

植物的光合作用

A. A. 尼啓波羅維奇 著

科学出版社

植物的光合作用

A. A. 尼啓波羅維奇著

吳相鉦 馮 午譯

科 学 出 版 社

1958年4月

А. А. Ничипорович
**СВЕТОВОЕ И УГЛЕРОДНОЕ ПИТАНИЕ
РАСТЕНИЙ (ФОТОСИНТЕЗ)**

Изд. АН СССР, МОСКВА, 1955.

内 容 提 要

本書是从生物学和农学的观点,全面阐述光合作用各个方面的綜合性著作。对光合作用的宇宙意义,光合作用的生物学和光合作用与人类的关系等方面叙述特別詳尽。对于光合作用的机制也有簡要的介绍。本書的优点是深入浅出,把許多理論問題阐述得極为透澈。

植物的光合作用

[苏] А.А.尼啓波羅維奇著

吳相鉅 馮 午譯

*

科学出版社出版(北京朝陽門大街117号)

北京市書刊出版業營業許可証出字第061号

中国科学院印刷厂印刷 新华書店总經售

*

1958年4月 第一版 書号:1077 印張:8 1/2

1959年8月第三次印刷 开本:850×1168 1/32

(京)4,276—5,775 字数:198,000

定价:(10)1.50元

目 录

导言.....	1
第一章 光合作用是宇宙过程.....	7
一. 物質代謝和能量轉化——地球上生命的基础	7
(一) 物質轉化和能量轉化的統一	7
(二) 有机物的氧化-还原的轉化.....	9
(三) 氧化-还原反应的能学基础.....	12
二. 光合作用与地球上的物質循环	24
(一) 碳的循环	24
(二) 氧的循环	23
(三) 氮、硫、磷的循环	29
三. 光合作用与地球上能的轉化	31
四. 植物的光合作用与人类	36
第二章 光合作用是生理过程和植物收获量的因素.....	42
一. 光合作用功能在植物界中的分布	42
(一) 水生的行光合作用的植物	43
(二) 陆生植物的光合作用功能	48
二. 叶子是光合作用的器官	51
(一) 作为与外界环境进行气体交换的器官的叶子的特性	51
(二) 日光的本性	57
(三) 地表面上太陽光的强度和質的成分	61
(四) 关于物体的光学性質和光化学反应的本質	66
(五) 物体的基本光学性質	77
(六) 綠色植物的色素	81
(七) 活叶子的光学性質	86
(八) 綠色植物叶子的总的能量平衡	90

三. 作为生理过程的光合作用与环境条件	96
(一) 测定和研究光合作用的某些方法	97
(二) CO_2 浓度的影响	104
(三) 光强度的影响	108
(四) 光强度和 CO_2 浓度的共同影响	114
(五) 温度条件的影响	115
(六) 水分条件的影响	120
(七) 矿质营养的影响	128
四. 植物的光合作用与其它生理过程的关系	125
(一) 叶绿素含量的影响	125
(二) 叶子里同化物的积聚和利用对于生长过程的影响	130
(三) 光合作用与呼吸作用之间的关系	134
(四) 植物叶片光合作用的昼夜进程	136
(五) 叶子和植株的年龄的影响	138
(六) 各种植物光合作用器官活力的比较	141
(七) 光合作用的产物和它在植物生命活动上的生理作用	144
五. 光合作用是植物收获量的基础	160
(一) 植物的播种栽植和群落是基本的生产方式	163
(二) 收获量是作物光合器官工作的结果	166
(三) 田间叶面积的大小是获得高额产量的重要条件	168
(四) 光合作用与蒸腾作用之间的比例是收获量的因素	170
(五) 作物的叶面积与光照条件之间的关系	174
(六) 提高光合作用的经济生产率的主要方法	179
(七) 选育光合作用强度高的植物品种和类型	185
六. 在农业上利用植物光合能力的特殊方法	186
(一) 植物的灯光培养	188
(二) 水泊中生产率的提高	197
(三) 单细胞绿藻的专门的大批培养	198
第三章 光合作用过程及其类似过程的本性和化学机制	202
一. 光合作用	202

目 录

■

(一) 光合作用是氧化还原过程.....	203
(二) 光合作用的光反应和暗反应.....	206
(三) 光合作用的光反应的本性.....	208
(四) 光合作用的酶促的暗反应.....	210
(五) 量子的消耗量和光合作用中的能量关系.....	213
(六) 作为光合作用器官的叶綠体的結構和組織特点.....	220
(七) 光合作用过程中碳的化学变化.....	229
二. 植物用生物学的方式利用二氧化碳的其它方法.....	234
結論	239
人名索引	247
术语索引	249

