

揭示光合作用

作者：

乔亚德·雅克（Joyard Jacques），法国科学研究中心（CNRS）荣誉研究室主任，格勒诺布尔阿尔卑斯大学细胞和植物生理学实验室

莫罗-高德里·让-弗朗索瓦（Morot-gaudry Jean-François），法国国家农业科学研究院（INRA）名誉研究主任，让-皮埃尔·布尔金研究所，法国国家农业科学研究院（INRA）凡尔赛研究所，农业科学院成员



什么是地球上生命最必需的东西？当然是水；但也可能是光，提升植物光合作用对生物体是有益的。然而光合作用仅利用了到达地球的太阳能的很小一部分（在最佳条件下为 5% 到 6%，平均不到 1%）。这些光能每年可从大气 CO₂ 中固定 1150 至 1200 亿吨碳到生物质中（请参阅 [光合作用中碳的路径](#)）。在地质历史时期，这一过程使得化石燃料（煤，石油，天然气）得以生成，这些化石燃料提供了我们现代社会能源消耗的 80%（请参阅 [原油：生物起源的证据](#)）。那么光合生物是如何收集太阳能的？它们又是如何回收太阳光所含的能量的？作为叶绿体的太阳能收集器是如何工作的？

1. 自养和光合作用

“1771 年 8 月 16 日，我在一个透明的封闭空间中放了一株薄荷，在密闭的空气中点燃一支蜡烛燃烧直到很快熄灭。27 天后，我用凸透镜将日光束聚焦到烛芯上，再次点燃了熄灭的蜡烛，它在以前无法燃烧的空气中燃烧得很好。” 这

就是约瑟夫·普里斯特利（Joseph Priestley）的实验报告（参见[光合作用的一些先驱](#)），该实验让他发现了氧气并揭示了绿色植物新陈代谢的基础*：即光合作用。

1.1 什么是光合作用？

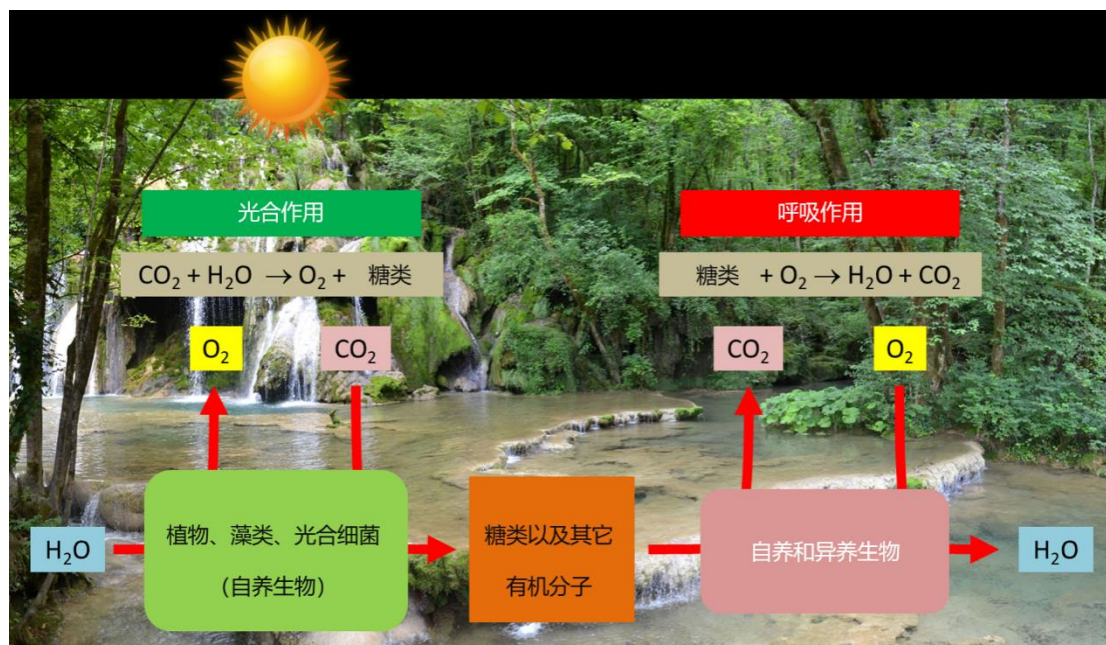


图 1.全球光合作用模式。

[背景图片来源：Reculée des Planches, Jura, France © Pierre Thomas, Planet-Terre]

（图 1 PHOTOSYNTHESIS 光合作用； RESPIRATION 呼吸作用； Sugars 糖类； Plants, Algae 植物，藻类； Photosynthetic bacteria (autotrophes) 光合细菌（自养生物）； Sugars and other organic molecules 糖类及其他有机分子； Autotrophic and heterotrophic organisms 自养与异养生物。

这个代谢过程为光合作用的有机体（植物、藻类、蓝藻）提供了自养的机会。由于光的作用，这些生物氧化水，释放氧气，并通过从周围环境（空气、土壤、水生环境……）中吸收矿物质合成有机物（生物质）来固定二氧化碳。以下方程式总结了该光合作用的过程（图 1）：



蓝藻的祖先原核生物（出现在超过三十亿年前前寒武纪的原始海洋中）是第一种能够进行光合作用的生物（参考[生物圈，一个主要的地质参与者](#)）。他们利用太阳能生成氧气，使氧气在环境中缓慢积累，从而引发了一场真正的“进化革命”。原始大气中氧气的富集导致了臭氧层的形成，臭氧层可保护地球免受太阳

紫外线的辐射，从而导致了气候变化和地壳成分的变化。这些变化又使细菌、动植物以新生命的形式得以在各大洲定居[1]。

1.2 叶绿体，光合作用的器官



图 2.在灯光下的枫叶。

[图片来源：雅克·乔亚德拍摄]

光合作用发生在高等植物的**叶片**、藻类*和单细胞微生物（藻类、**蓝藻**等）中。绿色植物叶子的形状通常是扁平的，它面向光线的方向，以及它薄薄的结构，使它成为太阳辐射的有效接收器（图 2）。

