



中学生生物课外读物

光合作用

沈允钢

上海教育出版社

內 容 提 要

本书采用了一些现代科学研究中的資料,对高中生物学“光合作用”一主题中比較抽象难懂的内容,如光能是怎样被叶绿素吸收利用的,光能怎样轉变成化学能,能量怎么会貯藏在合成的有机物中的等问题作了进一步的闡释。这些内容是进一步理解光合作用对植物的生活、对整个生命自然界的意义及光合作用与农业生产的关系等必要的基础知識。

中学生生物課外讀物

光 合 作 用

沈 允 鋼

*

上海教育出版社出版

(上海永福路123号)

上海市书刊出版业营业許可証出090号

中华书局上海印刷厂印刷

新华书店上海发行所发行 各地新华书店經售

* *

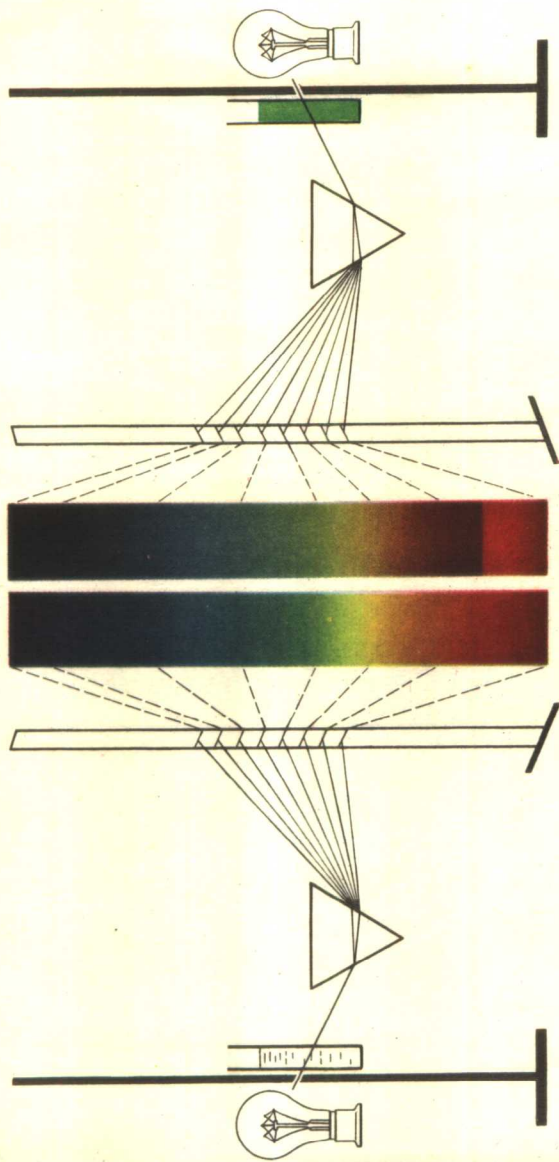
开本:787×1092 1/32 印张:1 3/16 插頁:1 字数:25,000