導 言

光合作用是这样的过程，植物通过其叶中的綠色色素——叶綠素——同化日光能，并在綠色色素的帮助下改造从外界环境中所吸收的二氧化碳和水，把这些物质合成为富蘊能量的有机化合物。

綠色植物所合成的有机物直接地或通过其它生物而充作其它有机体的食物。这样，实现着光合作用过程的綠色植物就是地球上生命的存在、繁荣和發展的根本源泉。

关于植物不仅有根部营养，而且有“叶部空气”营养的一般概念存在已經很久了。

例如，还在200年前，罗蒙諾索夫(M. В. Ломоносов)于1753年在“关于空气現象的講話”中就写道：“根部固定在貧瘠的沙土中的繁茂的树木就明显地表明油質的叶子是从空气中吸入油質肥料的。”¹⁾

但只是在大約185年后(1771年)，才用实验的方法發現了植物光合作用过程的存在，这时普里斯特利(Priestley)确定綠色植物能在光下“净化”空气，而动物的呼吸則“惡化”空气。从那时候起研究这一过程及其在自然界的物质与能量循环中的意义就成了許多著作的題材。

在發展关于光合作用的知識方面，除去普里斯特利之外，巨大的功績还归于下列諸人：印根胡茲(Ingenhousz)，西納比叶(Senebier)，布辛格(Boussingault)，李比希(Liebig)，罗伯特·迈

1) 罗蒙諾索夫，哲学著作选集。苏联国家文学出版社，1950，229頁。

尔 (Robert Mayer)。①

关于光合作用的近代工作的开始是由季米里亞捷夫 (К. А. Тимирязев) 的卓越著作奠定基础的, 他第一次把植物生理学、物理学和化学的正确方法在研究工作中结合起来。

季米里亞捷夫号召各門科学的学者將注意力和精力集中在光合作用的問題上, 他認為这个問題是現代自然科学中最重要的問題之一。

关于植物光合作用的研究工作的意义有如下几点:

1. 植物的收获物有 90—95% 是由植物在光合作用过程中初次合成的有机物質所組成的。因此, 植物的碳素营养和光营养——即光合作用——的規律性和生理学的知識就是合理的农业措施的基础之一。

2. 光合作用在下列方面有特殊意义: 綠色植物在光合作用中从完全氧化的無机物——二氧化碳和水——以及矿質——氮、硫——初次合成有机化合物, 并同时合成生活物質。

了解这一过程的特性必然会有助于揭露自然界的最偉大的秘密——由無生命物質向有生命物質过渡的秘密。

3. 光合作用过程是地球上碳、氧、氮、硫和能量循环的最重要的推动因素之一, 而这种循环就是組成复杂的、多种多样的完美無缺的生命現象的許多环节之一。

綠色植物从暂时照射到它上面的日光能的互流中吸收大量的能量, 將其集中并在光合作用过程中改变成为有机物的化学能, 这些有机物具有高度的能量水平并能进一步發生多种多样的有規律

① 关于光合作用著作的历史評述見下列著作: 收在“太陽、生命和叶綠素”文集中的季米里亞捷夫的著作, 伊万諾夫 (Л. А. Иванов) 的論文 (苏联科学院院报, 生物学之部, 1947), 拉賓諾維奇 (Е. Рабинович) 的“光合作用”一書 (外國文出版社出版, 1951; 即 E. T. Rabinowitch, Photosynthesis and Related Processes, Vol. I. 1945——譯者注)。

的放热反应，而这些反应本身又保证着各种各样的生物过程的进行和一般地保证着生命的存在。



K.A. 季米里雅捷夫——俄罗斯在光合作用方面的工作的奠基者

绿色植物光合作用活动的结果，在地质时代和在现在都是使地球上形成所谓生物群（биосфера），在生物群中集中了无数的生物并在这些生物的参与之下完成规模和意义巨大的地球化学和地球物理学过程。

由于地球上綠色植物的光合作用活动，原来不含氧的地球上大气層竟含有大量的这种气体，而現在綠色植物則將空气的含氧量維持在相当稳定的高度水平上(仅管氧在呼吸、氧化和燃燒作用中大量被消耗)。

由此可見，綠色植物滿布于地球之上，制造大批的有机物并使大气中有充足的氧气，从而为那些利用自由的氧进行呼吸的生物創造了生存条件，这些生物以强烈的代謝作用为特点，并因而也以高度的組織为特点。正是綠色植物为人类的多种多样的和复杂的活动創造了条件，在人类的活动中广泛地利用着多种多样的来源于植物的矿物和燃燒过程，燃燒是在自由态氧的参与之下發生的，而自由态氧又是由于光合作用而累积在大气中的。

