"。

关于这个問題目前正在活跃地从以下三方面进行：

（1）用电子显微技术和其他光学方法观察叶綠体及叶綠素在其中的排列推論出叶綠体不但有片层組織并有晶状結构[44]，同时叶綠素在其中有一定的排列。关于排列方式，Wolken[45]已有总結。最近更有一些深入的观察[37]。但 Thomas[44] 和最近 Hoch 及 Kok[37] 的評述对这些工作的評价是，由于結論多由間接推断出的，因此"目前尚无肯定証据支持光合色素是存在于片层組織中"。但他們这个結論由于 Park 与 Pon[17] 工作的出現而应有所改变。我們認为这个工作似乎提出了接近于直接的証据。簡述如下。

Park 与 Pon[17] 的工作在方法上和前人不同的是在运用电子显微技术的同时，并列地进行了生物化学和光合作用的精密观测。他們将叶綠体破碎，超速离心离出"上清液"和綠色的"沉淀物"。前者不含叶綠素，經离心分析証明含"部分 I 蛋白質"（Fraction I Protein），大小为 100—200 Å。其中含有几乎全部的 Carboxy dismutase（CO_2 固定的主要酶），其他的 Calvin 循环中酶亦均存在。"沉淀物"大小为 20,000 × 100 Å，經計算，叶綠素排列在其片层中。重要的是，他們指出以前所共認叶綠素只存在于"基粒"不存在于"間質"的論点是不正确的，这只是由片层局部密度不同而造成的光学現象而得出的表面現象。实际上叶綠素普遍結合在片层組織上而无"基粒"与"間質"之分。

光合作用試驗証明，含全部 Calvin 循环酶系統的无叶綠素的"上清液"(a)，和只含叶綠素的"沉淀物"(b) 分别在有光或无光条件下均不进行光合作用。二者（a，b）相加，在有光有 CO_2 条件下可进行光合作用。这就証实了 Arnon 等关于叶綠体光合作用再合成的工作[31,32]，同时将結构由亚細胞器水平推下至大分子水平，并取消了"基粒"与"間質"这个形态解剖上的結构单位和功能单位間的混淆。这个工作代表了电子显微技术、生化技术与生理試驗結合研究的目前最好的工作。

（2）用近代物理学方法，包括固体物理学、半导体、光譜学及发光学等間接推测叶綠素在叶綠体中的状态从而得出結构的需要和性质。这方面的工作是和下面一个問題結合进行，即光能轉化的原发机制。工作在迅速开展中。1959 年前的工作已有专刊集中报导[5-7]。这里提出最近的两个較深入的工作为例。

Trurnit 和 Colmano[46] 作出了叶綠素一液体的单分子排列，得到和在生活着的小球藻細胞中的叶綠素相同的吸收光譜。因此他們認为叶綠素是以单分子层方式存在于叶綠体中。

Arnold 与 Clayton[47] 用延迟发光、光电导和光热現象测量細菌叶綠体粉末在金属片上的活动并和細菌光合作用相比較。得出結論是在球形紅极毛杆菌（*Rhodopseudomonas sphaeroides*）中細菌叶綠素的单分子层可以看作为一个二次空間晶体，它們只有一个分子厚；只由数以百計（少量）的分子构成；它們的定位受蛋白質和脂肪所影响。

以上两个例子所得結論可以代表关于以

这类方法研究这个問題的結論，即大多数認为叶綠素的光物理反应是和其結构有关。最低結构是蛋白質—拟脂—叶綠素的单分子层和叶綠体粉层。但这些結論都是間接的，同时証据只限于光譜学上的变化，因而和光合作用本身相离尚远。

（3）通过人工方法"合成"一些結构或提取一些結构来"人工摸拟"光合作用。一个目的是为"摸拟"，另一目的是寻找能进行光合作用的最低(簡单)結构。

以各种方式"配方"，或以叶綠素加入溶液、蛋白質等而进行人工光合的工作早已进行。Rabinowitch[1] 曾总結了早期工作，并无显著成果。Rabinowitch[48] 曾指出 Baur 在 20 年代以色素—胶体系統在光下将 CO_2及水合成甲醛的工作有更精密的重复价值。Kupka 和 French[42] 評述了近年的工作，突出了 Smith[49,50] 的 "Holochrome"（原叶綠素—蛋白質結合体）和 Rodrigo[51] 的工作。前者只限于原叶綠素至叶綠素的变化，后者据說制备了一个有活性的系統：有螢光現象，吸收高峯为 680 mμ；有 Hill 反应。这个系統是用緩冲液由不含叶綠素的叶子部分提取物，加一些以丙酮提取的叶綠素。但 Rodrigo 本人也不能重复。