1964年8月第1版 1964年8月第1次印刷

印数:1—35,000本

統一书号:7150·1538

定 价:(七)0.14元



葉綠素的吸收光譜

左右兩部分是示意圖，中間部分是光譜

左：玻璃容器中是酒精，經小孔射入的光通過酒精後，經三稜鏡分成彩色光譜

右：玻璃容器中是葉綠素的酒精溶液，經小孔射入的光通過葉綠素溶液後，紅橙光和藍紫光被吸收最多，經三稜鏡後的彩色光譜中可看到這兩部分顏色較暗（與左方相比）

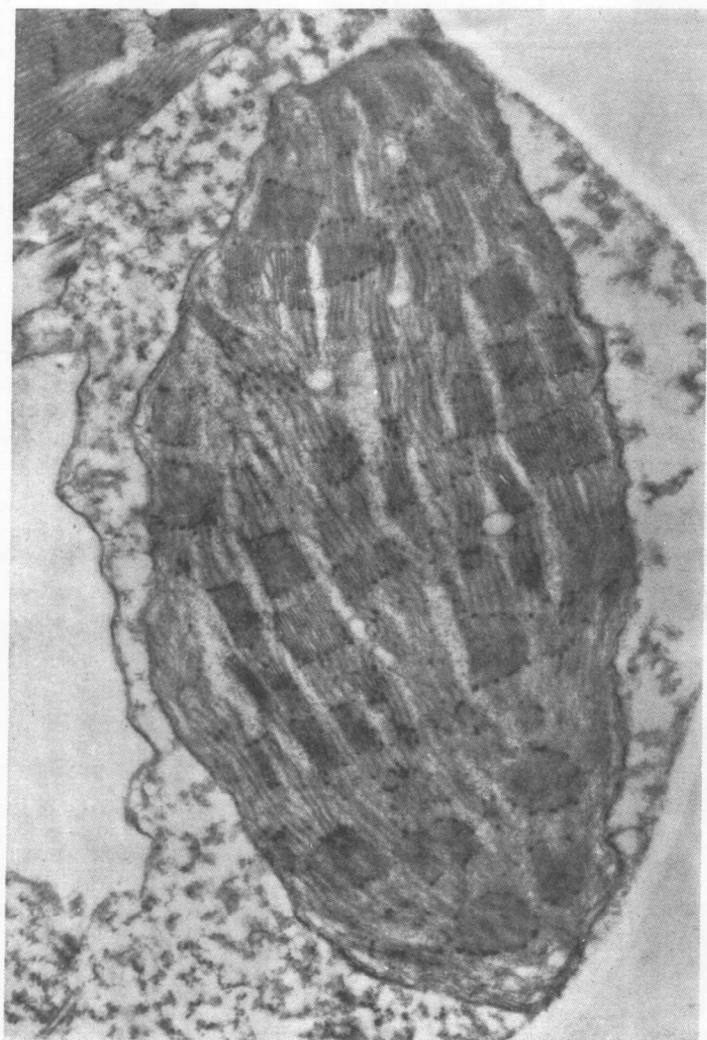


图 4 电子显微镜下的叶绿体(纵切面)

目 录

一	引言	1
二	光合作用的发现	3
三	叶——营光合作用的重要器官	6
四	叶绿体——进行光合作用的场所	9
五	叶绿素——光能的吸收器	12
六	光能的转化	18
七	二氧化碳的同化	20
八	光合作用的进化	26
九	光合作用的效率	28
十	影响光合作用过程的因素	31
十一	光合作用与农业	34

一 引 言

綠楊烟外曉寒輕，
紅杏枝頭春意鬧。

看了這兩句詩，一幅萬物更新、生機蓬勃的春天景象，就立刻栩栩如生地浮現在我們的眼前。

春天，多么逗人喜愛的季節呀！曾經有多少騷人墨客費盡了心血去尋找各式各樣美麗的詞藻來形容它。但是，古今中外，人們在描述春天景色的時候，無論怎樣寫法，都离不开花草樹木和魚蟲鳥獸。

的確，從花草樹木和魚蟲鳥獸的生活行迹上最能聞到春天的氣息。光禿禿的樹干上，瞬時長滿了嫩綠的新葉；死沉沉的原野里，轉眼間鋪上了青草，開遍了鮮花。許多前些時候不知蜷縮在那個角落里的飛禽走獸，一下子又都精神十足地活躍在我們的周圍了。

為什麼春天會給大自然帶來這麼多生意呢？也許可不加思索地回答說，這是由於春天“風和日麗”。但是，“風和日麗”又怎麼會促使許多生物萌動、活躍起來呢？那就不是一兩句話說得清了。

原來，生物所以能產生形形色色的生命活動，是由於生物體內進行着旺盛的新陳代謝作用。在新陳代謝作用中生物將由外界攝取來的物質，經過許多複雜的變化，轉換成構成它身

体的物质,同时又从中释放出蕴藏着的能量来,供生物进行各种生命活动的需要。这个过程中复杂的变化是在一系列酶的催化下进行的。这些酶是生物体内具有高度催化活性的蛋白质分子,它们的活力受温度的影响很大。冬天,气候很冷,它们的活力很小,生物的新陈代谢作用就很低,不足以维持生物旺盛的生命活动。于是,许多生物就进入休眠状态,度过这艰难的时期。等到春天一来临,温度显著升高,酶的活力增加,生物体内的新陈代谢作用就大大加强,各种激烈的生命活动也就迅速地表现出来。

显然,新陈代谢作用对生物太重要了,我们可以说,它是形形色色生命活动的基础。

种类繁多的生物所进行的新陈代谢作用当然也是五花八门的。但是,从营养方式来看,可以大体区分为两大类:一类是自养的,能将由自然界摄取来的无机物质转变成有机物质,作为构成它身体的原料,绿色植物的新陈代谢可以作为主要代表;另一类是异养的,不能制造有机物质,而要直接或间接摄取绿色植物制造的有机物质,经过同化作用来建成自己的身体,动物和许多非绿色植物的新陈代谢即属于这一类。