总而言之，綠色植物由于其进行光合作用的能力，就从根本上改变了我們星球的面貌，正像季米里亞捷夫所說的，起着宇宙作用。

4. 光合作用实际上是地球上唯一的、与自發的反应相反的、与能量水平的降低相反的、以巨大規模进行着的化学过程。其結果是形成聚积着大量潜能的稳定产物。

瓦維洛夫 (С. И. Вавилов) 院士在指出了光合作用过程的惊人的特性，指出它与我們所知道的其它过程的根本区别时說：“極其可能的是，光合作用的复杂性不仅在于已知的許多物理-化学知識的复杂的結合。可能的是，它还在于新的方面，到目前为止甚至其主要方面还是一般科学所未發現的。”¹⁾

了解了这一过程的本質就可能产生新的工業上的方法以利用实际上免費的原料(二氧化碳、碳酸鹽和水)和能量(太陽的射綫)的資源，进行有价值的有机物質的严格定向的合成。

1) 在1946年全苏光合作用討論会上的开幕詞。“苏联科学院院报”，生物学之部，1947, № 3.

光合作用的問題是各个專業的許多学者的著作的題材。

在俄羅斯的文献中也广泛地闡明了这个問題，最早的是季米里亞捷夫的、在深度方面和叙述明确方面都十分卓越的經典著作，这些著作都收集在他的选集“太陽、生命和叶綠素”中。

下列偉大的俄羅斯学者在光合作用方面也完成了并發表了極其重要的研究：巴赫(А. Н. Бах)，薩波什尼科夫(В. В. Сапожников)，克拉謝宁尼科夫(Ф. Н. Крашенинников)，茲維特(М. С. Цвет)，普瑞耶維奇(К. А. Пуриевич)，盖伊杜科夫(Н. М. Гайдуков)，李赫捷尔(А. А. Рихтер)，富特察尔(Е. Ф. Вотчал)，科斯蒂切夫(С. Н. Костычев)，刘比明柯(В. Н. Любименко)，伊万諾夫(Л. А. Иванов)。

近年以来在光合作用的个别問題方面發表了下列諸人的綜合性論著：高德涅夫(Т. Н. Годнев)，布瑞里安特(В. А. Бриллиант)，杰倫宁(А. Н. Теренин)，克拉斯諾夫斯基(А. А. Красновский)，裘本涅特(Е. Р. Гюббенет)。

最后，1951 和 1953 年出版了拉賓諾維奇(Е. Rabinowitch)所著兩本“光合作用”專書的俄譯本(外国文献出版社)，這本書广泛地論述了光合作用“机制”的問題。

但是，所有这些并不是說沒有必要再来討論这个重要的問題了。近来在光合作用方面的知識發展得特別迅速，因此，甚至許多不久以前才出版的經典著作都包括有一些不能完全适应于这个問題的目前狀況的論述。

例如，近年以来我們关于某些重要問題的观念根本改变了，这就是叶綠素及其它色素参与光合作用反应的机轉問題，关于光合作用的最初、中間和最終产物以及它們在植物生命中的生理作用的問題，关于光合作用的二氧化碳来源的問題。近年以来还出現了許多研究光合作用的新方法。某些新的方法，例如示踪原子法，就为光合作用的研究揭示了嶄新的可能性。

到目前为止所发表的大多数关于光合作用的著作，其重要特点就是它们只论述了问题的某一方面：在某些著作中基本上只是研究了关于光合作用的生理和生态的资料，而没有广泛地论述光合作用机制问题的现代情况。另一些著作（例如拉宾诺维奇的专著）则相反，大半是关于化学历程（химизм）和机制的材料，而几乎没有代表这个问题的生物学方面——尤其是这个问题与农业的关系——的材料。

我在本书中的目的是，不是把这个问题分开，将其对立起来而论述光合作用问题，相反地，把光合作用的化学历程和生物学结合在一起，从自然界的物质循环、人类的农业活动和获得高额产量的问题方面来看整个问题。

我尽力用这种形式来叙述，以便不仅专家们可以阅读，而且使自然科学和农业的各方面的广大的工作人员们都可以阅读。

第一章 光合作用是宇宙过程

一. 物質代謝和能量轉化——地球上生命的基礎

(一) 物質轉化和能量轉化的統一

世界就是处于經常不断的运动和發展中的物質。

物質的一種形式向另一種形式运动和轉化的無数的类型和种类，經常不断地进行着的物質体系的变化、分解和形成就構成了我們世界上的無限多种多样的現象和过程。我們可由感覺直接觀察和了解許多这样的运动；关于其它运动形式的存在和性質，我們只能在試驗的基础上来創造我們的概念，試驗时是測量它們对于其它体系的作用，而这些体系是我們能用直接觀察或能用灵敏的仪器測知的。