值得注意的工作是 Eversole 和 Wolken[52] 和 Koukal等[53] 用毛地黃（Digitonin）由叶綠体提出的叶綠素—蛋白質結合体 "Chloroplastin" 的工作。由于后者結果更显著，并可稳定地重复，簡述如下。Koukal, Chow 及 Vennesland[53] 根据用于提取动物細胞器及眼膜中活性物質的方法[54]，用毛地黃溶液由破碎了的菠菜叶綠体中提出有活性的叶綠素—蛋白質結合体，其大小为 120—330 mμ；平均为250 mμ（完整叶綠体約为 2—3μ）。顏色較叶綠体淡。这些碎片可进行光合磷酸化，可为谷氨酰肽及輔酶-A 所增強，也可为用 Tris 緩冲液（pH 8）由叶綠体中提出液所提高。

在 Park 和 Pon[17]工作出来以前这两个工作較为突出，代表了当时的"最低結构"水平，即 250 mμ＝2500 Å左右，能进行 Hill 反应和光合磷酸化。但未能进行 CO_2 固定。Park 与 Pon 的碎片大小为 20,000×160 Å，即 2,000－16 mμ；并可进行全部光合作用。

进一步的"簡化"或"溶化"(Solubilization)是用有机溶液提取物加入緩冲液提取物而"再活化"的工作。Lynch 和 French[55,56] 用此法得出結論，認为胡萝蔔素是光合作用的一个关鍵色素，但未能被重复[58]，現已被証明起作用的不是胡萝蔔素而是維生素 K_3、K_5[57]。重要的一个进展是 Vishniac 1959 年的报告[19]。他用破碎了的菠菜叶綠体片，以丙酮在 － 5℃ 至 － 10℃ 提取几遍，大部分叶綠素（Chl）被提出，但留下的"丙酮粉"仍呈綠色。这个剩余的叶綠素几乎全部是叶綠素-a（Chl-a）。此"粉"用磷酸緩冲液提取，得到一个呈黃色的提取液，其中测不到 Chl 的存在。此次留下的"粉末"称之为"殘除物"，它含有所有不能为丙酮所提取的 Chl。单独用"提取液"，不論在光或暗中，不論在有氧或无氧条件下均无活性。但加入 Chl-a 在有光条件下看到还原电位的出現，即所加入的 TPN 的还原；在无光条件下則沒有此現象。有氧时沒有还原；煮沸了的失去活性；冷冻下无活性。当然，沒有提取液(对照)时也沒有活性。不过"剩余物"却是有活性的（应当有，也是一种对照），但未测到 O_2 的放出，未作 CO_2 固定試驗。作者認为在他的系統中存在一个依光、依叶綠素和依蛋白質的 TPN

还原作用。这可能是目前得到的能进行光反应的最低結构，但可惜作者未测定系統中水溶性部分的蛋白質性質是否为部分 I 蛋白質，或更小的分子。French[43] 对这个工作評价甚高，認为用以說明叶綠素可以不需結构而进行光合作用。他的看法是：光合作用可不需要亚显微結构而进行，但未說明分子(大分子)水平上的結构（蛋白質）是否必要。我們認为 Vishniac 这个工作在严密性上远还不足支持 French 等的看法。

总結这一节，可以回答这个問題：在生物体系水平上已将光合作用局限而具体化，从細胞水平至質体水平，由質体水平推下到亚質体水平(碎片)。又从以上的生物体系水平推下到不均匀(蛋白質、酶)溶液水平，即生化水平。至于亚显微結构(片层)还是大分子結构（蛋白質分子結构）是能进行光合作用的最低結构，則尚待明确。但是进一步的"溶化"工作的意义有多大則尚值得考虑。因为更进一步的"溶化"，例如在 Park 与 Pon 的工作基础上将蛋白質与色素再作細致的分离，必然牵涉到另一个基本問題，即对"光合作用"的概念問題。还是全部的，由水光解到 CO_2 固定；还是局部的，如对还原能力的形成与对 CO_2 固定过程的单独过程研究。这牵涉到上节所提过的对光合作用的概念問題。我們認为更細致的分离将会遇到"顾点失面"和"顾木失林"的缺点。