可以看得出,在这两类代谢间有着密切的依存关系,后一类的代谢需要利用前一类代谢所积累的有机物质来进行。因此,如果我们说,新陈代谢作用是形形色色生命活动的基础,那么,绿色植物的新陈代谢可算是基础中的基础了。这样说,并不过分。地球上得能有今日这么生气勃勃的面貌,的确是绿色植物新陈代谢的出现分不开的。

在这本书里,我们将对绿色植物新陈代谢中最突出的一个方面——光合作用,即利用光能使无机物质转变为有机物

质的过程，作一初步介绍。

二 光合作用的发现

綠色植物在人类的生活中占有极为重要的地位，人們的衣、食、住、行，都要用到它所形成的产物。因此，不但天天跟綠色植物打交道的农民，就是从事其他工作的人們，也常常会对綠色植物发生浓厚的兴趣。綠色植物到底是靠什么长大起来的呢？

初看起来，这問題很简单。在一般情形下，綠色植物都栽培在土壤里，那么它当然是靠吸收土壤里的养分长大的。人們的确也发现，在肥沃的土壤里，养分丰富，植物长得特别高大。所以，早在二千多年前，著名的希腊哲学家亚里士多德，就曾表示过这样的看法。但是，后来事实证明，这是一个不正确的推測。

十七世紀初，荷兰有个医生，名叫凡海尔蒙，曾經做了这样一个实验：他在一桶称过重量的土里，种上一株四斤重的杨柳，每天只浇雨水，不加其他任何东西。过了五年，这杨柳有一百五十斤重了，他再称称土壤，土壤却只輕了微不足道的一点点。那么，杨柳增加的这许多重量主要是从哪儿来的呢？从浇下去的水嗎？是的，凡海尔蒙当时就作了这样的結論。以后人們作了进一步的研究，証明这結論基本上是对的，不过不够完全。

更精密的实验观察到，构成植物身体的主要物质来源，除了水以外，还有二氧化碳，这是植物从空气中吸收来的。化学

分析表明,植物身体的組成中,有百分之九十几的物质是由二氧化碳和水变成的,只有其余百分之几的物质是由土壤中吸收来的矿物质所提供的。

但是,这样一来,却又引起了另一个疑問:二氧化碳和水,正是我們燃烧和呼吸时放出来的废物,綠色植物怎么能从已經充分氧化了的东西形成可燃烧、氧化的有机物质呢?这就太奇妙了,我們通过燃烧与呼吸从燃料和食物中获得能量,而植物又能把燃烧和呼吸所形成的废物,再做成能为我們重新燃烧和呼吸的有机物质!这岂不是成了一个大循环,而我們却可在每一次循环中得到我們生产、工作和生活中所需要的能量了嗎(图1)?可是,我們知道,能量是不能无中生有的。既然在每个循环中我們可以利用从有机物中释放出来的能量,那么植物必然要从某处得到至少同样多的能量来制造有机物,才能使这个过程循环往复地进行。

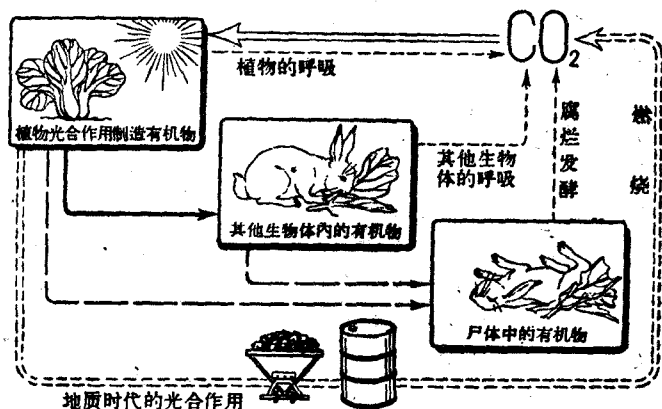


图1 自然界碳的循环

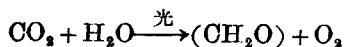
从哪儿去得到这些能量呢？科学家作了不少努力，才找到这个问题的答案。原来这能量是从太阳光中得到的。綠色植物必須吸收了光能才可使二氧化碳和水等无机物质轉变成有机物质，因此，人們就把这个过程称为光合作用。

人們在肯定这个问题的時候，还有一段曲折的经历呢！

早在十八世紀的時候，已經有人注意到，綠色植物將二氧化碳和水变成它身体的步驟必須在陽光下才能进行。但是，这不过是发现植物的生长与陽光有关系，並沒有闡明光对植物究竟起什么作用。