叶细胞的**细胞质**中含有大量**叶绿体**（图 3）。这些细胞器高度分化并包含所有**叶绿素**，专门用于完成光合作用[2]。在每克菠菜叶中，约有 5 亿个叶绿体。平均而言，近 60%的叶片蛋白质位于叶绿体中。

视频“叶绿体在远端细胞中的运动”：

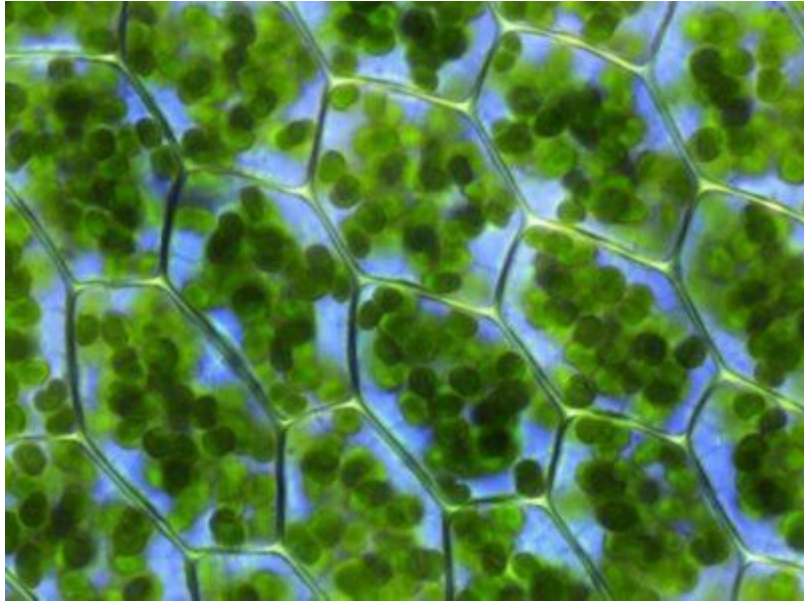


图 3.叶绿素细胞（此处为水生苔藓寒地走灯藓的叶子）。每个细胞都由细胞壁分隔，包含一个细胞核，一个液泡和一个中包含各种细胞器官的细胞质，其中包括大量叶绿体（绿色细胞器）。

[图片来源：Kristian Peters — Fabelfroh / CC BY-SA 3.0]

在电子显微镜下观察（图 4），叶绿体类似一个卵形圆盘，长 7 至 8 微米，直径 2 至 3 微米。它包括三个部分：

- **叶绿体膜**，双膜系统（由内膜和外膜组成，之间由膜间隙分隔），划分成不同的叶绿体；
- **类囊体**，扁平袋状的膜网；通常堆积在基粒中，由基粒片层连接在一起。由类囊体膜包围的内部空间称为腔体。
- **叶绿体基质**是受膜限制的空间，类囊体处在基质中。在电子显微镜下，它具有颗粒状外观。它包含许多酶，DNA，蛋白质合成部分（核糖体）和一些脂肪粒。

光合作用在这些不同的区室中协调发生：

- 初级反应阶段发生在类囊体内，包括**光的吸收**和**氧的释放**（参考焦点：[Z 作为光合作用](#)）；
- 然后在**基质**内进行**二氧化碳的固定**和**有机碳分子的合成**（参考：[光合作用中碳的路径](#)）；

- 叶绿体与其细胞环境之间的分子运输涉及到叶绿体膜的作用(参考 焦点：[是蔗糖还是淀粉?](#))。它为生物质合成提供营养。

有关叶绿体各部分的成分和功能可在“SUN Chloroplast E-book”网站上获得：
<http://www.markhoelzer.com/SUN-chlorophyllEbookWorking/chloroplast.html>

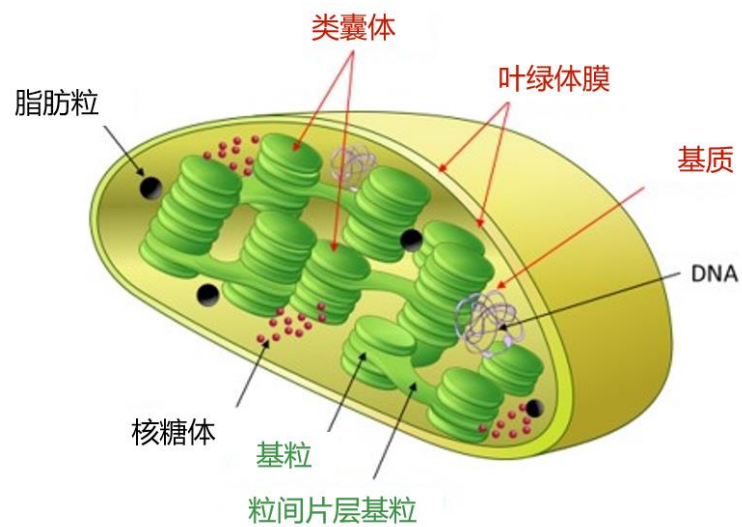
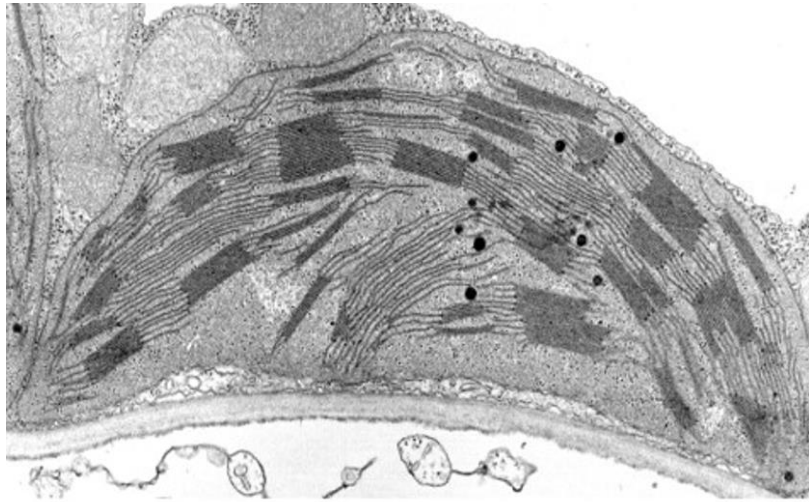