2. 光合作用的原发反应問題

这是目前发展最快而知道得最少的部分，是光合作用的有特色部分，研究目的在于了解光合作用中光能被吸收和轉化为化学能的最初机制。运用了近代物理学、光化学、固体物理学等最新技术和理論进行探索，工作很多，看法很乱[59]。总的說来，片断而不系統，都只是在摸索阶段：摸索方法，用一切可用的尖端技术探索。所得結果不但是間接、分散，并且不能給予决定性的結論。同一結果可以这样解释，也可以从相反的理論解释。这里試图从目前所有的很多的专刊和評述[5-7,41,59-62] 中理出三条思路来作力所能及的簡单介紹。这三条思路是：叶綠素以化学方式直接参加光能轉变；水在光解后所放出的H以原子方式接受量子并以原子方式进行轉递：共振传递；以电子方式轉递光能：电子传递。

叶綠素以化学方式直接参加光能轉化，不是新看法，自 Willstater 在本世紀初叶开始对叶綠素的經典工作时即从这个角度出发，旋即放弃，直到最近 Warburg[28,29] 根据試驗結果又提了这个看法：叶綠素是光能轉变和 CO_2 固定的一个全酶系統[29]，但遭到了反对，目前 Warburg 自己已撤消这个看法[30]。目前 Vishniac 可能是唯一的对这个想法的試探者，在 1960 年的报告[58] 中，他更詳細地报导了用 THO（氫三水）与 Chl-a 結合的工作。指出只有 0.5—5% 的T交換到Chl-a(在光的影响下）的第十个碳上去，其他大部分的T是在另一个与 Chl-a相似的未知色素上。他認为这个色素的功能应当研究，同时也認为 Chl 在叶綠体中因不同存在形式而有不同活力。这和其能否被丙酮提取有关。这个工作結果对其所要求証明的看法似互不相干，但我們認为似乎不应完全放弃这个想法。

另外两类工作是依靠光物理学、光化学等方法进行研究的。除 Krassnovsky 在 1941 年左右开始的工作外（Krassnovsky 反应），用物理学、光物理学、光譜学、半导体学等技术和想法研究光能轉变只是在 1957 年以后开始的[59]，但发展很快。看法和結論均片

面，不能統一。甚至同一方法的結果（如ESR信号）可用电子性質也可由共振轉递解释。这一事实一方面反映了光合作用研究进展上方法論問題的焦点所在，另方面也向物理学科提出了进一步发展的課題。

关于这两方面工作 Krassnovsky 在 1960 年曾作报导，但只罗列各方面工作，未理出途径。最近 Hoch 与 Kok [37] 对光合作用的評述中認为对以共振方式轉递光能的証据比較起来似乎更具体一点，但也不完整。相反，虽然关于以半导体为类形的电子传递方式的証据更少，更不具体，但 Arnold 等人的工作，特别是他們最近的工作[63]，十分有力地提供了电子传递的現象証据，并提出了一个模式。同时用半导体方式解释可能对H或e之不立即进行"反回作用"有很好的帮助。除 Arnold 等人的工作外，尚有其他許多类似工作，如 Calvin 学派的 Tollins 等人所作的模式[64,65]則十分清楚，值得考虑。应当考虑这样的一个可能，即两种传递方式的同时存在。

限于个人知識水平和目前实际資料，关于光物理学原发反应机制的介紹只能如此。重要是在文献介紹。但愿将个人对关于光能轉变的原发机制今后研究途径的看法提出，供参考。我認为过去工作是好的开始，但成就不大。其关鍵在乎看法上、方法上和对象上的局限和片面性，未从更广泛方面入手。建議今后光合作用的光能轉化問題从以下方面入手：（1）和其他光化学現象（如照象胶片的感光，染料光化学等）的研究共同考虑，运用这些工业化学和放射化学上已有技术和資料一起考虑，如 Теренин[66] 和 Nelson[67] 等在一般光敏現象的工作及理論。（2）不限于叶綠素本身，而比較其它类似的衍生物。Krassnovsky[4] 是这样作的，但其缺点是只在溶液的光譜学上，得出的結果不能深入分析。Arnold 等用的方法比較严整，但又只限于个别植物，特别是用非生理条件进行工作。其他人曾試图测生活細胞或叶綠体中叶綠素的光譜变化[68,69]，但由于是复杂的系統，不易得出明确的結論。但他們所发展的特殊光譜分析的方法是一个有前途的武器。（3）利用各种低等植物（藻类、細菌等）中的叶綠体-蛋白質的不同类型結合体进行光譜学和发光学、余輝、光电导等的比較研究。即用 Krassnovsky[59]、Arnold[47]、Chance[69]、French[68] 等人所用的方法，对象用多种植物中的"色体"（Chromatophores）或蛋白質一色素結合体作比較研究。这可能是一个較有希望的途径。