到了十九世紀，开始有人較深入地探討这个关系。当时有人做了一个实验，发现在黃光下，光合作用进行得最快。然而，植物的叶子是綠色的，对黃光吸收能力很差，既然沒有吸收多少黃光，又怎么能使光合作用进行最快呢？这分明是一个矛盾。这时，产生了两种意見，一些人认为植物具有特殊的“活力”，所以和平常事物不一样。他們把問題看得很神秘。当时有好几位非常著名的物理学家和植物生理学家都是持有这个观点的。另外一些人則认为植物体内的生理过程也应符合一般自然界的能量守恒規律。如果光沒有被吸收，就不能促进光合作用。因此，他們努力寻找发生这矛盾的原因。俄国进步的青年科学家，季米里亚捷夫，就是坚持后一种意見的人。他不迷信权威，刻苦钻研，設計了比較精密的分光設備，創造了很灵敏的測量光合作用的方法，終于用实验証明了：只有被吸收了的光能才能促进光合作用，植物的綠色叶子吸收紅光很多，因此在紅光下光合作用很快。以前有些人得到黃光下光合作用最快的結果，是由于分光太粗糙、光譜不純所造成的。

这样，綠色植物有机物质合成过程的能量来源問題总算澄清了，人們对光合作用有了一个比較完整的認識。如果把这認識用一个化学方程式来概括表示，那么，光合作用的主要过程可以写成：



这个方程式中， (CH_2O) 代表光合作用所形成的有机物质——碳水化合物，它是植物利用光能从 CO_2 和 H_2O 变成的。在这个方程式中，我們还可以看到，在进行光合作用时，除了形成有机物质外，还有氧气生成。这氧气可以說是副产品，但是对其他生物却非常重要。据說，在很早的时候，地球空气中是没有氧气的，氧气是地球上出现了綠色植物后，依靠植物的光合作用从水中释放出来的。现在，生物的呼吸作用及生产中的燃烧过程都在大量地消耗空气中的氧气，空气中的氧气也是靠光合作用不断产生来补偿的。

三 叶——营光合作用的重要器官

綠色植物不一定全身都是綠色的，常常只有一部分器官帶綠色，其中以叶为最主要。既然光合作用要靠綠色物质吸收光能，那么綠色的叶子是不是进行光合作用的重要器官呢？对叶子結構的研究表明，它的确可以說是專門适应于进行光合作用的器官。

一般叶的形状是扁平的，这有利于以較大的面积接受光能和吸收二氧化碳。

将叶作成各种很薄的切片在显微镜下观察，可以知道它内部的详细构造，图2为叶构造的立体模式图。从图2上可以看到，叶的表皮上，尤其是下表皮上，有很多小孔。这小孔称为气孔，它是由一对对半月形的细胞相对抱合而形成的。这半月形的细胞叫保卫细胞，它的弯曲程度随细胞内部压力的大小而改变。弯曲程度大时，气孔就开放；弯曲程度小时，气孔就关闭。

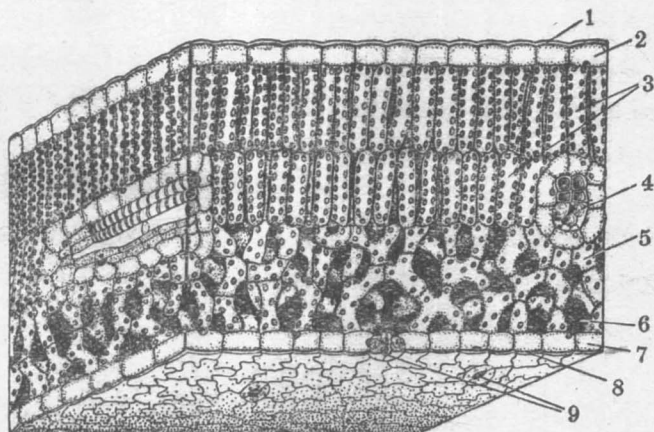


图2 叶构造的立体模式图

- 1.角质层 2.上表皮 3.栅栏细胞层 4.叶脉 5.海绵细胞层
6.细胞间空隙 7.下表皮 8.角质层 9.气孔

虽然全部气孔占叶表面积的百分之一还不到，但由于每个气孔的直径不小，且分布得很恰当，因此在气孔充分开放时，叶内外的气体可以很通畅地交换，好象与没有一层表皮阻挡在那里差不多。这当然很便于叶大量吸收空气中的二氧化碳。空气中的二氧化碳含量很低，只有0.03%左右。要维持每平方米叶面积进行正常的光合作用，每小时必需有一、二十