图 4.在电子显微镜下观察到的叶绿体(上)。细胞壁、线粒体(细胞呼吸的部位)和叶绿体(光合作用的部位)之间有明显的区别,叶绿体中有非常明显的类囊体(单粒,复数粒)和粒间片层。下面是叶绿体的示意图。

[图片来源: 第一张图片, Eldon Newcomb 拍摄, ©威斯康星大学董事会; 第二张图片, ©叶绿体照片 [http://at-chloro.prabi.fr/at_chloro/]

2. 叶片是太阳能的收集器

2.1 为什么叶子是绿色的？

多数叶子是**绿色的**，少数会有白色或彩色部分。它们为什么是绿色的？这个问题的答案似乎很简单：因为它们含有叶绿素（参考：[叶片的颜色](#)）。

但事情要复杂一些，因为这涉及到我们的视觉和大脑协调的特殊特征。我们只看到激活我们视网膜细胞中受体的电磁光谱的波长。这些接收器对 3 种颜色（蓝色、绿色和红色）很敏感，并能检测环境中物体反射到眼睛里的光。它们使我们能够看到彩虹光谱中无限种深浅不一的颜色（紫色，靛蓝，蓝色，绿色，黄色，橙色，红色）[3]。但是，各种各样的色盲无法区分所有的颜色，最常见的混淆的颜色是绿色和红色。每个动物物种都有其特定的视力范围（例如蜜蜂在紫外线下才能看见），很少有动物能看到绿叶（参考：[光、视觉、生物钟](#)，和[天空的颜色](#)）。

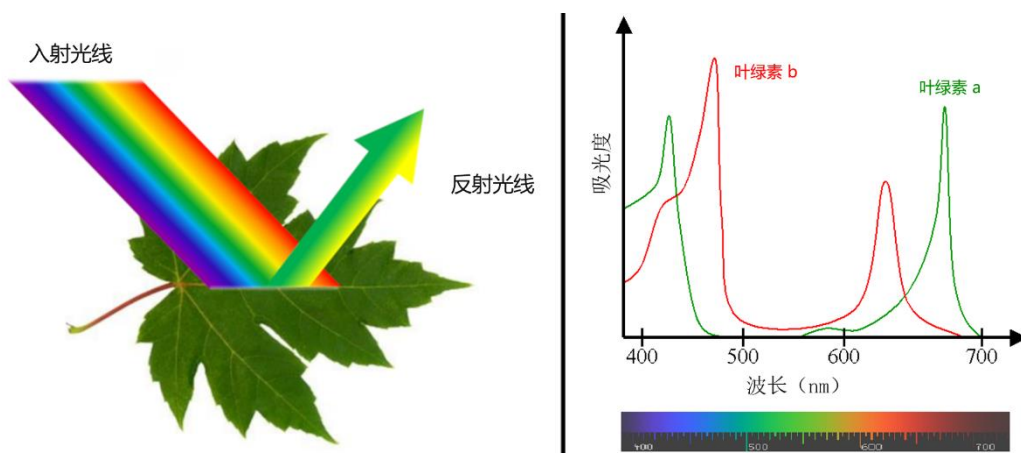


图 5. 树叶吸收了除绿色外其它各种波长的可见光（左图）。各种形式的叶绿素的主要吸收波长为 400 至 500 nm 和 600 至 700 nm 之间的光，但很少吸收波长在 500 至 600 nm 之间的光。

[右侧照片来源：叶绿素 a/b 的光谱特征，PNG: Daniele Pugliesiderivative work: M0tty / CC BY-SA 3.0].

对于光合作用，光的质量比数量更重要。例如一分子叶绿素 a（最丰富的叶绿素形式）能有效地吸收紫色、红色、橙色和一些黄色的光。叶绿素 b 在光谱的蓝色部分更有效。另一方面，它们吸收**绿光**的效率非常低，所以**绿光**被叶片反射。这就是为什么叶子对我们来说叶片是绿色的（图 5）。如果光谱所有范围地光都能被叶绿素很好地吸收，那么即使在白天植物对我们来说也会显得很黑！

2.2 叶片需要多少光？

实际上，叶片吸收的阳光不到它们接收的阳光的 **1%**，因此，光照强度通常不是限制因素[4]。但是非常强的光会导致叶片中**能量过多**，从而造成**光抑制**：形成**氧化胁迫*破坏光捕获结构**（请参阅 [植物如何应对高原反应？](#)）。

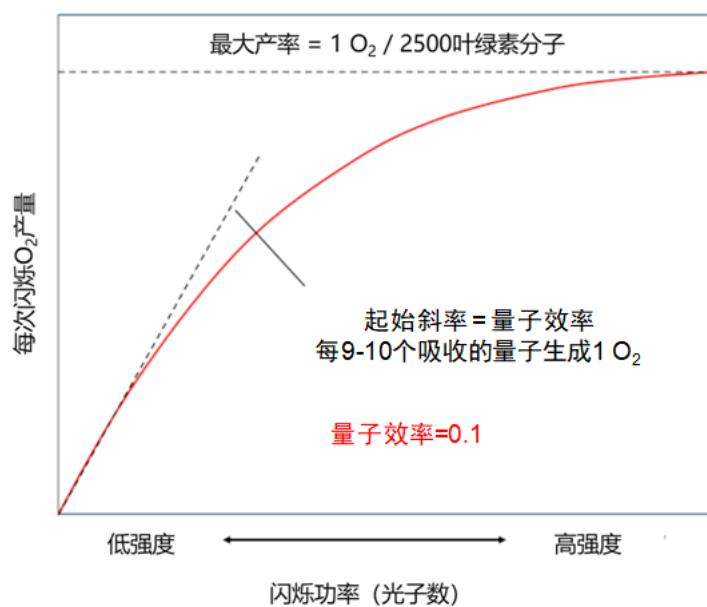


图 6.光合作用的量子效率和最大效率与光强度的函数关系。

[图片来源：改编自参考文献[5]。]