本文不拟涉及光合作用中的色素和酶的种类及作用問題，这些应作专題評述。但須指出 Kok[70] 等所发現的 P_{700} 和 Vishniac[58] 等（1960）发現的另一种可能存在的叶綠素。应进一步研究其在光能轉化中的作用。最近对 Chl-a 的两种存在方式和其活性[71,72] 以及 Vennesland 等[73,74] 的細胞色素光化还原酶是属于这个研究范围內的。

3. 光反应所引起的还原性及物質如何被擒获而儲藏为化学能

由水光解所放出的[H]通过什么途径而还原 CO_2 这一問題，是光反应与 Calvin 循环間的联接点。在这方面，Arnon 等在 1958 年前后的文章[75]将光合磷酸化在这个联接点的作用明确指出是一个重要貢献。但他們近来的工作不够严紧，因而他們的許多"理論"是有問題的，甚至被否定，如：（1）光合磷酸化代替水的光解（Van Niel 理論）作为各类植物碳素同化的共同基础[76]；（2）光合磷酸

化的具体途径及循环式光合磷酸化的存在問題，由于 Jagendorf 和 Avron[77]、Kandler[78] 和 Vennesland等人[79] 关于光合磷酸化的一些工作，对光合磷酸化的机制有进一步的发展，改进了 Arnon 等人的假說。

目前对光反应与暗反应間还原性的联接問題的看法是，除了肯定光合磷酸化是一个极重要的关鍵外，尚应有其他关鍵。提出来的設想有：（1）由于 Warburg 等[29] 訊为叶綠素是一个吸收光能、传递能量和固定 CO_2 的全能酶系統，因此根本不需要任何中間过程。虽然这个看法已被撤消，但尚有其他类似想法的存在，其一是（2）Kandler[24] 通过对 Hill 反应的分析和对与磷酸化有关的氧化还原物質的电位差与 ATP 及 TPN/TPNH 系統的电位差比較，得出結論訊为："……从力能学观点看，一个直接将羧基还原的步驟，不借助于 ATP 是有可能的。"他訊为这个步驟可能是和 TPN 还原过程相似，是一个酶活动过程，称之为"光合加羧酶"（Photosynthetic carboxylase)"。（3）"R-factor"（"还原因素"）由日本 Miyachi 等（Tamiya 学派）的提出。他們在一系列文章中[80-82]提出的試驗企图支持他們的主要看法，即光合磷酸化（或"合成能力"）不是光反应中还原能力轉接到 CO_2 固定过程中的关鍵，而是他們所謂的"R-factor"。作者們訊为 R-factor 是一个物質，可将 CO_2 还原到 CH_2O 水平，但尚缺乏充分依据。

总結这一节，今后关于光反应和 CO_2 固定还原机制間的联接問題除对目前的光合磷酸化工作进一步深入外，尚有两条可試探的途径。其一是寻找光合磷酸化以外的偶联途径，如 Kandler 的設想，另一个途径是密切与呼吸作用中的氧化还原系統結合起来研究。后者可能是一条更有利的途径。

4. 人工模拟問題

近年来有愈来愈多的工作以生物体系（如酶、質体、叶綠体等）、純物理体系（单晶、染料等）和生物体系与物理体系的結合（如叶綠素与染料）体系进行光反应的工作，从光合作用角度看来，均是在不同程度上的光合作用的体外模拟。也由于曾經有人提出体外人工模拟光合作用应是为人类由"靠天吃飯"的农业劳动中彻底解放出来的理想途径，因而引起这个問題，即人工体外模拟光合作用是否为光合作用研究的最終方向。甚至提出一个更具体的問題：是否可以要求将光合作用过程以工厂生产方式重演，从而将粮食生产"工厂化"。因此我們訊为有必要对这些問題加以說明。首先应明确"人工体外模拟"工作本身的范围和目的。

"人工模拟"工作的一个重要目的是在用以証明通过試驗分析得到一定的資料的正确性，如同在有机化学中对未知化合物的成分及結构分析后，用合成的方式証明分析的正确性。这是对机制研究的一个組成部分。在光合机制研究过程中，Racker[15] 的人工合成工作証实了以分析方法得来的 Calvin 循环的正确性。Arnon 等[31,32] 和 Park 与 Pon[17]的工作証明了叶綠体內結构与功能的关系。这些"人工模拟"的目的是明确的。

另一种工作，如 Wolken[52] 和 Koukal 等[53] 的 Chloroplastin 活性，和 Vishniac[19] 的"溶化"工作，是为了另一个明确的目的，即在現有基础上探討能进行光合作用的最低結构，为进一步进行分析提供綫索。如果說上段所举的一类工作是"由上而下"（由大至小）的分析方法，这段所举的例子是"由下而上"的分析方法——由簡入繁。Arnold 和