立方米的空气通过叶，这显然不是一个很小的数字。但当气孔充分开放时，它的通气量足够负担这个任务。然而，这里也存在着矛盾：气孔充分开放，大量空气通过，固然带来了二氧化碳，但也会从叶带走许多水分，而水分是植物花了很大的气力从土壤中吸取来的。很显然，植物在夜间不进行光合作用时或者在其他不利的条件下，能关闭它的气孔，是分明针对着这个矛盾的。因为这样可大大减少水分消耗，并保持体内的水分平衡。

在叶片内部，我们也可以看到它的结构是多么适应于进行光合作用。在上下两层表皮之间是叶肉，它包含着许多带叶绿体的细胞，光合作用主要就是在这些细胞里面进行的。根据细胞的形态和排列方式，可将叶肉划分为两部分：接近上表皮的栅栏细胞层，细胞排列得很整齐，便于大量吸收光能，进行光合作用；接近下表皮的海绵细胞层，细胞排列得很疏松，细胞间有很大的空隙，便于使由气孔进入的空气能迅速到达内部。

叶内纵横交错的叶脉是叶输入光合作用原料——水、矿物质等，和输出光合作用产物——有机物质的交通要道。别看它长得很纤细，它每日输入或输出的物质总量常常要超过叶本身的原有重量，如果包括蒸腾掉的水分在内，那更不知要多多少倍。

从上面所描述的情况看来，叶子真象一座巧妙的工厂：它的一切建筑都符合于有效地进行生产，它的原料来自外方，它的产品主要也运到植株其他部分，供它们生长发育之需。

不同植物的叶子在外形上常常长得很不一样，它们都是按照植物习性所适应的环境条件——光照强度、空气湿度、风

速等——而发展出来的。例如，长在光照明亮地方的叶子，叶肉强烈分化成栅栏细胞层和海绵细胞层；而在阴暗地方生长的叶子，则叶肉很少分化，几乎没有栅栏细胞层；在干燥条件下生长的植物，叶片常常缩得很小，如仙人掌的叶就变成了刺。显然，这些变化都使它们能在特定的环境条件下更好地执行光合作用的机能或维持体内水分的平衡。

四 叶绿体——进行光合作用的场所

如果把叶子比作工厂，那么我们至今还只谈到它的外貌和附属建筑，尚不曾深入到它真正进行生产的厂房重地呢！

叶肉细胞中有叶绿体，在显微镜下看起来是一个个绿色的小颗粒，叶子中的叶绿素都集中在叶绿体上。植物要靠叶绿素吸收光能来进行光合作用，那么聚集着叶绿素的叶绿体当然是进行光合作用过程的重要参与者了。关于这一点，在二十世纪初，大家的看法就已相当一致。但是，当时所不能肯定的问题是，在光合作用的整个过程中，究竟有多少步骤是在叶绿体上进行的？这就有各种的猜测，有的认为全部光合作用过程都是在叶绿体上进行的；有的认为叶绿体上只进行光合作用过程的一部分，其余的要靠细胞中其他的部分来配合完成。到底谁正确，没有直接的实验来证明。

直到1954年，美国科学家阿农等才完成了一个比较令人信服的实验。他们将叶绿体从叶子中提取出来，加入含放射性同位素的二氧化碳后，在光下能生成放射性碳水化合物并

放出氧气。这样一来，叶绿体上能进行全部光合作用过程的说法，得到了有力的支持。不过，这并不曾完全否定细胞其他部分对光合作用的贡献。我们知道，叶绿体外只包着一层很薄的膜，它与细胞中的其他部分有着紧密的联系和频繁的物质交换。许多外界条件的变化和植物生理状态的更迭，都是首先影响到细胞的其他部分，再传递到叶绿体的。所以，叶绿体虽然能进行全部光合作用过程，但是，它的速度和产物转变方向等，无疑在很大程度上是受着细胞其他部分的调节和控制的。

然而，无论如何，阿农的实验表明，叶绿体终究可以算是一个相当完整的光合作用机构，是进行光合作用的重要场所。于是，人们不禁对叶绿体特别关心起来，它的内部究竟有着怎样的构造呢？