光照是光合作用的驱动力。在实验上，我们观察到**光合作用强度随光照强度的增加而稳定增加**。但是，高强度时会发生**饱和**：某些反应变成了限制因素（例如 CO_2 的浓度或温度）。这些实验观测结果揭示了**两种反应的存在**：一种是**需要光的反应**（所谓的“光”或**光化学反应**），另一种可能是在**没有光的情况下**发生的反应（不恰当地称为“暗”反应，而是**生物化学反应**）。

1932年，Emerson [5]和 Arnold 用持续数毫秒的强闪光照射小球藻（一种可进行光合作用的单细胞绿藻），并证明了闪光提供的**光能可使 2,500 个叶绿素分子释放出一个氧气分子**（图 6）。大约需要吸收 9 到 10 个光子才能产生这样一个氧气分子。这对应于约 **0.1 的量子效率**，即释放的氧分子数与吸收的光子数之比。这个实验引出了**光合单元的概念**，稍后将以**光系统的特征**来说明。

2.3 所有波长的光在光合作用过程中所起的作用都一样吗？

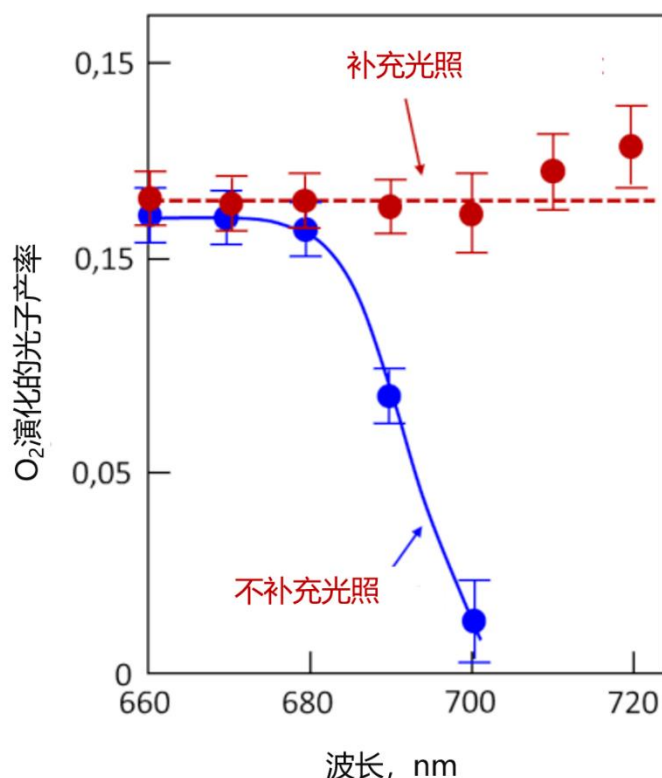


图 7.“艾默生效应”的表现：红色区域光合作用的量子效率下降仅在存在其他光（例如 600 nm 的光）时得到补偿。该实验最初由艾默生（Emerson）和刘易斯（Lewis）进行，后来由 Govindjee 进行，他把吸附作用也考虑进去了，在参考文献[7]中有这样的实验。

所有波长的光对光合作用的重要性都一样吗？19 世纪 Engelmann [6]在一个实验中证实了光颜色的重要性。实验中用棱镜分离出不同颜色的光照射丝状藻类（螺旋类），然后用好氧细菌的相对数量作为氧气产量的指示器。细菌密度最高出现在蓝色和红色灯光照射的区域。

根据不同波长测量光合作用活性表明，光合作用在整个可见光范围内都是有效的，即使是叶绿素效率最低的 500-600 nm 范围内（见图 5）。这归因于同样能够吸收光能的辅助色素。尤其是类胡萝卜素，它能吸收从紫色到红色波长范围内的所有光。因此，所有色素实际上能吸收整个波长范围内的光能，并将其释放以进行光合作用。

然而艾默生和刘易斯发现，使用单色光照射叶绿体，在波长大于 680 nm 以上时显示出量子效率的急剧下降（图 7）[7]，而叶绿素却能够在该光谱区域继续吸收光能。这种效应被称为“红降”，表明在 680 纳米以上波长的光本身不能进行

光合作用（这里通过氧气的释放量来测量）。另一方面，另一方面，通过向暗红光中添加短波辐射（例如 600 nm）可以抑制这种红色下降。。这项实验表明存在两个不同的色素系统，以后将其描述为**两种光系统**（光系统 I 或 PSI，以及光系统 II 或 PSII）：