物質的存在、运动和發展的美妙形式之一就是生命。

生命的特殊表現和不可缺少的条件就是为所有的活有机体所固有的新陳代謝。

从周圍环境中吸收营养物質；从营养物質形成許多复杂程度和作用不同的化合物；这些化合物的多种多样的和密切諧調的轉變；在生命过程中所制成的一部分复杂物質氧化并分解为較簡單的物質，而將分解的最終产物排出至周圍环境之中，这就是所有的生物所固有并为任何生命現象所不可缺少的新陳代謝的特性。

活有机体在新陳代謝过程中制造許多化合物，并用这些化合物建造其軀体的活質、細胞、組織和器官。物質的交換、吸收和轉化就是所有的生命过程的基础，这些生命过程就是：生長、發育、繁

殖、这种或那种工作的实现——这里也包括中樞神經系統的工作和思維現象。

由此可見，生命是物質运动、轉化和發展的特殊的形式，服从于其本身特殊規律的形式。

任何一种物質的轉化和新陳代謝的过程都是与能量的轉化同时發生的，能量为物質所固有并且是不能与物質分开的。某种物質体系所固有的自由能的度量，就是它所能完成的工作的数量。任何一种物質体系的轉化和工作的方向、特点和强度都是由这一体系本身的内部矛盾或这一体系与另一可能与它相互作用的体系之間的矛盾所决定的。这时能量水平較高的物質体系就会特別激烈地与能量水平較低的体系相互作用，前者將其能量的一部分給予后者，并將一部分物質排至周圍环境中。

由此可見，通常我們所观察到的自發反应就是在能量水平最高的体系之間所發生的反应，其趋向是形成能量水平最低的穩定体系，使能量在这一体系内部和这一体系与周圍环境的物質之間尽可能平均地分布着。

在新陳代謝和生物的生命活动过程中，活有机体利用有机物中的化学潜能。有机体將这些物質逐漸氧化，利用其能量来进行各种各样的合成作用、物質的轉化和运输、保持生命結構所必需的物理-化学状态、进行工作等等。最后，这些能从一个物質体系轉移至另一个物質体系中，發生許多变化，消耗了，蜕化为热而分散开，散至周圍环境中的大量物質之中和整个地球的空間之中。为了生活，有机体就必需从食物或其它来源获得并利用新的能量以代替旧的能量。

由此可見，生命存在的特殊表現和条件不仅是新陳代謝，还有与新陳代謝不可分割的能量轉化。

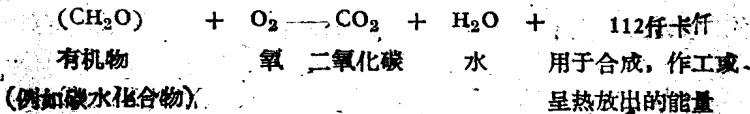
但是，無論活有机体的新陳代謝如何特殊，無論活質中物質运动和發展的形式和規律如何特殊，所有的有机体都与环境条件形

成辯証的統一體，環境條件是與有機體同時存在並不斷地發生相互作用的；由此可見，生命形式的物質和能量的代謝只是物質的全部運動和發展中的獨一無二的特殊環節，尤其是物質循環——首先是碳、氫、氧、氮、磷、硫等的循環——的特殊環節。

(二)有機物的氧化 - 還原的轉化

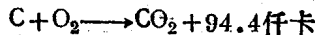
活有機體中物質和能量的最基本的代謝就是具有這種或那種儲藏的化學潛能的含碳有機物的轉化。

有機物的氧化的分解組成呼吸或發酵過程，最後導致完全氧化的產物——二氧化碳和水——的形成：

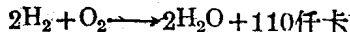


這個方程式僅僅是一個總的式子，它並不反映這一過程的許多中間的和附屬的步驟和反應。不過它說明了有機物質氧化的一般原理：在氧的參與下有機物怎樣被氧化，通常被氧化的是組成所有的有機物的兩種主要元素——碳和氫。

碳最後被氧化成二氧化碳：



氫被氧化成水：



有機物的氧化可以是完全的或部分的，而潛能則或者完全成熱放出，或者部分地仍以化學潛能的形式保存着並從一種物質(被氧化的)中轉移至另一種物質(被還原的)中，或者用於作工。