早在十九世纪末，有人已用显微镜观察到，叶绿体上的叶绿素不是平均分布的，而是集中成一点一点的。这许多点就被称为基粒，而叶绿体的其他部分被称为间质。

到1940年左右，人们开始用电子显微镜来研究叶绿体的结构，发现所谓基粒也不是均一的物质，而是有着明显的片层结构。

图3和图4（在彩图后面）是叶绿体在电子显微镜下的照片。图3为叶绿体的横切面，我们只看到平面上分布着一个一个的圆点；图4为叶绿体的纵切面，可以看到明显的一叠叠的片层结构。将这两个切面综合起来，我们可以想象叶绿体中很多片层结构的排列象一堆堆叠着的饼。在普通显微镜下看到的完整叶绿体上叶绿素聚集成堆被称为“基粒”的小点，可以说与电子显微镜下看到的叶绿体横切面上的一个个圆点是

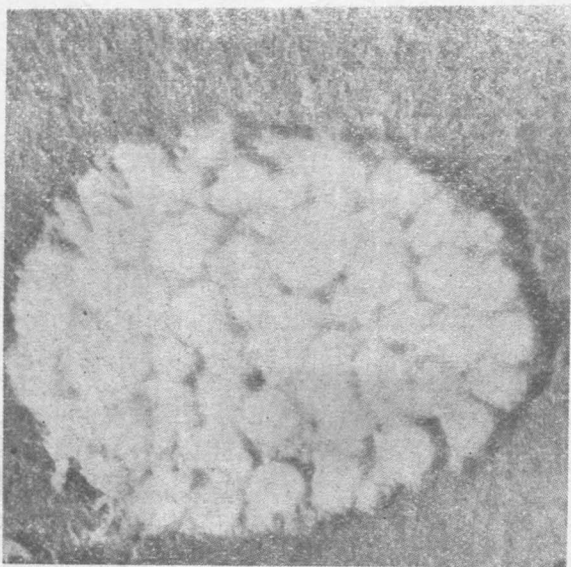


图3 电子显微镜下的叶绿体(横切面)

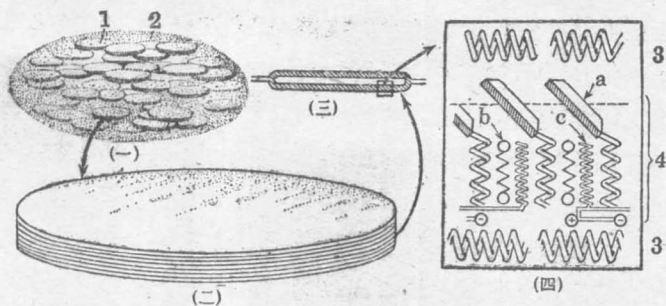


图5 基粒片层结构图解

- (一) 叶绿体 1. 基粒 2. 间质
 (二) 一个基粒的放大, 示片层结构
 (三) 片层结构的放大
 (四) 片层结构中蛋白质、脂肪、磷脂和色素分子的排列 3. 蛋白质 4. 脂肪 a. 叶绿素 b. 类胡萝卜素 c. 磷脂(带有正负电)

同一个构造。所以，所謂“基粒”实在是叶綠体中片层結構聚集成堆的地方。但是，在叶綠体上并不是全部片层結構都是聚集成堆的；在普通显微鏡下看来是无色的，称之为“間质”的地方，事实上也有片层結構存在，这在图 4 电子显微鏡照片（纵切面）上可以看得很清楚。

根据电子显微鏡下所观察到的形象，人們对叶綠体中片层結構有許多推想，其中比較流行的說法如图 5 所示。图 5（一）为叶綠体的示意图，（二）表示其中的一个“基粒”，（三）为基粒中的一組密閉双片层构造（基粒即为許多組这样的构造叠合在一起），（四）为对每一片层的分子組成的猜测。

这里所描述的片层結構的詳細构造包含着不少臆想，还远不能算作定論。但是叶綠体中有許多很整齐的片层結構存在則已是沒有疑問的了。不同植物的叶綠体在外形及內部构造上常常有很显著的差別，但是它們都毫无例外地具有片层結構。片层結構可以說是叶綠体的建筑特色。科学家从各方面仔細研究的結果表明，叶綠体的片层結構和它的光合作用功能有着不可分割的联系。关于这个問題，我們后面还要談到。

五 叶綠素——光能的吸收器

前面我們介紹了光合作用器官的构造，现在开始要談到它如何执行光合作用的功能了。光合作用需要光能作动力，我們就从植物如何吸收光能談起。

要吸收光能必需借助于色素。看看是單純綠色的植物叶