- 一种是不吸收超过 680 nm 的光并与氧气释放有关色素系统。
- 另一种是吸收波长超过 680 nm 的光并且不释放氧气的色素系统。

这种协同效应表明，两种不同的系统在正常光照条件下协同反应，导致氧气的释放。

2.4 叶子中的色素如何组织？

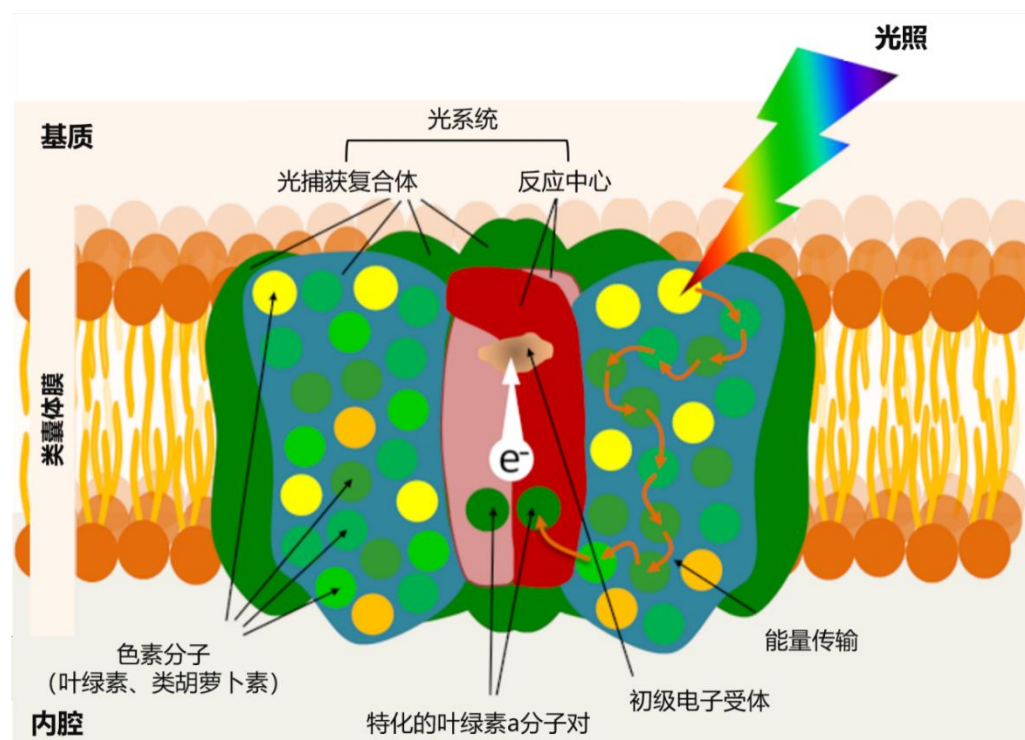


图 8.类囊体膜中光系统的示意图。

叶片的叶绿素不均匀的分布于类囊体膜内（见图 5），它与**光系统中的蛋白质**相连，每个**光系统**围绕一个**反应中心**和一批**光收集天线**（图 8）。这些光系统嵌入在组成类囊体膜的膜脂中。

天线结合了蛋白质和大量的**感光色素**：叶绿素（每个光系统中约有 300 个叶绿素分子），但不同的生物也会产生不同的色素，例如类胡萝卜素就存在于一些植物的光系统中。像叶绿素一样，类胡萝卜素也参与了收集天线捕捉光能的过程，然后将它们的能量转移到叶绿素。因此，**光合作用首先是一种膜现象！**

3. 从光子到电子：光如何变成电

3.1 叶绿素和光能回收

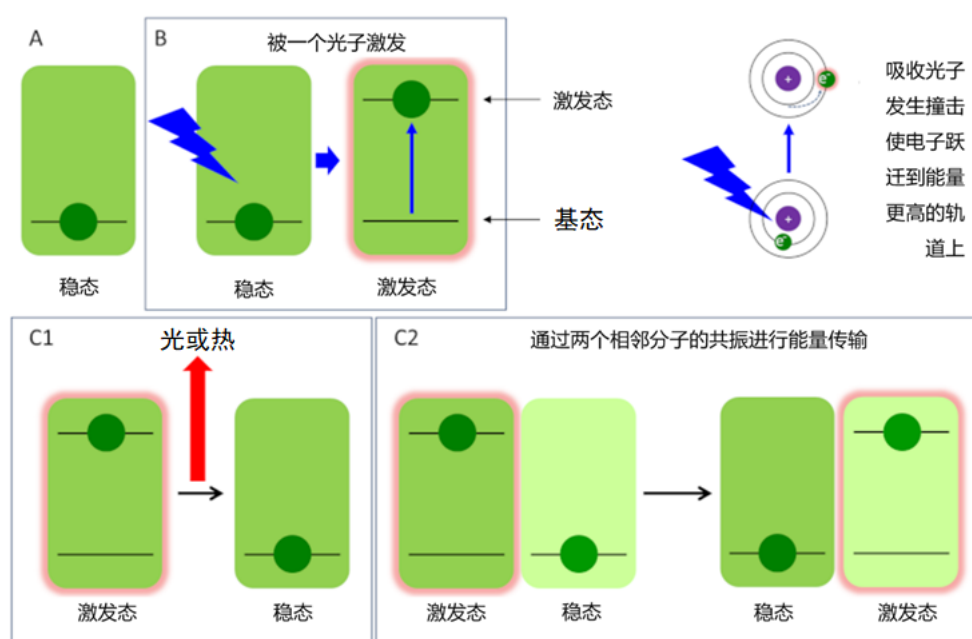


图 9. 当处于稳定状态的色素分子 (A) 吸收光子时，来自中心轨道的电子传递到能量较高的外围轨道，并且该分子达到激发态 (B)。电子也可以返回其初始轨道，色素分子通过发射光 (荧光) 和热量 (C1) 促使电子返回其基本状态。在收集天线内，受激发的颜料分子可以通过共振将其能量传输到相邻分子，而几乎没有能量损失 (C2)。

各种天线色素 (叶绿素和类胡萝卜素) 主要吸收太阳辐射的可见光部分 (图 5)，并且在捕获光子后色素分子转换为激发态 (图 9B)。[8] 叶绿素一旦被激发，将通过以下三个过程返回到热力学更稳定的基态 (图 8C)：

- 通过**荧光**过程发射光和热 (图 9, C1) [9]。该机制在过量光照条件下起作用，其中过量的光能以热量的形式消散。

- 通过**共振**作用将能量转移到相邻分子上。色素分子之间高度接近性表明这一反应的速度极快：它在不到 1 皮秒的时间内发生（即不到百万分之一秒的百万分之一或 10^{-12} s）。这种激发能量的转移方式几乎没有能量损失。这就是天线色素（叶绿素和类胡萝卜素）如何将光带来的能量从一个分子传递到另一个分子（图 9, C2），并传递到反应中心的特殊叶绿素对中。
- 接收到能量后反应中心通过**失去电子**完成能量的转化。