Clayton[63] 和 Keavns 与 Calvin 的以肽菁单晶进行的光电轉变的工作[83] 是属于这一类的。

另一类的"人工模拟"工作，包括用純粹的物理系統，如 Kallman 与 Pope[84] 用蒽单晶，Oster [85] 和 Rabinowitch 等[86] 对某些染料的光敏还原工作及 Anderson[87] 用氧化还原染料系統制成光电池等，以及象 Sisler[88] 利用微生物的呼吸和光合作用过程所产生的电流作为"生物光电池"等的目的也是清楚的。他們是在寻找有效的日光电池系統以得到更多的方式利用日光能，或由这些研究結果提高現有日光电池工具。类似这样的工作，即寻找各种系統（无机或有机、生物或非生物）以更多的方式或更高的效率将日光能轉变为电能是一个迅速发展的工作[39,40,89]。这是生物学中光合作用与工程部門的日光能利用工作的接触点。

至于最后一个目的，也是从近代光合作用研究以来屡屡提出的一个普遍設想：通过"人工模拟"而将农业生产"工厂化"。在目前科学进展下，这个設想只能留作为一个高深的愿望，在人們尚不能将 CO_2 固定过程中所需要的酶全部用象最近合成叶綠素的"全合成"方法制备出来以前，或找出一个完全新的不依生物催化系統而进行 CO_2 固定的系統，最現实的"光合作用工厂"仍然是大田中生长着的綠色植物和以集中方式培养的单細胞綠色藻类。如果光合作用的"人工模拟"单純是从这个目的出发，至少在目前情况下，它的意义是不大的。但这并不应成为对进行人工模拟光合作用研究的障碍。相反的，由于看到現实的困难，就可以提出針对这个問題的課題。一个可能的途径是在光合作用研究范围內寻找其他需要最少数量的酶活动的路綫。另一可能途径是向物理学和化学領域提出課題，开始对 CO_2 固定的"有机催化"途径的寻找。这是一个毫无成規可循的途径，但也并不是沒有事实根据的要求。J. H. Wang[90] 最近合成的一个具有細胞色素氧化酶活动的有机高分子結合物，似乎是向这个途径迈出的第一步。

三　在光合作用机制研究中可进行的一些工作

1. "光合体"的結构与功能

除依循目前一般工作研究能用为进行光合作用的最低系統，其結构、排列和功能間的关系外，似可参照以下两項工作途径进行。其一为由 Lenninger 等[91] 和 Schneider 等[92] 开始的目前在細胞呼吸作用中对粒綫体的細微結构及其在"呼吸鏈"中所占的位置，酶的存在部位和活性的順序的确定[93]。其二为由 Engelhardt 等[94]，以及 Szent-Gyeorgyi 等[95] 在肌肉化学中对 Actomyosin 的能量轉化过程中的 ATP 酶活性的結构与功能的关系研究。

2. 光激发、光物理、光化学的原发反应

除依循目前已有的途径外，更重要的是在寻找更有效的途径。一方面将光合作用中光激发原初反应作为放射生物学中的一个更广泛問題来研究，另方面也应結合一般光化学在某些領域中已有一些理論基础的过程，如染料的光敏現象[66] 和照象胶片的感光理論[67]进行工作。在生物学范围內，一个似乎极有前途的研究途径是利用不同种类的細菌或藻类所含不同类形的載色体的不同成分与結构比較其功能上的异同，从生活着的系統进行結构与功能的研究[10]。

3. 光能与化学能的偶联問題

更有意义的途径似乎在寻找光合磷酸化以外的轉能机制，并結合呼吸作用弄清高能磷鍵（APT, TPN）的来龙去脉及其在这两个代謝途径中的动态关系。个人認为一个目前尚未注意到的而今后必然会成为一个重要研究方向的是高能磷鍵和还原能力（如 TPNH）在光合作用机制和氮素同化机制間的分配問題。其一是 NO_3 的还原作为H的接受体在接受由水光解所形成的 TPNH 在 CO_2 固定过程中所占的位置；其二是光合作用在固氮过程中的作用。目前虽有些零星工作[96—101]，但对这个問題的全面意义似尚認識不足。