有機物質轉化的多種多樣性決定於這一點，即其結構基礎是在性質上很特出的元素——碳。

碳的重要特性之一就是它很易被氧化，與氧化合，或被還原，釋放出與氧相連的鍵而與氫化合。

碳完全氧化的产物是二氧化碳(CO_2)，在二氧化碳的分子中碳的四个价键都为氧所饱和(圖1)。碳完全还原的产物就是甲烷气(CH_4)，在甲烷中碳的四个价键都是与氢原子相联结的。

此外，还可能发生氧化或还原程度在这两者之间的中间产物。在这些化合物的分子中，碳原子既与氧原子结合又与氢原子结合。这种中间产物的例子，可以举甲酸、甲醚、甲醇、草酸、醋酸、乙酸、乙醚、乙醇以及许多其它化合物，虽然它们具有不同的还原程度。

碳的最突出的特性就是它的分子可以彼此相互接合，形成直链或支链或环。在这些链或环中碳原子可以与氧原子有各种的结合(这决定于有机物的氧化程度)，或与氢原子结合(这决定于有机物的还原程度)，或甚至与氮、硫原子结合(例如，对于蛋白质，这就是它的特点)。

总之，碳可以是形成许多种(以十万计)有机物的基础，这些有机物都是具有极其多种多样的性质，能够发生极其多种多样的变化，发生氧化作用或还原作用的。

这里氧化作用表现在从有机物中去掉氢或与氧化合。反之，含碳有机化合物的还原是和与氢化合或去氧相联系的。

圖1中列有说明有机化合物的氧化程度和还原程度的多样性的例子，不过仅仅选取了某些含有一个碳或两个碳的为例¹⁾。

由此可见，当有机物还原时，部分的或全部的碳即可释出，如与氧结合则成“C—O”键，与氢结合，则成“C—H”键，或者甚至碳原子本身结合而成“C—C”键。后一种反应会造成碳链的伸长，同时，任何一种有机物质，如果它具有任何的还原程度的话，就能被氧化而产生全部的氧化物——二氧化碳和水。

为了有机物分子被氧完全氧化必须具备下列各点：

- 1) 必须预先指出，圖1中的圖式只是为从原则上说明有机物在其氧化或还原程度上的多种多样性。但是圖1并不能用来表示生物体系中的氧化—还原过程的实际上的序列，并且表中所列的某些化合物是并不参与生物的新陈代谢的(至少对于高等植物如此)。

2.00	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{H} \end{array}$	212		
	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{甲烷} \end{array}$			
1.75			$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \\ \quad \\ \text{H}-\text{C}-\text{C}-\text{H} \\ \quad \\ \text{H} \quad \text{H} \end{array}$	185
			$\begin{array}{c} \text{乙烷} \end{array}$	
1.50	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{O}-\text{H} \\ \\ \text{H} \end{array}$	182	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \\ \quad \\ \text{H}-\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{H} \\ \quad \\ \text{H} \quad \text{H} \end{array}$	170
	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{甲醇} \end{array}$		$\begin{array}{c} \text{乙醇} \end{array}$	
1.25			$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \\ \quad \\ \text{H}-\text{C}-\text{C}=\text{O} \\ \quad \\ \text{H} \quad \text{H} \end{array}$	141
			$\begin{array}{c} \text{乙醛} \end{array}$	
1.00	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{H} \end{array}$	112	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{O} \\ \quad \\ \text{H}-\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{H} \\ \\ \text{H} \end{array}$	111
	$\begin{array}{c} \text{甲醛} \end{array}$		$\begin{array}{c} \text{甲酸} \end{array}$	
0.75				
0.50	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{O}-\text{H} \end{array}$	69	$\text{O}=\text{C}=\text{C}=\text{O}$	67
	$\begin{array}{c} \text{甲酸} \end{array}$		$\begin{array}{c} \text{一氧化碳} \end{array}$	
0.25			$\begin{array}{c} \text{O} \quad \text{O} \\ \quad \\ \text{H}-\text{O}-\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{H} \end{array}$	30
			$\begin{array}{c} \text{草酸} \end{array}$	
0	$\text{O}=\text{C}=\text{O}$	0	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{H}-\text{O}-\text{C}-\text{O}-\text{H} \end{array}$	0
	$\begin{array}{c} \text{二氧化碳} \end{array}$		$\begin{array}{c} \text{碳酸} \end{array}$	

圖1 还原程度不同的含碳化合物
黑体字表示燃烧的比热,以每克原子碳的仟卡数計。