反应中心的核心是由一对特殊的叶绿素分子组成的（图 7）。这种**叶绿素**起到**能量捕获器**的作用：接收由天线色素捕获的太阳光子所激发的能量。因此，天线色素所吸收的所有光能都集中在这个特殊的色素对上。

因此，被激发的“特殊”叶绿素对将电子转移到被称为初级受体的受体上（见图 7），然后将其还原。这个“**电荷分离**”的**叶绿素电子**通过**类囊体膜内侧**运输到**叶绿体基质侧**。因此，反应中心可以被认为是一个分子光载体。它的正极由带正电荷的特殊氧化对形成。它的负极由带负电荷的还原分子组成：即初级受体。

还原后的一级受体很快会在一系列串联的**氧化还原反应***过程中将**电子传递**给**另一个受体**，以此类推，从而使得能量从光能转化为化学能（图 10）（请参考[Z 作为光合作用](#)）。

3.2 回到最基本的问题：氧气从何而来？

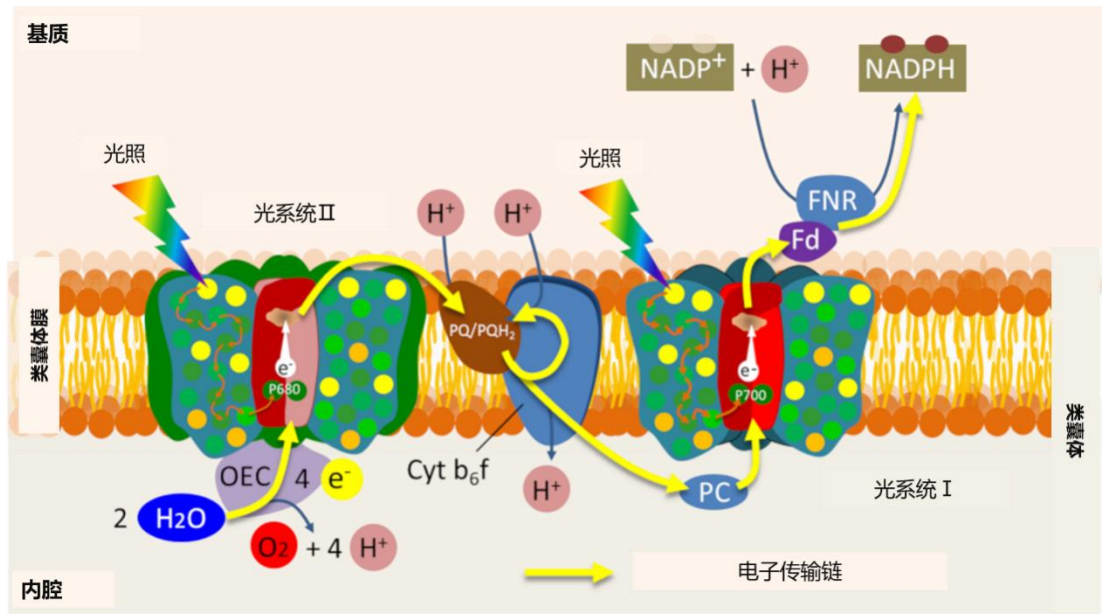


图 10.通过光和两个光系统，水中的电子被转移到 NADP^+ ，形成 NADPH 。水的氧化会在类囊体腔中产生氧气和质子。电子传输链的功能-一系列的氧化还原过程-从类囊体内侧（腔）到外侧（基质），形成质子的电化学梯度，使得 ATP 得以合成（请参考 [ATP 合成](#)）。

但是，为了使系统保持正常功能，反应中心中特殊的叶绿素对必须回到其基态。他们通过接受来自初级供体的电子来做到这一点。每个光系统的特征如下：

- 通过一对叶绿素吸收特定波长的光（PSI 的最大值为 700 nm，PSII 的最大值为 680 nm，因此其名称为 P700 和 P680）；
- 由每个光系统特定的主要供体和受体组成（图 10）。

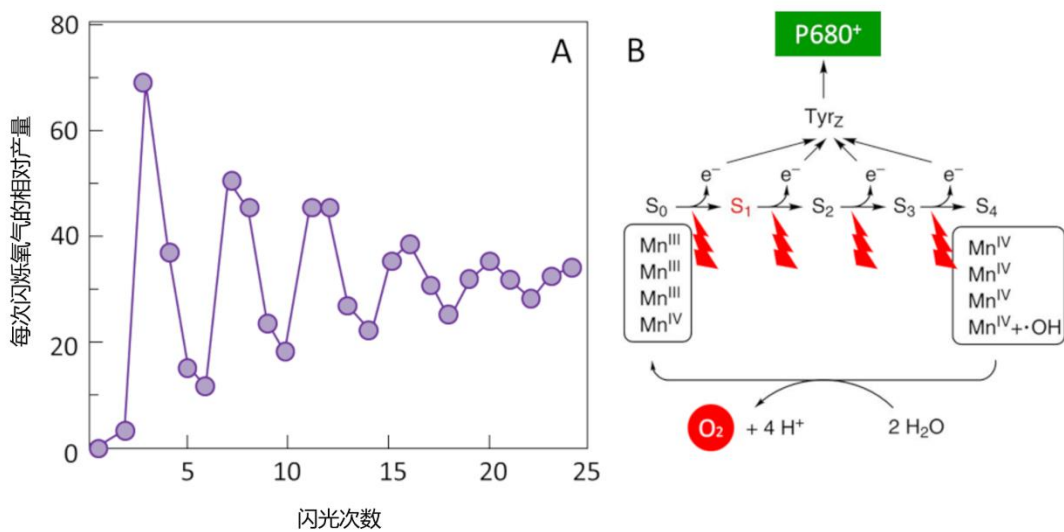
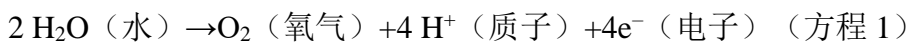