4. CO_2 的固定及暗还原途径

关于这个問題的重要性目前有两种看法。以 Calvin 为代表的許多人認为沒有更多可作的工作。但另一些人的看法[24]則以为尚不是已有定論。我們的看法認为在这方面不但尚有进行研究的必要，并应作为一个重点。出发点是在我們在呼吸作用研究中所提出的"代謝的多途路綫"的概念。研究的重点似可放在：（1）CO_2 固定途径的改变及其控制。即由光反应所形成的还原能力应可由植物体內其他功能和外加条件而通过不同途径进行 CO_2 的固定及还原，特别是寻找比 Calvin 循环更为簡单的途径。（2）呼吸过程中氧化还原步驟对光合作用途径在方向上和量上的影响。（3）光合产物在光影响下对生长发育的作用，如 Phytochrome[102] 的生理作用。（4）在全面碳素代謝过程中，光合循环（Calvin循环）与呼吸作用中的"五碳糖"途径，和有机酸代謝中的 CO_2 暗固定間的关系。（5）光合作用及其产物与N素在根部吸收、轉化与运轉等过程的关系[101]。

5. "人工模拟"

虽然我們認为从全部以非生物系統"全模拟"而达成"人工光合作用"以进行"人造食物"的工作出发目前看来其实际意义不大，只能作为一个远期愿望，但从另外一些角度出发，这个工作是有理論上和实际上的意义的：（1）为了証实分析过程或想法的正确性或（2）为进一步工作提供綫索；（3）更重要的是在通过不同方式的模拟，更深入地了解光能轉化机制，从而提高目前已有的光能利用工具，如日光电池。（4）寻找更多的日光能利用途径。

6. 比較光合作用

比較各类不同生物如动物中的光敏器官，低等植物中如各种藻类、各种細菌等的光合作用。着重（1）結构与功能的异同；（2）不同色素的活动方式；（3）其他可能的轉能机制和（4）其他可能的 CO_2 固定方式等[10]。

以上問題只不过是个人在有限范围內閱讀文献过程中所得到的一些主观看法。一定不全面，同时在全文中可能在一些問題上由于不懂而曲解了事实。因此这些所謂"存在問題"只能看作是极不成熟的建議，作为討論的参考。

最后仍想強調一下个人对今后关于光合作用机制研究的一个較广泛的看法。今后在这方面的工作似应着重在能进行全部光合作用（由光吸收、激发、轉化到 CO_2 的固定）的結构上（如叶綠体、Park 与 Pon 所用的碎片等）。即光合作用过程应包括 CO_2 的固定。研究的中心目标应是在了解能全部进行这个过程的結构的机制，而对其他只能进行部份活动的結构活性的研究，只是为了解决这个中心目标中的問題。不应由于"化整为零"的工作手段反而失去中心目标。同样，将研究对象簡化到能进行全部光合作用的最低結构

的同时，不能将其孤立起来而忽視了整体（細胞水平、整体水平）和外界（試驗、环境）条件作用的重要性。

[1] Rabinowitch, E. I., Photosynthesis and related processes, Vol. I, 1945, Vol. 2 (pt 2), 1946, Interscience, N. Y.

[2] Encyclopedia of Plant Physiology, Rhuland, W. ed. Vol. 5 pt 1, Photosynthesis, 1960, Springer, Berlin.

[3] Research in Photosynthesis, Gaffron, W. editor 1957, Interscience, N. Y.

[4] Проблемы фотосинтеза, АН СССР, Москва, 1959, А. Л. Курсанов (ред).

[5] The Photochemical apparatus, its structure and function, Fuller, R. B. (ed.), Brookhaven Symposia in Biology no. 11. Brookhaven National Lab. Upton N. Y., 1959.

[6] Discussion of Farday Society, no. 27. Energy transformation in Biological systems. 1959. London.

[7] Journal Chimie Physique, Vol. 55, 1948, special no. on photochemical processes.

[8] Bassham, J. A. and M. Calvin, The path of carbon in photosynthesis, Prentice Hall, 1957.

[9] Annual Review of Plant Physiology. vols. 9—12, 1958—1961. Articles on photosynthesis.

[10] The comparative biochemistry of photoreactive systems, Symp. in Comp. Biol. no. 1, Academic Press N. Y., 1960 (M. B. Allen, editor).

[11] A symposium on light and life. W. V. McElroy and B. Glass (eds). Johns Hopkins Press, 1961.

[12] Proc. 9th International Botanical Congress, Montreal, Canada, 1959. Univ. Toronto Press. (未閱)

[13] Gaffron, H., Photosynthesis, in Steward, F. C., (ed) Plant Physiology Vol. IB, Academic Press, 1959.

[14] Bassham, J. A. and M. Calvin, The Path of Carbon in Photosynthesis, in Encyclopedia of Plant Physiol. Vol. 5, pt. 1. p. 884, 1960.

[15] Racker, E., Nature, **175**:249, 1955.

[16] Nichiporovitch, A. A. et al., Radio isotopes in Scientific Res. 4 411. Proc. UNESCO Intern. Conf., Paris, 1957. Pergamon, London, 1958.

[17] Park, Roderic B. and Ning G. Pon, J. Mol. Biol. **3**:1, 1961.

[18] Arnon, Daniel I., Nature, **184**:10, 1959.

[19] Vishniac, Wolf, The Photochemical Apparatus. Brookhaven Sympsium Biology 11 N. Y. 1959. p. 54.

[20] Huzisige, Hirosi, Protein Nucleic Acid Enzyme. **5**(7):402, 1960.

[21] Van Niel, C. B., Archiv. Mikrobiol., **3**.1, 1931, **7**:323, 1936.

[22] Van Niel, C. B., Adv. Enzymol., **1**:63, 1941.

[23] Hill, R., Proc. Roy. Soc. B., **127**:192, 1939.

[24] Kandler, Otto. Ann. Rev. Plant Phyiol. **11**:37, 1960.

[25] Arnon, Daniel, Sci. **122**.9, 1955.

[26] Allen, M. B. et al, J. Amer. Chem. Soc. **77**:41, 1955.

[27] Bassham, J. A. and M. Calvin, Photosynthesis, in Currents in Biochemical Research (D. Green, ed), 1956, Interscience, N. Y.

[28] Warburg, O., Krippahl, G. and W. Schröder, Naturwissenschaften **43**:237, 1956.

[29] Vishniac, Wolf, B. L. Horecher and S. Ochoa. Adv. Enz. **19**:1, 1957.

[30] Arnon, D. I., Discussion: in Comp. Biochem. Photoreactive systems, p. 385, 1960.

[31] Trebst, A. V., H. Y. Tsujimoto and D. I. Arnon. Nature **182**:1351, 1958.

[32] Losada, M., A. V. Trebst and Daniel I. Arnon. Jour. Biol. Chem. **235**:832, 1960.

[33] Park, R. B. N. F. Pon, K. P. Louwrier and M. Calvin. Biochem. Biophys. Acta **42**:27, 1960.

[34] Punnett, Thomas. Plant Physiol., **34**:283, 1929.

[35] Jagendorf, A. T. and M. M. Margulias. Arch. Biochem. Biophys. **90**:184, 1960.

[36] Kroll, A. R., N. E. Good and B. C. Mayne. Plant Physiol. **36**:44, 1961.

[37] Hoch, G. and B. Kok. Ann. Rev. Plant Physiol. **12**:155, 1961.

[38] Arnon, D. I. et al, Nature, **180**:182, 1957.

[39] Solar Energy Research, F. Daniels (ed), Thomas and Hudson, London, 1959.

[40] Transactions of the Conference on the Use of Solar Energy. Scientific Basis 1955 (1958) Vol. 4, Tucson, Ariz., U. S. A.

[41] Livingston, Robert. in Encyclopedia of Plant Physiology vol. V, pt. 1, p. 830, 1960.

[42] Kupke, D. W. and C. S. French. Encyclopedia of Plant Physiol. vol. 5, pt 1, p. 298, 1960.

[43] French, C. Stacy. The Photochemical Apparatus. p. 60, 1959.

[44] Thomas, J. B. in Encyclopedia of Plant Physiol. vol. 5, pt 1, p. 511, 1960.

[45] Wolken, J. J. Ann. Rev. Plant Physiol. **10**:71, 1959.

[46] Trurnit, H. J. and G. Colmano. Biochim. Biophys. Acta. **31**:434, 1959.

[47] Arnold, W. and Helen MaClay. in the photochemical apparatus, p. 1, 1959.

[48] Baur, E. in Rabinowitch, E. I. Photosynthesis and related processes. Vol. I Chapt. 4, p. 61, 1936, and Vol. II part 2 p. 1524, 1956.

[49] Smith, J. H. C., D. W. Kupke and A. T. Giese.