图 11. A. 暴露在短暂闪光下的光合膜周期性地释放氧气(Joliot)。B.水氧化循环，向 II(Kok) 光系统中的 P680 分子提供四个电子的四个步骤。S 状态是释放氧气的复合物的不同氧化还

原状态，其通过释放电子来积累正电荷。S1 是系统的静止状态，从一种状态到另一种状态的转换速度很快，但速度不一：最快的（S0-S1）为 30 μs ，S4-S0 为 1.1 ms。

[图片来源：改编自参考文献[11]和[12]。]

在 PSII 中，光诱导电子离开初级电子供体，使初级电子供体 P680 处于氧化状态：携带一个正电荷（P680⁺）。为了使系统正常工作，使 P680⁺恢复每个离开的电子至关重要。光合生物在三十亿年前进化史的早期就通过发展这一原始过程解决了这个问题：它们根据以下反应从水中获取了电子：



因此，水氧化获得的电子被转移到 P680⁺中，**释放氧气**，同时释放质子到类囊体腔内（图 11）。这一步骤使 P680⁺回到其中性状态（P680），并促进新的光化学循环发生[10]。

两组研究人员在 1970 年左右确立了这种反应机制：分别是法国的 P. Joliot [11] 和美国的 B.Kok [12]。通过用一系列闪光照射类囊体，Joliot 证明了氧气的产生具有四阶周期性，直到膜两侧差异逐渐消退（图 11A）。Kok 随后提供了一种解释：**水的氧化循环**。氧气的形成需要在 PSII 的供体侧连续积累四个正电荷（氧释放复合物），在该循环机制中**锰**扮演中心角色（图 11B）。在此过程中释放的每个电子都允许一对特殊叶绿素（P680）返回其基态，并可重新获得天线色素所捕获的光子的能量。

因此我们呼吸的氧气就是该反应的副产品[13]。

3.3 电流如何流动？

在 PSII 的初级受体上，从 P680 剥离的电子通过一系列氧化还原反应流向另一个光系统（PSI），使氧化后的 P700⁺恢复到初始状态。光系统的串联工作，将其光化学反应能量耦合到电子转移链上（重点参阅 [Z 作为光合作用](#)）。

因此，电子转移是在光合膜内组织起来的，通过基质中的铁氧化还原酶（FNR），使得磷酸酰胺腺嘌呤二核苷酸（NADP⁺）化学还原。电子转移的最后阶段形成具有还原能力的 NADPH。

因此，真正的电流从类囊体膜上的水（腔内）流到膜外基质一侧的 NADP^+ （见图 10）。这一电子转移过程在 SUN Chloroplast E-book 网站上被制作成动画形式：<http://www.markhoelzer.com/SUN-chlorophyllEbookWorking/chloroplast.html>

3.4 质子梯度与电子传递的耦合

电子转移与跨越类囊体膜的质子梯度的建立相结合，通过以下一系列反应使得类囊体腔内相对于基质变得酸化（见图 10）：

- 水的氧化将质子释放到类囊体腔中（请参见方程 1）；
- 通过两个光系统之间的电子转移，细胞色素 b6f 复合物从基质中抽出质子，这些质子通过类囊体膜在管腔中积聚。
- 基质中 NADPH 的合成消耗质子，从而加剧了基质与内腔之间 pH 值的差异。

由光合膜两侧之间质子浓度的这种差异（或电化学质子梯度）产生的化学能，被膜蛋白 ATP 合成酶（一种真正的纳米机器）所利用，来合成三磷酸腺苷（ ATP ）（重点参考 [ATP 合成](#)）。

总而言之，将光系统吸收的光子能量被转换为还原力（ NADPH ）和化学能（ ATP ）。

4. 光化学反应与生化反应之间的耦合

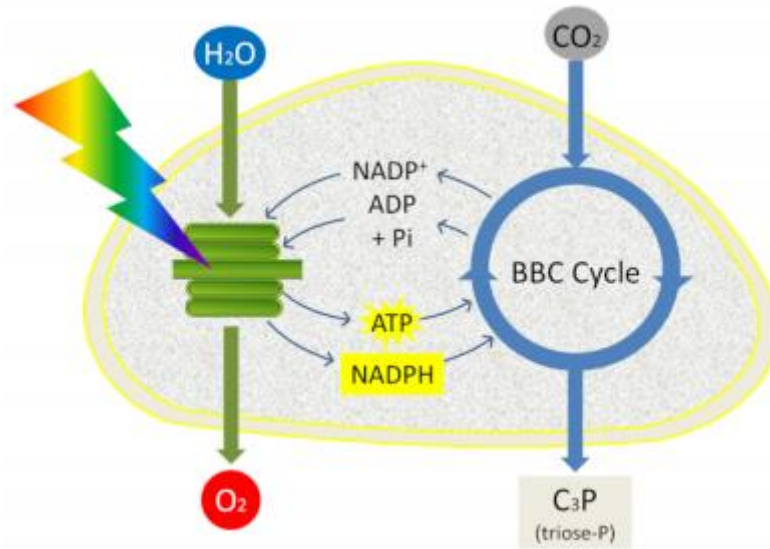


图 12.光合作用中主要反应（光化学部分）与 Benson-Bassham-Calvin (BBC) 循环耦合的示意图。发生在类囊体内的初步反应是利用太阳能来合成 ATP 和 NADPH，它们分别为位于基质中的 Benson-Bassham-Calvin 循环提供化学能和还原力，以便将 CO₂ 合并到有机分子中（磷酸化的 C₃ 分子或三糖-P），并将其运出叶绿体得到各种糖（包括蔗糖）。氧气的释放是在水氧化过程中发生的。