Carnegie Inst. Washington Year Book **55**:243, 1956.
[50] Smith, J. H. C., et al, The Natural State of Protochlorophyll. Res. in photosynthesis. p. 464, 1957.
[51] Rodrigo, F. A., Biochim. Bioyhys. Acta **10**:342, 1953.
[52] Eversole, Russell A. and Jerome Wolken, Sci. **127**:1287, 1958.
[53] Koukal, J., C. T. Chow and Birgit Vennesland, J. Biol. Chem. **234**:2196, 1959.
[54] Cooper and Leninger, J. B. C. **233**:1586, 1958.
[55] Lynch, V. H. and C. S. French, Arch. Biochem. **70**:382, 1957.
[56] Milner, Max, Stacy French and H. W. Milner. Plant Physiol. **33**:367, 1959.
[57] Bishop, Norman I., Proc. National Acad. Sci. USA, **44**:501, 1958.
[58] Vishniac, Wolf, in Comp. Biochem. of Photoreactive Systems. M. B. Allen ed. Academia Press, 1960, p. 377.
[59] Krassnovsky, A. A., Ann. Rev. Plant Physiol. **11**:363, 1960.
[60] Livingston, Robert, Disc. Faraday Soc. **27**:144, 1959.
[61] Rabinowitch, Ergene, Plant Physiol. **34**:213, 1959.
[62] Review of Modern Physics, vol. 55, 1959, special no. on Biophysics, a Study Progrm.
[63] Arnold, W. and R. K. Clayton. Proc. Nat'l Acad. Sci. USA, **46**:769, 1960.
[64] Tollin, G., et al., J. Chim. Phys. **55**:919, 1958.
[65] Calvin, M., The Photochemical Apparatus 160, 1959.
[66] Теренин, А. Н., Проблемы фотосинтеза, стр. 9, 1959.
[67] Nelson, R. C., J. Chem. Phys. **27**:864, 1957.
[68] French, C. S. In Encyclopedia of Plant Physiol. vol. 5, Pt. 1, p. 252, 1960.
[69] Chance, Britton, The Photochemical Apparatus 74, 1959.
[70] Kok, B. and W. Gott. Plant Physiol. **35**:802, 1960.
[71] French, C. S. In the photochemical apparatus p. 65, 1959.
[72] Rabinowitch, Eugene I. Disc. Faraday Soc. no. **27**:161, 1959.
[73] Nieman, R. H. and Birgit Vennesland. Plant Physiol. **34**:244, 1959.
[74] Nieman, R. H. et al, Plant Physiol. **34**:262, 1959.
[75] Arnon, Daniel I. The Photochemical Apparatus p. 181, 1959.
[76] Losada, M. et al, Nature, **186**:753, 1960.
[77] Krogmann, D. W., et al., Plant Physiol., **34**(3): 272, 1959.
[78] Kandler, O. Z. Naturfordchung **12b**:271, 1957.
[79] Krogmann, D. and Birgit Vennesland. J. Biol. Chem. **234**:2205, 1959.
[80] Tamiya, Hiroshi, et al, Research in Photosynthesis p. 213, 1959.
[81] Tamiko-oh-Hama, M. S. and H. Tamiya, Biochim. et Biophys. Acta, **34**:202, 1959.
[82] Miyachi, S. Plant and Cell Research **1**:1, 117, 151, 1960.
[83] Kearns, D. and M. Calvin. J. Chem. Phys. **29**: 950, 1958.
[84] Kallmann, H. and M. Pope. J. Chem. Phys. **30**: 585, 1959.
[85] Oster, Gerald. Research in Photosynthesis p. 50, 1957.
[86] Ichimura, S. and E. Rabinowitch. Sci. **131**:1314, 1960.
[87] Anderson, S. Trans. Conf. Use of Solar Energy. Scientific Basis, 1955 (1958). Vol. 4, Chapt. 17.
[88] Sisler, F. D. Missiles and Rochets, 1961.
[89] Rabinowitch, E. Trans. Conf. Use of Solar Energy. Sci. Basis, Tuscon, 1955, vol. 4, chapt. 19, p. 182, 1958.
[90] Wang, J. H. and W. S. Brinigar. Proc. Nat'n'l Acad. Sci. USA, **46**:958, 1960.
[91] Lenninger, A. L. and E. P. Kennedy. J. Biol. Chem. **172**:847, 1948.
[92] Schneider, W. C. and V. R. Potter. J. Biol. Chem. **177**:893, 1949.
[93] Green, D. E. Structure and function of subcellular particles. Plenary Lecture, 5th intern. Congress of Biochemistry. Moscow Aug. 10—16, 1961, Preprint no. 176.
[94] Engelhardt, V. A. Adv. Enzymol. **6**:147, 1946.
[95] Szent-Gyorgyi, A. Chemistry of Muscular Contraction 2nd ed. Acadmic Press, 1950, N. Y.
[96] Burström, Hans Radiation Biology Vol. 3 chapt. 8, p. 443, 1956.
[97] Fogg, G. G. and Than-Tun. Biochim. et Biophys. Acta **30**:209, 1958.
[98] Kessler, E. Research in Photosynthesis p. 250, 1957.
[99] Pratt, D. C. and A. W. Frenkel. Plant Physiol. **34**:333, 1959.
[100] Bach, M. K. et al, Plant Physiol. **33**:118, 1959.
[101] Spencer, D., Encyclopedia of Plant Physiol. Vol. VIII. 201, 1958.
[102] Borthwick, H. A. and S. B. Hendricks. Sci., **132**:1223, 1960.