ATP 和 NADPH 用于促进光合作用下一阶段的反应：二氧化碳的固定（参考[光合作用中碳的路径](#)）。光合作用的最后一个阶段与初级反应紧密相连（清除期），因为它使用了初级反应产生的 ATP 和 NADPH 并发生在基质中。在叶绿体基质中，通过 Benson-Bassham-Calvin 循环中的一系列反应，将大气中 CO₂ 中的碳整合到叶绿体基质中，形成磷酸丙糖（磷酸化的 3 碳分子）（图 12）。

然后将磷酸丙糖在叶绿体中合成淀粉、氨基酸或脂质，或从叶绿体中输出并通过细胞质酶转化为糖（蔗糖）：这是所有生物体组成生物质的原料（参考[是蔗糖还是淀粉？](#)）。

5.要记住的信息

- 自养生物在光的帮助下氧化水，释放氧气（双原子分子），并通过从周围环境中吸收矿物质合成有机物来固定二氧化碳；
- 含有叶绿体和叶绿素的植物叶片是太阳能收集器。其中叶绿素吸收蓝光和红光，但吸收绿光的效率非常低，因此绿光被叶片反射，这就是为什么叶子对我们来说是绿色的。

- 两个光系统（光系统 I 或 PSI，光系统 II 或 PSII）由一个集光天线和一个反应中心组成，它们通过电荷分离过程转移电子；
- 光系统通过串联将它们的光化学能量耦合到电子转移链上：因此，在光系统中接收的光子能量被转换为还原力（NADPH）和化学能（ATP）。
- ATP 和 NADPH 用于促进光合作用下一阶段的反应：即通过发生在叶绿体基质中的 Benson-Bassham-Calvin 循环来固定 CO₂。

注释及参考文献

封面图片 [来源: © Diverticimes]

[1] Rutherford A.W. & Boussac A. (2004), Photosynthesis, a green chemistry triggered by solar energy. *Photosynthesis and oxygen production. KEYS CEA* 49:86-92.

[2] 1937 年，Robin Hill（英国生物学家，1899-1991）发现叶绿体是确保光合作用的“叶绿素颗粒”。它设法分离叶绿体（实际上是类囊体），并通过在人工电子受体（氧化剂）存在下悬浮发光的叶绿体来实现氧气生产。这就是“Hill 反应”。

[3] 蓝光光子比红光光子具有更多能量（普朗克定律，参见[普朗克理论](#)）。因此，彩虹的颜色顺序对应于从红色到蓝色增加的连续能量光谱。光子的能量 (e) 由方程 $e = hc/\lambda$ 给出，其中 c 是光速， h 是普朗克常数， λ 是光的波长。爱因斯坦能量 (E) 是 $E = Ne = Nhc/\lambda = 28,600/\lambda$ ， E 单位为千卡 (kcal)， λ 单位为纳米 (nm; $1 \text{ nm} = 10^{-9}\text{m}$)。波长为 680 nm 的红光，其爱因斯坦能量约为 42 kcal。蓝光的波长较短，因此比红光具有更多的能量。植物使用的部分太阳光谱估计平均波长为 570 nm；因此，光合作用过程中使用的光能约为 $28,600/570$ ，即 50 千卡。

[4] 即使在树冠下，光线也不是真正的限制因素。生活在那里的植物具有适应光环境的叶子结构，以平衡光捕获（光化学反应）和 CO₂ 固定（生化反应）。植物在生长不良和扦插过程中的分布与耐荫（或不耐荫）现象有关。这种现象（称为“避光”）与光敏色素信号有关，而与叶绿素完全无关。这又是一个与光质量（即信号）有关的问题，而是与光数量（基板）关系很小。

[5] 罗伯特·艾默生 (1903-1959)，美国生物学家，有着许多主要著作，用于理解光对光合作用的影响（量子效率、“艾默生”效应等）。他的工作是第一个证明叶绿体中存在两个光系统的实验。Emerson R. & Arnold W. (1932) A separation of the reactions in photosynthesis by means of intermittent light. *J Gen Physiol* 15:391-420.

[6] Theodor Wilhelm Engelmann (1843-1909)，德国生理学家，在分析肌肉收缩（横纹肌）和光合作用的机制方面起到了决定性的作用。

[7] Govindjee (1963) Emerson enhancement effect and two light reactions in photosynthesis. In: *Photosynthetic Mechanisms in Green Plants*. Publication 1145, Published by National Academy of Sciences - National Research Council, pp. 318-334

[8] 这种激发是由于共轭键（以及离域电子）的存在：光子的到来使离域电子从基态（未激发）进入激发态。在叶绿素中，有两种激发态：高能态 (Sa) 和低能态 (Sb)，具体取决于激发光子的能量（蓝色或红色）。

[9] 植物叶绿素荧光的发射动力学是其光合性能的极好指标。因此，它的研究为准确测量干扰植物光合活性的各种胁迫的影响提供了可能。

[10] Govindjee & Coleman W. (1990) Oxygen production by plants. Special Issue *For Science*, January 2000

[11] Joliot, P., Barbieri, G. & Chabaud, R. (1969) A new model of photochemical centers in system-2. *Photochem. Photobiol.* 10, 309-329.

[12] Kok, B., Forbush, B. & McGloin, M. (1970) Cooperation of charges in photosynthetic O₂ evolution-I. A linear four step mechanism. *Photochem. Photobiol.* **11**, 457-475; Bessel Kok (1918-1979) 是荷兰裔美国生物物理学家。

[13] 大气中的氧含量在地质时期发生了巨大变化。在 25 亿年之前，大气中没有氧气。从 18 亿年开始，氧含量一直在 0.1% 以上。因此，在-2.5 和-1.8 亿年之间氧含量有非常显著的上升，这可由当时海洋中 Fe₂O₃ 的普遍沉淀证实。目前，大气中的氧气总质量为 1,000,000 Gt，即含量为 21% (参考：[生物圈，一个主要的地质参与者](#))。

译者：郑翔宇

审校：楚增勇教授

责任编辑：胡玉娇